



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE

创刊**30**周年纪念专辑



主办

中国科学院生物多样性委员会
中国植物学会
中国科学院植物研究所
中国科学院动物研究所
中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS
Botanical Society of China
Institute of Botany, CAS
Institute of Zoology, CAS
Institute of Microbiology, CAS

第30卷 第10期
2022年10月

Vol. 30 No. 10
October 2022

<https://www.biodiversity-science.net>

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第30卷 第10期 2022年10月

目次

编者按

- 22618 不懈探索,努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾
周玉荣,李会丽,马克平
- 22609 中国生物多样性研究的30个核心问题
张健,孔宏智,黄晓磊,傅声雷,郭良栋,郭庆华,雷富民,吕植,周玉荣,马克平

综述

- 22410 生物多样性理论最新进展
王少鹏,罗明宇,冯彦皓,储诚进,张大勇
- 22460 生物多样性起源与进化研究进展
薛成,李波卡,雷天宇,山红艳,孔宏智
- 22459 自然保护地生物多样性保护研究进展
王伟,周越,田瑜,李俊生
- 22445 IUCN受威胁物种红色名录进展及应用
解焱
- 22505 中国极小种群野生植物保护理论与实践研究进展
许玥,臧润国
- 22531 中国生物物种编目进展与展望
江建平,杜诚,刘冰,王科,蔡磊,李强,黄晓磊
- 22454 昆虫多样性三十年研究进展
王明强,罗阿蓉,周青松,陈婧婷,谢婷婷,李逸, Douglas Chesters, 石晓宇,肖晖,刘桓吉,丁强,周璇,罗一平,路园园,佟一杰,赵政宇,白明,郭鹏飞,陈思翀,中村彰宏,彭艳琼,赵延会,魏淑花,林晓龙,陈华燕,罗世孝,陆宴辉,鲁亮,余建平,周欣,邹怡,路浩,朱朝东
- 22435 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展
傅声雷,刘满强,张卫信,邵元虎
- 22429 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展
高程,郭良栋

- 22526 近十年中国海洋生物多样性研究进展
孙军,宋煜尧,施义锋,翟键,燕文卓
- 22434 全球视角下的中国生物多样性监测进展与展望
吴慧,徐学红,冯晓娟,米湘成,苏艳军,肖治术,朱朝东,曹垒,高欣,宋创业,郭良栋,吴东辉,江建平,沈浩,马克平
- 22504 中国森林生物多样性监测网络:二十年群落构建机制探索的回顾与展望
米湘成,王绪高,沈国春,刘徐兵,宋晓阳,乔秀娟,冯刚,杨洁,毛子昆,徐学红,马克平
- 22451 中国野生动物红外相机监测与研究:现状及未来
肖治术,肖文宏,王天明,李晟,连新明,宋大昭,邓雪琴,周岐海
- 22530 中国生物多样性核心监测指标遥感产品体系构建与思考
任涓,陶胜利,胡天宇,杨海涛,关宏灿,苏艳军,程凯,陈梦玺,万华伟,郭庆华
- 22438 近十年植物入侵生态学重要研究进展
刘艳杰,黄伟,杨强,郑玉龙,黎绍鹏,吴昊,鞠瑞亭,孙燕,丁建清
- 22462 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制
井新,蒋胜竞,刘慧颖,李昱,贺金生
- 22519 生态系统修复国内外研究进展与展望
李锋,成超男,杨锐
- 22463 生物文化多样性研究新进展
楚雅南,林晨,毛文慧,龙春林
- 22441 基因组学技术在生物多样性保护研究中的应用
刘山林,邱娜,张纾意,赵竹楠,周欣
- 22456 利用数值模拟重构物种多样性格局的形成过程
乔慧捷,胡军华

封面:《生物多样性》于1993年创刊,1993–2002年为季刊,2003–2015年为双月刊,2016年起为月刊,目前已成为我国发表生物多样性研究成果最多、影响最大、生物多样性科学领域最重要的刊物。本期纪念专辑回顾了《生物多样性》近10年的主要进展,通过问卷调查凝练出我国生物多样性研究的30个核心问题,全面总结了生物多样性各个领域的最新进展和新技术的应用,以及我国在生物多样性编目和监测、濒危物种保护、自然保护地和生态系统修复等领域的突出成就。

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 30 No. 10 October 2022

CONTENTS

Editorials

- 22618 **Celebrating *Biodiversity Science* 30th anniversary: A retrospective evaluation**
Yurong Zhou, Huili Li and Keping Ma
- 22609 **Thirty key questions for biodiversity science in China**
Jian Zhang, Hongzhi Kong, Xiaolei Huang, Shenglei Fu, Liangdong Guo, Qinghua Guo, Fumin Lei, Zhi Lü, Yurong Zhou and Keping Ma

Reviews

- 22410 **Theoretical advances in biodiversity research**
Shaopeng Wang, Mingyu Luo, Yanhao Feng, Chengjin Chu and Dayong Zhang
- 22460 **Advances on the origin and evolution of biodiversity**
Cheng Xue, Boka Li, Tianyu Lei, Hongyan Shan and Hongzhi Kong
- 22459 **Biodiversity conservation research in protected areas: A review**
Wei Wang, Yue Zhou, Yu Tian and Junsheng Li
- 22445 **Progress and application of IUCN Red List of Threatened Species**
Yan Xie
- 22505 **Theoretical and practical research on conservation of Wild Plants with Extremely Small Populations in China**
Yue Xu and Runguo Zang
- 22531 **Bio-inventory in China: Progress and perspectives**
Jianping Jiang, Cheng Du, Bing Liu, Ke Wang, Lei Cai, Qiang Li and Xiaolei Huang
- 22454 **Research progress on insect diversity**
Mingqiang Wang, Arong Luo, Qingsong Zhou, Jingting Chen, Tingting Xie, Yi Li, Douglas Chesters, Xiaoyu Shi, Hui Xiao, Huanji Liu, Qiang Ding, Xuan Zhou, Yiping Luo, Yuanyuan Lu, Yijie Tong, Zhengyu Zhao, Ming Bai, Pengfei Guo, Sichong Chen, Akihiro Nakamura, Yanqiong Peng, Yanhui Zhao, Shuhua Wei, Xiaolong Lin, Huayan Chen, Shixiao Luo, Yanhui Lu, Liang Lu, Jianping Yu, Xin Zhou, Yi Zou, Hao Lu and Chaodong Zhu
- 22435 **A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity**
Shenglei Fu, Manqiang Liu, Weixin Zhang and Yuanhu Shao
- 22429 **Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits**
Cheng Gao and Liang-Dong Guo
- 22526 **Progress of marine biodiversity studies in China seas in the past decade**
Jun Sun, Yuyao Song, Yifeng Shi, Jian Zhai and Wenzhuo Yan
- 22434 **Progress and prospect of China biodiversity monitoring from a global perspective**
Hui Wu, Xuehong Xu, Xiaojuan Feng, Xiangcheng Mi, Yanjun Su, Zhishu Xiao, Chaodong Zhu, Lei Cao, Xin Gao, Chuangye Song, Liangdong Guo, Donghui Wu, Jianping Jiang, Hao Shen and Keping Ma
- 22504 **Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research**
Xiangcheng Mi, Xugao Wang, Guochun Shen, Xubin Liu, Xiaoyang Song, Xiujuan Qiao, Gang Feng, Jie Yang, Zikun Mao, Xuehong Xu and Keping Ma
- 22451 **Wildlife monitoring and research using camera-trapping technology across China: The current status and future issues**
Zhishu Xiao, Wenhong Xiao, Tianming Wang, Sheng Li, Xinming Lian, Dazhao Song, Xueqin Deng and Qihai Zhou
- 22530 **The outlook and system construction for monitoring Essential Biodiversity Variables based on remote sensing: The case of China**
Yu Ren, Shengli Tao, Tianyu Hu, Haitao Yang, Hongcan Guan, Yanjun Su, Kai Cheng, Mengxi Chen, Huawei Wan and Qinghua Guo
- 22438 **Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years**
Yanjie Liu, Wei Huang, Qiang Yang, Yu-Long Zheng, Shao-Peng Li, Hao Wu, Ruiting Ju, Yan Sun and Jianqing Ding
- 22462 **Complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity**
Xin Jing, Shengjing Jiang, Huiying Liu, Yu Li and Jin-Sheng He
- 22519 **A review of ecosystem restoration: Progress and prospects of domestic and abroad**
Feng Li, Chaonan Cheng and Rui Yang
- 22463 **New progress in biocultural diversity studies**
Yanan Chu, Chen Lin, Wenhui Mao and Chunlin Long
- 22441 **Application of genomics technology in biodiversity conservation research**
Shanlin Liu, Na Qiu, Shuyi Zhang, Zhunan Zhao and Xin Zhou
- 22456 **Reconstructing community assembly using a numerical simulation model**
Huijie Qiao and Junhua Hu

Cover Illustration: *Biodiversity Science* (formerly *Chinese Biodiversity*), launched in 1993, is a monthly peer-reviewed journal that specifically addresses the issues of biodiversity. It has become the most important journal in the field of biodiversity science in China. This special issue reviews the progress of the journal, and condenses 30 key questions of biodiversity research in China through a questionnaire survey, and thoroughly summarizes the latest progress and applications of new technologies in variety of fields of biodiversity, as well as China's outstanding achievements in biodiversity inventory and monitoring, endangered species conservation, protected area and ecosystem restoration, etc.



•编者按• 创刊30周年纪念专辑

不懈探索，努力引领中国生物多样性科学发展—— 《生物多样性》创刊三十周年回顾

周玉荣¹, 李会丽¹, 马克平¹^{2*}

1. 中国科学院植物研究所《生物多样性》编辑部, 北京 100093; 2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要: 为更好地推动我国生物多样性科学的发展, 提升期刊服务能力, 并庆祝创刊30周年, 我们梳理了《生物多样性》2013–2022年的主要进展。(1)近10年中, 期刊的特色进一步凸显。围绕学科前沿、国家重大行动计划、履约等领域共策划出版56个专辑/专题, 新设立编者按、生物编目、数据论文、保护与治理对策、生物文化多样性等特色栏目, 通过发表数据论文、生物编目等文章推动数据共享, 以及通过鼓励学术争鸣、探索中文期刊的国际传播等举措使期刊的特色进一步凸显。(2)期刊载文量快速增加, 报道的内容不断拓展。研究方向由前20年的61个增加为目前的78个, 90%左右的文章聚焦于生物多样性保护、环境科学/生态学等领域; 植物学、动物学、微生物学的稿件分别占41.79%、47.48%和4.61%。基于关键词的文献计量分析表明, 近10年刊登的文章关键词聚类为遗传多样性、群落结构、红外相机、红色名录、生物多样性公约、国家公园、植物多样性、分类学和地理分布等9个子领域。培养了大批生物多样性人才, 10年中共有4,665位作者署名(作者记录数6,295), 发表文章最多的前20位作者主要来自中国科学院相关研究所、中国环境科学研究院、北京大学等机构, 其中60%为编委。(3)刊登的论文被广泛引用和下载。根据中国知网数据(排除了学位论文和会议论文, 2022年10月18日), 近10年刊登的文章有1,211篇累计被引用13,507次, 平均每篇被引11次以上; 网上下载量从2012年的6.64万次增加到2021年的23.85万次。有5篇文章入选中国科协优秀科技论文或中国百篇最具影响国内学术论文; 以国家公园、红外相机、红色名录、多功能性、生物入侵为关键词的文章是受关注的热点。《生物多样性》的影响因子和总被引频次在生物学领域一直排名前列; 是《科技期刊世界影响力指数(WJCI)报告》中全球保护生物学领域唯一的中国期刊, 2019年和2020年分别位列23/48和25/49位。最后我们探讨了今后如何继续引领中国生物多样性研究和保护、建设一流科技期刊面临的挑战和对策以及如何进一步提升科学传播能力。

关键词: 生物多样性科学; 研究热点; 研究方向; 引用率; 挑战; 策划出版

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. doi: 10.17520/biods.2022618.

Zhou YR, Li HL, Ma KP (2022) Celebrating *Biodiversity Science* 30th anniversary: A retrospective evaluation. *Biodiversity Science*, 30, 22618. doi: 10.17520/biods.2022618.

Celebrating *Biodiversity Science* 30th anniversary: A retrospective evaluation

Yurong Zhou¹, Huili Li¹, Keping Ma¹^{2*}

1 *The Editorial Office of Biodiversity Science, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

2 *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

ABSTRACT

Aims: We have examined the major advancements in *Biodiversity Science* from 2013 to 2022 in order to celebrate its 30th anniversary and improve its capacity to serve the development of biodiversity science in China.

Progress: Over the past 10 years, a total of 56 special issues/features have been published to achieve a high quality and to advance the development in biodiversity research and conservation in China. With the development and needs of the subject, new categories have been established, including Editorial, Bioinventory, Data Paper, Conservation and Governance, and Biocultural Diversity. Among them, categories like Data Paper and Bioinventory are to encourage data sharing, Editorial to introduce hot topics, and Forum to encourage academic contending. Over this time, the

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

number of research areas of the journal has increased from 61 to 78. Approximately 90% of the papers in the journal focus on biodiversity conservation, environmental sciences/ecology. The papers of botany, zoology and microbiology accounted for 41.79%, 47.48% and 4.61% of the total, respectively. The keywords of the published articles were grouped into nine subfields according to a bibliometric analysis. These subfields included genetic diversity, community structure, camera-trapping, the Convention on Biological Diversity, national parks, plant diversity, taxonomy, and geographical distribution. A significant amount of biodiversity talent has contributed to the journal, with 4,665 authors. The top 20 authors are mainly from associated institutes of the Chinese Academy of Sciences, Chinese Academy of Environmental Sciences, Peking University, etc. There are 1,525 papers published in the journal during 2013 and 2022. Of these, 1,211 papers have been cited 13,507 times by journal papers (excluding thesis papers and conference papers) in total, with an average of more than 11 times of each article. They were also widely downloaded and the download capacity increased from 66.4 thousand times in 2012 to 238.5 thousand times in 2021. Five articles have been honored as “The Excellent Research Article Award” from China Association for Science and Technology (CAST) or “The 100 Most Influential Domestic Academic Papers” in China. The highly cited and downloaded papers mainly focus on national parks, camera-trapping, the red list, multifunctionality, and biological invasion. The impact factor and total cites of the journal have ranked highly in the field of biology. According to the World Journal Clout Index (WJCI) Report of Scientific and Technological Periodicals, the journal is the only Chinese journal among global conservation biology journals, ranked 23/48 in 2019 and 25/49 in 2020, respectively.

Prospects: *Biodiversity Science* has made a great contribution to the development of biodiversity science in China and become one of the most important journals in biodiversity conservation. Finally, we discuss how to continuously lead China’s biodiversity research and conservation in the future, challenges and countermeasures for creating a world first class journal, as well as how to improve science communication.

Key words: biodiversity science; research hotspots; research areas; citation rates; challenges; planning and publishing

《生物多样性》是在1993年联合国《生物多样性公约》生效之际创刊的。自创办以来，《生物多样性》一直本着“立足国内、面向国际”的原则，凭其前瞻性的研究论文和读者至上的服务宗旨，成为了反映中国生物多样性研究和水平、国内生物学领域公认的高水平学术刊物，并具有一定的国际影响力。1993–2002年为季刊，2003–2015年为双月刊，2016年起为月刊。创刊以来所有文章注册了数字对象唯一标识符(doi)，2008年以来的所有文章进行了结构化处理(<https://www.biodiversity-science.net>)；网站上整合了物种、术语、中国植被类型、仪器设备等知识库，实现了对文章中相关知识的标引(万晓燕等, 2021)。被《中文核心期刊要目总览》、中国科技论文统计源期刊(中国科技核心期刊)、CNKI、CSCD、Scopus、CA、AJ、BP、Zoological Record等数据库收录，被新闻出版总署确定为“中国期刊方阵双效期刊”，荣获中国科学院优秀期刊奖、中国百种杰出学术期刊、中国精品科技期刊、中国国际影响力优秀学术期刊等称号，得到中国科技期刊卓越行动计划项目、中文科技期刊精品建设计划项目、中国科协精品科技期刊培育计划项目和中国科学院科学出版基金等项目资助。

《生物多样性》一直秉承首任主编钱迎倩先生

确定的刊物定位，是我国发表生物多样性研究成果最多、影响最大、生物多样性科学领域最重要的刊物，对于推动中国生物多样性研究与保护工作起到了重要作用。创刊20年时，我们回顾了《生物多样性》的报道重点、报道对象、作者队伍的发展变化和产生的影响，以及面临的挑战等，在一定程度上揭示了中国生物多样性研究的发展历程和国内外生物多样性科学发展的特点(马克平和周玉荣, 2012)。过去的10年，是生物多样性科学研究全面发展的10年，国内的期刊环境也发生了很大变化。特别突出的是2019年我国开始实施“中国科技期刊卓越行动计划”，明确要走出一条具有中国特色的科技期刊发展道路。《生物多样性》作为入选期刊，也不断探索，积极打造一流科技期刊，以期为国家创新体系建设提供重要支撑。值此创刊30年之际，本文对《生物多样性》近10年的主要进展予以总结。

1 期刊特色进一步凸显

1.1 主动策划，始终关注新的学科生长点

《生物多样性》一直重视期刊的组稿策划，特别是2016年改为月刊以后，有了更多的组稿空间。10年来，围绕学科前沿、新的学科生长点、新技术的应用、国家重大行动计划、履约等领域，组织出版

了56个专题/专辑(附录1)。主要包括以下方面:

(1)对生物多样性科学领域的热点问题及时报道,如策划的有关物种概念、森林动态大样地、极小种群野生植物、红外相机技术、近地面遥感和基因组等新理念、新技术、新方法在生物多样性研究中的应用,全球变化背景下生物多样性的响应、物种濒危和外来种入侵的机制、生物多样性与生态系统功能、生物多样性理论进展等。例如,新的物种概念的提出为科学、简便地划分物种,也为真正认识、有效保护和可持续利用生物多样性提供了依据和理论指导(薛成等, 2022)。近10年发表红外相机相关的文章超过100篇,对于推动野生动物监测起到了非常积极的作用,目前,几乎所有国家级陆地生态系统类型的自然保护区(国家公园)都在开展红外相机监测(肖治术等, 2022)。这些文章的下载量和引用次数明显高于同年自由投稿文章,有力地推动了这些领域在我国的起步和快速发展。

(2)支撑国家的生物多样性保护战略。出版的中国物种红色名录系列专刊(脊椎动物、高等植物、大型真菌)、长江流域野生植物遗传资源保护、青藏高原生物多样性保育、黄河流域生物多样性保护、外来物种风险评估等专刊或专题,为进一步加强生物多样性保护奠定了基础。近两年出版的新物种专题、省级植物名录专题汇集了我国的新种发现和各省分布的物种,对于更新对我国物种数量的认知以及摸清各省物种多样性家底提供了基础数据。针对关系国计民生的战略问题发表观点,用数据和理论支持我国生物多样性保护和“美丽中国”建设,如国家公园建设论坛、生态保护红线、(国家)植物园建设、生态系统原真性和完整性等专题,从专家和国际的视角进行剖析和解读,为管理者和决策者提供参考。

(3)服务于国家的履约工作。为履行《生物多样性公约》等国际公约服务是本刊创办的初衷之一,创刊以来始终如一地坚持这一目标(马克平和周玉荣, 2012)。近10年中,又先后策划出版了生物多样性相关传统知识研究与保护专题,《生物多样性公约》履约专题/专刊,特别在《生物多样性公约》第15次缔约方大会召开之前发表专刊,总结国内外履约形势和进展,提出适合我国国情的履约策略,为提升我国履行《生物多样性公约》能力提供了科学支撑;同时向世界展示中国生物多样性保护进展和

成功经验,为全球生物多样性保护贡献中国智慧和案例。

1.2 打造特色栏目

过去的10年中,研究报告和综述类文章仍是报道内容的主体。随着学科的发展,新设立或规范了栏目设置和要求。比较有特色的栏目包括:

编者按: 主要介绍国际上与生物多样性相关的最新进展、态势及重要热点问题。在发表的专辑中,也有一篇编者按梳理专辑的文章内容和意义以及聚焦的科学问题。

生物编目: 也称为生物多样性编目,主要是对一个地区或类群的物种、生态系统以及遗传资源等信息进行调查、修订并建立数据集/库,为生物多样性和生物资源管理提供基础数据,并用于大尺度生物地理空间格局、生物多样性监测和评估等研究。《生物多样性》于2011年设立该栏目,文章的内容主要包括: (1)在分类学上是否有新发现,例如名录中列出了该省的新记录种,或是该地过去调查或监测中很长时间没有被发现的物种,或者虽有历史文献记录或推断分布但从未在实际调查中发现过的种(无地理分布坐标点的物种); (2)地理分布信息,特别是每一条物种记录的地理坐标或者乡镇级、村级分布信息; (3)物种典型照片和视频。目前已发表该类型论文119篇,积累了大量物种分布、影像、序列以及分类学修订、新记录、新分布等资料。

数据论文: 该类型论文包括的数据类型更为广泛,包括样方调查、物种分布、物种性状、组学数据、DNA序列、遥感数据等。对数据论文的格式、数据量、数据存储等具有严格的要求(张健等, 2021)。过去的一年是发表数据论文最多的一年,已发表14篇。涉及外来植物(14,710条记录; 林秦文等, 2022)、中国木本植物受威胁状况(11,405种; 彭蔚嘉等, 2022)、中国脊椎动物(哺乳类754种、鸟类1,445种、两栖类591种,爬行纲蜥蜴类226种; 丁晨晨等, 2021; 王彦平等, 2021; 宋云枫等, 2022; 钟雨茜等, 2022)的特征,中国半翅目昆虫(39,298; 李俊洁等, 2021)、杜鹃花属(*Rhododendron*) (720种; 程洁婕等, 2021)、凤仙花属(*Impatiens*) (9,045条; 袁桃花等, 2022)等类群的分布数据,以及一些标本照片、红外相机照片及记录、遥感影像等大量数据。

生物文化多样性: 近年来生物多样性相关传统

知识在生物文化多样性保护和可持续发展方面的作用越来越受到人们的关注。为了进一步提升文化多样性的保护在生物多样性保护中的地位和作用，单独设立了生物文化多样性栏目，发表传统知识、民族文化等对生物多样性影响的文章。

生物安全与自然保护：发表外来种、转基因释放的环境风险、合成生物学、生态安全、自然保护地管理方面的文章。

保护与治理对策：发表与履约、国家战略、支撑可持续发展目标等相关的文章。

1.3 推动数据共享

《生物多样性》期刊一直在积极推动中国生物多样性数据共享工作，除了上述生物编目和数据论文主要发表数据的文章外，还鼓励作者把研究过程中涉及的大量资料在网上共享(如样方调查数据)。2022年第6期发表的省级植物名录专题，发表了北京、辽宁、黑龙江、浙江、江西、陕西、宁夏等7个省区的高等植物名录，涉及23,891个物种(含不同省份分布的物种记录)的县级分布记录及分布凭证信息，这些数据为快速了解不同省区植物家底，以及相关的科学研究、政府决策、行业应用提供了基础数据。2021年第8期和2022年第8期连续两年发表了我国新物种专题。结果表明，我国高等植物、菌物、脊椎动物、昆虫、蜘蛛等生物类群在2020–2021年共发表311个新属5,600个新种(不含种下单元)，其中2020年为180个新属2,607个新种，2021年为131个新属2,993个新种。这些新类群的发表，一方面为我国生物多样性研究和保护提供重要基础数据，另一方面折射出我国仍有许多新种有待发现，完全摸清我国的生物多样性家底尚需时日。

1.4 鼓励学术争鸣

学术争鸣之于科技进步和学科发展的重要性可以说是人尽皆知，通过不同观点的讨论甚至是互相质疑不仅可以逐步纠正偏见，更能激发创新思考。《生物多样性》一直鼓励百家争鸣，发表不同的学术观点。一方面，将审稿专家不同的意见与相应文章同期发表，让读者了解不同观点的碰撞以及对问题的不同理解。另一方面，组织相关专家就某个主题发表自己的学术见解。2016年我们收到洪德元院士的《生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念》一文，这是洪先生经过长期思考，对自己学术观点和学术

成果的总结和系统阐述。以此为契机，我们邀约了分类学、生物多样性及相关领域的专家撰文共同讨论“物种”这一生物学领域最基本的概念，引起同行的广泛关注。今年第9期，发表了孙亚君的《为何要信达尔文的演化论——论《物种起源》的二十五重简约美》。审稿专家对此稿有截然不同的意见，一份是同意发表，但不认同作者的观点；另一份认为不适合《生物多样性》这样严肃的科学期刊，但并未对文章具体观点提出严厉反驳。我们与审稿专家讨论后，决定就此文展开讨论，同期发表了4篇不同观点的文章。文章发表后，孙亚君又写了一篇文章，针对同行的观点作出详细的答复(将在11期发表)，受到审稿专家高度认可。审稿专家充分肯定了这个争鸣专题：“这篇文章我感觉比原文更有意义，我强烈推荐发表。这样的讨论真正具有科学的启发意义，而不是科学逐渐工匠化。”

1.5 探索中文期刊的国际化传播

中国的生物多样性及其研究成果为全世界关注。为进一步提升国际影响力，《生物多样性》很重视国际化传播，除坚持提供摘要、图表和参考文献的英文对照外，还积极采取措施加强期刊的国际化传播。根据《科技期刊世界影响力指数(WJCI)报告》，《生物多样性》是在全球保护生物学期刊中唯一的来自中国的期刊，2019年和2020年分别位列23/48和25/49位。

(1) 2016年率先成为中国知网翻译工程的第一批合作期刊(<http://jtp.cnki.net/bilingual/Navi/Find?fileId=all&val=biodiversity%2520science>)，至2020年有近300篇文章被译为英文由中国知网进行海外推广。同时，我们在《生物多样性》网站相应文章处给出了英文版的下载地址。

(2) 鼓励作者自己发表文章时附上英文版对照。由于英文版是作为中文版的附录材料仅在网站发布，而不是作为独立的论文发表，很大程度上会影响作者参与提供英文版的积极性。另外，翻译的质量也是阻碍提供英文版的一大困境。

(3) 加长英文摘要。2021年起，我们调整了国际化传播策略，通过长的英文摘要和图表提高国际化传播能力。同时也以长摘要的形式与中国知网进行合作。近日，中国科协以中国科技期刊卓越行动计划、全国学会期刊出版能力提升计划有关支持期刊

为试点, 设立2022年度科技期刊双语传播工程项目, 计划开展3,000篇优秀论文长摘要的撰写及翻译工作, 并在“科创中国”网站上建立双语宣传推广专栏。在该平台, 《生物多样性》已完成了20篇长摘要的推荐。

2 报道的热点领域及变化

关键词作为文章研究方向的代表, 出现频率越高, 表明刊登的相关研究越多, 因而可以较好地反映期刊报道内容的重点。通过关键词的聚类分析可以反映期刊报道内容的主题变化和关注的研究热点, 也可以提示我们根据国内外研究热点的变化适时调整报道方向和组稿策划内容。《生物多样性》作为国内专门报道生物多样性科学相关研究的期刊, 一定程度上反映了我国生物多样性研究热点的发展历程, 以及不同时期的热点领域。为了挖掘这一历程, 我们使用CiteSpace软件对关键词进行了文献计量学分析。

2.1 研究领域不断拓展

根据科学引文数据库(Web of Science)的学科(research area)划分, 《生物多样性》2013–2022年发表的文章涉及78个研究方向。和前20年相比(涉及61个), 有58个是相同的, 近10年新增加了20个, 减少3个, 表明期刊报道的研究方向在拓展, 进一步体现出兼顾与生物多样性保护有关的经济学、社会学、保护政策与管理的特点。但是, 这些学科的文

章数量都比较少, 占比为6%。

图1分别给出了前20年和近10年占比最高的研究方向。可以看出, 近10年期刊更加聚焦生物多样性保护和环境科学/生态学领域, 相关文章的数量和比例显著增加。从生物类群来看, 近10年刊登的植物学和动物学领域的文章分别占41.79% (580篇)和47.48% (659篇) (图1), 文章数量和所占比例较前20年有较大幅度增加(前20年的稿件数量分别为458篇、367篇, 分别占载文量的36.26%和29.06%), 动物学领域增幅尤为明显, 微生物方面的文章占比基本没有变化, 保持在5%左右, 林学、进化生物学方面的文章占比明显增加。

2.2 热点领域

《生物多样性》近10年发表的文章中, 共出现4,362个关键词(词频数7,439), 平均每篇文章5个。其中3,469个仅出现1次, 10次以上的66个, 说明文章主题集中在少数重要的研究方向。出现次数排名前30位的关键词如表1所示, 基本上反映了本刊近10年报道的热点内容, 如物种多样性、红外相机、群落结构、国家公园等。

对关键词使用CiteSpace进行聚类, 共给出9个子领域, 分别是遗传多样性、群落结构、红外相机、红色名录、生物多样性公约、国家公园、植物多样性、分类学、地理分布, 这些子领域所包含的关键词见表2。

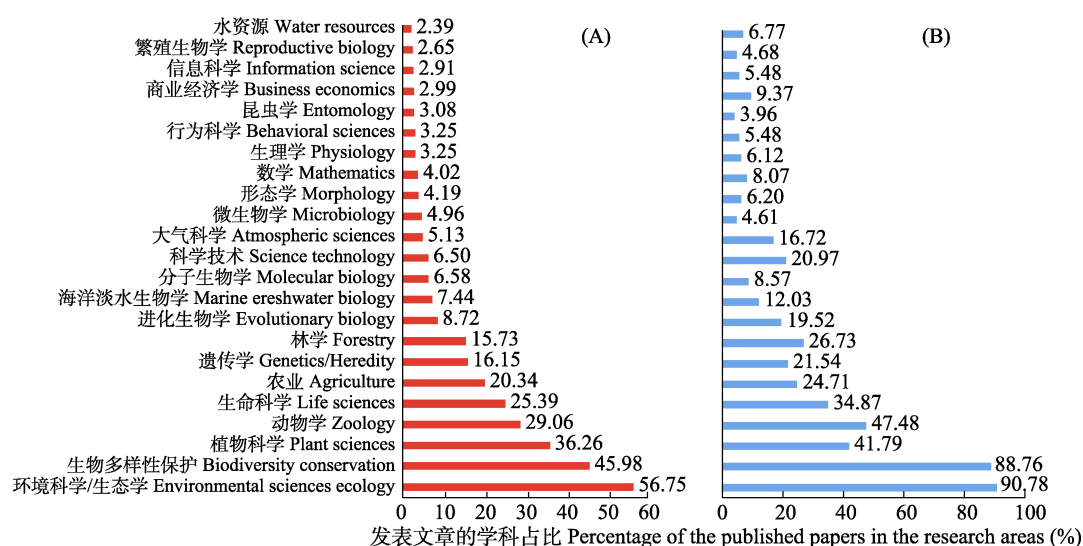


图1 《生物多样性》发表文章所属的学科分布(百分比)。A: 前20年(1993–2012); B: 近10年(2013–2022)。数据来源于Web of Science数据库。

Fig. 1 Percentage of the published papers in the main research areas of *Biodiversity Science* between 1993 and 2012 (A) and between 2013 and 2022 (B). Data in the analysis was from the database of Web of Science.

表1 近10年发表文章中出现次数排名前30位的关键词

Table 1 The top 30 high-frequency keywords in the published papers of *Biodiversity Science* over the past 10 years

关键词 Keywords	出现次数 Frequency	关键词 Keywords	出现次数 Frequency
红外相机 Camera-trapping	73	分类 Classification	15
保护 Protection/Conservation	56	野生动物监测 Wildlife monitoring	15
自然保护区 Nature reserve	47	系统发育 Phylogeny	14
群落结构 Community structure	39	传统知识 Traditional knowledge	13
国家公园 National park	35	大型底栖动物 Macrozoobenthos	13
气候变化 Climate change	29	功能性状 Functional traits	13
遗传多样性 Genetic diversity	27	空间分布 Spatial distribution	13
物种丰富度 Species richness	24	群落构建 Community assembly	13
物种组成 Species composition	24	土壤动物 Soil fauna	13
高通量测序 High-throughput sequencing	22	保护生物学 Conservation biology	12
青藏高原 Qinghai-Tibet Plateau	21	分布格局 Distribution pattern	12
红色名录 Red list	20	分类学 Taxonomy	12
环境因子 Environmental factor	19	极小种群野生植物 Wild Plants with Extremely Small Populations	12
生态系统服务 Ecosystem service	19	蕨类植物 Ferns	12
DNA条形码 DNA barcoding	17	全球变化 Global change	12
生物多样性公约 Convention on Biological Diversity	17	生态位模型 Ecological niche model	12
地理分布 Geographical distribution	16	生物地理学 Biogeography	12
鸟类 Birds	16	物种编目 Species inventory	12
生物入侵 Biological invasion	16		

表2 近10年发表文章的关键词聚类分析中各聚类标签及其所包含的关键词

Table 2 Cluster labels and their included keywords in keyword clustering analysis of papers published over the past 10 years

聚类标签 Cluster labels	关键词 Keywords
遗传多样性 Genetic diversity	高通量测序、遗传结构、多倍化、DNA条形码 High-throughput sequencing, genetic structure, polyploidization, and DNA barcoding
群落结构 Community structure	物种多样性、物种组成、 β 多样性、生物量 Species diversity, species composition, β diversity, and biomass
红外相机 Camera-trapping	野生动物监测、红外相机技术、相对多度指数、物种名录 Wildlife monitoring, camera-trapping technology, relative abundance index, and species list
红色名录 Red list	濒危等级、濒危物种、植物园、保护 Endangered category, endangered species, botanical garden, and conservation
生物多样性公约 Convention on Biological Diversity	生态系统服务、生态保护红线、传统知识、获取与惠益分享 Ecosystem service, ecological protect red line, traditional knowledge, and access and benefit sharing
国家公园 National park	国家公园体制、青藏高原、生态位模型、原真性 National park system, Qinghai-Tibet Plateau, ecological niche model, and authenticity
植物多样性 Plant diversity	植物区系、空间分异、适合度、干旱河谷 Flora, spatial differentiation, fitness, and dry valley
分类学 Taxonomy	新种、物种概念、新分类群、物种划分 New species, species concept, new taxa, and species delimitation
地理分布 Geographical distribution	生活史特征、形态特征、生态特征、鸟类 Life-history traits, morphological traits, ecological traits, and birds

2.3 热点领域的演变趋势

CiteSpace软件将时间引入到了聚类网络中, 重点勾画每个聚类(即子领域)发展演变关键路径的历史轨迹和时间跨度, 以显示研究领域演变趋势, 并在一定程度上显示最新研究方向(徐玲玲和朱小惠, 2022)。为了全面考察《生物多样性》报道主题的时间趋势, 我们对创刊30年以来的关键词进行了时间线聚类分析(图2)。聚类图谱共呈现938个节点,

2,484条连线, 聚为12个子领域, 分别是群落结构、遗传多样性、生物多样性、物种多样性、生物入侵、红色名录、红外相机、生物多样性公约、自然保护区、分类学、高通量测序、访花频率等, 与近10年的聚类(表2)有些区别。同一聚类不同关键词节点沿时间线的排布反映其演化关系。遗传多样性、保护、履约等子领域是创刊以来持续报道的内容, 发文量大, 节点和连线多; 生物入侵、红外相机、红色名

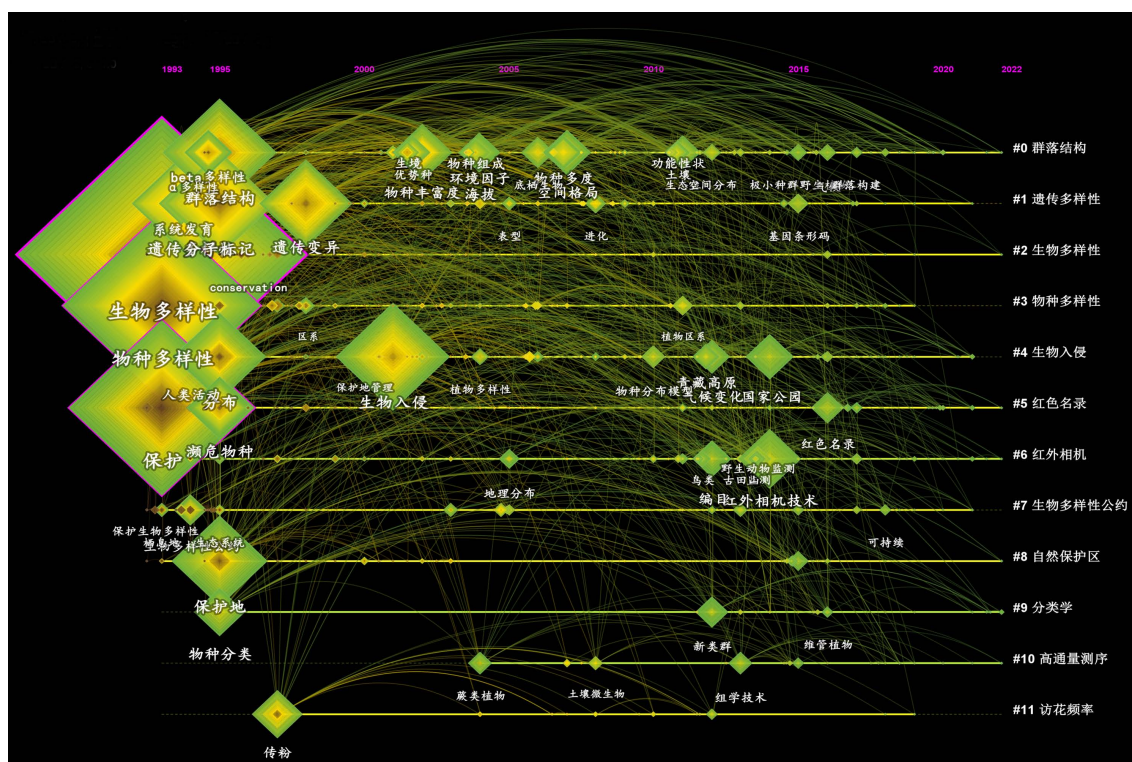


图2 《生物多样性》创刊30年发表文章的关键词时间线聚类图谱
Fig. 2 Timeline view of key words in the papers published in *Biodiversity Science* over the past 30 years

录、功能性状、国家公园、组学技术则是后出现的热点领域。例如气候变化对生物多样性影响的报道是在2012年以后成为热点的, 说明我国学者对这一领域开始重点关注, 这个时期处于国际上相关研究缓慢增长的阶段(井新等, 2022)。

总体来看,《生物多样性》报道内容体现出以下特点: 研究层次密切围绕遗传多样性、物种多样性、景观和生态系统等领域; 经历了从最初的体现多样性描述的关键词(丰富度、物种组成等)逐渐转向机制的探索, 出现了诸如模型、功能性状、群落构建等机理探究性的词汇, 并不断叠加像生物入侵、气候变化、人类活动这些影响生物多样性变化的要素; 新的研究工具不断使用, 如遗传多样性由最初主要使用分子标记、等位酶等的分析, 到后来DNA条形码、宏基因组、基因组等的广泛使用, 以及红外相机、近地面遥感等的广泛应用。

3 期刊规模进一步壮大

3.1 载文量不断增加

2013–2022年, 共发表1,525篇文章, 超过前20

年发表文章总数(1,263篇)。从图3可以看出, 每年载文量增加幅度明显, 2022年跃升到240多篇(近10年平均每年约150篇)。发文页数从2013年的776页到2022年的超过2,000页, 论文平均长度变化不大。近年的投稿量也在逐年攀升。

3.2 作者群稳定并不断壮大

2013–2022年(截至2022年第6期)发表的文章中共有4,665位作者署名(作者记录数6,295), 培养了大批生物多样性人才; 平均每篇文章4.25个作者。发表文章最多的前20位作者见表3, 主要来自中国科学院植物研究所和动物研究所、北京大学、中国环境科学研究院等机构。其中60%为编委成员, 一定程度上反映了编委对期刊的支持和贡献。

3.3 发表文章的机构及国别

发表文章最多的前20家机构来自中国科学院植物研究所和动物研究所、北京大学、中国环境科学研究院、南京环境科学研究所、北京林业大学等(表4), 与前20年相比(马克平和周玉荣, 2012), 除前三名外, 排序发生了较大变化。值得注意的是, 前20年的发文机构中的中国农业科学院、南京农业

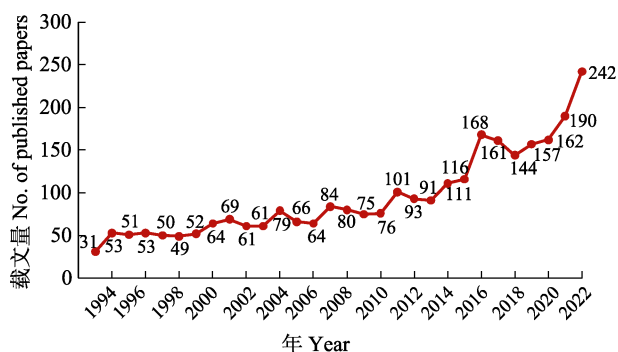


图3 《生物多样性》1993–2022年载文量变化
Fig. 3 Number of papers published in *Biodiversity Science* from 1993 to 2022

表3 2013年到2022年6月发表文章最多的前20位作者(数据来源于Web of Science)

Table 3 The top 20 authors publishing papers in *Biodiversity Science* from 2013 to June 2022 (data from Web of Science)

序号 No.	作者 Author	发表文章数量 No. of papers
1	马克平 Keping Ma	46
2	蒋志刚 Zhigang Jiang	38
3	李俊生 Junsheng Li	33
4	肖治术 Zhishu Xiao	29
5	李晟 Sheng Li	28
6	薛达元 Dayuan Xue	22
7	吕植 Zhi Lü	18
8	徐靖 Jing Xu	15
9	李春旺 Chunwang Li	15
10	蔡蕾 Lei Cai	15
11	田瑜 Yu Tian	14
12	严岳鸿 Yuehong Yan	13
13	余建平 Jianping Yu	13
14	申小莉 Xiaoli Shen	13
15	马金双 Jinshuang Ma	12
16	陈家宽 Jiakuan Chen	12
17	沈泽昊 Zehao Shen	12
18	米湘成 Xiangcheng Mi	12
19	胡慧建 Huijian Hu	12
20	张健 Jian Zhang	12

大学、武汉大学和厦门大学4家单位没有进入前20位，而是中央民族大学、上海市辰山植物园、西南林业大学和中国林业科学院森林生态环境与保护研究所成为20家发文最多的机构。

从机构的省级分布来看，文章主要来源于北京、云南、江苏、广东、四川、上海、浙江、湖北、湖南和山东10个省级行政单位，其他24个省市区的

表4 发表文章最多的前20家机构(数据来源于Web of Science)

Table 4 The top 20 institutions publishing papers in *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from Web of Science)

序号 No.	机构名称 Institution	文献数 No. of papers
1	中国科学院植物研究所 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences	195
2	中国科学院动物研究所 Institute of Zoology, CAS	113
3	北京大学 Peking University	88
4	中国环境科学研究院 Chinese Research Academy of Environmental Sciences	69
5	南京环境科学研究所 Nanjing Institute of Environmental Sciences	67
6	北京林业大学 Beijing Forestry University	65
7	中国科学院西双版纳热带植物园 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS	54
8	中国科学院华南植物园 South China Botanical Garden, CAS	51
9	华东师范大学 East China Normal University	48
10	中国科学院昆明植物所 Kunming Institute of Botany, CAS	47
11	北京师范大学 Beijing Normal University	43
12	复旦大学 Fudan University	39
13	中央民族大学 Minzu University of China	36
14	上海市辰山植物园 Shanghai Chenshan Botanical Garden	34
15	西南林业大学 Southwest Forestry University	34
16	中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry	33
17	中国科学院微生物研究所 Institute of Microbiology, CAS	29
18	浙江大学 Zhejiang University	26
19	中山大学 Sun Yat-sen University	26
20	云南大学 Yunnan University	24

发文量较少，无澳门的作者，整体上呈现极不均衡的特点。有48篇文章包含中国以外的其他16个国家的作者参与合作或独立撰写，其中来自美国的21篇。

4 国内外影响力稳步提升

4.1 计量指标

根据中国科学技术信息研究所数据，《生物多样性》近10年影响因子在生物学基础学科类期刊中一直排名第一位或第二位，被引频次一直排名第一位，2021年发布的数据分别为1.758和3,380次(表5)。另外，根据中国知网发布的中国学术期刊国际引证

年报, 国际他引总被引频次和5年影响因子呈线性增长趋势, 2021年发布的数据分别为1,012次和0.609(表5)。

4.2 高影响力论文

根据中国知网的引文数据库, 近10年发表的文章中有1,211篇累计被引用13,507次, 平均每篇被引11.15次(排除了学位论文和会议论文的引用, 2022年10月18日检索)。其中, 《探讨我国森林野生动物红外相机监测规范》(肖治术等, 2014年第6期)、《生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念》(洪德元, 2016年第9期)和《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017年第7期)3篇文章入选“中国科协优秀科技论文”, 《中国哺乳动物多样性》(蒋志刚等, 2015年第3期)和《青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系》(张中华等, 2018年第2期)入选“中国百篇最具影响国内学术论文”。

2011–2021年共有81篇文章入选领跑者5000中国精品科技期刊顶尖学术论文(F5000 Frontrunner, 附录2), 147篇入选CNKI生物学高被引TOP 1%论文(中国知网《学术精要数据库》, <https://xsjy.cnki.net/>, 附录3)。

4.3 高被引论文

根据CNKI数据库检索结果, 被引最多的前20篇文章中多为综述, 其次是编目(含红色名录评估)和方法类文章(附录4)。说明综述、基础数据和方法类文章被更多关注和使用。被SCI期刊引用最多的前20篇文章见附录5, 与CNKI的前20篇有8篇是相同的。值得一提的是蒋志刚均有3篇文章列入。

进一步分析被引次数最高的前100篇文章的关键词词频发现, 出现次数最多的关键词分别是自然保护区、国家公园、生态位、红外相机技术、红色名录、多功能性、生物入侵等(图4), 并形成以国

表5 《生物多样性》近10年影响因子和总被引频次

Table 5 The impact factor and total cites of *Biodiversity Science* over the past 10 years

年份 Year	国内影响因子 Impact factor	国内被引频次 Citation frequency	国际他引影响因子 Impact factor cited by SCI journals	国际他引频次 Citation frequency cited by SCI journals	国际5年他引影响因子 5-year impact factor cited by SCI journals
2011	1.179	1,453	0.192	213	0.232
2012	1.305	1,757	0.113	225	0.183
2013	1.481	1,793	0.171	288	0.177
2014	1.017	1,813	0.178	334	0.255
2015	1.015	1,935	0.157	328	0.227
2016	1.550	2,281	0.184	416	0.251
2017	1.522	2,473	0.317	488	0.33
2018	1.586	2,776	0.391	578	0.382
2019	1.640	2,794	0.561	788	0.547
2020	1.758	3,380	0.421	1,012	0.609

国内数据来源于《中国科技期刊引证报告》(核心版), 国际数据来源于《中国学术期刊国际引证年报》(CAJ-IJCR)。

The domestic data were from the *Chinese S&T Journal Citation Reports* issued by the Institute of Scientific and Technical Information of China, and the international data were from CAJ-IJCR.



图4 《生物多样性》近10年发表的文章被引最多(左图)和下载最多(右图)的前100篇文章的关键词云图

Fig. 4 Hot keyword cloud of the top 100 highly cited and highly downloaded papers published in *Biodiversity Science* over the past 10 years. Left, Highly cited papers; Right, Highly downloaded papers.

家公园、红外相机、红色名录为中心的热点领域。这与我国近年国家公园建设、自然保护区调整等相关政策以及对生物多样性监测、编目、保护等相关工作的重视密不可分。

4.4 高下载论文

近10年的网上下载量逐年增加，从2012年的6.64万次增加到2021年的23.85万次(图5)，其中下载最多的前20篇文章见附录6，下载次数最高的是《环境微生物的宏基因组学研究新进展》(孙欣等, 2013年第4期)，已被下载8,714次。从下载最多的前100篇论文关键词云图可以看出，与引用排名前100位的文章类似，广为关注的也是国家公园、红外相机、红色名录、多样性、激光雷达等相关的文章(图4)。另外，自建网站近3年发表文章下载排行中，有7篇同时是CNKI下载最多的，下载最多的文章为《中国两栖、爬行动物更新名录》(王凯等, 2020年第2期)，共6,086次。

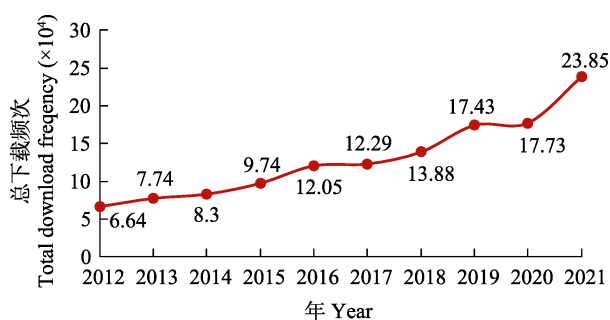


图5 《生物多样性》近10年发表的文章下载量(数据来源于CNKI)

Fig. 5 The download capacity of *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from CNKI database)

5 挑战和对策

5.1 不断探索，引领国内生物多样性研究和保护

创新成果是科技期刊内容的灵魂，但目前国内评价体系导向SCI论文仍是一个不争的事实，对于中文期刊而言如何组织高影响力论文仍是巨大挑战，导致期刊学术质量突破存在困难。可喜的是，我们正面临国家重视科技期刊的大好时机。2019年，国家开始实施中国科技期刊卓越行动计划，2021年，中共中央宣传部、教育部、科技部印发的《关于推动学术期刊繁荣发展的意见》指出“推动学术期刊加快向高质量发展阶段迈进，努力打造一批世界一

流、代表国家学术水平的知名期刊”。同时，这些年生物多样性研究蓬勃发展，同样为《生物多样性》期刊提供了新的契机。生物多样性科学是目前生命科学中最热点的领域之一，保护生物多样性已成为21世纪全人类共同关注的热点。生物多样性保护工作在国内已经提升到前所未有的新高度，《生物多样性》期刊的历史使命感也更为凸显。我们拟通过以下策略不断引领国内生物多样性研究和保护：

(1)在创刊30周年之际，组织国内本领域的学者共同凝练出中国生物多样性研究的30个核心问题，涉及演化与生态、种群、群落与多样性、生态系统与功能、人类影响与全球变化、方法与监测和生物多样性保护等7个方面，以促进相关的研究人员对本领域核心问题的思考与探讨，推动生物多样性科学的真正进步，并对生物多样性保护的短期和长远目标与行动提供依据(张健等, 2022)。

(2)进一步提升组稿约稿的质量。为了确保专辑/专题组稿的质量，我们优化了专辑/专题组织程序，并尝试组织组稿讨论会，邀请组稿专家、相关的编委或专家共同讨论专辑/专题的主题设计、论文要求以及拟邀请的作者，取得一定成效。通过主办学术活动来组织专辑/专题是一种引导学科发展的新尝试。例如，2019年，为组织黄河生物多样性保护专刊，我们联合河南大学举办了“黄河流域生物多样性保护论坛”，并和专家就专刊的内容设计、撰稿专家进行了讨论和部署，强调本专刊的目的是为黄河流域的生物多样性保护提供科学参考，文章撰写一定要遵循这一原则。

(3)文献计量分析结果表明，刊登论文的作者们在区域分布上呈现极不均衡的特点，这需要引起我们的注意。区域的不均衡不仅反映了研究力量的不均衡分布，也反映了我们对一些生态系统研究上的薄弱，提示我们在今后的组稿策划和报道内容的选择上应该加强。

5.2 创新理念，调整思路，探索建设一流期刊之路

中文期刊在培育国内科研土壤方面发挥着极为重要的作用，在国家大力推进世界一流科技期刊建设的同时，打造优秀的中文科技期刊同样重要。生物多样性科学注重解决保护的实际问题，强调保护的科学基础研究，如生物多样性的起源和维持机制、演化及其驱动因素、分类和编目、变化和监测

等, 这些都需要较长时间的科学积累, 文章的引用也有较长的半衰期, 一般在8-9年甚至更长, 所以单纯地看影响因子很难反映这类文章的影响力。因此, 期刊影响力的评价除了考虑计量指标外, 还需要结合其社会影响力和服务能力等方面。为进一步提升服务于科研、服务于社会的功能, 探索建设一流期刊之路, 我们主要采取以下对策:

(1) 编委全面深入参与办刊。通过主编、副主编初审稿件, 提升初审质量; 稿件审阅实行责任编辑负责制, 编委组织稿件评审并把握学术质量, 最大限度地减轻审稿人的负担。编委积极为期刊组稿、撰稿, 提出并践行编委“五个一”, 即每位编委争取每年为刊物撰写或推荐1篇稿件, 至少审理1篇稿件, 宣传1次刊物, 提出1条建议, 参与1次活动(如专刊/专题组稿、参加编委会或者学术报告会等)。

(2) 遴选青年编委。“青年编委”这个词已经活跃在科技期刊领域多年, 青年科学家组成的青年编委队伍有助于世界一流科技期刊的建设, 有助于科技期刊学术质量的提升和显示度的增加。他们往往更有热情, 更有活力, 更有时间参与期刊的审稿和组稿(郭盛楠和郝洋, 2022)。组建青年编委会是《生物多样性》加强期刊建设的重要举措之一, 青年编委也确实绽放了他们对办刊和对我国生物多样性保护事业的热情。

(3) 以刊育人, 提升审稿质量。作为中文期刊, 《生物多样性》很多文章的第一作者是硕士、博士生, 他们可能是第一次投稿, 因此, 期刊还肩负着以刊育人的责任。为每篇文章提供指导性的、详尽的审稿意见, 以帮助作者改进文章甚至是后期的实验, 是我们的要求。这样的做法还可能影响他们之后作为审稿专家甚至编委时对待审稿的态度。此外, 随着学科的不断交叉, 邀请审稿专家变得困难。在审稿系统中整合更多的专家和作者数据库, 有助于利用大数据精准推荐并筛选合适的审稿专家。

(4) 策划品牌活动。《生物多样性》编委会作为国内生物多样性领域最为核心的团队, 不能局限于为讨论期刊发展而聚到一起, 应该进一步推动学术交流, 更好地服务于科研。创办了“生物多样性前沿论坛”, 目前已举办三届, 得到广泛关注和参与。在创刊30周年之际, 我们又策划和组织10场讲座30个学术报告, 涉及生物多样性各个领域的研究热点和

前沿。不仅为研究者提供了学术交流的平台, 同时也提升了期刊的显示度和影响力。

(5) 探索新的同行评议模式。《生物多样性》和国内大部分中文期刊一样, 目前采取双盲送审, 但早在几年前就讨论拟公布评审意见, 并开放发表后评论, 网站上也设计了这些功能, 但担心这样的举措会给审稿专家带来压力, 并可能会增加编辑的工作量, 而一直没有得到落实。目前, 国内学者究竟如何看待开放评审? 2020年9月, Bahar Mehmani (Elsevier)进行了一项来自中国研究人员的调查, 结果显示, 半数以上的作者希望评审意见被发表出来但不介意是否公布评审者姓名, 而大多数的评审者希望自己的评议报告以匿名的形式发表(<https://www.elsevier.com/connect/what-do-chinese-researchers-think-about-the-peer-review-process>)。今年9月, ScienceOpen也进行了一项涉及开放评审的调查, 其中50%的受访者愿意公开名字以及评议报告(<https://blog.scienceopen.com/2022/09/scholars-views-on-open-peer-review/>)。因此, 随着开放评审、先发后审、群审、第三方平台(如Publons)评审等创新审稿模式的出现, 我们需要对评审方式深入思考, 创新理念, 以保障同行评议质量和效率。

5.3 完善网站和新媒体建设, 提高科学传播能力

把中国的生物多样性研究成果和保护案例宣传出去, 是期刊后端的重要工作之一。目前编辑需要花费很多精力处理出版、排版、网站维护等常规工作, 再加上缺少复合型人才, 故而互联网、移动终端等新技术或新产品催生的数字化、网络化、新媒体方法等应用缓慢, 因此, 急需出版平台提供语言润色、排版、网络宣传、数字化制作等一系列服务。为进一步提高期刊的传播能力, 我们建议:

(1) 新技术、新平台、新理念的应用。首先, 应完善网站的知识服务功能。目前图形摘要、附录(supplemental materials)、视频摘要(video abstract)等多种期刊范式和内容制式正在成为提升科技期刊学术影响力的重要手段。《生物多样性》网站自2012年以来的文章已实现增强出版, 克服了PDF文件的信息孤岛弊端, 对于全媒体出版和传播提供了基本条件; 与中国科学院植物研究所其他期刊建成整合生物学期刊网(<http://www.integrativebiology.ac.cn/CN/ibj/home.shtml>), 实现了跨刊检索和组建虚拟热点

专题等功能, 发挥了集群化优势; 与生物多样性领域的行业数据库(如国家标本资源共享平台等)对接, 实现自动标引, 为读者提供深度知识服务, 促进期刊由纸质、网络、数字出版向知识服务转型。其次, 基于网站和邮件的期刊目录的Email Alert服务、虚拟专刊等是不同的推送方式, 读者可实时获取期刊的最新出版内容。但是, 期刊目录中的文章信息涵盖了期刊发表文章的多个研究方向, 有些方向并不属于某些读者阅读的范围。因此, 精准推送值得进一步探索和实践。

(2) 树立期刊品牌, 加强新媒体的传播效力。科技期刊的核心竞争力主要体现在权威性和公信力上, 因此, 需要充分发挥新媒体的传播优势和特色, 为期刊出版服务。例如, 微信公众号已经成为国内科技期刊宣传自身的重要策略(蒋亚宝等, 2020)。目前, 《生物多样性》微信平台的关注人员达到16,000多人, 已经体现了新媒体的优势。但是阅读量还不理想, 仍需要在微信内容和推介方面进一步改进, 通过封面故事/封面物种、保护案例等, 对有重要意义或特色的文章进行推介, 不断树立品牌。另外, 最受关注文章、被引最多文章等主题是一种非常受欢迎的推送形式, 读者很容易被这种主题所吸引; 虚拟专题邮件推送也是一种不错的形式(丁洁等, 2015)。另外, 由于微信服务号每个月只能发布4次(最多可发32条), 使得有些消息推送的时效性和数量受限。为了解决这个问题, 我们又申请了一个微信订阅号(生物多样性期刊之声: swdyx_wxdyh), 希望在一定程度上解决这个问题。

(3) 推进期刊的国际化传播。《生物多样性》发表的文章虽然已被很多SCI论文引用, 2021年的国际5年他引影响因子达到了0.609, 但大部分是中国学者自己的引用。如何增加国外学者的引用, 让更多国外专家了解中国生物多样性的研究和保护工作, 是我们面临的一大挑战。而利用国外社交网络如Facebook、Twitter和Instagram进行推广是科技期刊建立国际影响力的重要途径(闫群等, 2019)。每款社交媒体都有自己的优缺点, 但无论是哪种平台, 都只是一种传播媒介, 都需要期刊编辑制作出优秀的内容, 让更多的国际研究人员了解并愿意传播。

(4) 与大众媒体保持联系。学术期刊刊载的最新研究成果除了学术价值外, 还具有新闻价值、科普

价值(丁洁等, 2015), 而公众获取科学信息的最主要手段乃是大众媒体。深奥的科研成果改写成浅显易懂、饶有兴趣的新闻或者科普文章, 利用大众媒体进行传播, 一方面可以满足公众对科学知识的信息需求, 另一方面提升期刊在科学界和公众中的影响力。国内学术期刊由于自身资源的限制, 在与大众媒体的联系方面是弱项。但近几年, 随着国家对科学传播的日益重视, 这种状态也逐渐在改变, 大众媒体开始主动跟踪科技成果的发表。例如, 《生物多样性》发表的《中国哺乳动物多样性(第2版)》《生态系统红色名录: 进展与挑战》《中国极小种群野生植物的保护现状评估》等文章出版后被《中国绿色时报》和澎湃新闻转载, 近期发表的《中国西藏种子植物区系新资料》发表后很快得到了新华社的报道。

6 小结

《关于推动学术期刊繁荣发展的意见》明确指出“学术期刊是开展学术研究成果的重要平台, 是传播思想文化的重要阵地, 是促进理论创新和科技进步的重要力量”, 为学术期刊的繁荣发展指明了方向。因此, 学术期刊应不忘自己的初心与使命, 即学术研究成果的展示和交流平台, 发挥期刊对学科发展和评价的引导作用, 不断凝练期刊特色组织选题, 并做最好的传播。希望在未来几年中《生物多样性》能够实现跨越式发展, 不断引领中国生物多样性科学研究, 讲好中国的生物多样性保护故事, 同时探索出适合中文期刊发展的成长道路, 成为创办一流期刊的典范。

致谢: 感谢黄晓磊教授、葛学军研究员、张健教授、乔慧捷研究员等在关键词清洗中给出的建议, 感谢张健教授对稿件提出的修改建议。

ORCID

马克平  <https://orcid.org/0000-0001-9112-5340>

参考文献

- Cheng JJ, Li MJ, Yuan TH, Huang H, Yang GL, Bai XX (2021) A dataset on wild *Rhododendron* and geographical distribution information in China. *Biodiversity Science*, 29, 1175–1180. (in Chinese with English abstract) [程洁婕, 李

- 美君, 袁桃花, 黄红, 杨桂丽, 白新祥 (2021) 中国野生杜鹃花属植物名录与地理分布数据集. *生物多样性*, 29, 1175–1180.]
- Ding CC, Liang DN, Xin WP, Li CW, Ameca EI, Jiang ZG (2022) A dataset on the morphological, life-history and ecological traits of the mammals in China. *Biodiversity Science*, 30, 21520. (in Chinese with English abstract) [丁晨晨, 梁冬妮, 信文培, 李春旺, Eric I. Ameca, 蒋志刚 (2022) 中国哺乳动物形态、生活史和生态学特征数据集. *生物多样性*, 30, 21520.]
- Ding J, Wang XF, Hu YF, Yang L (2015) Research on the promotional strategy of international influence upgrading of English academic journals in China. *Chinese Journal of Scientific and Technical Periodicals*, 26, 648–653. (in Chinese with English abstract) [丁洁, 王晓峰, 胡艳芳, 杨蕾 (2015) 提升期刊国际影响力的宣传策略研究. *中国科技期刊研究*, 26, 648–653.]
- Guo SN, Hao Y (2022) Reflection on establishment of youth editorial board: Issues and suggestions in selection management and construction of young editorial journals. *Acta Editologica*, 34, 304–305. (in Chinese with English abstract) [郭盛楠, 郝洋 (2022) 青年编委会成立“热”的“冷”思考——科技期刊青年编委遴选、管理与建设过程中的问题与反思. *编辑学报*, 34, 301–305.]
- Jiang YB, Li YW, Lyu JX, Wu XL, Han JC, Zhang S (2020) Research on communication power and operation strategy of scientific journals' WeChat public accounts. *Acta Editologica*, 32, 257–261. (in Chinese with English abstract) [蒋亚宝, 栗延文, 吕建新, 吴晓兰, 韩景春, 张硕 (2020) 科技期刊微信公众号传播力及运营策略研究. *编辑学报*, 32, 257–261.]
- Jing X, Jiang SJ, Liu HY, Li Y, He JS (2022) Complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity. *Biodiversity Science*, 30, 22462. [井新, 蒋胜竞, 刘慧颖, 李昱, 贺金生 (2022) 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制. *生物多样性*, 30, 22462.]
- Li JJ, Liu HH, Wu YX, Zeng LD, Huang XL (2021) A dataset on the diversity and geographical distributions of hemipteran insects in China. *Biodiversity Science*, 29, 1154–1158. (in Chinese with English abstract) [李俊洁, 刘欢欢, 吴杨雪, 曾凌达, 黄晓磊 (2021) 中国半翅目昆虫多样性和地理分布数据集. *生物多样性*, 29, 1154–1158.]
- Lin QW, Xiao C, Ma JS (2022) A dataset on catalogue of alien plants in China. *Biodiversity Science*, 30, 110–117. (in Chinese with English abstract) [林秦文, 肖翠, 马金双 (2022) 中国外来植物数据集. *生物多样性*, 30, 110–117.]
- Ma KP, Zhou YR (2012) A retrospective evaluation of *Biodiversity Science* over the past 20 years. *Biodiversity Science*, 20, 535–550. (in Chinese with English abstract) [马克平, 周玉荣 (2012) 继往开来, 积极推动中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊二十年回顾. *生物多样性*, 20, 535–550.]
- Peng SJ, Luo Y, Cai HY, Zhang XL, Wang ZH (2022) A new list of threatened woody species in China under future global change scenarios. *Biodiversity Science*, 30, 103–109. (in Chinese with English abstract) [彭蔚嘉, 罗源, 蔡宏宇, 张晓玲, 王志恒 (2022) 全球变化情景下的中国木本植物受威胁物种名录. *生物多样性*, 30, 103–109.]
- Song YF, Chen CW, Wang YP (2022) A dataset on the life-history and ecological traits of Chinese amphibians. *Biodiversity Science*, 30, 22053. (in Chinese with English abstract) [宋云枫, 陈传武, 王彦平 (2022) 中国两栖类生活史和生态学特征数据集. *生物多样性*, 30, 22053.]
- Wan XY, Xie W, He P, Zhou YR, Sun DH, Fu CY (2021) Exploration and practice of database-based knowledge service modes of scientific journals. *Chinese Journal of Scientific and Technical Periodicals*, 32, 1376–1382. (in Chinese with English abstract) [万晓燕, 谢巍, 贺萍, 周玉荣, 孙冬花, 付成尧 (2021) 基于领域数据库的科技期刊知识服务模式的探索与实践. *中国科技期刊研究*, 32, 1376–1382.]
- Xiao ZS, Xiao WH, Wang TM, Li S, Lian XM, Song DZ, Deng XQ, Zhou QH (2022) Wildlife monitoring and research using camera-trapping technology across China: The current status and future issues. *Biodiversity Science*, 30, 22451. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 肖文宏, 王天明, 李晟, 连新明, 宋大昭, 邓雪琴, 周岐海 (2022) 中国野生动物红外相机监测与研究: 现状及未来. *生物多样性*, 30, 22451.]
- Xu LL, Zhu XH (2022) Research on the visualization method of CiteSpace in periodical contribution solicitation planning. *News Dissemination*, (9), 78–80. (in Chinese) [徐玲玲, 朱小惠 (2022) CiteSpace在期刊组稿策划环节的可视化方法研究. *新闻传播*, (9), 78–80.]
- Xue C, Li BK, Lei TY, Shan HY, Kong HZ (2022) Advances on the origin and evolution of biodiversity. *Biodiversity Science*, 30, 22460. (in Chinese with English abstract) [薛成, 李波卡, 雷天宇, 山红艳, 孔宏智 (2022) 生物多样性起源与进化研究进展. *生物多样性*, 30, 22460.]
- Yan Q, Liu PY, Huang J (2019) Operation mode of scientific journals of international profession publishers: A case study of Thieme. *Chinese Journal of Scientific and Technical Periodicals*, 30, 997–1002. (in Chinese with English abstract) [闫群, 刘培一, 黄佳 (2019) 国际专业出版机构的科技期刊运营模式研究——以德国Thieme为例. *中国科技期刊研究*, 30, 997–1002.]
- Yuan TH, Li MJ, Ren LY, Huang RX, Chen Y, Bai XX (2022) A dataset on the diversity and geographical distributions of wild *Impatiens* in China. *Biodiversity Science*, 30, 22019. (in Chinese with English abstract) [袁桃花, 李美君, 任柳伊, 黄榕鑫, 陈益, 白新祥 (2022) 中国野生凤仙花属物种多样性和地理分布数据集. *生物多样性*, 30, 22019.]
- Zhang J, Huang XL, Zhou YR, Ma KP (2021) Biodiversity data papers: Standardizing and diversifying data sharing. *Biodiversity Science*, 29, 1147–1148. (in Chinese) [张健,

周玉荣等: 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾

黄晓磊, 周玉荣, 马克平 (2021) 生物多样性数据论文: 规范化和多样化. 生物多样性, 29, 1147–1148.]

Zhang J, Kong HZ, Huang XL, Fu SL, Guo LD, Guo QH, Lei FM, Lü Z, Zhou YR, Ma KP (2022) Thirty key questions for biodiversity science in China. *Biodiversity Science*, 30, 22609. (in Chinese with English abstract) [张健, 孔宏智, 黄晓磊, 傅声雷, 郭良栋, 郭庆华, 雷富民, 吕植, 周玉

荣, 马克平 (2022) 中国生物多样性研究的30个核心问题. 生物多样性, 30, 22609.]

Zhong YX, Chen CW, Wang YP (2022) A dataset on the life-history and ecological traits of Chinese lizards. *Biodiversity Science*, 30, 22071. (in Chinese with English abstract) [钟雨茜, 陈传武, 王彦平 (2022) 中国蜥蜴类生活史和生态学特征数据集. 生物多样性, 30, 22071.]

附录 Supplementary Material

附录1 《生物多样性》近10年策划出版的专辑/专题

Appendix 1 Special issues/features published in *Biodiversity Science* over the last 10 years

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-1.pdf>

附录2 《生物多样性》入选领跑者5000中国精品科技期刊顶尖学术论文

Appendix 2 Papers in *Biodiversity Science* selected as the Top Articles from Outstanding S&T Journals of China (F5000 Frontrunner)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-2.pdf>

附录3 《生物多样性》入选CNKI生物学领域TOP 1%论文

Appendix 3 *Biodiversity Science* selected as the CNKI top 1% papers in biology

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-3.pdf>

附录4 《生物多样性》2013–2022年的文章总被引次数最多的前20篇文章(CNKI, 2022年10月30日)

Appendix 4 The top 20 highly cited papers by Chinese journals in *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from CNKI database, 2022-10-30)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-4.pdf>

附录5 《生物多样性》2013–2022年发表的文章被SCI刊物引用最多的20篇(Web of Science, 2022年10月30日)

Appendix 5 The top 20 highly cited papers by SCI journals in *Biodiversity Sciences* over the past 10 years (data from Web of Science, 2022-10-30)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-5.pdf>

附录6 《生物多样性》2013–2022年发表的文章下载最多的前20篇(CNKI, 2022年10月30日)

Appendix 6 The top 20 highly downloaded papers in *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from CNKI database, 2022-10-30)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022618-6.pdf>

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录1 《生物多样性》近10年策划出版的专辑/专题

Appendix 1 Special issues/features published in *Biodiversity Science* over the last 10 years

出版时间 Publishing time	专辑或专题名称 Title of special issues/features	文章数量 Paper number
2013年4月	微生物多样性和功能专辑	13
2014年1月	基因组和生物多样性专题	10
2014年3月	生物多样性信息学专题	5
2014年3月	海洋生物多样性专题	4
2014年4月	国家公园建设专题	6
2014年5月	海洋生物多样性专题	5
2014年6月	野生动物的红外相机监测专辑	30
2015年11月	生态保护红线专题	5
2016年4月	中国西南干旱河谷的植物多样性专辑	12
2016年5月	中国脊椎动物红色名录专辑	7
2016年7月	全球气候变化下的海洋生物多样性专题	13
2016年9月	物种概念专题	6
2016年11月	Sino BON专题	7
2016年12月	数据论文专题	5
2017年2月	中国植物区系地理研究专辑	11
2017年3月	生物多样性监测专题	6
2017年5月	神农架世界自然遗产地专题	4
2017年6月	自然杂交与生物多样性专辑	12
2017年7月	中国高等植物红色名录专辑	7
2017年9月	植物园定位与发展战略专题	7
2017年10月	中国国家公园建设专题	7
2017年11月	《生物多样性公约》履约专题	5
2017年12月	生物入侵专题	6
2018年2月	青藏高原生物多样性分布格局与保护专辑	12
2018年4月	长江大保护与植物遗传多样性专题	9
2018年5月	传粉网络的监测专辑	11
2018年8月	生物多样性遥感监测专辑	11
2018年10月	土壤动物多样性及其生态功能专辑	10
2019年1月	钱江源国家公园生物多样性保护与管理专辑	12
2019年5月	生物多样性基因组学专辑	10
2019年8月	大小兴安岭地区菌物多样性与分布格局	12
2019年11月	蕨类生物多样性专辑	11
2020年1月	中国大型真菌红色名录专辑	10
2020年3月	极小种群野生植物保育专辑	15
2020年4月	阿勒泰动物多样性专题	5
2020年5月	野生动物与公共健康专辑	12
2020年7月	罗霄山脉生物多样性专题	6
2020年8月	蝴蝶多样性观测专题	10
2020年9月	中国野生动物红外相机监测网络专辑	16
2020年11月	二十一世纪的理论生态学专辑	12
2020年12月	黄河流域生物多样性保护专题	9
2021年2月	CBD COP15专辑	15

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

出版时间 Publishing time	专辑或专题名称 Title of special issues/features	文章数量 Paper number
2021年3月	中国国家公园试点专题	17
2021年8月	2020年新物种专题	10
2021年9月	数据论文专题	8
2021年10月	生态系统原真性和完整性专题	4
2021年12月	国家重点保护野生植物专题	4
2022年1月	纪念E. O. 威尔逊专题	5
2022年1月	中国国家植物园专题	4
2022年4月	生态保护红线专题	3
2022年6月	省级植物名录专题 I	8
2022年7月	纪念第19届国际植物学大会召开5周年专题	7
2022年8月	2021年新物种专题	10
2022年9月	中国猫科动物研究与保护专题	15
2022年10月	创刊30周年纪念专辑	22
2022年12月	土壤动物多样性专辑	21

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录 2 《生物多样性》入选领跑者 5000 中国精品科技期刊顶尖学术论文

Appendix 2 Papers in *Biodiversity Science* selected as the Top Articles from Outstanding S&T Journals of China (F5000 Frontrunner)

题目 Title	作者 Author	年, 卷, 期, 页码 Year, Issue Vol., Pages
气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟	应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 沈泽昊	2016, 24(04): 453-461
基于保护地役权的自然保护地适应性管理方法探讨:以钱江源国家公园体制试点区为例	王宇飞, 苏红巧, 赵鑫蕊, 苏杨, 罗敏	2019, 27(01): 88-96
中国自然保护地空间重叠分析与保护地体系优化整合对策	马童慧, 吕偲, 雷光春	2019, 27(7): 758-771
探讨我国森林野生动物红外相机监测规范	肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟	2014, 22(06): 704-711
尖峰岭热带山地雨林根部真菌-植物互作网络结构特征	杨思琪, 张琪, 宋希强, 王健, 李意德, 许涵, 郭守玉, 丁琼	2019, 27(3): 314-326
中国爬行纲动物分类厘定	蔡波, 王跃招, 陈跃英, 李家堂	2015, 23(03): 365-382
中国自然保护地空间重叠分析与 保护地体系优化整合对策	马童慧, 吕偲, 雷光春	2019, 27(7): 758-771
“野生动物”的概念框架和术语定义	曾岩, 平晓鸽, 魏辅文	2020, 28(05): 541-549
中国两栖、爬行动物更新名录	王凯, 陈宏满, 陈进民, 车静, 任金龙, 郭宪光, 蒋珂, 李家堂, 吕植桐, 王英永, 郭鹏	2020, 28(02): 189-218
中国大型真菌红色名录评估中存在的问题及今后的对策	李熠, 刘冬梅, 李俊生, 王科, 吴海军, 蔡磊, 姚一建, 蔡蕾	2020, 28(01): 66-73
中国大型真菌红色名录评估方法和程序	王科, 刘冬梅, 李俊生, 蔡蕾, 吴海军, 李熠, 魏铁铮, 王永会, 吴红梅, 卫晓丹, 李斌斌, 姚一建	2020, 28(01): 11-19
中国非地衣型大型子囊菌受威胁现状评估及致危因素	庄文颖, 李熠, 郑焕娣, 曾昭清, 王新存	2020, 28(01): 26-40
物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限	陈立军, 肖文宏, 肖治术	2019, 27(03): 243-248
中国大陆自然保护地概况及分类体系构想	彭杨靖, 樊简, 邢韶华, 崔国发	2018, 26(03): 315-325
“野生动物”的概念框架和术语定义	曾岩, 平晓鸽, 魏辅文	2020, 28(05): 541-549
中国两栖、爬行动物更新名录	王凯, 陈宏满, 陈进民, 车静, 任金龙, 郭宪光, 蒋珂, 李家堂, 吕植桐, 王英永, 郭鹏	2020, 28(02): 189-218
Maxent 模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响	朱耿平, 乔慧捷	2016, 24(10): 1189-1196
中国哺乳动物多样性(第 2 版)	蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚	2017, 25(08): 886-895
基于 MaxEnt 模型预测白唇鹿的潜在分布区	崔绍朋, 罗晓, 李春旺, 蒋志刚, 胡慧建	2018, 26(02): 171-176
从自然保护区到国家公园体制试点:三江源国家公园环境覆盖的变化及其对两栖爬行类保护	乔慧捷, 汪晓意, 唐科, 黄燕, 杨胜男, 赵新全, 江建平, 胡军华, 王伟, 罗振华, 曹伟伟	2018, 26(02): 202-209
青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系	张中华, 周华坤, 赵新全, 姚步青, 马真, 董全民, 张振华, 王文颖, 杨元武	2018, 26(02): 111-129
小兴安岭南麓马鹿冬季适宜生境评价	吴文, 李月辉, 胡远满, 陈龙, 李悦, 李泽鸣, 聂志文, 陈探	2016, 01(01): 20-29
西江中下游鳊的遗传多样性与种群动态历史	杨计平, 李策, 陈蔚涛, 李跃飞, 李新辉	2018, 26(12): 1289-1295
停止人为去除植物功能群后的高寒草甸多样性恢复过程与群落构建	孙德鑫, 刘向, 周淑荣	2018, 26(7): 655-666
中国爬行纲动物分类厘定	蔡波, 王跃招, 陈跃英, 李家堂	2015, 23(03): 365-382
青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响	刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全	2015, 23(04): 451-462
论生态保护红线的类型划分与管控	邹长新, 王丽霞, 刘军会	2015, 23(06): 716-724
神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护	谢宗强, 申国珍, 周友兵, 樊大勇, 徐文婷, 高贤明, 杜彦君, 熊高明, 赵常明, 祝燕, 赖江山	2017, 25(05): 490-497
中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分	闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 曾宪锋, 张勇, 陈丽, 刘	2014, 22(05): 667-676

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

题目 Title	作者 Author	年, 卷, 期, 页码 Year, Issue Vol., Pages
析	演, 马海英, 齐淑艳, 马金双	
广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析	郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨	2015, 23(02): 183–191
自然保护区物种多样性保护价值评价方法	郭子良, 邢韶华, 崔国发	2017, 25(3): 312–324
中国高等植物受威胁物种名录	覃海宁, 李振宇, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 杨永, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 董仕勇, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 何强, 林秦文, 薛纳新, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博	2017, 25(7): 696–744
中国海草的多样性、分布及保护	郑凤英, 邱广龙, 范航清, 张伟	2013, 21(05): 517–526
红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景	李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云	2014, 22(06): 685–695
中国哺乳动物多样性	蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺	2015, 23(03): 351–364
生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念	洪德元	2016, 24(9): 979–999
生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念	洪德元	2016, 24(9): 979–999
中国大型海藻的研究现状及其存在的问题	丁兰平, 黄冰心, 谢艳齐	2011, 19(06): 798–804
小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构	徐丽娜, 金光泽	2012, 20(04): 470–481
中国脊椎动物红色名录	蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽	2016, 24(5): 500–551
中国常绿阔叶林 8 大动态监测样地植被的综合比较	宋永昌, 阎恩荣, 宋坤	2015, 23(02): 139–148
弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种组成与空间分布	王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军	2014, 22(02): 141–156
弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系	黄甫昭, 王斌, 丁涛, 向悟生, 李先琨, 周爱萍	2014, 22(02): 157–166
浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征	杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华	2011, 19(02): 215–223
中国哺乳动物多样性	蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺	2015, 23(03): 351–364
野生动物多样性监测图像数据管理系统 CameraData 介绍	肖治术, 王学志, 李欣海	2014, 22(06): 712–716
生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用	朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆	2013, 21(01): 90–98
DNA 条形码技术在青海海东地区小型兽类鉴定中的应用	马英, 李海龙, 鲁亮, 刘起勇	2012, 20(2): 193–198
中国微生物物种多样性研究进展	郭良栋	2012, 20(5): 572–580
REDD+ 活动对生物多样性保护的潜在影响	雪明, 安丽丹, 武曙红, 徐基良	2013, 21(2): 238–244
Beta 多样性研究进展	陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖焱	2010, 18(4): 323–335
植物 DNA 条形码促进系统发育群落生态学发展	裴男才, 张金龙, 米湘成, 葛学军	2011, 19(3): 284–294

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

题目 Title	作者 Author	年, 卷, 期, 页码 Year, Issue Vol., Pages
马鞍列岛岩礁生境鱼类群落生态学	汪振华, 章守宇, 陈清满, 许强, 王凯	2012, 20(1): 41–50
沿海海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构	卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷	2014, 22(4): 438–448
运用植物区系质量指数快速评估湿地植被恢复成效	彭婉婷, 罗鹏, 刘长青, 唐荣华, 潘远智	2014, 22(5): 564–573
《名古屋议定书》的主要内容及其潜在影响	薛达元	2011, 19(1): 113–119
近十年中国生物入侵研究进展	鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博	2012, 20(5): 581–611
中国野生大豆的遗传多样性和生态特异性分析	丁艳来, 赵团结, 盖钧镒	2008, 16(2): 133–142
气候变化对鸟类影响的研究进展	吴伟伟	2012, 20(1): 108–115
淀山湖浮游植物群落特征及其演替规律	王丽卿	2011, 19(1): 48–56
太湖大型底栖动物群落结构及多样性	蔡永久	2010, 18(1): 50–59
合成生物学生物安全风险评价与管理	关正君	2012, 20(2): 138–150
中国 1,334 种兰科植物就地保护状况评价	秦卫华	2012, 20(2): 177–183
地形、邻株植物及自身大小对红楠幼树生长与存活的影响	童跃伟	2013, 21(3): 269–277
中国草地生物多样性监测网络的指标体系及实施方案	万宏伟	2013, 21(6): 639–650
植物 DNA 条形码研究进展	宁淑萍	2008, 16(5): 417–425
植物群落清查的主要内容、方法和技术规范	方精云	2009, 17(6): 533–548
森林种子雨研究进展与展望	杜彦君	2012, 20(1): 94–107
生物多样性综合评价方法研究	万本太, 徐海根, 丁晖, 刘志磊, 王捷	2007, 15(1): 97–106
洞庭湖湿地与农田土壤动物多样性研究	韩立亮, 王勇, 王广力, 张美文, 李波	2007, 15(2): 199–206
生物多样性分布格局的地史成因假说	唐志尧	2009, 17(6): 635–643
内蒙古草原不同植物功能群及物种对土壤微生物组成的影响	陈颖	2012, 20(1): 59–65
不同氮素水平下入侵种豚草与本地种黄花蒿、蒙古蒿的竞争关系	王晋萍	2012, 20(1): 3–11
从线粒体控制区全序列变异看短颌鲚和湖鲚的物种有效性	唐文乔, 胡雪莲, 杨金权	2007, 15(3): 224–231
湄洲湾潮间带底栖生物多样性	黄雅琴	2010, 18(2): 156–161
土壤微生物学特性对土壤健康的指示作用	周丽霞, 丁明懋	2007, 15(2): 162–171
局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说	方精云	2009, 17(6): 605–612
稻草覆盖与间作三叶草对丘陵茶园土壤微生物群落功能的影响	徐华勤, 肖润林, 宋同清, 罗文, 任全, 黄瑶	2008, 16(2): 166–174
土壤微生物多样性影响因素及研究方法的现状与展望	周桔, 雷霆	2007, 15(3): 306–311
ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用	王运生	2007, 15(4): 365–372
土壤生物多样性的研究概况与发展趋势	傅声雷	2007, 15(2): 109–115

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录3 《生物多样性》入选 CNKI 生物学领域 TOP 1% 论文

Appendix 3 Biodiversity Science selected as the CNKI top 1% papers in biology

题目 Title	作者 Author(s)	年, 期 Year, Issue
生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用	朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆	2013 年 01 期
红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景	李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云	2014 年 06 期
近十年中国生物入侵研究进展	鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博	2012 年 05 期
土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考	贺纪正, 李晶, 郑袁明	2013 年 04 期
中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析	闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 曾宪锋, 张勇, 陈丽, 刘演, 马海英, 齐淑艳, 马金双	2014 年 05 期
环境抗生素抗性基因研究进展	苏建强, 黄福义, 朱永官	2013 年 04 期
中国哺乳动物多样性(第 2 版)	蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚	2017 年 08 期
最大熵原理及其在生态学研究中的应用	邢丁亮, 郝占庆	2011 年 03 期
地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响	丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁	2011 年 02 期
基于 MAXENT 模型的秦岭山系黑熊潜在生境评价	齐增湘, 徐卫华, 熊兴耀, 欧阳志云, 郑华, 甘德欣	2011 年 03 期
湖泊水体细菌多样性及其生态功能研究进展	任丽娟, 何聃, 邢鹏, 王毓菁, 吴庆龙	2013 年 04 期
浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征	杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华	2011 年 02 期
生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望	徐炜, 马志远, 井新, 贺金生	2016 年 01 期
中国哺乳动物多样性	蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺	2015 年 03 期
探讨我国森林野生动物红外相机监测规范	肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟	2014 年 06 期
监测是评估生物多样性保护进展的有效途径	马克平	2011 年 02 期
中国海草的多样性、分布及保护	郑凤英, 邱广龙, 范航清, 张伟	2013 年 05 期
《名古屋议定书》的主要内容及其潜在影响	薛达元	2011 年 01 期
InDel 标记的研究和应用进展	杨洁, 赫佳, 王丹碧, 施恩, 杨文字, 耿其芳, 王中生	2016 年 02 期
微卫星标记中的无效等位基因	文亚峰, Kentaro Uchiyama, 韩文军, Saneyoshi Ueno, 谢伟东, 徐刚标, Yoshihiko Tsumura	2013 年 01 期
小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构	徐丽娜, 金光泽	2012 年 04 期
北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性	祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国	2011 年 02 期
中国两栖动物受威胁现状评估	江建平, 谢锋, 臧春鑫, 蔡蕾, 李成, 王斌, 李家堂, 王杰, 胡军华, 王燕, 刘炯宇	2016 年 05 期
国外生态保护地体系对我国生态保护红线划定与管理的启示	刘冬, 林乃峰, 邹长新, 游广永	2015 年 06 期
天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化	白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊	2013 年 03 期
Maxent 模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响	朱耿平, 乔慧捷	2016 年 10 期
青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系	张中华, 周华坤, 赵新全, 姚步青, 马真, 董全民, 张振华, 王文颖, 杨元武	2018 年 02 期
以国家公园为主体的自然保护地体系立法思考	吕忠梅	2019 年 02 期
青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响	刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全	2015 年 04 期
利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异	贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Melissa Songer, 蔡琼, 何祥博, 朱云	2014 年 06 期
植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望	雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇	2016 年 08 期
论生态保护红线的类型划分与管控	邹长新, 王丽霞, 刘军会	2015 年 06 期
提高生态位模型转移能力来模拟入侵物种的潜在分布	朱耿平, 刘强, 高玉葆	2014 年 02 期
中国大陆自然保护地概况及分类体系构想	彭杨靖, 樊简, 邢韶华, 崔国发	2018 年 03 期
海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化	卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽	2013 年 03 期
中国生态环境脆弱区范围界定	刘军会, 邹长新, 高吉喜, 马苏, 王文杰, 吴坤, 刘洋	2015 年 06 期
淀山湖浮游植物群落特征及其演替规律	王丽卿, 施荣, 季高华, 范志锋, 程婧蕾	2011 年 01 期

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

题目 Title	作者 Author(s)	年, 期 Year, Issue
基于生态保护红线的生态安全格局构建	徐德琳, 邹长新, 徐梦佳, 游广永, 吴丹	2015 年 06 期
弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15ha 监测样地的树种组成与空间分布	王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军	2014 年 02 期
亚热带常绿阔叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异	唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国	2016 年 03 期
东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地:物种组成与群落结构	刘海丰, 李亮, 桑卫国	2011 年 02 期
生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念	洪德元	2016 年 09 期
生物 DNA 条形码:十年发展历程、研究尺度和功能	裴男才, 陈步峰	2013 年 05 期
中国国家级陆地自然保护区分布及其与人类活动和自然环境的关系	赵广华, 田瑜, 唐志尧, 李俊生, 曾辉	2013 年 06 期
物种共存理论研究进展	储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良	2017 年 04 期
中国国家公园体制及发展思路探析	唐小平	2014 年 04 期
中国爬行纲动物分类厘定	蔡波, 王跃招, 陈跃英, 李家堂	2015 年 03 期
植物区系地理研究现状及发展趋势	孙航, 邓涛, 陈永生, 周卓	2017 年 02 期
人为干扰下西洞庭湖湿地景观格局变化及冬季水鸟的响应	刘云珠, 史林鹭, 朵海瑞, 彭波涌, 吕偲, 朱轶, 雷光春	2013 年 06 期
气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟	应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 沈泽昊	2016 年 04 期
中国自然保护地空间重叠分析与保护地体系优化整合对策	马童慧, 吕偲, 雷光春	2019 年 07 期
宝天曼落叶阔叶林样地栓皮栎种群空间格局	袁志良, 王婷, 朱学灵, 沙迎迎, 叶永忠	2011 年 02 期
基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测:现状、问题与前景	朱淑怡, 段菲, 李晟	2017 年 10 期
自然保护地保护成效评估:进展与展望	王伟, 辛利娟, 杜金鸿, 陈冰, 刘方正, 张立博, 李俊生	2016 年 10 期
古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响	曹科, 饶米德, 余建中, 刘晓娟, 米湘成, 陈建华	2013 年 05 期
中国西沙群岛植物多样性	童毅, 简曙光, 陈权, 李玉玲, 邢福武	2013 年 03 期
海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征	许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆土寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣	2015 年 02 期
城市公共绿地常见木本植物组成对鸟类群落的影响	王勇, 许洁, 杨刚, 李宏庆, 吴时英, 唐海明, 马波, 王正寰	2014 年 02 期
论国家公园建设的公众参与	张婧雅, 张玉钧	2017 年 01 期
DNA 条形码技术在青海海东地区小型兽类鉴定中的应用	马英, 李海龙, 鲁亮, 刘起勇	2012 年 02 期
广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间格局分析	郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨	2015 年 02 期
古田山常绿阔叶林主要树种 2002—2007 年间更新动态	汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚	2011 年 02 期
沿海海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构	卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷	2014 年 04 期
鸟类学研究:过去二十年的回顾和对中国未来发展的建议	王勇, 张正旺, 郑光美, 李建强, 徐基良, 马志军, Atilio Luis Biancucci	2012 年 02 期
整合我国自然保护区体系,依法建设国家公园	欧阳志云, 徐卫华	2014 年 04 期
基于 Maxent 的两种入侵性鱼类(麦穗鱼和鲫)的全球适生区预测	张熙骛, 隋晓云, 吕植, 陈毅峰	2014 年 02 期
中国被子植物科属概览:依据 APG III 系统	刘冰, 叶建飞, 刘夙, 汪远, 杨永, 赖阳均, 曾刚, 林秦文	2015 年 02 期
植物繁殖生态学的若干重要问题	任明迅, 姜新华, 张大勇	2012 年 03 期
吉林珲春自然保护区东北虎和东北豹及其有蹄类猎物的多度与分布	肖文宏, 冯利民, 赵小丹, 杨海涛, 窦海龙, 程艳超, 牟溥, 王天明, 葛剑平	2014 年 06 期
毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响	欧阳明, 杨清培, 陈昕, 杨光耀, 施建敏, 方向民	2016 年 06 期
“整合物种概念”和“分化路上的物种”	刘健全	2016 年 09 期
中国常绿阔叶林 8 大动态监测样地植被的综合比较	宋永昌, 阎恩荣, 宋坤	2015 年 02 期
宝天曼落叶阔叶林土壤细菌多样性	赵爱花, 杜晓军, 臧婧, 张守仁, 焦志华	2015 年 05 期
基于不同零模型的点格局分析	王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 王伟, 刘芳	2012 年 02 期
中国高等植物多样性	王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁	2015 年 02 期
极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响	杨文忠, 向振勇, 张珊珊, 康洪梅, 史富强	2015 年 03 期
构建大尺度绿色廊道,保护区域生物多样性	穆少杰, 周可新, 方颖, 朱超	2014 年 02 期
青海湖嗜盐微生物系统发育与种群多样性	朱德锐, 刘建, 韩睿, 沈国平, 杨芳, 龙启福, 刘德立	2012 年 04 期

题目 Title	作者 Author(s)	年, 期 Year, Issue
应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例	陈立军, 束祖飞, 肖治术	2019年03期
弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系	黄甫昭, 王斌, 丁涛, 向悟生, 李先琨, 周爱萍	2014年02期
基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹 (<i>Panthera uncia</i>) 的研究	唐卓, 杨建, 刘雪华, 王鹏彦, 李周园	2017年01期
三江源国家公园功能分区与目标管理	付梦娣, 田俊量, 朱彦鹏, 田瑜, 赵志平, 李俊生	2017年01期
利用红外相机调查四川卧龙国家级自然保护区鸟兽多样性	施小刚, 胡强, 李佳琦, 唐卓, 杨建, 李文静, 申小莉, 李晟	2017年10期
生态保护第一、国家代表性、全民公益性——中国国家公园体制建设的三大理念	杨锐	2017年10期
凋落物分解过程中土壤微生物群落的变化	李姗姗, 王正文, 杨俊杰	2016年02期
论极小种群野生植物的研究及科学保护	孙卫邦, 韩春艳	2015年03期
中国 1,334 种兰科植物就地保护状况评价	秦卫华, 蒋明康, 徐网谷, 贺昭和	2012年02期
红外相机技术在我国自然保护地野生动物清查与评估中的应用	肖治术	2019年03期
武夷山中亚热带常绿阔叶林样地的群落特征	丁晖, 方炎明, 杨青, 陈晓, 袁发银, 徐辉, 何立恒, 严靖, 陈婷婷, 余朝健, 徐海根	2015年04期
关于建立国家公园体制的思考	朱春全	2014年04期
艾比湖流域杜加依林荒漠植物群落多样性及优势种生态位	龚雪伟, 吕光辉	2017年01期
山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测	宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民	2014年06期
探讨基于红外相机技术对大型猫科动物及其猎物的种群评估方法	李治霖, 康霭黎, 郎建民, 薛延刚, 任毅, 朱志文, 马建章, 刘培琦, 姜广顺	2014年06期
利用红外相机调查湖南高望界国家级自然保护区鸟兽多样性	刘芳, 宿秀江, 李迪强, 王本忠, 张自亮	2014年06期
中国国家公园顶层制度设计的实践与创新	王毅	2017年10期
次生常绿阔叶林的群落结构与物种组成: 基于浙江乌岩岭 9 ha 森林动态样地	仲磊, 张杨家豪, 卢品, 顾雪萍, 雷祖培, 蔡延奔, 郑方东, 孙义方, 于明坚	2015年05期
天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应	王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 谢锦, 何平, 宋成程, 孙雪娇	2016年03期
基于 MaxEnt 模型预测白唇鹿的潜在分布区	崔绍朋, 罗晓, 李春旺, 胡慧建, 蒋志刚	2018年02期
黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征	丁晖, 方炎明, 杨新虎, 袁发银, 何立恒, 姚剑飞, 吴俊, 迟斌, 李垚, 陈水飞, 陈婷婷, 徐海根	2016年08期
通过红色名录评估研究中国内陆鱼类受威胁现状及其成因	曹亮, 张鸮, 臧春鑫, 曹文宣	2016年05期
《中国生物多样性红色名录》的制定及其对生物多样性保护的意义	臧春鑫, 蔡蕾, 李佳琦, 吴晓蕾, 李晓光, 李俊生	2016年05期
森林动态大样地是生物多样性科学综合研究平台	马克平	2017年03期
基于生态位模型预测野生油茶种的潜在分布	崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊	2016年10期
中国被子植物濒危等级的评估	覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新	2017年07期
基于保护地役权的自然保护地适应性管理方法探讨: 以钱江源国家公园体制试点区为例	王宇飞, 苏红巧, 赵鑫蕊, 苏杨, 罗敏	2019年01期
中国西北荒漠区植物物种丰富度分布格局及其环境解释	王健铭, 王文娟, 李景文, 冯益明, 吴波, 卢琦	2017年11期
古田山森林动态监测样地内鸟兽种群动态的红外相机监测	斯幸峰, 丁平	2014年06期
中国两栖、爬行动物更新名录	王凯, 任金龙, 陈宏满, 吕植桐, 郭宪光, 蒋珂, 陈进民, 李家堂, 郭鹏, 王英永, 车静	2020年02期
神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护	谢宗强, 中国珍, 周友兵, 樊大勇, 徐文婷, 高贤明, 杜彦君, 熊高明, 赵常明, 祝燕, 赖江山	2017年05期
紫茎泽兰入侵对土壤细菌的群落组成和多样性的影响	朱珣之, 李强, 李扬苹, 韩洪波, 马克平	2015年05期
通过红色名录评估研究中国哺乳动物受威胁现状及其原因	蒋志刚, 李立立, 罗振华, 汤宋华, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 平晓鸽, 方红霞	2016年05期
利用红外相机监测西双版纳森林动态样地的野生动物多样性	张明霞, 曹林, 权锐昌, 肖治术, 杨小飞, 张文富, 王学志, 邓晓保	2014年06期

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

题目 Title	作者 Author(s)	年, 期 Year, Issue
自然保护区物种多样性保护价值评价方法	郭子良, 邢韶华, 崔国发	2017年03期
内蒙古草原不同植物功能群及物种对土壤微生物组成的影响	陈颖, 李肖肖, 应娇妍, 梁存柱, 白永飞	2012年01期
青藏高原高寒草地地下生物多样性: 进展、问题与展望	刘安榕, 杨腾, 徐炜, 上官子健, 王金洲, 刘慧颖, 时玉, 褚海燕, 贺金生	2018年09期
利用红外相机技术对四川王朗国家级自然保护区野生动物物种多样性的初步调查	田成, 李俊清, 杨旭煜, 余麟, 袁丹, 黎运喜	2018年06期
青藏高原特有种植物区系特征及多样性分布格局	于海彬, 张镫鲤, 刘林山, 陈朝, 祁威	2018年02期
湖北七姊妹山亚热带常绿阔叶阔叶混交林的物种组成和群落结构	姚良锦, 姚兰, 易咏梅, 艾训儒, 冯广, 刘峻城, 林勇, 黄伟, 丁易, 臧润国	2017年03期
中国高山植物区系地理格局与环境和空间因素的关系	沈泽昊, 杨明正, 冯建孟, 李新辉, 彭培好, 郑智	2017年02期
卡拉麦里山有蹄类自然保护区水源地亚高山野驴的活动节律: 基于红外相机监测数据	吴洪潘, 初红军, 王渊, 马建伟, 葛炎, 布兰	2014年06期
通过红色名录评估探讨中国爬行动物受威胁现状及原因	蔡波, 李家堂, 陈跃英, 王跃招	2016年05期
中国国家公园体制改革: 回顾与前瞻	王毅, 黄宝荣	2019年02期
论保护地分类与以国家公园为主体的中国保护地建设	蒋志刚	2018年07期
西双版纳种子植物物种多样性的垂直格局及机制	徐翔, 张化永, 谢婷, 孙青青, 田永兰	2018年07期
社区为主体的保护: 对三江源国家公园生态管护公益岗位的思考	赵翔, 朱子云, 吕植, 肖凌云, 梅索南措, 王昊	2018年02期
中国裸子植物的物种多样性格局及其影响因素	吕丽莎, 蔡宏宇, 杨永, 王志恒, 曾辉	2018年11期
基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估	肖治术, 陈立军, 宋相金, 束祖飞, 肖荣高, 黄小群	2019年03期
中国极小种群野生植物的保护现状评估	张则瑾, 郭焱培, 贺金生, 唐志尧	2018年06期
中国入侵克隆植物入侵性、克隆方式及地理起源	王宁, 李卫芳, 周兵, 闫小红	2016年01期
利用红外相机视频数据进行库姆塔格沙漠地区野骆驼集群行为研究的可行性	薛亚东, 刘芳, 张于光, 李迪强	2014年06期
浙江七星列岛海洋特别保护区主要鱼类功能群划分及生态位分析	胡成业, 水玉跃, 田阔, 李良, 覃胡林, 张春草, 冀萌萌, 水柏年	2016年02期
“野生动物”的概念框架和术语定义	曾岩, 平晓鸽, 魏辅文	2020年05期
贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析	穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军	2019年06期
中国熊蜂多样性、人工利用与保护策略	黄家兴, 安建东	2018年05期
鼎湖山亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征	桂旭君, 练璐瑜, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉	2019年06期
运用红外相机和样线法调查黑龙江双河自然保护区兽类资源	张鹏, 姜广顺, 肖治术	2014年06期
花坪保护区鸟兽物种的红外相机初步监测	汪国海, 施泽攀, 刘秀菊, 周岐海, 肖治术	2014年06期
古田山 10 种主要森林群落类型的 α 和 β 多样性格局及影响因素	翁昌露, 张田田, 巫东豪, 陈声文, 金毅, 任海保, 于明坚, 罗媛媛	2019年01期
贵州梵净山国家级自然保护区鸟兽红外相机监测	张明明, 杨朝辉, 王丞, 王娇娇, 胡灿实, 雷孝平, 石磊, 粟海军, 李佳琦	2019年07期
基于环境 DNA-宏条形码技术的水生生态系统入侵生物的早期监测与预警	李晗溪, 黄雪娜, 李世国, 战爱斌	2019年05期
江源国家公园体制试点区功能分区对黑麝保护的有效性评估	余建平, 申云逸, 宋小友, 陈小南, 李晟, 申小莉	2019年01期
水杉原生种群结构及空间分布格局	黄小, 朱江, 姚兰, 艾训儒, 王进, 吴漫玲, 朱强, 陈绍林	2020年04期
四川邛崃山脉雪豹与散放牦牛潜在分布重叠与捕食风险评估	史晓昀, 施小刚, 胡强, 官天培, 付强, 张剑, 姚蒙, 李晟	2019年09期
东北虎豹生物多样性红外相机监测平台概述	王天明, 冯利民, 杨海涛, 鲍蕾, 王红芳, 葛剑平	2020年09期
土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应	李世雄, 王彦龙, 王玉琴, 尹亚丽	2021年01期
植物园与野生植物迁地保护	文香英, 陈红锋	2022年01期
关于我国国家植物园体系建设的一点思考	陈进	2022年01期

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录4 《生物多样性》2013–2022年的文章总被引次数最多的前20篇文章(CNKI,2022年10月30日)

Appendix 4 The top20 highly cited papers by Chinese journals in *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from CNKI database, 2022-10-30)

题目 Title	作者 Author(s)	年 Year	卷 Vol.	期 Issue	被引频次 Citations
中国脊椎动物红色名录 Red List of China's Vertebrates	蒋志刚等 Jiang ZG et al	2016	24	05	607
生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用 Ecological niche modeling and its applications in biodiversity conservation	朱耿平等 Zhu GP et al	2013	21	01	374
红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景 Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: review and outlook	李晟等 Li S et al	2014	22	06	289
土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考 Thoughts on the microbial diversity-stability relationship in soil ecosystems	贺纪正等 He JZ et al	2013	21	04	228
中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析 The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants	闫小玲等 Yan XL et al	2014	22	05	218
环境抗生素抗性基因研究进展 Antibiotic resistance genes in the environment	苏建强等 Su JQ et al	2013	21	04	201
中国高等植物受威胁物种名录 Threatened Species List of China's Higher Plants	覃海宁等 Qin HN et al	2017	25	07	185
中国哺乳动物多样性(第2版) China's mammal diversity (2nd edition)	蒋志刚等 Jiang ZG et al	2017	25	08	181
红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用 Applications of camera trapping to wildlife surveys in China	肖治术等 Xiao ZS et al	2014	22	06	168
湖泊水体细菌多样性及其生态功能研究进展 Bacterial diversity and ecological function in lake water bodies	任丽娟等 Ren LJ et al	2013	21	04	152
生物多样性与生态系统多功能性:进展与展望 Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives	徐炜等 Xu W et al	2016	24	01	146
生态学多元数据排序分析软件 Canoco5 介绍 Canoco 5: a new version of an ecological multivariate data ordination program	赖江山 Lai JS	2013	21	06	145
中国哺乳动物多样性 China's mammalian diversity	蒋志刚等 Jiang ZG et al	2015	23	03	137
探讨我国森林野生动物红外相机监测规范 Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests	肖治术等 Xiao ZS et al	2014	22	06	135
中国海草的多样性、分布及保护 Diversity, distribution and conservation of Chinese seagrass species	郑凤英等 Zheng FY et al	2013	21	05	130
环境微生物的宏基因组学研究新进展 Recent advancement in microbial environmental research using metagenomics tools	孙欣等 Sun X et al	2013	21	04	126
InDel 标记的研究和应用进展 Progress in research and application of InDel markers	杨洁等 Yang J et al	2016	24	02	126
微卫星标记中的无效等位基因 Null alleles in microsatellite markers	文亚峰等 Wen YF et al	2013	21	01	117
中国两栖动物受威胁现状评估 Assessing the threat status of amphibians in China	江建平等 Jiang JP et al	2016	24	05	115
青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系 Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau	张中华等 Zhang ZH et al	2018	26	02	114

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录 5 《生物多样性》2013–2022 年发表的文章被 SCI 刊物引用最多的 20 篇(Web of Science,2022 年 10 月 30 日)

Appendix 5 The top20 most cited papers cited by SCI journals for articles during2013-2022 (Web of Science, September20,2022)

题目 Title	作者 Author(s)	发表年份 Publishing year	卷 Vol.	期 Issue	引用量 Citing Articles
Red List of China's Vertebrates	Jiang, Zhigang; Jiang, Jianping; Wang, Yuezhao; Zhang, E.; Zhang, Yanyun; Li, Lili; Xie, Feng; Cai, Bo; Cao, Liang; Zheng, Guangmei; Dong, Lu; Zhang, Zhengwang; Ding, Ping; Luo, Zhenhua; Ding, Changqing; Ma, Zhijun; Tang, Songhua; Cao, Wenxuan; Li, Chunwang; Hu, Huijian; Ma, Yong; Wu, Yi; Wang, Yingxiang; Zhou, Kaiya; Liu, Shaoying; Chen, Yueying; Li, Jiatang; Feng, Zuojian; Wang, Yan; Wang, Bin; Li, Cheng; Song, Xuelin; Cai, Lei; Zang, Chunxin; Zeng, Yan; Meng, Zhibin; Fang, Hongxia; Ping, Xiaoge	2016	24	5	177
Threatened Species List of China's Higher Plants	Qin, Haining; Yang, Yong; Dong, Shiyong; He, Qiang; Jia, Yu; Zhao, Lina; Yu, Shengxiang; Liu, Huiyuan; Liu, Bo; Yan, Yuehong; Xiang, Jianying; Xia, Nianhe; Peng, Hua; Li, Zhenyu; Zhang, Zhixiang; He, Xingjin; Yin, Linke; Lin, Yulin; Liu, Quanru; Hou, Yuantong; Liu, Yan; Liu, Qixin; Cao, Wei; Li, Ji-anqiang; Chen, Shilong; Jin, Xiaohua; Gao, Tiangang; Chen, Wenli; Ma, Haiying; Geng, Yuying; Jin, Xiaofeng; Chang, Chaoyang; Jiang, Hong; Cai, Lei; Zang, Chunxin; Wu, Jianyong; Ye, Jianfei; Lai, Yangjun; Liu, Bing; Lin, Qinwen; Xue, Naxin	2017	25	7	152
The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants	Yan, Xiaoling; Liu, Quanru; Shou, Haiyang; Zeng, Xianfeng; Zhang, Yong; Chen, Li; Liu, Yan; Ma, Haiying; Qi, Shuyan; Ma, Jinshuang	2014	22	5	65
Diversity, distribution and conservation of Chinese seagrass species.	Zheng FengYing; Qiu GuangLong; Fan HangQing; Zhang Wei; Zheng, F. Y.; Qiu, G. L.; Fan, H. Q.; Zhang, W.	2013	21	5	57
"The integrative species concept" and "species on the speciation way"	Liu, Jianquan	2016	24	9	40
A revised taxonomy for Chinese reptiles	Cai, Bo; Wang, Yuezhao; Chen, Yueying; Li, Jiatang	2015	23	3	31
Plant species diversity and dynamics in forests invaded by Moso bamboo (<i>Phyllostachys edulis</i>) in Tianmu Mountain Nature Reserve	Bai, Shangbin; Zhou, Guomo; Wang, Yixiang; Liang, Qianqian; Chen, Juan; Cheng, Yanyan; Shen, Rui	2013	21	3	31
The updated checklists of amphibians and reptiles of China	Wang, Kai; Ren, Jinlong; Chen, Hongman; Lyu, Zhitong; Guo, Xianguang; Jiang, Ke; Chen, Jinmin; Li, Jiatang; Guo, Peng; Wang, Yingyong; Che, Jing	2020	28	2	29
Assessing the threat status of amphibians in China	Jiang, Jianping; Xie, Feng; Zang, Chunxin; Cai, Lei; Li, Cheng; Wang, Bin; Li, Jiatang; Wang, Jie; Hu, Junhua; Wang, Yan; Liu, Jiongyu	2016	24	5	28
Canoco 5: a new version of an ecological multivariate data ordination program	Lai, Jiangshan	2013	21	6	27

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

题目 Title	作者 Author(s)	发表年份 Publishing year	卷 Vol.	期 Issue	引用量 Citing Articles
Overview of higher plant diversity in China	Wang, Lisong; Jia, Yu; Zhang, Xianchun; Qin, Haining	2015	23	2	25
Ecological niche modeling and its applications in biodiversity conservation	Zhu, Gengping; Liu, Guoqing; Bu, Wenjun; Gao, Yubao	2013	21	1	24
Current status of wild tree peony species with special reference to conservation	Hong, De-Yuan; Zhou, Shiliang; He, Xingjin; Yuan, Junhui; Zhang, Yanlong; Cheng, Fangyun; Zeng, Xiuli; Wang, Yan; Zhang, Xiuxin	2017	25	7	23
Distribution of terrestrial national nature reserves in relation to human activities and natural environments in China	Zhao, Guanghua; Tian, Yu; Tang, Zhiyao; Li, Junsheng; Zeng, Hui	2013	21	6	22
Species diversity, pollination application and strategy for conservation of the bumblebees of China	Huang, Jiaying; An, Jiandong	2018	26	5	21
Location determination of ecologically vulnerable regions in China	Liu, Junhui; Zou, Changxin; Gao, Jixi; Ma, Su; Wang, Wenjie; Wu, Kun; Liu, Yang	2015	23	6	21
A checklist for the classification and distribution of China's freshwater crabs	Chu, Kelin; Ma, Xiaoping; Zhang, Zewei; Wang, Pengfei; Lu, Linna; Zhao, Qiang; Sun, Hongying	2018	26	3	19
China's mammal diversity (2nd edition)	Jiang, Zhigang; Liu, Shaoying; Wu, Yi; Jiang, Xuelong; Zhou, Kaiya	2017	25	8	19
China's mammalian diversity	Jiang, Zhigang; Ma, Yong; Wu, Yi; Wang, Yingxiang; Feng, Zuojian; Zhou, Kaiya; Liu, Shaoying; Luo, Zhenhua; Li, Chunwang	2015	23	3	19
Evaluating the threat status of higher plants in China	Qin, Haining; Zhao, Lina	2017	25	7	18
Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept	Hong, De-Yuan	2016	24	9	18

周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022618>.

附录 6 《生物多样性》2013–2022 年发表的文章下载最多的前 20 篇(CNKI,2022 年 10 月 30 日)

Appendix 6 The top20 highly downloaded papers in *Biodiversity Science* over the past 10 years (data from CNKI database, 2022-10-30)

题名 Title	作者 Author	年 Year	卷 Vol.	期 Period	下载次数 Download cites
环境微生物的宏基因组学研究新进展	孙欣等	2013	21	04	8714
基于新一代高通量测序的环境微生物转录组学研究进展	蔡元锋和贾仲君	2013	21	04	8302
土壤生态系统微生物多样性-稳定性关系的思考	贺纪正等	2013	21	04	8221
生物多样性与生态系统多功能性:进展与展望	徐炜等	2016	24	01	7605
环境抗生素抗性基因研究进展	苏建强等	2013	21	04	6642
生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用	朱耿平等	2013	21	01	6630
生态学多元数据排序分析软件 Canoco5 介绍	赖江山	2013	21	06	5120
植物功能性状、功能多样性与生态系统功能:进展与展望	雷羚洁等	2016	24	08	4732
青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系	张中华等	2018	26	02	4393
中国脊椎动物红色名录	蒋志刚等	2016	24	05	4123
中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析	闫小玲等	2014	22	05	3866
生物 DNA 条形码: 十年发展历程、研究尺度和功能	裴男才等	2013	21	05	3681
气候变化对野生植物的影响及保护对策	黎磊和陈家宽;	2014	22	05	3566
红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景	李晟等	2014	22	06	3565
物种共存理论研究进展	储诚进等	2017	25	04	3167
基因流存在条件下的物种形成研究述评: 生殖隔离机制进化	李忠虎等	2014	22	01	2902
以国家公园为主体的自然保护地体系立法思考	吕忠梅	2019	27	02	2749
被子植物 APG 分类系统评论	王伟等	2017	25	04	2707
中国海草的多样性、分布及保护	郑凤英等	2013	21	05	2602
中国哺乳动物多样性	蒋志刚等	2015	23	03	2541



•编者按• 创刊30周年纪念专辑

中国生物多样性研究的30个核心问题

张健¹, 孔宏智², 黄晓磊³, 傅声雷⁴, 郭良栋⁵, 郭庆华⁶, 雷富民⁷, 吕植⁸, 周玉荣², 马克平^{2*}

1. 华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站/全球变化与复杂生态系统研究中心, 上海 200241; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 3. 福建农林大学植物保护学院闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002; 4. 河南大学地理与环境学院, 河南开封 475004; 5. 中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101; 6. 北京大学地球与空间科学学院遥感与地理信息研究所, 北京 100871; 7. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 8. 北京大学生命科学学院自然保护与社会发展研究中心, 北京 100871

摘要: 在联合国《生物多样性公约》生效30年和《生物多样性》创刊30周年之际, 我们通过问卷调查从281名中国研究人员收集到763个生物多样性相关的研究问题, 通过归纳与整理, 并参考英国生态学会提出的100个生态学基本问题, 从中筛选出30个核心问题。这些问题涉及7个方面: 演化与生态(6个问题)、种群(4个问题)、群落与多样性(7个问题)、生态系统与功能(3个问题)、人类影响与全球变化(4个问题)、方法与监测(4个问题)、生物多样性保护(2个问题)。前5个方面主要聚焦在物种形成、生物多样性维持等的关键过程与机制、生物多样性与生态功能关系、全球变化对生物多样性的影响机制等, 第6方面主要涉及生物监测与预测、数据共享等, 第7方面涉及多样性保护、自然与人类健康关系这两个与公众息息相关的重要话题。这30个问题的筛选难免存在偏颇, 希望能以此为契机, 促进我国生物多样性研究人员对本领域核心问题的深入思考与探讨。

关键词: 演化; 种群生态学; 群落生态学; 生态系统功能; 生物多样性监测; 生物多样性保护

张健, 孔宏智, 黄晓磊, 傅声雷, 郭良栋, 郭庆华, 雷富民, 吕植, 周玉荣, 马克平 (2022) 中国生物多样性研究的30个核心问题. 生物多样性, 30, 22609. doi: 10.17520/biods.2022609.

Zhang J, Kong HZ, Huang XL, Fu SL, Guo LD, Guo QH, Lei FM, Lü Z, Zhou YR, Ma KP (2022) Thirty key questions for biodiversity science in China. Biodiversity Science, 30, 22609. doi: 10.17520/biods.2022609.

Thirty key questions for biodiversity science in China

Jian Zhang¹, Hongzhi Kong², Xiaolei Huang³, Shenglei Fu⁴, Liangdong Guo⁵, Qinghua Guo⁶, Fumin Lei⁷, Zhi Lü⁸, Yurong Zhou², Keping Ma^{2*}

1 Center for Global Change and Complex Ecosystems, Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

3 State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002

4 Key Laboratory of Geospatial Technology for Middle and Lower Yellow River Regions, Ministry of Education; College of Geography and Environmental Science, Henan University, Kaifeng, Henan 475004

5 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

6 Institute of Remote Sensing and Geographic Information System, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871

7 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

8 Center for Nature and Society, College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

ABSTRACT

Aim & Method: On the 30th anniversary of the implementation of the Convention on Biological Diversity and the establishment of the journal *Biodiversity Science*, we conducted questionnaire surveys from Chinese biodiversity researchers to gather the crucial questions in biodiversity science, and finally collected 763 questions from 281 participants.

Results: By summarizing these questions and using the 100 fundamental questions of British Ecology Society as the

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

reference, we narrowed down these questions into 30 key questions, which is grouped into 7 subjects: evolution and ecology (6 questions), populations (4 questions), communities and diversity (7 questions), ecosystems and functioning (3 questions), human impacts and global change (4 questions), methods and monitoring (4 questions), and biodiversity conservation (2 questions). The first five subjects mainly focus on the important processes and mechanisms of speciation and biodiversity maintenances, the relation between biodiversity and ecosystem functioning, and the consequences of global change in biodiversity; the sixth subject focus on biodiversity monitoring, prediction and data sharing; the last subject covers the key issues in conservation and the connections between nature and human health.

Prospect: Although some biases certainly exist in the selection of these questions, we hope that the 30 key questions could stimulate critical thinking and promote in-depth discussions among Chinese biodiversity researchers.

Key words: evolution; population ecology; community ecology; ecosystem functioning; biodiversity monitoring; biodiversity conservation

科学研究是不断发现问题、提出问题和解决问题的过程,凝练核心科学问题对一个学科的发展至关重要。2005年, *Science*在创刊125周年之际发布了125个最具挑战性的科学问题,其中不少与生态学和生物多样性密切相关(Kennedy & Norman, 2005)。2013年,英国生态学会在学会成立100周年之际筛选了生态学研究的100个基本问题(Sutherland et al, 2013),为生态学发展提供了重要参考。

1992年6月1日,《生物多样性公约》由联合国环境规划署发起的政府间谈判委员会第七次会议在内罗毕通过,成为生物多样性领域的重要里程碑。在过去30年间,中国生物多样性科学与保护取得了快速发展,研究队伍不断壮大,自然保护地体系不断完善,新的研究问题也不断涌现。为梳理中国生物多样性领域在过去30年的发展,在《生物多样性》创刊30周年之际,编委会组织国内本领域的学者来共同凝练生物多样性研究的30个核心问题。通过两轮的问题征集,共收到来自281名研究人员的763个问题。其中,来自编委会成员和特约顾问(共72人)的233个,来自其他研究者(共209人)的530个。这些问题涉及到生物多样性研究的诸多领域,从中筛选与归纳出30个核心问题,并非易事。参考英国生态学会的100个生态学基本问题的分类方式(Sutherland et al, 2013),并结合所收集问题的一些特点,我们从演化与生态、种群、群落与多样性、生态系统与功能、人类影响与全球变化、方法与监测、生物多样性保护7个方面筛选出30个核心问题。

1 演化与生态

生物学家杜布赞斯基有句名言:“如果不考虑

演化,生物学的一切都没有意义”(Nothing in biology makes sense except in light of evolution)。生物多样性的研究当然也不例外。问题1和2在专家推荐的问题中多次出现,也包括在2005年*Science*列出的125个问题之中。物种是演化的基本单位(Simpson, 1951),也是生物多样性的基本单元。本刊2016年第9期专门组织专题对“什么是物种”(问题1)进行讨论,指出“生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念”(洪德元, 2016)。关于物种形成(问题2)和多样化机制(问题3)的研究历时已久,新的证据和假说不断涌现(薛成等, 2022)。在我国,东亚地区生物多样性的起源和演化问题尤为重要,季风气候、地理隔离、生态过程等如何影响并塑造当前的生物多样性格局仍是生物多样性研究的一个中心问题。同时,自然杂交、性选择、表型可塑性等都会影响物种形成(问题4-6),其内在的演化机制与生态意义仍待深入探究。

(1)什么是物种?

(2)什么决定了物种多样性?

(3)重要生物类群起源和多样化的过程、动因和机制是什么?

(4)自然杂交在生物适应性进化中的作用有哪些?

(5)生物性别多样性的演化机制与生态意义是什么?

(6)表型可塑性如何影响生物演化的路径?

2 种群

作为研究种群生长、存活、繁殖、灭绝等的分支学科,种群生态学是生态学中最成熟的分支,这与其坚实的数学根基和聚焦于物种分布和多度这些最基础的问题密切相关(Krebs, 2015)。生物种群

对环境的适应机制(问题7)是种群生态学的核心问题。在极端环境下,生物可能表现出不同的适应策略(问题8)。厘清种群衰减或灭绝的原因与机制(问题9)是开展物种保护的前提。理解上述问题以及提出切实可行的种群恢复策略都需要对种群生活史的深入了解(问题10)。本刊近年来针对不同生物种群组织了多个专刊来推动种群生态与保护的工作,如:2016年第5期“中国脊椎动物红色名录”(蒋志刚等,2016)、2017年第7期“中国高等植物红色名录”(覃海宁等,2017)、2020年第3期“中国极小种群野生植物保护”(许玥和臧润国,2022)、2022年第9期“中国猫科动物研究与保护”(李晟和王天明,2022)。

(7)物种对环境的适应机制是什么?

(8)物种如何适应极端环境(如:高山、深海等)?

(9)生物濒危或灭绝的原因与机制是什么?

(10)哪些生活史特征决定了自然种群的完整性及其对扰动的恢复力?

3 群落与多样性

自哈钦森在20世纪60年代提出“浮游生物悖论”(Hutchinson, 1961),群落生态学迎来了持续30多年的百家争鸣,新的理论和假说不断涌现(Vellend, 2016; 王少鹏等, 2022),但始终缺乏普适性的理论,以至于英国生态学家John Lawton指出“群落生态学一片混乱”(Community ecology is a mess)(Lawton, 1999)。2001年,Stephen Hubbell的专著《生物多样性与生物地理学的统一中性理论》(*The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*)开启了一轮新的论战(Hubbell, 2001),但关于“生物多样性是如何维持的”(问题11)目前仍缺少一个统一的理论体系(Vellend, 2016; Leibold & Chase, 2018; 王少鹏等, 2022)。稀有种作为群落物种组成的主体,理解其在维持多样性和生态系统功能中的作用(问题12)对于生物多样性研究和保护都具有重要意义。生物间相互作用是驱动群落过程与动态的关键,但关于同一营养级(种内和种间竞争)和不同营养级之间如何共同作用来影响群落构建尚不明确(问题13)。当前物种共存研究多聚焦在较小的局域群落,生态学家逐渐认识到局域尺度的多样性受到区域物种库、地质历史等的影响(Ricklefs, 1987);局域群

落的多样性是否以及如何受到区域群落的调控(问题14)对于理解多尺度的生物多样性维持至关重要。山地环境的异质性被认为是造成热带高生物多样性形成与维持的重要机制之一(Janzen, 1967),理解山地区域高的生物多样性及其成因(问题15)对我国和全球生物多样性保护都具有重要意义(Mi et al, 2021)。随着基因组学技术的快速发展,动植物与微生物共生关系(问题16)成为生物间相互作用研究的热点话题(高程等, 2022)。由于微型生物在演化策略、扩散方式等方面与大型生物存在较大差异,宏生态学(macroecology)的格局及其驱动机制在这些类群之间是否存在差异(问题17)?检验这一问题对于寻求生态学的普适性规律有重要意义(Vellend, 2016)。

(11)生物多样性是如何维持的?

(12)稀有物种对维持生物多样性和生态功能有多重要?

(13)生物间相互作用与营养级联如何影响生物多样性?

(14)局域群落的物种多样性在多大程度上受到扩散限制和区域物种库的调控?

(15)为什么山地系统具有更高的物种多样性?

(16)动植物与共生微生物的协同进化机制是什么?

(17)宏生态格局(如:物种-多度分布、种-面积关系)是否同样适用于大型生物和微型生物,以及同样的格局是否源于同样的生态过程?

4 生态系统与功能

生物多样性与生态系统功能关系是近年来生态学研究的热点话题。这一主题在我们收集的问题中出现次数也非常多。生物多样性与生态系统功能关系已通过控制实验和野外调查数据等进行检验,多数结果发现植物多样性越高,群落生产力越高、生态系统稳定性和抗入侵能力等也越强,但对结果的解释仍存在诸多争议,主要表现在实验或采样设计的有效性、多样性对生态系统功能作用的机理、野外与控制实验结果的一致性等(徐炜等, 2016)。不同营养级的生物多样性对生物系统多功能性的影响在很长时期内仍将是生态学的热点之一(问题18),尤其是地下生物多样性(土壤动物、微生物等)对地上生物的反馈机制及其对生态系统功能的影响机

制(傅声雷等, 2022)(问题19)。物种功能性状因代表了生物多样性的功能维度, 可能与生态功能存在更强的联系, 该假说的真实性尚需进一步的检验(问题20)。

(18)生物多样性变化如何影响和改变生态系统功能?

(19)地上与地下生物多样性的关联及其对生态系统功能的影响是怎样的?

(20)物种功能性状多大程度上可以预测群落特征以及生态系统功能变化?

5 人类影响与全球变化

人类活动极大地改变了地球上大部分地方的自然状况, 因人类威胁而濒临灭绝的物种比任何时候都多(IPBES, 2019)。生物入侵(刘艳杰等, 2022)、气候变化(井新等, 2022)、人类活动等正在重塑着局域、区域和全球尺度的生物物种组成、群落结构和生态系统功能(问题21), 一些关键的生物类群则面临着大范围的衰退(问题22)。近年来, 极端气候事件(如干旱、野火等)发生频率不断增加, 这些快速的环境变化对生物群落可能造成极大影响(问题23)。为应对这些急剧变化的环境, 联合国大会提出了“联合国生态恢复十年(2021–2030)”倡议, 退化生态系统的恢复需建立在生态学理论基础之上(问题24)。

(21)生物入侵、气候变化、人类活动等影响生物多样性的内在机制与演化后果是什么?

(22)关键生物类群(大型动物、顶级捕食者、传粉者等)衰退的关键影响因素和驱动机制是什么?

(23)生物群落如何响应与适应不断增加的极端气候事件?

(24)如何确定退化生态系统的修复目标并重建包括复杂营养级的生态系统稳定性与持续性?

6 方法与监测

地球上有多少物种存在(问题25)是生物多样性研究的最基本问题。我国在物种监测和编目等方面开展了大量基础性工作, 为了解我国物种多样性现状提供了重要资料(Mi et al, 2021), 但这些数据在生物类群(如昆虫、苔藓植物、土壤动物等)和地理区域等方面存在较大偏差。近年来, 新监测方法与

技术(如红外相机、遥感、基因组学、公众科学等)在极大地改变着我们的调查方式(问题26), 也在逐渐减少着在物种名录、分布、生活史特征、时间动态等方面的知识空缺(Hortal et al, 2015; 张健, 2017)。除了监测手段的革新, 生物多样性研究也需要在数据分析方法和思维方式上的改变。由于生命系统的复杂性, 生态学家常因研究结果的不可重复性及难以进行尺度推演和预测而备受批评(Currie, 2019), 生物多样性科学的发展需要通过数据分析方法的创新来提高其预测能力(问题27)。同时, 高质量的生物多样性研究也需要海量的、高质量的、可发现、可访问、可互操作和可再用的大数据作为支撑。推动高质量的生物多样性数据共享对于提升生物多样性研究深度和广度、科学制定多样性保护政策至关重要(问题28)。本刊出版的新物种年度报告(如2021年第8期、2022年第8期)、红外相机监测(如2014年第6期、2019年第3期、2021年第9期)、遥感监测(如2018年第8期)、数据论文(如2016年第12期、2021年第9期)等都是在这方面的探索与努力。

(25)地球上有多少物种? 中国有多少物种?

(26)如何开发和推广适用于生物多样性调查、监测和研究的新方法与新技术?

(27)如何结合多尺度、多类型的监测数据提高对生物多样性相关属性的预测精度?

(28)如何生产和共享高质量的生物多样性数据?

7 生物多样性保护

当前, 全球生物多样性正面临着人类活动、气候变化等的严重威胁。新冠疫情的暴发与蔓延也让我们认识到生物多样性与人类健康的紧密联系, 让我们重新审视人与自然之间的关系(吕植, 2020)。在我们收集到的问题中, 有很多是与生物多样性保护相关的, 涉及到不同生态系统的保护、自然保护地管理、国家公园建设、人类健康等, 我们将这些问题归纳为问题29–30。对于这两个问题的回答, 都没有单一的解决方案, 而是需要建立在上面提到的28个核心问题回答的基础之上, 构建与完善生物多样性科学、保护与管理的网络体系。

(29)如何建立保障生物多样性保护决策和行动科学性和有效性的机制?










(30)生物多样性如何影响人类精神与生理健康?

8 小结

本文从281名研究人员的763个问题中筛选出生物多样性研究的30个核心问题。这些问题部分反映了人们当前对生物多样性研究的认知程度。毋庸置疑, 这些问题的筛选难免存在偏颇。在《生物多样性》创刊30周年之际, 我们仅希望能够以此为契机, 促进我国生物多样性相关的研究人员对本领域核心问题的思考与探讨, 并不断“提出新的问题、新的可能性, 从新的角度来看旧问题”(Einstein & Infeld, 1938), 这样才标志着生物多样性科学的真正进步, 并为生物多样性保护的短期和长远目标与行动提供依据。

致谢: 感谢281名生物多样性研究者对调查问卷的反馈。感谢郝占庆教授的建议与讨论, 感谢华东师范大学王潇然、张然、杨贤宇、陈佳乐、王宇卓、田中平、刘鹏程等帮忙整理问卷。

ORCID

张健  <https://orcid.org/0000-0003-0589-6267>
孔宏智  <https://orcid.org/0000-0002-0034-0510>
黄晓磊  <https://orcid.org/0000-0002-6839-9922>
傅声雷  <https://orcid.org/0000-0003-1231-3461>
郭良栋  <https://orcid.org/0000-0002-5203-3192>
郭庆华  <https://orcid.org/0000-0002-1065-0838>
雷富民  <https://orcid.org/0000-0001-9920-8167>
吕植  <https://orcid.org/0000-0001-7428-2846>
马克平  <https://orcid.org/0000-0001-9112-5340>

参考文献

Currie DJ (2019) Where Newton might have taken ecology? *Global Ecology and Biogeography*, 28, 18–27.
Einstein A, Infeld L (1938) *The Evolution of Physics: The Growth of Ideas from Early Concepts to Relativity and Quanta*. Cambridge University Press, Cambridge.
Fu SL, Liu MQ, Zhang WX, Shao YH (2022) A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity. *Biodiversity Science*, 30, 22435. (in Chinese with English abstract) [傅声雷, 刘满强, 张卫信, 邵元虎 (2022) 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展. *生物多样性*, 30, 22435.]
Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. *生物多样性*, 24, 979–999.]

性, 24, 979–999.]
Hortal J, Bello F, Diniz-Filho JA, Lewinsohn T, Lobo J, Ladle R (2015) Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 46, 523–549.
Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137–145.
IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
Janzen DH (1967) Why mountain passes are higher in the tropics? *The American Naturalist*, 101, 233–249.
Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 501–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鄂, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 501–551.]
Jing X, Jiang SJ, Liu HY, Li Y, He JS (2022) Complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity. *Biodiversity Science*, 30, 22462. (in Chinese with English abstract) [井新, 蒋胜竞, 刘慧颖, 李昱, 贺金生 (2022) 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制. *生物多样性*, 30, 22462.]
Kennedy D, Norman C (2005) What don't we know? *Science*, 309, 75.
Krebs CJ (2015) One hundred years of population ecology: Successes, failures and the road ahead. *Integrative Zoology*, 10, 233–240.
Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177.
Leibold MA, Chase JM (2018) *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
Li S, Wang TM (2022) Progress in the research and conservation of China's Felidae species. *Biodiversity Science*, 30, 22560. (in Chinese) [李晟, 王天明 (2022) 中国猫科动物研究与保护进展. *生物多样性*, 30, 22560.]
Liu YJ, Huang W, Yang Q, Zheng YL, Li SP, Wu H, Ju RT, Sun Y, Ding JQ (2022) Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years. *Biodiversity Science*, 30,

22438. (in Chinese with English abstract) [刘艳杰, 黄伟, 杨强, 郑玉龙, 黎绍鹏, 吴昊, 鞠瑞亭, 孙燕, 丁建清 (2022) 近十年植物入侵生态学重要研究进展. 生物多样性, 30, 22438.]
- Lü Z (2020) Reassess wildlife conservation in the context of public health. *Biodiversity Science*, 28, 548-549. (in Chinese) [吕植 (2020) 重新审视野生动物与公共健康的关系. 生物多样性, 28, 539-540.]
- Mi XC, Feng G, Hu YB, Zhang J, Chen L, Corlett RT, Hughes AC, Pimm S, Schmid B, Shi SH, Svenning JC, Ma KP (2021) The global significance of biodiversity science in China: An overview. *National Science Review*, 8, nwab032.
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened Species List of China's Higher Plants. *Biodiversity Science*, 25, 696-744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 25, 696-744.]
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171.
- Simpson GG (1951) The species concept. *Evolution*, 5, 285-298.
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, Hails RS, Hays GC, Hodgson DJ, Hutchings MJ, Johnson D, Jones JPG, Keeling MJ, Kokko H, Kunin WE, Lambin X, Lewis OT, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland EJ, Norris K, Phillimore AB, Purves DW, Reid JM, Reuman DC, Thompson K, Travis JMJ, Turnbull LA, Wardle DA, Wiegand T (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101, 58-67.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Wang SP, Luo MY, Feng YH, Chu CJ, Zhang DY (2022) Theoretical advances in biodiversity research. *Biodiversity Science*, 30, 22410. (in Chinese with English abstract) [王少鹏, 罗明宇, 冯彦皓, 储诚进, 张大勇 (2022) 生物多样性理论最新进展. 生物多样性, 30, 22410.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55-71. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 24, 55-71.]
- Xu Y, Zang RG (2022) The theoretical and practical research on conservation of Wild Plants with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 30, 22505. (in Chinese with English abstract) [许玥, 臧润国 (2022) 中国极小种群野生植物保护理论与实践研究进展. 生物多样性, 30, 22505.]
- Xue C, Li BK, Lei TY, Shan HY, Kong HZ (2022) Advances on the origin and evolution of biodiversity. *Biodiversity Science*, 30, 22460. (in Chinese with English abstract) [薛成, 李波卡, 雷天宇, 山红艳, 孔宏智 (2022) 生物多样性起源与进化研究进展. 生物多样性, 30, 22460.]
- Zhang J (2017) Biodiversity science and macroecology in the era of big data. *Biodiversity Science*, 25, 355-363. (in Chinese with English abstract) [张健 (2017) 大数据时代的生物多样性科学与宏生态学. 生物多样性, 25, 355-363.]

(责任编辑: 周玉荣)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

生物多样性理论最新进展

王少鹏^{1*}, 罗明宇¹, 冯彦皓², 储诚进³, 张大勇⁴

1. 北京大学城市与环境学院生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 2. 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; 3. 中山大学生态学院, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275; 4. 北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875

摘要: 生物多样性是生态系统复杂性的重要特征, 理解多样性的形成和维持机制一直是理论生态学研究的核心议题。本文从三方面概述了生物多样性理论的最新进展。一是物种共存和群落构建, 总结了现代共存理论和基于过程的群落构建理论的新进展。二是物种相互作用, 综述了利用经验数据推断物种相互作用关系和强度的最新方法。三是生态-进化动态, 介绍了生态-进化模型的一般框架及其在生物多样性研究中的应用。最后对生物多样性理论的发展趋势做了展望, 特别是多尺度整合理论和全球变化下的预测理论。

关键词: 物种共存; 群落构建; 物种相互作用; 生态-进化动态

王少鹏, 罗明宇, 冯彦皓, 储诚进, 张大勇 (2022) 生物多样性理论最新进展. 生物多样性, 30, 22410. doi: 10.17520/biods.2022410.

Wang SP, Luo MY, Feng YH, Chu CJ, Zhang DY (2022) Theoretical advances in biodiversity research. Biodiversity Science, 30, 22410. doi: 10.17520/biods.2022410.

Theoretical advances in biodiversity research

Shaopeng Wang^{1*}, Mingyu Luo¹, Yanhao Feng², Chengjin Chu³, Dayong Zhang⁴

1 *Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871*

2 *State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020*

3 *School of Ecology, State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275*

4 *Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering of the Ministry of Education, Beijing Normal University, Beijing 100875*

ABSTRACT

Background & Aims: Biodiversity is a key feature of ecosystem complexity. Understanding the origination and maintenance of biodiversity has been a major task of theoretical ecology research. Here we reviewed recent advances in theoretical studies on biodiversity.

Progresses: We first summarized recent progress in modern coexistence theory and process-based community assembly theory. We then synthesized different approaches for inferring the presence and strengths of species interactions. Lastly, we introduced the general framework of eco-evolutionary models and their applications in biodiversity research.

Prospects: We ended with a brief discussion on future developments of biodiversity theory, particularly in integrating processes across scales and predicting biodiversity responses to global changes.

Key words: species coexistence; community assembly; species interactions; eco-evolutionary dynamics

生态学研究的核心任务是探寻自然生态系统中的模式, 揭示其背后的运行机制和规律, 从而预

测生态学过程、格局和动态(张大勇和王少鹏, 2020)。过去100多年来, 生态学研究从早期基于野

收稿日期: 2022-07-19; 接受日期: 2022-09-26

基金项目: 国家自然科学基金(31988102; 32122053; 31870505; 31925027)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shaopeng.wang@pku.edu.cn

外观测的归纳性总结, 逐渐转向归纳与演绎相结合的研究途径, 理论生态学方法应运而生。理论生态学研究立足经验数据的归纳性认识, 利用概念模型、数学模型、计算机模拟等手段推导各种生态过程和动态的逻辑后果, 阐释复杂生态系统中不同因子间的内在关联, 有助于探索生态学模式和规律。生物多样性是自然生态系统复杂性的重要表现形式, 理解生物多样性的形成和维持机制一直是理论生态学领域的核心议题。

《生物多样性》杂志于2020年组织出版了“二十一世纪的理论生态学”专辑, 针对从种群到生态系统的不同领域的相关理论和最新进展进行了综述(张大勇和王少鹏, 2020)。本文围绕“生物多样性”, 从3个方面概述近年来该领域的最新理论进展: 一是物种共存和群落构建, 该议题是理论生态学家最为关心的经典问题之一, 近些年在现代共存理论的推动下取得了诸多新的进展; 二是物种相互作用, 本文主要关注基于经验数据推断物种相互作用的强度和关系的研究进展, 这些研究是整合经验与理论分析、理解自然界中生物多样性模式和动态的基石; 三是生态-进化动态, 该议题是生态学理论研究的前沿之一, 为理解生物多样性格局提供了新的整合视角。对于近期已作综述的内容, 本文只作简要介绍, 并给出了相关文献, 以便读者参考。

1 物种共存和群落构建

1.1 物种共存理论

为了理解群落中物种的共存, 生态学家发展了一系列以生态位概念为核心的理论模型(Hubbell, 2001; Chase & Leibold, 2003; 储诚进等, 2017)。然而, 这些概念和模型往往偏重不同生物学过程与机制, 不利于形成统一化认识, 因此亟待一个整合理论框架。现代共存理论提供了一个这样的理论框架(Chesson, 2000, 2018, 2020)。现代共存理论是基于入侵准则(invasion criterion)建立的, 其核心思想是: 如果群落中任一物种在入侵由其他所有物种组成的处于稳态下的子群落时都有正的种群增长速率(称为入侵增长速率; invasion growth rate), 则所有物种可稳定共存(Chesson, 2000; Barabás et al, 2018; Grainger et al, 2019)。这是因为, 满足入侵准则意味着, 当群落中任一物种变得稀少时, 该物种都有正

的种群增长速率, 从而可以恢复到较高的种群大小, 因此竞争排除不会发生。那么, 物种入侵速率由什么决定? Chesson (2000)总结了两方面机制: 稳定化机制和均等化机制。稳定化机制(stabilizing mechanisms)指由于物种之间在利用资源、抵抗天敌等方面的生态位分化, 使得种间竞争弱于种内竞争, 从而当某一物种变得稀有时可以较快增长, 实现正的入侵速率; 均等化机制(equalizing mechanisms)指不同物种在环境中具有相似的平均适合度, 从而有相似的入侵速率。换言之, 稳定化机制对应着较大的生态位差异, 均等化机制对应着较小的适合度差异。特别地, 在两物种Lotka-Volterra竞争模型中, 稳定化机制定义为两物种的种间竞争系数相对于种内竞争系数的大小, 均等化机制定义为两物种受到(同种和异种)总体竞争强度的相似度。储诚进等(2017)对稳定化机制和均等化机制的理论定义、经验验证与应用做了详细阐述, 因此本文主要总结2017年以来现代共存理论的3个方面重要进展。

(1)拓展了稳定化机制和均等化机制的定义, 将其应用于不同生态系统和生态学问题的研究。稳定化和均等化机制作为物种相互作用的涌现特征, 通常是基于Lotka-Volterra模型定义的。近期研究将其扩展至资源竞争模型(Letten et al, 2016)、捕食模型(Chesson & Kuang, 2008; Chesson, 2018)、植物-土壤反馈模型(Kandlikar et al, 2019; Ke & Wan, 2020)、环境波动的竞争模型(Chesson, 2020)、优先者效应(priority effects; Ke & Letten, 2018; Grainger et al, 2019)、种间正相互作用(Johnson, 2021; Spaak et al, 2021)以及集合群落模型(metacommunity model; Luo et al, 2022)。这些进展加强了稳定化和均等化机制与具体生物学过程之间的联系。此外, 发展了适用于多物种群落的稳定化和均等化机制度量方法。通过量化不同物种的入侵速率, 稳定化机制可表示为不同物种的入侵速率的均值, 均等化机制可表示为各物种的入侵速率与均值的差异大小(Chesson, 2003; Carroll et al, 2011; Barabás et al, 2018)。但需要指出的是, 这一度量方法与传统的基于两物种Lotka-Volterra竞争模型的定义并不完全一致(Song et al, 2019)。基于类似思想, Spaak和de Laender (2020)从稳定化和均等化机制的内涵出发, 提出了物种水平的生态位差异和适合度差异度量

的一般性定义。该定义不依赖于具体模型形式,甚至可脱离模型、通过相应的实验设计直接从经验数据度量。以上这些扩展定义都是依赖于入侵速率的理论框架。[Saavedra等\(2017\)](#)突破了这一框架,基于结构稳定性理论给出结构生态位差异(structural niche differences)和结构适合度差异(structural fitness differences)的定义。关于结构稳定性理论的概念和应用,[宋础良\(2020\)](#)做了系统综述。简言之,结构稳定性度量的是给定群落结构(如相互作用系数矩阵)下,物种共存可允许的参数变异范围。在多物种Lotka-Volterra模型中,[Saavedra等\(2017\)](#)首先固定种间作用关系、给出了共存条件下物种内禀增长率的允许变异范围(称为共存域),然后以共存域的空间大小度量生态位差异,并以共存域的中心与物种的实际内禀增长率之间的差异度量适合度差异。该定义的一个优势是,可适用于任一物种数的群落,包括入侵准则不成立的群落([Barabás et al, 2018](#); [Schreiber et al, 2019](#)),并可用于探讨环境变化对物种共存的影响([宋础良, 2020](#))。

(2)发展了物种入侵速率的加性分解方法,有助于量化不同生态学过程与机制对物种共存的贡献。稳定化-均等化机制框架因其直观性和简洁性得到了广泛应用,但这一框架也存在一些局限性。一方面,两种机制都源于相同的、更为基本的生态学过程的影响,因此二者并不独立([Barabás et al, 2018](#); [Song et al, 2019](#));另一方面,稳定化机制和均等化机制均为概况性统计指标,难以将其与特定生态学过程联系起来,因此有学者提出这两个指标不应称为“机制”(mechanisms),而是“效应”(effects) ([Loreau et al, 2012](#); [Song et al, 2019](#))。近期有研究直接从入侵速率出发,通过量化不同生态学过程对物种入侵速率的影响,揭示物种共存的生态学机制([Barabás et al, 2018](#); [Ellner et al, 2019](#))。具体地,将入侵速率分解为不同模型参数组分,对应影响物种共存的不同机制,包括平均种群增长速率、相对非线性(relative nonlinearity)、储藏效应(storage effect)、空间协方差(spatial covariance)等([Chesson, 2000, 2018](#); [Barabás et al, 2018](#))。这一表达有利于将物种共存与相关生态学机制建立联系,但实际上由于其解析形式的复杂性而较少应用。最近[Ellner等\(2016, 2019\)](#)提出了利用数值模拟量化入侵速率的不同生

态学机制的方法。以温度波动对物种共存的影响为例,该方法的基本逻辑是,首先根据研究对象构造模型并利用经验数据拟合参数,然后分别模拟温度波动和温度恒定两种情形下的群落动态,比较两种情形下各个物种的入侵速率的差值。对于某一物种,如果该差值为正值,则表示温度波动可促进该物种的种群维持;反之,则不利于该物种的维持。如果温度波动对所有物种入侵速率的影响均为正值,并可减少不同物种入侵速率的差异,则温度波动可促进物种共存。基于这一方法,[Letten等\(2018\)](#)和[Hallett等\(2019\)](#)分别比较了相对非线性和时间储藏效应在酵母菌和植物群落共存中的相对贡献,[Shoemaker等\(2020\)](#)量化了环境资源和捕食者种群对消费者群落共存的影响。最近,[Ellner等\(2022\)](#)将该分解方法扩展至空间系统,解析种群空间分布的聚集性和统计随机性(demographic stochasticity)对物种共存的影响。

(3)开展了对现代共存理论的经验验证与应用。[Jonathan Levine](#)及其同事早期利用一年生草本植物拟合竞争模型计算两两物种生态位差异和适合度差异的方法([Levine & HilleRisLambers, 2009](#); [Kraft et al, 2015](#))得到了进一步推广和应用。例如,[Pérez-Ramos等\(2019\)](#)用10种地中海一年生草本植物研究了干旱对物种共存以及多样性-生产力关系的影响([Godoy et al, 2020](#)); [Hart等\(2019\)](#)用类似的方法研究了营养扩繁的水生植物浮萍(*Lemna minor*)和紫萍(*Spirodela polyrhiza*),结果发现竞争导致适合度差异而非生态位差异的快速进化;基于植物-土壤反馈模型([Kandlikar et al, 2019](#)),最新的一项整合分析发现植物-土壤反馈主要通过影响适合度差异而非生态位差异影响共存([Yan et al, 2022](#))。此外,[Carroll等\(2011\)](#)提出的基于相互入侵实验计算生态位差异和竞争能力差异的方法在早期应用([Narwani et al, 2013](#))的基础上也得到了进一步的应用。例如,[Grainger等\(2019\)](#)以花粉酵母为研究对象,利用相互入侵实验发现低糖分提高了优先者效应而高pH值降低适合度差异;[Lyu和Alexander \(2022\)](#)利用14种草本植物研究发现,竞争使得不同海拔物种能够更好地适应自身海拔,而生态位差异促进其与其他物种共存;[Li等\(2019\)](#)以11种淡水细菌为对象,研究了外来种和土著种的亲缘关系、生态位差异和适合

度差异对细菌入侵及其危害程度的影响。关于现代共存理论在入侵生态学中的更多应用,于文波和黎绍鹏(2020)作了系统综述。

1.2 群落构建理论

物种共存研究主要关注封闭的局域群落(local communities; 即无扩散和成种过程)中物种能否实现长期稳定存在。然而,自然界中生态群落都不是封闭的,而是与区域种库相连,因此理解局域群落的物种多样性格局需从多尺度、动态框架下进行(Tilman & Kareiva, 1997; HilleRisLambers et al, 2012; Leibold & Chase, 2017)。比如,即使两物种在封闭条件下无法在某一局地稳定共存,但来自区域种库的持续扩散可使得两物种在局域群落中长期维持(Loreau & Mouquet, 1999)。这提出了一个新的问题,区域尺度上物种多样性是如何维持的? Ricklefs (2008, 2015)提出了“区域群落”(regional community)的概念,并指出区域尺度的物种多度和分布的主要影响因素是宿主与特异化的病原体之间的协同进化,而非局域群落中起关键作用的竞争。总而言之,局域和区域尺度的物种多样性受不同过程调控,但二者之间又存在紧密联系。为了理解这一联系,Vellend (2010, 2016)提出了整合不同时空尺度过程的群落构建理论。朱璧如和张大勇(2011)对这一理论的基本思想做了概述,本文基于Vellend (2016)专著的最新系统总结,简要阐述这一理论。需要提到的是,张健等将这一专著译成了中文(Vellend, 2021),感兴趣的读者可参考。

Vellend (2016)将影响群落动态的生态学过程分为低层级和高层级过程,其中低层级过程指资源竞争、植物-土壤反馈等驱动种群动态的基本过程,高层级过程指由低层次过程所引起的宏观效应。Vellend认为群落生态学的一般性理论只能基于高层级过程构建,而难以基于具体的、特异化的低层级过程构建。类比于种群遗传学,Vellend (2016)总结了群落生态学的4个高层级过程:选择(selection)、漂变(drift)、扩散(dispersal)、成种(speciation)。

(1)选择。不同于进化生物学中的“选择”(作用于同种内的不同个体),群落构建中的“选择”作用于不同物种的个体间的适合度差异。根据现代共存理论,物种间的适合度差异会削弱均等化机制,不利于物种共存(Chesson, 2000)。但是,当选择过

程呈负密度或负频度依赖时,稀有物种具有相对优势,产生稳定化机制,促进物种共存。因此,选择作用的最终结果可由现代共存理论预测,取决于均等化机制和稳定化机制之间的权衡(HilleRisLambers et al, 2012)。需要说明的是,当选择过程呈正密度或正频度依赖时,选择作用的最终结果可能因物种迁入群落的顺序不同而改变,即优先者效应(Fukami, 2015)。实验研究表明优先者效应可显著改变实验群落的组成和功能(Fukami, 2015; Pu & Jiang, 2015)。近期的理论研究基于现代共存理论框架对两物种群落中优先者效应的发生机制做了分析(Ke & Letten, 2018; Grainger et al, 2019),并发展了新的理论框架来理解多物种群落中优先者效应的多种可能形式及其关联(Song et al, 2022)。

(2)漂变。虽然生态学家早就认识到随机漂变在种群和群落动态中的作用,但直至Hubbell (2001)提出生物多样性中性理论,漂变才作为一个重要过程被纳入群落生态学研究中来。中性理论提出后的10年间,引发了关于中性假定和随机漂变的很多争论和理论修正(周淑荣和张大勇, 2006; 牛克昌等, 2009)。但近年来,学界不再争论中性假定下的随机漂变和生态位框架下的决定性机制孰对孰错,而是认为两种过程都是群落动态的基本过程,只是在不同群落中具有不同的重要性(Chase, 2014)。

(3)扩散。生物扩散将局域群落动态与区域过程联系起来,并与局域群落中的选择作用和随机漂变产生交互作用,是理解群落多样性格局不可或缺的过程(Tilman & Kareiva, 1997)。一方面,扩散使得物种有机会进入不同的生境环境,并最终在其适合度较高的生境中建殖;另一方面,局域群落中因选择作用和漂变而灭绝的物种,可通过扩散过程重新入侵并在群落中长期维持。

(4)成种。从长时间尺度看,选择和漂变作用最终使所有物种都难以逃脱灭绝的命运,因此成种过程是物种多样性维持的最终原因。成种过程本身受到种群遗传学的4个基本过程(选择、漂变、迁移、突变)影响,由此产生的新物种又影响着群落尺度的种群动态。这一过程将进化过程与生态过程联系起来,在特定时间尺度上体现为生态-进化动态(见第3节)。

需要指出的是,Vellend (2016)提出的群落动态

理论是一个概念框架,以4个高层次过程作为理解群落动态的一般性语言,然而,针对某一生态系统的特定问题开展研究,特别是进行定量预测,还需构建相应的理论模型。为此,生态学家发展了集合群落模型,将局域尺度的种间作用和随机性过程、以及区域尺度的扩散过程和成种过程纳入统一模型中考虑(Leibold et al, 2004; Holyoak et al, 2005; Leibold & Chase, 2017)。早期关于集合群落模型的研究主要采用4类模型: 斑块动态(patch dynamics)、中性模型(neutral models)、物种分选(species sorting)、源汇动态(source-sink dynamics)。这4类模型在物种间差异、环境异质性、扩散速率等方面具有较大差异,然而它们只代表了集合群落模型的部分可能性,难以有效地对经验系统进行归类(Logue et al, 2011)。因此,基于Vellend (2016)的概念框架,有学者提出从过程出发的集合群落模型(Chase et al, 2020; Thompson et al, 2020)。此外,近期研究尝试进一步将集合群落模型拓展至多营养级系统,理解空间过程如何影响食物网中的物种共存(Guzman et al, 2019; Wang et al, 2021)。

2 物种相互作用

物种相互作用(species interactions)是自然界中群落过程和动态的核心组分和关键驱动因素。群落呈现出的多样性模式可视为局域物种相互作用的涌现(Levin, 1992, 2005)。推断物种相互作用是结合生态学理论与经验研究的关键环节,对精确解析物种共存和群落构建机制具有重要意义。然而,基于经验数据准确推断物种相互作用一直是生态学领域的一个挑战(Ives et al, 2003; Maynard et al, 2019)。近期研究在认识和推断(同一营养级)物种相互作用方面取得了诸多进展,本文主要介绍三方面: 一是在已知互作关系下推断物种相互作用强度,二是在高多样性的复杂生态系统中推断物种互作关系,三是关于物种相互作用的新认识。

2.1 物种相互作用强度的推断

为了推断物种相互作用强度,生态学家提出了多种不同方法,大致可分为相互作用指数、统计模型和动态竞争模型三大类(Carrara et al, 2015; Feng et al, 2020)。第一类方法基于相互作用指数,是推断物种互作强度的传统方法。从de Wit (1960)提出最

早的竞争指数至今,已有50余种相关指数被相继提出(Weigelt & Jolliffe, 2003),例如相对产量(relative yield, RY)、相对相互作用强度(relative interaction intensity, RII) (Armas et al, 2004)。这些多样的指数旨在量化和表征物种相互作用(主要为负相互作用,即竞争)的不同方面,包括相互作用的强度(intensity)、重要性(importance)、效应(effect)、响应(response)、结局(outcome)等(Weigelt & Jolliffe, 2003; Díaz-Sierra et al, 2017)。其中,绝大多数指数都基于混播与单播或单株生物量的对比,往往只需简单的盆栽实验数据即可计算。尽管这些指数能粗略指示物种间相互作用的正负、强弱等重要信息,且部分指数(如RII)已得到广泛应用(Díaz-Sierra et al, 2017; Yang et al, 2022),但该方法也受到了许多理论生态学家的严肃质疑(Freckleton & Watkinson, 1999; Hart et al, 2018)。主要原因是,相互作用指数只是基于某一时间点状态变量(state variable, 如生物量)的静态指标,在很多情况下只能反映瞬时现象,而无法预测物种相互作用的长期动态和结果。

第二类方法是统计模型的方法,主要基于群落构建法则(Diamond, 1975),借助统计学手段从物种多度的观测数据推断物种相互作用矩阵(process-from-pattern),包括逆向工程法(reverse-engineering approach)、棋盘分数(checkerboard score or C-score)和多变量回归等(Ulrich et al, 2014; Martin et al, 2018)。比如,逆向工程法利用马氏链模型通过拟合物种多度观测数据得出最佳物种相互作用矩阵,近年来在推断种间非传递竞争(见2.3节)方面得到了很多应用(Ulrich et al, 2014, 2016; Soliveres et al, 2015; Maynard et al, 2017)。虽然较之于指数方法,基于统计模型的方法能刻画物种相互作用的长期结果,但也只是基于稳态或近似稳态的物种多度进行统计推断,并未明晰物种相互作用的具体过程和动态。此外,统计模型方法的基本逻辑是基于格局推断过程,因此无法回避格局和过程并非一一对应的问题(如Chisholm & Pacala, 2010)。

第三类方法基于动态竞争模型,常见的模型包括经典的Lotka-Volterra竞争模型、Beverton-Holt竞争模型、多变量自回归模型(multivariate autoregressive, MAR)等(Ives et al, 2003; Ovaskainen et al, 2017;

Hart et al, 2018)。这类方法的特点是: (1)动态竞争模型能够精确地刻画物种相互作用(包含种内和种间竞争系数), 所以能更好地解释和预测群落多样性的动态和模式; (2)需要用竞争实验数据或时间序列数据对模型的所有参数进行估计(Chu & Adler, 2015; Kraft et al, 2015; Angulo et al, 2017; Godoy et al, 2017; Rosenbaum et al, 2019), 由于参数的数目会随着物种数增大急剧增加, 因此对数据量要求较大(Carrara et al, 2015; Hart et al, 2018; Feng et al, 2020), 且往往需要进行交叉验证(cross-validation)(Tredennick et al, 2017)。基于模型的预测和观测动态如果存在差异, 可能有以下几方面的原因(Maynard et al, 2019): 首先, 模型只是对生态学过程和动态的近似, 往往通过设置前提假定对真实世界进行简化, 因此选择和构建合适的模型至关重要, 如果一些重要的过程被所用的模型简化或忽略, 则会导致拟合和预测效果较差。其次, 误差可能影响模型拟合, 误差原因可能包括实验误差、非真实实验条件、违背模型假定的环境变异以及个体变异等。最后, 如果需要估计的参数数目较大, 可能出现过拟合, 从而导致拟合和预测能力不佳。为了解决这些问题, Maynard等(2019)提出可借助二次规划方法寻找能够预测观测物种多度的最优相互作用矩阵; Weiss-Lehman等(2022)利用稀疏先验进行贝叶斯参数选择, 只保留最关键的相互作用来降低需要估计的参数数目, 从而在模型复杂性和一般性之间寻找平衡(Clark et al, 2020)。

2.2 复杂生态系统中的物种作用推断

通过拟合模型参数来推断种间作用的方法需要已知种间互作关系, 而经验动态建模(empirical dynamic modelling)方法可以在不做具体模型假定的情况下利用时间序列数据去推断种间作用关系(Sugihara et al, 2012; Munch et al, 2019)。经验动态建模方法主要包含两类工具: 收敛交叉映射(convergent cross mapping, CCM)和多元S-映射(multivariate S-map)。CCM基于Takens定理, 可以推断复杂生态群落中的种间因果作用(Takens, 1981; Sauer et al, 1991; Deyle & Sugihara, 2011)。多元S-映射可以刻画种间作用随时间的变化, 研究生态系统对环境变化的响应(Dixon et al, 1999; Deyle et al, 2016)。不严格地说, Takens定理表明如果一个 n 维

的动力系统(比如 n 个耦合的物种构成的群落模型)有一个 d 维的吸引子(例如极限环就是一个一维的吸引子), 那么这个吸引子就可以嵌入到系统中的任一变量(物种) X_i 的 E 阶时滞系统的相空间 $(X_i(t), X_i(t-\tau), \dots, X_i(t-(E-1)\tau))$ 中, 其中 τ 代表时滞的长度, $E \geq 2d + 1$ 。因此, 通过比较生态系统中不同种群的时滞系统的相空间可判断物种之间有无种间作用。如果物种 X_j 对物种 X_i 存在种间作用, 那么用 X_i 的时滞系统的相空间可以预测 X_j 的时间动态。而如果 X_i 和 X_j 的时间动态由相同的外部变量驱动但二者之间没有种间因果作用, 则无法用CCM的方法互相预测。CCM方法只能推断物种之间有无相互作用, 但无法给出相互作用的正负和强度。S-映射利用局部加权线性模型的方法计算每个时间点的种间作用强度(系统的Jacobian矩阵), 可以研究种间作用随时间的变化, 并可利用对应的Jacobian矩阵特征值度量系统的稳定性。Deyle等(2016)利用经验动态建模方法研究了海洋中宇宙实验和湖泊观测数据中的种间作用并预测其变化。Ushio等(2018)基于15种鱼类的12年精细观测数据, 利用经验动态建模方法研究了种间作用, 并度量了群落的局部稳定性及其时间动态。一般地, 经验动态建模方法需要目标生态系统的长时间序列数据, 这限制了该方法在生态学中的应用。为此, Clark等(2015)提出了用空间重复代替时间重复的CCM算法, 即用多条短时间序列替代一条长时间序列。Ye和Sugihara (2016)提出了MVE (multiview embedding)方法, 可以改进经验动态建模基于短时间序列的预测效果。Cenci等(2019)引入了机器学习理论中的正则化(regularized)方法, 提出了正则化S-映射方法以提高在随机干扰下的预测精度。Chang等(2021)整合了MVE和正则化方法, 进一步提高了在有限数据下对于复杂系统种间作用的推断能力。

当群落具有极高多样性(比如微生物群落)时, 推断两物种间相互作用的方法难以实现。Bashan等(2016)发展了基于横截面数据的不相似度-重叠度曲线(dissimilarity-overlap curve, DOC)方法。具体地, 横截面数据指的是同一群落的多个不同平衡状态, 这些状态的物种组成相似但又不相同。不相似度(dissimilarity)表征了两个平衡状态中共同出现的物种的相对多度在两状态之间的差异性, 重叠度

(overlap)指两个平衡状态中共同出现的物种的总多度在这两状态中的相对占比的平均值。DOC方法不给出两两物种间的相互作用强度,而是基于多个相似子群落的横截面数据差异度量群落中物种相互作用的平均强度。DOC方法度量平均种间作用强度的暗含假定是:这些相似子群落中的种群动态服从相同的模型,即在不同群落中物种的种内和种间作用相同。这个假设在一些微生物群落中得到了验证(Bashan et al, 2016),但对于更宏观的生态学系统,不同群落之间的环境差异可能导致这个条件难以满足。Yonatan等(2022)利用微生物群落的大量横截面数据和DOC方法,度量了复杂微生物群落的平均种间作用强度,验证了经典的复杂性-稳定性关系(李周园等, 2021)。

2.3 种间相互作用的新认识

传统群落模型往往建立于两两物种互作的基础上,但近期研究指出在多物种群落中,两两互作无法刻画物种间的间接作用。种间间接作用包含两大类:高阶相互作用(high-order interactions)和非传递性竞争(intransitive competition)。高阶相互作用指的是两物种间的相互作用强度并非恒定,而是受群落中其他物种存在与否和多度大小的影响。非传递性竞争指的是物种的竞争能力不具有可传递性,即无法将物种进行排序使得排序靠前的物种总比排序靠后的物种具有相对竞争优势。李远智等(2020)、黄正良等(2022)分别对高阶作用和非传递性竞争的定义、度量方法、生态学意义等作了详细归纳,本文不再赘述。

3 生态-进化动态下的生物多样性维持

传统观点认为,生态学过程的时间尺度远小于进化过程的时间尺度,因此生态学与进化生物学研究往往独立开展。但越来越多的研究表明,快速进化在自然界的多种类群中很常见(Endler, 1986; Siepielski et al, 2009)。比如,Grant夫妇在加拉帕戈斯群岛关于达尔文雀开展的长期研究表明,达尔文雀的喙的大小在过去40年间因气候变化和种间竞争作用产生了多次变化,且这种变化具有遗传性(Grant & Grant, 2006)。快速进化的发生使得生态和进化过程的耦合得到越来越多的关注,近年来多个生态学主流杂志组织相关专刊,包括2009年 *Philosophical Transactions of the Royal Society B*:

Biological Sciences 发表专刊“Eco-evolutionary Dynamics”, 2019年 *Functional Ecology* 和 *Journal of Animal Ecology* 合作发表专刊“Eco-Evolutionary Dynamics Across Scales”, 2019年 *Ecology Letters* 编撰虚拟专刊 *The Joint Dynamics of Ecology and Evolution*, 并正筹备2023年发表专刊“Exploring the Border Between Ecology and Evolution”。此外, Hendry (2016) 出版了英文专著 *Eco-Evolutionary Dynamics*, 详细综述了生态-进化动态在种群、群落、生态系统等不同层次系统中的影响。本文简要介绍生态-进化模型的基本框架及其在生物多样性研究中的应用。

3.1 生态-进化模型框架

在生态学模型中,一般利用微分方程 $x'(t) = f(x, \theta)$ 刻画种群大小 x 随时间 t 的变化,其中模型参数 θ 为固定值,代表某些物种性状对种群动态的影响(Abrams, 2000)。而在自然界中,由于基因突变等作用,生物个体的性状 θ 可能发生变化。由于不同性状的个体可能具有不同的适合度,选择过程会改变种群的整体性状特征,当这种性状改变(以及遗传结构的改变)发生于较短的时间尺度时,其可对生态学过程形成反馈。因此,生态-进化模型的一般框架为:

$$\begin{cases} x'(t) = f(x, \theta) \\ \theta'(t) = g(x, \theta) \end{cases}$$

其中, $x'(t)$ 刻画物种的种群大小 x 的变化, $\theta'(t)$ 刻画物种性状的变化。注意 x 和 θ 可以是高维向量,对应多物种群落中的不同物种和多种性状。

在生态-进化模型中,物种的种群动态(生态过程)和性状动态(进化动态)都受到群落中所有物种的种群大小和性状影响。简单情形下,假定种群内所有个体的性状都相同,此时性状的变化可由梯度上升模型刻画(Dieckmann & Law, 1996; Branco et al, 2018, 2020),即物种的性状值会朝着使种群中平均个体适合度上升最快的方向变化。在更一般的情形下,种群内存在性状差异,此时需要用基于个体的模型(Maliet et al, 2020)或反应-扩散方程模型(Sauterey et al, 2017)刻画性状变化。基于个体的模型具体模拟了每一个生物体的出生、死亡、繁殖、突变等过程,在模拟复杂群落时会产生很大的计算量;反应-扩散方程模型则用偏微分方程刻画了种

群中性状分布受选择作用和突变作用影响下的变化。需要指出的是,这几类方法刻画的是群落中物种的性状变化,而不模拟新物种的产生。当在生态-进化框架下考虑群落构建过程时,可采用反复添加带有不同性状的新物种的方法来模拟群落动态(Loeuille & Loreau, 2006; Rossberg et al, 2008)。

3.2 生态-进化动态视角下的生物多样性研究

生态-进化模型为研究多样性格局的产生提供了一个更完整的框架,有助于从进化视角理解物种共存及其对环境变化的响应(Thuiller et al, 2013)。基于两物种的Lotka-Volterra竞争模型, Vasseur等(2011)发现考虑与竞争能力相关的性状的进化会显著改变物种种群动态。具体地,该模型考虑与种内和种间竞争相关的某一性状(比如植物产生抑制其他物种的毒素),性状值较大时表示物种对其他物种的竞争能力强,取值较小时表示对同种竞争能力强。理论结果表明,即使两物种在任一给定性状值下(即不发生性状进化)都无法共存,性状的进化可以使得两物种以震荡的方式长期共存。该模型为前期一个实验研究提供了理论解释(Lankau & Strauss, 2007)。在该实验中,黑芥(*Brassica nigra*)可产生化学物质黑芥子苷(属可遗传性状),抑制其竞争物种的共生真菌,但产生黑芥子苷也需耗费能量。这使得产生高量黑芥子苷的种群对其他物种有竞争优势,但相对于产生低量黑芥子苷的种群具有竞争劣势。因此,产生高量和低量黑芥子苷的黑芥种群及其竞争物种形成了类似“石头-剪刀-布”类型的非传递竞争,从而最终实现共存。Pastore等(2021)利用生态-进化模型在现代共存理论框架下研究了环境生态位宽度(环境中物种生态位可以变化的范围)对物种共存的影响。结果发现,在环境生态位宽度较大时,两物种朝着生态位重叠更小的方向演化,从而有利于共存;但在环境宽度较窄时,两物种的生态位重叠会增加,最终导致竞争排除,与经典的极限相似性理论的预测吻合。对于季节性环境波动的资源竞争模型,引入进化过程可对物种共存产生复杂作用(Kremer & Klausmeier, 2013, 2017)。比如,快速进化会使物种性状随着环境波动而震荡,使群落不容易实现稳定共存。Norberg等(2012)利用生态-进化模型研究了生态系统对环境变化的响应,指出生态-进化动态过程可以使短期的环境变化产生对生物多样性

的长期影响。

近期研究还将生态-进化动态引入群落构建过程,理解其对不同时空尺度上的生物多样性格局的影响。虽然Vellend (2010, 2016)提出的群落构建框架同时包含了进化尺度的成种过程和生态尺度的选择、漂变和扩散过程,但由于将二者考虑为分隔的时间尺度,因此未能刻画生态和进化过程之间的反馈作用。Mittelbach和Schemske (2015)提出在传统的固定区域物种库的模型中引入生态-进化过程,从而将物种库的形成、扩散、环境筛选、物种选择等过程整合到统一框架。基于集合群落模型的研究发现,生态-进化过程可以显著改变空间群落动态和格局(Urban et al, 2008; Leibold & Chase, 2018)。比如,在斑块生境中,首先到达某一生境的物种可产生适应性进化,从而增强自身适合度并抑制其他物种的迁入,产生生态-进化动态下的优先者效应,被称为“群落垄断假说”(community monopolization hypothesis)(Urban & de Meester, 2009; de Meester et al, 2016)。Farkas等(2015)在岛屿生物地理学理论中考虑竞争和捕食压力驱动的进化过程,预测进化引起的反馈作用会改变生物多样性对岛屿面积和隔离程度的响应。Pontarp等(2019)在生态-进化模型框架下归纳了生物多样性纬度梯度格局的不同假说,指出应发展宏生态学的生态-进化模型来理解大尺度多样性格局。

此外,生态-进化过程在生物多样性-生态系统功能关系中的作用也得到越来越多的关注。Allhoff和Drossel (2016)研究了食物网中进化过程对生物多样性和生态系统功能的影响。该研究发现,食物网在演替的早期阶段呈现明显的多样性-功能关系,而在演替的晚期阶段生态系统功能在多样性变化时基本保持稳定,支持了复杂食物网中营养级联作用更弱的假说(Strong, 1992)。经典的多样性-稳定性理论预测复杂生态系统难以维持稳定(May, 1972),因此现实中的复杂生态系统需要通过某种机制维持其稳定性。Borrelli等(2015)认为在复杂群落中,进化过程可以选择出有利于群落稳定的部分,从而维持群落水平的稳定性。

4 结语

理论生态学研究为解析生态系统的复杂性提

供了重要途径。本文概述了近期关于生物多样性理论的最新进展,但限于篇幅主要涉及群落尺度的物种多样性维持。未来研究需进一步整合区域与局域过程,在统一理论框架下研究生物多样性的形成和维持机制,评估不同尺度的生态学过程在群落构建中的相对重要性。特别地,基于4个核心过程整合种群遗传学(选择、漂变、迁移、突变)和群落构建理论(选择、漂变、扩散、成种),有望形成生物多样性的多时空尺度理论。此外,理论研究需加强全球环境变化下的生物多样性响应研究,发展定量预测理论。例如,环境变化如何影响物种相互作用和共存、快速进化过程如何改变物种对环境变化的响应、物种能否通过生态位构建(niche construction)改变环境进而影响自身维持、环境变化和生态-进化反馈如何影响生物多样性与生态系统功能关系等。这些研究有利于构建生物多样性的预测理论,从而为理解和应对全球变化的生态效应提供科学参考。

致谢: 感谢主编马克平研究员的邀稿与建议。

ORCID

王少鹏  <https://orcid.org/0000-0002-9430-8879>
罗明宇  <https://orcid.org/0000-0002-2975-5218>
冯彦皓  <https://orcid.org/0000-0003-0460-4883>
储诚进  <https://orcid.org/0000-0002-0606-449X>
张大勇  <https://orcid.org/0000-0003-1056-8735>

参考文献

- Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 79–105.
- Allhoff KT, Drossel B (2016) Biodiversity and ecosystem functioning in evolving food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150281.
- Angulo MT, Moreno JA, Lippner G, Barabási AL, Liu YY (2017) Fundamental limitations of network reconstruction from temporal data. *Journal of the Royal Society, Interface*, 14, 20160966.
- Armas C, Ordiales R, Pugnaire FI (2004) Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology*, 85, 2682–2686.
- Barabás G, D'Andrea R, Stump SM (2018) Chesson's coexistence theory. *Ecological Monographs*, 88, 277–303.
- Bashan A, Gibson TE, Friedman J, Carey VJ, Weiss ST, Hohmann EL, Liu YY (2016) Universality of human microbial dynamics. *Nature*, 534, 259–262.
- Borrelli JJ, Allesina S, Amarasekare P, Arditi R, Chase I, Damuth J, Holt RD, Logofet DO, Novak M, Rohr RP, Rossberg AG, Spencer M, Tran JK, Ginzburg LR (2015) Selection on stability across ecological scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 417–425.
- Branco P, Egas M, Elser JJ, Huisman J (2018) Eco-evolutionary dynamics of ecological stoichiometry in plankton communities. *The American Naturalist*, 192, E1–E20.
- Branco P, Egas M, Hall SR, Huisman J (2020) Why do phytoplankton evolve large size in response to grazing? *The American Naturalist*, 195, E20–E37.
- Carrara F, Giometto A, Seymour M, Rinaldo A, Altermatt F (2015) Inferring species interactions in ecological communities: A comparison of methods at different levels of complexity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 895–906.
- Carroll IT, Cardinale BJ, Nisbet RM (2011) Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology*, 92, 1157–1165.
- Cenci S, Sugihara G, Saavedra S (2019) Regularized S-map for inference and forecasting with noisy ecological time series. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 650–660.
- Chang CW, Miki T, Ushio M, Ke PJ, Lu HP, Shiah FK, Hsieh CH (2021) Reconstructing large interaction networks from empirical time series data. *Ecology Letters*, 24, 2763–2774.
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- Chase JM, Jeliakov A, Ladouceur E, Viana DS (2020) Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469, 86–104.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Interspecific Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chesson P (2003) Quantifying and testing coexistence mechanisms arising from recruitment fluctuations. *Theoretical Population Biology*, 64, 345–357.
- Chesson P (2018) Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology*, 106, 1773–1794.
- Chesson P (2020) Species coexistence. In: *Theoretical Ecology: Concepts and Applications* (eds McCann KS, Geller G), pp. 5–27. Oxford University Press, Oxford.
- Chesson P, Kuang JJ (2008) The interaction between predation and competition. *Nature*, 456, 235–238.
- Chisholm RA, Pacala SW (2010) Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 15821–15825.
- Chu CJ, Adler PB (2015) Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence.

- Ecological Monographs, 85, 150123174739008.
- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 25, 345–354.]
- Clark AT, Ann Turnbull L, Tredennick A, Allan E, Harpole WS, Mayfield MM, Soliveres S, Barry K, Eisenhauer N, Kroon H, Rosenbaum B, Wagg C, Weigelt A, Feng YH, Roscher C, Schmid B (2020) Predicting species abundances in a grassland biodiversity experiment: Trade-offs between model complexity and generality. *Journal of Ecology*, 108, 774–787.
- Clark T, Ye H, Isbell F, Deyle ER, Cowles J, Tilman GD, Sugihara G (2015) Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series. *Ecology*, 96, 1174–1181.
- de Meester L, Vanoverbeke J, Kilsdonk LJ, Urban MC (2016) Evolving perspectives on monopolization and priority effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 136–146.
- de Wit CT (1960) On competition. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen*, 66, 1–82.
- Deyle ER, May RM, Munch SB, Sugihara G (2016) Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152258.
- Deyle ER, Sugihara G (2011) Generalized theorems for nonlinear state space reconstruction. *PLoS ONE*, 6, e18295.
- Diamond JM (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129–146.
- Díaz-Sierra R, Verwijmeren M, Rietkerk M, Dios VR, Baudena M (2017) A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 580–591.
- Dieckmann U, Law R (1996) The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, 34, 579–612.
- Dixon PA, Milicich MJ, Sugihara G (1999) Episodic fluctuations in larval supply. *Science*, 283, 1528–1530.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB (2016) How to quantify the temporal storage effect using simulations instead of math. *Ecology Letters*, 19, 1333–1342.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB, Hooker G (2019) An expanded modern coexistence theory for empirical applications. *Ecology Letters*, 22, 3–18.
- Ellner SP, Snyder RE, Adler PB, Hooker G (2022) Toward a “modern coexistence theory” for the discrete and spatial. *Ecological Monographs*, e1548.
- Endler JA (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Feng YH, Soliveres S, Allan E, Rosenbaum B, Wagg C, Tabi A, de Luca E, Eisenhauer N, Schmid B, Weigelt A, Weisser W, Roscher C, Fischer M (2020) Inferring competitive outcomes, ranks and intransitivity from empirical data: A comparison of different methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 117–128.
- Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The mis-measurement of plant competition. *Functional Ecology*, 13, 285–287.
- Fukami T (2015) Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1–23.
- Godoy O, Gómez-Aparicio L, Matías L, Pérez-Ramos IM, Allan E (2020) An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. *Nature Communications*, 11, 4180.
- Godoy O, Stouffer DB, Kraft NJB, Levine JM (2017) Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences. *Ecology*, 98, 1193–1200.
- Grainger TN, Letten AD, Gilbert B, Fukami T (2019) Applying modern coexistence theory to priority effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 6205–6210.
- Grant PR, Grant BR (2006) Evolution of character displacement in Darwin’s finches. *Science*, 313, 224–226.
- Guzman LM, Germain RM, Forbes C, Straus S, O’Connor MI, Gravel D, Srivastava DS, Thompson PL (2019) Towards a multi-trophic extension of metacommunity ecology. *Ecology Letters*, 22, 19–33.
- Hallett LM, Shoemaker LG, White CT, Suding KN (2019) Rainfall variability maintains grass-forb species coexistence. *Ecology Letters*, 22, 1658–1667.
- Hart S, Freckleton R, Levine J (2018) How to quantify competitive ability. *Journal of Ecology*, 106, 1902–1909.
- Hart S, Turcotte M, Levine J (2019) Effects of rapid evolution on species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 2112–2117.
- Hendry AP (2016) *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton University Press, Princeton.
- HilleRisLambers J, Adler P, Harpole W, Levine J, Mayfield M (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Huang ZL, Liu HL, Chu CJ, Li YZ (2022) Advances in intransitive competition between organisms. *Biodiversity Science*, 30, 21282. (in Chinese with English abstract) [黄正良, 刘翰伦, 储诚进, 李远智 (2022) 生物间非传递性竞争研究进展. *生物多样性*, 30, 21282.]
- Hubbell SP (2001) *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Ives AR, Dennis B, Cottingham KL, Carpenter SR (2003)

- Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73, 301–330.
- Johnson CA (2021) How mutualisms influence the coexistence of competing species. *Ecology*, 102, e03346.
- Kandlikar GS, Johnson CA, Yan X, Kraft NJB, Levine JM (2019) Winning and losing with microbes: How microbially mediated fitness differences influence plant diversity. *Ecology Letters*, 22, 1178–1191.
- Ke PJ, Letten AD (2018) Coexistence theory and the frequency-dependence of priority effects. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1691–1695.
- Ke PJ, Wan J (2020) Effects of soil microbes on plant competition: A perspective from modern coexistence theory. *Ecological Monographs*, 90, e01391.
- Kraft NJ, Godoy O, Levine JM (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Annals of Saudi Medicine*, 112, 797–802.
- Kremer CT, Klausmeier CA (2013) Coexistence in a variable environment: Eco-evolutionary perspectives. *Journal of Theoretical Biology*, 339, 14–25.
- Kremer CT, Klausmeier CA (2017) Species packing in eco-evolutionary models of seasonally fluctuating environments. *Ecology Letters*, 20, 1158–1168.
- Lankau RA, Strauss SY (2007) Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science*, 317, 1561–1563.
- Leibold M, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J, Hoopes M, Holt R, Shurin J, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Leibold MA, Chase JM (2018) *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Letten AD, Dhami MK, Ke PJ, Fukami T (2018) Species coexistence through simultaneous fluctuation-dependent mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 6745–6750.
- Letten AD, Ke PJ, Fukami T (2016) Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87, 161–177.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- Levin SA (2005) Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *BioScience*, 55, 1075–1079.
- Levine JM, HilleRisLambers J (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Li SP, Tan JQ, Yang X, Ma C, Jiang L (2019) Niche and fitness differences determine invasion success and impact in laboratory bacterial communities. *The ISME Journal*, 13, 402–412.
- Li YZ, Xiao JL, Liu HL, Wang YS, Chu CJ (2020) Advances in higher-order interactions between organisms. *Biodiversity Science*, 28, 1333–1344. (in Chinese with English abstract) [李远智, 肖俊丽, 刘翰伦, 王酉石, 储诚进 (2020) 生物间高阶相互作用研究进展. *生物多样性*, 28, 1333–1344.]
- Li ZY, Ye XZ, Wang SP (2021) Ecosystem stability and its relationship with biodiversity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1127–1139. (in Chinese with English abstract) [李周园, 叶小洲, 王少鹏 (2021) 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. *植物生态学报*, 45, 1127–1139.]
- Loeuille N, Loreau M (2006) Evolution of body size in food webs: Does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9, 171–178.
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H (2011) Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 482–491.
- Loreau M, Mouquet N (1999) Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist*, 154, 427–440.
- Loreau M, Sapijanskas J, Isbell F, Hector A (2012) Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function: Comment. *Ecology*, 93, 1482–1487.
- Luo MY, Wang SP, Saavedra S, Ebert D, Altermatt F (2022) Multispecies coexistence in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2201503119.
- Lyu SM, Alexander JM (2022) Competition contributes to both warm and cool range edges. *Nature Communications*, 13, 2502.
- Maliot O, Loeuille N, Morlon H (2020) An individual-based model for the eco-evolutionary emergence of bipartite interaction networks. *Ecology Letters*, 23, 1623–1634.
- Martin BT, Munch SB, Hein AM (2018) Reverse-engineering ecological theory from data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20180422.
- May RM (1972) Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413–414.
- Maynard DS, Bradford MA, Lindner DL, van Diepen LTA, Frey SD, Glaeser JA, Crowther TW (2017) Diversity begets diversity in competition for space. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 156.
- Maynard DS, Wootton JT, Serván CA, Allesina S (2019) Reconciling empirical interactions and species coexistence. *Ecology Letters*, 22, 1028–1037.
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 241–247.
- Munch SB, Brias A, Sugihara G, Rogers TL (2019) Frequently asked questions about nonlinear dynamics and empirical dynamic modelling. *ICES Journal of Marine Science*, 77, 1463–1479.
- Narwani A, Alexandrou MA, Oakley TH, Carroll IT, Cardinale

- BJ (2013) Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters*, 16, 1373–1381.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Norberg J, Urban MC, Vellend M, Klausmeier CA, Loeuille N (2012) Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 747–751.
- Ovaskainen O, Tikhonov G, Dunson D, Grøtan V, Engen S, Sæther BE, Abrego N (2017) How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170768.
- Pastore AI, Barabás G, Bimler MD, Mayfield MM, Miller TE (2021) The evolution of niche overlap and competitive differences. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 330–337.
- Pérez-Ramos IM, Matías L, Gómez-Aparicio L, Godoy Ó (2019) Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature Communications*, 10, 2555.
- Pontarp M, Bunnefeld L, Cabral JS, Etienne RS, Fritz SA, Gillespie R, Graham CH, Hagen O, Hartig F, Huang S, Jansson R, Maliet O, Münkemüller T, Pellissier L, Rangel TF, Storch D, Wiegand T, Hurlbert AH (2019) The latitudinal diversity gradient: Novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 211–223.
- Pu ZC, Jiang L (2015) Dispersal among local communities does not reduce historical contingencies during metacommunity assembly. *Oikos*, 124, 1327–1336.
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address. *The American Naturalist*, 172, 741–750.
- Ricklefs RE (2015) Intrinsic dynamics of the regional community. *Ecology Letters*, 18, 497–503.
- Rosenbaum B, Raatz M, Weithoff G, Fussmann GF, Gaedke U (2019) Estimating parameters from multiple time series of population dynamics using Bayesian inference. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 234.
- Rosberg AG, Ishii R, Amemiya T, Itoh K (2008) The top-down mechanism for body-mass-abundance scaling. *Ecology*, 89, 567–580.
- Saavedra S, Rohr RP, Bascompte J, Godoy Ó, Kraft NJB, Levine J (2017) A structural approach for understanding multispecies coexistence. *Ecological Monographs*, 87, 470–486.
- Sauer T, Yorke JA, Casdagli M (1991) Embedology. *Journal of Statistical Physics*, 65, 579–616.
- Sauterey B, Ward B, Rault J, Bowler C, Claessen D (2017) The implications of eco-evolutionary processes for the emergence of marine plankton community biogeography. *The American Naturalist*, 190, 116–130.
- Schreiber SJ, Yamamichi M, Strauss SY (2019) When rarity has costs: Coexistence under positive frequency-dependence and environmental stochasticity. *Ecology*, 100, e02664.
- Shoemaker LG, Barner AK, Bittleston LS, Teufel AI (2020) Quantifying the relative importance of variation in predation and the environment for species coexistence. *Ecology Letters*, 23, 939–950.
- Siepielski AM, DiBattista JD, Carlson SM (2009) It's about time: The temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters*, 12, 1261–1276.
- Soliveres S, Maestre FT, Ulrich W, Manning P, Boch S, Bowker MA, Prati D, Delgado-Baquerizo M, Quero JL, Schöning I, Gallardo A, Weisser W, Müller J, Socher SA, García-Gómez M, Ochoa V, Schulze ED, Fischer M, Allan E (2015) Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecology Letters*, 18, 790–798.
- Song CL (2020) Structural stability: Concepts, methods, and applications. *Biodiversity Science*, 28, 1345–1361. (in Chinese with English abstract) [宋础良 (2020) 结构稳定性: 概念、方法和应用. *生物多样性*, 28, 1345–1361.]
- Song CL, Barabás G, Saavedra S (2019) On the consequences of the interdependence of stabilizing and equalizing mechanisms. *The American Naturalist*, 194, 627–639.
- Song CL, Simmons BI, Fortin MJ, Gonzalez A, Saavedra S (2022) Rapid monitoring for ecological persistence. *bioRxiv*, doi:10.1101/2022.07.02.498308.
- Spaak JW, de Laender F (2020) Intuitive and broadly applicable definitions of niche and fitness differences. *Ecology Letters*, 23, 1117–1128.
- Spaak JW, Oscar G, Frederik DL (2021) Mapping species niche and fitness differences for communities with multiple interaction types. *Oikos*, 130, 2065–2077.
- Strong DR (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73, 747–754.
- Sugihara G, May R, Ye H, Hsieh CH, Deyle E, Fogarty M, Munch S (2012) Detecting causality in complex ecosystems. *Science*, 338, 496–500.
- Takens F (1981) Detecting strange attractors in turbulence. In: *Dynamical Systems and Turbulence*, Warwick 1980 (eds Rand D, Young LS), pp. 366–381. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Thompson PL, Guzman LM, De Meester L, Horváth Z, Ptacnik R, Vanschoenwinkel B, Viana DS, Chase JM (2020) A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23, 1314–1329.

- Thuiller W, Münkemüller T, Lavergne S, Mouillot D, Mouquet N, Schifffers K, Gravel D (2013) A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters*, 16, 94–105.
- Tilman D, Kareiva PM (1997) *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Tredennick AT, Hooten MB, Adler PB (2017) Do we need demographic data to forecast plant population dynamics? *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 541–551.
- Ulrich W, Soliveres S, Kryszewski W, Maestre FT, Gotelli NJ (2014) Matrix models for quantifying competitive intransitivity. *Oikos*, 123, 1057–1070.
- Ulrich W, Zaplata MK, Winter S, Schaaf W, Fischer A, Soliveres S, Gotelli NJ (2016) Species interactions and random dispersal rather than habitat filtering drive community assembly during early plant succession. *Oikos*, 125, 698–707.
- Urban MC, de Meester L (2009) Community monopolization: Local adaptation enhances priority effects in an evolving metacommunity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 4129–4138.
- Urban MC, Leibold MA, Amarasekare P, de Meester L, Gomulkiewicz R, Hochberg ME, Klausmeier CA, Loeuille N, de Mazancourt C, Norberg J, Pantel JH, Strauss SY, Vellend M, Wade MJ (2008) The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 311–317.
- Ushio M, Hsieh CH, Masuda R, Deyle ER, Ye H, Chang CW, Sugihara G, Kondoh M (2018) Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature*, 554, 360–363.
- Vasseur DA, Amarasekare P, Rudolf VH, Levine JM (2011) Eco-evolutionary dynamics enable coexistence via neighbor-dependent selection. *The American Naturalist*, 178, E96–E109.
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press, Princeton.
- Vellend M (translated by Zhang J, Zhang ZC, Wang YZ, Liu XY, Song HJ, Gao ZW, Wang X, Zhang R) (2021) *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张健, 张昭臣, 王宇卓, 刘翔宇, 宋厚娟, 高志文, 王昕, 张然 (译) (2021) 生态群落理论. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang SP, Brose U, van Nouhuys S, Holt RD, Loreau M (2021) Metapopulation capacity determines food chain length in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2102733118.
- Weigelt A, Jolliffe P (2003) Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 91, 707–720.
- Weiss-Lehman CP, Werner CM, Bowler CH, Hallett LM, Mayfield MM, Godoy O, Aoyama L, Barabás G, Chu C, Ladouceur E, Larios L, Shoemaker LG (2022) Disentangling key species interactions in diverse and heterogeneous communities: A Bayesian sparse modelling approach. *Ecology Letters*, 25, 1263–1276.
- Yan XY, Levine JM, Kandlikar GS (2022) A quantitative synthesis of soil microbial effects on plant species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2122088119.
- Yang X, Gómez-Aparicio L, Lortie CJ, Verdú M, Cavieres LA, Huang Z, Gao R, Liu R, Zhao Y, Cornelissen JHC (2022) Net plant interactions are highly variable and weakly dependent on climate at the global scale. *Ecology Letters*, 25, 1580–1593.
- Ye H, Sugihara G (2016) Information leverage in interconnected ecosystems: Overcoming the curse of dimensionality. *Science*, 353, 922–925.
- Yonatan Y, Amit G, Friedman J, Bashan A (2022) Complexity–stability trade-off in empirical microbial ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 693–700.
- Yu WB, Li SP (2020) Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Biodiversity Science*, 28, 1362–1375. (in Chinese with English abstract) [于文波, 黎绍鹏 (2020) 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. *生物多样性*, 28, 1362–1375.]
- Zhang DY, Wang SP (2020) Theoretical ecology in the 21st century. *Biodiversity Science*, 28, 1301–1303. (in Chinese) [张大勇, 王少鹏 (2020) 二十一世纪的理论生态学. *生物多样性*, 28, 1301–1303.]
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 868–877. (in Chinese with English abstract) [周淑荣, 张大勇 (2006) 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 30, 868–877.]
- Zhu BR, Zhang DY (2011) A process-based theoretical framework for community ecology. *Biodiversity Science*, 19, 389–399. (in Chinese with English abstract) [朱璧如, 张大勇 (2011) 基于过程的群落生态学理论框架. *生物多样性*, 19, 389–399.]

(责任编辑: 蒋林 责任编辑: 周玉荣)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

生物多样性起源与进化研究进展

薛成¹, 李波卡^{1,2}, 雷天宇^{1,2}, 山红艳^{1,2}, 孔宏智^{1,2*}

1. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 生物多样性的起源与进化是生命科学领域最重要的科学问题之一。多组学数据的积累和相关分析技术的发展, 极大地推动了人们对生物多样性起源与进化的理解, 使得阐明生物进化事件发生的过程与机制成为可能。值此《生物多样性》创刊30周年之际, 本文简要回顾生物多样性起源与进化相关研究在近年来取得的重要研究进展, 以期帮助读者了解该研究方向的发展现状。过去10年中, 生物多样性起源与进化相关研究在生命之树重建、生物多样性时空分布格局、物种概念、物种形成与适应性进化以及新性状起源与多样化等方面取得了许多重要进展, 并在此基础上厘清了许多分类单元间的系统发育关系、揭示了生物多样性分布格局的部分历史成因、提出了新的物种概念和物种形成模型、阐明了新性状和新功能发生的部分分子机制。我们认为, 更精准地重建生命之树、深入挖掘基因组数据以及多学科交叉融合将是今后生物多样性研究的主要趋势。

关键词: 生物多样性; 物种形成; 新性状; 起源; 进化

薛成, 李波卡, 雷天宇, 山红艳, 孔宏智 (2022) 生物多样性起源与进化研究进展. 生物多样性, 30, 22460. doi: 10.17520/biods.2022460.

Xue C, Li BK, Lei TY, Shan HY, Kong HZ (2022) Advances on the origin and evolution of biodiversity. Biodiversity Science, 30, 22460. doi: 10.17520/biods.2022460.

Advances on the origin and evolution of biodiversity

Cheng Xue¹, Boka Li^{1,2}, Tianyu Lei^{1,2}, Hongyan Shan^{1,2}, Hongzhi Kong^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: The origin and evolution of biodiversity is one of the most important scientific questions in the field of life sciences. The accumulation of multi-omics data and the development of related analytical techniques have greatly promoted our understanding and research on the origin and evolution of biodiversity, thereby making it possible to clarify the processes and reveal the mechanisms of biological evolution events. On the occasion of the 30th Anniversary of the inaugural of *Biodiversity Science*, this paper briefly retrospects the important research progress of the origin and evolution of biodiversity in recent years, aiming to help the readers comprehend the present development on this topic.

Progresses: In the past decade, research on the origin and evolution of biodiversity has made many significant advancements, including the reconstruction of the tree of life, the spatiotemporal distribution pattern of biodiversity, the concepts of species, speciation, and adaptive evolution, and the origin and diversification of new characters. Based on these advancements, phylogenetic relationships among many taxa were clarified; some historical causes of biodiversity distribution patterns were revealed; some new species concepts and speciation models were proposed; and some molecular mechanisms of new characters and functions were revealed.

Prospect: We believe that the more accurate reconstruction of the tree of life, in-depth mining of genomic data, and the multidisciplinary integration would be the main trends in biodiversity research.

Key words: biodiversity; speciation; new characters; origins; evolution

收稿日期: 2022-08-11; 接受日期: 2022-09-22

基金项目: 王宽诚教育基金会(GJTD-2020-05)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hzkong@ibcas.ac.cn

2021年,我国作为主席国成功举办了《生物多样性公约》第十五次缔约方大会(COP15)第一阶段会议。国家主席习近平在会议中提出:“生物多样性使地球充满生机,也是人类生存和发展的基础。保护生物多样性有助于维护地球家园,促进人类可持续发展”。今年是我国作为主席国参与COP15第二阶段会议的关键一年,也是《生物多样性》创刊30周年。在此,我们应主编邀请,重点回顾生物多样性起源与进化领域近10年来重要进展,展望未来的研究重点,为今后生物多样性科学研究、保护与合理利用提供参考。

生物多样性是指生物组织在各个层面的变化,通常包括3个组成部分,即遗传多样性(genetic diversity)、物种多样性(species diversity)和生态系统多样性(ecosystem diversity),是地球生命经历几十亿年进化的结果(Gaston & Spicer, 2004; Ge, 2017)。生物多样性的起源与进化一直是生物学家关注的重要基础科学问题,对该问题的研究可以为生物多样性的保护和合理利用提供理论依据。过去10年,生物多样性的起源与进化研究得到了突飞猛进的发展。随着测序技术和分析手段的不断进步,传统学科借助大规模组学数据,解析了地球生物多样性的格局和形成机制,探究了重要生物学进化事件的过程与机制。同时,多学科的交叉融合,极大推动了与生物多样性研究相关学科(如分子系统学、生态与进化发育生物学、遗传学和基因组学等)的蓬勃发展,从多方面提升了人们对生物多样性起源与进化的认识。

本文基于生物多样性起源与进化相关高水平研究成果,简要回顾国内外近10年的研究进展。这些研究进展可概括为以下4个方面:(1)生命之树重建;(2)生物多样性时空分布格局;(3)物种概念与物种形成;(4)新性状起源与多样化。在此基础上,我们展望了本领域未来的研究趋势。由于资料收集和篇幅所限,难免存在疏漏,敬请同行谅解。

1 生命之树重建

重建各个生物类群的生命之树是探究生物多样性起源和进化历史的基础。在以往的系统发育分析中,由于所用分子片段数量较少、遗传变异信息分辨率较低以及取样不足等原因,许多分类阶元之

间的系统发育关系并未被研究清楚。近10年来,二代、三代测序技术的爆发式发展,降低了测序成本,增加了测序序列的读长与准确度;大量分析软件(如Trinity、IQtree和ASTRAL等)的开发与普及,提升了科研人员的分析效率;标本DNA的提取,拓展了分类阶元的研究尺度。这些技术的进步使科研人员能够在广泛取样的基础上,利用高质量、低成本的基因组序列以及准确、高效的分析技术,厘清快速进化、已灭绝和分类困难类群的系统发育关系。

绿色植物约有50万种,是地球生物多样性的重要组成部分。“千种植物转录组计划”(One Thousand Plant Transcriptomes Initiative)团队利用1,124个物种的转录组数据,构建了绿色植物可靠的系统发育关系,揭示了各大类群进化过程中基因家族发生的变化,为探究绿色植物进化和理解植物多样性提供了非常重要的系统发育基因组框架(One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019)。作为绿色植物中生物多样性最为丰富的类群,被子植物的系统发育关系受到众多研究组关注。例如,被子植物系统发育研究组(angiosperm phylogeny group, APG)在APG III分类系统的基础上,于2016年发布了APG IV分类系统。该分类系统将被子植物划分为63个目,416个科(The Angiosperm Phylogeny Group, 2016),但仍有一些目、科级之间的系统发育关系不明确。为此,李德铎研究组利用2,881个质体基因组的80个基因构建了被子植物质体基因组系统发育树(plastid phylogenomic angiosperm tree, PPA tree) (Li et al, 2019)。其后,该团队又在PPA tree的基础上,利用4,792个质体基因组的80个基因构建了2,024属4,660个物种的被子植物质体基因组系统发育树II (PPA II tree) (Li et al, 2021),使目级及以上和科级水平具有高支持率的分支节点比例分别达到了75%和78%。这些研究成果为植物的起源与进化研究提供了重要参考。

高通量的基因组和转录组数据在各大动物类群的系统发育研究中也得到了广泛应用。例如,在鸟类生命之树重建过程中,Jarvis等(2014)利用48种鸟类全基因组数据,解析了新鸟下纲的系统发育关系。后来,Prum等(2015)通过对鸟纲198种鸟类全基因组测序,得到了一个更为全面的鸟纲系统发育树。Feng等(2020)在科级水平分析了363种鸟类基因

组数据, 得到了更加完善的鸟类基因组进化图谱, 同时强调了高密度物种取样对生物多样性研究的重要性。此外, 还有一些其他动物类群的生命之树得到了重建。例如, Duchêne等(2018)利用基因组数据重建了有袋类动物18个科的系统发育关系。He等(2022)解析了凤蝶科11个代表物种的高质量参考基因组, 再结合之前发表的蝴蝶基因组数据, 重建了凤蝶科族水平可靠的系统发育树。Misof等(2014)利用昆虫纲144个物种转录组数据重建昆虫纲系统发育关系, 为昆虫的进化研究提供了全面可靠的依据。

病毒不同于动植物, 它的进化速度极快。自2019年新冠病毒爆发以来, 随着感染人数的增多, 新冠病毒快速分化出多种株系。Tang等(2021)通过对121,618个高质量病毒基因组分析, 将新冠病毒划分为130个亚谱系。他们发现这些谱系在不同地域的分布式样不同, 可为病例病原的分子溯源提供依据。Ruan等(2022)通过分析全球200多万个新冠病毒基因组数据, 鉴定出5个主要的毒株“突变群”, 并发现新冠病毒的进化速度会随着感染人数的增加显著加快。因此, 重建病毒进化树, 探明病毒谱系发生历史, 对揭示各个谱系的时空分布规律、理解病原体变异规律、预测病毒进化方向和指导病毒防疫工作具有重要意义。

对本标中遗传信息的挖掘有助于推衍物种进化过程以及重建祖先物种或已经灭绝类群的进化历史。例如, Ní Leathlobhair等(2018)利用9,000年前北美和西伯利亚犬科物种标本的71份线粒体和7份核基因组序列, 重建了北美地区狗的进化历史。研究发现北美地区的狗并非源于北美地区的狼, 而可能起源于西伯利亚地区的狗, 并随人类一起迁移到北美地区。Daly等(2018)通过对旧石器时代到中世纪时期近东地区(the Near East)山羊属(*Capra*)物种的83只古代野山羊基因组研究发现, 不同的古代野山羊分别被驯化, 它们在遗传和地理上存在差异, 这与同时期不同分布区的人类差异一致。de Manuel等(2020)通过对20个已灭绝或现存狮子(*Panthera leo*)的基因组数据解析, 揭示了狮子的系统发育关系以及现存狮子的种群动态历史, 为狮子的保护工作提供了重要参考。

此外, 研究人员近年来还对大量分类困难类群

的系统发育关系进行了重建。例如, 植物类群的蔷薇科(Zhang et al, 2017)、毛茛科(Zhai et al, 2019)、豆科(Zhao et al, 2021)、菊科(Zhang et al, 2021)和早熟禾亚科(Zhang L et al, 2022); 动物类群的灵长目(Pozzi et al, 2014)、真蝶总科(Espeland et al, 2018)和果蝇属(*Drosophila*) (Li F et al, 2022)以及真菌的叶上衣属(*Strigula*) (Jiang SH et al, 2020)等。这些高质量生命之树的重建, 为准确探究生物多样性起源和进化历史, 以及生物多样性保护与合理利用奠定了坚实基础。

2 生物多样性时空分布格局

对生物多样性时空分布格局及其成因的探究是理解生物起源和多样化的关键。然而, 生物多样性的分布并不均一, 在时间和空间上差异分布(Pérez-Escobar et al, 2017)。例如, 在被子植物层面, 陈之端研究组通过重建我国26,978种被子植物的生命之树, 揭示了我国被子植物多样性进化的时空动态格局。研究发现, 我国66%的被子植物在中新世早期之后开始起源, 草本植物比木本植物的分化速度更快。同时, 我国东、西部被子植物的分布格局存在显著差异。东部地区为湿润、半湿润气候, 其谱系比西部更古老, 是植物区系的“博物馆”。其中, 华东地区同时是木本植物的“博物馆”和“摇篮”。而西部地区为干旱和半干旱气候, 其谱系相对年轻, 是草本植物进化的“摇篮”(Lu et al, 2018)。与大多数遵循纬度多样性梯度分布模式的物种不同, 松属(*Pinus*)植物大多分布于北半球的中纬度地区。为了探究这一独特分布模式的成因和机制, 汪小全研究组通过对全球112种松属植物的时空进化历史研究, 发现中纬度地区可能是松属植物进化的“博物馆”, 地形在其物种多样化过程中发挥了重要作用。同时, 历史上的火灾可能促进了松属植物的多样化和适应性进化(Jin et al, 2021)。

在动物相关研究中, Hu等(2021)基于3个遗传标记构建了我国2,461种陆生脊椎动物的系统发育树, 发现基于线粒体基因标记的陆生脊椎动物遗传多样性、物种多样性和系统发育多样性之间存在正相关关系。通过进一步研究系统发育多样性的空间分布格局, 他们发现南方部分区域具有较高的系统发育多样性和较早的物种分化时间, 是陆生脊椎动物

多样性进化的“博物馆”;而横断山脉区域具有较低的系统发育多样性和较晚的物种分化时间,是陆生脊椎动物多样性进化的“摇篮”。以上研究不仅揭示了生物多样性分布格局的历史成因,也为不同生境类型的生物多样性保护提供了重要理论基础。

地球上共有35个生物多样性热点地区,虽然它们的总面积仅占陆地面积的17.3%,但是却拥有全球50%以上的植物和77%的陆地脊椎动物(Mittermeier et al, 2011; Marchese, 2015)。已有研究表明,生物多样性热点地区的物种形成与造山运动和古气候变化有关,它们是造就不均匀生物多样性格局的主要因素(Smith et al, 2014; Pérez-Escobar et al, 2017; Xing & Ree, 2017; Zhao et al, 2019)。例如,南美洲安第斯山脉的多次快速隆升,以及生物频繁迁移扩散,推动了当地兰科植物的多样化(Pérez-Escobar et al, 2017)。在西藏-喜马拉雅-横断山地区,造山运动以及印度洋季风、东亚季风推动了现存高山植物祖先类群在中新世早期到中期的多样化(Ding et al, 2020),而喜马拉雅-横断山在中新世晚期至上新世早期的持续隆升,以及同时期气温快速下降,又促进了当地栎属(*Quercus*)植物的多样化(Meng et al, 2017)。

恶劣生境对于生物具有极强的选择压力。了解生物适应极端生境的过程与机制,对于理解生物多样性的起源和进化至关重要。鸟类在进化过程中发生了3次大规模地扩张,其多样性的产生主要与气候变化和白垩纪-古近纪灭绝事件有关(Yu et al, 2021)。例如,企鹅作为在约6,000万年前失去飞行能力的鸟类,随后演化出潜水能力,并适应了南极的极端环境。Cole等(2022)通过对27种近代灭绝和现存企鹅类群的基因组数据、47种地理数据以及企鹅化石和现存企鹅类群的形态数据分析发现,企鹅在白垩纪生物大灭绝之后,即约6,500万年前,起源于Zealandia(西兰大陆);受地质变迁和气候波动影响,企鹅祖先类群随着洋流逐渐扩散到了南极洲和南半球其他主要大陆的南部海岸。这一过程中,南极-南美大陆桥的断开、环南极洋流的形成以及第四纪冰期等地质事件促进了企鹅的物种分化,奠定了现今企鹅的物种分布格局。

东亚亚热带的喀斯特地区具有丰富的洞穴系统,孕育了大量特有生物类群。王伟研究组对绿色

植物、动物和真菌等洞穴生物代表类群的系统发育和古环境变化动态的分析表明,约88%的东亚亚热带洞穴生物定殖事件发生在渐新世-中新世边界之后,来自洞穴附近的森林生物是洞穴生物多样性的主要来源。同时,生物定殖并不是随机的过程,而是与地质、古气候以及亚热带常绿阔叶林演变相关。该研究提出的“气候-植被-孑遗”模型有助于解释其他中纬度地区地下生物区系的起源,同时为洞穴生物多样性保护提供了重要参考(Li XQ et al, 2022)。乌叶猴属(*Trachypithecus*)的石山叶猴(*T. francoisi*)种组物种在演化过程中获得了适应喀斯特特殊生境的能力。Liu Z等(2020)通过对乌叶猴属9种23个个体全基因组重测序分析,揭示了乌叶猴属3个物种组的进化历史与种群动态历史,发现石山叶猴种群数量减少与冰期有关。进一步研究表明,石山叶猴的正选择基因富集于与钙离子信号代谢相关通路,这可能与其对喀斯特生境的适应有关。该研究为人们理解灵长类动物在适应恶劣环境中的基因-环境相互作用以及生理-形态适应机制提供了新的认识。

冰川作为地球极端寒冷生境的代表,蕴藏了具有很高遗传和代谢多样性的低温微生物。Liu Q等(2021)通过对中国4个冰川中47株黄杆菌属(*Flavobacterium*)物种的色素鉴定、基因组和转录组分析、遗传和生理分析,发现光照能够促进大多数菌株在缺氧或营养缺乏条件下生长;其促进作用与玉米黄质等色素的合成有关,而色素可以为其提供光保护、维持低温下细胞膜功能等作用。该研究不仅强调了色素在黄杆菌属物种适应冰川表层环境以及种群扩散的重要意义,而且揭示了光照在冰川表层生态系统中的重要作用,为研究恶劣环境中生物多样性维持机制提供了范例。

3 物种概念、物种形成与适应性进化

合理的物种划分对生物多样性的评估、保护和可持续利用至关重要。然而,传统的物种概念或在实践中难以操作、或带有主观因素、或概念本身过于抽象,并不利于物种的划分(Hong, 2020)。近年来,国内外学者在大量分类学研究的基础上,提出了一系列新的、更科学的、更具有可操作性的物种划分标准或者定义,如由刘健全提出的整合物种概念

(The Integrative Species Concept) (刘建全, 2016)、由洪德元提出的基因-形态物种概念(The Gen-Morph Species Concept) (Hong, 2020)以及由Seifert提出的基因和基因表达物种概念(The Gene and Gene Expression (GAGE) Species Concept) (Seifert, 2020)。特别值得一提的是, 基因-形态物种概念在吸收传统物种概念精髓的基础上, 强调综合使用多种证据(如分子、形态和地理证据)进行物种分类, 并提出了物种划分的具体形态学标准。这些新物种概念的提出为科学、简便地划分物种提供了依据, 也为真正认识、有效保护和可持续利用生物多样性提供了理论指导。

物种形成是物种多样性的首要来源(Schluter & Pennell, 2017)。物种形成过程中所涉及的大量遗传变异和性状的获得与丢失, 是连接宏观(高阶元分类群)进化和微观(种群内部和种群之间)进化的桥梁(Ge, 2017)。研究物种形成的过程和机制能够揭示地球上生物多样性的进化过程, 以及由此产生的式样(Coyne & Orr, 2004)。平行物种形成是一种特殊的物种形成模式。为了探究该现象背后的机制, 葛颂研究组通过对野生稻的两个近缘种*Oryza nivara*和*O. rufipogon*进行物种形成研究。他们发现, 不同分布区的*O. nivara*多次独立起源于*O. rufipogon*的不同居群; 祖先群体在歧化选择(divergent selection)作用下平行进化出了相似的表型; 其开花时间的改变是种间生殖隔离的关键, 同时也促进了*O. nivara*祖先类群对干旱环境的适应(Cai et al, 2019)。该研究为理解生物适应新环境、深入探讨物种形成机制提供了典型案例。

杂交在植物和动物的物种形成过程中扮演了重要角色。在植物中, 由杂交引起的异源多倍化可以直接导致物种形成, 并提高植物适应恶劣气候环境的潜力(Hu et al, 2021; Wu et al, 2022)。刘建全研究组通过比较沙漠分布的沙芥属(*Pugionium*)植物沙芥(*P. cornutum*)和斧翅沙芥(*P. dolabratum*)的基因组, 发现该属最近共同祖先是两个染色体数量和结构均不同的祖先谱系在经历一次异源多倍化事件后形成的。进一步的群体遗传研究表明, 虽然基因流在两个种的进化过程中持续发生, 但重组染色体中的基因却快速进化, 从而导致了两个种的分化(Hu et al, 2021)。该研究强调了多倍体驱动的染色体

结构变异在物种分化过程中的重要意义。

在动物中, 杂交可以在种间转移有益性状, 帮助其适应不同环境。例如, 袖蝶属(*Heliconius*)蝴蝶通过杂交所形成的式样丰富的翅膀颜色, 促进了该属的物种形成和适应性辐射进化。通过对该属物种基因组测序分析, 研究人员发现控制拟态模式的基因组区域在3个共拟态物种间发生交换, 推测袖蝶属混居地的近缘种间会交换保护性颜色式样的基因, 说明了杂交在袖蝶属物种适应性辐射进化过程中的重要作用(Heliconius Genome Consortium, 2012)。

近年来, 大量研究发现基因流广泛存在于物种形成过程中。气候的周期性波动可能会影响地理屏障的周期性消失与出现, 进而引起生物居群间基因流的产生与中断(Xue et al, 2021; Wu et al, 2022)。例如, 施苏华和吴仲义研究团队通过对马六甲海峡红树林进行群体遗传学研究, 发现气候周期性波动会导致马六甲海峡周期性的开放或关闭, 进而导致红树在进化过程中经历多次的地理隔离与混合, 但每次混合不会消弭原有的物种分化。在多次的隔离-混合循环中, 物种的分化程度逐渐积累, 最终完成物种形成。他们据此提出了新的物种形成模型: 混合-隔离-混合循环(Mixing-Isolation-Mixing Cycles, MIM) (He et al, 2019)。该模型为理解伴随基因流的物种形成与多样化过程提供了新的视角, 也证明间断的基因流并不一定会阻碍物种形成过程中的物种分化。

微生物的物种形成过程受多种因素及其相互作用的影响。其中, 地理和生态是2个比较重要的外部因素, 但它们在驱动微生物物种形成过程中的相对重要性尚不清楚。链霉菌属(*Streptomyces*)是一种广泛分布的细菌, 其生境类型丰富, 可以产生多种抗生素, 具有很高的应用价值。为探究该属在全球范围地理和生态尺度上的物种形成原因, Wang等(2022)通过对不同大洲/大洋不同生境类型(土壤、海洋和昆虫)的橄榄色链霉菌(*Streptomyces olivaceus*)菌株基因组展开研究, 发现这些菌株可以分为2个与生境和地理相关的进化谱系, 谱系间基因流存在障碍; 基因组上存在多个与生境显著相关的谱系特异性基因或基因簇, 而且谱系间的适合度差异与相关功能基因分布高度吻合。该研究推测生境障碍是

导致谱系分化的主要原因,并最终促进了新物种的形成。

适应性进化是物种分化的重要机制之一。在植物和动物适应性进化过程中,相似的选择压力可能会导致近缘类群在基因组上发生平行或趋同的响应。例如,在植物进化研究中,施苏华研究组通过对16种红树物种全基因组水平趋同进化分析,鉴定到73个趋同进化的基因,部分基因与耐盐功能相关;进一步研究发现,相比于陆生植物,红树植物趋同地改变了9种氨基酸的使用频率,这有助于其适应高盐、动荡且营养贫瘠的海岸潮间带环境(He et al, 2020)。

在动物进化研究中,雷富民研究组发现地山雀(*Parus humilis*)基因组中与高海拔环境相关适应性状(如能量代谢、低氧反应和骨骼发育)的基因和基因家族受到正选择或发生扩张(Qu et al, 2013)。在随后的研究中他们进一步发现,山雀科鸟类不同高海拔种群基因组的高分化区都显著富集了与氧气利用和能量代谢相关的基因,且基因或核苷酸替换位点多不相同。这说明平行进化更多地发生在基因功能和基因组层次(Cheng et al, 2021)。这些研究结果为生物适应相似环境的基因组平行或趋同进化研究提供了新见解。

飞行赋予了鸟类极大的生存优势,但飞行能力的退化在现存鸟类中多次发生。前人研究发现飞行退化鸟类在形态和生理上存在差异,但它们对现存鸟类多次发生飞行退化事件的贡献和潜在的遗传机制尚不清楚。Pan等(2019)通过对40种飞行鸟类和8种飞行退化鸟类的基因组进行比较分析,发现2个与能量代谢相关基因位点在飞行退化鸟类中趋同进化。模型模拟表明,飞行退化鸟类的主要能量来源于由脂质转换而来的碳水化合物,而碳水化合物能更快产生能量,可能更适合飞行退化鸟类的短时奔跑或短时爆发性飞行。该研究认为生理趋同而非形态趋同在鸟类飞行退化中起着重要作用,为鸟类趋同进化研究提供了新的思路。

生物适应性进化过程可以是连续的,祖先类群在获得适应性性状后,其后代进一步将其完善。雪雀(snowfinches)复合体起源于青藏高原地区,包含在形态、生态位和行为方面存在特异分化的3个属。Qu等(2021)通过整合表型、基因组和功能试验数据,

发现雪雀复合体的祖先类群在迁移到高海拔地区后,进化出较大体型这一适应性表型,并在其3个后代物种分化过程中进一步进化出物种特异的体型。通过对受到强烈选择的功能基因*DTL*(该基因功能为修复紫外线导致的DNA损伤)进行功能验证,作者发现雪雀复合体的DNA损伤修复活性明显提升,但祖先与后代的DNA损伤活性存在差异。这进一步表明雪雀复合体经历了共同祖先的初始适应后,其后代物种又经历了不同的适应性过程。该研究揭示了祖先适应对后代物种适应性进化的影响,为探讨生物适应性进化过程提供了新案例和新见解。

生物适应性进化过程也可以是极快发生的。普通小麦(*Triticum aestivum*)起源于新月沃地(The Fertile Crescent)核心区域,在极短时间(约一万年)内便扩散到全球,并成功适应了自然环境和人类粮食方面的需求,但其遗传机制尚不清楚。Zhou等(2020)通过小麦属(*Triticum*)和山羊草属(*Aegilops*)25个亚种的全基因组测序分析,发现小麦野生群体的混合渐渗对普通小麦基因组的贡献极大。这增加了普通小麦的遗传多样性,使其具有更广泛的适应能力。同时,人工选择使小麦属物种在全基因组水平产生趋同进化特征,例如控制穗轴性状的*Btr1*基因被反复选择。该研究为小麦适应性进化背后的遗传驱动力提供了新的见解。

水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)在生物适应性进化过程中扮演了重要角色。Cheng等(2019)解析了2种双星藻纲藻类的全基因组,并通过细菌、真菌、动物、原生生物、藻类和有胚植物的基因组数据比较分析,发现部分基因仅由这2种双星藻纲植物和土壤细菌共享。进一步研究确认2个关键基因*GRAS*和*PYL*是绿色植物祖先基因组通过HGT从土壤细菌中获得的。这2个基因与植物的生长、发育、抗逆、固氮等重要生理过程有关,表明HGT可能促进了陆地植物的登陆。Li Y等(2022)通过对218种昆虫基因组水平的比较分析,发现它们之间存在大量、多次的功能基因水平转移。此外,他们发现越早获得的HGT基因,其基因结构与昆虫本身的基因结构越相似,更可能在昆虫基因组上保留。最后,基因功能研究发现通过HGT获得的基因加强了鳞翅目昆虫雄性求偶行为。该研究表明,HGT可能是昆虫适应的主要贡献者。这些研究揭示

了HGT在生物适应性进化过程中扮演的重要角色, 为探究物种起源提供了新的思路和实际案例。

4 新性状起源与多样化

新性状起源是生物进化的标志, 也是生物从简单到复杂进化的基础和形态结构多样化形成的关键。纵观生物进化历史, 生物演化出了一系列的新性状或新功能, 如被子植物的花、比目鱼的扁平体型、动物的回声定位系统和呼吸系统等等。这些性状的产生极大提升了生物的适应能力。近年来, 随着遗传学、分子生物学、进化发育生物学和基因组学的不断发展, 人们对生物进化的过程和机制有了更加深入的认识, 揭示了一系列重要性状起源和进化的分子机制。

花是被子植物的关键创新性状。它的起源和多样化不仅促进了被子植物的起源和繁盛, 而且深刻改变了陆地生态系统的格局。近年来, 国际上对花起源和基本结构多样化机制的研究主要可以概况为3个方面。首先, 通过解析被子植物最基部物种无油樟(*Amborella trichopoda*)的基因组和深入的基因组进化研究, 研究人员发现, 现存被子植物在起源之前发生过一次全基因组加倍事件, 且大量与开花有关的重要基因谱系在此之前就已经形成, 表明花的起源与已有基因家族成员的招募有关(*Amborella Genome Project*, 2013)。其次, 前人通过对花发育MADS-box基因进化历史和蛋白互作关系的进化研究发现, 在被子植物起源前后, 参与花器官身份决定的MADS-box基因在数目和类型上显著增加, 它们所编码蛋白之间的互作关系呈现先增后减的进化式样(Li et al, 2015; Ruelens et al, 2017)。最后, 研究人员通过对多样性极为丰富的毛茛科植物进行研究发现, 毛茛科大多数无花瓣分支中花瓣的丢失是由雄蕊身份基因AGAMOUS1 (AG1)的表达外扩造成的, 而花瓣身份基因APETALA3-3 (AP3-3)的丢失、沉默或表达下调是结果而非原因(Zhang et al, 2013; Duan et al, 2020); 花器官螺旋状排列时器官数目不固定则与花器官发生过程的时空动态、花器官身份基因表达边界的可塑性和花器官身份基因间复杂的调控关系有关(Wang et al, 2016)。特别值得一提的是, 在已有研究基础上, Shan等(2019)首次从发育程序改变的角度系统阐释了花在器官数目、类

型、排列方式、形状、结构、颜色和气味等方面多样化的原因和机制, 提出“四个主要发育程序的改变导致花的多样化”的观点, 为未来开展花的发育和进化研究提供了重要指导。

花瓣是花中最吸引人的部分, 具有复杂多样的形态和结构, 在动-植物相互作用中扮演了重要角色(Fu et al, 2022)。近年来, 我们研究组聚焦毛茛科黑种草属(*Nigella*)植物, 已将其发展成研究复杂花瓣的模式体系。基于形态和发育研究, 我们发现花瓣的复杂化是逐步发生的, 既涉及新性状(如假蜜腺、二唇形花瓣、柄、上唇和二裂下唇等)的从头起源, 也涉及对已有性状的修饰和改造(Yao et al, 2019)。通过比较转录组-表达谱分析及表达和功能研究, 我们鉴定出复杂花瓣必需的基因程序, 发现对已有基因和程序的重新招募是复杂花瓣形成和相关新性状起源的关键(Liao et al, 2020; Zhang et al, 2020)。此外, 毛茛科耧斗菜属(*Aquilegia*)植物也是研究复杂花瓣的理想体系。近年来, 国际上多个团队围绕该属植物的新性状(花瓣蜜距)发生和发育的分子机制进行了研究, 不仅鉴定出一批与距发生和发育相关的候选基因(如POP、ARF6和ARF8等), 而且发现在花瓣身份基因AqAP3-3靶基因中, 与花瓣身份决定直接相关的基因在进化上高度保守, 而参与特有性状(如距、蜜腺、表皮毛和花瓣颜色)形成的基因则在进化上不保守(Ballerini et al, 2020; Jiang Y et al, 2020; Zhang et al 2020)。这些研究提升了人们对花瓣新性状起源与复杂化过程和机制的认识。

四足动物的四肢具有支撑、奔跑、攀爬和自卫等功能。Hox基因在四足动物四肢的起源过程中具有关键作用, 缺乏Hoxa13和Hoxd13的小鼠会丢失手腕和手指(Fromental-Ramain et al, 1996)。而对模式生物斑马鱼(*Danio rerio*)的研究发现, 敲除Hox13的斑马鱼鳍条发育受到影响, 鳍条缩短, 软骨增多(Nakamura et al, 2016)。这些研究表明指骨和鳍条共享部分发育过程, 四足动物的四肢起源于远端细胞命运的转变。类似地, Armisén等(2015)发现半翅目水龟科昆虫足的发育过程中, Hox基因家族Ubx基因的表达与gilt基因的表达呈负相关。水龟的中足和后足形态差异是Ubx基因通过调节gilt基因的差异表达形成的。这最终导致了水龟长中足的起源, 研究人员进一步研究发现该性状有助于水龟躲避捕食者。

在海洋动物中, 鲽形目鱼类具有扁平、不对称的体型, 从而适应了海底生存。Lü等(2021)通过对基因组比较分析发现, 基因组中许多与缺氧耐受性、抗肌肉萎缩、视觉感知和心脏功能相关的基因发生了显著变异, 进而导致与鲽形目鱼类适应海底生存环境相关性状的转变。同时, 他们进一步研究发现, 在涉及动物体型不对称发育的信号通路中, 鲽形目鱼类基因组WNT (Wingless-Type MMTV Integration Site Family)和RA (retinoic acid)信号通路的多个基因序列上发生了显著的改变。同时, 两个信号通路中的一些基因在多个器官的发育过程中左右不对称表达。这些都共同表明WNT和RA信号通路相关基因的变异推动了鲽形目鱼类不对称体型的进化(Lü et al, 2021)。

反刍亚目动物进化出了瘤胃、网胃、瓣胃和皱胃, 这些发达的消化器官赋予其更高的食物利用率与更复杂的食物结构。王文研究团队通过对44种反刍动物比较基因组分析, 发现多室胃起源于食道, 皱胃相关基因的表达式样与小肠更为相似。此外, 他们还探究了鹿科动物一系列新性状起源的分子机制。例如, 驯鹿(*Rangifer tarandus*)生物节律的改变可能与*PER2*基因突变有关, 该性状有助于适应北极与亚北极地区极长的光周期; 长颈鹿*FGFRL1*基因存在独特变异, 利用小鼠对该基因进行功能验证, 经过基因编辑的小鼠表现出抗高血压的能力和高的骨密度, 这两个性状都与长颈鹿对高身高的适应紧密相关(Chen et al, 2019; Lin et al, 2019; Wang et al, 2019; Liu Q et al, 2021)。

回声定位是动物(如蝙蝠、鲸鱼)进行导航、觅食等活动的一种定向行为。这一适应性特征赋予相关物种黑暗条件下识别物体和定向导航的能力。有意思的是, 一项最近的研究发现回声定位能力可能也存在于猪尾鼠属(*Typhlomys*)动物中。He等(2021)对该属物种开展行为学、解剖学、基因组学以及功能实验研究发现, 它们具有在黑暗中躲避障碍物的行为、具有与蝙蝠相似的解剖学特征、具有与其他具备回声定位能力的哺乳动物趋同的听力相关基因(如*Prestin*)。这些发现证实了该属物种的确具有回声定位能力, 表明复杂的适应性表型背后可能具有相似的分子机制。

人类在不同生境中逐渐进化出多样的适应性

表型。东南亚土著居民是生活在热带雨林中的狩猎-采集者, 具有矮身高、深肤色、卷曲头发和宽扁鼻翼等特点。Zhang X等(2022)通过对柬埔寨81名土著居民进行全基因组深度测序, 并与其他人类基因组比较发现, 柬埔寨土著居民基因组中有1,187个受选择的基因组区域, 其中就包括与卷发(*TCHH*和*TCHHLI*)、鼻子形态(*PAX3*)以及身高(如*ENTPDI-ASI*)相关的基因。这些基因的变异可能最终导致了柬埔寨土著居民适应性表型的产生。进一步研究发现, 东南亚土著居民的受选择位点与具有相似表型的非洲狩猎-采集人群不同, 表明东南亚土著的适应性表型可能是独立起源的。该项研究为探索人类表型多样化的进化模式和遗传机制提供了全新思路。

农作物的农艺性状往往是一系列与生产有关的特征性状, 具有重要经济价值。泛基因组图谱的应用为许多农艺性状分子机制的挖掘提供了新工具(Liu Y et al, 2020; Qin et al, 2021; Zhou et al, 2022)。例如, 黄三文研究团队在解析二倍体马铃薯泛基因组图谱的基础上, 通过多组学比较分析, 鉴定到一个与薯块发育相关的TCP转录因子*Identity of Tuber 1 (IT1)*及其互作基因, 并通过CRISPR/Cas9实验证实了该基因的功能。同时, 基于大片段倒位图谱的构建, 发现马铃薯3号染色体5.8 Mb倒位事件与控制块茎中类胡萝卜素积累的基因紧密连锁, 并且在自交后代中该区域重组率显著降低。该研究为二倍体马铃薯的育种改良提供了重要见解(Tang et al, 2022)。

在物种大爆发过程中, 祖先基因多态性被随机分选到不同物种中, 从而造成非近缘种间具有相同的基因型, 但不完全谱系分选(incomplete lineage sorting, ILS)是否会影响性状的起源与进化尚不清楚。Feng等(2022)通过对南美有袋类哺乳动物南猯(*Dromiciops gliroides*)及其他有袋类动物的基因组解析, 发现这些有袋类物种存在大量的ILS。进一步对有强ILS信号的基因筛选和CRISPR/Cas9实验验证发现, ILS可以在南猯及其非姐妹类群间产生相似的形态表型。该研究表明不同类群间相似性状的产生可能是祖先多态性随机遗传的结果。

新性状形成过程往往涉及一系列基因的创新和招募, 尤其是一些保守基因多次参与生物的进化

过程,并发挥了重要作用(Müller, 2007)。例如,在动物登陆过程中涉及了一系列新性状和新功能的起源,从原始的辐鳍鱼类到肺鱼再到四足动物,它们在登陆过程中逐步获得和招募了一系列与陆地适应特征(肺表面活性物质、抗焦虑能力、五指肢和咽部重塑等)相关的基因,如新基因*Sftpc*和招募的基因*Slc34a2*促进了四足动物呼吸能力的进化,帮助其适应陆生环境(Meyer et al, 2021; Wang et al, 2021)。再比如, Nagel 等(2020)通过对法老蚁(Pharaoh ant)行为、大脑结构以及基因表达调控研究,找到了蚁后角色转变过程中可能起推动作用的关键基因。进一步研究发现,蚁后的生殖角色转变相关基因模块同样参与了生殖工蚁角色转变的调控,表明这些基因模块在进化过程中被重新应用于生殖工蚁的形成。相似的研究还有很多。这一系列令人振奋的成果体现出基因组数据对于新性状起源与多样化研究的巨大推动作用,也为进一步深入探究生物适应性进化的过程与机制提供了新的观点和研究模式。

5 展望

过去10年,国内外学者在生物多样性起源与进化研究领域取得了极大的进展。利用新思想和新方法,科研人员重建了各个分类阶元的生命之树,厘清了许多分类困难类群的亲缘关系;探究了生物多样性的时空分布格局,揭示了生物对环境的适应机制;提出了物种分类的新概念,探索了物种形成的过程与机制;解析了新性状起源与重要进化事件发生的过程和机制。这些研究成果既是现今科学领域的前沿,又是未来研究的突破方向和发展基石。然而,要真正认识生物多样性起源与进化的过程和机制,仍需要更深入细致的研究进行探索。综合近10年来的研究发展,我们认为将来生物多样性研究可以聚焦在以下几个方面:

(1)更精准地重建生命之树。基因流广泛存在于物种形成过程中,只有通过更全面的取样、更多的基因序列分析,才能获得更精准的生命之树,为性状演化和生物多样性时空格局研究提供支撑。


(2)深入挖掘基因组数据。利用大量已发表和将要发表的基因组数据,深度挖掘生物多样性起源和进化的奥秘。特别值得一提的是,近年来启动的众

多国际合作计划为全球生物基因组的解析提供了助力。其中,最大的项目地球生物基因组计划(Earth BioGenome Project)旨在10年内对约150万种真核生物进行基因组测序注释(Lewin et al, 2018)。该计划包含多个子项目,如万狗基因组计划(Dog 10K Genomes Project)(Ostrander et al, 2019)、万种鸟基因组计划(Bird 10,000 Genomes Project)(Zhang, 2015)以及万种鱼类基因组计划(10,000 Fish Genomes Project)(Fan et al, 2020)等等。这些计划的实施将为一系列重大问题的探究提供基因组基础,加深和增强人们对全球生物多样性的理解和资源管理。这些基因组数据的获得和深度挖掘,将为一系列重大生物学问题的解决提供基础,为生物多样性的保护提供理论依据和指导。

(3)多学科交叉融合。生物的进化过程非常复杂,如前文所述,物种形成的过程和机制极其复杂和多样,难以用单一的技术手段和理论框架加以解释。我们认为多学科(如综合形态学、分子系统学、生态与进化发育生物学、遗传学和基因组学等)交叉融合,共同解决生物多样性进化问题将是未来生物多样性研究的大趋势。

随着生命之树更精准地重建、研究技术的进步与普及和研究内容的精细与深入,科学家们将会在不久的将来描绘出一幅更加详实、准确的生物多样性进化历史“画卷”。

ORCID

薛成  <https://orcid.org/0000-0002-0967-3928>
李波卡  <https://orcid.org/0000-0002-9433-3775>
雷天宇  <https://orcid.org/0000-0001-8774-1685>
山红艳  <https://orcid.org/0000-0002-0034-0510>
孔宏智  <https://orcid.org/0000-0001-6662-2935>

参考文献

- Amborella Genome Project (2013) The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science*, 342, 1241089.
- Armisen D, Refki PN, Crumiere AJ, Viala S, Toubiana W, Khila A (2015) Predator strike shapes antipredator phenotype through new genetic interactions in water striders. *Nature Communications*, 6, 8153.
- Ballerini ES, Min Y, Edwards MB, Kramer EM, Hodges SA (2020) *POPOVICH*, encoding a C2H2 zinc-finger transcription factor, plays a central role in the development of a key innovation, floral nectar spurs, in *Aquilegia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 22552–22560.

- Cai Z, Zhou L, Ren NN, Xu X, Liu R, Huang L, Zheng XM, Meng QL, Du YS, Wang MX, Geng MF, Chen WL, Jing CY, Zou XH, Guo J, Chen CB, Zeng HZ, Liang YT, Wei XH, Guo YL, Zhou HF, Zhang FM, Ge S (2019) Parallel speciation of wild rice associated with habitat shifts. *Molecular Biology and Evolution*, 36, 875–889.
- Chen L, Qiu Q, Jiang Y, Wang K, Lin Z, Li Z, Bibi F, Yang Y, Wang J, Nie W, Su W, Liu G, Li Q, Fu W, Pan X, Liu C, Yang J, Zhang C, Yin Y, Wang Y, Zhao Y, Zhang C, Wang Z, Qin Y, Liu W, Wang B, Ren Y, Zhang R, Zeng Y, da Fonseca RR, Wei B, Li R, Wan W, Zhao R, Zhu W, Wang Y, Duan S, Gao Y, Zhang YE, Chen C, Hvilsom C, Epps CW, Chemnick LG, Dong Y, Mirarab S, Siegmund HR, Ryder OA, Gilbert MTP, Lewin HA, Zhang G, Heller R, Wang W (2019) Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits. *Science*, 364, eaav6202.
- Cheng S, Xian W, Fu Y, Marin B, Keller J, Wu T, Sun W, Li X, Xu Y, Zhang Y, Wittek S, Reder T, Günther G, Gontcharov A, Wang S, Li L, Liu X, Wang J, Yang H, Xu X, Delaux PM, Melkonian B, Wong GK, Melkonian M (2019) Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. *Cell*, 179, 1057–1067.
- Cheng Y, Miller MJ, Zhang D, Xiong Y, Hao Y, Jia C, Cai T, Li SH, Johansson US, Liu Y, Chang Y, Song G, Qu Y, Lei F (2021) Parallel genomic responses to historical climate change and high elevation in East Asian songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2023918118.
- Cole TL, Zhou C, Fang M, Pan H, Ksepka DT, Fiddaman SR, Emerling CA, Thomas DB, Bi X, Fang Q, Ellegaard MR, Feng S, Smith AL, Heath TA, Tennyson AJD, Borboroglu PG, Wood JR, Hadden PW, Grosser S, Bost CA, Cherey Y, Mattern T, Hart T, Sinding MS, Shepherd LD, Phillips RA, Quillfeldt P, Masello JF, Bouzat JL, Ryan PG, Thompson DR, Ellenberg U, Dann P, Miller G, Dee Boersma P, Zhao R, Gilbert MTP, Yang H, Zhang DX, Zhang G (2022) Genomic insights into the secondary aquatic transition of penguins. *Nature Communications*, 13, 3912.
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Daly KG, Delser PM, Mullin VE, Scheu A, Mattiangeli V, Teasdale MD, Hare AJ, Burger J, Verdugo MP, Collins MJ, Kehati R, Ereik MC, Bar-Oz G, Pompanon F, Cumer T, Çakırlar C, Mohaseb FA, Decruyenaere D, Davoudi H, Çevik Ö, Rollefson G, Vigne JD, Khazaeli R, Fathi H, Doost SB, Sorkhani RR, Vahdati AA, Sauer EW, Kharanaghi HA, Maziar S, Gasparian B, Pinhasi R, Martin L, Orton D, Arbuckle BS, Benecke N, Manica A, Horwitz LK, Mashkour M, Bradley DG (2018) Ancient goat genomes reveal mosaic domestication in the Fertile Crescent. *Science*, 361, 85–88.
- de Manuel M, Barnett R, Sandoval-Velasco M, Yamaguchi N, Vieira FG, Mendoza MLZ, Liu S, Martin MD, Sinding MHS, Mak SST, Carøe C, Liu S, Guo C, Zheng J, Zazula G, Baryshnikov G, Eizirik E, Koepfli KP, Johnson WE, Antunes A, Sicheritz-Ponten T, Gopalakrishnan S, Larson G, Yang H, O'Brien SJ, Hansen AJ, Zhang G, Marques-Bonet T, Gilbert MTP (2020) The evolutionary history of extinct and living lions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 10927–10934.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020) Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369, 578–581.
- Duan X, Zhao C, Jiang Y, Zhang R, Shan H, Kong H (2020) Parallel evolution of apetalous lineages within the buttercup family (Ranunculaceae): Outward expansion of *AGAMOUS1*, rather than disruption of *APETALA3-3*. *The Plant Journal*, 104, 1169–1181.
- Duchêne DA, Bragg JG, Duchêne S, Neaves LE, Potter S, Moritz C, Johnson RN, Ho SYW, Eldridge MDB (2018) Analysis of phylogenomic tree space resolves relationships among marsupial families. *Systematic Biology*, 67, 400–412.
- Espeland M, Breinholt J, Willmott KR, Warren AD, Vila R, Toussaint EFA, Maunsell SC, Aduse-Poku K, Talavera G, Eastwood R, Jarzyna MA, Guralnick R, Lohman DJ, Pierce NE, Kawahara AY (2018) A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology*, 28, 770–778.
- Fan G, Song Y, Yang L, Huang X, Zhang S, Zhang M, Yang X, Chang Y, Zhang H, Li Y, Liu S, Yu L, Chu J, Seim I, Feng C, Near TJ, Wing RA, Wang W, Wang K, Wang J, Xu X, Yang H, Liu X, Chen N, He S (2020) Initial data release and announcement of the 10,000 Fish Genomes Project (Fish10K). *Gigascience*, 9, gaa080.
- Feng S, Bai M, Rivas-Gonzalez I, Li C, Liu S, Tong Y, Yang H, Chen G, Xie D, Sears KE, Franco LM, Gaitan-Espitia JD, Nespolo RF, Johnson WE, Yang H, Brandies PA, Hogg CJ, Belov K, Renfree MB, Helgen KM, Boomsma JJ, Schierup MH, Zhang G (2022) Incomplete lineage sorting and phenotypic evolution in marsupials. *Cell*, 185, 1646–1660.
- Feng S, Stiller J, Deng Y, Armstrong J, Fang Q, Reeve AH, Xie D, Chen G, Guo C, Faircloth BC, Petersen B, Wang Z, Zhou Q, Diekhans M, Chen W, Andreu-Sanchez S, Margaryan A, Howard JT, Parent C, Pacheco G, Sinding MS, Puetz L, Cavill E, Ribeiro AM, Eckhart L, Fjeldsa J, Hosner PA, Brumfield RT, Christidis L, Bertelsen MF, Sicheritz-Ponten T, Tietze DT, Robertson BC, Song G, Borgia G, Claramunt S, Lovette IJ, Cowen SJ, Njoroge P, Dumbacher JP, Ryder OA, Fuchs J, Bunce M, Burt DW, Cracraft J, Meng G, Hackett SJ, Ryan PG, Jonsson KA, Jamieson IG, da Fonseca RR, Braun EL, Houde P, Mirarab S, Suh A, Hansson B, Ponnikas S, Sigeman H, Stervander M, Frandsen PB, van der Zwan H, van der Sluis R, Visser C, Balakrishnan CN, Clark AG, Fitzpatrick JW, Bowman R, Chen N, Cloutier A, Sackton TB, Edwards SV, Foote DJ, Shakya SB, Sheldon FH, Vignal A, Soares AER, Shapiro B, Gonzalez-Solis J, Ferrer-Obiol J, Rozas J, Riutort M, Tigano A, Friesen V, Dalen L, Urrutia AO,

- Szekely T, Liu Y, Campana MG, Corvelo A, Fleischer RC, Rutherford KM, Gemmell NJ, Dussex N, Mouritsen H, Thiele N, Delmore K, Liedvogel M, Franke A, Hoepfner MP, Krone O, Fudickar AM, Mila B, Ketterson ED, Fidler AE, Friis G, Parody-Merino AM, Battley PF, Cox MP, Lima NCB, Prodocimi F, Parchman TL, Schlinger BA, Loiselle BA, Blake JG, Lim HC, Day LB, Fuxjager MJ, Baldwin MW, Braun MJ, Wirthlin M, Dikow RB, Ryder TB, Camenisch G, Keller LF, DaCosta JM, Hauber ME, Louder MIM, Witt CC, McGuire JA, Mudge J, Megna LC, Carling MD, Wang B, Taylor SA, Del-Rio G, Aleixo A, Vasconcelos ATR, Mello CV, Weir JT, Haussler D, Li Q, Yang H, Wang J, Lei F, Rahbek C, Gilbert MTP, Graves GR, Jarvis ED, Paten B, Zhang G (2020) Dense sampling of bird diversity increases power of comparative genomics. *Nature*, 587, 252–257.
- Fromental-Ramain C, Warot X, Messadecq N, LeMeur M, Dollé P, Chambon P (1996) *Hoxa-13* and *Hoxd-13* play a crucial role in the patterning of the limb autopod. *Development*, 122, 2997–3011.
- Fu X, Shan H, Yao X, Cheng J, Jiang Y, Yin X, Kong H (2022) Petal development and elaboration. *Journal of Experimental Botany*, 73, 3308–3318.
- Gaston KJ, Spicer JI (2004) *Biodiversity: An Introduction*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Ge S (2017) What determines species diversity? *Chinese Science Bulletin*, 62, 2033–2041. (in Chinese with English abstract) [葛颂 (2017) 什么决定了物种的多样性? *科学通报*, 62, 2033–2041.]
- He JW, Zhang R, Yang J, Chang Z, Zhu LX, Lu SH, Xie FA, Mao JL, Dong ZW, Liu GC, Hu P, Dong Y, Wan WT, Zhao RP, Xiong TZ, Leon-Cortes JL, Mao CY, Zhang W, Zhan S, Li J, Chen L, Wang W, Li XY (2022) High-quality reference genomes of swallowtail butterflies provide insights into their coloration evolution. *Zoological Research*, 43, 367–379
- He K, Liu Q, Xu DM, Qi FY, Bai J, He SW, Chen P, Zhou X, Cai WZ, Chen ZZ, Liu Z, Jiang XL, Shi P (2021) Echolocation in soft-furred tree mice. *Science*, 372, eaay1513.
- He Z, Li X, Yang M, Wang X, Zhong C, Duke NC, Wu CI, Shi S (2019) Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: Insights from multiple mangrove taxa. *National Science Review*, 6, 275–288.
- He Z, Xu S, Zhang Z, Guo W, Lyu H, Zhong C, Boufford DE, Duke NC, International Mangrove Consortium, Shi S (2020) Convergent adaptation of the genomes of woody plants at the land–sea interface. *National Science Review*, 7, 978–993.
- Heliconius Genome Consortium (2012) Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature*, 487, 94–98.
- Hong DY (2020) Gen-morph species concept—A new and integrative species concept for outbreeding organisms. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 725–742.
- Hu Y, Fan H, Chen Y, Chang J, Zhan X, Wu H, Zhang B, Wang M, Zhang W, Yang L (2021) Spatial patterns and conservation of genetic and phylogenetic diversity of wildlife in China. *Science Advances*, 7, eabd5725.
- Jarvis ED, Mirarab S, Aberer AJ, Li B, Houde P, Li C, Ho SYW, Faircloth BC, Nabholz B, Howard JT, Suh A, Weber CC, da Fonseca RR, Li J, Zhang F, Li H, Zhou L, Narula N, Liu L, Ganapathy G, Boussau B, Bayzid MS, Zavidovych V, Subramanian S, Gabaldón T, Capella-Gutiérrez S, Huerta-Cepas J, Rekepalli B, Munch K, Schierup M, Lindow B, Warren WC, Ray D, Green RE, Bruford MW, Zhan X, Dixon A, Li S, Li N, Huang Y, Derryberry EP, Bertelsen MF, Sheldon FH, Brumfield RT, Mello CV, Lovell PV, Wirthlin M, Schneider MPC, Prodocimi F, Samaniego JA, Velazquez AMV, Alfaro-Núñez A, Campos PF, Petersen B, Sichert-Ponten T, Pas A, Bailey T, Scofield P, Bunce M, Lambert DM, Zhou Q, Perelman P, Driskell AC, Shapiro B, Xiong Z, Zeng Y, Liu S, Li Z, Liu B, Wu K, Xiao J, Xiong Y, Zheng Q, Zhang Y, Yang H, Wang J, Smeds L, Rheindt FE, Braun M, Fjeldsa J, Orlando L, Barker FK, Jönsson KA, Johnson W, Koepfli KP, O’Brien S, Haussler D, Ryder OA, Rahbek C, Willerslev E, Graves GR, Glenn TC, McCormack J, Burt D, Ellegren H, Alström P, Edwards SV, Stamatakis A, Mindell DP, Cracraft J, Braun EL, Warnow T, Jun W, Gilbert MTP, Zhang G (2014) Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346, 1320–1331.
- Jiang SH, Lücking R, Xavier-Leite AB, Cáceres MES, Aptroot A, Portilla CV, Wei JC (2020) Reallocation of foliicolous species of the genus *Strigula* into six genera (lichenized Ascomycota, Dothideomycetes, Strigulaceae). *Fungal Diversity*, 102, 257–291.
- Jiang Y, Wang M, Zhang R, Xie J, Duan X, Shan H, Xu G, Kong H (2020) Identification of the target genes of AqAPE-TALA3-3 (AqAP3-3) in *Aquilegia coerulea* (Ranunculaceae) helps understand the molecular bases of the conserved and nonconserved features of petals. *New Phytologist*, 227, 1235–1248.
- Jin WT, Gernandt DS, Wehenkel C, Xia XM, Wei XX, Wang XQ (2021) Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2022302118.
- Lewin HA, Robinson GE, Kress WJ, Baker WJ, Coddington J, Crandall KA, Durbin R, Edwards SV, Forest F, Gilbert MTP, Goldstein MM, Grigoriev IV, Hackett KJ, Haussler D, Jarvis ED, Johnson WE, Patrinos A, Richards S, Castilla-Rubio JC, van Sluys MA, Soltis PS, Xu X, Yang H, Zhang G (2018) Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 4325–4333.
- Li F, Rane RV, Luria V, Xiong Z, Chen J, Li Z, Catullo RA, Griffin PC, Schiffer M, Pearce S, Lee SF, McElroy K, Stocker A, Shirriffs J, Cockerell F, Coppin C, Sgrò CM, Karger A, Cain JW, Weber JA, Santpere G, Kirschner MW, Hoffmann AA, Oakshott JG, Zhang G (2022) Phylogenomic analyses of

- the genus *Drosophila* reveals genomic signals of climate adaptation. *Molecular Ecology Resources*, 22, 1559–1581.
- Li HT, Luo Y, Gan L, Ma PF, Gao LM, Yang JB, Cai J, Gitzendanner MA, Fritsch PW, Zhang T, Jin JJ, Zeng CX, Wang H, Yu WB, Zhang R, van der Bank M, Olmstead RG, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Yi TS, Li DZ (2021) Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families. *BMC Biology*, 19, 232.
- Li HT, Yi TS, Gao LM, Ma PF, Zhang T, Yang JB, Gitzendanner MA, Fritsch PW, Cai J, Luo Y, Wang H, van der Bank M, Zhang SD, Wang QF, Wang J, Zhang ZR, Fu CN, Yang J, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Li DZ (2019) Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5, 461–470.
- Li L, Yu XX, Guo CC, Duan XS, Shan HY, Zhang R, Xu GX, Kong HZ (2015) Interactions among proteins of floral MADS-box genes in *Nuphar pumila* (Nymphaeaceae) and the most recent common ancestor of extant angiosperms help understand the underlying mechanisms of the origin of the flower. *Journal of Systematics and Evolution*, 53, 285–296.
- Li XQ, Xiang XG, Jabbour F, Hagen O, Ortiz RDC, Soltis PS, Soltis DE, Wang W (2022) Biotic colonization of subtropical East Asian caves through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2207199119.
- Li Y, Liu Z, Liu C, Shi Z, Pang L, Chen C, Chen Y, Pan R, Zhou W, Chen XX, Rokas A, Huang J, Shen XX (2022) HGT is widespread in insects and contributes to male courtship in lepidopterans. *Cell*, 185, 2975–2987.
- Liao H, Fu X, Zhao H, Cheng J, Zhang R, Yao X, Duan X, Shan H, Kong H (2020) The morphology, molecular development and ecological function of pseudonectaries on *Nigella damascena* (Ranunculaceae) petals. *Nature Communications*, 11, 1777.
- Lin Z, Chen L, Chen X, Zhong Y, Yang Y, Xia W, Liu C, Zhu W, Wang H, Yan B, Yang Y, Liu X, Kvie KS, Røed KH, Wang K, Xiao W, Wei H, Li G, Heller R, Gilbert MTP, Qiu Q, Wang W, Li Z (2019) Biological adaptations in the Arctic cervid, the reindeer (*Rangifer tarandus*). *Science*, 364, eaav6312.
- Liu C, Gao J, Cui X, Li Z, Chen L, Yuan Y, Zhang Y, Mei L, Zhao L, Cai D, Hu M, Zhou B, Li Z, Qin T, Si H, Li G, Lin Z, Xu Y, Zhu C, Yin Y, Zhang C, Xu W, Li Q, Wang K, Gilbert MTP, Heller R, Wang W, Huang J, Qiu Q (2021) A towering genome: Experimentally validated adaptations to high blood pressure and extreme stature in the giraffe. *Science Advances*, 7, eabe9459.
- Liu JQ (2016) The integrative species concept and species on the speciation way. *Biodiversity Science*, 24, 1004–1008. (in Chinese with English abstract) [刘建全 (2016) “整合物种概念”和“分化路上的物种”. *生物多样性*, 24, 1004–1008.]
- Liu Q, Li W, Liu D, Li L, Li J, Lv N, Liu F, Zhu B, Zhou Y, Xin Y, Dong X (2021) Light stimulates anoxic and oligotrophic growth of glacial *Flavobacterium* strains that produce zeaxanthin. *The ISME Journal*, 15, 1844–1857.
- Liu Y, Du H, Li P, Shen Y, Peng H, Liu S, Zhou GA, Zhang H, Liu Z, Shi M, Huang X, Li Y, Zhang M, Wang Z, Zhu B, Han B, Liang C, Tian Z (2020) Pan-genome of wild and cultivated soybeans. *Cell*, 182, 162–176.
- Liu Z, Zhang L, Yan Z, Ren Z, Han F, Tan X, Xiang Z, Dong F, Yang Z, Liu G, Wang Z, Zhang J, Que T, Tang C, Li Y, Wang S, Wu J, Li L, Huang C, Roos C, Li M (2020) Genomic mechanisms of physiological and morphological adaptations of limestone langurs to karst habitats. *Molecular Biology and Evolution*, 37, 952–968.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Lü Z, Gong L, Ren Y, Chen Y, Wang Z, Liu L, Li H, Chen X, Li Z, Luo H, Jiang H, Zeng Y, Wang Y, Wang K, Zhang C, Jiang H, Wan W, Qin Y, Zhang J, Zhu L, Shi W, He S, Mao B, Wang W, Kong X, Li Y (2021) Large-scale sequencing of flatfish genomes provides insights into the polyphyletic origin of their specialized body plan. *Nature Genetics*, 53, 742–751.
- Marchese C (2015) Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation*, 3, 297–309.
- Meng HH, Su T, Gao XY, Li J, Jiang XL, Sun H, Zhou ZK (2017) Warm-cold colonization: Response of oaks to uplift of the Himalaya-Hengduan Mountains. *Molecular Ecology*, 26, 3276–3294.
- Meyer A, Schloissnig S, Franchini P, Du K, Woltering JM, Irisarri I, Wong WY, Nowoshilow S, Kneitz S, Kawaguchi A, Fabrizio A, Xiong P, Dechaud C, Spalink HP, Volff JN, Simakov O, Burmester T, Tanaka EM, Schartl M (2021) Giant lungfish genome elucidates the conquest of land by vertebrates. *Nature*, 590, 284–289.
- Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri T, Beutel RG, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer AJ, Aspöck U, Aspöck H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Böhm A, Buckley TR, Calcott B, Chen J, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu S, Huang Y, Jeremiin LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li Y, Li Z, Li J, Lu H, Machida R, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng G, Nakagaki Y, Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou Y, Pass G, Podsiadlowski L, Pohl H, von Reumont BM, Schütte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis A, Song W, Su X, Szucsich NU, Tan M, Tan X, Tang M, Tang J, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong X, Uchifune T, Walz MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TKF, Wu Q, Wu G, Xie Y, Yang S, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang W, Zhang Y, Zhao J, Zhou C, Zhou L, Ziesmann T, Zou S, Li Y, Xu X, Zhang, Y, Yang H, Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X

- (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346, 763–767.
- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C (2011) Global biodiversity conservation: The critical role of hotspots. In: *Biodiversity Hotspots* (eds Zachos F, Habel J). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Müller GB (2007) Evo-devo: Extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8, 943–949.
- Nagel M, Qiu B, Brandenborg LE, Larsen RS, Ning D, Boomsma JJ, Zhang G (2020) The gene expression network regulating queen brain remodeling after insemination and its parallel use in ants with reproductive workers. *Science Advances*, 6, eaaz5772.
- Nakamura T, Gehrke AR, Lemberg J, Szymaszek J, Shubin NH (2016) Digits and fin rays share common developmental histories. *Nature*, 537, 225–228.
- Ní Leathlobhair M, Perri AR, Irving-Pease EK, Witt KE, Linderholm A, Haile J, Lebrasseur O, Ameen C, Blick J, Boyko AR, Brace S, Cortes YN, Crockford SJ, Devault A, Dimopoulos EA, Eldridge M, Enk J, Gopalakrishnan Shyam, Gori K, Grimes V, Guiry E, Hansen AJ, Hulme-Beaman A, Johnson J, Kitchen A, Kasparov AK, Kwon YM, Nikolskiy PA, Lope CP, Manin A, Martin T, Meyer M, Myers KN, Omura M, Rouillard JM, Pavlova EY, Sciulli P, Sinding MHS, Strakova A, Ivanova VV, Widga C, Willerslev E, Pitulko VV, Barnes I, Gilbert MTP, Dobney KM, Malhi RS, Murchison EP, Larson G, Frantz LAF (2018) The evolutionary history of dogs in the Americas. *Science*, 361, 81–85.
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative (2019) One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature*, 574, 679–685.
- Ostrand EA, Wang GD, Larson G, von Holdt BM, Davis BW, Jagannathan V, Hitte C, Wayne RK, Zhang YP, Dog KC (2019) Dog10K: An international sequencing effort to advance studies of canine domestication, phenotypes and health. *National Science Review*, 6, 810–824.
- Pan S, Lin Y, Liu Q, Duan J, Lin Z, Wang Y, Wang X, Lam SM, Zou Z, Shui G, Zhang Y, Zhang Z, Zhan X (2019) Convergent genomic signatures of flight loss in birds suggest a switch of main fuel. *Nature Communications*, 10, 2756.
- Pérez-Escobar OA, Chomicki G, Condamine FL, Karremans AP, Bogarin D, Matzke NJ, Silvestro D, Antonelli A (2017) Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 215, 891–905.
- Pozzi L, Hodgson JA, Burrell AS, Sterner KN, Raam RL, Disotell TR (2014) Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 165–183.
- Prum RO, Berv JS, Dornburg A, Field DJ, Townsend JP, Lemmon EM, Lemmon AR (2015) A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526, 569–573.
- Qin P, Lu H, Du H, Wang H, Chen W, Chen Z, He Q, Ou S, Zhang H, Li XZ, Li XX, Li Y, Liao Y, Gao Q, Tu B, Yuan H, Ma B, Wang Y, Qian Y, Fan S, Li W, Wang J, He M, Yin J, Li T, Jiang N, Chen X, Liang C, Li S (2021) Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. *Cell*, 184, 3542–3558.
- Qu Y, Chen C, Chen X, Hao Y, She H, Wang M, Ericson PGP, Lin H, Cai T, Song G (2021) The evolution of ancestral and species-specific adaptations in snowfinches at the Qinghai-Tibet Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2012398118.
- Qu Y, Zhao H, Han N, Zhou G, Song G, Gao B, Tian S, Zhang J, Zhang R, Meng X, Zhang Y, Zhang Y, Zhu X, Wang W, Lambert D, Ericson PG, Subramanian S, Yeung C, Zhu H, Jiang Z, Li R, Lei F (2013) Ground tit genome reveals avian adaptation to living at high altitudes in the Tibetan Plateau. *Nature Communications*, 4, 2071.
- Ruan Y, Hou M, Tang X, He X, Lu X, Lu J, Wu CI, Wen H (2022) The runaway evolution of SARS-CoV-2 leading to the highly evolved delta strain. *Molecular Biology and Evolution*, 39, msac046.
- Ruelens P, Zhang Z, van Mourik H, Maere S, Kaufmann K, Geuten K (2017) The origin of floral organ identity quartets. *Plant Cell*, 29, 229–242.
- Schluter D, Pennell MW (2017) Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature*, 546, 48–55.
- Seifert B (2020) The gene and gene expression (GAGE) species concept: An universal approach for all eukaryotic organisms. *Systematic Biology*, 69, 1033–1038.
- Shan H, Cheng J, Zhang R, Yao X, Kong H (2019) Developmental mechanisms involved in the diversification of flowers. *Nature Plants*, 5, 917–923.
- Smith BT, McCormack JE, Cuervo AM, Hickerson MJ, Aleixo A, Cadena CD, Pérez-Emán J, Burney CW, Xie X, Harvey MG, Faircloth BC, Glenn TC, Derryberry EP, Prejean J, Fields S, Brumfield RT (2014) The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515, 406–409.
- Tang D, Jia Y, Zhang J, Li H, Cheng L, Wang P, Bao Z, Liu Z, Feng S, Zhu X, Li D, Zhu G, Wang H, Zhou YY, Zhou YF, Bryan GJ, Buell CR, Zhang C, Huang S (2022) Genome evolution and diversity of wild and cultivated potatoes. *Nature*, 606, 535–541.
- Tang X, Ying R, Yao X, Li G, Wu C, Tang Y, Li Z, Kuang B, Wu F, Chi C, Du X, Qin Y, Gao S, Hu S, Ma J, Liu T, Pang X, Wang J, Zhao G, Tan W, Zhang Y, Lu X, Lu J (2021) Evolutionary analysis and lineage designation of SARS-CoV-2 genomes. *Science Bulletin*, 66, 2297–2311.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.

- Wang J, Li Y, Pinto-Tomás AA, Cheng K, Huang Y (2022) Habitat adaptation drives speciation of a *Streptomyces* species with distinct habitats and disparate geographic origins. *mBio*, 13, e02781–21.
- Wang K, Wang J, Zhu C, Yang L, Ren Y, Ruan J, Fan G, Hu J, Xu W, Bi X, Zhu Y, Song Y, Chen H, Ma T, Zhao R, Jiang H, Zhang B, Feng C, Yuan Y, Gan X, Li Y, Zeng H, Liu Q, Zhang Y, Shao F, Hao S, Zhang H, Xu X, Liu X, Wang D, Zhu M, Zhang G, Zhao W, Qiu Q, He S, Wang W (2021) African lungfish genome sheds light on the vertebrate water-to-land transition. *Cell*, 184, 1362–1376.
- Wang P, Liao H, Zhang W, Yu X, Zhang R, Shan H, Duan X, Yao X, Kong H (2016) Flexibility in the structure of spiral flowers and its underlying mechanisms. *Nature Plants*, 2, 15188.
- Wang Y, Zhang C, Wang N, Li Z, Heller R, Liu R, Zhao Y, Han J, Pan X, Zheng Z, Dai X, Chen C, Dou M, Peng S, Chen X, Liu J, Li M, Wang K, Liu C, Lin Z, Chen L, Hao F, Zhu W, Song C, Zhao C, Zheng C, Wang J, Hu S, Li C, Yang H, Jiang L, Li G, Liu M, Sonstegard TS, Zhang G, Jiang Y, Wang W, Qiu Q (2019) Genetic basis of ruminant headgear and rapid antler regeneration. *Science*, 364, eaav6335.
- Wu S, Wang Y, Wang Z, Shrestha N, Liu J (2022) Species divergence with gene flow and hybrid speciation on the Qinghai-Tibet Plateau. *New Phytologist*, 234, 392–404.
- Xing Y, Ree RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, E3444–E3451.
- Xue C, Geng FD, Li JJ, Zhang DQ, Gao F, Huang L, Zhang XH, Kang JQ, Zhang JQ, Ren Y (2021) Divergence in the *Aquilegia ecalcarata* complex is correlated with geography and climate oscillations: Evidence from plastid genome data. *Molecular Ecology*, 30, 5796–5813.
- Yao X, Zhang W, Duan X, Yuan Y, Zhang R, Shan H, Kong H (2019) The making of elaborate petals in *Nigella* through developmental repatterning. *New Phytologist*, 223, 385–396.
- Yu Y, Zhang C, Xu X (2021) Deep time diversity and the early radiations of birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2019865118.
- Zhai W, Duan X, Zhang R, Guo C, Li L, Xu G, Shan H, Kong H, Ren Y (2019) Chloroplast genomic data provide new and robust insights into the phylogeny and evolution of the Ranunculaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 135, 12–21.
- Zhang C, Huang CH, Liu M, Hu Y, Panero JL, Luebert F, Gao T, Ma H (2021) Phylotranscriptomic insights into Asteraceae diversity, polyploidy, and morphological innovation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 63, 1273–1293.
- Zhang G (2015) Bird sequencing project takes off. *Nature*, 522, 34.
- Zhang L, Zhu X, Zhao Y, Guo J, Zhang T, Huang W, Huang J, Hu Y, Huang CH, Ma H (2022) Phylotranscriptomics resolves the phylogeny of Pooideae and uncovers factors for their adaptive evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 39, msac026.
- Zhang R, Fu X, Zhao C, Cheng J, Liao H, Wang P, Yao X, Duan X, Yuan Y, Xu G, Kramer EM, Shan H, Kong H (2020) Identification of the key regulatory genes involved in elaborate petal development and specialized character formation in *Nigella damascena* (Ranunculaceae). *Plant Cell*, 32, 3095–3112.
- Zhang R, Guo C, Zhang W, Wang P, Li L, Duan X, Du Q, Zhao L, Shan H, Hodges SA, Kramer EM, Ren Y, Kong H (2013) Disruption of the petal identity gene *APETALA3-3* is highly correlated with loss of petals within the buttercup family (Ranunculaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 5074–5079.
- Zhang SD, Jin JJ, Chen SY, Chase MW, Soltis DE, Li HT, Yang JB, Li DZ, Yi TS (2017) Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytologist*, 214, 1355–1367.
- Zhang X, Liu Q, Zhang H, Zhao S, Huang J, Sovannary T, Bunnath L, Aun HS, Samnom H, Su B, Chen H (2022) The distinct morphological phenotypes of Southeast Asian aborigines are shaped by novel mechanisms for adaptation to tropical rainforests. *National Science Review*, 9, nwab072.
- Zhao Y, Zhang R, Jiang KW, Qi J, Hu Y, Guo J, Zhu R, Zhang T, Egan AN, Yi TS, Huang CH, Ma H (2021) Nuclear phylotranscriptomics and phylogenomics support numerous polyploidization events and hypotheses for the evolution of rhizobial nitrogen-fixing symbiosis in Fabaceae. *Molecular Plant*, 14, 748–773.
- Zhao YP, Fan G, Yin PP, Sun S, Li N, Hong X, Hu G, Zhang H, Zhang FM, Han JD, Hao YJ, Xu Q, Yang X, Xia W, Chen W, Lin HY, Zhang R, Chen J, Zheng XM, Lee SM, Lee J, Uehara K, Wang J, Yang H, Fu CX, Liu X, Xu X, Ge S (2019) Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil. *Nature Communications*, 10, 4201.
- Zhou Y, Zhang Z, Bao Z, Li H, Lyu Y, Zan Y, Wu Y, Cheng L, Fang Y, Wu K, Zhang J, Lyu H, Lin T, Gao Q, Saha S, Mueller L, Fei Z, Städler T, Xu S, Zhang Z, Speed D, Huang S (2022) Graph pangenome captures missing heritability and empowers tomato breeding. *Nature*, 606, 527–534.
- Zhou Y, Zhao X, Li Y, Xu J, Bi A, Kang L, Xu D, Chen H, Wang Y, Wang YG, Liu S, Jiao C, Lu H, Wang J, Yin C, Jiao Y, Lu F (2020) *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nature Genetics*, 52, 1412–1422.

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 李会丽)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

自然保护地生物多样性保护研究进展

王伟^{1,2}, 周越^{1,2}, 田瑜^{1,2}, 李俊生^{3*}

1. 中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012; 2. 中国环境科学研究院生态研究所, 北京 100012; 3. 中国地质调查局自然资源综合调查指挥中心, 北京 100055

摘要: 建立自然保护地是保护生物多样性最为重要的措施之一。总体来看, 自然保护地生物多样性保护研究主要围绕关键生态系统以及珍稀濒危物种等保护对象的状态以及变化两个层面进行, 并重点关注自然保护地数量与面积、保护了多少重要生态系统和物种、能否有效保护生物多样性等一系列科学问题。然而, 在自然保护地生物多样性保护研究方面, 还缺少针对上述研究领域的系统性综述。为此, 本文系统梳理了自然保护地空间布局及其与生物多样性分布的关系、自然保护地生物多样性变化及其保护成效等近20年来相关领域的研究进展。自然保护地的空间布局以及与生物多样性分布的关系主要围绕自然保护地与生物多样性在某一阶段的状态开展研究, 致力于探究自然保护地“保护多少”“代表性如何”“在哪儿保护”等一系列关键科学问题。同时, 自然保护地内的生物多样性会随着气候变化、人类活动以及自身演替等发生时空动态变化, 基于自然保护地生物多样性变化分析, 各国学者在全球尺度、国家尺度和单个自然保护地进行了大量的保护成效评估研究, 并逐渐发展出了自然保护地内外配对分析方法以提升保护成效评估的精度, 进而识别出不同自然保护地的主要影响因素。在此基础上, 本文进一步对自然保护地生物多样性保护研究提出了展望, 主要包括: (1)综合考虑自然保护地生物多样性状态和变化; (2)开展多目标协同的自然保护地空间优化布局; (3)强化自然保护地主要保护对象的识别、调查与监测; (4)提升自然保护地的质量和连通性; (5)探究自然保护地管理措施与保护成效的关联机制。本文可为“2020年后全球生物多样性框架”的制定与实施特别是在自然保护地体系建设与优化方面提供参考与借鉴。

关键词: 爱知目标; 保护成效; 代表性; 国家公园; 生物多样性关键区; 自然保护区; 2020年后全球生物多样性框架

王伟, 周越, 田瑜, 李俊生 (2022) 自然保护地生物多样性保护研究进展. 生物多样性, 30, 22459. doi: 10.17520/biods.2022459.

Wang W, Zhou Y, Tian Y, Li JS (2022) Biodiversity conservation research in protected areas: A review. Biodiversity Science, 30, 22459. doi: 10.17520/biods.2022459.

Biodiversity conservation research in protected areas: A review

Wei Wang^{1,2}, Yue Zhou^{1,2}, Yu Tian^{1,2}, Junsheng Li^{3*}

1 State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Eco-process and Function Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

2 Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

3 Command Center for Comprehensive Survey of Natural Resources, China Geological Survey Bureau, Beijing 100055

ABSTRACT

Background & Aims: The establishment of protected areas (PAs) is one of the most important measures to protect biodiversity. Generally speaking, recent studies on biodiversity conservation in PAs have focused on key ecosystems and rare and endangered species, and explored the status and changes of these conservation objects. There have been a series of scientific debates on issues such as the number and size of PAs, how many important ecosystems and species can be protected in PAs, and whether PAs effectively protect biodiversity. However, there are still few systematic reviews of the above-mentioned research issues; thus, this paper systematically covers research progress in these fields in recent years, from the spatial layout of PAs and their relationship to the distribution of biodiversity, to biodiversity change and the conservation-effectiveness of PAs.

Advances: Studies on the spatial layout of PAs and biodiversity distribution generally focused the status of biodiversity,

收稿日期: 2022-08-11; 接受日期: 2022-10-24

基金项目: 国家自然科学基金(32171664)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijunsheng001@mail.cgs.gov.cn

mainly investigating topics we label as “how much is enough?”, “representativeness and conservation gaps”, and “where to protect?”. Based on the analysis of biodiversity changes in PAs, scholars from different countries have conducted substantial research on conservation-effectiveness assessment at the global, national, and individual-PA scale, and gradually developed a method of pairwise analysis inside and outside of PAs to improve the accuracy of assessments.

Prospects: We conclude by proposing a potential future studies on biodiversity conservation in PAs, which mainly include: (1) Integrating studies on conservation status and biodiversity change in PAs; (2) Studying the optimal spatial layout of PAs under multi objectives; (3) Strengthening the identification, investigation, and monitoring of major conservation objects in PAs; (4) Improving the quality and connectivity of PAs; and (5) Exploring the relationship between management measures and conservation effectiveness of PAs. We hope this paper can provide a reference for the formulation and implementation of the Post-2020 Global Biodiversity Framework, especially in the construction and optimization of PAs in the next 10 years.

Key words: the Aichi biodiversity targets; conservation effectiveness; representativeness; national parks; key biodiversity areas; nature reserves; Post-2020 Global Biodiversity Framework

建立自然保护地是保护生物多样性最为重要的措施之一。按照世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)的定义, 自然保护地是一个明确界定的地理空间, 通过法律或其他有效方式获得认可、得到承诺和进行管理, 以实现对自然及其所拥有的生态系统服务和文化价值的长期保护(Dudley et al, 2016)。1992年6月, 为了地球上生物多样性的保护和可持续利用这个共同目标, 150多个国家共同签署了《生物多样性公约》, 并于1993年12月29日正式生效。《生物多样性公约》第八条对各个缔约方在自然保护地生物多样性保护方面提出了明确的要求, 如建立自然保护地体系、恢复退化的生态系统、促进受威胁物种的保护与种群恢复、防控外来入侵物种等(王伟和李俊生, 2021)。2010年《生物多样性公约》第十次缔约方大会(COP10)制定了“爱知生物多样性目标”(“爱知目标”), 进一步量化了自然保护地建设与管理的相关指标(目标11): 到2020年, 保护至少17%的陆地和内陆水域以及至少10%的沿海和海洋区域; 同时, 保护生物多样性重要区域以及保护重要生态系统及物种; 实现公平有效地管理自然保护地, 并形成有效的自然保护地网络 (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014)。2021年10月, 《生物多样性公约》第十五次缔约方大会(COP15)第一阶段会议在中国昆明顺利举办, 发布了《昆明宣言》等重要文件; 2022年12月, COP15第二阶段会议将在加拿大蒙特利尔举行, 以推动达成一个凝聚广泛共识、既雄心勃勃又务实可行的“2020年后全球生物多样性框架”。根据框架的草案初稿, 各国科学家正在商讨将全球至少30%的陆地

和海洋地区划入自然保护地或其他有效的基于区域的保护措施(other effective area-based conservation measures, OECMs)中(<https://www.cbd.int/conferences/post2020/wg2020-04/documents>)。

为确保最迟在2030年使生物多样性走上恢复之路, 进而全面实现“人与自然和谐共生”的2050年愿景, 优化和建立有效的自然保护地体系成为了世界各国一致的目标。近年来, 随着“2020年后全球生物多样性框架”的制定进程日益临近, 自然保护地生物多样性保护领域的研究也不断深入。总体来看, 该领域研究主要围绕关键生态系统以及珍稀濒危物种等保护对象, 从这些保护对象的状态和变化两个层面进行研究, 并重点关注自然保护地数量与面积、保护了多少重要生态系统和物种、能否有效保护生物多样性等一系列科学问题。然而, 在自然保护地生物多样性保护研究方面, 还缺少针对上述研究领域的系统性综述。

为此, 本文旨在系统梳理近20年特别是近10年来自然保护地生物多样性保护研究所取得的主要进展, 从自然保护地空间布局以及与生物多样性分布的关系、自然保护地内生物多样性的变化等方面, 整理和综述了国内外近年来的相关报道, 并对未来发展方向提出展望, 以期为“2020年后全球生物多样性框架”的制定与实施特别是在自然保护地体系建设与优化方面提供参考与借鉴。

1 自然保护地空间布局以及与生物多样性分布的关系

自然保护地的空间布局以及与生物多样性分布的关系主要围绕自然保护地与生物多样性在某

一阶段的状态开展研究, 致力于探究自然保护地“保护多少”“代表性如何”以及“在哪儿保护”等一系列关键科学问题。

1.1 保护多少?

全球需要建设多少自然保护地才能真正有效保护足够的生物多样性, 一直是各国学者关注的一个重点问题(Baillie & Zhang, 2018)。早在《生物多样性公约》第七次缔约方大会通过的2010年自然保护地相关目标中, 就包括“使世界上每个生态区(ecoregion)至少10%的面积得到有效保护”的目标(Coad et al, 2009)。随后的“爱知目标”将这一目标进一步提高至到2020年保护至少17%的陆地和内陆水域以及至少10%的沿海和海洋区域。2021年, 联合国环境规划署(United Nations Environment Programme, UNEP)发布的《2020保护地球报告》显示, 如今全球所有记录的自然保护地和受保护区域(conserved areas)占陆域和海域的比例分别达到16.64%和7.74%; 考虑到许多自然保护地和受保护区域尚未被统计, 该报告认定在统计全部数据后, 陆地自然保护地和受保护区域的覆盖率将大大超过17%的目标(UNEP-WCMC & IUCN, 2021)。然而, 一些学者认为由于这个目标是政治驱动的, 严重低于许多科学研究结果所提出的保护目标(Noss et al, 2012), 因此近年来许多学者都提出了到2030年自然保护地和受保护区域应覆盖全球30%的陆地、淡水和海洋的目标(Baillie & Zhang, 2018; Dinerstein et al, 2019)。这一目标已被写入“2020年后全球生物多样性框架”的草案初稿中, 目前已得到超过100个国家的支持(<https://www.hacfornatureandpeople.org>)。

近年来, 各国学者也愈发加强了对受保护区域的关注。这里提的受保护区域的概念, 是指自然保护地以外的一些其他有效的基于区域的保护措施(OECMs), 根据《生物多样性公约》的定义, OECMs指“自然保护地以外的地理定义地区, 对其治理和管理为推动生物多样性就地保护起到了积极、持续的作用, 并取得相关的生态系统功能和服务, 以及在适用情况下实现文化、精神、社会经济价值和其他与当地相关的价值”(靳彤等, 2022), 例如政府经营的集水区、原住民和当地社区保护的区域, 以及一些私人保护措施等(Maxwell et al, 2020)。这些区域可以由当地社区自发组织或一些社会组织通过

与政府或当地社区合作等方式保护自然保护地外重要的生态系统、栖息地和野生动物廊道, 可以作为自然保护地的有益补充, 对于提升自然保护地之间生物多样性保护的连通性方面具有重要意义(IUCN-WCPA Task Force on OECMs, 2019; Bhola et al, 2021)。Harvey Locke在2009年第9届世界荒野大会(World Wilderness Congress)中提出了在全球尺度应设置至少50%的区域用于自然保护地或OECMs(曹越等, 2019)。当代著名生物学家威尔逊(E. O. Wilson)也呼吁将50%的陆地及海洋区域设置为某种形式的自然保护地或OECMs, 并估算这些区域能够保护85%的物种免于灭绝(Wilson, 2016)。我国魏辅文院士团队进一步建议设定一系列里程碑目标, 以实现50%的目标: 到2030年, 维护1/4个地球以保持完整、具有功能和连续的生态系统支持自然与人类的可持续性, 同时解决其他生物多样性丧失的直接驱动因素; 到2040年, 将这个比例增加到1/3个地球; 到2050年, 将这个比例增加到1/2个地球, 并最终实现2050年愿景——“天人合一”(Ma et al, 2020)。

1.2 代表性如何?

自然保护地代表性是通过集成并利用已有的信息(如物种分布数据库、植被类型分布图、现有的自然保护地体系等), 来确定重要生态系统及重要物种在当前的自然保护地中是否被保护, 并寻找保护的空白地区(conservation gaps), 进而在土地管理实践中通过新建自然保护地来填补这些保护空白, 这最早由Scott等(1993)在夏威夷付诸实践。随后在美国地质调查局Gap分析计划(gap analysis project)的推动下, 陆续在美国各级行政范围内开展了大量关于自然保护地代表性方面的研究(<https://www.usgs.gov/programs/gap-analysis-project>)。各国学者也分别在全球、国家、区域等不同尺度, 探究自然保护地是否覆盖了足够的重要生态系统和重要物种。

在生态系统方面, 全球尺度的研究可快速为当前全球自然保护地的布局是否合理提供依据。《2020保护地球报告》发现, 自2010年以来, 自然保护地和受保护区域网络覆盖且代表了世界越来越多的生态系统类型, 821个陆地生态区中有44.5%达到了17%的目标, 而232个海洋生态区中有47.4%达到了10%的目标(UNEP-WCMC & IUCN, 2021)。

Sayre等(2020)进一步基于气候区域、全球地貌、土地利用及植被等数据,将全球划分为431个生态系统,其中278个为自然或半自然生态系统,包括不同种类的林地、灌丛、草地、裸露区和冰雪区,通过这些自然或半自然生态系统与全球自然保护地叠加分析,发现自然保护地对91个生态系统的代表性超过了17%的爱知目标,但仍有41个生态系统被自然保护地的覆盖率不到5%。在国家层面上,美国评估了当前自然保护地网络中生态系统的代表性,发现在低海拔和中等至高生产力土壤中自然保护地对生态系统的代表性不足(Aycrigg et al, 2013)。Oldfield等(2004)通过将英格兰大陆划分为97个自然区域类型,分别作为一个独特的生物地理区域,并通过与国家级自然保护区和具有特殊科学价值的区域进行叠加,发现许多自然区域类型的保护水平非常低,其中77种类型的保护率低于10%,39种类型的保护率低于2%。类似的研究还有厄瓜多尔通过分析不同陆地生态系统类型的保护状况来评价自然保护地网络的代表性(Sierra et al, 2002),发现有7种生态系统尚未被自然保护地覆盖;中国学者研究了2,217个自然保护区对于植被类型的代表性(Wu et al, 2011),发现湿地、草原、荒漠生态系统类型被自然保护区覆盖的比例较高,而森林生态系统类型被自然保护区覆盖的比例较低。

在物种层面的研究,则往往通过获取已知的物种分布点位数据,再结合模型模拟物种的适宜分布范围或潜在栖息地,进而与自然保护地叠加判断物种的保护状况。近年来,随着生物多样性信息学的不断发展,全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)、IUCN受威胁物种红色名录空间分布数据、国际鸟盟(BirdLife International)的全球鸟类分布数据等大量开放数据库,为开展自然保护地在物种层面的代表性研究提供了基础保障。在全球尺度,Venter等(2014)评估了自然保护地对4,118种受威胁脊椎动物(陆生鸟类、哺乳动物和两栖动物)的保护状况,发现仍然有17%的受威胁物种未被保护区覆盖。Williams等(2022)进一步评估了全球自然保护地内近4,000种陆地哺乳动物的个体种群的潜在规模,以判断当前全球自然保护地网络能够在多大程度上防止物种局部灭绝,结果发现许多现有的自然保护地太小或连接太

差,几乎无法为所有面临灭绝威胁的哺乳动物物种和目前未受到威胁的1,000多种物种提供足够保护。与陆域脊椎动物相比,围绕植物(Pelletier, et al, 2018)、昆虫(Chowdhury et al, 2022)等类群的保护状况研究则相对不足。在全球海洋自然保护地方面,Klein等(2015)评估了较为严格的自然保护地类型(IUCN I-IV类型)对17,348种海洋物种(鱼类、哺乳动物、无脊椎动物)的覆盖情况,结果发现97.4%的物种分布范围被这些严格自然保护地保护的比例不足10%。在国家尺度以及更精细尺度上,各国学者均针对不同类群开展了大量研究,如Ochoa-Ochoa等(2009)评估了墨西哥自然保护地以及私人 and 社区保护区域对两栖动物的代表性;Bosso等(2013)评估了意大利和邻近地区的自然保护地对受威胁甲虫*Rosalia alpina*的代表性;Guo等(2019)评估了中国湿地保护区网络对于216个国家重点保护物种和129个濒危物种的代表性;Yip等(2004)在香港的精细尺度下针对8种野生动植物类别(两栖类动物、爬行动物、哺乳动物、鸟类、蚂蚁、蝴蝶、蜻蜓以及稀有维管植物)的保护状况进行了分析和评价等。

1.3 在哪儿保护?

由于生物多样性在地球上并不是均匀分布的,而且财力、物力、人力等保护资源的投入有限,自然保护地的建设不可能实现对所有生物多样性的全面保护,因此需要优先选择最为重要的区域从而高效地利用保护资源来最大限度地保护与恢复更多的生物多样性。因此,往往需要找到生物多样性最为集中的区域进行优先保护,并在此基础上平衡经济、社会和生态等多重效益,从而实现最优化的自然保护地空间布局。“爱知目标”也把生物多样性重要区域的保护作为了一项重要任务,通过识别生物多样性热点区域(biodiversity hotspots)以及生物多样性关键区(key biodiversity areas, KBAs)等生物多样性重要区域,从而进一步回答“在哪儿保护”这个关键问题。

生物多样性热点区域被认为是本地物种多样性最丰富的地区或是特有物种集中分布的地区,在这些地区优先建立自然保护地,可以实现最大限度地保护区域生物多样性的目的。生物多样性热点区域的概念最早由Myers在1990年提出,并于2000年对其进行修订,包括了全球25个热点区域(Myers et

al, 2000)。随后, 保护国际(Conservation International)对这一方案进行了推广, 目前全球生物多样性热点区域已增加到36个, 在这些区域建设自然保护地并实现物种的有效保护, 可以对全球生物多样性保护产生巨大影响(<https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>)。Orme等(2005)基于丰富度、特有性和濒危性对鸟类在全球范围的热点区域进行识别, 发现物种丰富度、特有性和濒危性的热点区域并没有表现出相同的地理分布, 说明不同类型的热点作为识别自然保护地的方法也有很大差异。中国的类似研究也发现, 中国脊椎动物和植物的热点区域之间存在明显不一致的情况, 并建议应考虑使用不同的分类群, 根据其不同的生态需求和生活史, 使用不同的方法确定需要建设自然保护地的区域(Xu et al, 2018)。考虑到不同物种类群之间的热点区域存在差异, 而且自然保护地往往分布在较为偏远的区域, 对于人类活动较为密集的区域往往保护不足, 因此学者提出了通过系统保护规划法构建不可替代性(irreplaceability)和脆弱性(vulnerability)优先级指标(Brooks et al, 2006), 即综合考虑生物多样性的互补性原则, 以优化生物多样性保护区域的选择, 同时最大限度地降低保护成本, 从而使用有限的资源实现明确的保护目标(Margules & Pressey, 2000; McIntosh et al, 2017)。

KBAs包括对陆地、淡水和海洋生态系统中濒危动植物至关重要的栖息地, 识别KBAs是在自然生态地理区划基础上对自然保护地数量和规模更加精细化的布局, 从而集中力量开展保护工作。IUCN提出了KBAs的识别技术框架, 目前已更新至version. 1.2 (<https://portals.iucn.org/library/node/49979>), 通过受威胁多样性、地理分布受限生物多样性、生态学完整性、生物学过程及不可替代性的综合定量分析来进行识别(KBA Standards and Appeals Committee of IUCN SSC/WCPA, 2022); 这些标准是数据驱动的、阈值明确的、量化的标准, 能够在一定程度上确保KBAs的识别过程是透明的、客观的且可重复的, 评估结果不会因为评估人员的知识背景的不同而不同(赵莉娜等, 2016)。根据2020年的统计, 全球已识别大约16,000个KBAs。此外各国专家针对不同类群的KBAs识别也开展了大量广泛研究, 世界上已有170多个国家和地区识别了重要的鸟类区域和植物

区域(Langhammer et al, 2007b), 例如国际鸟盟在世界范围内确定了13,000多个鸟类和生物多样性重要区(IBAs)。此外, 中国学者还利用土地覆盖、归一化植被指数和夜间灯光数据等, 从植被覆盖度和人类活动方面分别对“一带一路”沿线地区KBAs的生态状况进行了评估(Wang et al, 2022)。通过KBAs的识别、排序与空缺分析, 可以为自然保护地网络的扩展提供重要基础(Langhammer et al, 2007a), 成为评估全球生物多样性目标进展情况的重要手段。近年的研究表明全球约有55.8%的KBAs已被自然保护地所覆盖, 当进一步将全球KBAs内0.36%的陆地地区划为自然保护地, 则可以将受威胁脊椎动物的保护覆盖率平均提高约14.7% (Kullberg et al, 2019)。

2 自然保护地生物多样性保护变化与保护成效

自然保护地内的生物多样性会随着气候变化、人为活动以及自身演替等发生时空动态变化, 因此, 通过在自然保护地内进行长期野外监测获取科学的连续数据来反映自然保护地内生物多样性的变化, 一直是各国学者关注的热点问题。此外, 自然保护地作为生物多样性保护的核心区域之一, 是否能够有效保护区域内的生态系统以及野生动植物, 即自然保护地保护成效及其影响因素研究, 也是自然保护地领域的一个关键科学问题。

2.1 动态变化分析

自然保护地内生物多样性的动态变化研究往往围绕生物多样性的要素如生态系统、物种展开, 其中土地覆盖/利用和景观格局变化是分析自然保护地生物多样性变化的基础。随着最近几十年来遥感技术以及地理信息系统技术的飞速发展, 围绕自然保护地内土地覆盖/利用和景观格局变化开展了大量研究。总体来看, 尽管气候变化及人为干扰等对生物多样性的影响不断加剧, 但相比自然保护地外, 自然保护地内的土地覆盖/利用和景观格局变化通常较小(Nagendra, 2008; Rodríguez-Rodríguez et al, 2019), 体现了自然保护地在应对外界干扰时的稳定性。从生态系统来看, 自然保护地内森林(Armenteras et al, 2003; Clerici et al, 2020; Liu et al, 2022)、湿地(靳勇超等, 2014; Xu et al, 2019)、草原

(杜金鸿等, 2017)、荒漠(郑凯, 2013^①)、海洋(李利红等, 2013)等生态系统的变化研究虽均有所涉及, 但围绕自然保护地内森林和湿地生态系统变化方面的研究比在草原、荒漠及海洋生态系统变化方面的研究相对较多(辛利娟等, 2014, 2015; 宋瑞玲等, 2018)。从物种层面来看, 各国学者多围绕自然保护地重点保护的珍稀濒危物种或旗舰物种开展了较为系统的监测, 因此对于这些物种的种群数量变化了解得比较清楚。最为突出的案例是中国在大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)保护与研究方面(Fan et al, 2020), 建设了67个自然保护区对大熊猫进行保护, 目前其种群数量增加、栖息地扩大, 增加了生存机会, 降低了灭绝风险, 在2016年发布的《IUCN濒危物种红色名录》中, 其濒危等级经过重新评估后从濒危下调为易危(蒋志刚, 2016)。不过, 除这类受关注较多的物种外, 许多物种都面临数据本底资料不足等问题, 其数量、分布、受威胁程度等仍有待进一步查明(王伟和李俊生, 2021; Williams et al, 2022)。

与自然保护地外相比, 虽然总体上自然保护地在生物多样性各个层级体现了相对积极的变化, 但也有一些案例表明, 有些自然保护地内的生物多样性要素发生了明显恶化的趋势。例如, 研究表明, 由于流域污染物径流、气候变化以及渔业的影响, 澳大利亚大堡礁(Great Barrier Reef)世界自然遗产地的许多物种和生态系统状况不佳, 而且还在继续恶化(Brodie & Pearson, 2016); 中国在保护大熊猫的自然保护地中, 尽管对大熊猫保护取得了显著成效, 但保护地内豹(*Panthera pardus*)、雪豹(*P. uncia*)、狼(*Canis lupus*)、豺(*Cuon alpinus*)等大型食肉动物种群数量出现了明显下降(Li et al, 2020); 另外, 中国为保护长臂猿而设立的自然保护地中, 长臂猿的栖息地存在退化现象(Zhang et al, 2010), 物种的种群数量也出现减少的情况(Zhang et al, 2021)。

为了获取自然保护地内生物多样性的动态变化数据, 需要开展长期系统的连续监测, 因此世界各国纷纷在自然保护地内建立了大量生物多样性监测网络和野外台站, 通过现场对生态系统和物种等的定量监测数据来衡量生物多样性的变化情况

(Geldmann et al, 2021)。例如, 据初步统计, 目前中国生态系统研究网络(CERN)、中国森林生物多样性监测网络(CForBio)、国家陆地生态系统定位观测研究网络(CTERN)、国家生态系统观测研究网络(CNERN)等生物多样性主要监测网中, 位于自然保护地内的监测站点超过100个。自然保护地生物多样性调查监测一般依靠卫星遥感解译结合地面样线样方调查, 以及通过GPS跟踪项圈和红外相机监测等手段。近年来, 随着小型轻量级无人机低空遥感技术的飞速发展, 该技术已能在任意时间内收集足够精细空间分辨率的影像和空间数据, 并在自然保护地生态环境探测、航摄测绘、生境预测与变化分析等方面发挥着越来越重要的作用(刘方正等, 2018)。

2.2 保护成效评估

“爱知目标”对自然保护地的建设管理及保护成效提出了明确要求, 并将“增进生物多样性和生态系统服务给所有人带来的惠益”作为一项战略目标(Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014)。自然保护地保护成效评估即是研究自然保护地在维持生物多样性和保障生态系统服务等方面的综合成效, 从而判断自然保护地在多大程度上实现了预期的保护目标(王伟等, 2016)。近年来, 自然保护地保护成效成为研究的热点, 世界各国学者在全球尺度、国家尺度以及单个自然保护地进行了大量的研究。其中, 全球和国家等大尺度的研究可以快速评判所有自然保护地在某项生物多样性要素方面的保护成效, 并在一定程度上进行横向对比(王伟等, 2016)。例如, 全球尺度上, Tang等(2011)基于归一化植被指数对全球1,015个大型自然保护地的保护成效进行了研究, 整体来看自然保护地在保护植被生产力方面取得了较好的保护成效; Yang等(2021)基于全球森林观察(Global Forest Watch)数据, 量化了2000–2015年全球54,792个自然保护地在减缓森林丧失方面的成效, 结果表明大部分自然保护地(71.4%)有助于防止森林丧失。国家尺度上, 研究表明孟加拉国自然保护地内的森林在2010–2018年间破碎化程度加剧, 对自然保护地能否维系生态系统的完整性提出了质疑(Rahman & Islam, 2021); Liu等(2022)进一步分析了中国69处国家级自然保护区不同功能分区对森林的保护成效, 结果表明缓冲区

^① 郑凯 (2013) 安西极旱荒漠区植物群落结构变化规律及其机理研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.

同核心区的森林保护成效相近,且两者的保护成效均优于实验区。相对于全球、国家等大尺度的评估,单个自然保护地的保护成效评估则通常采用较多指标来进行综合评判。例如,辛利娟等(2015)综合考虑自然保护区的完整性、多样性、代表性和稀有性,构建了包括20项评估指标的荒漠自然保护区保护成效评估指标体系,可从不同方面反映荒漠自然保护区主要保护对象的动态变化,并在我国安西极旱荒漠国家级自然保护区进行了案例研究。一些国家也逐渐发展形成了比较成熟的评估标准,如我国原国家林业局2014年发布的“自然保护区保护成效评估技术导则”系列标准,以及我国生态环境部2021年发布的《自然保护区生态环境保护成效评估标准(试行)》(HJ 1203-2021)等。

随着技术方法的不断进步,自然保护地保护成效评估从早期的自然保护地建立前后直接对比(Liu et al, 2001)或自然保护地内外直接对比(Linkie et al, 2004)的方法,逐渐发展出了自然保护地内外配对分析方法(matching)以提升保护成效评估的精度。配对分析方法主要考虑到自然保护地及周边区域的气候、土壤、生物等环境因素在时间或空间上存在一定差异,仅通过简单的自然保护地建立前后或自然保护地内外的对比分析,难以准确判别相关指标的变化是保护工作所取得的成效,还是由于环境因素的差异而导致的(王伟等, 2016),因此需要通过将环境变量的差异通过样本配对的方法进行消除(Joppa & Pfaff, 2010; Ren et al, 2015; Sarathchandra et al, 2018),例如倾向评分分配比算法(Gaveau et al, 2009; 陈冰等, 2017; Feng CT et al, 2021)、差异的差异模型(difference in differences, DID) (Feng YH et al, 2021)等。

2.3 影响因素研究

自然保护地的生物多样性变化或保护成效受到气候变化、人为干扰以及相关政策等多种影响因素的共同作用。通过识别最主要的影响因素,并了解这些因素对自然保护地保护成效的作用,是近年来自然保护地生物多样性变化研究的关键科学问题之一。

其中,气候变化对于自然保护地生物多样性变化的影响成为了研究的热点。例如,气候变化导致一些物种为寻找新的适宜栖息地而不断迁徙,有些

物种甚至迁徙到自然保护地外的栖息地上,致使这些物种在自然保护地内消失,将不利于自然保护地对这些物种的有效保护(Klausmeyer & Shaw, 2009; D'Amen et al, 2011)。因此,《生物多样性公约》第十次缔约方大会明确提出“把减缓和适应气候变化纳入自然保护地管理有效性评估”“发展适应性管理和加强自然保护地的管理有效性,解决气候变化对生物多样性产生的影响”等一系列要求。此外,气候变化还会影响自然保护地生态系统的固碳服务,联合国教科文组织(UNESCO)、世界资源研究所(WRI)和IUCN的研究人员估算了2001-2020年间世界自然遗产地内森林吸收和排放的碳总量和净吸收/排放量,发现至少有10个重要的世界自然遗产地在过去20年中成为净碳源(Osipova et al, 2020)。

与气候等自然因素相比,人为因素的作用也会对自然保护地生物多样性的变化产生正面或负面的作用,进而影响自然保护地保护成效。尽管自然保护地的设立在一定程度上减缓了人为干扰的影响(Guetté et al, 2018; Feng et al, 2022),但一项全球的研究还是表明,与自然保护地外相比,一些地区如印度-马来亚(the Indomalaya)、非洲热带(the Afrotropics)以及新热带地区(the Neotropics)从1995年到2010年自然保护地内的平均人为干扰程度显著增加(Geldmann et al, 2019)。人为干扰的增加对自然保护地在保护生态系统(Feng et al, 2022)或物种(如大熊猫, Wei et al, 2020)等方面的成效产生了明显的影响。人为干扰与气候变化的共同作用也一直是世界自然遗产地保护最主要的影响因素(Osipova et al, 2020)。此外,自然保护地周边区域所受到的人为干扰有可能因为自然保护地的存在而明显增加,这种现象被称为自然保护地的“泄露效应”(leakage effect),不利于自然保护地的整体保护成效(Ewers & Rodrigues, 2008)。

国家政策也是一个重要的影响因素。近年来的研究也关注了自然保护地降级、缩减和撤销(protected area downgrading, downsizing, and degazettement, PADDD)事件对自然保护地保护成效的影响(Qin et al, 2019)。巴西的一项研究表明大部分PADDD事件与水电和农村居民点有关,说明自然保护地还存在向开发建设让路的情况(Pack et al, 2016)。在刚果、马来西亚和秘鲁的研究也表明

PADDD事件给森林砍伐和森林碳排放带来了重大风险(Forrest et al, 2015)。海洋自然保护地同时也面临着PADDD的影响, 研究发现至少6个国家的海洋自然保护地出现了43项PADDD事件, 其中大部分发生在澳大利亚(Albrecht et al, 2021)。

3 展望

本文从自然保护地生物多样性保护状态与变化两个层面, 系统梳理了近年来相关领域的研究进展。在此基础上, 本文从以下几个方面进一步对自然保护地生物多样性保护研究提出了展望。

3.1 综合考虑生物多样性保护状态和变化

过去大量研究往往仅关注其中一个环节, 从而无法体现自然保护地整体保护目标的实现情况。单纯关注自然保护地的面积、数量以及保护比例等目标, 而忽视了其中生物多样性变化的情况, 使得很多自然保护地难以实现有效保护(Nagendra, 2008; di Minin & Toivonen, 2015)。而围绕自然保护地保护成效评估的研究中, 大多数主要关注自然保护地内生物多样性随时间的变化分析, 较少考虑自然保护地的初始背景状态及当前状态的差异, 这可能会过高或过低地评估其保护成效(Feng et al, 2022)。因此, 建议在将来的研究中, 综合考虑自然保护地生物多样性的保护状态和变化, 首先通过代表性分析识别达到保护目标比例的生物多样性要素, 其次通过动态变化分析判断自然保护地对这些生物多样性要素的保护成效, 并结合气候变化、人为活动等影响下可能的变化趋势预测, 以及尚存在的保护空缺和不足, 最后研究提出未来需要在哪儿保护的建议。

3.2 开展多目标协同的空间优化布局

由于生物多样性的不均匀分布, 以及不同生态系统和物种类群之间的关键区域存在差异, 因此单独关注某一类生物多样性要素(或某一关键物种的保护)往往会影响到其他生物多样性要素的保护效果(Li & Pimm, 2016; Li et al, 2020)。除生态系统与物种层次的研究以外, 近年来的学者也关注了自然保护地在遗传多样性(Fan et al, 2021)、谱系多样性(侯勤曦等, 2018; Quan et al, 2018)以及功能多样性(Cottee-Jones et al, 2015)等方面的保护效果。另外, 由于自然保护地在保护生物多样性的同时, 还兼具减缓气候变化(Dinerstein et al, 2019)、提供生态系统

服务(杜金鸿等, 2019)的作用, 因此近年来一些研究也开始逐渐关注自然保护地在多个目标之间的协同作用。例如, 通过分析生物多样性与固碳能力的协同保护作用, 可以探索实现既能优先保护重要的生物多样性地区, 又能减缓气候变化的双赢目标(Soto-Navarro et al, 2020; Jung et al, 2021; Zhu et al, 2021); 亦有学者通过整合生态系统服务和生物多样性的保护目标, 以探究二者的协同保护并进行了空间评估(Cao et al, 2022; Huang et al, 2022)。建议在未来研究中进一步关注自然保护地在生物多样性保护、维系生态系统服务和固碳能力中的综合作用, 通过综合分析这些多目标的协同作用以更加合理有效地规划自然保护地的空间布局, 并结合未来趋势变化预测研判潜在的重要区域。

3.3 强化主要保护对象的识别、调查与监测

识别自然保护地的重点保护对象是开展保护行动最为关键的步骤之一, 即选择出代表和涵盖自然保护地生物多样性的物种、群落、生态系统集合体, 是设定自然保护地保护目标、执行保护行动、评估保护成效的基础(The Nature Conservancy, 2007)。虽然很多自然保护地在设立之初就明确了主要保护对象, 但是因为这些保护对象之间可能存在协同与权衡关系, 因此需要识别哪些是可以用于“粗筛”(coarse filter)的保护对象, 即一旦保护了它们就可以保护一大批与之共生的生态系统或物种; 这类粗筛的保护对象往往是自然保护地内的生态系统或群落, 以及一些“景观物种”(landscape species)(Coppolillo et al, 2004)或“伞护种”。此外, 由于一些主要保护对象的实际分布范围、动态变化仍缺少调查监测, 特别是许多物种都面临数据本底资料不足等问题, 其数量、分布、受威胁程度等仍有待进一步查明, 因此还需要进一步加强自然保护地的本底调查, 并围绕各个自然保护地在实际工作中的需求, 构建科学合理的保护成效评估指标体系, 结合各项指标长期监测数据的动态变化分析, 实现对自然保护地保护成效的系统评估(王伟等, 2016)。

3.4 提升质量和连通性

《2020保护地球报告》提出, 虽然全球陆地自然保护地和受保护区域的覆盖率已达到17%的既定目标, 但保护质量有待提高, 而且各自然保护地之

间需加强连通性, 确保物种可以迁移到新的适应区域并维持生态过程(UNEP-WCMC & IUCN, 2021)。近年来关于自然保护地保护成效的研究也表明, 一些国家的森林生态系统、大型食肉动物等重要保护对象也出现了保护状况不容乐观的情况(Li et al, 2020; Rahman & Islam, 2021)。此外, 由于单一的自然保护地难以有足够大的面积来维持和保护所有的生物多样性, 因此需要提升自然保护地之间的连通性, 建设合适的廊道将这些自然保护地节点连接成为大的自然保护地网络, 从而实现全国或区域尺度生物多样性保护的统筹实施与协调管理(Saura et al, 2017)。“爱知目标”和即将发布的“2020年后全球生物多样性框架”都针对“连通性良好的自然保护地”提出了相应目标(赵智聪和王沛, 2022)。2018年的一项相关研究表明, 全球能够满足“连通性良好”条件的陆地自然保护地仅覆盖了全球7.5%的陆域面积(Saura et al, 2018)。Brennan等(2022)进一步绘制了全球自然保护地的关键连通区域, 并提出减缓人类足迹的干扰可能比增加新的自然保护地更能改善连通性。因此, 需要综合自然保护地空间优化布局、保护成效评估、主要保护对象变化等方面的研究成果, 以识别和明确新建自然保护地及规划廊道的区域, 切实提升自然保护地的质量和连通性。

3.5 探究管理措施与保护成效的关联机制

自然保护地的管理措施(如规划、投入、管理过程等)及公平性(如文化认同、知情同意机制、保护负担的分配等)(Zafra-Calvo et al, 2017)与自然保护地保护成效是密不可分的。过去的研究多围绕自然保护地保护对象的变化来评估保护成效, 但由于很多自然保护地缺少公开的管理措施数据, 因此尚不清楚哪些管理措施能够切实有效提升自然保护地的保护成效(Geldmann et al, 2021)。近年来虽然有一些研究探究了自然保护地管理措施对减缓自然保护地人为干扰的作用(Geldmann et al, 2019; Feng CT et al, 2021), 但还未能进一步明确管理措施如何最终实现保护成效的提升。此外, 自然保护地的保护成效往往还受到区域发展的影响, 而自然保护地对所在区域的社会经济发展也可能起到正面或者负面的作用, 进而反过来又影响自然保护地的保护成效(den Braber et al, 2018; Naidoo et al, 2019)。因此, 需要逐步建立自然保护地管理措施的指标库,

公开自然保护地在治理体系、规划设计、管理流程、财务和人员等方面的信息(Geldmann et al, 2021); 然后与反映自然保护地保护成效的关键指标进行关联, 可通过情景分析或机器学习模型, 探究管理措施的改变可能对哪些关键指标起作用, 进而最终影响自然保护地保护成效。同时, 将自然保护地与所在区域的可持续发展结合起来, 进一步探究如何在提升或维持自然保护地保护成效的前提下, 促进自然保护地内及周边区域探索人地和谐的可持续发展模式。

参考文献

- Albrecht R, Cook CN, Andrews O, Roberts KE, Taylor MFJ, Mascia MB, Golden Kroner RE (2021) Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) in marine protected areas. *Marine Policy*, 129, 104437.
- Armenteras D, Gast F, Villareal H (2003) Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113, 245–256.
- Aycrigg JL, Davidson A, Svancara LK, Gergely KJ, McKerrow A, Scott JM (2013) Representation of ecological systems within the protected areas network of the Continental United States. *PLoS ONE*, 8, e54689.
- Baillie J, Zhang YP (2018) Space for nature. *Science*, 361, 1051.
- Bhola N, Klimmek H, Kingston N, Burgess ND, van Soesbergen A, Corrigan C, Harrison J, Kok MTJ (2021) Perspectives on area-based conservation and its meaning for future biodiversity policy. *Conservation Biology*, 35, 168–178.
- Bosso L, Rebelo H, Garonna AP, Russo D (2013) Modelling geographic distribution and detecting conservation gaps in Italy for the threatened beetle *Rosalia alpina*. *Journal for Nature Conservation*, 21, 72–80.
- Brennan A, Naidoo R, Greenstreet L, Mehrabi Z, Ramankutty N, Kremen C (2022) Functional connectivity of the world's protected areas. *Science*, 376, 1101–1104.
- Brodie J, Pearson RG (2016) Ecosystem health of the Great Barrier Reef: Time for effective management action based on evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 438–451.
- Brooks TM, Mittermeier RA, da Fonseca GAB, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, Mittermeier CG, Pilgrim JD, Rodrigues ASL (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313, 58–61.
- Cao Y, Wang F, Tseng TH, Carver S, Chen X, Zhao J, Yu L, Li F, Zhao Z, Yang R (2022) Identifying ecosystem service value and potential loss of wilderness areas in China to support post-2020 global biodiversity conservation. *Science*

- of the Total Environment, 846, 157348.
- Cao Y, Yang R, Martin VG (2019) Nature needs half: A new vision for global protected areas. *Landscape Architecture*, 26(4), 39–44. (in Chinese with English abstract) [曹越, 杨锐, 万斯·马丁 (2019) 自然需要一半: 全球自然保护地新愿景. *风景园林*, 26(4), 39–44.]
- Chen B, Liu FZ, Zhang YB, Du JH, Wang W, Li JS (2017) Assessment of forest conservation in the Cangshan Nature Reserve based on propensity score matching. *Biodiversity Science*, 25, 999–1007. (in Chinese with English abstract) [陈冰, 刘方正, 张玉波, 杜金鸿, 王伟, 李俊生 (2017) 基于倾向评分分配比法评估苍山自然保护区的森林保护成效. *生物多样性*, 25, 999–1007.]
- Chowdhury S, Jennions MD, Zalucki MP, Maron M, Watson JEM, Fuller RA (2022) Protected areas and the future of insect conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, doi: 10.1016/j.tree.2022.09.004.
- Clerici N, Armenteras D, Kareiva P, Botero R, Ramírez-Delgado JP, Forero-Medina G, Ochoa J, Pedraza C, Schneider L, Lora C, Gómez C, Linares M, Hirashiki C, Biggs D (2020) Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific Reports*, 10, 4971.
- Coad L, Burgess ND, Loucks C, Fish L, Scharlemann JPW, Duarte L, Besançon B (2009) The ecological representativeness of the global protected areas estate in 2009: Progress towards the CBD 2010 target. UNEP World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, United Kingdom.
- Coppolillo P, Gomez H, Maisels F, Wallace R (2004) Selection criteria for suites of landscape species as a basis for site-based conservation. *Biological Conservation*, 115, 419–430.
- Cottee-Jones HEW, Matthews TJ, Bregman TP, Barua M, Tamuly J, Whittaker RJ (2015) Are protected areas required to maintain functional diversity in human-modified landscapes? *PLoS ONE*, 10, e0123952.
- D'Amen M, Bombi P, Pearman PB, Schmatz DR, Zimmermann NE, Bologna MA (2011) Will climate change reduce the efficacy of protected areas for amphibian conservation in Italy? *Biological Conservation*, 144, 989–997.
- den Braber B, Evans KL, Oldekop JA (2018) Impact of protected areas on poverty, extreme poverty, and inequality in Nepal. *Conservation Letters*, 11, e12576.
- di Minin E, Toivonen T (2015) Global protected area expansion: Creating more than paper parks. *BioScience*, 65, 637–638.
- Dinerstein E, Vynne C, Sala E, Joshi AR, Fernando S, Lovejoy TE, Mayorga J, Olson D, Asner GP, Baillie JEM, Burgess ND, Burkart K, Noss RF, Zhang YP, Baccini A, Birch T, Hahn N, Joppa LN, Wikramanayake E (2019) A global deal for nature: Guiding principles, milestones, and targets. *Science Advances*, 5, eaaw2869.
- Du JH, Liu FZ, Zhou Y, Zhang LB, Feng CT, Wang W (2019) A review of ecosystem services assessment and valuation of protected areas. *Research of Environmental Sciences*, 32, 1475–1482. (in Chinese with English abstract) [杜金鸿, 刘方正, 周越, 张立博, 冯春婷, 王伟 (2019) 自然保护地生态系统服务价值评估研究进展. *环境科学研究*, 32, 1475–1482.]
- Du JH, Zhang YB, Liu FZ, Chen B, Li JS, Wang W (2017) Construction of an indicator system and a case study of eco-environmental quality assessment of China's grassland nature reserves. *Pratacultural Science*, 34, 2378–2387. (in Chinese with English abstract) [杜金鸿, 张玉波, 刘方正, 陈冰, 李俊生, 王伟 (2017) 中国草地类自然保护区生态环境质量动态评价指标体系构建与案例. *草业科学*, 34, 2378–2387.]
- Dudley N (translated by Zhu CQ, Ouyang ZY) (2016) Guidelines for Applying Protected Area Management Categories. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [朱春全, 欧阳志云 (译) (2016) IUCN自然保护地管理分类应用指南. 中国林业出版社, 北京.]
- Ewers RM, Rodrigues ASL (2008) Estimates of reserve effectiveness are confounded by leakage. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 113–116.
- Fan PF, Yang L, Liu Y, Lee TM (2020) Build up conservation research capacity in China for biodiversity governance. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1162–1167.
- Fan X, Njeri HK, Pu Y, La Q, Li W, Li X, Chen Y (2021) Contrasting relationships between genetic diversity and species diversity in conserved and disturbed submerged macrophyte communities of Honghu Lake, a typical freshwater lake of Yangtze River Basin. *Global Ecology and Conservation*, 31, e01873.
- Feng CT, Cao M, Wang W, Wang H, Liu FZ, Zhang LB, Du JH, Zhou Y, Huang WJ, Li JS (2021) Which management measures lead to better performance of China's protected areas in reducing forest loss? *Science of the Total Environment*, 764, 142895.
- Feng CT, Cao M, Liu FZ, Zhou Y, Du JH, Zhang LB, Huang WJ, Luo JW, Li JS, Wang W (2022) Improving protected area effectiveness through consideration of different human-pressure baselines. *Conservation Biology*, 36, e13887.
- Feng YH, Wang YP, Su HJ, Pan JM, Sun YF, Zhu JL, Fang JY, Tang ZY (2021) Assessing the effectiveness of global protected areas based on the difference in differences model. *Ecological Indicators*, 130, 108078.
- Forrest JL, Mascia MB, Pailler S, Abidin SZ, Araujo MD, Krithivasan R, Riveros JC (2015) Tropical deforestation and carbon emissions from protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD). *Conservation Letters*, 8, 153–161.
- Gaveau DLA, Epting J, Lyne O, Linkie M, Kumara I,

- Kanninen M, Leader-Williams N (2009) Evaluating whether protected areas reduce tropical deforestation in Sumatra. *Journal of Biogeography*, 36, 2165–2175.
- Geldmann J, Deguignet M, Balmford A, Burgess ND, Dudley N, Hockings M, Kingston N, Klimmek H, Lewis AH, Rahbek C, Stolton S, Vincent C, Wells S, Woodley S, Watson JEM (2021) Essential indicators for measuring site-based conservation effectiveness in the post-2020 global biodiversity framework. *Conservation Letters*, 14, e12792.
- Geldmann J, Manica A, Burgess ND, Coad L, Balmford A (2019) A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 23209–23215.
- Guetté A, Godet L, Juigner M, Robin M (2018) Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223, 97–103.
- Guo ZL, Cui GF, Zhang MY, Li XY (2019) Analysis of the contribution to conservation and effectiveness of the wetland reserve network in China based on wildlife diversity. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00684.
- Hou QX, Ci XQ, Liu ZF, Xu WM, Li J (2018) Assessment of the evolutionary history of Lauraceae in Xishuangbanna National Nature Reserve using DNA barcoding. *Biodiversity Science*, 26, 217–228. (in Chinese with English abstract) [侯勤曦, 慈秀芹, 刘志芳, 徐武美, 李捷 (2018) 基于DNA条形码评估西双版纳国家级自然保护区对樟科植物进化历史的保护. *生物多样性*, 26, 217–228.]
- Huang Z, Qian L, Cao W (2022) Developing a novel approach integrating ecosystem services and biodiversity for identifying priority ecological reserves. *Resources, Conservation and Recycling*, 179, 106128.
- IUCN-WCPA Task Force on OECMs (2019) Recognising and Reporting Other Effective Area-based Conservation Measures. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jiang ZG (2016) On the similarity and dissimilarity of “Endangered Species” and “Protected Species”. *Biodiversity Science*, 24, 1082–1083. (in Chinese) [蒋志刚 (2016) 论“濒危物种”与“保护物种”概念的异同. *生物多样性*, 24, 1082–1083.]
- Jin T, Bu JY, Ma JZ (2022) Other-effective area-based measures of global experiences and implications for post-2020 biodiversity conservation in China. *Journal of West China Forestry Science*, 51(1), 1–8. (in Chinese with English abstract) [靳彤, 卜金玉, 马建忠 (2022) 其他有效的区域保护措施的国际经验及对中国2020年后生物多样性保护的启示. *西部林业科学*, 51(1), 1–8.]
- Jin YC, Wang W, Xin LJ, Diao ZY, Li JS (2014) Changes of land-cover and landscape pattern in Huihe National Nature Reserve. *Pratacultural Science*, 31, 1859–1866. (in Chinese with English abstract) [靳勇超, 王伟, 辛利娟, 刁兆岩, 李俊生 (2014) 辉河国家级自然保护区土地覆盖与景观格局变化分析. *草业科学*, 31, 1859–1866.]
- Joppa LN, Pfaff A (2010) Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1633–1638.
- Jung M, Arnell A, de Lamo X, García-Rangel S, Lewis M, Mark J, Merow C, Miles L, Ondo I, Pironon S, Ravilious C, Rivers M, Schepaschenko D, Tallowin O, van Soesbergen A, Govaerts R, Boyle BL, Enquist BJ, Feng X, Gallagher R, Maitner B, Meiri S, Mulligan M, Ofer G, Roll U, Hanson JO, Jetz W, Di Marco M, McGowan J, Rinnan DS, Sachs JD, Lesiv M, Adams VM, Andrew SC, Burger JR, Hannah L, Marquet PA, McCarthy JK, Morueta-Holme N, Newman EA, Park DS, Roehrdanz PR, Svenning JC, Violle C, Wieringa JJ, Wynne G, Fritz S, Strassburg BBN, Obersteiner M, Kapos V, Burgess N, Schmidt-Traub G, Visconti P (2021) Areas of global importance for conserving terrestrial biodiversity, carbon and water. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1499–1509.
- KBA Standards and Appeals Committee of IUCN SSC/WCPA (2022) Guidelines for using A Global Standard for the Identification of Key Biodiversity Areas (Version 1.2). IUCN, Gland, Switzerland.
- Klausmeyer KR, Shaw MR (2009) Climate change, habitat loss, protected areas and the climate adaptation potential of species in Mediterranean ecosystems worldwide. *PLoS ONE*, 4, e6392.
- Klein CJ, Brown CJ, Halpern BS, Segan DB, McGowan J, Beger M, Watson JEM (2015) Shortfalls in the global protected area network at representing marine biodiversity. *Scientific Reports*, 5, 17539.
- Kullberg P, di Minin E, Moilanen A (2019) Using key biodiversity areas to guide effective expansion of the global protected area network. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00768.
- Langhammer PF, Bakarr M, Bennun L, Brooks T, Clay R, Darwall W, De Silva N, Edgar G, Eken G, Fishpool L, Fonseca G, Foster M, Knox D, Matiku P, Radford E, Rodrigues ASL, Salaman P, Sechrest W, Tordoff A (2007a) Identification and Gap Analysis of Key Biodiversity Areas: Targets for Comprehensive Protected Area Systems. IUCN, Gland, Switzerland.
- Langhammer PF, Bakarr MI, Bennun LA, Brooks TM, Clay RP, Darwall W, De Silva N, Edgar GJ, Eken G, Fishpool LDC, Fonseca GABd, Foster MN, Knox DH, Matiku P, Radford EA, Rodrigues ASL, Salaman P, Sechrest W, Tordoff AW (2007b) Identification and Gap Analysis of Key Biodiversity Areas: Targets for Comprehensive Protected Area Systems. IUCN, Gland, Switzerland.
- Li BV, Pimm SL (2016) China’s endemic vertebrates sheltering under the protective umbrella of the giant panda. *Conservation Biology*, 30, 329–339.
- Li LH, Zhang HG, Shi AQ, Li DL (2013) Study on wetland landscape pattern change in the Ximen Island Marine

- Special Protected Area based on RS and GIS. *Remote Sensing Technology and Application*, 28, 129–136. (in Chinese with English abstract) [李利红, 张华国, 史爱琴, 厉冬玲 (2013) 基于RS/GIS的西门岛海洋特别保护区滩涂湿地景观格局变化分析. *遥感技术与应用*, 28, 129–136.]
- Li S, McShea WJ, Wang D, Gu X, Zhang X, Zhang L, Shen XL (2020) Retreat of large carnivores across the giant panda distribution range. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1327–1331.
- Linkie M, Smith RJ, Leader-Williams N (2004) Mapping and predicting deforestation patterns in the lowlands of Sumatra. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1809–1818.
- Liu FZ, Du JH, Zhou Y, Huang ZP, Li YP, Wang W, Xiao W (2018) Monitoring technology and practice on protected area biodiversity by integrating unmanned aerial vehicle (UAV) and ground approaches. *Biodiversity Science*, 26, 905–917. (in Chinese with English abstract) [刘方正, 杜金鸿, 周越, 黄志旁, 李延鹏, 王伟, 肖文 (2018) 无人机和地面相结合的自然保护地生物多样性监测技术与实践. *生物多样性*, 26, 905–917.]
- Liu FZ, Feng CT, Zhou Y, Zhang LB, Du JH, Huang WJ, Luo JW, Wang W (2022) Effectiveness of functional zones in national nature reserves for the protection of forest ecosystems in China. *Journal of Environmental Management*, 308, 114593.
- Liu J, Linderman M, Ouyang Z, An L, Yang J, Zhang H (2001) Ecological degradation in protected areas: The case of Wolong Nature Reserve for Giant Pandas. *Science*, 292, 98–101.
- Ma T, Hu Y, Wang M, Yu L, Wei F (2020) Unity of Nature and Man: A new vision and conceptual framework for the Post-2020 Global Biodiversity Framework. *National Science Review*, 8, nwa265.
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Maxwell SL, Cazalis V, Dudley N, Hoffmann M, Rodrigues ASL, Stolton S, Visconti P, Woodley S, Kingston N, Lewis E, Maron M, Strassburg BBN, Wenger A, Jonas HD, Venter O, Watson JEM (2020) Area-based conservation in the twenty-first century. *Nature*, 586, 217–227.
- McIntosh EJ, Pressey RL, Lloyd S, Smith RJ, Grenyer R (2017) The impact of systematic conservation planning. *Annual Review of Environment and Resources*, 42, 677–697.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Nagendra H (2008) Do parks work? Impact of protected areas on land cover clearing. *Ambio*, 37, 330–337.
- Naidoo R, Gerkey D, Hole D, Pfaff A, Ellis AM, Golden CD, Herrera D, Johnson K, Mulligan M, Ricketts TH, Fisher B (2019) Evaluating the impacts of protected areas on human well-being across the developing world. *Science Advances*, 5, eaav3006.
- Noss RF, Dobson AP, Baldwin R, Beier P, Davis CR, Dellasala DA, Francis J, Locke H, Nowak K, Lopez R, Reining C, Trombulak SC, Tabor G (2012) Bolder thinking for conservation. *Conservation Biology*, 26, 1–4.
- Ochoa-Ochoa L, Urbina-Cardona JN, Vázquez LB, Flores-Villela O, Bezaury-Creel J (2009) The effects of governmental protected areas and social initiatives for land protection on the conservation of Mexican amphibians. *PLoS ONE*, 4, e6878.
- Oldfield TEE, Smith RJ, Harrop SR, Leader-Williams N (2004) A gap analysis of terrestrial protected areas in England and its implications for conservation policy. *Biological Conservation*, 120, 303–309.
- Orme CDL, Davies RG, Burgess M, Eigenbrod F, Pickup N, Olson VA, Webster AJ, Ding TS, Rasmussen PC, Ridgely RS, Stattersfield AJ, Bennett PM, Blackburn TM, Gaston KJ, Owens IPF (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436, 1016–1019.
- Osipova E, Emslie-Smith M, Osti M, Murai M, Åberg U, Shadie P (2020) IUCN World Heritage Outlook 3: A Conservation Assessment of All Natural World Heritage Sites. IUCN, Gland, Switzerland.
- Pack S, Ferreira M, Krithivasan R, Mullinax J, Bernard E, Mascia M (2016) Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) in the Amazon. *Biological Conservation*, 197, 32–39.
- Pelletier TA, Carstens BC, Tank DC, Sullivan J, Espíndola A (2018) Predicting plant conservation priorities on a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 13027–13032.
- Qin SY, Golden Kroner RE, Cook C, Tesfaw AT, Braybrook R, Rodriguez CM, Poelking C, Mascia MB (2019) Protected area downgrading, downsizing, and degazettement as a threat to iconic protected areas. *Conservation Biology*, 33, 1275–1285.
- Quan Q, Che X, Wu Y, Wu Y, Zhang Q, Zhang M, Zou F (2018) Effectiveness of protected areas for vertebrates based on taxonomic and phylogenetic diversity. *Conservation Biology*, 32, 355–365.
- Rahman MF, Islam K (2021) Effectiveness of protected areas in reducing deforestation and forest fragmentation in Bangladesh. *Journal of Environmental Management*, 280, 111711.
- Ren G, Young SS, Wang L, Wang W, Long Y, Wu R, Li J, Zhu J, Yu DW (2015) Effectiveness of China's National Forest Protection Program and nature reserves. *Conservation Biology*, 29, 1368–1377.
- Rodríguez-Rodríguez D, Martínez-Vega J, Echavarría P (2019) A twenty year GIS-based assessment of environmental sustainability of land use changes in and around protected

- areas of a fast developing country: Spain. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 74, 169–179.
- Sarathchandra C, Dossa GGO, Ranjitkar NB, Chen H, Zhai DL, Ranjitkar S, de Silva KHWL, Wickramasinghe S, Xu J, Harrison RD (2018) Effectiveness of protected areas in preventing rubber expansion and deforestation in Xishuangbanna, Southwest China. *Land Degradation and Development*, 29, 2417–2427.
- Saura S, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G (2017) Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators*, 76, 144–158.
- Saura S, Bertzy B, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G (2018) Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. *Biological Conservation*, 219, 53–67.
- Sayre R, Karagulle D, Frye C, Boucher T, Wolff NH, Breyer S, Wright D, Martin M, Butler K, van Graafeiland K, Touval J, Sotomayor L, McGowan J, Game ET, Possingham H (2020) An assessment of the representation of ecosystems in global protected areas using new maps of World Climate Regions and World Ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00860.
- Scott JM, Davis F, Csuti B, Noss R, Butterfield B, Groves C, Anderson H, Caicco S, D'Erchia F, Edwards JTC, Ulliman J, Wright RG (1993) Gap analysis: A geographic approach to protection of biological diversity. *Journal of Wildlife Management*, 57, 1–41.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2014) *Global Biodiversity Outlook 4*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal, Canada.
- Sierra R, Campos F, Chamberlin J (2002) Assessing biodiversity conservation priorities: Ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning*, 59, 95–110.
- Song RL, Yao JX, Wu KY, Zhang XC, Lü Z, Zhu ZG, Yin LJ (2018) Evaluation of the effectiveness of marine protected areas: Methodologies and progress. *Biodiversity Science*, 26, 286–294. (in Chinese with English abstract) [宋瑞玲, 姚锦仙, 吴恺悦, 张晓川, 吕植, 朱争光, 殷丽洁 (2018) 海洋保护区管理与保护成效评估的方法与进展. *生物多样性*, 26, 286–294.]
- Soto-Navarro C, Ravilious C, Arnell A, de Lamo X, Harfoot M, Hill SLL, Wearn OR, Santoro M, Bouvet A, Mermoz S, Le Toan T, Xia J, Liu S, Yuan W, Spawn SA, Gibbs HK, Ferrier S, Harwood T, Alkemade R, Schipper AM, Schmidt-Traub G, Strassburg B, Miles L, Burgess ND, Kapos V (2020) Mapping co-benefits for carbon storage and biodiversity to inform conservation policy and action. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological sciences*, 375, 20190128.
- Tang ZY, Fang JY, Sun JY, Gaston KJ (2011) Effectiveness of protected areas in maintaining plant production. *PLoS ONE*, 6, e19116.
- The Nature Conservancy (2007) *Conservation Action Planning Handbook*. The Nature Conservancy, Arlington, USA.
- UNEP-WCMC, IUCN (2021) *Protected Planet Report 2020*. UNEP-WCMC, Cambridge, United Kingdom & IUCN, Gland, Switzerland.
- Venter O, Fuller RA, Segan DB, Carwardine J, Brooks T, Butchart SH, Di Marco M, Iwamura T, Joseph L, O'Grady D, Possingham HP, Rondinini C, Smith RJ, Venter M, Watson JE (2014) Targeting global protected area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS Biology*, 12, e1001891.
- Wang B, Yan H, Feng Z, Yang Y (2022) Changes in the ecological characteristics of key biodiversity areas in the BRI region. *Journal of Resources and Ecology*, 13, 328–337.
- Wang W, Li JS (2021) Development course of biodiversity conservation policy in China. *Environment and Sustainable Development*, 46(6), 26–33. (in Chinese with English abstract) [王伟, 李俊生 (2021) 中国生物多样性保护政策发展历程. *环境与可持续发展*, 46(6), 26–33.]
- Wang W, Xin LJ, Du JH, Chen B, Liu FZ, Zhang LB, Li JS (2016) Evaluating conservation effectiveness of protected areas: Advances and new perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 1177–1188. (in Chinese with English abstract) [王伟, 辛利娟, 杜金鸿, 陈冰, 刘方正, 张立博, 李俊生 (2016) 自然保护区保护成效评估: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 1177–1188.]
- Wei W, Swaisgood RR, Pilfold NW, Owen MA, Dai Q, Wei F, Han H, Yang Z, Yang X, Gu X, Zhang J, Yuan S, Hong M, Tang J, Zhou H, He K, Zhang Z (2020) Assessing the effectiveness of China's panda protection system. *Current Biology*, 30, 1280–1286.
- Williams DR, Rondinini C, Tilman D (2022) Global protected areas seem insufficient to safeguard half of the world's mammals from human-induced extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2200118119.
- Wilson EO (2016) *Half-Earth: Our Planet's Fight for Life*. W. W. Norton, New York.
- Wu R, Zhang S, Yu DW, Zhao P, Li X, Wang L, Yu Q, Ma J, Chen A, Long Y (2011) Effectiveness of China's nature reserves in representing ecological diversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 383–389.
- Xin LJ, Jin YC, Zhu YP, Luo JW, Wang L, Chen B, Wang W (2015) Development of effectiveness assessment indicators of desert nature reserve in China: A case study of the Anxi National Nature Reserve. *Journal of Desert Research*, 35, 1693–1699. (in Chinese with English abstract) [辛利娟, 靳勇超, 朱彦鹏, 罗建武, 王亮, 陈冰, 王伟 (2015) 中国荒漠类自然保护区保护成效评估指标及其应用. *中国沙漠*, 35, 1693–1699.]
- Xin LJ, Wang W, Jin YC, Diao ZY, Li JS (2014) Indices of ecological effects of grassland nature reserves in China. *Pratacultural Science*, 31, 75–82. (in Chinese with English abstract) [辛利娟, 王伟, 靳勇超, 刁兆岩, 李俊生 (2014)

- 全国草地类自然保护区的成效评估指标. 草业科学, 31, 75–82.]
- Xu H, Wu Y, Cao Y, Cao M, Tong W, Le Z, Lu X, Li J, Ma F, Liu L, Hu F, Chen M, Li Y (2018) Low overlaps between hotspots and complementary sets of vertebrate and plant species in China. *Biodiversity and Conservation*, 27, 2713–2727.
- Xu W, Fan X, Ma J, Pimm SL, Kong L, Zeng Y, Li X, Xiao Y, Zheng H, Liu J, Wu B, An L, Zhang L, Wang X, Ouyang Z (2019) Hidden loss of wetlands in China. *Current Biology*, 29, 3065–3071.
- Yang H, Viña A, Winkler JA, Chung MG, Huang Q, Dou Y, McShea WJ, Songer M, Zhang J, Liu J (2021) A global assessment of the impact of individual protected areas on preventing forest loss. *Science of the Total Environment*, 777, 145995.
- Yip JY, Corlett RT, Dudgeon D (2004) A fine-scale gap analysis of the existing protected area system in Hong Kong, China. *Biodiversity and Conservation*, 13, 943–957.
- Zafra-Calvo N, Pascual U, Brockington D, Coosaet B, Cortes-Vazquez JA, Gross-Camp N, Palomo I, Burgess ND (2017) Towards an indicator system to assess equitable management in protected areas. *Biological Conservation*, 211, 134–141.
- Zhang L, Turvey ST, Chapman C, Fan P (2021) Effects of protected areas on survival of threatened gibbons in China. *Conservation Biology*, 35, 1288–1298.
- Zhang M, Fellowes JR, Jiang X, Wang W, Chan BPL, Ren G, Zhu J (2010) Degradation of tropical forest in Hainan, China, 1991–2008: Conservation implications for Hainan Gibbon (*Nomascus hainanus*). *Biological Conservation*, 143, 1397–1404.
- Zhao LN, Yang YC, Liu HY, Shan ZJ, Xie D, Qin HN (2016) Key biodiversity area: A new biodiversity conservation tool. In: *Advances in Biodiversity Conservation and Research in China XII: Proceedings of the Twelfth National Conference on Biodiversity Science and Conservation in China* (ed. Chinese National Committee), pp. 18–29. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [赵莉娜, 杨宇昌, 刘慧圆, 单章建, 谢丹, 覃海宁 (2016) 生物多样性关键区域(KBA)评估——保护生物多样性的新工具. 见: 中国生物多样性保护与研究进展XII: 第十二届全国生物多样性科学与保护研讨会论文集(国际生物多样性计划中国委员会编著), pp. 18–29. 气象出版社, 北京.]
- Zhao ZC, Wang P (2022) Significance and key issues of protected area connectivity in China. *Landscape Architecture*, 29(7), 12–17. (in Chinese with English abstract) [赵智聪, 王沛 (2022) 中国自然保护区连通性的重要意义与关键议题. *风景园林*, 29(7), 12–17.]
- Zhu L, Hughes AC, Zhao XQ, Zhou LJ, Ma KP, Shen XL, Li S, Liu MZ, Xu WB, Watson JEM (2021) Regional scalable priorities for national biodiversity and carbon conservation planning in Asia. *Science Advances*, 7, eabe4261.

(责任编辑: 徐卫华 责任编辑: 黄祥忠)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

IUCN受威胁物种红色名录进展及应用

解焱^{1,2*}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 2. IUCN物种生存委员会中国物种专家委员会(CSSG/SSC), 北京 100101

摘要: IUCN受威胁物种红色名录已经成为世界上最全面的关于全球动物、真菌和植物物种灭绝风险信息的信息来源, 是生物多样性健康的关键指标, 是促进生物多样性保护和决策的有力工具。本文全面介绍IUCN受威胁物种红色名录(简称IUCN红色名录)的发展以及应用状况, 积极推动其在中国的物种评估和广泛应用。总结了IUCN红色名录从依赖于评估专家的主观意志决定物种濒危等级的濒危物种红皮书(Red Data Book)到IUCN受威胁物种等级和标准(3.1版)的客观量化和所有门类使用统一标准的过程。该等级体系可囊括全球所有物种, 其中“受威胁”的3个等级——极危(CR)、濒危(EN)或易危(VU)需使用5个标准进行量化评估, 对评估规范有非常严格的要求。该等级和标准体系不仅适用于全球层面, 同样也适用于地区层面物种评估, 只是在具体物种种群如果和周边其他地区(国家)存在种群交流情况时, 评估结果要进行调整。迄今为止, 全球层面使用该等级体系和标准评估了14万多种(其中在中国有分布的物种10,846种), 100多个国家和地方制定了地区/国家层面的红色名录, 中国红色名录评估了5.5万多种。IUCN红色名录已广泛应用于评估生物多样性变化速度; 为保护规划提供决策信息; 支持履行国际公约、修订国家/地区重点保护物种名录和自然保护地管理等; 指导资源有效合理分配和宣传教育等。广泛应用过程中, 讨论主要集中在获取数据的方法改进上; 另外, 一方面有专家认为标准存在缺陷需要完善, 另一方面有呼吁维持标准的长期相对稳定, 以便进行跨时间、跨区域、跨物种门类的比较。本文提出来了中国红色名录的持续机制和应用建议, 包括建立中国红色名录委员会、建立中国红色名录专业网站、发展评估专家队伍、建立中国红色名录评估更新机制, 以及加强国际协作、促进全球和中国红色名录的应用和发展。

关键词: IUCN红色名录; 等级和标准; 国家红色名录; 中国红色名录

解焱 (2022) IUCN受威胁物种红色名录进展及应用. 生物多样性, 30, 22445. doi: 10.17520/biods.2022445.

Xie Y (2022) Progress and application of IUCN Red List of Threatened Species. Biodiversity Science, 30, 22445. doi: 10.17520/biods.2022445.

Progress and application of IUCN Red List of Threatened Species

Yan Xie^{1,2*}

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 China Species Specialist Group of Species Survival Commission (CSSG/SSC), World Nature Conservation Union (IUCN), Beijing, 100101

ABSTRACT

Aim: The IUCN Red List of Threatened Species (IUCN Red List) has become the world's most comprehensive information source on the global extinction risk status of animal, fungus and plant species, a critical indicator of the health of biodiversity and a powerful tool to catalyse action for biodiversity conservation and policy decision. The purpose of this paper is to comprehensively introduce the development and application of the IUCN Red List, to promote Chinese species assessment and wide application in China.

Review Results: (1) The history of the IUCN Red List. During the phase of Red Data Book of Endangered Species, it was largely dependent on individual experts' personal judgement to make decisions on threatened categories. From 1991, the criteria gradually became quantified and unified for all taxon groups. Since IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1 published in 2001, the categories and criteria has been kept stable and become widely applied around the world. Until now, more than 140,000 species (among them, 10,846 species are distributed in China) have

收稿日期: 2022-08-03; 接受日期: 2022-10-27

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xieyan@ioz.ac.cn

been evaluated at the global level, over 55,000 species evaluated at China country level, and over 100 countries/regions have developed their regional/national Red List.

(2) Global criteria and assessment. The category system covers all species in the world, among which, three categories regarded as “threatened”, i.e., Critical Endangered (CR), Endangered (EN) or Vulnerable (VU), must be evaluated by the five set of criteria. The current global level assessment work is mainly completed by the IUCN Species Survival Committee (SSC) and its partners, and there are strict requirements for the assessment.

(3) National and regional criteria and applications. Compared with the global application, the category and criteria are applicable to regional applications, only the assessment results should be adjusted if the species population communicates with neighboring regions (or countries).

(4) Assessment status of China Red List. The first comprehensive assessment began in 2000 for 10,211 species, and the China Red List of Species was published in 2004. The second comprehensive assessment began in 2008, and the official release began in 2013. By the end of 2021, over 55,000 species assessments were completed, including all terrestrial vertebrates and higher plants, some marine fishes, invertebrates, and large fungi. Yunnan Province has issued the first provincial red list.

(5) Application of the Red List. The application of Red List continues to grow rapidly, both globally and in China. The Red List Index is used to measure biodiversity changes over time. The Red List is also applied for decision-making on species conservation priorities and key priority conservation areas, implementation of international conventions, formulating (revising) key protected species list of countries (regions) and protected area management and effective allocation of resources and public awareness raising.

(6) Major discussions on Red List application. Since the publication of the Categories and Criteria, major discussions are on the methodology of obtaining data. While a few experts believe that some criteria are flawed and need to be improved, and some others calls for maintaining a long-term relative stable of criteria for comparisons over time.

(7) Recommendations on sustainable mechanism and application in China. We recommend to establish China Red List Committee, develop a professional website for China Red List, build capacity of Red List assessors, establish mechanism for receiving and reviewing assessment reports, and strengthen international cooperation to promote application and development of global and China Red List.

Key words: IUCN Red List; Categories and Criteria; National Red List; China Red List

自1964年以来,世界自然保护联盟(IUCN)的受威胁物种红色名录(Red List of Threatened Species)逐步演变成成为全球动物、植物和真菌濒临绝灭危险状况最全面的信息来源。该名录中评估物种的等级和标准已经被广泛用于全球、国家和地区各类物种的受威胁状况评估,以及物种保护和可持续利用相关的各个领域(IUCN Standards and Petitions Committee, 2022)。本文就IUCN红色名录在全球和在中国的应用现状进行了综述,并提出了加强应用的建议。

1 发展历史

1963年IUCN物种生存委员会(Species Survival Commission, SSC)提出了编制濒危物种红皮书(Red Data Book)的计划,1966年出版了兽类和鸟类两卷,并创新性地采用了活页方式,希望物种的信息和濒危级别采用不断更新的方式。随后出版了两栖爬行类、被子植物、淡水鱼类、无脊椎动物。20世纪70年代中期,出现了第一本国家濒危物种红皮书

(Fitter & Fitter, 1987)。中国依据IUCN的标准,并根据国情作了一些变更,主要是增加了“稀有”(Rare)和“国内绝迹”(Extirpated from China)这两个等级,相继出版了《中国植物红皮书》(傅立国, 1991)包含388个种,《中国濒危动物红皮书》1-4卷(乐佩琦和陈宜瑜, 1998; 汪松, 1998; 赵尔宓, 1998; 郑光美和王岐山, 1998),包括兽类、鸟类、两栖爬行类和鱼类400种。

初期红皮书中物种的评估只有定性标准,没有定量标准,主观性较强。Mace和Lande (1991)首次提出了量化标准,建议了3个受威胁等级,并与一定时间段内濒临灭绝的几率相对应——极危(Critically Endangered, CR)对应的灭绝几率为50%,濒危(Endangered, EN) 20%,易危(Vulnerable, VU) 10%,根据这一量化原则,逐步形成了目前广泛应用的量化评估标准(附录1)。Mace等(1992)为量化的标准适用于所有的生物门类,引入了未受威胁等级。1994年12月, IUCN理事会采用了IUCN (1994)出版的版本2.3,并基于此版本编制了《1996 IUCN

受威胁动物红色名录》(1996 IUCN Red List of Threatened Animals) (Baillie & Groombridge, 1996) 和《世界受威胁树木名录》(The World List of Threatened Trees) (Oldfield et al, 1998)。SSC/IUCN 成立了标准修订工作组进行持续修订, 2000年2月 IUCN 理事会通过了等级和标准版本3.1 (IUCN, 2012b)。

2001年,《IUCN红色名录等级和标准: 版本3.1》(IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1) 出版(IUCN, 2001), 考虑到物种绝灭风险评估必须保持稳定, 以便比较红色名录状态随时间的变化, 因此将其基本作为短时期内相对固定的版本, (IUCN, 2012b)。2012年出版了该版本的第二次修订版本(以下简称《等级和标准》), 第二版保留了与2001年第一版中相同的评估系统。为了满足支持评估结果的信息偶尔需要发生变化, 原来在第一版附件3中列出的信息被移至一个单独的参考文件中《IUCN红色名录评估和物种详述文件标准和一致性检查》(Documentation Standards and Consistency Checks for IUCN Red List Assessments and Species Accounts) (IUCN, 2012b)。

自2001年起,《等级和标准》一直被用作《IUCN受威胁物种红色名录》(The IUCN Red List of Threatened Species™) (以下简称《IUCN红色名录》) 上全球红色名录评估的标准。同时, 与《地区和国家水平红色名录标准应用指南》(Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels) (IUCN, 2003, 2012a) (以下简称《地区应用指南》)一起, 被世界上100多个国家用作国家红色名录评估的标准(IUCN, 2022a)。同时 IUCN 编制并不断更新《IUCN物种红色名录等级和标准使用指南》(Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria) (以下简称《使用指南》), 2022年1月出版了版本15 (IUCN Standards and Petitions Committee, 2022)。《等级和标准》《地区应用指南》《使用指南》, 构成了红色名录评估最重要的3个文件。

2022年7月22日, 在IUCN红色名录官方网站首页上显示的数据(IUCN, 2022a)为:《IUCN红色名录》(只包括全球层面评估的物种)已经包含了147,517个物种(在中国有分布的物种10,846种), 其中脊椎动

物被评估物种数占已知物种数比例最高, 达到77%, 鸟类和哺乳类比例分别达到100%和91%。但其他类群评估较低, 例如植物只达到14%, 而无脊椎动物只有2%。在评估的物种中超过41,000种面临绝灭威胁, 约占总评估数量的28%, 包括: 41%的两栖类, 37%的鲨鱼和魮, 34%的针叶树, 33%的造礁石珊瑚, 26%的兽类、13%的鸟类、21%的爬行类和69%的苏铁类。

除了新评估物种外, 还会重新评估过去已经评估过的物种状况。有的物种由于保护努力, 受威胁程度降低而被降级。例如我国的大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)从濒危降为易危、朱鹮(*Nipponia nippon*)从极危降为濒危、藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)从濒危降为易危, 这表明它们的生存状况得到了改善(IUCN, 2022a)。也有许多物种因为面临更大的威胁而被升级, 如黄胸鹑(*Emberiza aureola*)从1988年经过了9次评估, 受威胁等级也从1988、1994、2000年的低危/无危(Low Risk/Least Concern, LR/LC) (2.3版本), 提升到2004年的近危(Near Threatened, NT), 2008、2012年的易危, 2013、2016、2017年的濒危, 升至2017年10月最近一次评估的极危(IUCN, 2022a)。其中每一次评估的详细信息都可查询, 每一次调整理由都做了解释。物种受威胁等级随时间的改变情况被用于测算红色名录指数(Red List Index, RLI), 以指示一个类群或者一个区域物种的受威胁变化趋势(IUCN, 2022a)。

2 全球标准和评估

2.1 《等级和标准》简介

《等级和标准》的受威胁物种等级体系包括了完整的序列(图1), 除了我们通常比较了解的与绝灭风险有关的等级之外, 还包括数据缺乏(Data Deficient, DD)、无危(Least Concern, LC)、未予评估(Not Evaluated, NE)等级 (IUCN, 2012b; IUCN Standards and Petitions Committee, 2022), 因此, 《IUCN红色名录》不只包括受威胁物种。《地区应用指南》中考虑了在地区或国家层面涉及的等级, 包括图1中“地区绝灭”(Regionally Extinct, RE)和“不宜评估”(Not Applicable, NA)两个等级(IUCN, 2012a)。在中国的评估中的“地区绝灭”(RE)是指在

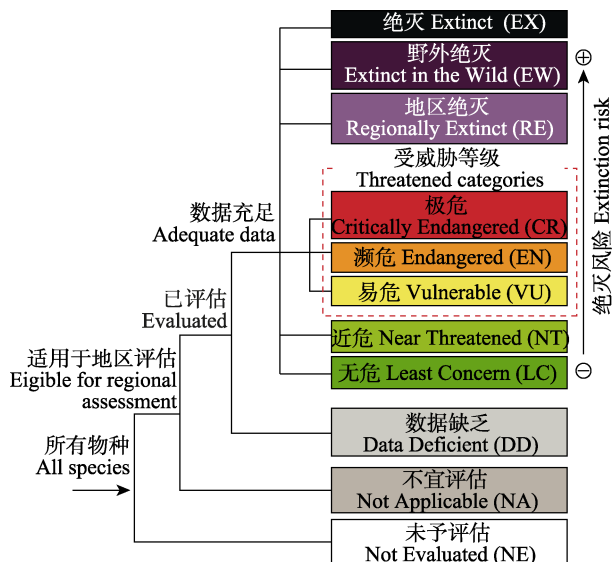


图1 适用于地区应用的IUCN红色名录受威胁等级体系 (汪松和解焱, 2004; IUCN, 2012a)

Fig. 1 IUCN category system of threatened species for regional application (Wang & Xie, 2004; IUCN, 2012a)

中国范围内已经绝灭,但在世界其他地方还有自然生长的物种;“不宜评估”(NA)包括了那些在中国处于分布边缘,且数据缺乏,不适合在目前状况下评估的物种(汪松和解焱, 2004)。这意味着,未来地球上任何一个物种都有机会被评估为图1中的某一个等级,《IUCN红色名录》将包括人类发现的所有物种(IUCN, 2022a)。

其中的关键部分,也是评估中的难点是“受威胁”的3个等级——极危、濒危和易危。《等级和标准》针对这3个等级,从5个方面列出了量化标准(附录1),包括A. 种群大小的降低(reduction in population size), B. 地理范围(geographic range), C. 小种群的大小(衰退)(small population size (decline)), D. 小种群大小(或分布范围小)(small population size (or restricted range)), E. 数量化分析(quantitative analysis)(IUCN, 2012b)。每一个分类单元都必须经过所有标准的评估,只要符合其中任何一条标准,即可将该分类单元列入相应水平的受威胁等级(IUCN, 2012b)。根据IUCN Standards and Petitions Committee (2022)的说明,标准(A-E)的选择经过了广泛评估,适用于确定各类不同生物及其多元化生活史中所面临的威胁因素。与各受威胁等级有关的标准量化数值是经过广泛协商制定的,即使这些数值没有被给出正式的理由,但一般认为它们是被确

定在适当的水平。各等级的不同标准是独立设置的,但遵循共同的标准,《等级和标准》的制定和完善一直在寻求广泛的一致性。正是这些原因使得《等级和标准》不但能够适用于评估差异极大的物种门类,例如适用于大型脊椎动物,也同样适用于植物、无脊椎动物和真菌,而且评估结果具有兼容性,可进行不同门类受威胁严重程度的对比。《等级和标准》实现了以下目标(IUCN, 2012b): (1)为不同国家或地区的人们提供可以统一使用的体系;(2)通过使用清晰明确的量化标准,更加客观地评估导致物种濒临绝灭危险的作用因素;(3)提供一个便于差异极大的物种或类群间进行比较的新体系;(4)使受威胁物种名录的使用者更好地理解各物种分级的理由。

2.2 评估质量控制

《IUCN红色名录》是使用《等级和标准》进行绝灭风险评估的分类单元(taxa)的清单,除了种之外,还包括种以下的分类单元,如亚种、亚种群、品种、变种等。为了保障《IUCN红色名录》的质量,全球层面的评估工作采取了以下评估质量控制措施:全球层面评估主要由SSC/IUCN与合作伙伴完成。SSC/IUCN是一个由来自全球,超过1万名专家组成的网络,这些专家分成160多个专家组(specialist group)、红色名录权威机构(red list authorities)和特别工作组(task forces)。IUCN红色名录上的大多数评估都是由IUCN主导的评估项目中指定的成员或专家开展的,但评估实际上可以由任何拥有对相关物种足够了解的人进行,评估结果提交给IUCN红色名录权威机构和相关门类负责评估的专家参考,并最终决定是否采纳。

地区评估和国家评估的质量把关在各个地区和国家。不是IUCN主导的地区评估和国家评估不会纳入到《IUCN红色名录》网站(iucnredlist.org)中,仅分布在一个国家的特有物种可以被视为全球性评估(IUCN Standards and Petitions Committee, 2022)。

所有的评估还必须包括支持评估结果的信息,《应用指南》中包括了详细支持性信息要求。一般包括总结为什么该分类单元被列在具体等级的原因;按照标准格式描述其栖息地、威胁因素等信息,并需要提供一张分布图(IUCN, 2012b; IUCN

Standards and Petitions Committee, 2022)。IUCN物种信息服务(IUCN Species Information Service, SIS)用于存储和管理物种信息和评估,也大大提高了信息的准确性,SSC专家组、红色名录权威机构、红色名录伙伴或IUCN主导的评估项目都需要使用SIS进行提交,并经过质量检查,修改合格后,再进行发布。其他专家的评估可通过指南要求的格式,使用电子文件进行提交。SSC下设立的红色名录权威机构负责确保纳入《IUCN红色名录》的所有物种都是按照《等级和标准》进行了正确的评估(IUCN, 2022b)。

随时间推移,物种相关信息得到充实或者生存状况发生改变,应使用《等级和标准》进行重新评估后,根据新的评估对等级进行调整,过去评估的结果要保存,并需要对调整评估结果的原因进行说明(IUCN, 2012b)。如查询“黄胸鹀”,可以查到该物种的9次评估结果、每次评估使用的详细信息及调整原因说明。如果是“降级”,则相关信息改变至少要稳定维持5年及以上时间,才能进行降级;但是修改错误或“升级”的处理则不需要等待(IUCN Standards and Petitions Committee, 2022)。

3 国家和地区标准和应用

《等级和标准》是为评估全球层面的分类单元设计的,但为满足地区、国家、地方应用的需求,SSC建立了地区应用工作组(Regional Application Working Group, RAWG),起草了地区应用指南(Gärdenfors et al, 2001),获得IUCN通过后,于2003年颁布了版本3.0(IUCN, 2003),2012年颁布了目前最新的版本4.0,该版本并未对评估程序进行修改,因此,过去使用版本3.0开展的大多数评估应该与版本4.0的评估是一致的(IUCN, 2012a)。

图1呈现了适用于地区应用的IUCN红色名录受威胁等级体系,与全球层面相比较,地区应用的等级体系增加了“地区绝灭”和“不宜评估”两个级别(汪松和解焱, 2004; IUCN, 2012a)。《等级和标准》中关于“受威胁”的3个等级——极危、濒危或易危的5个量化评估标准(附录1),同样适用于地区应用。根据《地区应用指南》(IUCN, 2012a),如果要评估的区域种群与该区域以外的同种种群是隔离的,则可在该地理区域内不做任何改变地使用《等级和标准》;但是如果评估的区域种群,与接壤的区域

之间存在个体交流,区域评估工作需增加考虑邻近地区同一分类单元的种群对区域种群的影响,参照《地区应用指南》提供的方法进行调整。评估的区域越小,物种存在种群之间交流的问题越严重,对物种绝灭风险的评估会变得越不可靠。因此,建议面积较小的国家可以与周边国家一起编制区域红色名录(IUCN, 2012a)。

全球性的受威胁等级不一定与其地区或国家的等级一样。例如,在全球被定为无危的分类单元,在某个特定区域,由于其数量很少或正在衰退,或许仅仅因为它们处于全球分布区的边缘,数量稀少,可能被划为极危。反之亦然。因此,《地区应用指南》建议地区(国家)红色名录出版物中包括以下3个方面的信息:(1)区域红色名录等级,(2)全球红色名录等级,(3)估计该区域种群占全球种群的比例(%)。

迄今为止,已有超过26个地区(包括多个国家)、113个国家和45个地区制定了红色名录。过去这些文件都分散在各国的大学图书馆、政府环境部门,未能充分发挥作用。而且世界各地从事相关工作的许多专家也几乎没有机会交流知识和经验(IUCN, 2022a)。因此,2003年,SSC成立了国家红色名录工作组(National Red List Working Group, NRLWG)收集国家编制经验,建立网站,促进经验的分享(<https://www.nationalredlist.org>)。

4 中国红色名录评估状况

1995年,解焱和汪松首次在国内全面介绍了《IUCN受威胁物种红色名录等级和标准(版本2.3)》(汪松和解焱, 1995)。2000年,中国环境与发展国际合作委员会生物多样性工作组和中国科学院动物研究所共同发起和组织了中国物种红色名录项目,由汪松先生牵头组织了全国范围内从事不同门类的部分核心专家承担相关门类物种的评估。项目启动时,还特意邀请了IUCN的红色名录项目的负责人来华参与培训和研讨。项目历时3年,100多位专家参与,运用《IUCN受威胁物种红色名录等级和标准(版本3.1)》对我国的动植物的受威胁状况作了全面评估(汪松和解焱, 2004)。

2004年出版了《中国物种红色名录(第一卷):红色名录》,评估了10,211种动植物(无脊椎动物2,435种,脊椎动物3,368种,植物4,408种)(汪松和

解焱, 2004)。2005年出版了第三卷《无脊椎动物卷》, 2009年出版了第二卷《脊椎动物卷》(上下册), 分别收录了被列入受威胁等级(极危、濒危、易危物种)的1,171种无脊椎动物和1,512种脊椎动物的详细信息(汪松和解焱, 2005, 2009a, 2009b)。随后中国物种红色名录评估的物种受威胁等级开始在国内广泛应用。

2008年, 环境保护部联合中国科学院启动了中国生物多样性红色名录的编制工作。中国生物多样性红色名录: 高等植物卷、中国生物多样性红色名录: 脊椎动物卷、中国生物多样性红色名录: 大型真菌卷分别于2013年9月、2015年5月、2018年5月正式对外发布(臧春鑫等, 2016; 姚一建, 2020), 评估

了高等植物34,450种(覃海宁等, 2017), 脊椎动物(不含海洋鱼类) 4,357种, 大型真菌9,302种。随后陆续开展了一些新的评估和部分门类的重评估, 截至2021年底, 中国完成了超过5.5万物种评估(表1), 包括全部的陆生脊椎动物和高等植物, 部分鱼类、无脊椎动物、大型真菌。这是继南非之后首个在国家层面全部完成所有野生高等植物的评估(覃海宁等, 2017a)。2021年科学出版社出版了《中国生物多样性红色名录·脊椎动物》, 包括哺乳动物(第一卷, 蒋志刚, 2021)、鸟类(第二卷, 张雁云和郑光美, 2021)、爬行动物(第三卷, 王跃昭, 2021)、两栖类(第四卷, 江建平, 2021)、淡水鱼类(第五卷, 张鸷和曹文宣, 2021), 合计4,686种(表1)。

表1 中国红色名录的评估现状

Table 1 Assessment Status of the Red List of China

物种大类 Large group	物种门类 Taxon	评估数量 Number assessed	受威胁比例 Proportion of threatened species (%)	参考文献 Reference
脊椎动物(不含海洋鱼类) Vertebrates (excluding marine fishes)	淡水鱼类 Freshwater fish	1,591	22.5	张鸷和曹文宣, 2021 江建平, 2021
	两栖类 Amphibian	全部475种 475 (all species)	37.05	
	爬行类 Reptilia	全部475种 475 (all)	30.53	王跃昭, 2021
	鸟类 Aves	全部1,445种 1,445 (all)	9.97	张雁云和郑光美, 2021
	哺乳类 Mammalia	全部700种 700 (all)	25.86	蒋志刚, 2021
	合计 Total	4,686		
海洋鱼类 Marine fishes	盲鳗纲 Myxini	全部9种 9 (all)	100	汪松和解焱, 2004
	软骨鱼纲、硬骨鱼纲 Chondrichthyes and Osteichthyes	部分受威胁程度较高的物种, 合计539种	84	
无脊椎动物 Invertebrate	淡水水母目 Limnomedusae	全部9种 9 (all)	55.6	Partial species highly threatened, totaling 539
	造礁石珊瑚 Scleractinia	全部260种 260 (all)	100	
	蝶类 Butterflies	全部1,224种 1,224 (all)	12.8	
	肠鳃动物门 Enteropneusta	全部6种 6 (all)	50	
	腹足纲、双壳纲、十足目、剑尾目、蛛形纲、昆虫纲、海参纲 Gastropoda, Bivalvia, Decapoda, Xiphosura, Arachnida, Insecta and Holothuroidea	部分934种 934 (partial)	-	
	合计 Total	2,435	34.74	
	高等植物(全部) Higher plant (all)	被子植物 Angiospermae	30,068	
裸子植物 Gymnospermae	274种及种下分类单元 274 species and lower taxa	50.7		
	石松类和蕨类植物 Lycophytes and Pteridophyta	2,244	8.11	董仕勇等, 2017
	苔藓植物 Bryophyte	3,221	5.77	何强和贾渝, 2017
	合计 Total	35,784	10.84	覃海宁等, 2017b
大型真菌 Macrofungi	大型担子菌 Macro-basidiomycetes	6,268	0.72	魏铁铮等, 2020
	地衣类 Lichens	2,145	1.31	魏鑫丽等, 2020
	非地衣型大型子囊菌 Non-lichenized macro-ascomycetes	870	2.76	庄文颖等, 2020
	合计 Total	9,302	1.04	姚一建等, 2020

2017年5月22日, 云南省生态环境厅、中国科学院昆明植物研究所和中国科学院昆明动物研究所联合发布了《云南省生物物种红色名录(2017版)》, 这是我国发布的首个省级生物物种红色名录, 总计评估了11个类群的25,451个物种, 其中大型真菌和地衣分别为2,759种和1,067种, 高等植物19,333种(苔藓植物1,912种、蕨类植物1,363种、裸子植物115种、被子植物15,943种), 脊椎动物2,285种(鱼类619种、两栖类190种、爬行类211种、鸟类949种、哺乳类316种)(蒋志刚和马克平, 2017)。

5 红色名录的应用

根据IUCN红色名录4年报告(2017–2020), IUCN红色名录已经被应用到地球上的每一个国家(IUCN, 2022b)。红色名录评估是开展生物多样性保护的一项基础性任务, 是衡量世界生物多样性健康状况的一个关键指标, 也是确定保护优先项目、评估环境影响、制订保护法规及保护物种名录、保护规划、建立自然保护地、确定保护成效、资助项目、开展科学研究和普及教育, 以及履行多项国际条约的重要依据(汪松和解焱, 2004; 蒋志刚等, 2020; IUCN, 2022a)。红色名录的应用主要包括以下几个方面。

5.1 评估生物多样性丧失或者恢复的速度

为了解日益增长的生物多样性丧失速度, IUCN编制了红色名录指标(Red List Index, RLI), 根据红色名录中每个等级物种数量的比例及其随着时间的变化信息来衡量物种总体灭绝风险趋势(Butchart et al, 2004, 2007, 2010; IUCN, 2022a), 已经成为多项国际公约度量生物多样性现状以及履约成效的重要指数(Butchart et al, 2007, 2010; Brooks et al, 2015; McCay & Lacher, 2021)。

RLI首先被IUCN应用于全球层面的评估数据, 附录2呈现了1980–2020年间兽类、鸟类、两栖类、造礁石珊瑚和苏铁的RLI变化情况, 表明了全球这些主要门类状况在持续下降, 其中珊瑚物种趋于灭绝的速度最快, 两栖类总体而言是面临威胁最严重的类群。

除了跟踪全球趋势外, 还可以将RLI进行分类, 以显示不同生物地理区域、国家、生态系统、栖息地、一些物种门类以及与各国际公约和条约相关

的物种的趋势(Butchart et al, 2007)。

在物种门类方面, Pacoureaux等(2021)使用地球生命指数(Living Planet Index) (衡量了18种海洋鲨鱼和鳐鱼的57个丰度-时间序列数据集的丰度变化)和RLI (衡量了所有31种海洋鲨鱼和鳐鱼的灭绝风险变化的指标)发现, 自1970年以来, 由于相对捕鱼压力(relative fishing pressure)增加了18倍, 全球海洋鲨鱼和鳐鱼的丰度下降了71%。传粉鸟类和哺乳动物的RLI显示, 传粉鸟类和兽类物种状况正在恶化, 走向灭绝的物种比远离灭绝的物种更多。近几十年来, 平均每年有2.5个物种走向灭绝, 表明这些类群灭绝风险大幅增加, 可能影响到这些物种给人类提供的效益(Regan et al, 2015)。

RLI不仅用于具体物种类群, 也可用于某一区域内的所有物种或某些门类物种。RLI已经被一些国家使用, 来跟踪其减少生物多样性丧失的成效(IUCN, 2022a), 也成为一些国家编制生物多样性公约履约成效的重要指数(Brooks et al, 2015; McCay & Lacher, 2021)。Juslén等(2016)对芬兰12个类群2000年和2010年评估中包括了10,131个物种生境信息, 采用RLI进行了生境变化的评估结果显示: 除森林和农村生物群落外, 所有按生境分组物种的RLI变化均呈下降趋势; 甲虫和蟾象在农村和森林栖息地呈上升趋势, 其他16个物种类群和生境组合的观测趋势均为负值。Tolley等(2019)测算了南非爬行动物1990年和2018年的红色名录指数, 2018年的RLI略低于1990年, 特有爬行动物的下降比所有爬行动物的总和更明显, 同时发现许多受威胁的爬行动物并未受到保护或者受到很少的保护, 说明目前保护地网络范围并不能充分降低爬行动物灭绝的风险; 另外, 南非自然保护地扩展计划扩展的区域并不会覆盖更多受到威胁物种。Saiz等(2015)使用2000年和2010年的西班牙红色名录评估了加那利群岛、巴利阿里群岛和西班牙半岛的国家范围和地方范围内维管束植物受威胁水平的变化, 发现768个物种的等级发生了变化(占西班牙植物区系的10%), 主要是因为了解的信息增加(63%)、IUCN标准的修改(14%)和受威胁状态的变化(12%)。在此期间, 所有的国家和地方RLI值都有所下降, 表明西班牙维管束植物的保护状况普遍下降。

RLI可以用来显示保护行动的成效。Bolam等

(2021)发现,自1993年以来,保护行动阻止了21–32种鸟类和7–16种哺乳动物的灭绝,自2010年以来,阻止了9–18种鸟类和2–7种哺乳动物的灭绝。但许多物种仍然受到高度威胁,而且可能仍会灭绝。考虑到自1993年以来已有10种鸟类和5种哺乳动物灭绝(或被强烈怀疑灭绝),如果不采取保护行动,灭绝率将会高出2.9–4.2倍。Young等(2014)研究了使用RLI作为达雷尔野生动物保护信托基金(Durrell Wildlife Conservation Trust)保护影响的一个指标的可行性。在17个目标两栖动物、鸟类和哺乳动物物种中,有8个种由于保护而改善了红色名录等级(降低了灭绝风险)。保护行动让1988–2012年间RLI上涨了67%,如果1988年取消保护,RLI则会下降23%。

使用“Red List Index”为主题词检索在Web of Sciences获得105篇相关英文文献,涉及中国的2篇。用“红色名录指数”在中国知网检索,获得5篇相关中文文章。这说明中国还未能广泛应用RLI来衡量生物多样性变化情况,主要原因可能是过去缺乏系统的生物多样性监测和评估数据。但崔鹏等(2014)发现1996–2008年兽类的RLI下降;1998–2004年,淡水鱼类的RLI下降;1988–2012年鸟类整体上受威胁程度虽在加剧,但部分高濒危物种的保护状况一定程度上得到改善。因此,应用RLI对中国的门类或区域进行生物多样性变化状况评估是值得关注的领域。

5.2 为保护规划提供信息

《IUCN红色名录》物种评估结果已经广泛用于确定国家、地区、保护地内物种的多样性的重要性和受威胁程度。世界各国都在已有的各类物种名录中,加注全球或者国家或者任何地理区域的红色名录的受威胁等级。本文使用中国知网搜索的638篇中文文献中,70%以上文献都在各类地理范围名录(全国某些门类的名录、省级某些门类的名录、自然保护地的物种(调查)名录、流域的物种名录、馆藏名录等)中加入了IUCN红色名录、中国红色名录受威胁等级。在新种描述时会使用《等级和标准》进行评估。

IUCN和地区红色名录已被越来越广泛地用于保护规划,用以确定关键生物多样性区域(Key Biodiversity Areas, KBAs),包括重要鸟区(Important Bird Areas, IBAs)、重要植物区(Important Plant

Areas)、零灭绝联盟(Alliance for Zero Extinction, AZE)的地点(IUCN, 2022a)、半球计划实施方式(Pimm et al, 2018)、评估保护网络成效和保护空缺(Li & Pimm, 2016)、确定保护威胁分布热点和开展保护规划(Harfoot et al, 2021)。2005年成立的AZE陆续发布和更新了被《IUCN红色名录》评估为濒危或极危物种中在全球仅剩最后一个分布点的物种清单,确定了853个包含1个或多个AZE物种的地点(Alliance for Zero Extinction, 2022)。经过AZE成员(相关国家政府、科研院所和民间组织以及国际组织)的共同努力,到2018年,总共有360种(2005年列入的AZE物种),不再符合列入标准(占2005年清单的45%)。这包括因为分布或分类信息的增加(83%),良好保护导致物种被降到更低受威胁等级(12%),物种范围扩张,不再局限于单一位点(4%),或由于生存状况恶化而灭绝(1%) (Luther et al, 2021)。基于IUCN红色名录中1,428种淡水软体动物的空间信息分析, Böhm等(2021)发现淡水软体动物物种空间丰富度模式和其他淡水类群(除了小龙虾外)非常不同,找到了新的保护优先区域。

我国也广泛使用红色名录信息分析确定优先保护区域或优先保护行动,为保护规划提供信息。解焱等(2009)撰写的《中国生物多样性地理图集》,使用《中国物种红色名录》(汪松和解焱, 2004)信息对全国各门类受威胁物种空间格局进行了全面的分析。2006年“中国生物多样性保护远景规划项目”筛选了国家重要的保护对象(物种、群落和生态系统)并对其分布和状态进行分析(中华人民共和国环境保护部, 2010; Wu et al, 2011; 李俊生等, 2016)。覃海宁等(2017b)使用中国红色名录评估数据进行空间分析,发现我国受威胁被子植物主要集中分布在西南地区以及台湾、海南等岛屿,且主要分布在中低海拔地区;生境丧失及破碎化是我国被子植物濒危的首要因子,涉及约84.1%的受威胁物种;其次是过度采挖,涉及38%的物种。蔡波等(2016)使用中国红色名录评估数据分析发现,长江以南的华南和西南地区受威胁的爬行类物种最多;受威胁因素主要包括栖息地质量退化及生境破碎化、过度利用及污染和气候变化等。周大庆等(2016)结合红色名录评估结果,对3,632种脊椎动物的就地保护状况进行评估。结果表明虽然有94.66%的脊椎动物在自然保

护区内得到不同程度的保护,但保护状况良好的比例明显偏低,多数物种的保护状况堪忧。

另外,红色名录可以为环境影响评估提供信息,用于告知决策者实施拟议项目可能造成的环境后果。例如,综合生物多样性评估工具(Integrated Biodiversity Assessment Tool, IBAT)使用红色名录信息,为商业和保护部门提供决策信息。关于栖息地和对物种的威胁的大量信息也被用于生物多样性管理和保护地恢复规划过程(IUCN, 2022a)。

5.3 为国际政策、公约和国家法规政策提供信息

《IUCN红色名录》为多个相关多边环境协定提供信息,包括为《濒危野生动植物种国际贸易公约》(The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)和《保护野生动物迁徙物种公约》(Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals, CMS)更新纳入管理的物种附录提供信息;用于监测《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)全球及国家生物多样性战略计划所列目标的进展(Brooks et al, 2015; McCay & Lacher, 2021);衡量联合国可持续发展目标(United Nations Sustainable Development Goals, SDGs),特别是目标15,实现进展;有助于《关于特别是作为水禽栖息地的国际重要湿地公约》(Convention on Wetlands of International Importance Especially as Waterfowl Habitat)的国际重要湿地、《保护世界文化和自然遗产公约》(Convention Concerning the Protection of the World Cultural and Natural Heritage, WHC)的自然(及混合)遗产地选点和评估等工作;有助于发挥生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(IPBES)的功能(IUCN, 2022a),用于编制全球性报告,《全球生物多样性和生态系统服务评估报告》(The Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services)使用红色名录测算,提出全球有百万物种濒临灭绝风险,全球物种灭绝在加速(IPBES, 2019)。

国家红色名录可以帮助国家和地区衡量《生物多样性公约》(CBD)目标的进展,包括确定物种的保护状况和发展趋势,识别严重受威胁的物种或生态系统,为制定《国家生物多样性战略和行动计划》(National Biodiversity Strategies and Action Plans,

NBSAP)中优先保护规划和优先保护行动提供信息,促进将生物多样性价值纳入国家和地方的发展和规划,提高人们对生物多样性和濒危物种的保护意识(蒋志刚等, 2020; McCay & Lacher, 2021; IUCN, 2022a)。

红色名录结果可用于帮助国家重点保护名录的更新。例如刘金等(2019)对中国水鸟选取种群大小、种群趋势、分布范围、《红色名录》《中国脊椎动物红色名录》、CITES附录等6个指标,构建了物种保护优先性的指标体系,对296种中国水鸟的保护优先性进行了评估和分析,建议对中国47种水鸟的国家重点保护名录等级予以升级,36种水鸟的保护等级维持不变,将2种水鸟的保护等级予以降级。

5.4 用于宣传教育和影响保护资源分配

自2008年以来,全球环境基金(Global Environment Facility, GEF)将《IUCN红色名录》信息纳入资源分配框架后,涉及物种和生态保护的其他基金会和资助机构,如关键生态系统伙伴基金(Critical Ecosystem Partnership Fund, CEPF);拯救我们的物种(Save Our Species, SOS);穆罕默德·本·扎耶德物种保护基金(Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund)等也使用IUCN红色名录指导其在保护方面的投资(IUCN, 2022a)。

大量红色名录新闻和文章出现在互联网、报纸、电视和广播,各类普及性物种野外手册,如《中国鸟类野外手册》(约翰·马敬能, 2022)、《中国兽类野外手册》(Smith & Xie, 2013),每个物种都加注了全球(或中国)红色名录等级信息。动物园、水族馆和植物园的国际网络在展示的物种信息上加注IUCN红色名录,诗人、作家和音乐家也利用红色名录进行创作,突出灭绝危机和生物多样性面临的威胁。这些都有助于提高公众意识的物种的困境和周围的环境更大的环境问题(IUCN, 2022a)。

6 《等级和标准》应用的主要讨论

《等级和标准》在各国和各门类广泛应用过程中,一些专家进行了相关讨论,这些讨论主要包括以下几个方面:

6.1 获取数据的创新方法探讨

6.1.1 数据缺乏可能导致受威胁状况被低估

一些物种门类数据缺乏(DD)的比例非常高,

Borgelt等(2022)指出IUCN红色名录中有1/6评估的物种被列为DD物种, 并被认为不受威胁。中国内陆鱼类红色名录评估将40.82%的物种列为DD(曹亮等, 2016)。Putri等(2019)发现《IUCN红色名录》中列出的35种海洋类海马, 有20种被列入DD。李熠等(2020a, b)指出大型真菌数据严重缺乏的问题。

许多研究认为数据缺乏物种的受威胁程度受到低估, 导致保护优先度降低, 但实际受威胁程度可能很高(Li et al, 2016; Borgelt et al, 2022)。Borgelt等(2022)发现, 85%的DD两栖动物很可能受到灭绝的威胁, 而哺乳动物和爬行动物中, 这个比例也超过一半。他们预测, 如果考虑DD物种受威胁比例, 南美洲生物多样性热点地区的物种受威胁比例可能会提高到20%, 这意味着当前的红色名录衍生的指数和优先级可能有偏差。González-del-Pliego等(2019)使用地理分布数据、系统发育推断的生态特征和两栖动物系统发育等信息估计, 在全球所有2,200个DD物种中, 有一半受到威胁, 这使得两栖动物受威胁物种的数量增加了50%, 其中500种可能处于濒危或极危, 3种可能已经灭绝。Liu等(2022)根据自1758年以来定名的5类脊椎动物的53,808个种的红色名录数据发现, 新描述物种的灭绝风险显著增加——1758–1767年间描述物种的受威胁物种比例为11.9%, 而2011–2020年间为30.0%。因此建议加大野外调查工作力度, 促进新物种的发现, 并立即对新描述的物种采取保护行动。

6.1.2 创新数据获取方法研究

许多研究人员寻找适合各自物种类群的方法来缓解数据缺乏的问题, 提出了多种创新方法获取数据, 对DD物种进行受威胁等级的评估。最常见的是根据物种的生物学特征、生态需求、栖息地状况、物种分布预测等信息建立模型进行分析。Walls和Dulvy(2020)建立了一个生态特征模型(最大体型、中位数深度和繁殖模式)来预测22种在大西洋东北区域和13种在地中海数据缺乏的鲨鱼和鳐鱼的保护状况, 发现地中海特有物种受到威胁的可能性是大西洋东北区域特有物种的3.8倍。大西洋东北区域有超过一半(55%, 22个中有12个)和地中海有三分之二(62%, 13个中8个)的数据缺乏物种预计将受到威胁。李熠等(2020a, b)针对大型真菌数据严重缺乏问题, 以冬虫夏草(*Ophiocordyceps sinensis*)为例,

提出利用物种分布模型对未来分布区变化进行预测, 在信息缺乏的大型真菌类红色名录评估中具有重要的应用潜力。其他创新方法还包括根据标本数量估测成熟个体数, 何强和贾渝(2017)对苔藓植物进行评估时, 将10年内发表的新分类群暂评为数据缺乏(DD)等级, 再根据馆藏标本份数估计栖息地物种成熟个体数。根据野外工作经验, 他们提出一份正常数量的标本可以代表标本采集地点平均存在50个成熟个体。

数据获取创新方法不仅用于帮助DD物种确定受威胁等级, 也为其他物种的受威胁等级调整提供数据。Ficetola等(2015)针对高分辨率分布数据缺乏或者只有很少的物种建立了演绎生境适宜性模型的情况, 测试了5,363个占有面积(area of occupancy)狭窄的两栖类物种, 准确率很高(94%), 同时提出其中61个森林物种的灭绝风险应当高于目前在红色名录评估的等级。Li等(2016)建议利用更高精度的遥感信息分析获得更加精准的栖息地信息来帮助评估, 包括1)一个物种的分布范围有多少是在其已知适宜生存的海拔范围内, 2)针对森林物种, 其分布范围有多少仍有森林覆盖, 和3)其分布范围有多少在自然保护地范围内。这些数据将能够帮助定量分析一个物种灭绝的风险。Ocampo-Peñuela等(2016)使用海拔、森林覆盖对IUCN红色名录中586种特有和受威胁森林鸟类的分布范围进行精细化后, 发现210种鸟类的濒危等级提升了, 其中189种目前被定为“未受威胁”。多位研究人员提出应当考虑物种对气候变化的脆弱性, 预测气候变化对物种的影响后进行评估, 王文婷等(2021)认为被《中国物种红色名录》(汪松和解焱, 2004)评估为无危的菊叶红景天(*Rhodiola chrysanthemifolia*)的气候变化脆弱性反而大于被评估为濒危的大花红景天(*R. crenulata*)。

6.2 建议对标准进行完善

在应用《等级和标准》时, 一些特殊门类的专家认为现有标准不能适用于其研究的门类, 建议对标准进行一些修改, 修改的主要建议是增加用于评估的信息内容, 以提高评估的准确性。Brooks等(2019)建议使用物种的分布范围、生境和高程等数据, 与陆地土地覆盖和高程数据集叠加, 绘制物种的栖息地面积(area of habitat, AOH), 也被称为适宜

栖息地范围(extent of suitable habitat, ESH), 用于红色名录的评估和信息记录。AOH和《等级和标准》中用于评估物种灭绝风险的两个空间指标为分布范围(extent of occurrence, EOO)和占有面积(area of occupancy, AOO)不同。AOH可以指导保护, 例如, 评估自然保护区内物种栖息地的比例, 监测栖息地的丧失和碎片化。哈维斯等(2020)针对海龟的评估, 建议通过重新调整“红色名录”评估尺度规模, 将全球性和区域性层级均包括在内。Trull等(2018)建议在红色名录评估中考虑气候变化相关的生物学特征, 他们研究了IUCN红色名录中受气候变化威胁的两栖动物和鸟类的地理分布格局, 与全球物种丰富度地理格局以及使用特征选择的物种地理格局不一致。拥有某些特征, 如具有广泛温度耐受性的物种, 总是存在受气候变化威胁的可能性, 这表明在红色名录评估中存在违反直觉的因素。Bird等(2020)建议增加鸟类生活史和特征的关键数据, 他们根据首次繁殖年龄、最大寿命和成年成年存活率的模型值, 得出了所有物种的世代长度, 从1.42年到27.87年不等(中位数为2.99), 这与《等级和标准》标准A评估种群下降的三代时期为10年比较一致。然而, 在其他情况下, 对于整个科、属或单个物种, 世代长度对其估计的灭绝风险有重大影响, 导致长寿物种的灭绝风险高于短命物种。由于缺乏生命史数据, 一些物种的世代长度可能被低估了。

有些不同物种门类的评估专家认为自己研究的门类存在特殊性, 《等级和标准》不能完全适用。Cardoso等(2012)指出红色名录评估存在类群偏颇, 对体型小、分布范围狭窄和扩散能力低的物种, 评估严重不足, 而这些物种占了地球生物的绝大多数, 特别是当地特有物种比例高。他们研究了《等级和标准》的每一条, 找到了无脊椎动物应用方面的缺陷, 解释了由于不适用和/或误导性阈值可能导致评估时被错误应用, 建议用一些更现实的替代方法应用现有标准, 建议在现有评估框架中增加新的标准, 帮助对无脊椎动物进行更全面和有效的评估。

也有研究认为在使用《等级和标准》得出的结果基础上, 再增加一些因素, 对评估结果进行适当调整。蒋志刚和罗振华(2012)提出了中国陆生脊椎动物濒危等级评估的理论框架, 建议依据物种特有

性、生境需求、物种对生态系统的影响力、资源分布特点、生态时间尺度和进化时间尺度、世代繁殖对策类型以及人工养殖水平等因素, 在初步评定的物种濒危等级基础上进行升级或降级。赵阳等(2021)赞同这样的思路, 但是针对陆生脊椎动物设计的框架, 有些原则在洞穴鱼类的评价中应用的话会普遍高估洞穴鱼类的濒危等级。他们提出了在使用《等级和标准》标准B1评估后, 再结合受威胁因素和物种生活史特性, 对评估结果进行调整, 选择两种国家重点保护鱼类——小眼金线鲃(*Sinocyclocheilus microphthalmus*)和无眼金线鲃(*S. anophthalmus*)评估后发现, 小眼金线鲃评估等级为濒危, 无眼金线鲃为极危等级, 对比《IUCN红色名录》等评估结果, 濒危等级均上升。

6.3 建议维护《等级和标准》的一致性

反对频繁调整《等级和标准》的理由认为, 频繁调整评估标准, 容易导致不同门类、不同地区(国家)、不同时期的评估结果之间不兼容。例如Fox等(2019)利用英国对54种蝴蝶和431种大型蛾类的长期监测数据, 使用《等级和标准》的标准A(过去10年种群规模减少)显示了昆虫种群变化范围大, 对绝灭风险评估存在重大影响, 可能导致绝灭风险评估结果不准确。作者呼吁IUCN应为解决昆虫这类随时间种群变化大的情况提供解决方案。针对Fox等人的建议, Akçakaya等(2021)认为, 虽然昆虫种群随时间的变异性高, 但替代《等级和标准》的建议是不必要的, 将会造成全球评估结果的不一致; 持续应用标准化方法计算种群减少, 能够对无脊椎动物物种面临的绝灭风险进行稳定和客观的评估。

此外, 在红色名录评估过程中, 研究人员还发现其他各类挑战。例如, Wang等(2019)在开展中国第一次大型真菌评估过程中发现, 全球在线真菌名称储存库缺失了5个不同类别的532个中国真菌的名称, 严重阻碍了真菌信息的传播。物种分类地位的调整需要对一些物种种群进行重新评估(Commock et al, 2015; 温放等, 2022)。

7 中国红色名录的持续机制和应用建议

中国物种红色名录在收集信息和评估方面迈出了重要的一步, 随着研究和监测工作的开展, 了

解的信息会越来越丰富,可以评估更多的物种。而且随着生境和社会环境的变化,不久的将来,许多物种的当前评估结果将会发生变化,这些变化必须要及时反映到管理实践中。为此,我们建议,应建立中国红色名录的长期更新机制,调动各门类物种专家的积极性,长期开展中国物种受威胁状况评估和重评估工作,将此项工作纳入到中国生物多样性的常规管理中,为中国的生物多样性管理规划、法规建设和保护实践服务;加强与国际接轨,支持和加强全球评估和应用工作,为全球生物多样性保护做出贡献。具体建议如下:

7.1 建立中国红色名录委员会

红色名录将长期处于动态评估和应用的过程中,IUCN认为红色名录上的评估在约10年的时间内就会过时(IUCN, 2012b),2004年我国出版的《中国物种红色名录》,到2013年时发现其中很多物种有了更多的信息,或者生存状况发生改变(臧春鑫等, 2016),这是正常的和必然的。《中国物种红色名录》《中国生物多样性红色名录》应当被视为中国红色名录评估工作中的不同阶段。我国现阶段已经评估了5.5万多个物种,这些物种评估10年后同样应当进行重新评估,一些物种生存状况变化太快则需要更短时间内进行重新评估,同时需要不断评估更多的物种。为此应当建立一个中国红色名录委员会(以下简称委员会),下设秘书处。委员会委员和秘书处工作人员都应经过专业培训并参加过具体的红色名录评估工作。该委员会及秘书处的主要职责包括:(1)建立和维护“中国红色名录网站”,为信息更新和查询提供权威平台;(2)定期/不定期发布中国红色名录报告。IUCN每4年发布一次报告,总结过去4年的全面评估进展、最新的生物多样性状况趋势,影响生物多样性的因素,并提出相应的保护措施(IUCN, 2022b)。但是如果有多或更新,随时可以发布;(3)审查任何提交给平台的新的评估或者调整已有评估等级的申请;(4)组织专家开展新的评估;(5)组织对已有评估的重评估;(6)开展红色名录信息综合分析,为国家或地区保护规划、国家和地区重点保护名录更新提供支持信息;(7)测算RLI,分析生物多样性变化趋势,为国家保护决策提供支持;(8)组织红色名录评估技术的培训;(9)开展红色名录应用的推广和宣传;(10)开展与IUCN红色名录

或其他国家红色名录之间的交流与合作。

7.2 急需建立中国物种红色名录网站

早期红皮书采用活页装订,就是考虑到红色名录中的物种将增加、受威胁等级和物种信息将不断更新(Fitter & Fitter, 1987),印刷方式出版不仅速度慢、成本高、使用不方便,且无法详细记录红色名录动态更新的历史记录,因此,应尽快参照IUCN红色名录网站(iucnredlist.org)的功能,在目前已经完成的中国红色名录工作基础上,把所有已经评估的物种的红色名录等级及相关支持信息上网,成为公开、透明、动态的中国受威胁物种红色名录。委员会秘书处负责将通过审查的物种评估信息上网,维护网站的正常工作及将重要信息材料上网。

同时该网站应与IUCN红色名录网站沟通合作,融入全球红色名录评估的信息,并随之及时更新,未来还可融入周边国家或区域的红色名录评估信息,促进跨国物种保护合作。

7.3 发展评估专家队伍

我国从事物种研究的专家队伍正在迅速扩大,大量科研院所的研究人员和大专院校的教授讲师,民间保护组织,国家公园和自然保护区科研人员,以及野生生物观赏爱好者(特别是观鸟爱好者),都拥有大量物种的当地生存状况的知识和信息。SSC的160多个专家组是全球及地区红色名录评估工作的主力,中国目前有300多位SSC成员,并已建立了SSC中国植物专家组(2002年11月)和SSC中国物种专家委员会(2021年10月)。应鼓励大家参加IUCN红色名录网络培训(<https://www.conservationtraining.org/course/index.php?categoryid=23>),多组织中国的培训,激励这些专家为中国红色名录评估和更新提供信息和建议;关注《IUCN红色名录》中在中国有分布的物种(特别是中国特有物种)的评估状况,为调整全球评估等级提供信息和建议,同时分享中国评估标准应用经验和创新技术等。

7.4 建立中国红色名录评估更新机制

目前中国的红色名录评估大部分是生态环境部和中国科学院共同组织开展的,实际上任何个人或单位都可以开展评估工作(IUCN, 2012b)。因此,任何人如果发现一个物种的评估等级存在偏差或者因为获得了新的信息需要进行重新评估时,或者未评估的类群或者发现新种时,都可以按照相关要

求进行重评估或者新评估, 评估报告须提交给委员会。经委员会审查、返回专家修改、修改版本核定通过后, 秘书处再对这些物种的评估报告进行更新或者增加列入到网站。评估结果发生调整的, 应详细记录历史评估情况。与全球评估相关的信息, 可通过SSC相关专家组, 或者通过委员会与IUCN红色名录权威机构进行沟通, 促进全球评估等级的更新。

考虑到《等级和标准》是在全球范围应用, 中国在做评估时应当严格遵循《使用指南》。过去大部分对《等级和标准》的修改建议, 应可纳入为获取更加准确的评估用信息的创新, 并未真正构成对标准的改变。如果确实需要对标准本身进行修改, 应当积极与IUCN红色名录权威机构进行交流和探讨, 要意识到最终纳入全球标准可能是一个漫长的过程; 或者通过中国委员会组织跨门类讨论, 形成中国统一标准和规范。不建议某个门类单独采用与《等级和标准》不一样的标准进行评估, 这可能导致评估结果无法与国际或其他门类兼容; 导致与过去的评估结果无法对比; 也可能导致对评估结果的误读, 因为普遍是按照《等级和标准》来理解评估结果的。


7.5 促进全球和中国红色名录在管理中的应用

在做保护优先性评估的时候, 红色名录是一个非常好的工具, 我们应当积极将全球和中国红色名录评估结果, 与国家生物多样性相关的公约履约、规划、保护行动、战略环评和项目环评工作等紧密地结合在一起, 真正将生物多样性的信息纳入到地区的战略环评程序以及大型项目的环评之中, 将生物多样性指标成为一个重要的环评指标。红色名录等级信息也可以为国家重点保护名录更新提供重要信息。

不过同时需要意识到, 对于物种绝灭风险的评估, 濒危等级的数据并不能直接等同于保护优先性, 即并不是极危的物种就一定要采取重要的保护措施, 而无危的就不采取保护措施。保护的优先性要考虑非常多的其他因素, 包括物种分布因素、生物因素、社会因素、经济因素、执法效率因素等等(IUCN, 2012b)。因此, 将红色名录评估结果变成可以执行的国家或者省级重点保护名录之间, 需要建立新的标准和转化过程。

致谢: 非常感谢李彬彬、汪松教授对本论文草稿提供了非常宝贵的意见。非常感谢审稿者提供的重要修改意见。

ORCID

解焱  <https://orcid.org/0000-0002-1778-6818>

参考文献

- Akçakaya HR, Hochkirch A, Bried JT, van Grunsven RHA, Simaika JP, de Knijf G, Henriques S (2021) Calculating population reductions of invertebrate species for IUCN Red List assessments. *Journal of Insect Conservation*, 25, 377–382.
- Alliance for Zero Extinction (2022) About the Alliance. <https://zeroextinction.org/>. (accessed on 2022-07-02)
- Baillie J, Groombridge B (1996) 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. IUCN, Gland, Switzerland.
- Bird JP, Martin R, Akçakaya HR, Gilroy J, Burfield IJ, Garnett ST, Symes A, Taylor J, Şekercioğlu ÇH, Butchart SHM (2020) Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk. *Conservation Biology*, 34, 1252–1261.
- Böhm M, Dewhurst-Richman NI, Seddon M, Ledger SEH, Albrecht C, Allen D, Bogan AE, Cordeiro J, Cummings KS, Cuttelod A, Darrigran G, Darwall W, Fehér Z, Gibson C, Graf DL, Köhler F, Lopes-Lima M, Pastorino G, Perez KE, Smith K, Damme D, Vinarski MV, Proschwitz T, Rintelen T, Aldridge DC, Aravind NA, Budha PB, Clavijo C, Tu D, Gargominy O, Ghamizi M, Haase M, Hilton-Taylor C, Johnson PD, Kebapçı Ü, Lajtner J, Lange CN, Lepitzki DAW, Martínez-Ortí A, Moorkens EA, Neubert E, Pollock CM, Prié V, Radea C, Ramirez R, Ramos MA, Santos SB, Slapnik R, Son MO, Stensgaard AS, Collen B (2021) The conservation status of the world's freshwater molluscs. *Hydrobiologia*, 848, 3231–3254.
- Bolam FC, Mair L, Angelico M, Brooks TM, Burgman M, Hermes C, Hoffmann M, Martin RW, McGowan PJK, Rodrigues ASL, Rondinini C, Westrip JRS, Wheatley H, Bedolla-Guzmán Y, Calzada J, Child MF, Cranswick PA, Dickman CR, Fessl B, Fisher DO, Garnett ST, Groombridge JJ, Johnson CN, Kennerley RJ, King SRB, Lamoreux JF, Lees AC, Lens L, Mahood SP, Mallon DP, Meijaard E, Méndez-Sánchez F, Percequillo AR, Regan TJ, Renjifo LM, Rivers MC, Roach NS, Roxburgh L, Safford RJ, Salaman P, Squires T, Vázquez-Domínguez E, Visconti P, Woinarski JCZ, Young RP, Butchart SHM (2021) How many bird and mammal extinctions has recent conservation action prevented? *Conservation Letters*, 14, e12762.
- Borgelt J, Dorber M, Høiberg MA, Verones F (2022) More than half of data deficient species predicted to be threatened

- by extinction. *Communications Biology*, 5, 679.
- Brooks TM, Butchart SHM, Cox NA, Heath M, Hilton-Taylor C, Hoffmann M, Kingston N, Rodríguez JP, Stuart SN, Smart J (2015) Harnessing biodiversity and conservation knowledge products to track the Aichi Targets and Sustainable Development Goals. *Biodiversity*, 16, 157–174.
- Brooks TM, Pimm SL, Akçakaya HR, Buchanan GM, Butchart SHM, Foden W, Hilton-Taylor C, Hoffmann M, Jenkins CN, Joppa L, Li BV, Menon V, Ocampo-Peñuela N, Rondinini C (2019) Measuring terrestrial area of habitat (AOH) and its utility for the IUCN red list. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 977–986.
- Butchart SHM, Akçakaya HR, Chanson J, Baillie JEM, Collen B, Quader S, Turner WR, Amin R, Stuart SN, Hilton-Taylor C (2007) Improvements to the Red List index. *PLoS ONE*, 2, e140.
- Butchart SHM, Stattersfield AJ, Bennun LA, Shutes SM, Akçakaya HR, Baillie JEM, Stuart SN, Hilton-Taylor C, Mace GM (2004) Measuring global trends in the status of biodiversity: Red list indices for birds. *PLoS Biology*, 2, e383.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Morcillo MH, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R (2010) Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.
- Cai B, Li JT, Chen YY, Wang YZ (2016) Exploring the status and causes of China's threatened reptiles through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 24, 578–587. (in Chinese with English abstract) [蔡波, 李家堂, 陈跃英, 王跃招 (2016) 通过红色名录评估探讨中国爬行动物受威胁现状及原因. *生物多样性*, 24, 578–587.]
- Cardoso P, Borges PAV, Triantis KA, Ferrández MA, Martín JL (2012) The underrepresentation and misrepresentation of invertebrates in the IUCN Red List. *Biological Conservation*, 149, 147–148.
- Commock T, Campbell KCSE, Meikle J, Francisco-Ortega J, Jestrow B (2015) Conservation and taxonomic updates for the Jamaican endemic genus *Dendrocousinsia* (Euphorbiaceae). *Brittonia*, 67, 87–95.
- Cui P, Xu HG, Wu J, Ding H, Cao MC, Lu XQ, Yong F, Chen B (2014) Assessing the red list index for vertebrate species in China. *Biodiversity Science*, 22, 589–595. (in Chinese with English abstract) [崔鹏, 徐海根, 吴军, 丁晖, 曹铭昌, 卢晓强, 雍凡, 陈冰 (2014) 中国脊椎动物红色名录指数评估. *生物多样性*, 22, 589–595.]
- Dong SY, Zuo ZY, Yan YH, Xiang JY (2017) Red list assessment of lycophytes and ferns in China. *Biodiversity Science*, 25, 765–773. (in Chinese with English abstract) [董仕勇, 左政裕, 严岳鸿, 向建英 (2017) 中国石松类和蕨类植物的红色名录评估. *生物多样性*, 25, 765–773.]
- Ficetola GF, Rondinini C, Bonardi A, Baisero D, Padoa-Schioppa E (2015) Habitat availability for amphibians and extinction threat: A global analysis. *Diversity and Distributions*, 21, 302–311.
- Fitter R, Fitter M (1987) *The Road to Extinction*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Fox R, Harrower CA, Bell JR, Shortall CR, Middlebrook I, Wilson RJ (2019) Insect population trends and the IUCN Red List process. *Journal of Insect Conservation*, 23, 269–278.
- Fu LK (1991) *China Plant Red Data Book (Vol. 1)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国 (1991)《中国植物红皮书》(第一卷). 科学出版社, 北京.]
- Gärdenfors U, Hilton-Taylor C, Mace GM, Rodríguez JP (2001) The application of IUCN Red List criteria at regional levels. *Conservation Biology*, 15, 1206–1212.
- González-del-Pliego P, Freckleton RP, Edwards DP, Koo MS, Scheffers BR, Pyron RA, Jetz W (2019) Phylogenetic and trait-based prediction of extinction risk for data-deficient amphibians. *Current Biology*, 29, 1557–1563.
- Harfoot MJB, Johnston A, Balmford A, Burgess ND, Butchart SHM, Dias MP, Hazin C, Hilton-Taylor C, Hoffmann M, Isaac NJB, Iversen LL, Outhwaite CL, Visconti P, Geldmann J (2021) Using the IUCN Red List to map threats to terrestrial vertebrates at global scale. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1510–1519.
- Harvis E, Campbell L, Braun A, Shao WS (2020) Science, scale and the frontier of governing mobile marine species. *International Social Science Journal (Chinese Edition)*, 37, 77–96, 6, 7, 11. (in Chinese with English abstract) [哈维斯·伊丽莎白, 丽莎·坎贝尔, 艾米·布劳恩, 邵文实 (2020) 科学、尺度与治理移动性海洋物种的边疆. *国际社会科学杂志(中文版)*, 37(1), 77–96, 6, 7, 11.]
- He Q, Jia Y (2017) Assessing the threat status of China's bryophytes. *Biodiversity Science*, 25, 774–780. (in Chinese with English abstract) [何强, 贾渝 (2017) 中国苔藓植物濒危等级的评估原则和评估结果. *生物多样性*, 25, 774–780.]
- IPBES (2019) *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
- IUCN (1994) *IUCN Red List Categories*. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2001) *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2003) *Guidelines for Application of IUCN Criteria at*

- Regional Levels, Version 3.0. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2012a) Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels, Version 4.0. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2012b) IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1, 2nd edn. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN (2022a) The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2022-07-22)
- IUCN (2022b) IUCN Red List 2017–2020 Report. https://nc.iucnredlist.org/redlist/resources/files/1630480997-IUCN_RED_LIST_QUADRENNIAL_REPORT_2017-2020.pdf. (accessed on 2022-07-22)
- IUCN Standards and Petitions Committee (2022) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 15. <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>. (accessed on 2022-07-22)
- Jiang JP, Xie F, Li C, Wang B (2021) China's Red List of Biodiversity-Vertebrates (Vol. IV): Amphibians (I and II). Science Press, Beijing. (in Chinese and English) [江建平, 谢锋, 李成, 王斌 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第四卷): 两栖动物(上下册). 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG (2021) China's Red List of Biodiversity-Vertebrates (Vol. I): Mammals (I, II and III). Science Press, Beijing. (in Chinese and English) [蒋志刚 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第一卷): 哺乳动物(上中下册). 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Cai B (2020) Significance of country red lists of endangered species for biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 28, 558–565. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鄂, 张雁云, 蔡波 (2020) 国家濒危物种红色名录的生物多样性保护意义. *生物多样性*, 28, 558–565.]
- Jiang ZG, Luo ZH (2012) Assessing species endangerment status: Progress in research and an example from China. *Biodiversity Science*, 20, 612–622. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 罗振华 (2012) 物种受威胁状况评估: 研究进展与中国的案例. *生物多样性*, 20, 612–622.]
- Jiang ZG, Ma KP (2017) The state's will, scientific decision and citizen participation: In memory of the first provincial species red list in China. *Biodiversity Science*, 25, 794–795. (in Chinese) [蒋志刚, 马克平 (2017) 中国生物多样性保护的国家意志、科学决策和公众参与: 第一份省域物种红色名录研究. *生物多样性*, 25, 794–795.]
- Juslén A, Pykälä J, Kuusela S, Kaila L, Kullberg J, Mattila J, Muona J, Saari S, Cardoso P (2016) Application of the Red List Index as an indicator of habitat change. *Biodiversity and Conservation*, 25, 569–585.
- Le PQ, Chen YY (1998) China Endangered Animal Red Data Book-Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [乐佩琦, 陈宜瑜 (1998) 中国濒危动物红皮书·鱼类. 科学出版社, 北京.]
- Li BV, Hughes AC, Jenkins CN, Ocampo-Peñuela N, Pimm SL (2016) Remotely sensed data informs red list evaluations and conservation priorities in Southeast Asia. *PLoS ONE*, 11, e0160566.
- Li BV, Pimm SL (2016) China's endemic vertebrates sheltering under the protective umbrella of the giant panda. *Conservation Biology*, 30, 329–339.
- Li JS, Jin YC, Wang W, Zhao ZP, Wu XP (2016) Priority Areas of Terrestrial Biodiversity Conservation in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李俊生, 靳勇超, 王伟, 赵志平, 吴晓莆 (2016) 中国陆域生物多样性保护优先区域. 科学出版社, 北京.]
- Li Y, Liu DM, Wang K, Wu HJ, Cai L, Cai L, Li JS, Yao YJ (2020a) Red list assessment of macrofungi in China: Challenges and measures. *Biodiversity Science*, 28, 66–73. (in Chinese with English abstract) [李熠, 刘冬梅, 王科, 吴海军, 蔡蕾, 蔡磊, 李俊生, 姚一建 (2020) 中国大型真菌红色名录评估中存在的问题及今后的对策. *生物多样性*, 28, 66–73.]
- Li Y, Tang ZY, Yan YJ, Wang K, Cai L, He JS, Gu S, Yao YJ (2020b) Incorporating species distribution model into the red list assessment and conservation of macrofungi: A case study with *Ophiocordyceps sinensis*. *Biodiversity Science*, 28, 99–106. (in Chinese with English abstract) [李熠, 唐志尧, 闫昱晶, 王科, 蔡磊, 贺金生, 古松, 姚一建 (2020) 物种分布模型在大型真菌红色名录评估及保护中的应用: 以冬虫夏草为例. *生物多样性*, 28, 99–106.]
- Liu J, Que PJ, Zhang ZW (2019) Species diversity and suggestions for adjustment of the national protection level of waterbirds in China. *Wetland Science*, 17, 123–136. (in Chinese with English abstract) [刘金, 阙品甲, 张正旺 (2019) 中国水鸟的物种多样性及其国家重点保护等级调整的建议. *湿地科学*, 17, 123–136.]
- Liu JJ, Slik F, Zheng SL, Lindenmayer DB (2022) Undescribed species have higher extinction risk than known species. *Conservation Letters*, 15, e12876.
- Luther D, Cooper WJ, Wong J, Walker M, Farinelli S, Visseren-Hamakers I, Burfield IJ, Simkins A, Bunting G, Brooks TM, Dicks K, Scott J, Westrip JRS, Lamoreux J, Parr M, de Silva N, Foster M, Uppgren A, Butchart SHM (2021) Conservation actions benefit the most threatened species: A 13-year assessment of Alliance for Zero Extinction species. *Conservation Science and Practice*, 3, e510.
- Mace GM, Collar N, Cooke J, Gaston K, Ginsberg J, Leader-Williams N, Maunder M, Milner-Gulland EJ (1992) The development of new criteria for listing species on the IUCN Red List. *Species*, 19, 16–22.
- Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: Toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 5, 148–157.
- MacKinnon J (2022) Field Guide to the Birds of China. The

- Commercial Press, Beijing. (in Chinese) [约翰·马敬能 (2022) 中国鸟类野外手册. 商务印书馆, 北京.]
- McCay SD, Lacher Jr TE (2021) National level use of International Union for Conservation of Nature knowledge products in American National Biodiversity Strategies and Action Plans and National Reports to the Convention on Biological Diversity. *Conservation Science and Practice*, 3, e350.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China (2010) Biodiversity Conservation Strategy and Action Plan of China (2011–2030) (in Chinese) [中华人民共和国环境保护部 (2010) 中国生物多样性保护战略和行动计划(2011–2030) https://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201009/t20100921_194841.htm. (accessed on 2022-07-22)]
- Ocampo-Peñuela N, Jenkins CN, Vijay V, Li BV, Pimm SL (2016) Incorporating explicit geospatial data shows more species at risk of extinction than the current Red List. *Science Advances*, 2, e1601367.
- Oldfield S, Lusty C, MacKinnon A (1998) *The World List of Threatened Trees*. World Conservation Press, Cambridge.
- Pacoureau N, Rigby CL, Kyne PM, Sherley RB, Winker H, Carlson JK, Fordham SV, Barreto R, Fernando D, Francis MP, Jabado RW, Herman KB, Liu KM, Marshall AD, Pollom RA, Romanov EV, Simpfendorfer CA, Yin JS, Kindsvater HK, Dulvy NK (2021) Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589, 567–571.
- Pimm SL, Jenkins CN, Li BV (2018) How to protect half of Earth to ensure it protects sufficient biodiversity. *Science Advances*, 4, eaat2616.
- Putri MRA, Astri S, Joni H (2019) Seahorse Resources (*Hippocampus* spp.) in the Waters of Bintan Island, Lampung Bay and Tanakeke Island. *Oceanologi dan Limnologi di Indonesia*, 4 (1), 27–40.
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017a) Threatened Species List of China's higher plants. *Biodiversity Science*, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017a) 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 25, 696–744.]
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017b) Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745–757. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017b) 中国被子植物濒危等级的评估. 生物多样性, 25, 745–757.]
- Regan EC, Santini L, Ingwall-King L, Hoffmann M, Rondinini C, Symes A, Taylor J, Butchart SHM (2015) Global trends in the status of bird and mammal pollinators. *Conservation Letters*, 8, 397–403.
- Saiz JCM, Lozano FD, Gómez MM, Baudet ÁB (2015) Application of the Red List Index for conservation assessment of Spanish vascular plants. *Conservation Biology*, 29, 910–919.
- Smith A, Xie Y (2013) *Mammals of China*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Tolley KA, Weeber J, Maritz B, Verburgt L, Bates MF, Conradie W, Hofmeyr MD, Turner AA, da Silva JM, Alexander GJ (2019) No safe haven: Protection levels show imperilled South African reptiles not sufficiently safe-guarded despite low average extinction risk. *Biological Conservation*, 233, 61–72.
- Trull N, Böhm M, Carr J (2018) Patterns and biases of climate change threats in the IUCN Red List. *Conservation Biology*, 32, 135–147.
- Walls RHL, Dulvy NK (2020) Eliminating the dark matter of data deficiency by predicting the conservation status of Northeast Atlantic and Mediterranean Sea sharks and rays. *Biological Conservation*, 246, 108459.
- Wang K, Wang YH, Zhao MJ, Kirk PM, Yao YJ (2019) Missing names from the Fungal Name Repositories found in the literature related to Chinese fungi. *Phytotaxa*, 411, 1–22.
- Wang S (1998) *China Endangered Animal Red Data Book-Mammals*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [汪松 (1998) 中国濒危动物红皮书·兽类. 科学出版社, 北京.]
- Wang S, Xie Y (2004) *China Species Red List (Vol. I): Red List*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese and in English) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录(第一卷): 红色名录. 高教出版社, 北京.]
- Wang S, Xie Y (2005) *China Species Red List (Vol. III): Invertebrates*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese and in English) [汪松, 解焱 (2005) 中国物种红色名录(第三卷): 无脊椎动物. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang S, Xie Y (2009a) *China Species Red List (Vol. II): Fishes and Amphibians*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese and English) [汪松, 解焱 (2009) 中国物种红色名录(第二卷上): 鱼类和两栖类. 高等教育出版社, 北京.]

- Wang S, Xie Y (2009b) China Species Red List (Vol. II): Reptiles, Birds and Mammals. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese and in English) [汪松, 解焱 (2009) 中国物种红色名录(第二卷下): 爬行类, 鸟类和兽类, pp. 1–84. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang WT, Yang TT, Jin L, Jiang JM (2021) Vulnerability of two *Rhodiola* species under climate change in the future. *Biodiversity Science*, 29, 1620–1628. (in Chinese with English abstract) [王文婷, 杨婷婷, 金磊, 蒋家民 (2021) 未来气候变化下两种红景天植物的脆弱性. *生物多样性*, 29, 1620–1628.]
- Wang YZ (2021) China's Red List of Biodiversity-Vertebrates (Vol. III): Reptiles. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [王跃招 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第三卷): 爬行动物. 科学出版社, 北京.]
- Wei TZ, Wang K, Yu XD, Li Y, Wu HJ, Wu HM, Wang YH, Wei XD, Li BB, Jiang L, Yao YJ (2020) Assessment of the threatened status of macro-basidiomycetes in China. *Biodiversity Science*, 28, 41–53. (in Chinese with English abstract) [魏铁铮, 王科, 于晓丹, 李熠, 吴海军, 吴红梅, 王永会, 卫晓丹, 李斌斌, 蒋岚, 姚一建 (2020) 中国大型担子菌受威胁现状评估. *生物多样性*, 28, 41–53.]
- Wei XL, Deng H, Wei JC (2020) Threatened categories assessment of lichens in China. *Biodiversity Science*, 28, 54–65. (in Chinese with English abstract) [魏鑫丽, 邓红, 魏江春 (2020) 中国地衣的濒危等级评估. *生物多样性*, 28, 54–65.]
- Wen F, Fu LF, Xin ZB, Xiong C, Wei YG (2022) Endangered status and biodiversity conservation of China's Gesneriaceae. *Guangxi Plants*, doi: 10.11931/guihaia.gxzw202203034. (in Chinese with English abstract) [温放, 符龙飞, 辛子兵, 熊驰, 韦毅刚 (2022) 中国苦苣苔科植物濒危现状与多样性保护. *广西植物*, doi: 10.11931/guihaia.gxzw202203034.]
- Wu RD, Zhang S, Yu DW, Zhao P, Li XH, Wang LZ, Yu Q, Ma J, Chen A, Long YC (2011) Effectiveness of China's nature reserves in representing ecological diversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 383–389.
- Xie Y, Wang S (1995) International new criteria for endangered species Categories. *Chinese Biodiversity*, 3, 234–239. (in Chinese with English abstract) [解焱, 汪松 (1995) 国际濒危物种等级新标准. *生物多样性*, 3, 234–239.]
- Xie Y, Zhang S, Wang W (2009) Biodiversity Atlas of China. Hunan Education Press, Changsha. (in Chinese) [解焱, 张爽, 王伟 (2009) 中国生物多样性地理图集. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Yang Y (2021) An updated red list assessment of gymnosperms from China (Version 2021). *Biodiversity Science*, 29, 1599–1606. (in Chinese with English abstract) [杨永 (2021) 中国裸子植物红色名录评估(2021版). *生物多样性*, 29, 1599–1606.]
- Yao YJ (2020) Red list assessment of macrofungi in China. *Biodiversity Science*, 28, 1–3. (in Chinese) [姚一建 (2020) 中国大型真菌红色名录评估. *生物多样性*, 28, 1–3.]
- Yao YJ, Wei JC, Zhuang WY, Cai L, Liu DM, Li JS, Wei TZ, Li Y, Wang K, Wu HJ (2020) Development of red list assessment of macrofungi in China. *Biodiversity Science*, 28, 4–10. (in Chinese with English abstract) [姚一建, 魏江春, 庄文颖, 蔡蕾, 刘冬梅, 李俊生, 魏铁铮, 李熠, 王科, 吴海军 (2020) 中国大型真菌红色名录评估研究进展. *生物多样性*, 28, 4–10.]
- Young RP, Hudson MA, Terry AMR, Jones CG, Lewis RE, Tatayah V, Zuël N, Butchart SHM (2014) Accounting for conservation: Using the IUCN Red List Index to evaluate the impact of a conservation organization. *Biological Conservation*, 180, 84–96.
- Zang CX, Cai L, Li JQ, Wu XP, Li XG, Li JS (2016) Preparation of the China Biodiversity Red List and its significance for biodiversity conservation within China. *Biodiversity Science*, 24, 610–614. (in Chinese with English abstract) [臧春鑫, 蔡蕾, 李佳琦, 吴晓蕾, 李晓光, 李俊生 (2016) 《中国生物多样性红色名录》的制定及其对生物多样性保护的意义. *生物多样性*, 24, 610–614.]
- Zhang E, Cao WX (2021) China's Red List of Biodiversity-Vertebrates (Vol. V): Freshwater Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张鄂, 曹文宣 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第五卷): 淡水鱼类. 科学出版社, 北京.]
- Zhang YY, Zheng GM (2021) China's Red List of Biodiversity-Vertebrates (Vol. II): Birds. Science Press Beijing. (in Chinese and in English) [张雁云, 郑光美 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第二卷): 鸟类. 科学出版社, 北京.]
- Zhao EM (1998) China Endangered Animal Red Data Book-Amphibians and Reptiles. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓 (1998) 中国濒危动物红皮书·两栖和爬行类. 科学出版社, 北京.]
- Zhao Y, Zhang YY, Zhao YH (2021) Assessment of endangerment category on Chinese cavefish: A case study of two national protected fish species. *Carsologica Sinica*, 40, 1032–1037. (in Chinese with English abstract) [赵阳, 张媛媛, 赵亚辉 (2021) 中国洞穴鱼类濒危等级评估——以两种国家重点保护鱼类为例. *中国岩溶*, 40, 1032–1037.]
- Zheng GM, Wang QS (1998) China Endangered Animal Red Data Book-Birds. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美, 王岐山(1998) 中国濒危动物红皮书·鸟类. 科学出版社, 北京.]
- Zhou DQ, Gao J, Qian ZD, Zhang HN, Xu WG, Jiang MK (2016) Evaluation of *in situ* conservation of vertebrates in China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 32, 7–12. (in Chinese with English abstract) [周大庆, 高军, 钱者东, 张昊楠, 徐网谷, 蒋明康 (2016) 中国脊椎动物就地保护状况评估. *生态与农村环境学报*, 32, 7–12.]
- Zhuang WY, Li Y, Zheng HD, Zeng ZQ, Wang XC (2020) Threat status of non-lichenized macro-ascomycetes in China

解焱: IUCN受威胁物种红色名录进展及应用

and its threatening factors. *Biodiversity Science*, 28, 26–40.
(in Chinese with English abstract) [庄文颖, 李熠, 郑焕娣,
曾昭清, 王新存 (2020) 中国非地衣型大型子囊菌受威

胁现状评估及致危因素. *生物多样性*, 28, 26–40.]

(责编编委: 李彬彬 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 IUCN红色名录濒危等级(极危、濒危、易危)评估的五个标准(A–E)汇总表

Appendix 1 Summary of the five criteria (A–E) used to evaluate if a taxon belongs in an IUCN Red List Threatened Category (Critically Endangered, Endangered or Vulnerable)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022445-1.pdf>

附录2 兽类、鸟类、两栖类、造礁石珊瑚和苏铁的红色名录指数

Appendix 2 The Red List Index (RLI) of species survival for mammals, birds, amphibians, reef-forming corals and cycads

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022445-2.pdf>

附录1 IUCN红色名录濒危等级(极危、濒危、易危)评估的五个标准(A-E)汇总表(IUCN, 2012b; 汪松和解焱, 2004)

Appendix 1 Summary of the five criteria (A-E) used to evaluate if a taxon belongs in an IUCN Red List Threatened Category (Critically Endangered, Endangered or Vulnerable).1 (IUCN, 2012b; Wang & Xie, 2004)

A. 种群规模减小。种群数以A1-A4任何一种形式减少(10年或三个世代内, 或者更长的时间范围内)			
A. Population size reduction. Population reduction (measured over the longer of 10 years or 3 generations) based on any of A1 to A4			
	极危 Critically Endangered	濒危 Endangered	易危 Vulnerable
A1	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
A2, A3 & A4	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
<p>A1 过去观察到的、估计的、推断的或怀疑的种群数减少, 其减少原因已经明确, 且明显可逆并已经终止。</p> <p>A1 Population reduction observed, estimated, inferred, or suspected in the past where the causes of the reduction are clearly reversible AND understood AND have ceased.</p> <p>A2 过去观察到的、估计的、推断的或怀疑的种群数减少, 其原因可能尚未停止, 或者不知原因, 或者可能不可逆。</p> <p>A2 Population reduction observed, estimated, inferred, or suspected in the past where the causes of reduction may not have ceased OR may not be understood OR may not be reversible.</p> <p>A3 预计、推断或怀疑未来会出现种群数量的减少(最多100年)[(a)不能用于A3]。</p> <p>A3 Population reduction projected, inferred or suspected to be met in the future (up to a maximum of 100 years) [(a) cannot be used for A3].</p> <p>A4 观察到的、估计的、推断的、预测的或怀疑的种群数减少, 其评估的时间段必须包括过去和未来(未来最多100年), 并且减少的原因可能尚未停止或无法得知或可能无法逆转。</p> <p>A4 An observed, estimated, inferred, projected or suspected population reduction where the time period must include both the past and the future (up to a max. of 100 years in future), and where the causes of reduction may not have ceased OR may not be understood OR may not be reversible.</p>		<p>(a) 直接观察 [A3除外]</p> <p>(a) Direct observation [except A3]</p> <p>(b) 适合该分类单元的丰度指数</p> <p>(b) An index of abundance appropriate to the taxon</p> <p>(c) 占有面积(AOO)、分布区(EOO)缩小和/或栖息地质量下降</p> <p>(c) A decline in area of occupancy (AOO), extent of occurrence (EOO) and/or habitat quality</p> <p>(d) 实际或者潜在的开发水平</p> <p>(d) Actual or potential levels of exploitation</p> <p>(e) 由于引进的外来生物、杂交、疾病、污染、竞争者或者寄生物带来的不利影响</p> <p>(e) Effects of introduced taxa, hybridization, pathogens, pollutants, competitors or parasites.</p>	
<p>B. 种群的地理范围符合B1(分布区)、B2(占有面积)的其中之一或同时符合两者</p> <p>B. Geographic range in the form of either B1 (extent of occurrence) AND/OR B2 (area of occupancy)</p>			
	极危 Critically Endangered	濒危 Endangered	易危 Vulnerable
B1. 分布区(EOO) B1. Extent of occurrence (EOO)	< 100 km ²	< 5,000 km ²	< 20,000 km ²
B2. 占有面积(AOO) B2. Area of occupancy (AOO)	< 10 km ²	< 500 km ²	< 2,000 km ²
<p>以及符合下面3种情况中的至少2种:</p> <p>AND at least 2 of the following 3 conditions:</p>			
(a) 严重碎片化或者仅有几个分布点 (a) Severely fragmented OR Number of locations	= 1	≤ 5	≤ 10
<p>(b) 观察、估计、推断或预测到的以下的几种情况的持续性衰退: (i)分布区; (ii)占有面积; (iii)栖息地的面积、范围和/或质量; (iv)地点或亚种群的数量; (v)成熟个体数</p> <p>(b) Continuing decline observed, estimated, inferred or projected in any of: (i) extent of occurrence; (ii) area of occupancy; (iii) area, extent and/or quality of habitat; (iv) number of locations or subpopulations; (v) number of mature individuals</p>			
<p>(c) 任何以下情况发生极端波动: (i)分布区; (ii)占有面积; (iii)地点或亚种群的数量; (iv)成熟个体的数量</p> <p>(c) Extreme fluctuations in any of: (i) extent of occurrence; (ii) area of occupancy; (iii) number of locations or subpopulations; (iv) number of mature individuals</p>			
<p>C. 小种群的规模和衰退</p> <p>C. Small population size and decline</p>			
	极危 Critically Endangered	濒危 Endangered	易危 Vulnerable
成熟个体数量 Number of mature individuals	< 250	< 2,500	< 10,000
<p>符合C1或C2中至少一条</p> <p>AND at least one of C1 or C2</p>			

基于以下任何一项 based on any of the following:

C1. 观察到的、估计的或预计的持续衰退至少(至未来最多100年): C1. An observed, estimated or projected continuing decline of at least (up to a max. of 100 years in future):	25%, 3年或1代(以较长者为准) 25% in 3 years or 1 generation (whichever is longer)	20%, 5年或2代(以较长者为准) 20% in 5 years or 2 generations (whichever is longer)	10%, 10年或3代(以较长者为准) 10% in 10 years or 3 generations (whichever is longer)
C2. 观察到的、估计的、预计的或推断的持续衰退, 符合以下3种情况中的至少一种: C2. An observed, estimated, projected or inferred continuing decline AND at least 1 of the following 3 conditions:			
(a) (i) 每个亚种群中成熟个体的数量 (i) Number of mature individuals in each subpopulation	≤ 50	≤ 250	≤ 1,000
(ii) % 一个亚群中的成熟个体= (ii) % of mature individuals in one subpopulation =	90–100%	95–100%	100%
(b) Extreme fluctuations in the number of mature individuals			
D. 极小种群或有限个体			
D. Very small or restricted population			
	极危 Critically Endangered	濒危 Endangered	易危 Vulnerable
D. 成熟个体数量 D. Number of mature individuals	< 50	< 250	D1. < 1,000
D2. 仅适用于VU类别 种群的分布范围有限或者分布点数目有限, 将来, 可能在极短时间内成为极危分类单元, 甚至绝灭 D2. Only applies to the VU category Restricted area of occupancy or number of locations with a plausible future threat that could drive the taxon to CR or EX in a very short time.	-	-	D2. 通常: AOO < 20 km ² 或 分布点数量 ≤ 5. D2. typically: AOO < 20 km ² or number of locations ≤ 5
E. 定量分析			
E. Quantitative Analysis			
	极危 Critically Endangered	濒危 Endangered	易危 Vulnerable
表明野生动物灭绝的可能性为: Indicating the probability of extinction in the wild to be:	10年或者3个世代内(以较长者为准, 最大值为100年), 野外绝灭的机率至少达到50%。 ≥ 50% in 10 years or 3 generations, whichever is longer (100 years max.)	20年或者5个世代内(以较长者为准, 最大值为100年), 野外绝灭的机率至少达到20%。 ≥ 20% in 20 years or 5 generations, whichever is longer (100 years max.)	今后100年内, 野外绝灭的机率至少达到10%。 ≥ 10% in 100 years

1 使用本表需要充分了解《等级和标准》以及《应用指南》。有关此处使用的术语和概念的解释, 请参阅这两份文件。

1 Use of this summary sheet requires full understanding of the *IUCN Red List Categories and Criteria and Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*. Please refer to both documents for explanations of terms and concepts used here.

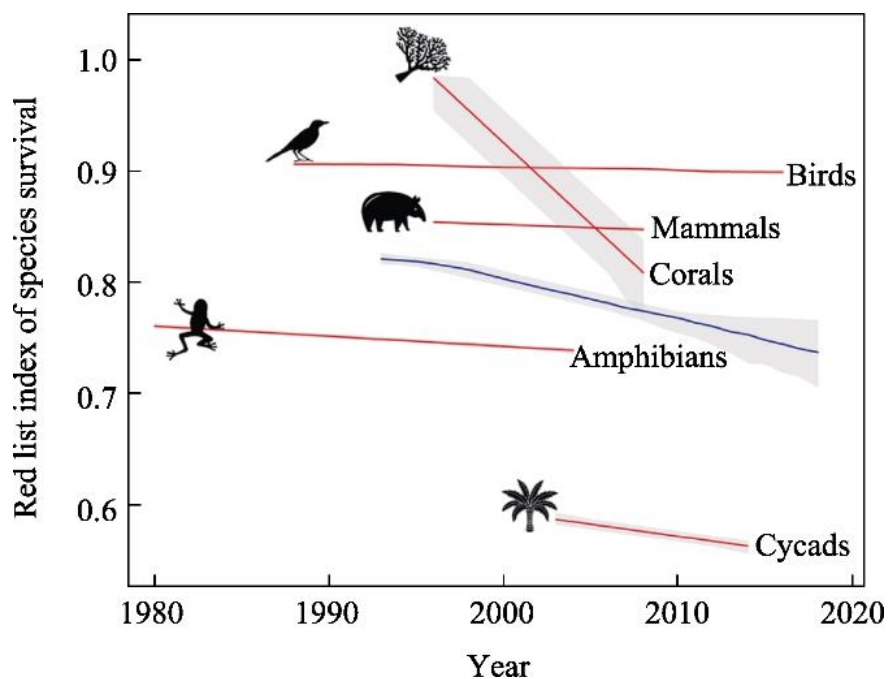


图2 兽类、鸟类、两栖类、造礁石珊瑚和苏铁的红色名录指数(图片来源: IUCN, 2022a)。蓝线为所有门类的总体红色名录指数(RLI)。如果一类群的所有物种都属于无危, RLI值为1 (即表示近期预计没有灭绝的风险); 如果一类群所有物种都已绝灭, RLI值为0。

Fig. 2 The Red List Index (RLI) of species survival for mammals, birds, amphibians, reef-forming corals and cycads (Fig. from IUCN, 2022a). The blue line indicates the overall RLI for all the taxa combined. An RLI value of 1.0 equates to all species qualifying as Least Concern (i.e., not expected to become Extinct in the near future). An RLI value of 0 equates to all species having gone Extinct.



•综述• 创刊30周年纪念专辑

中国极小种群野生植物保护理论与实践研究进展

许玥^{1,2}, 臧润国^{1,2*}

1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所/生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100091; 2. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要: 极小种群野生植物大部分分布范围狭窄、个体数量稀少且自然更新困难, 面临随时灭绝的风险, 迫切需要拯救性保护。极小种群野生植物这一概念自提出以来受到了保护生物学领域的广泛关注, 已成为当前中国生物多样性保护的一个热点方向。我国于2010年正式启动实施极小种群野生植物拯救保护工程, 并开展了大量的保护研究和实践。以“extremely small population*”和“plant”为检索词在Web of Science进行了主题检索, 以“极小种群”和“植物”为检索词在中国知网进行了主题检索, 对获取的的学术期刊论文、学位论文和会议论文进行了梳理。本文从极小种群野生植物种群、群落及生境调查与监测、适应性、遗传多样性、繁殖生物学、濒危机制、动态模型6个方面对近年来极小种群野生植物的理论研究工作进行了较为系统的综述。在此基础上, 从就地保护、迁地保护与种质资源保存、野外回归、人工繁育、标准化体系5个方面回顾了极小种群野生植物保护实践及取得的进展。基于极小种群野生植物保护理论与实践研究现状, 我们建议在极小种群野生植物未来保护工作中不断调整和完善保护名录, 加强种群结构的观测和预测、小种群形成和恢复机制的针对性研究以及特定物种的长期系统性研究, 同时促进这一概念在国际上的推广。希望本文能为国家生物多样性保护和生态文明建设提供参考。

关键词: 极小种群野生植物; 理论研究; 保护实践; 成效; 不足

许玥, 臧润国 (2022) 中国极小种群野生植物保护理论与实践研究进展. 生物多样性, 30, 22505. doi: 10.17520/biods.2022505.

Xu Y, Zang RG (2022) Theoretical and practical research on conservation of Wild Plants with Extremely Small Populations in China. Biodiversity Science, 30, 22505. doi: 10.17520/biods.2022505.

Theoretical and practical research on conservation of Wild Plants with Extremely Small Populations in China

Yue Xu^{1,2}, Runguo Zang^{1,2*}

1 Key Laboratory of Biodiversity Conservation of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

2 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

ABSTRACT

Aims: Wild Plants with Extremely Small Populations (WPESP) are plant species with high risk of extinction that are in urgent need of conservation. This concept has become a hotspot of biodiversity conservation in China since it was first proposed. In 2010, China officially launched the Implementation Plan of Rescuing and Conserving China's WPESP (2011–2015), which initiated conservation research efforts and achieved successful progress.

Methods: We conducted a topic search on Web of Science and on China National Knowledge Infrastructure (CNKI) with “extremely small population*” and “plant” as the search terms. We reviewed the research results and achievements from academic papers, dissertations, and conference papers in order to evaluate the conservation of WPESP in China.

Results: WPESP research provides an important theoretical basis to guide conservation practice. We systematically reviewed research on the conservation of WPESP in recent years from six aspects: (1) the survey and monitoring of population, community and habitat, (2) adaptation, (3) genetic diversity, (4) reproductive biology, (5) endangered mechanisms, and (6) dynamic models. In this paper, we reviewed WPESP conservation progress from five aspects: (1)

收稿日期: 2022-09-02; 接受日期: 2022-10-13

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物就地保护及生境恢复技术与示范”课题(2016YFC0503103)和国家自然科学基金(42271069)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zangrung@caf.ac.cn; zangrung@163.com

in situ conservation, (2) *ex situ* conservation and germplasm conservation, (3) reintroduction, (4) artificial propagation, and (5) technical regulation system construction. We also proposed several priorities for future conservation research.

Conclusions: Based on current theoretical and practical research, we propose five priorities for future conservation research of WPESP in China. We suggest that the conservation list should be adjusted and improved periodically. Researchers should highlight the observation and prediction of population structure, reinforce research on the formation and recovery mechanisms of small populations and conduct long-term systematic studies of specific species. The WPESP concept should be promoted at international levels to increase its influence. We hope this review may provide a reference for national biodiversity protection and ecological civilization construction.

Key words: Wild Plants with Extremely Small Populations; theoretical research; conservation practice; progress; deficiency

目前人类正处于历史上前所未有的生物多样性危机之中。许多证据表明, 由于栖息地破坏、过度开发、生物入侵、气候变化和污染等的威胁 (Mouillot et al, 2013), 当前的物种灭绝速度远远超过了估计的背景灭绝速度 (De Vos et al, 2015)。世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)评估了142,517个物种的濒危状况, 其中40,084个被认为是受威胁种, 包括极危 (Critically Endangered)、濒危 (Endangered) 和易危 (Vulnerable) 等级, 占评估物种总数的28% (IUCN, 2022)。但是, 与前几次物种大灭绝不同的是, 人类既是此次物种灭绝的责任人和受害者, 也有能力成为拯救者 (Bellard et al, 2022)。

我国地域辽阔、地形复杂、气候多样, 优越的自然条件使得我国成为世界上生物多样性最丰富的国家之一。最新发布的《中国生物物种名录2022版》(Catalogue of Life China, <http://www.sp2000.org.cn/>)显示, 中国有维管植物35,214种, 约占世界维管植物多样性的10%。作为地球上种子植物的起源和分化中心之一 (Lu et al, 2018), 中国拥有丰富的特有物种, 占中国种子植物物种总数的52.1% (Huang et al, 2014)。由于悠久的历史、剧烈增长的人口和高速发展的经济, 中国濒危植物比例也较高, 中国高等植物红色名录评估确定了40种灭绝、野外灭绝和地区灭绝物种, 3,879种受威胁物种, 2,818种近危物种, 占被评估高等植物的18.83% (覃海宁等, 2017)。

为全面掌握我国野生植物资源状况, 国家林业局于1997–2003年组织开展了第一次全国重点保护野生植物资源调查, 共调查了189种国家重点保护野生植物的资源数量、分布和受威胁状况等。调查结果显示, 百山祖冷杉 (*Abies beshanzuensis*)、银杉

(*Cathaya argyrophylla*)、华盖木 (*Pachylarnax sinica*)、落叶木莲 (*Manglietia decidua*) 等55种野生植物的野外种群低于稳定存活界限的最小存活种群 (minimum viable population, MVP, 指特定物种以一定概率存活一定时间所需的最少个体数量) (Reed & McCoy, 2014), 随时面临着野外灭绝的危险。其中, 稳定存活界限是指保证种群在特定时间内能稳定健康生存所需的最小阈值, 低于这个阈值种群会逐渐趋向灭绝。基于此, 国家林业局提出了极小种群野生植物 (Wild Plants with Extremely Small Populations, WPESP; 也有学者翻译为 Plant Species with Extremely Small Populations, PSESP) 的概念: 具体是指分布地域狭窄, 长期受到外界因素胁迫干扰, 呈现出种群退化和个体数量持续减少, 种群和个体数量都极少, 已经低于稳定存活界限的最小可存活种群, 而随时濒临灭绝的野生植物 (国家林业局, 2010)^①。极小种群植物保育强调的对象是野生植物种群, 对于栽培种群或人工繁育数量大的物种, 如水杉 (*Metasequoia glyptostroboides*)、东北红豆杉 (*Taxus cuspidata*) 等更要注意区分野生种群和人工种群, 否则容易在保育实践中引起困惑 (臧润国, 2020)。因此, 本文中极小种群野生植物统一使用 WPESP 的译法。《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》中选择首批保护极小种群野生植物的原则主要包括3个方面: 一是野外数量极小、极度濒危、随时有灭绝危险的野生植物; 二是生境要求独特、生态幅狭窄的野生植物; 三是潜在基因价值不清楚、其灭绝将引起基因流失、生物多样性降低、社会经济价值损失巨大的种群数量相对较小的野生植物。依据这些原则, 最终确定的首

^① 国家林业局 (2010) 全国极小种群野生植物拯救保护工程规划 (2010–2015)。非正式出版材料。

批120种重点保护极小种群野生植物包含36种国家Ⅰ级保护植物，26种国家Ⅱ级保护植物，59种省级重点保护植物。

尽管极小种群野生植物这一概念提出较晚，但20世纪90年代前后部分学者开展的研究已经隐含了这一概念。例如，陆素娟和邓莉兰(1994)发现云南昭通市巧家县特有的五针白皮松(*Pinus squamata*)仅存20株个体，更新不良，并通过分析其地质历史和生态需求探讨了它的潜在分布区。张文辉和祖元刚(1998a)调查濒危植物裂叶沙参(*Adenophora lobophylla*)时发现该物种的天然分布区局限在四川西北部金川县的5个乡，分布面积不超过5,000 km²，且该物种年龄结构老化，种群呈衰退趋势，并分析了该物种的生境条件和致危因素(张文辉和祖元刚, 1998b)。尽管这些研究并没有正式提出极小种群野生植物的概念，但强调了这些物种狭窄的分布区、特殊的生物生态学特性、极小的种群数量和不断加剧的威胁因子，与极小种群概念和保护对象的选择原则不谋而合。

极小种群野生植物概念的提出对促进我国生物多样性保护和生态文明建设具有重要意义。首先，极小种群野生植物大多数为我国特有植物，具有重要的生态、经济和文化价值(Ren et al, 2012)。由于分布狭窄、种群数量小、面临胁迫大，极小种群野生植物是最易丧失的生物资源之一，如果保护不及时，其独特基因、生物价值和生态功能将随着物种的灭绝而消失，给自然生态系统和人类社会带来难以估量的损失。因此，对其开展抢救性保护有助于避免物种灭绝，维护生态平衡，对于我国乃至世界的生物多样性保护都具有极为重要的意义(张则瑾等, 2018)。第二，自然界的大多数物种都是稀有的，具有较小的种群数量和狭窄的分布范围。Enquist等(2019)基于2亿条标本采集、野外调查等数据记录的详细评估发现，约36.5%的陆生植物是“极其罕见的”。这一结果表明，地球上很大比例的植物面临着日益加剧的灭绝风险，了解这些稀有物种的种群形成过程和保育方法对于保护生物学以及应对全球变化的适应潜力至关重要，而极小种群野生植物的研究和保护对于这些稀有物种具有重要的引领作用。第三，很多极小种群野生植物起源较早，是现存种子植物中较原始的类群，对研究种子植物

的起源与演化具有重要价值，蕴藏的遗传信息可以为研究古植物区系、古地理和古气候变迁提供珍贵的素材，研究其适应环境的机制也有助于解释物种的长期生存及对环境变迁的响应(Crane, 2020; 席辉辉等, 2022)。第四，极小种群野生植物的概念易于理解和接受，能够唤起公众对生物多样性的保护意识，随着各种宣教活动的开展，目前社会各界对极小种群野生植物拯救保护重要性的认识大为提高，并积极参与到保护行动中来，有助于减缓过度采集这些珍稀濒危物种带来的严重威胁。第五，与现有其他同类概念相比，极小种群野生植物的概念与物种选择标准具有独特性。我国曾多次发布和更新珍稀濒危保护植物和国家重点保护野生植物名录，这些名录难以从字面理解其确切含义，选列和评价物种的依据也多为定性标准。而极小种群野生植物物种选列的指标中提出了关于个体数和分布点的明确量化评定指标，减少了专家的主观判断，增强了物种选列的客观性(杨文忠等, 2015)。对比IUCN物种红色名录，尽管其濒危等级和标准历经了多次修订，评估标准也越来越细化和量化，但IUCN红色名录假定种群表现出正常的包含所有生活史周期的种群结构，并不适用于极小种群物种(Volis, 2016)。大部分极小种群物种由于繁殖或更新困难，表现出种群性别结构或年龄结构的偏倚(宋壹彬等, 2020)。极小种群野生植物保护强调物种种群统计速率和种群动态的长期观察，可以作为物种濒危程度的可靠评估指标。

极小种群野生植物概念的提出及其拯救保护工程的实施对我国野生植物保护理念的转变影响深远。由于我国需要保护的野生植物种类众多，此前保护管理部门只能针对珍稀濒危植物进行宏观的保护管理和规划，以法律法规、行政手段和宣传教育等为主要策略，而极小种群野生植物更加强调“基于种群管理的物种保护”理念，运用植物种群生态学原理和方法针对明确的目标物种开展相应的保护实践(杨文忠等, 2015)。此外，科学研究与管理实施之间的脱节一直被认为是影响中国生物多样性保护的系统障碍之一(Grumbine & Xu, 2011)。极小种群野生植物保护过程中特别强调科学研究要与拯救保护实践相接轨，能够促进植物地理学、种群生态学、生殖生物学和保护生物学等相关学科的

基础理论和应用技术相结合，在实现学科发展的同时提升我国野生植物保护管理水平(杨文忠等, 2015; 臧润国等, 2016)。这一概念的提出标志着中国的植物保护事业进入了一个政策与保护更为匹配的全新时代(Ma et al, 2013)。

极小种群野生植物由于种群数量小、面临胁迫大及繁殖困难等固有特性，决定了其保护生物学研究具有如下特点：(1)极小种群物种数量极少，濒临高度灭绝风险，极易因偶然事件的发生而永久消失，因此对其研究具有紧迫性(孙卫邦和韩春艳, 2015)。(2)由于野外种群数量极小，实施保护时强调在传统保护措施的基础上引入种群管理的理念和方法，因此研究中需要运用种群生态学的原理和方法，基于种群调查的基础数据对种群数量、规模、结构和动态等进行调节与管理(杨文忠等, 2015)。(3)植物种群理论大多是基于大样本方法发展起来的，而极小种群物种数量极少，很多遗传学、生态学研究缺乏统计意义，样本量太少导致模拟时出现模型过度拟合(Breiner et al, 2015)，因此研发保育方案需要重点考虑基于小样本的方法和理论体系(臧润国等, 2016)。(4)繁殖能力低下是大多数极小种群物种的共同特征，因此其繁殖生物学特性以及限制繁殖的内在外在因素是研究的重要方面(邓莎等, 2020)。

随着中国国际地位的提升，中国的环保行动也正变得越来越有影响力，中国的自然保护事业将造福世界，这一点毋庸置疑(Grumbine & Xu, 2011)。在此背景下，世界植物保护行动可以通过以中国极小

种群野生植物保护为代表的项目，关注稀有物种的长远未来。通过确保这些极小种群野生植物的零灭绝，中国彰显出对全球生物多样性负责任的大国形象(Crane, 2020)，也为其他国家野生植物保护提供宝贵经验。为更好地指导极小种群野生植物保护，本文系统总结了极小种群野生植物保护的相关理论研究和保护实践进展，并探讨了未来的工作重点。

1 极小种群野生植物保育相关文献概况

极小种群野生植物的概念自提出以来，获得了学术界的广泛认可。在Web of Science以“extremely small population*”和“plant”为检索词进行主题检索，检索时间为2022年8月3日，得到核心合集(Web of Science Core Collection)的相关论文99篇；在中国知网以“极小种群”和“植物”为检索词进行主题检索，得到相关的学术期刊论文、学位论文和会议论文243篇。这些文章主要涉及了极小种群野生植物保育理论研究(260篇)、实践研究(50篇)、综述(31篇)和科普宣传(38篇)等方面(因部分论文涉及到多个研究方面，总数量超过总数342篇)。从极小种群野生植物研究文献出版数量时间分布图(图1)可以看出，极小种群野生植物的相关研究正在蓬勃发展。英文论文量前5位的期刊论文数量为61篇，占英文论文总数的61.6%；*Mitochondrial DNA Part B: Resources*论文数量最多，共21篇(21.2%)，其次为*Plant Diversity*和*Global Ecology and Conservation*，分别有18篇(18.2%)和10篇(10.1%)。出版论文数最多的前5个中文期刊为《生物多样性》《云南林业》

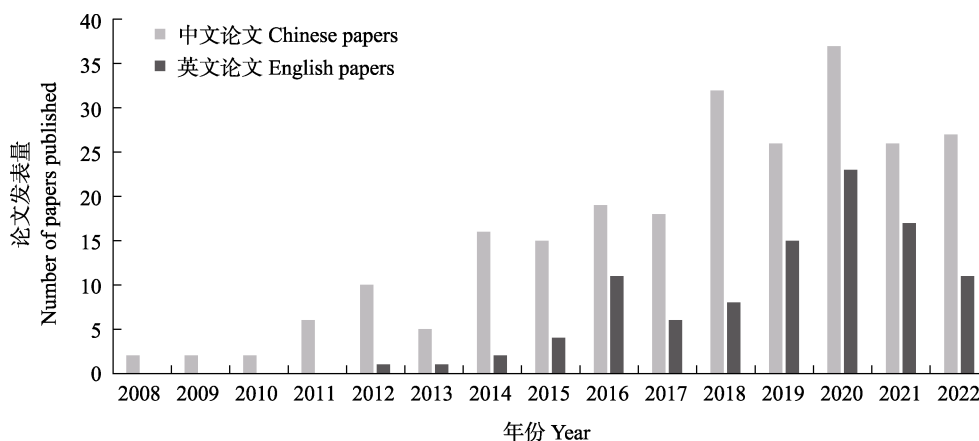


图1 极小种群野生植物研究文献出版数量时间分布图

Fig. 1 Time distribution of articles about Wild Plants with Extremely Small Populations

《西部林业科学》《林业调查规划》和《安徽农业科学》，分别出版论文20篇、13篇、11篇、7篇和6篇，共57篇。

*Plant Diversity*和《生物多样性》对于推动极小种群野生植物研究和实践起到了非常积极的作用。2015年6月《生物多样性》发表了3篇文章，其中杨文忠等(2015)梳理了极小种群野生植物概念的提出背景、过程、理解途径及其对我国野生植物保护领域的重要意义，孙卫邦和韩春艳(2015)对极小种群野生植物科学保护的多个研究方向进行了展望，马永鹏和孙卫邦(2015)指出了极小种群野生植物抢救性保护面临的机遇与挑战。2016年10月 *Plant Diversity* 出版了极小种群野生植物保护研究专辑，发表了种子及孢子的保存和萌发、遗传多样性与遗传结构、传粉生物学和种子传播、繁殖生物学、保护遗传学、野外回归种群适应性相关的7篇极小种群野生植物研究文章，探讨了部分物种的濒危原因并提出了相应的保护建议(Sun, 2016)。2020年3月《生物多样性》出版了“极小种群野生植物保育专辑”，基于14个典型物种的案例研究分析了极小种群野生植物的种群及群落动态、生境适应策略、遗传多样性及核心种质资源、繁殖特性和人工繁殖方法等内容，并呼吁开展更多针对极小种群野生植物种群数量小、面临胁迫大及繁殖困难等固有特点的保护理论和技术研究(臧润国, 2020)。

此外，《云南省极小种群野生植物保护实践与探索》(孙卫邦, 2013)和《云南省极小种群野生植物

研究与保护》(孙卫邦等, 2019)两本专著对极小种群野生植物的概念、特点、价值及保护意义进行了梳理和论述，总结了云南省在极小种群野生植物保护与研究方面的成果，并对苏铁属(*Cycas spp.*)植物及华盖木等7个物种以典型保护实践案例的形式进行了系统研究和保护措施分析和综述。《珍稀濒危植物种群与保护生物学研究》基于珍稀濒危植物(尤其是极小种群野生植物)保护与恢复的基本科学理论，全面总结了珍稀濒危植物种群和保护生物学近年来的研究成果和发展态势，并系统介绍了包括9种极小种群野生植物在内的23种珍稀濒危植物的保护生物学实践实例(董鸣和臧润国, 2021)。这些专著也能够为其他极小种群野生植物的保护提供重要参考。

2 极小种群野生植物保育的理论研究

极小种群野生植物保育理论的论文主要涉及极小种群野生植物种群、群落及生境调查与监测、适应性、遗传多样性、繁殖生物学、濒危机制、动态模型6个方面(图2)。

2.1 种群、群落及生境调查与监测

栖息地的退化和破碎化已使许多物种的种群规模减少到临界水平。生境破坏与未来灭绝之间关系——即灭绝债(extinction debt) (在栖息地被破坏后暂时存在但注定要走向灭绝的物种数量)——的一个重要启示是，即使生境破碎化已经停止，它对生物多样性的影响仍将继续(Tilman et al, 1994;

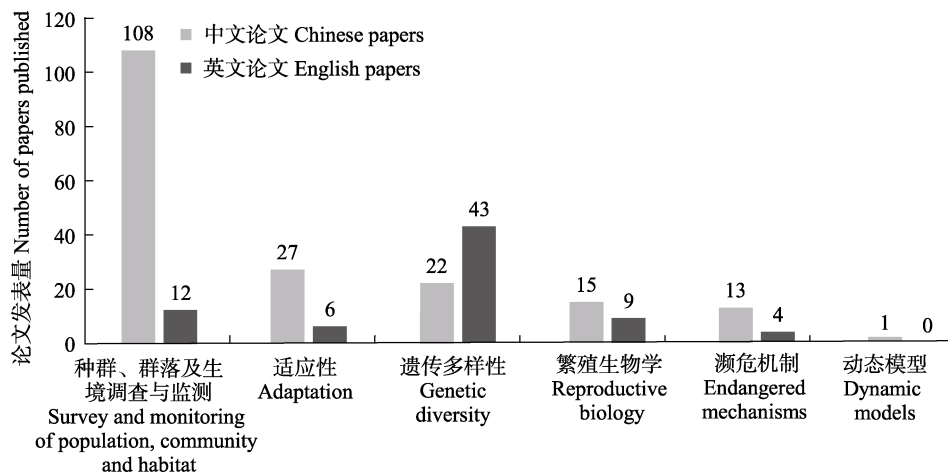


图2 极小种群野生植物保育理论研究涉及方面及文献数量

Fig. 2 Aspects and quantities of literatures on conservation theory of Wild Plants with Extremely Small Populations

Dullinger et al, 2012)。以小而孤立的种群为代表的许多植物物种, 长时间存活(例如大乔木)掩盖了它们真正的濒危和保护状况。因此, 种群及群落结构、动态、影响因素的分析是保护生物学的重点(Volis, 2018b)。物种生态位、种群结构、年龄及性别组成和更新状况研究揭示了其生态需求、濒危原因、种群的生存能力和发展态势, 有助于理解种群动态和制定保护策略(Sá et al, 2018)。《中华人民共和国野生植物保护条例》规定“野生植物行政主管部门应当定期组织国家重点保护野生植物和地方重点保护野生植物资源调查, 建立资源档案”。但是, 目前在保护生物学中物种的空间分布、遗传变异、保护优先性评估等相关研究占主导地位, 却忽略了种群结构统计和物种生态位分析(Volis & Deng, 2020)。

自实施极小种群野生植物保护拯救工程以来, 很多省份(北京、新疆、黑龙江、广西、海南、四川、安徽、云南)、地区(西藏林芝市、广东河源市、云南文山州)和保护区(江西官山国家级自然保护区、海南霸王岭国家级自然保护区、浙江天目山国家级自然保护区、广东连山县大旭山市级自然保护区)等基于资源调查数据统计了当地的极小种群野生植物资源及保护现状。部分研究针对特定极小种群野生植物开展了其生存状况、种群动态、群落结构和生境特征调查, 共涉及到包括梓叶槭(*Acer catalpifolium*)、崖柏(*Thuja sutchuenensis*)、黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)、水杉、东北红豆杉、坡垒(*Hopea hainanensis*)等在内的61个物种, 这些种群和群落调查数据为探索其濒危机制, 开展就地和迁地保护、生境修复等保护方案提供了理论依据。姚志等(2021)分析了中国28种极小种群野生植物的种群特征, 发现13个物种遗传多样性低, 11个呈现衰退型种群结构, 11个呈现狭域、聚集型分布。幼苗阶段是影响种群定居和更新的关键时期, 能够决定未来的物种组成和群落结构。猪血木(*Euryodendron excelsum*)野生种群的年龄结构和动态变化表明, 该物种幼树数量丰富, 但由于向小树发展的过程受阻, 种群无法及时更新补充(魏雪莹等, 2020)。云南梧桐(*Firmiana major*)在云南境内的所有分布点都位于自然保护地之外, 包括利用其树皮制造绳索和放牧等人为干扰导致了该物种数量

的急剧下降(Li et al, 2020)。尽管目前中国有8个与东北红豆杉有关的自然保护区, 为了追求经济利益, 伐木、砍枝、采种等人类活动依然导致了其种群大小和栖息地面积显著减少(Long et al, 2021)。

部分极小种群野生植物由于被发现的时间短, 加之分布范围狭窄、资源稀少, 对其种群结构、群落组成及生境条件的描述较为粗略, 准确性和科学性也有待考证。对其地理分布和主要生态特征的详细调查能够为进一步的引种栽培和种质资源保护提供科学依据, 是开展有效保护的首要条件。唐凤鸾等(2022)通过对海伦兜兰(*Paphiopedilum helenae*)的系统调查, 共发现野生居群5个、植株162株, 较文献报道的35个植株显著增加。调查同时发现海伦兜兰生境完整、受干扰程度较低、适应性强, 自然更新困难是其致濒的主要原因, 对开展针对性保育具有重要意义。对野外仅记载5株的漾濞槭(*A. yangbiense*)充分调查后发现了12个种群共577株个体, 为评估该物种的受威胁状况和优化保护方案提供了科学数据(Tao et al, 2020)。

监测是掌握种群及其生境状况并实时管控的关键手段。我国的植物监测目前主要集中在群落或植被水平, 针对植物种群的连续监测相对较少。开展种群动态和繁殖物候的长期监测有助于确定物种的受威胁因素, 制定种质资源收集时间。谭绍斌等(2014)建议在保护小区或保护点内, 利用集成了传感器、远程遥测监控和数据判读技术的物联网技术对极小种群物种开展连续和实时监测。傅国林等(2021)对浙江安息香(*Styrax zhejiangensis*)开展了开花、结实和种子等不同生活史阶段的物候观测, 揭示了影响其种子萌发的生物学特性。

2.2 适应性

植物生理生态学研究生态因子与植物生理特性之间的关系, 能够从生理机制上探讨植物对不同环境条件的响应和适应能力。基于极小种群野生植物的调查、观测与实验数据, 研究不同生态因子对各个生活史阶段的作用, 分析极小种群野生植物对生境变化的响应和适应能力, 有助于揭示其致危的生理生态机制并采取有针对性的解濒措施(孙卫邦等, 2021)。目前, 极小种群野生植物生理生态学的相关研究还比较薄弱。大部分研究集中在分析极小种群野生植物光合生理特性, 如研究光照强度、土

壤含水量和水分胁迫等对物种光合特性的影响(张珊珊等, 2018; 钟象景等, 2021), 为选择合适的迁地和回归地点及制定科学有效的管护措施提供依据。

研究不同生态因素如气候、土壤理化性质、微生境特征等对物种表型性状、幼苗更新等的影响, 有助于理解极小种群野生植物的生理生态适应性, 对预测极小种群野生植物的种群变化趋势和环境变化响应至关重要。尹雯丽(2020)^①利用解剖结构、生理指标和转录组分析探究了旱地油杉(*Keteleeria xerophila*)的干旱调控机制, 发现其在干旱胁迫下具有较强的水分协调能力及保水能力和渗透调节能力, 并揭示了旱地油杉的抗旱基因。通过分析土壤理化性质、土壤微生物和土壤酶活性, 发现海南假韶子(*Paranephelium hainanensis*)不同群落对土壤因子的响应较为显著, 为探究其对异质性土壤的适应性奠定了基础(蔡开朗等, 2018)。路兴慧等(2020)分析了生境特征对坡垒种群更新幼苗多度的影响, 揭示了其幼苗至幼树阶段种群的增补限制和关键限制因子。植物的功能性状变异和表型可塑性是其适应异质生境的主要机制, 对植物生长和分布有重要影响。陈俊等(2020)分析了水杉原生母树种群叶片功能性状对树木形态、地形因子及人为干扰的响应机制。王世彤等(2020)分析了黄梅秤锤树野生种群的叶片功能性状和生态化学计量特征对不同微生境的响应及其适应策略。还有一些研究基于MaxEnt模型分析了极小种群野生植物在不同情景模式下的潜在分布区(Cai et al, 2022; 陈舒豪和程广有, 2022)。Qu等(2018)采用生态位模型研究了我国6个极小种群野生植物在当前和未来的栖息地分布, 并确定了这些物种的保护优先区。这些研究有助于应对气候变化对极小种群野生植物带来的威胁, 确保保护地对其分布范围的覆盖能力。

生态群落中不同物种之间发生着多样化的相互作用, 种间互作是实现生态系统功能和服务的基础, 对于物种的分布、定居和长期存活至关重要。菌根共生是大多数陆生植物的共同特征, 据统计约有86%的维管植物都与菌根真菌共生, 其中兰科植物约占全部菌根植物的10% (Brundrett & Tedersoo, 2018), 菌根真菌对这些植物完成完整的生活史并

成功存活必不可少。研究发现, 白旗兜兰(*Paphiopedilum spicerianum*)可以与多种真菌共生, 这些真菌显著提高了其成年个体忍耐干旱和环境变化的能力(Han et al, 2016)。物种间的竞争强度影响着植物的存活和自然更新, 并推动着群落的演替, 植物在群落中的竞争地位是指导其保护与恢复工作的重要依据。孙哲明等(2022)通过分析7种极小种群野生植物在群落中的优势度及种内、种间竞争状况, 提出了对应的就地保护和恢复措施。

2.3 遗传多样性

物种的遗传多样性大小是决定其环境适应性的重要因素。小种群容易发生遗传漂变, 使遗传多样性迅速减少, 甚至导致种群间遗传分化迅速增加。遗传多样性的丧失会降低种群的延续性和物种的进化潜力, 高度的遗传分化可能导致远交衰退(Yang et al, 2022)。探究极小种群野生植物的遗传组成、阐明其进化历史和种群动态、揭示其响应环境变化的遗传机制, 对理解其致濒机理并采取相应的保护措施极为重要, 也是保护生物学研究的重要内容。DNA测序技术的进步极大地促进了保护遗传学在生物多样性保护实践中的应用(Windig & Engelsma, 2010)。尤其是全基因组测序成本的降低, 使得通过分析物种的种群历史动态和适应性演化来揭示极小种群野生植物的灭绝风险成为研究热点。

检索到的中文文献中, 有22篇文章基于微卫星标记、叶绿体基因组等方法, 对包括白花兜兰(*P. emersonii*)、海南风吹楠(*Horsfieldia hainanensis*)、喙核桃(*Annamocarya sinensis*)等在内的21个物种进行了遗传多样性和遗传结构分析。另外, 贺水莲等(2016)综述了云南省极小种群野生植物基于分子标记的遗传多样性研究现状, 同时展望了遗传多样性分析在极小种群野生植物保护中的应用前景。苏金源等(2020)综述了极小种群裸子植物的遗传多样性研究案例, 探讨了濒危裸子植物的种群维持机制、致濒因素和保护方案, 表明通过遗传多样性研究揭示极小种群野生植物致濒机理对于高效保护的重要性。77篇英文文献中, 有43篇开展了种群遗传变异研究, 涉及到38个物种, 其中50%以上运用了全基因组技术。对漾濞槭10个种群105个个体的全基因组重测序结果表明, 该物种遗传多样性较低, 种群间基因流动频繁, 重复的瓶颈事件、人类活动导

^①尹雯丽 (2020) 极小种群野生植物旱地油杉抗旱机制研究. 硕士学位论文, 云南大学, 昆明.

致的生境破碎化以及自然生境中成熟个体的性别偏倚现象共同造成了漾濞槭的濒危状态(Ma et al, 2022)。Zhang等(2021)通过采集红萼杜鹃(*Rhododendron meddianum*) 3个野生种群的45个个体,发现该物种具有较高的遗传多样性,其最有效的保护方式是就地保护,由于不同种群间具有较高的遗传分化,种质资源采集时各个种群需分别采样以避免远交衰退。Yang等(2022)利用基因组学的手段分析了显脉木兰(*Magnolia fistulosa*)的种群遗传多样性和种群大小波动,发现该物种具有较高的遗传多样性和种群分化水平,末次冰盛期后其有效种群规模恢复到较高的水平,人为干扰是造成该物种目前种群规模较小和分布受限的主要因素。以上研究表明,极小种群野生植物通常具有高度近交、遗传多样性低和遗传漂变频率高的特点,亟需通过实施遗传拯救(genetic rescue)增加遗传多样性,提高适合度,增强适应能力,以维持物种的长期存活(孙卫邦等, 2021)。

2.4 繁殖生物学

繁殖是植物最为关键的生活史阶段之一,也是种群更新与维持的重要环节。极小种群野生植物自身生殖繁育力的衰退是导致其濒临灭绝的重要原因之一。开展繁殖生物学研究,深入了解物种的个体成熟年龄、结果(种)时间动态、繁殖结构、授粉方式和主要传粉者、种子扩散、种子休眠情况和萌发条件等,可为研发极小种群野生植物的人工扩繁技术奠定理论基础(Volis, 2016)。对于存在繁殖困难的种群可以借助实验来控制其发芽和生长条件,揭示种群更新失败的原因,并最终通过减少竞争物种、引入保育植物、增加传粉昆虫等相应的方式来促进自然更新。由于大部分极小种群野生植物生长在偏远的地方,开展长期的观测和实验研究较为困难,目前对于极小种群野生植物繁殖生物学的相关研究还较为欠缺。Wade等(2016)通过收集120种极小种群野生植物的繁殖生物学信息,发现仅有28个物种可以获得萌发信息,10个物种可以获得储存特性信息。

仅检索到9篇英文文献开展了极小种群野生植物的繁殖生物学研究,涉及到11个物种。Li等(2018)观测了大树杜鹃(*Rhododendron protistum* var. *giganteum*)的开花时间、繁殖结构、颜色、气味、

可能传粉者等,发现该物种野外种群的传粉限制并不严重。传粉实验结果表明,毛果木莲(*Manglietia ventii*)对传粉者有依赖性,但由于种群数量少、花粉落置量(pollen deposition)不足导致自然种群结实率低,保护该物种需要通过增加可育个体密度来打破传粉限制(Wang et al, 2017)。Lin等(2022)研究了华盖木的种子休眠、萌发需求和储存条件,发现其种子耐干燥,能在传统条件和超低温贮藏条件下保存几个月。而西畴青冈(*Cyclobalanopsis sichouensis*)则是果实对干燥环境的敏感性限制了其更新(Xia et al., 2016)。旱地木槿(*Hibiscus aridicola*)、白魔芋(*Amorphophallus albus*)、细花百部(*Stemona parviflora*)和百部(*S. japonica*)的传粉媒介在不同地点或时间存在缺失,影响了其种群的成功繁殖概率以及长期存在(Tang et al, 2020)。检索到15篇开展了繁殖生物学研究的中文文献,研究内容包括云南蓝果树(*Nyssa yunnanensis*)的花药发育过程和败育原因(康洪梅等, 2019)、峨眉拟单性木兰(*Parakmeria omeiensis*)的开花生物学特性与繁育系统(余道平等, 2019)、崖柏的生殖物候及胚胎发育(金江群等, 2019)等。这些研究能够使保护工作者更加了解极小种群野生植物生存繁衍所需要的环境条件,为物种繁殖技术的发展提供了关键信息,也为在生境破碎化、气候变化、传粉媒介改变等背景下重建种群提供有效的指导意见(孙卫邦等, 2019)。

2.5 濒危机制

栖息地的退化和破碎化已经使得许多物种的种群规模减少到临界水平。理论预测和实证证据均表明,小种群的灭绝风险高于大种群(Caughley, 1994)。只有了解“小种群”的形成原因,才能制定相应的解决方案,保持种群生存能力、防止种群灭绝(Volis & Deng, 2019)。极小种群野生植物一般是由自身和外部因素共同造成的,自身因素包括遗传多样性低、近交衰退、繁殖障碍、种子萌发率低、适应性差等,外部因素包括地质历史事件、冰期作用、自然灾害、病虫害、气候变化、人类利用、生境退化和破碎化等(Chen et al, 2014)。极小种群野生植物濒危机制的揭示是种群得以保护和恢复的重要基础。每一种极小种群野生植物都有其独特的生理生态特性和致危机理,需要采取不同的保育措施。

很多物种在末次冰盛期分布范围急剧缩小,以

小而孤立的种群分布在避难所(Willi et al, 2006)。由于种群规模小导致了很多问题,如遗传变异的丧失、有害等位基因的积累、近交衰退、对随机事件的敏感性、Allee效应导致的繁殖失败等,都增加了物种的灭绝风险(Keller & Waller, 2002)。例如,苏铁属植物雌雄异株,由于居群较小,成熟的开花植株较少,花粉传播距离有限,形成了传粉限制,导致结实率较低,自我更新困难(席辉辉等, 2022)。繁殖能力低下是大多数极小种群物种的共同特征,也是导致它们濒危的一个重要因素(臧润国等, 2016)。例如种子休眠难以打破(如华盖木, Zheng & Sun, 2009)、种子活力和种子萌发差(如水杉, Liu et al, 2020)、花粉和种子传播效率低(如伯乐树 *Bretschneidera sinensis*, Qiao et al, 2012)、种子产量低(如毛果木莲, Wang et al, 2017)等。中国28种纳入一级保护的极小种群野生植物的濒危原因和受威胁因素研究表明,导致它们濒危的内在原因主要是繁殖力低(21种)和竞争能力弱(16种),受威胁因素主要包括过度采挖等人类活动导致的种群数量减少(15种)和生境破坏(25种)以及气候变化等(姚志等, 2021)。

当前,不断加剧的人为干扰和气候变暖增强了上述自然过程的发生,对种群恢复产生负面影响,进一步导致物种灭绝速度加快(Miraldo et al, 2016)。中国高等植物濒危状况评估结果表明,高等植物最主要的致危因子是生境退化和丧失,基础建设、经济作物种植以及生态旅游等均对野生植物的生存环境产生了巨大的压力;人为过度采挖位列植物致危因子的第二位(覃海宁和赵莉娜, 2017)。20世纪70年代以来,随着我国园林景观行业的发展、园艺博览会等的宣传以及野生植物线上交易的兴起,原生的苏铁植物和兰科植物等被大量采挖贩卖。Wang等(2017)绘制了极小种群野生植物的威胁因子分布图,发现它们主要受到过度利用、生境破碎化、种群太小的威胁。对海南岛极小种群野生植物分布格局的研究也发现首要威胁因素是人为干扰(Chen et al, 2014)。气候变暖通过改变极小种群野生植物的物候节律,缩减了其气候适宜分布区,从而增加了其灭绝风险(Chen et al, 2020)。野外和室内试验结果表明,云南蓝果树对于干旱胁迫的抗逆性和适应性差,气候变化引起的水分亏缺加重严重影响了其自然

更新,栖息地恢复和小气候改善等有效的保护措施有助于该物种打破更新限制(Zhang et al, 2017)。

目前从机理上揭示珍稀濒危植物濒危机制或致濒因子的研究还较少。利用遗传多样性手段如保护基因组学分析濒危机制是最有效和最直接的方法,能够为种群规模的进化历史和物种未来的恢复潜力提供重要见解(Garner et al, 2016)。研究发现,天目铁木(*Ostrya rehderiana*)种群数量锐减是历史气候变化和人为干扰共同作用的结果。末次冰盛期天目铁木种群数量下降到阈值,进入灭绝漩涡,极小的种群规模、低水平的遗传多样性削弱了其适应能力,全新世期间人类砍伐和耕种又进一步直接减小了其种群规模(Yang et al, 2018)。种群结实率和种子萌发率低、幼苗适应性和抗逆性差难以发育成幼树导致了海南风吹楠的濒危(蒋迎红, 2018)。自毒现象(*autotoxicity*)是植物化感作用的一种重要形式,通过释放次生代谢物对自身或种内其他植物产生危害,是植物适应种内竞争的结果,在植物自然更新、种群结构、种群境、种群抵御等关键环节中均发挥着重要作用(彭少麟和邵华, 2001)。云南蓝果树通过根、茎、叶、蒴果产生的自毒作用显著抑制了其种子萌发和幼苗生长,应通过清理凋落物、添加活性炭以及迁地保护等方式改善种群自然更新(Zhang et al, 2015)。大树杜鹃叶片也具有较强的自毒作用,可能是导致其种群数量稀少和自然更新障碍的因素之一(刘芳黎等, 2017)。

2.6 动态模型

研究极小种群野生植物的种群衰退原因,预测多种胁迫下其种群的生存动态至关重要(Guisan et al, 2013)。生境质量的时空变化动态和种群的生活史特征决定了种群在持续恶化生境中的维持时间(Alexander et al, 2012)。种群动态是种群统计速率与个体间交互作用的具体体现(Hart et al, 2016),在理论模型中考虑景观结构与种群动态之间复杂的相互作用,对于准确预测极小种群野生植物的种群轨迹十分必要。由于极小种群物种样本数量极少,获取的个体信息难以完整反映种群的特征;且个体之间存在强烈的相关性,单个个体的消亡可能对整个种群的延续造成严重影响,不符合经典的种群统计学参数估计对大样本、正态性、样本间相互独立的前提要求。因此,陈冬东和李镇清(2020)提出,构建

极小种群物种的种群动态模型时有必要采用基于小样本的非统计分析方法，如灰色系统理论、贝叶斯方法以及自助法(bootstrap)，来提高种群统计学参数的估计精度，同时在模型中考虑种群的适应力也有助于更加精准地模拟环境变化下的种群动态与灭绝概率，为极小种群野生植物保护提供更适宜的理论指导。

3 极小种群野生植物保育的实践研究

2017年，国家林业局评估了120种极小种群野生植物的保护成效，发现尽管大多数物种都实施了全面的调查，但包括海南石豆兰(*Bulbophyllum hainanense*)、海南鹤顶兰(*Phaius hainanensis*)和海南大苞兰(*Sunipia hainanensis*)在内的有些类群却没有找到；有37个物种分布在自然保护区，60个物种通过委托护林员或当地管理部门得到保护，为26个物种建立了就地保护小区；对80个物种进行了迁地保护试验示范，56个物种开展了人工繁殖，26个物种开展了种群增强与回归试验，对一半物种进行了种质资源保存(孙卫邦和徐永福, 2022)。国家林业和草原局于2012–2018年组织开展的第二次全国重点保护野生植物资源调查发现，与第一次调查有可比性的54种极小种群野生植物中，有36种的野外种群数量稳中有升，占67% (<http://www.forestry.gov.cn/main/586/20220210/091653623218205.html>)。可见，尽管取得了一些可喜的成果，但拯救规划的目标仅部分实现，资金不足、缺乏保护生物学的科学指导和专业实践人员等原因影响了拯救规划工程的实施效果(Yang et al, 2020)。极小种群野生植物保育实

践的论文主要涉及就地保护、迁地保护与种质资源保存、野外回归、人工繁育、标准化体系等5个方面(图3)。

3.1 就地保护

就地保护对于维持生物的繁衍、适应与进化，维系生态系统服务和功能等均具有重要的作用(王伟和李俊生, 2021)，是生物多样性保护中最有效的措施之一。由于极小种群野生植物对生境的特殊要求，维护其自然生境是保护的重要方式之一。国家公园、自然保护区、自然公园和生态保护红线各有侧重、相互弥补，形成了中国的自然保护地体系(高吉喜等, 2021)，将我国最重要、最具代表性的生态系统纳入了最严格的保护体系，对于保护极小种群野生植物、维护国家和区域生态安全、建设生态文明发挥着重要作用。中国有苏铁属植物约20种，均被列为国家一级重点保护野生植物，其中50%被列入了极小种群野生植物名录。四川攀枝花市建立了以攀枝花苏铁(*C. panzhihuaensis*)为主要保护对象的国家级自然保护区，云南普渡河的攀枝花苏铁分布区被纳入云南轿子雪山国家级自然保护区(席辉辉等, 2022)。野生东北红豆杉及其赖以生存的针阔混交林被纳入黑龙江穆棱东北红豆杉国家级自然保护区进行保护。张则瑾等(2018)整理了120种极小种群野生植物的高精度分布图，发现国家级自然保护区对极小种群野生植物分布区的平均覆盖率为21.5%，省级自然保护区的平均覆盖率为10.9%，有14%的物种未受到任何国家级或省级自然保护区覆盖。云南省有21种国家重点保护野生植物及极小种群野生植物分布在59个国家级、省级

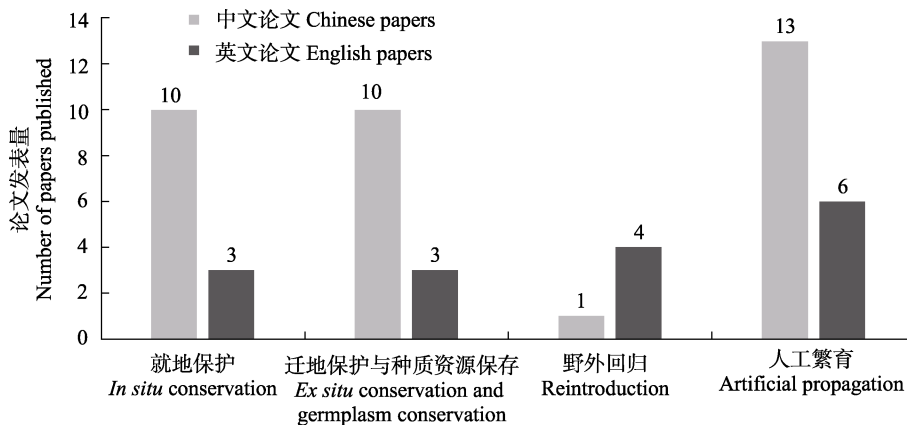


图3 极小种群野生植物保育实践研究涉及方面及文献数量

Fig. 3 Aspects and quantities of literatures on conservation practice of Wild Plants with Extremely Small Populations

自然保护区之外(王勇等, 2018)。广西已建立了各类自然保护区78个, 覆盖了82%的重点保护野生植物, 但部分物种的大多数分布点还位于保护区之外, 已被保护的部分种群所在生境破碎化严重或生境质量较差, 无法阻止种群数量的持续下降(王双玲等, 2011)。

由于极小种群野生植物种群生境面积小、破碎化程度高, 在很多情况下被受到严重破坏的环境所包围, 或者位于人口稠密、人类活动频繁的地区, 建立大面积的自然保护区是不现实的, 一个有效的解决办法是建立保护小区或微保护区。作为由县级及以下人民政府设立的面积较小的保护区(点), 自然保护小区面积一般不超过1,000 ha, 但对于保护国家或地方重点保护的分布范围较为狭窄的野生动植物群落及栖息地具有重要意义(崔国发, 2013)。深圳市梅林水库建立了仙湖苏铁(*C. fairylakea*)保护小区(Feng et al, 2021)。云南西双版纳分布的142种兰科植物中有44种位于青石寨自然保护小区内, 有42种位于银厂自然保护小区内(Liu et al, 2015)。基于极小种群野生植物云南蓝果树的保护小区建设实践, 杨文忠等(2016)探讨了保护小区规划的原则、内容、程序以及管理机构设置和运行机制, 为制定极小种群野生植物保护小区建设方案提供了指导和参考。

3.2 迁地保护与种质资源保存

作为最古老的保护策略之一, 迁地保护能够为珍稀濒危植物在其自然栖息地以外的特定区域提供生长和繁殖所需的条件。随着生境丧失、人类采伐和气候变化影响的加剧, 迁地保护的需求不断增长(Abeli et al, 2020)。迁地保护与就地保护相辅相成, 通过在人为干预和精细管护下保护、研究、评价和利用植物多样性, 不仅是收集和保存珍稀濒危植物种质资源的重要方式, 也是植物回归引种及野生种群恢复重建的材料保障(Westwood et al, 2020)。

对于极小种群野生植物来说, 通过迁地保护收集和保存种质资源, 为就地保护和野外回归提供了至关重要的备份。云南省已对61种极小种群野生植物开展了迁地保护; 昆明植物园极小种群野生植物专类园迁地保存了44种极小种群植物物种, 部分物种已开花结实; 中国西南野生生物种质资源库保存了极小种群野生植物种子20种94份、DNA材料28种

156份(孙卫邦等, 2019)。华东师范大学收集了包括水杉、东北红豆杉、天目铁木等9种极小种群物种在内的种质资源1,500份, 并在湖北利川建立了种质资源圃。十三五重点研发计划“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究”在不同气候区建立了8处迁地保护示范基地, 迁地保存了14种极小种群物种的27,215株个体(臧润国和黄继红, 2020)。

植物迁地保护是一个长期的过程。迁地保护种群是否能够在自然条件下完成从“种子到种子”的生活史全过程, 是迁地效果评价的重要标准之一(He, 2002)。深圳仙湖植物园于2002年建立了“国家苏铁种质资源保护中心”, 目前已收集、保存全球苏铁类植物2科10属240余种, 迁地保护的部分物种已经可以完成生活周期(席辉辉等, 2022)。将仅分布于我国新疆阿勒泰地区的盐桦(*Betula halophila*)迁地保护到山东烟台, 发现其在烟台地区适应性良好, 第3年即能开花结果(黄睿智等, 2020)。基于11个植物园的植物迁地保护的生存适应与开花结果统计, 发现植物生长适应良好的占48%, 中等的占40%, 差的占12%; 已开花的种类占38%, 结果的种类仅占24%(许再富等, 2008)。迁地保护的目的是建立一个能够应对和适应环境变化并且完成自我维持和更新的种群, 但迁地保护的个体数有限导致的遗传漂变、自交衰退等问题, 可能使迁地种群无法长期延续(Enblin et al, 2011)。我国植物园目前保存的珍稀濒危植物, 大多数种子都来自个别自然种群和少数母株, 而且其中40%–60%的物种是在植物园间相互引种的, 此外其中45%的物种仅保存了1–5株个体(许再富等, 2008)。通过比较迁地种群和野生种群的生活史特征和遗传多样性差异, 来评价迁地保护的有效性和合理性十分必要。比较黄梅秤锤树迁地保护种群与野生种群的果实性状, 发现迁地保护种群与野生种群果实重量差异不显著, 果实形态性状的种内变异程度不低于野生种群, 表明该物种的迁地保护基本成功(刘梦婷等, 2018)。荟萃分析表明, 由于不完善的取样策略以及迁地保护过程中的遗传侵蚀, 大部分迁地保护种群不能有效涵盖其野生种群的遗传变异。当迁地保护样本数不少于30或50时, 迁地保护种群与野生种群的遗传多样性才没有表现出显著差异(Wei & Jiang, 2021)。因此, 未来迁地实践中必须采取全面采样的策略, 对于已有的迁地

种群进行周期性的遗传多样性检测和适应性评价，必要时补充新的个体。

云南林业厅基于保护实践，提出了极小种群野生植物的“近地保护” (*near situ conservation*)方法，即在物种现有分布区/点附近选择气候、生境和群落相似的自然或半自然地段建立人工保护点(许再富和郭辉军, 2014)。由于该方法也是将保护对象转移到其自然栖息地以外并进行人工管护，本文将其归为迁地保护的一种形式。云南省对云南蓝果树、华盖木、西畴青冈、巧家五针松、滇桐(*Craigia yunnanensis*)等9种极小种群野生植物开展了近地保护试验，发现近地保护种群的成活率和生长情况良好(孙卫邦等, 2019)。近地保护方法已被认为是我国极小种群野生植物主要拯救性保护措施之一(许再富和郭辉军, 2014)。中国科学院西双版纳热带植物园迁地保护了38种国家重点保护植物，其中适应性良好的占总数的92%，已开花结果的占84% (许再富等, 2012)，证明近地保护是一种有效而资源投入较小的方法，这一结果也强调了植物园应注重当地地区系成分植物的引种、栽培和保护。

3.3 野外回归

鉴于全球物种和自然栖息地的加速消失，目前对破碎化栖息地的被动保护是不够的(Heywood, 2017)。野外回归是野生植物种群重建的重要途径，作为就地保护和迁地保护之间的桥梁以及迁地保护的最终目标，其保护效果超过了单一的物种保护措施(Ren et al, 2020)。在人类世，保护的的未来在于栖息地的恢复和大规模的植物回归(Volis, 2018a)。作为克服生境丧失、破碎化和繁殖隔离等方法，回归已成为完整的物种恢复计划的一个重要组成部分(Dalrymple et al, 2012)。

回归已在越来越多的珍稀濒危植物保护实践中得到应用。云南省目前建立了“极小种群野生植物回归自然试验示范研究基地”，成功开展了华盖木、毛果木莲、西畴青冈、漾濞槭等极小种群物种的野外回归工作(孙卫邦等, 2019)。“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究”项目组建立了回归示范区6处，回归了东北红豆杉、崖柏、坡垒、盐桦、瑶山苣苔(*Dayaoshania cotinifolia*)、海伦兜兰个体超过3万株。国家苏铁种质资源保护中心于2008年在广西黄连山自然保护区开展德保苏铁

(*Cycas debaoensis*)回归试验，回归5年后的调查表明，德保苏铁回归种群生长良好，17.6%的个体长出了大、小孢子叶球，利用回归居群产生的种子培育苗木约5,300株(王运华等, 2018)。截至2019年底，中国有300个植物回归项目，涉及206个物种，其中中国特有物种112种。中国科学院华南植物园负责完成的“华南珍稀濒危植物的野外回归研究与应用”项目建立了“选取适当的珍稀植物进行基础研究和繁殖技术攻关，再进行野外回归和市场化生产，实现其有效保护，同时通过区域生态规划及国家战略咨询，推动整个国家珍稀濒危植物回归工作”的模式，初步实现了珍稀濒危植物的产业化，产生了良好的生态、社会和经济效益(Ren et al, 2012)。

在自然生态系统中，植物与其他生物之间的关系极为复杂，一个新物种很难在一个稳定的群落中建立，即使这个物种曾经是该群落的组成成分(Ren et al, 2014)，珍稀濒危植物又往往生存能力和适应性较差，因此珍稀濒危植物的回归是一项高风险和高花费的工程(周翔和高江云, 2011)。回归生境的适宜性对物种生长具有重要影响，研究植物的生理生态特征对不同野外回归生境的适应性可以为评估极小种群物种回归生境的适宜性提供科学依据。不同光照条件对梓叶槭幼树形态和生理特征的影响研究表明，林缘适宜的光照条件更适合梓叶槭野外回归(张宇阳等, 2020)。人工管护可以帮助植物克服定居限制而实现成功回归。选择不同苗龄的东北红豆杉幼苗在不同生境开展野外回归试验，发现长时间低温胁迫影响了1-2年生幼苗的生长状况，而4-5年生幼苗因受动物啃食而回归效果不良，表明在回归试验点采用幼苗保护装置的必要性(徐超等, 2020)。

回归的成功标准分为短期和长期两类，前者包括个体的成活、种群的建立和扩散；后者包括回归种群的自我维持和在生态系统中发挥稳定功能等，也是回归成功的最终标准(周翔和高江云, 2011)，但这些标准对评价长寿命物种的回归成功与否可操作性不强。目前关于回归的科学监测数据非常缺乏。Liu等(2015)评估了中国154个物种的222个野外回归案例，发现仅有不到50%的案例有个体是否存活的记录，仅有30%的案例有关于个体是否开花或结果的记录。对建立的回归种群开展持续监测，并

与野生种群进行种群动态、繁殖能力、群落多样性等的比较，是评价回归地点选择适宜性、物种回归实践是否成功的可靠途径。利用高通量测序技术比较野生和回归华盖木种群根际和土壤微生物，发现二者的微生物群落组成相似，但类群的相对多度差异显著(Shen et al, 2020; Su et al, 2021)。

3.4 人工繁育

很多珍稀濒危植物具有繁殖瓶颈，繁殖过程表现出高度的脆弱性和敏感性(Baskin & Baskin, 2014)。成功繁殖对于维持种群数量，尤其是濒临灭绝物种的种群数量至关重要，因此繁殖瓶颈的突破是极小种群野生植物解濒危研究的重中之重，发展规模化扩繁技术是其保育体系的重要环节(臧润国等, 2016)。对极小种群野生植物进行高效的人工繁殖，能够扩大种群数量并将扩繁的苗木应用于迁地保护、野外回归甚至满足商品市场的需求，有利于其种质资源的保护和可持续利用(邓莎等, 2020)。

采用种子繁殖育苗是保持物种遗传多样性的有效方法，扦插、嫁接和组织培养等无性繁殖技术则可用于对有性繁殖能力低下的种类进行快速扩繁。国家重点研发计划项目“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究”对14种典型极小种群野生植物的繁殖特性和人工繁殖方法进行了研究，并利用播种技术繁殖了其中12个物种的230,000株种苗，利用扦插、嫁接和组织培养等无性繁殖技术扩繁了其中10个物种的60,365株苗木(邓莎等, 2020)。打破种子的休眠，去除其机械或化学阻碍，探索种子储存和萌发所需的光照、温度、湿度等条件，是开展人工繁育的必要手段。百山祖冷杉种子野外萌发困难，实验证明20°C/25°C的温度条件、14 d的低温分层处理、接种外生菌根等种子辅助处理手段可以提高其种子萌发率(Hu et al, 2022)。丹霞梧桐(*Firmiana danxiaensis*)属于硬实种子，播种前种子适当破皮处理可有效提高其萌发率(周小芬等, 2021)。还有些研究应用不同基质、不同种类和不同浓度的生长调节剂确定了物种扦插生根的最佳处理组合(刘俊等, 2019; 陈加利等, 2021)。至少36%的极度濒危植物物种、27%的濒危物种和35%的易危物种的种子是顽拗型(recalcitrant)种子(Wyse et al, 2018)，如广西青梅(*Vatica guangxiensis*)、狭叶坡垒

(*H. chinensis*)等极小种群物种(孙卫邦等, 2019)，这些种子无法在种子库标准的干燥/低温环境中存活；此外，虽然一些正常型(orthodox)种子耐低温和干燥，但其种子活力很难超过10年(Li & Pritchard, 2009)，这些物种采种后应及时播种育苗或者优先采用超低温技术进行保存。

3.5 保育的标准化体系

随着经济发展、资源开发规模的日益扩大，珍稀濒危植物及其生境遭受的干扰和破坏难以遏止。尽管目前已经成功挽救了部分物种(孙卫邦等, 2019)，但目前有关极小种群野生植物濒危原因和解濒危技术的研究还较为缺乏，不能满足全国极小种群野生植物拯救保护工程有效实施的科技需求(臧润国等, 2020)。基于国内外最先进的保护理论和方法，在开展大量技术实践示范基础上，建设极小种群野生植物保护和恢复的标准化技术体系，建立相应的评估管理规范，能够填补在各保育环节存在的技术空白，有助于开展并推广积极有效的保护和恢复措施。

因此，除了以上4个方面，我们还梳理了涉及极小种群野生植物的相关标准，这些标准基本归属林业部门主管。目前已建立如下8个相关的行业标准：《极小种群野生植物保护与扩繁技术规范(LY/T 2652-2016)》(臧润国等, 2015)、《极小种群野生植物保护原则与方法(LY/T 2938-2018)》(杨文忠等, 2018)、《极小种群野生植物保护技术标准综合体第1部分 就地保护及生境修复技术规程(LY/T 3086.1-2019)》(臧润国等, 2019)、《极小种群野生植物保护技术标准综合体(第2部分) 迁地保护技术规程(LY/T 3086.2-2019)》(臧润国等, 2019)、《极小种群野生植物野外回归技术规范(LY/T 3185-2020)》(李俊清等, 2020)、《极小种群野生植物种质资源保存技术规程(LY/T 3187-2020)》(臧润国等, 2020)、《极小种群野生植物苗木繁育技术规程(LY/T 3186-2020)》(臧润国等, 2020)、《极小种群野生植物水松保护与回归技术规程(LY/T 3259-2021)》(文亚峰等, 2021)。这些标准针对极小种群野生植物形成了一套全链条式的技术集成和示范体系，能够为极小种群野生植物拯救保护工程提供重要的技术支撑，同时能够带动相关生态建设和产业的规范化发展，产生良好的生态和社会效益。

4 极小种群野生植物未来保护展望

4.1 保护名录的调整和完善

极小种群野生植物保护名录是编制保护行动的依据，准确的物种界定是开展种群遗传学、保护生物学、生物地理学和进化生物学等保护研究的前提(Feng et al, 2021)。极小种群野生植物由于野外调查到的种群规模通常较小，难以对其形态特征和生活史过程进行全面考察，加上生境异质性导致不同种群存在较大的形态特征差异，以及物种间可能存在的自然杂交现象(Tao et al, 2021)，导致名录中的部分物种在分类上存在一定困难和争议，如桦木科的盐桦与其近缘种形态差异非常小，其种间界定具有不确定性。针对部分物种种间界定尚未澄清的问题，建议采用形态和分子相结合的方法，加强分类与系统发育的研究(Feng et al, 2016)。同时利用更为精细的野生种群现状及其生境条件调查数据，删去那些经过深入的野外调查发现新的分布点或种群、种群数量超过预期的物种，或已经脱离了灭绝风险的物种，对极小种群野生植物名录定期更新和完善。

4.2 种群结构的观测和预测

极小种群野生植物概念中引入了最小存活种群(MVP)这一指标，即特定物种以一定概率存活一定时间所需的最少个体数(Reed & McCoy, 2014)。MVP值可以根据物种的生物学特性以及设定的存活概率和时间，通过种群生存力分析(population viability analysis, PVA)求得(Rosenfeld, 2014)。然而我国野生植物资源监测体系尚不完善，难以及时掌握极小种群野生植物资源的动态变化。国内对特定野生植物生存力分析的研究也较少，当前对于绝大多数濒危物种只有种群分布和种群大小的粗略数据(图2)，很少有种群数量结构信息，种群可存活力的工作更少(Volis, 2018b)。MVP对于极小种群野生植物的物种选列和保护实践具有重要意义，因此应该基于对种群数量和繁殖物候的长期观测，加强对极小种群野生植物种群结构的研究和预测，根据不同物种的生物学特性和明确的保护目标(存活概率和存活时间)来确定种群可存活力。

4.3 小种群形成和恢复机制的针对性研究

鉴于极小种群物种种群数量小的特点，基于大

样本方法发展的植物种群理论并不完全适用，例如使用生态位模型或物种分布模型预测物种对全球变化的响应，通常需要20个或更多的观测样本(van Proosdij et al, 2016)。根据极小种群野生植物的分布、种群、群落、生境等调查、监测和实验数据，发展具有针对性的假说和预测模型，解释其小种群形成机制和恢复机制，是亟待突破的瓶颈(Chen et al, 2020)。其扩繁、回归、栖息地恢复等保护方法也可能与其他物种存在巨大差异，很少有可以效仿的成功案例。因此，相关保护方案必须考虑极小种群野生植物的特性，研发基于小样本的保护实践体系(臧润国等, 2016)。

4.4 特定物种的长期系统性研究

目前针对列入《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划》的120个物种开展的研究越来越多，但关于单个物种的系统性研究有待增强(孙卫邦等, 2021)。特定物种的系统性研究应包含以下内容：通过极小种群野生植物的保护基因组学和生理生态适应性研究揭示其种群进化历史和濒危原因，基于对物种生境条件、种群结构、群落组成的深入了解开展就地保护以及确定迁地地点，在分析种群遗传结构和遗传多样性的基础上开展种质资源保护以及确定迁地保护和扩繁材料的取样数量，通过物种繁殖生物学特性研究制定科学的有性和无性繁殖技术，将大规模扩繁的苗木用于迁地保护和野外回归，对迁地和回归种群开展长期监测与管护，评估与野生种群的性状表现和适应性差异，对保育效果进行评估并适当调整保护策略。物种的保育是一个长期的过程，各个环节互相支撑，离不开对特定物种的系统研究以及专项资金的长期稳定投入。

4.5 极小种群野生植物概念在国际上的推广

文献统计发现，发表在影响因子高于5.0的期刊(以2021年影响因子为标准)上的英文论文数量仅9篇，其中仅1篇论文发表于影响因子高于10.0的期刊*Trends in Plant Science*。此外，引用这些英文文章的文献中，提到极小种群野生植物概念的文章基本是国内的研究论文，从侧面反映了目前极小种群野生植物概念在国际上的影响力仍有待提高。

英文文献中，有4篇文章第一单位为国外科研机构。其中，Wade等(2016)利用英国邱园种子信息数据库(<http://data.kew.org/sid/>)收集了中国120种极小

种群野生植物的繁殖生物学信息, Solórzano等(2016)研究了墨西哥极小种群野生仙人掌白露(*Mammillaria albiflora*)的种内遗传变异及优先保护种群, Cogoni等(2021)监测了意大利撒丁岛极小种群蕨类瓶尔小草(*Ophioglossum vulgatum*)的分布、种群大小、生境和就地保护效果。著名植物学家Peter Crane对中国极小种群野生植物保护计划的实施给予了高度评价,认为该保护计划打破了理论和实践的壁垒,能长远保护灭绝风险极高的植物(Crane, 2020)。

尽管我们认为极小种群野生植物概念在国际上的认可度正在逐渐提高,但不可否认, IUCN红色名录的等级和标准是被全世界广泛接受的受威胁物种的分级标准体系,为最广泛的物种等级划分提供了明晰的框架,可能会影响极小种群概念的推广和使用。开展国际合作交流是推广极小种群野生植物概念,提升我国生物多样性保护国际影响力的重要措施。国内学者可以利用濒危物种保护方面的新理论和新方法,开展极小种群野生植物濒危机制和保育措施等的国际合作研究,加强同世界各国以及包括国际植物园保护联盟、世界自然保护联盟、英国皇家植物园邱园和爱丁堡植物园等相关国际性组织和非政府组织的交流合作,进一步推动中国在极小种群野生植物保护方面的进展。此外,作为全球生物多样性保护工作的关键区域以及《生物多样性公约》等国际公约的缔约国,在缔约方大会等备受关注的时期介绍我国极小种群野生植物拯救保护的经验和模式,也将极大提高这一概念的接受度。


5 总结


极小种群野生植物概念的提出及相关保护规划的实施,给濒危物种保护工作带来了全新的保护思路。这一崭新的保护理念在中国得到了各级政府部门和公众的广泛认可,国家及各省(市、区)均颁布了极小种群野生植物的保护规划和行动措施,各行政部门还制定了新的政策和法律法规来保护这些亟需拯救的物种(孙卫邦和徐永福, 2022)。极小种群野生植物保护项目将高质量的理论研究与实际的保护行动相结合,取得了较为成功的保护成果(Crane, 2020)。

生物多样性的消失是一个不可逆转的过程,极

小种群物种的丧失将影响其生态功能的发挥,甚至破坏整个自然生态系统。极小种群野生植物拯救保护工程的实施以及相关的研究与实践,帮助我们确保这些物种的零灭绝,使我们有幸能够欣赏、研究、了解和利用它们。自2017年以来,生物多样性保护已逐渐在中国社会主流化。2021年在中国昆明召开了联合国《生物多样性公约》第十五次缔约方大会第一阶段会议,中国启动了国家公园和国家植物园的建设,这些举措揭开了中国植物多样性保护的新篇章。中国具有独特的环境价值观和相关政策,以西方模式为基础、由国际非政府组织支持的保护项目并不完全适合中国,实施“中国特色的环境保护”更有利于保护我们国家的物种、生态系统、景观和文化多样性(Grumbine & Xu, 2011)。在政府主导下,通过完善法律法规和体制机制,加强保育研究和实践体系建设,推动公众参与,深化国际合作,为实施保护创造更有力的社会支持,极小种群野生植物也许能够拥有一个光明的未来(Yang et al, 2020)。

ORCID

许玥  <https://orcid.org/0000-0003-2414-0000>

臧润国  <https://orcid.org/0000-0001-5392-8193>

参考文献

- Abeli T, Dalrymple S, Godefroid S, Mondoni A, Müller JV, Rossi G, Orsenigo S (2020) *Ex-situ* collections and their potential for the restoration of extinct plants. *Conservation Biology*, 34, 303–313.
- Alexander HM, Foster BL, Ballantyne F, Collins CD, Antonovics J, Holt RD (2012) Metapopulations and metacommunities: Combining spatial and temporal perspectives in plant ecology. *Journal of Ecology*, 100, 88–103.
- Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. Academic Press, London.
- Bellard C, Marino C, Courchamp F (2022) Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. *Nature Communications*, 13, 2616.
- Breiner FT, Guisan A, Bergamini A, Nobis MP (2015) Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1210–1218.
- Brundrett MC, Tedersoo L (2018) Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108–1115.

- Cai KL, Mai ZT, Zeng DH, Chen WY, Liu J, Hong WJ (2018) Study on soil characteristics and differences in the distribution area of extremely small population of *Paranephelium hainanensis* community. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 38(6), 102–108. (in Chinese with English abstract) [蔡开朗, 麦志通, 曾德华, 陈伟玉, 刘俊, 洪文君 (2018) 极小种群野生植物海南假韶子群落土壤特性研究. *中南林业科技大学学报*, 38(6), 102–108.]
- Cai CN, Zhang XY, Zha JJ, Li J, Li JM (2022) Predicting climate change impacts on the rare and endangered *Horsfieldia tetratepala* in China. *Forests*, 13, 1051.
- Caughley G (1994) Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63, 215–244.
- Chen DD, Li ZQ (2020) Population viability analysis of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP): Methods, problems and prospects. *Biodiversity Science*, 28, 358–366. (in Chinese with English abstract) [陈冬东, 李镇清 (2020) 极小种群野生植物生存力分析: 方法、问题与展望. *生物多样性*, 28, 358–366.]
- Chen DD, Liao JB, Bearup D, Li ZQ (2020) Habitat heterogeneity mediates effects of individual variation on spatial species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, 20192436.
- Chen JL, Xia TF, Sun XX, Qi HS, Wang CM, Ma GY, Zheng DJ (2021) Effects of exogenous hormones on the rooting function to *Castanopsis wenchagensis*, a very small population economic plants in Hainan Province. *Molecular Plant Breeding*, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211108.1602.006.html>. (in Chinese with English abstract) [陈加利, 夏腾飞, 孙秀秀, 戚华沙, 王春梅, 马光耀, 郑道君 (2021) 外源激素对海南特有极小种群经济植物文昌锥生根的影响. *分子植物育种*, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211108.1602.006.html>.]
- Chen J, Yao L, Ai XR, Zhu J, Wu ML, Huang X, Chen SY, Wang J, Zhu Q (2020) Adaptive strategies of functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees to changing habitats. *Biodiversity Science*, 28, 296–302. (in Chinese with English abstract) [陈俊, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 吴漫玲, 黄小, 陈思艺, 王进, 朱强 (2020) 基于功能性状的水杉原生母树种群生境适应策略. *生物多样性*, 28, 296–302.]
- Chen SH, Cheng GY (2022) Prediction of potential suitable areas of *Taxus cuspidata* based on MaxEnt model. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 23, 302–310. (in Chinese with English abstract) [陈舒豪, 程广有 (2022) 基于MaxEnt模型的东北红豆杉潜在适生区预测. *北华大学学报(自然科学版)*, 23, 302–310.]
- Chen Y, Yang X, Yang Q, Li D, Long W, Luo WQ (2014) Factors affecting the distribution pattern of Wild Plants with Extremely Small Populations in Hainan Island, China. *PLoS ONE*, 9, e97751.
- Cogoni D, Fenu G, Dessì C, Deidda A, Giotta C, Piccitto M, Bacchetta G (2021) Importance of Plants with Extremely Small Populations (PSESPs) in endemic-rich areas, elements often forgotten in conservation strategies. *Plants*, 10, 1504.
- Crane P (2020) Conserving our global botanical heritage: The PSESP plant conservation program. *Plant Diversity*, 42, 319–322.
- Cui GF (2013) *Dictionary of Nature Conservology*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔国发 (2013) *自然保护区学词典*. 中国林业出版社, 北京.]
- Dalrymple SE, Banks E, Stewart GB, Pullin AS (2012) A meta-analysis of threatened plant reintroductions from across the globe. In: *Plant Reintroduction in a Changing Climate: Promises and Perils* (eds Maschinski J, Haskins KE), pp. 31–50. Island Press, Washington, DC.
- De Vos JM, Joppa LN, Gittleman JL, Stephens PR, Pimm SL (2015) Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29, 452–462.
- Deng S, Wu YN, Wu KL, Fang L, Li L, Zeng SJ (2020) Breeding characteristics and artificial propagation of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) in China. *Biodiversity Science*, 28, 385–400. (in Chinese with English abstract) [邓莎, 吴艳妮, 吴坤林, 房林, 李琳, 曾宋君 (2020) 14种中国典型极小种群野生植物繁育特性和人工繁殖研究进展. *生物多样性*, 28, 385–400.]
- Dong M, Zang RG (2022) *Studies on Populations and Conservation Biology of Rare and Endangered Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [董鸣, 臧润国 (2022) *珍稀濒危植物种群与保护生物学研究*. 科学出版社, 北京.]
- Dullinger S, Gattringer A, Thuiller W, Moser D, Zimmermann NE, Guisan A, Willner W, Plutzer C, Leitner M, Mang T, Caccianiga M, Dirnböck T, Ertl S, Fischer A, Lenoir J, Svenning J-C, Psomas A, Schmatz DR, Silc U, Vittoz P, Hülber K (2012) Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, 2, 619–622.
- Enßlin A, Sandner TM, Matthies D (2011) Consequences of *ex situ* cultivation of plants: Genetic diversity, fitness and adaptation of the monocarpic *Cynoglossum officinale* L. in botanic gardens. *Biological Conservation*, 144, 272–278.
- Enquist BJ, Feng X, Boyle B, Maitner BS, McGill BJ (2019) The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances*, 5, eaaz0414.
- Feng XY, Liu J, Gong X (2016) Species delimitation of the *Cycas segmentifida* complex (Cycadaceae) resolved by phylogenetic and distance analyses of molecular data. *Frontiers in Plant Science*, 7, 134.
- Feng XY, Wang XH, Chiang YC, Jian SG, Gong X (2021) Species delimitation with distinct methods based on molecular data to elucidate species boundaries in the *Cycas taiwaniana* complex (Cycadaceae). *Taxon*, 70, 477–491.
- Fu GL, Li TT, Zhang YH, Wen XY, Ma XC, Wu CP (2021)

- Phenological observation of the extremely small population plant *Styrax zhejiangensis*. *Bulletin of Botanical Research*, 41, 168–173. (in Chinese with English abstract) [傅国林, 李婷婷, 张晔华, 文香英, 马学初, 吴初平 (2021) 极小种群浙江安息香的物候观测. *植物研究*, 41, 168–173.]
- Gao JX, Liu XM, Zhou DQ, Ma KP, Wu Q, Li GY (2021) Some opinions on the integration and optimization of natural protected areas in China. *Biodiversity Science*, 29, 290–294. (in Chinese with English abstract) [高吉喜, 刘晓曼, 周大庆, 马克平, 吴琼, 李广宇 (2021) 中国自然保护区整合优化关键问题. *生物多样性*, 29, 290–294.]
- Garner BA, Hand BK, Amish SJ, Bernatchez L, Foster JT, Miller KM, Morin PA, Narum SR, O'Brien SJ, Roffler G, Templin WD, Sunnucks P, Strait J, Warheit KI, Seamons TR, Wenburg J, Olsen J, Luikart G (2016) Genomics in conservation: case studies and bridging the gap between data and application. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 81–83.
- Grumbine RE, Xu J (2011) Creating a conservation with Chinese characteristics. *Biological Conservation*, 144, 1347–1355.
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, Regan TJ, Brotons L, McDonald-Madden E, Mantyka-Pringle C, Martin TG, Rhodes JR, Maggini R, Setterfield SA, Elith J, Schwartz MW, Wintle BA, Broennimann O, Austin M, Ferrier S, Kearney MR, Possingham HP, Buckley YM (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16, 1424–1435.
- Han JY, Xiao HF, Gao JY (2016) Seasonal dynamics of mycorrhizal fungi in *Paphiopedilum spicerianum* (Rehb. F) Pfitzer—A critically endangered orchid from China. *Global Ecology and Conservation*, 6, 327–338.
- Hart SP, Schreiber SJ, Levine JM (2016) How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters*, 19, 825–838.
- He SA (2002) Fifty years of botanical gardens in China. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1123–1133.
- He SL, Yang Y, Du J, Meng J, Wu HZ (2016) Status of rescue and conservation on minimum population of wild plants in Yunnan Province—Based on genetic diversity analysis. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 44(6), 31–34, 38. (in Chinese with English abstract) [贺水莲, 杨扬, 杜娟, 孟静, 吴红芝 (2016) 云南省极小种群野生植物保护研究现状——基于遗传多样性分析. *安徽农业科学*, 44(6), 31–34, 38.]
- Heywood VH (2017) Plant conservation in the Anthropocene—Challenges and future prospects. *Plant Diversity*, 39, 314–330.
- Hu R, Liu YJ, Zhang JX, Xing H, Jiang S, Liu Y (2022) Auxiliary seed treatment is necessary to increase recruitment of a critically endangered species, *Abies beshanzuensis* (Pinaceae). *Forests*, 13, 961.
- Huang JH, Ma KP, Chen B (2014) Diversity and Geographic Distribution of Endemic Species of Seed Plants in China. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [黄继红, 马克平, 陈彬 (2014) 中国特有种子的多样性及其地理分布. 高等教育出版社, 北京.]
- Huang RZ, Li MG, Wei JS, Tan CQ, Li JQ (2020) Study on *ex-situ* protection of endangered species of *Betula halophila* Ching ex P. C. Li. *Plant Science Journal*, 38, 786–794. (in Chinese with English abstract) [黄睿智, 李明国, 魏景松, 谭成权, 李俊清(2020) 极小种群濒危植物盐桦迁地保护研究. *植物科学学报*, 38, 786–794.]
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2022) The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2022-07-18)
- Jiang YH (2020) Ecological Characteristics and Endangered Reason Analysis of *Horsfieldia hainanensis* Merr. as an Extremely Small Population. PhD dissertation, Central South University of Forestry and Technology, Changsha. (in Chinese with English abstract) [蒋迎红 (2018) 极小种群海南风吹楠生态学特性及濒危成因分析. 博士学位论文, 中南林业科技大学, 长沙.]
- Jin JQ, Ren FM, Xia Y, Liu ZY, Chen YH, Zhang J (2020) Research on reproductive phenology, pollination, and embryonic development of *Thuja sutchuenensis* Franch., a plant species with extremely small populations. *Plant Science Journal*, 38, 696–706. (in Chinese with English abstract) [金江群, 任风鸣, 夏鹰, 刘正宇, 陈玉茜, 张军 (2020) 极小种群野生植物崖柏的生殖物候、传粉及胚胎发育研究. *植物科学学报*, 38, 696–706.]
- Kang HM, Zhang SS, Luo T, Chen J, Yang WZ (2019) Development mechanism of anther on hermaphrodite flower in *Nyssa yunnanensis*. *Journal of West China Forestry Science*, 48(5), 63–69, 75. (in Chinese with English abstract) [康洪梅, 张珊珊, 罗婷, 陈剑, 杨文忠 (2019) 云南蓝果树两性花的花药发育机制. *西部林业科学*, 48(5), 63–69, 75.]
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 230–241.
- Li CJ, Chen YL, Yang FM, Wang DS, Song K, Yu ZX, Sun WB, Yang J (2020) Population structure and regeneration dynamics of *Firmiana major*, a dominant but endangered tree species. *Forest Ecology and Management*, 462, 117993.
- Li DZ, Pritchard HW (2009) The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends in Plant Science*, 14, 614–621.
- Li JQ, Liu YH, Zhang YY, Zang RG, Zeng SJ, Yu T, Ma WB, Tan CQ, Li MG (2020) Technical Regulation for Reintroduction of Wild Plants with Extremely Small Populations. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [李俊清, 刘艳红, 张宇阳, 臧润国, 曾宋君, 于涛, 马元宝, 谭成权, 李明国 (2020) 极小种群野生植物野外回归技术规范(LY/T 3185-2020). 中国标准出版社, 北京.]
- Li SH, Sun WB, Ma YP (2018) Current conservation status and reproductive biology of the giant tree *Rhododendron* in China. *Nordic Journal of Botany*, 36, 10.1111/njb.01999.

- Lin L, Cai L, Fan L, Ma JC, Yang XY, Hu XJ (2022) Seed dormancy, germination and storage behavior of *Magnolia sinica*, a plant species with extremely small populations of Magnoliaceae. *Plant Diversity*, 44, 94e100.
- Liu FL, Zhang Y, Wu FQ, Yang L, Long B, Shen SK (2017) Effect of autotoxicity and litter allelopathy on seed germination of *Rhododendron protistum* var. *giganteum*, a Plant Species with Extremely Small Populations in China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 1189–1195. (in Chinese with English abstract) [刘芳黎, 张越, 吴富勤, 杨柳, 龙波, 申仕康 (2017) 自毒和森林凋落物化感作用对极小种群野生植物大树杜鹃种子萌发的影响. *西北植物学报*, 37, 1189–1195.]
- Liu H, Ren H, Liu Q, Wen X, Maunder M, Gao J (2015) Translocation of threatened plants as a conservation measure in China. *Conservation Biology*, 29, 1537–1551.
- Liu H, Zhu YF, Liu X, Jiang Y, Deng SM, Ai XR, Deng ZJ (2020) Effect of artificially accelerated aging on the vigor of *Metasequoia glyptostroboides* seeds. *Journal of Forestry Research*, 31, 769–779.
- Liu J, Mai ZT, He SF, Chen WY, Luo JH (2019) Preliminary study on the breeding techniques of extremely small population of *Paranephelium hainanensis*. *Tropical Forestry*, 47(3), 17–20. (in Chinese with English abstract) [刘俊, 麦志通, 何书奋, 陈伟玉, 罗金环 (2019) 极小种群野生植物海南假韶子繁育技术初步研究. *热带林业*, 47(3), 17–20.]
- Liu MT, Wei XZ, Jiang MX (2018) Comparison of fruit traits between wild and *ex situ* populations of *Sinojackia huangmeiensis*. *Plant Science Journal*, 36, 354–361. (in Chinese with English abstract) [刘梦婷, 魏新增, 江明喜 (2018) 濒危植物黄梅秤锤树野生与迁地保护种群的果实性状比较. *植物科学学报*, 36, 354–361.]
- Long T, Wu XL, Wang Y, Chen J, Xu C, Li JW, Li JQ, Zang RG (2021) The population status and threats of *Taxus cuspidata*, a plant species with extremely small populations in China. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01495.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Lu SJ, Deng LL (1994) Ecological factors and potential distributional areas of *Pinus squamata*. *Journal of Southwest Forestry College*, 14(3), 144–148. (in Chinese with English abstract) [陆素娟, 邓莉兰 (1994) 五针白皮松的生态条件及其潜在分布区的分析. *西南林学院学报*, 14(3), 144–148.]
- Lu XH, Zang RG, Ding Y, Huang JH, Xu Y (2020) Habitat characteristics and its effects on seedling abundance of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations. *Biodiversity Science*, 28, 289–295. (in Chinese with English abstract) [路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 许玥 (2020) 极小种群野生植物坡垒的生境特征及其对幼苗多度的影响. *生物多样性*, 28, 289–295.]
- Ma YP, Chen G, Grumbine RE, Dao ZL, Sun WB, Guo HJ (2013) Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Biodiversity and Conservation*, 22, 803–809.
- Ma YP, Liu DT, Wariss HM, Zhang RG, Tao LD, Milne RI, Sun WB (2022) Demographic history and identification of threats revealed by population genomic analysis provide insights into conservation for an endangered maple. *Molecular Ecology*, 31, 767–779.
- Ma YP, Sun WB (2015) Rescuing conservation of plant species with extremely small populations (PSESP): Opportunities and challenges. *Biodiversity Science*, 23, 430–432. (in Chinese) [马永鹏, 孙卫邦 (2015) 极小种群野生植物抢救性保护面临的机遇与挑战. *生物多样性*, 23, 430–432.]
- Miraldo A, Li S, Borregaard MK, Flórez-Rodríguez A, Gopalakrishnan S, Rizvanovic M, Wang ZH, Rahbek C, Marske KA, Nogués-Bravo D (2016) An Anthropocene map of genetic diversity. *Science*, 353, 1532–1535.
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PloS Biology*, 11, e1001569.
- Peng SL, Shao H (2001) Research significance and foreground of allelopathy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 780–786. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 邵华 (2001) 化感作用的研究意义及发展前景. *应用生态学报*, 12, 780–786.]
- Qiao Q, Chen H, Xing F, Wang F, Zhong W, Wen X, Hou X (2012) Pollination ecology of *Bretschmeidera sinensis* (Hemsley), a rare and endangered tree in China. *Pakistan Journal of Botany*, 44, 1897–1903.
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened species list of China's higher plants. *Biodiversity Science*, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. *生物多样性*, 25, 696–744.]
- Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中

- 国高等植物濒危状况评估. 生物多样性, 25, 689–695.]
- Qu H, Wang CJ, Zhang ZX (2018) Planning priority conservation areas under climate change for six plant species with extremely small populations in China. *Nature Conservation*, 25, 89–106.
- Reed JM, McCoy ED (2014) Relation of minimum viable population size to biology, time frame, and objective. *Conservation Biology*, 28, 867–870.
- Ren H, Lu HF, Liu HX, Xu ZH (2020) Reintroduction of rare and endangered plants in China. In: *Conservation and Reintroduction of Rare and Endangered Plants in China* (ed. Ren H), pp. 49–107. Springer, Singapore.
- Ren H, Jian SG, Liu HX, Zhang QM, Lu HF (2014) Advances in the reintroduction of rare and endangered wild plant species. *Science China: Life Sciences*, 57, 603–609.
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- Zang RG, Huang JH (2020) Field survey data of typical Wild Plants with Extremely Small Populations. National Forestry and Grassland Data Center, CSTR: 17575.11.0220221101232.070001.V1. (in Chinese) [臧润国, 黄继红 (2020) 典型极小种群野生植物野外调查数据. 国家林业和草原科学数据中心, CSTR: 17575.11.0220221101232.070001.V1.]
- Rosenfeld JS (2014) 50/500 or 100/1000? Reconciling short- and long-term recovery targets and MVPs. *Biological Conservation*, 176, 287–288.
- Sá D, Scariot A, Ferreira JB (2020) Effects of ecological and anthropogenic factors on population demography of the harvested *Butia capitata* Palm in the Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*, 29, 7545.
- Shen QQ, Yang JY, Su DF, Li ZY, Xiao W, Wang YX, Cui XL (2020) Comparative analysis of fungal diversity in rhizospheric soil from wild and reintroduced *Magnolia sinica* estimated via high-throughput sequencing. *Plants*, 9, 600.
- Solórzano S, Arias S, Dávila P (2016) Genetics and conservation of plant species of extremely narrow geographic range. *Diversity*, 8, 31.
- Song YB, Xu L, Duan JP, Zhang WJ, Shentu XL, Li TX, Zang RG, Dong M (2020) Sex ratio and spatial pattern of *Taxus fuana*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in Tibet. *Biodiversity Science*, 28, 269–276. (in Chinese with English abstract) [宋焱彬, 徐力, 段俊鹏, 张卫军, 申屠晓露, 李天翔, 臧润国, 董鸣 (2020) 西藏极小种群野生植物密叶红豆杉种群的性比及雌雄空间格局. 生物多样性, 28, 269–276.]
- Su DF, Shen QQ, Yang JY, Li ZY, Xiao W, Wang YX, Ding ZG, Cui XL (2021) Comparison of the bulk and rhizosphere soil prokaryotic communities between wild and reintroduced *Manglietiastrum sinicum* plants, a threatened species with extremely small populations. *Current Microbiology*, 78, 3877–3890.
- Su JY, Yan Y, Li C, Li D, Du FK (2020) Informing conservation strategies with genetic diversity in Wild Plant with Extremely Small Populations: A review on gymnosperms. *Biodiversity Science*, 28, 376–384. (in Chinese with English abstract) [苏金源, 燕语, 李冲, 李丹, 杜芳 (2020) 通过遗传多样性探讨极小种群野生植物的致濒机理及保护策略: 以裸子植物为例. 生物多样性, 28, 376–384.]
- Sun WB (2013) Conservation of Plant Species with Extremely Small Populations in Yunnan: Practice and exploration. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [孙卫邦 (2013) 云南省极小种群野生植物保护实践与探索. 云南科技出版社, 昆明.]
- Sun WB (2016) Special issue for plant species with extremely small populations. *Plant Diversity*, 38, 207–258.
- Sun WB, Han CY (2015) Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP). *Biodiversity Science*, 23, 426–429. (in Chinese) [孙卫邦, 韩春艳 (2015) 论极小种群野生植物的研究及科学保护. 生物多样性, 23, 426–429.]
- Sun WB, Liu DT, Zhang P (2021) Conservation research of plant species with extremely small populations (PSESP): Progress and future direction. *Guihaia*, 41, 1605–1617. (in Chinese with English abstract) [孙卫邦, 刘德团, 张品 (2021) 极小种群野生植物保护研究进展与未来工作的思考. 广西植物, 41, 1605–1617.]
- Sun WB, Xu YF (2022) Conservation actions of plant species with extremely small populations in China. *Forest and Mankind*, (5), 22–45. (in Chinese) [孙卫邦, 徐永福 (2022) 极小种群野生植物中国的保护行动. 森林与人类, (5), 22–45.]
- Sun WB, Yang J, Dao ZL (2019) Study and Conservation of Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP) in Yunnan Province, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [孙卫邦, 杨静, 刀志灵 (2019) 云南省极小种群野生植物研究与保护. 科学出版社, 北京.]
- Sun ZM, Liu YH, Peng QT, Xu ZY, Yang YJ, Ou WH, Li ZQ (2022) Competition status and conservation suggestions for Wild Plant with Extremely Small Populations in primary communities in Hubei Province. *Biodiversity Science*, 30, 21517. (in Chinese with English abstract) [孙哲明, 刘亚恒, 彭秋桐, 徐芷妍, 杨予静, 欧文慧, 李中强 (2022) 湖北省极小种群野生植物在原生群落中的竞争地位及保护建议. 生物多样性, 30, 21517.]
- Tan SB, Hu KR, Zhao YJ, Fu XY (2014) Application of the internet of things in the conservation of Wild Plant with Extremely Small Populations in Yunnan. *Journal of Chifeng University (Natural Science Edition)*, 30(6), 35–36. (in Chinese) [谭绍斌, 胡坤融, 赵友杰, 付小勇 (2014) 物联网在云南极小种群野生植物保护中的应用研究. 赤峰学院学报(自然科学版), 30(6), 35–36.]

- Tang FL, Pan B, Zhao J, Yang YS, Wei X (2022) Investigation on the geographical distribution and habitat of wild plant species with extremely small populations, *Paphiopedilum helenae*. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 38(1), 40–44. (in Chinese with English abstract) [唐凤鸾, 盘波, 赵健, 杨一山, 韦霄 (2022) 极小种群野生植物海伦兜兰的地理分布及生境调查. 广西科学院学报, 38(1), 40–44.]
- Tang R, Li Y, Xu YL, Schinnerl J, Sun WB, Chen G (2020) *In-situ* and *ex situ* pollination biology of the four threatened plant species and the significance for conservation. Biodiversity and Conservation, 29, 381–391.
- Tao LD, Han CY, Song K, Sun WB (2020) A tree species with an extremely small population: Recategorizing the critically endangered *Acer yangbiense*. Oryx, 54, 474–477.
- Tao YQ, Chen B, Kang M, Liu YB, Wang J (2021) Genome-wide evidence for complex hybridization and demographic history in a group of *Cycas* from China. Frontiers in Genetics, 12, 717200.
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. Nature, 371, 65–66.
- van Proosdij ASJ, Sosef MSM, Wieringa JJ, Raes N (2016) Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. Ecography, 39, 542–552.
- Volis S (2016) How to conserve threatened Chinese plant species with extremely small populations? Plant diversity, 38, 45–52.
- Volis S (2018a) Plant conservation in the Anthropocene: Definitely not win–win but maybe not lose–lose? Encyclopedia of the Anthropocene, 3, 389–397.
- Volis S (2018b) Securing a future for China's plant biodiversity through an integrated conservation approach. Plant Diversity, 40, 91–105.
- Volis S, Deng T (2020) Importance of a single population demographic census as a first step of threatened species conservation planning. Biodiversity and Conservation, 29, 527–543.
- Wade EM, Nadarajan J, Yang XY, Ballesteros D, Sun WB, Pritchard HW (2016) Plant species with extremely small populations (PSESP) in China: A seed and spore biology perspective. Plant Diversity, 38, 209–220.
- Wang B, Chen G, Li CR, Sun WB (2017) Floral characteristics and pollination ecology of *Manglietia ventii* (Magnoliaceae), a plant species with extremely small populations (PSESP) endemic to South Yunnan of China. Plant Diversity, 39, 52–59.
- Wang CJ, Zhang J, Wan JZ, Qu H, Mu XY, Zhang ZX (2017) The spatial distribution of threats to plant species with extremely small populations. Frontiers of Earth Science, 11, 127–136.
- Wang SL, Tan WF, Peng DR, Li DQ, Wang HJ, Qin YH (2011) Analysis on *in situ* conservation of important species in Guangxi. Journal of Beijing Forestry University, 33(Suppl. 2), 72–78. (in Chinese with English abstract) [王双玲, 谭伟福, 彭定人, 黎德丘, 王海京, 覃永华 (2011) 广西重点物种就地保护现状分析. 北京林业大学学报, 33(Suppl. 2), 72–78.]
- Wang ST, Xu YZ, Yang T, Wei XZ, Jiang MX (2020) Impacts of microhabitats on leaf functional traits of the wild population of *Sinojackia huangmeiensis*. Biodiversity Science, 28, 277–288. (in Chinese with English abstract) [王世彤, 徐耀粘, 杨腾, 魏新增, 江明喜 (2020) 微生境对黄梅秤锤树野生种群叶片功能性状的影响. 生物多样性, 28, 277–288.]
- Wang W, Li JS (2021) *In-situ* conservation of biodiversity in China: Advances and prospects. Biodiversity Science, 29, 133–149. (in Chinese with English abstract) [王伟, 李俊生 (2021) 中国生物多样性就地保护成效与展望. 生物多样性, 29, 133–149.]
- Wang Y, Yu CY, Yang D, Yang GW, Zheng JX, Cai WJ (2018) Study on conservation gap of natural reserves in Yunnan Province. Forest Inventory and Planning, 43(4), 55–62. (in Chinese with English abstract) [王勇, 余昌元, 杨东, 杨国伟, 郑进烜, 蔡文婧 (2018) 云南省自然保护区保护空缺分析. 林业调查规划, 43(4), 55–62.]
- Wang YH, Gan JJ, Chen T, Gong YQ, Lu YZ, Li N (2018) Preliminary study on reproductive features of reintroduction population of *Cycas debaoensis*. Subtropical Plant Science, 47, 134–139. (in Chinese with English abstract) [王运华, 甘金佳, 陈庭, 龚奕青, 陆燕兆, 李楠 (2018) 德保苏铁回归种群繁殖特征的初步研究. 亚热带植物科学, 47, 134–139.]
- Wei XY, Ye YS, Lin XP, Cui YW, Zeng FY, Wang FG (2020) Population status and conservation of an extremely small population species *Euryodendron excelsum*. Chinese Journal of Plant Ecology, 44, 1236–1246. (in Chinese with English abstract) [魏雪莹, 叶育石, 林喜珀, 崔煜文, 曾飞燕, 王发国 (2020) 极小种群植物猪血木的种群现状及保护对策. 植物生态学报, 44, 1236–1246.]
- Wei XZ, Jiang MX (2021) Meta-analysis of genetic representativeness of plant populations under *ex situ* conservation in contrast to wild source populations. Conservation Biology, 35, 12–23.
- Wen YF, Zhou H, Wang YM, Wang LB, Han WJ, Xu GB, Zhou XF, Li XY, Lin XY, Wu XT, Wang MQ (2021) Technical Regulation for Conservation and Reintroduction of *Glyptostrobus pensilis*, the Wild Species with Extremely Small Population. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [文亚峰, 周宏, 王艳梅, 王利宝, 韩文军, 徐刚标, 周小芬, 李鑫玉, 林雪莹, 武星彤, 王敏求 (2021) 极小种群野生植物水松保护与回归技术规程(LY/T 3259-2021). 中国标准出版社, 北京.]
- Westwood M, Cavender N, Meyer A, Smith P (2020) Botanic garden solutions to the plant extinction crisis. Plants, People Planet, 3, 22–32.
- Windig JJ, Engelsma KA (2010) Perspectives of genomics for

- genetic conservation of livestock. *Conservation Genetics*, 11, 635–641.
- Willi Y, Van Buskirk J, Hoffmann AA (2006) Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 433–458.
- Wyse SV, Dickie JB, Willis KJ (2018) Seed banking not an option for many threatened plants. *Nature Plants*, 4, 848–850.
- Xi HH, Wang YQ, Pan YZ, Xu T, Zhan QQ, Liu J, Feng XY, Gong X (2022) Resources and protection of *Cycas* plants in China. *Biodiversity Science*, 30, 21495. (in Chinese with English abstract) [席辉辉, 王祎晴, 潘跃芝, 许恬, 湛青青, 刘健, 冯秀彦, 龚洵 (2022) 中国苏铁属植物资源和保护. *生物多样性*, 30, 21495.]
- Xia K, Fan L, Sun WB, Chen WY (2016) Conservation and fruit biology of Sichou oak (*Quercus sichouensis*, Fagaceae)—A critically endangered species in China. *Plant Diversity*, 38, 233–237.
- Xu C, Long T, Wu XL, Chen J, Liang YJ, Li JW (2020) Reintroducing effects and influencing factors of *Taxus cuspidata* population. *Journal of Beijing Forestry University*, 42(8), 34–42. (in Chinese with English abstract) [徐超, 龙婷, 吴鑫磊, 陈杰, 梁艳君, 李景文 (2020) 东北红豆杉种群的回归成效及影响因素. *北京林业大学学报*, 42(8), 34–42.]
- Xu ZF, Gao JY, Li BG, Zhou HF (2012) Comparative study on conservative efficiency of national protected plants between “Off Site” and “Near Site” Conservation. *The Botanical Gardens of China*, (15), 6–15. (in Chinese with English abstract) [许再富, 高江云, 李保贵, 周惠芳 (2012) 国家重点保护植物“迁地”与“近地”保护有效性的比较研究. *中国植物园*, (15), 6–15.]
- Xu ZF, Guo HJ (2014) Near situ conservation for wild plant species with extremely small populations. *Plant Diversity and Resources*, 36, 533–536. (in Chinese with English abstract) [许再富, 郭辉军 (2014) 极小种群野生植物的近地保护. *植物分类与资源学报*, 36, 533–536.]
- Xu ZF, Huang JY, Hu HB, Zhou HF, Meng LZ (2008) A commentary on plant *ex situ* conservation and its researches in China nearly thirty years. *Guihaia*, 28, 764–774. (in Chinese with English abstract) [许再富, 黄加元, 胡华斌, 周惠芳, 孟令曾 (2008) 我国近30年来植物迁地保护及其研究的综述. *广西植物*, 28, 764–774.]
- Yang FM, Cai L, Dao ZL, Sun WB (2022) Genomic data reveals population genetic and demographic history of *Magnolia fistulosa* (Magnoliaceae), a Plant Species With Extremely Small Populations in Yunnan Province, China. *Frontiers in Plant Science*, 13, 811312.
- Yang J, Cai L, Liu DT, Chen G, Gratzfeld J, Sun WB (2020) China’s conservation program on Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP): Progress and perspectives. *Biological Conservation*, 244, 108535.
- Yang WZ, Li YJ, Zhang SS, Yu CY, Kang HM, Shi FQ, Chen Y, Zhang KF (2016) Mini-reserve of *Nyssa yunnanensis*: The first practice of mini-reserve construction for plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Journal of West China Forestry Science*, 45(3), 149–154. (in Chinese with English abstract) [杨文忠, 李永杰, 张珊珊, 余昌元, 康洪梅, 史富强, 陈勇, 张快富 (2016) 云南蓝果树保护小区——中国首个极小种群野生植物保护小区建设实践. *西部林业科学*, 45(3), 149–154.]
- Yang WZ, Zhang SS, Kang HM, Duan ZL, Yang H, He JF, Shao JP, Zhang LS, Xiang ZY, Yuan RL, Chen ZH (2018) Principles and Methods of Conserving Wild Plant Species with Extremely Small Populations. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [杨文忠, 张珊珊, 康洪梅, 段宗亮, 杨华, 贺佳飞, 邵金平, 张良实, 向振勇, 袁瑞玲, 陈中华 (2018) 极小种群野生植物保护原则与方法(LY/T 2938-2018). 中国标准出版社, 北京.]
- Yang WZ, Xiang ZY, Zhang SS, Kang HM, Shi FQ (2015) Plant species with extremely small populations (PSESP) and their significance in China’s national plant conservation strategy. *Biodiversity Science*, 23, 419–425. (in Chinese with English abstract) [杨文忠, 向振勇, 张珊珊, 康洪梅, 史富强 (2015) 极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响. *生物多样性*, 23, 419–425.]
- Yang YZ, Ma T, Wang ZF, Lu ZQ, Li Y, Fu CX, Chen XY, Zhao MS, Olson MS, Liu JQ (2018) Genomic effects of population collapse in a critically endangered ironwood tree *Ostrya rehderiana*. *Nature Communications*, 9, 5449.
- Yao Z, Guo J, Jin CZ, Liu YB (2021) Endangered mechanisms for the first-class protected Wild Plants with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 29, 394–408. (in Chinese with English abstract) [姚志, 郭军, 金晨钟, 刘勇波 (2021) 中国纳入一级保护的极小种群野生植物濒危机制. *生物多样性*, 29, 394–408.]
- Yu DP, Li CH, Wen XY, Li XJ, Peng QX, Xie KP (2019) Flowering biological characteristics and breeding system of *Parakmeria omeiensis*. *Guihaia*, 39, 600–607. (in Chinese with English abstract) [余道平, 李策宏, 文香英, 李杰, 彭启新, 谢孔平 (2019) 峨眉拟单性木兰的开花生物学特性与繁育系统. *广西植物*, 39, 600–607.]
- Zang RG (2020) Research progress in Wild Plant with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 28, 263–268. (in Chinese) [臧润国 (2020) 中国极小种群野生植物保护研究进展. *生物多样性*, 28, 263–268.]
- Zang RG, Ding Y, Huang JH, Lu XH (2016) Technical Regulation for Conservation and Propagation of Wild Plants with Extremely Small Populations. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [臧润国, 丁易, 黄继红, 路兴慧 (2016) 极小种群野生植物保护与扩繁技术规范(LY/T 2652-2016). 中国标准出版社, 北京.]
- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely

- small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. *生态学报*, 36, 7130–7135.]
- Zang RG, Huang JH, Ding Y, Lu XH, Xu Y, Liu YH, Du F (2019) Technical Regulation for *Ex Situ* Conservation of Wild Plants with Extremely Small Populations. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [臧润国, 黄继红, 丁易, 路兴慧, 许玥, 刘艳红, 杜芳 (2019) 极小种群野生植物保护技术标准综合体第2部分 迁地保护技术规程 (LY/T 3086.2-2019). 中国标准出版社, 北京.]
- Zang RG, Huang JH, Ding Y, Xu Y, Lu XH, Qiu DY, Shao FJ (2020) Technological Regulation for Preservation of Germplasm Resources of Wild Plant with Extremely Small Populations (LY/T 3187-2020). Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [臧润国, 黄继红, 丁易, 许玥, 路兴慧, 邱德有, 邵芬娟 (2020) 极小种群野生植物种质资源保存技术规程 (LY/T 3187-2020). 中国标准出版社, 北京.]
- Zang RG, Huang JH, Lu XH, Ding Y, Xu Y, Liu YH, Du F (2019) Technical Regulation for *In Situ* Conservation and Habitat Rehabilitation of Wild Plants with Extremely Small Populations. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [臧润国, 黄继红, 路兴慧, 丁易, 许玥, 刘艳红, 杜芳 (2019) 极小种群野生植物保护技术标准综合体第1部分 就地保护及生境修复技术规程 (LY/T 3086.1-2019). 中国标准出版社, 北京.]
- Zang RG, Li JR, Huang JH, Wu KL, Ding Y, Xu Y, Lu XH (2020) Technological Regulation for Seedling Breeding of Wild Plant with Extremely Small Populations (LY/T 3186-2020). Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [臧润国, 李家儒, 黄继红, 吴坤林, 丁易, 许玥, 路兴慧 (2020) 极小种群野生植物苗木繁育技术规程 (LY/T 3186-2020). 中国标准出版社, 北京.]
- Zhang SS, Kang HM, Yang WZ (2017) Climate change-induced water stress suppresses the regeneration of the critically endangered forest tree *Nyssa yunnanensis*. *PLoS ONE* 12, e0182012.
- Zhang SS, Shi FQ, Yang WZ, Xiang ZY, Kang HM, Duan ZL (2015) Autotoxicity as a cause for natural regeneration failure in *Nyssa yunnanensis* and its implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences*, 62, 187–197.
- Zhang SS, Yang WZ, Kang HM, Nuosu NM (2018) Effects of light intensities and water conditions on growth and photosynthetic characteristics of *Nyssa yunnanensis* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, 46(3), 16–23. (in Chinese with English abstract) [张珊珊, 杨文忠, 康洪梅, 诺苏那玛 (2018) 光强和土壤含水量对云南蓝果树幼苗生长及光合特征的影响. *东北林业大学学报*, 46(3), 16–23.]
- Zhang WH, Zu YG (1998a) Investigation on the distribution area and characteristics of biology and ecology of *Adenophora lobophylla* (Campanulaceae), an endangered species. *Bulletin of Botanical Research*, 18, 209–217. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 祖元刚 (1998a) 裂叶沙参分布区域和生物生态学学习性的调查. *植物研究*, 18, 209–217.]
- Zhang WH, Zu YG (1998b) The habitat and analysis on the external endangered factors of *Adenophora lobophylla* (Campanulaceae), an endangered species. *Bulletin of Botanical Research*, 18, 218–226. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 祖元刚 (1998b) 裂叶沙参分布区域和生物生态学学习性的调查. *植物研究*, 18, 218–226.]
- Zhang XJ, Liu XF, Liu DT, Cao YR, Li ZH, Ma YP, Ma H (2021) Genetic diversity and structure of *Rhododendron meddianum*, a plant species with extremely small populations. *Plant Diversity*, 43, 472–479.
- Zhang YY, Yu T, Ma WB, Wang F, Tian C, Li JQ (2020) Physiological and morphological effects of different canopy densities on reintroduced *Acer catalpifolium*. *Biodiversity Science*, 28, 323–332. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 于涛, 马文宝, 王飞, 田成, 李俊清 (2020) 不同郁闭度对野外回归的梓叶槭幼树形态和生理特征的影响. *生物多样性*, 28, 323–332.]
- Zhang ZJ, Guo YP, He JS, Tang ZY (2018) Conservation status of Wild Plant Species with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 26, 572–577. (in Chinese with English abstract) [张则瑾, 郭焱培, 贺金生, 唐志尧 (2018) 中国极小种群野生植物的保护现状评估. *生物多样性*, 26, 572–577.]
- Zheng YL, Sun WB (2009) Seed germination of Huagaimu, a critically endangered plant endemic to southeastern Yunnan, China. *HortTechnology*, 19, 427–431.
- Zhong XJ, Guo Y, Liu CQ, Liang JX, Cao HL (2021) Study on diurnal variation of photosynthetic physiological characteristics of *Ormosia boluoensis*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 49(12), 126–128. (in Chinese with English abstract) [钟象景, 郭韵, 刘彩琴, 梁继霞, 曹洪麟 (2021) 极小种群植物博罗红豆的光合生理特征日变化研究. *安徽农业科学*, 49(12), 126–128.]
- Zhou X, Gao JY (2011) Reintroduction of rare and endangered plants: Theories and practices. *Biodiversity Science*, 19, 97–105. (in Chinese with English abstract) [周翔, 高江云 (2011) 珍稀濒危植物的回归: 理论和实践. *生物多样性*, 19, 97–105.]
- Zhou XF, Wen YF, Zhang Y, Li XY, Yan YD, Xie WY (2021) Artificial propagation of *Firmiana danxiaensis*, a wild species with extremely small population. *Hunan Forestry Science & Technology*, 48(5), 53–57. (in Chinese with English abstract) [周小芬, 文亚峰, 张原, 李鑫玉, 闫亚丹, 谢宛余 (2021) 极小种群野生植物丹霞梧桐繁育技术. *湖南林业科技*, 48(5), 53–57.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 周玉荣)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

中国生物物种编目进展与展望

江建平^{1*}, 杜诚², 刘冰^{3*}, 王科⁴, 蔡磊^{4*}, 李强⁵, 黄晓磊^{5*}

1. 中国科学院成都生物研究所两栖爬行动物多样性与保护实验室, 成都 610041; 2. 上海辰山植物园华东野生濒危资源植物保育中心, 上海 201602; 3. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 4. 中国科学院微生物研究所菌物标本馆, 北京 100101; 5. 福建农林大学植物保护学院闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002

摘要: 发现并描述地球上的生物物种, 建立可靠的生物分类系统, 编制权威且具有时效性的生物物种名录, 实现生物物种多样性信息的数字化和共享, 对于生物多样性科学研究、资源管理、科学决策和社会经济发展都有重要意义。在全球和区域层面, 生物物种编目工作越来越被重视, 也取得了一些可喜的进展。为反映中国生物物种编目工作近些年取得的成绩, 本文联合各相关类群的专家, 分别总结了脊椎动物、昆虫和其他无脊椎动物、植物、菌物等主要类群的物种编目进展情况, 并就将来如何更好地促进生物编目工作的开展提出了展望。现有数据显示, 中国已记录哺乳动物698种, 鸟类1,450种, 爬行类586种, 两栖类611种, 淡水鱼类1,591种, 高等植物38,493种(其中维管植物35,379种), 菌物约27,900种, 但尚无全面的包括所有昆虫和无脊椎动物的物种名录。近10年, 中国新增维管植物5个新科、86个新属、2,090个新种、374个新记录; 新增菌物新物种4,679个, 隶属于36纲140目438科1,372属。

关键词: 生物多样性; 分类学; 物种名录; 数字化

江建平, 杜诚, 刘冰, 王科, 蔡磊, 李强, 黄晓磊 (2022) 中国生物物种编目进展与展望. 生物多样性, 30, 22531. doi: 10.17520/biods.2022531.

Jiang JP, Du C, Liu B, Wang K, Cai L, Li Q, Huang XL (2022) Bio-inventory in China: Progress and perspectives. Biodiversity Science, 30, 22531. doi: 10.17520/biods.2022531.

Bio-inventory in China: Progress and perspectives

Jianping Jiang^{1*}, Cheng Du², Bing Liu^{3*}, Ke Wang⁴, Lei Cai^{4*}, Qiang Li⁵, Xiaolei Huang^{5*}

1 *Herpetological Biodiversity and Conservation Laboratory, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041*

2 *Eastern China Conservation Centre for Wild Endangered Plant Resources, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602*

3 *State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

4 *Fungarium, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101*

5 *State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002*

ABSTRACT

Background: Bio-inventory practices, including discovering and describing species, establishing reliable biological classification systems, compiling authoritative and timely species catalogues, and digitizing and sharing biodiversity information, are of great significance for biodiversity studies, biodiversity resource management, science-based policy-making, and social and economic development.

Review results: In this article, based on a comprehensive review on literature and public databases, we summarize the progress of bio-inventory work on vertebrates, insects and other invertebrates, plants, and fungi in China in recent years. We also share perspectives for future bio-inventory work. Available data show that in China there are at least 698 recorded mammal species, 1,450 bird species, 586 reptile species, 611 amphibian species, 1,591 freshwater fish species, 38,493 higher plant species (including 35,379 vascular plant species), and about 27,900 fungi species, but there are no species catalogues for all Chinese insects and other invertebrates. In the last decade, 5 new families, 86 new genera, 2,090 new species and 374 new records of vascular plants, and 4,679 new fungi species belonging to 36 classes, 140

收稿日期: 2022-09-17; 接受日期: 2022-11-01

基金项目: 科技基础资源调查专项(2018FY100400)和中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: jiangjp@cib.ac.cn; liubing@ibcas.ac.cn; cail@im.ac.cn; huangxl@fafu.edu.cn

orders, 438 families and 1,372 genera, have been reported in China.

Perspectives: Bio-inventory is growing in importance at the global and regional levels, and encouraging progress has been made in this field in China. However, new species descriptions for invertebrates and fungi, catalogues of many organismal groups, and digitization and integration of biodiversity information are especially needed in future research.

Key words: biodiversity; taxonomy; species catalogue; digitization

物种是生物分类学、生态学、进化生物学等众多研究领域的基本单元,物种数量是衡量生物多样性丰富程度的重要指标,物种名录则是生物多样性的本底数据。因此,发现并描述地球上的生物物种,建立可靠的生物分类系统,编制权威且具有时效性的生物物种名录,对于生物多样性科学研究、资源管理、科学决策和社会经济发展都有重要意义。尤其在生物多样性急剧丧失这一全球性问题的背景下,生物物种编目的重要性越发凸显。生物物种编目的主要内容包括发表新物种或开展分类系统厘定,出版类群或地区物种名录,以及在物种名录基础上的更多生物多样性信息的数字化等。

在全球和国家层面,生物编目主要是开展生物物种名录的编制和生物类群志书的编研。比如,《中国植物志》《中国动物志》和《中国孢子植物志》分别于1959年、1962年和1973年启动编写。其中,80卷126册5,000多万字的《中国植物志》已于2004年出版完成,共记载我国301科3,408属31,142种植物的科学名称、形态特征、生态环境、地理分布、经济用途和物候期等,是目前世界上最大型、植物种类最丰富的一部巨著。《中国动物志》尚在编写过程中,截至2022年10月已出版173卷,涉及的类群包括原生动物(4卷)、鱼类(13卷)、两栖动物(3卷)、爬行动物(3卷)、鸟类(13卷)、哺乳动物(3卷)、昆虫(74卷)和其他无脊椎动物(60卷),每卷册均包含物种名称、形态描述、观察标本、生物学、地理分布、分类讨论、图版等信息。截至2021年6月,在全国102个单位370位作者历经48年的共同努力下,《中国孢子植物志》,包括《中国海藻志》《中国淡水藻志》《中国真菌志》《中国地衣志》《中国苔藓志》等5个分志,已出版113卷册,记录孢子植物424科2,255属19,652种。实际上,众多科学家每年借助学术期刊等载体发表大量新的物种,基于这些散布的文献资料,编研地区或类群的物种名录,是需要持续开展的工作。

将生物物种名录等生物多样性信息数字化并共享,也具有重要的意义。2001年6月,一些国际组织和不同国家的科学家发起建立了综合性、权威性的全球物种在线数据库——全球生物物种名录(Catalogue of Life, <https://www.catalogueoflife.org>)。截至2020年4月,该数据库共收录现生物种1,820,800个,已灭绝物种38,093个,包括物种名称、分类地位、地理分布、同物异名等信息。我国于2007年启动编写《中国生物物种名录》(<https://www.sp2000.org.cn/CoLChina>),由中国科学院生物多样性委员会负责组织国内外分类学家参与编写,2008年4月正式发布了《中国生物物种名录》第一版的光盘版和网络版,之后按年度更新。2022年版《中国生物物种名录》共收录物种及种下单元138,293个,其中动物68,172个、植物46,725个、真菌17,173个,每个物种均包括物种名、分类地位、同物异名、地理分布和相关文献等信息(中国科学院生物多样性委员会, 2022)。

为相对细致地反映我国生物物种编目工作进展,本文联合不同生物类群的专家,分别总结了脊椎动物、昆虫和其他无脊椎动物、植物、菌物等主要类群的物种编目进展情况,并就将来如何更好地促进生物编目工作的开展提出了展望。

1 脊椎动物物种编目进展

1.1 哺乳类

随着新物种不断在中国被发现,哺乳动物记录数不断增加。寿振黄(1962)记录了中国哺乳动物12目52科180属405种,郑昌林(1986)统计有13目54科210属509种,谭邦杰(1992)的《哺乳动物分类名录》记录12目53科191属461种,王玉玺和张淑云(1993)记录14目57科211属544种,Nowak (1999)在*Walker's Mammals of the World*第6版中记录中国哺乳动物共12目52科240属560种,王应祥(2003)的《中国哺乳动物物种和亚种分类名录与分布大全》记录了中国哺乳

动物13目55科235属607种, 潘清华等(2007)在《中国哺乳动物彩色图鉴》中记录了中国哺乳动物13目58科242属645种, Smith等(2009)在*A Guide to the Mammals of China*中记录了中国哺乳动物14目53科240属585种, 蒋志刚等(2015)、蒋志刚等(2017)分别记录中国哺乳动物12目55科245属673种和13目56科248属693种。魏辅文等(2021)组织全国有关专家基于系统发生关系的分类系统原则, 对中国兽类物种有效性进行了充分慎重的确认和讨论, 形成我国现阶段兽类分类系统及名录, 有12目59科254属686种。此项工作之后, 哺乳类还有少数新物种或国家新记录的发表, 如在2020年有新种4种新记录1种(王斌等, 2021), 在2021年有新种5种和新记录2种(江建平等, 2022)。因此, 我国哺乳类已知物种数698种, 占世界哺乳动物已知6,596种(Mammal Species of the World, <https://www.mammaldiversity.org>, v1.9, released 1 April 2022)的10.4%。

1.2 鸟类

20世纪的中国鸟类名录的编制工作主要是在郑作新院士领导下开展的。其中1964年出版的《中国鸟类系统检索》收录鸟类1,140种(郑作新, 1964), 1976年《中国鸟类分布名录》记录1,166种(郑作新, 1976), 1987年《中国鸟类区系纲要》记录鸟类1,186种(郑作新, 1987), 《中国鸟类种和亚种分类名录大全》第一版记录1,253种(郑作新, 1994), 第二版记录1,253种(郑作新, 2000)。

进入21世纪以来, 约翰·马敬能等(2000)出版了《中国鸟类野外手册》, 记录1,329种。郑光美院士主编了《中国鸟类分类与分布名录》及其修订版(郑光美, 2005, 2011, 2017), 其中2005年该书的第一版收录鸟类1,331种, 第二版增加到1,371种; 第三版收录1,445种, 隶属于26目109科, 为目前我国鸟类物种多样性最权威、最系统的编目。此后, 鸟类还有少数新物种或国家新记录的发表, 如2020年有新种1种(王斌等, 2021), 2021年有新种1种和新记录3种(江建平等, 2022)。世界鸟类已知10,906种(Birds of the World, <https://www.birdsoftheworld.org>), 因此, 我国鸟类已知物种占全世界已知物种数的10.5%。

1.3 爬行类

最早全面而系统记录中国爬行动物的《中国爬行动物系统检索》(赵尔宓等, 1977)收录4目(鳄目、

龟鳖目、蜥蜴目、蛇目) 21科103属316种。《中国两栖爬行动物鉴定手册》(田婉淑和江耀明, 1986)记录3目(将蜥蜴目与蛇目合并为有鳞目) 23科107属380种, 在*Herpetology of China* (Zhao & Adler, 1993)中记录4目23科121属387种。《中国动物志·爬行纲》(1-3卷)记录3目25科127属399种(张孟闻等, 1998; 赵尔宓等, 1998, 1999)。《中国爬行纲动物分类厘定》(蔡波等, 2015)系统梳理了中国爬行动物的编目研究进展, 结果表明中国爬行纲动物已知3目30科132属462种。之后, 王凯等(2020)通过整理新发表的分类学研究及先前名录遗漏的部分早期文献, 更新了截至2019年底中国现生本土爬行动物物种名录, 共记录现生本土爬行动物3目35科135属511种。2020年又有新种30种和新记录4种发表(王斌等, 2021), 2021年有新种31种和新记录10种发表(江建平等, 2022)。目前我国爬行类已知共586种, 占世界爬行类已知物种数(11,733种, <http://www.reptile-database.org>)的5.0%。

1950年后开始陆续有中国专家发现新种新属, 尤其随着国家建设的发展, 交通变得更加便利, 国家对野外科考支持力度增加, 新研究方法不断出现和应用, 研究队伍不断壮大, 使得新种不断得以发现且逐年增加, 并在20世纪80年代和21世纪10年代达到不同的小高峰(图1A)。

1.4 两栖类

最早完整记录中国两栖动物的《中国两栖动物系统检索》(胡淑琴等, 1977)记录3目11科35属204种。此后, 《中国两栖爬行动物鉴定手册》(田婉淑和江耀明, 1986)记录3目11科36属220种, 《中国两栖动物检索》(费梁等, 1990)记录3目11科58属279种, *Herpetology of China* (Zhao & Adler, 1993)记录3目11科43属274种, 《中国两栖动物图鉴》(费梁, 1999)记录3目11科59属302种, 《中国两栖动物检索及图解》(费梁等, 2005)记录3目11科59属336种, 《中国动物志·两栖纲》(1-3卷, 费梁等, 2006, 2009a, b)共记录11科61属355种, 《中国两栖动物及其分布彩色图鉴》(费梁等, 2012)记录3目13科81属398种, 《中国生物物种名录(第二卷): 动物·脊椎动物(IV)·两栖纲》(江建平等, 2020)记录3目14科88属475种(截至2018年底), 王凯等(2020)记录3目13科62属515种(截至2019年底)。截至2022年7月20日, 中国两栖类

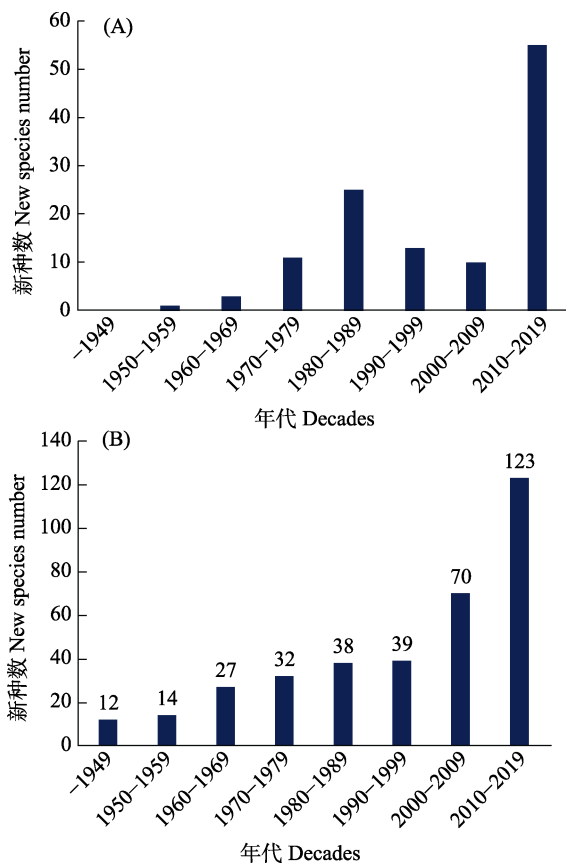


图1 中国爬行类(A)和两栖类(B)各年代新种数
Fig. 1 New species of reptiles (A) and amphibians (B) discovered in China in each decade

网站(<https://amphibiachina.org>)收录3目13科73属611种, 占世界两栖类已知物种数(8,526种, Amphibian Species of the World, <https://amphibiansoftheworld.amnh.org>)的7.2%。

新中国成立以来, 中国两栖类物种数量呈现不断增加的趋势(图1B), 从20世纪中叶最初的10余种, 到20余种、30余种; 进入21世纪后, 新物种的发现速度明显加快, 2000–2009年达到70种, 2010–2019年超过100种, 达到123种。此后, 在2020年有新种41种和新记录4种(王斌等, 2021), 2021年有新种28种发表(江建平, 2022)。

1.5 淡水鱼类

李思忠(1981)对我国的淡水鱼类进行区划研究时, 以不入海水区作为划分淡水鱼类的标准, 统计的纯淡水鱼类数量为13目33科209属709种及58个亚种, 另外河口及过河口洄游性鱼类约有9目21科36属64种, 即共约831种和亚种(含洄游性鱼类)。成庆泰和郑葆珊(1987)在《中国鱼类系统检索》中记

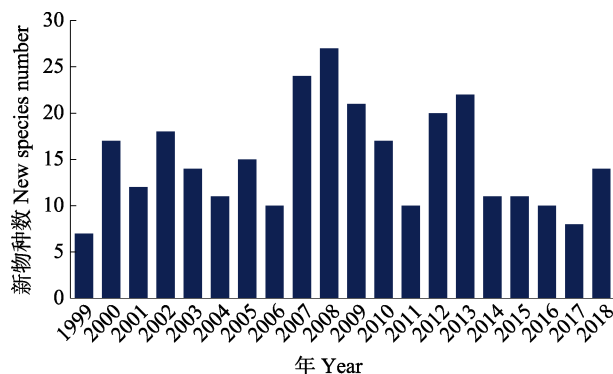


图2 1999–2018年中国淡水鱼类新种发表数统计
Fig. 2 New species of freshwater fishes discovered in China during 1999–2018

录我国鱼类282科1,077属2,831种, 其中淡水鱼类仅798种。朱松泉(1995)在《中国淡水鱼类检索》中统计中国淡水鱼类共19目52科270属1,023种。曹亮等(2016)记载1,443种。《中国生物物种名录(第二卷): 动物·脊椎动物(V)·鱼类》(张春光等, 2020)记录4纲52目339科1,576属5,058种(包括亚种)(海洋鱼类截至2014年, 内陆鱼类截至2018年), 其中内陆鱼类1,400多种, 包括引入类群8目17科21属26种。

近20年来, 除个别年份外, 中国淡水鱼类每年发表的新种均在10种以上(图2)。此外, 2020年有24种新种发表(王斌等, 2021), 2021年有15种新种发表(江建平, 2022)。据最新统计, 中国的淡水鱼类共有1,591种, 隶属18目57科292属(张鸞和曹文宣, 2021), 约占世界已知淡水鱼类物种数(17,768种; Eschmeyer & Fong, 2019)的9.0%。中国鱼类物种总数至少有4,804种(张鸞和曹文宣, 2021), 占世界鱼类已知物种数(35,000种, FishBase)的13.7%。

1.6 脊椎动物多样性编目的数字化

随着计算机技术的发展、国际互联网平台的建设和推广应用, 国际国内有关专家都在不断努力推进脊椎动物多样性编目信息化工作。全球范围内, 已有哺乳类、鸟类、爬行类、两栖类、鱼类物种多样性方面的专门网站, 比如Mammal Species of the World (<https://www.mammaldiversity.org>)、Birds of the World (<https://www.birdsoftheworld.org>)、IOC World Bird List (<https://www.worldbirdnames.org>)、The Reptile Database (<https://www.reptile-database.org>)、Amphibian Species of the World (<https://www.amphibiansoftheworld.amnh.org>)、FishBase (<https://www.fishbase.org>)。

www.fishbase.us)、World of Fishes (<https://www.worldfish.de>)等。国内目前鸟类相关网站有“中国观鸟记录中心” (<https://www.birdreport.cn>), 两栖类相关网站有“中国两栖类” (<https://www.amphibiachina.org>), 但尚无哺乳类、爬行类和鱼类的物种多样性信息专门网站。在国内也有一些综合性的脊椎动物物种信息网站, 如中国动物主题数据库(<https://www.zoology.csdb.cn>), 该库是目前国内覆盖动物类群比较全面、引用比较多的数据库, 包括脊椎动物代码数据库、动物物种编目数据库、动物名称数据库, 也有综合性子库(动物志数据库)。

2 昆虫和其他无脊椎动物物种编目进展

常见的无脊椎动物包含节肢动物、软体动物、环节动物、棘皮动物和刺胞动物等, 其物种数量约占全球动物类群总数的90%以上(May, 1988)。很多无脊椎动物(如昆虫)体型较小, 表型可塑性高, 基于形态特征的物种鉴定相对比较困难, 而且大量新物种的发表及分类阶元的变动和修订使得对无脊椎动物的编目工作变得非常棘手(Costello et al, 2013)。尽管如此, 在相关类群分类学家的持续努力下, 我国无脊椎动物编目工作不断向前推进, 极大促进了中国动物分类学和区系研究的发展(李俊洁和黄晓磊, 2022)。

中国无脊椎动物编目工作的起步阶段大约在20世纪30、40年代。1935–1941年胡经甫先后出版了共6卷的《中国昆虫名录》(*Catalogus Insectorum Sinensium*) (Wu, 1935–1941), 首次总结了我国当时已知昆虫物种达24目19,000多种。近几十年我国无脊椎动物编目工作进展快速, 期间出版了共55册的《中国经济昆虫志》, 134册关于无脊椎动物类群的《中国动物志》, 还有一些特定类群的志书, 比如《中国灰蝶志》(王敏和范晓凌, 2002)、《中国蝟目昆虫》(陈树椿和何允恒, 2008)、《中国木虱志》(李法圣, 2011)、《中国生物物种名录·蜘蛛目》(李枢强和林玉成, 2016)、正在编写和出版中的《中国甲虫名录》系列丛书(林美英和杨星科, 2019)等。

近年来中国每年仍有大量昆虫和蜘蛛等无脊椎动物新物种发表。基于《生物多样性》期刊近两年出版的“中国新物种专题”统计, 2020年共发表中国昆虫新物种1,322种、蜘蛛新物种210种, 2021年共

发表昆虫新物种1,603种、蜘蛛新物种266种。新种发表数量的持续增长暗示我国仍有大量的无脊椎动物物种多样性有待发现。

2.1 编目和名录类文献的发表趋势

昆虫和蜘蛛占据了无脊椎动物物种多样性的大多数, 相关类群文献发表情况可以从某种程度上反映物种分类和编目进展情况。在Web of Science数据库, 以检索式“(insect OR spider) AND China AND new species”和“(insect OR spider) AND China AND (catalogue OR inventory)”分别检索到19,279篇文献(出版年在1945–2022)和360篇文献(出版年在1968–2022), 分析发现近20年来发表新物种的文献数量不断增长, 且近10年来均超过1,000篇(图3A); 而综合名录和编目类文献数量却明显不足, 每年仅有几十篇(图3B)。在中国知网, 以“昆虫 + 编目/名录”和“蜘蛛 + 编目/名录”作为检索词共检索到768篇相关文献(出版年在1952–2022) (图3C), 虽然近20年来昆虫和蜘蛛名录中文文献的发量较几十年前有明显增加, 但每年平均也仅几十篇。

从文献检索分析可以发现, 我国昆虫和蜘蛛等无脊椎动物的新物种论文发表数量逐年稳定增加, 促进了我国无脊椎动物分类学和区系研究的发展, 但类群或地区综合性名录类文献的发表数量却一直偏低。另外, 无脊椎动物类群的《中国动物志》出版速度近些年也有所减缓, 近10年的出版量仅有上个10年的约60%, 近15年的出版量仅有上个15年的40%。

目前尚没有研究预测全球无脊椎动物物种的地理分布情况(Stork, 2018), 但是生物多样性纬度梯度学说表明, 热带地区的物种多样性最高, 随着纬度的增加, 生物多样性逐渐降低(Mittelbach et al, 2007)。我国不同省份无脊椎动物编目工作相关论文的发表也有类似格局。基于以上中国知网的文献检索发现, 除去以中国整体为对象的论文, 贵州省的物种名录工作最多, 为44篇, 其次是江西(40)、广西(34)、云南(31)和浙江(29) (图4), 体现出地区名录工作主要集中在中国南方亚热带及热带地区, 相似格局在《中国生物物种名录》2022版中也得到体现。一些省份已经出版了地方昆虫名录, 比如《广西昆虫名录》(张永强等, 1992)、《宁夏昆虫名录》(王希蒙等, 1992)、《河南昆虫名录》(申效诚, 1993)、浙

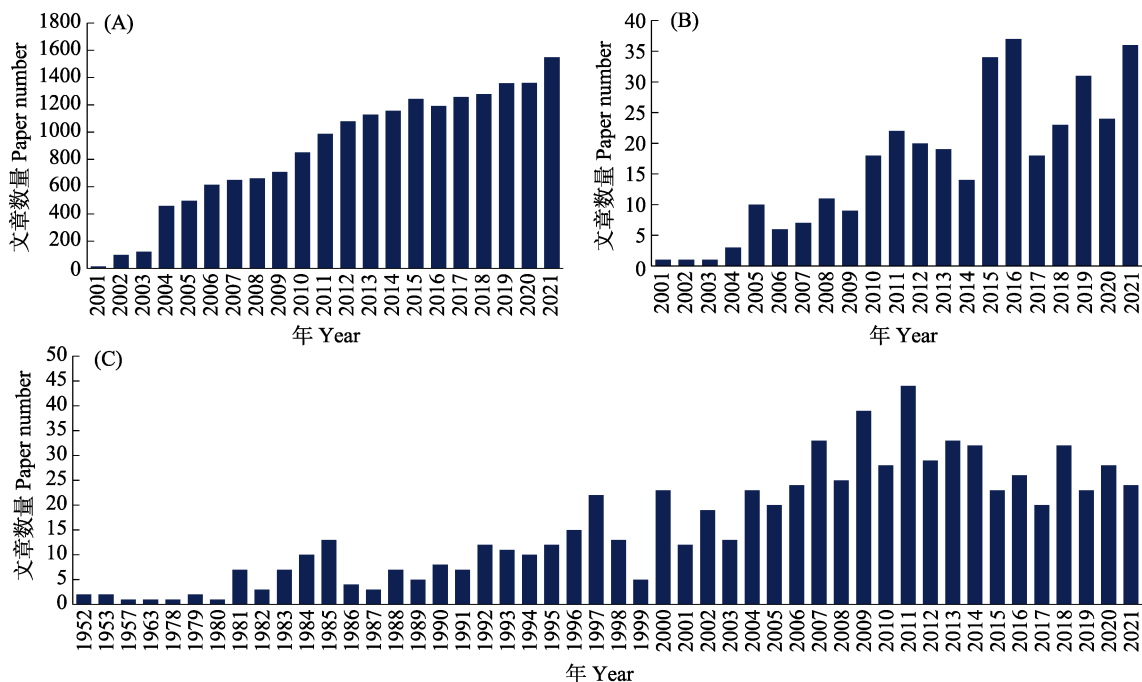


图3 昆虫和蜘蛛新物种及编目文章发表情况。(A)以检索式“(insect OR spider) AND China AND new species”在Web of Science检索的文章数量;(B)以检索式“(insect OR spider) AND China AND (catalogue OR inventory)”在Web of Science检索的文章数量;(C)以“昆虫 + 编目/名录”和“蜘蛛 + 编目/名录”为关键词在中国知网检索的文章数量。

Fig. 3 Trends of published papers on new species and inventory of insects and spiders. (A) The Web of Science retrieval results using terms (insect OR spider) AND China AND new species; (B) The Web of Science retrieval results using terms (insect OR spider) AND China AND (catalogue OR inventory); (C) The CNKI retrieval results using terms (insect OR spider) AND (catalogue OR inventory)

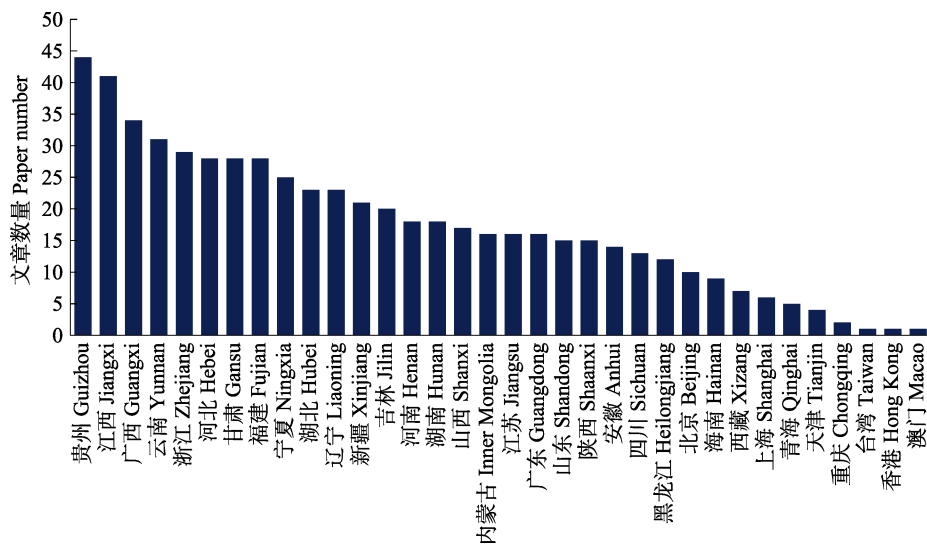


图4 以“昆虫 + 编目/名录”和“蜘蛛 + 编目/名录”为关键词在中国知网检索的文章在不同省区的分布(除去全国性名录)
Fig. 4 The geographical distribution of papers retrieved from CNKI using terms (insect OR spider) AND (catalogue OR inventory)

江昆虫名录》(方志刚和吴鸿, 2001)等, 不过近10年新的地方性昆虫名录出版较少。

2.2 编目工作的类群差异

《中国生物物种名录》近10年间无脊椎动物总

物种数的增加几乎均是由节肢动物贡献的, 其他类群如环节动物门、刺胞动物门、棘皮动物门、软体动物门的物种数量几乎没有变化; 其中节肢动物物种数由2015年的17,362种增加到2022年的50,061

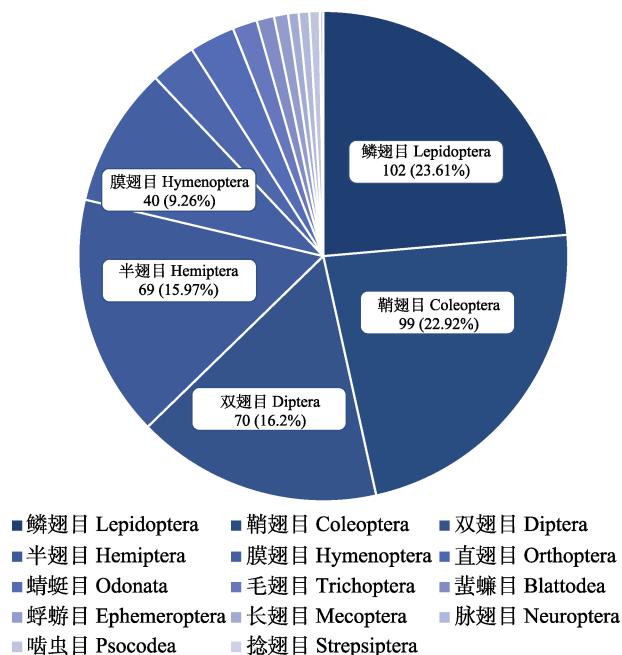


图5 以“昆虫 + 编目/名录”为关键词在中国知网检索的不同昆虫类群文章数

Fig. 5 The taxonomic distribution of papers retrieved from CNKI using terms insect AND (catalogue OR inventory)

种。基于以上在中国知网的文献检索,发现不同昆虫类群编目和名录类论文的数量呈现明显差异,其中鳞翅目和鞘翅目相关论文占了46.53%,昆虫纲物种最多的5个目(鞘翅目、鳞翅目、双翅目、膜翅目、半翅目)的相关论文一共占了87.96% (图5)。

2.3 无脊椎动物多样性编目数字化进展

近10年来,世界无脊椎动物物种名录和分布记录的数字化进展明显。全球生物物种名录数据库目前已收录节肢动物1,139,540种,相较于2011年收录的909,316种,增长了25.32%。2011年,全球生物多样性信息网络数据库(Global Biodiversity Information Facility, GBIF; <https://www.gbif.org>)共收录节肢动物分布记录92,197,020条、物种462,182个,2021年则增加到158,626,523条、500,419个,10年间分别增长了72.05%和8.27%。

中国无脊椎动物多样性编目信息的数字化也取得了明显的进展。《中国生物物种名录》2015年版收录中国无脊椎动物22,990种和1,901个种下单元;2022年最新版收录的无脊椎动物物种数相较2015年翻了一番,共有16门42纲146目1,256科55,685种和2,422个种下单元,其中节肢动物(如昆虫和蜘蛛)约占所有无脊椎动物总数的90%。GBIF

数据库中中国节肢动物的数据也有明显增加,2011年GBIF数据库仅收录中国无脊椎动物分布记录112,597条、物种12,789个,2021年则增长到222,853条、19,059个,增幅分别为97.92%和49.03%。

3 近10年植物物种编目进展

3.1 世界维管植物多样性概貌

根据World Plants (WP; <https://www.worldplants.de>)和Plants of the World Online (POWO; <https://powo.science.kew.org>)的最新统计,全球约有125万个维管植物名称,其中被接受的维管植物物种有354,009种(万霞和张丽兵, 2022),还有学者认为世界维管植物可能有369,054种,并且还处于上升状态(钱宏等, 2022)。这些数据的估算与国际上多个全球植物数据库的长期维护有关,特别是World Flora Online (WFO; <https://www.worldfloraonline.org>)、Plants of the World Online、World Checklist of Vascular Plants (WCVP; <https://wcvp.science.kew.org>)、The Leipzig Catalogue of Vascular Plants (LCVP; <https://idata.idiv.de/ddm/Data/ShowData/1806>)和World Plants等,这些数据库虽然或多或少存在一些问题,但整体上涵盖了世界已知植物的全面信息(钱宏等, 2022)。

由于经常被认为生物多样性水平较高的一些热带地区国家(如哥伦比亚、印度尼西亚)没有完整的植物志或植物名录,加之新物种的发表也呈动态变化,所以世界各国的植物物种数量较难排序。李春香和苗馨元(2016)认为中国维管植物的数量略低于巴西,排名世界第二,但随着热带地区各国植物研究的不断深入和发现,中国维管植物物种数量排名可能会下降。

英国皇家植物园(邱园)根据国际植物名称索引(International Plant Names Index, IPNI, <https://www.ipni.org>)的统计,认为全球维管植物新物种发现的热点地区分别是热带美洲、热带亚洲和大洋洲等3个地区,巴西、澳大利亚和中国则是新物种发表最多的3个国家(Willis & Bachman, 2016; Willis, 2017; Antonelli et al, 2020)。事实上2019年起中国维管植物新物种发表数量已超越了巴西,成为全球发现植物新物种最多的国家(杜诚等, 2021),而澳大利亚则从2016年开始新物种发现数量明显减少,2020年甚

至跌出前10名之外(Antonelli et al, 2020; 万霞和张丽兵, 2021)。

3.2 中国植物新种发表趋势

中国的植物物种编目工作近年来得到了长足发展,《中国生物物种名录》自2018年起实现了年度更新,各种新发表、发现的研究成果甚至私人通讯的信息都能够及时地汇总进入名录,供国内外学者研究应用(刘冰和覃海宁, 2022)。《中国生物物种名录》植物部分是基于106位中国植物分类学者提供的一手数据汇总而成的植物名称数据库,其数据与国际数据库World Flora Online、IPNI、Tropicos等相比有着明显的优势:(1)包含了中国高等植物的所有大类群;(2)能够完整地收录新发表的植物类群和中国植物新记录信息;(3)完全基于中国植物完整的一手文献数据,数据可靠性更高;(4)部分分类群的处理参考国内学者的处理意见(杜诚等, 2021; 刘冰和覃海宁, 2022)。

新千年以来中国的维管植物仍然以较高的数量被发表,自2012年至今的10年间,各种文献报道了2,720个中国维管植物新分类群,包括5个新科、86个新属、2,090个新种、276个新种下等级,此外还有374种植物在中国首次被记录。平均每年发表209个新种、发现37.4个物种新记录,分子证据的使用率从2012年的6.2%上升到2021年的38.4%,近10年有了较大的提升(图6)。

外国学者发表或参与发表中国植物新种占比在2012–2021年间平均为13.0%,较2000–2011年间平均占比31.9%有显著的下降,部分年份甚至低于5%,这与*Flora of China*编写完成后外国学者研究兴趣的转移有关(图7)。中国学者在近10年本土植物

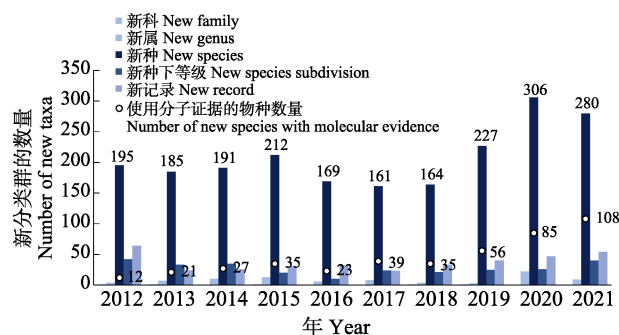


图6 2012–2021年中国维管植物新分类群的发表情况
Fig. 6 Number of Chinese vascular plants described as new to science from 2012 to 2021



图7 2012–2021年发表中国维管植物新物种的作者情况
Fig. 7 The status of authors of Chinese new vascular plant species published from 2012 to 2021

类群调查方面占据了优势地位,外国学者多为合作和补充,极少有独立研究中国植物的外国团队,这与1949年之前形成了鲜明的对比。截至2021年,中国已记载高等植物483科4,275属38,493种7,507个种下等级,其中维管植物323科3,643属35,379种7,259个种下等级。

3.3 中国植物新种的类群多样性

近10年发表的2,090个植物新物种隶属于131科534属。发表新物种较多的10个科是兰科、苦苣苔科、荨麻科、毛茛科、菊科、小檗科、禾本科、天门冬科、鳞毛蕨科、豆科,其余121个科发表了剩余937个新种,有64个科发表了3个以下的新物种。发表新物种较多的10个属是楼梯草属(*Elatostema*)、报春苣苔属(*Primulina*)、小檗属(*Berberis*)、风毛菊属(*Saussurea*)、秋海棠属(*Begonia*)、蜘蛛抱蛋属(*Aspidistra*)、凤仙花属(*Impatiens*)、耳蕨属(*Polystichum*)、马铃苣苔属(*Oreocharis*)、翠雀属(*Delphinium*),其余524个属发表了剩余的1,536个新种,有410个属发表了3个以下的新物种(表1)。热带、亚热带石灰岩、高山、亚高山丰富的下层植被类群是学者的关注热点,特别是兰科、苦苣苔科等观赏价值较高的类群。

3.4 中国植物新种的地理分布

近10年发表的中国维管植物新种、国家级新记录种主要分布在云南、广西、四川、西藏等西南省区(图8)。云南省发现了中国植物新种的27.4%、新记录种的34.5%,是中国维管植物新发现数量最多的省份,排名靠前的4个省份共发表了1,329个新种,

表1 2012–2021年中国维管植物新种发表最多的10个科和属

Table 1 Top 10 families and genera in which new species of vascular plants from China were described from 2012 to 2021

科名 Family	新物种数量 New species number	属名 Genus	新物种数量 New species number
兰科 Orchidaceae	223	楼梯草属 <i>Elatostema</i>	104
苦苣苔科 Gesneriaceae	218	报春苣苔属 <i>Primulina</i>	86
荨麻科 Urticaceae	136	小檗属 <i>Berberis</i>	70
毛茛科 Ranunculaceae	126	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	48
菊科 Asteraceae	122	秋海棠属 <i>Begonia</i>	47
小檗科 Berberidaceae	77	蜘蛛抱蛋属 <i>Aspidistra</i>	44
禾本科 Poaceae	75	凤仙花属 <i>Impatiens</i>	44
天门冬科 Asparagaceae	64	耳蕨属 <i>Polystichum</i>	44
鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	58	马铃薯苔属 <i>Oreocharis</i>	34
豆科 Fabaceae	54	翠雀属 <i>Delphinium</i>	33
其他121科 Other 121 families	937	其他524属 Other 524 genera	1,536

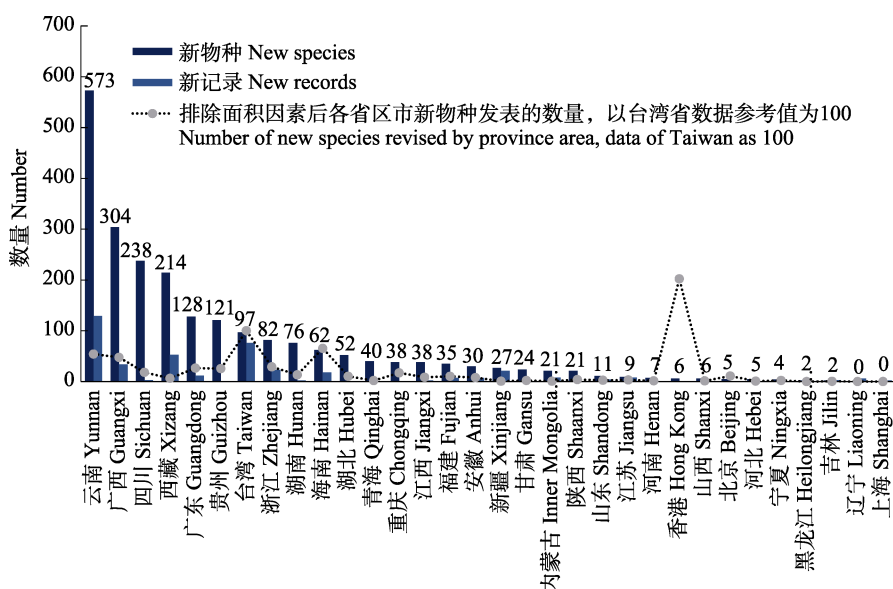


图8 2012–2021年间中国各省区发表的维管植物新物种和国家级新记录物种数量

Fig. 8 The provincial number of Chinese new and newly recorded vascular plants published from 2012 to 2021

占全国总数的63.6%。排除面积因素，中国植物单位面积发现物种最多的省份是台湾和海南这两个位于东南部的岛屿省份。可见南部的两个大岛屿和西南地区的热带及亚热带山地仍然是中国生物多样性的热点地区(香港因为面积太小造成数据失真而未纳入分析)。

4 近10年菌物物种编目进展

4.1 全球菌物新种

2012–2021年，全球共发现了23,286个菌物新种，全球已知菌物从10年前的126,221种增加到目前的149,507种(本章节数据来自Fungal Names,

<https://nmdc.cn/fungalnames/>，数据获取于2022年8月9日)，增长率达到18.49%。近10年来，每年新发表物种数量稳步增加(图9)，以2016年为界，2012–2015年年均发现1,843种，而2016年以来，年均新发表物种达2,652种，增长了43.90%。在2020年，全球共发现3,100个新物种，是历史上发表菌物新物种数量最多的一年。全球参与上述菌物新物种发表的学者有7,173位，10年间，每年参与新物种发表的作者数量逐年增加，从1,200人增加到1,750人，增幅达20.83% (图9)。

上述新物种隶属于3界19门66纲252目856科4,346属，囊括了广义菌物的各个主要类群，包含真

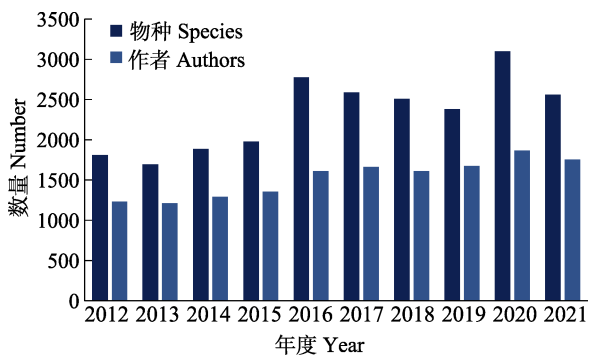


图9 近10年世界菌物新物种及命名作者数量
Fig. 9 New species and authors of fungi in the world in the last decade

菌22,798种、卵菌217种、黏菌161种、网黏菌5种、微孢子103种和集胞菌2种。在真菌界中, 97.93%的物种隶属于担子菌门(7,056种)和子囊菌门(15,269种), 剩余473种隶属于壶菌门、毛霉门、芽枝霉门等真菌基部类群。按照类群统计, 近十年间发现新物种最多的类群是伞菌(丝膜菌科、红菇科和丝盖伞科)和小型子囊菌(丛赤壳科、曲霉科、球腔菌科)。除此之外, 共有1,974个新种的科级分类地位未定, 占新物种总数的8.48%, 说明菌物类群的高阶分类系统还远未澄清, 有待在今后进一步开展研究。

4.2 中国菌物新种

近10年间, 发现自中国的菌物新物种有4,679种, 占同期全球新物种总数的20.09% (表2)。参与全球菌物新种发表的中国学者有1,212人, 占全球新种命名作者总数的16.90%。中国菌物分类学和多样性研究在这10年间取得了长足发展, 每年发现的新物种数量从250种增加到750种, 命名作者数量从130人增加到360人。当前每年发现的菌物新物种数量和参与的命名作者数量较10年前增加了两倍左右(图10)。尤其在2021年, 中国共发现了753个新种, 占该年度全球总数的29.40%, 物种总数和贡献比率均创历史最高。

中国发现的菌物新物种隶属于3界10门36纲140目438科1,372属, 包含了广义菌物类群中的真菌4,625种、卵菌29种、黏菌17种和微孢子8种。在真菌界中, 包含子囊菌门2,775种、担子菌门1,797种和53种真菌基部类群。近10年世界关注的热点类群是小型子囊菌(丛赤壳科、曲霉科)、伞菌(丝膜菌科和红菇科)和地衣型真菌(文字衣科), 而中国新物种发现最多的类群是木生真菌(刺革菌科和多孔菌

表2 近10年发现菌物新物种最多的20个国家

Table 2 Top 20 countries with most new fungal species discovered in the last decade

国家 Country	大洲 Continent	新物种数 Number of new species	占全球的比例 Percentage to the world (%)
中国 China	亚洲 Asia	4,679	20.09
美国 USA	北美洲 North America	1,758	7.55
泰国 Thailand	亚洲 Asia	1,640	7.04
巴西 Brazil	南美洲 South America	1,485	6.38
澳大利亚 Australia	大洋洲 Oceania	1,409	6.05
印度 India	亚洲 Asia	909	3.90
意大利 Italy	欧洲 Europe	859	3.69
西班牙 Spain	欧洲 Europe	683	2.93
法国 France	欧洲 Europe	639	2.74
南非 South Africa	非洲 Africa	513	2.20
日本 Japan	亚洲 Asia	501	2.15
韩国 Korea	亚洲 Asia	409	1.76
德国 Germany	欧洲 Europe	399	1.71
新西兰 New Zealand	大洋洲 Oceania	396	1.70
俄罗斯 Russia	欧洲 Europe	362	1.55
加拿大 Canada	北美洲 North America	295	1.27
厄瓜多尔 Ecuador	南美洲 South America	267	1.15
墨西哥 Mexico	北美洲 North America	265	1.14
荷兰 The Netherlands	欧洲 Europe	257	1.10
英国 UK	欧洲 Europe	218	0.94

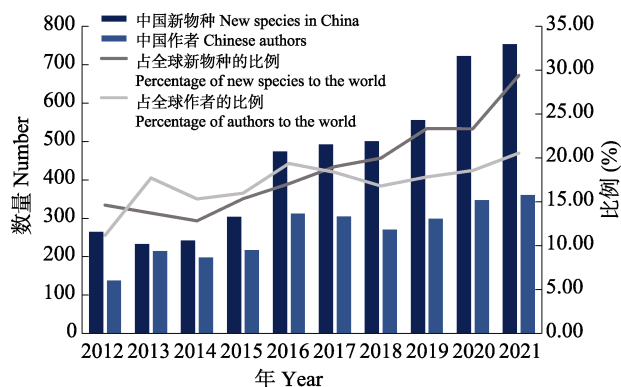


图10 近10年中国菌物新种及命名作者
Fig. 10 New species and authors of fungi in China in the last decade

科)和伞菌(牛肝菌科和红菇科)。

4.3 新种模式产地

近10年间, 全球菌物新物种的发现地来自于包括南北极在内的185个国家和地区。亚洲发现的新物种最多, 有9,335种, 占全球的40.09%。而东亚、南亚和东南亚地区是新物种发现的热点地区, 该地区的中国、泰国、印度、日本和韩国等五个国家一

共发现了8,138个新物种, 占亚洲的87.18%、占全球总数的34.95% (图11, 表2)。

按国家统计, 近10年来, 中国始终为年度发现菌物新种最多的国家, 共发现4,679个菌物新物种, 是排名第二的美国的2.66倍。接下来依次是泰国、巴西、澳大利亚和印度。这些国家的共同特点是国土面积辽阔, 国土普遍位于适宜多数菌物生长的温带、亚热带和热带地区, 再加之分类学研究具备一定的积累和发展, 多年以来均位居新物种发现最多的国家行列。紧随前六位之后的意大利、西班牙、法国、南非、日本、韩国等国, 同样处于温带地区, 不过国土面积相对有限, 物种多样性较低, 但其菌物分类学研究基础雄厚, 仍可发现500种以上的新物种(表2)。

4.4 菌物多样性信息的数字化

得益于2011年第18届国际植物学大会上通过的 *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code)* (McNeill et al, 2012), 菌物成为首个正式引入新名称注册机制的生物类群。自2013年以来, 每一个新发表的菌物新分类单元名称都必须在规定的菌物名称信息库 (Fungal Name, Index Fungorum和Mycobank) 进行登记注册(Kirk等, 2011), 这一规定是对菌物多样性信息数字化的极大助力。近10年来, 上述菌物名称信息库新增各类型菌物新命名数据46,950条, 有效记

录了菌物新分类单元发表的情况和分类地位变动。

此外, 在一些全球综合性生物多样性数据库中, 菌物数据在10年间也呈现爆发式增长。GBIF数据库当前收录的菌物分布数据量为26,275,178条(数据获取于2022年8月9日), 而2012–2021年间新增的数据达8,394,447条, 占历史总数据量的近1/3, 年均新增80万条数据。全球生物物种名录的菌物数据来自于 Index Fungorum, 其在2011年仅收录菌物44,468种和1,153个种下单元, 与当时已知的全球菌物物种多样性有接近65%的缺口。10年来, 该网站已收录菌物物种146,154种, 对已知物种的覆盖度达到97%以上(数据获取于2022年8月9日)。

4.5 中国菌物多样性编目

近10年间, 中国菌物多样性编目取得了突破性进展。2011年之前, 《中国生物物种名录》中没有收录菌物物种记录。2011年, 在中国科学院生物多样性委员会的支持下, 中国菌物名录数据库在中国科学院微生物研究所建立, 正式开启了中国菌物多样性的数字化编目工作(王科等, 2020)。10年来, 该数据库共收集中国文献记载的菌物记录36万条, 自2012年开始向《中国生物物种名录》提供菌物物种数据。截至目前, 已完成17,173种菌物的数字化编目。依托于这项工作, 我国已知的菌物多样性得以初步统计, 截至2018年我国分布的菌物有3界15门56纲192目585科3,534属27,900种及种下单元(Fang

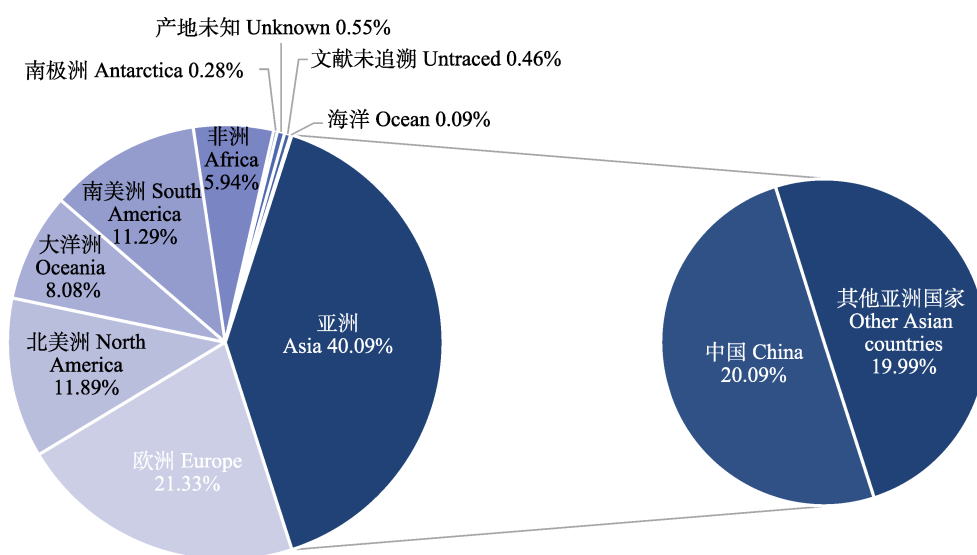


图11 近10年菌物新物种所属大洲分布

Fig. 11 The number of new fungal species discovered from each continent in the last decade

et al, 2018)。

在志书编研方面, 作为“三志”之一的《中国孢子植物志》自1973年启动编研以来, 其中与菌物相关的两个分志《中国真菌志》和《中国地衣志》已完成了68卷的编写和出版。在2012–2021年期间, 全国菌物学者共编撰了27卷, 占总卷数的39.71%, 为36科473属3,467种菌物完成了编目。

2018年, 中国科学院与生态环境部联合发布了《中国生物多样性红色名录——大型真菌卷》, 是我国首部菌物类群的红色名录, 共收录9,302个物种, 其中97种被评为受威胁物种, 为我国菌物多样性保护提供了重要的基础数据(姚一建等, 2020)。

5 展望

由于我国不同生物类群的研究历史和积累程度存在差异, 在将来的生物物种编目工作中, 各自也将有不同的内容侧重。

脊椎动物方面, 物种多样性调查和发现新物种的重点类群应是冷血脊椎动物(包括爬行类、两栖类、鱼类)。从近些年新物种的分布和分类技术的应用来看(王斌等, 2021; 江建平等, 2022), 重点调查区域应聚焦西南山地、华南和华东地区, 分子系统学方法将继续支撑新物种的发现和系统发育关系的解析, 图像和声纹识别物种也将是今后需加强的工作。植物方面, 除了中国维管植物新类群、新记录的持续发现外, 期待有更多的针对专科专属的分类学研究和修订, 依据新分类系统的省级多样性编目的更新, 以及新版省级植物志的出版。

菌物方面, 虽然全球菌物物种的描述速度逐渐加快, 但相比于预测的220–380万全球菌物物种多样性(Lücking et al, 2021), 已发现和描述的物种仍低于10%, 因此在未来一段时间, 加快菌物新物种发现仍是菌物分类学家的主要工作。同时, 菌物的高阶分类单元仍存在较多变化, 大量新物种尚处于高阶分类单元未定的状况, 也需要逐步修订和完善菌物分类系统。从研究类群来看, 我国乃至世界均侧重于对菌物核心类群子囊菌和担子菌的研究, 而对于基部类群和真菌界以外广义菌物类群的研究较少, 需在今后研究中加以重视。

昆虫和其他无脊椎动物虽然具有极丰富的多样性, 但与脊椎动物和植物相比, 仍有很大比例的



未知物种有待发现和描述, 这也将是未来很长时期的主要工作。众多无脊椎动物类群具有很高的多样性及较小的体型, 为分类工作的可靠性带来较大挑战, 导致物种更频繁的分类变动, 因此除了描述新物种外, 开展物种有效性和类群分类系统的校对和厘定是非常值得关注的工作。同时由于无脊椎动物多样性研究的开展程度在我国不同地理区域、不同类群间存在较大差别, 未来的研究应注意加强地区和类群间的平衡。

此外, 应进一步加强各生物类群物种编目信息的数字化工作。昆虫和其他无脊椎动物的数字化工作前期开展较为薄弱, 应该是未来需重点加强的类群, 其物种编目信息的数字化将大大提高生物多样性信息平台的数据体量和共享程度。对于前期数字化工作开展较好的脊椎动物和植物来说, 借助公共数据平台实现更为及时的信息数字化和共享应该是更为重要的工作。

如何实现物种编目、地理分布和其他生物多样性信息的整合, 实现不同平台之间的交互连接, 也是将来工作应考虑的问题。比如目前中国生物物种名录建设更多关注的是物种分类名录本身, 如果能与正在建设的中国国家标本资源平台(National Specimen Information Infrastructure, NSII; <https://www.nsii.org.cn>)等具有其他侧重的平台实现信息链接, 或者在不同平台基础上形成更加整合性的物种信息平台, 并能够更加开放地让众多分类学家编辑和更新信息, 将为生物多样性信息化的发展提供更大助力。

致谢: 在整理该文过程中, 得到蔡波、王斌、陈蔚涛、温知新、张德志、张鹞、李保国、张正旺等同志在资料和数据上的支持, 谨此致以衷心感谢!

ORCID

江建平  <https://orcid.org/0000-0002-1051-7797>
杜诚  <https://orcid.org/0000-0003-2972-0805>
刘冰  <https://orcid.org/0000-0002-6086-253X>
王科  <https://orcid.org/0000-0002-5153-8498>
蔡磊  <https://orcid.org/0000-0003-4084-1202>
黄晓磊  <https://orcid.org/0000-0002-6839-9922>

参考文献

Antonelli A, Fry C, Smith RJ, Simmonds MSJ, Kersey PJ,

- Pritchard HW, Abbo MS, Acedo C, Adams J, Ainsworth AM, and other 201 authors (2020) State of the World's Plants and Fungi 2020. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Cai B, Wang YZ, Chen GY, Li JT (2015) A revised taxonomy for Chinese reptiles. *Biodiversity Science*, 23, 365–382. (in Chinese with English abstract) [蔡波, 王跃招, 陈跃英, 李家堂 (2015) 中国爬行纲动物分类厘定. *生物多样性*, 23, 365–382.]
- Cao L, Zhang E, Zang CX, Cao WX (2016) Evaluating the status of China's continental fish and analyzing their causes of endangerment through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 24, 598–609. (in Chinese with English abstract) [曹亮, 张鹏, 臧春鑫, 曹文宣 (2016) 通过红色名录评估研究中国内陆鱼类受威胁现状及其成因. *生物多样性*, 24, 598–609.]
- Chen SC, He YH (2008) Phasmatodea of China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [陈树椿, 何允恒 (2008) 中国螞蟓目昆虫. 中国林业出版社, 北京.]
- Cheng QT, Zheng BS (1987) Systematic Key to Fishes of China (I, II). Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰, 郑葆珊 (1987) 中国鱼类系统检索(上、下册). 科学出版社, 北京.]
- Cheng TH (1964) Systematic Key to Birds of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑作新 (1964) 中国鸟类系统检索. 科学出版社, 北京.]
- Cheng TH (1976) Checklist of Birds in China, 2nd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑作新 (1976) 中国鸟类分布名录(第二版). 科学出版社, 北京.]
- Cheng TH (1987) A Synopsis of the Avifauna of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑作新 (1987) 中国鸟类区系纲要. 科学出版社, 北京.]
- Cheng TH (1994) A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑作新 (1994) 中国鸟类种和亚种分类名录大全. 科学出版社, 北京.]
- Cheng TH (2000) A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds, 2nd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑作新 (2000) 中国鸟类种和亚种分类名录大全(第二版). 科学出版社, 北京.]
- Costello MJ, May RM, Stork NE (2013) Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339, 413–416.
- Du C, Liu J, Ye W, Liao S, Ge BJ, Liu B, Ma JS (2021) Annual report of new taxa and new names for Chinese plants in 2020. *Biodiversity Science*, 29, 1011–1020. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅, 葛斌杰, 刘冰, 马金双 (2021) 中国植物新分类群、新名称2020年度报告. *生物多样性*, 29, 1011–1020.]
- Eschmeyer MN, Fong JD (2019) Species of Fishes by Family/Subfamily. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Fang R, Kirk PM, Wei JC, Li Y, Cai L, Fan L, Wei TZ, Zhao RL, Wang K, Yang ZL, Li TH, Li Y, Phurbu-Dorji, Yao YJ (2018) Country focus: China. In: State of the World's Fungi (ed. Willis KJ), pp. 48–55. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Fang ZG, Wu H (2001) A Checklist of Insects from Zhejiang. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [方志刚, 吴鸿 (2001) 浙江昆虫名录. 中国林业出版社, 北京.]
- Fei L (1999) Atlas of Amphibians in China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [费梁 (1999) 中国两栖动物图鉴. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Fei L, Hu SQ, Ye CY, Huang YZ (2006) Fauna Sinica•Amphibia (1): General Accounts of Amphibia, Gymnophiona, Urodela. Science Press, Beijing. (in Chinese) [费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭 (2006) 中国动物志•两栖纲(第一卷): 总论, 蚓螈目, 有尾目. 科学出版社, 北京.]
- Fei L, Hu SQ, Ye CY, Huang YZ (2009a) Fauna Sinica•Amphibia (2): Anura. Science Press, Beijing. (in Chinese) [费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭 (2009a) 中国动物志•两栖纲(第二卷): 无尾目. 科学出版社, 北京.]
- Fei L, Hu SQ, Ye CY, Huang YZ (2009b) Fauna Sinica•Amphibia (3): Anura•Ranidae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭 (2009b) 中国动物志•两栖纲(第三卷): 无尾目•蛙科. 科学出版社, 北京.]
- Fei L, Ye CY, Huang YZ, Jiang JP, Xie F (2005) An Illustrated Key to Chinese Amphibians. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu. (in Chinese) [费梁, 叶昌媛, 黄永昭, 江建平, 谢锋 (2005) 中国两栖动物检索及图解. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Fei L, Ye CY, Huang YZ (1990) Key to Chinese Amphibia. Chongqing Branch, Science and Technology Literature Publishing House, Chongqing. (in Chinese) [费梁, 叶昌媛, 黄永昭 (1990) 中国两栖动物检索. 科学技术文献出版社重庆分社, 重庆.]
- Fei L, Ye CY, Jiang JP (2012) Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distributions. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu. (in Chinese) [费梁, 叶昌媛, 江建平 (2012) 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Hu SQ, Ye CY, Fei L (1977) Systematic Key to Amphibians of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [胡淑琴, 叶昌媛, 费梁 (1977) 中国两栖动物系统检索. 科学出版社, 北京.]
- Jiang JP, Cai B, Wang B, Chen WT, Wen ZX, Zhang DZ (2022) New vertebrate forms discovered in China during 2021. *Biodiversity Science*, 30, 22225. (in Chinese with English abstract) [江建平, 蔡波, 王斌, 陈蔚涛, 温知新, 张德志 (2022) 中国脊椎动物2021年度新增物种报告. *生物多样性*, 30, 22225.]
- Jiang JP, Xie F, Li C, Wang B (2020) Species Catalogue of China (Vol. 2): Animals•Vertebrates (IV)•Amphibia. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [江建平, 谢锋, 李成, 王斌 (2020) 中国生物物种名录(第二卷): 动物•脊椎动物(IV)•两栖纲. 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性(第2版). *生物多样性*, 25, 886–895.]
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Feng ZJ, Zhou KY, Liu SY, Luo ZH, Li CW (2015) China's mammal diversity. *Biodiversity Science*, 23, 351–364. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺 (2015) 中国哺乳动物多样性. *生物多样性*, 23, 351–364.]

- Kirk PM, Norvell LL, Yao YJ (2021) Changes to the Code of Nomenclature in Melbourne. *Journal of Fungal Research*, 9, 125–128. (in Chinese with English abstract) [Kirk PM, Norvell LL, 姚一建 (2021) 国际植物学墨尔本大会上命名法规的变化. *菌物研究*, 9, 125–128.]
- Li CX, Miao XY (2016) Notes on the rank of China in the world in terms of higher plant diversity. *Biodiversity Science*, 24, 725–727. (in Chinese) [李春香, 苗馨元 (2016) 浅议中国高等植物多样性在世界上的排名. *生物多样性*, 24, 725–727.]
- Li FS (2011) *Psyllidomorpha of China (Insecta: Hemiptera)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李法圣 (2011) 中国木虱志. 科学出版社, 北京.]
- Li JJ, Huang XL (2022) Progress and perspectives on insect biogeography in China. *Acta Geographica Sinica*, 77, 133–149. (in Chinese with English abstract) [李俊洁, 黄晓磊 (2022) 中国昆虫生物地理学进展与展望. *地理学报*, 77, 133–149.]
- Li SQ, Lin YC (2016) *Species Catalogue of China (Vol. 2): Animals•Invertebrates (I)•Arachnida•Araneae*. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [李枢强, 林玉成 (2016) 中国生物物种名录(第二卷): 动物•无脊椎动物(I)•蛛形纲•蜘蛛目. 科学出版社, 北京.]
- Li SZ (1981) *A Synopsis of Freshwater Fishes of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李思忠 (1981) 中国淡水鱼类的分布区划. 科学出版社, 北京.]
- Lin MY, Yang XK (2019) *Catalogue of Chinese Coleoptera (Vol. 9 Chrysomeloidea): Vesperidae, Disteniidae, Cerambycidae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [林美英, 杨星科 (2019) 中国甲虫名录(第9卷 叶甲总科): 暗天牛科, 瘦天牛科, 天牛科. 科学出版社, 北京.]
- Liu B, Qin HN (2022) Recent advances in the national inventory of higher plant species in China. *Biodiversity Science*, 30, 22397. (in Chinese with English abstract) [刘冰, 覃海宁 (2022) 中国高等植物多样性编目进展. *生物多样性*, 30, 22397.]
- Lücking R, Aime MC, Robbertse B, Miller AN, Aoki T, Ariyawansa HA, Cardinali G, Crous PW, Druzhinina IS, Geiser DM, Hawksworth DL, Hyde KD, Irinyi L, Jeewon R, Johnston PR, Kirk PM, Malosso E, May TW, Meyer W, Nilsson HR, Öpik M, Robert V, Stadler M, Thines M, Vu D, Yurkov AM, Zhang N, Schoch CL (2021) Fungal taxonomy and sequence-based nomenclature. *Nature Microbiology*, 6, 540–548.
- MacKinnon J, Phillipps K, He FQ (2000) *A Field Guide to Birds of China*. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇 (2000) 中国鸟类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- May RM (1988) How many species are there on earth? *Science*, 241, 1441–1449.
- McNeill J, Barrie FF, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud'homme Van Reine WF, Smith GF, Wiersma JH (2012) *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code)*. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315–331.
- Nowak RM (1999) *Walker's Mammals of the World*, 6th edn. Johns Hopkins University Press, Washington, DC.
- Pan QH, Wang YX, Yan K (2007) *A Field Guide to the Mammals of China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [潘清华, 王应祥, 岩崑 (2007) 中国哺乳动物彩色图鉴. 中国林业出版社, 北京.]
- Qian H, Zhang J, Zhao JC (2022) How many known vascular plant species are there in the world? An integration of multiple global plant databases. *Biodiversity Science*, 30, 22254. (in Chinese and in English) [钱宏, 张健, 赵静超 (2022) 世界上已知维管植物有多少种? 基于多个全球植物数据库的整合. *生物多样性*, 30, 22254.]
- Shaw TH (1962) *Economic Fauna of China: Mammals*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [寿振黄 (1962) 中国经济动物志: 兽类. 科学出版社, 北京.]
- Shen XC (1993) *A Checklist of Insects from Henan*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [申效诚 (1993) 河南昆虫名录. 中国农业科学技术出版社, 北京.]
- Smith A, Xie Y, Hoffmann RS, Lunde D, MacKinnon J, Wilson DE, Wozencraft WC, Gemma F (2009) *A Guide to the Mammals of China*. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [Smith A, 解焱, Hoffmann RS, Lunde D, MacKinnon J, Wilson DE, Wozencraft WC, Gemma F (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Stork NE (2018) How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth. *Annual Review of Entomology*, 63, 31–45.
- Tan BJ (1992) *A Systematic List of the Mammals*. China Medical Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [谭邦杰 (1992) 哺乳动物分类名录. 中国医药科技出版社, 北京.]
- The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (2022) *Catalogue of Life China: 2022 Annual Checklist*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院生物多样性委员会 (2022) 中国生物物种名录. 科学出版社, 北京.]
- Tian WS, Jiang YM (1986) *Identification Manual of Chinese Amphibians and Reptiles*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [田婉淑, 江耀明 (1986) 中国两栖爬行动物鉴定手册. 科学出版社, 北京.]
- Wan X, Zhang LB (2021) Global new species of vascular plants published in 2020. *Biodiversity Science*, 29, 1003–1010. (in Chinese with English abstract) [万霞, 张丽兵 (2021) 2020年发表的全球维管植物新种. *生物多样性*, 29, 1003–1010.]
- Wan X, Zhang LB (2022) Global new taxa of vascular plants published in 2021. *Biodiversity Science*, 30, 22116. (in Chinese with English abstract) [万霞, 张丽兵 (2022) 世界维管植物新分类群2021年度报告. *生物多样性*, 30, 22116.]
- Wang B, Cai B, Chen WT, Wen ZX, Zhang DZ, He SP, Lei FM, Yang QS, Jiang JP (2021) New vertebrate forms discovered in China in 2020. *Biodiversity Science*, 29, 1021–1025. (in Chinese with English abstract) [王斌, 蔡波,

- 陈蔚涛, 温知新, 张德志, 何舜平, 雷富民, 杨奇森, 江建平 (2021) 中国脊椎动物2020年新增物种. 生物多样性, 29, 1021–1025.]
- Wang K, Ren JL, Chen HM, Lü ZT, Guo XG, Jiang K, Chen JM, Li JT, Guo P, Wang YY, Che J (2020) The updated checklists of amphibians and reptiles of China. *Biodiversity Science*, 28, 189–218. (in Chinese with English abstract) [王凯, 任金龙, 陈宏满, 吕植桐, 郭宪光, 蒋珂, 陈进民, 李家堂, 郭鹏, 王英永, 车静 (2020) 中国两栖、爬行动物更新名录. 生物多样性, 28, 189–218.]
- Wang K, Zhao MJ, Su JH, Yang L, Deng H, Wang YH, Wu HJ, Li Y, Wu HM, Wei XD, Wei TZ, Cai L, Yao YJ (2020) The use of Checklist of Fungi in China database in the red list assessment of macrofungi in China. *Biodiversity Science*, 28, 74–98. (in Chinese with English abstract) [王科, 赵明君, 苏锦河, 杨柳, 邓红, 王永会, 吴海军, 李熠, 吴红梅, 卫晓丹, 魏铁铮, 蔡磊, 姚一建 (2020) 中国菌物名录数据库在大型真菌红色名录编制中的作用. 生物多样性, 28, 74–98.]
- Wang M, Fan XL (2002) Butterflies Fauna Sinica: Lycaenidae. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [王敏, 范晓凌 (2002) 中国灰蝶志. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Wang XM, Ren GD, Liu RG (1992) An Annotated Checklist of Insects from Ningxia. Shaanxi Normal University Publishing House, Xi'an. (in Chinese) [王希蒙, 任国栋, 刘荣光 (1992) 宁夏昆虫名录. 陕西师范大学出版社, 西安.]
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wang YX, Zhang SY (1993) Checklist of Mammals in China. *Wild Animals*, (2), 12–17; (3), 6–13; (4), 11–16; (5), 10–11. (in Chinese) [王玉玺, 张淑云 (1993) 中国兽类分布名录. 野生动物, (2), 12–17; (3), 6–13; (4), 11–16; (5), 10–11.]
- Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Hu YB, Ge DY, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC (2021) Catalogue of mammals in China (2021). *Acta Theriologica Sinica*, 41, 487–501. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 胡义波, 葛德燕, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春 (2021) 中国兽类名录(2021版). 兽类学报, 41, 487–501.]
- Willis KJ (2017) The State of the World's Plants Report: 2017. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Willis KJ, Bachman S (2016) The State of the World's Plants Report: 2016. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Wu CF (1935–1941) *Catalogus insectorum Sinensium*. Fan Memorial Institute of Biology, Beijing.
- Yao YJ, Wei JC, Zhuang WY, Cai L, Liu DM, Li JS, Wei TZ, Li Y, Wang K, Wu HJ (2020) Development of red list assessment of macrofungi in China. *Biodiversity Science*, 28, 4–10. (in Chinese with English abstract) [姚一建, 魏江春, 庄文颖, 蔡蕾, 刘冬梅, 李俊生, 魏铁铮, 李熠, 王科, 吴海军 (2020) 中国大型真菌红色名录评估研究进展. 生物多样性, 28, 4–10.]
- Zhang CG, Shao KT, Wu HL, Zhao YH (2020) *Species Catalogue of China (Vol. 2): Animals•Vertebrates (V)•Fishes (I and II)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春光, 邵广昭, 伍汉霖, 赵亚辉 (2020) 中国生物物种名录(第二卷): 动物•脊椎动物(V)•鱼类(上、下册). 科学出版社, 北京.]
- Zhang E, Cao WX (2021) *China's Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. V): Freshwater Fishes (I, II)*. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [张鄂, 曹文宣 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第五卷): 淡水鱼类(上、下册). 科学出版社, 北京.]
- Zhang MW, Zong Y, Ma JF (1998) *Fauna Sinica•Reptilia (1): General Accounts, Testudoformes, Crocodyliformes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张孟闻, 宗愉, 马积藩 (1998) 中国动物志•爬行纲(第一卷): 总论, 龟鳖目, 鳄形目. 科学出版社, 北京.]
- Zhang YQ, You QJ, Pu TS, Lin RZ (1992) *Insect Catalogue of Guangxi*. Guangxi Science and Technology Press, Nanning. (in Chinese) [张永强, 尤其傲, 蒲天胜, 林日钊 (1992) 广西昆虫名录. 广西科学技术出版社, 南宁.]
- Zhao EM, Jiang YM, Shen Y (1977) *Systematic Key to Reptiles of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓, 江耀明, 沈杨 (1977) 中国爬行动物系统检索. 科学出版社, 北京.]
- Zhao EM, Adler K (1993) *Herpetology of China*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio.
- Zhao EM, Huang MH, Zong Y (1998) *Fauna Sinica•Reptilia (3): Squamata•Serpentes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓, 黄美华, 宗愉 (1998) 中国动物志•爬行纲(第三卷): 有鳞目•蛇亚目. 科学出版社, 北京.]
- Zhao EM, Zhao KT, Zhou KY (1999) *Fauna Sinica•Reptilia (2): Squamata•Lacertilia*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓, 赵肯堂, 周开亚 (1999) 中国动物志•爬行纲(第二卷): 有鳞目•蜥蜴亚目. 科学出版社, 北京.]
- Zheng CL (1986) The number of mammalian species in China. *Acta Theriologica Sinica*, 6, 78–80. (in Chinese) [郑昌林 (1986) 中国兽类之种数. 兽类学报, 6, 78–80.]
- Zheng GM (2005) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2005) 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 北京.]
- Zheng GM (2011) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 2nd edn*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2011) 中国鸟类分类与分布名录(第二版). 科学出版社, 北京.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 3rd edn*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhu SQ (1995) *Key to Freshwater Fishes of China*. Jiangsu Science and Technology Press, Nanjing. (in Chinese) [朱松泉 (1995) 中国淡水鱼类检索. 江苏科学技术出版社, 南京.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 闫文杰)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

昆虫多样性三十年研究进展

王明强^{1,2}, 罗阿蓉¹, 周青松¹, 陈婧婷^{1,19}, 谢婷婷¹, 李逸³, Douglas Chesters¹, 石晓宇¹, 肖晖¹, 刘桓吉^{1,19}, 丁强¹, 周璇¹, 罗一平¹, 路园园¹, 佟一杰¹, 赵政宇¹, 白明¹, 郭鹏飞⁴, 陈思^{5,6}, 中村彰宏⁷, 彭艳琼⁷, 赵延会⁸, 魏淑花⁹, 林晓龙^{10,11}, 陈华燕¹², 罗世孝¹², 陆宴辉¹³, 鲁亮¹⁴, 余建平¹⁵, 周欣¹⁶, 邹怡¹⁷, 路浩¹⁸, 朱朝东^{1,19*}

1. 中国科学院动物研究所动物进化与系统学(院)重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院成都生物研究所山地生态恢复与生物资源利用重点实验室与生态恢复生物多样性保护四川省重点实验室, 成都 610041; 3. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 4. 贵州中医药大学药学院, 贵阳 550025; 5. 中国科学院武汉植物园植物种质创新与特色农业重点实验室, 武汉 430074; 6. 中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074; 7. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 8. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 9. 宁夏农林科学院植物保护研究所, 银川 750002; 10. 上海海洋大学环境DNA技术与水生态健康评估工程中心, 上海 201306; 11. 上海海洋大学海洋动物系统分类与进化上海高校重点实验室, 上海 201306; 12. 中国科学院华南植物园保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650; 13. 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 14. 中国疾病预防控制中心传染病预防控制所传染病预防控制国家重点实验室, 北京 102206; 15. 钱江源国家公园, 浙江衢州 324000; 16. 中国农业大学昆虫学系, 北京 100193; 17. 西交利物浦大学健康与环境科学系, 江苏苏州 215123; 18. 中国科学院前沿科学与教育局, 北京 100864; 19. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

摘要: 当前, 全球昆虫数量和多样性均处于下降趋势, 而导致这一趋势的原因主要包括人为干扰及气候变化。本文基于森林、草地、农业、水生和土壤生态系统, 以植食性、访花、捕食性、寄生性、食果以及食腐昆虫为重点功能昆虫群, 综述了近三十年来国内外昆虫多样性研究领域的主要进展, 并分析了发展趋势。近年来, 昆虫多样性的研究维度不断拓展, 形态多样性研究不断深入, 系统发生多样性、功能多样性和遗传多样性等研究也显著加强。此外, 昆虫多样性研究的空间尺度也逐步扩大, 大尺度区域性研究甚至全球范围的调查持续增长。昆虫进化历史也被引入多样性格局研究中, 并随着系统发生信息学方法的普及而被整合到生态系统建成和生物多样性形成机制研究中。未来需要加强关键昆虫类群整合分类学研究、功能性状多样性、林冠昆虫多样性、互作网络结构等方向的研究。

关键词: 功能昆虫群; 多维度多样性; 生态系统; 昆虫多样性丧失

王明强, 罗阿蓉, 周青松, 陈婧婷, 谢婷婷, 李逸, Douglas Chesters, 石晓宇, 肖晖, 刘桓吉, 丁强, 周璇, 罗一平, 路园园, 佟一杰, 赵政宇, 白明, 郭鹏飞, 陈思, 中村彰宏, 彭艳琼, 赵延会, 魏淑花, 林晓龙, 陈华燕, 罗世孝, 陆宴辉, 鲁亮, 余建平, 周欣, 邹怡, 路浩, 朱朝东 (2022) 昆虫多样性三十年研究进展. 生物多样性, 30, 22454. doi: 10.17520/biods.2022454.

Wang MQ, Luo AR, Zhou QS, Chen JT, Xie TT, Li Y, Chesters D, Shi XY, Xiao H, Liu HJ, Ding Q, Zhou X, Luo YP, Lu YY, Tong YJ, Zhao ZY, Bai M, Guo PF, Chen SC, Nakamura A, Peng YQ, Zhao YH, Wei SH, Lin XL, Chen HY, Luo SX, Lu YH, Lu L, Yu JP, Zhou X, Zou Y, Lu H, Zhu CD (2022) Research progress on insect diversity. Biodiversity Science, 30, 22454. doi: 10.17520/biods.2022454.

Research progress on insect diversity

Mingqiang Wang^{1,2}, Arong Luo¹, Qingsong Zhou¹, Jingting Chen^{1,19}, Tingting Xie¹, Yi Li³, Douglas Chesters¹, Xiaoyu Shi¹, Hui Xiao¹, Huanji Liu^{1,19}, Qiang Ding¹, Xuan Zhou¹, Yiping Luo¹, Yuanyuan Lu¹, Yijie Tong¹, Zhengyu Zhao¹, Ming Bai¹, Pengfei Guo⁴, Sichong Chen^{5,6}, Akihiro Nakamura⁷, Yanqiong Peng⁷, Yanhui Zhao⁸, Shuhua Wei⁹, Xiaolong Lin^{10,11}, Huayan Chen¹², Shixiao Luo¹², Yanhui Lu¹³, Liang Lu¹⁴, Jianping Yu¹⁵, Xin Zhou¹⁶, Yi Zou¹⁷, Hao Lu¹⁸, Chaodong Zhu^{1,19*}

收稿日期: 2022-08-09; 接受日期: 2022-11-01

基金项目: 中国科学院先导科技专项(B类)(XDB310304)、国家自然科学基金(32100343; 32070465)、农业高质量发展和生态保护科技创新示范课题(NGSB-2021-15-04)、国家优秀青年科学基金(32122016)、国家杰出青年科学基金(31625024)和院重点实验室资助项目(2008DP173354)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhucd@ioz.ac.cn

- 1 Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101
- 2 Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041
- 3 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093
- 4 College of Pharmacy, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang 550025
- 5 Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074
- 6 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074
- 7 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303
- 8 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201
- 9 Institute of Plant Protection, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan 750002
- 10 Engineering Research Center of Environmental DNA and Ecological Water Health Assessment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306
- 11 Shanghai Universities Key Laboratory of Marine Animal Taxonomy and Evolution, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306
- 12 Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650
- 13 State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193
- 14 State Key Laboratory for Infectious Diseases Prevention and Control, National Institute for Communicable Disease Control and Prevention, Chinese Center for Disease Control and Prevention, Beijing 102206
- 15 Qianjiangyuan National Park, Quzhou, Zhejiang 324000
- 16 Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193
- 17 Department of Health and Environmental Sciences, Xi'an Jiaotong-Liverpool University, Suzhou, Jiangsu 215123
- 18 Bureau of Frontier Sciences and Education, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100864
- 19 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Background & Aims: We reviewed progress on insect biodiversity research over the past 30 years and further analyzed the trends, focusing on varied study systems (e.g. forest, grassland and agriculture etc.) and important functional insect groups, such as pollinators, herbivores and predators.

Progresses: Declines of insect abundance and diversity are being reported worldwide. Anthropogenic disturbance, climate change, and other factors contribute to this crisis.

Strategies & Prospects: Studies of insect biodiversity have expanded from early comparisons of species richness on composition to multiple dimensions of diversity. Current studies include both in-depth work on morphological diversity and much deeper consideration of genetic, phylogenetic, and functional diversity. Moreover, the studies' scale has expanded from local to global. The development of morphometrics and phylogenetic bioinformatics further contributes to understanding evolution and global patterns in diversity. We also need to pay more attention to topics on integrative taxonomy on functional insect groups, functional diversity, insect diversity within canopy, and species interaction networks.

Key words: functional insect groups; multiple diversity components; ecosystem; insect diversity loss

昆虫纲是动物界中最大的一类, 占动物界已描述物种数的一半以上(Stork, 2018), 昆虫多样性对于生态系统功能至关重要。伴随气候变化和人类活动加剧, 全球生物多样性呈现衰减趋势, 昆虫数量和多样性也急剧下降(Deutsch et al, 2018; Eisenhauer et al, 2019; Outhwaite et al, 2022), 其下降速度达到脊椎动物的2倍(Wagner et al, 2021)。不同昆虫功能群在生态过程和服务中分别扮演着不同角色, 因此研究不同类群的昆虫多样性具有重要意义。如, 传粉昆虫通过访花授粉促进植物繁殖, 提高粮食产量; 植食者通过植食作用, 反向作用于

植物群落并间接影响生态系统物质循环; 捕食者通过捕食过程调节猎物种群密度等。昆虫在地球上的分布极其广泛, 基于不同生态系统的研究有助于全面了解其多样性和群落结构。例如, 森林生态系统中的昆虫数量大、多样性高, 包括了许多重要的生物防治资源和环境监测指示生物(Ridgway, 2013; Stork & Habel, 2014; Bryant et al, 2019); 农业生态系统中农作物的更替导致植物群落结构不断调整和变化, 容易引发昆虫群落结构组成单一及不稳定(Landis et al, 2000; Beckmann et al, 2019; Chase et al, 2020); 水生态系统易受人类活动的影响, 某些昆虫

的幼虫或者若虫营水生, 对于水体变化尤为敏感, 其多样性面临更大威胁(张淑波等, 2013; 刘海铃等, 2021)。同时, 考虑到昆虫极高的多样性, 加强其多样性监测、多手段研究昆虫多样性及其驱动机制也尤为重要, 包括控制实验、系统发生信息学等。目前, 研究昆虫的多维度多样性也是一个重要的发展态势, 这包括物种多样性、系统发生多样性、功能多样性以及遗传多样性等。此外, 当前研究多以局部地区或单一类群为研究对象, 缺乏基于全球尺度的研究(Pilotto et al, 2020; Jähnig et al, 2021)。这要求我们在更大的尺度下跨生态系统研究不同功能昆虫群, 并探索影响其多样性变化的一般规律和相应机制。

1 不同生态系统中的昆虫多样性

1.1 森林生态系统

1.1.1 林下昆虫多样性

森林作为陆地重要的生态系统之一, 其物种多样性在陆生生态系统中占主导地位, 且有大量昆虫物种有待描述(Stork & Habel, 2014)。此前研究表明, 与纯林和人工林相比, 植物物种丰富、具有相应草本植物和灌木层的森林有更高的昆虫多样性(Lucey & Hill, 2012)。不同的昆虫类群对生物和非生物条件变化的响应不同, 一般难以得出森林生态系统中不同异质性或干扰程度与昆虫物种丰富度的一般关系(Ewers & Didham, 2007)。例如, 森林中的林窗可能会对喜阴和喜阳的昆虫造成不同影响。此外, 植食性昆虫可能从森林中的草本植物和灌木层中获益, 而林中草本和灌木的过度生长可能会给喜阳昆虫带来不利影响(Hayes et al, 2009)。因此, 一般认为: 虽然植被结构、空间位置和森林生境破碎化均会影响昆虫多样性和群落结构(da Silva et al, 2019), 但森林类型是决定昆虫多样性和群落结构更重要的因子(Habel et al, 2021)。

历史气候变暖和集约化农业土地利用可导致昆虫多样性下降近50% (Outhwaite et al, 2022)。相关研究表明, 昆虫多样性的下降不仅出现在农业生态系统和其他相对开放的生境, 在森林生态系统中亦是如此(Seibold et al, 2019)。目前人们发现森林中的一些甲虫濒临灭绝, 蝴蝶数量也急剧下降(Wermeille et al, 2014)。研究发现, 森林覆盖率的降

低和生境同质化对昆虫均有负面影响(Solar et al, 2015; Toivonen et al, 2017)。森林对气候变化敏感, 能对林下昆虫造成影响。例如: 干旱等极端气候会降低树木的抵抗力, 使其更容易被小蠹等植食性昆虫取食; 温度和降水对树木有直接影响, 进而导致林下昆虫种群发生变化(Huey et al, 1999)。

到目前为止, 关于森林昆虫暴发的大多数研究仅限于温带的森林生态系统。关于气候变化所引发的森林和昆虫之间关系变化的研究近几年有所增加(Deutsch et al, 2018; Pureswaran et al, 2018; Outhwaite et al, 2022)。科研工作者通过研究不同海拔梯度分布的热带植食性昆虫(卷叶甲虫)发现: 位于中高海拔的物种对高温的耐受性相较于低海拔的物种更弱(Colwell et al, 2008)。该结果表明: 在当今全球变暖的大趋势下, 某些昆虫灭绝的风险可能很大(García-Robledo et al, 2016)。但值得注意的是, 气候变化虽然能显著影响某些类群, 但有的昆虫类群并不受此影响(Bentz & Jönsson, 2015)。

1.1.2 林冠昆虫多样性

林冠被认为是“生物最后的边界”(Erwin, 1983), 仍有许多物种有待发现(Hamilton et al, 2010)。森林具有复杂的垂直结构, 地上及地下微生境强的异质性使森林蕴含着极高的物种多样性(Dickie et al, 2002; Nakamura et al, 2017)。垂直分布在树上的附生植物和藤本植物为森林中的其他生物提供了筑巢、食物和小气候避难所, 这进一步增强了地上微生境的异质性(Ellwood et al, 2002; Yanoviak, 2015; Odell et al, 2019)。树上的藤本植物还能作为高效的“廊道”, 通过连接树冠进一步增加了森林结构的复杂性(Adams et al, 2017)。林冠通过阻挡阳光、雨水和风, 致使下层植被栖息地形成的小气候被分隔(Scheffers et al, 2014; de Frenne et al, 2019)。森林小气候形成了一定的垂直分层结构, 从地面到冠层, 温度、水汽压匮乏程度等均在不断增加(Scheffers et al, 2013; Nakamura et al, 2017)。因此, 森林生态系统的资源和小气候条件在水平方向和垂直方向上均具有异质性(Nakamura et al, 2022)。

林冠的植物叶片通常具有更高的多样性和生产力(Erwin, 1982), 并可能与林下叶片发生竞争(Kira et al, 1969; Ishii et al, 2004)。因此, 人们认为冠层的昆虫多样性比林下更高(Wettlaufer et al, 2018;

Gámez & Harris, 2022)。近年来, 的确有研究发现林冠层的昆虫多样性更高, 如捕食蜂(Sobek et al, 2009)、蜜蜂(Ulyshen et al, 2010)、果蝇(Ishii et al, 2004)和蝴蝶(Devries et al, 2012), 但甲虫(Stork & Grimbacher, 2006)和蛾类(Ashton et al, 2016)除外。因此, 对森林昆虫多样性和生态系统过程的研究应从不同维度加以考虑(Gámez & Harris, 2022)。

尽管不同类型的森林树冠中昆虫多样性的高低并不一致, 但已有研究发现, 森林树冠中特有的昆虫物种是形成昆虫多样性垂直分层群落结构的关键(Devries et al, 2012; Basset et al, 2015; Ashton et al, 2016)。此外, 由昆虫引发的如捕食(Loiselle & Farji-Brener, 2002; van Bael et al, 2003)、寄生(Sobek et al, 2009)和植食(Neves et al, 2014)等生态过程在林冠比林下更明显, 但也有研究发现了捕食(Aikens et al, 2013)和植食(Pontes & Basset, 2007; Thomas et al, 2010)的相反模式。为了更好地理解昆虫多样性的垂直分层格局、驱动因子及其生态过程, 有必要适当改进研究方法, 如对森林昆虫进行大范围的定量采集(Volf et al, 2019)以及开展控制实验等(Nakamura et al, 2017)。

森林昆虫多样性受到的人为干扰日益严重, 包括跨时空尺度的污染、毁林、入侵物种、硝化作用和全球变暖等(Wagner et al, 2021)。受干扰的森林系统(如选择性砍伐的森林)冠层叶片分布稀疏, 减弱了对林下层微气候的保护(Nakamura et al, 2022)。昼夜变化、季节性以及极端的气候渗透到林下层, 减弱了小气候的垂直异质性, 最终导致森林物种多样性下降(Basham & Scheffers, 2020)。此外, 森林树冠对气候变化敏感(Ozanne, 2013, Sallé et al, 2021), 这能进一步导致昆虫多样性受气候变化等因素的影响。例如, 雨林中树栖蚂蚁的温度上限与预测的未来温度非常接近, 这意味着树栖昆虫可能面临着局部灭绝的风险(Leahy et al, 2022)。因此, 我们迫切需要更多的研究来了解森林昆虫, 以便能够量化并预测人为干扰对森林中昆虫多样性的影响(Nakamura et al, 2022)。

1.2 草地生态系统

草地覆盖了地球陆地面积的30%–40%, 为大量物种提供了重要栖息地, 对全球放牧经济发挥着重要作用(Coupland, 1979; Samson & Knopf, 1996)。

虽然放牧以及气候变化是草地生态系统主要的驱动因素(Wang H et al, 2020), 但通过与昆虫物种间的相互作用, 能为草地生态系统的群落结构和生态系统功能奠定基础(van Oijen et al, 2018)。

温带草原的植食性动物多以昆虫为主, 热带草原则以大型有蹄类为主。昆虫在草地生态系统中发挥着重要作用, 如草地系统的养分循环、维持土壤结构和肥力以及为其他类群提供主要的食物来源, 并在一定程度上有助于草地生物量的增长(与一般草地相比, 长期采用化学杀虫剂的草地年产量降低15%)。与森林相比, 草地植被的结构更简单、异质性更弱, 昆虫多样性也相对较低(Giweta, 2020; Bardgett et al, 2021)。

草地上的昆虫群落在很大程度上受到植物类型、气候、土壤类型和管理等因素的影响。在这些因素中, 植物物种丰富度是昆虫多样性的主要决定因素, 在集中管理和高肥料的草地上可能只有10–15种昆虫, 而在广泛管理和低投入的温带草地上可能有50–70种(Andow, 1991)。热带草原可能有200多种。通过植物区系多样性或相关的植被结构特征, 尤其是群落生物量和结构异质性, 可以较好地预测草地生态系统昆虫多样性。蝴蝶、野生蜂、植食性甲虫等的物种丰富度与植物物种丰富度均呈正相关。草地捕食者和寄生蜂类群的比例随草地面积和年龄的增加而显著增加, 但随植物物种丰富度的变化不大(Ebeling et al, 2012)。

1.3 农业生态系统

农业生态系统是一种相对不稳定的人工生态系统, 主要由作物生境和多样化的非作物生境组成(Landis et al, 2000)。非作物生境包括景观尺度与斑块/田块尺度两方面。景观尺度的非作物生境包括农田周边的森林、草地、大面积的缓冲带等; 田块尺度的非作物生境包括长有杂草与灌木的田埂、水渠、林带等。这些非作物生境是昆虫重要的越冬和庇护场所, 提供了食物来源, 对于维持农业生态系统中的昆虫种群繁衍和物种多样性非常关键(Tscharntke et al, 2005; Bianchi et al, 2006; Ramsden et al, 2015)。研究表明, 非作物生境可显著影响作物生境中的昆虫多样性及其生态功能(Kruess & Tscharntke, 1994; Tscharntke et al, 2012; Vasseur et al, 2013)。在我国华北地区的研究发现, 景观尺度下高

占比的非作物生境能显著提升作物生境中捕食性天敌昆虫的多样性和丰富度(Liu et al, 2018; Yang et al, 2019), 以及寄生性天敌的生物控蚜作用(Yang et al, 2021)。在我国南方丘陵地区的研究也发现, 传粉昆虫多样性随着非作物生境比例的增加而增加(Zou et al, 2017)。但随着农业集约化进程的加快, 全球范围内农业生态系统中非作物生境的面积和斑块数量显著减少(Beckmann et al, 2019)。这是导致近年来昆虫多样性降低(Chase et al, 2020)和个别物种灭绝的重要原因(Haddad et al, 2009)。

作物生境受人类活动干扰严重。随着现代农业的发展, 作物种植结构不断调整 and 变化, 大面积单一化种植、集约化生产程度明显提升, 农药等化学投入品被大量使用(Meehan & Gratton, 2015)。这些因素均导致作物生境中的昆虫多样性明显下降(Zabel et al, 2019; Tooker & Pearsons, 2021)、昆虫群落结构严重受损(Douglas & Tooker, 2016), 特别是重要功能昆虫群的丧失(Main et al, 2018), 使作物害虫暴发成灾、自然授粉功能下降等生态风险加剧。为此, 近年来农业生产中愈发重视管理和生态调控。例如, 利用间作套种等合理种植方式增加植被多样性, 为昆虫提供更稳定的食物和栖息地资源, 有利于提升作物生境中的昆虫多样性(Tschumi et al, 2016; Wei et al, 2021)。有机农业种植方式能有效降低化肥和农药的使用(Larsen et al, 2021), 提升生物多样性(Tuck et al, 2014; Gong et al, 2022)和生态系统稳定性(Wittwer et al, 2021), 增强作物害虫的自然控制功能(Muneret et al, 2018; Tschardt et al, 2021)。转基因抗虫作物的商业化种植能够大幅减少化学农药的使用, 促进有益天敌保育及生物控害功能(Lu et al, 2012)。

1.4 水生生态系统

水生昆虫在水生生态系统中占据重要地位, 常作为河湖健康评估中重要的指示物种。水生昆虫已记录10万余种(Balian et al, 2008), 并且仍有大量水生昆虫物种有待描述, 预计将超过20万种。而对水生昆虫幼期的研究显得更加薄弱。相关研究表明, 1928–2018年间水生昆虫多度以平均每十年11%的速率在增长(主要区域为温带地区)。这可能是由部分净水行动、气候变暖、营养输入增多导致的水体初级生产力增大而引起的(Van Klink et al, 2020)。由

于水生昆虫对水质变化非常敏感, 部分物种在栖息地受到人为活动干扰的情况下面临消失的风险。例如, 由于人类活动的影响, 一些河流水生态系统的河段生境发生改变, 从而影响敏感水生昆虫的多样性(张激波等, 2013; 刘海铃等, 2021)。

1.5 土壤生态系统

在有关土壤昆虫多样性的研究中, 昆虫通常会和其他节肢动物一起被归为土壤中的大型无脊椎动物(包括蚯蚓、白蚁、蚂蚁以及一些昆虫幼虫)一并研究(Cifuentes-Croquevielle et al, 2020)。其中, 有关蚂蚁的研究相对较多(Samson & Knopf, 1996; Fisher, 1999; Armbrecht et al, 2004), 它作为土壤昆虫的主要类群, 具有成熟的采样策略和研究体系(King & Porter, 2005)。与土壤相关的环境因素会影响土壤中昆虫类群的多样性, 这些因素包括湿度(Ramírez-Hernández et al, 2021)、含氮量(Ramírez-Hernández et al, 2021)、pH值(Strauss & Biedermann, 2006)以及土壤容重(Wang L et al, 2019)。例如, 土壤昆虫多样性随着土壤湿度的增加而增加(Ramírez-Hernández et al, 2021)。此外, 土壤中的污染物也会影响土壤昆虫的多样性(Belskaya et al, 2017)。在农业生产中, 化肥的使用会对土壤中的昆虫群落造成影响(Lin et al, 2013)。有些研究发现, 蚂蚁的多样性随着土壤重金属含量的增加而增加(Grześ, 2009)。

许多具有重要功能的昆虫幼虫期是生活在土壤之下的, 比如葬甲(分解者)、地蜂和隧蜂(传粉者)(Cope et al, 2019)、步甲(捕食者)(Goulet, 2003)。由于直接采集这些昆虫的幼虫难度较大, 目前调查时还是以采集成虫为主。采集土壤中昆虫类群的手段正日益丰富。比如陈云康等(2021)发明了一种避免被较大型动物侵入或破坏的昆虫诱捕器; Cope等(2019)使用羽化诱捕器(emergence trap)采集从土壤中羽化的膜翅目昆虫; 莫畏等(2018)通过埋入一种深土层陷阱收集器研究了北京近郊土层下动物群落的结构组成。

2 重要功能昆虫群多样性

2.1 植食性昆虫

植食性昆虫一般取食各类植物组织, 包括叶片、果实以及种子等, 具有极高的物种多样性。许

多研究者认为: 植食性昆虫繁盛的主要驱动力是昆虫的植食性(Wiens et al, 2015)。由于它们取食范围的变化, 在进化过程中为物种的形成提供了机会, 从而引发了植食性昆虫多样化(Futuyma & Agrawal, 2009)。植食性昆虫和植物通过植食作用相互联系, 成为生态系统中一种重要的种间相互作用。这种相互作用能够通过植物群落的改变影响植食性昆虫群落。已有大量研究表明: 植食性昆虫的多度和多样性受植物多样性的正向作用(Borer et al, 2012; Wang MQ et al, 2019), 植食性昆虫群落在植物多样性高的群落中更稳定(McCann, 2000; Albrecht et al, 2007; Staab et al, 2015)。这些研究结果也支持了一些相关的经典假说, 如资源专化假说(resource specialization hypothesis)、更多个体假说(more individuals hypothesis)、资源集中假说(resource concentration hypothesis)以及天敌假说(enemy hypothesis)等。

植食性昆虫的多样性还能反向作用于植物并影响相应的生态系统功能, 例如, 植食性昆虫能通过植食作用增加植物叶片的营养浸出、代谢、病原体的传播和改变植物资源配置来影响生态系统过程(Maron & Simms, 1997; Finke, 2012; Bagchi et al, 2014)。近年来, 有关植食性昆虫多样性的研究已经从早先的以物种多样性研究为主逐渐过渡到更多维度的多样性研究, 包括系统发生多样性、功能多样性和遗传多样性等。例如, 最近的相关研究表明, 鳞翅目植食性昆虫的系统发生多样性能够直接或间接由植物物种多样性、系统发生多样性和功能多样性决定(Muiruri et al, 2019; Wang MQ et al, 2020)。关于功能多样性的研究, 则主要集中在植物功能性状和植物功能多样性对植食性昆虫的影响, 比如重要的植物功能性状和功能多样性能够决定植食者的取食范围和群落结构(Pellissier et al, 2013; Muiruri et al, 2019; Wang MQ et al, 2020)。

相关研究表明, 寄主植物的遗传多样性对植食性昆虫多样性和群落总体上影响较低, 但在更小的空间尺度上影响更显著(Tack & Roslin, 2011)。研究者普遍认为植物的化学组成和多样性是进一步理解植物对植食者多样性和群落影响的一项重要预测指标。定量研究植物化学成分多样性变化是理解植食性昆虫多样性变化和群落构建机制的重要手

段(Richards et al, 2015)。另一方面, 由于植食性昆虫的扩散能力有限, 对寄主植物的空间分布非常敏感(Bernays, 1998)。因此, β 多样性可能更有助于理解物种组成在不同时空尺度上的变化(Antão et al, 2019)。 β 多样性的分解能反映物种周转和物种丰富度的差异(Baselga, 2010), 利用 β 多样性分解能为理解不同生态系统中的植食性昆虫多样性和群落组成提供帮助(Banda et al, 2016)。

食果昆虫取食植物的繁殖器官, 常被作为植食性昆虫中特殊的一类, 但食果昆虫有其重要和特别之处(Janzen, 1971)。因为种子是种子植物特有的繁殖器官, 在被子植物中是植物生活史中重要的一环。广义的食果昆虫包括所有取食果实或种子任何部分的昆虫。它们移动种子并使其命运不确定, 可能起到一定的传播功能。狭义的食果昆虫主要是指种子捕食者, 一般会致使种子植物的繁殖器官死亡(Janzen, 1970)。食果昆虫的研究相对较少(Lewis & Gripenberg, 2008), 但它们与种子的存亡紧密相关。食果昆虫与植物的协同进化是负密度制约效应、捕食者饱和假说和大年结实现象等理论的基础, 影响着植物的种群动态和群落组成(Larios et al, 2017)。

食果昆虫在所有生境中均有发现, 对果实和种子的取食率在不同地区和不同植物类群中变化较大。取食率大部分时候较低, 但有时也可造成大量甚至当年全部的种子死亡(Chen et al, 2017)。通常可将食果昆虫分为种子传播前的取食者和种子传播后的取食者: 前者食性较专一, 例如取食橡果的象甲; 后者食性较广泛, 例如甲虫和蚂蚁(Crawley, 1992; Hulme, 1998)。需要注意的是, 有些传播前的食果昆虫更为人们所知的是它们传粉者的身份(McCall & Irwin, 2006; Johnson et al, 2015)。例如, 榕小蜂(Cook & Rasplus, 2003)、丝兰蛾(Pellmyr, 2003)。它们在传粉时把卵产在胚珠中, 幼虫以发育中的种子为食, 成为传播前的种子捕食者。同理, 有些传播后的食果昆虫的主要生态功能是种子传播者, 比如某些以种阜为食的蚂蚁(Giladi, 2006)。据Janzen (1971)的不完全统计, 食果昆虫主要分布在以下这些类群: 鞘翅目的象甲科、豆象科、小蠹科; 膜翅目的蚁科、长尾小蜂科、广肩小蜂科; 鳞翅目的螟蛾科、卷蛾科、小卷蛾科; 半翅目的缘蝽科、红蝽科、长蝽科; 双翅目的实蝇科、瘿蚊科、潜蝇科。

2.2 访花昆虫

传粉者包括昆虫、鸟类、蝙蝠、啮齿动物和蜥蜴等生物类群, 可以为农作物和野生植物提供重要的传粉服务。传粉昆虫是传粉者中多样性最高的类群, 存在于昆虫纲多个目中, 其中鳞翅目(蝴蝶和蛾类)、膜翅目(如蜜蜂和胡蜂)、鞘翅目(如花萤和叶甲)和双翅目(包括食蚜蝇和蜂虻等)是多样性最高的四个目(Kevan & Baker, 1983; Ollerton, 2017)。

受到人类活动和气候变化的影响, 传粉昆虫在世界范围内正经历持续的丧失(Potts et al, 2010; Cameron et al, 2011; Burkle et al, 2013)。但传粉者丧失仅在欧洲和美洲有广泛报道, 且局限于膜翅目和鳞翅目的部分类群(Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019)。例如, 研究发现家养蜜蜂(*Apis mellifera*; Ellis, 2012)、熊蜂(Cameron et al, 2011; Dupont et al, 2011; Figueroa & Bergey, 2015)、独栖性蜜蜂(Biesmeijer et al, 2006; Gardner & Spivak, 2014; Ollerton et al, 2014; Powney et al, 2019)、访花胡蜂(Ollerton et al, 2014)、蝴蝶(van Dyck et al, 2009; van Swaay et al, 2010; Forister et al, 2016)和蛾类(Conrad et al, 2006; Fox, 2013)种群数量在多个地区均有不同程度的降低。传粉昆虫种群数量下降可能进一步导致分布区的缩减甚至物种灭绝, 对生物多样性造成不可挽回的损失。

传粉昆虫丧失会削弱其对植物的传粉服务能力, 对农作物产量和植物多样性均有不利影响(Thomann et al, 2013)。全球约75%的农作物依靠昆虫传粉(Klein et al, 2007), 传粉服务的降低威胁着全球粮食安全并加剧微量营养元素缺乏的隐性饥饿。被子植物中接近90%的物种依靠动物传粉(Ollerton et al, 2011), 传粉者缺乏会导致植物种子数目和质量的降低而影响种群更替。在群落内, 如果传粉昆虫丧失达到阈值, 将会引起不同传粉昆虫种群同时崩溃(Lever et al, 2014)。传粉者缺乏会进一步改变植物群落组成和生态系统复原能力, 并可能破坏生态系统的稳定(Kevan & Viana, 2003; van der Sluijs, 2020)。

生境丧失和破碎化对传粉昆虫食物来源、筑巢位置和种群间基因交流均有不利影响, 是导致传粉者缺失最主要的不利因素(Winfree et al, 2011; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019)。化学污染(如杀虫

剂和除草剂)和光污染直接影响传粉昆虫的生理和行为, 也对传粉昆虫多样性和多度有负面影响(Henry et al, 2012; Whitehorn et al, 2012; Owens et al, 2020)。另外, 传粉昆虫的入侵(如家养蜜蜂和熊蜂)通过竞争食物资源和筑巢位置, 同样可引起本土传粉昆虫的局域丧失(Russo, 2016)。气候变化直接影响传粉昆虫和其访问植物的地理分布和物候, 物种间时空错配会引起传粉昆虫食源缺乏而种群减小(Memmott et al, 2007; Harrison & Winfree, 2015)。上述导致传粉昆虫丧失的不利因素通常存在叠加影响, 对传粉昆虫产生更大的威胁。

已有研究发现, 不同群落中的物种组成虽然有很大差异, 但传粉网络结构常呈现一致的特征(如物种互作的不对称性和嵌套结构), 可以作为判断传粉网络健康水平的指标(Bascompte & Jordano, 2007)。传粉网络分析还可以用于甄别影响群落稳定性的关键物种, 这在实践中可用于保护和修复生态系统。

2.3 捕食性昆虫

捕食性昆虫是指以活体动物为食的昆虫类群, 是生态系统中重要的组成部分, 承担了重要的生态系统服务与功能, 如生物防治和能量传递等。最常见的捕食性昆虫包括蜻蜓、螳螂、猎蝽、瓢虫、捕食性甲虫和胡蜂等, 相近的还包括蜘蛛和捕食性螨类。环境和土地利用的变化导致了日益严重的生物多样性丧失(van Klink et al, 2020; Millard et al, 2021)。有研究认为, 捕食者对环境变化的忍耐力比其猎物更差, 因为捕食者不仅会直接受到非生物因素(温度、湿度、纬度等)的影响(Logan et al, 2006; Thakur et al, 2017), 还会间接受到因环境导致的生物因素变化(食物和栖息地资源缺乏)的影响(Voigt et al, 2003; Vasseur & McCann, 2005)。例如, 纬度梯度对捕食者的多样性具有显著影响, 在环境条件适宜和食物资源更丰富的低海拔地区捕食者的物种丰富度更高(Franzén & Dieker, 2014; Tiede et al, 2017)。

生物因素的直接作用也能对捕食者的多样性产生重要影响。Root (1973)提出经典的天敌假说后, 捕食性昆虫作为重要的天敌在农业和草地生态系统中得到了大量的研究与应用。该假说认为: 增加植物多样性能够提高猎物资源多样性和庇护所复

杂性, 进而维持较高的捕食性昆虫多样性, 降低集团内捕食的发生, 最终提高捕食性昆虫的生物防治作用(Crowder et al, 2010; Sarthou et al, 2014; Dassou & Tixier, 2016)。相较于植被种类和结构相对简单的农业生态系统, 天敌假说是否适用于更为复杂的森林生态系统尚不明确(Staab & Schuldt, 2020)。有研究表明, 森林中植物多样性与捕食性蚂蚁的多样性相关(Staab et al, 2014), 而在人工林(Schuldt et al, 2015)和亚热带森林(Schuldt et al, 2011)中, 植物丰富度并没有促进捕食者多样性及其捕食作用。

不同捕食者功能团对环境与猎物响应和效应作用的强度与方向不同。通过捕食者功能性状的视角, 如体型大小、捕猎模式、食谱范围、扩散能力等, 为解释在不同生境下的捕食者-猎物相互作用机制和强度的多样性提供了理论基础(Schmitz, 2008, 2017; Kuile et al, 2022)。Schmitz (2008)发现不同捕猎模式的蜘蛛(游猎型和结网型)对植物物种多样性的作用相反。此外, 广食性捕食者也会攻击捕食同种猎物的其他天敌, 或是同类相食, 这通常被称为集团内捕食(Gagnon et al, 2011)。集团内捕食增加了生态系统内物种互作网络的复杂性, 但是对于集团内捕食如何影响捕食者及其下层营养级多样性仍然没有一致的结论(Martin et al, 2013)。个体水平的种内变异是理解种群生态学的核心。研究表明, 不同特性的捕食者(例如, 水蚤、蜘蛛等)对下层营养级以及对同类的捕食强度不同(Start & Gilbert, 2017), 揭示了捕食者的种内变异是决定猎物多样性和群落组成的重要因素。

捕食者与猎物之间的相互作用是重要的生态系统功能之一(Joern & Laws, 2012)。衡量广食性捕食者的捕食范围有助于进一步了解捕食者类群(或功能群)对下层营养级的调控路径。传统的方法是观察捕食者肠道和粪便中的残渣与碎屑来构建捕食者-猎物关系。该方法存在一些缺陷: 不适用于研究吸食猎物体液的捕食者, 对研究人员专业技能要求高。近年来, 快速发展的DNA宏条形码技术能够有效地对捕食者肠道或粪便进行检测并分析出捕食者食谱信息, 构建捕食者-猎物网络, 进一步预测捕食者在生态系统中的作用(Pompanon et al, 2012)。目前, DNA宏条形码技术已经成功应用于构建多种捕食者-猎物互作网络(Zhong et al, 2019), 发现了

捕食者耦合地上和地下的能量流动网络(Toju & Baba, 2018)。但是目前关于捕食者-猎物互作网络与环境因子、生产者多样性等因素之间相互作用的研究仍相对较少(Eitzinger et al, 2019)。

2.4 寄生性昆虫

寄生性昆虫是指那些把卵产在寄主(主要是昆虫, 也包括少量其他节肢动物和软体动物)的体表或体内, 幼虫以寄主为食完成自身发育并最终杀死寄主的一类昆虫(Godfray, 1994)。寄生性昆虫出现在多个全变态的昆虫类群中, 包括膜翅目、双翅目、鞘翅目、脉翅目、鳞翅目、捻翅目和毛翅目。其中, 寄生蜂多样性研究得最全面(Eggleton & Belshaw, 1992; Godfray, 1994)。寄生性昆虫是物种多样性最高的昆虫类群之一, 约占目前已知的100万余种昆虫的10% (Eggleton & Belshaw, 1992; Godfray, 1994; Huber, 2017)。越来越多的学者认为, 寄生性昆虫尤其是寄生蜂的种类至少在100万种以上(Bebber et al, 2014; Forbes et al, 2018)。寄生性昆虫的寄主繁多, 包括很多农业林业和卫生害虫, 很多种类在生物防治中有着广泛的运用(Eggleton & Belshaw, 1992; Heraty, 2017; Miller et al, 2021)。寄生性昆虫在授粉服务中的作用也越来越受到关注(Zemenick et al, 2019), 而且已成功地被用作生态系统健康的指标(Anderson et al, 2011)。

营寄生生活的方式大大提升了该类昆虫的多样性。寄生性昆虫与其寄主之间的密切联系促进了它们的专化性和共同进化的互作, 进而促进物种的形成和多样化(Forbes et al, 2018; Stireman et al, 2021), 即类似于植食性昆虫里发现的“多样性产生多样性”。寄生性昆虫的多样性、多度、对寄主的寄生率会受到其生境中各种生物和非生物因素的影响。研究发现, 在各类生态系统中植物物种丰富度(Sperber et al, 2004; Guo et al, 2021)、植物系统发生多样性(Staab et al, 2016)、避难所(Hawkins, 1993)、生境异质化(Burks & Philpott, 2017)等都与寄生性昆虫的多样性正相关。

物种丰富度向赤道地区增加是最普遍的生物地理分布模式之一。然而一些研究表明, 寄生蜂的多样性分布格局是个例外。寄生蜂物种丰富度分布呈双峰模式, 即在中纬度地区达到峰值, 向赤道地区减少(Owen & Owen, 1974; Janzen & Pond, 1975;

Skillen et al, 2000; Jones et al, 2012; Quicke, 2012)。虽然一些学者推测这种非典型的分布格局可能在寄生性昆虫中普遍存在,但越来越多的研究发现,包括寄生蜂在内,寄生性昆虫的多样性分布符合典型的分布模式(Sääksjärvi et al, 2004; Veijalainen et al, 2012; Timms et al, 2016; Burington et al, 2020)。由于仍有大量的寄生性昆虫缺乏分类学研究,也有一些学者认为,寄生蜂多样性的数据通常太有限,目前还无法得出关于纬度分布模式的结论(Quicke, 2012; Veijalainen et al, 2012; Gómez et al, 2018)。

2.5 食腐昆虫

分解者是一类专以粪便、动植物遗骸等为食的生物(Barton et al, 2013)。分解者分解有机物是生态系统的一个关键过程(Mico, 2018)。腐食性昆虫是分解者中最多样化和最丰富的类群之一(Baz et al, 2014)。独特的进化特征(Mico, 2018)、对不同资源的利用以及对相同资源不同的利用方式(Baz et al, 2014)造就了腐食性昆虫巨大的多样性。

根据腐殖质类型的不同,可将腐食性昆虫分为三大类,即:粪食性、腐木食性(半腐木材和腐烂植物)和尸食性(王运兵等, 2007; 吴殿鹏等, 2008; Putchkov et al, 2017)。各类型腐食性昆虫的详细研究如下:

(1)粪食性昆虫。粪食性昆虫以动物粪便作为主要营养来源,主要包括鞘翅目和双翅目昆虫(Serrão et al, 2022)。其中,受关注度最高的当属鞘翅目金龟科的蜣螂亚科。蜣螂是世界范围内分解粪便的关键生物(Nichols et al, 2008),超过5,000种蜣螂使用动物的粪便作为成虫和幼虫的食物资源。蜣螂与动物之间的这种联系最早可追溯到白垩纪中期(Gunter et al, 2016)。蜣螂有着“生态系统工程师”的美誉,在大多数陆地生境中发挥着重要作用(Howison et al, 2016; Johnson et al, 2016),对养分循环、植物生长、种子二次传播和寄生虫控制等均有重要贡献(Nichols et al, 2008; 白明和杨星科, 2010; Beynon et al, 2015)。研究表明,蜣螂群落的多样性可能与放牧强度(Lobo et al, 2006; Verdú et al, 2007)等因素有关。例如,Lobo等(1998)发现与最近使用的牧场相比,在连续放牧且牲畜数量恒定的牧场中,蜣螂的多样性和多度更高。在长期停止放牧和/或放牧空间分布不规则而放弃牲畜活动的地区,蜣螂多样性可能会

下降(Lobo et al, 2006)。另外,蜣螂的多样性可能还受到降水量的影响,Abot等(2012)发现,蜣螂的丰富度和数量随着降水量增加而增加。

(2)腐木昆虫。从功能的角度来看,腐木昆虫是指在森林生态系统中对木质材料分解过程起关键作用的一类昆虫(Quinto et al, 2012)。在泥盆纪早期的森林中,随着枯木的出现,腐木昆虫开始变得多样化。研究表明,在北欧等地区的森林中,约20%–30%的森林昆虫为腐木昆虫(Mico, 2018)。全球的腐木昆虫估计为280,000–990,000种(Siitonen & Jonsson, 2012)。腐木昆虫的多样性主要与取食的木材种类、木材位置(站立/悬挂或倒下)、木材直径、环境条件(阳光照射、温度和湿度)等因素有关(Mico, 2018)。鞘翅目是腐木昆虫中多样性最高的一个类群,在所有现存的鞘翅目科级阶元中,约有65%的科中含有腐木昆虫(Gimmel & Ferro, 2018)。除此之外,双翅目和膜翅目中也有大量的腐木昆虫(Hilszczanski, 2018; Ulyshen, 2018)。

(3)尸食性昆虫。昆虫是自然界中腐肉分解的主要驱动力(Payne, 1965; Grassberger & Frank, 2004)。腐肉对于尸食性昆虫来说是一种庇护所或食物来源(Barton et al, 2013),通常会增加尸食性昆虫的多度和多样性。研究表明,在尸体腐烂过程中,尸食性昆虫的多度、物种丰富度和Shannon多样性指数都会增加;随着尸体水分减少,这些昆虫的多样性则会随之减少(Sawyer & Bloch, 2020)。在尸体腐烂与分解的不同阶段出现的昆虫会依一定的次序侵袭尸体。在人类尸体上出现的昆虫对尸体死亡时间、地点、原因等方面的推测具有重要意义。因此有关尸体上昆虫群落演替规律的研究是法医昆虫学的重要内容之一(吴殿鹏等, 2008)。此外,尸食性昆虫的多样性还受尸体大小、季节、尸体所在地等因素的影响。分解腐肉,除了会增加尸食性昆虫自身的物种多样性,也会促进腐肉周围非尸食性生物的增加,对其周围的生态群落具有重要影响(Sawyer & Bloch, 2020)。

作为生态系统的分解者之一,腐食性昆虫对于生态系统持续稳定发展的重要性不言而喻。但截至目前,世界范围内腐食性昆虫的物种总数仍然未知(Siitonen, 2012)。尽管分子工具已广泛运用到生物多样性监测中来,但由于分类学者群体减少导致分

类学知识的短缺(Hong et al, 2022; Zhu et al, 2022), 这一进展仍旧受到限制(Garrick & Bouget, 2018)。另外, 受城市化(Foster et al, 2020)、工业污染(Vorobeichik et al, 2012)、森林砍伐、放牧、土地利用变化等因素影响(Quinto et al, 2012), 腐食性昆虫的多样性面临巨大威胁。

3 昆虫多样性研究发展态势

3.1 昆虫多维度多样性

传统意义上, 多样性指物种多样性, 是物种数量多少最直接的体现。描述生物多样性对于理解和保护生物多样性至关重要, 并主要通过物种丰富度来表征。除此之外, 系统发生多样性和功能多样性等能够从不同的角度帮助我们全面理解昆虫多样性的分布格局。

3.1.1 系统发生多样性

通过研究具体生态系统的群落结构、营养级互动、食物网络等, 我们可以验证各种生态假说如环境过滤(environmental filtering)和竞争排斥(competitive exclusion)等。但是, 演化过程同样作用于具体的群落结构。比如, 按物种分类阶元的目或纲为单位, 物种多度可随纬度增高而降低, 但按属级水平为参考, 则规律不明显(Buckley et al, 2010)。因此, 群落生态学研究也需要在系统发生尺度(phylogenetic scale)上考虑物种或类群的演化历史, 从而深入理解群落物种组成(如区分由生物地理事件导致的物种形成和中性理论下的物种扩散、物种形成等)(Hubbell, 2001; Cavender-Bares et al, 2009), 或预测外来物种的潜在成功入侵能力(Thuiller et al, 2010), 或以此为依据制定物种保护优先级别(Redding et al, 2014)。

在系统发生尺度, 系统发生多样性(phylogenetic diversity, PD)用于度量群落物种组成的相关程度, 现已广泛应用于生态学和保护生物学。Faith (1992)提出了基于系统发生树枝长的系统发生多样性量化指标, 统计物种从树根到支端所有枝长的总和。同时, 进化区别度(evolutionary distinctiveness, ED)、两两系统发生平均距离(mean phylogenetic pairwise distance, MPD)、最近物种系统发生平均距离(mean nearest taxon distance, MNTD)等指标也可用于量化系统发生多样性, 且结合具体

的物种库(species pool)在实际研究中得到广泛应用。此外, 系统发生多样性也可用于比较不同群落的物种组成, 即系统发生beta多样性(phylogenetic beta diversity, PBD), 采用系统发生树枝长来反映群落之间的物种周转(species turnover)和物种嵌套(species nestedness)程度。R包picante (Kembel et al, 2010)目前多用于系统发生多样性指标计算。依据系统发生多样性, Hu等(2021)研究了中国陆生脊椎动物且发现其在华南及西南地区系统发生多样性最高; Wang MQ等(2019)则很大程度上解释了树木多样性对鳞翅目幼虫物种多度的作用和影响。

3.1.2 功能多样性

功能多样性为“某一群落内物种间功能性状变化的范围”(Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2002)。此类多样性不仅是物种多样性作用的结果, 还涉及个体性状以及与系统发生关系相关的组分(Bello et al, 2017)。目前, 能够反映群落内功能性状分布的指数主要包括功能丰富度(functional richness)、功能均匀度(functional evenness)和功能分化度(functional divergence)(Mason et al, 2005)。其中, 不同参数从不同角度反映了群落内性状的分布情况, 如, 功能丰富度反映的是群落中物种所占据的功能空间, 而功能均匀度强调的是功能性状在生态位空间中分布的均匀程度。

目前, 功能性状研究领域主要涉及3个方面。

(1)评估群落构建。为满足自身生存和繁殖所需, 物种的生态位取决于其对非生物和生物环境的响应以及其对两者的影响所决定, 而此类相互作用关系又与性状息息相关(McGill et al, 2006)。因此, 近年来生态学家尝试基于功能性状了解生物群落的组成及结构变化(Díaz et al, 2013)。此领域目前所关注的热点问题可简要概括为不同环境梯度, 前者如海拔(Nunes et al, 2017)、后者如栖息地类型(Castro et al, 2020)等, 或人类活动干扰(生物入侵(Wong et al, 2020)、城镇化(Gimenez & Higuti, 2017)及农业集约化(Flynn et al, 2009))如何影响昆虫群落结构和组成? 例如, Fontanilla等(2019)调查了中国云南省热带、亚热带和亚高山海拔样带上蚂蚁群落的功能多样性, 结果发现功能多样性随海拔的升高线性下降; Banaszak-Cibicka和Dylewski (2021)的研究结果显示, 城镇化程度不同的地区间的蜜蜂功能多样性存

在显著差异。

(2) 评估种间互作。在互作网络中, 性状的匹配性将决定物种间的互作强度及有效性(Vázquez et al, 2009)。因而, 功能多样性将有利于揭示物种间的相互作用机制(Albrecht et al, 2018; Psomas et al, 2018)。目前, 关于功能多样性如何影响互作网络, 进而促进生态系统功能的假说主要有两种。其一, 某一营养水平功能多样性的增加将会为更高营养级提供更多的生态位。这种“生态位构建”是基于食物网的构建顺序提出的假设, 其中上行控制效应(资源控制)占主导地位。如, 植物多样性对传粉者功能多样性具有积极作用(Papanikolaou et al, 2017)。另一种假说强调了下行控制效应(营养调节)的重要性, 即高营养级的功能多样性对低营养级的多样性具有消极作用。如, 捕食者性状的多样化将会导致植食者多样性的降低(Greenop et al, 2018)。

(3) 评估生物多样性-生态系统功能关系(biodiversity-ecosystem function relationships, BEF)。昆虫在生态系统中往往能够提供多种生态系统服务功能, 如传粉(Woodcock et al, 2019)、养分循环(Cheli et al, 2022)、能量流动(Barnes et al, 2016)等, 但其所能提供的生态系统服务却因生物多样性丧失而受到威胁(Dainese et al, 2019; Grab et al, 2019)。Díaz和Cabido (2001)提出, 面对持续的全球环境变化, 仅提高生态系统中的物种丰富度将无法维持一些至关重要的生态系统服务功能。因此, 生态学家们提出利用功能性状的研究方法来探究生态系统中重要服务功能的动态变化。目前, 关于群落性状结构如何影响生态系统服务功能的假说主要包括3种: 零假说、功能互补性假说及功能同一性假说。这3种主流假说分别强调了物种多度、性状的互补性及性状的一致性在生态系统功能中的作用(Wong et al, 2019), 皆已在不同类群中获得了论证, 但并未达成一致结论(Fründ et al, 2013; Gagic et al, 2015; Barnes et al, 2016)。如, Fründ等(2013)认为一些新增的物种通过占据与原有物种不同的功能生态位, 增强了功能性状的互补性, 从而有效提高了作物的传粉。然而, Gagic等(2015)验证了功能同一性的重要性, 认为将生物多样性与天然生物群落中的生态系统功能联系起来的关键因素是功能性状组成的同一性。

3.2 昆虫多样性研究方法

3.2.1 定量形态学

形态多样性是生物多样性的重要表现形式。生物体在形态上呈现的万千差异, 是人们认识自然和探究生命的原始动力(国春策等, 2014)。特化的外部形态使得昆虫种群的数量更加庞大、分布范围更广(张萌娜等, 2015)。形态比较是人们了解世界的重要方式, 其中以主观性较强的比较形态学作为代表, 被分类学家用于生物学及其相关领域的研究(白明和杨星科, 2014), 该方法因其易用性使其在分类领域发挥着重要作用。然而, 传统的分类学方法很大程度上包含了定性的判别概念, 对于物种形态趋同问题, 不少生物类群很难找到好用或易用的形态特征(Bouchard et al, 2011), 缺乏客观定量分类技术的介入, 导致形成了同一类群有多个分类系统, 也造成一些分类单元的系统地位频繁发生变动。直到20世纪初, 生物研究中对特征分析方式从描述性的定性手段开始转向定量手段。几何形态学作为一种定量的分析方法, 可以通过叠印法(superimposition method)消除样本大小、方位和物理属性的影响(Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993)。

在分类学中, 间断性形态特征通常是分类的重要依据。然而, 很难发现足够多的间断性形态特征去解决分类中的难题。基于此种情况, 几何形态学分析方法的出现不失为一种解决的方法(Villemant et al, 2007; Hájek & Fikáček, 2010; Xu et al, 2013; Bai et al, 2014; Zúñiga-Reinoso & Benítez, 2015)。近年有研究基于几何形态学的方法, 对甲虫连续性特征的形态学信息进行测试, 证实了甲虫的连续性特征具有重要的分类学信息(张萌娜等, 2015; 佟一杰等, 2016), 前胸背板和鞘翅的连续形态信息适用于高阶元分类(佟一杰, 2021)。有研究发现, 鞘翅目拟步甲科中漠甲亚科和窄甲亚科的属、种丰富度与形态多样性呈正相关, 鞘翅形态多样性与类群丰富度的相关性从族级水平到种级水平是逐级降低的, 揭示了物种丰富度和形态多样性的关联度在不同阶元中并不总是一致的(Cheng et al, 2022)。连续性特征受到协同进化的影响很大, 其蕴含的形态学信息与生活习性有着紧密的联系, 有研究通过解读形态信息, 推断出金龟挖掘能力的演变(Bai et al, 2013)。为了充分挖掘连续性形态特征所承载的分类学信

息、理解形态多样性和物种丰富度之间的关系、阐明形态多样性和生物演化的关系,未来需要针对不同的类群选取更多的形态特征、进行更全面的分析,从而能得出更详细的生物学结论(Tong et al, 2021)。

3.2.2 智能多样性监测

目前有多项研究表明,全球昆虫的多样性和数量正在急剧下降(Hallmann et al, 2017; Seibold et al, 2019),亟需对昆虫进行有效监测,以期为其多样性保护提供科学参考。然而,由于现有的研究和监测物种及其种群变化趋势的方法大多为依赖人工计数的劳动密集型工作(Sun et al, 2018; Hong et al, 2021),导致目前关于物种多样性和数量变化的数据在时间和空间上存在很大偏差(Dornelas et al, 2018; Blowes et al, 2019)。因此,我们需要更高效且可靠的方法来监测和研究昆虫多样性(Montgomery et al, 2020)。

随着物联网(internet of things, IOT)、大数据、云计算的不断发展,人工智能监测为这一全球挑战提供了潜在的新的解决方案。国外在昆虫智能监测方面的研究起步较早,提出了用于昆虫种群自动监测的电子陷阱(Holguin et al, 2010)。目前,自动监测已成为农作物病虫害监测、农业资源管理和优化的重要手段之一(Li et al, 2019)。例如,基于物联网(IOT)的智能陷阱监测系统可以实时采集地区内的作物害虫种群信息以及GPS位置信息,并将收集到的数据传送至害虫管理系统,有助于及时控制农田的有害生物数量(Potamitis et al, 2017)。此外,我国学者设计了一种基于物联网与安卓系统的昆虫生境移动监测系统。该系统通过采集温度、湿度、光照、土壤pH值等各种昆虫生境因子,并借助云服务实现了生境数据的在线传输、存储、处理和显示等功能,为昆虫与生态保护研究提供现代化信息手段(罗桂兰等, 2018)。

近几年来,由于深度学习(deep learning, DL)领域的不断发展,尤其是卷积神经网络(convolutional neural networks, CNNs)的应用,使得目标监测技术日益成熟,因此,基于计算机视觉的昆虫监测也受到了越来越多的关注(Goodfellow et al, 2016)。果蝇的自动监测系统通过利用CNN,可以监测到特定种类的果蝇,并能够成功区分果蝇的性别(Roosjen et al, 2020)。与此同时,将深度学习应用于昆虫研究也

将带来新的技术挑战。随着深度学习与昆虫学研究结合得越来越紧密,在未来有望实现对昆虫行为的实时监测、追踪。这将有助于科研人员采取有效的措施来减少甚至恢复生物多样性下降造成的损失(Høye et al, 2021),也将有助于进一步了解昆虫种群的动态,从而预测生物演化、虫害发生风险及未来爆发的可能性(Potamitis et al, 2017)。

3.2.3 系统发生信息学

分子数据经过几十年的积累,促进了分子分类学的发展,同时衍生出系统发生信息学。该学科的研究方法与系统信息学一致(Page, 2005),其目的是全面建立系统发生数据库,并基于相关数据集构建实用的信息系统。迄今为止,大多数物种丰富的昆虫系统学研究都以包括DNA条形码在内的分子标记为核心(Hao et al, 2020a, b; Kennedy & Krehenwinkel, 2020)。

目前在构建昆虫的系统发生关系方面,对鞘翅目的研究最为全面。迄今为止最大的鞘翅目系统发生树包括8,441种物种(Bocak et al, 2014),该系统发生树基于4个分子标记(18S、28S rRNA、线粒体*rml*和*COI*)构建而成。其中,用于构建系统发生树的大部分序列都来自NCBI数据库。对于该类系统发生树的构建,RaxML软件用于生成主要拓扑结构,生物信息学分析(bioinformatics analysis)基于Bash/Perl环境完成(Hunt & Vogler, 2008),例如基于NCBI分层信息构建的简要分类字符串,大大简化了大型系统发生关系的人工核查和注释工作;此外,主要工具还包括Blast和BlastAlign,它们能分别对同源序列进行比对和提取,修改和对齐长度多变的RNA序列,以及完成在物种水平上基于注释结果的过滤。

对于膜翅目昆虫,Peters等人在2011年就利用系统信息学流程构建了超过1,100种、80,000个位点的序列矩阵。该研究表明,相较于个别数据的研究结果,整合数据库中序列所能揭示的结果将更为全面(Peters et al, 2011)。利用Ruby和Perl语言可以实现一套完整的分析流程;步骤包括:同源推断和提取,翻译对齐,模糊信息检测以及异质性检验。对于鳞翅目昆虫而言,目前应用较为广泛的系统发生树包括115科483种,该树基于19个蛋白编码基因构建(Regier et al, 2013)。例如,Kawahara等(2018)在研究鳞翅目活动节律等关键特征时,将其作为主干树并

与其他系统发生树相结合。在毛翅目研究中, 研究人员从BOLD挖掘数据并构建了5,569个“BINS”(3,280个命名物种和MOTU)的系统发生关系, 并通过“锚定类群”(anchor taxa)改进主干树结构(Zhou et al, 2016)。锚定类群是主干树的系统发生关系和DNA条形码序列重叠的物种, 通过固定拓扑结构, 并结合序列差异排列。

目前, 少有研究对昆虫物种水平进行全面的系统发生研究, 这可能是因为标准的系统发生方法不能很好地扩展, 数万或数十万种物种的系统发生构建需要新的信息学方法。由于昆虫的系统发生树多基于分类水平构建所得, 迄今为止最全面的生命之树在很大程度上仍不完善(Hinchliff et al, 2015)。昆虫作为物种最丰富的动物类群, 其全面的系统发生关系需要基于特定的信息学流程进行构建(Chesters, 2020); 这套流程最早起源于对鞘翅目(Hunt & Vogler, 2008)的分析, 结合了Bash和Perl, 并主要依赖Blast完成。

为昆虫系统发生提供信息的分子数据类型主要包括DNA条形码、多物种整合的系统发生标记(phylo markers)、基因组和多组学技术。但仅基于DNA条形码的系统发生学, 其系统发生信息内容仍不够充分(DeSalle & Goldstein, 2019)。近年来, 随着基因组学的飞速发展(Lewin et al, 2018), 包括昆虫在内的所有生物的组学数据快速增加(Feron & Waterhouse, 2022)。通过整合这些数据, 如利用宏条形码和组学数据, 并结合鸟枪测序技术, 可应用于物种丰富度极高的昆虫类群的研究, 并提高所构建系统发生树的分辨率。目前, 研究人员已经启动了旨在提高昆虫生命之树覆盖度的全球项目, 有望借此进一步实现全球系统发生多样性的完整性(Bian et al, 2022)。

近年来高通量DNA宏条形码技术的发展为研究昆虫的遗传多样性奠定了基础, 这也促使了昆虫遗传多样性的研究逐步兴起(Beng et al, 2016; Elbrecht et al, 2018, 2019)。目前而言, 较多的研究关注更低营养级(如植物)的遗传多样性对昆虫的影响(Castagneyrol et al, 2012), 最近一项全球尺度的研究表明, 昆虫遗传多样性与纬度高度相关, 并且呈现出双峰模式(French et al, 2022)。类似的结果能为深入了解生态进化的潜在机制提供新的视角。尤其

对于进化系统学研究而言, 通过研究种群中现存的遗传多样性, 同时将多功能群和环境变化纳入研究, 有望发现新的进化模式。

4 中国昆虫多样性综合性实验

结合目前全球昆虫多样性下降的趋势, 加之目前生态文明建设的迫切需求, 有必要针对昆虫多样性开展一系列野外实验和长期监测工作。因此, 国内学者目前也正在致力于这些方面的工作, 涉及全球合作、野外控制实验和昆虫监测网的布局。

4.1 “SITE-100”国际大科学计划

为揭示全球昆虫多样性下降的格局和机制, “SITE-100”(Site-based, Insects, Taxonomy, Environment, 100)国际大科学计划拟覆盖全球生物多样性热点地区和典型区域, 选取100个大样地(中国至少10个大样地), 通过被动式采集方式(飞行阻隔器法、马来氏网法、罐诱法等)定量收集昆虫样本(滕备等, 2021), 从物种、形态和遗传3个维度探究全球昆虫多样性格局, 定量绘制全球昆虫多样性模式和时空动态(Bian et al, 2022)。目前, 该项目已在中国设立了6个大样地, 在国外建立了30余个大大样地(李盼盼等, 2021; Zhao et al, 2022)。

4.2 BEF-China控制实验

在全球生物多样性丧失备受关注的当下, 生物多样性与生态系统功能控制实验是验证生物多样性与生态系统功能(biodiversity-ecosystem functioning, BEF)关系的良好手段(贺金生等, 2003; 马克平, 2013; Jochum et al, 2020)。BEF研究的系统性为研究昆虫多样性与相关营养级的关系提供了契机。以目前世界上最大的树种多样性实验基地BEF-China为例, 研究人员通过设置一系列的树种丰富度梯度以模拟植物多样性丧失情景(Bruelheide et al, 2014), 开展了一系列包括植食者、传粉者以及寄生者在内的重要功能昆虫群多样性和互作的工作(Zhang et al, 2017; Schuldt et al, 2019; Wang MQ et al, 2019, 2020, 2022; Guo et al, 2021)。

4.3 昆虫多样性监测网

有研究表明, 目前超过40%的昆虫种类在下降, 其中1/3是濒危物种。近40年来, 地面上的昆虫数量急剧下降了98% (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019)。鉴于昆虫数量的急剧下降, 全球范围内也掀

起了建立昆虫多样性监测网的行动(Pereira & David Cooper, 2006), 通过国际合作也取得一定的进展(Basset et al, 2012)。中国科学院在生物多样性监测网络(Sino-BON)框架下建立了中国昆虫多样性监测专项网, 研究地点涉及东北地区和俄罗斯远东毗邻地区、新疆、江西新岗山、云南西双版纳及高黎贡山地区、海南岛及南沙群岛, 监测对象包括了传粉功能昆虫群(刘海铃等, 2021; 易浪等, 2021; Miao et al, 2022)、植食性昆虫群(Wang MQ et al, 2019, 2020)、捕食功能群(Schuldt et al, 2011, 2019)等。

这些多样性监测措施将增进我们对于昆虫多尺度和多维度多样性、内在维持机制及其生态系统服务功能变化和驱动因素的理解。

5 展望

5.1 功能性状多样性

虽然基于功能性状的研究方法已在昆虫生态学中得到了广泛应用, 但无论在理论基础(Loreau et al, 2001)还是实验验证(Cardinale et al, 2012)方面, 都远不及其在植物生态研究中的发展与应用。相关研究仍存在许多空白亟待生态学家们共同努力去填补。如目前关于功能多样性的研究多局限于局部区域内, 缺乏大尺度如不同景观梯度下的研究。另外, 关于功能多样性如何通过互作网络影响生态系统功能的认识仍停留在初步的理论模型, 而缺乏实验数据的验证, 尚未获取一个完整的因果关系网络(Gravel et al, 2016), 复杂互作网络研究也鲜有报道。

5.2 林冠昆虫多样性

树冠的昆虫多样性一直是生物学家关注的重点区域之一, 然而, 靠近林冠的采集具有一定挑战, 这使得全面开展林冠研究受到一定阻碍(Cannon et al, 2021)。通过悬挂在林冠树枝上的绳索连接的收集装置(如诱饵陷阱、定时灯光陷阱、林冠马来氏网(SLAM陷阱)和飞行阻隔器)能够采集到树上的昆虫(Lowman et al, 2012)。然而, 这些装置也有一定的局限性: 物种间的相互作用难以衡量, 也不能对采样进行有效控制。塔吊为林冠采集提供了一种安全可行的方法, 从而能够直接观察物种间的相互作用并进行实验操作(Nakamura et al, 2017)。塔吊的建造成本较高, 但中国目前已在不同纬度地区建立了8座森林塔吊(Nakamura et al, 2017), 这必

将推动林冠昆虫多样性监测及林冠昆虫实验科学的发展。

5.3 传粉昆虫多样性

我国是传粉昆虫最丰富的国家之一。鉴于传粉昆虫对植物传粉的重要性及其丧失将造成的严重后果, 建议在以下几个方面加强对传粉昆虫的监测和研究: (1)建立较为详尽的传粉昆虫本底数据库, 包括全国普查虫媒农作物和野生植物的传粉昆虫的多样性。(2)选择关键区域代表性群落进行长期监测, 包括传粉昆虫多样性、多度、季节动态、食物报酬来源等方面(Breeze et al, 2021)。(3)建立完备的传粉昆虫鉴定体系, 包括编制易于使用的地区性检索表, 以及利用新技术(如传粉昆虫图像识别和基因汤测序)加速传粉昆虫鉴定。(4)利用人工巢管在不同生态环境监测独栖性蜜蜂的生活史和生物学特性, 调查其传粉植物信息, 以便有助于进一步对当地植物的授粉利用。(5)将传粉网络作为一个核心监测和研究对象: 传粉网络包含群落内所有传粉者、虫媒植物和传粉者-植物种间互作信息, 具备生态系统的特征。

5.4 其他昆虫多样性

除上述重要昆虫类群, 各生态系统中的其他昆虫多样性亦不容忽视。

(1)草地昆虫多样性。采伐、放牧和焚烧是典型的草地管理方式。随着管理对植物生长和植被结构的深刻改变(Geruo et al, 2020), 伴生昆虫群落也随之发生变化。昆虫对环境变化的响应在不同的功能类群和分类类群之间有很大的差异, 因此很难确定哪种管理策略在保护整体多样性方面是最好的。因此, 草地生态系统中昆虫多样性及其生态服务功能在不同草地管理方式、植被组成调整以及气候变化等众多因素的共同影响下如何响应, 仍需长期监测和评价研究。

(2)农业昆虫多样性。农业生态系统中昆虫多样性及其生态服务功能受到全球气候变化、种植结构调整、耕作制度变革等众多因素的共同影响, 亟需长期监测和评价研究。同时, 应大力发展生态调控对策与方法, 有效提升农业生态系统中的昆虫群落多样性与稳定性, 及其授粉、生物控害等重要生态服务功能, 保障农业的可持续发展。

(3)水生昆虫多样性。为更高效地开展水生生态系

统中水生昆虫生物多样性的监测与保护, 需响应生态环境部《重点流域水生态环境保护规划(2021–2025)》和《“十四五”生态环境监测规划》中的推动环境DNA宏条形码技术监测试点的相关要求, 同时组织分类学者共同构建水生昆虫物种DNA条形码参考数据库(Weigand et al, 2019; Lin et al, 2021; Li et al, 2022)。

(4)土壤昆虫多样性。在之后的研究中, 针对重要的土壤昆虫群组的幼虫做针对性研究。除此之外, 当讨论土壤中的昆虫类群时, 人们更多倾向于调查土壤昆虫(通常是害虫)对农业生产的影响(Johnson et al, 2006), 而不是侧重于昆虫多样性及其保护的部分。需要更多地侧重土壤中的昆虫多样性的调查, 以及一些环境因素的影响。

致谢: 感谢国内同行在文稿撰写中提供的大力支持和帮助。

ORCID

王明强  <https://orcid.org/0000-0002-3175-2200>
罗阿蓉  <https://orcid.org/0000-0001-9652-5896>
周青松  <https://orcid.org/0000-0002-7312-1589>
陈婧婷  <https://orcid.org/0000-0002-3350-3478>
肖晖  <https://orcid.org/0000-0002-8979-3793>
丁强  <https://orcid.org/0000-0003-4784-6647>
周璇  <https://orcid.org/0000-0002-0325-6963>
路园园  <https://orcid.org/0000-0003-0648-5531>
白明  <https://orcid.org/0000-0001-9197-5900>
郭鹏飞  <https://orcid.org/0000-0002-9262-7577>
中村彰宏  <https://orcid.org/0000-0001-7349-5102>
周欣  <https://orcid.org/0000-0002-1407-7952>
邹怡  <https://orcid.org/0000-0002-7082-9258>
朱朝东  <https://orcid.org/0000-0002-9347-3178>

参考文献

- Abot AR, Puker A, Taira TL, Rodrigues SR, Korasaki V, de Oliveira HN (2012) Abundance and diversity of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) caught with a light trap in a pasture area of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 47, 53–60.
- Adams BJ, Schnitzer SA, Yanoviak SP (2017) Trees as islands: Canopy ant species richness increases with the size of liana-free trees in a neotropical forest. *Ecography*, 40, 1067–1075.
- Aikens KR, Timms LL, Buddle CM (2013) Vertical heterogeneity in predation pressure in a temperate forest canopy. *PeerJ*, 1, e138.
- Albrecht J, Classen A, Vollstädt MGR, Mayr A, Mollel NP, Schellenberger CD, Dulle HI, Fischer M, Hemp A, Howell KM (2018) Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature Communications*, 9, 1–10.
- Albrecht M, Duelli P, Schmid B, Müller CB (2007) Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1015–1025.
- Anderson A, McCormack S, Helden A, Sheridan H, Kinsella A, Purvis G (2011) The potential of parasitoid Hymenoptera as bioindicators of arthropod diversity in agricultural grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 48, 382–390.
- Andow DA (1991) Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36, 561–586.
- Antão LH, McGill B, Magurran AE, Soares AMVM, Dornelas M (2019) β -diversity scaling patterns are consistent across metrics and taxa. *Ecography*, 42, 1012–1023.
- Armbrrecht I, Perfecto I, Vandermeer J (2004) Enigmatic biodiversity correlations: Ant diversity responds to diverse resources. *Science*, 304, 284–286.
- Ashton LA, Nakamura A, Basset Y, Burwell CJ, Cao M, Eastwood R, Odell E, de Oliveira EG, Hurley K, Katabuchi M, Maunsell S, McBroom J, Schmidl J, Sun ZH, Tang Y, Whitaker T, Laidlaw MJ, McDonald WJF, Kitching RL (2016) Vertical stratification of moths across elevation and latitude. *Journal of Biogeography*, 43, 59–69.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85–88.
- Bai M, Beutel RG, Liu WG, Li S, Zhang MN, Lu YY, Song KQ, Ren D, Yang XK (2014) Description of a new species of Glaresidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Jehol Biota of China with a geometric morphometric evaluation. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 72, 223–236.
- Bai M, Beutel RG, Shih CK, Ren D, Yang XK (2013) Septiventeridae, a new and ancestral fossil family of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) from the Late Jurassic to Early Cretaceous Yixian Formation. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11, 359–374.
- Bai M, Yang XK (2010) Ecological value and conservation significances of dung beetles. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(1), 39–46. (in Chinese with English abstract) [白明, 杨星科 (2010) 蜣螂的生态价值和保护意义. *昆虫知识*, 47(1), 39–46.]
- Bai M, Yang XK (2014) A review of three-dimensional (3D) geometric morphometrics and its application in entomology. *Acta Entomologica Sinica*, 57, 1105–1111. (in Chinese with English abstract) [白明, 杨星科 (2014) 三维几何形态学概述及其在昆虫学中的应用. *昆虫学报*, 57, 1105–1111.]
- Balian EV, Lévêque C, Segers H, Martens K (2008) Freshwater

- Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology. Springer, Dordrecht.
- Banaszak-Cibicka W, Dylewski Ł (2021) Species and functional diversity—A better understanding of the impact of urbanization on bee communities. *Science of the Total Environment*, 774, 145729.
- Banda RK, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez MG, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren BA, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo Á, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández Á, Fernández M, Franklin J, Freid EH, Galetti LA, Gonto R, González MR, Graveson R, Helmer EH, Idárraga Á, López R, Marcano-Vega H, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren, K, Melo O, Mijares F, Moggi V, Molina D, Moreno ND, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera-Luna AR, Pezzini FF, Dominguez OJ, Ríos ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B, Pennington RT (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383–1387.
- Bardgett RD, Bullock JM, Lavorel S, Manning P, Schaffner U, Ostle N, Chomel M, Durigan G, Fry LE, Johnson D, Lavallee JM, Le Provost G, Luo S, Png K, Sankaran M, Hou XY, Zhou HK, Ma L, Ren WB, Li XL, Ding Y, Li YH, Shi HX (2021) Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2, 720–735.
- Barnes AD, Weigelt P, Jochum M, Ott D, Hodapp D, Haneda NF, Brose U (2016) Species richness and biomass explain spatial turnover in ecosystem functioning across tropical and temperate ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 371, 20150279.
- Barton PS, Cunningham SA, Lindenmayer DB, Manning AD (2013) The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia*, 171, 761–772.
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant–animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Basham EW, Scheffers BR (2020) Vertical stratification collapses under seasonal shifts in climate. *Journal of Biogeography*, 47, 1888–1898.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, da Rocha WD, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, de Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481–1484.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Tishechkin AK, Schmidl J, Winchester NN (2015) Arthropod distribution in a tropical rainforest: Tackling a four dimensional puzzle. *PLoS ONE*, 10, e0144110.
- Baz A, Cifrián B, Martín-Vega D (2014) Patterns of diversity and abundance of carrion insect assemblages in the natural park “Hoces del Río Riaza” (central Spain). *Journal of Insect Science*, 14, 162.
- Bebber DP, Polaszek A, Wood JRI, Barker C, Scotland RW (2014) Taxonomic capacity and author inflation. *New Phytologist*, 202, 741–742.
- Beckmann M, Gerstner K, Akin-Fajiyi M, Ceaşu S, Kambach S, Kinlock NL, Phillips HRP, Verhagen W, Gurevitch J, Klotz S, Newbold T, Verburg PH, Winter M, Seppelt R (2019) Conventional land-use intensification reduces species richness and increases production: A global meta-analysis. *Global Change Biology*, 25, 1941–1956.
- Bello F, Šmilauer P, Diniz-Filho JA, Carmona PC, Lososová Z, Herben T, Götzenberger L (2017) Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1200–1211.
- Belskaya E, Gilev A, Belskii E (2017) Ant (Hymenoptera, Formicidae) diversity along a pollution gradient near the Middle Ural Copper Smelter, Russia. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 10768–10777.
- Beng KC, Tomlinson KW, Shen XH, Surget-Groba Y, Hughes AC, Corlett RT, Slik JWF (2016) The utility of DNA metabarcoding for studying the response of arthropod diversity and composition to land-use change in the tropics. *Scientific Reports*, 6, 24965.
- Bentz BJ, Jönsson AM (2015) Modeling bark beetle responses to climate change. In: *Bark beetles* (ed. Vega FE), pp. 533–553. Elsevier, San Diego.
- Bernays EA (1998) Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *BioScience*, 48, 35–44.
- Beynon SA, Wainwright WA, Christie M (2015) The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the UK cattle industry. *Ecological Entomology*, 40, 124–135.
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tscharntke T (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1715–1727.
- Bian X, Garner B, Liu H, Vogler AP (2022) The SITE-100 project: Site-based biodiversity genomics for species discovery, community ecology, and a global tree-of-life.

- Frontiers in Ecology and Evolution, 10, 787560.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemuller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.
- Blowes SA, Supp SR, Antão LH, Bates A, Bruelheide H, Chase JM, Moyes F, Magurran A, McGill B, Myers-Smith IH (2019) The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science*, 366, 339–345.
- Bocak L, Barton C, Crampton-Platt ALEX, Chesters D, Ahrens D, Vogler AP (2014) Building the Coleoptera tree of life for > 8000 species: Composition of public DNA data and fit with Linnaean classification. *Systematic Entomology*, 39, 97–110.
- Bookstein FL (1991) Thin-plate splines and the atlas problem for biomedical images. In: Biennial International Conference on Information Processing in Medical Imaging (eds Colchester ACF, Hawkes DJ), pp. 326–342. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Borer ET, Seabloom EW, Tilman D, Novotny V (2012) Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters*, 15, 1457–1464.
- Bouchard P, Bousquet Y, Davies AE, Alonso-Zarazaga MA, Lawrence JF, Lyal CH, Newton AF, Reid CAM, Schmitt M, Słipiński SA, Smith ABT (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1–972.
- Breeze TD, Bailey AP, Balcombe KG, Brereton T, Comont R, Edwards M, Garratt MP, Harvey M, Hawes C, Isaac N, Jitlal M, Jones CM, Kunin WE, Lee P, Morris RKA, Musgrove A, O'Connor RS, Peyton J, Potts SG, Roberts SPM, Roy DB, Roy HE, Tang CQ, Vanbergen AJ, Carvell C (2021) Pollinator monitoring more than pays for itself. *Journal of Applied Ecology*, 58, 44–57.
- Bruelheide H, Nadrowski K, Assmann T, Bauhus J, Both S, Buscot F, Chen XY, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Gutknecht JLM, Guo DL, Guo LD, Hardtle W, He JS, Klein AM, Kuhn P, Liang Y, Liu XJ, Michalski S, Niklaus PA, Pei KQ, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schuldt A, Seidler G, Trogisch S, von Oheimb G, Welk E, Wirth C, Wubet T, Yang XF, Yu MJ, Zhang SR, Zhou HZ, Fischer M, Ma KP, Schmid B (2014) Designing forest biodiversity experiments: General considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 74–89.
- Bryant T, Waring K, Sánchez Meador A, Bradford JB (2019) A framework for quantifying resilience to forest disturbance. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 56.
- Buckley LB, Davies TJ, Ackerly DD, Kraft NJB, Harrison SP, Anacker BL, Cornell HV, Damschen EI, Grytnes JA, Hawkins BA, McCain CM, Stephens PR, Wiens JJ (2010) Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 2131–2138.
- Burington ZL, Inclán-Luna DJ, Pollet M, Stireman III JO (2020) Latitudinal patterns in tachinid parasitoid diversity (Diptera: Tachinidae): A review of the evidence. *Insect Conservation and Diversity*, 13, 419–431.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013) Plant–pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611–1615.
- Burks JM, Philpott SM (2017) Local and landscape drivers of parasitoid abundance, richness, and composition in urban gardens. *Environmental Entomology*, 46, 201–209.
- Cameron SA, Lozier JD, Strange JP, Koch JB, Cordes N, Solter LF, Griswold TL (2011) Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 662–667.
- Cannon CH, Borchetta C, Anderson DL, Arellano G, Barker M, Charron G, LaMontagne JM, Richards JH, Abercrombie E, Banin LF (2021) Extending our scientific reach in arboreal ecosystems for research and management. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 712165.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Castagneyrol B, Lagache L, Giffard B, Kremer A, Jactel H (2012) Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings. *PLoS ONE*, 7, e44247.
- Castro DMP, da Silva PG, Solar R, Callisto M (2020) Unveiling patterns of taxonomic and functional diversities of stream insects across four spatial scales in the neotropical savanna. *Ecological Indicators*, 118, 106769.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chase JM, Blowes SA, Knight TM, Gerstner K, May F (2020) Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, 584, 238–243.
- Cheli GH, Bosco T, Flores GE (2022) The role of *Nyctelia circumundata* (Coleoptera: Tenebrionidae) on litter fragmentation processes and soil fertility in northeastern arid Patagonia. *Geoderma*, 415, 115770.
- Chen SC, Hemmings FA, Chen F, Moles AT (2017) Plants do not suffer greater losses to seed predation towards the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1283–1291.
- Chen YK, Bai M, Wang JF, Wang XP, Wang T, Han YJ, Lu JB, Han MY, Shen H (2021) Insect trap facility. 202121722523, China. (in Chinese) [陈云康, 白明, 王继飞, 王新谱, 王涛, 韩永金, 路金博, 韩勳扬, 申昊 (2021) 昆虫诱集装置. 202121722523, 中国. 2021-12-17.]
- Cheng LX, Tong YJ, Zhao YC, Sun ZB, Wang XP, Ma FZ, Bai M (2022) Study on the relationship between richness and morphological diversity of higher taxa in the darkling

- beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Diversity*, 14, 60.
- Chesters D (2020) The phylogeny of insects in the data-driven era. *Systematic Entomology*, 45, 540–551.
- Cifuentes-Croquevielle C, Stanton DE, Armesto JJ (2020) Soil invertebrate diversity loss and functional changes in temperate forest soils replaced by exotic pine plantations. *Scientific Reports*, 10, 7762.
- Colwell R, Brehm G, Cardelus C, Gilman A, Longino J (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322, 258–261.
- Conrad KF, Warren MS, Fox R, Parsons MS, Woiwod IP (2006) Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132, 279–291.
- Cook JM, Rasplus JY (2003) Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 241–248.
- Cope GC, Campbell JW, Grodsky SM, Ellis JD (2019) Evaluation of nest-site selection of ground-nesting bees and wasps (Hymenoptera) using emergence traps. *The Canadian Entomologist*, 151, 260–271.
- Coupland RT (1979) *Grassland Ecosystems of the World: Analysis of Grasslands and Their Uses* (Vol. 18). Cambridge University Press, New York.
- Crawley MJ (1992) Seed predators and plant population dynamics. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. Fenner M), pp. 167–182. CABI Books, Wallingford.
- Crowder DW, Northfield TD, Strand MR, Snyder WE (2010) Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466, 109–112.
- da Silva PG, Nunes CA, Ferreira LF, Braga RF, Beiroz W, Perillo LN, Solar RRC, de Siqueira Neves F (2019) Patch and landscape effects on forest-dependent dung beetles are masked by matrix-tolerant dung beetles in a mountaintop rainforest archipelago. *Science of the Total Environment*, 651, 1321–1331.
- Dainese M, Martin EA, Aizen MA, Albrecht M, Bartomeus I, Bommarco R, Carvalheiro LG, Chaplin-Kramer R, Gagic V, Garibaldi LA (2019) A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5, eaax0121.
- Dassou AG, Tixier P (2016) Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: A meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 6, 1143–1153.
- de Frenne P, Zellweger F, Rodríguez-Sánchez F, Scheffers BR, Hylander K, Luoto M, Vellend M, Verheyen K, Lenoir J (2019) Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 744–749.
- DeSalle R, Goldstein P (2019) Review and interpretation of trends in DNA barcoding. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 302.
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Tigchelaar M, Battisti DS, Merrill SC, Huey RB, Naylor RL (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, 361, 916–919.
- Devries PJ, Alexander LG, Chacon IA, Fordyce JA (2012) Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, 81, 472–482.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Purvis A, Cornelissen JHC, Mace Georgina M, Donoghue MJ, Ewers RM, Jordano P, Pearse WD (2013) Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3, 2958–2975.
- Dickie IA, Xu B, Koide RT (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist*, 156, 527–535.
- Dornelas M, Antao LH, Moyes F, Bates AE, Magurran AE, Adam D, Akhmetzhanova AA, Appeltans W, Arcos JM, Arnold H (2018) BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 760–786.
- Douglas MR, Tooker JF (2016) Meta-analysis reveals that seed-applied neonicotinoids and pyrethroids have similar negative effects on abundance of arthropod natural enemies. *PeerJ*, 4, e2776.
- Dupont YL, Damgaard C, Simonsen V (2011) Quantitative historical change in bumblebee (*Bombus* spp.) assemblages of red clover fields. *PLoS ONE*, 6, e25172.
- Ebeling A, Klein AM, Weisser WW, Tscharnke T (2012) Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia*, 169, 453–465.
- Eggleton P, Belshaw R (1992) Insect parasitoids: An evolutionary overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 337, 1–20.
- Eisenhauer N, Bonn A, Guerra AC (2019) Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nature Communications*, 10, 50.
- Eitzinger B, Abrego N, Gravel D, Huotari T, Vesterinen EJ, Roslin T (2019) Assessing changes in arthropod predator–prey interactions through DNA-based gut content analysis—variable environment, stable diet. *Molecular Ecology*, 28, 266–280.
- Elbrecht V, Braukmann TWA, Ivanova NV, Prosser SWJ, Hajibabaei M, Wright M, Zakharov EV, Hebert PDN, Steinke D (2019) Validation of *COI* metabarcoding primers for terrestrial arthropods. *PeerJ*, 7, e7745.
- Elbrecht V, Vamos EE, Steinke D, Leese F (2018) Estimating intraspecific genetic diversity from community DNA metabarcoding data. *PeerJ*, 6, e4644.
- Ellis J (2012) The honey bee crisis. *Outlooks on Pest Management*, 23, 35–40.

- Ellwood MDF, Jones DT, Foster WA (2002) Canopy ferns in lowland dipterocarp forest support a prolific abundance of ants, termites, and other invertebrates. *Biotropica*, 34, 575–583.
- Erwin TL (1982) Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36, 74–75.
- Erwin TL (1983) Tropical forest canopies: The last biotic frontier. *Bulletin of the ESA*, 29, 14–20.
- Ewers RM, Didham RK (2007) The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology*, 21, 926–936.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Feron R, Waterhouse RM (2022) Assessing species coverage and assembly quality of rapidly accumulating sequenced genomes. *GigaScience*, 11, giac006.
- Figueroa LL, Bergey EA (2015) Bumble bees (Hymenoptera: Apidae) of Oklahoma: Past and present biodiversity. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88, 418–429.
- Finke DL (2012) Contrasting the consumptive and non-consumptive cascading effects of natural enemies on vector-borne pathogens. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 144, 45–55.
- Fisher BL (1999) Improving inventory efficiency: A case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, 9, 714–731.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33.
- Fontanilla AM, Nakamura A, Xu ZH, Cao M, Kitching RL, Tang Y, Burwell CJ (2019) Taxonomic and functional ant diversity along tropical, subtropical, and subalpine elevational transects in Southwest China. *Insects*, 10, 128.
- Forbes AA, Bagley RK, Beer MA, Hippee AC, Widmayer HA (2018) Quantifying the unquantifiable: Why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order. *BMC Ecology*, 18, 21.
- Forister ML, Cousens B, Harrison JG, Anderson K, Thorne JH, Waetjen D, Nice CC, De Parsia M, Hladik ML, Meese R (2016) Increasing neonicotinoid use and the declining butterfly fauna of lowland California. *Biology Letters*, 12, 20160475.
- Foster CW, Kelly C, Rainey JJ, Holloway GJ (2020) Effects of urbanisation and landscape heterogeneity mediated by feeding guild and body size in a community of coprophilous beetles. *Urban Ecosystems*, 23, 1063–1077.
- Fox R (2013) The decline of moths in Great Britain: A review of possible causes. *Insect Conservation and Diversity*, 6, 5–19.
- Franzén M, Dieker P (2014) The influence of terrain age and altitude on the arthropod communities found on recently deglaciated terrain. *Current Zoology*, 60, 203–220.
- French CM, Bertola LD, Carnaval AC, Economo EP, Kass JM, Lohman DJ, Marske KA, Meier R, Overcast I, Rominger AJ, Staniczenko P, Hickerson MJ (2022) Global determinants of the distribution of insect genetic diversity. *bioRxiv*, 2022.02.09.479762.
- Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A, Tscharnkte T (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94, 2042–2054.
- Futuyma DJ, Agrawal AA (2009) Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 18054–18061.
- Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tscharnkte T, Weisser W, Bommarco R (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20142620.
- Gagnon AË, Heimpel GE, Brodeur J (2011) The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PLoS ONE*, 6, e28061.
- Gámez S, Harris NC (2022) Conceptualizing the 3D niche and vertical space use. *Trends in Ecology & Evolution*, 37, 953–962.
- García-Robledo C, Kuprewicz EK, Staines CL, Erwin TL, Kress WJ (2016) Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, 680–685.
- Gardner JD, Spivak M (2014) A survey and historical comparison of the Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) of Itasca State Park, Minnesota. *Annals of the Entomological Society of America*, 107, 983–993.
- Garrick RC, Bouget C (2018) Molecular tools for assessing Saproxylic insect diversity. In: *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (ed. Ulyshen MD), pp. 849–884. Springer International Publishing AG, Cham.
- Geruo A, Velicogna I, Zhao M, Colliander A, Kimball JS (2020) Satellite detection of varying seasonal water supply restrictions on grassland productivity in the Missouri Basin, USA. *Remote Sensing of Environment*, 239, 111623.
- Giladi I (2006) Choosing benefits or partners: A review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos*, 112, 481–492.
- Gimenez BCG, Higuti J (2017) Land use effects on the functional structure of aquatic insect communities in Neotropical streams. *Inland Waters*, 7, 305–313.
- Gimmel ML, Ferro ML (2018) General overview of saproxylic Coleoptera. In: *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (ed. Ulyshen MD), pp. 51–128. Springer International Publishing AG, Cham.

- Giweta M (2020) Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: A review. *Journal of Ecology and Environment*, 44, 1–9.
- Godfray HCJ (1994) *Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Gómez IC, Sääksjärvi IE, Mayhew PJ, Pollet M, Rey del CC, Nieves-Aldrey JL, Broad GR, Roininen H, Tuomisto H (2018) Variation in the species richness of parasitoid wasps (Ichneumonidae: Pimplinae and Rhyssinae) across sites on different continents. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 305–316.
- Gong SX, Hodgson JA, Tschamtker T, Liu YH, van der Werf W, Batáry P, Knops J, Zou Y (2022) Biodiversity and yield trade-offs for organic farming. *Ecology Letters*, 25, 1699–1710.
- Goodfellow I, Bengio Y, Courville A (2016) *Deep Learning*. The MIT Press, Cambridge.
- Goulet H (2003) Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Canadian agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 83, 259–264.
- Grab H, Branstetter MG, Amon N, Urban-Mead KR, Park MG, Gibbs J, Blitzer EJ, Poveda K, Loeb G, Danforth BN (2019) Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science*, 363, 282–284.
- Grassberger M, Frank C (2004) Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41, 511–523.
- Gravel D, Albouy C, Thuiller W (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150268.
- Greenop A, Woodcock BA, Wilby A, Cook SM, Pywell RF (2018) Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: A meta-analysis. *Ecology*, 99, 1771–1782.
- Grześ IM (2009) Ant species richness and evenness increase along a metal pollution gradient in the Bolesław zinc smelter area. *Pedobiologia*, 53, 65–73.
- Gunter NL, Weir TA, Slipinksi A, Bocak L, Cameron SL (2016) If dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) arose in association with dinosaurs, did they also suffer a mass co-extinction at the K–Pg boundary? *PLoS ONE*, 11, e0153570.
- Guo CC, Zhang R, Shan HY, Kong HZ (2014) Effects of regulatory evolution on morphological diversity. *Biodiversity Science*, 22, 72–79. (in Chinese with English abstract) [国春策, 张睿, 山红艳, 孔宏智 (2014) 调控进化与形态多样性. *生物多样性*, 22, 72–79.]
- Guo PF, Wang MQ, Orr M, Li Y, Chen JT, Zhou QS, Staab M, Fornoff F, Chen GH, Zhang NL, Klein AM, Zhu CD (2021) Tree diversity promotes predatory wasps and parasitoids but not pollinator bees in a subtropical experimental forest. *Basic and Applied Ecology*, 53, 134–142.
- Habel JC, Koc E, Gerstmeier R, Gruppe A, Seibold S, Ulrich W (2021) Insect diversity across an afro-tropical forest biodiversity hotspot. *Journal of Insect Conservation*, 25, 221–228.
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JM, Tilman D (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, 12, 1029–1039.
- Hájek J, Fikáček M (2010) Taxonomic revision of the *Hydroporus bodemeyeri* species complex (Coleoptera: Dytiscidae) with a geometric morphometric analysis of body shape within the group. *Journal of Natural History*, 44, 1631–1658.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hören T, Goulson D, de Kroon H (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12, e0185809.
- Hamilton AJ, Basset Y, Benke KK, Grimbacher PS, Miller SE, Novotný V, Samuelson GA, Stork NE, Weiblen GD, Yen JDL (2010) Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *The American Naturalist*, 176, 90–95.
- Hao M, Jin Q, Meng G, Yang C, Yang S, Shi Z, Tang M, Liu S, Li Y, Zhang D, Su X, Shih C, Sun Y, Zhou X, Zhang A (2020a) Regional assemblages shaped by historical and contemporary factors: Evidence from a species-rich insect group. *Molecular Ecology*, 29, 2492–2510.
- Hao M, Jin Q, Meng G, Yang C, Yang S, Shi Z, Tang M, Liu S, Li Y, Li J, Zhang D, Su X, Shih C, Sun Y, Wilson JJ, Zhou X, Zhang A (2020b) Using full-length metabarcoding and DNA barcoding to infer community assembly for speciose taxonomic groups: A case study. *Evolutionary Ecology*, 34, 1063–1088.
- Harrison T, Winfree R (2015) Urban drivers of plant–pollinator interactions. *Functional Ecology*, 29, 879–888.
- Hawkins BA (1993) Refuges, host population dynamics and the genesis of parasitoid diversity. In: *Hymenoptera and Biodiversity* (eds LaSalle J, Gauld ID), pp. 235–256. CAB International, Wallingford, UK.
- Hayes L, Mann DJ, Monastyrskii AL, Lewis OT (2009) Rapid assessments of tropical dung beetle and butterfly assemblages: Contrasting trends along a forest disturbance gradient. *Insect Conservation and Diversity*, 2, 194–203.
- He JS, Fang JY, Ma KP, Huang JH (2003) Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 835–843. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉 (2003) 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 27, 835–843.]

- Henry M, Beguin M, Requier F, Rollin O, Odoux J-F, Aupinel P, Aptel J, Tchamitchian S, Decourtye A (2012) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, 336, 348–350.
- Heraty J (2017) Parasitoid biodiversity and insect pest management. In: *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2nd edn. (eds Footitt RG, Adler PH), pp. 603–626. Wiley Blackwell, Oxford.
- Hilszczanski J (2018) Ecology, diversity and conservation of saproxylic Hymenopteran parasitoids. In: *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (ed. Ulyshen MD), pp. 193–216. Springer International Publishing AG, Cham.
- Hinchliff CE, Smith SA, Allman JF, Burleigh JG, Chaudhary R, Coghill LM, Crandall KA, Deng J, Drew BT, Gazis R (2015) Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 12764–12769.
- Holguin GA, Lehman BL, Hull LA, Jones VP, Jones VP, Park J (2010) Electronic traps for automated monitoring of insect populations. *IFAC Proceedings*, 43, 49–54.
- Hong D, Zhuang W, Zhu M, Ma K, Wang X, Huang D, Zhang Y, Ren G, Bu W, Cai W, Ren D, Yang D, Liang A, Bai F, Zhang R, Lei F, Li S, Kong H, Cai L, Dai Y, Zhu C, Yang Q, Chen J, Sha Z, Jiang J, Che J, Wu D, Li J, Wang Q, Wei X, Bai M, Liu X, Chen X, Qiao G (2022) Positioning taxonomic research for the future. *Zoological Systematics*, 47(3), 185–187.
- Hong SJ, Nam I, Kim SY, Kim E, Lee CH, Ahn S, Park IK, Kim G (2021) Automatic pest counting from pheromone trap images using Deep Learning object detectors for *Matsucoccus thunbergiana* monitoring. *Insects*, 12, 342.
- Howison RA, Berg MP, Smit C, van Dijk K, Olf H (2016) The importance of coprophagous macrodetritivores for the maintenance of vegetation heterogeneity in an African savannah. *Ecosystems*, 19, 674–684.
- Høye TT, Årje J, Bjerge K, Hansen OLP, Iosifidis A, Leese F, Mann HMR, Meissner K, Melvad C, Raitoharju J (2021) Deep Learning and computer vision will transform entomology. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2002545117.
- Hu YB, Fan HZ, Chen YH, Chang J, Zhan XJ, Wu H, Zhang BW, Wang M, Zhang WY, Yang L, Hou X, Shen X, Pan T, Wu W, Li J, Hu HH, Wei FW (2021) Spatial patterns and conservation of genetic and phylogenetic diversity of wildlife in China. *Science Advances*, 7, eabd5725.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Huber JT (2017) Biodiversity of Hymenoptera. In: *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2nd edn. (eds Footitt RG, Adler PH), pp. 419–461. Wiley Blackwell, Oxford.
- Huey RB, Berrigan D, Gilchrist GW, Herron JC (1999) Testing the adaptive significance of acclimation: A strong inference approach. *American Zoologist*, 39, 323–336.
- Hulme PE (1998) Post-dispersal seed predation: Consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 32–46.
- Hunt T, Vogler AP (2008) A protocol for large-scale rRNA sequence analysis: Towards a detailed phylogeny of Coleoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 289–301.
- Ishii HT, Shin-Ichi T, Tsutomu H (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*, 50, 342–355.
- Jähnig SC, Baranov V, Altermatt F, Cranston P, Friedrichs-Manthey M, Geist J, He FZ, Heino J, Hering D, Hölker F, Jourdan J, Kalinkat G, Kiesel J, Leese F, Maasri A, Monaghan MT, Schäfer RB, Tockner K, Tonkin JD, Domisch S (2021) Revisiting global trends in freshwater insect biodiversity. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 8, e1506.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Janzen DH, Pond CM (1975) A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 127, 33–50.
- Jochum M, Fischer M, Isbell F, Roscher C, van der Plas F, Boch S, Boenisch G, Buchmann N, Catford JA, Cavender-Bares J, Ebeling A, Eisenhauer N, Gleixner G, Hölzel N, Kattge J, Klaus VH, Kleinebecker T, Lange M, Le Provost G, Meyer ST, Molina-Venegas R, Mommer L, Oelmann Y, Penone C, Prati D, Reich PB, Rindisbacher A, Schäfer D, Scheu S, Schmid B, Tilman D, Tschamtker T, Vogel A, Wagg C, Weigelt A, Weisser WW, Wilcke W, Manning P (2020) The results of biodiversity-ecosystem functioning experiments are realistic. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1485–1494.
- Joern A, Laws A (2012) Ecological mechanisms underlying arthropod species diversity in grasslands. *Annual Review of Entomology*, 58, 19–36.
- Johnson MT, Campbell SA, Barrett SC (2015) Evolutionary interactions between plant reproduction and defense against herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 191–213.
- Johnson S, Lopaticki G, Barnett K, Facey S, Powell J, Hartley S (2016) An insect ecosystem engineer alleviates drought stress in plants without increasing plant susceptibility to an aboveground herbivore. *Functional Ecology*, 30, 894–902.
- Johnson SN, Birch A, Gregory P, Murray P (2006) The ‘Mother Knows Best’ principle: Should soil insects be included in the preference–performance debate? *Ecological Entomology*, 31, 395–401.

- Jones OR, Purvis A, Quicke DLJ (2012) Latitudinal gradients in taxonomic overdescription rate affect macroecological inferences using species list data. *Ecography*, 35, 333–340.
- Kawahara AY, Plotkin D, Hamilton CA, Gough H, Laurent RS, Owens HL, Homziak NT, Barber JR (2018) Diel behavior in moths and butterflies: A synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. *Organisms Diversity & Evolution*, 18, 13–27.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kennedy SR, Krehenwinkel H (2020) DNA barcoding and community assembly—A simple solution to a complex problem. *Molecular Ecology*, 29, 2318–2320.
- Kevan PG, Baker HG (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, 28, 407–453.
- Kevan PG, Viana BF (2003) The global decline of pollination services. *Biodiversity*, 4(4), 3–8.
- King JR, Porter SD (2005) Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology*, 34, 1566–1578.
- Kira T, Shinozaki K, Hozumi K (1969) Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant and Cell Physiology*, 10, 129–142.
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 303–313.
- Kruess A, Tscharntke T (1994) Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264, 1581–1584.
- Kuile AM, Apigo A, Bui A, DiFiore B, Forbes ES, Lee M, Orr D, Preston DL, Behm R, Bogar T, Childress J, Dirzo R, Klope M, Lafferty KD, McLaughlin J, Morse M, Motta C, Park K, Plummer K, Weber D, Young R, Young H (2022) Predator–prey interactions of terrestrial invertebrates are determined by predator body size and species identity. *Ecology*, 103, e3634.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175–201.
- Larios L, Pearson DE, Maron JL (2017) Incorporating the effects of generalist seed predators into plant community theory. *Functional Ecology*, 31, 1856–1867.
- Larsen AE, Claire Powers L, McComb S (2021) Identifying and characterizing pesticide use on 9,000 fields of organic agriculture. *Nature Communications*, 12, 5461.
- Leahy L, Scheffers BR, Williams SE, Andersen AN (2022) Arboreality drives heat tolerance while elevation drives cold tolerance in tropical rainforest ants. *Ecology*, 103, e03549.
- Lever JJ, van Nes EH, Scheffer M, Bascompte J (2014) The sudden collapse of pollinator communities. *Ecology Letters*, 17, 350–359.
- Lewin HA, Robinson GE, Kress WJ, Baker WJ, Coddington J, Crandall KA, Durbin R, Edwards SV, Forest F, Gilbert MTP, Goldstein MM, Grigoriev IV, Hackett KJ, Haussler D, Jarvis ED, Johnson WE, Patrinos A, Richards S, Castilla-Rubio JC, van Sluys MA, Soltis PS, Xu X, Yang H, Zhang G (2018) Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 4325–4333.
- Lewis OT, Gripenberg S (2008) Insect seed predators and environmental change. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1593–1599.
- Li FL, Zhang Y, Altermatt F, Cai YP, Yang ZF (2022) Gap analysis for DNA-based biomonitoring of aquatic ecosystems in China. *Ecological Indicators*, 137, 108732.
- Li PP, Tong YJ, Cao HY, Rong GS, Qin SQ, Yang XK, Wang GQ, Bai M (2021) A photographic dataset of the beetle specimens from a SITE100 standardized sampling area in Huaping, Guangxi. *Biodiversity Science*, 29, 1165–1169. (in Chinese with English abstract) [李盼盼, 佟一杰, 曹浩宇, 容国森, 覃诗晴, 杨星科, 王国全, 白明 (2021) 广西花坪SITE100样地甲虫标本照片数据集. *生物多样性*, 29, 1165–1169.]
- Li WL, Chen P, Wang B, Xie CJ (2019) Automatic localization and count of agricultural crop pests based on an improved Deep Learning pipeline. *Scientific Reports*, 9, 7024.
- Lin XL, Mo LD, Bu WJ, Wang XH (2021) The first comprehensive DNA barcode reference library of Chinese *Tanytarsus* (Diptera: Chironomidae) for environmental DNA metabarcoding. *Diversity and Distributions*, 27, 1932–1941.
- Lin YH, Lu P, Yang XY, Zhang FD (2013) Soil insect diversity and abundance following different fertilizer treatments on the Loess Plateau of China. *Journal of Integrative Agriculture*, 12, 1644–1651.
- Liu B, Yang L, Zeng YD, Yang F, Yang YZ, Lu YH (2018) Secondary crops and non-crop habitats within landscapes enhance the abundance and diversity of generalist predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 258, 30–39.
- Liu HL, Liu MH, Ji L, Liu JM, Shang LY (2021) Effects of habitats change on EPT aquatic insects in streams. *International Journal of Ecology*, (2), 175–186. (in Chinese with English abstract) [刘海铃, 刘曼红, 姬莉, 刘笏旻, 商淋友 (2021) 生境变化对溪流EPT水生昆虫的影响. *世界生态学*, (2), 175–186.]
- Lobo JM, Hortal J, Cabrero-Sañudo FJ (2006) Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. *Diversity and Distributions*, 12, 111–123.
- Lobo JM, Lumaret JP, Jay-Robert P (1998) Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: Effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologia*, 42, 252–266.

- Logan JD, Wolesensky W, Joern A (2006) Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological Modelling*, 196, 471–482.
- Loiselle BA, Farji-Brener AG (2002) What's up? An experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest. *Biotropica*, 34, 327–330.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lowman MD, Schowalter TD, Franklin JF (2012) *Methods in Forest Canopy Research*. University of California Press, London.
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Guo YY, Desneux N (2012) Widespread adoption of *Bt* cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature*, 487, 362–365.
- Lucey JM, Hill JK (2012) Spillover of insects from rain forest into adjacent oil palm plantations. *Biotropica*, 44, 368–377.
- Luo GL, Zhang M, Huang W, Zhang LN (2018) Design of insect intelligent habitat monitoring system in Erhai Wetland. *Journal of Dali University*, 3(12), 8–13. (in Chinese with English abstract) [罗桂兰, 张梅, 黄伟, 张丽娜 (2018) 洱海湿地昆虫智能生境监测系统设计. *大理大学学报*, 3(12), 8–13.]
- Ma KP (2013) Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments. *Biodiversity Science*, 21, 247–248. (in Chinese) [马克平 (2013) 生物多样性与生态系统功能的实验研究. *生物多样性*, 21, 247–248.]
- Main AR, Webb EB, Goyne KW, Mengel D (2018) Neonicotinoid insecticides negatively affect performance measures of non-target terrestrial arthropods: A meta-analysis. *Ecological Applications*, 28, 1232–1244.
- Maron JL, Simms EL (1997) Effect of seed predation on seed bank size and seedling recruitment of bush lupine (*Lupinus arboreus*). *Oecologia*, 111, 76–83.
- Martin EA, Reineking B, Seo B, Steffan-Dewenter I (2013) Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 5534–5539.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- McCall AC, Irwin RE (2006) Florivory: The intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9, 1351–1365.
- McCann KS (2000) The diversity–stability debate. *Nature*, 405, 228–233.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Meehan TD, Gratton C (2015) A consistent positive association between landscape simplification and insecticide use across the Midwestern US from 1997 through 2012. *Environmental Research Letters*, 10, 114001.
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Miao BG, Peng YQ, Yang DR, Guénard B, Liu C (2022). Diversity begets diversity: Low resource heterogeneity reduces the diversity of nut-nesting ants in rubber plantations. *Insect Science*, 29, 932–941.
- Mico E (2018) Saproxylic insects in tree hollows. In: *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (ed. Ulyshen MD), pp. 693–727. Springer International Publishing AG, Cham.
- Millard J, Outhwaite CL, Kinnersley R, Freeman R, Gregory RD, Adedjoja O, Gavini S, Kioko E, Kuhlmann M, Ollerton J, Ren ZX, Newbold T (2021) Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. *Nature Communications*, 12, 2902.
- Miller KE, Polaszek A, Evans DM (2021) A dearth of data: Fitting parasitoids into ecological networks. *Trends in Parasitology*, 37, 863–874.
- Mo W, Wang ZL, Li Y, Guo JJ, Zhang RZ (2018) Faunal communities of deep soil layers in suburban Beijing. *Biodiversity Science*, 26, 248–257. (in Chinese with English abstract) [莫畏, 王志良, 李猷, 郭建军, 张润志 (2018) 北京近郊深土层动物群落结构特征. *生物多样性*, 26, 248–257.]
- Montgomery GA, Dunn RR, Fox R, Jongejans E, Leather SR, Saunders ME, Shortall CR, Tingley MW, Wagner DL (2020) Is the insect apocalypse upon us? How to find out. *Biological Conservation*, 241, 108327.
- Muiruri EW, Barantal S, Iason GR, Salminen JP, Perez-Fernandez E, Koricheva J (2019) Forest diversity effects on insect herbivores: Do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221, 2250–2260.
- Muneret L, Mitchell M, Seufert V, Aviron S, Djoudi EA, Pétilion J, Plantegenest M, Thiéry D, Rusch A (2018) Evidence that organic farming promotes pest control. *Nature Sustainability*, 1, 361–368.
- Nakamura A, Ashton LA, Scheffers BR, Kitching RL (2022) Understanding patterns and mechanisms of forest canopy diversity and ecosystem functions in a changing world. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 944981.
- Nakamura A, Kitching RL, Cao M, Creedy TJ, Fayle TM, Freiberg M, Hewitt CN, Itioka T, Koh LP, Ma KP, Malhi Y, Mitchell A, Novotny V, Ozanne CMP, Song L, Wang H, Ashton LA (2017) Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 438–451.
- Nunes CA, Quintino AV, Constantino R, Negreiros D, Reis JR, Fernandes GW (2017) Patterns of taxonomic and functional diversity of termites along a tropical elevational gradient.

- Biotropica, 49, 186–194.
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica*, 46, 14–24.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461–1474.
- Odell EH, Stork NE, Kitching RL (2019) Lianas as a food resource for herbivorous insects: A comparison with trees. *Biological Reviews*, 94, 1416–1429.
- Ollerton J (2017) Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 48, 353–376.
- Ollerton J, Erenler H, Edwards M, Crockett R (2014) Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*, 346, 1360–1362.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Outhwaite CL, McCann P, Newbold T (2022) Agriculture and climate change are reshaping insect biodiversity worldwide. *Nature*, 605, 97–102.
- Owen DF, Owen J (1974) Species diversity in temperate and tropical Ichneumonidae. *Nature*, 249, 583–584.
- Owens AC, Cochard P, Durrant J, Farnworth B, Perkin EK, Seymoure B (2020) Light pollution is a driver of insect declines. *Biological Conservation*, 241, 108259.
- Ozanne CMP (2013) Canopies and climate change. In: *Treetops at Risk: Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation* (eds Devy S, Ganesh T), pp. 113–118. Springer Science, New York.
- Page RDM (2005) Phyloinformatics: Toward a phylogenetic database. In: *Data Mining in Bioinformatics* (eds Wu X, Jain L, Wang JT, Zaki MJ, Toivonen HT, Shasha D), pp. 219–241. Springer, London.
- Papanikolaou AD, Kühn I, Frenzel M, Kuhlmann M, Poschlod P, Potts SG, Roberts SPM, Schweiger O (2017) Wild bee and floral diversity co-vary in response to the direct and indirect impacts of land use. *Ecosphere*, 8, e02008.
- Payne JA (1965) A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46, 592–602.
- Pellissier L, Ndiribe C, Dubuis A, Pradervand JN, Salamin N, Guisan A, Rasmann S (2013) Turnover of plant lineages shapes herbivore phylogenetic beta diversity along ecological gradients. *Ecology Letters*, 16, 600–608.
- Pellmyr O (2003) Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 35–55.
- Pereira HM, David Cooper H (2006) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 123–129.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Peters RS, Meyer B, Krogmann L, Borner J, Meusemann K, Schütte K, Niehuis O, Misof B (2011) The taming of an impossible child: A standardized all-in approach to the phylogeny of Hymenoptera using public database sequences. *BMC Biology*, 9, 55.
- Pilotto F, Kühn I, Adrian R, Alber R, Alignier A, Andrews C, Bäck J, Barbaro L, Beaumont D, Beenaerts N, Benham S, Boukal DS, Bretagnolle V, Camatti E, Canullo R, Cardoso PG, Ens BJ, Everaert G, Evtimova V, Feuchtmayr H, García-González R, Gómez García D, Grandin U, Gutowski JM, Hadar L, Halada L, Halassy M, Hummel H, Huttunen KL, Jaroszewicz B, Jensen TC, Kalivoda H, Schmidt IK, Kröncke I, Leinonen R, Martinho F, Meesenburg H, Meyer J, Minerbi S, Monteith D, Nikolov BP, Oro D, Ozoliņš D, Padedda BM, Pallett D, Pansera M, Pardal MÂ, Petriccione B, Pipan T, Pöyry J, Schäfer SM, Schaub M, Schneider SC, Skuja A, Soetaert K, Sprinĝe G, Stanchev R, Stockan JA, Stoll S, Sundqvist L, Thimonier A, van Hoey G, van Ryckegem G, Visser ME, Vorhauser S, Haase P (2020) Meta-analysis of multidecadal biodiversity trends in Europe. *Nature Communications*, 11, 3486.
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WO, Brown DS, Jarman SN, Taberlet P (2012) Who is eating what: Diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 21, 1931–1950.
- Pontes RS, Basset Y (2007) Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: The importance of leaf sclerophylly. *Ecography*, 30, 663–672.
- Potamitis I, Eliopoulos P, Rigakis I (2017) Automated remote insect surveillance at a global scale and the internet of things. *Robotics*, 6, 19.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 345–353.
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, Morris RK, Roy HE, Woodcock BA, Isaac NJ (2019) Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature Communications*, 10, 1–6.
- Psomas E, Holdsworth S, Eggleton P (2018) Ant diversity as a direct and indirect driver of pselaphine rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) functional diversity in tropical rainforests, Sabah, Malaysian Borneo. *Journal of Morphology*, 279, 981–996.
- Pureswaran DS, Roques A, Battisti A (2018) Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4, 35–50.
- Putchkov OV, Markina TY, Komaromi N (2017) Ecologo-faunistic review of lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of urbocenosis of Kharkov City (Ukraine). *Biosystems Diversity*, 25, 263–267.

- Quicke DLJ (2012) We know too little about parasitoid wasp distributions to draw any conclusions about latitudinal trends in species richness, body size and biology. *PLoS ONE*, 7, e32101.
- Quinto J, Marcos-García MÁ, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Brustel H, Galante E, Micó E (2012) Breaking down complex saproxylic communities: Understanding sub-networks structure and implications to network robustness. *PLoS ONE*, 7, e45062.
- Ramírez-Hernández A, Martínez-Falcón AP, Ávila-Argáez M, Flores J (2021) Soil moisture shapes diversity and network structure of insect communities associated with *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae). *Arthropod-Plant Interactions*, 15, 897–906.
- Ramsden MW, Menéndez R, Leather SR, Wäckers F (2015) Optimizing field margins for biocontrol services: The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 94–104.
- Redding DW, Mazel F, Mooers AØ (2014) Measuring evolutionary isolation for conservation. *PLoS ONE*, 9, e113490.
- Regier JC, Mitter C, Zwick A, Bazinet AL, Cummings MP, Kawahara AY, Sohn JC, Zwickl DJ, Cho S, Davis DR, Baixeras J, Brown J, Parr C, Weller S, Lees DC, Mitter KT (2013) A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE*, 8, e58568.
- Richards LA, Dyer LA, Forister ML, Smilanich AM, Dodson CD, Leonard MD, Jeffrey CS (2015) Phytochemical diversity drives plant-insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 10973–10978.
- Ridgway R (2013) *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies: Insect and Mite Control with Parasites and Predators*. Springer, New York.
- Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 129–132.
- Roosjen PP, Kellenberger B, Kooistra L, Green DR, Fahrenttrapp J (2020) Deep Learning for automated detection of *Drosophila suzukii*: Potential for UAV-based monitoring. *Pest Management Science*, 76, 2994–3002.
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of Collards (Brassica Oleracea). *Ecological Monographs*, 43, 95–124.
- Russo L (2016) Positive and negative impacts of non-native bee species around the world. *Insects*, 7, 69.
- Sääksjärvi IE, Haataja S, Neuvonen S, Gauld ID, Jussila R, Salo J, Burgos AM (2004) High local species richness of parasitic wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae and Rhyssinae) from the lowland rainforests of Peruvian Amazonia. *Ecological Entomology*, 29, 735–743.
- Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KA (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27.
- Sallé AJ, Cours J, Le Souchu E, Lopez-Vaamonde C, Pincebourde S, Bouget C (2021) Climate change alters temperate forest canopies and indirectly reshapes arthropod communities. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 1–8.
- Samson FB, Knopf FL (1996) *Prairie Conservation: Preserving North America's Most Endangered Ecosystem*. Island Press, Washington, DC.
- Sarthou JP, Badoz A, Vaissière B, Chevallier A, Rusch A (2014) Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 194, 17–28.
- Sawyer S, Bloch C (2020) Effects of carrion decomposition on litter arthropod assemblages. *Ecological Entomology*, 45, 1499–1503.
- Scheffers BR, Evans TA, Williams SE, Edwards DP (2014) Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. *Biology Letters*, 10, 20140819.
- Scheffers BR, Phillips BL, Laurance WF, Sodhi NS, Diesmos A, Williams SE (2013) Increasing arboreality with altitude: A novel biogeographic dimension. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131581.
- Schmitz O (2017) Predator and prey functional traits: Understanding the adaptive machinery driving predator-prey interactions. *F1000Research*, 6, 1767.
- Schmitz OJ (2008) Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, 319, 952–954.
- Schuldt A, Both S, Bruelheide H, Härdtle W, Schmid B, Zhou HZ, Assmann T (2011) Predator diversity and abundance provide little support for the enemies hypothesis in forests of high tree diversity. *PLoS ONE*, 6, e22905.
- Schuldt A, Bruelheide H, Haerdtle W, Assmann T, Li Y, Ma K, von Oheimb G, Zhang J (2015) Early positive effects of tree species richness on herbivory in a large-scale forest biodiversity experiment influence tree growth. *Journal of Ecology*, 103, 563–571.
- Schuldt A, Ebeling A, Kunz M, Staab M, Guimarães-Steinicke C, Bachmann D, Buchmann N, Durka W, Fichtner A, Fornoff F, Härdtle W, Hertzog LR, Klein AM, Roscher C, Schaller J, von Oheimb G, Weigelt A, Weisser W, Wirth C, Zhang JY, Bruelheide H, Eisenhauer N (2019) Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. *Nature Communications*, 10, 1460.
- Seibold S, Gossner MM, Simons NK, Blüthgen N, Müller J, Ambarlı D, Ammer C, Bauhus J, Fischer M, Habel JC (2019) Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574, 671–674.
- Serrão JE, Plata-Rueda A, Martínez LC, Zanuncio JC (2022) Side-effects of pesticides on non-target insects in agriculture:

- A mini-review. *The Science of Nature*, 109, 1–11.
- Siitonen J (2012) Microhabitats. In: *Biodiversity in Dead Wood* (eds Stockland JN, Siitonen J, Jonsson BG), pp. 150–182. Cambridge University Press, Cambridge.
- Siitonen J, Jonsson BG (2012) Other associations with dead woody material. In: *Biodiversity in Dead Wood* (eds Stockland JN, Siitonen J, Jonsson BG), pp. 58–81. Cambridge University Press, Cambridge.
- Skillen EL, Pickering J, Sharkey MJ (2000) Species richness of the Campopleginae and Ichneumoninae (Hymenoptera: Ichneumonidae) along a latitudinal gradient in eastern North American old-growth forests. *Environmental Entomology*, 29, 460–466.
- Sobek S, Tscharncke T, Scherber C, Schiele S, Steffan-Dewenter I (2009) Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology and Management*, 258, 609–615.
- Solar RRC, Barlow J, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Thomson JR, Louzada J, Maués M, Moura NG, Oliveira VHF (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters*, 18, 1108–1118.
- Sperber CF, Nakayama K, Valverde MJ, Neves FDS (2004) Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic and Applied Ecology*, 5, 241–251.
- Staab M, Bruelheide H, Durka W, Michalski S, Purschke O, Zhu CD, Klein AM (2016) Tree phylogenetic diversity promotes host–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160275.
- Staab M, Schuldt A, Assmann T, Klein AM (2014) Tree diversity promotes predator but not omnivore ants in a subtropical Chinese forest. *Ecological Entomology*, 39, 637–647.
- Staab M, Blüthgen N, Klein AM (2015) Tree diversity alters the structure of a tri-trophic network in a biodiversity experiment. *Oikos*, 124, 827–834.
- Staab M, Schuldt A (2020) The influence of tree diversity on natural enemies—A review of the “enemies” hypothesis in forests. *Current Forestry Reports*, 6, 243–259.
- Start D, Gilbert B (2017) Predator personality structures prey communities and trophic cascades. *Ecology Letters*, 20, 366–374.
- Stireman JO, Pierfilippo C, O’hara JE, Moulton JK (2021) Extraordinary diversification of the “bristle flies” (Diptera: Tachinidae) and its underlying causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133, 216–236.
- Stork NE (2018) How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? *Annual Review of Entomology*, 63, 31–45.
- Stork NE, Grimbacher PS (2006) Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1969–1975.
- Stork NE, Habel JC (2014) Can biodiversity hotspots protect more than tropical forest plants and vertebrates? *Journal of Biogeography*, 41, 421–428.
- Strauss B, Biedermann R (2006) Urban brownfields as temporary habitats: Driving forces for the diversity of phytophagous insects. *Ecography*, 29, 928–940.
- Sun Y, Liu XX, Yuan MS, Ren LL, Wang JX, Chen ZB (2018) Automatic in-trap pest detection using Deep Learning for pheromone-based *Dendroctonus valens* monitoring. *Biosystems Engineering*, 176, 140–150.
- Tack AJM, Roslin T (2011) The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology*, 92, 1594–1604.
- Teng B, Yang HD, Tong YJ, Liang MX, Zhang JK, Lee YM, Guénard B, Bai M (2021) A comparative study on the collection effectiveness of beetles by three passive acquisition methods in Shing Mun (Hong Kong). *Biodiversity Science*, 29, 1386–1395. (in Chinese with English abstract) [滕备, 杨海东, 佟一杰, 梁敏轩, 张嘉康, 李英铭, Guénard B, 白明 (2021) 三种被动式采集方法对甲虫收集效果的比较研究: 以香港城门样地为例. *生物多样性*, 29, 1386–1395.]
- Thakur MP, Künne T, Griffin JN, Eisenhauer N (2017) Warming magnifies predation and reduces prey coexistence in a model litter arthropod system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20162570.
- Thomann M, Imbert E, Devaux C, Cheptou PO (2013) Flowering plants under global pollinator decline. *Trends in Plant Science*, 18(7), 353–359.
- Thomas SC, Sztaba AJ, Smith SM (2010) Herbivory patterns in mature sugar maple: Variation with vertical canopy strata and tree ontogeny. *Ecological Entomology*, 35, 1–8.
- Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, Bello F, Münkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin’s naturalization conundrum: A quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16, 461–475.
- Tiede Y, Schlautmann J, Donoso DA, Wallis CIB, Bendix J, Brandl R, Farwig N (2017) Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83, 527–537.
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin SA), pp. 109–120. Elsevier, New York.
- Timms LL, Schwarzfeld M, Sääksjärvi IE (2016) Extending understanding of latitudinal patterns in parasitoid wasp diversity. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 74–86.
- Toivonen M, Peltonen A, Herzon I, Heliölä J, Leikola N, Kuussaari M (2017) High cover of forest increases the abundance of most grassland butterflies in boreal farmland. *Insect Conservation and Diversity*, 10, 321–330.

- Toju H, Baba YG (2018) DNA metabarcoding of spiders, insects, and springtails for exploring potential linkage between above- and below-ground food webs. *Zoological Letters*, 4, 4.
- Tong YJ, Yang HD, Ma DY, Bai M (2016) Geometric morphometrics evaluation and adaptive evolution study of scarabaeine metendosternites. *Acta Entomologica Sinica*, 59, 871–879. (in Chinese with English abstract) [佟一杰, 杨海东, 马德英, 白明 (2016) 蜣螂后胸叉骨的几何形态学分析及其适应进化研究. *昆虫学报*, 59, 871–879.]
- Tong YJ (2021) Application of Quantitative Analysis of Continuous Traits in Beetles' Classification and Evolution. PhD dissertation, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [佟一杰 (2021) 连续性特征的定量分析在鞘翅目分类和进化的应用. 博士学位论文, 中国科学院动物研究所, 北京.]
- Tong YJ, Yang HD, Jenkins SJ, Yang XK, Bai M (2021) The relationship between genus/species richness and morphological diversity among subfamilies of jewel beetles. *Insects*, 12, 24.
- Tooker JF, Pearsons KA (2021) Newer characters, same story: Neonicotinoid insecticides disrupt food webs through direct and indirect effects. *Current Opinion in Insect Science*, 46, 50–56.
- Tscharntke T, Grass I, Wanger TC, Westphal C, Batáry P (2021) Beyond organic farming-harnessing biodiversity-friendly landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 919–930.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Tschumi M, Albrecht M, Collatz J, Dubsy V, Entling MH, Najjar-Rodriguez AJ, Jacot K (2016) Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1169–1176.
- Tuck SL, Winqvist C, Mota F, Ahnström J, Turnbull LA, Bengtsson J (2014) Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: A hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51, 746–755.
- Ulyshen MD, Soon V, Hanula JL (2010) On the vertical distribution of bees in a temperate deciduous forest. *Insect Conservation and Diversity*, 3, 222–228.
- Ulyshen MD (2018) Ecology and conservation of Passalidae. In: *Saproxyllic Insects* (ed. Ulyshen MD), pp. 129–147. Springer, Cham.
- van Bael SA, Brawn JD, Robinson SK (2003) Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 8304–8307.
- van der Sluijs JP (2020) Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 46, 39–42.
- van Dyck H, van Strien AJ, Maes D, van Swaay CAM (2009) Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology*, 23, 957–965.
- van Klink R, Bowler DE, Gongalsky KB, Swengel AB, Gentile A, Chase JM (2020) Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, 368, 417–420.
- van Oijen M, Bellocchi G, Höglind M (2018) Effects of climate change on grassland biodiversity and productivity: The need for a diversity of models. *Agronomy*, 8, 14.
- van Swaay C, Cuttelod A, Collins S, Maes D, Munguira MLP, Šašić M, Settele J, Verovnik R, Verstrael T, Warren M, Wiemers M, Wynho I (2010) European Red List of Butterflies. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Vasseur C, Joannon A, Aviron S, Burel F, Meynard JM, Baudry J (2013) The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 3–14.
- Vasseur DA, McCann KS (2005) A mechanistic approach for modeling temperature-dependent consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, 166, 184–198.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Veijalainen A, Wahlberg N, Broad GR, Erwin TL, Longino JT, Sääksjärvi IE (2012) Unprecedented ichneumonid parasitoid wasp diversity in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 4694–4698.
- Verdú JR, Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Numa C, Galante E, Halfpeter G (2007) Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation*, 140, 308–317.
- Villemant C, Simbolotti G, Kenis M (2007) Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*, 32, 625–634.
- Voigt W, Perner J, Davis AJ, Eggers T, Schumacher J, Bährmann R, Fabian B, Heinrich W, Köhler G, Lichter D, Marsteller R, Sander FW (2003) Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, 84, 2444–2453.
- Volf M, Klimeš P, Lamarre GPA, Redmond CM, Seifert CL, Abe T, Auga J, Anderson-Teixeira K, Basset Y, Beckett S,

- Butterill PT, Drozd P, Gonzalez-Akre E, Kaman O, Kamata N, Laird-Hopkins B, Libra M, Manumbor M, Miller SE, Molem K, Mottl O, Murakami M, Nakaji T, Plowman NS, Pyszko P, Šigut M, Šipoš J, Tropek R, Weiblen GD, Novotny V (2019) Quantitative assessment of plant–arthropod interactions in forest canopies: A plot-based approach. *PLoS ONE*, 14, e0222119.
- Vorobeichik EL, Ermakov AI, Zolotarev MP, Tuneva TK (2012) Changes in diversity of soil macrofauna in industrial pollution gradient. *Russian Entomological Journal*, 21, 203–218.
- Wagner DL, Grames EM, Forister ML, Berenbaum MR, Stopak D (2021) Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2023989118.
- Wang H, Liu HY, Cao GM, Ma ZY, Li YK, Zhang FW, Zhao X, Zhao XQ, Jiang L, Sanders NJ, Classen AT, He JS (2020) Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change. *Ecology Letters*, 23, 701–710.
- Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang DL, Isbell F, Liu J, Feng C, Liu JS, Zhong ZW, Zhu H, Yuan X, Chang Q, Liu C (2019) Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 6187–6192.
- Wang MQ, Li Y, Chesters D, Bruelheide H, Ma KP, Guo PF, Zhou QS, Staab M, Zhu CD, Schuldt A (2020) Host functional and phylogenetic composition rather than host diversity structure plant–herbivore networks. *Molecular Ecology*, 29, 2747–2762.
- Wang MQ, Li Y, Chesters D, Anttonen P, Bruelheide H, Chen JT, Durka W, Guo PF, Härdtle W, Ma KP, Michalski SG, Schmid B, Oheimb G, Wu CS, Zhang NL, Zhou QS, Schuldt A, Zhu CD (2019) Multiple components of plant diversity loss determine herbivore phylogenetic diversity in a subtropical forest experiment. *Journal of Ecology*, 107, 2697–2712.
- Wang MQ, Yan C, Luo AR, Li Y, Chesters D, Qiao HJ, Chen JT, Zhou QS, Ma KP, Bruelheide H, Schuldt A, Zhang ZB, Zhu CD (2022) Phylogenetic relatedness, functional traits, and spatial scale determine herbivore co-occurrence in a subtropical forest. *Ecological Monographs*, 92, e01492.
- Wang YB, Zhang ZY, Xu XW, Yu H, Wang JM (2007) Feeding habits of Scarabaeidea. *Hubei Agricultural Sciences*, 46, 928–930. (in Chinese with English abstract) [王运兵, 张中印, 徐小娃, 余昊, 王进梅 (2007) 金龟甲总科昆虫食性的调查研究. *湖北农业科学*, 46, 928–930.]
- Wei N, Kaczorowski RL, Arceo-Gómez G, O'Neill EM, Hayes RA, Ashman TL (2021) Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity. *Nature*, 597, 688–692.
- Weigand H, Beerhmann AJ, Čiampor F, Costa FO, Csabai Z, Duarte S, Geiger MF, Grabowski M, Rimet F, Rulik B, Strand M, Szucsich N, Weigand AM, Willassen E, Wyler SA, Bouchez A, Borja A, Čiamporová-Zaťovičová Z, Ekrem T (2019) DNA barcode reference libraries for the monitoring of aquatic biota in Europe: Gap-analysis and recommendations for future work. *Science of the Total Environment*, 678, 499–524.
- Wermeille E, Chittaro Y, Gonthier Y (2014) Rote Liste Tagfalter und Widderchen. Gefährdete Arten der Schweiz, Stand 2012. Bundesamt für Umwelt, Bern; Schweizer Zentrum für die Kartografie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug, 1403, 97.
- Wettlaufer JD, Burke KW, Schizkoske A, Beresford DV, Martin PR (2018) Ecological divergence of burying beetles into the forest canopy. *PeerJ*, 6, e5829.
- Whitehorn PR, O'Connor S, Wackers FL, Goulson D (2012) Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*, 336, 351–352.
- Wiens JJ, Lapoint RT, Whiteman NK (2015) Herbivory increases diversification across insect clades. *Nature Communications*, 6, 8370.
- Winfree R, Bartomeus I, Cariveau DP (2011) Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 1–22.
- Wittwer RA, Bender SF, Hartman K, Hydbom S, Lima RAA, Loaiza V, Nemecek T, Oehl F, Olsson PA, Petchey O, Prechsl UE, Schlaeppli K, Scholten T, Seitz S, Six J, van der Heijden MGA (2021) Organic and conservation agriculture promote ecosystem multifunctionality. *Science Advances*, 7, eabg6995.
- Wong MKL, Guénard B, Lewis OT (2019) Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 94, 999–1022.
- Wong MKL, Guénard B, Lewis OT (2020) The cryptic impacts of invasion: Functional homogenization of tropical ant communities by invasive fire ants. *Oikos*, 129, 585–597.
- Woodcock BA, Garratt MPD, Powney GD, Shaw RF, Osborne JL, Soroka J, Lindström SAM, Stanley D, Ouvrard P, Edwards ME, Jauker F, McCracken ME, Zou Y, Potts SG, Rundlöf M, Noriega JA, Greenop A, Smith HG, Bommarco R, van der Werf W, Stout JC, Steffan-Dewenter I, Morandin L, Bullock JM, Pywell RF (2019) Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nature Communications*, 10, 1481.
- Wu DP, Mao RQ, Guo MF, Zhou J, Jia FL, Ou GS, Zhang RJ (2008) Species and succession of necrophagous insect community in spring and summer seasons in Guangzhou. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 47(6), 56–60. (in Chinese with English abstract) [吴殿鹏, 毛润乾, 郭明昉, 周健, 贾凤龙, 欧桂生, 张润杰 (2008) 广州市春夏季尸食性昆虫群落种类组成与演替. *中山大学学报(自然科学版)*, 47(6), 56–60.]
- Xu HX, Kubán V, Volkovitsh MG, Ge SQ, Bai M, Yang XK (2013) Morphological variability and taxonomy of *Coraebeus*

- hastanus* Gory & Laporte de Castelnau, 1839 (Coleoptera: Buprestidae: Agrilinae: Coraebini: Coraebina). *Zootaxa*, 3682, 178–190.
- Yang F, Liu B, Zhu YL, Wyckhuys KAG, van der Werf W, Lu YH (2021) Species diversity and food web structure jointly shape natural biological control in agricultural landscapes. *Communications Biology*, 4, 979.
- Yang L, Xu L, Liu B, Zhang Q, Pan YF, Li Q, Li HQ, Lu YH (2019) Non-crop habitats promote the abundance of predatory ladybeetles in maize fields in the agricultural landscape of Northern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 44–52.
- Yanoviak SP (2015) Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: *Ecology of Lianas* (eds Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE), pp. 345–361. Wiley-Blackwell, Louisville.
- Yi L, Dong YK, Miao BG, Peng YQ (2021) Diversity of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan. *Biodiversity Science*, 29, 950–959. (in Chinese with English abstract) [易浪, 董亚坤, 苗白鸽, 彭艳琼 (2021) 云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性. *生物多样性*, 29, 950–959.]
- Zabel F, Delzeit R, Schneider JM, Seppelt R, Mauser W, Václavík T (2019) Global impacts of future cropland expansion and intensification on agricultural markets and biodiversity. *Nature Communications*, 10, 1–10.
- Zemenick AT, Kula RR, Russo L, Tooker J (2019) A network approach reveals parasitoid wasps to be generalized nectar foragers. *Arthropod–Plant Interactions*, 13, 239–251.
- Zhang JY, Bruelheide H, Chen XF, Eichenberg D, Kröber W, Xu XW, Xu LT, Schuldt A (2017) Tree diversity promotes generalist herbivore community patterns in a young subtropical forest experiment. *Oecologia*, 183, 455–467.
- Zhang LB, Liu DX, Liu SR, Zhang Y, Tong XL, Wang BX (2013) Responses of functional diversity of aquatic insect community to land use change in middle reach of Qiantang River, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2947–2954. (in Chinese with English abstract) [张淑波, 刘东晓, 刘朔孺, 张勇, 童晓立, 王备新 (2013) 钱塘江中下游水生昆虫群落功能多样性对土地利用变化的响应. *应用生态学报*, 24, 2947–2954.]
- Zhang MN, Zou LX, Yang XK (2015) The current situation and trends in research on beetle morphology. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52, 787–797. (in Chinese with English abstract) [张萌娜, 邹丽雪, 杨星科 (2015) 甲虫形态学研究现状及态势分析. *应用昆虫学报*, 52, 787–797.]
- Zhao SZ, Tong YJ, Teng B, Chen X, Yang XK, Li J, Bai M (2022) A species diversity dataset of beetles by three passive acquisition methods in Tei Tong Tsai (Hong Kong). *Scientific Data*, 9, 210.
- Zhong WT, Tan ZJ, Wang B, Yan HM (2019) Next-generation sequencing analysis of *Pardosa pseudoannulata*'s diet composition in different habitats. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26, 165–172.
- Zhou X, Frandsen PB, Holzenthal RW, Beet CR, Bennett KR, Blahnik RJ, Bonada N, Cartwright D, Chuluunbat S, Cocks GV, Collins GE, de Waard J, Dean J, Flint OS Jr, Hausmann A, Hendrich L, Hess M, Hogg ID, Kondratieff BC, Malicky H, Milton MA, Morinière J, Morse JC, Mwangi FN, Pauls SU, Gonzalez MR, Rinne A, Robinson JL, Salokannel J, Shackleton M, Smith B, Stamatakis A, StClair R, Thomas JA, Zamora-Muñoz C, Ziesmann T, Kjer KM (2016) The Trichoptera barcode initiative: A strategy for generating a species-level Tree of Life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20160025.
- Zhu C, Luo A, Bai M, Orr MC, Hou Z, Ge S, Chen J, Hu Y, Zhou X, Qiao G, Kong H, Lu L, Jin X, Cai L, Wei X, Zhao R, Miao W, Wang Q, Sha Z, Lin Q, Qu M, Jiang J, Li J, Che J, Jiang X, Chen X, Gao L, Ren Z, Xiang C, Luo S, Wu D, Liu D, Peng Y, Su T, Cai C, Zhu T, Cai W, Liu X, Li H, Xue H, Ye Z, Chen X, Tang P, Wei S, Pang H, Xie Q, Zhang F, Zhang F, Peng X, Zhang A, Gao T, Zhou C, Shao C, Ma L, Wei Z, Luan Y, Yin Z, Dai W, Wei C, Huang X, Liu J, Chen X, Yi T, Zhang Z, Aishan Z, Li Q, Hu H (2022) A joint call for actions to advance taxonomy in China. *Zoological Systematics*, 47(3), 188–197.
- Zou Y, Bianchi FJJA, Jauker F, Xiao HJ, Chen JH, Cresswell J, Luo SD, Huang JK, Deng XZ, Hou LL, van der Werf W (2017) Landscape effects on pollinator communities and pollination services in small-holder agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 109–116.
- Zúñiga-Reinoso Á, Benítez HA (2015) The overrated use of the morphological cryptic species concept: An example with *Nyctelia* darkbeetles (Coleoptera: Tenebrionidae) using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger*, 255, 47–53.

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 闫文杰)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展

傅声雷^{1*}, 刘满强², 张卫信¹, 邵元虎¹

1. 黄河中下游数字地理技术教育部重点实验室, 河南大学地理与环境学院, 河南开封 475004; 2. 南京农业大学资源与环境学院, 南京 210095

摘要: 土壤动物多样性地理分布及其生态功能研究已成为地学和生态学等领域共同关注的科学前沿。本文在介绍相关研究最新进展的基础上, 讨论已有研究的局限性或不确定性, 展望未来研究的重点方向。近10年来, 代表性土壤动物类群的全球分布研究取得突破性进展; 国内土壤动物研究的尺度和采样区域也有明显拓展, 尤其在蚯蚓和线虫相关研究上取得了系列成果。结果表明, 土壤动物多样性随纬度的变化模式主要有两种, 即在低纬度的热带最高或在中纬度的温带最高; 而土壤动物多度与多样性可能同步变化、无明显关系、截然不同甚至相反; 降水、植物生产力和土壤有机质是土壤动物分布格局的关键驱动力, 但它们的影响力因土壤动物类群不同而异。土壤动物具有改善土壤物理结构、促进养分循环和有机碳稳定、提高作物健康水平等多重功能; 土壤动物的多功能性评估方兴未艾, 但仍面临诸多挑战。简单分析土壤动物随经纬度等的变化规律存在较大局限性, 考虑在基于地质-生态历史及“经纬度-海拔-离海岸距离”等构建的多维时空框架内, 探究土壤动物分布特征及其驱动力。土壤动物分布格局对其潜在的生态功能有关键影响, 但是目前对土壤动物分布格局的预测和模拟仍主要依靠经验模型; 代谢生态学等理论在土壤动物群落研究中的应用值得关注。探究分类多样性的冗余机制, 突出功能多样性, 可以将生物多样性与生态功能更好地联系起来; 同时, 需要在特定条件和时空下, 从整个土壤食物网及其与植物的联系中理解土壤动物多样性与多功能性的联系。建议未来关注两个研究方向: (1)量化人类活动和气候变化给土壤动物多样性和生态功能带来的巨大不确定性; (2)完善土壤动物群落特征预测的理论框架和开展土壤动物群落的精准调控, 综合评价其多功能性, 进而将土壤动物与人类福祉更紧密地联系起来。

关键词: 土壤动物多样性; 多功能性; 人类活动; 全球变化; 生态系统服务

傅声雷, 刘满强, 张卫信, 邵元虎 (2022) 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展. 生物多样性, 30, 22435. doi: 10.17520/biods.2022435.

Fu SL, Liu MQ, Zhang WX, Shao YH (2022) A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity. Biodiversity Science, 30, 22435. doi: 10.17520/biods.2022435.

A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity

Shenglei Fu^{1*}, Manqiang Liu², Weixin Zhang¹, Yuanhu Shao¹

1 Key Laboratory of Geospatial Technology for Middle and Lower Yellow River Regions, Ministry of Education; College of Geography and Environmental Science, Henan University, Kaifeng, Henan 475004

2 College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095

ABSTRACT

Aims: Understanding the distribution and drivers of soil fauna diversity as well as their ecological functions have become areas of cutting-edge research in modern geoscience and ecology. Here, we briefly introduce the latest progress in this field, discuss present research limitations and uncertainties, and offer promising research directions in future studies of soil fauna.

Progresses: Many studies have described the global distribution of representative soil fauna taxa diversity and abundance, such as that of earthworms. Research on soil fauna distribution and ecological function in China has also flourished with many large scale, intensive sampling studies in the past 10 years (especially for earthworms and

收稿日期: 2022-07-30; 接受日期: 2022-10-11

基金项目: 国家自然科学基金(U1904204; 41877054; 42177286)和国家科技基础资源调查专项课题(2018FY100306)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fsl@vip.henu.edu.cn

nematodes). Based on a literature review, we observed that there were two main distribution patterns of soil fauna diversity across latitudes. Diversity was found to be highest either at low-latitude tropical zones or at mid-latitude temperate zones; while changes in soil fauna abundance and diversity can be consistent, non-related, totally different, and even opposite. Precipitation, plant productivity and soil organic matter were the critical drivers of soil fauna distribution, but their influences varied with soil faunal taxon. The major ecological functions of soil fauna include improving soil physical structure, facilitating nutrient cycling and organic carbon stabilization, and enhancing plant health. The concept of multifunctionality of soil fauna has been proposed by soil ecologist to fully measure these multi-dimensional ecological functions, but it still faces many challenges.

Prospect: The drivers of soil fauna distribution are not simply predicted from the variation pattern of soil faunal community characteristics across latitudes, longitudes or altitudes. Rather, we suggest that drivers of the soil fauna distribution should be explored within a multi-dimensional spatial-temporal framework based on a combination of geological and ecological history as well as “latitude & longitude–altitude–distance to coast”. The distribution pattern of soil fauna may critically influence their potential ecological functions; however, the prediction and simulation of soil fauna distribution mainly relied on data-driven empirical models, and the results were not conclusive. Thus, the application of theories such as metabolic ecology deserves more attention. Research on the relationship between soil fauna diversity and function is in the preliminary stages; focusing on functional diversity and exploring the redundancy mechanism of taxonomic diversity could link soil fauna diversity and function. We propose to understand soil fauna diversity and function under specific condition of space and time, as well as the context of the whole soil food web and its connection with plants. There are two promising directions for further research: (1) illustrating the large uncertainties that human activity and climate change may bring to soil fauna studies; (2) developing precision manipulation approaches of soil fauna community to ultimately link soil fauna multifunctionality with human well-being.

Key words: soil fauna diversity; multifunctionality; human activity; global change; ecosystem service

土壤是人类文明发展的基础, 据估计, 世界上95%的食物都与土壤密切相关(FAO, 2015)。土壤中蕴含的丰富的生物多样性是土壤的关键组分及土壤发育的重要驱动力。其中, 土壤原核微生物多样性比其他生境的原核微生物多样性要高1–3个数量级(Curtis et al, 2002; Kemp & Aller, 2004), 而土壤真核生物多样性也远高于植物和大型脊椎动物(Wurst et al, 2012)。这些土壤生物具有很多关键的生态功能, 比如气候调节、食物供给、环境净化、养分释放和病虫害控制等(Wall et al, 2015)。但是, 土壤生物多样性长期以来没有得到足够的重视(Cameron et al, 2018)。据估计, 约有27%的陆地的地上-地下生物多样性不匹配, 故对地上多样性的保护并不足以应对地下生物多样性面临的威胁(Cameron et al, 2019)。很多土壤动物(通常是无脊椎动物)在被认识之前可能就已经灭绝, 因为目前仅有2%的无脊椎动物被列入IUCN濒危物种红色名录, 而脊椎动物和有花植物则分别达到67%和9%(Eisenhauer et al, 2019)。近年来, 随着土壤生物在粮食安全、土壤可持续利用和应对气候变化等方面的积极作用日益凸显, 在区域和全球尺度上解析土壤生物多样性地理分布格局的研究方兴未艾。2011年9月, 美国科罗拉多州立大学Diana Wall领衔启动了

全球土壤生物多样性倡议(Global Soil Biodiversity Initiative, GSBI)。随后, 在超过150位学者的努力下, 于2016年出版了*Global Soil Biodiversity Atlas*一书, 第一次在全球尺度上概述了土壤生物多样性的分布格局(Orgiazzi et al, 2016)。在此背景下, 土壤动物多样性的地理分布格局研究开始受到关注(Nielsen et al, 2014; Phillips et al, 2019; van den Hoogen et al, 2019; Potapov et al, 2022a)。至于土壤动物的生态功能的时空变化规律, 更是长期未得到应有的重视(Wall et al, 2012)。主流的观点认为土壤微生物是土壤生态过程的直接驱动者, 而土壤动物只是影响微生物群落的一个调节者, 即土壤动物主要通过间接作用而发挥其生态功能(Grandy et al, 2016)。事实上, 土壤动物对其他生物及其功能均有全方位的影响, 这种影响已经远远超出了食物网的取食关系范畴。例如, 最新研究表明蚯蚓从土壤食物网营养金字塔的中部开始就对其他营养级产生级联效应。因此, 土壤动物引起的土壤生物和非生物过程的微小变化就可能会导致宏级联效应, 进而影响生态系统服务价值(Frelich et al, 2019)。

《生物多样性》创刊30周年以来, 一直重视土壤动物多样性研究领域的发展, 先后出版了2期相关的专辑, 分别对不同生态系统的土壤动物多样性以

及利用新方法和野外控制实验平台开展土壤动物及其生态功能的研究进行了系统介绍(傅声雷, 2007, 2018)。本文主要在土壤动物多样性的地理分布格局及其生态功能两个方面, 对其最新成果进行阶段性总结并为未来研究的重点方向提出建议。

1 土壤动物多样性分布格局研究

土壤动物多样性非常丰富, 在不同的生态系统中种类组成不同, 优势类群和特异类群也存在很大差异。土壤动物多样性在区域和全球尺度上具有一定的大尺度地理分布格局特征, 并与植物多样性和微生物多样性的地理分布格局不尽相同。

1.1 全球尺度的土壤动物分布研究

土壤动物大尺度分布格局研究整体上落后于土壤微生物群落。区域及全球尺度的细菌和真菌多样性分布格局研究起步较早, 且初步实现了在同一

研究中对全球样点的同步分析, 这主要得益于宏基因组和宏条形码技术的快速发展(Fierer & Jackson, 2006; Tedersoo et al, 2014; Bahram et al, 2018; Delgado-Baquerizo et al, 2018)。但是, 全球土壤动物多样性分布格局目前主要靠整合分析文献数据来反映。研究数据相对充分的类群包括蚯蚓(Phillips et al, 2019)、跳虫(Potapov et al, 2020, 2022a)、线虫(Boag & Yeates, 1998; Nielsen et al, 2014; van den Hoogen et al, 2019)和原生动物的(Oliverio et al, 2020), 同时螨类(Maraun et al, 2007; Decaëns, 2010)和白蚁(Eggleton, 2000; Decaëns, 2010)也有一定进展(图1)。

具体来说, 20世纪初美国学者即通过对来自北美洲和南美洲的98个土壤样品的DNA分析, 开启了大陆尺度的土壤细菌多样性地理分布研究(Fierer & Jackson, 2006)。结果发现, 土壤细菌多样性与温度、降水量等影响植物和大型动物多样性的因素都

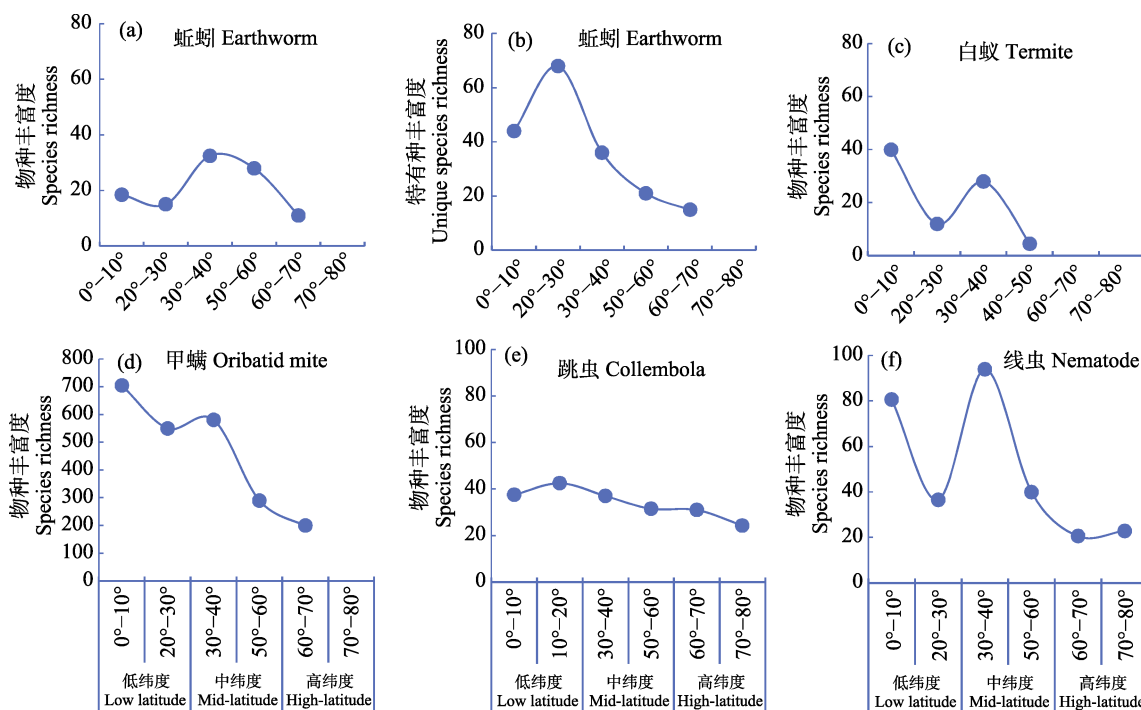


图1 代表性土壤动物物种丰富度在北半球随纬度的分布规律。a-f为北半球相应纬度区间内给定土壤动物类群的物种丰富度的均值。因为跳虫在20°-30° N区间未找到有效数据, 故以10°-20° N区间的数据替代; 而白蚁在大于50° N后几无分布, 故这里展示了40°-50° N区间而不是50°-60° N的数据; 数据来源: 蚯蚓(Phillips et al, 2019)、白蚁(Decaëns, 2010)、甲螨(Maraun et al, 2007; Decaëns, 2010)、跳虫(Potapov et al, 2022a)和线虫(Boag & Yeates, 1998)。

Fig. 1 The distribution of species richness of representative soil fauna along latitudes in northern hemisphere. Species richness in panels a-f refers to the mean value of species richness within a specific latitude range for a given group of soil fauna; data for collembola within 10°-20° N was shown, instead of that within 20°-30° N since the data was not available; data for termite within 40°-50° N, instead of that within 50°-60° N, was shown since almost no termite was reported in further northern regions with higher latitude. Data sources: earthworm (Phillips et al, 2019), termite (Decaëns, 2010), oribatid mite (Maraun et al, 2007; Decaëns, 2010), collembola (Potapov et al, 2022a) and nematode (Boag & Yeates, 1998).

没有明显关联, 而与土壤pH值关系密切(细菌多样性在中性土壤中最高, 而在酸性土壤中最低)。此后, 全球尺度的细菌(Bahram et al, 2018; Delgado-Baquerizo et al, 2018)和真菌(Tedersoo et al, 2014; Bahram et al, 2018)多样性地理分布格局研究陆续开展。

土壤动物与土壤微生物的全球分布格局既有相同之处也有其特殊性。总体看, 白蚁(Eggleton, 2000)、甲螨(Maraun et al, 2007)和跳虫(Potapov et al, 2020, 2022a)等的 α 多样性在热带地区往往最高, 这与植物及真菌(腐生真菌及病原真菌)的分类多样性表现一致; 然而, 蚯蚓的 α 多样性在温带地区最高, 这与细菌和外生菌根真菌的分类多样性表现类似, 而与真菌的功能多样性表现相反(Tedersoo et al, 2014; Bahram et al, 2018)。值得注意的是, 因为热带地区往往分布有丰富的特有种, 所以区域尺度的蚯蚓 β 多样性在热带地区最高。原生动动物群落组成具有一定的纬度分布格局, 即光能自养型原生动动物在温带草原和北方干冷区较多而在热带少, 但寄生型原生动动物在热带尤其多(Oliverio et al, 2020)。线虫的多样性在温带(30°–40°)最高, 热带次之, 而在寒带最低(Boag & Yeates, 1998)。但是, 在科水平上热带和温带线虫多样性的差异并不显著(Nielsen et al, 2014); 寒带线虫多样性锐减的原因可能是高等植物寄生性线虫的急剧减少所致, 而食微线虫仍有相对较高的多样性(Procter, 1984)。有意思的是, 我们发现蚯蚓(特有种丰富度除外)、白蚁、甲螨和线虫的多样性都在20°–30° N处于相对低谷(图1), 但该现象是否真实存在, 还需要更多的数据支持。

土壤动物与土壤微生物全球分布的驱动力也不尽相同。气候、土壤pH值、土壤有机碳和碳氮比、植被等都不同程度地影响土壤生物的分布格局, 但具体到特定的类群各因素的影响力不一。如前所述, 土壤pH值是细菌多样性最重要的驱动力, 而降水则对真菌、原生生物和蚯蚓等的全球多样性分布有关键性影响, 植被参数(净初级生产力NPP或归一化植被指数NDVI)则对白蚁和跳虫多样性分布有重要影响, 土壤有机碳与跳虫多样性和线虫多度可能有明显的联系。另外, 蚯蚓多样性的全球分布与土壤性质未表现出明显的关系(Phillips et al, 2019), 食性与生境选择灵活的甲螨的多样性与植物和真菌未见明显协同关系(Maraun et al, 2007), 地理隔离和

地质历史对白蚁分布的重要影响等现象值得深入探究(Eggleton, 2000)。

土壤动物多样性和密度的分布格局并不一致。蚯蚓的多样性和多度均在中纬度温带地区最高(Phillips et al, 2019); 甲螨的密度往往在地表有机质厚的地方最高, 但其物种丰富度则并未随密度而升高(Maraun et al, 2007); 跳虫密度的分布规律与其多样性分布规律相反, 但两者都在50°N附近变幅极大(500–1,000,000 ind./m², 约5–100物种/样地)(Potapov et al, 2022a)。线虫密度与其多样性的分布格局也截然不同, 即在热带森林和草地中较低而在亚北极地区的森林和苔原中较高(占全球线虫总数的38%)(van den Hoogen et al, 2019)。可见, 土壤动物的多样性和密度的驱动机制可能有巨大差异。

上述土壤动物分布的大尺度研究仍存在很大的不确定性。这些不确定性主要来源于不同地区线虫研究发展不均衡和分类鉴定工作相对滞后等引起的采样点偏少或代表性地区空缺, 大量未知物种未被描述及充分体现, 以及多样性格局存在尺度效应等。另外, 未能按统一的采样方法开展全球土壤动物多样性评估使得数据可比性受限, 故所得结论需要慎重对待(Potapov et al, 2022b)。同理, 简单地通过生存环境条件或凋落物功能谱表征的食物供给和生境状况等对土壤动物群落组成和分布格局进行预测面临极大挑战(Phillips et al, 2019; Fujii et al, 2020)。

1.2 中国土壤动物群落地理格局研究

我国的土壤动物研究比国外晚30余年(赵善欢和庞雄飞, 1958; 尹文英, 2001), 目前仍处于土壤动物分类与区系、土壤动物群落特征(物种组成、多度和食性等)以及土壤动物生态功能等研究并行发展的阶段。新中国成立的最初10年, 即已对部分重要土壤动物类群开展了分类学研究(陈义, 1956), 但土壤动物的生态或地理学研究几乎属于空白。国内学者在20世纪50年代末才开始翻译介绍国外重要学术会议中土壤动物相关的研究内容, 主要介绍了土壤动物对土壤类型的指示作用、对土壤形成的影响以及土壤动物的野外调查方法等(马溶之等, 1957; 王平远, 1958; 赵善欢和庞雄飞, 1958)。60年代, 张荣祖(1964)开展了北京草甸褐土中的蚯蚓研究。70年代末, 张荣祖和陈鹏等对长白山北坡8种主要的

森林生态系统的土壤动物进行了较系统的调查(张荣祖等, 1980), 开创了我国真正意义上的土壤动物生态地理研究。此后20余年, 中国土壤动物研究迎来了第一个快速发展期, 对我国温带、亚热带和热带的7个地理区的土壤动物多样性和地带特征进行了调查(图2), 并选择性地开展了土壤动物群落随植被演替或凋落物分解过程的演变规律研究, 也初步探讨了人类活动(如耕作及环境污染等)对土壤动物群落的影响, 取得了一系列奠基性成果(赵小鲁和谢炳庚, 1996; 尹文英, 2000; 张夫道, 2006; 廖崇惠和李健雄, 2009)。

上述工作勾勒出了我国主要气候带的土壤动物区系特征, 并尝试从生态环境(如植被、土壤和水热状况)的变化去理解土壤动物密度和区系特征(殷

秀琴等, 2010)。其中有几点研究结果值得重视(尹文英, 2000): (1)蚯蚓、甲螨、等足类、原尾虫等的区系特征具有明显的地理分异; (2)土壤原生动物的密度和物种丰富度均不存在明显的从南到北逐渐增加或减小的规律; (3)土壤动物总密度随纬度或海拔的升高并没有一致的变化规律, 但土壤动物多样性很高的生态系统其总密度往往较低; (4)森林地表凋落物量对维持土壤动物群落大小有重要贡献; (5)森林生态系统中土壤螨类和跳虫的数量比例有随纬度(或海拔)升高而降低的趋势, 螨类/跳虫比值的生态学意义值得探究。

2010年以来, 土壤动物群落研究队伍有了明显增长, 10年间新增的野外调查点超过400个, 其中还包括了部分青藏高原和新疆地区的样点(图2)。

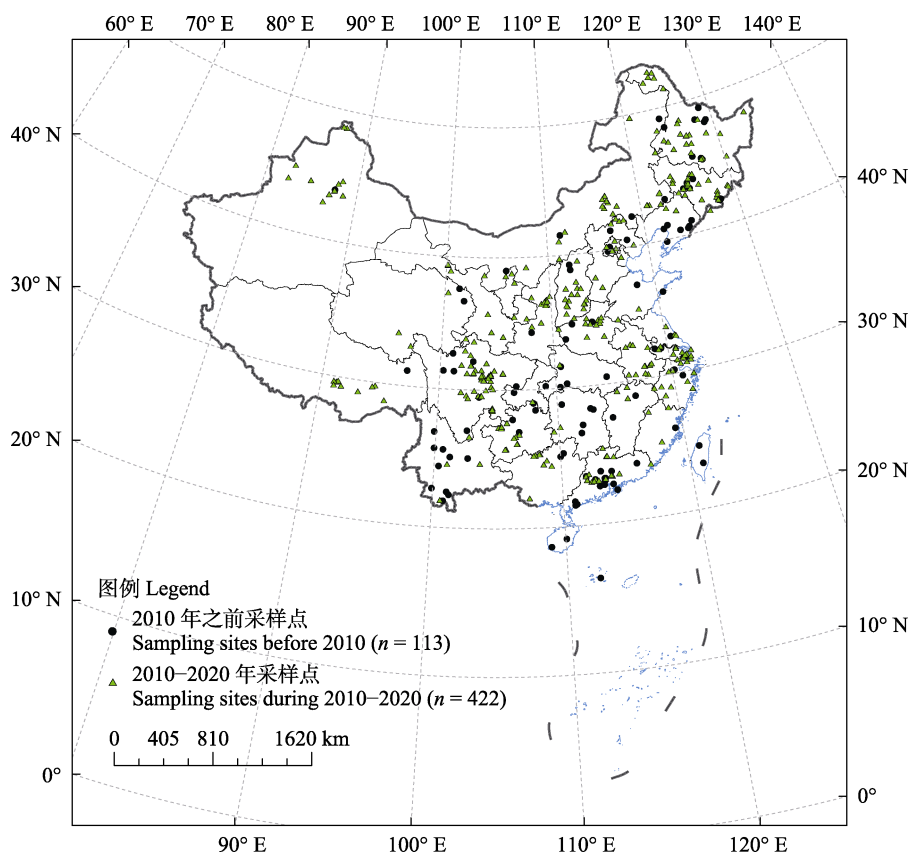


图2 我国土壤动物群落野外采样点的发展变化。“2010–2020年采样点”指的是2010–2020年间新增土壤动物采样点, 数据来自对CNKI文献的整理; “2010年之前采样点”指以尹文英先生为代表的老一辈土壤动物学者的采样地, 采样时间在1980–2008年间, 数据主要来自尹文英、陈鹏、张夫道、廖崇惠和殷秀琴等领衔撰写的专著(尹文英, 1992, 2000; 赵小鲁和谢炳庚, 1996; 殷秀琴, 2001; 张夫道, 2006; 廖崇惠和李健雄, 2009)。

Fig. 2 The changes in sampling sites of soil fauna community in China. The legend of “sampling sites during 2010–2020” refers to the new sampling sites during 2010–2020 based on literature analysis from CNKI; while the “sampling sites before 2010” refers to the sampling sites during 1980–2008 in studies represented by Yin et al, and the main data sources are from monographs edited by Yin, 1992, 2000; Zhao & Xie, 1996; Yin, 2001; Zhang, 2006; Liao & Li, 2009.

近年来, 国内单一研究的空间尺度明显扩大, 以区域尺度的线虫多样性分布格局研究为主开展了一系列的南北和/或东西样带以及山地垂直带研究。结果表明, 线虫分类学多样性总体上随纬度升高而下降(Wu et al, 2016; Zhang et al, 2020; Shao et al, 2022), 随土壤干旱加剧非线性下降(Xiong et al, 2020), 且比微生物对降水变化的响应更敏感(Chen et al, 2015)。但是, 不同食性的线虫其多样性随纬度的变化规律可能相反(Xiao et al, 2021), 农业活动(Li et al, 2020; Gong et al, 2021)和植物入侵(Zhang et al, 2020)可使线虫多样性的纬向变化消失; 线虫的 α 多样性与植物多样性分布往往一致, 但其 β 多样性分布可能截然相反(Chen et al, 2016; Shao et al, 2022); 线虫多样性随海拔升高的变化规律不一(张晓珂等, 2013; 张荣芝等, 2016)。线虫多样性的驱动力也并不统一, 主要有土壤有机碳、气候、土壤碳氮比、土壤总磷和pH值等。前文提到土壤有机碳也是线虫多度全球分布格局的主要驱动力, 故土壤有机碳对线虫群落的影响值得特别关注。

此外, 土壤动物多度和多样性的山地垂直分布格局研究也正在广泛开展, 代表性研究地点有: 武夷山、天童山、川西山地、豫西山地、吕梁山、东灵山、藏北高寒草地、祁连山、长白山和大兴安岭等; 除关注线虫外, 多数垂直带的研究针对整个土壤动物群落, 少数涉及螨类(王让虎等, 2022)、跳虫(谢致敬等, 2022)和原生动物(刘芳等, 2014)。土壤动物对海拔的响应模式很不一致(徐帅博等, 2020), 其内在机制值得探究。最后, 需要特别关注尺度效应对土壤动物多样性分布格局的影响。前文提到的蚯蚓和线虫多有 α 多样性和 β 多样性分布格局存在明显不同的情况, 解析其中蕴含的机制有助于理解土壤动物多样性与植物和微生物多样性相比的独特性所在。

2 土壤动物的生态功能

土壤动物的生态功能非常复杂, 取决于不同时空尺度下的环境条件和功能类群。总的来讲, 土壤动物的生态功能主要包括土壤结构改造(生境形成和破坏)、土壤有机碳积累(有机物的分解和转化)和植物健康维持(生长、病原菌控制和抗胁迫能力), 这些功能彼此联系紧密, 几乎与至今所揭示的土壤动

物的所有功能和服务有直接和间接的联系(图3)。鉴于土壤动物对土壤物理结构、有机碳和植物生长这些关键生态功能都可能效应方向不同(如正效应 vs 负效应), 因此, 近年来越来越多的研究借助生态系统的多功能性概念, 从土壤多功能性的角度阐释土壤动物的综合影响。

2.1 土壤动物的物理结构改造作用

探究土壤动物对生境影响的普适性规律是土壤生态学研究的重要方向(傅声雷, 2007; Fierer et al, 2009)。土壤物理结构如孔隙和团聚体是土壤生态系统的基本功能单位, 是各种生物、物理和生物化学过程的基础。当前, 土壤动物对土壤结构的影响途径和功能效应主要包括以下方面(张卫信等, 2007; 邵元虎等, 2015, 傅声雷等, 2019): (1)移动和掘穴直接创造土壤孔隙, 并且不同个体大小的土壤动物有利于形成大小协调的土壤孔隙网络; 同时, 土壤动物对土壤的直接挤压和排泄物也会造成局部的土壤压实。(2)蚯蚓和多数节肢动物的排泄物在外形和组成上都是一种生物团聚体, 富含有机质和养分。(3)土壤动物的分泌物在团聚结构形成中具有重要作用, 其中的粘多糖和疏水性物质有助于提高团聚体的稳定性。(4)土壤动物对植物根系生长及微生物的调节, 将直接和间接地影响土壤结构的形成。需要指出的是, 土壤动物在形成团聚体结构的同时, 可能对原来的土壤结构产生一定的破坏作用(Barrios, 2007), 团聚体始终处于动态变化之中。

以研究最多的大型土壤动物蚯蚓为例, 自达尔文时代就不断证实了蚯蚓在农业生产上的有益作用(Edwards, 2004; 张卫信等, 2007; Bertrand et al, 2015; 毕艳孟和孙振钧, 2018)。蚯蚓的掘穴、取食和排泄活动能够改善土壤结构、通气保水和调节pH值、促进有机物分解和养分矿化、调控温室气体排放、提高植物养分吸收等(Lubbers et al, 2013; van Groenigen et al, 2014)。当然, 也有研究发现蚯蚓的研磨消化过程能够促进团聚体的解聚, 或者其掘穴导致的大量孔隙会促进水分和养分流失, 这种现象既与特定的蚯蚓种类或生态型有关, 又或者因为短期内蚯蚓密度剧增或者外来种入侵所致(Edwards, 2004; Blouin et al, 2013)。与大型土壤动物不同的是, 中型土壤动物(以跳虫、螨类和线虫为代表)和小型土壤动物(多指土壤原生动物和线虫)改造

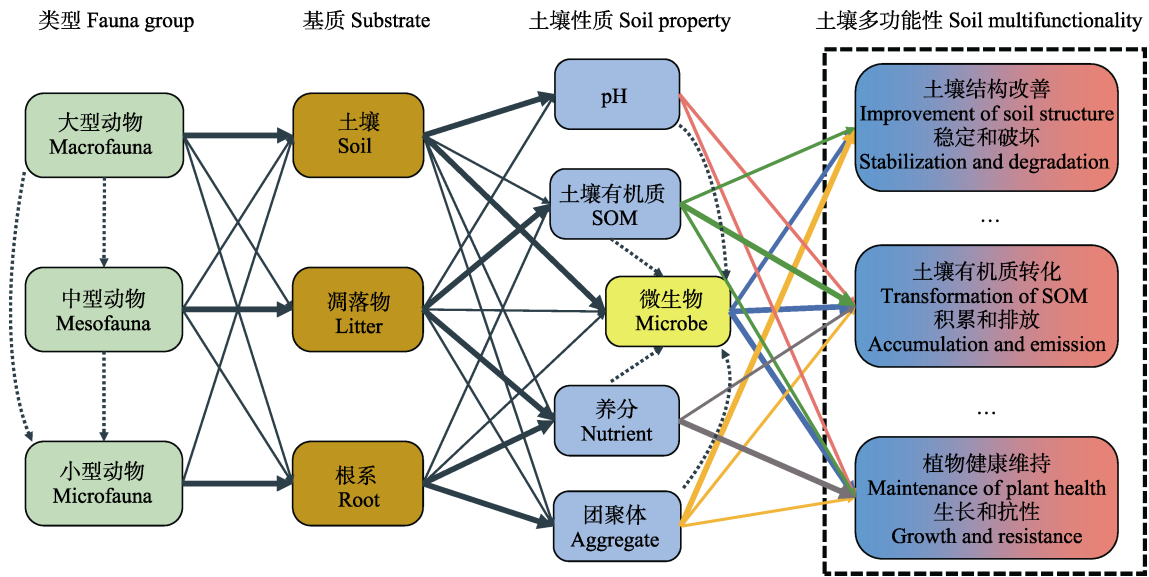


图3 土壤动物影响土壤多功能性的路径图。不同类型的土壤动物会对土壤、凋落物以及植物根系产生不同的影响，其中，大型土壤动物(如蚯蚓等)、中型土壤动物(弹尾虫等)和小型土壤动物(线虫等)可能分别对土壤、凋落物和根系的影响最大。这些变化会进一步对土壤性质造成直接影响，同时还会通过影响土壤非生物性质(如pH、土壤有机质、养分和团聚体)从而对土壤微生物性质(如生物量、多样性和活性)造成间接影响。最后，会对多种土壤生态功能，如土壤结构、有机碳库和植物健康等，产生正向或负向的影响。箭头的粗细与影响的强弱成比例；实线表示直接影响，虚线表示间接影响。

Fig. 3 Conceptual diagram of pathways for the effects of soil fauna on soil multifunctionality. Soil fauna have different effects on soils, litters and plant roots, among which, macrofauna (e.g. earthworm), mesofauna (e.g. springtail) and microfauna (e.g. nematode) potentially show the strong impact on soils, litters and plant roots, respectively. These changes can directly affect soil properties, as well as indirectly affect soil microbial properties such as microbial biomass, diversity and activity via modifying soil abiotic properties, e.g., pH, soil organic matter (SOM), nutrient and aggregate. Finally, these changes could also positively or negatively affect soil multifunctionality, such as the improvement of soil structure, the transformation of soil organic matter and the maintaining of plant health. The arrow width is proportional to the strength of the relationship. Solid and dashed arrows indicate direct and indirect effects, respectively.

土壤物理结构的能力相对较弱，但它们可通过对土壤微生物群落的强烈影响而改变土壤功能(图3)。以中型土壤动物代表类群之一的跳虫为例，跳虫在促进土壤微团聚体形成、提高土壤通气性或持水能力、加快有机物分解和养分释放、改变温室气体排放、调节植物开花传粉等方面均有非常重要的作用(陈建秀等, 2007; Forey et al, 2015; Neher & Barbercheck, 2019; Shen et al, 2021)。

2.2 土壤动物对土壤有机碳的影响

土壤动物对有机物分解和养分矿化的影响是长久以来关注最多的科学问题之一(Fu et al, 2009)。其作用机制可概括为3个方面: (1)土壤动物对有机残体的物理破碎作用。有机物破碎后表面积大大增加, 有助于微生物的侵染、有机质的深度降解和矿化。(2)土壤动物分泌的酶类等活性物质对生物化学过程的促进作用。包括各种降解酶和其他生物活性物质, 均可直接影响有机物的分解和养分矿化过程。(3)土壤动物对土壤生物、物理结构的调节作用。

主要指动物改变土壤孔隙和团聚体的数量与分布, 为其他生物创造了适宜的生存环境, 从而间接影响有机物的分解和养分释放(Eisenhauer et al, 2010)。与以往学界主要关注养分转化过程, 特别是氮磷在土壤动物作用下的加速释放所不同, 近期碳氮循环耦合过程成为土壤动物生态功能研究的热点。尤其是在化学计量关系的束缚下, 土壤动物作用下的养分释放和有机碳固持俨然成为不易弥合的矛盾(Schlesinger, 2022)。早期的短期培养或野外控制实验多数证实土壤动物活动加速了有机物分解, 土壤动物促进养分周转的功能势必会造成土壤有机碳的损失特别是温室气体的排放(Lubbers et al, 2013; 罗天相等, 2013)。但是, 有研究发现蚯蚓可同时促进“碳矿化”和“碳稳定”过程, 但对后者的促进作用更大, 故其长期效应表现为促进土壤有机碳净固存(Zhang et al, 2013)。蚯蚓作用下土壤有机碳的变化是不同时空尺度上的综合反应, 如短时间内蚯蚓对分解的促进是有机碳增加的基础(Jiang et al, 2018)。

值得一提的是, 考虑到植物光合固碳对土壤碳固存的基础性调控作用(Janzen et al, 2022), 蚯蚓对植物光合过程和初级生产力的刺激作用可能明显提升土壤有机碳固存潜力。对于中型土壤动物来说, 由于它们的个体比蚯蚓小, 生物物理扰动能力相对较弱, 可能主要通过增加游离颗粒有机物向土壤的输入、取食微生物进而刺激可溶性有机物释放、改变微生物群落结构、刺激微生物活性、促进矿物结合有机碳和团聚体颗粒有机物组分之间的转化等间接过程而影响土壤有机碳转化(Soong & Nielsen, 2016; Liu et al, 2022)。相比蚯蚓和白蚁等大型动物, 对于中型土壤动物的关注更少, 但其作用不容忽视。Soong和Nielsen (2016)在一篇观点论文中强调了将微型节肢动物(属于中型土壤动物)纳入土壤有机碳动力学模型的必要性。鉴于中型土壤动物对凋落物分解和土壤有机碳稳定性的强烈影响(Wolters, 2000), 亟需进一步量化它们如何以及在多大程度上影响关键碳循环过程。尽管土壤动物影响土壤碳循环的重要性是不争的事实(Schmitz et al, 2014), 但是仍缺乏更大时空尺度的研究, 特别是理论和模型工作有待进一步加强(Filser et al, 2016)。

2.3 土壤动物对植物健康的影响

生态系统生产力是人类福祉所依赖的核心功能。保持植物的良好生长与健康, 是保障人类福祉和粮食供应的基础。大量的研究表明, 在适宜的条件下, 多数土壤动物均可直接或间接促进植物的生长(吴纪华等, 2007; Sackett et al, 2010; Matus-Acuña et al, 2018)。但一直以来, 土壤动物促进植物生长的这种看似显然和必然的关系并未得到充分的阐释。早期的观点认为蚯蚓等土壤动物主要通过养分效应促进植物的生长, 而后来的研究发现各种非养分效应也十分重要。对将近100年来的相关研究的整合分析表明, 在蚯蚓作用下作物产量平均提高约25% (van Groenigen et al, 2014); 值得一提的是, 过高的氮水平将导致蚯蚓对植物生长的促进作用减弱, 甚至出现负效应; 这在一定程度上佐证了“蚯蚓对植物生长的影响主要是通过促进土壤氮素矿化和氮素吸收”的传统观念(张宇等, 2018; Blanchart et al, 2020; Na et al, 2022)。迄今为止, 公认的蚯蚓促进植物生长的机制包括4个方面: (1)改善土壤团聚结构及水气条件; (2)促进分解和矿化, 提高养分有

效性; (3)增加腐植酸、生长素等激素类物质; (4)促进植物有益微生物以及抑制病虫害(Eisenhauer et al, 2010; Shao et al, 2017; Xiao et al, 2018)。

土壤动物的代表性类群——线虫同样对植物健康有不容忽视的影响。比如适度数量的食细菌线虫能使植物生物量提高9%, 这些食细菌线虫促进了土壤中25%的净氮矿化和23%的净磷矿化(Gebremikael et al, 2016)。而植食性线虫的存在可能会使草地生态系统植物生产力降低5.8%–12.6% (Ingham & Detling, 1984), 使农田生态系统植物生产力降低1.4%–10% (Sohlenius et al, 1988)。线虫影响植物生长的机制主要包括: (1)食微线虫的元素化学计量关系与微生物不同, 以致食微线虫捕食微生物时, 可以排出超出微生物结构和代谢所需要的养分, 从而供给植物生长(Ingham et al, 1985; Griffiths, 1994; Chen & Ferris, 1999; Eisenbeis, 2006); (2)适度数量的食细菌线虫可以促进植物根际促生菌释放生长激素吲哚乙酸(Mao et al, 2007; Xu et al, 2015); (3)植食性线虫因为直接以根或根毛为食, 通常对植物生长不利(Neher, 2010); (4)捕食—杂食性线虫一方面可以通过对低营养级的动物类群捕食, 并通过级联效应影响微生物群落及相关的氮矿化过程而最终影响植物生长, 另一方面它们可以通过对植食性线虫的捕食来抑制虫害, 从而间接促进植物生长(Khan & Kim, 2007; Neher, 2010)。简言之, 蚯蚓或线虫影响植物生长的机制不能简单地归因于对土壤环境的改善作用, 而是与生物互作一起产生的综合结果。

中型土壤动物对植物健康的影响一直以来也备受关注。比如一些跳虫种类通过捕食有害真菌和线虫来抑制病虫害(Neher & Barbercheck, 2019)。中型土壤动物还可以通过加速凋落物分解或重新分布有机物, 从而减少养分限制环境下植物根系的过多增殖(Bradford et al, 2007)。另外, 它们产生的粪球促进养分释放到植物根部, 从而促进植物生长, 但不可否认的是也有部分跳虫会通过取食根系等过程降低根密度, 对植物生长产生危害(陈建秀等, 2007)。

土壤动物对植物健康的影响还应该包括其改变植物抵抗胁迫的能力, 但是这方面的研究仍处于起步阶段。植物的一生中不断受到各种生物和非生物的胁迫, 因而植物需要通过各种策略来提高防御

能力。事实上, 过快的植物生长速率和养分吸收可能会导致植物抗性的下降, 并最终降低生产力。因此同时考虑植物生长和抗性这两个方面才能真实反映实际生态系统中土壤动物的整体效应。近年来, 欧美学者开始了蚯蚓对植食者压力下植物抗性的影响研究, 但是在效应方向和程度上未获得一致的结论(Wurst, 2010; Xiao et al, 2018)。最近的整合分析表明, 蚯蚓对植物防御性能的促进作用与植物养分吸收的关系不匹配(Xiao et al, 2018)。在植食作用的压力下, 蚯蚓对植物生物量和抗性的协同促进也是非常可能的(Wurst, 2010)。以往研究者的焦点往往集中在植物生物量上, 今后应加强在外部胁迫条件下土壤动物与植物防御或抗性关系的探究。特别是结合动物和根系的功能性状的关系, 将植物和土壤的反馈作用纳入生态系统水平土壤动物的级联效应研究上。

2.4 土壤动物对生态系统多功能性的影响

生态系统多功能性, 亦即生态系统同时维持多种生态系统功能和服务的能力, 或者说生态系统多个功能的同时表现(徐炜等, 2016)。最近, 也有人更强调对人类有益的服务, 如同时提供对人类福祉至关重要的多种生态系统功能(Schuldt et al, 2018)。发挥土壤动物对生态系统多功能性的贡献, 在如今化肥和农药的大量投入导致生态环境日益受到威胁之时显得尤其重要。虽然自达尔文时代开始的科学研究提供了蚯蚓提高土壤肥力的证据, 但陆续有整合分析报道蚯蚓活动会产生一些潜在的负面影响(Lubbers et al, 2013; van Groenigen et al, 2014; Ferlian et al, 2018)。在公众最关心的植物生产力方面, 蚯蚓在促进植物生长(van Groenigen et al, 2014)的同时, 也可能会降低表观上的植物对病虫害的抗性(Grabmaier et al, 2014; Liu et al, 2017; Xiao et al, 2018); 在促进土壤有机碳积累的同时可能会刺激温室气体的排放(Lubbers et al, 2013); 在改良土壤结构方面, 蚯蚓既能疏松土壤、促进土壤孔隙和团聚结构, 但同时也可能压实土壤增加地表径流及水土流失; 同时, 蚯蚓改造生境的巨大作用也可能同时促进和降低土壤生物多样性(Ferlian et al, 2018)。究其原因, 不少研究只是针对蚯蚓入侵种对新大陆的影响、或基于某一特定的生态过程, 故其所展示出来的蚯蚓功能较为片面。由于蚯蚓活动与生态系

统许多过程有关联, 其本身亦是多种生态系统功能的重要指示类群。基于长期田间试验, 通过分析添加蚯蚓与否对20多个生态系统功能指标的影响, 发现蚯蚓能够将生态系统多功能性维持在一个更高的水平, 且这主要是蚯蚓介导的土壤生物的间接作用而非直接作用所致(Liu et al, 2019)。具体而言, 蚯蚓提高生态系统多功能性主要是通过改变土壤生物群落组成, 特别是加强了土壤微生物与动物群落之间营养级之间的协同作用所致(Liu et al, 2019)。这些关于同一土壤动物类群同时具有不同生态功能的研究结果也引发了争议, 使得大家开始客观思考土壤动物的多功能性, 既包含更多功能的系统评价, 也包括对生态系统服务和非服务效应的权衡考虑(Wu et al, 2015)。

在作物根际和凋落物分解部位等活性位点, 小型土壤动物如食微线虫和原生动物的生态功能更受到关注。例如, 原生动物可通过选择性捕食优势类群保持细菌群落的多样性, 增加细菌的均匀度和互补性, 促进其活性和氮素矿化作用, 成为根际微生物与植物生长的调控者(Weidner et al, 2017; Gao et al, 2019)。长久以来, 基于土壤动物与其他生物相互作用的复杂性的变化规律来解释生态系统功能机制是土壤生态学研究面临的挑战。最近, 研究人员以线虫和微生物构成的微食物网结构分析为基础, 结合食物网理论和代谢理论, 量化了施肥管理措施对土壤食物网的能流结构和多功能性的影响(Wan et al, 2022a, b)。这些研究发现有机肥支持了更高的线虫多样性且能够促进土壤食物网的能流通量和均匀度, 有机肥对能流通量的积极影响表现在线虫群落的多个营养级上。相较于线虫的种类多样性, 其支持下的更高的相互作用复杂性是多功能性提高的关键。食物网能流结构复杂性的提高不仅反映了长期施用有机肥的影响, 且更好地解释了生态系统多功能性的变化, 这为进一步了解土壤动物驱动的多营养级生物互作和生态功能提供了一个新的概念框架(图4)。该研究还通过进一步构建不同复杂性的线虫食物网结构, 验证了食物网内营养级的复杂性支持多功能性的结果; 因此, 培育土壤生物多样性尤其是营养级结构复杂性的管理措施, 将有助于生态系统多功能性服务的发挥(朱柏菁等, 2019)。

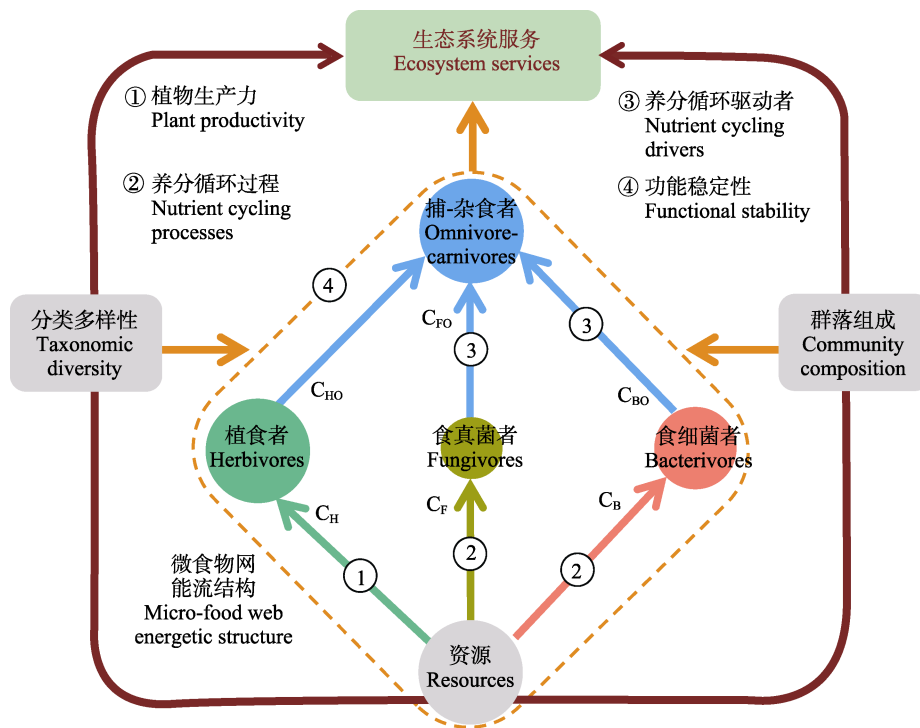


图4 土壤微食物网能流结构与生态系统多功能性的关系。C表示消费者代谢的能流量,例如, C_H , C_F , C_B 分别代表植食者、食真菌者和食细菌者获取的能流量, C_{HO} , C_{FO} , C_{BO} 分别是捕食杂食者从植食者,食真菌者和食细菌者获取的能流量。其中,经过植食者的能流量跟植物生产力密切相关,经过食微者(食真菌者和食细菌者)的能流量与养分循环过程密切相关,而捕食杂食者从食微者获取的能流量代表捕食者自上而下的调控作用,能够表征对养分循环驱动者的调控作用。土壤微食物网能流结构的均匀度代表不同能流通道之间的平衡,能够表征土壤食物网的功能稳定性。资源主要通过调控土壤微食物网的组成和多样性来促进其对资源的利用,优化整个土壤微食物网能流结构,从而提高生态系统多功能性。

Fig. 4 A schematic diagram showing energetic structure of soil micro-food webs and their relation to ecosystem multifunctionality. The C refers to the flux of energy through a given taxa of consumption, i.e., C_H , C_F , C_B indicates flux of energy through herbivores, fungivores and bacterivores, respectively. The flux of energy through microbivores (C_F and C_B) has been shown to be related to litter decomposition and nutrient cycling, while the flux of energy through herbivores is typically related to plant productivity, and the flux of energy through predators is related to top-down controls on ecosystem drivers. The flow uniformity of energy in the soil micro-food web indicates the energy distribution of different channels, which determines the functional stability of food webs. Resources exert strong effects on the energetic structure of food webs by shifting the diversity and composition of soil micro-food webs. These shifts in soil biodiversity and composition could optimize the energetic structure of soil micro-food webs to support ecosystem services.

中型土壤动物在陆地生态系统中的功能大小和影响机制实际上兼有大型和小型土壤动物的特点。例如,调节有机物转化和营养物质的流动、抑制植物病虫害、修复污染土壤以及指示土壤质量及污染等(陈建秀等, 2007; Neher & Barbercheck, 2019)。土壤跳虫和螨类数量大、功能性状丰富,是中型土壤动物的代表,由于二者的取食偏好和行为特性不同,故其影响土壤功能的机制也有差异(邵元虎等, 2015)。例如,跳虫影响有机物分解和植物生长的机制与其对真菌尤其是菌根真菌的影响有关,而螨类通过破碎植物残体和影响腐生真菌群落等对有机物的分解和养分循环的促进作用更强。土

壤跳虫和螨类的行为也对植物病原体的抑制和传播、种子发芽、根系分泌物以及植物养分分配和生长产生影响(Briones, 2014)。已有研究多基于部分类群的影响或对某一生态过程的影响,跳虫多样性对生态系统多功能性的影响还没有得到很好的诠释。

值得注意的是,很多实验结果表明生物多样性的丧失会削弱生态系统的多功能性。然而,模拟实验必然简化了自然生态系统的复杂性,现有的研究通常只是研究单个类群或单个营养级类群的丰度和/或多样性,而忽略了生物多样性的丧失经常发生在多个类群或多个营养级中。而任何营养群的功能效应都可能依赖于其他营养群的丰度和多样性

(Naem et al, 2000)。一项基于150个草地系统的9个营养类群的物种丰富度和多度, 以及这些生物所提供的14项生态系统服务和功能(即多功能性)之间的关系的研究表明, 多营养级类群的物种丰富度和丰度支持了生态系统的多功能性, 它们对生态系统服务的积极影响比任何单独营养类群中的丰富度的影响都要强, 而对单一类群的关注大大低估了生物多样性的功能重要性(Soliveres et al, 2016)。这项研究也进一步说明了土壤动物的生态功能研究需要更多地关注生物之间的互作关系(Gaüzère et al, 2022), 进而将土壤生物多样性作为一个整体, 尽可能地考虑土壤食物网中的多个营养级类群, 开展更加综合和系统的研究。

除了前文提到的几类研究相对集中的代表性土壤动物, 其他土壤动物类群同样需要重视, 比如马陆(王梦茹等, 2018)、蚂蚁(Folgarait, 1998)、线蚓(Liu et al, 2022)、白蚁(Abe et al, 2000)和蜘蛛(Oxbrough & Ziesche, 2013)等。以蜘蛛为例, 蜘蛛是土壤食物网中较为重要的捕食者, 全球蜘蛛每年取食的猎物(400–800万吨)与人类每年消耗的肉类(400万吨)相当或甚至更多(Nyffeler & Birkhofer, 2017)。它们通过捕食和调控其他土壤动物及植食性昆虫, 会对植物群落结构、凋落物和有机质分解、土壤养分循环等产生显著的影响(级联效应)(Schmitz, 2008; Liu et al, 2016)。除了上述介绍的诸多重要功能以外, 土壤动物的其他生态功能同样值得关注, 比如在土壤污染修复(Xu et al, 2021)、有机废弃物资源化处理(Li et al, 2021)、生物医药(Li et al, 2011)等过程中的作用。

总之, 土壤动物群落庞大的种类和数量限制了大规模采样和多营养级类群的同步研究, 然而, 任何类群又都会受到土壤食物网中其他类群复杂的互作关系的影响。因此, 灵活地运用生物学和生态学基础理论, 主动利用前沿和多学科交叉的研究技术和手段, 才能更好地从差异中寻找普适性规律, 推动土壤动物生态学及相关学科的快速发展(傅声雷等, 2019; Guerra et al, 2020)。

3 展望

综上所述, 简单分析土壤动物随经纬度等的变化规律存在较大局限性, 今后应考虑在基于地质-生

态历史及“经纬度-海拔-离海岸距离”等构建的多维时空框架内, 探究土壤动物分布特征及其驱动力。

土壤动物具有改善土壤物理结构、促进养分循环和有机碳稳定、维持作物健康等功能, 为人类提供多种生态系统服务。但是, 在外界环境(如土壤初始条件、作物种类、气候条件等)变化条件下, 土壤动物所发挥的生态功能可能截然不同。总的来说, 土壤动物具有极高的多样性, 但通常会存在一定的功能冗余(Walker, 1992; Wellnitz & Poff, 2001), 也就是说某些物种贡献同样的功能, 或者说这些物种的功能可以被其他物种替代。这意味着分类多样性的丧失不一定会导致土壤功能的丧失, 因此考虑功能性状的研究可能更有潜力。考虑到未来人类活动或气候变化下的物种非随机损失, 土壤动物可能更为敏感并在微生物之前丧失关键功能群, 今后要加强探究全球变化背景下土壤动物的生态功能研究, 这对于土壤可持续管理也至关重要。

生态系统多功能性的评价越来越得到认可。毫无疑问, 认识土壤动物对土壤结构形成、有机碳库和植物健康等生态系统多功能性的综合影响有助于全面揭示土壤动物的生态功能及其驱动机制。但是, 当前多功能性的测度方法可能会掩盖部分生态系统功能及其驱动因素变化的重要信息。许多驱动因素对生态系统中的不同功能具有相反的影响。在这种情况下, 多功能性很难反映功能间的权衡作用。可见, 在阐释土壤动物多功能性时, 更应该关注功能属性的正负效应及其加和效应, 以期更精准地利用土壤动物资源, 并充分发挥其在生态系统可持续发展中的积极作用。如何在复杂的土壤食物网内部及土壤-植物的互作关系中, 准确刻画土壤动物各类群的多功能性, 是当前土壤动物多样性研究领域值得重视的方向。

致谢: 感谢南京农业大学张崇哲、万兵和龚鑫, 河南大学申智锋和马子鹤等研究生协助整理部分数据。

ORCID

傅声雷  <https://orcid.org/0000-0003-1231-3461>

参考文献

Abe T, Bignell DE, Higashi M (2000) Termites: Evolution,

- Sociality, Symbioses, Ecology. Springer, Dordrecht.
- Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, Anderson JL, Soudzilovskaia NA, Bodegom PM, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho LP, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema MH, Maltz MR, Mundra S, Olsson PA, Pent M, Pöhlme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P (2018) Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 560, 233–237.
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64, 269–285.
- Bertrand M, Barot S, Blouin M, Whalen J, de Oliveira T, Roger-Estrade J (2015) Earthworm services for cropping systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35, 553–567.
- Bi YM, Sun ZJ (2018) Mechanisms of earthworms to alleviate continuous cropping obstacles through regulating soil microecology. *Biodiversity Science*, 26, 1103–1115. (in Chinese with English abstract) [毕艳孟, 孙振钧 (2018) 蚯蚓调控土壤微生物生态缓解连作障碍的作用机制. *生物多样性*, 26, 1103–1115.]
- Blanchart E, Ratsiatosika O, Raveloson H, Razafimbelo T, Razafindrakoto M, Sester M, Becquer T, Bernard L, Trap J (2020) Nitrogen supply reduces the earthworm-silicon control on rice blast disease in a Ferralsol. *Applied Soil Ecology*, 145, 103341.
- Blouin M, Hodson ME, Delgado EA, Baker G, Brussaard L, Butt KR, Dai J, Dendooven L, Peres G, Tondoh JE, Cluzeau D, Brun JJ (2013) A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, 64, 161–182.
- Boag B, Yeates G (1998) Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems. *Biodiversity & Conservation*, 7, 617–630.
- Bradford MA, Eggers T, Newington JE, Tordoff GM (2007) Soil faunal assemblage composition modifies root in-growth to plant litter patches. *Pedobiologia*, 50, 505–513.
- Briones MJI (2014) Soil fauna and soil functions: A jigsaw puzzle. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 1–22.
- Cameron EK, Martins IS, Lavelle P, Mathieu J, Tedersoo L, Bahram M, Gottschall F, Guerra CA, Hines J, Patoine G, Siebert J, Winter M, Cesarz S, Ferlian O, Kreft H, Lovejoy TE, Montanarella L, Orgiazzi A, Pereira HM, Phillips HRP, Settele J, Wall DH, Eisenhauer N (2019) Global mismatches in aboveground and belowground biodiversity. *Conservation Biology*, 33, 1187–1192.
- Cameron EK, Martins IS, Lavelle P, Mathieu J, Tedersoo L, Gottschall F, Guerra CA, Hines J, Patoine G, Siebert J, Winter M, Cesarz S, Delgado-Baquerizo M, Ferlian O, Fierer N, Kreft H, Lovejoy TE, Montanarella L, Orgiazzi A, Pereira HM, Phillips HRP, Settele J, Wall DH, Eisenhauer N (2018) Global gaps in soil biodiversity data. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1042–1043.
- Chen DM, Cheng JH, Chu PF, Hu SJ, Xie YC, Tuvshintogtokh I, Bai YF (2015) Regional-scale patterns of soil microbes and nematodes across grasslands on the Mongolian plateau: Relationships with climate, soil, and plants. *Ecography*, 38, 622–631.
- Chen DM, Cheng JH, Chu PF, Mi J, Hu SJ, Xie YC, Tuvshintogtokh I, Bai YF (2016) Effect of diversity on biomass across grasslands on the Mongolian plateau: Contrasting effects between plants and soil nematodes. *Journal of Biogeography*, 43, 955–966.
- Chen J, Ferris H (1999) The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 31, 1265–1279.
- Chen JX, Ma ZC, Yan HJ, Zhang F (2007) Roles of springtails in soil ecosystem. *Biodiversity Science*, 15, 154–161. (in Chinese with English abstract) [陈建秀, 麻智春, 严海娟, 张峰 (2007) 跳虫在土壤生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 154–161.]
- Chen Y (1956) *Earthworm in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈义 (1956) *中国蚯蚓*. 科学出版社, 北京.]
- Curtis TP, Sloan WT, Scannell JW (2002) Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 10494–10499.
- Decaëns T (2010) Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 287–302.
- Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N (2018) A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, 320–325.
- Edwards CA (2004) *Earthworm Ecology*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Eggleton P (2000) Global patterns of termite diversity. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (eds Abe T, Bignell DE, Higashi M), pp. 25–51. Springer, Dordrecht.
- Eisenbeis G (2006) Biology of soil invertebrates. In: *Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates* (eds König H, Varma A), pp. 3–53. Springer, Berlin.
- Eisenhauer N, Bonn A, Guerra CA (2019) Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nature Communications*, 10, 50.
- Eisenhauer N, Hörsch V, Moeser J, Scheu S (2010) Synergistic effects of microbial and animal decomposers on plant and herbivore performance. *Basic and Applied Ecology*, 11, 23–34.
- FAO (2015) Healthy soils are the basis for healthy food production. <https://www.fao.org/3/i4405e/I4405E.pdf>. (accessed on 2022-11-11)
- Ferlian O, Eisenhauer N, Aguirrebengoa M, Camara M, Ramirez-Rojas I, Santos F, Tanalgo K, Thakur MP (2018) Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 87, 162–172.
- Fierer N, Grandy AS, Six J, Paul EA (2009) Searching for

- unifying principles in soil ecology. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 2249–2256.
- Fierer N, Jackson RB (2006) The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 626–631.
- Filser J, Faber JH, Tiunov AV, Brussaard L, Frouz J, De Deyn G, Uvarov AV, Berg MP, Lavelle P, Loreau M, Wall DH, Querner P, Eijsackers H, Jiménez JJ (2016) Soil fauna: Key to new carbon models. *Soil*, 2, 565–582.
- Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodiversity & Conservation*, 7, 1221–1244.
- Forey E, Coulibaly SFM, Chauvat M (2015) Flowering phenology of a herbaceous species (*Poa annua*) is regulated by soil Collembola. *Soil Biology & Biochemistry*, 90, 30–33.
- Frelich LE, Blossey B, Cameron EK, Dávalos A, Eisenhauer N, Fahey T, Ferlian O, Groffman PM, Larson E, Loss SR, Maerz JC, Nuzzo V, Yoo K, Reich PB (2019) Side-swiped: Ecological cascades emanating from earthworm invasion. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17, 502–510.
- Fu SL (2007) A review and perspective on soil biodiversity research. *Biodiversity Science*, 15, 109–115. (in Chinese with English abstract) [傅声雷 (2007) 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 15, 109–115.]
- Fu SL (2018) Strengthening the research on soil fauna diversity and their ecological functions using novel technology and field experimental facility. *Biodiversity Science*, 26, 1031–1033. (in Chinese) [傅声雷 (2018) 利用新方法和野外实验平台加强土壤动物多样性及其生态功能的研究. *生物多样性*, 26, 1031–1033.]
- Fu SL, Zhang WX, Shao YH, Shi LL, Liu ZF (2019) *Soil Ecology: Soil Food Web and Its Ecological Function*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅声雷, 张卫信, 邵元虎, 时雷雷, 刘占锋 (2019) 土壤生态学: 土壤食物网及其生态功能. 科学出版社, 北京.]
- Fu SL, Zou XM, Coleman D (2009) Highlights and perspectives of soil biology and ecology research in China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 868–876.
- Fujii S, Berg MP, Cornelissen JHC (2020) Living litter: Dynamic trait spectra predict fauna composition. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 886–896.
- Gao ZL, Karlsson I, Geisen S, Kowalchuk G, Jousset A (2019) Protists: Puppet masters of the rhizosphere microbiome. *Trends in Plant Science*, 24, 165–176.
- Gaüzère P, O'Connor L, Botella C, Poggiato G, Münkemüller T, Pollock LJ, Brose U, Maiorano L, Harfoot M, Thuiller W (2022) The diversity of biotic interactions complements functional and phylogenetic facets of biodiversity. *Current Biology*, 32, 2093–2100.
- Gebremikael MT, Steel H, Buchan D, Bert W, De Neve S (2016) Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6, 32862.
- Gong X, Chen XY, Geisen S, Zhang JR, Zhu HM, Hu F, Liu MQ (2021) Agricultural habitats are dominated by rapidly evolving nematodes revealed through phylogenetic comparative methods. *Soil Biology & Biochemistry*, 155, 108183.
- Grabmaier A, Heigl F, Eisenhauer N, van der Heijden MGA, Zaller JG (2014) Stable isotope labelling of earthworms can help deciphering belowground–aboveground interactions involving earthworms, mycorrhizal fungi, plants and aphids. *Pedobiologia*, 57, 197–203.
- Grandy AS, Wieder WR, Wickings K, Kyker-Snowman E (2016) Beyond microbes: Are fauna the next frontier in soil biogeochemical models? *Soil Biology & Biochemistry*, 102, 40–44.
- Griffiths BS (1994) Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: Their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant and Soil*, 164, 25–33.
- Guerra CA, Heintz-Buschart A, Sikorski J, Chatzinotas A, Guerrero-Ramírez N, Cesarz S, Beaumelle L, Rillig MC, Maestre FT, Delgado-Baquerizo M, Buscot F, Overmann J, Patoine G, Phillips HRP, Winter M, Wubet T, Küsel K, Bardgett RD, Cameron EK, Cowan D, Grebenc T, Marín C, Orgiazzi A, Singh BK, Wall DH, Eisenhauer N (2020) Blind spots in global soil biodiversity and ecosystem function research. *Nature Communications*, 11, 3870.
- Ingham RE, Detling JK (1984) Plant–herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie: III. Soil nematode populations and root biomass on *Cynomys ludovicianus* colonies and adjacent uncolonized areas. *Oecologia*, 63, 307–313.
- Ingham RE, Trofymow JA, Ingham ER, Coleman DC (1985) Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs*, 55, 119–140.
- Janzen HH, van Groenigen KJ, Powlson DS, Schwinghamer T, van Groenigen JW (2022) Photosynthetic limits on carbon sequestration in croplands. *Geoderma*, 416, 115810.
- Jiang YB, Wang J, Muhammad S, Zhou AQ, Hao R, Wu YP (2018) How do earthworms affect decomposition of residues with different quality apart from fragmentation and incorporation? *Geoderma*, 326, 68–75.
- Kemp PF, Aller JY (2004) Bacterial diversity in aquatic and other environments: What 16S rDNA libraries can tell us. *FEMS Microbiology Ecology*, 47, 161–177.
- Khan Z, Kim YH (2007) A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology*, 35, 370–379.
- Li WL, Wang C, Sun ZJ (2011) Vermipharmaceuticals and active proteins isolated from earthworms. *Pedobiologia*, 54, S49–S56.
- Li XP, Zhu HM, Geisen S, Bellard C, Hu F, Li HX, Chen XY, Liu MQ (2020) Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales.

- Global Change Biology, 26, 919–930.
- Li YS, Sun ZJ, Hu F, Butt KR, Whalen JK (2021) Earthworms in soil ecology and organic waste management. *Pedosphere*, 31, 373–374.
- Liao CH, Li JX (2009) Forest Soil Animal Community Ecology in South China Tropical and Subtropical Zones. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [廖崇惠, 李健雄 (2009) 华南热带和南亚热带地区森林土壤动物群落生态. 广东科技出版社, 广州.]
- Liu F, Li Q, Shen CC, Chu HY, Liang WJ (2014) Distribution of gymnamoebae communities along an elevational gradient in Changbai Mountains. *Biodiversity Science*, 22, 608–617. (in Chinese with English abstract) [刘芳, 李琪, 申聪聪, 褚海燕, 梁文举 (2014) 长白山不同海拔梯度裸肉足虫群落分布特征. 生物多样性, 22, 608–617.]
- Liu L, Alpert P, Dong BC, Li JM, Yu FH (2017) Combined effects of soil heterogeneity, herbivory and detritivory on growth of the clonal plant *Hydrocotyle vulgaris*. *Plant and Soil*, 421, 429–437.
- Liu MQ, Hu ZK, Yao JN, Chen XY, Griffiths B, Hu F (2022) After-life legacy effects of enchytraeids increase the functional capability of arable soil following stress. *Biology and Fertility of Soils*, 58, 721–732.
- Liu SJ, Chen J, Gan WJ, Fu SL, Schaefer D, Gan JM, Yang XD (2016) Cascading effects of spiders on a forest-floor food web in the face of environmental change. *Basic and Applied Ecology*, 17, 527–534.
- Liu T, Chen XY, Gong X, Lubbers IM, Jiang YY, Feng W, Li XP, Whalen JK, Bonkowski M, Griffiths BS, Hu F, Liu MQ (2019) Earthworms coordinate soil biota to improve multiple ecosystem functions. *Current Biology*, 29, 3420–3429.
- Lubbers IM, van Groenigen KJ, Fonte SJ, Six J, Brussaard L, van Groenigen JW (2013) Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change*, 3, 187–194.
- Luo TX, Hu F, Li HX (2013) Influence of residues and earthworms application on N₂O emissions of winter wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 7545–7552. (in Chinese with English abstract) [罗天相, 胡锋, 李辉信 (2013) 施加秸秆和蚯蚓活动对麦田N₂O排放的影响. 生态学报, 33, 7545–7552.]
- Ma RZ, Hou GJ, Huang RC, Hou XY, Chen HK, Zhu KG (1957) The overview and academy activities of the Sixth Congress of the International Society of Soil Science. *Chinese Science Bulletin*, 8, 59–61. (in Chinese) [马溶之, 侯光炯, 黄瑞采, 侯学煜, 陈华葵, 朱克贵 (1957) 国际土壤学会第六届会议概况及学术活动. 科学通报, 8, 59–61.]
- Mao XF, Hu F, Griffiths B, Chen XY, Liu MQ, Li HX (2007) Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1816–1819.
- Maraun M, Schatz H, Scheu S (2007) Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites. *Ecography*, 30, 209–216.
- Matus-Acuña V, Caballero-Flores G, Reyes-Hernandez BJ, Martínez-Romero E (2018) Bacterial preys and commensals condition the effects of bacteriovorous nematodes on *Zea mays* and *Arabidopsis thaliana*. *Applied Soil Ecology*, 132, 99–106.
- Na LP, Abail Z, Whalen JK, Liang B, Hu CX, Hu RG, Wu YP (2022) Earthworms increase nitrogen uptake by lettuce and change short-term soil nitrogen dynamics. *Applied Soil Ecology*, 176, 104488.
- Naeem S, Hahn DR, Schuurman G (2000) Producer–decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature*, 403, 762–764.
- Neher DA (2010) Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 371–394.
- Neher DA, Barbercheck ME (2019) Soil microarthropods and soil health: Intersection of decomposition and pest suppression in agroecosystems. *Insects*, 10, 414.
- Nielsen UN, Ayres E, Wall DH, Li G, Bardgett RD, Wu TH, Garey JR (2014) Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 968–978.
- Nyffeler M, Birkhofer K (2017) An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. *The Science of Nature*, 104, 30.
- Oliverio AM, Geisen S, Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Turner BL, Fierer N (2020) The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems. *Science Advances*, 6, eaax8787.
- Orgiazzi A, Bardgett RD, Barrios E, Behan-Pelletier V, Briones MJI, Chotte J-L, De Deyn GB, Eggleton P, Fierer N, Fraser T, Hedlund K, Jeffery S, Johnson NC, Jones A, Kandeler E, Kaneko N, Lavelle P, Lemanceau P, Miko L, Montanarella L, Moreira FMS, Ramirez KS, Scheu S, Singh BK, Six J, van der Putten WH, Wall DH (2016) Global Soil Biodiversity Atlas. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Oxbrough A, Ziesche T (2013) Spiders in forest ecosystems. In: *Integrative Approaches as An Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity* (eds Kraus D, Krumm F), pp. 186–193. European Forest Institute, Joensuu.
- Phillips HRP, Guerra CA, Bartz MLC, Briones MJI, Brown G, Crowther TW, Ferlian O, Gongalsky KB, van den Hoogen J, Krebs J, Orgiazzi A, Routh D, Schwarz B, Bach EM, Bennett J, Brose U, Decaens T, König-Ries B, Loreau M, Mathieu J, Mulder C, van der Putten WH, Ramirez KS, Rillig MC, Russell D, Rutgers M, Thakur MP, de Vries FT, Wall DH, Wardle DA, Arai M, Ayuke FO, Baker GH,

- Beauséjour R, Bedano JC, Birkhofer K, Blanchart E, Blossey B, Bolger T, Bradley RL, Callahan MA, Capowiez Y, Caulfield ME, Choi A, Crotty FV, Dávalos A, Cosin DJD, Dominguez A, Duhour AE, van Eekeren N, Emmerling C, Falco LB, Fernández R, Fonte SJ, Fragoso C, Franco ALC, Fugère M, Fusilero AT, Gholami S, Gundale MJ, López MG, Hackenberger DK, Hernández LM, Hishi T, Holdsworth AR, Holmstrup M, Hopfensperger KN, Lwanga EH, Huhta V, Hurisso TT, Iannone BV III, Iordache M, Joschko M, Kaneko N, Kanianska R, Keith AM, Kelly CA, Kernecker ML, Klaminder J, Koné AW, Kooch Y, Kukkonen ST, Lalthanzara H, Lammel DR, Lebedev IM, Li YQ, Lidon JBJ, Lincoln NK, Loss SR, Marichal R, Matula R, Moos JH, Moreno G, Morón-Ríos A, Muys B, Neirynek J, Norgrove L, Novo M, Nuutinen V, Nuzzo V, Rahman PM, Pansu J, Paudel S, Pérès G, Pérez-Camacho L, Piñeiro R, Ponge JF, Rashid MI, Rebollo S, Rodeiro-Iglesias J, Rodríguez MÁ, Roth AM, Rousseau GX, Rozen A, Sayad E, van Schaik L, Scharenbroch BC, Schirrmann M, Schmidt O, Schröder B, Seeber J, Shashkov MP, Singh J, Smith SM, Steinwandter M, Talavera JA, Trigo D, Tsukamoto J, de Valença AW, Vanek SJ, Virto I, Wackett AA, Warren MW, Wehr NH, Whalen JK, Wironen MB, Wolters V, Zenkova IV, Zhang WX, Cameron EK, Eisenhauer N (2019) Global distribution of earthworm diversity. *Science*, 366, 480–485.
- Potapov AM, Bellini BC, Chown SL, Deharveng L, Janssens F, Kováč L, Kuznetsova NA, Ponge JF, Potapov M, Querner P, Russell DJ, Sun X, Zhang F, Berg MP (2020) Towards a global synthesis of Collembola knowledge—Challenges and potential solutions. *Soil Organisms*, 92, 161–188.
- Potapov AM, Guerra CA, van den Hoogen J, Babenko A, Bellini BC, Berg MP, Chown SL, Deharveng L, Kovac L, Kuznetsova NA, Ponge JF, Potapov MB, Russell DJ, Alexandre D, Alatalo JM, Arbea JI, Bandyopadhyay I, Bernava V, Bokhorst S, Bolger T, Castaño-Meneses G, Chauvat M, Chen TW, Chomel M, Classen AT, Cortet J, Čuchta P, de la Pedrosa AM, Ferreira SSD, Fiera C, Filser J, Franken O, Fujii S, Koudji EG, Gao MX, Gendreau-Berthiaume B, Gomez-Pamies DF, Greve M, Tanya-Handa I, Heiniger C, Holmstrup M, Homet P, Ivask M, Janion-Scheepers C, Jochum M, Joimel S, Jorge BCS, Jucevica E, de Oliveira Filho LCI, Klauber-Filho O, Baretta D, Krab EJ, Kuu A, de Lima ECA, Lin DM, Liu A, Lu JZ, Lucíañez MJ, Marx MT, McCary MM, Minor MA, Nakamori T, Negri I, Ochoa-Hueso R, Palacios-Vargas JG, Pollierer MM, Querner P, Raschmanová N, Rashid MI, Raymond-Léonard LJ, Rousseau L, Saifutdinov RA, Salmon S, Sayer EJ, Scheunemann N, Scholz C, Seeber J, Shveenikova YB, Stebaeva SK, Sterzynska M, Sun X, Susanti WI, Taskaeva AA, Thakur MP, Tsiafouli MA, Turnbull MS, Twala MN, Uvarov AV, Venier LA, Widenfalk LA, Winck BR, Winkler D, Wu DH, Xie ZJ, Yin R, Zeppelini D, Crowther TW, Eisenhauer N, Scheu S (2022a) Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails. *bioRxiv*, doi: 10.1101/2022.01.07.475345.
- Potapov AM, Sun X, Barnes AD, Briones MJL, Brown GG, Cameron EK, Chang CH, Cortet J, Eisenhauer N, Franco AL, Fujii S, Geisen S, Guerra C, Gongalsky K, Haimi J, Handa IT, Janion-Sheepers C, Karaban K, Lindo Z, Mathieu J, Moreno ML, Murvanidze M, Nielsen U, Scheu S, Schmidt O, Schneider C, Seeber J, Tsiafouli M, Tuma J, Tiunov A, Zaytsev AS, Ashwood F, Callahan M, Wall D (2022b) Global monitoring of soil animal communities using a common methodology. *Soil Organisms*, 94, 55–68.
- Procter DLC (1984) Towards a biogeography of free-living soil nematodes. I. Changing species richness, diversity and densities with changing latitude. *Journal of Biogeography*, 11, 103–117.
- Sackett TE, Classen AT, Sanders NJ (2010) Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: A meta-analysis. *Oikos*, 119, 1984–1992.
- Schlesinger WH (2022) Biogeochemical constraints on climate change mitigation through regenerative farming. *Biogeochemistry*, 161, 9–17.
- Schmitz OJ (2008) Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, 319, 952–954.
- Schmitz OJ, Raymond PA, Estes JA, Kurz WA, Holtgrieve GW, Ritchie ME, Schindler DE, Spivak AC, Wilson RW, Bradford MA, Christensen V, Deegan L, Smetacek V, Vanni MJ, Wilmers CC (2014) Animating the carbon cycle. *Ecosystems*, 17, 344–359.
- Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, Buscot F, Eichenberg D, Gutknecht J, Härdtle W, He JS, Klein AM, Kühn P, Liu XJ, Ma KP, Niklaus PA, Pietsch KA, Purahong W, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Scholten T, Staab M, Tang ZY, Trogisch S, von Oheimb G, Wirth C, Wubet T, Zhu CD, Bruelheide H (2018) Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 9, 2989.
- Shao YH, Wang ZY, Liu T, Kardol P, Ma CE, Hu YH, Cui Y, Zhao CC, Zhang WX, Guo DL, Fu SL (2022) Drivers of nematode diversity in forest soils across climatic zones. *bioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/2022.03.18.484848>.
- Shao YH, Zhang WX, Eisenhauer N, Liu T, Xiong YM, Liang CF, Fu SL (2017) Nitrogen deposition cancels out exotic earthworm effects on plant-feeding nematode communities. *Journal of Animal Ecology*, 86, 708–717.
- Shao YH, Zhang WX, Liu SJ, Wang XL, Fu SL (2015) Diversity and function of soil fauna. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6614–6625. (in Chinese with English abstract) [邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷 (2015) 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 35, 6614–6625.]
- Shen HY, Shiratori Y, Ohta S, Masuda Y, Isobe K, Senoo K (2021) Mitigating N₂O emissions from agricultural soils with fungivorous mites. *The ISME Journal*, 15, 2427–2439.

- Sohlenius B, Boström S, Sandor A (1988) Carbon and nitrogen budgets of nematodes in arable soil. *Biology & Fertility of Soils*, 6, 1–8.
- Soliveres S, van Der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner MM, Renner SC, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus VH, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris EK, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig MC, Schaefer HM, Schloter M, Schmitt B, Schöning I, Schrupp M, Sikorski J, Socher SA, Solly EF, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter PC, Weiner CN, Weisser WW, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E (2016) Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 536, 456–459.
- Soong JL, Nielsen UN (2016) The role of microarthropods in emerging models of soil organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 102, 37–39.
- Tedersoo L, Bahram M, Pölme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, de Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1256688.
- van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle DA, de Goede RGM, Adams BJ, Ahmad W, Andriuzzi WS, Bardgett RD, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares JE, Caruso T, Caixeta LDB, Chen XY, Costa SR, Creamer R, Castro JMDC, Dam M, Djigal D, Escuer M, Griffiths BS, Gutiérrez C, Hohberg K, Kalinkina D, Kardol P, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin AA, Li Q, Liang WJ, Magilton M, Marais M, Martín JAR, Matveeva E, Mayad EH, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Nguyen TAD, Nielsen UN, Okada H, Rius JEP, Pan KW, Peneva V, Pellissier L, da Silva JCP, Pitteloud C, Powers TO, Powers K, Quist CW, Rasmann S, Moreno SS, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov AV, Trap J, van der Putten W, Vestergård M, Villenave C, Waeyenberge L, Wall DH, Wilschut R, Wright DG, Yang JI, Crowther TW (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572, 194–198.
- van Groenigen JW, Lubbers IM, Vos HMJ, Brown GG, de Deyn GB, van Groenigen KJ (2014) Earthworms increase plant production: A meta-analysis. *Scientific Reports*, 4, 6365.
- Walker BH (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6, 18–23.
- Wall DH, Bardgett RD, Behan-Pelletier V, Herrick JE, Jones TH, Ritz K, Six J, Strong DR, van der Putten WH (2012) *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, Oxford.
- Wall DH, Nielsen UN, Six J (2015) Soil biodiversity and human health. *Nature*, 528, 69–76.
- Wan BB, Hu ZK, Liu T, Yang Q, Li DM, Zhang CZ, Chen XY, Hu F, Kardol P, Griffiths BS, Liu MQ (2022a) Organic amendments increase the flow uniformity of energy across nematode food webs. *Soil Biology & Biochemistry*, 170, 108695.
- Wan BB, Liu T, Gong X, Zhang Y, Li CJ, Chen XY, Hu F, Griffiths BS, Liu MQ (2022b) Energy flux across multitrophic levels drives ecosystem multifunctionality: Evidence from nematode food webs. *Soil Biology & Biochemistry*, 169, 108656.
- Wang MR, Fu SL, Xu HX, Wang MN, Shi LL (2018) Ecological functions of millipedes in the terrestrial ecosystem. *Biodiversity Science*, 26, 1051–1059. (in Chinese with English abstract) [王梦茹, 傅声雷, 徐海翔, 王美娜, 时雷雷 (2018) 陆地生态系统中马陆的生态功能. *生物多样性*, 26, 1051–1059.]
- Wang PY (1958) Soil zoology. *Chinese Bulletin of Entomology*, 4, 49. (in Chinese) [王平远 (1958) 土壤动物学. *昆虫知识*, 4, 49.]
- Wang RH, Liu QY, Wang XY, Zhao ZY, Dou YJ (2022) Responses of soil mite community diversity to altitude gradients in Luya Mountain, China. *Journal of Shanxi University*, 45, 1138–1150. (in Chinese with English abstract) [王让虎, 刘倩煜, 王啸宇, 赵子义, 窦永静 (2022) 芦芽山土壤螨类群落多样性对海拔梯度的响应. *山西大学学报(自然科学版)*, 45, 1138–1150.]
- Weidner S, Latz E, Agaras B, Valverde C, Jousset A (2017) Protozoa stimulate the plant beneficial activity of rhizospheric pseudomonads. *Plant and Soil*, 410, 509–515.
- Wellnitz T, Poff NL (2001) Functional redundancy in heterogeneous environments: Implications for conservation. *Ecology Letters*, 4, 177–179.
- Wolters V (2000) Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and Fertility of Soils*, 31, 1–19.
- Wu D, Liu MQ, Song XC, Jiao JG, Li HX, Hu F (2015) Earthworm ecosystem service and dis-service in an N-enriched agroecosystem: Increase of plant production leads to no effects on yield-scaled N₂O emissions. *Soil Biology & Biochemistry*, 82, 1–8.
- Wu JH, Chen HL, Zhang YZ (2016) Latitudinal variation in nematode diversity and ecological roles along the Chinese coast. *Ecology and Evolution*, 6, 8018–8027.
- Wu JH, Song CY, Chen JK (2007) Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: A

- review. *Biodiversity Science*, 15, 124–133. (in Chinese with English abstract) [吴纪华, 宋慈玉, 陈家宽 (2007) 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. *生物多样性*, 15, 124–133.]
- Wurst S (2010) Effects of earthworms on above- and belowground herbivores. *Applied Soil Ecology*, 45, 123–130.
- Wurst S, de Deyn GB, Orwin K (2012) Soil biodiversity and functions. In: *Soil Ecology and Ecosystem Services* (eds Wall DH, Bardgett RD, Behan-Pelletier V, Herrick JE, Jones TH, Ritz K, Six J, Strong DR, van der Putten WH), pp. 28–44. Oxford University Press, Oxford.
- Xiao HF, Wang WT, Xia SW, Li ZP, Gan JM, Yang XD (2021) Distributional patterns of soil nematodes in relation to environmental variables in forest ecosystems. *Soil Ecology Letters*, 3, 115–124.
- Xiao ZG, Wang X, Koricheva J, Kergunteuil A, Le Bayon RC, Liu MQ, Hu F, Rasmann S (2018) Earthworms affect plant growth and resistance against herbivores: A meta-analysis. *Functional Ecology*, 32, 150–160.
- Xie ZJ, Chang L, Scheu S, Wu DH, Sun X (2022) Taxonomic and functional diversity of Collembola in litter and soil along an altitudinal gradient at Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 3471–3481. (in Chinese with English abstract) [谢致敬, 常亮, Scheu S, 吴东辉, 孙新 (2022) 长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫物种多样性和功能多样性对海拔梯度的响应. *生态学报*, 42, 3471–3481.]
- Xiong D, Wei CZ, Wubs ERJ, Veen GF, Liang WJ, Wang XB, Li Q, van der Putten WH, Han XG (2020) Nonlinear responses of soil nematode community composition to increasing aridity. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 117–126.
- Xu HJ, Bai J, Li WY, Murrell JC, Zhang YL, Wang JJ, Luo CL, Li YT (2021) Mechanisms of the enhanced DDT removal from soils by earthworms: Identification of DDT degraders in drilosphere and non-drilosphere matrices. *Journal of Hazardous Materials*, 404, 124006.
- Xu L, Xu WS, Jiang Y, Hu F, Li HX (2015) Effects of interactions of auxin-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes on regulation of peanut growths. *PLoS ONE*, 10, e0124361.
- Xu SB, Li YH, Zhu LQ, Li L (2020) A review on the vertical distribution patterns of soil animal communities in mountains. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 50(1), 19–28. (in Chinese with English abstract) [徐帅博, 李艳红, 朱连奇, 李理 (2020) 山地土壤动物群落垂直分布格局研究进展. *河南大学学报(自然科学版)*, 50(1), 19–28.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55–71. (in Chinese with English abstract) [徐伟, 马志远, 井新, 贺金生 (2016) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 55–71.]
- Yin WY (2001) A brief review and prospect on soil zoology. *Bulletin of Biology*, 36(8), 1–3. (in Chinese) [尹文英 (2001) 土壤动物学研究的回顾与展望. *生物学通报*, 36(8), 1–3.]
- Yin WY (1992) *Soil Animals in Subtropical China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1992) 中国亚热带土壤动物. 科学出版社, 北京.]
- Yin WY (2000) *Soil Animals of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (2000) 中国土壤动物. 科学出版社, 北京.]
- Yin XQ (2001) *Study on Forest Soil Animals in Northeast China*. Northeast Normal University Press, Changchun. (in Chinese) [殷秀琴 (2001) 东北森林土壤动物研究. 东北师范大学出版社, 长春.]
- Yin XQ, Song B, Dong WH, Xin WD (2010) A review on the eco-geography of soil fauna in China. *Acta Geographica Sinica*, 65, 91–102. (in Chinese with English abstract) [殷秀琴, 宋博, 董炜华, 辛未冬 (2010) 我国土壤动物生态地理研究进展. *地理学报*, 65, 91–102.]
- Zhang FD (2006) *Chinese Soil Biological Evolution and Safety Evaluation*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [张夫道 (2006) 中国土壤生物演变及安全评价. 中国农业出版社, 北京.]
- Zhang RZ (1964) Earthworms in the meadow-cinnamon soils in Beijing. *Chinese Journal of Soil Science*, 8(1), 31–33. (in Chinese) [张荣祖 (1964) 北京草甸褐土中的蚯蚓. *土壤通报*, 8(1), 31–33.]
- Zhang RZ, Liu XL, Zhong HM, Wu Q, Wu PF (2016) Distribution pattern of soil nematode communities along the vertical climate zones on the eastern slope of Gongga Mountain. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 22, 959–971. (in Chinese with English abstract) [张荣芝, 刘兴良, 钟红梅, 武崎, 吴鹏飞 (2016) 土壤线虫群落在贡嘎山东坡不同垂直气候带间的分布格局. *应用与环境生物学报*, 22, 959–971.]
- Zhang RZ, Yang MX, Chen P, Zhang TW (1980) A preliminary survey on soil animals in the forest ecosystems on northern slope of Changbaishan Mountain. *Research of Forest Ecosystem*, 1, 133–152. (in Chinese) [张荣祖, 杨明宪, 陈鹏, 张庭伟 (1980) 长白山北坡森林生态系统土壤动物初步调查. *森林生态系统研究*, 1, 133–152.]
- Zhang WX, Chen DM, Zhao CC (2007) Functions of earthworm in ecosystem. *Biodiversity Science*, 15, 142–153. (in Chinese with English abstract) [张卫信, 陈迪马, 赵灿灿 (2007) 蚯蚓在生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 142–153.]
- Zhang WX, Hendrix PF, Dame LE, Burke RA, Wu JP, Neher DA, Li JX, Shao YH, Fu SL (2013) Earthworms facilitate carbon sequestration through unequal amplification of carbon stabilization compared with mineralization. *Nature Communications*, 4, 2576.

- Zhang XK, Liang WJ, Li Q (2013) Forest Soil Nematodes in Changbai Mountain: Morphology and Distribution. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [张晓珂, 梁文举, 李琪 (2013) 长白山森林土壤线虫: 形态分类与分布格局. 中国农业出版社, 北京.]
- Zhang Y, Xiao ZG, Jiang LH, Qian L, Chen XY, Chen FJ, Hu F, Liu MQ (2018) Nitrogen levels modify earthworm-mediated tomato growth and resistance to pests. *Biodiversity Science*, 26, 1296–1307. (in Chinese with English abstract) [张宇, 肖正高, 蒋林惠, 钱蕾, 陈小云, 陈法军, 胡锋, 刘满强 (2018) 施氮水平影响蚯蚓介导的番茄生长及抗性. 生物多样性, 26, 1296–1307.]
- Zhang YZ, Li B, Wu JH, Pennings SC (2020) Contrasting latitudinal clines of nematode diversity in *Spartina alterniflora* salt marshes between native and introduced ranges. *Diversity and Distributions*, 26, 623–631.
- Zhao SH, Pang XF (1958) Introduction to the status of soil entomology in the Academy of Sciences of the USSR. *Chinese Bulletin of Entomology*, 4(3), 107–111. (in Chinese) [赵善欢, 庞雄飞 (1958) 介绍苏联科学院关于土壤昆虫学的研究情况. 昆虫知识, 4(3), 107–111.]
- Zhao XL, Xie BG (1996) *Studies on Ecological Zoogeography*. Chengdu Map Press, Chengdu. (in Chinese) [赵小鲁, 谢炳庚 (1996) 动物生态地理研究. 成都地图出版社, 成都.]
- Zhu BJ, Xue JR, Xia R, Jin MM, Wu Y, Tian SY, Chen XY, Liu MQ, Hu F (2019) Effect of soil nematode functional guilds on plant growth and aboveground herbivores. *Biodiversity Science*, 27, 409–418. (in Chinese with English abstract) [朱柏菁, 薛敬荣, 夏蓉, 靳苗苗, 吴攸, 田善义, 陈小云, 刘满强, 胡锋 (2019) 不同土壤线虫功能团对水稻生长及地上部植食者的影响. 生物多样性, 27, 409–418.]

(责任编辑: 吴东辉 责任编辑: 闫文杰)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展

高程^{1,2}, 郭良栋^{1,2*}

1. 中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

摘要: 微生物主要包括细菌、真菌、古菌、病毒等类群, 是地球上出现时间最早、分布最广泛、个体数量最多, 以及物种和基因多样性十分丰富的生物类群。为了适应各种生境, 微生物衍生出腐生、寄生、共生等多样性的生存策略, 在生物地球化学循环、生态系统演替与稳定性、环境修复以及人类健康等方面发挥着重要作用。传统的微生物监测方法限制了我们对微生物多样性的认知; 但是, 近年来高通量测序技术和生物信息学的发展极大推动了微生物多样性的研究进展。本文概述了近年来在微生物多样性分布格局与维持、群落构建以及功能属性多样性的最新进展; 总结分析了细菌、古菌、真菌的多样性纬度分布格局及其驱动因子, 选择、扩散、成种、漂变等过程对细菌、古菌、真菌的群落构建的贡献, 以及细菌和真菌的形态、生理生化、生长繁殖、扩散、基因组等功能性状的多样性; 提出了未来微生物多样性研究的重要领域: 环境宏真菌组研究, 微生物多样性与生态系统多功能性的关系研究, 以及微生物互作网络的生态功能研究。

关键词: 物种多样性; 分布格局; 群落构建; 功能性状; 高通量测序技术

高程, 郭良栋 (2022) 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展. 生物多样性, 30, 22429. doi: 10.17520/biods.2022429.

Gao C, Guo LD (2022) Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits. Biodiversity Science, 30, 22429. doi: 10.17520/biods.2022429.

Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits

Cheng Gao^{1,2}, Liang-Dong Guo^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Background: Microbes, collectively bacteria, fungi, archaea, and viruses, are the organisms that are widely distributed on earth, with a huge number of individuals and high diversity of species and genes. In order to adapt to various habitats, microbes have developed many life strategies, such as saprotroph, parasite and symbiont, and consequently contribute broadly to biogeochemical cycles, ecosystem succession and stability, environmental remediation, and human health. Research on microbial diversity had been limited by traditional monitoring techniques. Recently, benefiting from the development of high-throughput sequencing techniques and bioinformatics, understanding of microbial diversity has been significantly advanced.

Results: This study reviews the progress on the diversity distribution pattern and maintenance, community assembly and functional trait of microbes. Altitudinal distribution patterns and drivers of bacterial, archaeal, and fungal diversity have been demonstrated. Selection, dispersal, speciation and drift processes are important for the community assembly of bacteria, archaea, and fungi. Bacteria and fungi are diverse in functional traits, such as morphology, physiology and biochemistry, growth and propagation, dispersal and genome. Future study in microbial diversity should focus on fungal metagenomics, relationship between microbial diversity and ecosystem function, and ecosystem function of microbial interaction network.

Key words: species diversity; distribution pattern; community assembly; functional trait; high-throughput sequencing technique

收稿日期: 2022-07-26; 接受日期: 2022-10-03

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA28030401)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: guold@im.ac.cn

除了少数形成肉眼可见子实体的大型真菌(主要是担子菌门和少数子囊菌门的类群)外,微生物主要指肉眼难见的微型生物,包括细菌、真菌、古菌、病毒等类群,是地球上出现时间最早、分布最广泛、个体数量最多、物种和基因多样性十分丰富的生物类群。然而在自然界中,由于绝大多数微生物难以在野外形成肉眼可见的子实体和在人工培养基上生长,只能通过传统的分离培养方法,并结合形态学、生理生化和DNA序列分析进行物种鉴定。因此传统方法难以全面监测环境中微生物的多样性,限制了人们对微生物多样性及其生态功能的认知。随着分子生物学技术,特别是第二代DNA测序技术和生物信息学的发展,微生物多样性的研究得到极大的推动(图1)。本文将对近年来的微生物多样性分布格局与维持、群落构建以及功能属性多样性研究的进展进行综述。

1 微生物多样性

微生物具有丰富的物种多样性。据推算,全球微生物多样性高达1万亿种(Locey & Lennon, 2016)。保守估计地球上病毒和噬菌体的个体数量在

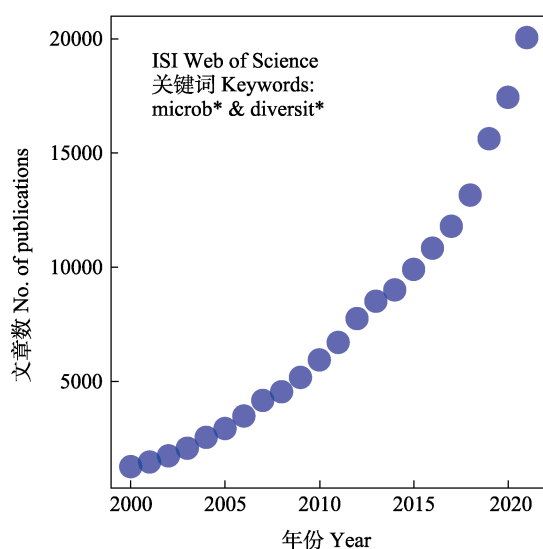


图1 微生物多样性研究发表文章数量逐年增加。在ISI Web of Science数据库中以microb*和diversit*为关键词进行检索,检索期限为2000–2020,检索时间为2022年9月15日。每个点代表每年发表的文章数。

Fig. 1 Numbers of published papers of microbial diversity in recent years. We performed search in ISI Web of Science using keywords microb* and diversit*, ranged from 2000 to 2020, at the date of September 15, 2022.

10^{31} (Dion et al, 2020), 物种多样性在1亿种以上(Rohwer, 2003)。例如, Gregory等(2019)从全球186个海洋样品中检测到了195,728个病毒种群, Camarillo-Guerrero等(2021)从28,060个人类肠道宏基因组中检测到了142,809个噬菌体种群。在已知的27个古菌门中,仅有6个门的古菌有可培养的菌株(Baker et al, 2020), GTDB数据库中收录的拥有基因组的古菌物种数量为3,412种,仅占已知基因组原核生物物种数量的5% (<https://gtdb.ecogenomic.org/>)。另外,基于全球492项16S rRNA基因高通量测序结果(OTUs, 97%序列相似性),估算全球有80–160万种细菌(Louca et al, 2019)。目前, GTDB数据库中收录的拥有基因组的细菌物种数量为62,291种,表明92%–96%的细菌还缺乏认识(<https://gtdb.ecogenomic.org/>)。

真菌是生物多样性最丰富的真核生物类群之一。早期根据英国学者基于已知的真菌物种数与高等植物物种数的比例(6:1)推算全球有150万种真菌(Hawksworth, 1991)。由于该项研究没有考虑其他气候带(如热带等)的情况,大家普遍认为这个数据低估了真菌的多样性。目前学界较普遍接受的保守估计认为全球约有220–380万种真菌(Hawksworth & Lücking, 2017)。近期基于扩增子数据的Chao-1多样性估测方式预测全球真菌多样性为620多万种(Baldrian et al, 2022)。目前,全世界只报道了约14.7万种真菌(<https://www.catalogueoflife.org/>),表明自然界中还有大量的真菌需要认知。

1.1 微生物多样性分布格局

微生物是否存在与动植物相似多样性纬度分布格局,即从赤道向两极多样性逐渐降低(Hillebrand, 2004)? Delgado-Baquerizo等(2016)对全球600多份土壤的荟萃分析(meta-analysis)表明在南半球土壤细菌群落多样性随纬度升高而递减,而在北半球没有显著纬度分布规律,而全球189个土壤样品的宏基因组分析发现,细菌多样性在中纬度的温带地区最高,向赤道和极地地区逐渐降低(Bahram et al, 2018)。单独对南半球647个地点的研究发现土壤古菌多样性从赤道到南极逐渐降低(Delgado-Baquerizo et al, 2018),单独对北半球中高纬度地区深海的研究发现古菌多样性随着纬度升高而升高(Danovaro et al, 2016)。Thurber (2009)对全

球68个地点10年的研究发现噬菌体多样性存在着从赤道向极地递减的规律,可能是由于噬菌体多样性与其宿主微生物的多样性和组成有关(Rohwer, 2003)。多项研究均表明真菌多样性从赤道到两极随着纬度的增加而降低(Tedersoo et al, 2014; Bahram et al, 2018),而对全球3,084份土壤样品ITS扩增子数据荟萃分析的结果则发现真菌多样性在高纬度地区最高(Větrovský et al, 2019)。对真菌功能类群的研究发现腐生真菌、病原真菌、丛枝菌根真菌、植物内生真菌的多样性也随着纬度的增加而降低(Arnold & Lutzoni, 2007; Tedersoo et al, 2014; Davison et al, 2015)。然而,外生菌根真菌多样性则在中高纬度地区最高,向赤道和极地地区逐渐降低(Tedersoo & Nara, 2010; Gao et al, 2013; Tedersoo et al, 2014)。酵母型真菌多样性则在中纬度的温带地区最低,向赤道和两极逐渐增加(Tedersoo et al, 2014)。总之,微生物多样性纬度分布格局在不同类群和不同研究中的结论不尽相同。

1.2 微生物多样性驱动因子

微生物多样性受到各种生物和非生物因子的影响。例如,大量的研究发现细菌多样性与土壤pH(Fierer & Jackson, 2006)、海拔(Bryant et al, 2008)、温度(Zhou et al, 2016)、土壤有机质含量(Tian et al, 2018)、干旱(Xu et al, 2018)等密切相关。古菌多样性受到土壤pH值、水分、有效氮、有机磷、有机质等影响(Leff et al, 2015; Zhang et al, 2019; Jiao et al, 2021; Wang et al, 2022)。真菌多样性受到植物多样性、生产力、系统发育、地形、土壤养分和水分等影响(Tedersoo et al, 2014; Ji et al, 2019; Zheng et al, 2021)。例如,对我国从南到北的12个森林大样地的研究发现土壤真菌多样性与植物多样性和土壤养分相关(Ji et al, 2019)。而对浙江古田山24 ha大样地的研究发现真菌多样性在山脊生境受植物多样性、土壤养分和湿度影响,而在山谷生境受到样方凹凸度的影响(Gao et al, 2017)。此外,在长白山的研究发现随着海拔的增加,植物的多样性减少,但真菌的多样性没有显著的变化(Shen et al, 2014)。

1.3 人类活动对微生物多样性的影响

人类世是指人类活动显著改变地质结构的时代,地球最晚在1950年以后全面进入人类世(Waters et al, 2016)。人类世的标志包括城市化、工业化、

农业集约化、化石燃料的大量开采、人造材料的生产、碳氮磷等循环的显著改变、海平面上升、生物入侵和生物灭绝等(Waters et al, 2016)。研究发现,施肥降低了细菌和真菌的多样性,干旱降低了细菌的多样性却增加了真菌的多样性,而且作用强度依赖于生态系统类型和干扰程度(Maestre et al, 2015; Liu et al, 2020; Zhou et al, 2020; Xu et al, 2021)。增温影响细菌多样性的升高或降低(Sheik et al, 2011; Wu et al, 2022),但对真菌多样性影响不大(Zhou et al, 2020)。全球25个草地氮磷添加实验的整合分析表明,施氮磷增加了病原真菌相对多度,而降低了共生真菌的相对多度(Lekberg et al, 2021)。对温带淡水浮游群落的研究表明,气候变暖促进了病毒种群多样性动态的时间变化(Frenken et al, 2020)。对上海城市土壤的研究发现距城市中心越远,细菌和真菌多样性越高(Liu et al, 2022)。对美国堪萨斯州栎树叶际真菌的研究也发现城市地区叶际真菌多样性低于郊区(Jumpponen & Jones, 2009)。相反,加拿大蒙特利尔7种树木的研究表明城市密度越高,叶表生细菌多样性越高(Laforest-Lapointe et al, 2017)。总之,目前关于人类世对微生物多样性的影响尚缺乏全面系统的评估(Berg & Cernava, 2022)。

2 微生物群落构建

驱动生物群落构建的诸多因素可归纳为4个过程:选择(selection)、扩散(dispersal)、成种/多样化/突变(speciation/diversification/mutation)、生态漂变(ecological drift)(Vellend, 2010, 2016)。前人综述归纳了这4个过程对细菌(Nemergut et al, 2013; Petro et al, 2017; Fitzpatrick et al, 2020)、真菌(Peay et al, 2016)、病原菌(Seabloom et al, 2015)、菌根真菌(高程和郭良栋, 2013; Bogar & Peay, 2017)等群落构建的影响。此前对微生物群落构建的研究通常聚焦于环境选择和扩散限制,而忽略生物互作、生态漂变、均匀扩散、多样化等过程。本文尝试更全面的综述4个过程在微生物群落构建中的贡献。

2.1 选择过程

选择过程包含环境选择和生物互作两个层面的内容。

环境选择。大量前人研究发现微生物群落结构与各种生物和非生物因子及人类活动相关。例如,

细菌和真菌及其功能类群组成受到空间、土壤、植被、气候等因素的影响(Gao et al, 2015; Vályi et al, 2016; van der Linde et al, 2018; Yang et al, 2019)。古菌群落组成与土壤水分、养分和pH值等因素密切相关(Jiao et al, 2019; Li et al, 2021; Wang et al, 2021; Zhang et al, 2021)。病毒组成则与海拔、土壤pH值和钙含量等相关(Adriaenssens et al, 2017)。根据作用方式的不同, 环境选择对微生物群落的影响不同。例如, 异质性选择(heterogeneous selection)过程会导致微生物群落间组成差异变大, 而同质性选择(homogenous selection)过程则会导致微生物群落间组成趋同(Stegen et al, 2015; Huang et al, 2020; Jiao et al, 2020; Fodelianakis et al, 2022)。不管异质性选择还是同质性选择, 通常认为环境选择对微生物群落的影响是确定性的过程(Zhou & Ning, 2017)。

生物互作。对于微生物组数据, 目前主要利用共现网络表征生物之间的互作关系(Coyte et al, 2015; Neilson et al, 2017; de Vries et al, 2018; Wang et al, 2018)。然而, 共现网络在多大程度上对应现实中的生物互作仍存在争论(Banerjee et al, 2018, 2019; Röttgers & Faust, 2019)。胁迫梯度假说认为随着胁迫增加, 生物间的竞争将减弱而互惠增强(Bertness & Callaway, 1994; Callaway et al, 2002)。对微生物的研究发现, 资源限制、互养(cross-feeding)、重金属胁迫等都可促进微生物间的合作(Hoek et al, 2016; Velez et al, 2018; Hammarlund & Harcombe, 2019; Piccardi et al, 2019)。然而, 关于生物互作对微生物群落构建的影响, 目前在理论和分析方法(网络分析、代谢互补分析、毒素-抗毒素互作分析、合成群落等)上都仍处于快速发展阶段。

2.2 生态漂变过程

生态漂变是指物种相对多度的随机波动(Gilbert & Levine, 2017)。通常认为环境选择压力比较小的时候生态漂变对群落的影响较大, 导致随机性升高。研究发现当干旱、盐碱、pH、养分限制和捕食者等的胁迫消除后, 细菌、真菌、丛枝菌根真菌等群落相异性显著升高(Chase, 2007, 2009, 2010; Zhou et al, 2014; Gao et al, 2016; Zhang et al, 2016; Tripathi et al, 2018)。此外, 另一个假说认为当群落较小的时候生态漂变对群落的影响较大, 导致随机性升高(Vellend et al, 2014)。近期对植物生长发育过

程中真菌组的研究发现随机性强度与真菌群落大小限制负相关, 表明生态漂变在植物生长发育早期导致真菌群落相异性升高(Gao et al, 2020)。然而, 目前大多数关于微生物群落的研究通常将随机性等同于生态漂变。

2.3 扩散过程

扩散是指生物个体在空间的迁移(Vellend, 2010)。扩散过程对群落的影响与其强度有关。扩散限制通常会导致群落相异性升高, 而均匀扩散则造成群落相异性降低(Stegen et al, 2015)。目前, 对微生物扩散的直接检测还非常少(Peay et al, 2012; Adams et al, 2013; Chaudhary et al, 2020; Paz et al, 2021), 大多数研究利用微生物的分布来推测扩散过程(Nemergut et al, 2013; Fitzpatrick et al, 2020)。扩散限制对微生物群落的影响通常与研究的尺度密切相关: 在区域和全球尺度上扩散限制作用较大, 而在局域和微小尺度上较小。相比扩散限制, 均匀扩散对微生物群落的影响还缺乏研究。

2.4 成种/多样化/突变过程

成种/多样化/突变(speciation/diversification/mutation)等新遗传多样性的产生是影响群落的重要过程(Vellend, 2010)。由于微生物具有数量巨大、生长迅速、遗传变异方式多样等特点, 因此即使在较小的时间尺度上多样化过程亦可对群落产生影响。已知的微生物遗传多样性产生机制包括点突变、基因家族扩张与收缩、转座、水平基因转移等(Taylor et al, 2017)。然而, 关于多样化过程对微生物群落的贡献目前还缺乏认识。

3 微生物功能性状多样性

功能性状(functional trait)分析最早应用于植物生态学, 是指对植物定植、存活、生长和死亡存在显著潜在影响的一系列植物属性, 能够单独或联合指示生态系统对环境变化的响应, 而且能够对生态系统过程产生强烈影响, 现广泛应用于植物种群、群落和生态系统生态学(刘晓娟和马克平, 2015)。相比于植物, 微生物虽然个体小、形态简单, 但是其定植能力高、活力强、功能丰富, 对环境变化的响应快, 因此微生物功能性状与微生物的多样性分布、群落构建、物质循环以及环境变化等过程密切相关。然而, 目前关于微生物功能性状的研究才刚

刚起步, 还缺乏统一的理论框架。例如, 不同的框架分别将微生物功能性状划分为: (1)定性性状和定量性状; (2)基因组性状和表型性状; (3)响应性状和效应性状; (4) *r*策略与*k*策略性状; (5)寡营养-富营养策略性状; (6)竞争-胁迫耐受-杂生(C-S-R)策略性状 (7)高产-资源获取-胁迫耐受(Y-A-S)策略性状等。

3.1 细菌功能性状

环境宏基因组技术的发展大大促进了细菌和古菌功能多样性的研究(Westoby et al, 2021; Yang, 2021)。由于个体微小和形态简单, 对细菌和古菌功能性状的研究主要依赖于其基因组信息, 如rRNA基因拷贝数、B族维生素合成、GC含量、基因数量、基因组大小、革兰氏阳性/阴性、产孢基因、毒素-抗毒素系统等(Kearns & Shade, 2018; Guittar et al, 2019)。大量研究发现rRNA基因拷贝数随着细菌群落演替而下降, 表明早期具有高rRNA基因拷贝数的采取*r*策略的细菌类群被后期具有较低rRNA基因拷贝数且采取*k*策略的细菌类群所替代(Kim et al, 2016; Nemergut et al, 2016; Ortiz-Álvarez et al, 2018; Prest et al, 2018)。然而, 关于宏基因组性状与适应策略的关系仍缺乏共识。例如, Krause等(2014)提出高的rRNA基因拷贝数与*r*策略有关, 而Fierer (2017)认为高的rRNA拷贝数与*k*策略有关。宏基因组中蕴含的大量信息有助于理解生态系统物质循环和生物互作等过程。例如, Nelson等(2016)对116个地点的宏基因组分析发现氮循环基因的分布主要受到生境类型、土壤碳和氮含量等的影响。由此可见, 功能性状可以反映细菌和古菌的分布格局、群落演替以及生态系统中的物质循环等过程。

3.2 真菌功能性状

相比于细菌, 真菌的基因组大、环境中的含量低, 限制了真菌基因组和环境宏基因组的研究进展, 但是真菌的个体大、表型丰富, 因此对其功能性状依然开展了大量研究。根据营养类型和生活方式, 通常被划分为3大生态类群: 腐生真菌、病原真菌、共生真菌(Nguyen et al, 2016)。其中, 共生真菌又包括内生真菌、外生菌根真菌、丛枝菌根真菌、杜鹃菌根真菌等(Genre et al, 2020)。

前人尝试从不同角度对真菌功能性状进行了总结。例如, Aguilar-Trigueros等(2014)总结了与腐生和共生生活策略相关的真菌性状, 提出共生性状包

括真菌避免或克服植物免疫系统胁迫以及与资源获取和双向转运相关的性状, 腐生性状则包括有机大分子分解酶的产生和分泌以及与其他微生物进行资源竞争并避免土壤动物捕食等性状。Treseder和Lennon (2015)总结真菌驱动生态系统动态的功能性状, 包括木质纤维分解、氮和磷元素转化以及与胁迫耐受等相关的功能性状。Bahram和Netherway (2021)则将真菌功能性状划分为生态生理性状、繁殖性状、扩散性状、基因组性状等。Nguyen等(2016)建立了FUNGuilds数据库, 根据分类信息将真菌划分为不同功能类群。Zanne等(2020)建立了Fun^{Fun}数据库, 将80多项真菌性状划分为7大类: 生殖分配、生殖、水和无机养分获取、碳分配、营养分配、个体大小、碳和有机营养获取等。Pöhlme等(2020)整合FUNGuilds和Fun^{Fun}数据库而构建了FungalTraits数据库, 包含了10,210个真菌属, 涵盖17个与生活类型相关的性状。然而, 目前关于真菌功能性状存在大量关键类群数据缺失、主观定性数据为主、普适理论和框架缺失等问题。

菌根(mycorrhiza)是土壤真菌与植物根系形成的互惠共生体, 普遍存在于绝大多数的陆地植物根际(Smith & Read, 2008)。在菌根共生体系中, 宿主植物为菌根真菌提供生长所需的碳水化合物, 而菌根真菌帮助植物从环境中吸收氮磷等无机养分和水分, 提高植物对环境胁迫和病原菌的抵抗能力, 拓展宿主植物的现实生态位(Smith & Read, 2008)。此外, 菌根真菌形成的地下菌丝网络能将同种或不同种植物个体连接起来, 影响营养物质和能量在这些个体间的分配, 从而调控植物个体间的相互作用(He et al, 2003; Booth, 2004; Wipf et al, 2019; van't Padje et al, 2021)。根据真菌与植物根系形成的解剖结构以及植物类群, 将菌根分为7种类型: 外生菌根(ectomycorrhiza)、丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza)、内外生菌根(ectendomycorrhiza)、杜鹃菌根(ericoid mycorrhiza)、浆果鹃类菌根(arbutoid mycorrhiza)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhiza)、兰科菌根(orchid mycorrhiza)(Smith & Read, 2008)。其中, 丛枝菌根和外生菌根是自然界中分布最广泛的菌根类型, 大量的研究发现丛枝菌根和外生菌根植物在植物-土壤反馈(Bennett et al, 2017)、负密度制约(Chen et al, 2019)、植物营养经

济学谱(Averill et al, 2019)、土壤碳库动态(Craig et al, 2018)等方面存在巨大差异, 进而影响生态系统功能和植物群落构建(Liu et al, 2012; Bagchi et al, 2014)。植物菌根类型的准确鉴定是探究其介导的生态过程的前提(Brundrett & Tedersoo, 2019; Bueno et al, 2019)。Soudzilovskaia 等(2020)构建了 FungalRoot 数据库, 为陆地植物菌根类型的快速鉴定提供了便利。

丛枝菌根。丛枝菌根真菌可与80%的陆地植物形成共生关系, 其中丛枝(arbuscule)、根外菌丝(extra-hyphae)和孢子(spore)是丛枝菌根最典型的3类形态结构: 丛枝是真菌-植物进行资源交换的界面, 根外菌丝大大拓展了植物根系对土壤养分的吸收范围, 而休眠孢子则在耐受外界不良环境和扩散等方面具有重要作用(Smith & Read, 2008)。前人研究发现丛枝菌根真菌的丛枝、根外菌丝和孢子等受到植物、土壤、气候等因素的影响(Han et al, 2020; Babalola et al, 2022)。菌根真菌的功能性状很大程度上由上述3种形态结构所决定。例如, Chagnon 等(2013)根据Grime (1974)的模型提出: 竞争型丛枝菌根真菌(如巨孢囊霉科)将大量植物来源的碳分配到根外菌丝以增强对土壤养分的吸收; 杂生型丛枝菌根真菌生长迅速, 在生态系统重建过程中快速定植植物根系并完成产孢; 胁迫耐受型丛枝菌根真菌则具有最高的碳利用效率, 菌丝生长缓慢。Chaudhary 等(2020)发现丛枝菌根真菌在空气中的扩散主要受到孢子大小影响。Deveautour 等(2020)发现丛枝菌根真菌孢子的黑色素含量随着干旱胁迫程度升高而增加。Gao 等(2022)在干旱农田的研究发现长期灌溉造成耐旱丛枝菌根真菌丧失, 而演替早期的r策略丛枝菌根真菌通过植物根系分泌的独脚金内酯加速共生关系的建立, 而演替后期的c策略丛枝菌根

真菌通过脂几丁质寡糖调控共生关系的形成。

外生菌根。外生菌根是真菌(保守估计约25,000种)与宿主植物(约8,500种)形成的互惠共生体, 其宿主植物包括温带、亚热带和热带森林中的建群种和优势树种, 如壳斗科、桦木科、松科、杨柳科和龙脑香科等植物(Brundrett & Tedersoo, 2018)。根据根外菌丝的有无和长度, 外生菌根真菌可被划分为接触型(contact)、短距离(short distance)、中距离(medium distance)和长距离(long distance)等不同探测类型(exploration type) (Agerer, 2001)。前人研究发现外生菌根真菌的探测类型与植物根系密度、植物生产力、土壤湿度、CO₂浓度等密切相关(Bakker et al, 2006; Koide et al, 2008; Kranabetter et al, 2009; Fransson, 2012; Chen et al, 2018)。然而, van der Linde 等(2018)对欧洲外生菌根的研究发现超过30%的外生菌根真菌物种具有形态上的塑性, 表明仅从分类鉴定信息无法准确推测外生菌根真菌的探测类型。综上所述, 虽然微生物具有丰富的多样性和生态功能, 但是微生物功能性状研究刚刚起步, 需要加强功能性状在微生物多样性分布、群落构建、物质循环和能量流动过程中的作用, 及其对全球环境变化响应的研究。

4 展望

目前, 国内外学者开展了大量的微生物多样性研究, 特别是在微生物多样性分布格局与维持、群落构建机制以及生态功能等方面取得了瞩目的进展。但是相比于动植物, 微生物多样性研究还存在较大的差距, 例如我们对不同微生物类群的物种和功能基因多样性缺乏深入了解。针对微生物多样性研究现状, 提出未来的微生物多样性研究的重点领域(图2):

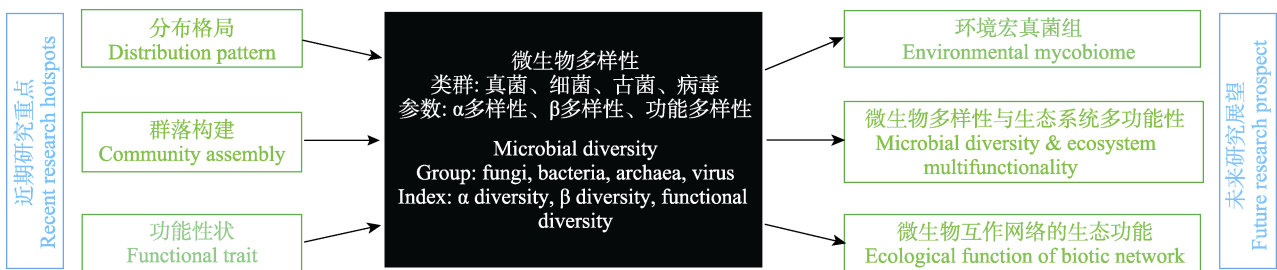


图2 微生物多样性进展和展望概念图

Fig. 2 Concept framework of progress and perspective of microbial diversity


(1)环境宏真菌组学研究。宏基因组、宏转录组等组学技术已被广泛应用于环境微生物组的物种和功能基因多样性研究。虽然自然界中真菌具有丰富的物种和功能多样性,但是由于环境中(如土壤等)的原核微生物(细菌、古菌等)的个体数(细胞数)远高于真核微生物(真菌),提取的环境总DNA或mRNA由原核微生物占主导,导致了环境宏基因组测序结果中超过90%的DNA序列来源于原核微生物,只有不到10%的DNA序列来源于真菌,因此,现有的宏基因组学技术难以全面监测环境中真菌组的物种和功能基因多样性。为了深入阐明环境真菌组的功能多样性,未来需将宏基因组学、真核宏转录组学、靶向探针富集,以及新的高通量测序等技术综合应用于环境真菌组学研究。


(2)微生物多样性与生态系统功能关系研究。生物多样性与生态系统功能(BEF)关系是生态学的重要研究领域。目前,主要开展了植物多样性与生态系统功能关系研究,发现植物多样性与生产力存在正相关性;此外,已逐步从物种多样性发展到功能多样性和beta多样性,从单一功能到生态系统多功能性。然而,我们对微生物多样性与生态系统功能的关系知之甚少,因此,未来需深入开展微生物多样性与生态系统多功能性的关系研究。

(3)微生物互作网络的生态功能研究。自然界中任何生物都不是独立存在的,生物之间存在着广泛的相互作用,如共生、共存、寄生、对抗等。不同的生物互作涉及到信号识别与交流、资源竞争与分配、物理和化学对抗、基因流、群感效应等复杂过程。生态网络分析已应用于微生物类群间以及微生物与动植物的互作关系研究。然而,这种基于相关性的分析是否能真实反映生物间的相互作用还存在争议。另外,微生物生态网络分析只是分析微生物类群间的互作关系,并不能解释微生物生态功能。因此,未来的微生物生态网络分析要整合物种、系统演化关系、功能性状、功能基因等信息,深入阐明群落的物种共存、稳定性等生态功能。

致谢:感谢李杏春、姚慧、王聪、陈沛霖、刘娜娜、仰剑霞、于清弋、朱晓华、史加勉、朱欢欢、刘欣等在文献资料收集方面提供的帮助。

ORCID

高程  <https://orcid.org/0000-0003-2522-7909>

郭良栋  <https://orcid.org/0000-0002-5203-3192>

参考文献

- Adams RI, Miletto M, Taylor JW, Bruns TD (2013) Dispersal in microbes: Fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances. *The ISME Journal*, 7, 1262–1273.
- Adriaenssens EM, Kramer R, van Goethem MW, Makhalanyane TP, Hogg I, Cowan DA (2017) Environmental drivers of viral community composition in Antarctic soils identified by viromics. *Microbiome*, 5, 83.
- Agerer R (2001) Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, 11, 107–114.
- Aguilar-Trigueros CA, Powell JR, Anderson IC, Antonovics J, Rillig MC (2014) Ecological understanding of root-infecting fungi using trait-based approaches. *Trends in Plant Science*, 19, 432–438.
- Arnold AE, Lutzoni F (2007) Diversity and host range of foliar fungal endophytes: Are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology*, 88, 541–549.
- Averill C, Bhatnagar JM, Dietze MC, Pearse WD, Kivlin SN (2019) Global imprint of mycorrhizal fungi on whole-plant nutrient economics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 23163–23168.
- Babalola BJ, Li J, Willing CE, Zheng Y, Wang YL, Gan HY, Li XC, Wang C, Adams CA, Gao C, Guo LD (2022) Nitrogen fertilisation disrupts the temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae but not spore density and community composition in a wheat field. *New Phytologist*, 234, 2057–2072.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85–88.
- Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, Anderson JL, Soudzilovskaia NA, Bodegom PM, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho LP, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema MH, Maltz MR, Mundra S, Olsson PA, Pent M, Pölme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P (2018) Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 560, 233–237.
- Bahram M, Netherway T (2021) Fungi as mediators linking organisms and ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews*, 46, fuab058.
- Baker BJ, de Anda V, Seitz KW, Dombrowski N, Santoro AE, Lloyd KG (2020) Diversity, ecology and evolution of archaea. *Nature Microbiology*, 5, 887–900.
- Bakker MR, Augusto L, Achat DL (2006) Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine

- (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil*, 286, 37–51.
- Baldrian P, Větrovský T, Lepinay C, Kohout P (2022) High-throughput sequencing view on the magnitude of global fungal diversity. *Fungal Diversity*, 114, 539–547.
- Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden MGA (2018) Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, 16, 567–576.
- Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden MGA (2019) Reply to ‘Can We Predict Microbial Keystones?’. *Nature Reviews Microbiology*, 17, 194.
- Bennett JA, Maherali H, Reinhart KO, Lekberg Y, Hart MM, Klironomos J (2017) Plant–soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science*, 355, 181–184.
- Berg G, Cernava T (2022) The plant microbiota signature of the Anthropocene as a challenge for microbiome research. *Microbiome*, 10, 54.
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191–193.
- Bogar LM, Peay KG (2017) Processes maintaining the coexistence of ectomycorrhizal fungi at a fine spatial scale. In: *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (ed. Tedersoo L), pp. 79–105. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Booth MG (2004) Mycorrhizal networks mediate overstorey–understorey competition in a temperate forest. *Ecology Letters*, 7, 538–546.
- Brundrett M, Tedersoo L (2019) Misdiagnosis of mycorrhizas and inappropriate recycling of data can lead to false conclusions. *New Phytologist*, 221, 18–24.
- Brundrett MC, Tedersoo L (2018) Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108–1115.
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL (2008) Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11505–11511.
- Bueno CG, Aldrich-Wolfe L, Chaudhary VB, Gerz M, Helgason T, Hoeksema JD, Klironomos J, Lekberg Y, Leon D, Maherali H, Öpik M, Zobel M, Moora M (2019) Misdiagnosis and uncritical use of plant mycorrhizal data are not the only elephants in the room. *New Phytologist*, 224, 1415–1418.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.
- Camarillo-Guerrero LF, Almeida A, Rangel-Pineros G, Finn RD, Lawley TD (2021) Massive expansion of human gut bacteriophage diversity. *Cell*, 184, 1098–1109.
- Chagnon PL, Bradley RL, Maherali H, Klironomos JN (2013) A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 18, 484–491.
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 17430–17434.
- Chase JM (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328, 1388–1391.
- Chase JM, Biro EG, Ryberg WA, Smith KG (2009) Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey metacommunities. *Ecology Letters*, 12, 1210–1218.
- Chaudhary VB, Nolimal S, Sosa-Hernández MA, Egan C, Kastens J (2020) Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 228, 238–252.
- Chen L, Swenson NG, Ji NN, Mi XC, Ren HB, Guo LD, Ma KP (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 366, 124–128.
- Chen WL, Eissenstat DM, Koide RT (2018) Root diameter predicts the extramatrical hyphal exploration distance of the ectomycorrhizal fungal community. *Ecosphere*, 9, e02202.
- Coyte KZ, Schluter J, Foster KR (2015) The ecology of the microbiome: Networks, competition, and stability. *Science*, 350, 663–666.
- Craig ME, Turner BL, Liang C, Clay K, Johnson DJ, Phillips RP (2018) Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil organic matter. *Global Change Biology*, 24, 3317–3330.
- Danovaro R, Molari M, Corinaldesi C, Dell’Anno A (2016) Macroecological drivers of archaea and bacteria in benthic deep-sea ecosystems. *Science Advances*, 2, e1500961.
- Davison J, Moora M, Öpik M, Adholey A, Ainsaar L, Bâ A, Burla S, Diedhiou AG, Hiiesalu I, Jairus T, Johnson NC, Kane A, Koorem K, Kochar M, Ndiaye C, Pärtel M, Reier Ü, Saks Ü, Singh R, Vasar M, Zobel M (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349, 970–973.
- de Vries FT, Griffiths RI, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon HS, Hallin S, Kaisermann A, Keith AM, Kretzschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason KE, Oliver A, Ostle N, Prosser JI, Thion C, Thomson B, Bardgett RD (2018) Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 9, 3033.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Trivedi P, Osanai Y, Liu YR, Hamonts K, Jeffries TC, Singh BK (2016) Carbon content and climate variability drive global soil bacterial diversity patterns. *Ecological Monographs*, 86, 373–390.
- Delgado-Baquerizo M, Reith F, Dennis PG, Hamonts K, Powell JR, Young A, Singh BK, Bissett A (2018) Ecological drivers of soil microbial diversity and soil biological

- networks in the Southern Hemisphere. *Ecology*, 99, 583–596.
- Deveautour C, Chieppa J, Nielsen UN, Boer MM, Mitchell C, Horn S, Power SA, Guillen A, Bennett AE, Powell JR (2020) Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungal spore traits along an aridity gradient, and responses to experimental rainfall manipulation. *Fungal Ecology*, 46, 100899.
- Dion MB, Oechslin F, Moineau S (2020) Phage diversity, genomics and phylogeny. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 125–138.
- Fierer N (2017) Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15, 579–590.
- Fierer N, Jackson RB (2006) The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 626–631.
- Fitzpatrick CR, Salas-González I, Conway JM, Finkel OM, Gilbert S, Russ D, Teixeira PJL, Dangl JL (2020) The plant microbiome: From ecology to reductionism and beyond. *Annual Review of Microbiology*, 74, 81–100.
- Fodelianakis S, Washburne AD, Bourquin M, Pramateftaki P, Kohler TJ, Styllas M, Tolosano M, de Staercke V, Schön M, Busi SB, Brandani J, Wilmes P, Peter H, Battin TJ (2022) Microdiversity characterizes prevalent phylogenetic clades in the glacier-fed stream microbiome. *The ISME Journal*, 16, 666–675.
- Fransson P (2012) Elevated CO₂ impacts ectomycorrhiza-mediated forest soil carbon flow: Fungal biomass production, respiration and exudation. *Fungal Ecology*, 5, 85–98.
- Frenken T, Brussaard CPD, Velthuis M, Aben R, Kazanjian G, Hilt S, Kosten S, Peeters ETHM, de Senerpont Domis LN, Stephan S, van Donk E, van de Waal DB (2020) Warming advances virus population dynamics in a temperate freshwater plankton community. *Limnology and Oceanography Letters*, 5, 295–304.
- Gao C, Courty PE, Varoquaux N, Cole B, Montoya L, Xu L, Purdom E, Vogel J, Hutmacher RB, Dahlberg JA, Coleman-Derr D, Lemaux PG, Taylor JW (2022) Successional adaptive strategies revealed by correlating arbuscular mycorrhizal fungal abundance with host plant gene expression. *Molecular Ecology*, doi: 10.1111/mec.16343.
- Gao C, Guo LD (2013) Distribution pattern and maintenance of ectomycorrhizal fungus diversity. *Biodiversity Science*, 21, 488–498. (in Chinese with English abstract) [高程, 郭良栋 (2013) 外生菌根真菌多样性的分布格局与维持机制研究进展. *生物多样性*, 21, 488–498.]
- Gao C, Kim YC, Zheng Y, Yang W, Chen L, Ji NN, Wan SQ, Guo LD (2016) Increased precipitation, rather than warming, exerts a strong influence on arbuscular mycorrhizal fungal community in a semiarid steppe ecosystem. *Botany*, 94, 459–469.
- Gao C, Montoya L, Xu L, Madera M, Hollingsworth J, Purdom E, Singan V, Vogel J, Hutmacher RB, Dahlberg JA, Coleman-Derr D, Lemaux PG, Taylor JW (2020) Fungal community assembly in drought-stressed *Sorghum* shows stochasticity, selection, and universal ecological dynamics. *Nature Communications*, 11, 34.
- Gao C, Shi NN, Chen L, Ji NN, Wu BW, Wang YL, Xu Y, Zheng Y, Mi XC, Ma KP, Guo LD (2017) Relationships between soil fungal and woody plant assemblages differ between ridge and valley habitats in a subtropical mountain forest. *New Phytologist*, 213, 1874–1885.
- Gao C, Shi NN, Liu YX, Peay KG, Zheng Y, Ding Q, Mi XC, Ma KP, Wubet T, Buscot F, Guo LD (2013) Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest. *Molecular Ecology*, 22, 3403–3414.
- Gao C, Zhang Y, Shi NN, Zheng Y, Chen L, Wubet T, Bruelheide H, Both S, Buscot F, Ding Q, Erfmeier A, Kühn P, Nadrowski K, Scholten T, Guo LD (2015) Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. *New Phytologist*, 205, 771–785.
- Genre A, Lanfranco L, Perotto S, Bonfante P (2020) Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 649–660.
- Gilbert B, Levine JM (2017) Ecological drift and the distribution of species diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170507.
- Gregory AC, Zayed AA, Conceição-Neto N, Temperton B, Bolduc B, Alberti A, Ardyna M, Arkhipova K, Carmichael M, Cruaud C, Dimier C, Domínguez-Huerta G, Ferland J, Kandels S, Liu Y, Marec C, Pesant S, Picheral M, Pisarev S, Poulain J, Tremblay JÉ, Vik D, Tara Oceans Coordinators, Babin M, Bowler C, Culley AI, de Vargas C, Dutilh BE, Iudicone D, Karp-Boss L, Roux S, Sunagawa S, Wincker P, Sullivan MB (2019) Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole. *Cell*, 177, 1109–1123.
- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Guittar J, Shade A, Litchman E (2019) Trait-based community assembly and succession of the infant gut microbiome. *Nature Communications*, 10, 512.
- Hammarlund SP, Harcombe WR (2019) Refining the stress gradient hypothesis in a microbial community. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 15760–15762.
- Han YF, Feng JG, Han MG, Zhu B (2020) Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 26, 7229–7241.
- Hawksworth DL (1991) The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95, 641–655.
- Hawksworth DL, Lücking R (2017) Fungal diversity revisited:

- 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*, 5(4), FUNK-0052-2016.
- He XH, Critchley C, Bledsoe C (2003) Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22, 531–567.
- Hillebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163, 192–211.
- Hoek TA, Axelrod K, Biancalani T, Yurtsev EA, Liu JH, Gore J (2016) Resource availability modulates the cooperative and competitive nature of a microbial cross-feeding mutualism. *PLoS Biology*, 14, e1002540.
- Huang ZJ, Zeng SZ, Xiong JB, Hou DW, Zhou RJ, Xing CG, Wei DD, Deng XS, Yu LF, Wang H, Deng ZX, Weng SP, Kriengkrai S, Ning DL, Zhou JZ, He JG (2020) Microecological Koch's postulates reveal that intestinal microbiota dysbiosis contributes to shrimp white feces syndrome. *Microbiome*, 8, 32.
- Ji NN, Gao C, Sandel B, Zheng Y, Chen L, Wu BW, Li XC, Wang YL, Lü PP, Sun X, Guo LD (2019) Late Quaternary climate change explains soil fungal community composition rather than fungal richness in forest ecosystems. *Ecology and Evolution*, 9, 6678–6692.
- Jiao S, Chen WM, Wei GH (2021) Linking phylogenetic niche conservatism to soil archaeal biogeography, community assembly and species coexistence. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1488–1501.
- Jiao S, Xu YQ, Zhang J, Lu YH (2019) Environmental filtering drives distinct continental atlases of soil archaea between dryland and wetland agricultural ecosystems. *Microbiome*, 7, 15.
- Jiao S, Yang YF, Xu YQ, Zhang J, Lu YH (2020) Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across Eastern China. *The ISME Journal*, 14, 202–216.
- Jumpponen A, Jones KL (2009) Massively parallel 454 sequencing indicates hyperdiverse fungal communities in temperate *Quercus macrocarpa* phyllosphere. *New Phytologist*, 184, 438–448.
- Kearns PJ, Shade A (2018) Trait-based patterns of microbial dynamics in dormancy potential and heterotrophic strategy: Case studies of resource-based and post-fire succession. *The ISME Journal*, 12, 2575–2581.
- Kim M, Jung JY, Laffly D, Kwon HY, Lee YK (2016) Shifts in bacterial community structure during succession in a glacier foreland of the High Arctic. *FEMS Microbiology Ecology*, 93, fiw213.
- Koide RT, Sharda JN, Herr JR, Malcolm GM (2008) Ectomycorrhizal fungi and the biotrophy-saprotrophy continuum. *New Phytologist*, 178, 230–233.
- Kranabetter JM, Durall DM, MacKenzie WH (2009) Diversity and species distribution of ectomycorrhizal fungi along productivity gradients of a southern boreal forest. *Mycorrhiza*, 19, 99–111.
- Krause S, le Roux X, Niklaus PA, van Bodegom PM, Lennon JT, Bertilsson S, Grossart HP, Philippot L, Bodelier PLE (2014) Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, 5, 251.
- Laforest-Lapointe I, Messier C, Kembel SW (2017) Tree leaf bacterial community structure and diversity differ along a gradient of urban intensity. *mSystems*, 2, e00087-17.
- Leff JW, Jones SE, Prober SM, Barberán A, Borer ET, Firn JL, Harpole WS, Hobbie SE, Hofmockel KS, Knops JMH, McCulley RL, la Pierre K, Risch AC, Seabloom EW, Schütz M, Steenbock C, Stevens CJ, Fierer N (2015) Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 10967–10972.
- Lekberg Y, Arnillas CA, Borer ET, Bullington LS, Fierer N, Kennedy PG, Leff JW, Luis AD, Seabloom EW, Henning JA (2021) Nitrogen and phosphorus fertilization consistently favor pathogenic over mutualistic fungi in grassland soils. *Nature Communications*, 12, 3484.
- Li D, Ni HW, Jiao S, Lu YH, Zhou JZ, Sun B, Liang YT (2021) Coexistence patterns of soil methanogens are closely tied to methane generation and community assembly in rice paddies. *Microbiome*, 9, 20.
- Liu L, Barberán A, Gao C, Zhang ZC, Wang M, Wurzbürger N, Wang X, Zhang R, Li JX, Zhang J (2022) Impact of urbanization on soil microbial diversity and composition in the megacity of Shanghai. *Land Degradation and Development*, 33, 282–293.
- Liu WX, Jiang L, Yang S, Wang Z, Tian R, Peng ZY, Chen YL, Zhang XX, Kuang JL, Ling N, Wang SP, Liu LL (2020) Critical transition of soil bacterial diversity and composition triggered by nitrogen enrichment. *Ecology*, 101, e03053.
- Liu XB, Liang MX, Etienne RS, Wang YF, Staehelin C, Yu SX (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 15, 111–118.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vitae)*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Locey KJ, Lennon JT (2016) Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, 5970–5975.
- Louca S, Mazel F, Doebeli M, Parfrey LW (2019) A census-based estimate of Earth's bacterial and archaeal diversity. *PLoS Biology*, 17, e3000106.
- Maestre FT, Delgado-Baquerizo M, Jeffries TC, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, Quero JL, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker MA, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez JR, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau RL, Miriti M, Naseri K, Ospina

- A, Stavi I, Wang DL, Woods NN, Yuan X, Zaady E, Singh BK (2015) Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 15684–15689.
- Neilson JW, Califf K, Cardona C, Copeland A, van Treuren W, Josephson KL, Knight R, Gilbert JA, Quade J, Caporaso JG, Maier RM (2017) Significant impacts of increasing aridity on the arid soil microbiome. *mSystems*, 2, e00195–e00116.
- Nelson MB, Martiny AC, Martiny JBH (2016) Global biogeography of microbial nitrogen-cycling traits in soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, 8033–8040.
- Nemergut DR, Knelman JE, Ferrenberg S, Bilinski T, Melbourne B, Jiang L, Violle C, Darcy JL, Prest T, Schmidt SK, Townsend AR (2016) Decreases in average bacterial community rRNA operon copy number during succession. *The ISME Journal*, 10, 1147–1156.
- Nemergut DR, Schmidt SK, Fukami T, O'Neill SP, Bilinski TM, Stanish LF, Knelman JE, Darcy JL, Lynch RC, Wickey P, Ferrenberg S (2013) Patterns and processes of microbial community assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 77, 342–356.
- Nguyen NH, Song ZW, Bates ST, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling JS, Kennedy PG (2016) FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 20, 241–248.
- Ortiz-Álvarez R, Fierer N, de los Ríos A, Casamayor EO, Barberán A (2018) Consistent changes in the taxonomic structure and functional attributes of bacterial communities during primary succession. *The ISME Journal*, 12, 1658–1667.
- Paz C, Öpik M, Bulascoschi L, Bueno CG, Galetti M (2021) Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi: Evidence and insights for ecological studies. *Microbial Ecology*, 81, 283–292.
- Peay KG, Kennedy PG, Talbot JM (2016) Dimensions of biodiversity in the earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 14, 434–447.
- Peay KG, Schubert MG, Nguyen NH, Bruns TD (2012) Measuring ectomycorrhizal fungal dispersal: Macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Molecular Ecology*, 21, 4122–4136.
- Petro C, Starnawski P, Schramm A, Kjeldsen KU (2017) Microbial community assembly in marine sediments. *Aquatic Microbial Ecology*, 79, 177–195.
- Piccardi P, Vessman B, Mitri S (2019) Toxicity drives facilitation between 4 bacterial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 15979–15984.
- Pölme S, Abarenkov K, Henrik Nilsson R, Lindahl BD, Clemmensen KE, Kauserud H, Nguyen N, Kjølner R, Bates ST, Baldrian P, Frøslev TG, Adojaan K, Vizzini A, Suija A, Pfister D, Baral HO, Järv H, Madrid H, Nordén J, Liu JK, Pawłowska J, Pöldmaa K, Pärtel K, Runnel K, Hansen KR, Larsson KH, Hyde KD, Sandoval-Denis M, Smith ME, Toome-Heller M, Wijayawardene NN, Menolli N, Reynolds NK, Drenkhan R, Maharachchikumbura SSN, Gibertoni TB, Læssøe T, Davis W, Tokarev Y, Corrales A, Soares AM, Agan A, Machado AR, Argüelles-Moyao A, Detheridge A, Meiras-Ottoni A, Verbeken A, Dutta AK, Cui BK, Pradeep CK, Marín C, Stanton D, Gohar D, Wanasinghe DN, Otsing E, Aslani F, Griffith GW, Lumbsch TH, Grossart HP, Masigol H, Timling I, Hiiesalu I, Oja J, Kupagme JY, Geml J, Alvarez-Manjarrez J, Ilves K, Loit K, Adamson K, Nara K, Küngas K, Rojas-Jimenez K, Bitenieks K, Irinyi L, Nagy LG, Soonvald L, Zhou LW, Wagner L, Aime MC, Öpik M, Mujica MI, Metsoja M, Ryberg M, Vasar M, Murata M, Nelsen MP, Cleary M, Samarakoon MC, Doilom M, Bahram M, Hagh-Doust N, Dulya O, Johnston P, Kohout P, Chen Q, Tian Q, Nandi R, Amiri R, Perera RH, Santos Chikowski R, Mendes-Alvarenga RL, Garibay-Orjil R, Gielen R, Phookamsak R, Jayawardena RS, Rahimlou S, Karunarathna SC, Tibpromma S, Brown SP, Sepp SK, Mundra S, Luo ZH, Bose T, Vahter T, Netherway T, Yang T, May T, Varga T, Li W, Coimbra VRM, Oliveira VRT, Lima VX, Mikryukov VS, Lu YZ, Matsuda Y, Miyamoto Y, Kõljalg U, Tedersoo L (2020) FungalTraits: A user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity*, 105, 1–16.
- Prest TL, Kimball AK, Kueneman JG, McKenzie VJ (2018) Host-associated bacterial community succession during amphibian development. *Molecular Ecology*, 27, 1992–2006.
- Rohwer F (2003) Global phage diversity. *Cell*, 113, 141.
- Röttgers L, Faust K (2019) Can we predict keystones? *Nature Reviews Microbiology*, 17, 193.
- Seabloom EW, Borer ET, Gross K, Kendig AE, Lacroix C, Mitchell CE, Mordecai EA, Power AG (2015) The community ecology of pathogens: Coinfection, coexistence and community composition. *Ecology Letters*, 18, 401–415.
- Sheik CS, Beasley WH, Elshahed MS, Zhou XH, Luo YQ, Krumholz LR (2011) Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *The ISME Journal*, 5, 1692–1700.
- Shen CC, Liang WJ, Shi Y, Lin XG, Zhang HY, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P, Chu HY (2014) Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology*, 95, 3190–3202.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, New York.
- Soudzilovskaia NA, Vaessen S, Barcelo M, He JH, Rahimlou S, Abarenkov K, Brundrett MC, Gomes SIF, Merckx V, Tedersoo L (2020) FungalRoot: Global online database of plant mycorrhizal associations. *New Phytologist*, 227, 955–966.
- Stegen JC, Lin XJ, Fredrickson JK, Konopka AE (2015) Estimating and mapping ecological processes influencing

- microbial community assembly. *Frontiers in Microbiology*, 6, 370.
- Taylor JW, Branco S, Gao C, Hann-Soden C, Montoya L, Sylvain I, Gladieux P (2017) Sources of fungal genetic variation and associating it with phenotypic diversity. In: *The Fungal Kingdom* (eds Heitman J, Crous PW, Gow NAR, Howlett BJ, James TY, Stukenbrock EH). ASM Press, Washington.
- Tedersoo L, Bahram M, Pölme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, de Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1256688.
- Tedersoo L, Nara K (2010) General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 185, 351–354.
- Thurber RV (2009) Current insights into phage biodiversity and biogeography. *Current Opinion in Microbiology*, 12, 582–587.
- Tian J, He NP, Hale L, Niu SL, Yu GR, Liu Y, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y, Gao Q, Zhou JZ (2018) Soil organic matter availability and climate drive latitudinal patterns in bacterial diversity from tropical to cold temperate forests. *Functional Ecology*, 32, 61–70.
- Treseder KK, Lennon JT (2015) Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79, 243–262.
- Tripathi BM, Stegen JC, Kim M, Dong K, Adams JM, Lee YK (2018) Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria. *The ISME Journal*, 12, 1072–1083.
- Vályi K, Mardhiah U, Rillig MC, Hempel S (2016) Community assembly and coexistence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME Journal*, 10, 2341–2351.
- van der Linde S, Suz LM, Orme CDL, Cox F, Andreae H, Asi E, Atkinson B, Benham S, Carroll C, Cools N, de Vos B, Dietrich HP, Eichhorn J, Gehrmann J, Grebenc T, Gweon HS, Hansen K, Jacob F, Kristöfel F, Lech P, Manninger M, Martin J, Meisenburg H, Merilä P, Nicolas M, Pavlenda P, Rautio P, Schaub M, Schröck HW, Seidling W, Šrámek V, Thimonier A, Thomsen IM, Titeux H, Vanguelova E, Verstraeten A, Vesterdal L, Waldner P, Wijk S, Zhang YX, Žlindra D, Bidartondo MI (2018) Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558, 243–248.
- van't Padje A, Oyarte Galvez L, Klein M, Hink MA, Postma M, Shimizu T, Kiers ET (2021) Temporal tracking of quantum-dot apatite across *in vitro* mycorrhizal networks shows how host demand can influence fungal nutrient transfer strategies. *The ISME Journal*, 15, 435–449.
- Velez P, Espinosa-Asuar L, Figueroa M, Gasca-Pineda J, Aguirre-von-Wobeser E, Eguiarte LE, Hernandez-Monroy A, Souza V (2018) Nutrient dependent cross-kingdom interactions: Fungi and bacteria from an oligotrophic desert oasis. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1755.
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, Brown CD, Jankowski JE, Kleynhans EJ, Kraft NJB, Letaw AD, Macdonald AAM, Maclean JE, Myers-Smith IH, Norris AR, Xue XX (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.
- Větrovský T, Kohout P, Kopecký M, Machac A, Man M, Bahnmann BD, Brabcová V, Choi J, Meszárošová L, Human ZR, Lepinay C, Lladó S, López-Mondéjar R, Martinović T, Mašínová T, Morais D, Navrátilová D, Odriozola I, Štursová M, Švec K, Tláškal V, Urbanová M, Wan J, Žifčáková L, Howe A, Ladau J, Peay KG, Storch D, Wild J, Baldrian P (2019) A meta-analysis of global fungal distribution reveals climate-driven patterns. *Nature Communications*, 10, 5142.
- Wang BL, Liu N, Yang ML, Wang LJ, Liang X, Liu CQ (2021) Co-occurrence of planktonic bacteria and archaea affects their biogeographic patterns in China's coastal wetlands. *Environmental Microbiome*, 16, 19.
- Wang JT, Zhang YB, Xiao Q, Zhang LM (2022) Archaea is more important than bacteria in driving soil stoichiometry in phosphorus deficient habitats. *Science of the Total Environment*, 827, 154417.
- Wang S, Wang XB, Han XG, Deng Y (2018) Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 570–580.
- Waters CN, Zalasiewicz J, Summerhayes C, Barnosky AD, Poirier C, Gałuszka A, Cearreta A, Edgeworth M, Ellis EC, Ellis M, Jeandel C, Leinfelder R, McNeill JR, Richter DD, Steffen W, Syvitski J, Vidas D, Waples M, Williams M, An ZS, Grinevald J, Odada E, Oreskes N, Wolfe AP (2016) The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351, aad2622.
- Westoby M, Gillings MR, Madin JS, Nielsen DA, Paulsen IT, Tetu SG (2021) Trait dimensions in bacteria and archaea compared to vascular plants. *Ecology Letters*, 24, 1487–1504.
- Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, Recorbet G, Courty PE

- (2019) Trading on the arbuscular mycorrhiza market: From arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 223, 1127–1142.
- Wu LW, Zhang Y, Guo X, Ning DL, Zhou XS, Feng JJ, Yuan MM, Liu S, Guo JJ, Gao ZP, Ma J, Kuang JL, Jian SY, Han S, Yang ZF, Ouyang Y, Fu Y, Xiao NJ, Liu XD, Wu LY, Zhou AF, Yang YF, Tiedje JM, Zhou JZ (2022) Reduction of microbial diversity in grassland soil is driven by long-term climate warming. *Nature Microbiology*, 7, 1054–1062.
- Xu L, Dong ZB, Chiniquy D, Pierroz G, Deng SW, Gao C, Diamond S, Simmons T, Wipf HML, Caddell D, Varoquaux N, Madera MA, Hutmacher R, Deutschbauer A, Dahlberg JA, Guerinot ML, Purdom E, Banfield JF, Taylor JW, Lemaux PG, Coleman-Derr D (2021) Genome-resolved metagenomics reveals role of iron metabolism in drought-induced rhizosphere microbiome dynamics. *Nature Communications*, 12, 3209.
- Xu L, Naylor D, Dong ZB, Simmons T, Pierroz G, Hixson KK, Kim YM, Zink EM, Engbrecht KM, Wang Y, Gao C, DeGraaf S, Madera MA, Sievert JA, Hollingsworth J, Birdseye D, Scheller HV, Hutmacher R, Dahlberg J, Jansson C, Taylor JW, Lemaux PG, Coleman-Derr D (2018) Drought delays development of the *Sorghum* root microbiome and enriches for monoderm bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, E4284–E4293.
- Yang T, Tedersoo L, Soltis PS, Soltis DE, Gilbert JA, Sun M, Shi Y, Wang HF, Li YT, Zhang J, Chen ZD, Lin HY, Zhao YP, Fu CX, Chu HY (2019) Phylogenetic imprint of woody plants on the soil mycobiome in natural mountain forests of Eastern China. *The ISME Journal*, 13, 686–697.
- Yang YF (2021) Emerging patterns of microbial functional traits. *Trends in Microbiology*, 29, 874–882.
- Zanne AE, Abarenkov K, Afkhami ME, Aguilar-Trigueros CA, Bates S, Bhatnagar JM, Busby PE, Christian N, Cornwell WK, Crowther TW, Flores-Moreno H, Floudas D, Gazis R, Hibbett D, Kennedy P, Lindner DL, Maynard DS, Milo AM, Nilsson RH, Powell J, Schildhauer M, Schilling J, Treseder KK (2020) Fungal functional ecology: Bringing a trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, 95, 409–433.
- Zhang Q, Li Y, Xing JJ, Brookes PC, Xu JM (2019) Soil available phosphorus content drives the spatial distribution of archaeal communities along elevation in acidic terrace paddy soils. *Science of the Total Environment*, 658, 723–731.
- Zhang XM, Johnston ER, Liu W, Li LH, Han XG (2016) Environmental changes affect the assembly of soil bacterial community primarily by mediating stochastic processes. *Global Change Biology*, 22, 198–207.
- Zhang ZF, Pan J, Pan YP, Li M (2021) Biogeography, assembly patterns, driving factors, and interactions of archaeal community in mangrove sediments. *mSystems*, 6, e0138120.
- Zheng Y, Chen L, Ji NN, Wang YL, Gao C, Jin SS, Hu HW, Huang ZQ, He JZ, Guo LD, Powell JR (2021) Assembly processes lead to divergent soil fungal communities within and among 12 forest ecosystems along a latitudinal gradient. *New Phytologist*, 231, 1183–1194.
- Zhou JZ, Deng Y, Shen LN, Wen CQ, Yan QY, Ning DL, Qin YJ, Xue K, Wu LY, He ZL, Voordeckers JW, Nostrand JDV, Buzzard V, Michaletz ST, Enquist BJ, Weiser MD, Kaspari M, Waide R, Yang YF, Brown JH (2016) Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 7, 12083.
- Zhou JZ, Deng Y, Zhang P, Xue K, Liang YT, van Nostrand JD, Yang YF, He ZL, Wu LY, Stahl DA, Hazen TC, Tiedje JM, Arkin AP (2014) Stochasticity, succession, and environmental perturbations in a fluidic ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, E836–E845.
- Zhou JZ, Ning DL (2017) Stochastic community assembly: Does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81, e00002–00017.
- Zhou ZH, Wang CK, Luo YQ (2020) Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*, 11, 3072.

(责任编辑: 张丽梅 责任编辑: 李会丽)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

近十年中国海洋生物多样性研究进展

孙军^{1,2,3*}, 宋煜尧³, 施义锋³, 翟键³, 燕文卓³

1. 中国地质大学(武汉)广州南沙地大滨海研究院, 广州 511462; 2. 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室, 武汉 430074; 3. 天津科技大学印度洋生态系统研究中心, 天津 300457

摘要: 本文系统地总结了近10年中国研究人员在遗传、物种、生态系统3个层次上对海洋生物多样性研究的重要进展, 并使用VOSviewer软件对近10年中国近海生物多样性的研究成果进行文献计量分析。近年来, 中国研究人员借助新的研究方法和手段, 比如分子生物学和流式细胞术等, 可以在物种多样性水平进行更准确和快速的分类鉴定, 借此在中国近海发现了较多新的物种; 通过多学科交叉融合, 更多的是在生态系统水平探讨海洋生物多样性, 也为今后海洋生态系统的修复提供了科学依据。目前中国的海洋生物多样性研究紧跟国际科技前沿和步伐, 在深海、海山和极端环境生物类群等新兴领域有了长足发展, 新物种的发现不断更新了原有认识, 对典型海洋生态系统的监测和部分入侵物种的整治有了长足的进步。中国近海生物多样性高, 监测数据全, 通过整合空间数据资料和时间序列变化, 进行更广更深的宏观生态模式分析研究十分必要。通过探究生物多样性的多重胁迫因子及其交互作用, 可为优化海洋生物多样性的保护和管理提供帮助。

关键词: 海洋生物多样性; 中国近海; 物种多样性; 遗传多样性; 生态系统多样性; 文献计量学; 多样性保护与管理

孙军, 宋煜尧, 施义锋, 翟键, 燕文卓 (2022) 近十年中国海洋生物多样性研究进展. 生物多样性, 30, 22526. doi: 10.17520/biods.2022526.

Sun J, Song YY, Shi YF, Zhai J, Yan WZ (2022) Progress of marine biodiversity studies in China seas in the past decade. Biodiversity Science, 30, 22526. doi: 10.17520/biods.2022526.

Progress of marine biodiversity studies in China seas in the past decade

Jun Sun^{1,2,3*}, Yuyao Song³, Yifeng Shi³, Jian Zhai³, Wenzhuo Yan³

1 Institute for Advanced Marine Research, China University of Geosciences, Guangzhou 511462

2 State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074

3 Research Centre for Indian Ocean Ecosystem, Tianjin University of Sciences and Technology, Tianjin 300457

ABSTRACT

Background: China possess a high marine biodiversity. Under global climate changes, studies on marine biodiversity changes in Chinese waters grow rapidly. Over the last decade, Chinese scientists made great progress on studies of marine biodiversity in China.

Review Results: In this paper we summarized the significant progresses made on studies of marine biodiversity in China at the genetic, species, and ecosystem levels over the last decade and conducted a bibliometric analysis by using the VOSviewer software. The results showed that scientists in China had found new species through use of more accurate and rapid classification methods or tools, like molecular detections, flow cytometry, and other new techniques. Within the framework of multidisciplinary integration, biodiversity and the environmental was considered holistically, which will provide more accurate data for the restoration of marine ecosystems in future. At present, the study of Chinese scientists on marine biodiversity is still on the step of catching up the cutting edge, while we already made a obviously progress in some new hotspots, such as deep sea, seamounts, and some extreme environmental marine biodiversity studies. The discovery of new taxon had constantly updated the original knowledges, and made a great progress in the monitoring of typical marine ecosystems and the remediation of some invasive species. Due to the high biodiversity and complete monitoring data in China's offshore waters, it is necessary to carry out more comprehensive

收稿日期: 2022-09-13; 接受日期: 2022-10-31

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFC1407800)、国家自然科学基金(41876134)、教育部长江学者奖励计划(T2014253)和生物地质与环境地质国家重点实验室基金(GKZ22Y656)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: phytoplankton@163.com

marine ecological models to analyze and study these integrated spatial-temporal data. By exploring the biodiversity changes and their interaction under the multiple stresses, this provides the helps for optimizing the conservation and management of marine biodiversity in China sea waters.

Key words: marine biodiversity; China sea waters; species diversity; genetic diversity; ecosystem diversity; bibliometric analysis; diversity protection and management

中国拥有长约18,000 km的大陆海岸线, 沿海分布岛屿6,500多个, 管辖海域面积约470万km² (张庆君和赵良波, 2018)。在地理学气候带上, 中国海域纵跨温带、暖温带、亚热带和热带; 在水文环境上, 中国近海拥有黑潮暖流、黄海冷水团以及其他独特的沿岸流、上升流、环流等; 在水文地貌上, 中国陆地沿岸形成了与海流相呼应的独特的河口、海湾、沙滩、红树林沼泽以及潮间带等多种环境。广阔的海域面积、多变的气候类型、复杂的地理条件为中国孕育了丰富的海洋生物资源, 造就了海洋生物多样性的总体格局。这种生物多样性格局使得中国海洋成为重要的海洋生物多样性资源宝库, 同时也提供了丰富的实地考察研究空间(陈清潮, 1997; 李纯厚和贾晓平, 2005)。我国学者曾对中国的海洋生物多样性从不同领域和研究方法上进行过多次总结和探讨(权洁霞等, 1999; 王安利等, 2000; 刘瑞玉, 2011; 邵广昭, 2011)。

近10年来, 随着国家经济的快速发展, 我国海洋生物多样性的研究和保护越发受到重视。《生物多样性》期刊先后组织了以“海洋生物普查”(CoML)计划中国区海洋生物多样性为主题的专辑(孙军, 2011)和以全球变化下的海洋多样性为主题的专辑(孙军等, 2016)。两期专辑阐明了中国海洋生物多样性研究的基本情况。此后其他的海洋类期刊也陆续出版了相关的以海洋生物多样性为主题的中英文专辑, 如: 以中国近海新物种报道为主题的*Acta Oceanologica Sinica*专辑(Sun, 2018); 以中国海底栖生物为主题的《海洋与湖沼》专辑(徐奎栋, 2020); 以印太交汇区海洋生物多样性中心形成演化过程为主题的《海洋与湖沼》专辑(陈楠生和王凡, 2021); 以保护大黄海生态系统为主题的*Acta Oceanologica Sinica*专辑(Sun et al, 2022)等。

本文着眼于近10年我国在海洋生物多样性研究上的新进展, 从遗传、物种以及生态系统3个层次依次对海洋生物多样性进行了总结, 同时应用文献计量软件VOSviewer对发表的相关研究成果进行了

分析。所涉及的内容既包括有关经济发展过程中的人为扰动, 如过度捕捞、污染物排放、微塑料等造成海洋生物多样性丧失的研究, 又涵盖了全球气候变化, 如海水表层暖化和酸化直接或间接影响海洋生物群落结构改变的研究。本文最终统筹了中国海洋生物多样性保护的成就并展望了学科未来的发展方向。

1 中国近海遗传多样性研究

遗传多样性通常指群落内不同种群之间或一个种群内不同个体的遗传变异(夏铭, 1999)。自20世纪90年代以后, 分子生物学技术开始被应用到海洋生物群落结构分析中, 当时研究的焦点主要集中在具有保守序列的16S rDNA上(柳承璋等, 2002)。基因组学(genomic)和后基因组学(post-genomic)的发展使我们可以从群落水平上研究微生物的遗传多样性, 从系统进化的层面探究海洋生物多样性(孙军, 2011)。对于海洋生物来说, 遗传标记是研究海洋生物遗传和变异的基本方法和手段(王惠君等, 2018)。随着生物学的快速发展, 遗传标记的种类已经从形态学、细胞遗传学、生物化学发展到如今的分子生物学领域。近10年来中国海洋浮游生物遗传多样性正处在热点研究的快速发展阶段, 新技术的出现和研究海域的拓展使得中国海洋生物学家对海洋生物类群遗传多样性的研究获得了较为瞩目的成果。分子生物学技术的快速发展将海洋生物遗传多样性的研究带入了新的发展阶段, 一系列分子标记方法使人们更容易从DNA分子水平获取信息(崔朝霞等, 2011)。

1.1 浮游生物

分子生物学技术与浮游植物遗传多样性的紧密结合主要体现在分子生态学的研究上, 得益于遗传标记方法的快速迭代, 尤其是20世纪80年代左右出现的DNA分子标记技术, 分子方法在浮游植物生态学的研究领域硕果累累。第一代分子标记以限制性片段长度多态性(RFLP)为代表, 在当前海洋生物

资源开发利用的基因工程中有着广泛的应用。李炜等(2013)利用PCR-RFLP技术,并结合16S rRNA基因文库对亚历山大藻的藻际细菌多样性进行了研究,结果表明这些细菌可能在赤潮的消长过程中起着重要的调控作用。第二代分子标记基于简单重复序列的多态性,以简单重复序列分析(SSR)为代表,其根据DNA简单序列的多态性来进一步分析浮游植物的遗传变化。第三代分子标记以单核苷酸多态性(SNP)为代表,以高通量测序技术为基础的新一代分子标记技术能够更大范围地帮助分析浮游植物的物种组成、系统进化方向等群落生态学的内容(李炜等, 2013)。过去我国对于真核微生物中的浮游植物多样性知之甚少,对浮游生物的群落研究多基于传统的显微镜观察方法,因此主要集中在某些容易观察的生物类群上,例如桡足类、纤毛虫、甲藻、硅藻链状群体等有限的微型真核生物类群,特别是由于缺乏合适的研究方法,对超微型和微型浮游植物的研究并不充分,而分子生物学技术的应用使得形态分类学上难以区分的浮游植物物种得到了有效的辨识。Chen等(2021)通过形态观察和高通量测序技术相结合的实验方法对比了胶州湾浮游植物群落多样性和物种丰富度,发现高通量测序元编码结果远多于形态学观察的结果,这说明部分物种在形态学观察中可能被忽视,而高通量测序技术为浮游植物物种鉴定提供了分子描述,从而弥补了这一缺陷。目前,基于形态学的分类鉴定方法结合基因组学、转录组学、蛋白质组学以及整合了这几种组学方法的整合组学,来研究海洋自然群落环境中浮游植物的物种组成、群落结构及其生态功能,已逐渐成为浮游植物遗传多样性的研究热点之一。

相对于浮游植物,浮游动物遗传多样性的研究则更加充分。近10年来分子生物学技术的发展使得许多在形态分类学上难以确定进化位置的浮游动物可通过系统发生学(phylogenetics)的手段来分析其系统发育关系。Gao等(2017)提取了1,700多种纤毛虫的基因组DNA,利用核糖体小亚基RNA(SSU rRNA)对标记基因进行了测序,最终基于基因序列数据并结合形态分类学特征的分析,完成了对纤毛虫目2/3物种的系统发育研究。这对帮助厘清纤毛虫这一高度分化生物类群的系统发育进化关系具有重要意义,并且在新型基因标记选择和拓扑结构优

化理论上存在指导作用。李超伦等(2011)对DNA条形码在浮游动物生态学上的应用进行了比较全面的总结,分析了DNA条形码在浮游动物分类鉴定(例如,种群鉴定、新种和隐形种的发现)以及食物网营养关系研究方面区别于传统光学显微镜方法的优势。季莹莹等(2019)基于28S rDNA分析了南海刺长腹剑水蚤(*Oithona setigera*)的单倍体多样性和种群遗传结构,发现该物种可以实现远距离扩散且容易受到南海海流影响,并推断其种群遗传结构可能是由生殖隔离造成的。浮游动物分子标记技术运用较为成熟的主要有核糖体DNA(rDNA)、微卫星、核糖体RNA(rRNA)、线粒体细胞色素C氧化酶第一亚基(COI)等,它们在浮游动物种类鉴定和进化的研究中发挥了重要作用。DNA条形码、高通量测序技术、宏条形码等已逐渐成为研究浮游动物群落遗传多样性以及系统发育的有力工具。

1.2 底栖生物

随着分子生物学技术的发展,DNA条形码技术的引进为底栖生物多样性研究带来了新手段,但我国目前这方面的应用仍有局限性(杨梅等, 2018),表现在研究成果主要围绕一些经济物种、潮间带和近海常见物种展开。董志国等(2013)发现中国沿海三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)拥有较高的遗传多样性。张志伟等(2010)研究了我国沿海不同地理类群原种文蛤(*Meretrix meretrix*)的遗传多样性,结果表明各底栖种群的遗传多样性较高,具有较大的改良潜力,其中广西北海种群最适合作为选择育种的基础群。Li等(2020)研究了浅水萨氏真蛇尾(*Ophiura sarsii*)黄海种群的遗传多样性,揭示了其系统发育。此外,也有少数涉及深海冷泉大型底栖动物群落基因多样性的研究,扩展了国内相关研究的空间范围(Yao et al, 2022)。在微型底栖生物方面,龚骏等(2013)介绍了海岸带沉积物中氮循环功能微生物基于16S rRNA基因的物种多样性,以及*nifH*、*amoA*等关键功能基因的多样性。

1.3 游泳生物

线粒体DNA多态性标记是DNA序列分析技术的重要分子标记方法之一,线粒体DNA有严格遵循母系遗传、无遗传重组等优点,为游泳生物遗传结构及多样性研究提供了重要载体。其中COI基因分子标记在鱼类群体与进化遗传中应用广泛,在物种

鉴定(梁日深等, 2021)、群落结构分布调查(Shan et al, 2021)、基因测序(Li et al, 2019)等方面有着重要作用, 为新物种的记录提供了科学依据(张国庆等, 2022)。RAPD技术不需要设计特殊引物, 能够更为便捷地扩增整个基因组, 广泛应用于鱼类的遗传多样性检测, 郑天伦等(2013)利用RAPD分子标记对鳊鱼(*Miichthys miiuy*)野生群体和养殖群体的遗传多样性进行研究, 发现鳊鱼的大部分遗传变异存在于种群内, 仅10.32%的变异来自群体间。相比较于线粒体Cytb基因序列分析, RAPD技术在研究斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)种内遗传变异方面具有更高的灵敏性和多态性(陈兴汉等, 2014)。微卫星具有分布密度大、高度杂合、扩增稳定等特点, 多次应用于海洋生物遗传多样性的研究中。谷德贤等(2021)利用微卫星分子标记分析了渤海湾5个海域的口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)遗传多样性, 结果表明这5个群体遗传多样性水平较高。此外, 生物信息学在游泳动物遗传多样性的研究中也有所建树, 如王海山等(2022)利用生物信息学研究了鳙科鱼类的线粒体基因组, 分析了不同属间亲缘关系的远近。

1.4 大型藻类

生活环境、生活周期、遗传变异等因素会导致大型海藻的外形发生变化, 这给依据形态特征的经典分类学工作带来巨大困难。最近10年, 经典分类与分子手段结合进行大型海藻鉴定成为新趋势。例如, 姚雪等(2011)研究发现UPA (universal plastid amplicon)、COI、*rbcL*、18S rRNA 4个基因片段具有较高的通用性, 在我国常见大型海藻中扩增效果较好, 其中*rbcL*和UPA较适合作为鉴定大型红藻的分子标记(Du et al, 2015)。在绿藻的分类鉴定中, *tufA*、*rbcL*、ITS、18S rDNA的应用较多(丁兰平等, 2012), 中国首次记录的长茎葡萄蕨藻(*Caulerpa lentillifera*)便是通过测定*tufA*和*rbcL*基因证实其分支单系性(Gao et al, 2020)。尽管中国大型海藻多样性研究在近10年飞速发展, 但仍然存在许多问题。由于我国沿海经济的发展, 大型海藻资源受到较大破坏, 导致大型海藻的物种多样性降低(张才学等, 2020), 大型海藻分布的潮间带环境复杂, 潮差根据季节、月份变化较大, 没有固定规律, 对修复工作的开展有较大影响。同时, 分类学人才流失严重, 经典的形态鉴定法与分子手段存在一定冲突(丁兰

平等, 2011)。因此, 要保护沿岸地区大型海藻的栖息环境, 应该对其生长海域的各项理化指标做好监测, 并建设人工藻礁, 丰富大型海藻物种多样性(杨晓龙等, 2018)。同时要重视分类学、吸引分类学人才, 培养知识储备丰富的高水平研究者。在分子系统发育学上, 要筛选合适的分子标记, 构建真实的物种树(丁兰平等, 2022)。

2 中国近海物种多样性研究

2.1 浮游生物

当前中国海洋浮游生物多样性正处在热点研究的快速发展阶段, 近10年来对海洋浮游生物各种类群的物种多样性研究取得了较为瞩目的成果。围绕浮游植物这一主题, 我国研究人员在渤海、黄海、东海、南海等海域(王雨等, 2011; 郭术津等, 2013, 2014; 刘海娇等, 2015)以及中国众多沿岸海湾环境中开展了研究, 并逐渐聚焦到太平洋、印度洋等世界性的大洋海域, 重点分析和研究了多种不同海域中浮游植物的物种组成和地理时空条件下的分布差异情况及其对环境因子的响应。Wang等(2022)就环境因素和水层混合对孟加拉湾浮游植物群落结构的影响进行了研究, 共鉴定出276种浮游植物, 并发现蓝藻丰度明显受到海水垂直混合的影响。陈卓等(2018)对热带西太平洋的浮游植物的物种组成、优势种以及群落多样性情况进行了初步调查。这类研究为我国对大洋生态系统物种水平多样性的理解提供了基础资料, 并为进一步探索大洋浮游植物群落组成做了重要补充。在这些基础研究的支持下, 中国海洋生物分类研究在浮游植物领域已出版了《中国海藻志》6卷15册。根据我们研究团队的不完全统计, 我国已记录的海洋浮游植物物种多达2,788种, 其中以硅藻纲和甲藻纲居多, 分别为1,879种和577种。近10年来, 一些极端环境或极特殊海洋环境中的浮游植物物种多样性研究成为热点, 如热带珊瑚礁海域、深海等海域(柯志新等 2011; 栾青杉等, 2012; 张武昌等, 2014), 这些工作填补了我国在这些偏远区域海洋浮游植物物种多样性的记录空白。过去我国研究人员受限于深海探测技术能力和研究经费的不足, 对深海的研究进步缓慢。随着我国自行研制的载人深潜器“蛟龙号”的技术突破, 使得海山生态系统的研究在近10年得到

了突飞猛进的发展。2014–2019年,中国科学院海洋研究所开展了5个航次的大规模深海海山生物调查,调查中新增海山生物以及潜在的细菌90余种,中国学者发表的海山新分类群包括:海绵1新属5新种、珊瑚虫纲3新种、软体动物2新种、甲壳动物5新种、棘皮动物海参1新种(徐奎栋等, 2020)。这些工作填补了中国海洋浮游生物在地域上物种多样性的研究空白。随着统计学学科不断与海洋生物学、生态学等学科交叉融合,利用生态动力学模型分析海洋生物物种多样性特征以及水文环境的变化趋势逐渐成为该领域的一大研究热点。Chen等(2018)使用连续特征建模方式,通过假设无限丰富度和大小分布的方差表示浮游植物多样性,研究了浮游植物物种多样性对生产力的影响。其结果表明在相对稳定的条件下,较小种的分布其贡献的初级生产力可以提高,同时也证明了物种的性状优化有益于提高生物的适应能力。在这种条件下,生物群落的物种多样性越高其对环境变化的适应能力也就越强。Flombaum等(2013)提出了海洋微藻的谱系定量生态位模型,从而回答了蓝藻门中的原绿球藻(*Prochlorococcus*)和聚球藻(*Synechococcus*)在当前以及未来全球性细胞丰度和分布的问题。

确定浮游生物的分布是研究海洋浮游生物物种多样性的重要任务之一,这方便我们确定具体海域的浮游生物的研究内容以及开发利用潜力(张武昌等, 2021)。浮游动物通过内部各类群的差异性来体现自身多样性的特点,不过某一生境中浮游动物的类群组成在短时间内往往是稳定且不易改变的,因此,体现浮游动物的物种多样性首先应该要体现研究海域及生境的差异性(徐兆礼, 2011)。全球气候正在发生大范围的变化,近年来,有研究证明极地地区海冰的覆盖范围是影响浮游生物群落组成、生物多样性和群落初级生产力的主要因素(Lin et al, 2021)。20世纪以来地球海水温度升高、海冰大量减少给极地海洋生物多样性带来了不同程度的影响。牟文秀等(2021)对南极夏季浮游动物的群落结构进行了基础资料的研究,发现极地地区主要由桡足类、磷虾、毛颚类、被囊动物组成,其中桡足类占据绝对优势,并发现南极周边海流的运动过程是浮游动物群落分布模式的主要控制因素。近年来,中国科学家对极地地区的研究热度逐渐升温,这一选

择是具有前瞻性的长远战略眼光。在世界资源逐步匮乏的现代社会,极地地区蕴含的丰富矿产、海洋生物等资源或许将是人类走向未来的重要物质支撑,未来极地海洋的深入研究可能成为适应全球气候变化的重要选择。

随着海洋生态学理论的不断发 展进步,研究人员越来越重视浮游动物在能量流动和物质循环方面发挥的承上启下的调控作用,并且更加注重浮游动物的生态功能。Sikder等(2019)在中国黄海沿岸水域进行水质状况评价研究的同时,通过分析纤毛虫营养-功能类群的评价模式在不同污染梯度范围内出现的显著变化,发现功能型原动物类群的生态特征可用于海洋生态系统水质状况的评价。在物种组成上,我国研究人员对中国海域浮游动物的种类数进行了补充和修订,目前已记录了1,911种浮游动物(孙军等, 2019)。这些工作发掘了更大尺度、更加特殊的海洋生态环境与浮游动物之间的内在联系并补充了对浮游动物各类群的了解,从而逐渐揭示浮游动物种类组成与不同生境之间的紧密关联,将浮游动物的物种多样性研究提升到一个更加完整的层次上。

2.2 底栖生物

我国底栖生物的物种多样性研究虽然起步较晚,但经过数十年的发展已经有了一定积累。李新正(2011)、徐奎栋(2011)、张均龙等(2016)对2010年前我国底栖生物多样性的研究历程做了详细叙述。近10年的初期阶段,我国研究者首先面对的是大量历史资料亟待整理并进一步深入分析这一问题。曲方圆和于子山(2010)系统整理了此前记录的黄海大型底栖动物共1,360种,分属17门35纲91目368科842属。刘晓收等(2014)调查了莱州湾夏季大型底栖动物的群落结构特征,并与历史资料进行了比较,发现莱州湾的底栖群落在人为扰动影响下物种多样性有所降低。

近10年,海洋底栖生物物种多样性的研究已经由单纯的记录描述转入底栖群落与多种环境因子间的耦合研究阶段。张敬怀(2014)探讨了河口近岸大型底栖动物物种多样性的空间变化规律,结果表明物种多样性自河口向近岸及向深水有先升高后降低的趋势。Xu等(2014)研究了大型底栖动物群落物种多样性对富营养化胁迫的响应。将环境因子,

如水动力条件、盐度、深度、温度、氧含量等与底栖动物物种多样性联合起来(Dou et al, 2016; Arbi et al, 2017)。随着经济的快速发展,环境问题越发凸显,底栖物种多样性对水产养殖(张莹等, 2011)、围海造陆(马长安等, 2012; Yang et al, 2016)、渔业捕捞(韩庆喜等, 2011)、热污染(赵升等, 2013; Sun et al, 2022)等人为扰动的响应成为研究热点。在生态压力日益紧迫的背景下,红树林人工种植恢复、人工鱼礁、生态保护区等生态恢复工程取得了一定效果。唐以杰等(2012)研究发现人工恢复红树林植被的过程中大型底栖动物物种多样性快速增长。孙习武等(2011)报道了海州湾大型底栖动物物种多样性在人工鱼礁投放后呈现逐年上升的趋势。

随着技术水平的进步和底栖学科的发展,我国研究人员的研究空间已经从近岸拓展至大洋,从陆架延伸到了深海。Wang等(2014)和Liu等(2019)先后在白令海开展工作,发现白令海陆架大型底栖生物群落结构具有丰度高、生物量大、生产力高、异质性强的特点,但其生态系统稳定性很容易受物种损失的影响。Liu等(2015)调查了南大洋南设得兰群岛潮间带的大型底栖动物,发现在砾石沉积物中的群落具有最高的物种多样性。“蛟龙号”深潜器的成功入海标志着我国底栖生物多样性研究已经打开了迈向深海未知研究空间的新篇章, Yao等(2022)使用遥控深潜设备调查了冷泉的底栖物种多样性,共鉴定出5门12科12种大型底栖动物。Dong等(2021)报道了“深海勇士”号载人潜水器在南海海马冷泉获得的底栖动物分布信息。这些研究成果丰富了有关深海物种的资料。

2.3 游泳生物

我国20世纪40年代开始对游泳动物分类进行研究,近10年发展迅速。鱼类是游泳动物的主要组成部分,由于其巨大的生物量以及重要的经济价值,在海洋生态系统中发挥着关键作用。科研人员对游泳动物物种多样性的研究主要集中于群落结构和多样性分布的时空变化,时间跨度长,调查区域广泛而全面。吕振波等(2012)和朱剑等(2016)调查了中国沿海鱼类的群落结构与分布,为其多样性研究与保护提供了科学依据。对虾蟹等甲壳类群落及其与环境因子关系的研究也不断更新(罗西玲等, 2015; 吴强等, 2018)。在对游泳动物时空变化进行探究的

同时,相应的研究方法也在不断进步。Zhang等(2019)将回声探测仪与中水拖网结合,调查了南海中上层游泳动物的群落结构与生物量,对该海域生物多样性有了更全面的认识。麻秋云等(2015)利用碳氮同位素对胶州湾游泳生物的食物网营养位置进行研究,构建了胶州湾食物网的连续营养谱。宋伦等(2013)采用ABC曲线法(abundance biomass comparison curves)和粒径谱理论对鸭绿江口近岸海域多样性水平和稳定性状况等进行了分析,发现游泳生物群落主要以小型个体为主,稳定性较差。

2.4 大型藻类

不同区系大型海藻物种多样性的研究内容同样集中于群落组成和分布特征。潮间带作为海陆交界地带,具有很高的生物多样性,众多学者对潮间带大型海藻多样性进行了调查分析,对明确中国沿岸大型海藻多样性以及资源保护具有重要意义(陈自强等, 2013; 张才学等, 2020)。除了现场采样调查外,也可利用遥感等方法对大型藻类的组成分布进行调查,如陈莹等(2020)基于GOCI卫星数据对黄海水域绿潮进行了监测。姚启学等(2016)使用ArcGIS软件进行距离分析和地形分析,并分别结合藻类调查数据对其分布进行研究。吴祖立和章守宇(2019)指出,在台风“海葵”的风浪作用下,枸杞岛大型底栖海藻的优势种和生物量有所减少,并提出投放抗风浪礁体的措施。人类活动和气候变化的影响会破坏大型海藻的多样性,利用遥感等方法加强大面积监测海藻分布、探究海藻对环境变化的适应机制,有助于潮间带海藻场的恢复和重建。

3 中国近海生态系统多样性研究

海洋生态系统是地球上面积最大且结构最复杂的生态系统,也是地球生态环境的调节器和人类生命支持系统的重要组成部分。海洋生态系统按海区划分,可以分为浅海生态系统、深海生态系统、大洋生态系统、火山口生态系统、河口生态系统、海湾生态系统、上升流生态系统等。按生物群落划分,可以分为红树林生态系统、珊瑚礁生态系统、海草床生态系统等,这些类型在我国均有分布。位于海岸带的红树林、珊瑚礁和海草床等典型生态系统蕴藏着丰富的生物多样性,深海生态系统更是海洋生物多样性的宝库。近年来海洋生态系统的健康

状况得到了广泛关注, 滨海湿地的开发利用、近海石油开发、高密度海水养殖等人类活动不同程度地改变了当地海洋生态系统的结构和功能, 围填海工程直接侵占了生物栖息地, 导致生境破碎, 对海洋生物多样性造成威胁(杜建国等, 2011)。

红树林生态系统生境特殊, 是世界上最富多样性、生产力最高的海洋生态系统之一, 具有重要的生态、社会和经济价值, 是研究人员研讨植物耐盐抗性、改良盐碱地的良好材料。截至2019年, 我国红树林面积为2.89万ha, 近10年来总体面积有所增加, 但仍小于20世纪50年代的约5万ha (耿国彪, 2022)。红树林生态系统是高度动态和异质的系统, 需要进行长周期、大范围的监测, 除了理化指标, 水体中的浮游植物同样是监测的重点。通过评估浮游植物群落结构长周期的时空分布和多样性水平变化, 可以监测甚至预测红树林生态系统的健康程度(刘玉和黄玉山, 1995; 王雨等, 2010; 高宇和林光辉, 2018)。海洋中微塑料对海洋生态系统的污染同样值得关注, 作为近些年才被提出的新型污染物, 其对红树林生态系统健康的影响有待进一步的系统普查, 以探究红树林生态系统对其降解能力和在富集过程中对生物和环境的影响(李一璠等, 2022)。

珊瑚礁生态系统被称为海洋中的“热带雨林”, 生物多样性极高。受全球气候变化以及人类活动的影响, 珊瑚礁生态系统受到不同程度的破坏, 珊瑚礁的修复至关重要。随着渔业技术的发展, 人类的捕捞活动造成的渔业诱导进化导致鱼类资源向小型化、繁殖力下降的趋势发展, 不利于群落稳定。大型年长鱼类在种群的季节性繁殖和维护群落稳定性上起主导作用, 对所处的生态系统有更强的适应性, 更有利于物种多样性的维持。尤其是珊瑚礁生态系统中的鱼类功能群, 年长的鱼类对维持珊瑚礁正常生长的生态作用将越发明显(于道德等, 2021)。对珊瑚礁生态系统结构和生物多样性水平的评估, 慢慢从特定物种或单个生态系统修复工程向大尺度的生态修复转变, 系统修复理论、技术体系及其应用有待进一步探索提升(龙丽娟等, 2019)。

红树林、珊瑚礁和海草床通常在地理位置上相邻, 三者相互联系又相互区分, 关系十分复杂, 受到物种迁徙、营养循环以及广泛的物理性质影响等。我国在对受损海洋生态系统的修复工作中采取

了多种举措进行资源的整合, 既有共性上的整体规划, 又有针对各自结构、功能上的特点, 有的放矢地开展海洋生态系统环境修复工作。参照未被干扰的同类型生态系统, 采取生物修复、人工移植等方式, 从试点区域到全面协同修复(王丽荣等, 2018)。

深海生态系统同样面临一系列挑战, 如深海生物多样性下降、深海资源开采带来的生态破坏、陆源污染物等。深海生物多样性的丧失可能会损害深海生态系统的功能和可持续性(Danovaro et al, 2008)。虽然我国深海探测技术起步较晚, 但近10年在对深海的探索中取得了可喜的成果。目前, 我国拥有常压潜水装置、水下无人无缆水下机器人等深海探测装备, “蛟龙号”载人潜水器可以到达海底7,000 m的深度, “奋斗号”载人潜水器更是成功坐底深度10,909 m的马里亚纳海沟, “国之重器”的研发展示了我国在深海探测技术上的突飞猛进, 也为研究深海生物多样性奠定了基础。我国研究人员可以利用深海探测设备在空间及时间尺度上进一步认识深海生物多样性以及深海中广泛分布的海山、冷泉、热液等生态环境, 进而将深海生物多样性和深海环境建立起联系, 发展深海生态理论模型, 对深海生物多样性保护提供条件支持(谢伟和殷克东, 2019; 程娇等, 2021)。

在全球气候变化的背景下, 人类活动的影响已经明显改变了全球海洋的物理和化学属性, 环境的变化进一步对海洋生物多样性产生了广泛影响。海洋表层海水酸化和暖化、海平面上升、海流变化等一系列海洋环境的改变, 直接或间接地影响海洋生物多样性, 导致全球海洋物种的分布发生改变, 不同生态系统中的物种组成、群落结构、生命过程发生明显变化(孙军等, 2016; 谭红建等, 2022)。人类活动对海洋生物多样性在遗传、物种和生态水平的冲击主要表现在掠夺式地利用海洋生物资源、海水养殖的影响、污染和富营养、外来物种入侵和生境的破坏等方面(王友绍, 2011)。

近10年来, 我国陆续开展了河口、海藻床、红树林等典型生态系统恢复工作, 以及岸线整治等海洋生态保护修复工作。对多种生态系统进行全面的理化、生物等指标的调查和长时间的监测, 修复前评估, 修复时规划, 修复后监测。积极应用现代分子生物技术, 如细胞工程、分子育种等, 科学养殖,

合理开发海洋资源。使用分子手段对低丰度的可能出现的入侵物种进行监测(李晗溪等, 2019), 积极利用遥感进行大范围监测, 利用统计学和算法进行合理推论。

4 海洋生物多样性的文献计量分析

本文文献信息来自于Web of Science核心数据库和中国知网数据库, 主题词分别为“marine biodiversity”和“海洋生物多样性”, 时间范围为2011–2021年, 国家地区限定为China, 最终分别得到文献1,176篇和866篇, 总计2,042篇。统计发现近4年的增长速度有了显著提升, 2021年文献发表数量是2011年的3倍(图1)。

将两个数据库中的文献记录分别导入至VOSviewer软件中提取关键词, 可以发现我国海洋生物多样性的研究主要集中在生态环境的影响上, 同时关注公海海域和我国管辖海域。使用底栖生物、浮游生物等群落结构探究与海洋生态系统的关联, 参与全球海洋的治理与修复。通过聚类可以发现, 生态系统服务的恢复和全球气候变化带来的影响成为主要研究内容, 遗传多样性和生态系统多样性最直接地反映了海洋生物多样性的现状, 新物种的确立离不开遗传多样性和形态学的结合, 物种多

样性通过和生态系统多样性相关联间接地介绍海洋生物多样性, 说明对某一生态系统中的生物多样性不能够从多个方面同时把握(图2, 图3)。

在国际交流方面, 我国学者与美、英、澳、德等国家合作密切, 在近岸海域问题上与东亚各国交流密切。我国研究人员主动参与国际重大计划, 学习先进经验技术和法律制度, 并针对我国现状建立有中国特色的规划路线。近海典型生态系统依然面临着气候变化和人为影响等多重压力, 是未来的重点研究内容(图4)。

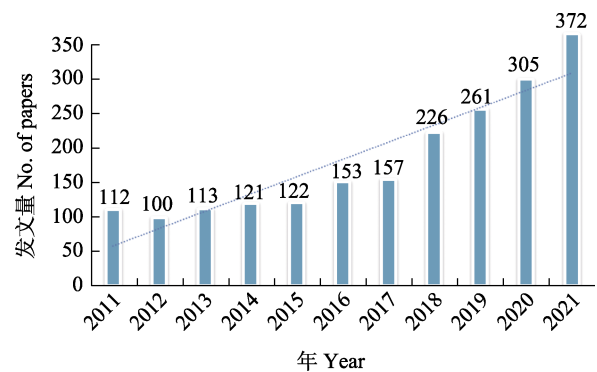


图1 2011–2021年中国海洋生物多样性研究相关文献的年度变化
Fig. 1 Interannual variation in the literatures related to marine biodiversity studies in China from 2011 to 2021

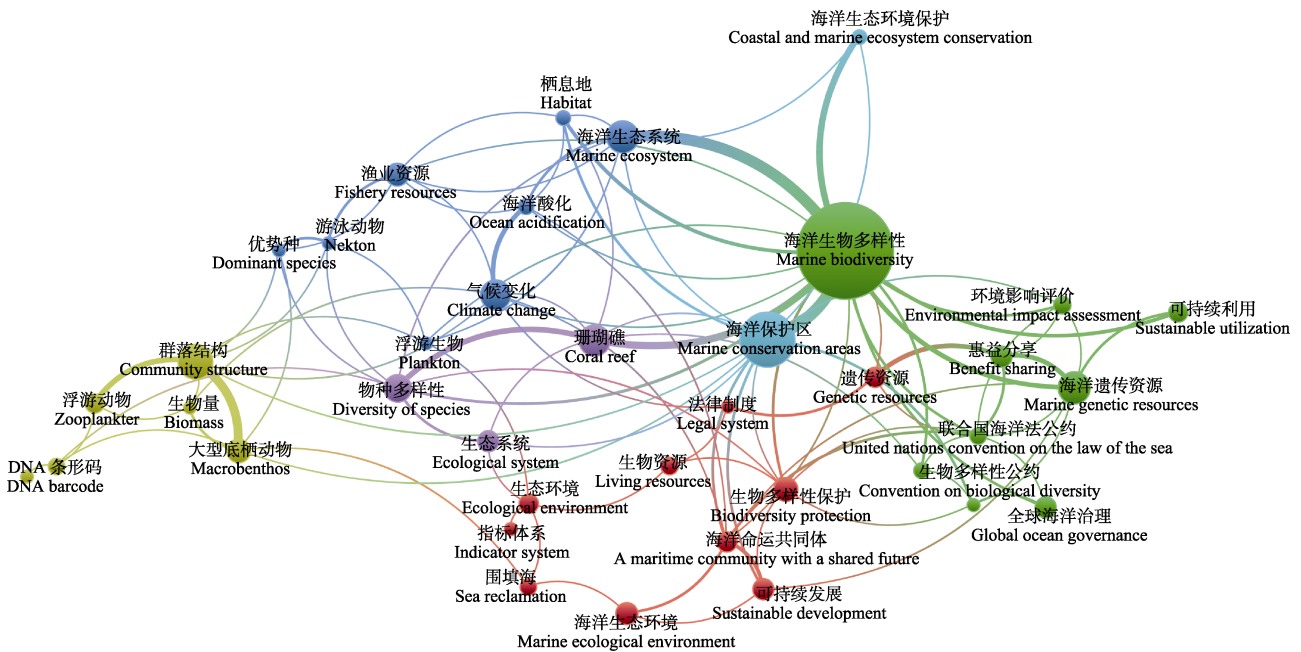


图2 2011–2021年中国海洋生物多样性文献中文关键词共现图(数据来源于中国知网数据库)
Fig. 2 Keyword co-occurrence map of Chinese marine biodiversity literatures from 2011 to 2021 (data from CNKI database)

公众也越来越认识到海洋的重要性, 围填海项目地停止和整改, 沿海城市针对典型生态系统的修复工作趋于完善。随着研究技术的更迭, 我们走向深海, 走进微观, 在更高的纬度上探究海洋生物多样性。历史的变迁, 当下的分布, 未来的趋势, 从生

物基因到整个海洋环境这一平衡/非平衡的系统中, 我们对广袤海洋的探索还将更加深入(孙军, 2011)。

5 展望

中国海是一个生物多样性较高的区域, 靠近全球的海洋生物多样性中心, 其生物多样性高居世界第三。尽管我们已在海洋生物多样性方面开展了很多工作, 但仍然有许多工作亟待开展。

我们对中国海新的物种, 特别是无脊椎动物和原生动物的描述仍然在不断积累; 在对新的生态系统进行分类和取样以及对其中物种和栖息地进行长期监测方面仍需要加大努力; 外来物种的入侵将继续改变中国近海的生物多样性, 仍需持续监测; 对中国近海生物多样性的高异质性也不尽了解, 仍需尝试整合空间数据和时间的变动趋势, 需要在大规模、可视化宏观生态模式下进行分析研究; 中国近海是一个复杂的区域, 生态环境和人类活动影响交汇并相互作用, 它们对海洋生物多样性产生的巨大潜在影响仍需评估; 虽然我们对生物多样性的单一胁迫因子已经非常了解, 但对多重因子及其交互作用影响的了解则非常有限; 我们也有必要对保护和管理中国近海生物多样性的措施进行全面分析; 在多样性保护与管理上, 还存在研究资金投入不够、基本科研条件还相对落后、管理的教条主义和

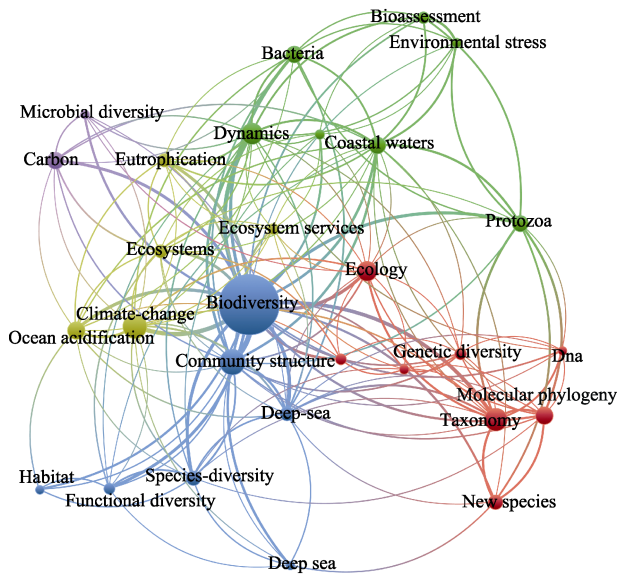


图3 2011–2021年中国海洋生物多样性研究英文关键字共现图(数据来源于Web of Science数据库)
Fig. 3 Keyword co-occurrence map for marine biodiversity studies in China from 2011 to 2021 (data from Web of Science database)

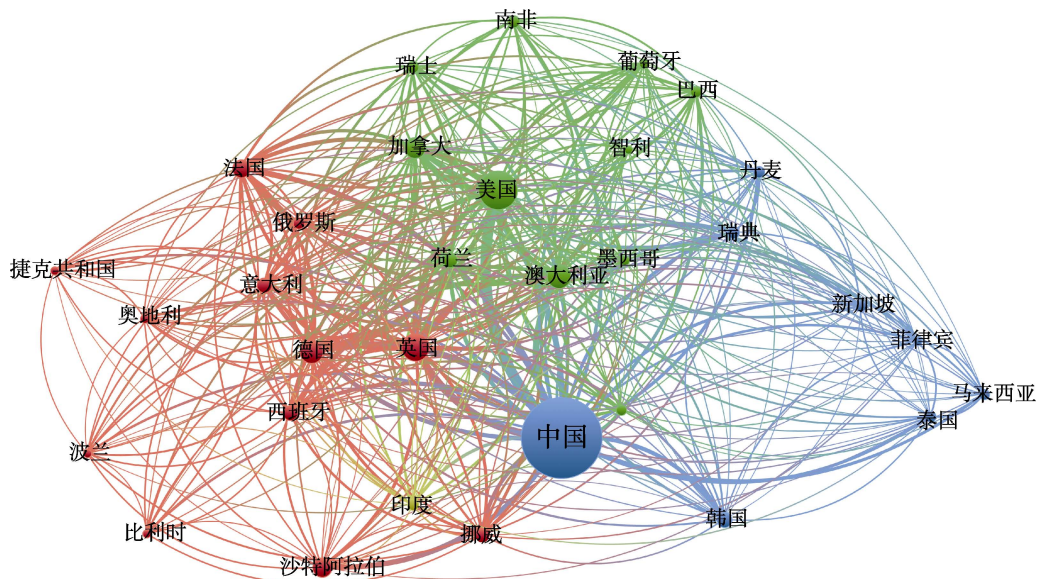



图4 2011–2021年中国海洋生物多样性研究国家合作共现图(数据来源于Web of Science数据库)
Fig. 4 International cooperation co-existence map for marine biodiversity studies in China from 2011 to 2021 (data from Web of Science database)

部门壁垒, 以及民众的认知和参与度不够等一系列问题。

由于中国国土几乎横跨了从世界陆地最高极的珠穆朗玛峰到海洋最深处的马里亚纳海沟, 同时也是世界人口最多和人为活动最强烈的地区, 因此中国珠穆朗玛峰-马里亚纳海沟的断面在物理环境、生态和社会经济上都有一个很显著的梯度, 在这样一个断面上的生物多样性研究可被视为一个范式, 一个陆海统筹、古今结合的理想场所。国家有必要加大在一些典型海洋生态系统水平生物多样性研究的投入, 也有必要让更多的民众参与到海洋生物多样性的保护中来。

ORCID

孙军  <https://orcid.org/0000-0001-7369-7871>

参考文献

- Arbi I, Zhang JP, Liu SL, Wu YC, Huang XP (2017) Benthic habitat health assessment using macrofauna communities of a sub-tropical semi-enclosed bay under excess nutrients. *Marine Pollution Bulletin*, 119, 39–49.
- Chen BZ, Smith SL, Wirtz KW (2018) Effect of phytoplankton size diversity on primary productivity in the North Pacific: Trait distributions under environmental variability. *Ecology Letters*, 22, 56–66.
- Chen NS, Wang F (2021) Preface. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 52, 261. (in Chinese) [陈楠生, 王凡 (2021) 前言. *海洋与湖沼*, 52, 261.]
- Chen QC (1997) Current status and prospects of marine biodiversity in China. *Chinese Biodiversity*, 5, 142–146. (in Chinese with English abstract) [陈清潮 (1997) 中国海洋生物多样性的现状和展望. *生物多样性*, 5, 142–146.]
- Chen TT, Zhang YX, Song SQ, Liu Y, Sun XX, Li CW (2021) Diversity and seasonal variation of marine phytoplankton in Jiaozhou Bay, China revealed by morphological observation and metabarcoding. *Journal of Oceanology and Limnology*, 40, 577–591.
- Chen XH, Guo L, Li MM, Meng ZN, Lin HR (2014) Analysis of RAPD and mitochondrial *Cyrb* gene sequences of three cultured stocks of *Epinephelus coioides* from Guangdong Province, China. *South China Fisheries Science*, 10, 27–33. (in Chinese with English abstract) [陈兴汉, 郭梁, 李明明, 蒙子宁, 林浩然 (2014) 广东沿海3个斜带石斑鱼养殖群体的RAPD和线粒体*Cyrb*基因序列变异分析. *南方水产科学*, 10, 27–33.]
- Chen Y, Sun DY, Zhang HL, Wang SQ, Qiu ZF, He YJ (2020) Remote-sensing monitoring of green tide and its drifting trajectories in Yellow Sea based on observation data of geostationary ocean color imager, China. *Acta Optica Sinica*, 40(3), 1–13. (in Chinese with English abstract) [陈莹, 孙德勇, 张海龙, 王胜强, 丘仲锋, 何宜军 (2020) 结合GOCI数据的黄海绿潮遥感监测及漂移轨迹研究. *光学学报*, 40(3), 1–13.]
- Chen Z, Sun J, Zhang GC (2018) Netz-phytoplankton community structure of the tropical Western Pacific Ocean in summer 2016. *Marine Sciences*, 42(7), 114–130. (in Chinese with English abstract) [陈卓, 孙军, 张桂成 (2018) 2016年秋季热带西太平洋网采浮游植物群落结构. *海洋科学*, 42(7), 114–130.]
- Chen ZQ, Shou L, Liao YB, Gao AG, Zeng JN, Chen QZ (2013) Community structure of benthic algae and its seasonal variation in the rocky intertidal zone of Sanya. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3370–3382. (in Chinese with English abstract) [陈自强, 寿鹿, 廖一波, 高爱根, 曾江宁, 陈全震 (2013) 三亚岩相潮间带底栖海藻群落结构及其季节变化. *生态学报*, 33, 3370–3382.]
- Cheng J, Sha ZL, Sun SE, Hui M (2021) Progress on the origin, evolution and biogeographic pattern of megafauna biodiversity in deep-sea chemosynthetic ecosystems, China. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 52, 508–521. (in Chinese with English abstract) [程娇, 沙忠利, 孙邵娥, 惠敏 (2021) 深海化能生态系统大型生物多样性分布格局及其起源演化研究进展. *海洋与湖沼*, 52, 508–521.]
- Cui ZX, Zhang H, Song LS, You F (2011) Genetic diversity of marine animals in China: A summary and prospectiveness, China. *Biodiversity Science*, 19, 815–833. (in Chinese with English abstract) [崔朝霞, 张岷, 宋林生, 尤锋 (2011) 中国重要海洋动物遗传多样性的研究进展. *生物多样性*, 19, 815–833.]
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, Vanreusel A, Vincx M, Gooday AJ (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18, 1–8.
- Ding LP, Huang BX, Xie YQ (2011) Advances and problems with the study of marine macroalgae of China seas, China. *Biodiversity Science*, 19, 798–804. (in Chinese with English abstract) [丁兰平, 黄冰心, 谢艳齐 (2011) 中国大型海藻的研究现状及其存在的问题. *生物多样性*, 19, 798–804.]
- Ding LP, Liu MY, Yan PZ, Wang YX, Wang XC, Huang BX (2022) Classification status and prospects of the family Ceramiaceae, Rhodophyta, China. *Guangxi Sciences*, 29, 131–146. (in Chinese with English abstract) [丁兰平, 刘美媛, 闫盼竹, 王艺晓, 王雪聪, 黄冰心 (2022) 红藻门仙菜科Ceramiaceae的分类现状与展望. *广西科学*, 29, 131–146.]
- Ding LP, Ma YY, Huang BX (2012) The application and perspective of DNA barcoding technology on the macroalgae China. *Marine Sciences*, 36, 103–110. (in Chinese with English abstract) [丁兰平, 马元元, 黄冰心 (2012) DNA条形码技术在大型海藻学研究中的应用及前景. *海洋科学*, 36, 103–110.]
- Dong D, Li XZ, Yang M, Gong L, Li Y, Sui JX, Gan ZB, Kou Q, Xiao N, Zhang JL (2021) Report of epibenthic macrofauna found from Haima cold seeps and adjacent deep-sea habitats, South China Sea. *Marine Life Science &*

- Technology, 3, 1–12.
- Dong ZG, Li XY, Wang PL, Wang WJ, Zhang QQ, Yan BL, Sun XW (2013) Genetic diversity and genetic differentiation of swimming crab (*Portunus trituberculatus*) from six geographical populations of China Sea based on mitochondrial D-loop gene, China. *Journal of Fisheries of China*, 37, 1304–1312. (in Chinese with English abstract) [董志国, 李晓英, 王普力, 王文进, 张庆起, 阎斌伦, 孙效文 (2013) 基于线粒体D-loop基因的中国海三疣梭子蟹遗传多样性与遗传分化研究. *水产学报*, 37, 1304–1312.]
- Dou P, Cui BS, Xie T, Dong DZ, Gu BH (2016) Macrobenthos Diversity response to hydrological connectivity gradient. *Wetlands*, 36, S45–S55.
- Du GY, Wu FF, Guo H, Xue HF, Mao YX (2015) DNA barcode assessment of Ceramiales (Rhodophyta) in the intertidal zone of the northwestern Yellow Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 33, 685–695.
- Du JG, Chen B, Zhou QL, Yang SY, Wen Q, Shi HH, Yu WW, Huang H (2011) Strategies for the marine biodiversity conservation based on the integrated coastal zone management, China. *Marine Science Bulletin*, 30, 456–462. (in Chinese with English abstract) [杜建国, 陈彬, 周秋麟, 杨圣云, 温泉, 石洪华, 俞炜炜, 黄浩 (2011) 以海岸带综合管理为工具开展海洋生物多样性保护管理. *海洋通报*, 30, 456–462.]
- Flombaum P, Gallegos JL, Gordillo RA, Rincón J, Zabala LL, Jiao N, Karl DM, Li WKW, Lomas MW, Veneziano D, Vera CS, Vrugt JA, Martiny AC (2013) Present and future global distributions of the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 9824–9829.
- Gao DH, Sun ZM, Huang CH, Yao JT, Wang YQ, Tan W, Chen FX (2020) First record of *Caulerpa lentillifera* J. Agardh (Bryopsidales, Chlorophyta) from China. *Marine Biology Research*, 16, 44–49.
- Gao F, Huang J, Zhao Y, Li LF, Liu WW, Miao M, Zhang QQ, Li JM, Yi ZZ, El-Serehy HA, Warren A, Song WB (2017) Systematic studies on ciliates (Alveolata, Ciliophora) in China: Progress and achievements based on molecular information. *European Journal of Protistology*, 61, 409–423.
- Gao Y, Lin GH (2018) Algal diversity and their importance in ecological processes in typical mangrove ecosystems. *Biodiversity Science*, 26, 1223–1235. (in Chinese with English abstract) [高宇, 林光辉 (2018) 典型红树林生态系统藻类多样性及其在生态过程中的作用. *生物多样性*, 26, 1223–1235.]
- Geng GB (2022) Protect and restore mangroves and maintain marine ecosystems. *Green China*, (3), 26–31. (in Chinese) [耿国彪 (2022) 保护修复红树林维护海洋生态系统. *绿色中国*, (3), 26–31.]
- Gong J, Song YJ, Zhang XL (2013) Phylogenetic and functional diversity of nitrogen cycling microbes in coastal sediments. *Biodiversity Science*, 21, 433–444. (in Chinese with English abstract) [龚骏, 宋延静, 张晓黎 (2013) 海岸带沉积物中氮循环功能微生物多样性. *生物多样性*, 21, 433–444.]
- Gu DX, Wang T, Xu YF, Wu N, Wang N, Hao Y, Wang G, Li WW, Liu GS (2021) Genetic diversity of wild populations of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Bohai Bay using microsatellite markers. *Fisheries Science*, 40, 693–699. (in Chinese with English abstract) [谷德贤, 王婷, 许玉甫, 吴宁, 王娜, 郝郁, 王刚, 李文雯, 刘国山 (2021) 利用微卫星分子标记分析渤海湾的口虾蛄遗传多样性. *水产科学*, 40, 693–699.]
- Guo SJ, Li YQ, Zhang CX, Zhai WD, Huang T, Wang LF, Ma W, Jin HL, Sun J (2014) Phytoplankton community in the Bohai Sea and its relationship with environmental factors. *Marine Science Bulletin*, 33, 95–105. (in Chinese with English abstract) [郭术津, 李彦翘, 张翠霞, 翟惟东, 黄韬, 王丽芳, 马威, 谨华龙, 孙军 (2014) 渤海浮游植物群落结构及与环境因子的相关性分析. *海洋通报*, 33, 95–105.]
- Guo SJ, Sun J, Zhang H, Zhai WD (2013) Phytoplankton communities in the Northern Yellow Sea in autumn 2011, China. *Journal of Tianjin University of Science & Technology*, 28(1), 22–29. (in Chinese with English abstract) [郭术津, 孙军, 张辉, 翟惟东 (2013) 2011年秋季北黄海浮游植物群落. *天津科技大学学报*, 28(1), 22–29.]
- Han QX, Li BQ, Han QY, Zhang Y, Wang YQ, Wang QC, Liu DY (2011) Preliminary study of the impact of fishery trawling on epifauna community in the coastal water of Weihai Port. *Marine Science Bulletin*, 30, 121–126. (in Chinese with English abstract) [韩庆喜, 李宝泉, 韩秋影, 张永, 王跃启, 王全超, 刘东艳 (2011) 渔业捕捞对威海港附近海域底上大型底栖群落结构影响的初步研究. *海洋通报*, 30, 121–126.]
- Ji YY, Xu L, Li H, Wang LG, Du FY (2019) Genetic structure of *Oithona setigera* from South China Sea based on 28S rDNA gene. *Journal of Tropical Oceanography*, 38, 89–97. (in Chinese with English abstract) [季莹莹, 徐磊, 黎红, 王亮根, 杜飞雁 (2019) 基于28S rDNA的南海刺长腹剑水蚤(*Oithona setigera*)种群遗传多样性研究. *热带海洋学报*, 38, 89–97.]
- Ke ZX, Huang LM, Tan YH, Yin JQ (2011) Plankton community structure and diversity in coral reefs area of Sanya Bay, Hainan Province, China. *Biodiversity Science*, 19, 696–701. (in Chinese with English abstract) [柯志新, 黄良民, 谭焯辉, 尹健强 (2011) 三亚珊瑚礁分布海区浮游生物的群落结构. *生物多样性*, 19, 696–701.]
- Li CH, Jia XP (2005) Advances and hot topics for the marine biodiversity protection in China. *South China Fisheries Science*, 1(1), 66–70. (in Chinese with English abstract) [李纯厚, 贾晓平 (2005) 中国海洋生物多样性保护研究进展与几个热点问题. *南方水产*, 1(1), 66–70.]
- Li CL, Wang MX, Cheng FP, Sun S (2011) DNA barcoding and its application to marine zooplankton ecology. *Biodiversity Science*, 19, 805–814. (in Chinese with English abstract) [李超伦, 王敏晓, 程方平, 孙松 (2011) DNA条

- 形码及其在海洋浮游动物生态学中的应用. 生物多样性, 19, 805–814.]
- Li HX, Huang XN, Li SG, Zhan AB (2019) Environmental DNA (eDNA)-metabarcoding-based early monitoring and warning for invasive species in aquatic ecosystems. *Biodiversity Science*, 27, 491–504. (in Chinese with English abstract) [李晗溪, 黄雪娜, 李世国, 战爱斌 (2019) 基于环境DNA-宏条形码技术的水生生态系统入侵生物的早期监测与预警. 生物多样性, 27, 491–504.]
- Li XZ (2011) An overview of studies on marine macrobenthic biodiversity from Chinese waters: Principally from the Yellow Sea. *Biodiversity Science*, 19, 676–684. (in Chinese with English abstract) [李新正 (2011) 我国海洋大型底栖生物多样性研究及展望: 以黄海为例. 生物多样性, 19, 676–684.]
- Li Y, Song PQ, Feng J, Zhang N, Zhang R, Lin LS (2019) Complete mitochondrial genome sequence and phylogenetic analysis of *Myoxocephalus scorpius* (Linnaeus, 1758). *Mitochondrial DNA Part B: Resources*, 4, 862–863.
- Li Y, Zheng W, Zheng TL (2013) Advances in research of marine microbial diversity and molecular ecology. *Microbiology China*, 40, 655–668. (in Chinese with English abstract) [李祎, 郑伟, 郑天凌 (2013) 海洋微生物多样性及其分子生态学研究进展. 微生物学通报, 40, 655–668.]
- Li YF, Bi R, Zhao PH, Liu WH, Li P (2022) Research progress on distribution characteristics and environmental behavior of microplastics in mangrove forests. *Chinese Journal of Ecology*, 41, 1835–1844. (in Chinese with English abstract) [李一璠, 毕然, 赵普晖, 刘文华, 李平 (2022) 红树林环境中微塑料污染分布特征及生态风险研究进展. 生态学杂志, 41, 1835–1844.]
- Li YX, Dong Y, Xu QZ, Fan SL, Lin HS, Wang MH, Zhang XL (2020) Genetic differentiation and evolutionary history of the circumpolar species *Ophiura sarsii* and subspecies *Ophiura sarsii vadicola* (Ophiurida: Ophiuridae). *Continental Shelf Research*, 197, 104805.
- Liang RS, Tang FS, He HB, Wang J, Li JT, Li QQ, Chen YZ, Lin L, Zhang K (2021) DNA barcoding and molecular phylogenetic relationships of *Epinephelus* species from western Pacific coastal areas. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 45, 851–860. (in Chinese with English abstract) [梁日深, 唐丰寿, 何浩斌, 汪健, 李江涛, 李清清, 陈轶之, 林鑫, 张凯 (2021) 西太平洋沿海石斑鱼属鱼类DNA条形码及分子系统进化研究. 水生生物学报, 45, 851–860.]
- Lin YJ, Moreno C, Marchetti A, Ducklow H, Schofield O, Delage E, Meredith M, Li ZC, Eveillard D, Chaffron S, Cassar N (2021) Decline in plankton diversity and carbon flux with reduced sea ice extent along the Western Antarctic Peninsula. *Nature Communications*, 12, 1–9.
- Liu CZ, Song LS, Wu Q (2002) Application of molecular biotechniques in research on marine microbial diversity: A review. *Marine Sciences*, 26(8), 27–30. (in Chinese with English abstract) [柳承璋, 宋林生, 吴青 (2002) 分子生物学技术在海洋微生物多样性研究中的应用. 海洋科学, 26(8), 27–30.]
- Liu HJ, Fu WC, Sun J (2015) Seasonal variations of netz-phytoplankton community in East China Sea continental shelf from 2009–2011. *Haiyang Xuebao*, 37, 106–122. (in Chinese with English abstract) [刘海娇, 傅文诚, 孙军 (2015) 2009–2011年东海陆架海域网采浮游植物群落季节变化. 海洋学报, 37, 106–122.]
- Liu K, Lin HS, He XB, Huang YQ, Li Z, Lin JH, Mou JF, Zhang SY, Lin LS, Wang JJ, Sun J (2019) Functional trait composition and diversity patterns of marine macrobenthos across the Arctic Bering Sea. *Ecological Indicators*, 102, 673–685.
- Liu RY (2011) Progress of marine biodiversity studies in China Seas. *Biodiversity Science*, 19, 614–626. (in Chinese with English abstract) [刘瑞玉 (2011) 中国海物种多样性研究进展. 生物多样性, 19, 614–626.]
- Liu XS, Wang L, Li S, Huo YZ, He PM, Zhang ZN (2015) Quantitative distribution and functional groups of intertidal macrofaunal assemblages in Fildes Peninsula, King George Island, South Shetland Islands, Southern Ocean. *Marine Pollution Bulletin*, 99, 1–2.
- Liu XS, Zhao R, Hua E, Lu L, Zhang ZN (2014) Macrofaunal community structure in the Laizhou Bay in summer and the comparison with historical data. *Marine Science Bulletin*, 33, 283–292. (in Chinese with English abstract) [刘晓收, 赵瑞, 华尔, 路璐, 张志南 (2014) 莱州湾夏季大型底栖动物群落结构特征及其与历史资料的比较. 海洋通报, 33, 283–292.]
- Liu Y, Huang YS (1995) Study on the population structure and pollution ecology of algae in mangrove area in Futian, Shenzhen. *China Environmental Science*, 15, 171–176. (in Chinese with English abstract) [刘玉, 黄玉山 (1995) 红树林区污水对藻类种群结构的影响. 中国环境科学, 15, 171–176.]
- Long LJ, Yang FF, Wei ZL (2019) A review on ecological restoration techniques of coral reefs. *Journal of Tropical Oceanography*, 38(6), 1–8. (in Chinese with English abstract) [龙丽娟, 杨芳芳, 韦章良 (2019) 珊瑚礁生态系统修复研究进展. 热带海洋学报, 38(6), 1–8.]
- Lü ZB, Li F, Xu BQ, Wang B (2012) Fish community diversity during spring and autumn in the Yellow Sea off the coast of Shandong. *Biodiversity Science*, 20, 207–214. (in Chinese with English abstract) [吕振波, 李凡, 徐炳庆, 王波 (2012) 黄海山东海域春、秋季鱼类群落多样性. 生物多样性, 20, 207–214.]
- Luan QS, Sun JQ, Wu Q, Wang J (2012) Phytoplankton community in adjoining water of the Antarctic Peninsula during austral summer 2010. *Advances in Marine Science*, 30, 508–518. (in Chinese with English abstract) [栾青杉, 孙坚强, 吴强, 王俊 (2012) 2010年夏南极半岛邻近海域的浮游植物群落. 海洋科学进展, 30, 508–518.]
- Luo XL, Ren YP, Xing L, Xu BD (2015) Species composition and diversity of crab assemblage in Haizhou Bay. *Biodiversity Science*, 23, 210–216. (in Chinese with English abstract) [罗西玲, 任一平, 邢磊, 徐宾铎 (2015) 海州湾蟹类群落种类组成及其多样性. 生物多样性, 23,

- 210–216.]
- Ma CA, Xu LL, Tian W, Lü WW, Zhao YL (2012) The influence of a reclamation project on the macrobenthos of an East Nanhui tidal flat. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3–11. (in Chinese with English abstract) [马长安, 徐霖林, 田伟, 吕巍巍, 赵云龙 (2012) 围垦对南汇东滩湿地大型底栖动物的影响. *生态学报*, 32, 3–11.]
- Ma QY, Han DY, Liu H, Xue Y, Ji YP, Ren YP (2015) Construction of a continuous trophic spectrum for the food web in Jiaozhou Bay using stable isotope analyses. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 7207–7218. (in Chinese with English abstract) [麻秋云, 韩东燕, 刘贺, 薛莹, 纪毓鹏, 任一平 (2015) 应用稳定同位素技术构建胶州湾食物网的连续营养谱. *生态学报*, 35, 7207–7218.]
- Mou WX, Yang G, Hao Q, Xu ZQ, Li CL (2021) The zooplankton community in Cosmonaut Sea: Community structure and environmental factors. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 52, 925–935. (in Chinese with English abstract) [牟文秀, 杨光, 郝镭, 徐志强, 李超伦 (2021) 南极夏季宇航员海浮游动物群落结构及其与环境因子的关系. *海洋与湖沼*, 52, 925–935.]
- Qu FY, Yu ZS (2010) The application of taxonomic diversity in macrobenthic ecology: Taking Yellow Sea for example. *Biodiversity Science*, 18, 150–155. (in Chinese with English abstract) [曲方圆, 于子山 (2010) 分类多样性在大型底栖动物生态学方面的应用: 以黄海底栖动物为例. *生物多样性*, 18, 150–155.]
- Quan JX, Dai JX, Shang X (1999) Studies on the genetic diversity of marine organisms: A review. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 29, 283–288. (in Chinese with English abstract) [权洁霞, 戴继勋, 尚迅 (1999) 海洋生物遗传多样性研究现状. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 29, 283–288.]
- Shan BB, Liu Y, Yang CP, Zhao Y, Zhang GJ, Wu Q, Sun DR (2021) DNA barcoding of fish in Mischief Reef—Fish diversity of a reef-fish community from Nansha Islands. *Frontiers in Marine Science*, 7, 618954.
- Shao KT (2011) Ten years accomplishment of Census of Marine Life. *Biodiversity Science*, 19, 627–634. (in Chinese) [邵广昭 (2011) 十年有成的“海洋生物普查计划”. *生物多样性*, 19, 627–634.]
- Sikder MNA, Abdullah AI M, Xu GJ, Hu GB, Xu HL (2019) Spatial variations in trophic-functional patterns of periphytic ciliates and indications to water quality in coastal waters of the Yellow Sea. *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 2592–2602.
- Song L, Wang NB, Yang GJ, Song YG (2013) The stress response of biological communities in China's Yalu River Estuary and neighboring waters. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2790–2802. (in Chinese with English abstract) [宋伦, 王年斌, 杨国军, 宋永刚 (2013) 鸭绿江口及邻近海域生物群落的胁迫响应. *生态学报*, 33, 2790–2802.]
- Sun J (2011) Marine biodiversity: Why so high? *Biodiversity Science*, 19, 611–613. (in Chinese) [孙军 (2011) 海洋生物多样性: 为什么存在高的多样性? *生物多样性*, 19, 611–613.]
- Sun J (2018) Protection of marine species diversity in China. *Acta Oceanologica Sinica*, 37, 1–3.
- Sun J, Cai LZ, Chen JF, Shan XJ, Ding LP, Huang LF, Jin XS, Lin M, Liu Y, Shao ZZ, Xu KD, Wang Y, Zhang XH (2019) Progress on marine biological studies in China over the past 70 years. *Haiyang Xuebao*, 41, 81–98. (in Chinese with English abstract) [孙军, 蔡立哲, 陈建芳, 单秀娟, 丁兰平, 黄凌风, 金显仕, 林茂, 刘洋, 邵宗泽, 徐奎栋, 王雨, 张晓华 (2019) 中国海洋生物研究70年. *海洋学报*, 41, 81–98.]
- Sun J, Guo Y, Park GS, Hudson A (2022) Dynamics of ecosystems and anthropogenic drivers in the Yellow Sea large marine ecosystem. *Acta Oceanologica Sinica*, 41, 1–3.
- Sun J, Lin M, Chen MX, Xu KD (2016) Marine biodiversity under global climate change. *Biodiversity Science*, 24, 737–738. (in Chinese) [孙军, 林茂, 陈孟仙, 徐奎栋 (2016) 全球气候变化下的海洋生物多样性. *生物多样性*, 24, 737–738.]
- Sun J, Liu DY (2004) The application of diversity indices in marine phytoplankton studies. *Acta Oceanologica Sinica*, 26(1), 62–75. (in Chinese with English abstract) [孙军, 刘东艳 (2004) 多样性指数在海洋浮游植物研究中的应用. *海洋学报*, 26(1), 62–75.]
- Sun XW, Sun MC, Zhang S, Zhang H, Liu J, Lu L (2011) Preliminary study on macrobenthos in the second phase artificial reef construction area of Haizhou Gulf. *Journal of Biology*, 28, 57–61. (in Chinese with English abstract) [孙习武, 孙满昌, 张硕, 张虎, 刘健, 卢璐 (2011) 海州湾人工鱼礁二期工程海域大型底栖生物初步研究. *生物学杂志*, 28, 57–61.]
- Sun YX, Li XX, Tan Y, Wang J, Dong YW (2022) Microhabitat thermal environment controls community structure of macrobenthos on coastal infrastructures. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 277, 108060.
- Tan HJ, Cai RS, Du JG, Hu WJ (2022) Climate change and marine ecosystems: Impacts, adaptation, and vulnerability. *Transactions of Atmospheric Sciences*, 45, 489–501. (in Chinese with English abstract) [谭红建, 蔡榕硕, 杜建国, 胡文佳 (2022) 气候变化与海洋生态系统及服务: 影响、适应和脆弱性——IPCC AR6 WGII报告之解读性. *大气科学学报*, 45, 489–501.]
- Tang YJ, Fang ZQ, Zhong YT, Zhang ZW, Chen K, An D, Yang XB, Liao BW (2012) Succession of macrofauna communities in wetlands of *Sonneratia apetala* artificial mangroves during different ecological restoration stages. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3160–3169. (in Chinese with English abstract) [唐以杰, 方展强, 钟燕婷, 张再旺, 陈康, 安东, 杨雄邦, 廖宝文 (2012) 不同生态恢复阶段无瓣海桑人工林湿地中大型底栖动物群落的演替. *生态学报*, 32, 3160–3169.]
- Wang AL, Wang WN, Hu JR, Liu BB, Sun RY (2000) Study on marine organism diversity in China. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 20, 204–208. (in Chinese with English abstract) [王安利, 王维娜, 胡俊荣,

- 刘彬彬, 孙儒泳 (2000) 中国海洋生物多样性的研究. 河北大学学报: 自然科学版, 20, 204–208.]
- Wang HJ, Sun Y, Wang WQ, Fan QJ, Wang SM, Xie SH (2018) Methodological options for molecular marker technology in marine biology research. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 46(21), 1–6. (in Chinese) [王惠君, 孙妍, 王文泉, 范庆君, 王仕明, 谢诗宏 (2018) 分子标记技术在海洋生物研究中的方法选择. *江苏农业科学*, 46(21), 1–6.]
- Wang HS, Jiang H, Chen Z, Yang CJ, Ye L (2022) Evolution analysis of members in family Carassiidae based on mitochondrial genome. *Chinese Journal of Fisheries*, 35(2), 14–20. (in Chinese with English abstract) [王海山, 蒋欢, 陈治, 杨超杰, 叶乐 (2022) 基于线粒体基因组的鲮科鱼类进化分析. *水产学杂志*, 35(2), 14–20.]
- Wang JJ, He XB, Lin HS, Lin JH, Huang YQ, Zheng CX, Zheng FW, Li RG, Jiang JX (2014) Community structure and spatial distribution of macrobenthos in the shelf area of the Bering Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 33, 74–81.
- Wang LR, Yu HB, Li CT, Sun N (2018) Progress in marine ecosystem restoration. *Journal of Applied Oceanography*, 37, 435–446. (in Chinese with English abstract) [王丽荣, 于红兵, 李翠田, 孙妮 (2018) 海洋生态系统修复研究进展. *应用海洋学学报*, 37, 435–446.]
- Wang XZ, Wang F, Sun J (2022) Distribution and environmental impact factors of picophytoplankton in the Eastern Indian Ocean. *Journal of Marine Science and Engineering*, 10, 628.
- Wang Y, Lin M, Chen XQ, Lin GM (2011) Spatial and temporal variation of phytoplankton and impacting factors in Jiulongjiang Estuary of Xiamen, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3399–3414. (in Chinese with English abstract) [王雨, 林茂, 陈兴群, 林更铭 (2011) 九龙江河口浮游植物的时空变动及主要影响因素. *生态学报*, 31, 3399–3414.]
- Wang Y, Lu CY, Tan FY, Tang SM (2010) Phytoplankton diversity and assessment of trophic state in Futian mangroves in Shenzhen. *Marine Environmental Science*, 29, 17–21. (in Chinese with English abstract) [王雨, 卢昌义, 谭凤仪, 唐森铭 (2010) 深圳红树林水体浮游植物多样性与营养状态评价. *海洋环境科学*, 29, 17–21.]
- Wang YS (2011) Research on the diversity of marine ecosystems. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 26, 184–189. (in Chinese with English abstract) [王友绍 (2011) 海洋生态系统多样性研究. *中国科学院院刊*, 26, 184–189.]
- Wu Q, Li ZY, Wang J, Shan XJ, Jin XS (2018) Inter-annual variation in the community structure of crustaceans in the Bohai Sea during summer. *Progress in Fishery Sciences*, 39(2), 16–23. (in Chinese with English abstract) [吴强, 李忠义, 王俊, 单秀娟, 金显仕 (2018) 渤海夏季甲壳类群落结构的年际变化. *渔业科学进展*, 39(2), 16–23.]
- Wu ZL, Zhang SY (2019) Effect of typhoon on the distribution of macroalgae in the seaweed beds of Gouqi Island, Zhejiang Province. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 21, 159–168. (in Chinese with English abstract) [吴祖立, 章守宇 (2019) 台风对浙江枸杞岛大型底栖海藻分布的影响分析. *中国农业科技导报*, 21, 159–168.]
- Xia M (1999) Research progress of genetic diversity. *Chinese Journal of Ecology*, 18, 59–65. (in Chinese with English abstract) [夏铭 (1999) 遗传多样性研究进展. *生态学杂志*, 18, 59–65.]
- Xie W, Yin KD (2019) Development trend of deep-sea ecosystem and marine protected areas. *Strategic Study of Chinese Academy of Engineering*, 21(6), 1–8. (in Chinese with English abstract) [谢伟, 殷克东 (2019) 深海海洋生态系统与海洋生态保护区发展趋势. *中国工程科学*, 21, 1–8.]
- Xu KD (2011) Biodiversity and biogeography of marine microbenthos: Progress and prospect. *Biodiversity Science*, 19, 661–675. (in Chinese with English abstract) [徐奎栋 (2011) 海洋微型底栖生物的多样性与地理分布. *生物多样性*, 19, 661–675.]
- Xu KD (2020) Preface. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 51, 433. (in Chinese) [徐奎栋 (2020) 前言. *海洋与湖沼*, 51, 433.]
- Xu KD, Lin M, Wang SQ, Li Y, Wu XW, Wang CG (2020) Marine taxonomy in the China Seas and Western Pacific Ocean: Progress and prospects. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 51, 728–739. (in Chinese with English abstract) [徐奎栋, 林茂, 王少青, 李阳, 吴旭文, 王春光 (2020) 中国海及西太平洋生物分类研究进展及展望. *海洋与湖沼*, 51, 728–739.]
- Xu WZ, Cheung S, Shin PKS (2014) Structure and taxonomic composition of free-living nematode and macrofaunal assemblages in a eutrophic subtropical harbour, Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin*, 85, 764–773.
- Xu ZL (2011) The past and the future of zooplankton diversity studies in China seas. *Biodiversity Science*, 19, 635–645. (in Chinese with English abstract) [徐兆礼 (2011) 中国近海浮游动物多样性研究的过去和未来. *生物多样性*, 19, 635–645.]
- Yang M, Kou Q, Li XZ (2018) Advances in DNA barcoding of macrozoobenthos in coastal waters of China. *Marine Sciences*, 42, 163–173. (in Chinese with English abstract) [杨梅, 寇琦, 李新正 (2018) 中国近海大型底栖动物DNA条形码的研究进展. *海洋科学*, 42, 163–173.]
- Yang W, Sun T, Yang ZF (2016) Effect of activities associated with coastal reclamation on the macrobenthos community in coastal wetlands of the Yellow River Delta, China: A literature review and systematic assessment. *Ocean & Coastal Management*, 129, 1–9.
- Yang XL, Lü HB, Hu CY, Zhang XM (2018) Spatial-temporal variations of benthic macroalgae and their responses to variations in the environment in the artificial reef zones of Laoshan Bay. *Journal of Fishery Sciences of China*, 25, 642–653. (in Chinese with English abstract) [杨晓龙, 吕洪斌, 胡成业, 张秀梅 (2018) 崂山湾人工礁区大型底栖海藻时空格局及对环境变化的响应. *中国水产科学*, 25, 642–653.]
- Yao GY, Zhang H, Xiong PP, Jia HX, Shi Y, He MX (2022) Community characteristics and genetic diversity of

- macrobenthos in Haima cold seep. *Frontiers in Marine Science*, 9, 920327.
- Yao QX, Song WH, Cai HC, Wang F (2016) Study on the macroalgae based on the ArcGIS in Nanji Islands Marine Nature. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 44(18), 11–15, 61. (in Chinese with English abstract) [姚启学, 宋伟华, 蔡厚才, 王飞 (2016) 基于ArcGIS的南麂列岛潮间带大型底栖藻类研究. *安徽农业科学*, 44(18), 11–15, 61.]
- Yao X, Yu D, Wang XM, Liu T (2011) Development and application of DNA barcoding technology for macroalgae. *Modern Science*, (2), 161–162. (in Chinese with English abstract) [姚雪, 于丹, 王绪敏, 刘涛 (2011) 大型海洋藻类DNA条形码技术的开发与应用. *今日科苑*, (2), 161–162.]
- Yu DD, Song JJ, Liu KK, Chi WD, Gai SS, Tang JW, Yuan TZ, Wu HY (2021) An ecosystem perspective on fisheries conservation based on the importance of the big old fish. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 7432–7439. (in Chinese with English abstract) [于道德, 宋静静, 刘凯凯, 迟雯丹, 盖珊珊, 唐君玮, 袁廷柱, 吴海一 (2021) 大型年长鱼类对海洋生态系统生物资源养护的作用. *生态学报*, 41, 7432–7439.]
- Zhang CX, Zhou WN, Sun XL, Song ZG (2020) Seasonal succession of macroalgae community in Naozhou Island. *Journal of Tropical Oceanography*, 39, 74–84. (in Chinese with English abstract) [张才学, 周伟男, 孙省利, 宋之光 (2020) 硃洲岛大型海藻群落季节演替. *热带海洋学报*, 39, 74–84.]
- Zhang GQ, Yang JL, Li PY, Liang XY, Liang RS, Lin L, Li QQ (2022) The morphological and molecular phylogenetic studies of a new record *Gymnothorax* species in the coastal waters of China: *Gymnothorax mucifer*. *Haiyang Xuebao*, 44(7), 112–121. (in Chinese with English abstract) [张国庆, 杨杰奎, 李培源, 梁馨艺, 梁日深, 林鑫, 李清清 (2022) 我国近海裸胸鲳属鱼类新记录种——黏裸胸鲳 (*Gymnothorax mucifer*) 形态与分子系统学研究. *海洋学报*, 44(7), 112–121.]
- Zhang J, Wang XL, Jiang YE, Chen ZZ, Zhao XY, Gong YY, Ying YP, Li ZY, Kong XL, Chen GB, Zhou M (2019) Species composition and biomass density of mesopelagic nekton of the South China Sea continental slope. *Deep-sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 167, 105–120.
- Zhang JH (2014) The variation of biodiversity of macrobenthic fauna with salinity and water depth near the Pearl Estuary of the northern South China Sea. *Biodiversity Science*, 22, 302–310. (in Chinese with English abstract) [张敬怀 (2014) 珠江口及邻近海域大型底栖动物多样性随盐度、水深的变化趋势. *生物多样性*, 22, 302–310.]
- Zhang JL, Shi BZ, Zhao F, Xu KD (2016) Progress and prospect in marine benthology in China. *Studia Marina Sinica*, (1), 194–204. (in Chinese with English abstract) [张均龙, 史本泽, 赵峰, 徐奎栋 (2016) 中国海洋底栖生物学发展回顾与展望. *海洋科学集刊*, (1), 194–204.]
- Zhang QJ, Zhao LB (2018) Overview of China's ocean satellite development. *Satellite Application*, (5), 28–31. (in Chinese) [张庆君, 赵良波 (2018) 我国海洋卫星发展综述. *卫星应用*, (5), 28–31.]
- Zhang WC, Li HB, Feng MP, Yu Y, Zhao Y, Zhao L, Xiao T, Sun J (2014) Phytoplankton in the deep sea, a review. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3820–3826. (in Chinese with English abstract) [张武昌, 李海波, 丰美萍, 于莹, 赵苑, 赵丽, 肖天, 孙军 (2014) 深层海洋浮游植物研究综述. *生态学报*, 34, 3820–3826.]
- Zhang WC, Zhao Y, Dong Y, Li HB, Zhao L, Xiao T (2021) Biogeography of epipelagic marine plankton. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 52, 332–345. (in Chinese with English abstract) [张武昌, 赵苑, 董逸, 李海波, 赵丽, 肖天 (2021) 上层海洋浮游生物地理分布. *海洋与湖沼*, 52, 332–345.]
- Zhang Y, Lü ZB, Xu ZF, Liu YH, Jin Y (2011) Ecological characteristics of macrobenthic communities and their relation to water environmental factors in four bays of southern Shandong Peninsula. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4455–4467. (in Chinese with English abstract) [张莹, 吕振波, 徐宗法, 刘义豪, 靳洋 (2011) 山东半岛南部海湾底栖动物群落生态特征及其与水环境的关系. *生态学报*, 31, 4455–4467.]
- Zhang ZW, Chen AH, Yao GX, Wu JP, Wu YP, Xu GP, Cheng HL (2010) SRAP analysis on germplasm of wild *Meretrix meretrix* off Chinese coasts. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 41, 429–434. (in Chinese with English abstract) [张志伟, 陈爱华, 姚国兴, 吴建平, 吴杨平, 许广平, 程汉良 (2010) 我国沿海不同地理原种文蛤 (*Meretrix meretrix*) 的SRAP分析. *海洋与湖沼*, 41, 429–434.]
- Zhao S, Liu XD, Zhang AJ, Liu YT, Leng Y (2013) Effects of thermal water discharged from Huangdao power plant on structure of macrozoobenthos. *The Administration and Technique of Environmental Monitoring*, 25, 18–23. (in Chinese with English abstract) [赵升, 刘旭东, 张爱君, 刘一霆, 冷宇 (2013) 黄岛电厂温排水对大型底栖生物群落的影响. *环境监测管理与技术*, 25, 18–23.]
- Zheng TL, Zhang HQ, Zhang XH (2013) Genetic diversity status and conservation strategies of *Miichthys miiuy*. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 54, 1183–1186. (in Chinese) [郑天伦, 张海琪, 张晓辉 (2013) 鮰鱼的遗传多样性现状及保护策略. *浙江农业科学*, 54, 1183–1186.]
- Zhu J, Zhang YR, Yan ZY, Jin YJ, Li ZM (2016) Status of fishery resources near Daishan Island in Zhejiang Province, China. *Modern Agricultural Science and Technology*, (14), 252–254. (in Chinese with English abstract) [朱剑, 张玉荣, 严忠雍, 金衍健, 李子孟 (2016) 浙江岱山岛附近海域春秋季节渔业资源调查研究. *现代农业科技*, (14), 252–254.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 黄祥忠)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

全球视角下的中国生物多样性监测进展与展望

吴慧¹, 徐学红¹, 冯晓娟^{1*}, 米湘成¹, 苏艳军¹, 肖治术², 朱朝东², 曹垒³, 高欣⁴, 宋创业¹, 郭良栋⁵, 吴东辉⁶, 江建平⁷, 沈浩⁸, 马克平¹

1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 3. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085; 4. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 5. 中国科学院微生物研究所, 北京 100101; 6. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102; 7. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; 8. 中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要: 生物多样性强烈的时空尺度依赖性和多层次性决定了生物多样性现状与变量的分析需要在不同生态系统进行多空间尺度、全面和连续的监测。因此, 构建生物多样性研究监测网络是生物多样性保护和研究的基础工作。近年来, 对地观测组织-生物多样性观测网络(GEO BON)、亚太生物多样性监测网络(APBON)等全球、区域以及国家尺度的生物多样性监测网络蓬勃发展。中国陆续在国家尺度上建立了针对生态系统和物种的长期监测网络, 其中, 中国生物多样性监测与研究网络(China Biodiversity Observation and Research Network, Sino BON)于2013年启动建设, 在我国主要生态系统和环境梯度设置30个监测主点和60个监测辅点, 目前已建成10个专项网对动物、植物和微生物进行监测, 并建立了以数据标准与汇交、近地面遥感为核心的综合监测中心。Sino BON打造了从地下、地面到森林林冠的多尺度、多类群(功能群)以及多营养级交互为重点的监测与研究平台, 为理解生物多样性变化趋势及其驱动因素、研究生物多样性维持机制, 以及国家履行《生物多样性公约》、保护生物多样性和生物资源提供详实可靠的生物多样性变化数据。为进一步支撑国家生物多样性治理能力、深化全球多样性保护合作, 我国生物多样性监测亟需在监测技术、监测区域、数据标准、综合信息平台等方向谋求更大的发展。

关键词: 生物多样性; 监测与研究; Sino BON; 可持续利用

吴慧, 徐学红, 冯晓娟, 米湘成, 苏艳军, 肖治术, 朱朝东, 曹垒, 高欣, 宋创业, 郭良栋, 吴东辉, 江建平, 沈浩, 马克平 (2022) 全球视角下的中国生物多样性监测进展与展望. 生物多样性, 30, 22434. doi: 10.17520/biods.2022434.

Wu H, Xu XH, Feng XJ, Mi XC, Su YJ, Xiao ZS, Zhu CD, Cao L, Gao X, Song CY, Guo LD, Wu DH, Jiang JP, Shen H, Ma KP (2022) Progress and prospect of China biodiversity monitoring from a global perspective. Biodiversity Science, 30, 22434. doi: 10.17520/biods.2022434.

Progress and prospect of China biodiversity monitoring from a global perspective

Hui Wu¹, Xuehong Xu¹, Xiaojuan Feng^{1*}, Xiangcheng Mi¹, Yanjun Su¹, Zhishu Xiao², Chaodong Zhu², Lei Cao³, Xin Gao⁴, Chuangye Song¹, Liangdong Guo⁵, Donghui Wu⁶, Jianping Jiang⁷, Hao Shen⁸, Keping Ma¹

1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

3 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085

4 Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

5 Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

6 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102

7 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

8 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

ABSTRACT

Background & Aim: Analyzing biodiversity status requires multi-spatial scale, continuous monitoring across different ecosystems due to its heterogenous nature in both space and time. Therefore, monitoring networks are necessary for biodiversity conservation research. Biodiversity monitoring networks at the global, regional, and national scales,

收稿日期: 2022-07-29; 接受日期: 2022-10-06

基金项目: 中国科学院战略生物资源计划和中国科学院战略性先导专项(XDA19050403)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xfeng@ibcas.ac.cn

represented by GEO BON and APBON, have flourished. China has established a long-term monitoring network for ecosystems and species at the national scale. and the China Biodiversity Observation and Research Network (Sino BON) was launched in 2013 with strong support from the Chinese Academy of Sciences and the Ministry of Finance.

Review Results: Sino BON includes 10 subnetworks specialized at monitoring animals, plants and microbes and an additional network for near-ground remote sensing, which covers 30 main sites and 60 affiliated sites in China. Currently, Sino BON has created a research platform for multi-trophic interactions among soil microorganisms, insects, large mammals, underground forests to forest canopies. This platform provides an understanding of biodiversity change and its driving factors at the national level and may be used in protecting biodiversity and sustainable utilization of biological resources.

Perspectives: For further progresses, monitoring technology, monitoring areas, data standards and integrated information platforms require further development.

Key words: biodiversity; monitoring and research; Sino BON; sustainable utilization

生物多样性监测是理解生物多样性维持机制、生物多样性丧失驱动因素及其对生态系统服务功能影响的关键基础。我国是生物多样性最丰富的国家之一,随着人口增加、生境破坏和全球气候变化,正面临生物栖息地丧失、生物多样性下降的严峻局面。在此背景下,对我国关键生态系统类型以及重要栖息地的生物多样性进行长时期、全方位、多类群、多尺度的综合监测、研究与评估,对于摸清我国生物多样性的资源家底、时空动态、威胁因子和保护现状具有重要的战略意义,也将为我国生物多样性及重要生物资源的保护管理和有效利用提供科技支撑。

2013年, Pereira等30位科学家在*Science*上发表文章,联合倡导通过确立“核心生物多样性指标”(essential biodiversity variables, EBVs)来推动全球生物多样性联合监测。对地观测组织-生物多样性观测网络(Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network, GEO BON, <https://geobon.org>)、全球森林监测网络(Forest Global Earth Observatory, ForestGEO)、亚太生物多样性监测网络(Asia Pacific Biodiversity Observation Network, APBON)、欧洲生物多样性监测网络(Europa Biodiversity Observation Network, EuropaBON)、美国生命与环境数据网络(Data Observation Network for Earth, DataONE)等蓬勃发展。因此,作为最早签署和被批准《生物多样性公约》的缔约方之一,我国也建立了国家尺度的生物多样性监测网络,如中国生物多样性监测与研究网络(China Biodiversity Observation and Research Network, Sino BON)、全国生物多样

性观测网络(China Biodiversity Observing Network, China BON)。其中, Sino BON由中国科学院于2013年启动建设,建成了囊括动物多样性、植物多样性和微生物多样性监测的10个专项网和1个综合监测中心。Sino BON借助分子生物学技术、森林塔吊、卫星追踪、红外相机、身份识别、遥感等监测技术与设备,从基因、物种、种群、群落、生态系统和景观等水平上对生物多样性进行长时序、多层次的全面监测与系统研究,支撑全国典型区域重要类群中长期变化态势分析,并入选了2021年10月国务院发布的《中国的生物多样性保护》白皮书,为我国生物多样性保护战略提供了多样化的信息服务与决策支撑。目前,我国政府将生物多样性保护上升为国家战略,正在建设以国家公园为主体的自然保护地体系,并把生物多样性保护纳入各地区、各领域中长期规划。为进一步支撑生物多样性治理能力、深化全球多样性保护合作,我国生物多样性监测亟需在监测规范、数据标准、信息综合等方向谋求更大发展,在生物多样性格局、变化预测等研究方向发挥引领作用。为此,本文以全球典型的生物多样性监测网络为代表,综述了生物多样性监测的发展与进程,并聚焦Sino BON监测和研究工作的进展,展望中国生物多样性监测的未来发展趋势。

1 全球生物多样性监测网络的相关进展

1.1 全球生物多样性监测网络

在《生物多样性公约》爱知生物多样性目标(2011–2020生物多样性战略规划, www.cbd.int/sp)的推动下,生物多样性监测网络在全球、区域、

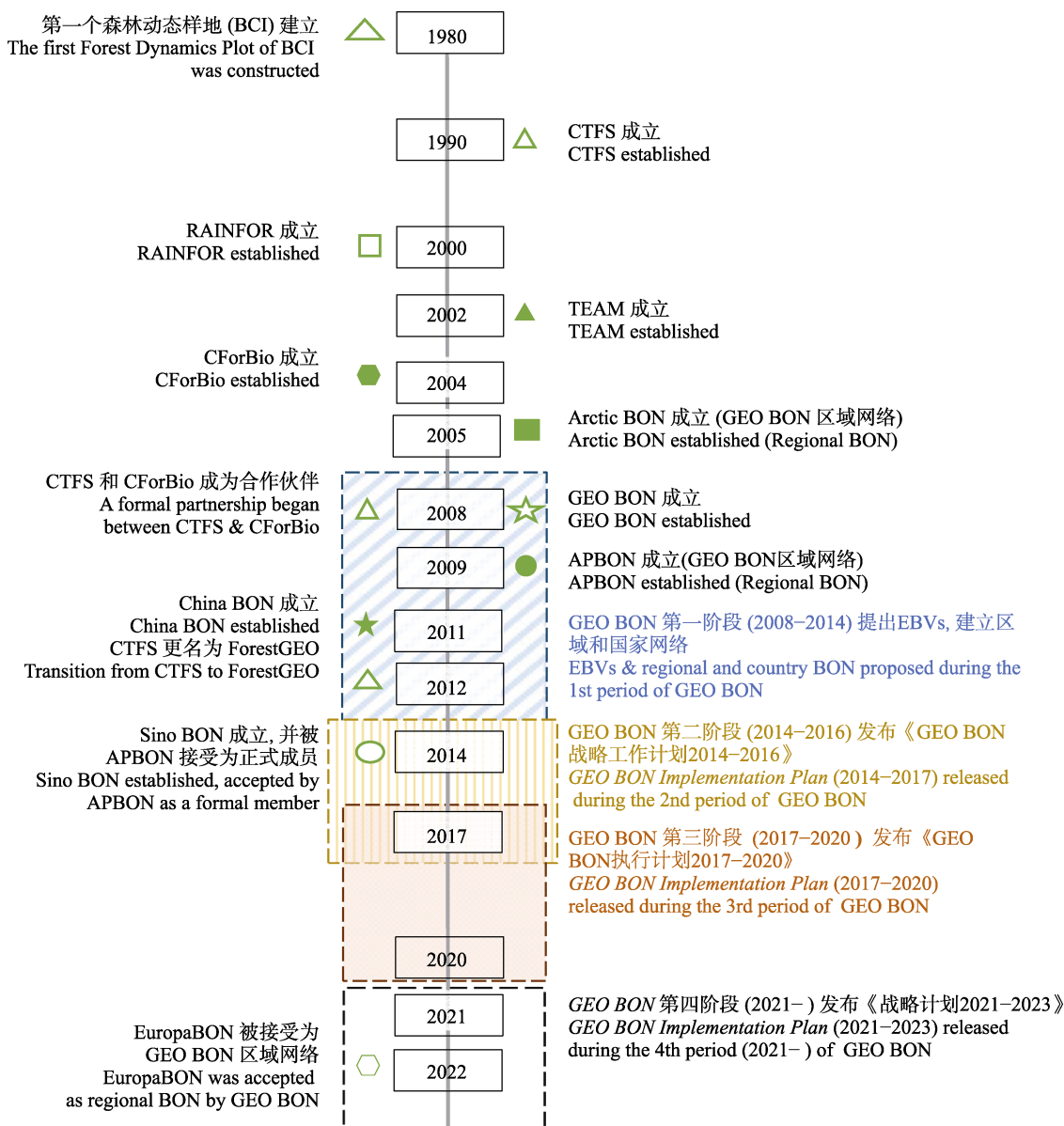


图1 全球生物多样性监测网络发展史。CTFS: 热带森林科学中心; RAINFOR: 亚马逊森林清查网络; TEAM: 热带生态评估与监测网络; CForBio: 中国森林生物多样性监测网络; ForestGEO: 全球森林监测网络; Sino BON: 中国生物多样性监测与研究网络; GEO BON: 对地观测组织-生物多样性观测网络; APBON: 亚太生物多样性监测网络; Arctic BON: 北极生物多样性观测网络; EuropaBON: 欧洲生物多样性监测网络。

Fig. 1 Timeline of history of global biodiversity monitoring network. CTFS, Center for Tropical Forest Science; RAINFOR, Amazonian Forest Inventory Network; TEAM, Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network; CForBio, Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network; ForestGEO, The Forest Global Earth Observatory; Sino BON, China Biodiversity Observation and Research Network; GEO BON, The Group on Earth Observations-Biodiversity Observation Network; APBON, Asia Pacific Biodiversity Observation Network; Arctic BON, Arctic Biodiversity Observation Network; EuropaBON, Europa Biodiversity Observation Network.

国家尺度快速发展。

对地观测组织-生物多样性观测网络(GEO BON) 2008年在联合国生物多样性公约缔约方大会(CBD COP)倡议下组织成立, 旨在为决策部门和学术界提供生物多样性观测和相关服务(Scholes et al, 2008)。截至目前, GEO BON在全球

有2,000多个成员, 设有秘书处和7个工作组, 已成为地球观测组织(GEO)的旗舰组织之一。GEO BON提出“核心生物多样性指标”(EBVs)及其概念框架, 提高了全球生物多样性观测能力, 协调全球生物多样性监测战略, 动态评估生态系统结构和功能(Navarro et al, 2017)。在此基础上, 以支

撑全球生物多样性和生态系统服务的有效管理和政策为目标,进一步提出了融合生物多样性观测、遥感数据和模型的全球生物多样性变化指标,促进对于地方、国家和全球空间尺度的生物多样性变化的理解(GEO BON's 2025 Vision Statement and Goals, <https://geobon.org/about/vision-goals/>)。

全球森林监测网络(ForestGEO, <https://www.forestgeo.si.edu>)成立于1980年,依托美国史密森热带研究所管理,目标是建立和维持全球大型森林动态样地网络及相关监测,研究森林生物多样性、生态、进化和保护,探究其对全球生态系统服务功能的影响,为森林保护与利用的相关政策制定和管理提供科学支持(Davies et al, 2021)。ForestGEO与全球100多家研究机构合作,在美洲、非洲、亚洲、欧洲、大洋洲的28个国家建立了74个森林动态样地,覆盖了全球主要森林类型(Anderson-Teixeira et al, 2015),总面积大约1,900 ha,监测植物达13,000种,占全球已知植物的20%,个体数超过700万株,结合对生物(如节肢动物)和非生物(如土壤)等驱动因素的监测,为全球森林生态研究提供平台(Davies et al, 2021)。此外,ForestGEO引领了森林植物的监测规范和数据的标准化,促进了数据共享和样地间的比较研究,并通过对样地研究人员培训,提升了网络的科学研究能力。截至目前,ForestGEO已发表学术论文1,400多篇,在物种共存和多样性以及生态系统功能研究领域做出了突出的贡献(Davies et al, 2021)。

热带生态评估与监测网络(Team, <http://www.teamnetwork.org>)建于2002年,由保护国际、密苏里植物园、史密森研究院和野生生物保护区学会共同发起(Baru et al, 2013),旨在建立热带雨林生物多样性预警系统。TEAM是第一个标准化的全球监测网络,联合了15个国家80多个学术机构和地方合作伙伴,以17个样地为平台,制定了标准化的监测规范,如陆生脊椎动物监测规范(<http://www.teamnetwork.org>)和交叉区监测规范(Zone of Interaction Protocol),对脊椎动物的群落现状、变化及其驱动因素进行监测(Jansen et al, 2014),以期回答气候变化和土地利用变化对全球、区域和局域尺度生物多样性的影响。TEAM

采用标准化的方法来采集生物多样性、气候和土地利用变化等近实时数据,获取目标物种和群落在空间和时间上的变化驱动因素数据,从而提出生物多样性指标,服务于如爱知生物多样性目标等全球履约行动(Rovero & Ahumada, 2017)。

1.2 区域生物多样性监测网络

作为“网络的网络”(network of networks)(Scholes et al, 2012),GEO BON大力鼓励国家和地区成立不同规模的子网络,以逐步实现全球水平的生物多样性监测,并均衡区域、国家和全球尺度的角色定位。

(1) 亚太生物多样性监测网络(APBON, <http://www.esabii.biodic.go.jp/ap-bon/index.html>)是GEO BON的区域网络,2009年由日本名古屋大学召开的亚太地区生物多样性观测联网行动国际研讨会发起,受到日本环境部支持,涵盖了亚太地区大部分国家。APBON先后发布了《APBON行动计划2012–2015》(Yahara et al, 2014)和《战略计划2020–2030》(Takeuchi et al, 2021),以工作组和研讨会的形式推动APBON的发展,并发动日本、韩国、中国等亚洲国家在国家尺度建立生物多样性观测网络。

(2) 极地生物多样性监测项目(CBMP, <http://www.cbmp.is/>)于2005年由北极理事会北极动植物保护工作组发起,关注泛北极区域的主要生态系统,并建成北极生物多样性观测网络(Arctic BON),促进北极生物多样性的发现、认知、预测和交流,反映北极重要生物多样性变化趋势。

(3) 欧洲生物多样性监测网络(EuropaBON, <https://europabon.org/>)于2022年5月被GEO BON接受为正式区域网络,旨在汇总欧洲开展的各类生物多样性与生态系统服务监测,评估当前生物多样性监测成效,分析监测空缺、 workflow瓶颈及不同监测方案的成本效益,整合监测数据以支持政策决议(Pereira et al, 2022)。

除上述GEO BON的区域网络外,还有一些全球、区域或国家水平的专题监测网络的建设也颇具成效,如全球珊瑚礁监测网络(GCRMN, <https://www.icriforum.org/gcrmn>)、全球高山环境观察研究倡议(GLORIA, <https://www.wsl.ch/en/projects/loria.html>)、欧洲蚜虫监测网络(EXAMINE,

<https://www.rothamsted.ac.uk/examine/>)、英国蝴蝶监测网络(<https://www.ukbms.org/>)等, 以及GEO BON的专题监测网络, 如海洋生物多样性观测网络(MBON)、淡水生物多样性观测网络(FWBON)和土壤生物多样性观测网络(Soil BON)。

瑞士、英国、法国、加拿大、日本等国也陆续建立了全国性的监测计划, 用于监测整个国家所有层次的生物多样性变化。上述全球、区域和国家的生物多样性监测网络在设计 and 运行上值得认真研究和效仿。中国是世界上生物多样性最丰富的国家之一, 是世界上唯一具备几乎所有生态系统类型的国家。中国监测起步于20世纪80年代末, 陆续在国家尺度上建立了针对生态系统和物种的长期监测网络。中国科学院于1988年建立中国生态系统研究网络(CERN), 该网络对我国生态系统开展长期定位研究, 成为生态系统与全球变化科学研究以及自然资源利用与保护研究的野外科技平台。2004年, 中国科学院开始牵头建设中国森林生物多样性监测网络(CForBio), 目前CForBio已经是ForestGEO最活跃的组成部分, 在此基础上于2013年开始建设中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)(马克平, 2015)。生态环境部南京环境科学研究所于2011年牵头建立中国生物多样性观测网络(China BON), 搭建了包括4个子网(兽类网、鸟类网、两栖类网和蝶类网), 以及440个监测点和9,000条样线的监测体系。国家林业和草原局建立了森林、湿地、荒漠生态系统定位研究网络构成的生态系统观测与研究网络, 其中, 森林资源清查体系已有40余年历史, 已经在全国建立了41.5万多个清查样地。

2 中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)相关进展

2013年, 中国科学院在CForBio的基础上, 按照“科学规划、统一布局”的原则启动建设“中国生物多样性监测与研究网络”(Sino BON)。Sino BON旨在形成长期稳定的监测网络系统, 目前已建成10个专项网对动植物和微生物进行监测, 并建立了以数据标准与汇交、近地面遥感为核心的综合监测中心。Sino BON包括位于我国主要生态系统和环境梯度的30个监测主点和60个监测辅点,

已成为从地下、地面到森林林冠的多尺度、多类群(功能群)以及多营养级相互作用为重点的监测与研究平台(图2), 为在国家水平上理解生物多样性的变化趋势及驱动因素, 分析生物多样性维持机制以及生物多样性保护与生物资源的可持续利用提供强有力的科技支撑。2014年, Sino BON被APBON和GEO BON正式接受成为其成员网络。在专项网设计框架方面, 如科学目标、总体设计、监测内容方法指标等方面, 《生物多样性》期刊已组织“中国生物多样性监测与研究网络”专题分别介绍了森林生物多样性监测专项网(米湘成等, 2016)、草原荒漠植物多样性监测专项网(郭柯等, 2016)、内陆水体鱼类多样性监测专项网(刘焕章等, 2016)、土壤动物多样性监测专项网(潘开文等, 2016)、土壤微生物多样性监测专项网(李香真等, 2016)、两栖爬行动物多样性监测专项网(李成等, 2017)、兽类生物多样性监测专项网(肖治术等, 2017)、林冠生物多样性专项网(沈浩等, 2017)以及近地面遥感(郭庆华等, 2016a, b)等专项网的工作进展, 故本文重点聚焦近年突出进展。

2.1 典型生物类群的网络化监测能力建设

Sino BON选取典型的生物类群开展全国网络化监测, 在我国典型植被分布区域设立森林、草原/荒漠植物多样性监测, 以及兽类、鸟类、昆虫、两栖爬行类、淡水鱼类、土壤动物、土壤微生物的交叉研究站点。在我国8个不同纬度的森林监测点设置塔吊, 为Sino BON建设了独具特色的林冠生物多样性监测网络, 监测全球研究薄弱的森林林冠生物多样性。针对关键生物类群的分布与迁徙特点, 建设辅助监测样地, 形成全国尺度的监测网络。

在植物多样性监测方面, CForBio自2004年开始建设, 目前沿纬度梯度已建立了24个大型森林动态监测样地和50多个面积1-5 ha的辅助样地, 是全球第一个具有完整纬度梯度的森林监测研究网络。CForBio结合近地面遥感平台、林冠网塔吊平台, 以及传统的生物多样性观测, 逐渐形成天-空-地一体化监测体系(Mi et al, 2021); 与动物和微生物多样性监测专项网合作, 打造成为了多学科交叉的生物多样性科学综合研究平台, 探究典型地带性森林的生物多样性维持机制及全球气候

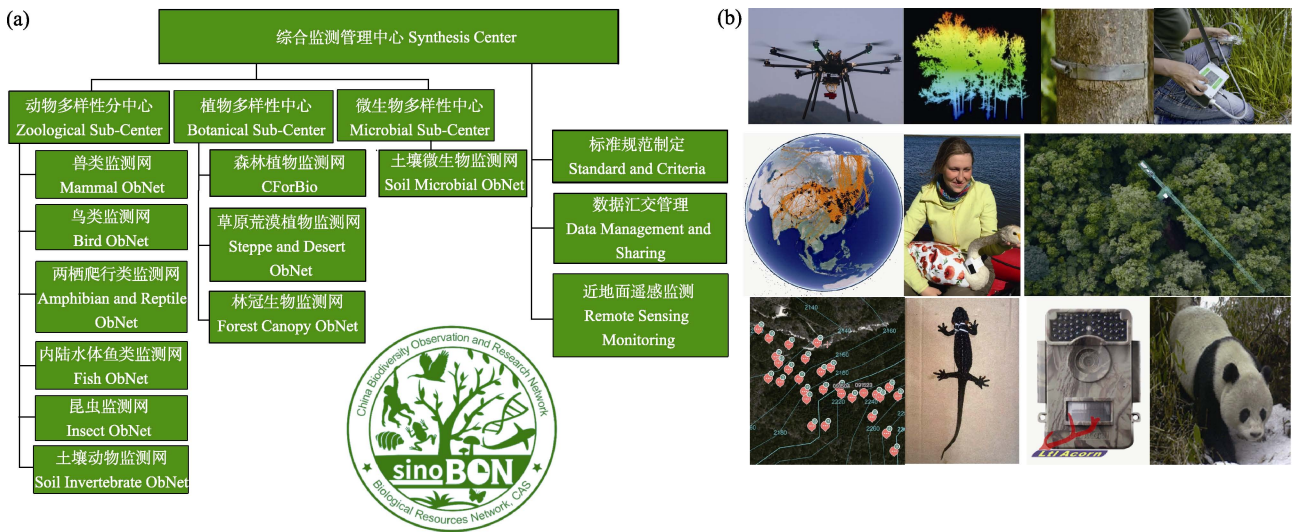


图 2 Sino BON 10 个专项网(a)在全国 30 个主点 60 个辅点对物种、群落和生态系统的动态变化以及多营养级之间互作进行监测, 并通过使用近地面遥感的无人机、测量树木生长的生长环、用于迁徙鸟类的卫星追踪器、用于林冠生物多样性监测的森林塔吊、用于两栖动物的无线电全频跟踪定位仪、用于哺乳动物和地栖鸟类监测的红外相机等设备打造了天-空-地一体化、长时序自动化监测的体系(b)。

Fig. 2 An illustration of how Sino BON is organized for monitoring dynamics of species and ecosystems and multiple trophic interactions through cooperation among the 10 subnetworks (a), and through the use of UAVs for near-ground remote sensing, growth rings for measuring tree growth, satellite trackers for migratory birds, forest tower cranes for canopy biodiversity monitoring, radio full-frequency tracking locators for amphibians, and infrared cameras for mammal and terrestrial bird monitoring to build a sky-ground integrated and long-term automatic monitoring system (b).

变化与人类活动对生物多样性变化的效应, 同时对重大生态保护工程生物多样性保护成效进行评估。草原生态系统是我国北方重要的生态屏障, 草原荒漠植物多样性监测专项网在草原/荒漠植被主要群系的典型地段建立植物模式群落监测固定样方, 定期复查, 统一描述规范, 新建植物生长动态观测平台、植被盖度观测平台、根系观测平台, 在物种/群落水平上实现长期自动观测, 长期监测草原荒漠植物多样性变化。

在动物和土壤微生物多样性监测方面, 相应的专项网在森林和草原多样性监测样地内开展了兽类、两栖爬行类、昆虫和土壤动物的多样性监测。尤其是以自动化长时序设备为代表的监测能力提升, 促进了生物多样性研究。(1)兽类生物多样性监测专项网建设了以红外触发相机为核心技术的监测站点, 在全国30个代表性森林(自然保护区)中按公里网格单元分别设置了30–200台红外相机, 并参与制定《全国野生动物自动相机法调查监测技术规程细则》(2017), 推动了全国大型动物监测网络的规范化、标准化监测建设, 为野生动物动态评估和科学保护提供关键科学数据和

决策依据。(2)两栖爬行动物多样性监测专项网利用射频电子标签阅读器、鸣声自动记录仪、无线电全频跟踪定位仪等设备重点开展两栖爬行动物个体、种群和群落水平的长期监测和调查工作。(3)昆虫生物多样性监测专项网利用飞行阻断器列阵、太阳能吸虫塔、人工蜂巢列阵和马来氏网列阵等设备对地表和林冠的昆虫种类和数量进行长期监测。(4)土壤微生物多样性监测专项网, 采用现代高通量测序技术、生物信息学技术和传统的微生物学方法, 对不同植被类型的土壤微生物及典型森林系统中的大型真菌组成、多样性的时空分布等开展长期定点监测。(5)针对鸟类、鱼类等关键生物类群的分布与迁徙特点: 鸟类生物多样性专项网通过卫星追踪技术的应用, 对全球最受威胁的迁徙路线东亚-澳大利西亚(East Asia-Australasia)迁徙路线开展迁徙鸟类迁徙规律的监测与研究, 设立16个国际监测点和38个国内监测点, 监测63种候鸟的2,569个个体的迁徙, 填补了国外合作监测位点的空白; 同时利用鸟类鸣声记录仪等设备开展山区留鸟沿海拔带分布及变化监测。(6)内陆水体鱼类多样性监测专项网在七大流

域选取重点区域,运用水下机器人视频追踪、鱼探仪无线探测等先进监测技术,针对重要水域的指示性鱼类开展鱼类数量、个体大小、遗传多样性、早期资源量及其生存环境因子等内容的监测。(7)综合中心近地面遥感平台通过探索利用近地面遥感和卫星遥感技术,为三维生境、生物多样性与生产力的关系等研究带来了新技术和新方法,实现生物多样性信息的跨尺度监测。通过研制低成本的无人机激光雷达技术,实现了树高、覆盖度、叶面积指数和地上生物量等三维生境参数准确获取(Guo et al, 2017; Hu et al, 2021),降低了三维生境监测门槛。

近几年,在Sino BON的推动下,浙江钱江源森林生物多样性野外科学观测研究站、秦岭大熊猫金丝猴生物多样性野外科学观测台站、云南丽江森林生物多样性野外科学观测研究站已被正式批复成为国家级野外台站,赤水河珍稀特有鱼类保护与水生生物多样性观测研究站已被批复成为中国科学院生物多样性野外台站。

为进一步推动相关人员科研能力提升,在全国范围内和相关自然保护区开展了“激光雷达森林生态应用培训班”“野生动物多样性监测学术研讨会暨红外相机技术培训”“中国生物圈保护区生物多样性监测培训班”“陕西自然保护区红外相机数据分析培训班”等不同层次的监测技术培训和“CForBio讲坛”“Sino BON-Mammal全球变化与野生动物交叉科学前沿论坛”等专业学术论坛,累计超过100次,参与人数达10,000余人次。

2.2 监测数据交汇与共享

在数据标准规范和综合信息平台建设方面,Sino BON设立综合监测管理中心,组织标准规范制定、信息管理平台建设以及与近地面遥感监测的相关工作(附录1)。

监测技术规范和数据质量控制是实现网络化合作的重要保障,随着长时序自动监测设备在生物多样性监测中的应用普及,相应的技术规范需求日益凸显。Sino BON针对主要生物类群多样性监测的内容和特点,集成了监测经验与专家意见,涵盖传统人工调查技术与新兴技术的监测规范,编写了规范化的监测和数据质量控制的技术手册,以期推动国内国际生物多样性监测与研究的规范

化、网络化的合作(将由高等教育出版社出版)。

监测数据共享是实现网络化研究的重要保障,是实现跨团队、跨研究机构、跨研究领域合作的重要支撑条件。Sino BON结合综合服务与生物类群特色的需求,分别设立综合集成式的数据平台与专业特色数据库。综合数据平台旨在实现所有生物类群数据资源汇聚、数据产品加工分析以及数据服务的一站式体系。专业特色数据库侧重于设备原始数据或人工观测数据的存储与整合,经过质量控制的数据集汇聚于综合平台。目前,综合数据平台(<https://bon.plantplus.cn>)已集成441个元数据,记录总数达964万条,包括在大兴安岭、小兴安岭、长白山、神农架、古田山、鼎湖山、哀牢山、西双版纳等多个典型森林地带性站点开展三维生境监测并获取的大量无人机影像与激光雷达数据。在专业化平台建设方面,兽类生物多样性监测专项网组织研发兽类多样性监测的图像数据管理系统CameraData (<http://www.gscloud.cn/cameradata/>),已积累图像600多万张,涉及兽类110多种,鸟类370多种。此系统为所有上传的图像数据建立了规范的分析标准,实现了网络化管理和远程共享,并按监测区域和类群(物种)建立多种类型的数据库、图片库和物种分布地图等,在全国尺度上集成了我国众多重要大中型动物的分布和种群数据,为以国家公园为主的自然保护地体系建设提供了科学决策依据(肖治术等, 2017)。鸟类生物多样性专项网主持建立了亚洲最大的鸟类实时在线监测系统和数据库,整合63种候鸟、2,569个个体、40多亿条迁徙数据,建立了目前东亚-澳大利西亚迁徙路线的最全数据库,深度参与全球生态环境治理奠定了数据基础。土壤微生物多样性专项网建设微生物组数据库(<https://egcloud.cib.cn>),收集环境样品中的高通量测序数据及其与样品相对应的环境因子数据,为大尺度下微生物多样性研究提供了优质数据源。

2.3 网络化监测支撑前沿科学发现

Sino BON依托CForBio综合研究平台,使用近地面遥感、卫星追踪、分子生物学等先进技术,在多种生物类群的生物多样性格局、变化驱动机制以及多样性评估等方面取得了突出的成果。

(1)在植物多样性监测研究工作中,以

CForBio为代表, 通过长期观测和控制实验的数据, 为群落生物多样性维持机制带来了新的认知。CForBio在对幼苗长期监测的基础上, 发现幼苗的存活率不仅由病菌决定, 而且是由病菌和有益菌类相互作用共同决定, 这拓展了Janzen-Connell假说, 成功破译了亚热带森林生物多样性维持“密码”(Chen et al, 2019); 在温带森林中, 幼苗的存活率主要由真菌决定, 同时植食性昆虫和植物的耐阴性也有影响(Jia et al, 2020)。控制实验基于江西新岗山10年20万棵树木的生物多样性-生态系统功能(BEF)长期控制实验发现, 即使在生物多样性较高的亚热带森林中, 生态系统功能也随生物多样性的增加而增加(Huang et al, 2019); 同时, 38个重要功能性状表征的功能多样性更好地反映BEF关系, 这项研究在拓展BEF假说的同时, 为森林恢复提供了高生态系统功能的“功能混搭”法则(Bongers et al, 2021)。

(2)动物多样性监测方面, 野生动物遥测技术在过去10余年有了长足的发展, 能够采集并回传鸟类等陆生和水生动物行为的高频率和高精度数据, 为动物年生活周期的时空分布、迁徙规律、日活动时间和能量消耗等重要行为模式提供了基础数据。兽类生物多样性监测专项网利用红外相机技术获取了陆生大中型兽类多样性和珍稀物种种群监测数据, 在种群和群落动态、珍稀物种保护、人类活动影响以及物种间相互作用等方面取得了一些重要进展。例如, 揭示了人类活动对同域食肉兽的占域分布以及群落结构和功能有重要影响(Li et al, 2018, 2020a, b), 并可导致哺乳动物功能多样性急剧减少和夜行性行为显著改变(Li et al, 2022)。同时, 红外相机技术为中缅边境地区极度濒危的缅甸金丝猴(*Rhinopithecus strykeri*)的种群恢复和跨境保护提供了关键数据支撑(Chen et al, 2022)。在食果动物与植物种间互作研究方面, 揭示了森林演替梯度对啮齿动物与种子互作网络结构和功能的影响(Yang et al, 2018), 明确了物种功能性状和分布范围在种子扩散集合网络功能维持中的关键作用(Li HD et al, 2020)。

昆虫生物多样性监测专项网主要聚焦于重要昆虫类群(如植食性昆虫、传粉昆虫、地表甲虫、

蚜虫、寄生性昆虫等), 通过多种收集方法和设备描述昆虫物种多样性, 为了解昆虫多样性的基本组成和动态变化及其关键影响因素提供了新的视角。通过对高黎贡山地区蝴蝶物种多样性系统监测, 厘清了蝴蝶多样性随海拔、生境和季节变化的模式, 发现自然保护区中蝴蝶物种数及多样性指数均高于边缘交错带及农业种植区, 为加强区域物种多样性监测、保护生物多样性提供了科学依据(易浪等, 2021)。在BEF控制试验基地的植食性鳞翅目幼虫多样性研究中发现鳞翅目植食者的多度在很大程度上间接调控植物多样性对植食者的多样性的正向作用; 寄主植物的功能属性和系统发生组成在植物-植食者的互作网络中具有重要作用; 并揭示了森林系统中植食性昆虫共存模式的一般机制: 鳞翅目的系统发生关系、宿主植物的功能性状和多样性、空间尺度均对植食者共现有着重要影响(Wang MQ et al, 2019, 2020, 2022)。对热带雨林和橡胶林中种子筑巢蚂蚁的多样性研究发现, 环境资源异质性在塑造蚂蚁多样性形成中起着重要作用, 资源多样性的降低会导致蚂蚁多样性的丧失, 并最终影响该地区的生态系统功能(Miao et al, 2022)。

将监测和遥感数据结合, 或监测数据与遗传数据的结合, 推动了动物栖息地选择机制、迁徙驱动机制等经典和前沿生态学研究, 并催生了“运动生态学”(Movement Ecology)这一新兴学科, 在行为生态学研究创新的同时, 服务于动物保护关键区域识别、全球航空安全保障和野生动物传播疾病及时预警等重大需求。如鸟类生物多样性监测专项网基于鸟类遥测数据证实了野生雁类受困于长江湿地(Yu et al, 2017), 证明了“驱动鸟类迁徙的绿色波浪理论”不具普适性(Wang et al, 2018), 发现中国东北是东亚迁徙路线最重要的停歇地、俄罗斯远东的泰加林是水鸟迁徙的天然屏障(Wang X et al, 2019)。获得了东亚大型水鸟的迁徙路线, 并确定了种群分布范围, 结合长期监测的数据, 获得了东亚大型水鸟的种群趋势; 针对下降种群, 提出了具体的保护措施, 并强调了自然湿地保护和修复的重要性(Cao et al, 2020a, b; Chen et al, 2021; Xi et al, 2021; 嘎日迪等, 2022)。为进一步阐明水鸟栖息地的特征, 开展了水鸟栖

息地选择的研究,发现鸟类在干旱区选择每年固定的湿地,而不是其他不可预测的土地覆被类型(Meng et al, 2020);在长江流域,选择鄱阳湖、洞庭湖等具有更大涨落区的大湖,水鸟在涨落区停留的时间与涨落区面积成正比,与湖泊的水域面积无关,涨落区面积越大,停留时间越长,反之则短(Jia et al, 2018; Meng et al, 2019, 2020);我国作为亚洲水鸟重要的停歇地和越冬地,利用6条大河流域和江苏沿海湿地支持了20多个国家的迁徙水鸟,因此要优先在这些区域开展湿地生态系统的保护和生态恢复工作(曹垒等, 2021)。结合遥感和基因组学信息,发现了北极游隼(*Falco peregrinus*)迁徙路线的主要形成原因和长距离迁徙关键基因(Gu et al, 2021)。在两栖爬行动物的研究中,应用简化基因组技术发现中国大鲵(*Andrias davidianus*)其实包含5–8个支系,这一发现对中国大鲵的针对性保护具有重大指引作用(Yan et al, 2018)。根据对古田山大鲵种群的监测和研究证实:放归个体由4个已知的支系组成,而它们大多数并非来自当地种群,这样的放归会导致原生种群遗传污染和远交衰退,这提示中国大鲵的放归计划、人工养殖产业管理等需做相应的科学化调整(Shu et al, 2021)。

(3)土壤微生物多样性监测专项网对我国南北热量梯度下典型森林生态系统中建立的大型固定样地的土壤真菌多样性开展了研究,揭示了真菌多样性的分布格局与群落构建机制,其中土壤真菌的多样性主要受到植物多样性和土壤性质的影响,而真菌群落组成受到植物群落、土壤、空间距离和气候因子的影响(Ji et al, 2019; Zheng et al, 2021)。在长白山垂直带谱上的调查发现,土壤细菌和真菌多样性随海拔的变化与植物表现出不同的趋势,其中土壤pH是驱动微生物多样性变异的关键因子(Shen et al, 2013, 2014)。

(4)综合中心近地面遥感平台在样地尺度上,利用激光雷达数据探讨了古田山森林大样地不同演替阶段下森林冠层的结构多样性和生产力关系的生态学机制,并发现林冠结构多样性对森林生产力具有重要影响,估算次生林碳固存速率时应同时考虑叶面积和冠层结构多样性(Yi et al, 2022)。在区域尺度上,基于从温带到热带区域等

8个森林大样地的激光雷达高度数据,探讨了局地最大树高的限制因素,并发现从温带到热带区域当地最大树高从温度限制转变成成为水分限制(Wang BJ et al, 2022a)。在全国尺度上,结合全国不同森林类型的无人机激光雷达、星载激光雷达数据,发展了基于深度学习指导的插值方法并绘制了全国30 m分辨率森林冠层高度分布图(Liu et al, 2022),为生物多样性研究提供了基础数据。

(5)生物多样性监测也为生物多样性编目提供了数据基础,发表新物种包括版纳丝蟾(*Plokiophiloides bannaensis*) (Luo et al, 2021)、无凹带蜉金龟(*Airapus rakovici*) (Král et al, 2021)、叶氏掌突蟾(*Leptobranchella yeeae*) (Shi et al, 2021)、攀枝花脊蛇(*Achalinus panzhihuaensis*)和杨氏脊蛇(*A. yangdatongi*) (Hou et al, 2021)、九寨蝮(*Gloydus lateralis*) (Zhang et al, 2022)等。两栖爬行动物多样性专项网组织全国同行拟定中国两栖动物名录,采用IUCN区域评估的规则评估了我国两栖动物生存状况,2021年《中国生物多样性红色名录:脊椎动物(第四卷)两栖动物》(上、下册)出版(江建平和谢锋, 2021)。

2.4 相关社会影响

生物多样性保护已上升为国家战略,我国正在建设以国家公园为主体的自然保护地体系,Sino BON围绕国家战略、行业部门、地方政府、媒体大众的需求开展了一系列支撑服务。

(1)服务《生物多样性公约》缔约方大会第十五次会议(COP15)系列宣传。组织和参与了系列宣传和服务活动,包括围绕2020后全球生物多样性框架等的战略研究,在*National Science Review*、《生物多样性》等刊物分别组织了“生态文明:人与自然关系新认知”专题、“生物多样性公约COP15”专辑等;参与了COP15昆明主场馆举办的中国科学院生物多样性成果展和成果发布会;Sino BON科研人员在部长级圆桌会议上发言,并在“生态文明论坛”作主题报告,就推动保护和可持续利用生物多样性的能力建设提出了建议;接受中央广播电视总台《中国在行动》特别节目、新华社独家、CGTN(中国国际电视台)等多家媒体专访,解读生物多样性保护相关政策和目标;Sino BON的多项研究成果获*Nature*官网报道,

在世界舞台宣传和展示了我国生物多样性研究的进展。

(2)支撑国家公园和自然保护地监测能力提升。钱江源国家公园是中国首批建立的10个国家公园体制试点区之一,建立了针对保护地管理有效性的评估指标体系,以及相应的生物多样性综合监测平台,通过钱江源国家公园的管理有效性评估发现,开展跨区合作以保护毗邻地区的常绿阔叶林和濒危动物栖息地,是提高钱江源国家公园保护有效性的关键措施。在车八岭国家自然保护区建立了首个“中国生物圈保护区野生动物智能监测示范保护区”,联合中国科学院计算机网络信息中心等科研单位研发了陆生大中型哺乳动物为主的自动监测、实时传输、智能识别和云存储等关键功能为一体的野生动物监测云服务平台,为以国家公园为主体的自然保护地科研监测技术体系建设提供了示范基地,为野生动物动态评估和科学保护提供了关键科学数据和决策依据。

(3)面向大众传播生物多样性研究最新成果,宣传生物多样性保护理念。Sino BON监测成果获得来自ScienceNews、CCTV、新华社、人民日报、光明日报、青海卫视、科技日报、西宁晚报、新京报等中外和地方媒体的关注和报道;《西藏两栖爬行动物:多样性与进化》(车静等,2020)获得“全国优秀科普作品”奖;古田山样地培训20个亚太区国家和地区的1,500余名汇丰银行员工;入选为国家林业和草原局三亿青少年进森林研学教育活动基地。

3 趋势与展望

为进一步支撑生物多样性治理能力、深化全球多样性保护合作,我国的生物多样性监测亟需在监测技术、监测区域、数据标准、综合信息平台方向谋求更大的发展,包括数据和技术的标准化、统一化,监测区域的多样化等。

3.1 加强监测新技术和新方法的集成应用和示范,提升综合监测和研究能力

长时序、多尺度的监测技术发展与推广应用仍是生物多样性监测技术的重要发展方向。当前,Sino BON在近地面遥感的应用方面还局限于单个站点、单个时期、单个传感器的研究,如何长

期、有序地开展多站点、多类型的近地面遥感联网监测,融合多源、多时序的近地面遥感数据开展研究,构建生物多样性的遥感监测指标,实现动态监测是未来Sino BON在近地面遥感监测的主要发展方向。

自动化监测设备推动了野生大型兽类、迁徙鸟类的监测与创新研究,未来还需要进一步推动技术创新,包括红外相机技术的图像无线传输、人工智能物种识别和可视化分析等,真正实现实时监测和共享应用。野生动物遥测技术仍需降低采集终端的重量以覆盖小型物种,使用智能变频采集数据以满足不同的研究需求等,最终建立全球“动物物联网”,对地球动物及其生存环境进行实时监测,为研究、保护和环境教育提供多维度和高精度数据。

与此同时,代谢组学、系统发育基因组学、宏基因组学等微观生物学技术已广泛应用于土壤微生物的研究,并逐步应用于森林多样性研究,为生态学格局、生理生态过程、物种共存机制等研究提供了新窗口。在鱼类多样性、资源量、珍稀特有物种分布监测和调查中广泛地应用环境DNA技术,有望在未来与先进的生态模型和遥感技术结合,提高鱼类资源调查在时空尺度上的广度和精度,实现数字化、智能化及大尺度的全面普查和在线实时自动化监测,革新鱼类资源监测体系和技术标准规范,将鱼类多样性保护工作推上一个新台阶。

3.2 推动联网监测规范和指标应用,建立动态评估机制

生物多样性数据采集的标准化对生物多样性的跨时空比较至关重要(Ahumada et al, 2011; Beaudrot et al, 2016)。GEO BON、生物多样性指标联盟(Biodiversity Indicators Partnership, BIP)和指标特设专家组为《2011–2020年生物多样性保护战略》建立了反映生物多样性产品和服务现状和变化的指标体系,状态指标、压力指标、响应指标和效益指标分别应用于评估保护战略及爱知生物多样性目标的进展。但目前全球生物多样性指标仍存在概念不清、在政策制定过程中无法理解或应用的问题(Rochette et al, 2019)。

未来生物多样性监测需要更明确的目标,尤

其是改变以生物多样性度量为核心的方式, 聚焦提升国际、国家战略决策的支撑能力。CBD秘书处和缔约方结合2020后全球生物多样性保护框架(GBF), 建立了评估生物多样性保护进展的指标体系以及相应的生物多样性状态变化和保护效果的监测框架, 确定了衡量生物多样性保护进展的标准, 建立目标和具体目标密切相关的全球生物多样性指标, 使GBF成为更富意义的生物多样性评估方式, 促进保护目标的实现(Jetz et al, 2022)。GEO BON提出了全球生物多样性变化指标, 包括生物多样性生境指数(Biodiversity Habitat Index, BHI)、全球生态系统恢复指数(Global Ecosystem Restoration Index, GERI)和物种保护指数(Species Protection Index, SPI)等8个指数, 其中SPI将为未来政策的制定提供科学支持(Jetz et al, 2022)。Sino BON也需结合2020后全球生物多样性保护框架和国家战略需求, 提出适合我国国情的监测指标体系。






3.3 完善生物多样性综合信息平台, 提升数据共享与服务

海量数据的整理整合和开放共享对于生物资源的研究、保护和利用至关重要。生物多样性大数据作为国家的重要战略生物资源, 已成为国际科技和产业竞争热点和战略制高点。在数据汇聚方面, 生物多样性长时序自动观测设备大大提升全方位长时序自动监测数据的获取能力, 可积累大量图像、声音以及三维点云等类型数据。例如, 红外相机的应用获取了千万张大中型兽类和鸟类图像, 动物鸣声监测技术积累了大量声音数据, 物候相机记录了长时序、多站点的植被物候图像, 近地面遥感设备记录了森林和草地三维结构数据。然而, 生物多样性监测数据却分散在不同数据库、组织以及个人仓储库中, 需要以更有效的形式将之联系起来。因此大量多源异构数据的存储、融合以及一站式的访问面临重大挑战。

在数据分析方面, 生物多样性数据类型多样、集成程度低, 物联网、5G和深度学习为代表的人工智能技术如何更便捷、更广泛地应用于海量生物多样性监测数据的收集、管理和挖掘? 在数据的标准化、算法的通用性、应用程序操作简单性方面仍有大量工作有待开展(郭庆华等,

2020), 从而实现基于人工智能的多源数据分析技术的创新应用, 通过公民科学、标准化监测网络以及自动化分析等基础设施建设来拓展未来生物多样性保护工作。另一方面, 遥感可从景观尺度甚至更大尺度监测生物多样性变化, 将遥感与实地采样、控制实验和监测数据相结合, 可以更全面、更广泛地实现生物多样性保护。

ORCID

吴慧  <https://orcid.org/0000-0003-2430-9689>
徐学红  <https://orcid.org/0000-0002-5998-3705>
肖治术  <https://orcid.org/0000-0002-1353-2394>
江建平  <https://orcid.org/0000-0002-1051-7797>
马克平  <https://orcid.org/0000-0001-9112-5340>

参考文献

- Ahumada JA, Silva CEF, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Martin E, McWilliam A, Mugerwa B, O'Brien T, Rovero F, Sheil D, Spironello WR, Winarni N, Andelman SJ (2011) Community structure and diversity of tropical forest mammals: Data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2703–2711.
- Anderson-Teixeira KJ, Davies SJ, Bennett AC, Gonzalez-Akre EB, Muller-Landau HC, Joseph WS, Kassim AR (2015) CTFSSForestGEO: A worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 21, 528–549.
- Baru C, Bhandarkar M, Nambiar R, Poess M, Rabl T (2013) Setting the direction for big data benchmark standards. *Selected Topics in Performance Evaluation and Benchmarking*. Springer, Berlin.
- Beaudrot L, Ahumada JA, O'Brien T, Alvarez-Loayza P, Boekee K, Campos-Arceiz A, Eichberg D, Espinosa S, Fegraus E, Fletcher C, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Jansen PA, Kumar A, Larney E, Lima MGM, Mahony C, Martin EH, McWilliam A, Mugerwa B, Ndongou-Hockemba M, Razafimahaimodison JC, Romero-Saltos H, Rovero F, Salvador J, Santos F, Sheil D, Spironello WR, Willig MR, Winarni NL, Zvoleff A, Andelman SJ (2016) Standardized assessment of biodiversity trends in tropical forest protected areas: The end is not in sight. *PLoS Biology*, 14, e1002357.
- Bongers FJ, Schmid B, Bruelheide H, Bongers F, Li S, von Oheimb G, Li Y, Cheng AP, Ma KP, Liu XJ (2021) Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1594–1603.
- Cao L, Deng XQ, Meng FJ, Fox A (2020a) Defining flyways, discerning population trends and assessing conservation challenges of key Far East Asian Anatidae species: An introduction. *Wildfowl, Special Issue 6*, 1–12.

- Cao L, Meng FJ, Zhang JJ, Deng XQ, Sawa Y, Fox AD (2020b) Moving forward: How best to use the results of waterbird monitoring and telemetry studies to safeguard the future of Far East Asian Anatidae species. *Wildfowl*, 6, 293–319.
- Cao L, Meng FJ, Zhao QS (2021) Understanding effects of large-scale development on bird migration and habitats through cutting edge avian monitoring techniques. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 36, 436–447. (in Chinese with English abstract) [曹垒, 孟凡娟, 赵青山 (2021) 基于前沿监测技术探讨大开发对鸟类迁徙及其栖息地的影响. *中国科学院院刊*, 36, 436–447.]
- Che J, Jiang K, Yan F, Zhang YP (2020) Amphibians and Reptiles in Tibet—Diversity and Evolution. Science Press, Beijing. (in Chinese)[车静, 蒋珂, 颜芳, 张亚平(2020)西藏两栖爬行动物: 多样性与进化. 科学出版社, 北京.]
- Chen L, Swenson NG, Ji NN, Mi XC, Ren HB, Guo LD, Ma KP (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 366, 124–128.
- Chen YX, Yu Y, Li C, Xiao ZS, Zhou GW, Zhang ZJ, Wang XW, Xiang ZF, Chang J, Li M (2022) Population and conservation status of a transboundary group of black snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus strykeri*) between China and Myanmar. *Zoological Research*, 43, 523–527.
- Chen YW, Yu YT, Meng FJ, Deng XQ, Cao L, Fox AD (2021) Migration routes population status and important sites used by the globally threatened black-faced spoonbill (*Platalea minor*): A synthesis of surveys and tracking studies. *Avian Research*, 12, 74.
- Davies SJ, Abiem I, Abu Salim K, Aguilar S, Allen D, Alonso A, Anderson-Teixeira K, Andrade A, Arellano G, Ashton PS, Baker PJ, Baker ME, Baltzer JL, Basset Y, Bissengou P, Bohlman S, Bourg NA, Brockelman WY, Bunyavejchewin S, Burslem DFRP, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chang-Yang CH, Chao KJ, Chao WC, Chapman H, Chen YY, Chisholm RA, Chu CJ, Chuyong G, Clay K, Comita LS, Condit R, Cordell S, Dattaraja HS, de Oliveira AA, den Ouden J, Detto M, Dick C, Du XJ, Duque Á, Ediriweera S, Ellis EC, Obiang NLE, Esufali S, Ewango CEN, Fernando ES, Filip J, Fischer GA, Foster R, Giambelluca T, Giardina C, Gilbert GS, Gonzalez-Akre E, Gunatilleke IAUN, Gunatilleke CVS, Hao ZQ, Hau BCH, He FL, Ni HW, Howe RW, Hubbell SP, Huth A, Inman-Narahari F, Itoh A, Janík D, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Jones FA, Kanzaki M, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Král K, Krizel L, Lao S, Larson AJ, Li YD, Li XK, Litton CM, Liu Y, Liu SR, Lum SKY, Luskin MS, Lutz JA, Luu HT, Ma KP, Makana JR, Malhi Y, Martin A, McCarthy C, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe H, Mi XC, Mitre D, Mohamad M, Monks L, Muller-Landau HC, Musili PM, Myers JA, Nathalang A, Ngo KM, Norden N, Novotny V, O'Brien MJ, Orwig D, Ostertag R, Papathanassiou K, Parker GG, Pérez R, Perfecto I, Phillips RP, Pongpattananurak N, Pretzsch H, Ren HB, Reynolds G, Rodriguez LJ, Russo SE, Sack L, Sang WG, Shue J, Singh A, Song GZM, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Swenson NG, Tan S, Thomas SC, Thomas D, Thompson J, Turner BL, Uowolo A, Uriarte M, Valencia R, Vandermeer J, Vicentini A, Visser M, Vrska T, Wang XG, Wang XH, Weiblen GD, Whitfeld TJS, Wolf A, Wright SJ, Xu H, Yao TL, Yap SL, Ye WH, Yu MJ, Zhang MH, Zhu DG, Zhu L, Zimmerman JK, Zuleta D (2021) ForestGEO: Understanding forest diversity and dynamics through a global observatory network. *Biological Conservation*, 253, 108907.
- Garidi, Fan SJ, Cao L, Zhang BX, Wang YX, Zhu BG, Dong SB, Sasin A, Zhao GRLT (2022) Migration strategy of the Bohai Bay wintering population of juvenile Oriental Storks (*Ciconia boyciana*). *Biodiversity Science*, 30, 21232. (in Chinese with English abstract) [嘎日迪, 樊淑娟, 曹垒, 张贝西, 王昱熙, 朱宝光, 董树斌, Sasin A, 赵格日乐图 (2022) 东方白鹤幼鸟渤海湾越冬群体的迁徙策略. *生物多样性*, 30, 21232.]
- Gu ZR, Pan SK, Lin ZZ, Hu L, Dai XY, Chang J, Xue YC, Su H, Long J, Sun MR, Ganusevich S, Sokolov V, Sokolov A, Pokrovsky I, Ji F, Bruford MW, Dixon A, Zhan XJ (2021) Climate-driven flyway changes and memory-based long- distance migration. *Nature*, 591, 259–264.
- Guo K, Liu CC, Pan QM (2016) Methods of observing typical plant communities in the Steppe and Desert Biodiversity Observation Network, Sino BON. *Biodiversity Science*, 24, 1220–1226. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 刘长成, 潘庆民 (2016) 中国草原/荒漠植物多样性监测网模式植物群落监测方案. *生物多样性*, 24, 1220–1226.]
- Guo QH, Jin SC, Li M, Yang QL Xu KX, Ju YZ, Zhang J, Xuan J, Liu J, Su YJ, Xu Q, Liu Y (2020) Application of deep learning in ecological resource research: Theories, methods, and challenges. *Scientia Sinica (Terrae)*, 50, 1354–1373. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 金时超, 李敏, 杨秋丽, 徐可心, 巨袁臻, 张菁, 宣晶, 刘瑾, 苏艳军, 许强, 刘瑜 (2020) 深度学习在生态资源研究领域的应用: 理论、方法和挑战. *中国科学: 地球科学*, 50, 1354–1373.]
- Guo QH, Liu J, Li YM, Zhai QP, Wang YC, Wu FF, Hu TY, Wan HW, Liu HM, Shen WM (2016a) A near-surface remote sensing platform for biodiversity monitoring: perspectives and prospects. *Biodiversity Science*, 24, 1249–1266. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 刘瑾, 李玉美, 翟秋萍, 王永财, 吴芳芳, 胡天宇, 万华伟, 刘慧明, 申文明 (2016a) 生物多样性近地面遥感监测: 应用现状与前景展望. *生物多样性*, 24, 1249–1266.]
- Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SX (2016b) Perspectives and prospects of

- unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016b) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. *生物多样性*, 24, 1267–1278.]
- Guo QH, Su YJ, Hu TY, Zhao XQ, Wu FF, Li YM, Liu J, Chen LH, Xu GC, Lin GH, Zheng Y, Lin YQ, Mi XC, Lin F, Wang XG (2017) An integrated UAV-borne lidar system for 3D habitat mapping in three forest ecosystems across China. *International Journal of Remote Sensing*, 38, 2954–2972.
- Hou SB, Wang K, Guo P, Chen JM, Yuan ZY, Che J (2021) Two new species and a new country record of the genus *Achalinus* (Reptilia: Squamata: Xenodermidae) from China. *Zootaxa*, 4950, 528–546.
- Hu TY, Sun XL, Su YJ, Guan HC, Sun QH, Kelly M, Guo QH (2021) Development and performance evaluation of a very low-cost UAV-lidar system for forestry applications. *Remote Sensing*, 13, 77.
- Huang YY, Chen YX, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Hardtle W, von Oheimb G, Yang XF, Liu XJ, Pei KQ, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen XY, Chesters D, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Fang JY, Fischer M, Guo LD, Guo DL, Gutknecht JLM, He JS, He CL, Hector A, Honig L, Hu RY, Klein AM, Kuhn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X, Tan MZ, Tang ZY, Trogisch S, Wang ZW, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang WH, Yu MJ, Yu XD, Zhang JY, Zhang SR, Zhang NL, Zhou HZ, Zhu CD, Zhu L, Bruelheide H, Ma KP, Niklaus PA, Schmid B (2019) Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362, 80–83.
- Jansen PA, Ahumada J, Fegraus E, O'Brien T (2014) TEAM: A standardised camera-trap survey to monitor terrestrial vertebrate communities in tropical forests. The 1st International Colloquium on Camera Trapping in Wildlife Management and Research, 263–270.
- Jetz W, McGowan J, Rinnan DS, Possingham HP, Visconti P, O'Donnell B, Londoño-Murcia MC (2022) Include biodiversity representation indicators in area-based conservation targets. *Nature Ecology and Evolution*, 6, 123–126.
- Ji NN, Gao C, Sandel B, Zheng Y, Chen L, Wu BW, Li XC, Wang YL, Lu PP, Sun X, Guo LD (2019) Late Quaternary climate change explains soil fungal community composition rather than fungal richness in forest ecosystems. *Ecology and Evolution*, 9, 6678–6692.
- Jia Q, Wang X, Zhang Y, Cao L, Fox AD (2018) Drivers of waterbird communities and their declines on Yangtze River floodplain lakes. *Biological Conservation*, 218, 240–246.
- Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Lin GG, Hao ZQ, Bagchi R (2020) Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. *Nature Communications*, 11, 286.
- Jiang JP, Xie F (2021) China's Red List of Biodiversity: Vertebrates. Science Press, Beijing. (in Chinese) [江建平, 谢锋 (2021) 中国生物多样性红色名录: 脊椎动物(第四卷)两栖动物. 科学出版社, 北京.]
- Král D, Lu YY, Bai M (2021) *Airapus rakovici* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini), a new species from Fujian, China. *Zootaxa*, 4920, 140–144.
- Li C, Xie F, Che J, Jiang JP (2017) Monitoring and research of amphibians and reptiles diversity in key areas of China. *Biodiversity Science*, 25, 246–254. (in Chinese with English abstract) [李成, 谢锋, 车静, 江建平 (2017) 中国关键地区两栖爬行动物多样性监测与研究. *生物多样性*, 25, 246–254.]
- Li HD, Tang LF, Jia CX, Holyoak M, Frund J, Huang XQ, Xiao ZS (2020a) The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird-plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23, 1252–1262.
- Li XY, Bleisch WV, Jiang XL (2018) Using large spatial scale camera trap data and hierarchical occupancy models to evaluate species richness and occupancy of rare and elusive wildlife communities in southwest China. *Diversity and Distributions*, 24, 1560–1572.
- Li XY, Bleisch WV, Liu XW, Hu WQ, Jiang XL (2020a) Human disturbance and prey occupancy as predictors of carnivore richness and biomass in a Himalayan hotspot: Drivers affecting carnivores richness and biomass. *Animal Conservation*, 24, 64–72.
- Li XY, Bleisch WV, Liu XW, Jiang XL (2020b) Camera-trap surveys reveal high diversity of mammals and pheasants in Medog, Tibet. *Oryx*, 55, 1–4.
- Li XY, Hu WQ, Bleisch WV, Li Q, Wang HJ, Lu W, Sun J, Zhang FY, Ti B, Jiang XL (2022) Functional diversity loss and change in nocturnal behavior of mammals under anthropogenic disturbance. *Conservation Biology*, 36, e13839.
- Li XZ, Guo LD, Li JB, Yao MJ (2016) Soil microbial diversity observation in China: Current situation and future consideration. *Biodiversity Science*, 24, 1240–1248. (in Chinese with English abstract) [李香真, 郭良栋, 李家宝, 姚敏杰 (2016) 中国土壤微生物多样性监测的现状和思考. *生物多样性*, 24, 1240–1248.]
- Liu HZ, Yang JX, Liu SW, Gao X, Chen YS, Zhang CG, Zhao K, Li XH, Liu W (2016) Theory and methods on fish diversity monitoring with an introduction to the inland water fish diversity observation in China. *Biodiversity Science*, 24, 1227–1233. (in Chinese with English abstract) [刘焕章, 杨君兴, 刘淑伟, 高欣, 陈宇顺, 张春光, 赵凯, 李新辉, 刘伟 (2016) 鱼类多样性监测的理论方法及中国内陆水体鱼类多样性监测. *生物多样性*, 24, 1227–1233.]
- Liu XQ, Su YJ, Hu TY, Yang QL, Liu BB, Deng YF, Tang

- H, Tang ZY, Fang JY, Guo QH (2022) Neural network guided interpolation for mapping canopy height of China's forests by integrating GEDI and ICESat-2 data. *Remote Sensing of Environment*, 269, 112844.
- Luo JY, Peng YQ, Xie Q (2021) First record of the cimicomorphan family Plokiophilidae (Hemiptera, Heteroptera) from China, with description of a new species of Plokiophiloides. *ZooKeys*, 1021, 145–157.
- Ma KP (2015) Biodiversity monitoring in China: From CForBio to Sino BON. *Biodiversity Science*, 23, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性监测网络建设: 从CForBio到Sino BON. *生物多样性*, 23, 1–2.]
- Meng FJ, Wang X, Batbayar N, Natsagdorj T, Davaasuren B, Damba I, Cao L, Fox AD (2020) Consistent habitat preference underpins the geographically divergent autumn migration of individual Mongolian common shelducks *Tadorna tadorna*. *Current Zoology*, 66, 355–362.
- Meng FJ, Li HB, Wang X, Fang L, Li XH, Cao L, Fox AD (2019) Size matters: Wintering ducks stay longer and use fewer habitats on largest Chinese lakes. *Avian Research*, 10, 27.
- Mi XC, Guo J, Hao ZQ, Xie ZQ, Guo K, Ma KP (2016) Chinese forest biodiversity monitoring: Scientific foundations and strategic planning. *Biodiversity Science*, 24, 1203–1219. (in Chinese with English abstract) [米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平 (2016) 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. *生物多样性*, 24, 1203–1219.]
- Mi XC, Feng G, Hu YB, Zhang J, Chen L, Corlett RT, Hughes AC, Pimm S, Schmid B, Shi SH, Svenning JC, Ma KP (2021) The global significance of biodiversity science in China: An overview. *National Science Review*, 8, nwab032.
- Miao BG, Peng YQ, Yang DR, Guénard B, Liu C (2022) Diversity begets diversity: Low resource heterogeneity reduces the diversity of nest-nesting ants in rubber plantations. *Insect Science*, 29, 932–941.
- Navarro LM, Fernández N, Guerra C, Guralnick R, Kissling WD, Londoño MC, Muller-Karger F, Turak E, Balvanera P, Costello MJ, Delavaud A, El Serafy G, Ferrier S, Geijzendorffer I, Geller GN, Jetz W, Kim ES, Kim H, Pereira HM (2017) Monitoring biodiversity change through effective global coordination. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29, 158–169.
- Pan KW, Zhang L, Shao YH, Fu SL (2016) Thematic monitoring network of soil fauna diversity in China: Exploring the mystery of soils. *Biodiversity Science*, 24, 1234–1239. (in Chinese with English abstract) [潘开文, 张林, 邵元虎, 傅声雷 (2016) 中国土壤动物多样性监测: 探知土壤中的奥秘. *生物多样性*, 24, 1234–1239.]
- Pereira H, Junker J, Fernández N, Maes J, Beja P, Bonn A, Breeze T, Brotóns L, Bruelheide H, Buchhorn M, Capinha C, Chow CFY, Dietrich K, Dornelas M, Dubois G, Fernandez M, Frenzel M, Friberg N, Fritz S, Georgieva I, Gobin A, Guerra C, Haande S, Herrando S, Jandt U, Kissling WD, Kühn I, Langer C, Liqueste C, Solheim AL, Martí D, Martin JGC, Masur A, McCallum I, Mjelde M, Moe J, Moersberger H, Morán A, Moreira F, Musche M, Navarro L, Orgiazzi A, Patchett R, Penev L, Pino J, Popova G, Potts S, Ramon A, Sandin L, Santana J, Sapundzhieva A, See L, Shamoun-Baranes J, Smets B, Stoev P, Tedersoo L, Tiimann L, Valdez J, Vallecillo S, van Grunsven RV, Van De Kerchove R, Villero D, Visconti P, Weinhold C, Zuleger A (2022) Europa Biodiversity Observation Network: Integrating data streams to support policy. doi: 10.3897/arphapreprints.e81207.
- Rochette AJ, Akpona JD, Akpona HA, Akouehou GS, Kwezi BM, Djagoun CAMS, Habonimana B, Idohou R, Legba IS, Nzigidahera B, Matilo AO, Taleb MS, Bamoninga BT, Ivory S, de Bisthoven LJ, Vanhove MPM (2019) Developing policy-relevant biodiversity indicators: Lessons learnt from case studies in Africa. *Environmental Research Letters*, 14, 035002.
- Rovero F, Ahumada J (2017) The Tropical Ecology, Assessment and Monitoring (TEAM) Network: An early warning system for tropical rain forests. *Science of the Total Environment*, 574, 914–923.
- Scholes RJ, Mace GM, Turner W, Geller GN, Jurgens N, Larigauderie A, Muchoney D, Walther BA, Mooney HA (2008) Toward a global biodiversity observing system. *Science*, 321, 1044–1045.
- Scholes RJ, Walters M, Turak E, Saarenmaa H, Heip CH, Tuama ÉÓ, Faith DP, Mooney HA, Ferrier S, Jongman RH, Harrison IJ, Yahara T, Pereira HM, Larigauderie A, Geller G (2012) Building a global observing system for biodiversity. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4, 139–146.
- Shen CC, Xiong JB, Zhang HY, Feng YZ, Lin XG, Li XY, Liang WJ, Chu HY (2013) Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 204–211.
- Shen CC, Liang WJ, Shi Y, Lin XG, Zhang HY, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P, Chu HY (2014) Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology*, 95, 3190–3202.
- Shen H, Cai JN, Li MJ, Chen Q, Ye WH, Wang ZF, Lian JY, Song L (2017) On Chinese forest canopy biodiversity monitoring. *Biodiversity Science*, 25, 229–236. (in Chinese with English abstract) [沈浩, 蔡佳宁, 李萌姣, 陈青, 叶万辉, 王崢峰, 练琚愉, 宋亮 (2017) 中国森林冠层生物多样性监测. *生物多样性*, 25, 229–236.]
- Shi SC, Hou YM, Song ZB, Jiang JP, Wang B (2021) A new leaf litter toad of *Leptobranchella* Smith 1925 (Anura Megophryidae) from Sichuan Province, China with supplementary description of *L. oshanensis*. *Asian Herpetological Research*, 12, 143–166.

- Shu GC, Liu P, Zhao T, Li C, Hou YM, Zhao CL, Wang J, Shu XX, Chang J, Jiang JP, Xie F (2021) Disordered translocation is hastening local extinction of the Chinese giant salamander. *Asian Herpetological Research*, 12, 271–279.
- Wang BJ, Fang S, Wang YY, Guo QH, Hu TY, Mi XC, Lin LX, Jin GZ, Coomes DA, Yuan ZQ, Ye J, Wang XG, Lin F, Hao ZQ (2022) The shift from energy to water limitation in local canopy height from temperate to tropical forests in China. *Forests*, 13, 639.
- Wang MQ, Anttonen P, Bruelheide H, Chen JT, Chesters D, Durka W, Guo PF, Härdtle W, Li Y, Ma KP, Michalski SG, Schmid B, Schuldt A, von Oheimb G, Wu CS, Zhang NL, Zhou QS, Zhu CD (2019) Multiple components of plant diversity loss determine herbivore phylogenetic diversity in a subtropical forest experiment. *Journal of Ecology*, 107, 2697–2712.
- Wang MQ, Li Y, Chesters D, Bruelheide H, Ma KP, Guo PF, Zhou QS, Staab M, Zhu CD, Schuldt A (2020) Host functional and phylogenetic composition rather than host diversity structure plan herbivore networks. *Molecular Ecology*, 29, 2747–2762.
- Wang MQ, Yan C, Luo AR, Li Y, Chesters D, Qiao HJ, Chen JT, Zhou QS, Ma KP, Bruelheide H, Schuldt A, Zhang ZB, Zhu CD (2022) Phylogenetic relatedness functional traits and spatial scale determine herbivore co-occurrence in a subtropical forest. *Ecological Monographs*, 92, e01492.
- Wang X, Cao L, Byskatova I, Xu ZG, Rozenfeld S, Jeong W, Vangeluwe D, Zhao YL, Xie TH, Yi KP, Fox AD (2018) The Far East taiga forest: Unrecognized inhospitable terrain for migrating Arctic-nesting waterbirds? *PeerJ*, 6, e4353.
- Wang X, Cao L, Fox AD, Fuller R, Griffin L, Mitchell C, Zhao YL, Moon OK, Cabot D, Xu ZG, Batbayar N, Kölzsch A, van der Jeugd HP, Madsen J, Chen LD, Nathan R (2019) Stochastic simulations reveal few green wave surfing populations among spring migrating herbivorous waterfowl. *Nature Communications*, 10, 2187.
- Takeuchi Y, Muraoka H, Yamakita T, Kano Y, Nagai S, Bunthang T, Costello MJ, Darnaedi D, Diway B, Ganyai T, Grudpan C, Hughes A, Ishii R, Lim PT, Ma KP, Muslim AM, Nakano SI, Nakaoka M, Nakashizuka T, Onuma M, Park CH, Pungga RS, Saito Y, Shakya MM, Sulaiman MK, Sumi MY, Thach P, Trisurat Y, Xu XH, Yamano H, Yao TL, Kim ES, Vergara S, Yahara T (2021) The Asia-Pacific Biodiversity Observation Network: 10-year achievements and new strategies to 2030. *Ecological Research*, 36, 232–257.
- Turner W (2014) Sensing biodiversity. *Science*, 346, 301–302.
- Xi JR, Deng XQ, Zhao G, Batbayar N, Damba I, Zhao QS, Cui SB, Jiang C, Chen YW, Yu YT, Cao L, Fox AD (2021) Migration routes behavior and protection status of Eurasian Spoonbills (*Platalea leucorodia*) wintering in China. *Avian Research*, 12, 70.
- Xiao ZS, Li XY, Xiang ZF, Li M, Jiang XL, Zhang LB (2017) Overview of the Mammal Diversity Observation Network of Sino BON. *Biodiversity Science*, 25, 237–245. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李学友, 向左甫, 李明, 蒋学龙, 张礼标 (2017) 中国兽类多样性监测网的建设规划与进展, 生物多样性, 25, 237–245.]
- Yahara T, Ma KP, Darnaedi D, Miyashita T, Takenaka A, Tachida H, Nakashizuka T, Kim ES, Takamura N, Nakano SI, Shirayama Y, Yamamoto H, Vergara SG (2014) Developing a regional network of biodiversity observation in the Asia-Pacific region: Achievements and challenges of AP BON. *Integrative Observations and Assessments*, pp. 3–28. Springer, Tokyo.
- Yan F, Lü JC, Zhang BL, Yuan ZY, Zhao HP, Huang S, Gang W, Mi X, Zou DH, Xu W, Chen S, Wang J, Xie F, Wu MY, Xiao HB, Liang ZQ, Jin JQ, Wu SF, Xu CS, Tapley B, Turvey ST, Papenfuss TJ, Cunningham AA, Murphy RW, Zhang YP, Che J (2018) The Chinese giant salamander exemplifies the hidden extinction of cryptic species. *Current Biology*, 28, R1–R3.
- Yang XF, Yan C, Zhao QJ, Holyoak M, Fortuna MA, Bascompted J, Jansene PA, Zhang ZB (2018) Ecological succession drives the structural change of food interaction networks in fragmented forests. *Forest Ecology and Management*, 419, 42–50.
- Yi L, Dong YK, Miao BG, Peng YQ (2021) Diversity of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan. *Biodiversity Science*, 29, 950–959. (in Chinese with English abstract) [易浪, 董亚坤, 苗白鸽, 彭艳琼 (2021) 云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性. 生物多样性, 29, 950–959.]
- Yi XX, Wang NN, Ren HB, Yu JP, Hu TY, Su YJ, Mi XC, Guo QH, Ma KP (2022) From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. *Journal of Ecology*, 110, 457–465.
- Yu H, Wang X, Cao L, Zhang L, Jia Q, Lee H, Xu ZG, Liu GH, Xu WB, Hu BH, Fox AD (2017) Are declining populations of wild geese in China ‘prisoners’ of their natural habitats? *Current Biology*, 27, R376–R377.
- Zhang MH, Shi SC, Li C, Yan P, Wang P, Ding L, Du J, Plenković-Moraj A, Jiang JP, Shi JS (2022) Exploring cryptic biodiversity in a world heritage site: A new pitviper (Squamata Viperidae Crotalinae) from Jiuzhaigou, Aba, Sichuan, China. *ZooKeys*, 1114, 59–76.
- Zheng Y, Chen L, Ji NN, Wang YL, Gao C, Jin SS, Hu HW, Huang Z, He JZ, Guo LD, Powell JR (2021) Assembly processes lead to divergent soil fungal communities within and among 12 forest ecosystems along a latitudinal gradient. *New Phytologist*, 231, 1183–1194.

(责任编辑: 贺金生 责任编辑: 周玉荣)



•综述• 创刊30周年纪念专刊

中国森林生物多样性监测网络：二十年群落构建机制探索的回顾与展望

米湘成^{1#}, 王绪高^{2#}, 沈国春^{3#}, 刘徐兵⁴, 宋晓阳⁵, 乔秀娟⁶, 冯刚⁷, 杨洁⁵, 毛子昆², 徐学红¹, 马克平^{1*}

1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室浙江钱江源森林生物多样性国家野外科学观测研究站, 北京 100093; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所中国科学院森林生态与管理重点实验室/辽宁省陆地生态碳中和重点实验室, 沈阳 110016; 3. 华东师范大学生态与环境科学学院浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 4. 中山大学生命科学学院/有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275; 5. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 6. 中国科学院武汉植物园中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 7. 内蒙古大学生态与环境学院蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 省部共建草地生态学国家重点实验室培育基地, 呼和浩特 010021

摘要: 中国森林生物多样性监测网络(CForBio)目前已经沿纬度梯度从寒温带到热带布设23个大型森林动态样地, 监测1,893种木本植物, 代表我国木本植物种类的近1/6。CForBio的主要目标之一是研究森林群落的构建机制。本文综述了近20年来CForBio在群落构建机制探索方面取得的进展, 包括生物多样性时空格局、生境过滤、生物相互作用、局域扩散和区域因素以及利用新技术取得的新认知等。CForBio研究发现: (1)生境过滤和扩散限制共同决定种-面积关系及 β 多样性等多样性格局, 但二者的相对作用在不同样地及不同尺度存在差异; (2)生境过滤对局域群落构建的作用广泛存在, 但很难量化其对群落构建的重要性; (3)同种负密度制约在不同气候带样地普遍存在, 负密度制约的强度主要由植物菌根类型介导, 并随植物生活史类型、功能性状及环境变化而变化; (4)扩散限制在局域群落构建中发挥关键作用, 而区域因素如区域地质历史、区域物种库大小等塑造不同生物地理区群落之间的生物多样性差异; (5)宏观和微观两个方面的新技术促进群落构建机制的研究。在宏观方面, 遥感技术以低成本使大范围、多尺度的连续群落生物多样性监测和时空比较研究成为可能; 另一方面, 叶绿体基因技术和代谢组学等微观技术能促进推导群落构建的分子机制。同时, 本文还总结了以往研究的不足, 并展望了基于森林动态样地开展群落构建机制研究的未来发展, 特别强调了: (1)关注群落构建研究中的尺度问题; (2)深入开展多维度(物种、功能和系统发育)、多营养级生物互作相关的研究; (3)拓展全球变化对群落构建影响的研究; (4)融合观测-实验-模型多种手段开展群落构建机制的研究; (5)连结“群落构建理论研究”和“森林管理实践”。总之, 中国森林生物多样性监测网络的长期监测和联网研究是森林群落构建机制研究的重要基础, 也是推动群落构建理论、解决森林管理难题的重要平台。

关键词: 森林生物多样性; 群落构建; 格局; 生境过滤; 生物相互作用; 局域扩散

米湘成, 王绪高, 沈国春, 刘徐兵, 宋晓阳, 乔秀娟, 冯刚, 杨洁, 毛子昆, 徐学红, 马克平 (2022) 中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望. 生物多样性, 30, 22504. doi: 10.17520/biods.2022504.

Mi XC, Wang XG, Shen GC, Liu XB, Song XY, Qiao XJ, Feng G, Yang J, Mao ZK, Xu XH, Ma KP (2022) Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research. Biodiversity Science, 30, 22504. doi: 10.17520/biods.2022504.

Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research

Xiangcheng Mi^{1#}, Xugao Wang^{2#}, Guochun Shen^{3#}, Xubin Liu⁴, Xiaoyang Song⁵, Xiujuan Qiao⁶, Gang Feng⁷, Jie Yang⁵, Zikun Mao², Xuehong Xu¹, Keping Ma^{1*}

1 Zhejiang Qianjiangyuan Forest Biodiversity National Observation and Research Station, State Key Laboratory of Vegetation and

收稿日期: 2022-08-31; 接受日期: 2022-10-27

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB31030000)和国家自然科学基金(31770478; 32271596; 31870404)

共同第一作者 Co-first authors

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS), Beijing 100093

2 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Key Laboratory of Terrestrial Ecosystem Carbon Neutrality, Liaoning Province, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

3 Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

4 School of Life Sciences and State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

5 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

6 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

7 Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau and Inner Mongolia Key Laboratory of Grassland Ecology, School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021

ABSTRACT

Background & Aim: Since 2004, the Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio) has established 23 large forest dynamics plots along a latitude gradient ranging from cold temperate forests to tropical forests in China. The forest dynamics plots include about 1,893 species, representing one-sixth of the known tree diversity in China. With > 700 papers and > 400 papers published in international journals, CForBio researchers have made significant contributions toward understanding mechanisms of forest community assembly. This review summarizes the progresses achieved by CForBio researchers, including knowledge of the spatiotemporal patterns of plant communities, the roles of habitat filtering, biotic interactions, effects of dispersal limitation and regional effects in structuring plant communities, and the application of new technologies in understanding community assembly.

Review Results: (1) Habitat filtering and dispersal limitation jointly affect the diversity patterns such as species–area relationship and β diversity, but their relative effects vary among plots and across scales. (2) Habitat filtering generally plays an important role in forest community assembly. However, it is difficult to quantify its relative importance. (3) Conspecific negative density dependence (CNDD) is prevalent in these CForBio plots across latitudes. In addition, the strength of CNDD is found to be mediated by plant mycorrhizal type, and varies with life history, functional traits and environmental change. (4) Dispersal limitation predominantly shapes community structure at local scales, whereas regional effects, such as regional pool size and geological history, strongly determine spatial patterns of biodiversity among communities over broader biogeographic regions. (5) New technologies provide novel ways to advance studies of community assembly from both macro and micro-perspectives. On one hand, remote sensing enables us to monitor forest community biodiversity from local to large scales in a cost-effective way. On the other hand, transcriptomics and metabolomics enable us to precisely infer molecular mechanisms of community assembly.

Perspectives: This review also discusses the limitations in current community assembly studies and proposes some issues and potential topics to be considered for future studies. We discuss the vital role of CForBio in promoting the application and future development of community assembly studies, including (1) the spatiotemporal scale problem; (2) the multi-dimensional (taxonomic, functional, and phylogenetic diversity) and multi-trophic biotic interactions; (3) the advantages of interdisciplinary and multipath approaches such as the “observational evidence-controlled experiment-ecosystem model” methodology; (4) the effect of global change on community assembly; and (5) the applications of community assembly findings for addressing forest management challenges. In conclusion, the long-term forest biodiversity monitoring is fundamental for a comprehensive understanding of community assembly and serves as an important platform for bridging studies on theories of assembly and on forest management challenges.

Key words: forest biodiversity; community assembly; pattern; habitat filtering; biotic interaction; dispersal limitation

森林生态系统具有最丰富的植物多样性, 同时也是最主要的陆地碳汇(Pan et al, 2011)。一方面, 随着人口、经济剧增以及城市化的加速, 我国森林生物多样性遭到破坏, 高等植物受威胁物种的比例达11% (覃海宁和赵莉娜, 2017); 另一方面, 政府实施的退耕还林(草)、天然林保护等重大生态工程改善了生态环境, 使我国森林生物多样性得到了较好的保护; 第九次全国森林资源清查(2014–2018年)结

果表明, 我国森林覆盖面积已经从第一次清查时的12.69%增加到22.96% (国家林业和草原局, 2019)。在我国不同森林区生物多样性破坏和保护并存的同时, 建立国家水平的监测网络来观测森林生物多样性的变化趋势、研究不同区域森林生物多样性变化的驱动和维持机制, 在全球变化背景下提出森林生物多样性的适应性管理策略显得非常迫切。

作为国家尺度的生物多样性监测网络之一, 中国森林生物多样性监测网络 (Chinese Forest Biodiversity Monitoring Networks, CForBio) 自2004年开始, 沿纬度梯度在不同气候带(从寒温带到热带北缘; 附录1)建设大型森林动态样地(面积不少于15 ha), 目前已经建成了23个, 总面积665.6 ha, 监测1,893种木本植物。自第一个大型森林样地建设完成至今, CForBio已历经近20年发展, 研究人员围绕森林群落构建机制这一主题累计发表论文700多篇, 其中国际刊物论文400多篇。本文回顾了CForBio的发展历程, 系统梳理了CForBio在群落构建机制探索方面取得的研究进展、存在的研究空缺和潜在发展方向, 以期明晰CForBio未来在群落构建机制研究的发展重点。

1 森林生物多样性研究与CForBio的发展历程

传统的森林生物多样性研究通常基于小型样地进行观测和理论分析, 存在样地面积小、监测时间短等问题, 无法涵盖群落中众多稀有物种, 难以反映群落生物多样性在多个尺度上的长期变化趋势, 不足以深入认识群落构建机制(米湘成等, 2016; 马克平等, 2019)。针对这些问题, 建立大型森林动态样地长期监测中国主要森林类型的生物多样性变化, 研究变化的驱动机制及群落构建机制十分必要。2004年2月, 中国科学院生物多样性委员会在北京香山召开森林生物多样性监测研讨会(Mapping Plot—Beijing Workshop)。会上, 全球森林生物多样性监测网络主任Stuart Davis博士与加拿大阿尔伯特塔大学何芳良教授梳理了当前森林动态样地网络发展现状和发展趋势, 台湾东海大学孙义方教授对样地建立方法进行了介绍。中国科学院生物多样性委员会决定启动中国森林生物多样性监测网络建设项目, 按照CTFS (Center of Tropical Forest Science, 现改为Forest Global Earth Observatory, ForestGEO)样地建设的技术规范(Condit, 1998)建设森林动态大样地, 投入经费150万元。项目于2004年正式启动(附录1), 首先在长白山地区建成了一个25 ha温带森林样地, 这是我国第一个大型森林动态样地, 也是全球第一个温带森林样地。2005年在浙江古田山建立了24 ha中亚热带森林样地、在广东

鼎湖山建立了20 ha亚热带森林样地; 2007年在云南西双版纳建立了20 ha热带季节雨林样地。此后, 又陆续建成了亚热带高海拔的八大公山25 ha样地、喀斯特季雨林的弄岗15 ha样地、暖温带中部的东灵山20 ha样地、暖温带南部的宝天曼25 ha样地等。同时, 联合高校和其他研究单位建立了若干大型森林动态样地, 如: 小兴安岭丰林和凉水的红松阔叶林样地、浙江天童的常绿阔叶林样地、大兴安岭的寒温带针叶林样地等(米湘成等, 2016; 马克平等, 2019)。

在推动大型森林动态样地建设的同时, CForBio也通过举办系列专题培训班和研讨会加强研究能力建设。CForBio邀请了一批国内外生物多样性监测和研究方面的知名教授对CForBio研究人员进行专题培训和指导, 如: 加拿大阿尔伯特大学何芳良教授讲授空间统计学并培养了大量年轻学者; 加拿大蒙特利尔大学Pierre Legendre教授、台湾东海大学孙义方教授、ForestGEO科学家Richard Condit, Joseph Wright, Nathan Swenson, Liza Comita 和Helene Muller-Landau等, 为CForBio研究人员举办了“数量生态学”“种子生态学与植物功能性状”“R语言”“群落系统发育生态学”“种内密度制约”以及“动态样地数据管理”等培训, 极大地提升了CForBio研究人员的数据分析与研究能力。同时, CForBio也举办了一系列研讨会, 如: 2007–2016年共举办了10届海峡两岸森林动态样区研讨会, 两岸学者在动态样地的建设和研究方面进行了广泛而深入的学术交流; 2011–2017年, 获中美双方国家基金委员会资助, CForBio和ForestGEO每年在美国或中国举办一次问题讨论和数据分析研讨班, 加强我国学者的能力提升, 加深与ForestGEO各样地的交流。

经过监测和分析方法的培训, 采用统一的监测标准和标准的分析方法, 各样地研究人员主要聚焦在生物多样性静态格局的分析, 围绕物种的空间分布格局、生态位过程和中性过程在群落构建中的相对作用、种内和种间相互作用等主题开展研究。近年来进一步开展多样地之间的比较研究, 以及长时序群落生物多样性动态研究, 推进了我国森林群落构建机制的研究(米湘成等, 2016; 马克平等, 2019)。

2 森林生物多样性格局和群落构建机制研究进展

2.1 生物多样性时空格局

生物多样性格局是生物多样性在地理空间上的分布,能够直观地反映生物及环境因素对物种分布的影响(Gaston, 2000),研究生物多样性格局及其驱动机制是生物多样性保护研究的重要基础(Kratochwil & Okologie, 1999)。

种群个体的分布一直是生态学理论的中心问题,但是由于传统的样方调查方法没有个体的坐标数据,不能进行空间格局分析。在具备了个体详细坐标信息的动态监测大样地中,利用空间点格局的方法可以分析群落物种个体的空间分布格局,从而推断物种分布的影响因素。依托CForBio平台,研究人员发现不同植被类型的群落中物种以聚集分布为主(Jin et al, 2007; Li et al, 2009; Lan et al, 2011; Guo et al, 2013),随空间尺度增加而聚集程度降低,且稀有种的聚集程度较优势种和常见种更高(张健等, 2007; Wang et al, 2010; 毛子昆等, 2020)。在较平坦的生境中,生境异质性对物种空间分布的影响比其他非生境聚集过程要小,地形复杂的生境则相反(Shen et al, 2013)。

在群落水平上,研究生物多样性格局最常用的指标有 β 多样性、种-面积关系、个体种-面积曲线等。 β 多样性衡量群落物种组成的空间转换(Kraft et al, 2011),在CForBio多个森林动态样地中都进行了其空间格局的研究,结果表明确定性过程和随机过程共同决定了树木 β 多样性的变化格局(Legendre et al, 2009; Qiao et al, 2015; Wang et al, 2015; Guo et al, 2018),但确定性过程和随机性过程在不同样地中的相对重要程度存在差异(Feng et al, 2016)。如在古田山和八大公山样地中两种作用重要程度相当(Legendre et al, 2009; Qiao et al, 2015),而在弄岗喀斯特森林中环境异质性非常大,因此确定性作用的影响更加强烈(Guo et al, 2018))。Yang等(2015)在西双版纳热带季节雨林动态样地还开展了功能性状和系统发育 β 多样性研究,发现在该样地环境距离对功能性状或系统发育 β 多样性的解释力度均比空间距离大,且环境距离的解释力度随空间尺度的增大而增大。不同过程对 β 多样性的影响还存在明显

的尺度依赖性,通常在大尺度上生境过滤起主要作用,中尺度上扩散限制作用最强,而种间关系仅在小空间尺度上起作用(Wang et al, 2015)。种-面积关系描述了物种数随面积增加的规律(Lomolino, 2000),也在CForBio得到广泛的关注。Shen等(2009)在古田山运用不同空间分布模型分析种-面积关系,发现生态位过程和中性过程共同决定了群落结构。Ren等(2022)进一步研究了不同空间尺度上种-面积关系的变化规律,发现古田山亚热带森林的种-面积关系在小尺度上符合幂函数并且在30 m尺度处存在明显的转换。Wang等(2013)在长白山样地首次将系统发育和功能多样性引入到种-面积关系的研究,探讨了随机分布、环境异质性、扩散限制对群落结构的影响,结果表明系统发育多样性和功能多样性也随着面积增加而增加,环境异质性和扩散限制均能影响系统发育和功能多样性与面积的关系,其中扩散限制的作用较大。

近年来,随着样地间合作增加,区域内和区域间生物多样性格局变化的研究也随之增加。如Wang等(2011)以长白山温带森林样地和美国威斯康辛温带森林样地为研究平台,探讨环境异质性、扩散限制及这二者共同作用对种-面积关系和 β 多样性的影响,发现二者的共同作用能较好解释物种分布格局。Yang等(2013)利用全球9个大型森林动态样地的树种分布数据分析了个体系统发育多样性-面积关系,发现系统发育的累积种(accumulator)和排斥种(repeller)均表现出显著的系统发育信号,且主要在较小的邻域尺度内起作用。Wang等(2018)以8个温带森林动态样地为研究平台,探讨 β 多样性的格局及其组分的影响因子,发现温带森林群落物种周转所占比例高于嵌套格局,扩散限制和生境过滤对二者的相对作用不同:扩散限制对物种周转的作用强于生境过滤,而对嵌套格局的作用与生境过滤相当。Qiao等(2021)基于CForBio 12个大型动态样地基础物种的研究发现,中国森林基础物种对群落物种多样性格局存在强烈的影响,且基础物种数存在显著的纬度梯度格局。

虽然生物多样性格局,如种-面积曲线、 β 多样性、物种-多度分布曲线等都是反映群落统计规律的,但是不同的生态学过程可能产生非常相似的格局,因此解释格局的各个假说很难得到排他性的检

验(Gaston et al, 2008)。近20年来, 研究人员越来越清楚这些格局反映了一些基本生态格局的不同方面, 是密切关联且数学上可相互推导的, 如物种的聚集程度和不同尺度上的物种-多度分布等(Storch et al, 2008), 因此May等(2015)建议同时检验多个生物多样性格局来推断生态学过程。另一方面, 仅从这些格局似乎难以推断物种共存机制。最近一项研究中, Wiegand等(2021)利用树种的空间分布数据、空间统计和动力学理论, 揭示了空间格局与种间相互作用系数的关系及其对多物种动态和共存的影响。他们发现, 只有当类似动物传播的机制存在, 更新的个体在远离母树的位置产生聚集时, 才能产生稀有种优势并与其他中性的竞争物种共存。因此, 将这些静态的空间格局与群落动态共同进行分析, 可能是未来生物多样性格局研究的发展方向之一。

2.2 生境过滤

生境过滤指非生物环境筛选特定性状物种进入局域群落的过程。它常被称为“环境筛”(Keddy, 1992), 与扩散限制和生物互作一起, 被认为是群落构建的三大过程(HilleRisLambers et al, 2012)。生境过滤的核心观点是: 在不同的环境中, 物种常常具备不同的适合度, 因此就会形成不同的种群数量。这一认知已被总结为检验生境过滤的第一个期望: 物种多度、分布和存活状态等会随着非生物环境梯度发生变化。由于森林动态样地内详细记录了环境数据和每个物种的个体分布, CForBio平台由此成为了检验该期望的绝佳平台, 并为该期望的检验做出了突出贡献。例如在热带、亚热带、暖温带和温带森林中, 多数树种的分布(胸径大于1 cm的个体)受地形和土壤等环境因子的显著影响(谢玉彬等, 2012; Wang et al, 2014; Qiao et al, 2015; Fang et al, 2017; Guo et al, 2016; Song et al, 2016; Liu Q et al, 2018; Shi et al, 2019; 朱文婷等, 2021)。许多研究还发现环境因子对林下植物幼苗的存活、生长、分布(田锴等, 2013; 赵雪等, 2013; Pu et al, 2017; Xia et al, 2019; Xu et al, 2019; Martini et al, 2020), 林下灌木的分布(Chen et al, 2016)及林下土壤种子库(Martini et al, 2020; Zou et al, 2021)等都存在显著影响, 甚至依赖其他树木生长的藤本植物的分布也受地形、土壤养分等环境因子的影响(Liu & He, 2021)。除了植物之外, Wang等(2016)、Gao等(2017)

和Shang等(2021)还发现环境因子对土壤微生物的物种组成也有很大影响, Chen等(2019)证明了环境因子对鸟类分布有显著影响。环境因子还能影响食果动物的平均访果时间和取食量(Tongkok et al, 2020)、陆生甲虫的物种组成(Gao et al, 2020)。但是, 生境过滤对不同生活型物种、不同生活史阶段的种群作用不同(刘海丰, 2013; 陈云等, 2014; 韩大校和金光泽, 2017)。例如, Bai等(2012)和Lu等(2015)发现地形条件对幼苗生长的影响较弱; Yang等(2016)发现生境过滤对树木分布的影响广度和强度随着生活史阶段从小树到成树而增强, 可能与生境过滤的累积效应、不同生活史阶段资源分配和利用策略的差异有关。此外, Oktavia和Jin (2019)发现在种群个体数较多的生境中, 小树的相对生长量反而更低, 个体死亡率更高, 可能与生境过滤导致种群密度变化后引起的其他生态过程(如同种密度制约, 详见第4节)强度变化有关(Lu et al, 2015)。

由于功能性状直接决定植物对环境的适应, 有许多研究从功能性状角度探讨生境过滤。一般认为, 如果生境过滤在局域自然群落起较大作用, 那么群落功能性状均值和性状权衡会随着非生物环境梯度发生变化。这是生境过滤的第二个期望, 且得到大样地观测结果的基本证实。例如, Liu等(2012)和刘志理等(2017)发现土壤肥力与叶面积、叶面积指数和木材密度显著相关。Liu等(2014)和Zhang等(2020)发现地形因子能显著影响植物种子质量、干材密度、最大树高、木质部对干旱引起栓塞的抵御能力等。蒋裕良等(2016)发现地形等环境因子还显著影响植物的花色。除了这些表型或生理性状外, 植物的一些其他性状也表现出强烈的环境相关性。例如, Zhang等(2016)和Zhu等(2017b)发现环境因子能影响树木的生长速率和死亡率, 且对不同菌根类型的树木生长影响不同(Ren et al, 2021), 但Wu等(2017)没有发现类似规律。郭屹立等(2016)发现植物群落胸高断面面积之和与环境因子显著相关。Lin DM等(2012)、Xu等(2015)、Liu等(2020)发现地形条件显著影响种群生物量, 且这种影响在物种间具有较大差异。Yang等(2014)和Asefa等(2017)还发现环境因子能影响不同物种间的性状权衡。此外, 同一物种的叶面积、木材密度、叶干物质含量、叶氮含量甚至是遗传结构等也随环境而发生变化(马金等,

2015; Oktavia & Jin, 2020; Qadir, 2021)。同时, 种内功能性状分化也通过影响群落中物种的存活率、生长率和死亡率以及对环境的响应来调节群落的物种共存(Yang et al, 2018), 如采用个体水平功能性状的树木生长模型要优于常用的物种水平性状模型(Liu et al, 2016; Yang et al, 2021, 2022)。

此外, 性状的离散程度也能检验生境过滤对群落构建的影响。如果生境过滤在局域自然群落中起较大作用, 那么群落内某一非生物环境中的功能性状会更加相似, 从而降低功能性状多样性。这一逻辑衍生了生境过滤研究中的第三期望: 不同物种的性状在相同环境下具有趋同性。当系统发育距离相近的物种具有更相似的功能性状时, 生境过滤会导致某一非生物环境中存在系统发育格局聚集(phylogenetic clustering), 同时降低系统发育多样性; 不同环境则驱使系统发育格局发散, 系统发育多样性增加。例如Liu等(2013)、Li等(2019)、Wei等(2020)发现环境因子对物种间性状发散程度有很大影响, 但不同生活史阶段会有变化。Asefa等(2019)通过点格局过程建模方法, 证明了环境因子对系统发育 β 多样性有显著影响。进一步研究发现, 不同环境能显著增加群落间的系统发育 β 多样性(Shi et al, 2021), 同一环境能显著降低系统发育 β 多样性(王薇等, 2014)。不过, 以往研究也出现了不支持生境过滤期望的结果。例如, Xu等(2016)发现单一的低磷环境能够促使植物物种系统发育结构发散; 王薇等(2014)发现生境过滤能增加单一环境中幼苗的系统发育 α 多样性。这些结果表明, 通过系统发育格局检验生境过滤的作用存在诸多不确定性; 其他生态过程, 如邻体尺度的密度制约(王薇等, 2014)和扩散限制(Asefa et al, 2019)等, 都会干扰生境过滤对群落系统发育结构的作用。

生境过滤对群落的作用也存在尺度依赖性(Kraft et al, 2015)。不同空间尺度下生境过滤对群落的作用存在差异(Yuan et al, 2016), 且不同环境因子形成的过滤效应也具有不同的尺度特征(Zhu et al, 2017b)。但多数研究发现, 随空间尺度的增加, 生境过滤的影响会增加。例如, Lin等(2013)发现环境因子对群落物种分布的解释度随着取样样方尺度的增加而增加。类似的尺度规律也适用于群落功能特征(Li et al, 2019)。土壤磷含量对叶面积的影响也随

着尺度的增加而增加(Liu et al, 2021)。这些尺度依赖的生境过滤作用说明, 不同空间尺度上主导群落构建的过程可能存在较大差异。

上述有关生境过滤的4类研究极大加深了对森林群落构建机制的理解, 但也出现了较多不符合预期的观测结果。多数生态学家已逐渐认识到, 上述推论都只是生境过滤的必要非充分条件(Kraft et al, 2015)。其他诸如扩散限制、种间竞争等都可能产生或干扰上述的期望格局。例如当种间竞争受适合度差异主导时, 竞争也会形成生境过滤所期望的功能性状或系统发育结构聚集的格局(Mayfield & Levine, 2010)。扩散限制也会限制部分物种无法到达某一局域群落, 因此它能改变检验生境过滤的物种库组成, 进而影响检测生境过滤的能力。虽然已有理论工作在剥离扩散限制的作用后仍观测到了非生物环境对物种分布的显著影响(Shen et al, 2013; Asefa et al, 2020), 但缺乏基于实际物种扩散数据的研究工作。基于观测数据的研究很难剥离这些干扰因素, 但可以通过同时检验多个生境过滤的期望来降低该类错误发生的概率(Cadotte & Tucker, 2017)。

为严格检验生境过滤对群落构建的影响, Kraft等(2015)提出了通过控制实验排除生物因素的影响。不过这种方式也存在一些问题, 例如多数植物不仅受环境的影响, 同时也能改变其周围的非生物环境, 进而影响自身及其他物种对非生物环境的适应能力。例如, 桂旭君等(2019)展示了由林冠结构导致的林下不同高度上光照、空气温度等微环境的变化。其他研究也发现地形因子对叶凋落量(Guo et al, 2019; 贾梦可等, 2020)、地表凋落物层(Wang et al, 2019)有显著影响, 而植物凋落叶的多少又会进一步显著影响土壤养分含量(Xia et al, 2015, 2016)。不同的森林结构也能显著改变到达地面的光照强度, 进而改变林下土壤呼吸速率(Shi et al, 2016; Han et al, 2020), 调节林下幼苗生长存活(Lin et al, 2014), 改变林下幼苗多样性(徐耀粘等, 2020)。同时, 林窗密度也能显著影响林下幼苗更新(Jin et al, 2018)。Li等(2021)还发现树木种类对根际真菌物种组成存在很大影响。这些生物对微环境的改变最终会影响到生境过滤对群落的作用, 因此, Thakur和Wright(2017)提议生境过滤中要考虑生物对非生物环境的改造作用。

总之, 上述基于CForBio平台的研究表明, 生境过滤对局域群落构建的作用广泛存在, 但严格检验生境过滤并非易事。由于非生物环境与某些生物互作往往交织在一起, 是否要剥离生境过滤和生物互作各自的效应, 非生物环境究竟如何影响物种的种群动态等值得进一步探讨。这些问题的答案将能帮助我们理解和预测人类活动和气候变化干扰下局域森林群落的结构和动态。

2.3 生物相互作用

2.3.1 密度制约机制

同种密度制约效应(*conspecific negative density dependence*)是森林群落构建和物种多样性维持的重要生态学过程(Wright, 2002; 祝燕等, 2009; Chen et al, 2019)。由于同种个体间的资源竞争、天敌侵害(比如病原微生物、植食动物捕食)等相互损害的行为, 导致在较小的空间尺度内, 同种个体密度高的情况下个体生长率低, 死亡率高, 从而为其他物种的生存提供空间和资源, 促进物种共存。国际同行围绕同种密度制约效应开展了大量研究工作(Basset et al, 2019; Comita & Stump, 2020; Hülsmann et al, 2020; Terborgh, 2020), 过去20年间我国学者基于森林动态样地也开展了大量密度制约效应的群落学研究(Chen et al, 2010; Zhu et al, 2010; Lu et al, 2015; Wu et al, 2016; Kuang et al, 2017; Pu & Jin, 2018; Song et al, 2020)。

尽管大部分关于密度制约效应的研究都来自热带地区(祝燕等, 2009), 但这一机制在我国许多高纬度生态系统(如温带森林中)同样得到了许多研究证据的支持(Jia et al, 2020)。通过比较热带(海南霸王岭)、亚热带(广东黑石顶)和温带(吉林长白山)的样地调查数据(Xiao et al, 2012), 也发现专一性病原菌驱动密度制约机制和群落补偿效应对植物群落结构的调节作用是热带和温带地区都存在的一种普遍现象。树种间邻体的相互作用具有系统发育依赖性, 即系统发育距离近的树种间具有更强烈的负效应(Pu & Jin, 2018)。然而, 这一系统发育密度制约效应在西双版纳热带森林中并不明显, 并且受到了生境过滤效应的掩盖(Wu et al, 2016)。最新的研究证据显示, 密度制约效应不仅在不同植物类群间不同(Lu et al, 2015; Jiang et al, 2020), 还具有种内变异, 不同基因型的种群间抵抗天敌的能力不同,

聚集的病原菌群落也存在差异(Liu XB et al, 2015; Shao et al, 2018; Wang et al, 2022)。

同种密度制约效应的种间变化也受到植物生活型、叶片物候型、种子扩散类型的影响(Lu et al, 2015)。同种密度制约效应还与植物性状有关, 例如丛枝菌根(*arbuscular mycorrhiza*, AM)树种和耐阴树种更容易受到病原菌的影响, 而不耐阴的树种更容易受到植食动物的侵害(Jia et al, 2020)。树种防御能力相关的功能性状可以预测同种密度制约效应的种间变化(Song et al, 2021)。植物受到密度制约效应的强度与植物生活史阶段(Zhu et al, 2015)及其生长防御策略相关(Zhu et al, 2018)。相比于丛枝菌根植物, 外生菌根(*ectomycorrhiza*, EM)可以减少病原菌对植物的侵害(Marx, 1972), 其受到同种密度制约效应的影响较弱(Chen et al, 2019; Jiang et al, 2020)。由于引起同种密度制约效应的天敌类群存在显著的种间变化, 因此在群落水平上针对不同天敌类群进行综合研究十分必要。

进入人类世以来, 森林生态系统正经历着快速且剧烈的环境变化, 受到日益严峻的高温和干旱威胁(Brodribb et al, 2020; McDowell et al, 2020)。在此大背景下, 环境(特别是气候变化)与密度制约的相互作用对物种共存机制的影响应给予更多的关注, 以利于预测森林群落未来的结构、功能和动态(Valladares et al, 2015)。在我国亚热带常绿阔叶林中, 密度制约效应和生境的相互作用共同制约幼苗群落的更新(Chen et al, 2010), 在我国温带针叶林的研究也显示密度制约和环境作用的重要性具有强烈的种间变异(Zhu et al, 2017a)。同时, 同种密度制约效应具有显著的季节动态(Lin LX et al, 2012)和年际动态(Song et al, 2018)。在西双版纳热带季节雨林, 幼苗间的同种密度制约效应在旱季强于雨季(Lin LX et al, 2012), 且该地区年均温的增加增强了同种密度制约效应(Song et al, 2018), 温带地区的研究也报道了密度制约效应的年际波动性(Kuang et al, 2017)。密度制约响应气候变化的生态学过程和机理尚不明确。控制实验结果表明, 增温加强了病原菌引起的同种密度制约效应可能是原因之一(Liu & He, 2021)。

虽然似乎森林群落的负密度制约促进物种共存已经成为共识(Adler et al, 2018), 但Detto等(2019)

指出前人的调查研究中普遍存在统计偏差。而关于该效应的早期实验研究则多集中在物种水平及报道该效应是否存在(Comita et al, 2014), 针对该效应发生机制的实验研究近年来才有所增加。在群落水平针对该效应发生和调控机制开展的系统性研究工作则更加缺乏(Jia et al, 2020; Hazelwood et al, 2021), 对该效应的种间变化规律和时空特征仍然缺乏足够的研究(Song et al, 2021)。不同的森林群落中, 密度制约机制是否促进以及在多大程度上促进物种共存, 仍然是群落生态学一个有待回答的重要问题。

2.3.2 植物与微生物互作机制

植物与土壤微生物之间的相互作用被认为是森林群落中物种共存的重要驱动因素, 特别是由专一性土壤病原真菌驱动的密度和距离制约效应对植物群落结构有重要的调节作用(Bever et al, 2012; Liu Y et al, 2015)。研究人员通过长期幼苗动态监测揭示了同种成树密度制约现象, 利用高通量测序阐明了寄主植物密度与土壤病原菌浓度之间的正相关关系, 并进一步运用控制实验证明土壤病原菌是成树密度制约效应的重要驱动者(Liu Y et al, 2015; Liang et al, 2016), 揭示了成树密度制约在群落水平和种群水平上促进幼苗补偿的现象, 进而从土壤微生物群落结构动态的角度阐明了密度制约机制的形成过程(Liang et al, 2016)。

植物-土壤反馈作用中的另外一个主要驱动因子为菌根真菌(mycorrhizal fungi)。菌根真菌能够与93%以上的陆生植物形成共生体, 是自然界中普遍存在的互利共生现象(Smith & Read, 2008)。森林群落中最主要的两个菌根真菌类型分别是丛枝菌根真菌和外生菌根真菌。其中, 丛枝菌根真菌能与绝大多数树种形成共生关系, 而外生菌根真菌的寄主则只限于少数植物类群。菌根真菌能够降低病原菌对植物的侵害, 提高植物抵御恶劣环境的能力, 促进寄主在贫瘠土地上的定植, 提高植物群落的生产力等。正是由于植物与菌根真菌之间的这些正反馈作用, 菌根真菌普遍被认为能够提高寄主植物在与其他物种共存时的竞争优势, 抵消土壤病原菌的负反馈作用(Liang et al, 2015)。因此, 传统上认为菌根真菌与植物的互利共生不利于森林群落的物种共存。另一方面, 菌根真菌可以通过地下菌丝网络

(common mycelial network, CMN)实现不同植物个体间的物理连接, 进而形成遍布林下土壤的物质和信号传输的高速通路。野外调查发现, AM植物的根际土壤和根系内聚集了相对更多的病原真菌(Chen et al, 2019; Liang et al, 2020)。因而, 植物幼苗在连接不同类型菌根菌丝网络时, 其密度制约方向与强度如何被调节成为本领域关注的热点问题之一。其中, 利用0.5 μm 或35-50 μm 孔径尼龙网制作的原位内生长环控制幼苗与外部菌根菌丝网络的连接, 可以直观地分离土壤病原真菌和菌根真菌的不同作用。Liang等利用该装置分别在AM树种和EM树种占优势的生境中进行不同菌根类型幼苗交互移栽实验(Liang et al, 2020)和密度梯度实验(Liang et al, 2021), 揭示了菌根菌丝网络在抵消密度制约强度、调节幼苗更新动态中的关键作用, 并阐明了AM和EM树种两大类群间植物-土壤反馈强度差异的形成机制。

菌根真菌与高等植物根系形成的共生体中, 菌丝能够为寄主植物吸收矿物营养特别是磷元素, 而寄主植物则将光合作用产物碳水化合物及其他的营养物质输送给菌根真菌(Smith & Read, 2008)。在马来西亚婆罗洲热带雨林和华南地区南亚热带森林的幼苗盆栽实验证实了植物-土壤正反馈作用驱动的限制性磷资源分割利用机制(Liu XB et al, 2018)。群落中共存的寄主植物通过与不同类别的菌根真菌合作, 实现了对土壤中限制性营养元素不同形态化合物的差异化利用, 其中EM植物对复杂的有机磷化合物有显著偏好, 而AM植物则只能利用简单的有机磷和无机磷, 最终促进了热带亚热带树种间的生态位分化和稳定共存。

因为EM树种的幼苗在母树下通常具有正的密度依赖效应, 同时利用土壤中复杂有机营养物质的能力更强, 能够在土壤较为贫瘠的生境斑块中拥有更高的适合度(Mao et al, 2019), 进而形成了一定的竞争优势, 提高了该类群在森林群落中的相对多度甚至形成EM植物的局部单优群落, 而AM植物则因聚集了相对更多的病原菌而具有更强的密度制约效应, 对群落多样性有更大的影响(Mao et al, 2019)。这些植物与土壤微生物的相互作用最终塑造了从热带到寒温带森林群落的外貌和结构, 在空间结构复杂、层次多样的热带雨林和亚热带常绿阔叶

林中, 能够长得更高、占据冠层优势地位的往往是营养获取能力强、具有正反馈的EM树种, 包括龙脑香科和壳斗科等, 而下层则是物种丰富、多样性极高的AM树种(图1), 不同类型的菌根植物在生境异质性条件下占据各自的更新生态位, 共同组成了森林群落的生物多样性。

2.4 局域扩散和区域因素

除了生境过滤和生物之间相互作用, 局域尺度的扩散限制是另外一个影响森林生物多样性与群落构建的重要局域过程, 也是CForBio研究的主要问题之一(Shen et al, 2009; Feng et al, 2016; Chen et al, 2019)。植物群落中的扩散限制主要指由于传播者数量或种类的不足和限制, 阻碍了种子到达适合的萌发地点(饶米德等, 2013; Dent & Estrada-Villegas, 2021)。扩散限制的重要作用已经在CForBio中得到了广泛验证, 包括不同森林类型(温带、亚热带、热带)、不同生物多样性维度(物种多

样性、系统发育多样性、功能多样性)、不同生物类群等(Legendre et al, 2009; Gao et al, 2015; Yang et al, 2015; Wang et al, 2018)。例如, 在古田山亚热带森林的研究发现, 与生境过滤相比较, 扩散限制与生境过滤对植物群落物种多样性与系统发育多样性格局具有相似的解释能力, 且扩散限制在小尺度上的作用更大, 而随着尺度的增大生境过滤的作用逐渐变大(Legendre et al, 2009b; 饶米德等, 2013)。同时, 扩散限制也能更好地解释中国北方与北美温带森林动态样地的植物群落物种组成(Wang et al, 2018)。此外, 研究表明扩散限制也能显著影响森林土壤微生物群落组成, 并且影响的强度随森林演替阶段的不同而发生变化(Gao et al, 2015; Wang et al, 2016)。

更为重要的是, 越来越多的研究表明在区域地质历史过程、物种库和环境等区域因素与局域生态因子共同作用下形成了局域群落生物多样性、物种组成与结构(Ricklefs, 1987; Mittelbach et al, 2007;

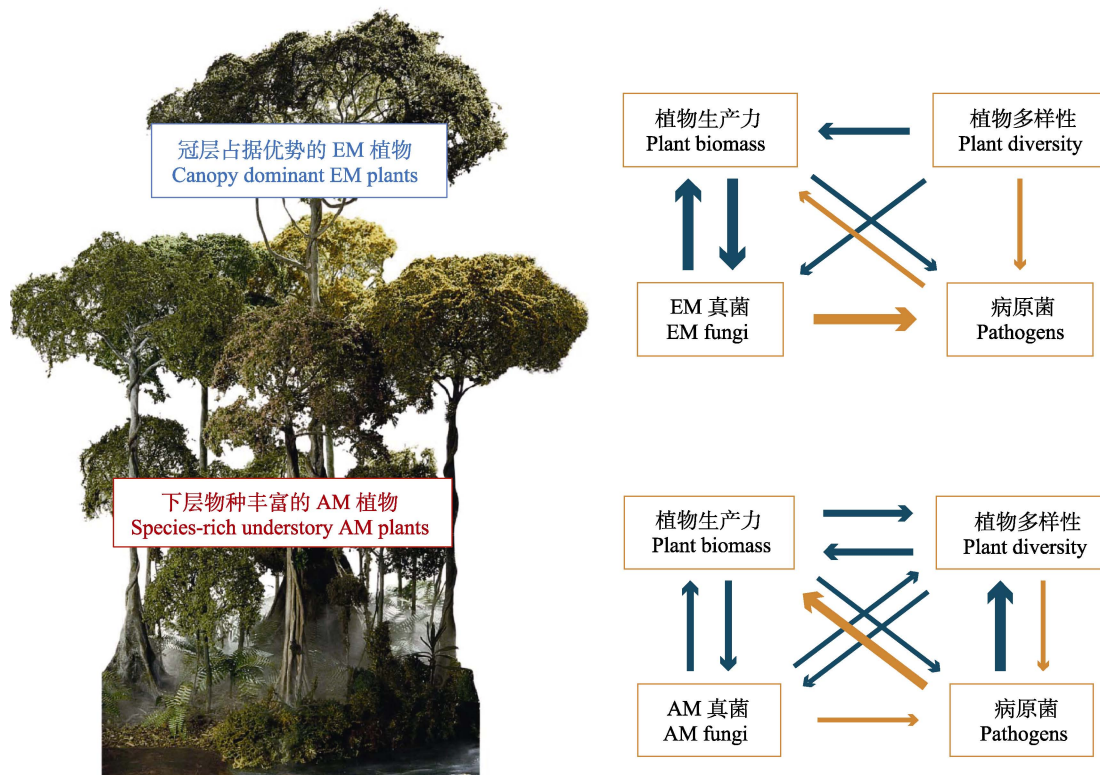


图1 植物-土壤反馈作用下不同类型菌根植物的更新生态位差异塑造了森林群落的物种组成和空间结构。右图改自Tedersoo等(2020), 蓝色和橙色箭头分别代表促进和抑制作用, 箭头宽度代表相应作用过程的相对重要性。

Fig.1 Plant-soil feedback effects and relative regeneration niches among tree species with different mycorrhizal types regulating the species composition and spatial structure of forest communities. AM, Arbuscular mycorrhiza; EM, Ectomycorrhiza. Right panel is modified from Tedersoo et al (2020), blue and orange arrows indicate positive and negative effects, respectively; arrow width depicts the relative importance of the effect.

Harrison & Cornell, 2008)。基于CForBio的样地, 研究人员也初步探讨了区域因素对我国森林生物多样性与群落结构的影响(Feng et al, 2014, 2015; Cao et al, 2021; Wang et al, 2021)。例如, 基于11个中国森林样地的研究表明冰期间冰期的气候变化显著影响中国森林群落的系统发育结构(Feng et al, 2014)。而最近的一项研究发现冰期间冰期的气候变化对我国东北地区森林群落的木本植物多样性和草本植物多样性影响相反, 即冰期间冰期的温度变化促进了木本植物丰富度, 但降低了草本植物丰富度(Wang et al, 2021)。此外, 通过比较基于不同物种库(东亚物种库与全球物种库)的系统发育结构的差异, 发现洲际迁徙和局部种化均显著影响我国森林群落的系统发育结构(Feng et al, 2014)。近期基于东亚地区森林动态监测网络21个大型森林动态样地的数据研究分析了 β 多样性的纬度梯度格局, 发现在控制了地形和 γ 多样性的影响后, 热带地区仍比温带地区拥有更高的 β 多样性, 表明热带地区更稳定的气候条件和更高的生产力允许物种产生更高的生境专一性以及利用稀有资源和空间的能力(Cao et al, 2021)。Zhong等(2021)利用全球45个森林动态样地的数据评估了丛枝菌根和外生菌根对 β 多样性及其组成的贡献, 结果发现纬度梯度上 β 多样性格局高度依赖于菌根类型的变化, 主要受到丛枝菌根的影响。Chu等(2019)利用全球23个森林动态样地的数据分析了大尺度生物多样性格局, 发现气候显著影响树木多样性, 其直接影响明显大于间接影响, 可能是热带气候造成的更快的进化速率和更窄的生态位宽度所引起的。

目前基于CForBio的扩散限制影响的相关研究大多是简单地将样方之间的距离或空间排列作为扩散限制的度量, 并未开展实际的扩散限制相关的调查、观测与实验。而样方之间的距离或空间排列与环境因子的分布密切相关, 如利用土壤和地形数据共同分析时, 扩散限制对群落构建的影响就小于仅用地形数据所得到的结果, 因为加入土壤数据后其空间结构减少了空间结构代表的扩散限制的作用(Chang et al, 2013)。同时, 随着当前全球变化的影响日趋加剧, 全球森林的大中型哺乳动物及鸟类等植物种子传播者的种群数量下降或灭绝(Emer et al, 2019; Fricke et al, 2022), 理解传播对群落构建的

作用对预测群落多样性的变化十分重要。未来应该利用CForBio的数十个大型或面积不等的长期森林动态样地, 通过长时间系统的观测与实验, 采用先进的追踪技术与分子分析方法更深入地探讨局域扩散限制的影响(Dent & Estrada-Villegas, 2021)。同时, 结合基因组学等新技术手段, 深入探讨揭示区域过程对森林生物多样性与群落构建的影响。

2.5 新技术应用带来新的认知

现代技术的发展从宏观和微观两个方面促进群落构建机制的研究。在宏观方面, 随着激光雷达、高光谱在森林生物多样监测研究上的应用, 克服了目前典型样地监测面积小、覆盖森林类型有限、监测成本高的缺陷, 使大范围、多尺度、低成本的连续群落生物多样性监测和时空比较研究成为可能(徐岩等, 2021)。同时, 叶绿体基因组(plastid genome)技术和代谢组学(metabolomics)等微观技术的利用能更好地推导群落构建的分子机制(Han et al, 2017; Jin et al, 2022), 并预测将来的生物多样性变化。这些技术提供了新的视角, 将进一步推动生物多样性监测和研究的发展。

随着新一代测序技术的发展, 叶绿体基因组技术已用于重建更精确的种间系统发育关系。同时, 转录组学(transcriptomics)方法也被引入群落生态学中, 根据种间决定关键功能的数十至数百个同源基因的相似性来推导关键的群落生态过程。如Jin等(2022)采用叶绿体基因组79种蛋白编码基因重建了中国亚热带地区6个样地580个物种的系统树, 并用这个系统树与DNA条形码(*rbcL* + *matK* + *trnH* - *psbA*)所重建的系统树和由全球74,533个维管植物生成的系统发育骨架所产生的名录系统树进行了比较。结果发现, 利用叶绿体基因组构建的群落系统树, 其建树效果要明显优于DNA条形码片段, 尤其在同属种比例较高的群落中, 应尽可能使用分辨率较高的叶绿体基因组树, 以得到更为准确的指数和生态推断结果。Han等(2017)通过转录组学手段检测了物种间与光相关的同源基因相似性对古田山85种木本植物幼苗存活的影响, 发现与光相关的15个基因本体中有3个是与幼苗存活相关的, 反映了光环境的过滤作用。

代谢组学利用植物代谢过程产生的代谢产物组分的差异, 能够从更深层次揭示植物群落的构建

机制。植物次生代谢物(plant secondary metabolite, PSM)由一些分子量较低的化合物组成(Wink, 2004), 它们通过对抗环境压力、防御食草动物和病原体形成植物防御的综合体系, 调控植物对环境的适应以及与群落成员的互动, 从而影响植物的适合度、群落组成和生态系统功能(Richards et al, 2015; Wink, 2018)。与植物的形态性状如木质密度和比叶面积等及少数生理性状相比, 植物次生代谢物能更好地推导产生生态学格局的生理生态过程, 并预测将来的生物多样性变化。在群落学水平上, 次生代谢产物更相似的物种更容易共享自然天敌, 由此产生的密度制约效应为稀有种提供了生存空间, 这也是森林植物共存的主要驱动因素(Janzen, 1970; Connell, 1971)。基于代谢组学可以从数千个候选化合物中识别出与特定天敌相关的化合物类型, 能够从生产者-消费者维度揭示影响植物群落构建的因素。使用标准化代谢组学可以研究不同生物地理区域中次生代谢物的差异, 进而推断不同区域物种组成差异的潜在原因。例如, 通过对西双版纳样地中大戟科26个树种次生代谢产物和其他功能性状的比较研究, 证实树种基于次生代谢产物的化学防御轴上的生态位分化是促进近缘种共存的机制之一(Wang et al, 2022)。

随着激光雷达、高光谱在森林生物多样性监测研究中的应用, 基于地面监测, 激光雷达技术能提供高分辨率的单木和样地的冠层结构参数, 同时高光谱技术能反演冠层重要的功能性状, 如冠层的叶绿素、氮、水分和干物质等含量, 能以低成本方法进行大范围、多尺度的连续监测, 为森林生物多样性监测与研究开辟了新的前景(郭庆华等, 2016)。Zhang等(2016)发现, 在南亚热带森林鼎湖山样地, 无人机近地面遥感获得的高分辨率林冠参数可以很好地揭示森林群落结构和生物多样性的关系。Yi等(2022)利用激光雷达技术量化了亚热带9个不同演替阶段的1 ha森林样地的冠层结构多样性, 与以往大多数研究结论相反, 该研究发现冠层结构多样性对生产力存在负效应, 这种负效应可能源于上层和下层树冠对光资源的不对称竞争, 林下层叶面积与总体生产力之间的负相关关系为不对称竞争机制提供了进一步的证据。Wang等(2022)采用激光雷达量化了8个20-30 ha森林动态样地的冠层最大高

度, 发现地形导致的水分差异比辐射差异更能影响群落尺度冠层结构中最大冠层高度的变化, 验证了最大树高的“水分限制假说”; 同时, 从温带到热带森林, 最大冠层高度的主要影响因素呈现由辐射主导到水分限制主导的变化, 暗示了全球气候变化背景下降水变化可能会改变群落结构。

3 问题与展望

3.1 森林群落构建的尺度问题

森林群落构建过程存在明显的时空尺度效应。Wang等(2015)通过对2个25 ha温带森林动态样地多样性格局的研究, 发现生境过滤主要在150-250 m尺度发挥作用, 扩散过程则在< 150 m尺度发挥作用, 而种间互作在< 20 m尺度起关键作用。另外, 森林群落多样性、生态系统功能及两者的关系也随空间尺度发生变化(Chisholm et al, 2013; Gonzalez et al, 2020)。因此, 多空间尺度的对比研究不仅代表着未来森林群落构建机制的重要发展方向(例如密度制约机制)(Hülsmann et al, 2021), 也是运用群落构建理论解决森林管理难题的必然趋势(Manning et al, 2019)。另一方面, 群落构建机制也会随森林演替(长时间尺度)和干扰(短时间尺度)发生变化, 并对森林多样性和生态系统功能造成影响(Gonzalez et al, 2020)。例如, 近期样地研究发现, 林分结构复杂性及其驱动的种间竞争作用会随森林演替发生变化, 是决定受干扰森林生产力等多功能恢复的重要因素(Yuan et al, 2021; Yi et al, 2022)。未来工作应该侧重长期数据的运用, 从气候变化、干扰作用、森林群落构建过程等综合角度研究森林生物多样性、碳汇功能等的动态变化规律(Finzi et al, 2020)。

3.2 多维度、多营养级生物互作

生物互作是森林群落构建的重要驱动过程, 长期以来备受关注, 当代物种共存理论更是格外强调种内和种间关系在物种长期稳定共存中的核心地位(Chesson, 2000; 储诚进等, 2017)。然而, 目前相关研究主要集中于单营养级(植物)、单一维度(物种)生物互作, 研究结论比较局限。在多维度研究方面, 生物多样性不仅包括物种丰富度, 还包括功能性状和系统发育多样性(Swenson & Enquist, 2009), 综合考虑物种在功能和系统发育等其他维度的信息, 可以深入揭示驱动生物互作规律的关键机制(Webb et

al, 2002; Jia et al, 2020)。另外, 近年来的森林群落研究在植物菌根(Tedersoo et al, 2020; Chaudhary et al, 2022)、光谱特征(Cavender-Bare et al, 2020)等方面取得了一系列新的进展。在此基础上, 依托CForBio平台的研究发现了这些植物特征对植物间关系乃至群落多样性和生态系统功能的影响机制(Mao et al, 2019; Zhong et al, 2021), 极大丰富了生物互作的研究维度。未来的生物互作研究应该结合植物学、生态学新进展(如地下功能性状), 从新角度揭示生物互作的驱动机制及其对森林群落构建的影响过程(Wiegand et al, 2021)。

在多营养级互作方面, 针对森林群落内植物-动物-微生物等多营养级生物关系的研究相对薄弱, 由于跨营养级的生物关系是生物互作的关键组成部分(王晴晴等, 2021), 这将导致对生物互作的认识较为片面并低估其对群落构建机制的贡献。近年来, 随着高通量测序等方法的不断成熟, 大量研究开始关注植物-微生物关系, 发现土壤微生物是决定森林群落多样性的关键因素之一(Chen et al, 2019; Liang et al, 2020), 极大推动了群落构建理论的更新发展。另一方面, 借助红外相机、采样调查、围栏实验等方法, 陆续有研究揭示昆虫、动物、鸟类等在森林中的活动规律及其对植物群落的影响过程(谢文华, 2014; Zou et al, 2015; Jia et al, 2018; Wang et al, 2022)。然而, 目前关于多营养级生物互作的驱动机制及其对生物多样性维持和生态系统多功能的影响过程仍然存在诸多挑战(Eisenhauer et al, 2019)。例如, 近期研究通过实验 + 模型的方式, 探讨了多营养级物种对生物多样性-生态系统功能关系的驱动作用(王少鹏, 2020; Albert et al, 2022), 然而这些实验和模型结果多适用于物种较少的生态系统, 很难揭示物种异常丰富的森林生态系统的真实情况。未来的森林研究需要发展多类型、长时间的多营养级生物监测平台, 构建“野外观测 + 实验模拟 + 模型预测”的一体化综合研究体系, 深入回答以下科学问题: (1)多营养级物种共存网络: 自然森林群落内, 不同营养级生物如何实现稳定共存? (2)多营养级群落稳定性: 多营养级生物互作随环境条件(空间)和群落演替(时间)如何变化? (3)多营养级群落功能性: 各营养级生物如何决定森林群落构建过程和生态系统功能?

3.3 全球变化与森林群落构建机制

近百年来, 受到人类干扰和全球变化(如气温升高、降水改变、土地利用变化等)的持续影响, 全球森林遭受了极大破坏, 生物多样性和生态系统功能不断变化(McDowell et al, 2020)。全球变化通过调控生物与生物、生物与环境之间的关系, 进而改变森林群落的构建过程并决定森林的动态变化(McDowell et al, 2020; Collins et al, 2022)。然而, 考虑到生物的多样性(植物、动物、微生物等)和生物关系的复杂性(竞争、互惠、寄生等), 未来的研究需要结合森林地上-地下的群落特征, 从多维度(如物种、功能性状、系统发育)、多营养级角度揭示全球变化对生物关系的驱动机制(Davies et al, 2021; 贺强, 2021)。例如, Schleuning等(2020)提出了基于“响应性状(response traits)、匹配性状(matching traits)和扩散性状(dispersal traits)”的植物-动物互作研究框架, 这不仅为研究多营养级生物互作对全球变化的响应机制提供了新思路, 同时也强调了长期、多类型的森林监测数据对全球变化研究的重要意义。

另外, 全球变化可改变森林局域环境(水热条件、光照、土壤等), 并通过生境过滤和生物-环境互馈等过程影响森林群落的构建过程(HilleRisLambers et al, 2012)。因此, 在全球变化背景下, 森林局域环境的长期监测和局域环境-生物互馈的研究越来越重要, 但这方面工作仍很欠缺(de Frenne et al, 2021)。近年来, 森林动态样地结合长期监测数据发现局域环境和年际气象条件对森林幼苗更新具有重要作用, 显著影响森林群落构建过程(Uriarte et al, 2018; Xu et al, 2022)。此外, 由于森林结构和环境条件具有高度的时空变异性, 未来工作应该更加关注多时空尺度对比研究, 发展多尺度普适的森林群落构建规律和机制, 并在全球变化背景下, 为森林生物多样性保护和森林管理实践提供切实可信的参考依据。

3.4 观测-实验-模型融合研究揭示群落构建机制

由于森林群落构建规律十分复杂且随环境和时间变异明显, 因此未来应该采取“野外观测 + 实验模拟 + 模型预测”的多途径综合手段开展研究, 揭示群落构建的复杂规律并模拟构建过程以确定关键机制。其中, 实验模拟 + 模型方法可以模拟复杂过程: 例如生物多样性与生态系统功能(BEF)研

究运用大型控制实验结合邻域模型方法, 验证了邻域交互作用对森林群落多样性和生产力关系的驱动作用(Fichtner et al, 2018), 确定了生物互作在BEF理论体系中的关键地位。另外, 野外观测 + 模型方法可以揭示复杂规律: 森林动态样地可以为模型提供详细的森林结构、过程、动态以及环境参数, 为准确预测森林未来变化提供巨大帮助(McDowell et al, 2020)。近期研究通过整合森林动态样地观测数据和森林动态模型, 成功将个体、物种水平的空间过程与群落水平的多样性动态进行联系, 结果发现远离母树的聚集性分布(对应动物传播和埋藏种子、林窗下的更新过程等)有利于树种之间的稳定共存, 实现了群落构建理论的新突破(Wiegand et al, 2021)。最后, 野外观测 + 实验模拟可以确定关键机制: 近期的密度制约研究通过长期的野外幼苗调查数据及菌根实验方法, 发现EM真菌可以提高幼苗的存活率和生长速率, 造成EM树种没有密度制约效应并成为群落优势种, 从而确定了EM树种获得优势的关键途径(Liang et al, 2020)。在全球变化背景下, 这种多途径融合的研究方式将变得越来越重要, 而集中全球性的森林监测网络(如ForestGEO; Davies et al, 2021)、实验平台(如TreeDivNet; <https://treedivnet.ugent.be>)和大型地球系统模型(McDowell et al, 2020)开展整合研究, 是准确预测未来全球森林变化趋势、制定森林管理策略的重要科学基础。

3.5 群落构建机制的应用前景

随着森林群落构建机制研究的不断积累, 目前已经对森林更新、生长、死亡动态变化(McDowell et al, 2020)、群落多样性维持机制(HilleRisLambers et al, 2012)以及生物量、生产力等碳积累过程(Muller-Landau et al, 2021)有了较为深入的认识。然而, 由于目前的森林群落构建机制研究多集中于局域和邻域尺度(例如, 密度制约机制, Hülsmann et al, 2021)、实验和观测研究经常发现相悖结论(Hagan et al, 2021)、理论研究与管理实践的关注点不同(Coll et al, 2018)等, 导致群落构建理论研究难以直接解决森林管理实践中面临的难题(例如, 如何调整群落结构以提高森林固碳能力, 抚育造林中的物种选择等; Manning et al, 2019)。近年来, 依托CForBio平台, 结合长期积累的森林调查数据和树种特性数据

(例如, 功能性状), 通过量化不同树种在维持森林群落多样性、提高生态系统功能的作用潜力(原作强等 2022), 在不同环境条件下(如土壤肥力条件)提出了具体的树种管理方式(例如, 不同菌根类型树种的混合比例; Mao et al, 2019), 可以为植树造林和森林管理过程中的树种选择及群落结构优化提供科学参考。

综上所述, CForBio作为森林动态样地长期监测平台, 以其时间长、尺度大、对整个生活史全面监测的独特优势, 可以作为“天然试金石”, 检验和发展森林群落构建理论, 并连结森林群落构建理论和森林管理实践(Coll et al, 2018)。另外, 森林动态样地可以为生态系统模型提供详细的森林结构、过程、动态以及环境参数, 是森林模型研究的“天然百宝箱”, 为准确预测森林未来变化提供巨大帮助(McDowell et al, 2020)。因此, 森林动态样地的长期监测工作是实现多营养级结合、多方法融合、多时空尺度整合的森林群落构建机制研究体系的重要基础。未来森林群落构建机制研究应该特别重视积累长期的观测证据, “尝试回答森林长期管理面临的急迫难题”, 推动相关研究从“理论探究”到“实践应用”的转变, 为森林生物多样性保护和应对全球变化等做出重要贡献。

参考文献

- Adler PB, Smull D, Beard KH, Choi RT, Furniss T, Kulmatiski A, Meiners JM, Tredennick AT, Veblen KE (2018) Competition and coexistence in plant communities: Intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology Letters*, 21, 1319–1329.
- Albert G, Gauzens B, Loreau M, Wang SP, Brose U (2022) The hidden role of multi-trophic interactions in driving diversity–productivity relationships. *Ecology Letters*, 25, 405–415.
- Asefa M, Brown C, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Sha LQ, Li J, Lin LX, Yang J (2019) Contrasting effects of space and environment on functional and phylogenetic dissimilarity in a tropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 12, 314–326.
- Asefa M, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Li J, Yang J (2017) Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. *Scientific Reports*, 7, 132.
- Asefa M, Wen HD, Brown C, Cao M, Xu K, Hu YH (2020) Ecological drivers of tree assemblage in tropical, subtropical and subalpine forests. *Journal of Vegetation Science*, 31,

- 107–117.
- Bai XJ, Queenborough SA, Wang XG, Zhang J, Li BH, Yuan ZQ, Xing DL, Lin F, Ye J, Hao ZQ (2012) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170, 755–765.
- Basset Y, Miller SE, Gripenberg S, Cvrtecka R, Dahl C, Leather SR, Didham RK, Laseke S, Brady S (2019) An entomocentric view of the Janzen-Connell hypothesis. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 1–8.
- Bever JD, Platt TG, Morton ER (2012) Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. *Annual Review of Microbiology*, 66, 265–283.
- Brodribb TJ, Powers J, Cochard H, Choat B (2020) Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368, 261–266.
- Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 429–437.
- Cao K, Condit R, Mi XC, Chen L, Ren HB, Xu WB, Burslem DFRP, Cai CR, Cao M, Chang LW, Chu CJ, Cui FX, Du H, Ediriweera S, Gunatilleke CSV, Gunatilleke IUAN, Hao ZQ, Jin GZ, Li JB, Li BH, Li YD, Liu YK, Ni HW, O'Brien MJ, Qiao XJ, Shen GC, Tian SY, Wang XH, Xu H, Xu YZ, Yang LB, Yap SL, Lian JY, Ye WH, Yu MJ, Su SH, Chang-Yang CH, Guo YL, Li XK, Zeng FP, Zhu DG, Zhu L, Sun IF, Ma KP, Svenning JC (2021) Species packing and the latitudinal gradient in beta-diversity. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20203045.
- Cavender-Bares J, Gamon JA, Townsend PA (2020) Remote Sensing of Plant Biodiversity. Springer International Publishing, Cham.
- Chang LW, Zeleny D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF (2013) Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology*, 94, 2145–2151.
- Chaudhary VB, Holland EP, Charman-Anderson S, Guzman A, Bell-Dereske L, Cheeke TE, Corrales A, Duchicela J, Egan C, Gupta MM, Hannula SE, Hestrin R, Hoosein S, Kumar A, Mhretu G, Neuenkamp L, Soti P, Xie YC, Helgason T (2022) What are mycorrhizal traits? *Trends in Ecology & Evolution*, 37, 573–581.
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010) Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 13, 695–704.
- Chen L, Swenson NG, Ji NN, Mi XC, Ren HB, Guo LD, Ma KP (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 366, 124–128.
- Chen Y, Yuan ZL, Li PK, Cao RF, Jia HR, Ye YZ (2016) Effects of environment and space on species turnover of woody plants across multiple forest dynamics plots in East Asia. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1533.
- Chen Y, Yuan ZL, Ren SY, Wei BL, Jia HR, Ye YZ (2014) Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2367–2376. (in Chinese with English abstract) [陈云, 袁志良, 任思远, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠 (2014) 宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析. *科学通报*, 2367–2376.]
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chisholm RA, Muller-Landau HC, Rahman AK, Bebbler DP, Bin Y, Bohlman SA, Bourg NA, Brinks J, Bunyavejchewin S, Butt N, Cao HL, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chiang JM, Chuyong G, Condit R, Dattaraja HS, Davies S, Duque A, Fletcher C, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Harrison RD, Howe R, Hsieh CF, Hubbell SP, Itoh A, Kenfack D, Kiratipayoon S, Larson AJ, Lian JY, Lin DM, Liu HF, Lutz JA, Ma KP, Malhi Y, McMahan S, McShea W, Meegaskumbura M, Razman SM, Morecroft MD, Nyctch CJ, Oliveira A, Parker GG, Pulla S, Punchi-Manage R, Romero-Saltos H, Sang WG, Schurman J, Su SH, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thomas D, Thomas S, Thompson J, Valencia R, Wolf A, Yap S, Ye WH, Yuan ZQ, Zimmerman JK, Coomes D (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224.
- Chu CJ, Lutz JA, Král K, Tomáš V, Yin X, Myers JA, Abiem I, Alonso A, Bourg M, Burslem DFRP, Cao M, Chapman H, Condit R, Fang SQ, Fischer GA, Gao LM, Hao ZQ, Hau BCH, He Q, Hector A, Hubbell SP, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Lai JS, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu YK, Liu Y, Luo YH, Ma KP, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Ni M, O'Brien MJ, Oliveira AA, Orwig DA, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Sang WG, Shen GC, Su ZY, Sui XH, Sun IF, Tian SY, Wang B, Wang XH, Wang XG, Wang YS, Weiblen GD, Wen SJ, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Zhang BW, Zhang JX, Zhang XT, Zhang YM, Zhu K, Zimmerman J, Storch D, Baltzer JL, Anderson-Teixeira KJ, Mittelbach GG, He FL (2019) Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*, 22, 245–255.
- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 25, 345–354.]
- Coll L, Ameztegui A, Collet C, Löf M, Mason B, Pach M, Verheyen K, Abrudan I, Barbati A, Barreiro S, Bielak K, Bravo-Oviedo A, Ferrari B, Govedar Z, Kulhavy J, Lazdina D, Metslaid M, Mohren F, Pereira M, Pericu S, Rasztovits E, Short I, Spathelf P, Sterba H, Stojanovic D, Valsta L,

- Zlatanov T, Ponett Q (2018) Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? *Forest Ecology and Management*, 407, 106–115.
- Collins CG, Elmendorf SC, Smith JG, Shoemaker L, Szojka M, Swift M, Suding KN (2022) Global change re-structures alpine plant communities through interacting abiotic and biotic effects. *Ecology Letters*, 25, 1813–1826.
- Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu KY, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y, Gómez-Aparicio L (2014) Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102, 845–856.
- Comita LS, Stump SM (2020) Natural enemies and the maintenance of tropical tree diversity: Recent insights and implications for the future of biodiversity in a changing world. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105, 377–392.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Populations*, 298, 312.
- Davies SJ, Abiem I, Abu Salim K, Aguilar S, Allen D, Alonso A, Anderson-Teixeira K, Andrade A, Arellano G, Ashton PS, Baker PJ, Baker ME, Baltzer JL, Basset Y, Bissengou P, Bohlman S, Bourg NA, Brockelman WY, Bunyavejchewin S, Burslem DFRP, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chang-Yang CH, Chao KJ, Chao WC, Chapman H, Chen YY, Chisholm RA, Chu CJ, Chuyong G, Clay K, Comita LS, Condit R, Cordell S, Dattaraja HS, de Oliveira AA, den Ouden J, Detto M, Dick C, Du XJ, Duque Á, Ediriweera S, Ellis EC, Obiang NLE, Esufali S, Ewango CEN, Fernando ES, Filip J, Fischer GA, Robin Foster R, Giambelluca T, Giardina C, Gilbert GS, Gonzalez-Akre E, Gunatilleke IAUN, Gunatilleke CVS, Hao ZQ, Hau BCH, He FL, Ni HW, Howe RW, Hubbell SP, Huth A, Inman-Narahari F, Itoh A, Janík D, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Jones FA, Kanzaki M, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Král K, Krizel L, Lao S, Larson AJ, Li YD, Li XK, Litton CM, Liu Y, Liu SR, Lum SKY, Luskin MS, Lutz JA, Luu HT, Ma KP, Makana JR, Malhi Y, Martin A, McCarthy C, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe H, Mi XC, Mitre D, Mohamad M, Monks L, Muller-Landau HC, Musili PM, Myers JA, Nathalang A, Ngo KM, Norden N, Novotny V, O'Brien MJ, Orwig D, Ostertag R, Papanthassiou K, Parker GG, Pérez R, Perfecto I, Phillips RP, Pongpattananurak N, Pretsch H, Ren HB, Reynolds G, Rodriguez LJ, Russo SE, Sack L, Sang WG, Shue J, Singh A, Song GZM, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Swenson NG, Tan S, Thomas SC, Thomas D, Thompson J, Turner BL, Uowolo A, Uriarte M, Valencia R, Vandermeer J, Vicentini A, Visser M, Vrska T, Wang XG, Wang XH, Weiblen GD, Whitfeld TJS, Wolf A, Wright SJ, Xu H, Yao TL, Yap SL, Ye WH, Yu MJ, Zhang MH, Zhu DG, Zhu L, Zimmerman JK, Zuleta D (2021) *ForestGEO: Understanding forest diversity and dynamics through a global observatory network*. *Biological Conservation*, 253, 108907.
- de Frenne P, Lenoir J, Luoto M, Scheffers BR, Zellweger F, Aalto J, Ashcroft MB, Christiansen DM, Decocq G, de Pauw K, Govaert S, Greiser C, Gril E, Hampe A, Jucker T, Klings DH, Koelemeijer IA, Lembrechts JJ, Marrec R, Meeussen C, Ogée J, Tyystjärvi V, Vangansbeke P, Hylander K (2021) Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27, 2279–2297.
- Dent DH, Estrada-Villegas S (2021) Uniting niche differentiation and dispersal limitation predicts tropical forest succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 700–708.
- Detto M, Visser MD, Wright SJ, Pacala SW (2019) Bias in the detection of negative density dependence in plant communities. *Ecology Letters*, 22, 1923–1939.
- Eisenhauer N, Schielzeth H, Barnes AD, Barry KE, Bonn A, Brose U, Bruehlheide H, Buchmann N, Buscot F, Ebeling A, Ferlian O, Freschet GT, Giling DP, Hättenschwiler S, Hillebrand H, Hines J, Isbell F, Koller-France E, König-Ries B, Jochum M (2019) A multitrophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research. *Advances in Ecological Research*, 61, 1–54
- Emer C, Galetti M, Pizo MA, Jordano P, Verdú M (2019) Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. *Science Advances*, 5, eaav6699.
- Fang XF, Shen GC, Yang QS, Liu HM, Ma ZP, Deane DC, Wang XH, Duarte L (2017) Habitat heterogeneity explains mosaics of evergreen and deciduous trees at local-scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Vegetation Science*, 28, 379–388.
- Feng G, Mi XC, Bøcher PK, Mao LF, Sandel B, Cao M, Ye W, Hao Z, Gong H, Zhang Y, Zhao X, Jin GZ, Ma KP, Svenning JC (2014) Relative roles of local disturbance, current climate and paleoclimate in determining phylogenetic and functional diversity in Chinese forests. *Biogeosciences*, 11, 1361–1370.
- Feng G, Mi XC, Eiserhardt WL, Jin GZ, Sang WG, Lu ZJ, Wang XH, Li XK, Li BH, Sun IF, Ma KP, Svenning JC (2015) Assembly of forest communities across East Asia—Insights from phylogenetic community structure and species pool scaling. *Scientific Reports*, 5, 9337.
- Feng G, Mi XC, Yan H, Li FYH, Svenning JC, Ma KP (2016) CForBio: A network monitoring Chinese forest biodiversity. *Science Bulletin*, 61, 1163–1170.

- Fichtner A, Härdtle W, Bruelheide H, Kunz M, Li Y, von Oheimb G (2018) Neighbourhood interactions driveoveryielding in mixed-species tree communities. *Nature Communications*, 9, 1144.
- Finzi AC, Giasson MA, Plotkin AAB, Aber JD, Boose ER, Davidson EA, Dietze MC, Ellison AM, Frey SD, Goldman E, Keenan TF, Melillo JM, Munger JW, Nadelhoffer KJ, Ollinger SV, Orwig DA, Pederson N, Richardson AD, Savage K, Tang JW, Thompson JR, Williams CA, Wofsy SC, Zhou ZX, Foster DR (2020) Carbon budget of the harvard forest long-term ecological research site: Pattern, process, and response to global change. *Ecological Monographs*, 90, e01423.
- Fricke EC, Ordonez A, Rogers HS, Svenning JC (2022) The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. *Science*, 375, 210–214.
- Gao C, Shi NN, Chen L, Ji NN, Wu BW, Wang YL, Xu Y, Zheng Y, Mi XC, Ma KP, Guo LD (2017) Relationships between soil fungal and woody plant assemblages differ between ridge and valley habitats in a subtropical mountain forest. *New Phytologist*, 213, 1874–1885.
- Gao C, Zhang Y, Shi NN, Zheng Y, Chen L, Wubet T, Bruelheide H, Both S, Buscot F, Ding Q, Erfmeier A, Kühn P, Nadrowski K, Scholten T, Guo LD (2015) Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. *New Phytologist*, 205, 771–785.
- Gao MX, Qiao ZH, Hou HY, Jin GZ, Wu DH (2020) Factors that affect the assembly of ground-dwelling beetles at small scales in primary mixed broadleaved-Korean pine forests in north-east China. *Soil Ecology Letters*, 2, 47–60.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gaston KJ, Chown SL, Evans KL (2008) Ecogeographical rules: Elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, 35, 483–500.
- Gonzalez A, Germain RM, Srivastava DS, Filotas E, Dee LE, Gravel D, Thompson PL, Isbell F, Wang SP, Kéfi S, Montoya J, Zelnik YR, Loreau M (2020) Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. *Ecology Letters*, 23, 757–776.
- Gui XJ, Lian JY, Zhang RY, Li YP, Shen H, Ni YL, Ye WH (2019) Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China. *Biodiversity Science*, 27, 619–629. (in Chinese with English abstract) [桂旭君, 练璐瑜, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉 (2019) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. *生物多样性*, 27, 619–629.]
- Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SX (2016) Perspectives and prospects of unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. *生物多样性*, 24, 1267–1278.]
- Guo YL, Xiang WS, Wang B, Li DX, Mallik AU, Chen HYH, Huang FZ, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li XK (2018) Partitioning beta diversity in a tropical karst seasonal rainforest in Southern China. *Scientific Reports*, 8, 17408.
- Guo YL, Chen HYH, Mallik AU, Wang B, Li DX, Xiang WS, Li XK (2019) Predominance of abiotic drivers in the relationship between species diversity and litterfall production in a tropical karst seasonal rainforest. *Forest Ecology and Management*, 449, 117452.
- Guo YL, Lu JM, Franklin SB, Wang QG, Xu YZ, Zhang KH, Bao DC, Qiao XJ, Huang HD, Lu ZJ, Jiang MX (2013) Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 826–835.
- Guo YL, Wang B, Mallik AU, Huang FZ, Xiang WS, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li DX, He YL, Li XK (2016) Topographic species-habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 10, 450–460.
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, He YL, Li XK (2016) Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 24, 30–39. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 何运林, 李先琨 (2016) 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面面积分布格局及其对地形因子的响应. *生物多样性*, 24, 30–39.]
- Hagan JG, Vanschoenwinkel B, Gamfeldt L (2021) We should not necessarily expect positive relationships between biodiversity and ecosystem functioning in observational field data. *Ecology Letters*, 24, 2537–2548.
- Han BC, Umaña MN, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Wang YQ, Liang Y, Wei W, Ma KP (2017) The role of transcriptomes linked with responses to light environment on seedling mortality in a subtropical forest, China. *Journal of Ecology*, 105, 592–601.
- Han DX, Jin GZ (2017) Influences of topography and competition on DBH growth in different growth stages in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(1), 9–19. (in Chinese with English abstract) [韩大校, 金光泽 (2017) 地形和竞争对典型阔叶红松林不同生长阶段树木胸径生长的影响. *北京林业大学学报*, 39(1), 9–19.]
- Han MG, Tang M, Shi BK, Jin GZ (2020) Effect of canopy gap size on soil respiration in a mixed broadleaved-Korean pine forest: Evidence from biotic and abiotic factors. *European Journal of Soil Biology*, 99, 103194.
- Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of

- the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11, 969–979.
- Hazelwood K, Beck H, Paine CET, Andersen K (2021) Negative density dependence in the mortality and growth of tropical tree seedlings is strong, and primarily caused by fungal pathogens. *Journal of Ecology*, 109, 1909–1918.
- He Q (2021) Biotic interactions and ecosystem dynamics under global change: From theory to application. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1075–1093. (in Chinese with English abstract) [贺强 (2021) 生物互动与全球变化下的生态系统动态: 从理论到应用. *植物生态学报*, 45, 1075–1093.]
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Hülsmann L, Chisholm RA, Hartig F (2021) Is variation in conspecific negative density dependence driving tree diversity patterns at large scales? *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 151–163.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Jia MK, Guo YL, Li DX, Wang B, Xiang WS, Wang AL, Liu SY, Ding T, Huang FZ, Wen SJ, Lu SH, Li XK (2020) Spatio-temporal dynamics of leaf litter in a karst seasonal rainforest in southwest Guangxi. *Biodiversity Science*, 28, 455–462. (in Chinese with English abstract) [贾梦可, 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 向悟生, 王爱龙, 刘晟源, 丁涛, 皇甫昭, 文淑均, 陆树华, 李先琨 (2020) 桂西南喀斯特季节性雨林叶凋落量的时空动态. *生物多样性*, 28, 455–462.]
- Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Lin GG, Hao ZQ, Bagchi R (2020) Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. *Nature Communications*, 11, 286.
- Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Luskin MS (2018) Global signal of top-down control of terrestrial plant communities by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 6237–6242.
- Jiang F, Zhu K, Cadotte MW, Jin GZ, Beckman N (2020) Tree mycorrhizal type mediates the strength of negative density dependence in temperate forests. *Journal of Ecology*, 108, 2601–2610.
- Jiang YL, Bai KD, Guo YL, Wang B, Li DX, Li XK, Liu ZS (2016) Floral traits of woody plants and their habitat differentiations in a northern tropical karst forest. *Biodiversity Science*, 24, 148–156. (in Chinese with English abstract) [蒋裕良, 白坤栋, 郭屹立, 王斌, 李冬兴, 李先琨, 刘志尚 (2016) 北热带喀斯特森林木本植物花性状及其生境分异. *生物多样性*, 24, 148–156.]
- Jin GZ, Li R, Li ZH, Kim JH (2007) Spatial pattern of *Acer tegmentosum* in the mixed broadleaved-Korean pine forest of Xiaoxing'an Mountains, China. *Journal of Korean Forest Society*, 96, 730–736.
- Jin L, Liu JJ, Xiao TW, Li QM, Lin LX, Shao XN, Ma CX, Li BH, Mi XC, Ren HB, Qiao XJ, Lian JY, Hao G, Ge XJ (2022) Plastome-based phylogeny improves community phylogenetics of subtropical forests in China. *Molecular Ecology Resources*, 22, 319–333.
- Jin Y, Russo SE, Yu MJ (2018) Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. *Journal of Ecology*, 106, 1634–1645.
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, Cornell HV, Davies KF, Freestone AL, Inouye BD, Harrison SP, Myers JA (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Kratochwil A, Okologie F (1999) *Biodiversity in Ecosystems: Some Principles*. Springer, Dordrecht.
- Kuang X, Zhu K, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Wang XG, Wang YY, Hao ZQ (2017) Conspecific density dependence and community structure: Insights from 11 years of monitoring in an old-growth temperate forest in Northeast China. *Ecology and Evolution*, 7, 5191–5200.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H (2011) Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China. *Forest Ecology and Management*, 262, 1507–1513.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Li L, Huang ZL, Ye WH, Cao HL, Wei SG, Wang ZG, Lian JY, Sun IF, Ma KP, He FL (2009) Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, 118, 495–502.
- Li XC, Qian X, Gao C, Seitz S, Scholten T, Wang YL, Yao H, Gan HY, Guo LD (2021) Plant identity strongly structures the root-associated fungal community in a diverse subtropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 55, 98–109.
- Li YP, Bin Y, Xu H, Ni YL, Zhang RY, Ye WH, Lian JY (2019) Understanding community assembly based on functional traits, ontogenetic stages, habitat types and spatial scales in a subtropical forest. *Forests*, 10, 1055.
- Liang MX, Liu XB, Etienne RS, Huang FM, Wang YF, Yu SX (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi counteract the Janzen-Connell effect of soil pathogens. *Ecology*, 96, 562–574.
- Liang MX, Liu XB, Gilbert GS, Zheng Y, Luo S, Huang FM, Yu SX (2016) Adult trees cause density-dependent mortality

- in conspecific seedlings by regulating the frequency of pathogenic soil fungi. *Ecology Letters*, 19, 1448–1456.
- Liang MX, Johnson D, Burslem DFRP, Yu SX, Fang M, Taylor JD, Taylor AFS, Helgason T, Liu XB (2020) Soil fungal networks maintain local dominance of ectomycorrhizal trees. *Nature Communications*, 11, 2636.
- Liang MX, Shi LQ, Burslem DFRP, Johnson D, Fang M, Zhang XY, Yu SX (2021) Soil fungal networks moderate density-dependent survival and growth of seedlings. *New Phytologist*, 230, 2061–2071.
- Lin DM, Lai JS, Muller-Landau HC, Mi XC, Ma KP (2012) Topographic variation in aboveground biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *PLoS ONE*, 7, e48244.
- Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Hao ZQ (2014) The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215, 795–807.
- Lin GJ, Stralberg D, Gong GQ, Huang ZL, Ye WH, Wu LF (2013) Separating the effects of environment and space on tree species distribution: From population to community. *PLoS ONE*, 8, e56171.
- Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012) Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 905–914.
- Liu HF, Sang WG, Xue DY (2013) Topographical habitat variability of dominant species populations in a warm temperate forest. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 795–801. (in Chinese with English abstract) [刘海丰, 桑卫国, 薛达元 (2013) 暖温带森林优势种群的地形生境变异性. *生态学杂志*, 32, 795–801.]
- Liu JJ, Tan YH, Slik JWF (2014) Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 330, 75–81.
- Liu L, Zeng FP, Song TQ, Wang KL, Du H (2020) Stand structure and abiotic factors modulate karst forest biomass in Southwest China. *Forests*, 11, 443.
- Liu Q, Bi LZ, Song GH, Wang QB, Jin GZ (2018) Species–habitat associations in an old-growth temperate forest in northeastern China. *BMC Ecology*, 18, 20.
- Liu XB, Burslem DFRP, Taylor JD, Taylor AFS, Khoo E, Majalap-Lee N, Helgason T, Johnson D (2018) Partitioning of soil phosphorus among arbuscular and ectomycorrhizal trees in tropical and subtropical forests. *Ecology Letters*, 21, 713–723.
- Liu XB, Etienne RS, Liang MX, Wang YF, Yu SX (2015) Experimental evidence for an intraspecific Janzen–Connell effect mediated by soil biota. *Ecology*, 96, 662–671.
- Liu XJ, Swenson NG, Wright SJ, Zhang LW, Song K, Du YJ, Zhang JL, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS ONE*, 7, e34767.
- Liu XJ, Swenson NG, Zhang JL, Ma KP (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Functional Ecology*, 27, 264–272.
- Liu XJ, Swenson NG, Lin DM, Mi XC, Umaña MN, Schmid B, Ma KP (2016) Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology*, 97, 2396–2405.
- Liu Y, Fang SQ, Chesson P, He FL (2015) The effect of soil-borne pathogens depends on the abundance of host tree species. *Nature Communications*, 6, 10017.
- Liu Y, He FL (2021) Warming intensifies soil pathogen negative feedback on a temperate tree. *New Phytologist*, 231, 2297–2307.
- Liu ZL, Bi LZ, Song GH, Wang QB, Liu Q, Jin GZ (2017) Influence of topography on leaf area index in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing’an Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 2856–2862. (in Chinese with English abstract) [刘志理, 毕连柱, 宋国华, 王全波, 刘琪, 金光泽 (2017) 地形对典型阔叶红松林叶面积指数分布的影响. *应用生态学报*, 28, 2856–2862.]
- Liu ZL, Li B, Jin GZ (2021) Scale-dependent changes in the contributions of biotic and abiotic factors to leaf area index in a natural forest in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 479, 118540.
- Lomolino MV (2000) Ecology’s most general, yet protean pattern: The species–area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26.
- Lu JM, Johnson DJ, Qiao XJ, Lu ZJ, Wang QG, Jiang MX (2015) Density dependence and habitat preference shape seedling survival in a subtropical forest in central China. *Journal of Plant Ecology*, 8, 568–577.
- Ma J, Wu LF, Wei X, Ye WH, Cao HL, Shen H (2015) Habitat adaptation of two dominant tree species in a subtropical monsoon forest: Leaf functional traits and hydraulic properties. *Guihaia*, 35, 261–268. (in Chinese with English abstract) [马金, 吴林芳, 韦霄, 叶万辉, 曹洪麟, 沈浩 (2015) 鼎湖山季风常绿阔叶林两种优势树种的生境适应研究: 叶片功能性状和水力结构特征. *广西植物*, 35, 261–268.]
- Ma KP, Mi XC, Zhu L, Du XJ, Xu XH, Liu YN, Feng G, Cao M, Lin LX, Jiang MX, Dang HS, Hao ZQ, Jin GZ, Li XK, Ni HW, Sang WG, Tian SY, Wang XH, Xu K, Ye WH, Yu MJ, Zeng FP (2019) Chinese forest biodiversity monitoring networks: Biodiversity science synthesis platform. In: *Change and Its Effects of Ecosystems in China* (ed. Fu BJ), pp. 251–278. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马克平, 米湘成, 朱丽, 杜晓军, 徐学红, 刘忆南, 冯刚, 曹敏, 林露湘, 江明喜, 党海山, 郝占庆, 金光泽, 李先琨, 倪宏伟, 桑卫国, 田松岩, 王希华, 许琨, 叶万辉, 于明坚, 曾馥平 (2019) 中国森林生物多样性监测网络: 生物多样性科学综合研究平台. 见: *中国生态系统变化及*

- 效应(傅伯杰主编), pp. 251–278. 高等教育出版社, 北京.]
- Manning P, Loos J, Barnes AD, Batáry P, Bianchi FJJA, Buchmann N, de Deyn GB, Ebeling A, Eisenhauer N, Fischer M, Fründ J, Grass I, Isselstein J, Jochum M, Klein AM, Klingenberg EOF, Landis DA, Lepš J, Lindborg R, Meyer ST, Temperton VM, Westphal C, Tschamntke T (2019) Transferring biodiversity–ecosystem function research to the management of ‘real-world’ ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 61, 323–356.
- Mao ZK, Hao ZQ, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Kuang X, Wang XG (2020) Abundance–asymmetry in conspecific aggregation and interspecific interaction. *Scientia Sinica Vitae*, 50, 381–390. (in Chinese with English abstract) [毛子昆, 郝占庆, 原作强, 藺菲, 叶吉, 匡旭, 王绪高 (2020) 物种聚集分布与种间关系的多度不对称性. *中国科学: 生命科学*, 50, 381–390.]
- Mao ZK, Corrales A, Zhu K, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Wang XG (2019) Tree mycorrhizal associations mediate soil fertility effects on forest community structure in a temperate forest. *New Phytologist*, 223, 475–486.
- Martini F, Xia SW, Zou CB, Goodale UM (2020) Seedling growth and survival responses to multiple soil properties in subtropical forests of South China. *Forest Ecology and Management*, 474, 118382.
- Marx DH (1972) Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Annual Review of Phytopathology*, 10, 429–454.
- May F, Huth A, Wiegand T (2015) Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20141657.
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Aukema BH, Bond-Lamberty B, Chini L, Clark JS, Dietze M, Grossiord C, Hanbury-Brown A, Hurtt GC, Jackson RB, Johnson DJ, Kueppers L, Lichstein JW, Ogle K, Poulter B, Pugh TAM, Seidl R, Turner MG, Uriarte M, Walker AP, Xu CG (2020) Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368, eaaz9463.
- Mi XC, Guo J, Hao ZQ, Xie ZQ, Guo K, Ma KP (2016) Chinese forest biodiversity monitoring: Scientific foundations and strategic planning. *Biodiversity Science*, 24, 1203–1219. (in Chinese with English abstract) [米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平 (2016) 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. *生物多样性*, 24, 1203–1219.]
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315–331.
- Muller-Landau HC, Cushman KC, Arroyo EE, Martinez Cano I, Anderson-Teixeira KJ, Backiel B (2021) Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. *New Phytologist*, 229, 3065–3087.
- National Forestry and Grassland Administration (2019) China Forest Resources Report (2014–2018). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业和草原局 (2019) 中国森林资源报告(2014–2018). 中国林业出版社, 北京.]
- Oktavia D, Jin GZ (2019) Species–habitat association affects demographic variation across different life stages in an old-growth temperate forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 125482.
- Oktavia D, Jin GZ (2020) Variations in leaf morphological and chemical traits in response to life stages, plant functional types, and habitat types in an old-growth temperate forest. *Basic and Applied Ecology*, 49, 22–33.
- Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao SL, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pu XC, Zhu Y, Jin GZ (2017) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on seedling survival in a spruce-fir valley forest, northeastern China. *Ecology and Evolution*, 7, 4582–4591.
- Pu XC, Jin GZ (2018) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in two temperate old-growth forests in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 424, 95–104.
- Qadir QM (2021) Analysis of the reliability of LoRa. *IEEE Communications Letters*, 25, 1037–1040.
- Qiao XJ, Li QX, Jiang QH, Lu JM, Franklin S, Tang ZY, Wang QG, Zhang JX, Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Liu HB, Xu YZ, Jiang MX (2015) Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. *Scientific Reports*, 5, 17043.
- Qiao XJ, Zhang JX, Wang Z, Xu YZ, Zhou TY, Mi XC, Cao M, Ye WH, Jin GZ, Hao ZQ, Wang XG, Wang XH, Tian SY, Li XK, Xiang WS, Liu YK, Shao YN, Xu K, Sang WG, Zeng FP, Ren HB, Jiang MX, Ellison AM (2021) Foundation species across a latitudinal gradient in China. *Ecology*, 102, e03234.
- Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. *生物多样性*, 25, 689–695.]
- Rao MD, Feng G, Zhang JL, Mi XC, Chen JH (2013) Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species

- and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 58, 1204–1212. (in Chinese with English abstract) [饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华 (2013) 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. *科学通报*, 58, 1204–1212.]
- Ren HB, Svenning JC, Mi XC, Lutz JA, Zhou JX, Ma KP (2022) Scale-dependent species–area relationship: Niche-based versus stochastic processes in a typical subtropical forest. *Journal of Ecology*, 110, 1883–1895.
- Ren J, Fang S, Lin GG, Lin F, Yuan ZQ, Ye J, Wang XG, Hao ZQ, Fortunel C (2021) Tree growth response to soil nutrients and neighborhood crowding varies between mycorrhizal types in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 197, 523–535.
- Richards LA, Dyer LA, Forister ML, Smilanich AM, Dodson CD, Leonard MD, Jeffrey CS (2015) Phytochemical diversity drives plant–insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 10973–10978.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Schleuning M, Neuschulz EL, Albrecht J, Bender IMA, Bowler DE, Dehling DM, Fritz SA, Hof C, Mueller T, Nowak L, Sorensen MC, Böhning-Gaese K, Kissling WD (2020) Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 319–328.
- Shang RG, Li SF, Huang XB, Liu WD, Lang XD, Su JR (2021) Effects of soil properties and plant diversity on soil microbial community composition and diversity during secondary succession. *Forests*, 12, 805.
- Shao XN, Brown C, Worthy SJ, Liu L, Cao M, Li QM, Lin LX, Swenson NG (2018) Intra-specific relatedness, spatial clustering and reduced demographic performance in tropical rainforest trees. *Ecology Letters*, 21, 1174–1181.
- Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ (2013) Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology*, 94, 2436–2443.
- Shen GC, Yu MJ, Hu XS, Mi XC, Ren HB, Sun IF, Ma KP (2009) Species–area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, 90, 3033–3041.
- Shi BK, Gao WF, Cai HY, Jin GZ (2016) Spatial variation of soil respiration is linked to the forest structure and soil parameters in an old-growth mixed broadleaved-Korean pine forest in northeastern China. *Plant and Soil*, 400, 263–274.
- Shi H, Xie FL, Zhou Q, Shu X, Zhang KR, Dang CQ, Feng SY, Zhang QF, Dang HS (2019) Effects of topography on tree community structure in a deciduous broad-leaved forest in North-Central China. *Forests*, 10, 53.
- Shi W, Wang YQ, Xiang WS, Li XK, Cao KF (2021) Environmental filtering and dispersal limitation jointly shaped the taxonomic and phylogenetic beta diversity of natural forests in southern China. *Ecology and Evolution*, 11, 8783–8794.
- Smith SE, Read D (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, London.
- Song XY, Lim JY, Yang J, Luskin MS (2021) When do Janzen–Connell effects matter? A phylogenetic meta-analysis of conspecific negative distance and density dependence experiments. *Ecology Letters*, 24, 608–620.
- Song XY, Nakamura A, Sun ZH, Tang Y, Cao M (2016) Elevational distribution of adult trees and seedlings in a tropical montane transect, Southwest China. *Mountain Research and Development*, 36, 342–354.
- Song XY, Johnson DJ, Cao M, Umaña MN, Deng XB, Yang XF, Zhang WF, Yang J (2018) The strength of density-dependent mortality is contingent on climate and seedling size. *Journal of Vegetation Science*, 29, 662–670.
- Song XY, Yang J, Cao M, Lin LX, Sun ZH, Wen HD, Swenson NG (2020) Traits mediate a trade-off in seedling growth response to light and conspecific density in a diverse subtropical forest. *Journal of Ecology*, 109, 703–713.
- Storch D, Izling AL, Reif J, Polechov J, Izlingov E, Gaston KJ (2008) The quest for a null model for macroecological patterns: Geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecology Letters*, 11, 771–784.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Tedersoo L, Bahram M, Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367, eaba1223.
- Terborgh J (2020) At 50, Janzen–Connell has come of age. *BioScience*, 70, 1082–1092.
- Thakur MP, Wright AJ (2017) Environmental filtering, niche construction, and trait variability: The missing discussion. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 884–886.
- Tian K, Chen L, Mi XC, Ma KP, Chen JH (2013) The effect of habitat filtering on tree seedling distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China. *Chinese Science Bulletin*, 58, 3561–3569. (in Chinese with English abstract) [田锴, 陈磊, 米湘成, 马克平, 陈建华 (2013) 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应. *科学通报*, 58, 3561–3569.]
- Tongkok S, He XL, Alcantara MJM, Saralamba CP, Nathalang A, Chanthorn W, Brockelman WY, Lin LX (2020) Composition of frugivores of *Baccaurea ramiflora* (Phyllanthaceae) and effects of environmental factors on frugivory in two tropical forests of China and Thailand. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01096.
- Uriarte M, Muscarella R, Zimmerman JK (2018)

- Environmental heterogeneity and biotic interactions mediate climate impacts on tropical forest regeneration. *Global Change Biology*, 24, e692–e704.
- Valladares F, Bastias CC, Godoy O, Granda E, Escudero A (2015) Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 6, 866.
- Wang J, Yang QS, Qiao Y, Zhai DL, Jiang LF, Liang GP, Sun XY, Wei N, Wang XH, Xia JY (2019) Relative contributions of biotic and abiotic factors to the spatial variation of litter stock in a mature subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 12, 769–780.
- Wang QG, Xu YZ, Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Zhang KH, Liu HB, Meng HJ, Qiao XJ, Huang HD, Jiang MX (2014) Disentangling the effects of topography and space on the distributions of dominant species in a subtropical forest. *Chinese Science Bulletin*, 59, 5113–5122.
- Wang QQ, Gao Y, Wang R (2021) Review on impacts of global change on food web structure. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1064–1074. (in Chinese with English abstract) [王晴晴, 高燕, 王嵘 (2021) 全球变化对食物网结构影响机制的研究进展. *植物生态学报*, 2021, 45, 1064–1074.]
- Wang SP (2020) Food web structure and functioning: Theoretical advances and outlook. *Biodiversity Science*, 28, 1391–1404. (in Chinese with English abstract) [王少鹏 (2020) 食物网结构与功能: 理论进展与展望. *生物多样性*, 28, 1391–1404.]
- Wang SY, Jiménez-Alfaro B, Pan SA, Yu JH, Sanaei A, Sayer EJ, Ye J, Hao ZQ, Fang S, Lin F, Yuan ZQ, Wang XG (2021) Differential responses of forest strata species richness to paleoclimate and forest structure. *Forest Ecology and Management*, 499, 119605.
- Wang W, Rao MD, Chen SW, Zhu DH, Mi XC, Zhang JT (2014) Effects of negative density dependence and habitat filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest. *Chinese Science Bulletin*, 59, 1844–1850. (in Chinese with English abstract) [王薇, 饶米德, 陈声文, 朱大海, 米湘成, 张金屯 (2014) 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗系统发育多样性时间变化的影响. *科学通报*, 59, 1844–1850.]
- Wang XG, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Davies SJ, Hao ZQ (2011) Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. *Journal of Ecology*, 99, 1382–1393.
- Wang XG, Wiegand T, Swenson NG, Wolf A, Howe R, Hao ZQ, Lin F, Ye J, Yuan ZQ (2015) Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology*, 96, 1062–1073.
- Wang XG, Li H, Bezemer TM, Hao ZQ (2016) Drivers of bacterial beta diversity in two temperate forests. *Ecological Research*, 31, 57–64.
- Wang XG, Swenson NG, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Lin F, Ye J, Yuan ZQ, Shi S, Bai XJ, Xing DL, Hao ZQ (2013) Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. *Ecography*, 36, 883–893.
- Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Hao ZQ, Howe R, Jin GZ, Orwig DA, Spasojevic MJ, Wang SZ, Wolf A, Myers JA, Baselga A (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 581–592.
- Wang XG, Ye J, Li BH, Zhang J, Lin F, Hao ZQ (2010) Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1011–1019.
- Wang XZ, Sun SW, Sedio B, Glomglieng S, Cao M, Cao KF, Yang JH, Zhang JL, Yang J (2022) Niche differentiation in both microhabitat and trophic interactions contributes to high local diversity of Euphorbiaceae in a tropical tree assemblage. *Journal of Ecology*, doi: 10.22541/au.165278884.48564777/v1.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Wei SG, Li L, Lian JY, Nielsen SE, Wang ZG, Mao LF, Ouyang XJ, Cao HL, Ye WH (2020) Role of the dominant species on the distributions of neighbor species in a subtropical forest. *Forests*, 11, 352.
- Wiegand T, Wang XG, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Cao M, Ci XQ, Davies SJ, Hao ZQ, Howe R, Kress WJ, Lian JY, Li J, Lin LX, Lin YC, Ma KP, McShea W, Mi XC, Su SH, Sun IF, Wolf A, Ye WH, Huth A (2021) Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, 5, 965–973.
- Wink M (2004) Phytochemical diversity of secondary metabolites. *Encyclopedia of Plant & Crop Science*, 915–919.
- Wink M (2018) Plant secondary metabolites modulate insect behavior—steps toward addiction? *Frontiers in Physiology*, 9, 364.
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wu H, Franklin SB, Liu JM, Lu ZJ (2017) Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 384, 169–179.
- Wu JJ, Swenson NG, Brown C, Zhang CC, Yang J, Ci XQ, Li J, Sha LQ, Cao M, Lin LX (2016) How does habitat filtering affect the detection of conspecific and phylogenetic density dependence? *Ecology*, 97, 1182–1193.
- Xia SW, Cao M, Yang XD, Chen J, Goodale UM (2019) Fine scale heterogeneity of soil properties causes seedling spatial niche separation in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 438, 435–445.
- Xia SW, Chen J, Schaefer D, Detto M (2015) Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effects of litterfall in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 391, 51–61.

- Xia SW, Chen J, Schaefer D, Goodale UM (2016) Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 404, 385–398.
- Xiao L, Yu SX, Li MG, Wang YF (2012) Community compensatory trend prevails from tropical to temperate forest. *PLoS ONE*, 7, e38621.
- Xie WH, Yang XF, Yu JJ, Li JN, Tao SL, Lu ZJ, Wang XZ, Xiao ZS (2014) A survey of mammals and birds using camera traps in Badagongshan Forest Dynamics Plot, Central China. *Biodiversity Science*, 22, 816–818. (in Chinese) [谢文华, 杨锡福, 于家捷, 李俊年, 陶双伦, 卢志军, 王学志, 肖治术 (2014) 运用红外相机对八大公山森林动态样地鸟兽的初步调查. *生物多样性*, 22, 816–818.]
- Xie YB, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Zhang ZG, Yan ER, Wang XH (2012) Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 20, 159–167. (in Chinese with English abstract) [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华 (2012) 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. *生物多样性*, 20, 159–167.]
- Xu WM, Ci XQ, Song CY, He TH, Zhang WF, Li QM, Li J (2016) Soil phosphorus heterogeneity promotes tree species diversity and phylogenetic clustering in a tropical seasonal rainforest. *Ecology and Evolution*, 6, 8719–8726.
- Xu Y, Zhang CL, Jiang RJ, Wang ZF, Zhu MC, Shen GC (2021) UAV-based hyperspectral images and monitoring of canopy tree diversity. *Biodiversity Science*, 29, 647–660. (in Chinese with English abstract) [徐岩, 张聪伶, 降瑞娇, 王子斐, 朱梦晨, 沈国春 (2021) 无人机高光谱影像与冠层树种多样性监测. *生物多样性*, 29, 647–660.]
- Xu YZ, Franklin SB, Wang QG, Shi Z, Luo YQ, Lu ZJ, Zhang JX, Qiao XJ, Jiang MX (2015) Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest. *Forest Ecology and Management*, 357, 95–103.
- Xu YZ, Liu JM, Wan D, Liu MT, Jiang MX (2020) Effects of canopy structure and topography on seedling species diversity in an evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. *Plant Science Journal*, 38, 733–742. (in Chinese with English abstract) [徐耀粘, 刘检明, 万丹, 刘梦婷, 江明喜 (2020) 林冠结构和地形对亚热带常绿阔叶林林下幼苗物种多样性和功能多样性的影响. *植物科学学报*, 38, 733–742.]
- Xu YZ, Wan D, Xiao ZQ, Wu H, Jiang MX (2019) Spatio-temporal dynamics of seedling communities are determined by seed input and habitat filtering in a subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 449, 117475.
- Xu ZC, Johnson DJ, Zhu K, Lin F, Ye J, Yuan ZQ, Mao ZK, Fang S, Hao ZQ, Wang XG (2022) Interannual climate variability has predominant effects on seedling survival in a temperate forest. *Ecology*, 103, e3643.
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates? *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326–336.
- Yang J, Song XY, Zambrano J, Chen YX, Cao M, Deng XB, Zhang WF, Yang XF, Zhang GC, Tang Y, Swenson NG (2021) Intraspecific variation in tree growth responses to neighbourhood composition and seasonal drought in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 109, 26–37.
- Yang J, Swenson NG, Cao M, Chuyong GB, Ewango CEN, Howe R, Kenfack D, Thomas D, Wolf A, Lin LX (2013) A phylogenetic perspective on the individual species-area relationship in temperate and tropical tree communities. *PLoS ONE*, 8, e63192.
- Yang J, Swenson NG, Zhang GC, Ci XQ, Cao M, Sha LQ, Li J, Ferry Slik JW, Lin LX (2015) Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. *Scientific Reports*, 5, 12731.
- Yang QS, Shen GC, Liu HM, Wang ZH, Ma ZP, Fang XF, Zhang J, Wang XH (2016) Detangling the effects of environmental filtering and dispersal limitation on aggregated distributions of tree and shrub species: Life stage matters. *PLoS ONE*, 11, e0156326.
- Yang XD, Yan ER, Chang SX, Wang XH, Zhao YT, Shi QR (2014) Twig–leaf size relationships in woody plants vary intraspecifically along a soil moisture gradient. *Acta Oecologica*, 60, 17–25.
- Yang YH, Shi Y, Sun WJ, Chang JF, Zhu JX, Chen LY, Wang X, Guo YP, Zhang HT, Yu LF, Zhao SQ, Xu K, Zhu JL, Shen HH, Wang YY, Peng YF, Zhao X, Wang XP, Hu HF, Chen SP, Huang M, Wen XF, Wang SP, Zhu B, Niu SL, Tang ZY, Liu LL, Fang JY (2022) Terrestrial carbon sinks in China and around the world and their contribution to carbon neutrality. *Science China Life Sciences*, 65, 861–895.
- Yi XX, Wang NN, Ren HB, Yu JP, Hu TY, Su YJ, Mi XC, Guo QH, Ma KP (2022) From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. *Journal of Ecology*, 110, 457–465.
- Yuan ZQ, Ali A, Loreau M, Ding F, Liu SF, Sanaei A, Zhou WM, Ye J, Lin F, Fang S, Hao ZQ, Wang XG, Le Bagousse-Pinguet Y (2021) Divergent above- and below-ground biodiversity pathways mediate disturbance impacts on temperate forest multifunctionality. *Global Change Biology*, 27, 2883–2894.
- Yuan ZQ, Gazol A, Lin F, Wang XG, Ye J, Suo YY, Fang S, Mellard J, Hao ZQ (2016) Scale-dependent effect of biotic interactions and environmental conditions in community assembly: Insight from a large temperate forest plot. *Plant Ecology*, 217, 1003–1014.
- Yuan ZQ, Wang X, Mao ZK, Lin F, Ye J, Fang S, Wang XG, Hao ZQ (2022) Study on carbon sequestration rates of

- typical tree species in temperate forest. *Journal of Beijing Forestry University*, 44, doi: 10.12171/j.1000-1522.20220256. (in Chinese with English abstract) [原作强, 王星, 毛子昆, 藺菲, 叶吉, 房帅, 王绪高, 郝占庆 (2022) 典型温带树种固碳速率研究. *北京林业大学学报*, 44, doi: 10.12171/j.1000-1522.20220256.]
- Zhang J, Hao ZQ, Song B, Ye J, Li BH, Yao XL (2007) Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 1681–1687. (in Chinese with English abstract) [张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳 (2007) 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. *应用生态学报*, 18, 1681–1687.]
- Zhang ZC, Papaik MJ, Wang XG, Hao ZQ, Ye J, Lin F, Yuan ZQ (2016) The effect of tree size, neighborhood competition and environment on tree growth in an old-growth temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, 10, 970–980.
- Zhao X, Liu YY, Jin GZ (2013) Effects of topography on seedling regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3035–3042. (in Chinese with English abstract) [赵雪, 刘妍妍, 金光泽 (2013) 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. *应用生态学报*, 24, 3035–3042.]
- Zhong YL, Chu CJ, Myers JA, Gilbert GS, Lutz JA, Stillhard J, Zhu K, Thompson J, Baltzer JL, He FL, LaManna JA, Davies SJ, Aderson-Teixeira KJ, Burslem DFRP, Alonso A, Chao KJ, Wang XG, Gao LM, Orwig DA, Yin X, Sui XH, Su ZY, Abiem I, Bissengou P, Bourg N, Butt N, Cao M, Chang-Yang CH, Chao WC, Chapman H, Chen YY, Coomes DA, Cordell S, de Oliveira AA, Du H, Fang SQ, Giardina CP, Hao ZQ, Hector A, Hubbell SP, Janík D, Jansen PA, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Král K, Larson AJ, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu F, Liu YK, Liu Y, Luan FC, Luo YH, Ma KP, Malhi Y, McMahon SM, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Morecroft M, Novotny V, O'Brien MJ, de Ouden J, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Samonil P, Sang WG, Shen GC, Shen ZQ, Song GZM, Sun IF, Tang H, Tian SY, Uowolo AL, Uriarte M, Wang B, Wang XH, Wang YS, Weiblen GD, Wu ZH, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Yu MJ, Zeng FP, Zhang MH, Zhang YM, Zhu L, Zimmerman JK (2021) Arbuscular mycorrhizal trees influence the latitudinal beta-diversity gradient of tree communities in forests worldwide. *Nature Communications*, 12, 3137.
- Zhu WT, Xie FL, Li T, He NJ, Zhang KR, Zhang QF, Dang HS (2021) Species-habitat association of a deciduous broadleaved forest in the subtropical and temperate transition zone. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 32, 2755–2762. (in Chinese with English abstract) [朱文婷, 谢峰淋, 李涛, 何念军, 张克荣, 张全发, 党海山 (2021) 亚热带-温带气候过渡区落叶阔叶林物种-生境关联分析. *应用生态学报*, 32, 2755–2762.]
- Zhu Y, Cai HY, Jiang F, Jin GZ (2017a) Variation of the biotic neighbourhood and topographic effects on tree survival in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 28, 1166–1177.
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.
- Zhu Y, Hogan JA, Cai HY, Xun YH, Jiang F, Jin GZ (2017b) Biotic and abiotic drivers of the tree growth and mortality trade-off in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 404, 354–360.
- Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009) A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 594–604. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 米湘成, 马克平 (2009) 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. *生物多样性*, 17, 594–604.]
- Zhu Y, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 119, 109–119.
- Zhu Y, Queenborough SA, Condit R, Hubbell SP, Ma KP, Comita LS (2018) Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. *Ecology Letters*, 21, 506–515.
- Zou CB, Martini F, Xia SW, Castillo-Diaz D, Goodale UM (2021) Elevation and micro environmental conditions directly and indirectly influence forests' soil seed bank communities. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01443.
- Zou Y, Sang WG, Axmacher JC (2015) Resilience of insect assemblages to climate change in mature temperate mountain forests of NE China. *Journal of Insect Conservation*, 19, 1163–1172.

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 中国森林生物多样性监测网络样地基本信息

Appendix 1 Basic information of forest dynamic plots in Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CFoB) <https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022504-1.pdf>

附录1 中国森林生物多样性监测网络样地基本信息

Appendix 1 Basic information of forest dynamic plots in Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio)

序号 No.	样地名称 Plot	森林类型 Forest type	面积 Area (ha)	纬度 Latitude	经度 Longitude	建立时间 Establishment year	物种数 No. of species	科数 No. of families	属数 No. of genera
1	大兴安岭兴安落叶松林25 ha样地	兴安落叶松林	25	51.82°N	122.99° E	2011	18	6	12
2	中央站大小兴安岭交错区温带落叶阔叶林25 ha样地	温带落叶阔叶林	25	50.80° N	125.92°E	2017	10	6	9
3	小兴安岭丰林阔叶红松林30 ha样地	阔叶红松林	30	48.08° N	129.12° E	2009	46	21	39
4	小兴安岭凉水阔叶红松林9 ha样地和谷地云冷杉林9 ha样地	阔叶红松林和谷地云冷杉林	9/9	47.18° N/47.2° N	128.88° E/128.85° E	2006/2005	44/48	15/20	30/34
5	穆棱东北红豆杉林25 ha样地	红豆杉林	25	43.95° N	130.07° E	2014	57	22	38
6	长白山阔叶红松林25 ha样地	阔叶红松林	25	42.38° N	128.08° E	2004	52	18	32
7	长白山杨桦林24 ha样地	杨桦林	24	42.37° N	128.00° E	2016	63	21	37
8	东灵山暖温带落叶阔叶林20 ha样地	暖温带落叶阔叶林	20	39.96° N	115.43° E	2010	58	18	33
9	宝天曼暖温带落叶阔叶林25 ha样地	暖温带落叶阔叶林	25	33.49° N	111.94° E	2009	126	39	77
9	秦岭佛坪暖温带落叶阔叶林25 ha样地	暖温带落叶阔叶林	25	33.69° N	107.82° E	2014	119	35	66
10	秦岭皇冠暖温带落叶阔叶林 25 ha 样地	暖温带落叶阔叶林	25	33.54° N	108.37° E	2019	124	45	82
11	王朗亚热带亚高山暗针叶林25 ha样地	亚热带亚高山暗针叶林	25	33.00° N	104.02° E	2017	46	14	27
14	八大公山25 ha中亚热带山地常绿阔叶阔叶混交林样地	中亚热带山地常绿阔叶阔叶混交林	25	29.77° N	110.09° E	2011	232	53	114
15	天童亚热带常绿阔叶林20 ha样地	亚热带常绿阔叶林	20	29.80° N	121.8° E	2009	152	51	94
16	古田山亚热带常绿阔叶林24 ha样地	亚热带常绿阔叶林	24	29.25° N	118.12° E	2005	159	49	104
17	玉龙雪山寒温带云冷杉林25 ha样地	寒温带云冷杉林	25	27.14° N	100.23° E	2014	62	26	41
18	木论喀斯特常绿阔叶阔叶混交林25 ha样地	喀斯特常绿阔叶阔叶混交林	25	25.13° N	108.00° E	2014	254	64	161
19	车八岭中亚热带常绿阔叶林20 ha样地	中亚热带常绿阔叶林	20	24.72° N	114.20° E	2017	213	61	128
20	鼎湖山亚热带常绿阔叶林20 ha样地	亚热带常绿阔叶林	20	23.10° N	112.32° E	2005	210	56	119
21	普洱亚热带季风常绿阔叶林30 ha样地	亚热带季风常绿阔叶林	30	22.60° N	101.25° E	2016	271	78	179
22	弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地	喀斯特季节性雨林	15	22.43° N	106.95° E	2011	223	54	153
23	西双版纳热带雨林20 ha样地	热带雨林	20	21.61° N	101.57° E	2007	468	70	213
24	亚热带、热带阔叶林1 ha监测样地群	(1)亚热带山地常绿阔叶阔叶林 (2)亚热带常绿阔叶林 (3)中亚热带常绿阔叶林 (4)中亚热带喀斯特常绿阔叶阔叶林 (5)北热带季雨林	30	21.82°-25.62° N	106.39°-110.25° E	2017	839	96	309



•综述• 创刊30周年纪念专辑

中国野生动物红外相机监测与研究: 现状及未来

肖治术^{1,7*}, 肖文宏¹, 王天明², 李晟³, 连新明⁴, 宋大昭⁵, 邓雪琴¹, 周岐海⁶

1. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 2. 北京师范大学生命科学院, 北京 100875; 3. 北京大学生命科学学院, 北京 100871; 4. 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008; 5. 中国猫科动物保护联盟, 北京 100875; 6. 广西师范大学生命科学学院珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室; 广西师范大学广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西桂林 541004; 7. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

摘要: 智能传感器、人工智能、信息技术等现代科学技术的创新应用极大地提升了人类在全球生物多样性保护和恢复方面的潜力。结合国内外相关研究案例, 本文的主要内容包括: (1)对过去30年间(1991–2021年)中国野生动物红外相机监测研究相关文献资料进行总结分析; (2)结合国内2011年以来的典型案例, 对技术方法、物种发现与编目、形态与行为研究、生态学研究 and 保护管理等主题领域的进展进行总结分析; (3)结合国外近期的典型案例, 对红外相机监测与研究的重点领域进行评估分析; (4)对中国野生动物红外相机监测研究的未来发展提出相关建议。通过回顾, 本文旨在明晰国内外红外相机技术在野生动物监测研究中的创新应用和发展趋势, 为中国在该领域的未来发展提供参考依据, 以便更好地服务于中国生物多样性监测与研究网络建设和以国家公园为主体的自然保护地体系建设, 为推进国家生态文明建设、保障生态安全和生物安全提供决策支持和科学依据。

关键词: 红外相机技术; 野生动物监测; 物种编目; 动物行为; 生态学; 保护管理; 自然保护地

肖治术, 肖文宏, 王天明, 李晟, 连新明, 宋大昭, 邓雪琴, 周岐海 (2022) 中国野生动物红外相机监测与研究: 现状及未来. 生物多样性, 30, 22451. doi: 10.17520/biods.2022451.

Xiao ZS, Xiao WH, Wang TM, Li S, Lian XM, Song DZ, Deng XQ, Zhou QH (2022) Wildlife monitoring and research using camera-trapping technology across China: The current status and future issues. Biodiversity Science, 30, 22451. doi: 10.17520/biods.2022451.

Wildlife monitoring and research using camera-trapping technology across China: The current status and future issues

Zhishu Xiao^{1,7*}, Wenhong Xiao¹, Tianming Wang², Sheng Li³, Xinming Lian⁴, Dazhao Song⁵, Xueqin Deng¹, Qihai Zhou⁶

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

3 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

4 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008

5 Chinese Felid Conservation Alliance, Beijing 100875

6 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541004

7 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Background: Innovation in the application of intelligent sensors, artificial intelligence, and information technology has greatly increased the potential for global biodiversity conservation and restoration.

Aims: Considering the significant advances in wildlife monitoring using infrared cameras at home and abroad, combined with a literature review, this paper aims to assess the current status and relevant topics from wildlife camera-trapping monitoring research in China since 2011. Combined with important research cases at home and abroad

收稿日期: 2022-08-07; 接受日期: 2022-11-07

基金项目: 国家自然科学基金(31971441)、中央林业改革发展资金和中国科学院生物多样性监测与研究网络运行经费

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaozs@ioz.ac.cn

to explore the cutting-edge issues of camera-trapping monitoring research, this paper will provide suggestions for the future of camera-trapping monitoring research in China.

Main issues: The main contents of this paper are as follows: (1) We conducted and summarized a literature review of wildlife camera-trapping monitoring research in China during the past 30 years (1991–2021); (2) By reviewing major research cases in China since 2011, we assessed five primary topics such as technical methods, species discovery and inventory, morphology and behavioral research, ecological research, and conservation and management; (3) Utilizing recent research cases abroad, we evaluated cutting-edge trends in the field of infrared camera monitoring research; and (4) We provide relevant suggestions for the future development of wildlife camera-trapping monitoring research in China.

Conclusions: Through our review, this paper underscores the innovative trend of infrared camera technology application and development at home and abroad in wildlife monitoring and research during the past decade. We provide a reference basis for China's future development in this field, so as to better serve the construction of China's biodiversity monitoring and research network as well as the construction of protected areas systems centering on national parks. Finally, we promote the construction of a national ecological civilization by providing a scientific basis for making decisions in ensuring ecological security and biosafety.

Key words: camera-trapping technology; wildlife monitoring; species inventory; animal behavior; ecology; conservation and management; protected areas

长期以来,世界各地的野生动物面临来自人类活动的多重威胁,如栖息地丧失、过度利用、外来物种入侵、人兽冲突和环境污染等。随着人类活动的日益影响,以体型较大的各类动物物种为代表的全球性动物群丧失(defaunation)的危机已经超过了人类跟踪、监测和理解生物多样性及其生态系统变化的能力(Dirzo et al, 2014)。通常,传统的野生动物监测和评估需要大量的野外作业,持续时间长,专业技术要求高,耗费大量的人力、物力和财力,导致科学数据采集的能力十分有限,阻碍了人们对自然更深入的认识,难以适应当前全球生物多样性保护的需要(Kays et al, 2020)。在过去十多年里,随着智能传感器、人工智能、信息技术等现代科学技术的不断进步和广泛应用,在降低监测成本的同时,各类自动传感器在更大时空尺度上的数据采集能力远远超过了人类以往的能力(Tuia et al, 2022)。目前,针对野生动物监测和研究的关键技术革新主要涉及3个方面:小型低功耗监测设备的商业化应用,基于无线通信的实时传输网络,基于人工智能的自动识别算法和模型(Keitt & Abelson, 2021)。例如,红外相机、声纹设备和公众科学在全球各地被广泛用于收集野生动物的图像和声学等数据,构成了当前全球生物多样性(野生动物)大数据的重要来源(Kays et al, 2020; Tuia et al, 2022)。这些大数据的分辨率高、覆盖范围大,且来源十分广泛,不仅能提供丰富的、多维度的物种分布和多度的动态数据,也记录了各类动物的行为和相关特性,使研究人员

能更好地预测和管理不断变化的物种和生态系统(Tuia et al, 2022)。尽管技术革新永远难以取代研究人员的专业技能,但基于自动传感器、人工智能和信息技术等关键技术更大时空尺度上的广泛应用,正在不断扩大我们在保护和恢复全球生物多样性方面的潜力和机会。

红外相机技术(infrared-triggered/remote cameras 或 camera-trapping technology)主要指使用由热量变化(温差)所触发的自动相机来记录在其前方经过的动物的图像(照片或视频),并通过这些图像来识别物种在特定地点和时间出现的方法。在过去十多年中,红外相机技术的革新主要来源于相机及触发灵敏度的总体性能改进。尽管有多种传感器可用于检测运动并触发相机,但现有多数自动相机都使用被动红外(PIR)传感器。红外相机技术的革新体现了其快速的触发速度(即动物进入PIR监测区域和相机触发之间的时间,通常 < 0.5 s)、可探测小型动物的能力(动物体重 > 50 g)、伪装的外形和肉眼不可见的补光光源等优点。同时,由于具有功耗低、造型小巧且便于携带、影像质量高以及对恶劣环境的耐受性能强等优势,大量的相机能同时部署在广阔的区域,并连续工作数月(待机时长可达3–6月),从而帮助研究人员获取大量物种的有效数据。考虑到许多动物具有高度移动性、隐秘性且害怕人类等因素,故无人值守的红外相机技术往往比传统的人工调查(如借助足迹和粪便等痕迹)更具明显优势,而且该方法不具损伤性,不用捕捉活体动物,从而普遍提高

了该技术在隐秘物种、稀有物种研究和保护方面的应用(Wearn & Glover-Kapfer, 2019)。

红外相机所获取的图像数据包含物种、行为、日期、时间、天气和位置等基本信息, 改变了研究人员监测生物多样性的方式。目前, 红外相机技术已成为研究陆生兽类和鸟类的主要工具之一, 能够在更大空间和时间尺度上加强野生动物的监测力度, 从而产生了大量动物物种分布和多度的新信息, 而这些信息对于明确保护现状并提出存在问题的解决方案至关重要(O'Connell et al, 2011; Howe et al, 2017)。尽管有关相机技术在野生动物记录、调查与研究中的应用已有一个世纪(O'Connell et al, 2011), 但在过去10年中, 红外相机技术已快速发展到了一个新的阶段, 使其成为地面活动兽类和鸟类的标准监测方法, 并在全球陆地各类生态系统部署了大量红外相机, 积累了以往难以想象的图像大数据(Steenweg et al, 2017; Kays et al, 2020)。目前, 通过在全球各地部署红外相机阵列(每个区域可达数十台到数千台红外相机), 每年通常会生成数以亿计的图像数据, 但这些海量图像的数据挖掘非常耗时, 并导致现有数据收集和后续共享利用之间存在明显的滞后, 非常不利于当前全球生物多样性生态危机情景下的保护工作(Kays et al, 2020)。可喜的是, 以机器学习和深度学习为代表的人工智能自动分析算法和模型不断被研发, 为提升红外相机图像数据的处理速度和能力带来了极大希望(Norouzzadeh et al, 2018; Tuia et al, 2022)。因此, 随着红外相机技术在全球各地的广泛应用及人工智能分析方法的研发, 该技术对野生动物保护的影响在日益增加, 有助于提升人们对全球生物多样性保护的认识(Steenweg et al, 2017; Delisle et al, 2021)。

自20世纪90年代以来, 红外相机技术在中国野生动物调查和研究中得到广泛应用, 大致经历了4个发展阶段。20世纪90年代(为“初试期”)分别在台湾和云南等省份有少量的探索性研究(Pei, 1995; 马世来和Harris, 1996; 裴家骥, 1998); 到21世纪前10年里(为“试用期”), 红外相机技术在华南、西南、东北、西北等区域陆续开展多种尝试, 但规模较小, 多采用胶片相机来监测野生动物(李志兴, 2003; 卢学理等, 2005; 马鸣和徐峰, 2006; Wang et al, 2006)。在此期间, 研究人员尝试了以公里网格作为

基本抽样单元的标准化调查规程, 并首先在香港(Shek et al, 2007)和西南山地分布有大熊猫的部分保护区进行了局部推广(Li et al, 2010b, 2012)。直到2010年后(进入“推广期”), 随着数码式被动红外相机的出现和大量应用, 加上其成本显著下降、小型轻便以及拍摄质量和容量明显提升等优势, 这类相机陆续在中国各地全面推广。到目前为止, 几乎所有国家级陆地生态系统类型的自然保护区(国家公园)均在使用红外相机来监测野生动物, 而且越来越多的科研单位、自然保护地管理部门和民间团体都在积极参与红外相机相关调查研究, 红外相机的使用数量也快速增加(肖治术等, 2014a; 肖治术, 2016, 2019; 李佳琦等, 2018; 李晟, 2020)。在推广期间, 通过全国各地的红外相机技术培训和相关技术规范编制, 公里网格作为监测的基本抽样单元逐渐为我国各自然保护地所广泛接受和执行, 且每个保护地的相机(位点)数量也多超过了60台(有些保护地甚至达到数千、上万台), 为今后全国尺度的数据共享利用和科学评估提供了重要数据基础(图1; 李佳琦等, 2018; 肖治术, 2019; 李晟等, 2020)。同时, 红外相机技术也逐渐被用于国家林业和草原局(原国家林业局)组织的第二次全国陆生野生动物资源调查(郜二虎等, 2017)、中国科学院中国生物多样性监测与研究网络兽类监测(Sino BON-Mammals)(肖治术等, 2017)和全国生物多样性保护重大工程有关陆生大中型哺乳动物监测(China BON-Mammals, 李佳琦等, 2018)。到2018年后进入“联网期”, 以东北虎豹国家公园、广东车八岭国家级自然保护区为代表的少数区域, 组织研发了以数据自动采集、实时组网传输、智能识别和可视化、云服务(云存储)为核心技术的联网实时监测信息共享服务平台, 提升了海量图像数据采集、存储和分析处理的效率(王天明等, 2020; 肖治术等, 2020)。在党的十八大以来, 国家和相关行业部门组织开展国家生物多样性保护重大工程建设, 以国家公园为主体的自然保护地体系建设, 山水林田湖草生态保护修复工程及全国重要生态系统保护和修复重大工程建设, 从而推动国家生物多样性保护的主流化决策。因此, 在过去10来年里, 红外相机技术的广泛应用契合国家生态文明建设以及美丽中国和健康中国建设等重大战略需求, 推动了我国以国家公园、自然保护地为重

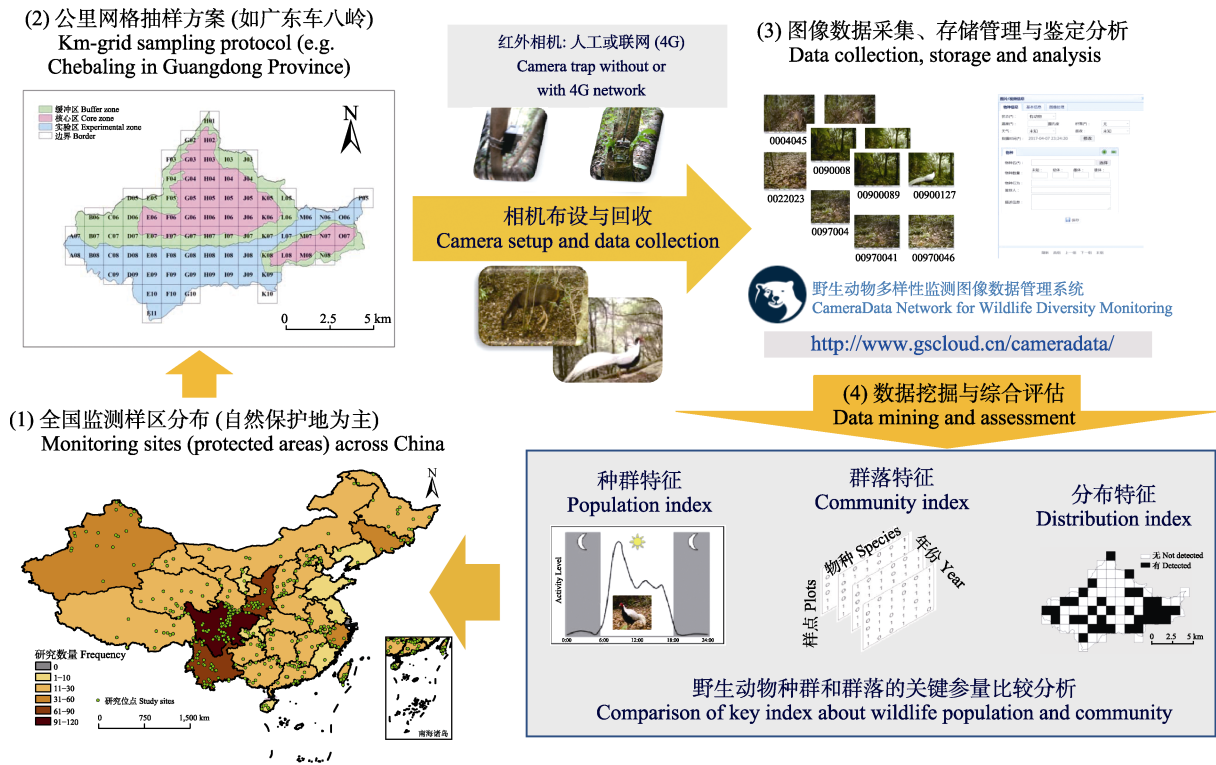


图1 构建以公里网格抽样方案为重点的野生动物红外相机监测与评估体系示意图

Fig. 1 Schematic diagram for establishing wildlife monitoring and assessment based on kilometer-grid sampling protocol using camera trapping technology

点监测区域的野生动物标准化联网监测体系建设, 为掌握我国野生动物资源现状、促进生物多样性保护和恢复提供了关键科技支撑。

鉴于国内外红外相机领域所取得的明显进展, 结合文献资料查阅, 本文的主要内容包括: (1)对过去30年(1991–2021年)中国野生动物红外相机监测研究相关文献资料进行总结分析; (2)结合国内2011年以来的典型案例, 对技术方法、物种发现与编目、形态与行为研究、生态学研究 and 保护管理等主题领域的进展进行总结分析; (3)结合国外近期的典型案例, 对红外相机监测与研究的重点领域进行评估分析; (4)对中国野生动物红外相机监测研究的未来发展提出相关建议。通过回顾, 本文旨在明晰国内外红外相机技术在野生动物监测研究中的创新应用和发展趋势, 为中国在该领域的未来发展提供参考依据, 以便更好地服务于中国生物多样性监测与研究网络建设和以国家公园为主体的自然保护地体系建设, 为推进国家生态文明建设、保障生态安全和生物安全提供决策支持和科学依据。

1 文献回顾

1.1 文献检索方案

在中国知网中文期刊数据库(<http://www.cnki.net/>)中系统检索并收集使用了红外相机技术的野生动物研究的中文文献, 检索关键词为“红外相机”相关术语(触发相机、红外相机、红外影像、相机陷阱、自动感应照相、自动照相)且研究类群为哺乳动物、食肉动物、鸟类、兽类、野生动物, 研究地为保护区、国家公园、自然保护地、森林公园、林场, 发表时间限定在1991年1月1日至2021年12月31日。在Web of Science™期刊论文数据库(<https://www.webofknowledge.com/>)中系统检索并收集在中国境内开展的、使用了红外相机技术的野生动物研究的英文文献, 检索主题为(camera trap* 或 infrared triggered camera* 或 trail camera* 或 automatic camera* 或 photo trap* 或 remote camera* 或 remotely triggered camera*), 研究对象为wildlife, animal, vertebrate, mammal, bird, reptile, amphibian, 研究地点为China, 发表时间限定在1991–2021年。

以上收集的文献仅限于发表在专业学术刊物上的研究性论文, 不包括学位论文、会议摘要、学术专著、科普著作和新闻报道。此外, 台湾和香港等省区的文献包括了部分专题报告。随后通过进一步精炼删除: (1)重复内容; (2)不在中国境内的; (3)与红外相机主题无关; (4)与野生动物主题无关; (5)报道杂记等文献。在两个数据库分别获得859篇和199篇已发表文章(合计1,058篇), 其中755篇符合要求。

本文从所筛选的文献中提取研究地点和研究主题等信息。根据空间范围(省域尺度、保护地类型)、研究主题等内容对上述相关文献进行分类分析, 其中综述文献不做主题分析。提取文献中的研究地点用于空间覆盖情况分析, 包括研究地点所属的省域和保护地类型(如自然保护区级别、自然公园类型及非保护地), 其中部分研究覆盖多个省份和多个样区(保护区)。每篇文献的研究主题和内容可能不止一个, 但本文中将其研究主题归为以下5个主要类别: (1)技术方法, 主要涉及监测技术规范、数据库构建、图像数据挖掘分析、监测网络/平台建设等内容; (2)物种发现与编目, 主要考虑新物种和新记录物种的发现以及以自然保护区为主的编目论文和数据论文; (3)形态与行为研究, 主要以形态、活动节律和其他各种行为等为主的内容; (4)生态学研究, 主要涉及种群、群落、种间关系、栖息地利用、道路生态和人类活动的影响等内容; 以及(5)保护管理, 主要涉及珍稀濒危物种保护、野生动物及栖息地的跨境保护、自然保护区野生动物管理与评估以及人类与野生动物之间的冲突等内容。

1.2 文献总结

中国境内利用红外相机开展野生动物监测与保护的研究最早发表于1995年(Pei, 1995); 在2000年以前, 所有红外相机相关论文数仅有5篇; 2000–2010年间发表论文数量略有增加, 但每年论文数也不超过10篇; 2011年后, 中国红外相机研究的论文数呈指数增长, 其中最近3年(2019–2021年)间每年发表的论文数均超过120篇(图2a)。

目前, 中国红外相机相关研究论文发表在178个期刊, 其中所载的论文数量超过10篇的期刊有12个, 以《生物多样性》期刊发表的论文数最多, 达105篇, 其次是《兽类学报》和《野生动物学报》(原

《野生动物》)(表1)。2011年以来, 大部分论文内容是种群和群落相关的生态学研究, 比例为39.1% (280篇), 其次是研究区域内物种发现和编目(38.8%, 272篇), 形态和行为研究比例为13.1%, 而“保护管理”和“技术方法”等主题的研究相对较少, 分别为6.3%和2.7% (图2b)。

文献中, 在中国境内开展红外相机研究的地点共达467个(图2c), 覆盖了所有省市区(其中上海的文献发表记录见Diao et al, 2022)。发表记录中, 以四川省的研究地点数量最多(达77个), 且所发表的论文数量也最多, 达115篇(占有所有论文的16.1%), 其次是云南省和陕西省, 研究地点数分别为38个和24个, 论文数量分别为63篇和65篇。此外, 大部分研究地点属于国家级或省级自然保护区, 其数量占全部地点的70%。

2 中国野生动物红外相机监测与研究主题

结合国内上述文献发表情况及2011年以来的典型案例, 本文对技术方法、物种发现与编目、形态与行为研究、生态研究和保护管理等5个主题领域的进展进行总结分析, 以促进对野生动物种群结构和功能以及群落过程和机制的了解(图3)。

表1 2011–2021年中国红外相机研究发表的主要期刊(至少有10篇论文发表)和文献统计

Table 1 Summary about wildlife camera-trapping papers from the top journals with at least 10 papers published from 2011 to 2021 based on a systematic search of key terms in CNKI and ISI Web of Knowledge

期刊 Journal	论文数量 No. articles
生物多样性 Biodiversity Science	105
兽类学报 Acta Theriologica Sinica	64
野生动物学报 Chinese Journal of Wildlife	51
四川动物 Sichuan Journal of Zoology	50
动物学杂志 Chinese Journal of Zoology	49
生态学报 Acta Ecologica Sinica	20
四川林业科技 Journal of Sichuan Forestry Science and Technology	19
陕西林业科技 Shaanxi Forest Science and Technology	18
Global Ecology and Conservation	17
Oryx	16
生态学杂志 Chinese Journal of Ecology	12
林业调查规划 Forest Inventory and Planning	10

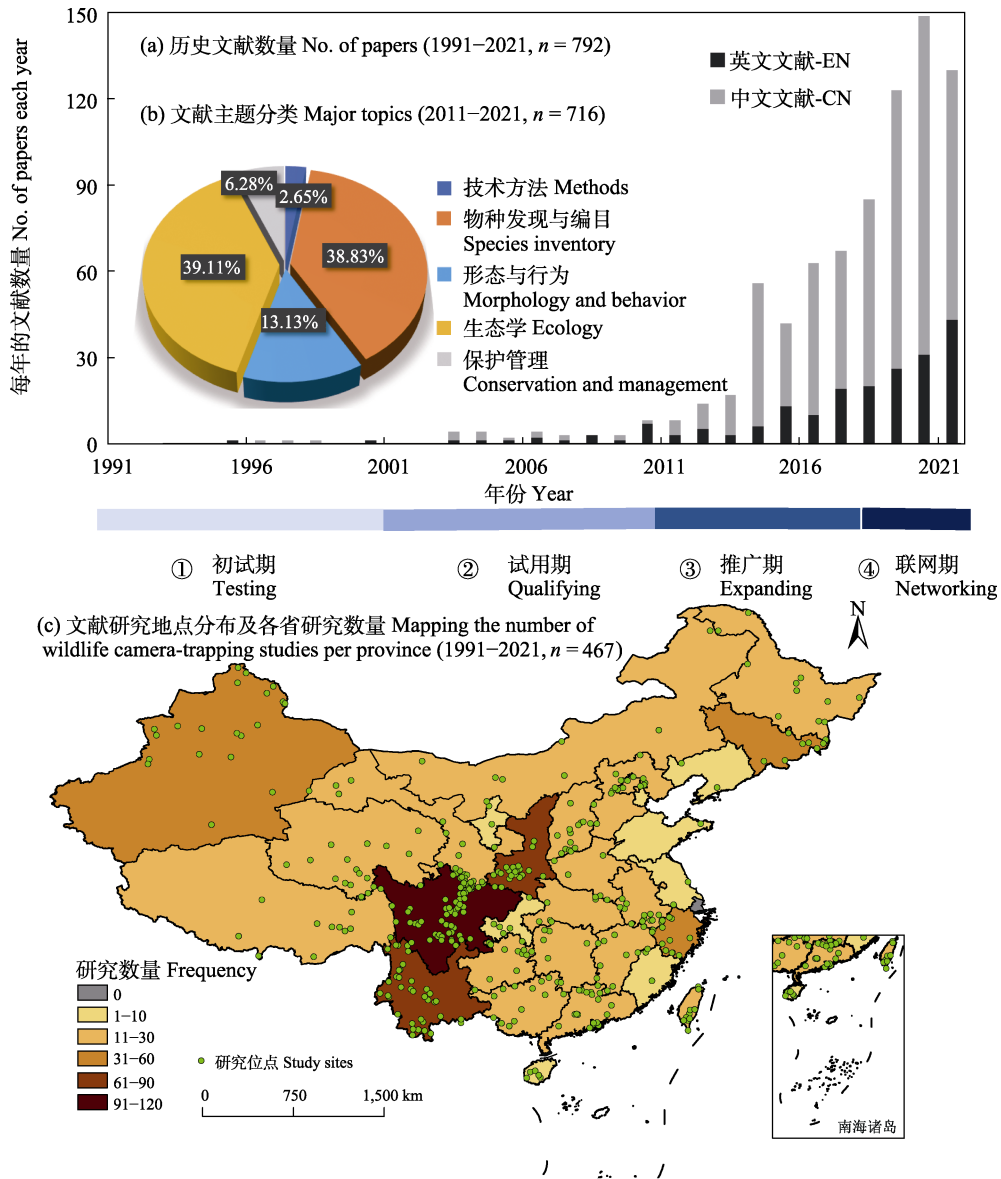


图2 中国范围内野生动物红外相机研究文献汇总。a, 历年文献数量(1991–2021); b, 文献主题组成(2011–2021); c, 中国各省市红外相机研究数量及研究位点分布图(1991–2021)。

Fig. 2 Literature summary about wildlife camera-trapping monitoring research in China based on a systematic search of key terms in CNKI and ISI Web of Knowledge. a, No. of papers each year (1991–2021); b, Major topics from literature (2011–2021); c, Mapping the number of wildlife camera-trapping studies per province (1991–2021).

2.1 技术方法进展

过去10年里, 红外相机技术在中国各地, 特别是在各类自然保护地野生动物监测中得到了快速应用。这个阶段所面临的核心任务是以适应全国尺度的同步调查和长期监测为目标来明确科学监测规范标准, 针对数据采集、管理和分析等综合监测流程和标准化技术体系进行集成优化和整合。通过建立保护区(样区)、区域和全国等多尺度的监测与

研究网络和信息共享服务平台, 有效地推动中国野生动物红外相机监测研究向标准化、规范化方向发展, 为全国以红外相机技术为重点的野生动物科学监测、科学评估和科学保护奠定了可靠的数据基础(肖治术等, 2014b, 2017; 李晟, 2020)。技术方法的进展具体包括:

(1) 监测规范。2010年以前, 在香港(Shek et al, 2007)、台湾(姜博仁等, 2007)、西南山地(Li et al,



图3 野生动物红外相机监测与研究的主题框架

Fig. 3 Conceptual framework for wildlife monitoring and research using camera-trapping technology

2010b; 刘雪华等, 2020)和东北温带针阔混交林(王天明等, 2020)相继有探索采用样线法或公里网格抽样方案和胶片相机来开展野生动物红外相机监测和调查, 而这些探索为随后的标准化监测提供了很多宝贵的经验。2011年以来, 在第二次全国陆生野生动物资源调查(于2011年启动; http://www.gov.cn/gzdt/2011-01/20/content_1788748.htm)以及中国科学院Sino BON的建设(马克平, 2015; 冯晓娟等, 2019)和国家生物多样性保护重大工程的建设(China-BON, 李佳琦等, 2018)等同步调查和联网监测的需求基础上, 在全国各地相继有更多的红外相机应用于这些全国尺度上的各类调查、监测和研究。结合国内外的相关监测研究进展, 肖治术等(2014b)提出在全国森林生态系统建立以公里网格抽样方案为主(针对自然保护区)对陆生大中型兽类和地面活动鸟类为重点调查对象的科学调查和长期监测。期间, 北京师范大学在吉林、黑龙江多个自然保护区建立了3.6 km × 3.6 km的监测网格对东

北虎(*Panthera tigris altaica*)、东北豹(*Panthera pardus orientalis*)及其猎物进行监测(Wang et al, 2016), 而肖治术(2014)结合全国森林动态监测样地(面积为15–100 ha)建立了野生动物公顷网格调查方案(每1–2 ha设置1个相机位点)(也见于秦岭25 ha样地, Zhang YK et al, 2021), 北京林业大学(Alexander et al, 2016a)、北京大学和山水自然保护中心(贾丁等, 2020)、中国科学院西北高原生物研究所(王东等, 2020)等相继对祁连山和三江源等广袤区域的雪豹(*Panthera uncia*)及其猎物建立了1 km × 1 km或5 km × 5 km的公里网格抽样方案。目前公里网格抽样方法在全国自然保护区科研监测以及生态环境部哺乳动物观测中得到了广泛应用(李佳琦等, 2018; 肖治术, 2019; 李晟, 2020)。

2014年以来, 在中国科学院生物多样性委员会、中华人民共和国人与生物圈国家委员会秘书处和国际动物学会等团体的支持下, 中国科学院动物研究所联合全国相关科研单位和自然保护区连续

组织了4次全国性的学术研讨培训会(2014, 2016, 2018, 2020)和各类红外相机技术培训班, 相继为400多个单位6,000多人提供了监测技术和数据分析培训, 为全国以自然保护区为代表区域的公里网格抽样方案的推广和应用发挥了关键作用。同时,《生物多样性》(2014, 2019, 2020)、《兽类学报》(2016)等期刊相继组织出版了4期野生动物红外相机监测与研究专辑(专题), 而且《生物多样性》还设立了生物编目和数据论文专栏, 并增加了监测数据附录, 促进了研究人员、保护区科研人员和民间机构的数据整理分析和科研成果交流。总之, 上述红外相机抽样方案的建立和推广得到了行业部门、地方主管部门、科研机构和民间团体的广泛认同和积极响应, 目前在全国绝大多数保护区已经逐步建立了以红外相机技术为重点的野生动物科研监测体系, 并形成了10多个有影响的区域和全国尺度上的联网监测平台或监测研究网络(肖治术等, 2017; 李佳琦等, 2018; 李晟, 2020)。

(2)实时组网传输。考虑到无线传输高清图像的功耗、成本和带宽等限制, 数据采集大都通过人工从野外取回红外相机存储卡, 再转移到存储设备中。同时, 还有一些红外相机可通过GSM (全球移动通信系统) 4G网络的连接来实现图像数据的实时传输。由于绝大多数监测区域(保护区)的网络信息覆盖范围极为有限, 加上成本高、网络速度慢, 导致这些联网相机的使用受到了明显限制。针对保护区网络信息不通达、基础设施设备落后、新技术应用和数据管理短板等关键难题, 2018年以来, 北京师范大学在东北虎豹国家公园, 中国科学院动物研究所等单位在广东车八岭国家级自然保护区, 相继通过集成优化以广电700 MHz 4G网络实现实时传输和以人工智能技术、云存储、webGIS等核心技术来实现大数据智能化管理与可视化分析, 成功构建了以陆生大中型兽类(及地面活动鸟类)为重点对象的野生动物联网实时监测信息共享服务平台, 为全国以国家公园为主体的自然保护区体系科研监测提供了科技示范(王天明等, 2020; 肖治术等, 2020)。目前, 该类技术也逐渐在全国其他国家公园和自然保护区推广应用。

(3)数据库管理与图像智能识别。在过去10年里, 全国各地通过红外相机技术已获取了大量野生动

物的图像数据, 但在物种鉴定分类和数据分析等方面对科研人员和基层技术人员均构成了极大挑战, 迫切需要为物种识别、个体识别和行为识别探索一系列可靠、高效的自动分析工具。肖治术等(2014c)组织研发了中国野生动物红外相机图像数据管理信息共享服务平台(CameraData V1.0), 为红外相机大数据规范管理和物种鉴定分析提供了有效应用工具, 目前该平台已为60多个保护区(样区)提供了共享服务和应用。在物种自动识别方面, 采用卷积神经网络(convolutional neural network, CNN)等机器学习算法来剔除空拍或无动物照片(Wei et al, 2020; Yang QM et al, 2021)和实现快速物种自动识别(平均精确率可达84.9%–96.0%) (宫一男等, 2019)。Hou等(2020)应用深度学习算法开发了基于卷积神经网络的脸谱识别模型来识别大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)个体, 而Swarup等(2021)为大熊猫行走、坐、休息、攀爬和进食等5类行为建立了一种基于快速R-CNN的全自动行为识别方法, 为未来大熊猫的长期监测和行为研究提供了可能的分析工具。近期Shi等(2020, 2022)结合卷积神经网络和东北虎不同身体部位的斑纹特征来提高个体识别的精确度, 为大型猫科动物个体智能识别技术的发展及其种群动态的长期监测提供了技术支撑。因此, 随着机器学习和深度学习等人工智能分析技术的进步和应用, 有望为红外相机所获取的大量图像数据的智能自动识别提供高效的分析工具, 有助于减少人工识别物种带来的各种限制, 促进数据的快速挖掘分析和共享应用。

2.2 物种发现与编目

红外相机技术在野生动物调查中最重要贡献之一, 就是简单地记录一个物种在特定时间和地点的存在, 甚至发现中国的新物种和国家新记录物种, 或重新发现一些长期未被发现的稀有物种。2015年, 在西藏墨脱首次发现了白颊猕猴(*Macaca leucogenys*), 该物种成为由中国人自己定名的灵长类新物种(Li et al, 2015)。最近在中国境内通过红外相机影像掌握了很多稀有或鲜为人知物种的分布记录, 包括云南高黎贡山区域发现的红鬃羚(*Capricornis rubidus*, 中国新记录物种)(Chen YX et al, 2019)、缅甸金丝猴(*Rhinopithecus strykeri*)(Chen et al, 2015)、马来熊(*Helarctos malayanus*)(李飞等,

2017a)和贡山麂(*Muntiacus gongshanensis*) (黄湘元等, 2019)等, 云南西双版纳记录到缙灵猫(*Chrotogale owstoni*) (Tongkok等, 2019)和大斑灵猫(*Viverra zibetha*) (Guo et al, 2017), 云南盈江铜壁关省级自然保护区记录到的灰腹角雉(*Tragopan blythii*) (崔士明, 2017), 长白山区域记录到的长尾斑羚(*Naemorhedus caudatus*) (刘少英等, 2020)。同时, 研究发现獐(*Hydropotes inermis*)在东北亚地区的分布区有所扩张(Li Y et al, 2022)。在雅鲁藏布江大峡谷区域, 科研人员首次获得了野生孟加拉虎(*Panthera tigris tigris*)在中国分布的影像证据(李学友等, 2020)。此外, 红外相机为中国现有雪豹(刘沿江等, 2019)、欧亚水獭(*Lutra lutra*) (Zhang et al, 2018)、中华穿山甲(*Manis pentadactyla*) (孔玥峒等, 2021)和黄腹鼬(*Mustela kathiah*) (苗先荣等, 2020; 张建军等, 2022)等的分布范围提供了许多新的证据。然而, 在西双版纳国家级自然保护区, 印支虎(*Panthera tigris corbetti*)于2007年被记录后(Feng et al, 2008), 尽管更多的红外相机被布设, 至今仍未被重新发现。目前, 红外相机图像数据也包括了以往传统调查方法中难以发现的一些物种和类群, 如许多地面活动鸟类和兽类被补充到各保护区的名录中, 提供了大量物种的新分布记录和分布范围(朱淑怡等, 2017)。

除了上述这些重要单一物种的发现, 红外相机的大量应用还在于能同时探测到更多的物种, 成为生物多样性编目和评估的重要工具。对野生动物的评估体现为我国过去10多年里完成了以国家级自然保护区和国家公园(试点)为代表性区域的大中型陆生哺乳动物和鸟类群落的编目报告, 其中全国有多达300多个保护区发表了编目论文(图2c)。目前, 通过红外相机至少已记录到兽类物种达11目32科165种, 占我国野生哺乳动物物种总数(686种, 魏辅文等, 2021)的24%, 以及鸟类物种达17目61科507种, 占我国野生鸟类物种总数(1,445种, 郑光美, 2017)的35.1% (李晟, 2020)。最近, 红外相机调查还揭示了以前被忽视区域的保护价值, 如四川新龙县发现7种猫科动物(Wang YQ et al, 2021), 西藏雅鲁藏布江大峡谷分布有完整的食肉兽群落(Wang F et al, 2021)。此外, 研究人员最近还探索了使用红外相机来调查森林冠层的动物组成和分布(房以好等, 2018)。

2.3 形态与行为研究

野生动物红外相机图像数据中, 包含有每个物种丰富的形态和行为等信息, 在物种、个体和行为识别的重要基础上, 可推断动物当时所处的情景和状态。

物种的体色和体征是红外相机图像中最容易获取的重要形态信息。有些物种可根据其体表斑纹特征的唯一性以及形态变异开展个体识别, 如虎(李治霖等, 2014)、豹(*Panthera pardus*) (宋大昭等, 2014)、雪豹(Zhang et al, 2020)、大熊猫(Zheng et al, 2016)和亚洲象(*Elephas maximus*) (杨子诚等, 2018)等。同样, 对于诸多物种的罕见体色个体和色型变异, 红外相机也提供了真实的影像记录, 如长白山区域(东北虎豹国家公园)黄喉貂(*Martes flavigula*)种群的复杂体色变化(Gong et al, 2021), 西藏雅鲁藏布江大峡谷多种体色的金猫(*Catopuma temminckii*) (王渊等, 2019), 以及四川卧龙国家级自然保护区的大熊猫(www.scol.com.cn)、美姑大风顶国家级自然保护区的中华小熊猫(*Ailurus styani*) (<https://mp.weixin.qq.com/s/xjUW2y-NeZngLRIG3XNheA>)、东北虎豹国家公园里的狗(*Capreolus pygargus*) (https://www.sohu.com/a/395175219_114988)和湖北神农架保护区的小鹿(*Muntiacus reevesi*) (马国飞等, 2021)等物种的白化个体。此外, 红外相机也记录到一些雉类的自然杂交个体, 如四川鞍子河国家级自然保护区白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)和红腹锦鸡(*C. pictus*)的自然杂交个体(史晓昀等, 2018), 以及云南高黎贡山独龙江片区黑鹇(*Lophura leucomelanos*)和白鹇(*L. nychthemera*)的自然杂交个体(<https://weibo.com/ttarticle/p/show?id=2309404661078541075291&sudaref>)。除了用于区分个体, 通过比较不同季节的物种形态差异也能反映动物个体的季节体征变化或健康状况等信息(Cui et al, 2020)。

红外相机图像数据为描述和研究野生动物行为提供了丰富的信息, 可用于研究多种类型的动物行为, 如行为谱(侯金等, 2020)、时空利用(王渊等, 2019; 韩雪松等, 2021; Ji et al, 2021; Zahoor et al, 2021)、繁殖行为(如求偶、交配、抚育等) (郭洪兴等, 2019)、竞争捕食(邹博研等, 2021)、巢捕食(Bu et al, 2019)等(图3)。同时, 行为研究也涵盖舔盐(Ping et al, 2011; 官天培等, 2015)、种间互助(Luo et al,

2018)、气味标记为主的通讯行为(如大熊猫, 侯金等, 2020; Zhou et al, 2020)、水源地利用(Zhang et al, 2015; Xue et al, 2018)等多个方面。Wang等(2012)利用红外相机记录了大熊猫较为罕见的食腐行为; Huang等(2014)、刁鲲鹏等(2017)和何嘉乐等(2017)在四川(老河沟、唐家河)和黑龙江帽儿山林场分别用红外相机记录了野生动物取食动物尸体的食腐行为与过程。此外, 红外相机还被证明可用于获取一些稀有繁殖事件, 如鸳鸯(*Aix galericulata*)在其分布最南端的广东车八岭国家级自然保护区被记录到繁殖事件(束祖飞等, 2021)。Tan等(2022)在大理洱海南部的者磨山亚热带山地森林探索了野生动物对“红黄蓝绿白”等不同颜色反光标识的响应情况, 并建议在保护区内避免或谨慎使用反光材料作为标识。

2.4 生态学研究

对野生动物种群和群落的时空动态及相关驱动因素的比较分析是生态学研究的重点内容。

红外相机可以通过各种种群指标来评估目标物种的种群密度和相对多度, 如相对多度指数(relative abundance index)、占域率(occupancy rate)、种群数量和密度(density)。动物的形态特征可用于区分物种的性别、年龄和繁殖状态, 进而分析其种群性比、社群结构、繁殖季节性等(Li et al, 2010a; 陈尔骏等, 2022)。对于可识别个体的物种, 如猫科动物(Karanth & Nichols, 1998), 通常应用标记-重捕模型(mark-recapture model)获得种群的绝对数量。与占域模型(occupancy model)针对物种“被探测到-未被探测到”(detection-non-detection data)的抽样设计相比, 标记-重捕模型通常需要更稳健的抽样设计, 即需要在不同地点拍摄足够数量的个体, 才能可靠地推断密度(Wearn & Glover-Kapfer, 2017)。识别个体的另一个优势是, 除了密度外, 还可用来估计其他种群统计学参数。一些猫科动物, 如东北虎(Xiao et al, 2016; Wang TM et al, 2018)、雪豹(Alexander et al, 2016b)、东北豹(Qi et al, 2015)、华北豹(*Panthera pardus japonensis*) (Yang HT et al, 2021)、家猫(肖文宏等, 2019)等通过个体识别, 结合空间标记-重捕模型来估计其种群密度, 还可获得存活率、家域、活动中心等重要参数。针对不能识别个体的物种, 早期使用随机相遇模型(random

encounter model)来估计多种有蹄类种群密度(肖文宏, 2014), 该模型基于气体碰撞原理模拟相机对动物的拍摄, 在动物运动随机性和速度方面存在较大不确定性。后来基于动物的运动模式和红外相机的拍摄事件可用来估计目标物种的种群密度(李欣海等, 2016), *cameratrappR*软件包的开发为野生动物种群密度估计提供了一种可行的思路(Li XH et al, 2022)。此外, 相对多度指数(基于拍摄率计算)常作为表征多度的一个间接指标, 是一种简单、快速了解种群多度的方法, 在物种编目和本底调查中应用较多(陈立军等, 2019)。

动物种群的空间分布格局及其影响因素是种群生态学的重要研究内容。对于红外相机监测技术, 目前应用较多的是占域模型。基于该模型框架对调查网格开展多次重复调查获得被探测到-未被探测到的数据, 在考虑探测率的条件下, 对物种的占域率或生境利用及其影响因素开展分析(MacKenzie et al, 2002)。占域模型较多应用于我国生态系统旗舰物种研究中, 如大熊猫(Wang et al, 2014)、东北虎(Wang TM et al, 2018; Xiao et al, 2018)、雪豹(Alexander et al, 2016a)、华北豹(Yang HT et al, 2021)等, 深入探究生物因素(人类干扰、猎物)和非生物因素对种群空间分布的影响, 为珍稀濒危物种的种群保护和管理提供了重要科学依据。

野生动物的时空利用是过去10年间利用红外相机技术开展生态学研究的主要内容, 涉及同营养级的竞争物种(贾晓东等, 2014; 王东等, 2022)、捕食者与猎物之间(邹博研等, 2021)以及人类活动与野生动物之间的时空生态位分化和共存机制等方面(Yang HT et al, 2021; 王东等, 2022)。随着统计模型发展并拓展用于群落内多物种评估分析, 许多研究已经能够将栖息地建模并用于整个群落的评估, 而不仅仅研究单个物种。Li XY等(2020a)采用路径分析探讨猎物、人类活动、环境变量与食肉类物种多样性及群落生物量间的关联, 发现人类活动可能同时影响食肉类的群落结构和功能。通过雅鲁藏布江大峡谷区域对孟加拉虎同域分布的15种大中型食肉动物及其潜在猎物鹿类的占域分析, 发现鹿类在该区域内的占域率也很高, 可为区域内大中型食肉动物提供丰富的潜在猎物资源(Li XY et al, 2020b)。Li XY等(2018)绘制了西南干热河谷生态系统区域的

物种丰富度地图, 并根据栖息地类型可用于预测多种哺乳动物物种的占域率, 明确藏族神山为许多受威胁兽类提供了庇护。Li XY等(2022)基于横断山区45个调查样地红外相机数据, 采用群落占域模型分析长期累积的人类改造和实时人类活动对大中型哺乳动物物种多样性及功能组成的影响, 通过研究证实二者对哺乳动物群落结构及功能的影响存在差别, 人类活动会导致哺乳动物功能多样性急剧减少和夜行性行为显著改变。Feng JW等(2021)基于大尺度红外相机监测数据并采用群落占域模型对东北虎豹国家公园内陆生哺乳动物(> 1 kg)的物种丰富度、空间分布进行了研究, 发现林下放牧显著降低群落水平上的物种占域和物种丰富度, 尤其是显著降低了有蹄类猎物的空间分布。

占域模型通过构建两个物种以上的共现(co-occurrence)模型来帮助理解物种间相互作用, 如捕食者-猎物关系和竞争关系。Wang等(2015)运用共现模型分析发现同域本土物种对大熊猫的空间分布没有限制作用, 但散放在竹林中的家牛限制了大熊猫的分布。Bu等(2016)通过建立物种对的共现模型分析了我国西南地区5种中型食肉动物相互间的空间作用模式, 发现只有花面狸(*Paguma larvata*)和猪獾(*Arctonyx collaris*)表现出相互回避, 其他物种对彼此间相互独立或模式不明显。Li ZL等(2018)运用大规模的红外相机数据分析了存在竞争关系的东北虎和东北豹的作用关系, 研究发现东北豹在空间尺度上未表现出对同域东北虎高利用区域的回避, 而在时间生态位上避开东北虎。

物种间相互作用是生物多样性发挥生态系统功能的重要过程, 涉及竞争、捕食和寄生等拮抗作用和传粉、种子传播等互惠作用。结合红外相机技术, 国内在食果动物与植物种间互作研究方面取得了一系列的进展。Yang等(2018)揭示了森林演替梯度对啮齿动物与种子互作网络结构和功能的影响。结合集合群落和多层网络分析, Li HD等(2020)首次明确了树上、树下食果动物的觅食生态位分化及其在集合群落及集合网络中扮演的功能角色, 揭示了物种功能性状和分布范围在集合网络功能维持中的关键作用, 为区域生物多样性及其生态功能的维持和保护提供了科学依据。Zhang Y等(2021)借助红外相机为三蕊兰(*Neuwiedia singapuraana*)的种子经

由鸟类传播提供了关键证据。Gu等(2017)结合红外相机、种子标签法和鼠类个体标记等方法对单个种子、鼠类个体进行多年连续跟踪和识别, 揭示了鼠类在取食、贮藏以及贮藏后种内和种间盗食等方面的相关行为和生态机制。研究人员最近还探索了使用红外相机来调查森林冠层食果动物的组成和行为(Zhu et al, 2021, 2022)。Xiao (2021)通过红外相机技术和种子标签法首次证实在四川都江堰区域赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)等啮齿动物为常春油麻藤(*Mucuna sempervirens*)提供了传粉和种子传播等双重互惠功能。此外, 在台湾、香港等地, 也有研究利用红外相机来调查大果油麻藤(*M. macrocarpa*; Kobayashi et al, 2017)、白花油麻藤(*M. birdwoodiana*; Kobayashi et al, 2019)和港油麻藤(*M. championii*; Kobayashi et al, 2021)与传粉动物之间的相互关系。

近年来, 红外相机技术也被应用到以道路、铁路、高速公路等道路建设对野生动物及其栖息地的影响方面的研究, 如长白山公路(王云等, 2016)、秦岭高速公路建设(张洪峰等, 2016; 封托等, 2019; 苏宇晗等, 2022)和青藏铁路建设(封托等, 2013; 王云等, 2017)。这些都为道路野生动物通道建设在野生动物保护方面的应用提供了参考依据。

2.5 保护管理

红外相机数据特别适合于对动物种群进行空间和时间比较, 这对指导濒危物种的保护行动至关重要, 如目标物种在何时、何地表现良好, 在何处减少, 以及哪些因素导致了这些结果的出现。同样, 野生动物种群指标也可以在不同地区间进行比较, 以确定物种的栖息地状况, 并监测其随时间的动态趋势和评估保护行动的影响。

目前, 利用红外相机技术对我国许多重要珍稀物种和相关类群开展了深入调查研究。通过对东北虎与东北豹种群数量的估计, 为东北虎豹国家公园设立和虎豹及其栖息地的跨境保护提供了科技支撑(王天明等, 2020)。结合近期东北虎豹国家公园内监测到的成年东北虎(26-27只)和成年东北豹(49-59只)的种群数量以及该公园的空间面积、当前猎物数量和猎物环境容纳量, 研究人员按照性别均衡原则评估出东北虎豹国家公园可支持成年东北虎数量分别为55只、90只和101只, 东北豹为95只、356

只和572只(Wen et al, 2022)。该研究认为需要进一步恢复和提升国家公园内的猎物数量和植被质量, 同时加强生境斑块的连通性, 形成保护地网络, 促进虎豹种群向国家公园外部扩散, 以发挥东北虎豹国家公园种群作为中国虎豹种群恢复的源种群作用。

通过对20世纪中期以来大熊猫分布区各保护地内豹、雪豹、狼(*Canis lupus*)和豺(*Cuon alpinus*)等4种大型食肉动物的调查分析, Li S等(2020)发现这4种食肉兽的分布范围均有明显下降, 建议加强大熊猫国家公园大型食肉动物的种群保护和恢复, 以确保食物链的完整性。宋大昭等(2014)对山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群进行监测与评估, 并利用个体识别技术, 从2017年至2021年累计拍摄到成年豹最小可识别数量达64只(Liu et al, 2022), 目前发现该种群呈现出增长趋势, 但也面临放牧的影响以及豹种群恢复对家畜的捕食风险。Yang HT等(2021)在陕西延安子午岭林区发现了华北豹的高密度种群, 共计拍摄到华北豹个体数至少28只。2018年, 由山水自然保护中心组织的中国雪豹保护网络汇集了多家国内雪豹相关科研机构、民间机构和保护区等红外相机调查数据和文献调查, 整体明确了中国雪豹的分布和种群现状, 为进一步开展调查与保护提供了参考依据(刘沿江等, 2019)。最近, 马子驭等(2022)整理了在中国8个云豹(*Neofelis nebulosa*)潜在分布区的红外相机调查数据, 并结合其他已发表的调查数据和历史资料, 对全国云豹分布现状进行评估, 认为中国云豹目前仅分布于云南和西藏的边境地带, 生存现状堪忧, 亟需加强种群监测和关键栖息地保护。

近年来, 红外相机技术的应用提供了中华穿山甲在广东、浙江、江西、云南、海南等省份的更多分布记录(孔玥峒等, 2021), 近期更是记录到马来穿山甲(*Manis javanica*)在云南盈江县的分布(http://www.news.cn/2022-05/06/c_1128626651.htm)。这些种群记录为我国穿山甲物种保护和种群恢复提供了机会。鉴于数十年来中国境内对现有水獭种群的分布记录和研究的不足, Zhang等(2018)通过查阅历史文献记录以及现有红外相机调查记录, 明确了当前中国水獭物种及种群的现状及威胁格局, 同时联合全国各科研单位、民间团体等开展了全国水獭种

群资源调查。目前陆续记录到了更多欧亚水獭的分布(包括吉林、广东、四川、青海、浙江等), 为其种群的长期监测和保护恢复提供了关键证据(李飞等, 2017b; Zhang et al, 2018; 唐卓等, 2019; 任锦海等, 2020; Wang QY et al, 2021; 史国强等, 2021)。此外, Li F等(2019)基于红外相机数据和其他调查数据, 对海南吊罗山小爪水獭(*Aonyx cinereus*)种群的分布与现状进行了评估。

了解哪些物种使用哪些类型的生态廊道是自然保护地空间规划的关键。Wang等(2014)综合评估了不同管理政策情境下秦岭大熊猫栖息地斑块之间大熊猫种群间交流的潜在连通性, 为该区域栖息地的生态廊道科学规划提供了参考依据。Wang F等(2018)发现, 并非所有潜在的大熊猫生态廊道都对其他野生动物物种有效, 并建议保护规划者应基于多物种视角来优先考虑生态廊道建设, 而不会失去优先保护物种的栖息地连通性。在海南热带雨林国家公园, 研究人员通过建立空中索道来促进海南长臂猿(*Nomascus hainanus*)的扩散迁移, 也加强了该物种栖息地的连通性和种群间的信息交流(Chan et al, 2020)。通过对珍稀濒危物种黑麂(*Muntiacus crinifrons*)和白颈长尾雉(*Syrmaticus ellioti*)在功能区的分布和栖息地利用等方面的综合分析, 为钱江源国家公园的功能区规划、生态廊道建设以及重点物种的保护管理提供了科学依据(余建平, 2019; Shen et al, 2020)。基于在我国卧龙、王朗、长青和古田山等4个保护区的红外相机调查, Shen等(2020)发现旗舰物种通常有特化的栖息地需求, 将它们作为同域分布物种的代表以指导保护区规划, 并不能有效保护其他同域分布物种, 进而建议结合详实的监测数据进一步完善自然保护区功能区规划, 以确保对保护目标的实现和科学管理。Chen C等(2019)发现, 在云南西双版纳国家级自然保护区的6个片区内2种被捕杀物种的当地多度与当地百姓对执法的看法有关, 而不是与执法的客观水平有关, 这表明社区外联作为保护区管理的一个基本组成部分具有特别的重要性。在中缅边境北部的高黎贡山的偏远森林中, 研究人员明确了中缅边境地区极度濒危的缅甸金丝猴仅存在一个跨界群体, 多年活动范围为51.50–57.02 km², 群体规模在近年来呈现增长趋势(155–160只), 为这一珍稀灵长类物种的种群恢

复和跨境保护带来了新的希望(Chen YX et al, 2015, 2022)。

红外相机调查结果显示, 人兽冲突依然是我国自然保护地管理中的突出问题。保护区内的放牧活动对野生动物及其栖息地造成了诸多负面影响。在王朗保护区, 放牧活动造成了大熊猫和其他野生动物分布区的挤压(Wang et al, 2015; Zhang et al, 2017)以及对大熊猫自然栖息地的严重破坏(Li et al, 2020a); 在邛崃山系的雪豹分布区, 雪豹与家畜之间存在较高的冲突风险(史晓昀等, 2019); 在东北虎豹国家公园, 放牧、围栏和家狗等的存在严重影响虎豹及其猎物种群的分布和活动(Xiao et al, 2018; Feng et al, 2021); 在三江源国家公园, 雪豹、棕熊(*Ursus arctos*)、狼与家畜、藏獭、牧民之间的冲突也持续存在, 对人畜生命和财产安全构成了严重威胁(闫京艳等, 2019)。这些研究为我国自然保护地的放牧管控和人兽冲突的缓减提供了数据支持和决策依据, 建议主管部门、自然保护区和社区共同采取积极应对措施。

红外相机技术在中国的早期应用得到了WCS (Wildlife Conservation Society)、WWF (World Wildlife Fund)、CI (Conservation International)、TNC (The Nature Conservancy)等国际保护机构以及相关国际研究专家在技术和资金上的支持。自2011年以来, 随着红外相机技术应用的更加普及, 除了科研院所外, 国内一批民间保护团体、社区以及生态爱好者和摄影师等群体都开始使用红外相机作为野生动物调查和记录的工具, 也逐渐促进了公众科学在中国野生动物调查和研究中的发展。民间团体和个人对红外相机的使用从开始少量相机用于野生动物的影像记录, 发展到规模使用红外相机进行野外调查与科研活动(刘炎林等, 2020)。一系列的调查与研究主要针对猫科动物(宋大昭等, 2014; 刘炎林等, 2020)、重要但被忽略的栖息地(Wang F et al, 2021)、城市、社区保护小区等开展综合调查和监测, 并取得了很多有价值的成果, 包括许多新物种(Li et al, 2015)和物种新分布记录(李飞等, 2017a, b)被发现, 以及针对一些濒危物种的种群研究取得了详实的科学数据, 为物种及其栖息地保护提供了科学数据和决策依据(刘沿江等, 2019; 刘炎林等, 2020)。

3 国际野生动物红外相机监测与研究的重点领域分析

虽然过去10来年里红外相机技术在中国野生动物研究领域取得了显著进步, 但整体而言, 国外有关红外相机技术用于野生动物研究中的应用历史更长, 在技术方法和理论研究方面对中国在该领域的未来发展均有许多值得借鉴的方面。因此, 结合红外相机技术应用中所面临的挑战及对国外典型研究案例的分析, 本文对国际野生动物红外相机监测与研究的重点领域进行了综合评估分析, 主要归纳为4个方面。

(1)加强合作研究, 整合更多高时空分辨率的数据, 揭示区域、国家以及全球生物多样性保护相关的重大问题。

红外相机技术在全球不同时空尺度上有广泛的应用, 但野生动物监测、评估和研究不应仅局限于局域尺度, 更应整合不同时空尺度的数据来回答区域、国家以及全球生物多样性保护相关的重大问题。

目前, 许多红外相机相关研究通常针对一个或多个物种, 但近期的研究正在考虑如何从一个区域内红外相机探测的多个动物群落来评估在更大尺度上的物种丰富度和时空格局(Chen C et al, 2022)。例如, 在东南亚婆罗洲实施的食肉动物项目收集了该岛所有20种食肉动物的数据, 并利用这些数据, 根据存在(presence-only)模型预测了每个物种的分布(Kramer-Schadt et al, 2016)。同样, 通过汇集在亚洲和非洲22个国家进行的103次调查中所有穿山甲物种的数据, 对全球穿山甲的物种保护现状及威胁进行了综合评估(Khwaja et al, 2019)。目前, 越来越多的研究使用团队共享数据在监测框架内解决各种生态和保护问题, 例如, 捕食者入侵、人类活动和栖息地质量对马达加斯加拉诺马凡纳国家公园食肉动物群落变化的影响(Farris et al, 2017)。

通过在全球或同一国家的不同地点对野生动物种群和群落进行标准化监测和同步调查, 这些调查数据的共享应用将有助于研究人员、决策部门能够迅速发现问题, 并采取相应行为和决策来解决一些重要的保护问题。典型案例是热带生态评价与监测网络(Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network, 即TEAM Network)有关陆生脊椎动物的

红外相机监测项目, 由美洲、亚洲和非洲等三大洲17个保护区(站点)组成的网络。自2007年以来, 该项目根据稳健的抽样设计收集了标准化的红外相机数据, 包括每年主要在旱季至少30天连续采样, 60个红外相机位点排列成一个规则的网格, 单元大小为2 km² (Rovero & Ahumada, 2017)。该网络中的多个站点已经收集了10年以上的数据, 让研究人员能够研究种群和群落的时空动态。TEAM Network各站点数据收集的地理广度、标准化以及开放存取数据政策代表了团队协同网络的主要优势, 提供了一套极具价值的数据集。例如, Beaudrot等(2016)评价了511个多年被抽样的种群的占域趋势, 发现有39%的种群的占域率没有变化或增加, 而22%的种群的占域率有所下降, 但有39%的种群的占域率则缺乏足够的数据用于分析。因此, 研究人员也意识到任何一个数据集在解决大尺度问题上的局限性, 需要共同努力来扩大研究的尺度。

(2) 基于人工智能技术和空间分析技术, 开发高效的图像自动识别模型和多源数据融合的统计分析模型, 提升数据共享分析和综合应用。

由于红外相机在全球野生动物研究中的普及应用, 加上图像大数据的积累和管理需求, 需要开发人工智能相关分析方法和统计分析模型来加快图像数据的自动识别效率和共享应用。

红外相机数据在中国及全球其他区域均有大量的积累, 但在野生动物监测、评估以及保护管理之间存在明显的时滞性和鸿沟, 同时也需要对这些大数据进行管理和保护 (McShea 等, 2020)。上述TEAM Network的另一个优势是, 其数据库包括了通过标准化协议所存档的近1,100个红外相机站点的数百万张照片 (Rovero & Ahumada, 2017)。类似地, eMammal是美国史密森学会 (Smithsonian Institution) 基于云服务和公众科学项目来构建的一个红外相机数据库, 托管了来自全球数十个红外相机项目的数据, 以促进基础数据的共享、分析和可视化 (McShea et al, 2016)。然而, 由于软件系统开发和维护成本的提升, 对这些数据管理系统的日常维护和开放利用具有挑战性 (Kays et al, 2020)。目前, 这些挑战促使多个保护组织合作创建了Wildlife Insights在线平台以管理红外相机数据, 并集成人工智能 (AI) 来创建更加完善的自动化分析流程以提高效率

(Ahumada et al, 2019)。因此, 由于这些大尺度的合作项目将逐渐增加, 对这些红外相机数据管理系统的持续维护和升级服务也将是一项长期的挑战。

在过去10年中, 人工智能分析工具用于图像物种自动识别的研究在激增 (Norouzzadeh et al, 2018), 而这些分析工具现在已逐渐被集成到数据管理系统中, 包括基于云平台的解决方案 (eMammal 和 Wildlife Insights 等) 和招募志愿者来识别动物的解决方案 (Tuia et al, 2022)。然而, 目前研究人员可用的物种图像分类模型数量仍然不多, 而且这些模型通常只涉及一个或两个站点的图像数据。如果能集合来自更多合作伙伴的数据集来构建足够大的训练、验证和测试数据集, 这对开发高效的物种分类模型是很有潜力的, 可在物种水平上确保更高的准确性。最近, 研究人员采用深度学习等人工智能分析工具用于野生动物图像数据的物种自动识别和快速评估。例如, 在北美 (Tabak et al, 2018)、中非 (Whytock et al, 2021) 和东非 (Norouzzadeh et al, 2018) 的研究中, 通过深度学习模型所验证动物图像数据集的总体准确率分别达97%、78%和94%。此外, 需要开发能够将多种数据类型整合到栖息地模型中的分析工具 (Pacifci et al, 2017), 如通过红外相机数据与其他数据类型 (如动物追踪、公众科学、博物馆记录) 来构建统计分析模型, 从而提高人们对物种分布及影响因素的理解 (Kays et al, 2020)。

(3) 针对更多类群、更多维度和更多尺度, 集成优化现代各类监测技术和分析方法在全球生物多样性的动态监测、研究与评估中的应用。

除了红外相机技术, 还需要结合声纹监测技术、动物追踪技术、移动互联网、网络信息技术和公众科学等其他监测技术和分析方法从更多类群、更多维度和更多尺度来理解和评估全球生物多样性的变化及其威胁因素。

作为保护生物学的重要领域, 野生动物监测与保护涉及跨学科领域的理论知识和技术方法。红外相机技术在野生动物研究中的应用也不例外, 需要电子学、信息学、人工智能、大数据、生物学、生态学和社会学等跨学科领域的技术创新和理论应用, 同时也需要不同学科背景的研究人员进行协同研究。

除了目标类群, 仅使用一种监测方法通常会导

致其他类群的数据缺失或代表性不足,难以全面评估全球不同尺度下生物多样性的变化或生态系统的状况。红外相机技术代表了一种互补的方法,通过监测单一位点来实现对该位点的所有大中型哺乳动物和鸟类进行采样。该方法覆盖了动物群落的一些重要类群(物种),但没有提供动物离开视野后移动的信息,也难以区分个体(具有独特标记的个体除外)。尽管在树干上攀爬和设置红外相机需要付出大量额外的努力,但对难以观察的树栖性动物,红外相机通常比传统调查更有效,收集的数据质量也更好(Whitworth et al, 2016)。类似于红外相机,声学传感器可用于监测鸟类、两栖动物、昆虫和陆生哺乳动物等陆生发声物种类群,并可量化物种多样性、行为活动、种群和群落动态以及对人类活动的响应等重要生态指标,但需要通过将动物的鸣叫特征与参考库进行比对等复杂的方法来识别物种(Sugai et al, 2019)。动物追踪技术是一种通过卫星系统(GPS)或无线电信号来记录动物位置和运动的替代方法(Nathan et al, 2022)。然而,追踪技术通常仅限于一个或少数物种的少数个体,而且所提供的有关动物群落的信息较少。因此,不同监测技术方法会获取更多互补的类群和数据,具体如何结合这些不同的监测技术方法需要权衡具体科学目标和资源可利用性。

(4)加强红外相机大数据在野生动物保护管理及科学决策中的规范应用。

通常,红外相机调查的一个显著优势是其数据能同时满足多项研究目标的要求,如估计重点物种种群密度和调查区域的物种丰富度。不仅如此,红外相机图像数据中还记录有大量物种的行为学信息,而这些行为学信息常常缺乏整理分析,因此如何整合这些行为学数据也是野生动物保护评估中的重要指标。如果在未来的调查设计中同时考虑动物行为在野生动物评估和保护管理中的需求,可以将行为与其他种群和群落等重要指标一起记录,从而有助于深入了解动物行为对人类活动和气候变化的响应等过程,更好地服务于野生动物保护管理。研究猎物对捕食者和人类的恐惧效应是红外相机应用的新兴热点。研究者能够通过红外相机获取动物的时空分布和与恐惧相关的预警、觅食等行为的时长与频率的数据,从而分析恐惧的时空格局的

影响因素(Palmer et al, 2017)。而利用红外相机与声音录放设备相结合来开展声音回放相关的景观恐惧操控实验(playback experiment),是探索捕食者与猎物、人类与动物之间互作关系的重要手段(Durant, 2000; Zanette et al, 2011; Suraci et al, 2016),为解决野生动物掠食庄稼等人兽冲突问题和改善保护区管理提供新的思路(Palmer et al, 2022)。一些研究正在考虑将红外相机和声学监测技术纳入操控实验,如评估不同动物对引入新异刺激的行为反应(如捕食者的叫声; Suraci et al, 2016)。由于林冠是许多树栖动物分布的特殊空间,研究人员也在借助红外相机来监测这些树栖物种的多样性和行为(Moore et al, 2021)。

红外相机数据如何将生态监测与保护管理有效地联系起来,包括如何利用数据和图像让公众和决策者参与保护,以及如何通过公众科学、标准化数据收集网络和自动化分析的网络基础设施来拓展相关工作。例如,在不丹的有关红外相机监测项目,通过获得的1,000万张照片数据,评估了哺乳动物的物种丰富度和多样性在保护区、生态廊道和受干扰非保护区之间的差异(Dorji et al, 2019)。虽然保护区内有大量野生动物,但研究人员也强调了非保护区的价值,因为这些非保护区分布有保护区内未发现的全球受威胁物种。Green等(2018)的研究发现,在肯尼亚的非洲象不仅利用连接相邻保护区的生态廊道来进行迁移,同时也把这个长度达14 km的生态廊道作为其栖息地的一部分。

红外相机数据所使用的野生动物指标包括物种存在、种群多度和群落等。这些指标直接或间接用于评估野生动物保护相关问题,如栖息地选择和分布模型、威胁评估、常规监测和保护干预评估。由于红外相机数据包含了物种分布和多度的时间和空间信息,研究人员可利用这些分布信息来构建空间模型,从而推断出哪些因素可能会限制一个物种的范围和数量,并绘制地图来预测更大区域内的物种数量。此外,研究人员还评估了野生动物图片指数(wildlife picture index, WPI) (O'Brien et al, 2010),作为一个总的群落动态指标,表明物种丰富度和占域率的年际变化。作为国际生物多样性公约爱知目标的参考指标之一,专门针对红外相机数据所制定的WPI指数将通过红外相机数据为全球、区

域和国家层面的保护管理和科学决策提供关键科学依据。

由于图像数据拍摄了大量珍稀或敏感物种,特别是那些有魅力的明星物种和旗舰物种,红外相机成为吸引利益相关方、社会公众和媒体的重要工具,也使其成为向当地社区和其他社区传递监测价值的强大媒介。与此同时,同公众分享照片、向社会公布和分享监测结果,还必须兼顾保护被拍照者的隐私、获取可能被偷猎的敏感物种的数据,以及防止相机被盗或损坏。

4 总结与展望

4.1 总结

从上述国内相关文献的总结分析来看,中国野生动物红外相机监测与研究在监测规模、监测规范和监测网络(平台)建设以及数据积累和研究主题等方面均取得了显著成绩,并产生了显著的生态和社会影响。主要研究成果体现在以下3个方面:

(1)作为陆生大中型兽类和地面活动鸟类的标准化监测方法,红外相机技术在多数陆地类型的自然保护地中得到了全面的普及性应用,并在全国尺度上形成了以公里网格为基本抽样单元的监测规范,以适应长期监测和同步调查,确保了监测数据的科学性、可比性和连续性,促进了区域性和全国性野生动物联网监测与研究平台的建设和发展。

(2)通过系统集成和优化智能传感器、人工智能技术、“3S”技术和网络信息技术等关键技术,以东北虎豹国家公园、广东车八岭自然保护区等为代表区域,成功研制了野生动物数据的自动采集、实时传输、云存储和智能识别与可视化分析等联网监测技术体系,突破了过去自然保护地全域无网络覆盖的历史,为以国家公园为主体的自然保护地体系建设和自然资源科学监管提供了关键科技支撑。

(3)通过红外相机技术获得了丰富多样的野生动物大数据,为生物多样性(野生动物)科学研究、科学评价和科学保护提供了新途径,促进了新物种和新记录物种的发现。物种重新发现为珍稀濒危物种的研究和保护提供了可靠数据,拓展了野生动物研究和濒危物种保护的空间和机会,为全面反映我国重要相关类群的种群和群落状况提供了关键基线数据,也为我国自然保护地资源监测、保护评估和

空间规划提供了关键科学数据。此外,研究成果有助于提升人们对野生动物保护的深入认知,直观、多样的影像资料为科学传播和自然教育提供了丰富的素材和机会,为公众科学、全社会参与保护工作提供了有效工具。

4.2 展望

结合红外相机技术在国内外野生动物研究中的应用现状及发展趋势,我们对未来中国野生动物红外相机监测与研究提出如下建议:

(1)加强设备研制和技术方法的创新,完善野生动物长期监测的规范化应用,加强推广。研发新一代红外相机,如自动行为响应红外相机(automated behavioural response camera trap)、激光测距和广角红外相机,以及具有AI功能的红外相机等,提升对更小物种、动物性状(如动物体尺的测量)和行为的监测和研究能力,提高物种、个体和行为等方面的智能识别精度和大数据的快速处理效率。结合各类智能传感器、移动终端、人工智能、云计算、边缘计算和数字孪生等技术方法的创新,完善以红外相机等为代表的野生动物长期监测的规范化应用,降低技术应用的门槛和成本,搭建红外相机大数据平台,完善平台的数据存储、智能识别和共享性能、提高安全稳定性,为未来能在更大的时空尺度上实现对多类群野生动物的动态监测、研究和评估提供关键技术支持并推广应用。

(2)结合多源大数据的逐渐积累,加强理论创新和多学科交叉研究,促进野生动物行为学和生态学研究,提升野生动物的保护管理效能和科学决策。随着红外相机数据的积累,数据处理与分析的理论算法需要不断完善,以提高解决具体科学问题的能力。对于不可辨识个体的物种,如何更准确地估计种群数量一直是生态学研究中的难点。未来需要不断完善有关的理论模型,提高结果的可靠性。加强多元数据的整合也需要有理论基础,未来的模型理论需要合理整合并模拟红外相机数据、生物声学数据、GPS项圈轨迹数据、DNA遗传数据等反映动物身份、移动、个体遗传的信息,以回答更深层次的理论问题。随着动态模型和数据整合的应用发展,模型结构也趋于复杂,如何提高复杂模型的稳健性,提升有限数据的分析能力和实用效果也是理论发展需要思考的问题。未来需要加强统计学家和

生态学家之间的合作研究, 突破野生动物研究中的瓶颈, 促进动物行为学、生态学、保护生物学、动物学以及相关社会科学的交叉融合和更大发展。同时, 依托国家级野外台站和Sino BON为重点的国家基础设施平台建设, 鼓励共建共用、自由存取, 吸引更多科学家在大尺度、甚至国家层面开展联网合作研究, 加快我国的生态学和生物多样性保护的发展。





(3) 加强野外台站联网长期监测, 完善全国尺度的野生动物监测技术体系和综合数据信息共享服务平台, 发展和完善野生动物管理的科学决策机制。结合国家生物多样性野外台站和长期监测站点的建设, 集成优化红外相机技术、声纹技术等新技术、新方法在野生动物监测研究中的应用, 进一步完善相关监测和评估指标体系, 形成和实施相关核心监测技术的行业和国家标准规范, 建立局域-区域-国家等不同尺度的全国野生动物监测技术体系和综合数据信息共享服务平台, 制定以监测、研究、评估、保护恢复及相关政策法规落实等为重点的野生动物科学管理机制和全链条的系统解决方案, 更好地服务国家重大战略需求和国内国际重大任务。

(4) 加强野生动物监测与保护管理相关的科技支撑和技术服务, 为国家生态文明建设、保障国家生态安全和生物安全以及保护生态环境做出更大贡献。当前, 以国家公园为主体的自然保护地体系建设及生物多样性保护主流化已逐渐成为国家战略的重要建设内容, 为国际生物多样性公约2020后全球生物多样性框架的落实提供决策依据。

(5) 加强组织创新和理论技术培训, 提升联网监测的专业管理水平和业务能力, 保障科学研究和自然教育相关的人才队伍建设。加强国内外的合作交流和理论方法培训, 形成野生动物监测研究的组织创新, 服务于长期联网监测与数据共享应用, 形成具有国内外影响力的创新研究团队。以公众科学发展为基础, 加强公众参与自然教育和科学传播服务, 充分挖掘公众在数据收集、数据处理中的积极作用, 让广大使用者享受到技术发展的便利, 更好地服务于科学研究、保护管理和国家生态环境政策制定。

ORCID

肖治术  <https://orcid.org/0000-0002-1353-2394>

肖文宏  <http://orcid.org/0000-0003-0075-813X>
王天明  <https://orcid.org/0000-0003-3370-0209>
李晟  <https://orcid.org/0000-0001-7200-9539>
连新明  <http://orcid.org/0000-0002-2951-2128>

参考文献

- Ahumada JA, Fegraus E, Birch T, Flores N, Kays R, O'Brien TG, Palmer J, Schuttler S, Zhao JY, Jetz W, Kinnaird M, Kulkarni S, Lyet A, Thau D, Duong M, Oliver R, Dancer A (2019) Wildlife Insights: A platform to maximize the potential of camera trap and other passive sensor wildlife data for the planet. *Environmental Conservation*, 47, 1–6.
- Alexander JS, Shi K, Tallents LA, Riordan P (2016a) On the high trail: Examining determinants of site use by the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Qilianshan, China. *Oryx*, 50, 231–238.
- Alexander JS, Zhang CC, Shi K, Riordan P (2016b) A granular view of a snow leopard population using camera traps in Central China. *Biological Conservation*, 197, 27–31.
- Beaudrot L, Ahumada JA, O'Brien T, Alvarez-Loayza P, Boekee K, Campos-Arceiz A, Eichberg D, Espinosa S, Fegraus E, Fletcher C, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Jansen PA, Kumar A, Larney E, Moreira LMG, Mahony C, Martin EH, McWilliam A, Mugerwa B, Noundou-Hockemba M, Razafimahaimodison JC, Romero-Saltos H, Rovero F, Salvador J, Santos F, Sheil D, Spironello WR, Willig MR, Winarni NL, Zvoleff A, Andelman SJ (2016) Standardized assessment of biodiversity trends in tropical forest protected areas: The end is not in sight. *PLoS Biology*, 14, e1002357.
- Bu HL, Shen XL, Li S (2019) Predation patterns on artificial nests of ground nesting pheasants in the montane forest, Southwest China. *Acta Ornithologica*, 54, 35–43.
- Bu HL, Wang F, McShea WJ, Lu Z, Wang DJ, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. *PLoS ONE*, 11, e0164271.
- Chan BPL, Lo YFP, Hong XJ, Mak CF, Ma ZY (2020) First use of artificial canopy bridge by the world's most critically endangered primate the Hainan gibbon *Nomascus hainanus*. *Scientific Reports*, 10, 15176.
- Chen C, Quan RC, Cao GH, Yang HP, Burton AC, Meitner M, Brodie JF (2019) Effects of law enforcement and community outreach on mammal diversity in a biodiversity hotspot. *Conservation Biology*, 33, 612–622.
- Chen C, Brodie JF, Kays R, Davies TJ, Liu R, Fisher JT, Ahumada J, McShea W, Sheil D, Agwanda B, Andrianarisoa MH, Appleton RD, Appleton RD, Bitariho R, Espinosa S, Grigione MM, Helgen KM, Hubbard A, Hurtado CM, Jansen PA, Jiang X, Jones A, Kalies EL, Kiebou-Opepa C, Li X, Lima MGM, Meyer E, Miller AB, Murphy T, Piana R, Quan RC, Rota CT, Rovero F, Santos F, Schuttler S, Uduman A, Bommel JK, Young H, Burton AC (2022) Global camera trap synthesis highlights the

- importance of protected areas in maintaining mammal diversity. *Conservation Letters*, 15, e12865.
- Chen EJ, Guan TP, Li S (2022) The sex ratio, social structure and activity pattern of Reeves' muntjac (*Muntiacus reevesi*) in Minshan Mountains, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 42, 1–11. (in Chinese with English abstract) [陈尔骏, 官天培, 李晟 (2022) 四川岷山小鹿的种群性比、社会结构和活动节律. *兽类学报*, 42, 1–11.]
- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science*, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. *生物多样性*, 27, 243–248.]
- Chen YX, Xiang ZF, Wang XW, Xiao W, Xiao ZS, Ren BP, He CX, Sang C, Li HS, Li M (2015) Preliminary study of the newly discovered primate species *Rhinopithecus strykeri* at Pianma, Yunnan, China using infrared camera traps. *International Journal of Primatology*, 36, 679–690.
- Chen YX, Xiao ZS, Zhang L, Wang XW, Li M, Xiang ZF (2019) Activity rhythms of coexisting red serow and Chinese serow at Mt. Gaoligong as identified by camera traps. *Animals*, 9, 1071.
- Chen YX, Yu Y, Li C, Xiao ZS, Zhou GW, Zhang ZJ, Wang XW, Xiang ZF, Chang J, Li M (2022) Population and conservation status of a transboundary group of black snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus strykeri*) between China and Myanmar. *Zoological Research*, 43, 523–527.
- Cui SP, Chen D, Sun J, Chu H, Li C, Jiang ZG (2020) A simple use of camera traps for photogrammetric estimation of wild animal traits. *Journal of Zoology*, 312, 12–20.
- Cui SM (2017) The first live image taken in the wild of *Tragopan blythii* in China. *Forest & Humankind*, (3), 72–73. (in Chinese) [崔士明 (2017) 灰腹角雉: 中国首次野外拍摄到活体影像. *森林与人类*, (3), 72–73.]
- Delisle ZJ, Flaherty EA, Nobbe MR, Wzientek CM, Swihart RK (2021) Next-generation camera trapping: Systematic review of historic trends suggests keys to expanded research applications in ecology and conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 617996.
- Diao KP, Li MF, Pan SY, Gu WL, Zhang XO, Wen C (2017) Role of vertebrates in wild animal corpses degradation process by camera trap in Tangjiahe National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 616–623. (in Chinese with English abstract) [刁鲲鹏, 李明富, 潘世玥, 顾伟龙, 张晓鸥, 闻丞 (2017) 基于红外相机研究脊椎动物在唐家河国家级自然保护区动物尸体分解过程中的作用. *四川动物*, 36, 616–623.]
- Diao YX, Zhao QQ, Weng Y, Huang ZX, Wu YQ, Gu BJ, Zhao Q, Wang F (2022) Predicting current and future species distribution of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Shanghai, China. *Landscape and Urban Planning*, 228, 104581.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the anthropocene. *Science*, 345, 401–406.
- Dorji S, Rajaratnam R, Vernes K (2019) Mammal richness and diversity in a Himalayan hotspot: The role of protected areas in conserving Bhutan's mammals. *Biodiversity and Conservation*, 28, 3277–3297.
- Durant SM (2000) Living with the enemy: Avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behavioral Ecology*, 11, 624–632.
- Fang YH, Ren GP, Gao Y, Zhang SX, Wang HH, Li YP, Huang ZP, Cui LW, Xiao W (2018) Impact of ground and canopy camera-trapping installation on wildlife monitoring. *Biodiversity Science*, 26, 717–726. (in Chinese with English abstract) [房以好, 任国鹏, 高颖, 张淑霞, 王浩瀚, 李延鹏, 黄志旁, 崔亮伟, 肖文 (2018) 红外相机安放于地面和林冠层对野生动物监测结果的影响. *生物多样性*, 26, 717–726.]
- Farris ZJ, Marcella JK, Karpanty S, Murphy A, Ratelolahy F, Andrianjakarivelo V, Holmes C (2017) The times they are a changin': Multi-year surveys reveal exotics replace native carnivores at a Madagascar rainforest site. *Biological Conservation*, 206, 320–328.
- Feng JW, Sun YF, Li HL, Xiao YQ, Zhang DD, Smith JLD, Ge JP, Wang TM (2021) Assessing mammal species richness and occupancy in a Northeast Asian temperate forest shared by cattle. *Diversity and Distributions*, 27, 857–872.
- Feng LM, Lin L, Zhang LT, Wang LF, Wang B, Yang SH, Smith J, Luo SJ, Zhang L (2008) Evidence of wild tigers in Southwest China — A preliminary survey of the Xishuangbanna National Nature Reserve. *Cat News*, 48, 4–6.
- Feng RN, Lü XY, Xiao WH, Feng JW, Sun YF, Guan Y, Feng LM, Smith JLD, Ge JP, Wang TM (2021) Effects of free-ranging livestock on sympatric herbivores at fine spatiotemporal scales. *Landscape Ecology*, 36, 1441–1457.
- Feng T, Wu XM, Zhang HF (2019) Distribution of ungulate in different grades of highway and influential factors concerned in Qinling Mountains. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 47(5), 1–6. (in Chinese with English abstract) [封托, 吴晓民, 张洪峰 (2019) 秦岭不同等级公路周边有蹄类动物分布规律及影响因素研究. *陕西林业科技*, 47(5), 1–6.]
- Feng T, Zhang HF, Wu XM (2013) Utilization of wildlife underpasses on Qinghai-Tibetan Railway during the operation. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (6), 42–45. (in Chinese with English abstract) [封托, 张洪峰, 吴晓民 (2013) 青藏铁路运营期野生动物通道利用状况初探. *陕西林业科技*, (6), 42–45.]
- Feng XJ, Mi XC, Xiao ZS, Cao L, Wu H, Ma KP (2019) Overview of Chinese Biodiversity Observation Network (Sino BON). *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 34, 1389–1398. (in Chinese with English abstract) [冯晓娟, 米湘成, 肖治术, 曹垒, 吴慧, 马克平 (2019) 中国生物多样性监测与研究网络建设及进展. *中国科学院院刊*, 34,

- 1389–1398.]
- Gao EH, He JK, Wang ZC, Xu Y, Tang XP, Jiang HS (2017) China's zoogeographical regionalization based on terrestrial vertebrates. *Biodiversity Science*, 25, 1321–1330. (in Chinese with English abstract) [郜二虎, 何杰坤, 王志臣, 徐扬, 唐小平, 江海声 (2017) 全国陆生野生动物调查单元区划方案. *生物多样性*, 25, 1321–1330.]
- Gong YN, Tan MY, Wang Z, Zhao GJ, Jiang PL, Jiang SM, Zhang DJ, Ge JP, Feng LM (2019) AI recognition of infrared camera image of wild animals based on deep learning: Northeast Tiger and Leopard National Park for example. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 458–465. (in Chinese with English abstract) [宫一男, 谭孟雨, 王震, 赵国静, 蒋沛林, 蒋仕铭, 张鼎基, 葛剑平, 冯利民 (2019) 基于深度学习的红外相机动物影像人工智能识别: 以东北虎豹国家公园为例. *兽类学报*, 39, 458–465.]
- Gong YN, Zhao GJ, Yang HX, Li Y, Tan MY, Wang N, Ge JP, Yang HT, Feng LM (2021) Prevalence of varied coat coloration in a yellow-throated marten (*Martes flavigula*) population. *Animals*, 11, 2838.
- Green S, Davidson Z, Kaaria T, Doncaster C (2018) Do wildlife corridors link or extend habitat? Insights from elephant use of a Kenyan wildlife corridor. *African Journal of Ecology*, 56, 860–871.
- Gu HF, Zhao QJ, Zhang ZB (2017) Does scatter-hoarding of seeds benefit cache owners or pilferers? *Integrative Zoology*, 12, 477–488.
- Guan TP, Gong MH, Hu J, Qiu J, Chen LM, Chen WL, Zheng WC, Song YL (2015) The rhythm of Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*) visiting artificial mineral licks during autumn. *Chinese Journal of Zoology*, 50, 169–175. (in Chinese with English abstract) [官天培, 龚明昊, 胡婧, 仇剑, 谌利民, 陈万里, 郑维超, 宋延龄 (2015) 小麝秋季利用人工盐场的节律. *动物学杂志*, 50, 169–175.]
- Guo HX, Cheng L, Cheng SL, Yuan RB, Mao YX (2019) Using auto-trigger camera to observe mating behavior of hog-badger (*Arctonyx collaris*). *Acta Theriologica Sinica*, 39, 344–346. (in Chinese with English abstract) [郭洪兴, 程林, 程松林, 袁荣斌, 毛夷仙 (2019) 基于红外相机视频的猪獾交配行为观察. *兽类学报*, 39, 344–346.]
- Guo W, Zhang MX, Zhou LP, Quan RC (2017) The rediscovery of large-spotted civet *Viverra zibetha* in China. *Small Carnivore Conservation*, 55, 88–90.
- Han XS, Dong ZY, Zhao G, Zhao X, Shi XY, Lü Z, Li HQ (2021) Using surveillance cameras to analyze the activity pattern of the Eurasian otters (*Lutra lutra*) and the efficiency of camera trap monitoring. *Biodiversity Science*, 29, 770–779. (in Chinese with English abstract) [韩雪松, 董正一, 赵格, 赵翔, 史湘莹, 吕植, 李宏奇 (2021) 基于视频监控系统的欧亚水獭活动节律初报及红外相机监测效果评估. *生物多样性*, 29, 770–779.]
- He JL, Liu ZM, Xu Q (2017) Analysis of decomposition and utilization of small birds body in Northeast China. *Chinese Journal of Wildlife*, 38, 414–421. (in Chinese with English abstract) [何嘉乐, 刘哲铭, 许青 (2017) 中国东北地区小型鸟类尸体分解利用的分析. *野生动物学报*, 38, 414–421.]
- Hou J, He YX, Yang HB, Connor T, Gao J, Wang YJ, Zeng YC, Zhang JD, Huang JY, Zheng BC, Zhou SQ (2020) Identification of animal individuals using deep learning: A case study of giant panda. *Biological Conservation*, 242, 108414.
- Hou J, Yan LL, Li L, Li YJ, Liao YS, Zhang JD (2020) Behavior coding and ethogram of the free-ranging giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *Acta Theriologica Sinica*, 40, 446–457. (in Chinese with English abstract) [侯金, 严淋露, 黎亮, 李玉杰, 廖玉杉, 张晋东 (2020) 野生大熊猫行为谱及PAE编码系统. *兽类学报*, 40, 446–457.]
- Howe EJ, Buckland ST, Despres-Einspenner ML, Kuhl HS (2017) Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1558–1565.
- Huang XY, Zhang XC, Chan BPL, Li F (2019) Discovery of Gongshan muntjac (*Muntiacus gongshanensis*) in Tengchong, Yunnan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 595–598. (in Chinese with English abstract) [黄湘元, 张兴超, 陈羣乐, 李飞 (2019) 云南省腾冲发现贡山麝. *兽类学报*, 39, 595–598.]
- Huang ZP, Qi XG, Garber PA, Jin T, Guo ST, Li S, Li BG (2014) The use of camera traps to identify the set of scavengers preying on the carcass of a golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *PLoS ONE*, 9, e87318.
- Ji Y, Yuan S, Fu HP, Yang SW, Bu F, Li X, Wu XD (2021) Activity strategy and pattern of the Siberian jerboa (*Orientalactaga sibirica*) in the Alxa desert region, China. *PeerJ*, 9, e10996.
- Jia D, Li PY, Zhao X, Cheng C, Xiao LY, Lü Z (2020) Overview of Sanjiangyuan Community-based Camera-trapping Monitoring Platform. *Biodiversity Science*, 28, 1104–1109. (in Chinese with English abstract) [贾丁, 李沛芸, 赵翔, 程琛, 肖凌云, 吕植 (2020) 三江源红外相机社区监测平台概述. *生物多样性*, 28, 1104–1109.]
- Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity Science*, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22, 737–745.]
- Jiang BR, Pei K, Pan YR (2007) A brief view on the standardization of automatic camera research in Taiwan. *Notes and Newsletter of Wildlifers*, 11, 2–12. (in Chinese) [姜博仁, 裴家骥, 潘怡如 (2007) 自动照相机研究在台湾标准化之浅见. *野生动物保育专报及通讯*, 11, 2–12.]
- Karanth KU, Nichols JD (1998) Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79, 2852–2862.
- Kays R, McShea WJ, Wikelski M, Zurell D (2020) Born-digital biodiversity data: Millions and billions. *Diversity and*

- Distributions, 26, 644–648.
- Keitt TH, Abelson ES (2021) Ecology in the age of automation. *Science*, 373, 858–859.
- Khwaja H, Buchan C, Wearn OR, Bahaa-El-Din L, Bantlin D, Bernard H, Bitariho R, Bohm T, Borah J, Brodie J, Chutipong W, Preez BDU, Ebang-Mbele A, Edwards S, Fairet E, Frechette JL, Garside A, Gibson L, Giordano A, Veeraswami GG, Granados A, Gubbi S, Harich F, Haurez B, Havmøller RW, Helmy O, Isbell LA, Jenks K, Kalle R, Kamjing A, Khamcha D, Kiebou-Opepa C, Kinnaird M, Kruger C, Laudisoit A, Lynam A, MacDonald SE, Mathai J, Sienne JM, Meier A, David MILLS, Mohd-Azlan J, Nakashima Y, Nash HC, Ngoprasert D, Nguyen A, O'Brien T, Olson D, Orbell C, Poulsen J, Ramesh T, Reeder DA, Reyna R, Rich LN, Rode-Margono J, Rovero F, Sheil D, Shirley MH, Stratford K, Sukumal N, Suwanrat S, Tantipisanuh N, Tilker A, Berkel TV, Weyde LV, Varney M, Weise F, Wiesel I, Wilting A, Wong ST, Waterman C, Challender DWS (2019) Pangolins in global camera trap data: Implications for ecological monitoring. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00769.
- Kobayashi S, Denda T, Liao CC, Wu SH, Lin YH, Izawa M (2017) Squirrel pollination of *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) in Taiwan. *Journal of Mammalogy*, 98, 533–541.
- Kobayashi S, Gale SW, Denda T, Izawa M (2019) Civet pollination in *Mucuna birdwoodiana* (Fabaceae: Papilionoideae). *Plant Ecology*, 220, 457–466.
- Kobayashi S, Gale SW, Denda T, Izawa M (2021) Rat- and bat-pollination of *Mucuna championii* (Fabaceae) in Hong Kong. *Plant Species Biology*, 36, 84–93.
- Kong YQ, Li S, Liu BQ, Zhou JJ, Li C, Yu JP (2021) Distribution records and conservation status of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in China during 2010–2020. *Biodiversity Science*, 29, 910–917. (in Chinese with English abstract) [孔玥峇, 李晟, 刘宝权, 周佳俊, 李成, 余建平 (2021) 2010–2020年中华穿山甲在中国的发现记录及保护现状. *生物多样性*, 29, 910–917.]
- Kramer-Schadt S, Reinfelder V, Niedballa J, Lindenborn J, Stillfried M, Heckmann I, Wilting A (2016) The Borneo carnivore database and the application of predictive distribution modelling. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 33, 18–41.
- Li C, Zhao C, Fan PF (2015) White-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*): A new macaque species from Medog, southeastern Tibet. *American Journal of Primatology*, 77, 753–766.
- Li F, Luo L, Chan BPL (2019) Notes on distribution, status and ecology of Asian small-clawed otter (*Aonyx cinereus*) in Diaoluoshan National Nature Reserve, Hainan Island, China. In: *Proceedings of the 14th International Otter Congress*, pp. 39–46. IUCN Specialist Group Bulletin, 36.
- Li F, Zheng X, Jiang XL, Chan BPL (2017a) Rediscovery of the sun bear (*Helarctos malayanus*) in Yingjiang County, Yunnan Province, China. *Zoological Research*, 38, 206–207. (in Chinese with English abstract) [李飞, 郑玺, 蒋学龙, 陈辈乐 (2017a) 云南盈江发现野生马来熊(*Helarctos malayanus*). *动物学研究*, 38, 206–207.]
- Li F, Zheng X, Zhang HR, Yang JH, Chan BPL (2017b) The current status and conservation of otters on the coastal islands of Zhuhai, Guangdong Province, China. *Biodiversity Science*, 25, 840–846. (in Chinese with English abstract) [李飞, 郑玺, 张华荣, 杨剑焕, 陈辈乐 (2017b) 广东省珠海市近海诸岛水獭现状与保护建议. *生物多样性*, 25, 840–846.]
- Li HD, Tang LF, Jia CX, Holyoak M, Frund J, Huang XQ, Xiao ZS (2020) The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird–plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23, 1252–1262.
- Li JQ, Xu HG, Wan YQ, Sun JX, Li S, Cai L (2018) Progress in construction of China Mammal Diversity Observation Network (China BON-Mammals). *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34(1), 12–19. (in Chinese with English abstract) [李佳琦, 徐海根, 万雅琼, 孙佳欣, 李晟, 蔡蕾 (2018) 全国哺乳动物多样性观测网络(China BON-Mammals)建设进展. *生态与农村环境学报*, 34(1), 12–19.]
- Li S (2020) Development progress and outlook of the wildlife camera-trapping networks in China. *Biodiversity Science*, 28, 1045–1048. (in Chinese) [李晟 (2020) 中国野生动物红外相机监测网络建设进展与展望. *生物多样性*, 28, 1045–1048.]
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Gu XD, Zhang XF, Zhang L, Shen XL (2020) Retreat of large carnivores across the giant panda distribution range. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1327–1331.
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Huang JZ, Shao LK (2012) A direct comparison of camera-trapping and sign transects for monitoring wildlife in the Wanglang National Nature Reserve, China. *Wildlife Society Bulletin*, 36, 538–545.
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shao LK, Shi XG (2010a) The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152, 299–309.
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shen XL, Bu HL, Guan TP, Wang F, Gu XD, Zhang XF, Liao HH (2020) Construction progress of the Camera-trapping Network for the Mountains of Southwest China. *Biodiversity Science*, 28, 1049–1058. (in Chinese with English abstract) [李晟, McShea WJ, 王大军, 申小莉, 卜红亮, 官天培, 王放, 古晓东, 张晓峰, 廖灏泓 (2020) 西南山地红外相机监测网络建设进展. *生物多样性*, 28, 1049–1058.]
- Li S, Wang DJ, Gu XD, McShea WJ (2010b) Beyond pandas, the need for a standardized monitoring protocol for large mammals in Chinese nature reserves. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3195–3206.
- Li XH, Tian HD, Piao ZJ, Wang GM, Xiao ZS, Sun YH, Gao EH, Holyoak M (2022) *cameratrappR*: An R package for estimating animal density using camera trapping data. *Ecological Informatics*, 69, 101597.

- Li XH, Yu JJ, Zhang P, Piao ZJ, Xiao ZS (2016) Estimating population density of small rodents using camera traps. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2311–2318. (in Chinese with English abstract) [李欣海, 于家捷, 张鹏, 朴正吉, 肖治术 (2016) 应用红外相机监测结果估计小型啮齿类物种的种群密度. *生态学报*, 36, 2311–2318.]
- Li XY, Bleisch WV, Jiang XL (2018) Using large spatial scale camera trap data and hierarchical occupancy models to evaluate species richness and occupancy of rare and elusive wildlife communities in Southwest China. *Diversity and Distributions*, 24, 1560–1572.
- Li XY, Bleisch WV, Liu XW, Hu WQ, Jiang XL (2020a) Human disturbance and prey occupancy as predictors of carnivore richness and biomass in a Himalayan hotspot: Drivers affecting carnivores richness and biomass. *Animal Conservation*, 24, 64–72.
- Li XY, Bleisch WV, Liu XW, Jiang XL (2020b) Camera-trap surveys reveal high diversity of mammals and pheasants in Medog, Tibet. *Oryx*, 55, 177–180.
- Li XY, Hu WQ, Bleisch WV, Li Q, Wang HJ, Lu W, Sun J, Zhang FY, Ti B, Jiang XL (2022) Functional diversity loss and change in nocturnal behavior of mammals under anthropogenic disturbance. *Conservation Biology*, 36, e13839.
- Li XY, Hu WQ, Pu CZ, Li Q, Yu QP, Hu ZC, Bleisch WV, Jiang XL (2020) Camera-trapping monitoring platform for mammals and pheasants in the Longitudinal Range and Gorge Region of Southwest China: Protocol, progress and future outlook. *Biodiversity Science*, 28, 1090–1096. (in Chinese with English abstract) [李学友, 胡文强, 普昌哲, 李权, 于秋鹏, 胡哲畅, Bleisch WV, 蒋学龙 (2020) 西南纵向岭谷区兽类及雉类红外相机监测平台: 方案、进展与前景. *生物多样性*, 28, 1090–1096.]
- Li Y, Kim J, Li HL, Peng YX, Chen M, Zhu WH, Pandey P, Sedash G, Wang TM, Darman Y, Lee H (2022) Northward range expansion of water deer in Northeast Asia: Direct evidence and management implications. *Animals*, 12, 1392.
- Li ZL, Kang AL, Lang JM, Xue YG, Ren Y, Zhu ZW, Ma JZ, Liu PQ, Jiang GS (2014) On the assessment of big cats and their prey populations based on camera trap data. *Biodiversity Science*, 22, 725–732. (in Chinese with English abstract) [李治霖, 康霭黎, 郎建民, 薛延刚, 任毅, 朱志文, 马建章, 刘培琦, 姜广顺 (2014) 探讨基于红外相机技术对大型猫科动物及其猎物的种群评估方法. *生物多样性*, 22, 725–732.]
- Li ZL, Wang TM, Smith JLD, Feng RN, Feng LM, Mou P, Ge JP (2018) Coexistence of two sympatric flagship carnivores in the human-dominated forest landscapes of Northeast Asia. *Landscape Ecology*, 34, 291–305.
- Li ZX (2003) First image of an Amur tiger taken by infrared triggered camera system in China. *Chinese Wildlife*, 24(2), 12. (in Chinese) [李志兴 (2003) 我国第一张利用远红外线拍摄的野生东北虎照片. *野生动物学报*, 24(2), 12.]
- Liu MZ, Wang YQ, Xia F, Bu HL, Liu YL, Shen XL, Li S (2022) Free-ranging livestock altered the spatiotemporal behavior of the endangered North Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) and its prey and intensified human-leopard conflicts. *Integrative Zoology*, doi: 10.1111/1749-4877.12635.
- Liu SY, Wu Y, Li S (2020) Handbook of the Mammals of China, 2nd edn. The Straits Publishing and Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅, 李晟 (2020) 中国兽类图鉴(第二版). 海峡出版发行集团, 福州.]
- Liu XH, Zhang YK, Zhao XY, He XB, Cai Q, Zhu Y, He BS, Jiu Q (2020) Introduction to the wildlife camera-trapping database of the middle Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 28, 1075–1080. (in Chinese with English abstract) [刘雪华, 张语克, 赵翔宇, 何祥博, 蔡琼, 朱云, 何百锁, 酒强 (2020) 秦岭中段野生动物多样性的红外相机监测数据库平台介绍. *生物多样性*, 28, 1075–1080.]
- Liu YJ, Li XY, Liang XC, Liu YL, Cheng C, Li J, Tang PP, Qi HY, Bian XX, He B, Xing R, Li S, Shi XG, Yang CM, Xue YD, Lian XM, Awangjumei, Xierannima, Song DZ, Xiao LY, Lü Z (2019) Where and how many? The status of snow leopard (*Panthera uncia*) density surveys and knowledge gaps in China. *Biodiversity Science*, 27, 919–931. (in Chinese with English abstract) [刘沿江, 李雪阳, 梁旭昶, 刘炎林, 程琛, 李娟, 汤飘飘, 齐惠元, 卞晓星, 何兵, 邢睿, 李晟, 施小刚, 杨创明, 薛亚东, 连新明, 阿旺久美, 谢然尼玛, 宋大昭, 肖凌云, 吕植 (2019) “在哪里”和“有多少”? 中国雪豹调查与空缺. *生物多样性*, 27, 919–931.]
- Liu YL, Song DZ, Liu BB, Xia F, Chen YL, Wang YQ, Huang QW (2020) Overview of the Camera-trapping Platform for Felid Species in China: Data integration by a conservation NGO. *Biodiversity Science*, 28, 1067–1074. (in Chinese with English abstract) [刘炎林, 宋大昭, 刘蓓蓓, 夏凡, 陈月龙, 王一晴, 黄巧雯 (2020) 中国猫科动物红外相机监测平台介绍: 民间环保机构的数据整合. *生物多样性*, 28, 1067–1074.]
- Lu XL, Jiang ZG, Tang JR, Wang XJ, Xiang DQ, Zhang JP (2005) Auto-trigger camera traps for studying giant panda and its sympatric wildlife species. *Acta Zoologica Sinica*, 51, 495–500. (in Chinese with English abstract) [卢学理, 蒋志刚, 唐继荣, 王学杰, 向定乾, 张建平 (2005) 自动感应照相系统在大熊猫以及同域分布的野生动物研究中的应用. *动物学报*, 51, 495–500.]
- Luo K, Hu YB, Lu ZY, Li DL (2018) Interspecific feeding at a bird nest: Snowy-browed flycatcher (*Ficedula hyperythra*) as a helper at the rufous-bellied niltava (*Niltava sundara*) nest, Yunnan, Southwest China. *Wilson Journal of Ornithology*, 130, 1003–1008.
- Ma GF, Yang WJ, Wang XJ, Mo JY, Xiong HH, Jin JJ, Zhao CN, Yang JY, Yu HL (2021) Camera-trapping survey on mammal and bird diversity in the Shennongjia National Park. *Sichuan Journal of Zoology*, 40, 581–590. (in Chinese with English abstract) [马国飞, 杨万吉, 王晓菊, 莫家勇, 熊欢欢, 金胶胶, 赵宠南, 杨敬元, 余辉亮 (2021) 神农架国家公园鸟兽多样性的红外相机调查. *四川动物*, 40,

- 581–590.]
- Ma KP (2015) Biodiversity monitoring in China: From CForBio to Sino BON. *Biodiversity Science*, 23, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性监测网络建设: 从CForBio到Sino BON. *生物多样性*, 23, 1–2.]
- Ma M, Xu F (2006) Successful camera trapping on snow leopard in the Muzat Valley, Tomur Feng Nature Reserve, Xinjiang, P. R. China (October–December 2005). *Arid Land Geography*, 29, 307–308. (in Chinese) [马鸣, 徐峰 (2006) 利用红外自动照相技术首次拍摄到清晰雪豹照片——新疆木扎特谷雪豹冬季考察简报. *干旱区地理*, 29, 307–308.]
- Ma SL, Harris RB (1996) Use of remote camera systems to document wildlife species presence in forested areas of Yunnan. *Zoological Research*, 17, 360–370. (in Chinese) [马世来, Harris RB (1996) 自动感应照像系统在野生动物调查中的应用. *动物学研究*, 17, 360–370.]
- Ma ZY, He ZX, Wang YQ, Song DZ, Xia F, Cui SM, Su HX, Deng JL, Li P, Li S (2022) An update on the current distribution and key habitats of the clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) populations in China. *Biodiversity Science*, 30, 22349. (in Chinese with English abstract) [马子驭, 何再新, 王一晴, 宋大昭, 夏凡, 崔士明, 苏红信, 邓建林, 李平, 李晟 (2022) 中国云豹种群分布现状与关键栖息地信息更新. *生物多样性*, 30, 22349.]
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Andrew RJ, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248–2255.
- McShea WJ, Forrester T, Costello R, He ZH, Kays R (2016) Volunteer-run cameras as distributed sensors for macrosystem mammal research. *Landscape Ecology*, 31, 55–66.
- McShea WJ, Shen XL, Liu F, Wang TM, Xiao ZS, Li S (2020) China's wildlife camera-trap monitoring need a unified standard. *Biodiversity Science*, 28, 1125–1131. (in Chinese and in English) [McShea WJ, 申小莉, 刘芳, 王天明, 肖治术, 李晟 (2020) 中国的野生动物红外相机监测需要统一的标准. *生物多样性*, 28, 1125–1131.]
- Miao XR, Ren YF, Li LX, Xue MS, Wang PC, Wang YL, Fan ML, Huang XQ, Xiao ZS (2020) First record for northern boundary of yellow-bellied weasel (*Mustela kathiah*) in the Southern Taihangshan Mountains of Northern China. *Chinese Journal of Wildlife*, 41, 1056–1059. (in Chinese with English abstract) [苗先荣, 任迎丰, 李立新, 薛茂盛, 王朋程, 王云龙, 范明亮, 黄小群, 肖治术 (2020) 黄腹鼬(*Mustela kathiah*)在华北南太行山区——分布北界的首次记录. *野生动物学报*, 41, 1056–1059.]
- Moore JF, Soanes K, Balbuena D, Beirne C, Bowler M, Carrasco-Rueda F, Cheyne SM, Coutant O, Forget P, Haysom JK, Houlihan PR, Olson ER, Lindshield S, Martin J, Tobler M, Whitworth A, Gregory T (2021) The potential and practice of arboreal camera trapping. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 1768–1779.
- Nathan R, Monk CT, Arlinghaus R, Adam T, Alos J, Assaf M, Baktoft H, Beardsworth CE, Bertram MG, Bijleveld AI, Brodin T, Brooks JL, Campos-Candela A, Cooke SJ, Gjelland KO, Gupte PR, Harel R, Hellstrom G, Jeltsch F, Killen SS, Klefoth T, Langrock R, Lennox RJ, Lourie E, Madden JR, Orchan Y, Pauwels IS, Riha M, Roeleke M, Schlagel UE, Shohami D, Signer J, Toledo S, Vilck O, Westrelin S, Whiteside MA, Jaric I (2022) Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science*, 375, eabg1780.
- Norouzzadeh MS, Anh N, Kosmala M, Swanson A, Palmer MS, Packer C, Clune J (2018) Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, E5716–E5725.
- O'Brien TG, Baillie JEM, Krueger L, Cuke M (2010) The Wildlife Picture Index: Monitoring top trophic levels. *Animal Conservation*, 13, 335–343.
- O'Connell Allan F, Nichols James D, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer, Tokyo.
- Pacifici K, Reich BJ, Miller DAW, Gardner B, Stauffer G, Singh S, McKerrow A, Collazo J (2017) Integrating multiple data sources in species distribution modeling: A framework for data fusion. *Ecology*, 98, 840–850.
- Palmer MS, Fieberg J, Swanson A, Kosmala M, Packer C (2017) A 'dynamic' landscape of fear: Prey responses to spatiotemporal variations in predation risk across the lunar cycle. *Ecology Letters*, 20, 1364–1373.
- Palmer MS, Wang C, Plucinski J, Pringle RM (2022) BoomBox: An Automated Behavioural Response (ABR) camera trap module for wildlife playback experiments. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 611–618.
- Pei K (1995) Activity rhythm of the spinous country rat (*Niviventer coxingi*) in Taiwan. *Zoological Studies*, 34, 55–58.
- Pei K (1998) An evaluation of using auto-trigger cameras to record activity patterns of wild animals. *Taiwan Journal of Forest Science*, 13, 317–324. (in Chinese with English abstract) [裴家骐 (1998) 利用自动照像设备记录野生动物活动模式之评估. *台湾林业科学*, 13, 317–324.]
- Ping XG, Li CW, Jiang ZG, Liu WH, Zhu HB (2011) Interference competition and group size effect in sika deer (*Cervus nippon*) at salt licks. *Acta Ethologica*, 14, 43–49.
- Qi JZ, Shi QH, Wang GM, Li ZL, Sun Q, Hua Y, Jiang GS (2015) Spatial distribution drivers of Amur leopard density in Northeast China. *Biological Conservation*, 191, 258–265.
- Ren JH, Zhang Y, Chu T, Xiao WY (2020) A preliminary study on summer and autumn activities of otters in Jiuzhaigou Wetland Reserve based on infrared trigger camera. *Wetland Science & Management*, 16(2), 57–60. (in Chinese with English abstract) [任锦海, 张跃, 出塔, 肖维阳 (2020) 基于红外相机技术对九寨沟湿地保护区水獭夏秋季活动的初步研究. *湿地科学与管理*, 16(2), 57–60.]
- Rovero F, Ahumada J (2017) The Tropical Ecology, Assessment and Monitoring (TEAM) Network: An early

- warning system for tropical rain forests. *Science of the Total Environment*, 574, 914–923.
- Shek C, Chan CSM, Wan Y (2007) Camera trap survey of Hong Kong terrestrial mammals in 2002–06. *Hong Kong Biodiversity*, 15, 1–11.
- Shen XL, Li S, McShea WJ, Wang DJ, Yu JP, Shi XG, Dong W, Mi XC, Ma KP (2020) Effectiveness of management zoning designed for flagship species in protecting sympatric species. *Conservation Biology*, 34, 158–167.
- Shi CM, Liu D, Cui YL, Xie JJ, Roberts NJ, Jiang GS (2020) Amur tiger stripes: Individual identification based on deep convolutional neural network. *Integrative Zoology*, 15, 461–470.
- Shi CM, Xu J, Roberts NJ, Liu D, Jiang GS (2022) Individual automatic detection and identification of big cats with the combination of different body parts. *Integrative Zoology*, doi: 10.1111/1749-4877.12641.
- Shi GQ, Guo YS, Luo YM, Gong ZC, Zhang GL, Piao ZJ, Wang ZC (2021) Spring ashore activity rhythm of Eurasian otters (*Lutra lutra*) in Changbai Mountain, Jilin Province. *Chinese Journal of Wildlife*, 42, 693–699. (in Chinese with English abstract) [史国强, 郭艳双, 罗玉梅, 巩振财, 张国利, 朴正吉, 王卓聪 (2021) 吉林长白山地区水獭春季岸上活动节律. *野生动物学报*, 42, 693–699.]
- Shi XY, Fu Q, Wang L, Jiang ZY, Shi XG, Li S (2018) Notes on the natural hybridization of golden pheasant *Chrysolophus pictus* and lady Amherst's pheasant *C. amherstiae* in Anzihe Nature Reserve, Sichuan Province. *Chinese Journal of Zoology*, 53, 660–663. (in Chinese with English abstract) [史晓昀, 付强, 王磊, 蒋泽银, 施小刚, 李晟 (2018) 四川鞍子河保护区发现红腹锦鸡与白腹锦鸡的自然杂交. *动物学杂志*, 53, 660–663.]
- Shi XY, Shi XG, Hu Q, Guan TP, Fu Q, Zhang J, Yao M, Li S (2019) Evaluating the potential habitat overlap and predation risk between snow leopards and free-range yaks in the Qionglai Mountains, Sichuan. *Biodiversity Science*, 27, 951–959. (in Chinese with English abstract) [史晓昀, 施小刚, 胡强, 官天培, 付强, 张剑, 姚蒙, 李晟 (2019) 四川邛崃山脉雪豹与散放牦牛潜在分布重叠与捕食风险评估. *生物多样性*, 27, 951–959.]
- Shu ZF, Lu LR, Xiao ZS, Wang HY, Zhang Q (2021) Breeding notes of wild mandarin duck, *Aix galericulata*, in Shaoguan, Guangdong Province. *Chinese Journal of Zoology*, 56, 960–961. (in Chinese) [束祖飞, 卢李荣, 肖治术, 王海婴, 张强 (2021) 广东韶关野生鸳鸯繁殖记录. *动物学杂志*, 56, 960–961.]
- Song DZ, Wang BP, Jiang JY, Wan SP, Cui SM, Wang TM, Feng LM (2014) Using camera trap to monitor a north Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) population and their main ungulate prey. *Biodiversity Science*, 22, 733–736. (in Chinese with English abstract) [宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民 (2014) 山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测. *生物多样性*, 22, 733–736.]
- Steenweg R, Hebblewhite M, Kays R, Ahumada J, Fisher JT, Burton C, Townsend SE, Carbone C, Rowcliffe JM, Whittington J, Brodie J, Royle JA, Switalski A, Clevenger AP, Heim N, Rich LN (2017) Scaling-up camera traps: Monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 26–34.
- Su YH, Cai Q, Zhu ZY, He XB, Liu XH, Songer M (2022) Impacts of a road on abundance of wild animals through infrared camera monitoring: A case study of road inside Guanyinshan National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 42, 49–57. (in Chinese with English abstract) [苏宇晗, 蔡琼, 朱自煜, 何祥博, 刘雪华, Songer M (2022) 利用红外相机技术监测道路对野生动物丰富度的影响——以观音山自然保护区一条内部道路为例. *兽类学报*, 42, 49–57.]
- Sugai LSM, Silva TSF, Ribeiro JW Jr, Llusia D (2019) Terrestrial passive acoustic monitoring: Review and perspectives. *BioScience*, 69, 15–25.
- Suraci JP, Clinchy M, Dill LM, Roberts D, Zanette LY (2016) Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications*, 7, 10698.
- Swarup P, Chen P, Hou R, Que P, Kong AWK (2021) Giant panda behaviour recognition using images. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01510.
- Tabak MA, Norouzzadeh MS, Wolfson DW, Sweeney SJ, Vercauteren KC, Snow NP, Halseth JM, Di Salvo PA, Lewis JS, White MD, Teton B, Beasley JC, Schlichting PE, Boughton RK, Wight B, Newkirk ES, Ivan JS, Odell EA, Brook RK, Lukacs PM, Moeller AK, Mandeville EG, Clune J, Miller RS, Photopoulou T (2018) Machine learning to classify animal species in camera trap images: Applications in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 585–590.
- Tan K, Li JJ, Fang YH, Sun HL, Niu X, Yang SJ, Huang ZP, Xiao W (2022) How the color of reflective materials influences the occurrence of mammals and birds. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02187.
- Tang Z, Zhang F, Ming J, Yu XY, Yang F, Zhang DL, Long TT, Guan X, Wang PY (2019) Rapid survey report on otters in Sichuan Wolong National Nature Reserve. *Sichuan Forestry Exploration and Design*, 25, 840–846. (in Chinese with English abstract) [唐卓, 张凤, 明杰, 余小英, 杨帆, 张大磊, 龙婷婷, 管晓, 王鹏彦 (2019) 四川卧龙国家级自然保护区水獭快速调查报告. *四川林勘设计*, 25, 840–846.]
- Tongkok S, Yuan SD, Alcantara MJM, Deng XB, Guo XM, He XL, Lin LX (2019) Owston's civet (*Chrotogale owstoni*) found in Xishuangbanna, Yunnan Province. *Chinese Journal of Zoology*, 54, 603–604. (in Chinese with English abstract) [Tongkok S, 袁盛东, Alcantara MJM, 邓晓保, 郭贤明, 和雪莲, 林露湘 (2019) 云南西双版纳发现缟灵猫. *动物学杂志*, 54, 603–604.]
- Tuia D, Kellenberger B, Beery S, Costelloe BR, Zuffi S, Risse

- B, Mathis A, Mathis MW, van Langevelde F, Burghardt T, Kays R, Klinck H, Wikelski M, Couzin ID, van Horn G, Crofoot MC, Stewart CV, Berger-Wolf T (2022) Perspectives in machine learning for wildlife conservation. *Nature Communications*, 13, 792.
- Wang D, Sai QGW, Wang ZH, Zhao HX, Lian XM (2022) Spatiotemporal overlap among sympatric Pallas's cat (*Otocolobus manul*), Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*) and red fox (*V. vulpes*) in the source region of the Yangtze River. *Biodiversity Science*, 30, 21365. (in Chinese with English abstract) [王东, 赛青高娃, 王子涵, 赵宏秀, 连新明 (2022) 长江源区同域分布兔狲、藏狐和赤狐的时空重叠度. *生物多样性*, 30, 21365.]
- Wang D, Wan YQ, Wang SZ, Chen JP, Wu T, Li JQ, Lian XM (2020) Camera-trapping survey of the diversity of mammals and birds in the Tuotuo River basin of the source region of the Yangtze River. *Biodiversity Science*, 28, 1132–1140. (in Chinese with English abstract) [王东, 万雅琼, 汪世钊, 陈佳萍, 吴彤, 李佳琦, 连新明 (2020) 基于红外相机技术调查长江正源沱沱河流域鸟兽多样性. *生物多样性*, 28, 1132–1140.]
- Wang DJ, Li S, Jin T, Shao LK (2012) How important is meat in the diet of giant pandas, the most herbivorous bear? *International Bear News*, 21, 7–9.
- Wang DJ, Li S, McShea WJ, Li MF (2006) Use of remote-trip cameras for wildlife surveys and evaluating the effectiveness of conservation activities at a nature reserve in Sichuan Province, China. *Environmental Management*, 38, 942–951.
- Wang F, McShea WJ, Li S, Wang DJ (2018) Does one size fit all? A multispecies approach to regional landscape corridor planning. *Diversity and Distributions*, 24, 415–425.
- Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S (2015) Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 186, 319–325.
- Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S, Zhao Q, Wang H, Lu Z (2014) Evaluating landscape options for corridor restoration between giant panda reserves. *PLoS ONE*, 9, e105086.
- Wang F, Zhang ZX, Li C, Sun G, Zhao X, Lu Z (2021) Add Himalaya's Grand Canyon to China's first national parks. *Nature*, 592, 353.
- Wang QY, Zheng KD, Han XS, He F, Zhao X, Fan PF, Zhang L (2021) Site-specific and seasonal variation in habitat use of Eurasian otters (*Lutra lutra*) in western China: Implications for conservation. *Zoological Research*, 42, 825–833.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JLD, Xiao WH, Yang HT, Dou HL, Zhao XD, Cheng YC, Zhou B, Wu HY, Zhang L, Tian Y, Guo QX, Kou XJ, Han XM, Miquelle DG, Oliver CD, Xu RM, Ge JP (2016) Amur tigers and leopards returning to China: Direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 31, 491–503.
- Wang TM, Feng LM, Yang HT, Bao L, Wang HF, Ge JP (2020) An introduction to Long-term Tiger-Leopard Observation Network based on camera traps in Northeast China. *Biodiversity Science*, 28, 1059–1066. (in Chinese with English abstract) [王天明, 冯利民, 杨海涛, 鲍蕾, 王红芳, 葛剑平 (2020) 东北虎豹生物多样性红外相机监测平台概述. *生物多样性*, 28, 1059–1066.]
- Wang TM, Royle JA, Smith JLD, Zou L, Lu XY, Li T, Yang HT, Li ZL, Feng RN, Bian YJ, Feng LM, Ge JP (2018) Living on the edge: Opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 217, 269–279.
- Wang Y, Guan L Piao ZJ, Kong YP (2016) Impacts of highways on the occurrence rate of middle-to-large mammals in Changbai Mountain based on camera-trapping. *Sichuan Journal of Zoology*, 35, 593–600. (in Chinese with English abstract) [王云, 关磊, 朴正吉, 孔亚平 (2016) 应用红外相机技术监测长白山区公路对大中型兽类出现率的影响. *四川动物*, 35, 593–600.]
- Wang Y, Guan L, Chen JD, Kong YP, Zhang W (2017) Study on design parameters of wildlife passage in Golmud-Lhasa section of Qinghai-Tibet expressway. *Journal of Highway and Transportation Research and Development*, 34(9), 146–152. (in Chinese with English abstract) [王云, 关磊, 陈济丁, 孔亚平, 张伟 (2017) 青藏高速公路格拉段野生动物通道设计参数研究. *公路交通科技*, 34(9), 146–152.]
- Wang Y, Li S, Liu WL, Zhu XL, Li BZ (2019) Coat pattern variation and activity rhythm of Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve of Tibet, China. *Biodiversity Science*, 27, 638–647. (in Chinese with English abstract) [王渊, 李晟, 刘务林, 朱雪林, 李炳章 (2019) 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区金猫的色型类别与活动节律. *生物多样性*, 27, 638–647.]
- Wang YQ, Liu YL, Gu XD, Luo SJ, Song DZ (2021) Xinlong County of Ganzi, Sichuan, a newly discovered felid hotspot in South-west China. *Cat News*, 73, 32–36.
- Wearn OR, Glover-Kapfer P (2017) Camera-trapping for Conservation: A Guide to Best-practices. WWF-UK, Woking, UK.
- Wearn OR, Glover-Kapfer P (2019) Snap happy: Camera traps are an effective sampling tool when compared with alternative methods. *Royal Society Open Science*, 6, 181748.
- Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Hu YB, Ge DY, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC (2021) Catalogue of mammals in China (2021). *Acta Theriologica Sinica*, 41, 487–501. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 胡义波, 葛德燕, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春 (2021) 中国兽类名录(2021版). *兽类学报*, 41, 487–501.]
- Wei WD, Luo G, Ran JH, Li J (2020) Zilong: A tool to identify

- empty images in camera-trap data. *Ecological Informatics*, 55, 7.
- Wen DS, Qi JZ, Long ZX, Gu JY, Tian YM, Roberts NJ, Yang EY, Kong WY, Zhao Y, Sun Q, Jiang GS (2022) Conservation potentials and limitations of large carnivores in protected areas: A case study in Northeast China. *Conservation Science and Practice*, 4, e12693.
- Whitworth A, Brauholtz LD, Huarcaya RP, MacLeod R, Beirne C (2016) Out on a limb: Arboreal camera traps as an emerging methodology for inventorying elusive rainforest mammals. *Tropical Conservation Science*, 9, 675–698.
- Whytock RC, Swiezewski J, Zwerts JA, Bara-Słupski T, Koumba Pambo AF, Rogala M, Bahaa-el-din L, Boekee K, Brittain S, Cardoso AW, Henschel P, Lehmann D, Momboua B, Opepa CK, Orbell C, Pitman RT, Robinson HS, Abernethy KA (2021) Robust ecological analysis of camera trap data labelled by a machine learning model. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 1080–1092.
- Xiao WH (2014) Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) and Its Prey in Hunchun Nature Reserve, Jilin, China: Their Population Size, Distribution and Occupancy. PhD dissertation, Beijing Normal University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [肖文宏 (2014) 东北虎(*Panthera tigris altaica*)与猎物的种群分布、数量和占据研究. 博士学位论文, 北京师范大学, 北京.]
- Xiao WH, Feng LM, Mou P, Miquelle DG, Hebblewhite M, Goldberg J, Robinson H, Zhao XD, Zhou B, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating abundance and density of Amur tigers along the Sino-Russian border. *Integrative Zoology*, 11, 322–332.
- Xiao WH, Hebblewhite M, Robinson H, Feng LM, Zhou B, Mou P, Wang TM, Ge JP (2018) Relationships between humans and ungulate prey shape Amur tiger occurrence in a core protected area along the Sino-Russian border. *Ecology and Evolution*, 8, 11677–11693.
- Xiao WH, Hu L, Huang XQ, Xiao ZS (2019) Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 257–265. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 胡力, 黄小群, 肖治术 (2019) 基于标记-重捕模型开展野生动物红外相机种群监测的方法及案例. *生物多样性*, 27, 257–265.]
- Xiao ZS (2014) An introduction to wildlife camera trapping monitoring from Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio). *Biodiversity Science*, 22, 808–809. (in Chinese) [肖治术 (2014) 我国森林动态监测样地的野生动物红外相机监测. *生物多样性*, 22, 808–809.]
- Xiao ZS (2016) Wildlife resource inventory using camera-trapping in natural reserves in China. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 270–271. (in Chinese) [肖治术 (2016) 红外相机技术促进我国自然保护区野生动物资源编目调查. *兽类学报*, 36, 270–271.]
- Xiao ZS (2019) Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas. *Biodiversity Science*, 27, 235–236. (in Chinese) [肖治术 (2019) 红外相机技术在我国自然保护区野生动物清查与评估中的应用. *生物多样性*, 27, 235–236.]
- Xiao ZS (2021) Dual ecological functions of scatter-hoarding rodents: Pollinators and seed dispersers of *Mucuna sempervirens* (Fabaceae). *Integrative Zoology*, 17, 918–929.
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014a) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014a) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014b) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. *Biodiversity Science*, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014b) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. *生物多样性*, 22, 704–711.]
- Xiao ZS, Li XY, Xiang ZF, Li M, Jiang XL, Zhang LB (2017) Overview of the Mammal Diversity Observation Network of Sino BON. *Biodiversity Science*, 25, 237–245. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李学友, 向左甫, 李明, 蒋学龙, 张礼标 (2017) 中国兽类多样性监测网的建设规划与进展. *生物多样性*, 25, 237–245.]
- Xiao ZS, Shu ZF, Luo Z, Ma Y (2020) Keep the decision makers know fairly well. *Man and the Biosphere*, (4), 62–66. (in Chinese) [肖治术, 束祖飞, 罗泽, 马勇 (2020) 让决策层心中有“数”. *人与生物圈*, (4), 62–66.]
- Xiao ZS, Wang XZ, Li XH (2014c) An introduction to CameraData: An online database of wildlife camera trap data. *Biodiversity Science*, 22, 712–716. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王学志, 李欣海 (2014c) 野生动物多样性监测图像数据管理系统CameraData介绍. *生物多样性*, 22, 712–716.]
- Xue YD, Li J, Sagen GL, Zhang Y, Dai YC, Li DQ (2018) Activity patterns and resource partitioning: Seven species at watering sites in the Altun Mountains, China. *Journal of Arid Land*, 10, 959–967.
- Yan JY, Zhang Y, Cai ZY, Chen JR, Qin W, Zhang JJ, Lian XM, Zhang TZ (2019) Analysis on the human-wildlife conflict in the Sanjiangyuan Region. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 476–484. (in Chinese with English abstract) [闫京艳, 张毓, 蔡振媛, 陈家瑞, 覃雯, 张婧捷, 连新明, 张同作 (2019) 三江源区人兽冲突现状分析. *兽类学报*, 39, 476–484.]
- Yang CM, Zhang P, Wu YJ, Dai Q, Luo G, Zhou HM, Zhao D, Ran JH (2021) Livestock limits snow leopard's space use by suppressing its prey, blue sheep, at Gongga Mountain, China. *Global Ecology and Conservation*, 29, e01728.
- Yang HT, Xie B, Zhao GJ, Gong YN, Mou P, Ge JP, Feng LM (2021) Elusive cats in our backyards: Persistence of the North Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) in a human-dominated landscape in central China. *Integrative Zoology*, 16, 67–83.
- Yang QM, Xiao DQ, Cai JH (2021) Pig mounting behaviour recognition based on video spatial-temporal features.

- Biosystems Engineering, 206, 55–66.
- Yang XF, Yan C, Zhao QJ, Holyoak M, Fortuna MA, Bascompted J, Jansene PA, Zhang ZB (2018) Ecological succession drives the structural change of seed-rodent interaction networks in fragmented forests. *Forest Ecology and Management*, 419/420, 42–50.
- Yang ZC, Chen Y, Li JS, Wang LF, Piao Y, Song ZY, Shi K (2018) Individual identification and population size assessment for Asian elephant based on camera-trapping techniques. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 18–27. (in Chinese with English abstract) [杨子诚, 陈颖, 李俊松, 王利繁, 飘优, 宋志勇, 时坤 (2018) 基于红外相机技术对亚洲象个体识别和种群数量的评估. *兽类学报*, 38, 18–27.]
- Yu JP, Shen YY, Song XY, Chen XN, Li S, Shen XL (2019) Evaluating the effectiveness of functional zones for black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) protection in Qianjiangyuan National Park pilot site. *Biodiversity Science*, 27, 5–12. (in Chinese with English abstract) [余建平, 申云逸, 宋小友, 陈小南, 李晟, 申小莉 (2019) 钱江源国家公园体制试点区功能分区对黑鹿保护的有效性评估. *生物多样性*, 27, 5–12.]
- Zahoor B, Liu XH, Wu PF, Sun WL, Jia XD, Lv ZX, Zhao XY, He XB, He BS, Cai Q (2021) Activity pattern study of Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Qinling Mountains, China, by using infrared camera traps. *Environmental Science and Pollution Research*, 28, 25179–25186.
- Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M (2011) Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334, 1398–1401.
- Zhang HF, Che LF, Feng T, Zhu Y, Cai Q, Su LN, Hu H, Liu Y, Wu XM (2016) Design and monitoring of highway wildlife passage in Qinling forest region. *Highway*, 61, 200–204. (in Chinese with English abstract) [张洪峰, 车利锋, 封托, 朱云, 蔡琼, 苏丽娜, 胡罕, 刘艳, 吴晓民 (2016) 秦岭林区公路野生动物通道设计与监测. *公路*, 61, 200–204.]
- Zhang JD, Hull V, Ouyang ZY, Li RG, Connor T, Yang HB, Zhang ZJ, Silet B, Zhang HM, Liu JG (2017) Divergent responses of sympatric species to livestock encroachment at fine spatiotemporal scales. *Biological Conservation*, 209, 119–129.
- Zhang JJ, Jiao HF, Ji CP, Xiao ZS (2022) New record of *Mustela kathiah* in the Shanxi Province. *Chinese Journal of Wildlife*, 43, 231–233. (in Chinese) [张建军, 焦慧芳, 姬程鹏, 肖治术 (2022) 山西省的物种新纪录——黄腹鼬. *野生动物学报*, 43, 231–233.]
- Zhang L, Wang QY, Yang L, Li F, Chan BPL, Xiao ZS, Li S, Song DZ, Piao ZJ, Fan PF (2018) The neglected otters in China: Distribution change in the past 400 years and current conservation status. *Biological Conservation*, 228, 259–267.
- Zhang LY, Lian XM, Yang X (2020) Population density of snow leopards (*Panthera uncia*) in the Yage Valley Region of the Sanjiangyuan National Park: Conservation implications and future directions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 52, 541–550.
- Zhang Y, Cao QS, Rubenstein DI, Zang S, Songer M, Leimgruber P, Chu HJ, Cao J, Li K, Hu DF (2015) Water use patterns of sympatric Przewalski's horse and khulan: Interspecific comparison reveals niche differences. *PLoS ONE*, 10, e0132094.
- Zhang Y, Li YY, Wang MM, Liu J, Luo FQ, Lee YI (2021) Seed dispersal in *Neuwiedia singaporeana*: Novel evidence for avian endozoochory in the earliest diverging clade in Orchidaceae. *Botanical Studies*, 62, 3.
- Zhang YK, He XB, Liu XH, Songer M, Dang HS, Zhang QF (2021) Fine-scale activity patterns of large- and medium-sized mammals in a deciduous broadleaf forest in the Qinling Mountains, China. *Journal of Forestry Research*, 32, 2709–2717.
- Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zheng X, Owen MA, Nie Y, Hu Y, Swaisgood RR, Yan L, Wei F (2016) Individual identification of wild giant pandas from camera trap photos — A systematic and hierarchical approach. *Journal of Zoology*, 300, 247–256.
- Zhou WL, Yang SL, Li BW, Nie YG, Luo AN, Huang GP, Liu XF, Lai R, Wei FW (2020) Why wild giant pandas frequently roll in horse manure. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 32493–32498.
- Zhu C, Li WD, Gregory T, Wang DR, Ren P, Zeng D, Kang Y, Ding P, Si XF (2022) Arboreal camera trapping: A reliable tool to monitor plant-frugivore interactions in the trees on large scales. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8, 92–104.
- Zhu C, Li WD, Wang DR, Ding P, Si XF (2021) Plant-frugivore interactions revealed by arboreal camera trapping. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 149–151.
- Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook. *Biodiversity Science*, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状, 问题与前景. *生物多样性*, 25, 1114–1122.]
- Zou BY, Luo G, Zhu BW, Ran JH, Fang C (2021) The spatial distribution relationship between three pheasant species and mutual predator, the red fox (*Vulpes vulpes*), on the Western Sichuan Plateau. *Biodiversity Science*, 29, 918–926. (in Chinese with English abstract) [邹博研, 罗概, 朱博伟, 冉江洪, 房超 (2021) 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系研究. *生物多样性*, 29, 918–926.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)



•综述• 纪念30周年纪念专辑

中国生物多样性核心监测指标遥感产品体系构建与思考

任涓^{ID1,2}, 陶胜利^{ID2}, 胡天宇^{ID3,4}, 杨海涛^{ID1}, 关宏灿^{ID1,2}, 苏艳军^{ID3,4}, 程凯^{ID1,2}, 陈梦玺^{ID1}, 万华伟^{ID5}, 郭庆华^{ID1,2*}

1. 北京大学地球与空间科学学院遥感与地理信息研究所, 北京 100871; 2. 北京大学城市与环境学院生态研究中心, 北京 100871; 3. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 4. 中国科学院大学, 北京 100049; 5. 生态环境部卫星环境应用中心, 北京 100094

摘要: 生物多样性的稳定维持关乎人类生存发展与地球健康。生物多样性核心监测指标(Essential Biodiversity Variables, EBVs)旨在结合地面调查与遥感技术, 为大尺度、长时间序列的生物多样性监测提供新的解决方案。然而, 目前学界仍然缺乏一套国家尺度标准化EBVs遥感监测产品数据集, 以进行生物多样性评估。本研究旨在对中国生物多样性核心监测指标遥感产品进行体系构建与思考, 首先综述了目前EBVs的遥感研究概况, 并根据EBVs研究文献的数量进行调研分析; 同时, 本文在已有遥感生物多样性产品优先标准的基础上, 添加了“可重复性”的新标准, 并据此构建了中国EBVs遥感产品体系与监测数据集的指标清单, 最终对中国EBVs遥感研究存在的问题进行思考与讨论。本研究可为中国的生物多样性遥感监测提供科学依据, 有望为中国生物多样性政策的制定提供支撑。

关键词: 生物多样性核心监测指标(Essential Biodiversity Variables, EBVs); 遥感; 生物多样性; 物种种群; 物种性状; 群落组成; 生态系统功能; 生态系统结构

任涓, 陶胜利, 胡天宇, 杨海涛, 关宏灿, 苏艳军, 程凯, 陈梦玺, 万华伟, 郭庆华 (2022) 中国生物多样性核心监测指标遥感产品体系构建与思考. 生物多样性, 30, 22530. doi: 10.17520/biods.2022530.

Ren Y, Tao SL, Hu TY, Yang HT, Guan HC, Su YJ, Cheng K, Chen MX, Wan HW, Guo QH (2022) The outlook and system construction for monitoring Essential Biodiversity Variables based on remote sensing: The case of China. Biodiversity Science, 30, 22530. doi: 10.17520/biods.2022530.

The outlook and system construction for monitoring Essential Biodiversity Variables based on remote sensing: The case of China

Yu Ren^{ID1,2}, Shengli Tao^{ID2}, Tianyu Hu^{ID3,4}, Haitao Yang^{ID1}, Hongcan Guan^{ID1,2}, Yanjun Su^{ID3,4}, Kai Cheng^{ID1,2}, Mengxi Chen^{ID1}, Huawei Wan^{ID5}, Qinghua Guo^{ID1,2*}

1 Institute of Remote Sensing and Geographic Information System, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871

2 Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871

3 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

5 Satellite Environmental Application Center of Ministry of Ecology and Environment, Beijing 100094

ABSTRACT

Background: Maintaining biodiversity is crucial to human beings. In recent years, the concept of Essential Biodiversity Variables (EBVs) has provided new insights into large-scale and long-time biodiversity monitoring. Looking at EBVs from a national monitoring perspective, some EBVs are anticipated to correspond with remote sensing-derived variables since remote sensing is the potential methodology able to offer globally qualified data with a high spatial and temporal resolution. However, the academic community still lacks consensual remote sensing variables that can correspond with

收稿日期: 2022-09-15; 接受日期: 2022-11-07

基金项目: 国家自然科学基金(31971575)、中国科学院战略性科技先导专项(A类)(XDA19050401)和国家重点研发计划(2021YFB3901102)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: guo.qinghua@pku.edu.cn

EBVs solidly.

Aims: This study aims to (1) review the current researches of remote sensing on EBVs; (2) propose a new criterion called “repeatability” on the basis of the current four remote sensing biodiversity product prioritization criteria; (3) construct a list of remote sensing products for EBVs in China based on these criteria.

Problems & Prospects: First of all, there is a lack of systematic research on EBVs in China. Second, the potential of domestic satellites is not exploited enough. Third, some EBVs remote sensing products are not yet “repeatable”. In the future, there is a need to promote cooperation among scientists in the fields of ecology, remote sensing, and aerospace to further promote scientific research on the combination of EBVs and remote sensing.

Key words: Essential Biodiversity Variables (EBVs); remote sensing; biodiversity; species populations; species traits; community composition; ecosystem functioning; ecosystem structure

近年来, 人类活动与气候变化的加剧使得全球范围内的生物多样性面临前所未有的威胁(Díaz et al, 2006; Barnosky et al, 2011; Dirzo et al, 2014)。鉴于此, 全球已有196个缔约方签署了联合国《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD), 以阻止生物多样性的进一步丧失(Hoban et al, 2020)。快速、准确地评估生物多样性是支撑生物多样性保护工作的必要前提。为此, 地球观测组织生物多样性观测网络(The Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network, GEO BON)提出了一套评估生物多样性的核心监测指标(Essential Biodiversity Variables, EBVs), 旨在建立全球统一、协调且有效的生物多样性监测标准。

传统的生物多样性监测主要以实地调查为主, 存在调查范围有限、耗时耗力等缺点。遥感技术可对地球系统进行大范围、长时间序列的观测, 为EBVs指标的生物多样性监测提供了可靠的数据来源。近年来, 随着遥感传感器类型的不断丰富和性能不断提升, 海量可共享的卫星遥感数据得以积累; 通过遥感技术实现EBVs观测数据的获取, 在生物多样性监测研究中得到了越来越多的关注。

我国是生物多样性最为丰富的国家之一, 保护生物多样性已被纳入国家发展战略。然而, 广阔的地域以及复杂的地理空间格局为实现全国范围的生物多样性调查带来了极大的挑战。利用遥感技术进行EBVs的有效观测为上述难题提供了一种具有潜力的解决方案。采用遥感手段在整个中国范围内对生物多样性的核心监测指标进行连续监测, 能够在一定程度上填补生物多样性地面监测的时空覆盖数据空白。加强中国EBVs领域的研究, 尤其是促进EBVs指标与遥感技术研究的结合, 对于中国融入到全球生物多样性保护和评估体系将起到重要

的推动作用。目前国内相关研究主要集中在单一EBVs指标的观测上(例如: 生态系统功能中的初级生产力), 如何采用遥感技术进行更全面、更完善的EBVs监测, 仍有待深入研究。基于此, 本文系统地阐述了遥感技术在各个EBVs类别监测中的应用, 对目前遥感生物多样性产品的优先排序标准进行了更新, 构建了中国EBVs遥感监测产品体系, 并探讨了中国EBVs遥感监测中的不足与发展潜力, 为促进中国EBVs研究的进一步发展提供一定的参考支持。

1 生物多样性核心监测指标(EBVs)简介

生物多样性核心监测指标被定义为一套用于捕捉生物多样性变化的最核心的测量指标集。EBVs是进行研究、报告、管理生物多样性变化的重要测量手段, 是全球生物多样性信息基础建设的关键组成部分。它与其他环境变化监测计划相互补充, 共同构成全球监测计划的基础。EBVs指标分别从分子水平、物种水平、群落水平到生态系统水平对生物多样性进行描绘, 细分为20个子类, 可归纳为6个大类, 分别为遗传组成、物种种群、物种性状、群落组成、生态系统功能与生态系统结构(<https://geobon.org/ebvs/what-are-ebvs/>)。这些EBVs指标为评估国家和国际政策目标提供了基础, 包括联合国《生物多样性公约》制定的20项“爱知目标”(Aichi Biodiversity Targets)以及联合国2030年可持续发展议程确定的17项“可持续发展目标”(the United Nations Sustainable Development Goals, SDGs)。EBVs可以为SDGs的目标2、13、14、15提供监测数据与评判基础。相比于SDGs, EBVs针对“爱知目标”可以提供更为全面且广泛的监测数据(图1)。

2 EBVs遥感研究概况

EBVs的6大类别从不同尺度对生物多样性进行描绘, 由于它们的观测尺度、观测对象有所不同, 因此不同类别的EBVs在最佳的遥感观测方式上存在差异。由于遗传组成无法通过遥感进行直接监测, 因此本章只总结当前遥感在“物种种群”“物种性状”“群落组成”“生态系统功能”和“生态系统结构”5个类别的研究情况。

2.1 物种种群

物种种群(species populations)的动态即物种地理分布和时空丰度的变化, 代表了生物多样性及其变化的最基本的方面之一。物种种群EBVs可分为2个子类, 分别为物种分布和物种丰度。物种分布与丰度的变化是生态系统功能与服务变化的关键驱动因素。物种分布、物种丰度以及它们的空间聚集或物种属性的组合, 共同代表了物种种群EBVs类别(Jetz et al, 2019)。

传统的物种种群调查数据存在时空覆盖不连

续等问题(Proença et al, 2017)。因此, 在没有长时间尺度和大范围生物多样性监测计划的情况下, 基于遥感的物种分布/丰度模型(species distribution models/species abundance models, SDMs/SAMs)可以提供一种替代性的、在较大时空尺度上的物种分布与丰度估算。卫星遥感平台能够获取全球覆盖范围、具有高重访周期的中高分辨率数据, 如MODIS、Landsat、Sentinel、GF等系列卫星数据。这些数据可以提供气候、地形等环境信息, 作为SDMs/SAMs的输入。与此同时, 遥感数据获取的生态系统功能属性能够较为灵敏地反映生态系统对环境变化的响应, 同样可以作为模型的预测因子, 它们提供了与碳(如植被绿色度)、水循环(如蒸散发)、能量平衡(如地表温度和反照率)有关的生态系统过程和功能的信息(Arenas-Castro et al, 2019)。将生态系统功能属性纳入SDMs/SAMs可以提高预测能力和可转移性。遥感数据的物种分布/丰度模型为入侵物种、珍稀物种的分布与丰度以及生物多样性研究提供了更为准确的参考。

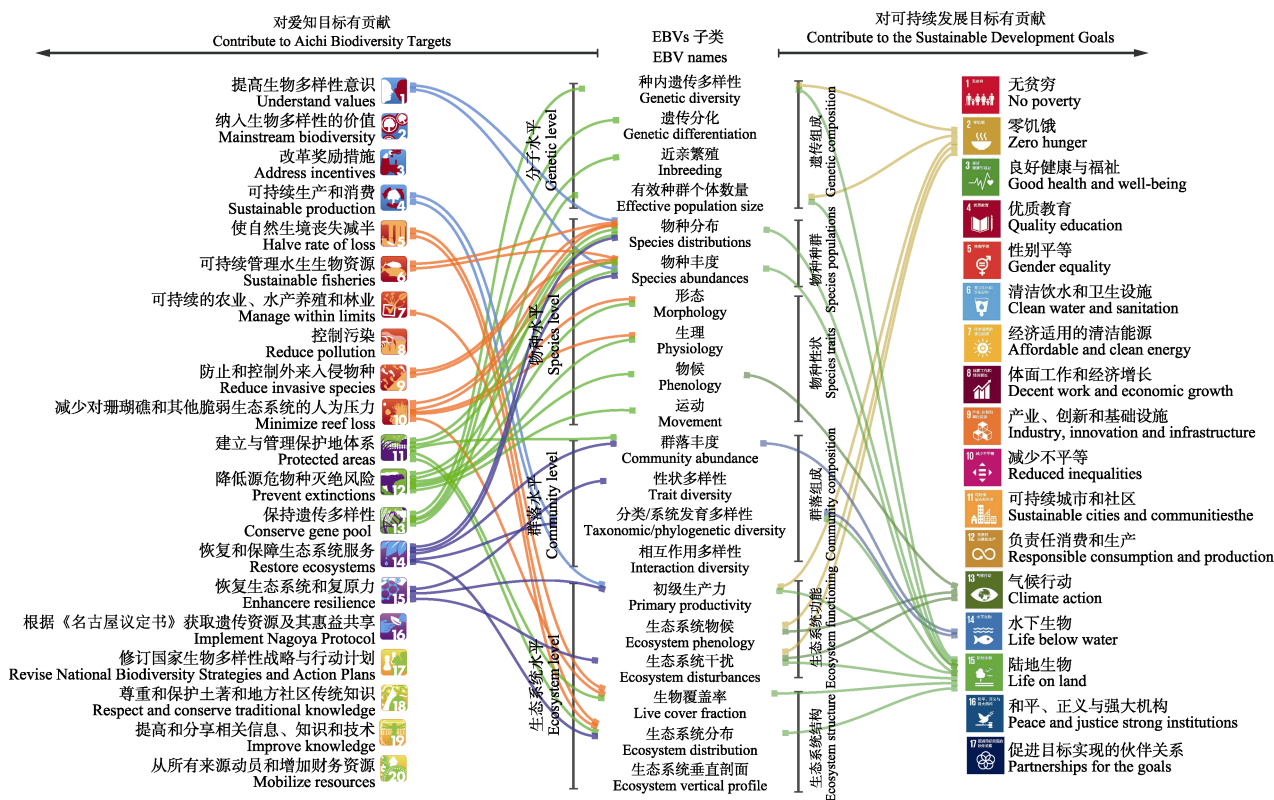


图1 EBVs子类与《生物多样性公约》爱知目标及可持续发展目标的关系

Fig. 1 The relationship of Essential Biodiversity Variables (EBVs) names to Aichi Biodiversity Targets and the United Nations Sustainable Development Goals (SDGs)

2.2 物种性状

物种性状(species traits)被定义为一个物种所有生物的特征,如重量、高度等。目前,物种性状EBVs被分为4个子类,分别是形态、生理、物候、运动。在物种性状的遥感监测中,可能会出现与群落组成、生态系统结构和功能EBVs子类的遥感研究相混淆的情况。因此,首先要界定物种性状的监测对象——只有对生物个体或由同种生物组成的种群的性状监测可以视为物种性状的监测,而包含多物种的性状监测则属于群落组成、生态系统结构和功能EBVs子类的研究范围。

在物种性状的遥感监测中,搭载不同传感器的近地面遥感平台可以获取较高的空间分辨率,成为“物种性状”测量中最常用的观测平台。激光雷达(Light Detection and Ranging, LiDAR)可以快速、准确地获取地物的三维点云数据,因此可以获取多种表征物种形态性状的参数(郭庆华等, 2014)。以树木为例,可以获取个体到种群的树高、冠幅、胸径、材积、枝干形状等形态学信息(Dalla Corte et al, 2020; Slavík et al, 2020; Liu et al, 2021; Pinton et al, 2021; Xu et al, 2021)。高光谱传感器具有十分丰富的光谱信息,其纳米级光谱分辨率为物种的叶绿素含量、叶面积指数、元素含量等生理生化性状的精确探测提供了可能(Ye et al, 2018; Jiao et al, 2021; Zhang JJ et al, 2021)。近地面遥感平台(无人机、高塔等)搭载物候相机,构建物候观测网络,能够探测到植物物候更加精细的变化,可以达到每日或每半日的时间分辨率(Hufkens et al, 2012; Zhao et al, 2012; Hmimina et al, 2013; Nasahara & Nagai, 2015; Liu Y et al, 2017)。无人机、飞艇等平台搭载高分辨率影像与视频传感器,能够对陆地大型动物迁徙模式进行调查(Su et al, 2018);也能够对浅海中海洋动物的捕食行为(Butcher et al, 2021)以及运动模式(Ruiz-García et al, 2020)进行监测。

机载平台搭载激光雷达与成像光谱仪,能够对区域尺度的物种形态与生理性状进行相对精细的监测。针对全球尺度的“物种性状”监测,目前Worldview、GF等系列卫星具有较高的空间分辨率,然而想要在全球尺度上进行丰富的物种性状监测,仍然需要提出新的星载成像光谱仪与LiDAR发射计划来弥补这一需求与技术之间的差距(Skidmore

et al, 2021)。

2.3 群落组成

群落组成(community composition)主要描述的是定义空间区域内(例如网格单元或生态系统类型的整个范围)生态系统的生物组成多样性,包括4个子类,分别为群落多度、分类/系统发育多样性、性状多样性以及相互作用多样性。

光谱变异假说(spectral variation hypothesis, SVH)为“群落组成”的遥感研究提供了理论支撑。SVH是将光谱异质性或变异性(遥感信号的空间变异性)与环境异质性联系起来,作为物种多样性的一种预测指标(Wang & Gamon, 2019)。Asner和Martin (2016)提出了光谱组学,将植物冠层性状和分类/系统发育与其光谱学特征联系起来,为群落组成的遥感研究提供了理论基础。

机载平台搭载成像光谱仪是“群落组成”研究中应用广泛的一种观测方式(Féret & Asner, 2014; Gholizadeh et al, 2018),主要以冠幅较大的森林作为研究对象,可对群落多度、分类/系统发育多样性、性状多样性3个“群落组成”的EBVs子类进行研究。激光雷达提供的三维点云信息能够精细地定位群落的个体信息,因此有众多研究同时结合高光谱与激光雷达,能够获取更为准确的群落组成结果(Hakkenberg et al, 2018; Zhao et al, 2018)。虽然目前已有部分研究通过机载平台进行了草地群落组成的量化(Gholizadeh et al, 2018; Rossi et al, 2022),但草地植物个体规模小,物种混杂程度高,机载平台并不是最佳的草地群落组成观测平台。而无人机由于其平台飞行高度较低,能够提供更高空间分辨率的观测数据,因此被越来越多地应用到草地群落组成的研究中(Conti et al, 2021; Zhao et al, 2021)。

结合卫星遥感数据与SVH能够估算大尺度的群落多度以及 α 、 β 多样性等指标(Rocchini et al, 2016; Madonsela et al, 2017; Rocchini et al, 2021; Sun et al, 2021),然而由于大部分卫星遥感数据的光谱分辨率有限,因此在精度上存在一定的局限性。与此同时,众多研究利用卫星遥感获取生境因子以及生态系统功能属性,并与实地测量的植被、哺乳动物、鸟类等物种多样性数据进行建模,从而推测整个研究区域内的物种多样性与分布格局。针对植被性状多样性的研究中,越来越多的学者探讨了卫星遥感

在功能多样性研究上的可行性(Jetz et al, 2016; Rocchini et al, 2018; Rossi et al, 2020; Frye et al, 2021)。目前已有Sentinel系列、GF系列、GEDI等卫星均可用于植被性状多样性的研究,随着地球观测的不断发展,植被性状多样性的研究将不断完善。

群落的种间相互关系包括竞争、捕食、互利共生等,是构成生物群落的基础(牛翠娟等, 2007)。虽然群落中物种之间的相互作用多样性通过遥感观测存在一定的难度,但仍有少量文献对该领域进行了研究。遥感与GPS结合能够对捕食者-食草动物-植物之间的相互作用进行探究(Burkepile & Parker, 2017)。激光雷达能够记录高点位密度、高精度的森林冠层数据,通过探测树冠尺寸和结构,能够判断树木个体拦截光线和遮蔽邻近树木的能力,并探测竞争导致的树冠形态的变化(Brisson, 2001; Grams & Andersen, 2007; Li et al, 2014)。

2.4 生态系统功能

生态系统功能(ecosystem functioning)指生态系统所体现的各种功效或作用,主要表现在物质生产、能量流动、物质循环和信息传递等方面(方精云和刘玲莉, 2021)。在GEOBON对该类别的描述中分为初级生产力、生态系统物候、生态系统干扰3个子类。

在2.2节“物种性状”提到的物候与初级生产力等相关性状的监测中,主要观测对象为个体和种群。而本节主要关注生态系统水平的监测,因此相较于近地面与机载平台,卫星遥感具有更大的观测范围,能够对生态系统进行宏观且全面的监测,其中星载多光谱遥感数据是生态系统功能研究中最常用的数据来源。

目前,针对初级生产力的EBVs遥感研究中,总/净初级生产力(gross/net primary production, GPP/NPP)是反映初级生产力的直接指标,而叶面积指数、叶绿素含量、光合有效辐射分量(fraction of absorbed photosynthetically active radiation, FAPAR)、叶片营养指标(如氮磷钾含量、比叶面积)等一系列间接指标也能够一定程度上反映初级生产力。根据上述指标,结合卫星多光谱遥感数据与站点通量数据,采用经验模型、物理模型、机器学习模型等,现有研究已生产了一系列的全球尺度的遥感产品(Yu et al, 2018; Fang et al, 2019)。

生态系统物候是判断生态系统应对气候变化的有力指标。在过去几十年中,通过卫星采集的遥感数据,已开发了众多的地表物候产品,目前这些地表物候产品的数据源包含AVHRR、MODIS、Sentinel-2、VIIRS等卫星数据。MODIS具有较高的时间分辨率(每日),因此以MODIS为数据源的物候产品类型较多,如MODIS全球物候产品(MCD12Q2)等; AVHRR (1981年开始)与MODIS (2001年开始)相比具有更长期、多年代的数据,结合AVHRR与MODIS能够获取更长时间序列的物候产品(Reed et al, 1994; Ganguly et al, 2010)。由于Sentinel-2与VIIRS具有较高的分辨率,因此它们在生态系统物候监测中具有很大的潜力(Liu LL et al, 2017; Vrieling et al, 2018)。

生态系统干扰通常会导致生态系统的功能突然偏离其正常动态,其类型包括水、火、雪、病虫害等造成的自然灾害,也包括砍伐、放牧、土地利用结构改变等人为干扰(陈利顶和傅伯杰, 2004)。目前公开的星载遥感数据(Sentinel-1/2、Landsat TM/ETM+/OLI、AVHRR和MODIS)能够在区域和全球尺度绘制大规模林分范围和位置,并通过探测植被绿度、叶面积以及水分的变化,从而反映如火灾、土地利用变化、砍伐等干扰的强度与范围;且自上世纪70年代起就可获取Landsat数据,可以进行长时间序列的干扰以及生态系统恢复的研究(Frolking et al, 2009; Xiao et al, 2019)。激光雷达、合成孔径雷达(Synthetic Aperture Radar, SAR)等遥感数据可以对上述可见近红外数据进行补充,它们能够对生态系统扰动造成的生物量和冠层结构的变化进行更准确的评估(Frolking et al, 2009)。目前公开的生态系统干扰的数据产品有火灾(Justice et al, 2002; Hargrove et al, 2009; Jolly et al, 2015)、洪水(Tellman et al, 2021)、病虫害(Meddens & Hicke, 2014)、土地利用变化(Liu et al, 2020)等。

2.5 生态系统结构

生态系统结构(ecosystem structure)包含了形成并维持生物多样性的生态系统结构的各类参数。在GEOBON对生态系统结构EBVs类别的描述中,分为3个有代表性的子类:生物覆盖度、生态系统分布和生态系统垂直剖面。

与生态系统功能的遥感观测类似,在生态系统

结构的观测中, 卫星仍然是主要的监测平台。植被为众多生物提供栖身之处, 因此对于生物覆盖度来说, 植被覆盖度是陆地生态系统中最受关注的指标。在植被覆盖度研究中, 多光谱卫星为主要的获取来源, 基于经验方法、光谱混合分析方法以及物理方法这3种主流的大尺度植被覆盖度估算方法, 已有研究生产了多种植被覆盖度全球产品, 如GEOV1、CYCV31等(Camacho et al, 2013; Filipponi et al, 2018)。

生态系统分布主要描述生态单元的水平分布, 表述生态系统分布特征的EBVs遥感产品有土地覆盖类型分布、植被类型分布与栖息地异质性等, 能够从不同方面对生态系统的水平分布进行描绘。以多光谱为代表的被动光学卫星遥感是目前土地覆盖类型与植被类型调查的主要数据源。其他类型的遥感数据(如SAR、高光谱、LiDAR)作为辅助数据, 现有研究方法多采用机器学习算法(Su et al, 2020; Zhang X et al, 2021)。而在栖息地异质性的研究中, 主要通过遥感数据计算纹理或者空间变异信息, 从而获取全球的栖息地异质性遥感数据产品(Tuanmu & Jetz, 2015)。

生物覆盖度子类与生态系统分布子类描述的是生态系统在水平方向的特征, 而生态系统垂直剖面描述的是生态系统在垂直方向的特征。对植被面积指数(Plant Area Index Profile, PAI)剖面的研究, 已经超出了传统光学传感器的能力, LiDAR作为绝佳的数据获取手段能够计算获取植被面积指数的垂直分布(Liu J et al, 2017)。由于星载激光雷达数据的足迹覆盖有限, 不易获取生态系统的剖面信息, 因此植被高度作为重要的垂直信息备受关注。众多学者采用卫星光学影像(MODIS、Sentinel-2等)、雷达影像(PALSAR、Sentinel-1等)或二者的结合, 以星载激光雷达足迹作为输入数据, 通过参数回归或机器学习模型进行大范围的冠层高度数据产品的获取(Potapov et al, 2021); 也有研究开发新的基于神经网络的插值方法, 采用ICESat-2与GEDI激光雷达数据结合海量地面与无人机激光雷达数据, 得到了国家尺度的高精度森林冠层高度产品(Liu et al, 2022)。

3 EBVs文献数量调研分析

以“Essential Biodiversity Variables”为关键词在

Web of Science上对研究年份进行统计, 可以看出自2013年EBVs概念提出以来, 研究热度不断上升; 鉴于遥感技术是大尺度EBVs研究的有效手段, 以“remote sensing” + “Essential Biodiversity Variables”为主题词进行搜索统计, 发现相关研究数量逐年攀升, 但整体数量仍然较小, 如图2所示。

将“Essential Biodiversity Variables”作为主题词, 以国家为单位进行论文数量统计, 中国的论文数量位列世界第五, 在国际上处于较为领先的水平。然而相对于其他国家来说, 采用遥感手段进行EBVs的研究并未得到我国学者足够的重视(图2)。在中国, “remote sensing” + “Essential Biodiversity Variables”的研究文章数量, 仅占该领域研究数量的5%。

与此同时, 本文通过结合EBVs子类名称与“remote sensing”作为关键词进行文献搜索(如“species distributions” + “remote sensing” “primary product” + “remote sensing”), 并按照EBVs大类进行统计, 如图3所示。在文献检索过程中, 其中由于物种性状的子类可能与生态系统功能的子类存在一定的混淆, 因此在物种性状子类的文献调研中, 增加“species”作为关键词(例如在“morphology EBVs”子类的文献调研中, 检索关键词为“morphology” + “remote sensing” + “species”)。与物种以及群落层面的遥感研究相比, 我国在生态系统层面的遥感研究较为深入。我国针对EBVs子类的遥感研究数量占全球EBVs子类的遥感文章总数的32%。可以看出, 我国对于EBVs子类的遥感研究相对较为深入。

然而, 相较于EBVs子类与遥感相结合的研究, 以“Essential Biodiversity Variables” + “remote sensing”为主题词, 我国的研究仅占全球研究数量的5%, 可以推断目前这些研究彼此相对割裂, 并未从EBVs指标角度进行系统的考虑。

4 构建中国EBVs遥感监测产品体系

4.1 遥感生物多样性产品的优先排序标准更新

随着人类活动与气候变化的加剧, 生物多样性正经历着前所未有的快速变化, 因此实现宏观、周期性调查与观测对于了解中国生物多样性现状以及变化具有十分重要的意义。然而目前我国十分缺乏系统性的EBVs遥感研究, 尤其缺乏一套能够覆盖全国的EBVs遥感监测数据集指标。

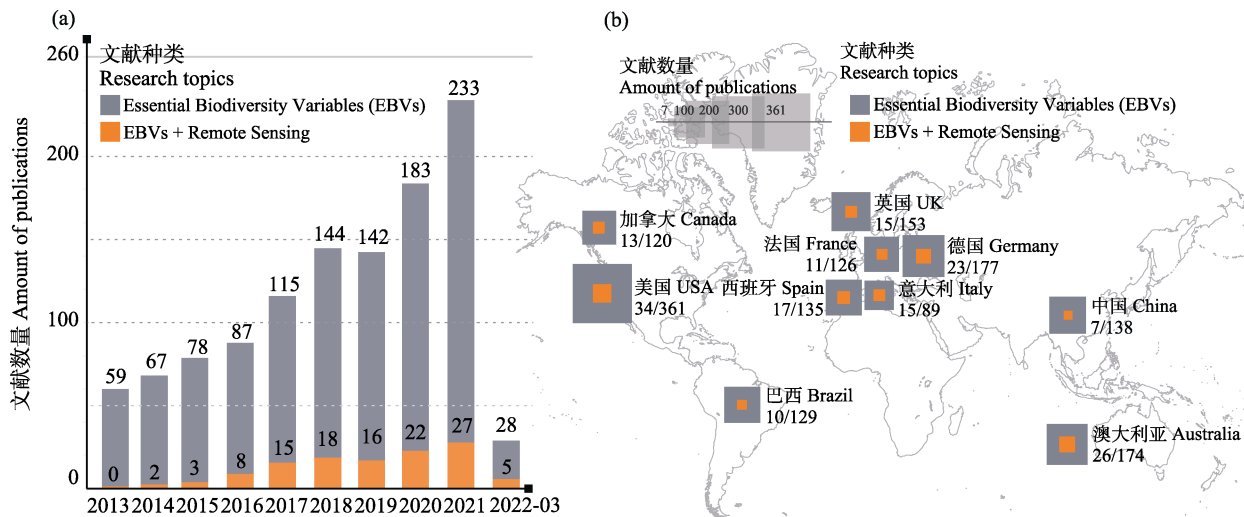


图2 基于文献汇总的生物多样性核心监测指标(EBVs)遥感研究发展情况
Fig. 2 The overview of the publications on Essential Biodiversity Variables (EBVs) field and remote sensing research within EBVs

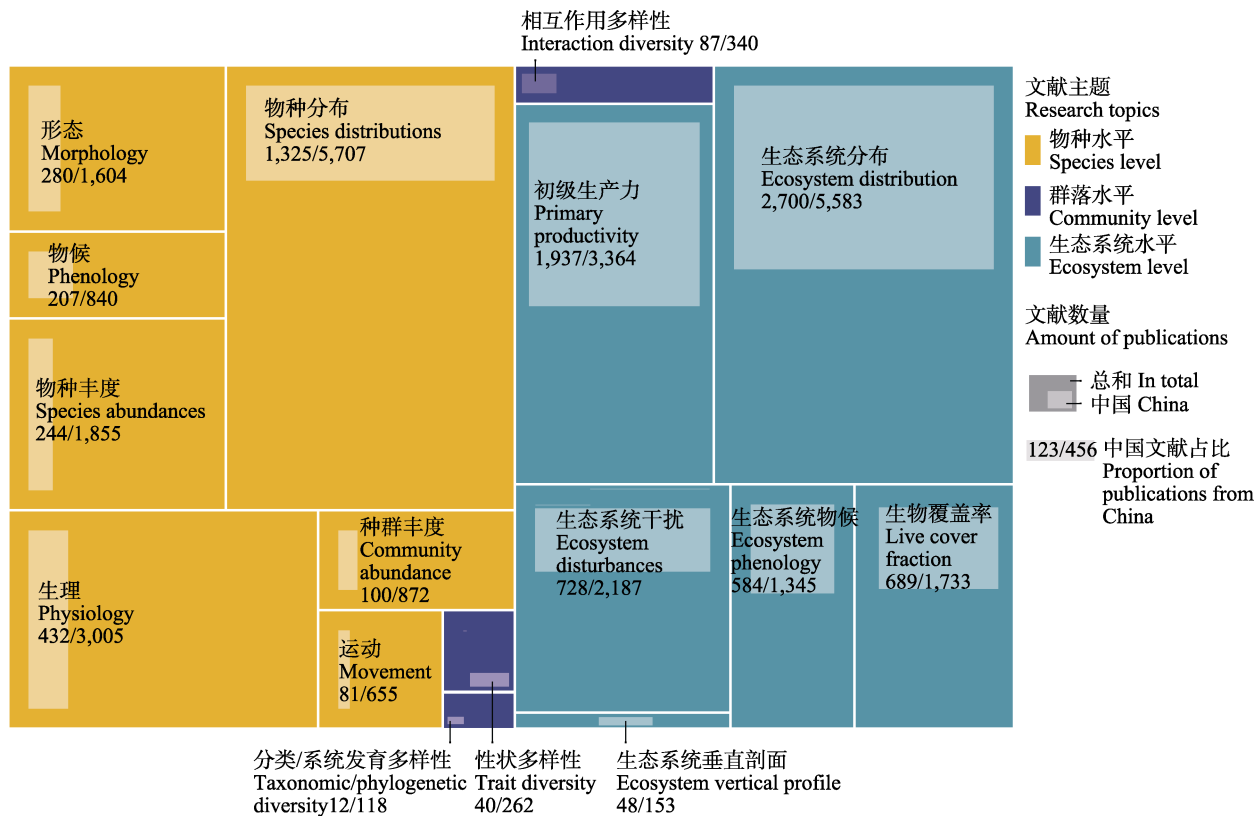


图3 中国生物多样性核心监测指标(EBVs)子类遥感研究文章数量占比情况
Fig. 3 The proportion of the publications from China in the field of Essential Biodiversity Variables (EBVs) names

Skidmore 等(2021)提出了四项原则(表1原则1-4),帮助对EBVs遥感产品进行选择,但这四项原则多聚焦于遥感数据在生物多样性监测中的有效性,未直接考虑可重复性这一指标。对生物多样性

的监测而言,单一时期的本底调查固然重要,但是周期性的生物多样性监测对生物多样性变化探测及保护具有非常重要的意义。遥感产品可按照预期进行规律性的获取也是EBVs遥感监测数据集的重

要筛选原则,因此本文将数据的“可重复性”放到与上述四项原则并列的位置(表1原则5)。“可重复性”主要描述的是遥感生物多样性产品在未来预期能够按照一定时间分辨率获取的能力。本文根据Skidmore等(2021)所提出的四项原则对目前覆盖中国的EBVs遥感产品进行了筛选,并对它们的“可重复性”进行打分(表2)。“可重复性”的评分范围在1-3分。1分表示“可重复性”好,该项遥感生物多样性产品具有成熟的遥感卫星基础,完善的数据处理能力,目前已存在权威机构采用统一的标准并以一定的时间间隔进行较高质量的生产,且在未来数年内能够保持该频率进行生物多样性遥感产品的生产。3分表示“可重复性”较差,目前完全缺乏相关的遥感卫星基础设施,尚不具备该数据产品的生产能力,还需要大量的研究和开发工作。

4.2 中国生物多样性核心遥感监测产品指标集

本文提出一套可参考的中国生物多样性核心监测遥感产品指标集(表2)。该指标集能够从多个方面进行生物多样性要素状态和趋势的监测。经过Skidmore等(2021)提出的四项优先原则的筛选,大

多数生物多样性遥感产品的“可重复性”评分较高,然而也存在一些“可重复性”较低的产品,如森林冠层高度、植被类型、叶片性状仅获得了2.5分的评分。

相对于其他EBVs遥感产品,获取可重复的国家尺度森林冠层高度与植被类型产品对于生物多样性的动态描述具有重要作用,然而难度较大。森林冠层高度是了解森林生物多样性的起源和维持机制的重要遥感产品,然而在目前的森林冠层高度生产中存在遥感产品的饱和问题以及星载激光雷达脚点数据的离散分布问题,Liu等(2022)提出了一种深度学习指导的空间内插(Neural Network Guided Interpolation) NNGI模型,借助140 km²无人激光雷达数据进行NNGI的训练,最终绘制了中国30 m分辨率的森林冠层高度产品。

传统的植被图绘制依赖大量的植被实地调查数据,通过专家经验,结合文献史料记载与地形图,最终综合地图制图学与生态学知识实现植被图的绘制。我国第一代1:100万植被图从20世纪80年代启动,通过三代人200多位研究人员的努力,耗

表1 遥感生物多样性产品的优先排序标准更新(修改自Skidmore等(2021))

Table 1 Updated remote sensing biodiversity product prioritization criteria (revised from Skidmore et al (2021))

序号 Number	优先原则 Prioritization criteria	描述 Description
1	关联性 Relevance	遥感生物多样性产品的使用目的与方法决定了关联性的强弱。主要关注以下方面与遥感生物多样性产品的相关性: (1)管理问题; (2)为CBD目标提供信息; (3)为SDGs提供信息; (4)为生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(IPBES)的风险评估过程提供数据。It is known who wants the remote sensing biodiversity product, what they will do with it and how it will be used. The remote sensing biodiversity product is relevant: (1) for management questions; (2) to inform the CBD targets; (3) to inform the SDGs; and (4) to provide data for the IPBES risk assessment processes.
2	可行性 Feasibility	可行性这一标准考虑了遥感数据的可用性、获取数据的便利性、遥感在时空尺度的完整性以及数据整合与分析的便利性和经济性。This criterion considers the availability of remote sensing data, the ease of access to such data, the completeness of remote sensing in space and time and the ease and affordability of data integration and analysis.
3	准确性(遥感状态) Accuracy (remote sensing status)	准确性是指衡量某一遥感生物多样性产品观测准确性的标准,该标准考虑了遥感数据以及获取精准遥感生物多样性产品技术的有效性。A measure of the current activity for the accurate observation of a given remote sensing biodiversity product. This criterion considers the effectiveness of remote sensing data and techniques to achieve an accurate and precise value of the remote sensing-enabled biodiversity product.
4	成熟度(遥感状态) Maturity (remote sensing status)	成熟度这项标准指的是目前遥感生物多样性产品是否成熟且其程度如何,即有能力生产遥感生物多样性产品的组织/机构是否可以向资助机构提出产品生产建议,以及该项任务完成的难度如何。Maturity refers to the maturity and status of the current remote sensing biodiversity products. Institutions/organizations with hopes to generate remote sensing biodiversity products can be identified and/or proposed to a funding body.
5	可重复性(新添加) Repeatability (new addition)	可重复性主要描述某一遥感生物多样性产品在未来预期能够按照一定时间分辨率获取的能力,即评判能否按照预期规律性获取遥感生物多样性产品及该需求的难度。Repeatability mainly describes the ability of a certain remotely sensed biodiversity product to be expected to be accessible at a certain temporal resolution in the future, i.e., it judges whether the remotely sensed biodiversity product can be accessed with the expected regularity and the difficulty of that demand.

表2 能够免费获取的覆盖中国的生物多样性核心监测指标(EBVs)遥感产品指标集

Table 2 Open access remote sensing product indicators for Essential Biodiversity Variables (EBVs) monitoring in China

遥感产品 Remote sensing product	数据名称 Data name	卫星平台 Satellite platform	获取时间 Acquire time	时间分辨率 Time resolution	空间分辨率/ 比例尺 Spatial resolution /Scale	可重复性 Repeatability	下载链接 Download link
生态系统功能 Ecosystem functioning							
叶面积指数 LAI	MCD15A3H v006	MODIS	2000–present	4 d	500 m	1	https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd15a3hv006/
	CGLS-LAI300	Sentinel-3/ PROBA-V	2014–present	10 d	300 m		https://land.copernicus.eu/global/products/lai
	GLASS-LAI	AVHRR	1981–2018	8 d	0.05°	1	http://www.glass.umd.edu/
光合有效辐射分量 FAPAR	MCD15A3H v061	MODIS	2002–present	8 d	500 m		https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd15a2hv061/
	CGLS-FAPAR 300	Sentinel-3/ PROBA-V	2014–present	10 d	300 m		https://land.copernicus.eu/global/products/fapar
	GLASS-FAPAR R	AVHRR	1981–2018	8 d	0.05°		http://www.glass.umd.edu/
蒸散 ET	MOD16A2 v006	MODIS	2001–present	8 d	500 m	1	https://lpdaac.usgs.gov/products/mod16a2v006/
	GLASS-ET	MODIS	2000–2018	8 d	1 km, 0.05°	1	http://www.glass.umd.edu/Download.html
净初级生产力 NPP	MOD17A3Hv006	MODIS	2001–present	Yearly	500 m		https://lpdaac.usgs.gov/products/mod17a3hv006/
总初级生产力 GPP	MOD17A2HG F v061	MODIS	2000–present	8 d	1 km	1	https://lpdaac.usgs.gov/products/mod17a2hgfv061/
	NIRv-GPP	AVHRR	1982–2018	Monthly	0.05°		https://doi.org/10.12199/nescd.ecodb.2016YFA0600200.02.002
	GLASS-GPP	MODIS	2000–2020 2000–2020	8 d	500 m, 0.05°		http://www.glass.umd.edu/
叶绿素荧光 SIF	OCO2_L2_Lite_SIF 10r	OCO-2	2014–2022	16 d	2.25 km	1	https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets?keywords=OCO2%20SIF&page=1
	OCO2_L2_Lite_SIF 11r	OCO-2	2019–2022	16 d	2.25 km		https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets?keywords=OCO2%20SIF&page=1
	OCO3_L2_Lite_SIF 10r	ISS OCO-3	2019–2022	16 d	2.25 km		https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets?keywords=OCO2%20SIF&page=1
	Tansat-SIF	TanSat	2017–2019	Daily	2 km		http://www.geodata.cn/data/datadetails.html?dataguid=3695497&docId=10126
叶绿素含量 Chlorophyll content	Chl _{leaf}	ENVISAT-MERIS	2011	7 d	300 m	2	https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111479
物候 Phenology	MCD12Q2 v006	MODIS	2001–2019	Yearly	500 m	1.5	https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd12q2v006/
叶片性状 Leaf traits	叶片磷含量 LPC 比叶面积 LA 叶片干物质含量 LDMC	Global maps	trait2015	–	–	2.5	https://www.try-db.org/TryWeb/Data.php#59
生物量 Biomass	China forest Aboveground Biomass (AGB) map	ICESat/ GLAS, MODIS	2004	–	1 km	2	http://www.3decolegy.org/dataset-software/
	Global Aboveground Biomass (AGB) Map (version: V02)	MODIS/ GLAS	2005	–	1 km		http://www.glass.umd.edu/

表2 (续) Table 2 (continued)

遥感产品 Remote sensing product	数据名称 Data name	卫星平台 Satellite platform	获取时间 Acquire time	时间分辨率 Time resolution	空间分辨率/ 比例尺 Spatial resolution /Scale	可重复性 Repeatability	下载链接 Download link
生态系统结构 Ecosystem structure							
植被连续覆盖/全球森林覆盖变化 VCF/GFCC	Global 2010 Tree Cover (30 m)	Landsat	2010	—	30 m	2	https://glad.umd.edu/dataset/global-2010-tree-cover-30-m
土地覆盖 LC	MCD12Q1 v006	MODIS	2001–2020	Yearly	500 m	1.5	https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd12q1v006/
	GlobeLand30	Landsat	2000, 2010, 2020	—	30 m		http://www.globallandcover.com/
	FROM_GLC30	Landsat	2010, 2015, 2017	—	30 m		http://data.ess.tsinghua.edu.cn/
	GLC_FCS30	Landsat	1985–2020	Every 5 years	30 m		https://data.casearth.cn/thematic/glc_fcs30?lang=zh_CN
火烧迹地 BA	MCD64A1 v006	MODIS	2000–present	Monthly	500 m	1.5	https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd64a1v006/
	Burnt Area 300m	Sentinel-3/OLCI, SLSTR, PROBA-V	2014–2020	10 d/monthly	300 m		https://land.copernicus.eu/global/products/ba
植被覆盖度 FCover	FCover	Sentinel-3/OLCI, PROBA-V	2014–present	10 d	300m	1.5	https://land.copernicus.eu/global/products/fcover
	Fractional Vegetation Coverage (FCover) (version: V40)	MODIS	2000–2018	8 d	500 m		http://www.glass.umd.edu/
冰面范围 IE	MODIS/Terra Sea Ice Extent 5-Min L2 Swath 1km, Version 6	MODIS	2000–present	5 mins	1 km	1	https://nsidc.org/data/mod29/versions/6#anchor-1
	SMOS L3 Sea Ice Thickness	SMOS	2010–present	Daily	12.5 km		https://earth.esa.int/eogateway/catalog/smos-l3-sea-ice-thickness
栖息地异质性 Habitat heterogeneity	Global Habitat Heterogeneity	MODIS	2005	—	1 km, 5 km, 25 km	2	http://www.earthenv.org/texture
森林冠层高度 Forest canopy height	Forest tree height map of China	GEDI, ICESAT2	2019	—	30 m	2.5	http://www.3decology.org/dataset-software/
植被类型 Vegetation type	An updated Vegetation Map of China (1 : 1000,000)	Landsat	2018	—	1 : 1,000,000	2.5	http://www.3decology.org/dataset-software/

LAI, Leaf area index; FAPAR, Fraction of photosynthetically active radiation; ET, Evapotranspiration; NPP: Net primary production; GPP: Gross primary productivity; SIF, Solar-induced chlorophyll fluorescence; LPC, Leaf phosphorus content per leaf dry mass; SLA, specific leaf area; LDMC, Leaf dry mass per leaf fresh mass; VCF/GFCC, Vegetation continuous fields/global forest cover change; LC, Land cover; BA, Burnt area; FCover, Fractional vegetation cover; IE, Ice extent.

时30年于2007年完成。2020年,通过“众源数据采集-变化检测分类-专家知识”的植被测绘策略进行了中国1:100万植被图的现实性更新。在2022年末,中国新一代1:50万植被图有望完成。

上述最新研究成果的数据更新能够对EBVs遥感监测数据集进行有力补充。

5 中国EBVs研究存在问题与展望

5.1 存在问题

(1)我国缺乏对EBVs的系统性研究。EBVs为记录 and 量化全球生物多样性变化提供了一种具有潜力的解决方案,中国科学家在全球EBVs研究中起

到了积极的作用。遥感作为EBVs的重要的观测手段,国内学者结合遥感针对如初级生产力、生态系统物候等EBVs子类进行了较为深入的研究,然而,目前这些研究之间存在割裂,缺乏从宏观的EBVs视角进行系统性的归纳和有效的整合。而相比于生态系统层次的研究,我国在物种层面和群落层面的EBVs子类研究有所不足,需要更多的专家学者投入来推动我国相应领域的EBVs研究。

(2)国产卫星的潜力有待深入挖掘。在上述展示的覆盖中国的EBVs遥感产品中,数据源大多来自于国外的卫星遥感产品,而国产卫星进行EBVs遥感产品生产以及研究相对较少。近年来,随着我国卫星遥感技术的不断发展,与国外的遥感技术水平逐渐缩小,发射了一系列的陆地资源观测卫星。目前国产系列卫星覆盖了从全色、多光谱到高光谱,从光学到雷达等不同传感器类型(表3)。近20年来,国产卫星积累了大量的遥感数据,在中国EBVs遥

感产品的生产中存在巨大潜力。国产卫星中的亚米级高空间分辨率卫星(如高分二号)能够满足获取“物种性状”EBVs遥感产品的空间分辨率要求。高光谱卫星(如高分五号、HJ-1A)具备描绘“群落组成”与“生态系统功能”的能力。SAR卫星(如高分三号)能够为“生态系统功能”与“生态系统结构”提供可靠的数据支持。具有高时间分辨率、中/高空间分辨率的全色多光谱卫星在目前的国产卫星中数量最多,能够对“群落组成”与“生态系统功能”EBVs子类进行全国范围内的持续监测。

(3)部分EBVs遥感产品目前尚未具备“可重复性”,尤其是描述生态系统结构EBVs子类的部分数据产品。NASA、ESA凭借其丰富的卫星数据,生产了众多可周期性获取的EBVs遥感数据产品,如NPP、ET等。然而在生态系统结构EBVs类别,尤其是生态系统垂直结构方面,遥感产品数量稀少。如表2所示,目前国内生产了森林树高产品以及植被

表3 有潜力进行生物多样性核心监测指标(EBVs)遥感数据获取的国产卫星及其主要参数介绍

Table 3 The specification of China's satellites that has the potential to acquire EBVs-related remote sensing products

卫星名称 Satellite name	发射日期 Launch time	轨道高度 Orbit height (km)	重访周期 Revisit capacity	幅宽 Swath width (km)	传感器类型 Sensor type	波段 Number of bands	空间分辨率 Spatial resolution (m)
高分系列 GF series							
高分一号 GF-1	2013/4/26	645	4 d	60	全色/多光谱 PAN/MS	5	2/8
			2 d	800	宽视场多光谱 WFV-MS	4	16
高分二号 GF-2	2014/8/19	631	5 d	45	全色/多光谱 PAN/MS	5	0.8/3.2
高分三号 GF-3	2016/8/10	755	2 d	5-650	合成孔径雷达 SAR	1	1-500
高分四号 GF-4	2015/12/29	36,000	20 s	400	多光谱 MS	5	50
				400	中红外 MWIR	1	400
高分五号 GF-5	2018/5/9	705	5 d	60	高光谱 HS	330	30
				60	多光谱 MS	12	20/40
高分六号 GF-6	2018/6/2	645	4 d	90	全色/多光谱 PAN/MS	5	2/8
				800	宽视场多光谱 WFV MS	8	16
高分七号 GF-7	2019/11/3	505	5 d	20	双线阵相机 DLC	1	0.8/0.65
				20	多光谱 MS	4	3.2
				1.6	激光测高仪 LA	1	0.1
高分一号 02/03/04星 GF-1-02\03\04	2018/3/31	645	2 d	66	全色/多光谱 PAN/MS	5	2/8

表3 (续) Table 3 (continued)

卫星名称 Satellite name	发射日期 Launch time	轨道高度 Orbit height (km)	重访周期 Revisit capacity	幅宽 Swath width (km)	传感器类型 Sensor type	波段 Number of bands	空间分辨率 Spatial resolution (m)
资源系列 ZY series							
资源一号01/02星 ZY-1-01/02	1999/10/14	778	3 d	113	CCD相机	5	20
			3 d	890	宽视场多光谱 WFV-MS	2	258
			26 d	119.5	红外多光谱 MS-IR	4	78/156
资源一号02B星 ZY-1-02B	2007/12/19	778	3 d	27	高分辨率相机 HD	1	2.36
				113	CCD相机	5	20
				890	宽视场多光谱 WFV-MS	2	258
资源一号02C星 ZY-1-02C	2011/12/22	780	3 d	54	高分辨率相机 HD	1	2.36
				60	全色/多光谱 PAN/MS	4	5/10
				60	全色/多光谱 PAN/MS	4	5/10
资源一号04星 ZY-1-04	2014/12/7	778	3 d	60	全色/多光谱 PAN/MS	4	5/10
			26 d	120	红外多光谱 MS-IR	4	40/80
			26 d	120	多光谱 MS	4	20
			3 d	866	宽视场多光谱 WFV MS	4	73
			3 d	115	全色/多光谱 PAN/MS	9	2.5/10
资源一号02D星 ZY-1-02D	2019/12/12	778		60	高光谱相机 HS	166	30
				52	双线阵相机 DLC	1	3.5
资源三号01星 ZY-3-01	2012/1/9	506	5 d	52	全色/多光谱 PAN/MS	5	2.1/5.8
				52	双线阵相机 DLC	1	2.5
资源三号02星 ZY-3-02	2016/5/3	505	3-5 d	51	全色/多光谱 PAN/MS	4	2.1/5.8
			3 d	51	双线阵相机 DLC	1	2.5
资源三号03星 ZY-3-03	2020/7/25	505	3-5 d	51	全色/多光谱 PAN/MS	4	2.1/5.8
			3 d	51	双线阵相机 DLC	1	2.5
			5 d	0.07	激光测高仪 LA	1	1
环境一号 HS-1							
环境一号 A星 HS-1A	2008/9/6	649	4 d	360	CCD相机	4	30
				50	高光谱 HS	115	100
环境一号 B星 HS-1B	2008/9/6	649	4 d	360	CCD相机	4	30
				720	红外多光谱 MS-IR	4	150/300
环境一号 C星 HS-1C	2012/12/9	499	4 d	40/100	合成孔径雷达 SAR	1	5/25
实践九号 SJ-9							
实践九号 A星 SJ-9A	2012/10/14	645	4 d	30	全色/多光谱 PAN/MS	5	2.5/10
实践九号 B星 SJ-9B	2012/10/14	645	8 d	18	红外相机 IR	1	73

PAN, Panchromatic; MS, Multispectral; WFV, Wide-field of view; SAR, Synthetic aperture radar; MWIR, Medium wave infrared; HS, Hyperspectral; DLC, Dual-line array camera; LA, Laser altimetry; CCD, Charge-coupled device; IR, Infrared.











类型分布产品等重要的生态系统结构产品, 然而目前尚未实现可重复获取。

5.2 展望

EBVs的提出为全球生物多样性标准化监测提供了可能性, 中国科学家在全球EBVs的研究中起到了积极的作用。然而目前我国仍存在EBVs研究缺乏系统性、国产卫星潜力挖掘不足、部分EBVs遥感产品尚未具备“可重复性”等问题。在未来, 需要促进生态学、遥感科学、航空航天科学等领域的科学家合作, 进一步推动EBVs与遥感结合的科学研究, 加强EBVs各个类别研究的整合, 以及EBVs遥感监测指标体系的顶层设计; 更好地利用国产卫星数据形成我国EBVs遥感数据集, 并弥补目前EBVs遥感数据集的“可重复性”不足的问题, 尤其是生态系统垂直结构的相关数据产品。在此基础上, 结合我国的地理空间格局与生态系统特点, 根据中国的EBVs遥感监测指标体系, 为我国的生物多样性监测提供一套统一的、标准化的大尺度调查标准, 为全球生物多样性监测提供可靠的数据支撑与合作基础。

致谢: 感谢审稿专家和责任编委提出的宝贵意见, 感谢迈阿密大学马倩对于文章图片编辑给予的帮助与建议。

ORCID

任清  <https://orcid.org/0000-0001-6042-396X>
陶胜利  <https://orcid.org/0000-0002-2145-4736>
胡天宇  <https://orcid.org/0000-0002-9133-7738>
杨海涛  <https://orcid.org/0000-0002-6053-9505>
关宏灿  <https://orcid.org/0000-0003-0457-7395>
苏艳军  <https://orcid.org/0000-0001-7931-339X>
程凯  <https://orcid.org/0000-0003-4006-8854>
陈梦玺  <https://orcid.org/0000-0002-8723-3530>
万华伟  <https://orcid.org/0000-0002-5355-5179>
郭庆华  <https://orcid.org/0000-0002-1065-0838>

参考文献

Arenas-Castro S, Regos A, Gonçalves JF, Alcaraz-Segura D, Honrado J (2019) Remotely sensed variables of ecosystem functioning support robust predictions of abundance patterns for rare species. *Remote Sensing*, 11, 2086.
Asner GP, Martin RE (2016) Spectranomics: Emerging science and conservation opportunities at the interface of biodiversity and remote sensing. *Global Ecology and*

Conservation, 8, 212–219.
Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
Brisson J (2001) Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 2151–2159.
Burkepile DE, Parker JD (2017) Recent advances in plant-herbivore interactions. *F1000Research*, 6, 119.
Butcher P, Colefax A, Gorkin R, Kajiura S, López N, Mourier J, Purcell C, Skomal G, Tucker J, Walsh A, Williamson J, Raoult V (2021) The drone revolution of shark science: A review. *Drones*, 5, 8.
Camacho F, Cernicharo J, Lacaze R, Baret F, Weiss M (2013) GEOV1: LAI, FAPAR essential climate variables and FCOVER global time series capitalizing over existing products. Part 2: Validation and intercomparison with reference products. *Remote Sensing of Environment*, 137, 310–329.
Chen LD, Fu BJ (2004) Ecological significance, characteristics and types of disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 581–586. (in Chinese with English abstract) [陈利顶, 傅伯杰 (2004) 干扰的类型、特征及其生态学意义. *生态学报*, 20, 581–586.]
Conti L, Malavasi M, Galland T, Komárek J, Lagner O, Carmona CP, Bello F, Rocchini D, Šímová P (2021) The relationship between species and spectral diversity in grassland communities is mediated by their vertical complexity. *Applied Vegetation Science*, 24, e12600.
Dalla Corte APD, Souza DV, Rex FE, Sanquetta CR, Mohan M, Silva CA, Zambrano AMA, Prata G, Alves de Almeida DR, Trautenmüller JW, Klauberg C, de Moraes A, Sanquetta MN, Wilkinson B, Broadbent EN (2020) Forest inventory with high-density UAV-Lidar: Machine learning approaches for predicting individual tree attributes. *Computers and Electronics in Agriculture*, 179, 105815.
Díaz S, Fargione J, Chapin FS, Tilman D (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4, e277.
Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the anthropocene. *Science*, 345, 401–406.
Fang HL, Baret F, Plummer S, Schaepman-Strub G (2019) An overview of global leaf area index (LAI): Methods, products, validation, and applications. *Reviews of Geophysics*, 57, 739–799.
Fang JY, Liu LL (2021) *Ecosystem Ecology: Reviews and Perspectives*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [方精云, 刘玲莉 (2021) *生态系统生态学回顾与展望*. 高等教育出版社, 北京]
Féret JB, Asner GP (2014) Mapping tropical forest canopy diversity using high-fidelity imaging spectroscopy. *Ecological Applications*, 24, 1289–1296.

- Filippini F, Valentini E, Nguyen Xuan A, Guerra C, Wolf F, Andrzejak M, Taramelli A (2018) Global MODIS fraction of green vegetation cover for monitoring abrupt and gradual vegetation changes. *Remote Sensing*, 10, 653.
- Frolking S, Palace MW, Clark DB, Chambers JQ, Shugart HH, Hurtt GC (2009) Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114, G00E02.
- Frye HA, Aiello-Lammens ME, Euston-Brown D, Jones CS, Kilroy Mollmann H, Merow C, Slingsby JA, van der Merwe H, Wilson AM, Silander JA Jr (2021) Plant spectral diversity as a surrogate for species, functional and phylogenetic diversity across a hyper-diverse biogeographic region. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1403–1417.
- Ganguly S, Friedl MA, Tan B, Zhang XY, Verma M (2010) Land surface phenology from MODIS: Characterization of the Collection 5 global land cover dynamics product. *Remote Sensing of Environment*, 114, 1805–1816.
- Gholizadeh H, Gamon JA, Zyguelbaum AI, Wang R, Schweiger AK, Cavender-Bares J (2018) Remote sensing of biodiversity: Soil correction and data dimension reduction methods improve assessment of α -diversity (species richness) in prairie ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 206, 240–253.
- Grams TEE, Andersen CP (2007) Competition for resources in trees: Physiological versus morphological plasticity. *Progress in Botany*. In: *Progress in Botany* (eds Esser K, Löttge U, Beyschlag W, Murata J). Springer Heidelberg, Berlin.
- Guo QH, Liu J, Tao SL, Xue BL, Li L, Xu GC, Li WK, Wu FF, Li YM, Chen LH, Pang SX (2014) Perspectives and prospects of LiDAR in forest ecosystem monitoring and modeling. *Chinese Science Bulletin*, (6), 459–478. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 刘瑾, 陶胜利, 薛宝林, 李乐, 徐光彩, 李文楷, 吴芳芳, 李玉美, 陈琳海, 庞树鑫 (2014) 激光雷达在森林生态系统监测模拟中的应用现状与展望. *科学通报*, (6), 459–478.]
- Hakkenberg CR, Zhu K, Peet RK, Song C (2018) Mapping multi-scale vascular plant richness in a forest landscape with integrated LiDAR and hyperspectral remote-sensing. *Ecology*, 99, 474–487.
- Hargrove W, Spruce J, Gasser G, Hoffman F (2009) Toward a national early warning system for forest disturbances using remotely sensed canopy phenology. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 75, 1150–1156.
- Hmimina G, Dufrêne E, Pontailleur JY, Delpierre N, Aubinet M, Caquet B, de Grandcourt A, Burban B, Flechard C, Granier A, Gross P, Heinesch B, Longdoz B, Moureaux C, Ourcival JM, Rambal S, André LS, Soudani K (2013) Evaluation of the potential of MODIS satellite data to predict vegetation phenology in different biomes: An investigation using ground-based NDVI measurements. *Remote Sensing of Environment*, 132, 145–158.
- Hoban S, Bruford M, Jackson JD, Lopes-Fernandes M, Heuertz M, Hohenlohe PA, Paz-Vinas I, Sjögren-Gulve P, Segelbacher G, Vernesi C, Aitken S, Bertola LD, Bloomer P, Breed M, Rodríguez-Correa H, Funk WC, Grueber CE, Hunter ME, Laikre L (2020) Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biological Conservation*, 248, 108654.
- Hufkens K, Friedl M, Sonnentag O, Braswell BH, Milliman T, Richardson AD (2012) Linking near-surface and satellite remote sensing measurements of deciduous broadleaf forest phenology. *Remote Sensing of Environment*, 117, 307–321.
- Jetz W, Cavender-Bares J, Pavlick R, Schimel D, Davis FW, Asner GP, Guralnick R, Kattge J, Latimer AM, Moorcroft P, Schaepman ME, Schildhauer MP, Schneider FD, Schrodt F, Stahl U, Ustin SL (2016) Monitoring plant functional diversity from space. *Nature Plants*, 2, 16024.
- Jetz W, McGeoch MA, Guralnick R, Ferrier S, Beck J, Costello MJ, Fernandez M, Geller GN, Keil P, Merow C, Meyer C, Muller-Karger FE, Pereira HM, Regan EC, Schmeller DS, Turak E (2019) Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 539–551.
- Jiao QJ, Sun Q, Zhang B, Huang WJ, Ye HC, Zhang ZM, Zhang X, Qian BX (2021) A random forest algorithm for retrieving canopy chlorophyll content of wheat and soybean trained with PROSAIL simulations using adjusted average leaf angle. *Remote Sensing*, 14, 98.
- Jolly WM, Cochrane MA, Freeborn PH, Holden ZA, Brown TJ, Williamson GJ, Bowman DMJS (2015) Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6, 7537.
- Justice CO, Giglio L, Korontzi S, Owens J, Morisette JT, Roy D, Descloitres J, Alleaume S, Petitcolin F, Kaufman Y (2002) The MODIS fire products. *Remote Sensing of Environment*, 83, 244–262.
- Kissling WD, Walls R, Bowser A, Jones MO, Kattge J, Agosti D, Amengual J, Basset A, van Bodegom PM, Cornelissen JHC, Denny EG, Deudero S, Egloff W, Elmendorf SC, Alonso García E, Jones KD, Jones OR, Lavorel S, Lear D, Navarro LM, Pawar S, Pirzl R, Rüger N, Sal S, Salguero-Gómez R, Schigel D, Schulz KS, Skidmore A, Guralnick RP (2018) Towards global data products of Essential Biodiversity Variables on species traits. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1531–1540.
- Lausch A, Bannehr L, Beckmann M, Boehm C, Feilhauer H, Hacker JM, Heurich M, Jung A, Klenke R, Neumann C, Pause M, Rocchini D, Schaepman ME, Schmidtlein S, Schulz K, Selsam P, Settele J, Skidmore AK, Cord AF (2016) Linking Earth Observation and taxonomic, structural and functional biodiversity: Local to ecosystem perspectives. *Ecological Indicators*, 70, 317–339.

- Li Y, Hess C, Wehrden H, Härdtle W, Oheimb G (2014) Assessing tree dendrometrics in young regenerating plantations using terrestrial laser scanning. *Annals of Forest Science*, 71, 453–462.
- Liu H, Gong P, Wang J, Clinton N, Bai YQ, Liang SL (2020) Annual dynamics of global land cover and its long-term changes from 1982 to 2015. *Earth System Science Data*, 12, 1217–1243.
- Liu J, Skidmore AK, Heurich M, Wang TJ (2017) Significant effect of topographic normalization of airborne LiDAR data on the retrieval of plant area index profile in mountainous forests. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 132, 77–87.
- Liu LL, Zhang XY, Yu YY, Guo W (2017) Real-time and short-term predictions of spring phenology in North America from VIIRS data. *Remote Sensing of Environment*, 194, 89–99.
- Liu X, Hao YS, Widagdo FRA, Xie LF, Dong LH, Li FR (2021) Predicting height to crown base of *Larix olgensis* in northeast China using UAV-LiDAR data and nonlinear mixed effects models. *Remote Sensing*, 13, 1834.
- Liu XQ, Su YJ, Hu TY, Yang QL, Liu BB, Deng YF, Tang H, Tang ZY, Fang JY, Guo QH (2022) Neural network guided interpolation for mapping canopy height of China's forests by integrating GEDI and ICESat-2 data. *Remote Sensing of Environment*, 269, 112844.
- Liu Y, Hill MJ, Zhang XY, Wang ZS, Richardson AD, Hufkens K, Filippa G, Baldocchi DD, Ma SY, Verfaillie J, Schaaf CB (2017c) Using data from Landsat, MODIS, VIIRS and PhenoCams to monitor the phenology of California oak/grass savanna and open grassland across spatial scales. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237/238, 311–325.
- Ma XL, Mahecha MD, Migliavacca M, van der Plas F, Benavides R, Ratcliffe S, Kattge J, Richter R, Musavi T, Baeten L, Barneaia I, Bohn FJ, Bouriaud O, Bussotti F, Coppi A, Domisch T, Huth A, Jaroszewicz B, Wirth C (2019) Inferring plant functional diversity from space: The potential of Sentinel-2. *Remote Sensing of Environment*, 233, 111368.
- Ma XL, Migliavacca M, Wirth C, Bohn FJ, Huth A, Richter R, Mahecha MD (2020) Monitoring plant functional diversity using the reflectance and echo from space. *Remote Sensing*, 12, 1248.
- Madonsela S, Cho MA, Ramoelo A, Mutanga O (2017) Remote sensing of species diversity using Landsat 8 spectral variables. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 133, 116–127.
- Meddens AJH, Hicke JA (2014) Spatial and temporal patterns of Landsat-based detection of tree mortality caused by a mountain pine beetle outbreak in Colorado, USA. *Forest Ecology and Management*, 322, 78–88.
- Nasahara KN, Nagai S (2015) Review: Development of an in situ observation network for terrestrial ecological remote sensing: The Phenological Eyes Network (PEN). *Ecological Research*, 30, 211–223.
- Niu CJ, Lou AR, Sun RY, Li QF (2007) *Foundations in Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬 (2007) 基础生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Pinton D, Canestrelli A, Wilkinson B, Ifju P, Ortega A (2021) Estimating ground elevation and vegetation characteristics in coastal salt marshes using UAV-based LiDAR and digital aerial photogrammetry. *Remote Sensing*, 13, 4506.
- Potapov P, Li XY, Hernandez-Serna A, Tyukavina A, Hansen MC, Kommareddy A, Pickens A, Turbanova S, Tang H, Silva CE, Armston J, Dubayah R, Blair JB, Hofton M (2021) Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 253, 112165.
- Proença V, Martin LJ, Pereira HM, Fernandez M, McRae L, Belnap J, Böhm M, Brummitt N, García-Moreno J, Gregory RD, Honrado JP, Jürgens N, Opige M, Schmeller DS, Tiago P, van Swaay CAM (2017) Global biodiversity monitoring: From data sources to Essential Biodiversity Variables. *Biological Conservation*, 213, 256–263.
- Reed BC, Brown JF, VanderZee D, Loveland TR, Merchant JW, Ohlen DO (1994) Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science*, 5, 703–714.
- Rocchini D, Bacaro G, Chirici G, da Re D, Feilhauer H, Foody GM, Galluzzi M, Garzon-Lopez CX, Gillespie TW, He KS, Lenoir J, Marcantonio M, Nagendra H, Ricotta C, Rommel E, Schmidlein S, Skidmore AK, van de Kerchove R, Rugani B (2018) Remotely sensed spatial heterogeneity as an exploratory tool for taxonomic and functional diversity study. *Ecological Indicators*, 85, 983–990.
- Rocchini D, Boyd DS, Féret JB, Foody GM, He KS, Lausch A, Nagendra H, Wegmann M, Pettorelli N (2016) Satellite remote sensing to monitor species diversity: Potential and pitfalls. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2, 25–36.
- Rocchini D, Salvatori N, Beierkuhnlein C, Chiarucci A, de Boissieu F, Förster M, Garzon-Lopez CX, Gillespie TW, Hauffe HC, He KS, Kleinschmit B, Lenoir J, Malavasi M, Moudry V, Nagendra H, Payne D, Šímová P, Torresani M, Féret JB (2021) From local spectral species to global spectral communities: A benchmark for ecosystem diversity estimate by remote sensing. *Ecological Informatics*, 61, 101195.
- Rossi C, Kneubühler M, Schütz M, Schaepman ME, Haller RM, Risch AC (2020) From local to regional: Functional diversity in differently managed alpine grasslands. *Remote Sensing of Environment*, 236, 111415.
- Rossi C, Kneubühler M, Schütz M, Schaepman ME, Haller RM, Risch AC (2022) Spatial resolution, spectral metrics

- and biomass are key aspects in estimating plant species richness from spectral diversity in species-rich grasslands. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8, 297–314.
- Ruiz-García D, Adams K, Brown H, Davis AR (2020) Determining stingray movement patterns in a wave-swept coastal zone using a blimp for continuous aerial video surveillance. *Fishes*, 5, 31.
- Skidmore AK, Coops NC, Neinavaz E, Ali A, Schaepman ME, Paganini M, Kissling WD, Vihervaara P, Darvishzadeh R, Feilhauer H, Fernandez M, Fernández N, Gorelick N, Geijzendorffer I, Heiden U, Heurich M, Hobern D, Holzwarth S, Muller-Karger FE, van de Kerchove R, Lausch A, Leitão PJ, Lock MC, Múcher CA, O'Connor B, Rocchini D, Roeoesli C, Turner W, Vis JK, Wang TJ, Wegmann M, Wingate V (2021) Priority list of biodiversity metrics to observe from space. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 896–906.
- Slavík M, Kuželka K, Modlinger R, Tomášková I, Surový P (2020) UAV laser scans allow detection of morphological changes in tree canopy. *Remote Sensing*, 12, 3829.
- Su XK, Dong SK, Liu SL, Cracknell AP, Zhang Y, Wang XX, Liu GH (2018) Using an unmanned aerial vehicle (UAV) to study wild yak in the highest desert in the world. *International Journal of Remote Sensing*, 39, 5490–5503.
- Su YJ, Guo QH, Hu TY, Guan HC, Jin SC, An SZ, Chen XL, Guo K, Hao ZQ, Hu YM, Huang YM, Jiang MX, Li JX, Li ZJ, Li XK, Li XW, Liang CZ, Liu RL, Ma KP (2020) An updated vegetation map of China (1 : 1000000). *Science Bulletin*, 65, 1125–1136.
- Su YJ, Guo QH, Xue BL, Hu TY, Alvarez O, Tao SL, Fang JY (2016) Spatial distribution of forest aboveground biomass in China: Estimation through combination of spaceborne lidar, optical imagery, and forest inventory data. *Remote Sensing of Environment*, 173, 187–199.
- Sun H, Hu JQ, Wang JX, Zhou JH, Lv L, Nie JY (2021) RSPD: A novel remote sensing index of plant biodiversity combining spectral variation hypothesis and productivity hypothesis. *Remote Sensing*, 13, 3007.
- Tellman B, Sullivan JA, Kuhn C, Kettner AJ, Doyle CS, Brakenridge GR, Erickson TA, Slayback DA (2021) Satellite imaging reveals increased proportion of population exposed to floods. *Nature*, 596, 80–86.
- Tuanmu MN, Jetz W (2015) A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1329–1339.
- Vrieling A, Meroni M, Darvishzadeh R, Skidmore AK, Wang TJ, Zurita-Milla R, Oosterbeek K, O'Connor B, Paganini M (2018) Vegetation phenology from Sentinel-2 and field cameras for a Dutch barrier island. *Remote Sensing of Environment*, 215, 517–529.
- Wang R, Gamon JA (2019) Remote sensing of terrestrial plant biodiversity. *Remote Sensing of Environment*, 231, 111218.
- Xiao JF, Chevallier F, Gomez C, Guanter L, Hicke JA, Huete AR, Ichii K, Ni WJ, Pang Y, Rahman AF, Sun GQ, Yuan WP, Zhang L, Zhang XY (2019) Remote sensing of the terrestrial carbon cycle: A review of advances over 50 years. *Remote Sensing of Environment*, 233, 111383.
- Xu WB, Deng SS, Liang D, Cheng XJ (2021) A crown morphology-based approach to individual tree detection in subtropical mixed broadleaf urban forests using UAV LiDAR data. *Remote Sensing*, 13, 1278.
- Ye HC, Huang WJ, Huang SY, Wu B, Dong YY, Cui B (2018) Remote estimation of nitrogen vertical distribution by consideration of maize geometry characteristics. *Remote Sensing*, 10, 1995.
- Yu T, Sun R, Xiao ZQ, Zhang Q, Liu G, Cui TX, Wang JM (2018) Estimation of global vegetation productivity from Global LAnd Surface Satellite data. *Remote Sensing*, 10, 327.
- Zhang JJ, Cheng T, Guo W, Xu X, Qiao HB, Xie YM, Ma XM (2021) Leaf area index estimation model for UAV image hyperspectral data based on wavelength variable selection and machine learning methods. *Plant Methods*, 17, 49.
- Zhang X, Liu LY, Chen XD, Gao Y, Xie S, Mi J (2021) GLC_FCS30: Global land-cover product with fine classification system at 30 m using time-series Landsat imagery. *Earth System Science Data*, 13, 2753–2776.
- Zhao JB, Zhang YP, Tan ZH, Song QH, Liang NS, Yu L, Zhao JF (2012) Using digital cameras for comparative phenological monitoring in an evergreen broad-leaved forest and a seasonal rain forest. *Ecological Informatics*, 10, 65–72.
- Zhao YJ, Sun YH, Chen WH, Zhao YP, Liu XL, Bai YF (2021) The potential of mapping grassland plant diversity with the links among spectral diversity, functional trait diversity, and species diversity. *Remote Sensing*, 13, 3034.
- Zhao YJ, Zeng Y, Zheng ZJ, Dong WX, Zhao D, Wu BF, Zhao QJ (2018) Forest species diversity mapping using airborne LiDAR and hyperspectral data in a subtropical forest in China. *Remote Sensing of Environment*, 213, 104–114.

(责任编辑: 徐卫华 责任编辑: 李会丽)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

近十年植物入侵生态学重要研究进展

刘艳杰¹, 黄伟^{2,3}, 杨强⁴, 郑玉龙⁵, 黎绍鹏^{6,7}, 吴昊⁸, 鞠瑞亭^{7,9}, 孙燕¹⁰, 丁建清^{11*}

1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所中国科学院湿地生态与环境重点实验室, 长春 130102; 2. 中国科学院武汉植物园中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 3. 中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074; 4. 兰州大学生态学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730000; 5. 中国科学院西双版纳热带植物园中国科学院热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 6. 华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 7. 崇明生态研究院, 上海 202162; 8. 信阳师范学院生命科学学院, 河南信阳 464000; 9. 复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海长江河口湿地生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200438; 10. 华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070; 11. 河南大学生命科学学院, 省部共建作物逆境适应与改良国家重点实验室, 河南开封 475004

摘要: 外来植物入侵对本地生物多样性、生态安全、社会经济发展和人类健康造成了严重威胁。因此, 探究植物入侵机制及其生态效应对我国生态可持续发展具有重要意义, 也是植物入侵生态学的主要研究内容。过去10年, 生态学家开展了大量研究, 取得了丰硕成果, 为推动入侵植物防控与生物多样性保护提供了理论指导。为深入解析外来植物入侵机制, 为其防控管理提供依据, 本文从以下3个方面综述了植物入侵生态学重要进展: 首先是外来植物生物学特性、生物和非生物环境对植物入侵的调控作用; 其次是外来植物入侵对本地生态系统的影响; 最后介绍了外来植物入侵的类比研究范式——本地植物入侵, 以及多组学技术在入侵生态学中的应用。基于这些研究进展, 本文展望了该领域的未来发展趋势, 包括: (1)研究对象从单一物种扩展到多物种比较; (2)研究地理范围从局域尺度扩大到纬度梯度格局; (3)入侵机制从单一理论验证到综合阐释多个假说。

关键词: 生物互作; 生物入侵; 多样性; 生态学效应; 全球变化; 入侵机制

刘艳杰, 黄伟, 杨强, 郑玉龙, 黎绍鹏, 吴昊, 鞠瑞亭, 孙燕, 丁建清 (2022) 近十年植物入侵生态学重要研究进展. 生物多样性, 30, 22438. doi: 10.17520/biods.2022438.

Liu YJ, Huang W, Yang Q, Zheng Y-L, Li SP, Wu H, Ju RT, Sun Y, Ding JQ (2022) Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years. Biodiversity Science, 30, 22438. doi: 10.17520/biods.2022438.

Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years

Yanjie Liu¹, Wei Huang^{2,3}, Qiang Yang⁴, Yu-Long Zheng⁵, Shao-Peng Li^{6,7}, Hao Wu⁸, Ruiting Ju^{7,9}, Yan Sun¹⁰, Jianqing Ding^{11*}

1 CAS Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences (CAS), Changchun 130102

2 CAS Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

3 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

4 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000

5 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

6 Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

7 Institute of Eco-Chongming, Shanghai 202162

8 College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang, Henan 464000

9 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, National Observations and Research Station for Wetland Ecosystems of the Yangtze Estuary, and Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

10 College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070

收稿日期: 2022-07-31; 接受日期: 2022-10-21

基金项目: 国家自然科学基金(U21A20190; 41901054; 31870521; 31870524; 32071660; 32222051; 31800460; 32171661; 32201438)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jding@henu.edu.cn

ABSTRACT

Background & Aims: Alien plant invasion has significantly threatened native biodiversity, ecological security, socio-economic development, and human health. Consequently, exploring the mechanisms of alien plant invasion and its ecological impacts are of great importance to the ecologically sustainable development of our country. Both questions are also key topics in the field of invasion ecology. Over the past decade, ecologists have conducted much research and achieved fruitful outcomes, providing theoretical guidance for the prevention and management of invasive alien plants and biodiversity conservation.

Progresses: Based on domestic and international studies in this field over the past decade, the present article reviews the progress of plant invasion ecology, focusing on the following three aspects of the field. First, we present the roles of species characteristics, biotic and abiotic environments on alien plant invasion. Second, we review the impacts of alien plant invasion on native ecosystems. Third, we briefly introduce the term ‘native plant invasion’ as an analog to alien plant invasion, as well as applications of multi-omics technology in the area.

Prospects: The review looks ahead to further developments in invasion ecology, including that (1) multiple species experiments rather than single species experiments are more suited to obtaining generalizable findings; (2) the geographical scale is increasing, such as from local scale to latitudinal gradient pattern; (3) more studies are integrating multiple invasion theories, rather than one hypothesis, into a unified framework.

Key words: biotic interaction; biological invasion; diversity; ecological effects; global change; invasion mechanism

外来植物入侵严重威胁生物多样性、生态安全、社会经济发展和人类健康(类延宝等, 2010; Vilà et al, 2011; Schaffner et al, 2020; Diagne et al, 2021)。随着跨境贸易和旅游的增加, 以及极端气候事件的频发, 入侵植物的数量逐年攀升, 其危害不断加剧(Seebens et al, 2018, 2021)。阐明入侵机制、评估生态危害是入侵生态学的重要内容(刘建等, 2010; Courchamp et al, 2017; Faulkner et al, 2020)。这些研究不仅为防控外来植物入侵和维持生态系统稳定性提供理论基础, 还对我国生态可持续发展与生态文明建设具有重要的现实意义。

外来植物到达新的区域后能否成功定殖、建立种群、传播扩散往往取决于其自身与入侵生境的特性以及外来植物与其他生物和环境要素的互作过程(van Kleunen et al, 2018)。已有诸多假说试图解释外来植物的成功入侵机制(部分相关假说见附录1), 但任何单一假说均不具有普适性, 表明外来植物成功入侵的驱动因素具有多样性和复杂性特点(Jeschke, 2014)。为了揭示其中的奥秘(部分热点科学问题见表1), 生态学家开展了大量研究, 取得了丰硕成果, 为推动入侵植物防控与生物多样性保护提供了理论指导(鞠瑞亭等, 2012)。

基于过去10年的代表性研究成果, 本文综述了植物入侵生态学领域以下3个方面的重要研究进展(部分专业名词释义见Box 1): 首先是外来植物生物

学特性以及生物和非生物环境对物种入侵的调控作用; 然后阐述了外来植物入侵对本地生态系统的影响; 最后介绍了外来植物入侵的类比研究范式——本地植物入侵, 以及组学技术在入侵生态学中的应用。基于这些研究进展, 本文提出了未来研究的一些潜在热点方向。

1 外来植物的入侵性与本地群落的可入侵性

1.1 外来植物的入侵性

外来植物具备什么样的特性更容易成为入侵物种是入侵生态学的一大基本问题。van Kleunen等(2010)基于1986–2008年间117项个例研究的Meta分析发现, 与非入侵植物(包含196种本地植物和外来植物)相比, 外来入侵植物(125种)具有更大的叶面积、更高的光合速率、氮利用效率、水分利用效率、生长速率以及更高的根生物量占比、株高、生物量和适合度等。之后的诸多研究也多次验证了外来入侵植物的这些性状优势(Dyderski & Jagodziński, 2019; Mathakutha et al, 2019; Liu WW et al, 2020), 尽管某些广域分布的本地优势植物也存在相似的性状特征(Zhang & van Kleunen, 2019)。这些性状优势与外来植物入侵过程中的快速进化密切相关: 即外来植物在其入侵地常常缺失天敌控制(Keane & Crawley, 2002), 长期的选择压力可能驱使其降低防御性状投资而增加生长和繁殖资源投资(Blossey &

表1 近10年植物入侵生态学热点科学问题

Table 1 Top questions of plant invasion ecology over the past decade

编号 Number	近10年植物入侵生态学热点科学问题 Top questions of plant invasions over past decade
1	外来入侵植物拥有强入侵性的决定因素 What determines the strong invasibility of invasive alien plants?
2	多维度本地生物多样性对外来植物入侵的抵御机制 What is the mechanism behind the resistance of multidimensional native biodiversity to alien plant invasion?
3	基于化学诱导反应的地上-地下植食者互作对植物入侵的影响机制 How do chemical-induced interactions between above- and below-ground herbivores affect alien plant invasion?
4	根/叶际有益-有害微生物及其相互作用对外来植物入侵的调控机制 How do rhizosphere/phylosphere mutualistic and pathogenic microorganisms, as well as their interactions affect alien plant invasion?
5	环境波动及多环境因子耦合对外来植物入侵的直接影响 What are the direct effects of environmental variability and interaction between multiple environmental factors on alien plant invasion?
6	营养级互作对外来植物入侵响应环境变化的调控机制 How do other trophic levels mediate alien plant invasion under environmental changes?
7	外来植物入侵对本地群落动态和演替进程的长期效应 What are the long-term effects of alien plant invasion on local community dynamics and succession?
8	外来植物入侵对生态系统结构与功能的影响方向 What is the impact direction of alien plant invasion on ecosystem structure and function?
9	本地植物生境快速跃迁的机制及其对生态系统的影响 What drives rapid range-expansion of native plants, and how does it affect ecosystems?
10	外来植物快速适应与进化的分子机制 What are the molecular mechanisms of rapid adaptation and evolution of alien plants?

Box 1 部分专业名词释义

生物入侵(biological invasion): 生物由原分布区侵入到另一个新的区域, 并对入侵地的生物多样性、农林牧渔业生产以及人类健康造成负面影响的过程。

本地种(native species): 出现在其自然分布范围及其扩散潜力以内区域的物种、亚种或以下分类单元。

外来种(alien species): 出现在其自然分布范围及其扩散潜力以外区域的物种、亚种或以下分类单元, 包括其所有可能存活、继续繁殖的部分。

外来归化种(naturalized alien species): 在自然或半自然生境中能正常繁育后代, 并大量繁衍成野生状态的外来种。

外来入侵种(invasive alien species): 对生态系统功能、人类健康或经济建设造成负面影响的外来归化种。

外来非入侵种(non-invasive alien species): 并未对生态系统功能、人类健康或经济建设造成负面影响的外来归化种。

入侵性(invasiveness): 一个外来物种能够成为入侵种的潜在能力。

可入侵性(invasibility): 群落易受外来种入侵的程度, 用于全面评价某群落或地区易遭受生物入侵的程度。

定殖(colonization): 外来种进入一个地区后在可预见的将来能长期生存。

化感作用(allelopathy): 一种植物通过向体外分泌代谢过程中的化学物质, 对其他植物产生直接或间接的影响。

Notzold, 1995; Heckman et al, 2019)。基于此, Feng 等(2009)提出“氮分配进化假说”(hypothesis of the evolution of nitrogen allocation), 认为天敌缺失使外来入侵植物降低叶片内氮素向防御系统(如细胞壁)的分配, 同时增加氮向光合机构的分配。这种进化方向使外来入侵植物不仅提高了光能利用效率(Wang et al, 2013), 还缩短了叶片建成成本(construction cost)的补偿时间(Feng et al, 2011)。Liu 等(2021)提出了内源性激素进化调控假说(endogenous hormone evolutionary regulation

hypothesis), 认为天敌的缺失驱动外来植物下调与防御相关的激素水平(如茉莉酸)、上调与生长相关的激素水平(如赤霉素), 实现其快速生长并获得竞争优势。

化感作用也在外来植物入侵过程中发挥着重要作用(Callaway & Ridenour, 2004; Hierro & Callaway, 2021; Kalisz et al, 2021)。但是, Cummings 等(2012)提出的“国土安全”假说(homeland-security hypothesis)认为, 本地植物也可以通过化感作用抑制外来植物生长, 导致外来植物的竞争劣势。因此,

化感作用能否促进外来植物入侵是一个富有争论的话题。Zhang ZJ等(2021)通过对约1.6万条包含286种外来植物与548种本地植物的化感作用数据进行Meta分析,发现更强的化感作用促进了外来植物的竞争优势,有助于其在入侵地成功归化。另外,Zheng等(2015)通过对我国典型外来入侵植物飞机草(*Chromolaena odorata*)的研究,发现其入侵种群的飞机草素含量显著高于原产地种群。并且,作为飞机草特有化感物质,飞机草素对中国本地种的抑制作用也显著高于墨西哥本地种(Zheng et al, 2015)。尽管大部分研究都在探讨化感作用对外来植物成功入侵的贡献,但是通过筛选强化感作用的本地植物来防控外来植物入侵仍然是一个值得探索的方向。

此外,具有较高的胁迫耐受性和表型可塑性也被认为是外来植物成功入侵的一个重要原因(Davidson et al, 2011; 张紫妍等, 2015)。例如,Li WT等(2022)发现外来入侵植物飞机草到达入侵地后,耐干旱胁迫的能力增强;Wang Y等(2021a, b)发现外来入侵植物空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)比同属的本地植物莲子草(*A. sessilis*)具有更强的耐重金属胁迫能力。Xu等(2022b)发现互花米草(*Spartina alterniflora*)群落中的矮个体可以通过增加比叶面积与光强利用效率来缓解养分富集引起的不对称光竞争压力,进而提高了其群体的入侵性。但是,最近有研究表明外来植物小蓬草(*Erigeron canadensis*)的入侵性与其对土壤养分变化的可塑性响应无关(Wang S et al, 2022)。这可能是由于植物性状的可塑性对不同环境变化的响应具有特异性导致的(van Kleunen et al, 2011)。因此,亟需明确哪些性状的表型可塑性决定了外来植物入侵性及其对环境变化的响应。

1.2 本地群落的可入侵性

外来植物的成功入侵不仅由外来植物自身的入侵性驱动,还由本地群落的可入侵性决定。本地群落内资源的波动性(详见下文3.1节)与物种多样性是影响其可入侵性的两大关键因子(Elton, 1958; Davis et al, 2000; van Kleunen, 2018)。自1958年Charles Elton提出“多样性-入侵性”假说(diversity-invasibility hypothesis)以来,生物多样性抵御外来植物入侵的作用与机制一直是入侵生态

学研究的核心问题之一(Elton, 1958)。该假说认为本地群落物种多样性越高,外来植物成功入侵的概率越低。这可能是因为物种多样性高的群落内空余生态位较少,留给外来植物可利用的资源更少,因此降低了其入侵机会(Elton, 1958; Levine & D'Antonio, 1999; Zheng et al, 2018)。除物种多样性外,越来越多的研究暗示外来植物与本地群落物种的系统发育关系(Li et al, 2015; Feng & van Kleunen, 2016; Zheng et al, 2018; Malecore et al, 2019)以及功能特征的相似性(Feng & van Kleunen, 2016; Zheng et al, 2018)同样影响了外来植物的成功入侵。例如,Zheng等(2018)与Feng和van Kleunen (2016)的研究表明外来植物更容易入侵远缘物种组成的本地群落。然而,Li等(2015)发现外来植物更容易在其近缘物种组成的本地群落中定殖并占据优势。这并不意味着以上研究结果是冲突的,也可能是系统发育距离对外来植物成功入侵的影响本就是非线性的(Malecore et al, 2019)。Zheng等(2018)的研究表明,本地群落内的物种与外来入侵植物飞机草的功能特征越相似(即功能特征距离越近),其抵抗飞机草入侵的能力越强。但Feng和van Kleunen (2016)认为,功能特征的相似性并不影响外来植物与本地植物之间的竞争强度。因此,从物种多样性、系统发育多样性和功能性状多样性等多维度探讨“多样性-入侵性”关系将有助于推动入侵生态学理论的发展。

“多样性-入侵性”之间的关系并不是一成不变的,许多研究表明其具有尺度依赖性——小尺度的实验研究多证实两者存在显著的负相关关系(Feng et al, 2019; Zhang et al, 2020a; Wang CY et al, 2021; Li SP et al, 2022),而大尺度的调查研究却发现两者通常呈现正相关关系(Jauni & Hyvönen, 2012; Zeiter & Stampfli, 2012; Zhu et al, 2015)。然而,一项基于全球范围204项案例的Meta分析显示本地植物多样性越高越能促进外来植物入侵,并且这种促进效应随着研究尺度的增加而增强(Peng et al, 2019)。另一项基于161例(来自87项野外研究)“多样性-入侵性”案例的Meta分析指出本地群落对植物入侵的易感性在不同尺度上可能受到不同因素的驱动,从而导致了“多样性-入侵性”相关关系的尺度依赖性(Tomasetto et al, 2019)。除此之外,围绕“多样性-入侵性”这一问题,目前的研究多侧重于植物多样性

对外来植物入侵的影响, 对地上地下多营养级生物类群在植物多样性抵御生物入侵中的角色和作用认知有限。然而, 德国研究机构最新的研究表明, 提高本地植物多样性能增加土壤中外来植物致病真菌的种类, 进而抑制了外来植物东北柳叶菜(*Epilobium ciliatum*)、黑麦草(*Lolium multiflorum*)、窄叶黄菟(*Senecio inaequidens*)和长柔毛野豌豆(*Vicia villosa*)的生长(Zhang et al, 2020a)。综上, 找到多样性-入侵性关系的一般性规律及其深层机制有望为入侵植物的替代控制和本地群落的生态恢复提供明确的科学指导。

2 外来植物入侵与生物互作

2.1 外来植物入侵与植食性动物互作

外来植物与入侵地植食性天敌互作是影响其定殖与种群扩张的重要因素之一。天敌逃逸假说认为外来植物逃逸了原产地的专食性天敌, 因此在与入侵地的植物竞争中获得优势, 从而成功入侵(Keane & Crawley, 2002)。的确, 许多研究发现入侵地的一些植食性动物偏好取食本地植物, 从而抑制了本地植物的生长, 间接促进了外来植物入侵(Enge et al, 2013; Kalisz et al, 2014)。然而, 越来越多研究发现入侵地一些植食性天敌的采食行为也可能阻抗外来植物入侵(Kempel & Chrobock et al, 2013; Schultz et al, 2017; Zhang et al, 2018; Christianen et al, 2019)。例如, 战争导致莫桑比克戈龙戈萨国家公园大型哺乳动物种群急剧下降, 与此同时入侵灌木大含羞草(*Mimosa pigra*)的种群密度急剧升高; 而随着战后大型哺乳动物的恢复, 大含羞草的丰富度又急剧下降(Guyton et al, 2020)。当然, 也有研究表明入侵地有些植食动物并不影响外来植物的入侵。例如Allen等(2021)发现与本地植物相比, 外来植物虽然经历更强的昆虫采食, 但由于其快速增长的特性, 外来植物仍然能够成为群落的优势物种。尽管入侵地植食动物是否促进外来植物成功入侵尚无定论, 但评判其在植物入侵过程中的具体作用时, 应同时考虑植食动物的偏好性以及外来植物对这些采食行为的相对抗性和耐受性(Maron & Vilà, 2001; Huang et al, 2010; Schaffner et al, 2011)。

地下植食性动物与外来入侵植物的相互作用

在过去10年中日益受到关注。Huang等(2012)发现, 与对地上专食性昆虫的响应类似, 乌柏(*Triadica sebifera*)入侵种群对地下专食性昆虫的抵抗力同样下降; 其重要原因是入侵种群根部抗虫次生代谢物质单宁含量降低(Huang et al, 2014)。此外, 地上和地下生物并不是割裂的, 它们往往可以通过植物的系统诱导反应、植物对资源的重新分配、叶片挥发物和根际分泌物的释放等方式(Tian et al, 2021; Yu et al, 2022)形成复杂且多样的互作关系。因此, 研究地上和地下植食者的相互作用以及入侵植物对地上地下的响应与化学诱导反应是今后的重要方向(Wan et al, 2022)。

2.2 外来植物入侵与微生物互作

外来植物与多种微生物之间存在紧密的相互作用, 这不仅对外来植物生长发育有重要影响, 还会调控外来植物与本地植物的种间竞争(闫静等, 2016; 付伟等, 2017; Mariotte et al, 2018; Zhang X et al, 2021)。菌根真菌在外来植物入侵中的作用近年来得到了关注(Suding et al, 2013; Bunn et al, 2015; Dickie et al, 2017; Chen et al, 2020)。“共生促进”假说(enhanced mutualisms hypothesis)认为, 外来植物在入侵地与当地一些高效的共生真菌形成新的相互作用, 促进其入侵(Reinhart & Callaway, 2006; Baynes et al, 2012; Tian et al, 2021; Sheng et al, 2022; Yu et al, 2022)。例如, 与原产地种群相比, 乌柏与小飞蓬(*Conyza canadensis*)的入侵地种群的菌根真菌寄生率更高、植物生物量更大(Yang et al, 2015; Sheng et al, 2022), 这种更强的“共生促进”关系主要是由根系分泌物中类黄酮的变化驱动的(Tian et al, 2021)。并且随着入侵植物与菌根真菌共生时间的增加, 这种促进效应在入侵性更强的外来植物上体现更为明显(Moyano et al, 2021)。但是, 基于假臭草(*Eupatorium catarium*)和三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)的研究表明, 菌根真菌对外来入侵植物生长的促进作用随土壤磷浓度的升高而减弱(Chen et al, 2020)。除此之外, 菌根真菌对外来植物入侵的作用还可能受菌根真菌来源和种间竞争的影响。例如, Vlk等(2020)发现外来松科入侵植物更加依赖于与其同时引入的菌根真菌, 而外来桉树(*Eucalyptus* spp.)则与入侵地的菌根真菌建立更多的联系。而Waller等(2016)发现菌根真菌不影响单独种植的外来植物黄

矢车菊(*Centaurea solstitialis*)的生长,但显著抑制了与本地植物共同种植的黄矢车菊的生长。综上,准确评估菌根真菌在外来植物入侵过程中的作用需要同时考虑其他多种影响因素的作用。

此外,病原微生物也在外来植物入侵过程中发挥着重要作用。例如,外来植物募集(recruit)的病原微生物会随着入侵时间的增长而增加,增加的这部分病原微生物可能会抑制外来植物自身的生长,进而阻碍其入侵(Callaway et al, 2013; Stricker et al, 2016),也可能通过溢出效应对邻近植物产生抑制,从而促进入侵(Eppinga et al, 2006; Zhang et al, 2020b)。同理,本地植物也会募集一些病原微生物抑制外来植物入侵(Zhang et al, 2020a)。另外,本地植物募集的病原微生物对外来植物的抑制作用通常高于外来植物募集的病原微生物对外来植物的抑制作用(Zhang et al, 2020b),从而导致已经发生外来植物入侵的本地群落更容易被后来的外来植物入侵。综上,尽管病原微生物对外来植物入侵的作用尚无定论,但是其核心机理是病原微生物不对称抑制外来植物与本地植物生长,进而促进或阻碍外来植物的成功入侵。

为了弥补单一物种研究结论普适性差的短板,将更多的物种纳入到统一的研究体系正成为近年来的新趋势。例如,Wei等(2021)通过对来自26种本地植物与27种外来植物根际微生物的分析发现,两者之间根际微生物的多样性差异不显著,表明外来植物入侵后能够迅速与本地微生物产生新的互作关系。尽管植物-微生物互作在外来植物入侵中的作用得到了越来越多的关注,然而已有研究多关注土壤真菌的作用,对土壤细菌与叶际微生物作用的了解非常有限。但是,两者的作用却同样不可忽视。例如, Du等(2022)发现紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)可在根际募集特定的芽孢杆菌类群来提高自身竞争优势; Fang等(2019)则发现紫茎泽兰在叶际会募集更多的亚隔孢壳属(*Didymella*)及镰刀菌属(*Fusarium*)真菌,这些叶际微生物能够延长其种子萌发时间、降低种子萌发率和抑制幼苗生长。

外来植物入侵与植食性动物互作以及外来植物入侵与微生物互作并不是割裂存在的,常常会同时发生(Waller et al, 2020; Allen et al, 2021)。自Bennett(2013)综述并强调了这种复杂多类群互作

对外来植物入侵过程的影响后,该研究方向在近年来也日益受到关注。例如Kempel和Nater等(2013)发现菌根真菌可以影响入侵植物对地上植食性昆虫的组成抗性和诱导抗性,但是这种影响具有物种特异性; Lu等(2018)发现土壤致病真菌多样性以及侵染本地植物莲子草的土壤根结线虫随纬度上升呈下降趋势,而侵染入侵植物空心莲子草的土壤根结线虫则无明显的纬度梯度变化;受不同维度带土壤生物影响,本地和入侵植物的生长表现及其对植食性昆虫莲草直胸跳甲(*Agasicles hygrophila*)的影响沿纬度梯度变化格局也不同; Gao等(2022)发现植食性昆虫莲草直胸跳甲取食能够改变入侵植物空心莲子草的根际微生物组结构,这种改变延长了其对本地植物莲子草的土壤负反馈效应,同时提高了空心莲子草后代的抗虫水平。综上,整合研究不同生物类群在外来植物入侵中的作用是生物入侵生态学研究的一个新的生长点,将为生物入侵机制的解析提供更多视角。

3 外来植物入侵与环境变化

3.1 环境变化的直接影响

全球气候变化,包括气候变暖、大气CO₂浓度上升、大气氮沉降、极端气候事件频发等,将直接影响外来植物入侵的进程。两项Meta分析结果表明增温与CO₂浓度上升会促进外来植物入侵(Liu et al, 2017),并且这种促进效应在水生系统更加明显(Sorte et al, 2013)。增温(Haeuser et al, 2017, 2019)与大气CO₂浓度上升(Blumenthal et al, 2013; Mozdzer & Caplan, 2018)驱动外来植物入侵的现象也不断被证实。一项基于全球13个国家64片草地的养分添加实验发现,养分增加显著提高了外来植物优势度(Seabloom et al, 2015)。同样,水分和光照等资源的增加也可能加速外来植物的入侵过程(Davidson et al, 2011; Sorte et al, 2013)。最新的研究暗示城市化进程中路灯建设引起的夜间光污染促进了一些外来植物的入侵(Speißer et al, 2021; Liu YJ et al, 2022; Murphy et al, 2022)。另外,与单一的光照或养分增加相比,光照与养分同时增加更能加剧外来入侵植物对本地植物的竞争排斥(Zhang et al, 2022)。因此, Richards等(2006)指出许多外来入侵植物在应对生存条件变优越、资源增加的环境变化时

更具优势,而引起环境胁迫的变化则可能使其处于劣势,即“专家型策略”(master of some)。最新的研究显示干旱(Copeland et al, 2016; Liu et al, 2017; Valliere et al, 2019)与臭氧胁迫(Wang LC et al, 2022)确实对外来植物的成功入侵起到一定的阻碍作用。由于环境变化的复杂性,更多的研究需要聚焦到那些尚未被反复论证的环境变化类型(如夜晚灯光、臭氧浓度上升、微塑料污染等)或多类型资源耦合(如氨水交互、多环境因子叠加等)对外来植物入侵的影响。

除环境变量的稳态变化(即平均值差异),环境变量的非稳态变化(即环境变异率差异)也会影响外来植物的入侵过程。“资源波动”假说认为:资源波动引起的入侵生境可利用性资源的增加可以促进外来植物成功入侵本地群落(Davis et al, 2000)。尽管该假说在2000年就被提出,但对资源脉冲效应的关注度仅在最近10年才得到明显提升(Parepa et al, 2013; Liu & van Kleunen, 2017; Tao et al, 2021; Li YJ et al, 2022)。其中最具代表性的是Parepa等(2013)针对欧洲入侵植物日本虎杖(*Fallopia japonica*)进行的研究,他们发现与时间尺度上恒定的养分添加模式相比,时间尺度上的养分波动显著提高了日本虎杖在本地群落中的优势度。此后,国内外诸多学者也分别从不同角度验证了该假说(Koerner et al, 2015; Liu & van Kleunen, 2017; Zheng et al, 2020; Tao et al, 2021)。但是,这些研究大多停留在现象验证阶段,对于资源波动促进外来植物入侵的内在机制与适用条件尚需进一步挖掘。比本地植物更高的资源获取速率或/和资源利用效率可能是外来入侵植物更加受益于资源波动的直接原因(Davis et al, 2000; Parepa et al, 2013; 秦文超等, 2021),但是到目前为止,这并没有得到明确的实验验证,稳定性碳、氮、氧等同位素标记技术的应用将有助于进一步揭示这些内在机制。

3.2 环境变化的间接影响

除直接影响外,环境变化还会通过其他营养级类群间接影响外来植物的入侵过程。例如,最新的多物种实验表明地上采食昆虫以及土壤微生物均能够调控养分波动对外来植物入侵的促进作用(Zhang et al, 2020a; Li YJ et al, 2022)。这也解释了为什么个别研究发现资源波动不影响(Frevola &

Hovick, 2019; Shi et al, 2021)甚至抑制外来植物入侵(Liu et al, 2018),因为资源波动对植物入侵的影响可能会同时受到其他因素的调控。又如,另一项多物种实验发现中型土壤动物的存在会减弱水分增加对植物入侵的促进效应(Jin et al, 2022)。

不仅如此,其他营养级生物还可以调控气候变暖对外来植物入侵的影响。以恶性入侵植物空心莲子草为例,气候变暖使得其沿纬度的扩散速率高于天敌昆虫莲草直胸跳甲,进而加剧了该植物在高纬度区域的“天敌逃逸”(Lu et al, 2013);气候变暖也改变了本地同属植物莲子草的生活史,加剧了莲草直胸跳甲对高纬度区域莲子草的取食危害,进而增强了该天敌昆虫的生物防治“非靶标效应”(Lu et al, 2015);气候变暖还提升了空心莲子草-莲子草混发群落中空心莲子草种群的天敌昆虫发生量,使得当生防天敌存在时,变暖可驱使空心莲子草优势群落向本地莲子草优势群落转变(Lu et al, 2016)。综上,因为其他营养级生物与外来/本地植物之间存在复杂的互作关系(如共生、寄生、取食等),进一步解析其他营养级生物在外来植物与本地植物资源竞争过程的调控机制正成为该领域新的生长点。

4 外来植物入侵对本地生态系统的影响

4.1 外来植物入侵对本地群落演替的影响

外来植物入侵是一个长期和动态的过程。在一种外来植物入侵过程中,通常伴随着其他外来和本地植物的定殖、替代和丧失过程,进而会对群落结构和演替进程产生深远影响。关于植物入侵如何影响本地群落动态和演替进程,存在着截然相反的观点。一种观点认为,外来入侵植物是群落动态变化的“过客”(passengers),尽管其会在干扰或环境变化中获益,进而抑制本地植物的生长、减缓本地群落的更新和恢复进程,但其危害程度会随着时间逐渐衰减,群落最终还是向着由本地植物主导的自然群落发展(Bauer, 2012)。另一种观点则认为,外来入侵植物是群落动态变化的“主导者”(drivers),驱动着群落发展的方向,最终实现外来植物和本地植物的长期稳定共存,并形成与本地群落截然不同的新型群落(novel community)或新型生态系统(novel ecosystem, Richardson & Gaertner, 2013)。这一争论在近些年引起了生态学家的广泛关注,使得

植物入侵的长期影响成为入侵生态学研究热点问题。2017年, *Journal of Ecology*发表了关于“Long-Term Dynamics and Impacts of Plant Invasions”的专刊, 从多个角度揭示了植物入侵的长期和动态影响的复杂性(D’Antonio & Flory, 2017)。

大部分关于植物入侵的研究聚焦于较短的时间尺度, 仅有不到8%的研究其时间跨度超过4年(Stricker et al, 2015), 长期实验的缺乏是限制该领域发展的关键瓶颈(D’Antonio & Flory, 2017)。以美国Buel-Small演替实验为代表的长期连续观测研究为解析植物入侵的长期影响提供了契机。通过分析该农业弃耕地近60年演替进程中外来植物入侵和本地植物丧失的动态变化, Li等(2015)发现和本地植物亲缘关系近的外来植物更容易入侵成功并成为优势物种, 此外, 在这些物种成功入侵之后, 会对其近缘的本地物种产生更大的危害, 甚至造成其局部灭绝, 形成外来植物与其远缘本地植物共存的现象。在演替早期, 群落中外来植物占据主导地位; 但是随着演替的深入, 外来植物的种类及其丰度均逐渐下降; 在经历了近60年的次生演替之后, 群落中本地乔木逐渐占据主导地位(Meiners et al, 2015; Li et al, 2016)。在物种水平上, 外来植物和本地植物在功能性状上差异不明显, 但是在群落水平上, 本地植物群落相比外来植物群落通常具有更高的叶碳和更低的叶氮含量, 这可能是本地植物在演替后期占据优势的重要原因(Duffin et al, 2019)。相比外来物种, 本地物种在演替进程中正相互作用的频率和强度都更高, 进而抑制群落中已有外来种对其他外来种的促进作用, 这可能是外来物种随着演替逐渐衰退的重要原因(Yin et al, 2022)。今后, 基于与Buel-Small演替实验类似的长期实验平台, 论证不同入侵植物和不同生境中植物入侵长期影响差异的来源, 解析外来植物与本地植物长期互动中的进化过程, 揭示外来植物入侵后对本地群落长期的遗留效应(legacy effects), 将有利于阐释目前复杂的研究结果, 揭示外来植物入侵影响群落演替的驱动机制。

4.2 外来植物入侵对传粉网络的影响

外来植物入侵不仅直接影响群落结构, 还会通过打破本地植物及其传粉者之间(尤其是特化的传粉系统)长期进化形成的稳定互作关系而间接影响本地植物群落结构及动态。例如, 一些具有更多花

报酬、更大花展示的外来入侵植物会竞争本地植物传粉昆虫, 从而增强本地植物的花粉限制并降低了其在群落中的适合度(Charlebois & Sargent, 2017; Parra-Tabla et al, 2021)。其中, 具有泛化传粉系统的外来植物入侵对本地群落传粉的影响尤为强烈。Parra-Tabla等(2019)在墨西哥尤卡坦(Yucatán)半岛北部滨海沙丘生态系统的研究显示入侵植物三叶鬼针草能够抢占整个群落60%的传粉者。然而, 因与本地传粉者的强大的互作能力(即与多种传粉者互作), 外来植物入侵后可能成为植物-传粉者网络的核心物种(hub species role), 对传粉网络的嵌套性(nestedness)、连通度(connectance)和稳健性(robustness)等可能无显著影响(Bartomeus et al, 2008; Stouffer et al, 2014; Parra-Tabla et al, 2019; Corcos et al, 2020)。目前, 外来植物入侵对传粉影响的研究主要关注对传粉者的访问频率、传粉网络结构相关参数(如嵌套性、连通度、稳健性等表征)的影响, 这些现象描述并不能揭示植物入侵如何跨营养级影响植物群落过程与构建机制。传粉介导的植物入侵在群落结构变化中的长期潜在效应逐渐获得关注, 相关研究成果有助于授粉媒介的保护与可持续利用(Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021)。

4.3 外来植物入侵对生态系统营养结构的影响

外来植物入侵在一定时期内会剧烈改变本地群落组成, 尤其是导致本地植物群落(即生态系统生产者)组成发生显著变化。一个稳定的生态系统拥有独特的本地物种组成结构, 当系统的本地生产者比例降低之后, 整个系统的营养结构和环境特征也将随之改变。有赖于生产者的其他营养级生物的组成及多度都会因此而变化, 这些变化通常会形成更强烈的、有利于外来植物成功入侵的“正反馈”效应, 从而引起生物多样性及生态系统功能的持续恶化(Zhang P et al, 2019)。一个最典型的案例是, 入侵植物互花米草传入我国滨海湿地以来, 通过直接的竞争力优势(Liu WW et al, 2020; Qiu et al, 2020; Xu et al, 2022b), 以及植食动物(Xu et al, 2022a)和致病微生物(Li et al, 2014)等介导的间接影响, 显著改变了我国南方红树林和中、北部盐沼生态系统的植物群落组成与结构(Wang et al, 2019; Ren et al, 2021), 导致依赖于本地生产者为营养源或栖息生境的昆虫(Sun KK et al, 2020)、土壤生物(Zhang YZ et al,

2019)与鸟类(Ma et al, 2014)等生物类群的多样性或生物学特征发生明显变化; 这些变化又通过物理环境变化的叠加影响(Qiu et al, 2020)显著改变了湿地生态系统过程, 最终影响了我国滨海湿地生态系统的能量流动和物质循环等功能(Ju et al, 2017; Wang et al, 2019; Ren et al, 2021)。

5 本地植物入侵

全球气候变化正导致许多植物的自然分布区正在向两极和高海拔地区扩张(Alexander et al, 2015)。对于这些快速实现自然分布区扩张而又成功占据新生境的植物(range expander), 在新分布区内往往逃离了原分布区地上以及地下天敌对其的控制(Wilschut et al, 2019), 不仅能够改变其新占据生境的植物群落组成(Alexander et al, 2015)和地上昆虫群落(Bezemer et al, 2014), 还可以改变这些区域的土壤线虫群落(Wilschut et al, 2016)和微生物群落(Ramirez et al, 2019)组成, 进而影响植物与土壤群落之间的反馈效应(Koorem et al, 2020; Yang et al, 2022), 改变生态系统功能(Manrubia et al, 2019; Yang et al, 2022)。因为这些物种扩张生境进入新分布区的过程与外来植物入侵本地生态系统过程具有相似性(Alpert et al, 2000; Pauchard et al, 2016), 因此也逐渐被归于广义的植物入侵研究范畴: 即本地植物入侵(Alpert et al, 2000)或“新本地植物”(neonative) (Essl et al, 2019)。在全球环境变化不断加剧的情景下, 这些本地植物分布快速扩张的机理及影响研究也被逐渐重视起来, 成为植物入侵生态学研究的一个前沿问题(Alexander et al, 2015)。因此, 将外来植物入侵生态学的理论与方法应用到本地植物入侵研究体系形成类比研究, 对系统深入解析广义的植物入侵过程及机制具有重要意义。

6 组学技术在入侵生态学中的应用

近10年来, 入侵生态学研究正从表现现象描述进入到深层分子机制探究阶段。越来越多的研究者将基因组学、转录组学、蛋白质组、代谢组学、微生物组学等方法运用到外来植物入侵生态学研究中。例如, 通过比较基因组学分析原产地种群和入侵地种群的遗传差异, 发现入侵植物豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)的成功入侵得益于多次引种导致了较

高的种群遗传多样性(van Boheemen et al, 2017)。与豚草相似, 互花米草的成功入侵也受益于多次引种过程, 促进了其在入侵地形成杂交种群和快速进化, 进而成功入侵(Qiao et al, 2019; Liu WW et al, 2020); 而表观基因组学分析则显示, 互花米草的DNA甲基化与土壤石油污染存在显著的关联, 呈现出在强环境扰动中的适应性, 加剧入侵(Robertson et al, 2017; Alvarez et al, 2018)。但利用转录组学、蛋白质组学和代谢组学等单一方法, 或整合多组学手段进行外来植物入侵机制研究的案例仍较少(Maroli et al, 2018; Li et al, 2020; Mounger et al, 2021)。无疑, 借助多组学大数据的多维尺度整合手段, 可以更加全面深入地解析外来植物入侵性状的成因, 探究不同环境中入侵植物的适应性进化机制, 从而理解入侵植物基因型到表型之间的“黑箱”过程。例如, 在最新的案例研究中, Liu B等(2020)发现薇甘菊(*Mikania micrantha*)由于一次近期的全基因组二倍化和大量的片段复制事件, 其光合作用光反应与暗反应、氮磷钾的代谢和运输等基因家族发生了显著扩张, 可在白天和夜晚分别利用不同的光合途径进行CO₂的固定, 充足的碳水化合物导致了它的快速生长特性; 同时, 薇甘菊还可以通过自身的化感物质有效地富集固氮菌和氨化细菌, 加速了根际土壤的养分循环, 为其快速生长提供充足的养分。该研究利用比较基因组学、代谢组学、转录组学和土壤宏基因组学技术, 从薇甘菊的光合作用、化感物质、与土壤微生物互作等方面揭示了其快速生长和环境适应的分子机制。Sun Y等(2020, 2022)通过基因组、代谢组和表型组的多组学整合分析, 证明在入侵地气候条件下, 入侵植物后代在提高天敌防御的同时它们的生长受到抑制, 说明其在防御性和入侵性上存在明确的权衡关系; 而气候变暖情景下, 入侵植物豚草通过遗传变异提高了后代的生长性状, 同时其后代的天敌防御能力也得到了显著地提升, 阐明了入侵植物豚草建立了新型的天敌防御策略和入侵性状间的同步关系, 该研究系统揭示了气候变暖下入侵植物豚草的生物防治效果减弱的潜在分子遗传机制及其代谢可塑性机理。

7 结论与展望

过去10年里, 国内外围绕决定外来植物成功入

侵的生物学特性, 本地群落可入侵性, 外来植物在其入侵地形成的植物-生物互作、植物-环境互作关系, 以及外来植物入侵对本地物种、种群、群落与生态系统的影响等方面开展了大量研究, 并取得了长足进步。这些发现进一步阐释了植物入侵机制、揭示了植物入侵效应。尽管其中大部分研究聚焦特定物种在局域尺度上(如群落尺度)的单一生物入侵机制理论的验证与发展, 但是这些研究正越来越明朗的呈现出以下趋势:

(1) 研究对象: 从聚焦单一物种扩展到多物种比较。尽管近10年很多研究仍集中于单一物种的入侵机制探索, 但是越来越多的研究将更多的物种纳入其研究体系。由于近缘种的形态与遗传学特性比较相似, 这些研究多对外来入侵植物与其本地近缘种的功能性状差异及其对环境变化的响应规律进行比较, 这将更有助于归纳分析植物入侵机制(Bunn et al, 2015; Liu & van Kleunen, 2017; Liu MC et al, 2022; Yu et al, 2022)。

(2) 研究地理范围: 从局域(local)到纬度梯度变化。局域条件下环境异质性小造成研究结果的解释度有限。因此, 拓展地理尺度是植物入侵生态学研究的必然趋势。近年来, 众多学者在比较研究外来入侵植物与本地植物功能性状的纬度格局, 及其在纬度梯度上对生物与非生物因子的响应和适应——特别是外来入侵植物-天敌互作演化方面——获得了诸多重要进展(Bhattarai et al, 2017; Lu et al, 2018; Gao et al, 2021; Liu et al, 2021)。










(3) 入侵机制理论: 从验证单一理论到综合阐释多个假说。外来植物入侵是一个极为复杂的生物与生物、生物与环境相互作用的生物地理变化过程。因此, 任何一个从单一的生物(如天敌逃逸假说)或非生物角度(如资源波动假说)提出的植物入侵理论都有其局限性。与以往聚焦单一的植物入侵机制理论研究相比, 近年来研究者开始逐渐在同一研究内容中, 综合多个假说阐释植物入侵机制(Qin et al, 2013; Zheng et al, 2015; Inderjit et al, 2021; Li YJ et al, 2022), 以期更为系统地解释决定外来植物成功入侵的关键因素。

入侵生态学研究涉及多个学科的基础理论, 面临巨大的挑战, 在很多方面仍存在争议, 充分阐释植物入侵机制、入侵过程与生态学效应, 离不开多学

科理论和技术的交叉融合。另外, 拓展国际合作, 在全球尺度上综合多个生物(植物、植食性动物/昆虫、病原微生物和土壤微生物等)和非生物(气候、土壤等)因子开展比较研究, 也将有助于揭示植物入侵机制和效应的全貌, 为有效制定预防和管理植物入侵的技术和对策提供科学和系统的理论指导。

致谢: 卢稷楠、金慧霏、易佳慧、沈常超、秦文超、陈鹏东、聂保国、单利平、侯盟参与了本文文献搜集等工作, 在此一并致谢。

ORCID

刘艳杰  <https://orcid.org/0000-0003-3948-1246>
黄伟  <https://orcid.org/0000-0003-3760-6084>
杨强  <https://orcid.org/0000-0002-8238-3150>
郑玉龙  <https://orcid.org/0000-0003-1416-2062>
黎绍鹏  <https://orcid.org/0000-0002-1730-3433>
吴昊  <https://orcid.org/0000-0002-2424-331X>
鞠瑞亭  <https://orcid.org/0000-0001-9265-8245>
孙燕  <https://orcid.org/0000-0002-6439-266X>
丁建清  <https://orcid.org/0000-0002-7399-7388>

参考文献

- Alexander JM, Diez JM, Levine JM (2015) Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, 525, 515–518.
- Allen WJ, Waller LP, Barratt BIP, Dickie IA, Tylianakis JM (2021) Exotic plants accumulate and share herbivores yet dominate communities via rapid growth. *Nature Communications*, 12, 2696.
- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52–66.
- Alvarez M, Ferreira de Carvalho J, Salmon A, Ainouche ML, Cavé-Radet A, El Amrani A, Foster TE, Moyer S, Richards CL (2018) Transcriptome response of the foundation plant *Spartina alterniflora* to the deepwater horizon oil spill. *Molecular Ecology*, 27, 2986–3000.
- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L (2008) Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia*, 155, 761–770.
- Bauer JT (2012) Invasive species: “Back-seat drivers” of ecosystem change? *Biological Invasions*, 14, 1295–1304.
- Baynes M, Newcombe G, Dixon L, Castlebury L, O'Donnell K (2012) A novel plant-fungal mutualism associated with fire. *Fungal Biology*, 116, 133–144.
- Bennett AE (2013) Can plant-microbe-insect interactions enhance or inhibit the spread of invasive species? *Functional*

- Ecology, 27, 661–671.
- Bezemer TM, Harvey JA, Cronin JT (2014) Response of native insect communities to invasive plants. *Annual Review of Entomology*, 59, 119–141.
- Bhattarai GP, Meyerson LA, Anderson J, Cummings D, Allen WJ, Cronin JT (2017) Biogeography of a plant invasion: Genetic variation and plasticity in latitudinal clines for traits related to herbivory. *Ecological Monographs*, 87, 57–75.
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887–889.
- Blumenthal DM, Resco V, Morgan JA, Williams DG, Lecain DR, Hardy EM, Pendall E, Bladyka E (2013) Invasive forb benefits from water savings by native plants and carbon fertilization under elevated CO₂ and warming. *New Phytologist*, 200, 1156–1165.
- Bunn RA, Ramsey PW, Lekberg Y (2015) Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology*, 103, 1547–1556.
- Callaway RM, Montesinos D, Williams K, Maron JL (2013) Native congeners provide biotic resistance to invasive *Potentilla* through soil biota. *Ecology*, 94, 1223–1229.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 436–443.
- Charlebois JA, Sargent RD (2017) No consistent pollinator-mediated impacts of alien plants on natives. *Ecology Letters*, 20, 1479–1490.
- Chen EJ, Liao HX, Chen BM, Peng SL (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi are a double-edged sword in plant invasion controlled by phosphorus concentration. *New Phytologist*, 226, 295–300.
- Christianen M, Smulders F, Engel MS, Nava M, Willis S, Debrot A, Palsbøll P, Vonk J, Becking L (2019) Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. *Journal of Ecology*, 107, 45–57.
- Copeland SM, Harrison SP, Latimer AM, Damschen EI, Eskelinen AM, Fernandez-Going B, Spasojevic MJ, Anacker BL, Thorne JH (2016) Ecological effects of extreme drought on Californian herbaceous plant communities. *Ecological Monographs*, 86, 295–311.
- Corcos D, Cappellari A, Mei M, Paniccia D, Cerretti P, Marini L (2020) Contrasting effects of exotic plant invasions and managed honeybees on plant–flower visitor interactions. *Diversity and Distributions*, 26, 1397–1408.
- Courchamp F, Fournier A, Bellard C, Bertelsmeier C, Bonnaud E, Jeschke JM, Russell JC (2017) Invasion biology: Specific problems and possible solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 13–22.
- Cummings JA, Parker IM, Gilbert GS (2012) Allelopathy: A tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecology*, 213, 1975–1989.
- D’Antonio C, Flory SL (2017) Long-term dynamics and impacts of plant invasions. *Journal of Ecology*, 105, 1459–1461.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14, 419–431.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528–534.
- Diagne C, Leroy B, Vaissière AC, Gozlan RE, Roiz D, Jarić I, Salles JM, Bradshaw CJA, Courchamp F (2021) High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592, 571–576.
- Dickie IA, Bufford JL, Cobb RC, Desprez-Loustau ML, Grelet G, Hulme PE, Klironomos J, Makiola A, Nuñez MA, Pringle A, Thrall PH, Tourtellot SG, Waller L, Williams NM (2017) The emerging science of linked plant–fungal invasions. *New Phytologist*, 215, 1314–1332.
- Du EW, Chen YP, Li YH, Sun ZX, Gui FR (2022) Rhizospheric *Bacillus*-facilitated effects on the growth and competitive ability of the invasive plant *Ageratina adenophora*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 882255.
- Duffin KI, Li SP, Meiners SJ (2019) Species pools and differential performance generate variation in leaf nutrients between native and exotic species in succession. *Journal of Ecology*, 107, 595–605.
- Dyderski MK, Jagodziński AM (2019) Functional traits of acquisitive invasive woody species differ from conservative invasive and native species. *NeoBiota*, 41, 91–113.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Enge S, Nylund GM, Pavia H (2013) Native generalist herbivores promote invasion of a chemically defended seaweed via refuge-mediated apparent competition. *Ecology Letters*, 16, 487–492.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van der Putten WH (2006) Accumulation of local pathogens: A new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114, 168–176.
- Essl F, Dullinger S, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Katsanevakis S, Kühn I, Lenzner B, Pauchard A, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Seebens H, van Kleunen M, van der Putten WH, Vilà M, Bacher S (2019) A conceptual framework for range-expanding species that track human-induced environmental change. *BioScience*, 69, 908–919.
- Fang K, Chen L, Zhou J, Yang ZP, Dong XF, Zhang HB (2019) Plant–soil–foliage feedbacks on seed germination and seedling growth of the invasive plant *Ageratina adenophora*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20191520.
- Faulkner KT, Robertson MP, Wilson J (2020) Stronger

- regional biosecurity is essential to prevent hundreds of harmful biological invasions. *Global Change Biology*, 26, 2449–2462.
- Feng YH, Fouqueray TD, van Kleunen M (2019) Linking Darwin's naturalisation hypothesis and Elton's diversity-invasibility hypothesis in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 107, 794–805.
- Feng YH, van Kleunen M (2016) Phylogenetic and functional mechanisms of direct and indirect interactions among alien and native plants. *Journal of Ecology*, 104, 1136–1148.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li YP, Zheng YL (2009) Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 1853–1856.
- Feng YL, Li YP, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit (2011) A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: A potential mechanism for the evolution of increased competitive ability. *Journal of Ecology*, 99, 1116–1123.
- Frevola DM, Hovick SM (2019) The independent effects of nutrient enrichment and pulsed nutrient delivery on a common wetland invader and its native conspecific. *Oecologia*, 191, 447–460.
- Fu W, Wang N, Pang F, Huang YL, Wu J, Qi SS, Dai ZC, Du DL (2017) Soil microbiota and plant invasions: Current and future. *Biodiversity Science*, 25, 1295–1302. (in Chinese with English abstract) [付伟, 王宁, 庞芳, 黄玉龙, 吴俊, 祁珊珊, 戴志聪, 杜道林 (2017) 土壤微生物与植物入侵: 研究现状与展望. *生物多样性*, 25, 1295–1302.]
- Gao LL, Wei CQ, He YF, Tang XF, Chen W, Xu H, Wu YQ, Wilschut RA, Lu X (2022) Aboveground herbivory can promote exotic plant invasion through intra- and interspecific aboveground–belowground interactions. *New Phytologist*, doi: 10.1111/nph.18520.
- Gao LL, Wei CQ, Xu H, Liu XY, Siemann E, Lu XM (2021) Latitudinal variation in the diversity and composition of various organisms associated with an exotic plant: The role of climate and plant invasion. *New Phytologist*, 231, 1559–1569.
- Guyton JA, Pansu J, Hutchinson MC, Kartzinel TR, Potter AB, Coverdale TC, Daskin JH, da Conceição AG, Peel MJS, Stalmans ME, Pringle RM (2020) Trophic rewilding revives biotic resistance to shrub invasion. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 712–724.
- Haeuser E, Dawson W, van Kleunen M (2017) The effects of climate warming and disturbance on the colonization potential of ornamental alien plant species. *Journal of Ecology*, 105, 1698–1708.
- Haeuser E, Dawson W, van Kleunen M (2019) Introduced garden plants are strong competitors of native and alien residents under simulated climate change. *Journal of Ecology*, 107, 1328–1342.
- Heckman RW, Halliday FW, Mitchell CE (2019) A growth-defense trade-off is general across native and exotic grasses. *Oecologia*, 191, 609–620.
- Hierro JL, Callaway RM (2021) The ecological importance of allelopathy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 52, 25–45.
- Huang W, Carrillo J, Ding JQ, Siemann E (2012) Invader partitions ecological and evolutionary responses to above- and belowground herbivory. *Ecology*, 93, 2343–2352.
- Huang W, Siemann E, Wheeler GS, Zou JW, Carrillo J, Ding JQ (2010) Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, 98, 1157–1167.
- Huang W, Siemann E, Xiao L, Yang XF, Ding JQ (2014) Species-specific defence responses facilitate conspecifics and inhibit heterospecifics in above–belowground herbivore interactions. *Nature Communications*, 5, 4851.
- Inderjit, Callaway RM, Meron E (2021) Belowground feedbacks as drivers of spatial self-organization and community assembly. *Physics of Life Reviews*, 38, 1–24.
- Jauni M, Hyvönen T (2012) Positive diversity–invasibility relationships across multiple scales in Finnish agricultural habitats. *Biological Invasions*, 14, 1379–1391.
- Jeschke JM (2014) General hypotheses in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 20, 1229–1234.
- Jin HF, Chang L, van Kleunen M, Liu YJ (2022) Soil mesofauna may buffer the negative effects of drought on alien plant invasion. *Journal of Ecology*, 110, 2332–2342.
- Ju RT, Li H, Shang L, Qiu SY, Li J, Nie M, Li B (2017) Saltmarsh cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel. In: *Biological Invasions and Its Management in China* (eds Wan FH, Jiang MX, Zhan AB), pp. 181–188. Springer, Singapore.
- Ju RT, Li H, Shih CJ, Li B (2012) Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity Science*, 20, 581–611. (in Chinese with English abstract) [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博 (2012) 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 20, 581–611.]
- Kalisz S, Kivlin SN, Bialic-Murphy L (2021) Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biological Invasions*, 23, 367–371.
- Kalisz S, Spigler RB, Horvitz CC (2014) In a long-term experimental demography study, excluding ungulates reversed invader's explosive population growth rate and restored natives. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 4501–4506.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164–170.
- Kempel A, Chrobock T, Fischer M, Rohr RP, van Kleunen M (2013) Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien

- species. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 110, 12727–12732.
- Kempel A, Nater P, Fischer M, van Kleunen M (2013) Plant–microbe–herbivore interactions in invasive and non-invasive alien plant species. *Functional Ecology*, 27, 498–508.
- Koerner SE, Avolio ML, Chang CC, Gray J, Hoover DL, Smith MD (2015) Invasibility of a mesic grassland depends on the time-scale of fluctuating resources. *Journal of Ecology*, 103, 1538–1546.
- Koorem K, Snoek BL, Bloem J, Geisen S, Kostenko O, Manrubia M, Ramirez KS, Weser C, Wilschut RA, van der Putten WH (2020) Community-level interactions between plants and soil biota during range expansion. *Journal of Ecology*, 108, 1860–1873.
- Lei YB, Xiao HF, Feng YL (2010) Impacts of alien plant invasions on biodiversity and evolutionary responses of native species. *Biodiversity Science*, 18, 620. (in Chinese with English abstract) [类延宝, 肖海峰, 冯玉龙 (2010) 外来植物入侵对生物多样性的影响及本地生物的进化响应. *生物多样性*, 18, 622–630.]
- Levine JM, D’Antonio C (1999) Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87, 15–26.
- Li H, Zhang XM, Zheng RS, Li X, Elmer WH, Wolfe LM, Li B (2014) Indirect effects of non-native *Spartina alterniflora* and its fungal pathogen (*Fusarium palustre*) on native saltmarsh plants in China. *Journal of Ecology*, 102, 1112–1119.
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Shu HY, Li JT, Shu WS (2015) The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin’s naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18, 1285–1292.
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Pu ZC, Fukami T, Jiang L (2016) Convergence and divergence in a long-term old-field succession: The importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, 19, 1101–1109.
- Li SP, Jia P, Fan SY, Wu YT, Liu X, Meng YN, Li Y, Shu WS, Li JT, Jiang L (2022) Functional traits explain the consistent resistance of biodiversity to plant invasion under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 25, 778–789.
- Li WT, Zheng YT, Wang RF (2022) Extension of the EICA hypothesis for invasive *Chromolaena odorata*. *Acta Oecologica*, 114, 10383.
- Li YJ, Gao YZ, van Kleunen M, Liu YJ (2022) Herbivory may mediate the effects of nutrients on the dominance of alien plants. *Functional Ecology*, 36, 1292–1302.
- Li ZY, Xu CC, Wang JB (2020) Integrated physiological, transcriptomic and proteomic analyses revealed molecular mechanism for salt resistance in *Solidago canadensis* L. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104211.
- Liu B, Yan J, Li WH, Yin LJ, Li P, Yu HX, Xing LS, Cai ML, Wang HC, Zhao MX, Zheng J, Sun F, Wang ZZ, Jiang ZY, Ou QJ, Li SB, Qu L, Zhang QL, Zheng YP, Qiao X, Xi Y, Zhang Y, Jiang F, Huang C, Liu CH, Ren YW, Wang S, Liu HW, Guo JY, Wang HH, Dong H, Peng CL, Qian WQ, Fan W, Wan FH (2020) *Mikania micrantha* genome provides insights into the molecular mechanism of rapid growth. *Nature Communications*, 11, 340.
- Liu J, Li JM, Yu H, He WM, Yu FH, Sang WG, Liu GF, Dong M (2010) The relationship between functional traits and invasiveness of alien plants. *Biodiversity Science*, 18, 569–576. (in Chinese with English abstract) [刘建, 李钧敏, 余华, 何维明, 于飞海, 桑卫国, 刘国方, 董鸣 (2010) 植物功能性状与外来植物入侵. *生物多样性*, 18, 569–576.]
- Liu M, Pan YF, Pan XY, Sosa A, Blumenthal DM, van Kleunen M, Li B (2021) Plant invasion alters latitudinal pattern of plant-defense syndromes. *Ecology*, 102, e03511.
- Liu MC, Dong TF, Feng WW, Qu B, Kong DL, van Kleunen M, Feng YL (2022) Leaf trait differences between 97 pairs of invasive and native plants across China: Effects of identities of both the invasive and native species. *NeoBiota*, 71, 1–22.
- Liu WW, Zhang YH, Chen XC, Maung-Douglass K, Strong DR, Pennings SC (2020) Contrasting plant adaptation strategies to latitude in the native and invasive range of *Spartina alterniflora*. *New Phytologist*, 226, 623–634.
- Liu YJ, Oduor AMO, Zhang Z, Manea A, Tooth IM, Leishman MR, Xu XL, van Kleunen M (2017) Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? *Global Change Biology*, 23, 3363–3370.
- Liu YJ, Speißer B, Knop E, van Kleunen M (2022) The Matthew effect: Common species become more common and rare ones become more rare in response to artificial light at night. *Global Change Biology*, 28, 3674–3682.
- Liu YJ, van Kleunen M (2017) Responses of common and rare aliens and natives to nutrient availability and fluctuations. *Journal of Ecology*, 105, 1111–1122.
- Liu YJ, Zhang XQ, van Kleunen M (2018) Increases and fluctuations in nutrient availability do not promote dominance of alien plants in synthetic communities of common natives. *Functional Ecology*, 32, 2594–2604.
- Lu XM, He MY, Ding JQ, Siemann E (2018) Latitudinal variation in soil biota: Testing the biotic interaction hypothesis with an invasive plant and a native congener. *The ISME Journal*, 12, 2811–2822.
- Lu XM, Siemann E, He MY, Wei H, Shao X, Ding JQ (2016) Warming benefits a native species competing with an invasive congener in the presence of a biocontrol beetle. *New Phytologist*, 211, 1371–1381.
- Lu XM, Siemann E, Shao X, Wei H, Ding JQ (2013) Climate warming affects biological invasions by shifting interactions of plants and herbivores. *Global Change Biology*, 19, 2339–2347.
- Lu XM, Siemann E, Wei H, Shao X, Ding JQ (2015) Effects of

- warming and nitrogen on above- and below-ground herbivory of an exotic invasive plant and its native congener. *Biological Invasions*, 17, 2881–2892.
- Ma ZJ, Gan XJ, Choi CY, Li B (2014) Effects of invasive cordgrass on presence of marsh grassbird in an area where it is not native. *Conservation Biology*, 28, 150–158.
- Malecore EM, Dawson W, Kempel A, Müller G, van Kleunen M (2019) Nonlinear effects of phylogenetic distance on early-stage establishment of experimentally introduced plants in grassland communities. *Journal of Ecology*, 107, 781–793.
- Manrubia M, van der Putten WH, Weser C, Ten Hooven FC, Martens H, Brinkman EP, Geisen S, Ramirez KS, Veen GFC (2019) Soil functional responses to drought under range-expanding and native plant communities. *Functional Ecology*, 33, 2402–2416.
- Mariotte P, Mehrabi Z, Bezemer TM, de Deyn GB, Kulmatiski A, Drigo B, Veen GF, van der Heijden MGA, Kardol P (2018) Plant-soil feedback: Bridging natural and agricultural sciences. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 129–142.
- Maroli AS, Gaines TA, Foley ME, Duke SO, Dođramacı M, Anderson JV, Horvath DP, Chao WS, Tharayil N (2018) Omics in weed science: A perspective from genomics, transcriptomics, and metabolomics approaches. *Weed Science*, 66, 681–695.
- Maron JL, Vilà M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95, 361–373.
- Mathakutha R, Steyn C, le Roux PC, Blom IJ, Chown SL, Daru BH, Ripley BS, Louw A, Greve M (2019) Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *Journal of Vegetation Science*, 30, 994–1006.
- Meiners SJ, Pickett ST, Cadenasso ML (2015) *An Integrative Approach to Successional Dynamics: Tempo and Mode of Vegetation Change*. Cambridge University Press, New York.
- Mounger J, Ainouche ML, Bossdorf O, Cavé-Radet A, Li B, Parepa M, Salmon A, Yang J, Richards CL (2021) Epigenetics and the success of invasive plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 376, 20200117.
- Moyano J, Rodriguez-Cabal MA, Nuñez MA (2021) Invasive trees rely more on mycorrhizas, countering the ideal-weed hypothesis. *Ecology*, 102, e03330.
- Mozdzer TJ, Caplan JS (2018) Complementary responses of morphology and physiology enhance the stand-scale production of a model invasive species under elevated CO₂ and nitrogen. *Functional Ecology*, 32, 1784–1796.
- Murphy SM, Vyas DK, Sher AA, Grenis K (2022) Light pollution affects invasive and native plant traits important to plant competition and herbivorous insects. *Biological Invasions*, 24, 599–602.
- Parepa M, Fischer M, Bossdorf O (2013) Environmental variability promotes plant invasion. *Nature Communications*, 4, 1604.
- Parra-Tabla V, Alonso C, Ashman T, Raguso RA, Albor C, Sosenski P, Carmona D, Arceo-Gómez G (2021) Pollen transfer networks reveal alien species as main heterospecific pollen donors with fitness consequences for natives. *Journal of Ecology*, 109, 939–951.
- Parra-Tabla V, Angulo-Pérez D, Albor C, Campos-Navarrete MJ, Tun-Garrido J, Sosenski P, Alonso C, Ashman TL, Arceo-Gómez G (2019) The role of alien species on plant-floral visitor network structure in invaded communities. *PLoS ONE*, 14, e0218227.
- Parra-Tabla V, Arceo-Gómez G (2021) Impacts of plant invasions in native pollinator networks. *New Phytologist*, 230, 2117–2128.
- Pauchard A, Milbau A, Albiñá A, Alexander J, Burgess T, Daehler C, Englund G, Essl F, Evengård B, Greenwood GB, Haider S, Lenoir J, McDougall K, Muths E, Nuñez MA, Olofsson J, Pellissier L, Rabitsch W, Rew LJ, Robertson M, Sanders N, Kueffer C (2016) Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: New challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions*, 18, 345–353.
- Peng SJ, Kinlock NL, Gurevitch J, Peng SL (2019) Correlation of native and exotic species richness: A global meta-analysis finds no invasion paradox across scales. *Ecology*, 100, e02552.
- Qiao HM, Liu WW, Zhang YH, Zhang YY, Li QQ (2019) Genetic admixture accelerates invasion via provisioning rapid adaptive evolution. *Molecular Ecology*, 28, 4012–4027.
- Qin RM, Zheng YL, Valiente-Banuet A, Callaway RM, Barclay GF, Pereyra CS, Feng YL (2013) The evolution of increased competitive ability, innate competitive advantages, and novel biochemical weapons act in concert for a tropical invader. *New Phytologist*, 197, 979–988.
- Qin WC, Tao ZB, Wang YJ, Liu YJ, Huang W (2021) Research progress and prospect on the impacts of resource pulses on alien plant invasion. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 573–582. (in Chinese with English abstract) [秦文超, 陶至彬, 王永健, 刘艳杰, 黄伟 (2021) 资源脉冲对外来植物入侵影响的研究进展和展望. *植物生态学报*, 45, 573–582.]
- Qiu SY, Liu SS, Wei SJ, Cui XH, Nie M, Huang JX, He Q, Ju RT, Li B (2020) Changes in multiple environmental factors additively enhance the dominance of an exotic plant with a novel trade-off pattern. *Journal of Ecology*, 108, 1989–1999.
- Ramirez KS, Snoek LB, Koorem K, Geisen S, Bloem LJ, ten Hooven F, Kostenko O, Krigas N, Manrubia M, Caković D, van Raaij D, Tsiafouli MA, Vreš B, Čelik T, Weser C, Wilschut RA, van der Putten WH (2019) Range-expansion effects on the belowground plant microbiome. *Nature*

- Ecology & Evolution, 3, 604–611.
- Reinhart KO, Callaway RM (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170, 445–457.
- Ren JL, Chen JS, Xu CL, van de Koppel J, Thomsen MS, Qiu SY, Cheng FY, Song WJ, Liu QX, Xu C, Bai JH, Zhang YH, Cui BS, Bertness MD, Silliman BR, Li B, He Q (2021) An invasive species erodes the performance of coastal wetland protected areas. *Science Advances*, 7, eabi8943.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Richardson DM, Gaertner M (2013) Plant invasions as builders and shapers of novel ecosystems. In: *Novel Ecosystems: Intervening in the New Ecological World Order* (eds Hobbs RJ, Higgs ES, Hall CM), pp. 102–113. John Wiley & Sons, Chichester.
- Robertson M, Schrey A, Shayter A, Moss CJ, Richards C (2017) Genetic and epigenetic variation in *Spartina alterniflora* following the deepwater horizon oil spill. *Evolutionary Applications*, 10, 792–801.
- Schaffner U, Ridenour WM, Wolf VC, Bassett T, Müller C, Müller-Schärer H, Sutherland S, Lortie CJ, Callaway RM (2011) Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology*, 92, 829–835.
- Schaffner U, Steinbach S, Sun Y, Skjøth CA, de Weger LA, Lommen ST, Augustinus BA, Bonini M, Karrer G, Šikoparija B, Thibaudon M, Müller-Schärer H (2020) Biological weed control to relieve millions from *Ambrosia allergies* in Europe. *Nature Communications*, 11, 1745.
- Schultz EL, Eckberg JO, Berg SS, Louda SM, Miller TEX (2017) Native insect herbivory overwhelms context dependence to limit complex invasion dynamics of exotic weeds. *Ecology Letters*, 20, 1374–1384.
- Seabloom EW, Borer ET, Buckley YM, Cleland EE, Davies KF, Firn J, Harpole WS, Hautier Y, Lind EM, MacDougall AS, Orrock JL, Prober SM, Adler PB, Anderson TM, Bakker JD, Biederman LA, Blumenthal DM, Brown CS, Brudvig LA, Cadotte M, Chu CJ, Cottingham KL, Crawley MJ, Damschen EI, Dantonio CM, DeCrappeo NM, Du GZ, Fay PA, Frater P, Gruner DS, Hagenah N, Hector A, Hillebrand H, Hofmockel KS, Humphries HC, Jin VL, Kay A, Kirkman KP, Klein JA, Knops JMH, la Pierre KJ, Ladwig L, Lambrinos JG, Li Q, Li W, Marushia R, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan J, Mortensen B, O'Halloran LR, Pyke DA, Risch AC, Sankaran M, Schuetz M, Simonsen A, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan L, Wolkovich E, Wragg PD, Wright J, Yang L (2015) Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. *Nature Communications*, 6, 7710.
- Seebens H, Bacher S, Blackburn TM, Capinha C, Dawson W, Dullinger S, Genovesi P, Hulme PE, van Kleunen M, Kühn I, Jeschke JM, Lenzner B, Liebhold AM, Pattison Z, Pergl J, Pyšek P, Winter M, Essl F (2021) Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Global Change Biology*, 27, 970–982.
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, van Kleunen M, Winter M, Ansong M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brockhoff EG, Brundu G, Capinha C, Causton CE, Celesti-Grapo L, Dawson W, Dullinger S, Economo EP, Fuentes N, Guénard B, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kühn I, Lenzner B, Liebhold AM, Mosena A, Moser D, Nentwig W, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R, Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, Walker K, Ward DF, Yamanaka T, Essl F (2018) Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, E2264–E2273.
- Sheng M, Rosche C, Al-Gharaibeh M, Bullington LS, Callaway RM, Clark T, Cleveland CC, Duan WY, Flory SL, Khasa DP, Klironomos JN, McLeod M, Okada M, Pal RW, Shah MA, Lekberg Y (2022) Acquisition and evolution of enhanced mutualism—An underappreciated mechanism for invasive success? *The ISME Journal*, doi: 10.1038/s41396-022-01293-w.
- Shi X, Li WT, Zheng YL (2021) Soil legacy effect of extreme precipitation on a tropical invader in different land use types. *Environmental and Experimental Botany*, 191, 104625.
- Sorte CJB, Ibáñez I, Blumenthal DM, Molinari NA, Miller LP, Grosholz ED, Diez JM, D'Antonio CM, Olden JD, Jones SJ, Dukes JS (2013) Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters*, 16, 261–270.
- Speißer B, Liu YJ, van Kleunen M (2021) Biomass responses of widely and less-widely naturalized alien plants to artificial light at night. *Journal of Ecology*, 109, 1819–1827.
- Stouffer DB, Cirtwill AR, Bascompte J (2014) How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology*, 102, 1442–1450.
- Stricker KB, Hagan D, Flory SL (2015) Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: Lessons from 40 years of research. *AoB Plants*, 7, plv028.
- Stricker KB, Harmon PF, Goss EM, Clay K, Flory LS (2016) Emergence and accumulation of novel pathogens suppress an invasive species. *Ecology Letters*, 19, 469–477.
- Suding KN, Stanley Harpole W, Fukami T, Kulmatiski A, MacDougall AS, Stein C, van der Putten WH (2013) Consequences of plant-soil feedbacks in invasion. *Journal of Ecology*, 101, 298–308.
- Sun KK, Yu WS, Jiang JJ, Richards C, Siemann E, Ma J, Li B, Ju RT (2020) Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap. *Journal of Ecology*, 108,

- 719–732.
- Sun Y, Bossdorf O, Grados RD, Liao ZY, Müller-Schärer H (2020) Rapid genomic and phenotypic change in response to climate warming in a widespread plant invader. *Global Change Biology*, 26, 6511–6522.
- Sun Y, Züst T, Silvestro D, Erb M, Bossdorf O, Mateo P, Robert C, Müller-Schärer H (2022) Climate warming can reduce biocontrol efficacy and promote plant invasion due to both genetic and transient metabolomic changes. *Ecology Letters*, 25, 1387–1400.
- Tao ZB, Shen CC, Qin WC, Gui YF, Wang Y, Siemann E, Huang W (2021) Magnitude and timing of resource pulses interact to affect plant invasion. *Oikos*, 130, 1967–1975.
- Tian BL, Pei YC, Huang W, Ding JQ, Siemann E (2021) Increasing flavonoid concentrations in root exudates enhance associations between arbuscular mycorrhizal fungi and an invasive plant. *The ISME Journal*, 15, 1919–1930.
- Tomasetto F, Duncan RP, Hulme PE (2019) Resolving the invasion paradox: Pervasive scale and study dependence in the native-alien species richness relationship. *Ecology Letters*, 22, 1038–1046.
- Valliere JM, Escobedo EB, Bucciarelli GM, Sharifi MR, Rundel PW (2019) Invasive annuals respond more negatively to drought than native species. *New Phytologist*, 223, 1647–1656.
- van Boheemen LA, Lombaert E, Nurkowski KA, Gauffre B, Rieseberg LH, Hodgins KA (2017) Multiple introductions, admixture and bridgehead invasion characterize the introduction history of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe and Australia. *Molecular Ecology*, 26, 5421–5434.
- van Kleunen M, Bossdorf O, Dawson W (2018) The ecology and evolution of alien plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 25–47.
- van Kleunen M, Schlaepfer DR, Glaettli M, Fischer M (2011) Preadapted for invasiveness: Do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range? *Journal of Biogeography*, 38, 1294–1304.
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235–245.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14, 702–708.
- Vlk L, Tedersoo L, Antl T, Větrovský T, Abarenkov K, Pergl J, Albrechtová J, Vosátka M, Baldrian P, Pyšek P, Kohout P (2020) Alien ectomycorrhizal plants differ in their ability to interact with co-introduced and native ectomycorrhizal fungi in novel sites. *The ISME Journal*, 14, 2336–2346.
- Waller LP, Allen WJ, Barratt BIP, Condrón LM, França FM, Hunt JE, Koele N, Orwin KH, Steel GS, Tylianakis JM, Wakelin SA, Dickie IA (2020) Biotic interactions drive ecosystem responses to alien plant invaders. *Science*, 368, 967–972.
- Waller LP, Callaway RM, Klironomos JN, Ortega YK, Maron JL (2016) Reduced mycorrhizal responsiveness leads to increased competitive tolerance in an invasive exotic plant. *Journal of Ecology*, 104, 1599–1607.
- Wan JL, Yi JH, Tao ZB, Ren ZK, Otieno EO, Tian BL, Ding JQ, Siemann E, Erb M, Huang W (2022) Species-specific plant-mediated effects between herbivores converge at high damage intensity. *Ecology*, 103, e3647.
- Wang CY, Cheng HY, Wang S, Wei M, Du DL (2021) Plant community and the influence of plant taxonomic diversity on community stability and invasibility: A case study based on *Solidago canadensis* L. *Science of the Total Environment*, 768, 144518.
- Wang LC, Li Y, Liu YJ (2022) Invasive herbaceous respond more negatively to elevated ozone concentration than native species. *Diversity and Distributions*, 28, 189–196.
- Wang S, Chen JX, Liu MC, Arnold PA, Wang WB, Feng YL (2022) Phenotypic plasticity and exotic plant invasions: Effects of soil nutrients, species nutrient requirements, and types of traits. *Physiologia Plantarum*, 174, e13637.
- Wang WB, Wang RF, Lei YB, Liu C, Han LH, Shi XD, Feng YL (2013) High resource capture and use efficiency and prolonged growth season contribute to invasiveness of *Eupatorium adenophorum*. *Plant Ecology*, 214, 857–868.
- Wang WQ, Sardans J, Wang C, Zeng CS, Tong C, Chen GX, Huang JF, Pan HR, Peguero G, Vallicrosa H, Peñuelas J (2019) The response of stocks of C, N, and P to plant invasion in the coastal wetlands of China. *Global Change Biology*, 25, 733–743.
- Wang Y, Chen C, Xiong YT, Wang Y, Li QJ (2021a) Combination effects of heavy metal and inter-specific competition on the invasiveness of *Alternanthera philoxeroides*. *Environmental and Experimental Botany*, 189, 104532.
- Wang Y, Xiong YT, Wang Y, Li QJ (2021b) Long period exposure to serious cadmium pollution benefits an invasive plant (*Alternanthera philoxeroides*) competing with its native congener (*Alternanthera sessilis*). *The Science of the Total Environment*, 786, 147456.
- Wei CQ, Gao LL, Tang XF, Lu XM (2021) Plant evolution overwhelms geographical origin in shaping rhizosphere fungi across latitudes. *Global Change Biology*, 27, 3911–3922.
- Wilschut RA, Geisen S, Martens H, Kostenko O, de Hollander M, ten Hooven FC, Weser C, Snoek LB, Bloem J, Caković D, Čelik T, Koorem K, Krigas N, Manrubia M, Ramirez KS, Tsiafouli MA, Vreš B, van der Putten WH (2019) Latitudinal variation in soil nematode communities under climate warming-related range-expanding and native plants. *Global Change Biology*, 25, 2714–2726.

- Wilschut RA, Geisen S, ten Hoooven FC, van der Putten WH (2016) Interspecific differences in nematode control between range-expanding plant species and their congeneric natives. *Soil Biology and Biochemistry*, 100, 233–241.
- Xu X, Zhang Y, Li SS, Chen HY, Liu M, Li B, Nie M (2022a) Native herbivores indirectly facilitate the growth of invasive *Spartina* in a eutrophic saltmarsh. *Ecology*, 103, e3610.
- Xu X, Zhou CH, He Q, Qiu SY, Zhang Y, Yang J, Li B, Nie M (2022b) Phenotypic plasticity of light use favors a plant invader in nitrogen-enriched ecosystems. *Ecology*, 103, e3665.
- Yan J, Zhang XY, Chen X, Wang Y, Zhang FJ, Wan FH (2016) Effects of rhizosphere soil microorganisms and soil nutrients on competitiveness of *Bidens pilosa* with different native plants. *Biodiversity Science*, 24, 1381–1389. (in Chinese with English abstract) [闫静, 张晓亚, 陈雪, 王月, 张凤娟, 万方浩 (2016) 三叶鬼针草与不同本地植物竞争对土壤微生物和土壤养分的影响. *生物多样性*, 24, 1381–1389.]
- Yang Q, Veen GF, Wagenaar R, Manrubia M, ten Hoooven F, van der Putten W (2022) Temporal dynamics of range-expander and congeneric native plant responses during and after extreme drought events. *Ecological Monographs* 10.1002/ecm.1529, e1529.
- Yang Q, Wei SJ, Shang L, Carrillo J, Gabler CA, Nijjer S, Li B, Siemann E (2015) Mycorrhizal associations of an invasive tree are enhanced by both genetic and environmental mechanisms. *Ecography*, 38, 1112–1118.
- Yin D, Meiners SJ, Ye Q, He F, Cadotte MW (2022) Positive interactions of native species melt invasional meltdown over long-term plant succession. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/ele.14127.
- Yu HW, He YY, Zhang W, Chen L, Zhang JL, Zhang XB, Dawson W, Ding JQ (2022) Greater chemical signaling in root exudates enhances soil mutualistic associations in invasive plants compared to natives. *New Phytologist*, 236, 1140–1153.
- Zeiter M, Stampfli A (2012) Positive diversity relationship in species-rich semi-natural grassland at the neighbourhood scale. *Annals of Botany*, 110, 1385–1393.
- Zhang P, Li B, Wu JH, Hu SJ (2019) Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 22, 200–210.
- Zhang X, van Kleunen M, Chang CL, Liu YJ (2021) Soil microbes mediate the effects of environmental variability on plant invasion. *bioRxiv*, doi: 10.1101/2021.11.01.466853.
- Zhang YH, Meng HY, Wang Y, He Q (2018) Herbivory enhances the resistance of mangrove forest to cordgrass invasion. *Ecology*, 99, 1382–1390.
- Zhang YZ, Pennings SC, Li B, Wu JH (2019) Biotic homogenization of wetland nematode communities by exotic *Spartina alterniflora* in China. *Ecology*, 100, e02596.
- Zhang ZJ, Liu YJ, Brunel C, van Kleunen M (2020a) Evidence for Elton's diversity hypothesis from belowground. *Ecology*, 101, e03187.
- Zhang ZJ, Liu YJ, Brunel C, van Kleunen M (2020b) Soil-microorganism-mediated invasional meltdown in plants. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1612–1621.
- Zhang ZJ, Liu YJ, Hardrath A, Jin HF, van Kleunen M (2022) Increases in multiple resources promote competitive ability of naturalized non-native plants. *Communications Biology*, 5, 1150.
- Zhang ZJ, Liu YJ, Yuan L, Weber E, van Kleunen M (2021) Effect of allelopathy on plant performance: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 24, 348–362.
- Zhang ZJ, van Kleunen M (2019) Common alien plants are more competitive than rare natives but not than common natives. *Ecology Letters*, 22, 1378–1386.
- Zhang ZY, Zhang ZJ, Pan XY (2015) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to shading: Introduced vs. native populations. *Biodiversity Science*, 23, 18–22. (in Chinese with English abstract) [张紫妍, 张致杰, 潘晓云 (2015) 喜旱莲子草对遮荫的可塑性反应: 入侵地与原产地种群比较. *生物多样性*, 23, 18–22.]
- Zheng YL, Burns JH, Liao ZY, Li WT, Li L (2020) Nutrient fluctuation has different effects on a tropical invader in communities from the native and non-native range. *Environmental and Experimental Botany*, 178, 104193.
- Zheng YL, Burns JH, Liao ZY, Li YP, Yang J, Chen YJ, Zhang JL, Zheng YG (2018) Species composition, functional and phylogenetic distances correlate with success of invasive *Chromolaena odorata* in an experimental test. *Ecology Letters*, 21, 1211–1220.
- Zheng YL, Feng YL, Zhang LK, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Luo DQ, Liao ZY, Lei YB, Barclay GF, Silva-Pereyra C (2015) Integrating novel chemical weapons and evolutionarily increased competitive ability in success of a tropical invader. *New Phytologist*, 205, 1350–1359.
- Zhu DH, Wang P, Zhang WZ, Yuan Y, Li B, Wang J (2015) Sampling and complementarity effects of plant diversity on resource use increases the invasion resistance of communities. *PLoS ONE*, 10, e0141559.

(责任编辑: 冯玉龙 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附录1 植物入侵生态学主要相关假说释义及参考文献

Appendix 1 Main hypotheses in plant invasion ecology and their corresponding references

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022438-1.pdf>

附录 1 植物入侵生态学主要相关假说释义及参考文献

Appendix 1 Main hypotheses in plant invasion ecology and their corresponding references

编号 No.	假说 Hypothesis	描述 Description	参考文献 Reference
1	达尔文归化假说 Darwin's naturalization hypothesis	与本地种亲缘关系远的外来种更容易归化成功 Alien plant species distantly related to natives are more likely to naturalize.	Darwin, 1859
2	“多样性-入侵性”假说 Diversity-invasibility hypothesis	本地群落生物多样性越高, 外来种成功入侵的概率越低 The higher diversity of native community, the lower chance of invasion success by alien plant species.	Elton, 1958
3	预适应假说 Pre-adaptation hypothesis	近缘物种偏好相似的生境, 其原产地与入侵地的生态环境越相似的近缘物种越容易入侵成功 Alien species closely related to native species would be more likely to successfully establish, because they might share adaptations to the local environment.	Elton, 1958
4	空生态位假说 Empty niche hypothesis	外来种占据本地群落的空余生态位实现入侵 The invasion success of alien species increases with the availability of empty niches in native community.	Elton, 1958
5	理想杂草特征假说 Ideal weeds characteristics hypothesis	外来入侵植物往往具有杂草特征, 能更好地适应环境, 实现竞争优势 Invasive alien plant with ideal weed characteristics can better adapt to environment conditions and achieve competitive advantage.	Baker & Stebbins, 1965
6	增强竞争力进化假说 Evolution of increased competitive ability hypothesis	外来种入侵新生境之后其资源进行分配会进化至向生长繁殖方面转移而实现竞争优势 Alien species will allocate more resources in growth and/or reproduction (this re-allocation is due to rapid post-invasion evolution), which makes them more competitive.	Blossey & Notzold, 1995
7	干扰假说 Disturbance hypothesis	受干扰的群落易形成空余生态位, 促进外来种成功建植 Disturbance events increase vacant niches and thus promote establishment of alien species.	Lozon & MacIsaac, 1997
8	入侵崩溃假说 Invasional meltdown hypothesis	同一生境中已有外来种的入侵能够促进其他外来种的入侵 The presence of alien species in a habitat facilitates invasion by additional alien species.	Simberloff & Von Holle, 1999
9	资源波动假说 Fluctuating resources hypothesis	资源可用性的增加使本地群落对外来植物入侵的敏感性增加 Any changes increasing resource availability can increase invasion susceptibility of native community.	Davis et al, 2000
10	内禀优势假说 Inherent superiority hypothesis	成功入侵的外来种在形态、生理、生态、遗传和行为等特征上具备独特的内禀优势 Successfully alien species have intrinsic characteristics superior to native species.	Elton, 1958; Sax & Brown, 2000
11	天敌逃逸假说 Enemy release hypothesis	外来种进入新的生态系统后, 缺少特异性天敌控制, 进而实现入侵 The absence of enemies in the exotic range is a cause of invasion success.	Keane & Crawley, 2002
12	新武器假说 Novel weapons hypothesis	外来种通过化感作用抑制本地种获得竞争优势 Alien species can have a competitive advantage against native species because of their allelopathic suppression to natives.	Callaway & Ridenour, 2004
13	防御转移假说 Shifting defence hypothesis	由于逃逸了专食性天敌的危害, 外来种进化为对广食性天敌具有更强的抵抗力, 而对专食性天敌抵抗力减弱 After releasing from specialist enemies, alien species will allocate more resource to cheap defences against generalist enemies and less resource to expensive defences against specialist enemies (this re-allocation is due to rapid post-invasion evolution).	Joshi & Vrieling, 2005
14	繁殖体压力假说 Propagule pressure hypothesis	繁殖体压力越大, 成功入侵概率越高 High quantity, frequency and quality of propagule introductions increase chance of successful invasion.	Lockwood et al, 2005
15	“共生促进”假说 Enhanced mutualisms hypothesis	外来种在入侵地与对其定殖有强促进作用的微生物可形成良好的共生关系, 从而促进入侵 Some alien species have shown a remarkable ability to capitalize on novel but strong soil mutualists, which enhance their invasion success.	Reinhart & Callaway, 2006
16	病原菌积累假说 Accumulation of local pathogens hypothesis	外来种富集的本地病原菌可抑制本地种的生长, 从而实现入侵 Accumulation of local pathogens by alien species could suppress growth of natives, which promotes invasion success of aliens.	Eppinga et al, 2006
17	环境异质性假说 Environmental heterogeneity hypothesis	异质性高的生境中具有更多的生态位, 外来种可以占据其中可用的生态位实现成功入侵 Heterogeneous environment contains a diverse array of niches, and alien species would be successful by filling the available niches.	Melbourne et al, 2007
18	氮分配进化假说 Hypothesis of the evolution of nitrogen allocation	外来植物进入入侵地之后进化为降低自身氮元素向防御作用的分配, 增加氮向光合作用的转移 Comparing to native ranges, alien species evolve to decrease nitrogen allocation to defenses and increase nitrogen allocation to photosynthesis in introduced ranges.	Feng et al, 2009
19	国土安全假说 Homeland security hypothesis	由于缺少长期协同进化历史, 外来植物对本地入侵植物分泌的化学物质更敏感, 因此本地植物可通过化感作用抵抗外来植物入侵 Native species can resistant alien plant invasion due to allelopathy.	Cummings et al, 2012

刘艳杰, 黄伟, 杨强, 郑玉龙, 黎绍鹏, 吴昊, 鞠瑞亭, 孙燕, 丁建清 (2022) 近十年植物入侵生态学重要研究进展. 生物多样性, 30, 22438. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2022438>

参考文献

- Baker HG, Stebbins GL (1965) *The Genetics of Colonizing Species: Proceedings of the First International Union of Biological Sciences Symposia on General Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887–889.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 436–443.
- Darwin C (1859) *The origin of species*. PF Collier & Son, New York.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528–534.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, De Ruiter PC, van der Putten WH (2006) Accumulation of local pathogens: A new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114, 168–176.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit D, Li YP, Zheng YL (2009) Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 1853–1856.
- Joshi J, Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: Incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology letters*, 8, 704–714.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 164–170.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 223–228.
- Lozon JD, MacIsaac HJ (1997) Biological invasions: Are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, 5, 131–144.
- Melbourne BA, Cornell HV, Davies KF, Dugaw CJ, Elmendorf S, Freestone AL, Hall RJ, Harrison S, Hastings A, Holland M, Holyoak M, Lambrinos J, Moore K, Yokomizo H (2007) Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, 10, 77–94.
- Reinhart KO, Callaway RM (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170, 445–457.
- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21–32.
- Cummings JA, Parker IM, Gilbert GS (2012) Allelopathy: A tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecology*, 213, 1975–1989.



•综述• 创刊30周年纪念专辑

气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制

井新^{1*}, 蒋胜竞¹, 刘慧颖², 李昱¹, 贺金生^{1,3}

1. 兰州大学草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室/兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020; 2. 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; 3. 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

摘要: 气候变化与生物多样性丧失是人类社会正在经历的两大变化。气候变化影响生物多样性的方方面面, 是导致生物多样性丧失的一个主要驱动因子; 反过来, 生物多样性丧失会加剧气候变化。因此, 阻止甚至扭转气候变化和生物多样性丧失是当前人类社会亟需解决的全球性问题, 但我们对气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制尚缺乏清晰认识。本文总结了近年气候变化与生物多样性变化的研究进展, 重点概述了不同组织层次、空间尺度和维度的生物多样性对气候变化的响应和反馈等相关领域的研究进展和存在的主要问题。结果发现多数研究关注气候变化对生物多样性的直接影响, 涉及到生物多样性的不同组织层次、维度和营养级, 但针对气候变化间接影响的研究仍然较少, 机理研究同样需要加强; 生物多样性对生态系统功能影响的环境依赖和尺度推演、生物多样性对生态系统多功能性的作用机理和量化方法是当前研究面临的挑战; 生物多样性对生态系统响应气候变化的作用机制尚无统一的认识; 生物多样性对气候变化的正、负反馈效应是国内外研究的盲点。最后, 本文展望了未来发展方向和需要解决的关键科学问题, 包括多因子气候变化对生物多样性的影响; 减缓和适应气候变化的措施如何惠益于生物多样性保护; 生物多样性与生态系统功能的理论如何应用到现实世界; 生物多样性保护对实现碳中和目标的贡献。

关键词: 气候变化; 多维度生物多样性; 多尺度生物多样性; 生态系统多功能性; 反馈机制

井新, 蒋胜竞, 刘慧颖, 李昱, 贺金生 (2022) 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制. 生物多样性, 30, 22462. doi: 10.17520/biods.2022462.

Jing X, Jiang SJ, Liu HY, Li Y, He JS (2022) Complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity. Biodiversity Science, 30, 22462. doi: 10.17520/biods.2022462.

Complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity

Xin Jing^{1*}, Shengjing Jiang¹, Huiying Liu², Yu Li¹, Jin-Sheng He^{1,3}1 *State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystem, and College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020*2 *School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241*3 *College of Urban and Environmental Science, Peking University, Beijing 100871*

ABSTRACT

Background and Aims: Climate change and biodiversity loss are two major changes that human society is experiencing. Climate change affects all aspects of biodiversity and is a major driver of biodiversity loss; in turn, biodiversity loss exacerbates climate change. Therefore, halting or even reversing climate change and biodiversity loss is a global issue that needs to be addressed by human society. However, we lack a clear understanding of the complex relationships and feedback mechanisms between climate change and biodiversity. Here, we summarize the research on climate and biodiversity change in the last decade by focusing on studies investigating the responses and feedback of biodiversity to climate change at different organizational levels, spatial scales, and diversity dimensions.

Progress: Our results showed that most studies focus on the direct impacts of climate change on biodiversity, involving different organizational levels and dimensions and trophic levels of biodiversity. Studies on the indirect impacts of

收稿日期: 2022-08-11; 接受日期: 2022-09-27

基金项目: 国家自然科学基金(32130065)和兰州大学“双一流”人才引进科研启动经费

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jingx@lzu.edu.cn

climate change were rare, and we suggested that mechanistic studies need to be strengthened. The mechanisms and quantification of the effects of biodiversity on ecosystem multifunctionality were challenges for current research. There was no consensus on how biodiversity contributes to ecosystem response to climate change; the positive and negative feedback effects of biodiversity in the context of climate change were a blind spot in domestic and international research.

Prospects: The future direction and key scientific issues that need to be solved in the field of climate change and biodiversity change are numerous. We identify 4 main areas of future research: understanding (1) the impacts of multi-factor climate change on biodiversity, (2) how mitigation and adaptation measures to climate change can benefit biodiversity conservation, (3) how the theory of biodiversity and ecosystem function can be applied to the real-world ecosystems and (4) what is the contribution of biodiversity conservation to carbon neutrality goals.

Key words: climate change; multi-dimensional biodiversity; multi-scale biodiversity; ecosystem multifunctionality; feedback mechanisms

我们生活的世界正在经历两大变化, 并且与每个人息息相关, 这就是气候变化和生物多样性变化。这两大变化, 一个是非生物的环境变化, 一个是生物因素的变化, 它们的发生都与人类活动密切相关, 反过来又影响到人类活动。

全球气候变化是不争的事实, 鲜有异议。气候变化是指气候平均状态在较长一段时间上具有统计学意义的改变或波动。通常情况, 全球气候变化是指工业革命以来, 与大气CO₂浓度上升相联系的气温的升高和降水格局的改变。联合国气候变化政府间专家委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)第6次评估报告明确指出, 大气中CO₂浓度相对于1850年工业革命前的285 ppm已经升高了47.3%, 即达到了409.9 ppm, 导致全球和陆地地表大气温度分别升高1.09°C和1.59°C, 也加剧了极端气候事件(如干旱、热浪)发生的强度、频率和持续时间(IPCC, 2021)。

相比较而言, 人们对生物多样性变化的感知并没有那么直接。这是因为, 认识生物多样性的变化, 一方面需要专业知识, 甚至依赖专业设备的分析; 另一方面需要长期的观察、监测(马克平等, 2018; 冯晓娟等, 2019)。例如人们很早就注意到一些大型动物、有花植物种群数量的变化, 制定了珍稀濒危生物的红皮书, 但对于隐花植物、昆虫、海洋生物、微生物等则关注甚少, 而这些生物往往在生态系统中扮演了重要的角色。随着气候变化和人类活动的加剧, 全球尺度上的生物多样性丧失是极其显著的。据统计, 自公元1500年以来, 约有30%的物种在全球范围内受到威胁或已经灭绝(Isbell et al, 2022)。在地球的演化历史上, 由于剧烈的环境变化曾经出现过5次生物大灭绝, 而目前由人类活动引起的生

物多样性丧失, 特别是4万年前人类走出非洲到现在, 大规模的生物灭绝, 被认为是第6次生物大灭绝(Cowie et al, 2022)。当然, 现在的生物灭绝速率要远比人类非洲起源时代大得多。

气候变化与人类活动共同作用, 塑造了地球生物多样性格局; 而不同维度和营养级上的生物多样性变化, 反过来或多或少也影响气候变化和人类活动, 也即生物多样性的反馈作用(图1)。其中, 我们了解最少的是生物多样性如何通过生态系统功能的变化间接调控气候变化。比如, 传统知识认为, 伴随着生物多样性的丧失, 生态系统固碳、抵御极端气候、抵御外来种入侵等功能也随之减弱, 甚至丧失(Díaz et al, 2009a; Tilman et al, 2014; Isbell et al, 2015), 最终会加速气候变化(Mori et al, 2021)。但因生物多样性的多维度性和多营养级, 使得准确预测生态系统功能如何响应生物多样性的变化变得异常困难(Le Bagousse-Pinguet et al, 2019; Wu et al, 2022)。

鉴于气候变化和生物多样性变化对人类社会的深刻影响, 有两个国际组织评估了适应和减缓这些变化的可能对策。IPCC是世界气象组织(World Meteorological Organization, WMO)及联合国环境规划署(United Nations Environment Programme, UNEP)于1988年联合建立的政府间机构, 其主要任务是对关于气候变化的科学、技术和社会经济知识的现状, 气候变化对社会、经济的潜在影响和未来风险, 适应和减缓气候变化的可能对策等进行评估。到目前为止, IPCC第6次气候变化评估报告已经出版(<https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6>)。成立于2012年的生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science–Policy Platform

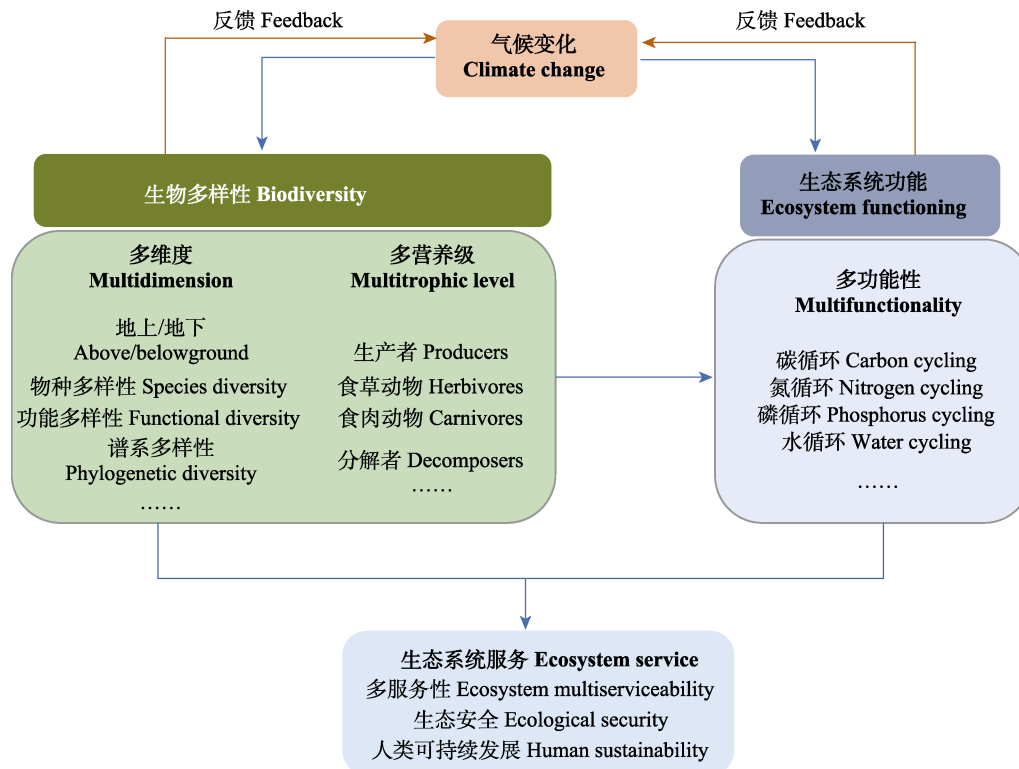


图1 气候变化对多维度、多营养级生物多样性的影响以及生物多样性对气候变化的反馈作用。人类活动和生物多样性的协同发展是维持生态系统多服务性、生态安全和人类可持续性的基础。

Fig. 1 Impacts of climate change on multi-dimensional, multi-trophic biodiversity, and the feedback of biodiversity to climate change. The coordinated development of human activities and biodiversity is the basis for maintaining ecosystem multiserviceability, ecological security and human sustainability.

on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES, <https://ipbes.net/global-assessment>)作为独立的政府间机构,开展全球和区域尺度的生物多样性与生态系统服务评估,涉及包括《生物多样性公约》《濒危野生动植物物种国际贸易公约》《湿地公约》等7项环境领域的国际协议,其作用类似IPCC。2021年6月,IPCC和IPBES联合发布了一份关于生物多样性和气候变化的会议报告,凸显了气候变化和生物多样性对解决目前环境问题的重要性(Pörtner et al, 2021)。

近20年,生物多样性相关研究发表文章数量呈逐年增长趋势,而同时关注生物多样性和气候变化的文章在2000–2017年呈缓慢增长,从2018年开始年增长迅速(图2a)。生物多样性和气候变化研究领域主要集中在生物多样性、生物多样性保护、生态环境科学和野生生物管理等,其次是环境科学、种群研究、生物地理学和计算生物学等领域(图2b)。

气候变化和生物多样性变化虽然得到了极大

关注,但是我们对两者之间的复杂关系和反馈机制尚缺少清晰认识(牛书丽等, 2009; Chapin III & Díaz, 2020; Mori et al, 2021)。气候变化对生物多样性的影响表现在不同的时空尺度和不同组织层次,异常复杂(图3)。在大尺度上,气候变化直接影响到物种的地理分布、迁徙模式、季节动态等。在生态系统尺度上,气候变化最重要和最直接的影响是改变群落物种组成、多样性以及与生物多样性紧密关联的生态系统功能。反过来,生物多样性变化是多维的,主要包括生物群落组成变化和生物多样性丧失,表现为物种多样性以及物种多度、物种分布和遗传多样性等方面的变化(Pereira et al, 2012)。生物多样性变化的多维性使得研究生物多样性对气候变化的反馈作用变得异常复杂。

基于以上背景,本文重点概述了近10年气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制的研究进展,并展望了未来发展方向和需要解决的关键科学问题。

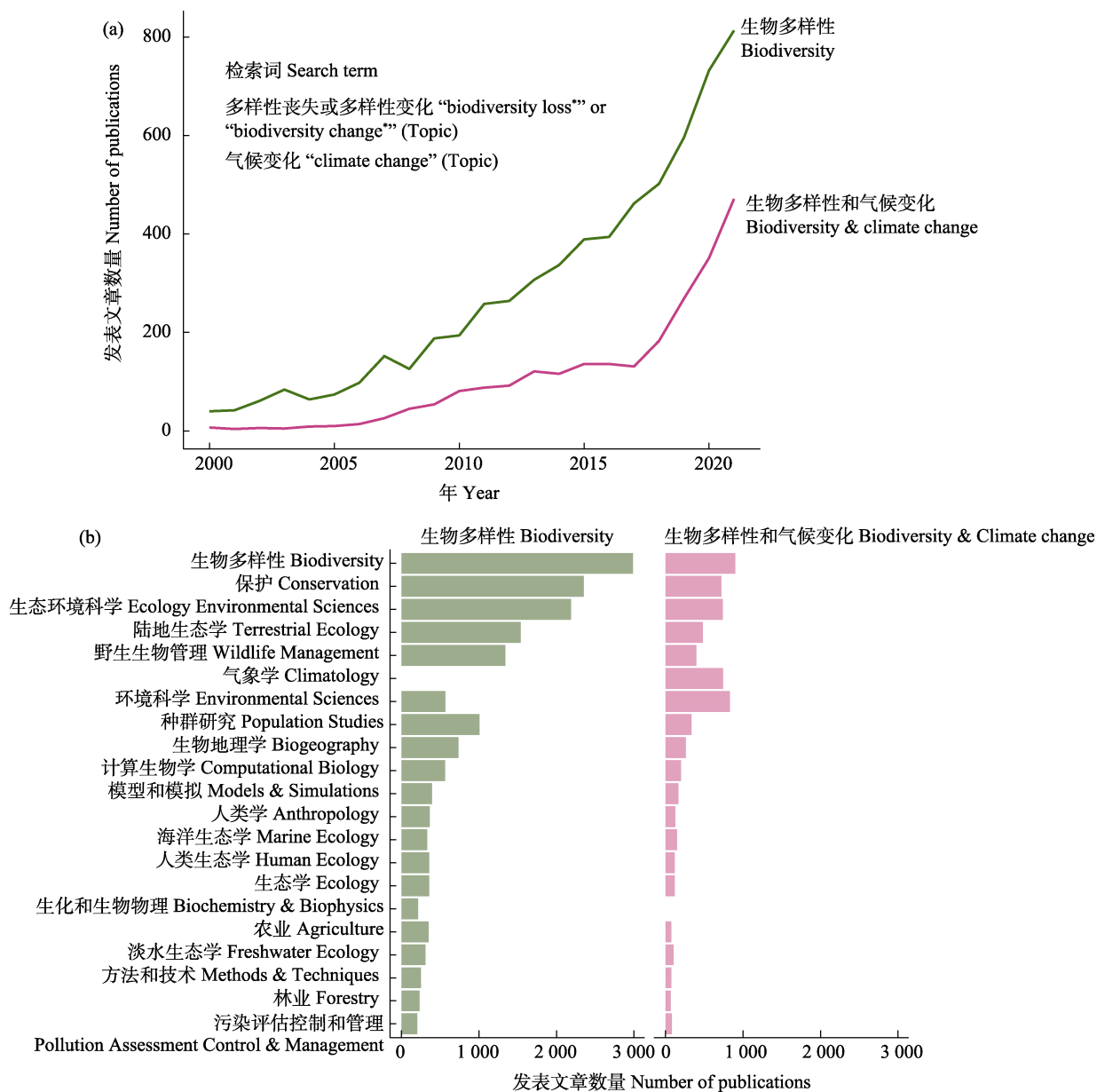


图2 生物多样性和气候变化领域发表文章趋势分析和主要研究方向。(a)近20年生物多样性和气候变化相关文章发表趋势(数据来源Web of Science, 最后一次访问2022年8月6日)。(b)生物多样性和气候变化主要研究方向发表文章数量。
 Fig. 2 Analysis of publication trends and main research areas in the field of biodiversity and climate change. (a) Publication trends in biodiversity and climate change-related articles published over the last 20 years (data sources: Web of Science, last accessed August 6, 2022). (b) Number of articles published in the main research areas of biodiversity and climate change.

1 相关研究领域的现状和主要问题

针对气候变化和生物多样性之间的复杂关系和反馈机制,在这一部分我们着重综述了(1)气候变化对生物多样性的影响,包括直接和间接影响、对不同组织层次、维度和营养级生物多样性的影响,(2)生物多样性与生态系统功能的关系,以及(3)生物多样性对气候变化的贡献和反馈等相关研究领域的

现状和主要问题。

1.1 气候变化对生物多样性的直接和间接影响

近代以来,生境丧失、农业扩张、资源过度开发、外来物种入侵和土地利用变化一直是生物多样性丧失主要且直接的驱动因素(Hoffmann et al, 2010; 魏辅文等, 2014; Isbell et al, 2022),但目前越来越多的研究表明,气候变化很可能成为过去一个世纪物种消失甚至灭绝的主要原因(Jones et al, 2016)。

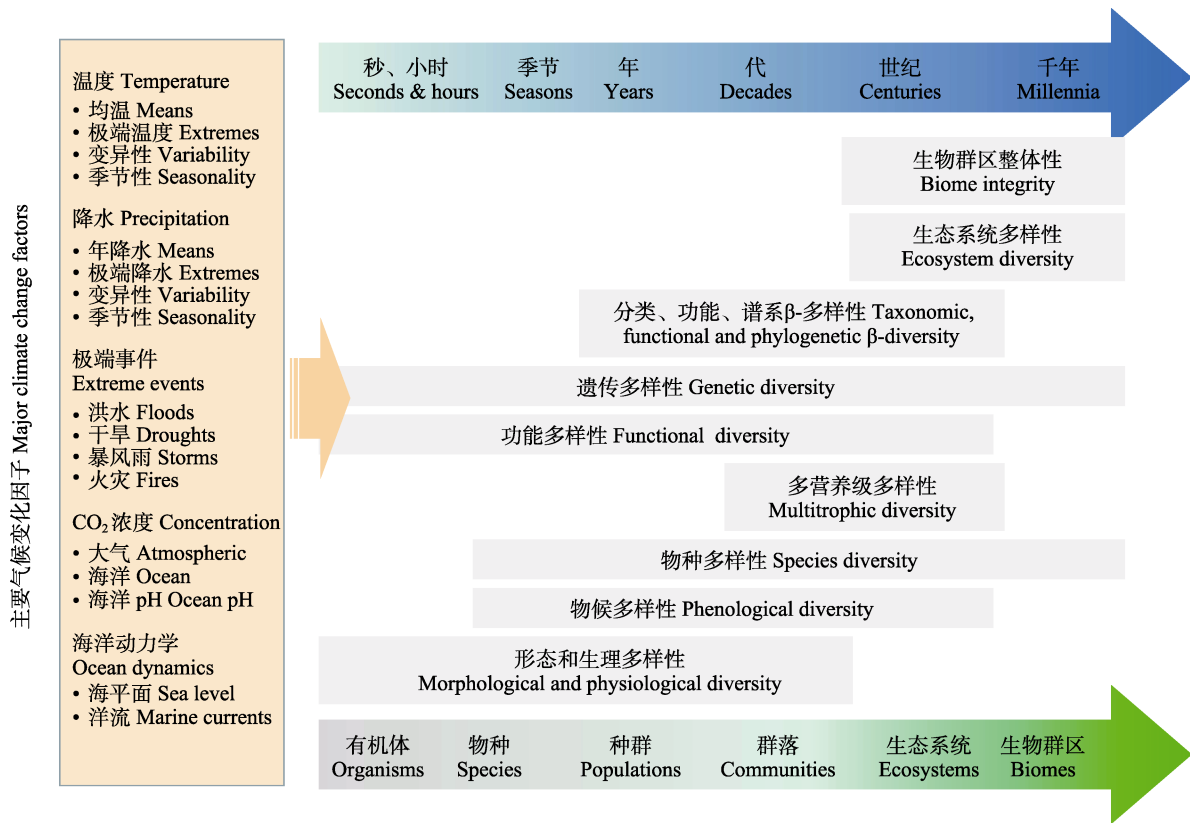


图3 主要气候变化因子对不同时空尺度和不同组织层次上生物多样性的影响

Fig. 3 Impacts of major climate change factors on biodiversity at different spatial and temporal scales and different levels of organization

气候变化对生物多样性的影响不仅表现在对生物体的生理、活性、生长和温度敏感性产生直接影响，还会通过改变非生物环境而间接影响物种的空间分布、群落组成以及物种相互作用。在受到气候变化影响后，生物一般有3种可能的反应：变化，迁移，灭绝(Rinawati et al, 2013)。例如，随着全球变暖，植物和动物向两极或更高海拔移动(Chen et al, 2011; Lenoir et al, 2020; 祖奎玲和王志恒, 2022)，也有些物种表现出开花提前等变化，甚至还有一些物种发生了快速进化以适应环境变化(Shen et al, 2022)。除了前两种反应，从一个地区灭绝的生物也不在少数。气候变化增加了极端气候的频率和强度，洪水、热浪、干旱和火灾的增加也深刻影响了生物多样性。有研究发现，如果全球大气温度超过工业化前水平的1.5°C，植物、动物和昆虫等的地理分布范围将下降50%，物种灭绝会明显加速(Warren et al, 2021)。除了直接影响，气候变化还可能通过物种相互作用影响生物多样性水平。例如，当一些关键物

种因为气候变化而灭绝，与之依赖的物种也必然会受到影(王晴晴等, 2021)，包括捕食者或猎物(Terraube et al, 2017)、寄生虫(Pardikes et al, 2022)以及对植物繁殖至关重要的物种，例如传粉昆虫(Vasiliev & Greenwood, 2021; Ganuza et al, 2022)。此外，气候变化可能影响特定物种的竞争者(Collins et al, 2022)、捕食者(Bestion et al, 2019)或病原体(Delgado-Baquerizo et al, 2020; Makiola et al, 2022)，从而影响生物多样性。另外，气候变化还可能导致相互依存的物种由于对环境变化响应的不同步，从而出现物候的不匹配(Kharouba et al, 2018; 刘安榕等, 2018; Visser & Gienapp, 2019)。目前气候变化对生物多样性直接影响的研究很多，但针对间接影响的研究仍然较少，而如何确定与量化气候变化对物种相互作用的方向以及程度仍面临挑战(Blanchet et al, 2020; Collins et al, 2022)。目前大部分研究仅仅关注单一或多种气候变化因子对有限的生物多样性维度、组织层次或时空尺度的直接或间接影响。因

此, 未来的实验设计与理论分析需要同时考虑多种气候变化因子在更大时空尺度上对多维度、多组织层次生物多样性的直接与间接影响, 以便全面地评估和量化气候变化对生物多样性的影响。

1.2 气候变化对不同组织层次生物多样性的影响

气候变化可在分子、个体、种群、群落、生态系统和生物群区等不同组织层次影响生物多样性。在分子水平上, 气候变化会影响生物体内相关基因的表达及代谢产物的生成, 这些变化有助于提高生物体对气候变化的适应(Scheffers et al, 2016)。如植物在干旱环境中会生产更多的脯氨酸、丙二醛、脱落酸等以提高自身的抗胁迫能力(Li et al, 2021)。在个体水平上, 生物体响应气候变化主要表现在生理形态特征(Bjorkman et al, 2018)和生长繁殖策略(Petry et al, 2016)这两方面, 但具体的响应模式还取决于其自身的生理特征和地理分布范围(Humphrey et al, 2018)。在种群水平上, 气候变化会引起物种微进化。微进化是指生物在基因组水平上通过基因突变与多基因交互作用, 改变表型或其他性状以适应新环境(Bonnet et al, 2022)。例如, 在沿美国加利福尼亚州海岸线的一项研究中发现, 因气候变化所引起的入海口水流变化(由急水流向缓水流变化)使得低骨板化的三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)种群数量显著上升(Des Roches et al, 2020)。在群落水平, 气候变化主要通过非生物和生物因素两方面来影响生物多样性。一方面, 如在寒冷且潮湿的温带地区, 温度的升高可增加土壤有机质的分解, 提高土壤养分的可利用性(Hicks Pries et al, 2017)。这些变化为生物体提供更多生态位的同时, 也会带来新的植物物种间及植物-微生物间的竞争关系。在更大的生态系统水平上, 气候变化还会导致生态系统结构、功能以及多样性发生改变。如生态系统的退化将直接导致生物多样性的丧失。另一方面, 在生态系统响应气候变化的同时, 也会对气候变化产生一系列的反馈效应(详见1.6节), 正反馈效应将导致更程度的气候变化, 进而加剧气候变化对生态系统结构和功能的影响。在更大的生物群区水平, 以极端气候著称的生物群区, 如极地、山地、荒漠和北方森林等, 往往微小的温度或降水变化就会对物种组成和生物多样性产生较大的影响(Sala et al, 2000)。

值得注意的是, 不同组织层次的生物多样性对气候变化的响应可能不同, 且不同组织层次间也可能相互影响。因此未来研究必须综合考虑气候变化对不同组织层次生物多样性的影响。此外, 气候变化会在不同时间和空间尺度上影响生物多样性, 要准确地评估气候变化对生物多样性的影响需要长时间、多位点的研究, 在研究方法上也需要适当加入遥感等大数据集并耦合相关的统计和过程模型。

1.3 气候变化对不同维度生物多样性的影响

气候变化对生物多样性的影响因生物多样性的多维度性而变得复杂。首先, 在物种多样性层面的研究最为广泛, 但经常因研究区域、生态系统类型和生物类群的不同而得到不一致的结论(Gruner et al, 2017; Bastazini et al, 2021)。比如, 有的研究发现气候变暖导致物种丰富度下降, 但对群落均匀度影响很小; 也有研究发现气候变暖不影响物种丰富度, 但会影响物种的优势度。气候变化对功能多样性的影响, 目前关注最多的主要是以功能性状表征为主的功能多样性。功能性状是指那些影响个体或物种的生长、存活和繁殖等表现, 最终影响物种适合度的形态、生理、物候等性状(Violle et al, 2007)。物种性状选择、性状空间维度和空间结构的量化(Mouillot et al, 2021)是该领域主要关注的方向之一。在群落水平, 气候变化可能不会导致功能多样性的直接丧失, 一个可能的原因是物种功能冗余(一个或多个物种的丧失对生态系统功能的影响很小或可忽略)可能缓冲气候变化对功能多样性的影响(Gallagher et al, 2013)。但目前有关气候变化对功能多样性的影响研究主要来自于地上生物, 而对土壤生物功能多样性的影响尚缺乏系统性认识(Malik et al, 2020)。在进化水平, 假如因气候变化导致的物种丧失在进化树上不是随机分布的, 那么气候变化可能导致谱系多样性不成比例地丧失(Thuiller et al, 2011; Li et al, 2019)。有研究发现快速的气候变化是导致谱系多样性丧失的重要原因(Saladin et al, 2020)。尽管如此, 谱系多样性如何响应气候变化的选择压力仍缺少实证性研究(Lavergne et al, 2010; Li et al, 2019)。

气候变化对不同营养级生物多样性的影响也不尽相同, 这可能与不同营养级的物候对气候变化的响应存在差异有关。在过去的几十年间, 植物、

鸟类、昆虫、两栖动物、真菌等物候都发生了显著的改变(Thackeray et al, 2016; Roslin et al, 2021)。然而, 生物间物候的变化, 特别是不同营养级物种的物候, 对气候变化的响应并不同步, 这改变了物种间相互作用强度(Gilman et al, 2010), 导致高营养级物种多样性的下降(Potts et al, 2010), 甚至造成了局部地区动植物种群衰退。物候对气候变化的非同步性响应不但存在于不同营养级物种间(Roslin et al, 2021), 也会发生于同一生物的不同器官间(Blume-Werry, 2022)。最近的研究发现, 植物地上、地下部分的物候对气候变暖的响应存在差异(Liu et al, 2022a), 这势必会影响植物向地上绿色食物网和地下棕色食物网所提供资源的季节动态(Thakur, 2020)。由于棕色食物网对气候变化的响应具有更高的稳定性(Thakur, 2020), 因此, 植物地上、地下物候的非同步性响应引起的资源质量和数量输入的季节性改变可能会造成绿色和棕色食物网间物质和能量流动的失衡(Visser & Gienapp, 2019), 从而对物种多样性及生态系统功能造成严重威胁。目前为止, 在气候变化背景下, 人们对生物物候的非同步性变化如何影响多营养级生物多样性的认识尚不清晰, 极有可能成为未来研究热点。

1.4 生物多样性变化对生态系统功能的影响

生物多样性变化最直接的后果是生态系统功能的变化; 而生态系统功能的变化, 如初级生产力的变化, 反过来又影响气候变化。因此, 厘清生物多样性与生态系统功能之间的关系是理解生物多样性与气候变化复杂关系的关键(Mori et al, 2021)。过去30年, 生物多样性与生态系统功能关系研究得以快速发展, 是因为多样性的丧失会对生态系统功能造成直接负面的影响, 进而影响生态系统为人类提供的各类服务(Tilman et al, 2014; van der Plas, 2019)。长期以来, 该领域的研究主要以草地生态系统为主, 近些年因森林生物多样性在固碳方面的重要性(Díaz et al, 2009a; Liu et al, 2018; Feng et al, 2022; Hua et al, 2022), 其与生态系统功能的关系等方面的研究得以发展, 研究方法涉及到控制实验、野外观察、森林清查等(Verheyen et al, 2016)。生物多样性丧失对生态系统功能的影响主要有两大机理性的解释, 分别是取样效应(the sampling effect)和互补效应(the complementarity effect) (Loreau &

Hector, 2001)。其中, 取样效应是指优势物种的特定功能性状对生态系统功能的影响占优势, 而互补效应是指在高的生物多样性群落里面, 由于资源分异或正的种间关系使得生态系统整体资源利用效率增加, 进而提升生态系统功能。因草地和森林生态系统结构的差异, 所涉及的机理过程各有不同(详见Forrester & Bauhus, 2016)。已有的研究普遍发现, 取样和互补效应同时共存, 并且随着时间的推移, 生物多样性的互补效应逐渐增强(Tilman et al, 2001; Huang et al, 2018; Bongers et al, 2021)。尽管如此, 生物多样性对生态系统功能影响的环境依赖(Ratcliffe et al, 2017; Fei et al, 2018; Jing et al, 2022)、尺度推演(Craven et al, 2020; Gonzalez et al, 2020; Qiu & Cardinale, 2020)仍是当前研究面临的挑战。

传统的研究主要关注生物多样性丧失对单一生态系统功能的影响, 比如生态系统初级生产力。而一个健康的生态系统, 不仅能提供初级生产力, 还同时提供养分循环、有机质分解等多样的生态系统功能。也即, 生态系统具有同时提供多重生态系统功能的能力, 称作生态系统多功能性(Hector & Bagchi, 2007; Byrnes et al, 2014; 徐炜等, 2016; Manning et al, 2018)。虽然当前的研究主要以观测研究为主, 但研究者已达成一些共识。例如, 生态系统需要更多的物种才能支持更高的生态系统多功能性, 这是因为更多的物种往往有更高的功能多样性, 与此同时, 不同的物种支持的生态系统功能不尽相同。不仅如此, 更高的生态系统多功能性, 还需要不同营养级生物多样性来支撑(Schuldt et al, 2018; Luo et al, 2022)。生物多样性与生态系统多功能性研究已经有大量工作发表, 涉及到生物多样性的维度、空间依赖、全球变化因子的影响等方面的工作(井新和贺金生, 2021)。尽管如此, 该领域还面临诸多挑战。比如, 生物多样性丧失对生态系统多功能性、生态系统多服务性影响的机理还不清楚(van der Plas et al, 2016; 徐炜等, 2016; Gamfeldt & Roger, 2017; 井新和贺金生, 2021), 生态系统多功能性的量化方法及其数理统计原理等方面的研究需要加强(Jing et al, 2020)。

1.5 生物多样性对生态系统响应气候变化的贡献

生物多样性除对生态系统功能有直接的影响, 它对生态系统响应气候变化还具有重要的调控作

用。一方面,生物多样性丧失对生态系统功能的影响,与干旱、氮沉降、CO₂浓度增加等气候变化相关驱动因子同等重要,甚至远强于这些因子(Hooper et al, 2012; Tilman et al, 2014; Duffy et al, 2017)。另一方面,生物多样性对生态系统功能的影响不仅体现在对初级生产力的促进作用,同时还体现在对生态系统稳定性的影响,包括生态系统对气候变化的缓冲、抗性和恢复力等(李周园等, 2021)。也就是说,气候变化对生态系统功能的影响受生物多样性的调控。首先,高的生物多样性往往能形成与周围环境不同的微气候,从而有效缓冲因干旱、气候变暖等气候变化因子对生态系统结构和功能的负面影响(Zellweger et al, 2020)。其次,高的生物多样性往往有复杂的群落结构和高的资源获取能力和资源利用效率,比如在干旱环境下,对土壤水分的有效利用能帮助森林生态系统抵抗干旱胁迫(Grossiord, 2020)。再次,大量的研究表明,在干旱、火烧、热浪等干扰下,高的生物多样性也往往伴随有高的生态系统恢复力。反过来,气候也能调控生物多样性与生态系统功能之间的关系(Jing et al, 2015; Fei et al, 2018),甚至调控生物多样性与生态系统稳定性之间的关系(García-Palacios et al, 2018)。目前,生物多样性对生态系统响应气候变化的作用机制尚无统一的认识,这是因为生物多样性的作用机制涉及面很广,包括优势物种的功能性状、不同物种对气候变化响应的非同步性、多个物种对同一生态系统功能影响的功能冗余程度、时空保险效应以及对响应性状和效应性状的分类等(de Bello et al, 2021)。

1.6 生物多样性对气候变化的反馈作用

生物多样性对气候变化有正、负两方面的反馈作用(Mori et al, 2021)。气候变化可能会导致局域生物多样性格局的变化,如林线因气候变暖向高海拔或高纬度区域扩张,往往伴随着生态系统生产力的提升,进而增加生态系统的固碳量,这样大气中的CO₂通过植物的光合作用被固定在生态系统中,从而减缓或降低气候变暖,最终对气候变化有负反馈效应。与此相反,气候变化也会导致生物多样性的丧失,进而降低生态系统的生产力。由于输入生态系统的碳远远低于输出的碳,大量的CO₂通过分解作用释放到大气中,进一步加剧气候变暖,最终对

气候变化有正反馈效应。一般来说,生物多样性对气候变化的负反馈效应使得生态系统更加稳定,而正反馈效应使得生态系统加速改变,变得不稳定。因此,生物多样性对气候变化的正负反馈效应关乎生态系统的变化及其稳定性,涉及到气候变化、生物多样性和生态系统功能3个方面。

目前生物多样性对气候变化的正、负反馈效应是国内外研究的盲点,尤其是对其机理认识还不够深入,并且正负反馈效应还没有系统地纳入人类社会、政策制定等框架里面,亟需长期、跨学科研究(O'Connor et al, 2021)。尽管如此,从生物多样性与生态系统功能的关系出发是应对、减缓、适应气候变化的一种有效的、基于自然的解决方案(nature-based solution),而保护和恢复生物种的多样性和生境,将增强负反馈效应,以达到气候变化减缓的目的。虽然森林在生物多样性的正负反馈效应中有决定性作用,但在占全球面积40%的干旱、半干旱区的植树造林活动备受质疑,而如何调整次生林的分布和结构将是平衡碳固定与其他限制性资源竞争的有效途径(Liu et al, 2022b)。除此以外,未来的研究还面临诸多挑战,比如,由于生物多样性对气候变化的正负反馈效应会影响到未来种群、群落和生态系统的稳定性和变化轨迹,如何利用模型来模拟未来气候变化情景,以准确预测生物多样性变化对未来气候变化的正负反馈效应仍是一个极大的挑战(Mori et al, 2021)。未来的挑战还涉及到过去气候变化的滞后效应如何来影响当前时期生物多样性的地理分布格局,在多大程度和时间尺度上影响生物多样性及其功能。最后,极端气候事件,如干旱、热浪、极端降雨对生物多样性和生态系统功能的影响也不容忽视,尤其需要关注极端气候事件与其他全球变化因子(如土地利用变化、环境污染、荒漠化、土地退化)的相互作用。

2 未来发展方向和需要解决的关键科学问题

鉴于生物多样性对生态系统功能的重要影响以及生物多样性对气候变化的反馈作用,多因子气候变化对生物多样性的作用、生物多样性保护和气候变化减缓和适应的关系,生物多样性与生态系统功能的关系,以及生物多样性在实现碳中和目标中的作用,将仍是未来的研究重点,这些研究领域将

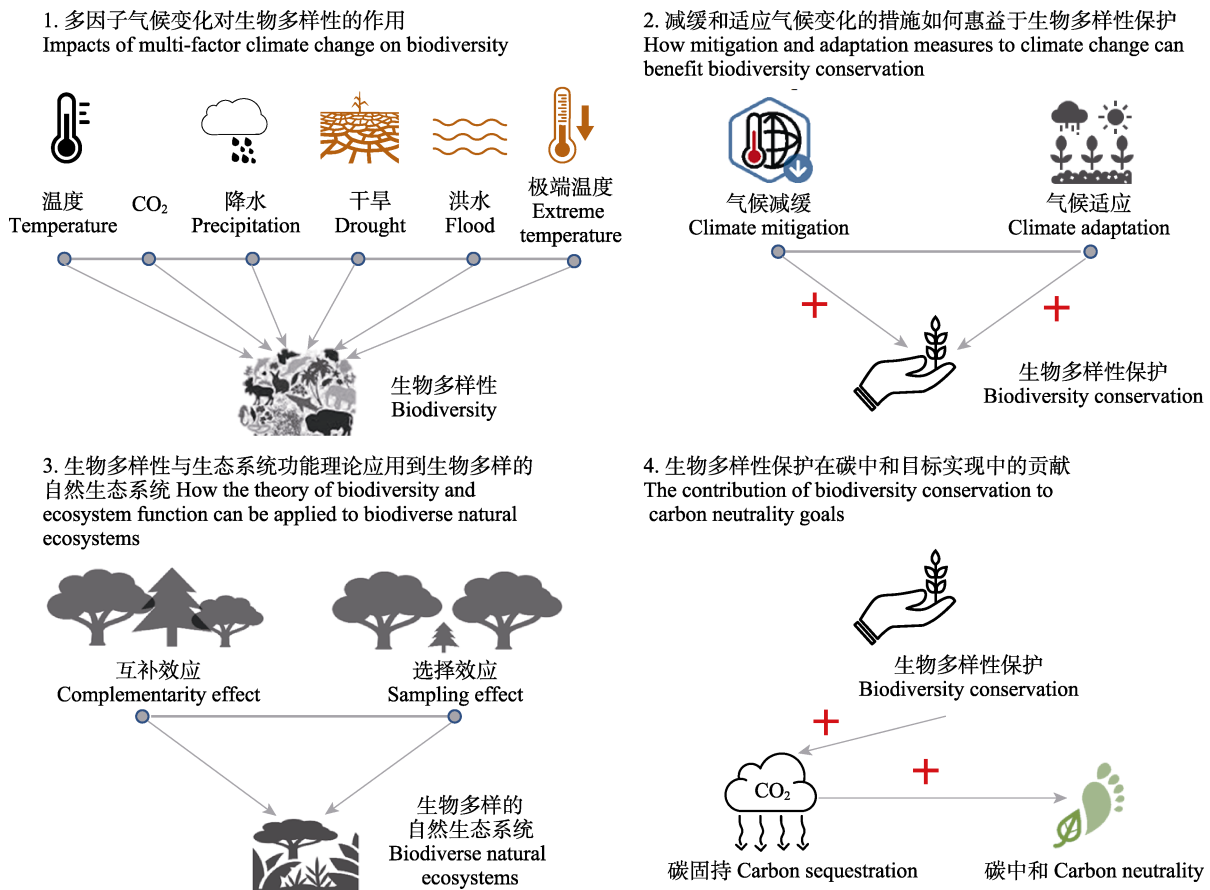


图4 未来发展方向和需要解决的关键科学问题
Fig. 4 Future directions and key scientific questions to be addressed

从不同层次进一步解析气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制(图4)。

2.1 多因子气候变化对生物多样性的作用

不同的气候变化因子之间存在着复杂的作用(Komatsu et al, 2019; 牛书丽和陈卫楠, 2020), 深入理解这些因子之间的相互作用对探讨未来气候变化情景下生物多样性变化格局具有重要作用。先前的工作表明不同气候变化因子对生物多样性和生态过程的影响较为复杂, 表现为加和、协同和拮抗作用(Song et al, 2019; Isbell et al, 2022)。另外, 当前大多数研究仅关注降水、温度和CO₂这三个气候变化因子及其交互作用, 对干旱、洪水、低温等气候变化因子的关注不足。Rillig等(2019)指出增加全球变化因子的数量会增加土壤性质、土壤过程和微生物群落的方向性变化, 当超过8个全球变化因子组合时就会出现不可预测的非叠加性效应。因此未来的研究需纳入更多的气候变化因子, 并注重不同气候

变化因子间以及与其他全球变化因子的相互作用(Custer & Dini-Andreote, 2022; Yang et al, 2022)。其次, 与生物相关的气候变化要素还包括极端事件的发生(例如干旱、洪水、热浪、低温)。极端气候事件突发性强、难以预测, 却对全球生态系统的结构和功能有着不可忽视的影响。尽管目前针对极端气候事件进行了大量的研究, 得到了一些重要结论, 但极端气候事件对生物多样性的影响仍存在较大的不确定性。未来的研究需要进一步加强多源数据与模型模拟的结合、设计区域联网实验, 以更好地解析极端气候事件影响生物多样性的内在机制。最后, 历史上的气候变化问题可能还会对生物多样性产生遗留效应(Hawkes et al, 2017)。例如, 在严重干旱后的1-4年内, 树木会普遍出现生长缓慢、恢复不完全的现象(Anderegg et al, 2015)。因此预测未来气候变化对生物多样性的影响还需要了解历史气候变化造成的时间滞后问题。

2.2 减缓和适应气候变化的措施如何惠益于生物多样性保护

为了同时减缓气候变化和保护生物多样性, 我们必须保护和恢复现存的生物多样性与生态系统(Pettorelli et al, 2021)。目前已有多个研究提出有利于气候与生物多样性的3个主要措施, 即保护、恢复和管理(Pettorelli et al, 2021; Shin et al, 2022; Smith et al, 2022)。保护措施主要是指减少森林等富碳生态系统的破坏与退化。例如在63个国家中, 设立保护区可以使森林砍伐率降低41%, 有效阻止了生物多样性的丧失(Wolf et al, 2021)。有研究表明, 对地球上退化最严重地区的恢复, 结合生物多样性保护, 可以显著提高生态系统碳固存能力, 同时防止约70%的物种灭绝(Strassburg et al, 2020)。在保护与恢复之后, 为了能够可持续发展, 必须进行科学的管理(于贵瑞等, 2021)。比如采用集约化的农业经营方案, 提高单位农业面积生产力的同时, 释放更多土地用于生物多样性保护(Pretty et al, 2018)。此外, 还可以通过增加城市绿化增强碳吸收(De la Sota et al, 2019), 同时也为一些生物在城市定居提供了条件, 有利于生物多样性保护和维持。

总而言之, 大部分减缓或适应气候变化的措施都惠益于生物多样性保护, 但也有一些措施存在争议, 比如大面积的人工生态系统(如人工栽培单一树种或能源作物), 虽然有益于减缓气候变化, 但对生物多样性产生不利影响并可能与粮食生产竞争土地(Smith et al, 2022)。然而, 这些对生物多样性的潜在不利影响, 可以通过更加细化且具有针对性的方案, 来最小化甚至抵消掉负面影响。因此, 在实施相应措施时一定要注重因地制宜, 方可产生最佳的双赢解决方案(贺金生等, 2020)。

2.3 生物多样性与生态系统功能理论应用到自然生态系统

传统的生物多样性与生态系统功能研究多集中于受控的实验系统, 涵盖的空间尺度比较小, 与人类社会活动相对应的自然生态系统联系比较少(贺金生等, 2003)。未来发展方向之一是如何将小尺度的实验研究的理论和发现应用到生物多样性的自然生态系统(Manning et al, 2019; van der Plas, 2019), 尤其是与气候变化相关政策的制定和生态系统管理等层面相匹配的尺度, 包括草地、森林和干旱生

态系统、农业生态系统和城市生态系统等。其中, 尺度推演(Craven et al, 2020; Gonzalez et al, 2020; Qiu & Cardinale, 2020)、营养级(Eisenhauer et al, 2019)、生物多样性维度(Le Bagousse-Pinguet et al, 2019)和地上和地下生态系统关联(Bardgett & Wardle, 2010)是理论应用扩展的基石, 但尚缺乏深刻的认识。首先, 尺度推演不仅涉及到时空尺度, 还涉及到研究对象从个体到生态系统, 甚至到景观、区域尺度的变化。随着尺度的扩展, 影响生物多样性格局的气候、土壤和植被等驱动因子也随之改变。其次, 传统研究为了简化问题, 常常只关注初级生产者, 而其他营养级对生态系统功能的影响研究不足。再次, 由于生物多样性维度的复杂性, 以及生物群落物种的多样性, 实验研究难以综合考虑这些因素, 因此需要借助野外观察、长期监测和遥感观测等方法来综合研究分类多样性、功能多样性和谱系多样性对生态系统功能的影响。最后, 近年随着高通量测序和宏基因组技术的发展, 生态系统地下部分生物多样性与生态系统功能的关系研究得以发展(褚海燕等, 2020; 高贵锋和褚海燕, 2020; 米湘成等, 2021), 但由于土壤物理化学属性的复杂性, 土壤生物种的鉴定难度和土壤生物间的复杂关系, 使得地上和地下部分关联的机理研究缺乏(Bardgett & van der Putten, 2014; Bardgett, 2018)。因此, 将生物多样性和生态系统功能理论应用到自然生态系统是未来需要解决的关键科学问题之一。

2.4 生物多样性保护在碳中和目标实现中的贡献

减少碳排放、增加碳吸收和固存是实现碳中和的有效途径(方精云, 2021; 朴世龙等, 2022; 杨元合等, 2022; 于贵瑞等, 2022)。碳中和措施的实施不仅有效减缓气候变化, 同时, 通过生物栖息地保护、退化土地恢复和生态系统管理等措施, 还将对生物多样性保护有深远影响。反过来, 作为生物多样性与生态系统功能理论应用到自然生态系统的案例, 生物多样性也将在碳中和目标实现中起到至关重要的作用。这是因为, 生态系统碳固持的功能, 包括碳固持量、固持速率、固持时间等也会随着生物多样性的提升而提升; 而对生物多样性的保护也是一种基于自然的气候变化减缓与调控的解决方案(Díaz et al, 2009b; Shin et al, 2022)。因此, 生物多样性保护在碳中和目标实现中的贡献是未来的研

究方向和需要解决的关键科学问题之一。尽管如此,我们也面临诸多挑战,比如,在不同生态系统类型、时空尺度和生态系统管理措施下,生物多样性通过哪些机理过程作用于生态系统碳排放和固持(Díaz et al, 2009b)。在实践中,如何实现最优的生态系统布局、最优的物种配置、最优的生态系统管理,来实现生物多样性保护和碳中和的双赢目标(方精云, 2021)。同时,如何通过生物多样性的保护和管理,以实现气候变化减缓与其他可持续发展的共同目标(Shin et al, 2022)。

3 具体可实施的措施建议

3.1 建立、健全生物多样性监测系统

传统的生物多样性监测系统常常以物种多样性、单一营养级、单一空间尺度为中心,但伴随着新技术的开发和应用,如高通量测序技术,为开展以多维度(分类多样性、功能多样性和谱系多样性)、多营养级(生产者、消费者、分解者)、跨尺度(生态系统、景观、生物群区)的生物多样性长期监测奠定了基础。因此,建议依托国家公园、自然保护区、定位研究站,建立统一的生物多样性监测指标和规范,以实现保护生物多样性、预测多样性变化、适应和减缓气候变化的目的。

3.2 构建基于自然的减缓和适应气候变化的解决方案

基于自然的解决方案往往是最快、成本最低的政策管理方案。当前构建基于自然的减缓和适应气候变化的解决方案,需要将生物多样性纳入可持续发展框架中,以解决人类社会面临的诸多环境问题。生境保护、生态系统可持续管理、退化生态系统恢复将是核心。因此,建议对适宜生物生存的原始生境进行保护,厘清驱动生物多样性变化的主要气候变化因子和极端气候事件,以实现生态系统的可持续管理和退化生态系统的恢复目标,最终为气候-自然-社会提供三赢解决方案。


3.3 加强对气候变化-生物多样性变化正、负反馈机制的认识

在全球尺度上生物多样性丧失是不争的事实,在生态系统尺度生物群落物种组成的变化也是不争的事实,而物种组成的变化涉及到物种的丧失或增加两个主要过程,与生态系统对气候变化的正、

负反馈机制息息相关。因此,需要明确不同生态系统导致生物多样性变化的主要驱动因子是什么,如何通过调控这些因子来阻止甚至扭转气候变化对生物多样性的负面影响,同时通过对生物多样性的保护,提升生态系统碳固持能力,以实现气候变化减缓和生物多样性保护的协同发展。

致谢: 审稿人和责任编辑提出了建设性修改意见,特此致谢!

ORCID

井新  <https://orcid.org/0000-0002-7146-7180>
蒋胜竞  <https://orcid.org/0000-0002-3538-4046>
刘慧颖  <https://orcid.org/0000-0001-8903-6103>
李昱  <https://orcid.org/0000-0001-9088-4070>
贺金生  <https://orcid.org/0000-0001-5081-3569>

参考文献

- Anderegg WR, Schwalm C, Biondi F, Camarero JJ, Koch G, Litvak M, Ogle K, Shaw JD, Shevliakova E, Williams AP, Wolf A, Ziaco E, Pacala S (2015) Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349, 528–532.
- Bardgett RD (2018) Linking aboveground-belowground ecology: A short historical perspective. In: *Aboveground-Belowground Community Ecology* (eds Ohgushi T, Wurst S, Johnson SN), pp. 1–17. Springer Nature, Gewerbestrasse, Switzerland.
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Bardgett RD, Wardle DA (2010) *Aboveground-belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes, and global change*. Oxford University Press, New York.
- Bastazini VAG, Galiana N, Hillebrand H, Estiarte M, Ogaya R, Peñuelas J, Sommer U, Montoya JM, Bates A (2021) The impact of climate warming on species diversity across scales: Lessons from experimental meta-ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1545–1554.
- Bestion E, Soriano-Redondo A, Cucherousset J, Jacob S, White J, Zinger L, Fournelle L, Di Gesu L, Teyssier A, Cote J (2019) Altered trophic interactions in warming climates: Consequences for predator diet breadth and fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20192227.
- Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Normand S, Rømer N, Beck PSA, Blach-Overgaard A, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, Georges D, Goetz SJ, Guay KC, Henry GHR, HilleRisLambers J, Hollister RD, Karger

- DN, Kattge J, Manning P, Prevéy JS, Rixen C, Schaepman-Strub G, Thomas HJD, Vellend M, Wilmsking M, Wipf S, Carboognani M, Hermanutz L, Lévesque E, Molau U, Petraglia A, Soudzilovskaia NA, Spasojevic MJ, Tomaselli M, Vowles T, Alatalo JM, Alexander HD, Anadon-Rosell A, Angers-Blondin S, Beest MT, Berner L, Björk RG, Buchwal A, Buras A, Christie K, Cooper EJ, Dullinger S, Elberling B, Eskelinen A, Frei ER, Grau O, Grogan P, Hallinger M, Harper KA, Heijmans MMPD, Hudson J, Hülber K, Iturrate-Garcia M, Iversen CM, Jaroszynska F, Johnstone JF, Jørgensen RH, Kaarlejärvi E, Klady R, Kuleza S, Kulonen A, Lamarque LJ, Lantz T, Little CJ, Speed JDM, Michelsen A, Milbau A, Nabe-Nielsen J, Nielsen SS, Ninot JM, Oberbauer SF, Olofsson J, Onipchenko VG, Rumpf SB, Semenchuk P, Shetti R, Collier LS, Street LE, Suding KN, Tape KD, Trant A, Treier UA, Tremblay JP, Tremblay M, Venn S, Weijers S, Zamin T, Boulanger-Lapointe N, Gould WA, Hik DS, Hofgaard A, Jónsdóttir IS, Jørgensen J, Klein J, Magnusson B, Tweedie C, Wookey PA, Bahn M, Blonder B, van Bodegom PM, Bond-Lamberty B, Campetella G, Cerabolini BEL, Chapin FS III, Cornwell WK, Craine J, Dainese M, de Vries FT, Díaz S, Enquist BJ, Green W, Milla R, Niinemets Ü, Onoda Y, Ordoñez JC, Ozinga WA, Penuelas J, Poorter H, Poschlod P, Reich PB, Sandel B, Schamp B, Sheremetev S, Weiher E (2018) Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 562, 57–62.
- Blanchet FG, Cazelles K, Gravel D (2020) Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23, 1050–1063.
- Blume-Werry G (2022) The belowground growing season. *Nature Climate Change*, 12, 11–12.
- Bongers FJ, Schmid B, Bruehlheide H, Bongers F, Li S, von Oheimb G, Li Y, Cheng AP, Ma KP, Liu XJ (2021) Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1594–1603.
- Bonnet T, Morrissey MB, de Villemereuil P, Alberts SC, Arcese P, Bailey LD, Boutin S, Brekke P, Brent LNJ, Camenisch G, Charmantier A, Clutton-Brock TH, Cockburn A, Coltman DW, Courtiol A, Davidian E, Evans SR, Ewen JG, Festa-Bianchet M, de Franceschi C, Gustafsson L, Höner OP, Houslay TM, Keller LF, Manser M, McAdam AG, McLean E, Nietlisbach P, Osmond HL, Pemberton JM, Postma E, Reid JM, Rutschmann A, Santure AW, Sheldon BC, Slate J, Teplitsky C, Visser ME, Wachter B, Kruuk LEB (2022) Genetic variance in fitness indicates rapid contemporary adaptive evolution in wild animals. *Science*, 376, 1012–1016.
- Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck JS, Griffin JN, Hector A, Cardinale BJ, Hooper DU, Dee LE, Duffy JE (2014) Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 111–124.
- Chapin FS III, Díaz S (2020) Interactions between changing climate and biodiversity: Shaping humanity's future. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 6295–6296.
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024–1026.
- Chu HY, Feng MM, Liu X, Shi Y, Yang T, Gao GF (2020) Soil microbial biogeography: Recent advances in China and research frontiers in the world. *Acta Pedologica Sinica*, 57, 515–529. (in Chinese with English abstract) [褚海燕, 冯毛毛, 柳旭, 时玉, 杨腾, 高贵锋 (2020) 土壤微生物生物地理学: 国内进展与国际前沿. *土壤学报*, 57, 515–529.]
- Collins CG, Elmendorf SC, Smith JG, Shoemaker L, Szojka M, Swift M, Suding KN (2022) Global change re-structures alpine plant communities through interacting abiotic and biotic effects. *Ecology Letters*, 25, 1813–1826.
- Cowie RH, Bouchet P, Fontaine B (2022) The sixth mass extinction: Fact, fiction or speculation? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97, 640–663.
- Craven D, van der Sande MT, Meyer C, Gerstner K, Bennett JM, Giling DP, Hines J, Phillips HRP, May F, Bannar-Martin KH, Chase JM, Keil P (2020) A cross-scale assessment of productivity–diversity relationships. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 1940–1955.
- Custer GF, Dini-Andreote F (2022) Embracing complexity in ecosystem response to global change. *Environmental Science & Technology*, 56, 9832–9834.
- de Bello F, Lavorel S, Hallett LM, Valencia E, Garnier E, Roscher C, Conti L, Galland T, Goberna M, Májeková M, Montesinos-Navarro A, Pausas JG, Verdú M, E-Vojtkó A, Götzenberger L, Lepš (2021) Functional trait effects on ecosystem stability: Assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 822–836.
- De la Sota C, Ruffato-Ferreira VJ, Ruiz-García L, Alvarez S (2019) Urban green infrastructure as a strategy of climate change mitigation: A case study in northern Spain. *Urban Forestry & Urban Greening*, 40, 145–151.
- Delgado-Baquerizo M, Guerra CA, Cano-Díaz C, Egidi E, Wang JT, Eisenhauer N, Singh BK, Maestre FT (2020) The proportion of soil-borne pathogens increases with warming at the global scale. *Nature Climate Change*, 10, 550–554.
- Des Roches S, Bell MA, Palkovacs EP (2020) Climate-driven habitat change causes evolution in Threespine Stickleback. *Global Change Biology*, 26, 597–606.
- Díaz S, Hector A, Wardle DA (2009a) Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: Not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1, 55–60.
- Díaz S, Wardle DA, Hector A (2009b) Incorporating biodiversity in climate change mitigation initiatives. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, Human Wellbeing: An Ecological Economic Perspective* (eds Naeem S, Bunker

- DE, Hector A, Loreau M, Perrings C), pp. 149-166. Oxford University Press, New York.
- Duffy JE, Godwin CM, Cardinale BJ (2017) Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549, 261–264.
- Eisenhauer N, Schielzeth H, Barnes AD, Barry KE, Bonn A, Brose U, Bruehlheide H, Buchmann N, Buscot F, Ebeling A, Ferlian O, Freschet GT, Giling DP, Hättenschwiler S, Hillebrand H, Hines J, Isbell F, Koller-France E, König-Ries B, de Kroon H, Meyer ST, Milcu A, Müller J, Nock CA, Petermann JS, Roscher C, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Schnitzer SA, Schuldt A, Tschamtko T, Türke M, van Dam NM, van der Plas F, Vogel A, Wagg C, Wardle DA, Weigelt A, Weisser WW, Wirth C, Jochum M (2019) A multitrophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research. In: *Mechanisms Underlying the Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Function* (eds Eisenhauer N, Bohan DA, Dumbrell AJ), pp. 541–564. Academic Press, London.
- Fang JY (2021) Ecological perspectives of carbon neutrality. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1173–1176. (in Chinese with English abstract) [方精云 (2021) 碳中和的生态学透视. *植物生态学报*, 45, 1173–1176.]
- Fei SL, Jo I, Guo QF, Wardle DA, Fang JY, Chen AP, Oswalt CM, Brockerhoff EG (2018) Impacts of climate on the biodiversity–productivity relationship in natural forests. *Nature Communications*, 9, 5436.
- Feng XJ, Mi XC, Xiao ZS, Cao L, Wu H, Ma KP (2019) Overview of Chinese biodiversity observation network (Sino BON). *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 34, 1389–1398. (in Chinese with English abstract) [冯晓娟, 米湘成, 肖治术, 曹垒, 吴慧, 马克平 (2019) 中国生物多样性监测与研究网络建设及进展. *中国科学院院刊*, 34, 1389–1398.]
- Feng YH, Schmid B, Loreau M, Forrester DI, Fei SL, Zhu JX, Tang ZY, Zhu JL, Hong PB, Ji CJ, Shi Y, Su HJ, Xiong XY, Xiao J, Wang SP, Fang JY (2022) Multispecies forest plantations outyield monocultures across a broad range of conditions. *Science*, 376, 865–868.
- Forrester DI, Bausch J (2016) A review of processes behind diversity–productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports*, 2, 45–61.
- Gallagher RV, Hughes L, Leishman MR (2013) Species loss and gain in communities under future climate change: Consequences for functional diversity. *Ecography*, 36, 531–540.
- Gamfeldt L, Roger F (2017) Revisiting the biodiversity–ecosystem multifunctionality relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0168.
- Ganuza C, Redlich S, Uhler J, Tobisch C, Rojas-Botero S, Peters MK, Zhang J, Benjamin CS, Englmeier J, Ewald J, Fricke U, Haensel M, Kollmann J, Riebl R, Uphus L, Müller J, Steffan-Dewenter I (2022) Interactive effects of climate and land use on pollinator diversity differ among taxa and scales. *Science Advances*, 8, eabm9359.
- Gao GF, Chu HY (2020) Techniques and methods of microbiomics and their applications. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 395–408. (in Chinese with English abstract) [高贵锋, 褚海燕 (2020) 微生物组学的技术和方法及其应用. *植物生态学报*, 44, 395–408.]
- García-Palacios P, Gross N, Gaitán J, Maestre FT (2018) Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 8400–8405.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 325–331.
- Gonzalez A, Germain RM, Srivastava DS, Filotas E, Dee LE, Gravel D, Thompson PL, Isbell F, Wang S, Kéfi S, Montoya J, Zelnik YR, Loreau M (2020) Scaling-up biodiversity–ecosystem functioning research. *Ecology Letters*, 23, 757–776.
- Grossiord C (2020) Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist*, 228, 42–49.
- Gruner DS, Bracken MES, Berger SA, Eriksson BK, Gamfeldt L, Matthiessen B, Moorthi S, Sommer U, Hillebrand H (2017) Effects of experimental warming on biodiversity depend on ecosystem type and local species composition. *Oikos*, 126, 8–17.
- Hawkes CV, Waring BG, Rocca JD, Kivlin SN (2017) Historical climate controls soil respiration responses to current soil moisture. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 6322–6327.
- He JS, Bu HY, Hu XW, Feng YH, Li SL, Zhu JX, Liu GH, Wang YR, Nan ZB (2020) Close-to-nature restoration of degraded alpine grasslands: Theoretical basis and technical approach. *Chinese Science Bulletin*, 65, 3898–3908. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 卜海燕, 胡小文, 冯彦皓, 李守丽, 朱剑霄, 刘国华, 王彦荣, 南志标 (2020) 退化高寒草地的近自然恢复: 理论基础与技术途径. *科学通报*, 65, 3898–3908.]
- He JS, Fang JY, Ma KP, Huang JH (2003) Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 835–843. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉 (2003) 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 27, 835–843.]
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188–190.
- Hicks Pries CE, Castanha C, Porras RC, Torn MS (2017) The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355, 1420–1423.
- Hoffmann M, Hilton-Taylor C, Angulo A, Böhm M, Brooks

- TM, Butchart SHM, Carpenter KE, Chanson J, Collen B, Cox NA, Darwall WRT, Dulvy NK, Harrison LR, Katariya V, Pollock CM, Quader S, Richman NI, Rodrigues ASL, Tognelli MF, Vié JC, Aguiar JM, Allen DJ, Allen GR, Amori G, Ananjeva NB, Andreone F, Andrew P, Ortiz ALA, Baillie JEM, Baldi R, Bell BD, Biju SD, Bird JP, Black-Decima P, Blanc JJ, Bolaños F, Bolivar-G W, Burfield IJ, Burton JA, Capper DR, Castro F, Catullo G, Cavanagh RD, Channing AL, Chao NL, Chenery AM, Chiozza F, Clausnitzer V, Collar NJ, Collett LC, Collette BB, Cortez Fernandez CF, Craig MT, Crosby MJ, Cumberlidge N, Cuttelod A, Derocher AE, Diesmos AC, Donaldson JS, Duckworth JW, Dutton G, Dutta SK, Emslie RH, Farjon A, Fowler S, Freyhof J, Garshelis DL, Gerlach J, Gower DJ, Grant TD, Hammerson GA, Harris RB, Heaney LR, Hedges SB, Hero JM, Hughes B, Hussain SA, Javier IM, Inger RF, Ishii N, Iskandar DT, Jenkins RKB, Kaneko Y, Kottelat M, Kovacs KM, Kuzmin SL, La Marca E, Lamoreux JF, Lau MWN, Lavilla EO, Leus K, Lewison RL, Lichtenstein G, Livingstone SR, Lukoschek V, Mallon DP, McGowan PJK, McIvor A, Moehlman PD, Molur S, Alonso AM, Musick JA, Nowell K, Nussbaum RA, Olech W, Orlov NL, Papenfuss TJ, Parra-Olea G, Perrin WF, Polidoro BA, Pourkazemi M, Racey PA, Ragle JS, Ram M, Rathbun G, Reynolds RP, Rhodin AGJ, Richards SJ, Rodríguez LO, Ron SR, Rondinini C, Rylands AB, de Mitcheson YS, Sanciangco JC, Sanders KL, Santos-Barrera G, Schipper J, Self-Sullivan C, Shi YC, Shoemaker A, Short FT, Sillero-Zubiri C, Silvano DL, Smith KG, Smith AT, Snoeks J, Stattersfield AJ, Symes AJ, Taber AB, Talukdar BK, Temple HJ, Timmins R, Tobias JA, Tsytsulina K, Tweddle D, Ubeda C, Valenti SV, van Dijk PP, Veiga LM, Veloso A, Wege DC, Wilkinson M, Williamson EA, Xie F, Young BE, Akçakaya HR, Bennun L, Blackburn TM, Boitani L, Dublin HT, da Fonseca GAB, Gascon C, Lacher TE Jr, Mace GM, Mainka SA, McNeely JA, Mittermeier RA, Reid GM, Rodriguez JP, Rosenberg AA, Samways MJ, Smart J, Stein BA, Stuart SN (2010) The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, 330, 1503–1509.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486, 105–108.
- Hua FY, Bruijnzeel LA, Meli P, Martin PA, Zhang J, Nakagawa S, Miao XR, Wang WY, McEvoy C, Peña-Arancibia JL, Brancalion PHS, Smith P, Edwards DP, Balmford A (2022) The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches. *Science*, 376, 839–844.
- Huang YY, Chen YX, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Yang XF, Liu XJ, Pei KQ, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen XY, Chesters D, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Fang JY, Fischer M, Guo LD, Guo DL, Gutknecht JLM, He JS, He CL, Hector A, Hönig L, Hu RY, Klein AM, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi XZ, Tan MZ, Tang ZY, Trogisch S, Wang ZW, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang WH, Yu MJ, Yu XD, Zhang JY, Zhang SR, Zhang NL, Zhou HZ, Zhu CD, Zhu L, Bruelheide H, Ma KP, Niklaus PA, Schmid B (2018) Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362, 80–83.
- Humphrey V, Zscheischler J, Ciais P, Gudmundsson L, Sitch S, Seneviratne SI (2018) Sensitivity of atmospheric CO₂ growth rate to observed changes in terrestrial water storage. *Nature*, 560, 628–631.
- IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, Connors SL, Péan C, Berger S, Caud N, Chen Y, Goldfarb L, Gomis MI, Huang M, Leitzell K, Lonnoy E, Matthews JBR, Maycock TK, Waterfield T, Yelekçi O, Yu R, Zhou B). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Isbell F, Balvanera P, Mori AS, He JS, Bullock JM, Regmi GR, Seabloom EW, Ferrier S, Sala OE, Guerrero-Ramírez NR, Tavella J, Larkin DJ, Schmid B, Outhwaite CL, Pramual P, Borer ET, Loreau M, Omotoriogun TC, Obura DO, Anderson M, Portales-Reyes C, Kirkman K, Vergara PM, Clark AT, Komatsu KJ, Petchey OL, Weiskopf SR, Williams LJ, Collins SL, Eisenhauer N, Trisos CH, Renard D, Wright AJ, Tripathi P, Cowles J, Byrnes JEK, Reich PB, Purvis A, Sharip Z, O'Connor MI, Kazanski CE, Haddad NM, Soto EH, Dee LE, Díaz S, Zirbel CR, Avolio ML, Wang SP, Ma ZY, Liang JJ, Farah HC, Johnson JA, Miller BW, Hautier Y, Smith MD, Knops JMH, Myers BJE, Harmáčková ZV, Cortés J, Harfoot MJB, Gonzalez A, Newbold T, Oehri J, Mazón M, Dobbs C, Palmer MS (2022) Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecology and the Environment*, doi: 10.1002/fee.2536.
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo QF, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526, 574–577.
- Jing X, He JS (2021) Relationship between biodiversity, ecosystem multifunctionality and multiserviceability: Literature overview and research advances. *Chinese Journal of Plant*

- Ecology, 45, 1094–1111. (in Chinese with English abstract) [井新, 贺金生 (2021) 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望. 植物生态学报, 45, 1094–1111.]
- Jing X, Muys B, Baeten L, Bruelheide H, de Wandeler H, Desie E, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Jucker T, Kardol P, Pollastrini M, Ratcliffe S, Scherer-Lorenzen M, Selvi F, Vancampenhout K, van der Plas F, Verheyen K, Vesterdal L, Zuo J, Van Meerbeek K (2022) Climatic conditions, not above- and belowground resource availability and uptake capacity, mediate tree diversity effects on productivity and stability. *Science of the Total Environment*, 812, 152560.
- Jing X, Prager CM, Classen AT, Maestre FT, He JS, Sanders NJ (2020) Variation in the methods leads to variation in the interpretation of biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships. *Journal of Plant Ecology*, 13, 431–441.
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu HY, Classen AT, Zhao K, Chen LT, Shi Y, Jiang YX, He JS (2015) The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, 8159.
- Jones KR, Watson JEM, Possingham HP, Klein CJ (2016) Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: A review. *Biological Conservation*, 194, 121–130.
- Kharouba HM, Ehrlén J, Gelman A, Bolmgren K, Allen JM, Travers SE, Wolkovich EM (2018) Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 5211–5216.
- Komatsu KJ, Avolio ML, Lemoine NP, Isbell F, Grman E, Houseman GR, Koerner SE, Johnson DS, Wilcox KR, Alatalo JM, Anderson JP, Aerts R, Baer SG, Baldwin AH, Bates J, Beierkuhnlein C, Belote RT, Blair J, Bloor JMG, Bohlen PJ, Bork EW, Boughton EH, Bowman WD, Britton AJ, Cahill Jr JF, Chaneton E, Chiariello NR, Cheng JM, Collins SL, Cornelissen JHC, Du GZ, Eskelinen A, Firn J, Foster B, Gough L, Gross K, Hallett LM, Han XG, Harmens H, Hovenden MJ, Jagerbrand A, Jentsch A, Kern C, Klanderud K, Knapp AK, Kreyling J, Li W, Luo YQ, McCulley RL, McLaren JR, Magonigal JP, Morgan JW, Onipchenko V, Pennings SC, Prevéy JS, Price JN, Reich PB, Robinson CH, Russell FL, Sala OE, Seabloom EW, Smith MD, Soudzilovskaia NA, Souza L, Suding K, Suttle KB, Svejcar T, Tilman D, Tognetti P, Turkington R, White S, Xu ZW, Yahdjian L, Yu Q, Zhang PF, Zhang YH (2019) Global change effects on plant communities are magnified by time and the number of global change factors imposed. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 17867–17873.
- Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O (2010) Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 321–350.
- Le Bagousse-Pinguet Y, Soliveres S, Gross N, Torices R, Berdugo M, Maestre FT (2019) Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 8419–8424.
- Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, Murielle J, Grenouillet G (2020) Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1044–1059.
- Li DJ, Miller JED, Harrison S (2019) Climate drives loss of phylogenetic diversity in a grassland community. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 19989–19994.
- Li N, Euring D, Cha JY, Lin Z, Lu MZ, Huang LJ, Kim WY (2021) Plant hormone-mediated regulation of heat tolerance in response to global climate change. *Frontiers in Plant Science*, 11, 627969.
- Li ZY, Ye XZ, Wang SP (2021) Ecosystem stability and its relationship with biodiversity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1127–1139. (in Chinese with English abstract) [李周园, 叶小洲, 王少鹏 (2021) 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. 植物生态学报, 45, 1127–1139.]
- Liu AR, Yang T, Xu W, Shangguan ZJ, Wang JZ, Liu HY, Shi Y, Chu HY, He JS (2018) Status, issues and prospects of belowground biodiversity on the Tibetan alpine grassland. *Biodiversity Science*, 26, 972–987. (in Chinese with English abstract) [刘安榕, 杨腾, 徐炜, 上官子健, 王金洲, 刘慧颖, 时玉, 褚海燕, 贺金生 (2018) 青藏高原高寒草地地下生物多样性: 进展、问题与展望. 生物多样性, 26, 972–987.]
- Liu HY, Wang H, Li N, Shao JJ, Zhou XH, van Groenigen KJ, Thakur MP (2022a) Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming. *Nature Climate Change*, 12, 97–102.
- Liu HY, Xu CY, Allen CD, Hartmann H, Wei XH, Yakir D, Wu XC, Yu PT (2022b) Nature-based framework for sustainable afforestation in global drylands under changing climate. *Global Change Biology*, 28, 2202–2220.
- Liu XJ, Trogisch S, He JS, Niklaus PA, Bruelheide H, Tang ZY, Erfmeier A, Scherer-Lorenzen M, Pietsch KA, Yang B, Kühn P, Scholten T, Huang YY, Wang C, Staab M, Leppert KN, Wirth C, Schmid B, Ma KP (2018) Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20181240.
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Luo YH, Cadotte MW, Liu J, Burgess KS, Tan SL, Ye LJ, Zou JY, Chen ZZ, Jiang XL, Li J, Xu K, Li DZ, Gao LM (2022)

- Multitrophic diversity and biotic associations influence subalpine forest ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 103, e3745.
- Ma KP, Zhu M, Ji LQ, Ma JC, Guo QH, Ouyang ZY, Zhu L (2018) Establishing China infrastructure for big biodiversity data. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 33, 838–845. (in Chinese with English abstract) [马克平, 朱敏, 纪力强, 马俊才, 郭庆华, 欧阳志云, 朱丽 (2018) 中国生物多样性大数据平台建设. *中国科学院院刊*, 33, 838–845.]
- Makiola A, Holdaway RJ, Wood JR, Orwin KH, Glare TR, Dickie IA (2022) Environmental and plant community drivers of plant pathogen composition and richness. *New Phytologist*, 233, 496–504.
- Malik AA, Martiny JBH, Brodie EL, Martiny AC, Treseder KK, Allison SD (2020) Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 14, 1–9.
- Manning P, Loos J, Barnes AD, Batáry P, Bianchi FJJA, Buchmann N, de Deyn GB, Ebeling A, Eisenhauer N, Fischer M, Fründ J, Grass I, Isselstein J, Jochum M, Klein AM, Klingenberg EOF, Landis DA, Lepš J, Tschamtk T (2019) Transferring biodiversity-ecosystem function research to the management of 'real-world' ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 66, 323–356.
- Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre FT, Mace G, Whittingham MJ, Fischer M (2018) Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 427–436.
- Mi XC, Feng G, Zhang J, Hu YB, Zhu L, Ma KP (2021) Review on biodiversity science in China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 36, 388–398. (in Chinese with English abstract) [米湘成, 冯刚, 张健, 胡义波, 朱丽, 马克平 (2021) 中国生物多样性科学研究进展评述. *中国科学院院刊*, 36, 384–398.]
- Mori AS, Dee LE, Gonzalez A, Ohashi H, Cowles J, Wright AJ, Loreau M, Hautier Y, Newbold T, Reich PB, Matsui T, Takeuchi W, Okada KI, Seidl R, Isbell F (2021) Biodiversity-productivity relationships are key to nature-based climate solutions. *Nature Climate Change*, 11, 543–550.
- Mouillot D, Loiseau N, Grenié M, Algar AC, Allegra M, Cadotte MW, Casajus N, Denelle P, Guéguen M, Maire A, Maitner B, McGill BJ, McLean M, Mouquet N, Munoz F, Thuiller W, Villéger S, Violle C, Auber A (2021) The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecology Letters*, 24, 1988–2009.
- Niu SL, Wan SQ, Ma KP (2009) Acclimation and mitigation of terrestrial ecosystem and biodiversity to climate change. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 24, 421–427. (in Chinese with English abstract) [牛书丽, 万师强, 马克平 (2009) 陆地生态系统及生物多样性对气候变化的适应与减缓. *中国科学院院刊*, 24, 421–427.]
- Niu SL, Chen WN (2020) Global change and ecosystems research progress and prospect. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 449–460. (in Chinese with English abstract) [牛书丽, 陈卫楠 (2020) 全球变化与生态系统研究现状与展望. *植物生态学报*, 44, 449–460.]
- O'Connor MI, Mori AS, Gonzalez A, Dee LE, Loreau M, Avolio M, Byrnes JEK, Cheung W, Cowles J, Clark AT, Hautier Y, Hector A, Komatsu K, Newbold T, Outhwaite CL, Reich PB, Seabloom E, Williams L, Wright A, Isbell F (2021) Grand challenges in biodiversity-ecosystem functioning research in the era of science-policy platforms require explicit consideration of feedbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20210783.
- Pardikes NA, Revilla TA, Lue CH, Thierry M, Souto-Vilarós D, Hrcsek J (2022) Effects of phenological mismatch under warming are modified by community context. *Global Change Biology*, 28, 4013–4026.
- Pereira HM, Navarro LM, Martins IS (2012) Global biodiversity change: The bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 25–50.
- Petry WK, Soule JD, Iler AM, Chicas-Mosier A, Inouye DW, Miller TEX, Mooney KA (2016) Sex-specific responses to climate change in plants alter population sex ratio and performance. *Science*, 353, 69–71.
- Pettorelli N, Graham NAJ, Seddon N, Bustamante M, Lowton MJ, Sutherland WJ, Koldewey HJ, Prentice HC, Barlow J (2021) Time to integrate global climate change and biodiversity science-policy agendas. *Journal of Applied Ecology*, 58, 2384–2393.
- Piao SL, He Y, Wang XH, Chen FH (2022) Estimation of China's terrestrial ecosystem carbon sink: Methods, progress and prospects. *Science China Earth Sciences*, 65, 641–651. (in Chinese with English abstract) [朴世龙, 何悦, 王旭辉, 陈发虎 (2022) 中国陆地生态系统碳汇估算: 方法、进展、展望. *中国科学: 地球科学*, 52, 1010–1020.]
- Pörtner HO, Scholes RJ, Agard J, Archer E, Arneth A, Bai X, Barnes D, Burrows M, Chan L, Cheung WLW, Diamond S, Donatti C, Duarte C, Eisenhauer N, Foden W, Gasalla MA, Handa C, Hickler T, Hoegh-Guldberg O, Ichii K, Jacob U, Insarov G, Kiessling W, Leadley P, Leemans R, Levin L, Lim M, Maharaj S, Managi S, Marquet PA, McElwee P, Midgley G, Oberdorff T, Obura D, Osman Elasha B, Pandit R, Pascual U, Pires APF, Popp A, Reyes-García V, Sankaran M, Settele J, Shin Y-J, Sintayehu DW, Smith P, Steiner N, Strassburg B, Sukumar R, Trisos C, Val AL, Wu J, Aldrian E, Parmesan C, Pichs-Madruga R, Roberts DC, Rogers AD, Díaz SM, Fischer M, Hashimoto S, Lavorel S, Ning W, Ngo H (2021) Scientific outcome of the IPBES-IPCC co-sponsored workshop on biodiversity and climate change. *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES)*, <https://zenodo.org/record/5101125>. (last accessed on 2022-08-06).

- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345–353.
- Pretty J, Benton TG, Bharucha ZP, Dicks LV, Flora CB, Godfray HCJ, Goulson D, Hartley S, Lampkin N, Morris C, Pierzynski G, Prasad PVV, Reganold J, Rockström J, Smith P, Thorne P, Wratten S (2018) Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nature Sustainability*, 1, 441–446.
- Qiu JX, Cardinale BJ (2020) Scaling up biodiversity–ecosystem function relationships across space and over time. *Ecology*, 101, e03166.
- Ratcliffe S, Wirth C, Jucker T, van der Plas F, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Allan E, Benavides R, Bruelheide H, Ohse B, Paquette A, Ampoorter E, Bastias CC, Bauhus J, Bonal D, Bouriaud O, Bussotti F, Carnol M, Castagnérol B, Češko E, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Haase J, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Kambach S, Kolb S, Koricheva J, Liebersgesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nock C, Pollastrini M, Purschke O, Radoglou K, Raulund-Rasmussen K, Roger F, Ruiz-Benito P, Seidl R, Selvi F, Seiferling I, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Baeten L (2017) Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20, 1414–1426.
- Rillig MC, Ryo M, Lehmann A, Aguilar-Trigueros CA, Buchert S, Wulf A, Iwasaki A, Roy J, Yang GW (2019) The role of multiple global change factors in driving soil functions and microbial biodiversity. *Science*, 366, 886–890.
- Rinawati F, Stein K, Lindner A (2013) Climate change impacts on biodiversity—The setting of a lingering global crisis. *Diversity*, 5, 114–123.
- Roslin T, Antão L, Hällfors M, Meyke E, Lo C, Tikhonov G, del Mar Delgado M, Gurarie E, Abadonova M, Abduraimov O, Adrianova O, Akimova T, Akkiev M, Ananin A, Andreeva E, Andriychuk N, Antipin M, Arzamashev K, Babina S, Babushkin M, Bakin O, Barabancova A, Basilskaia I, Belova N, Belyaeva N, Bepalova T, Bisikalova E, Bobretsov A, Bobrov V, Bobrovskiy V, Bochkareva E, Bogdanov G, Bolshakov V, Bondarchuk S, Bukharova E, Butunina A, Buyvolov Y, Buyvolova A, Bykov Y, Chakhireva E, Chashchina O, Cherenkova N, Chistjakov S, Chuhontseva S, Davydov EA, Demchenko V, Diadicheva E, Dobrolyubov A, Dostoyevskaya L, Drovkina S, Drozdova Z, Dubanaev A, Dubrovsky Y, Elsukov S, Epova L, Ermakova O, Ermakova OS, Ershkova E, Esengeldenova A, Evstigneev O, Fedchenko I, Fedotova V, Filatova T, Gashev S, Gavrilov A, Gaydysh I, Golovcov D, Goncharova N, Gorbunova E, Gordeeva T, Grishchenko V, Gromyko L, Hohryakov V, Hritankov A, Ignatenko E, Igosheva S, Ivanova U, Ivanova N, Kalinkin Y, Kaygorodova E, Kazansky F, Kiseleva D, Knorre A, Kolpashnikov L, Korobov E, Korolyova H, Korotkikh N, Kosenkov G, Kossenko S, Kotlugalyamova E, Kozlovsky E, Kozsheechkin V, Kozurak A, Kozyr I, Krasnopevtseva A, Kruglikov S, Kuberskaya O, Kudryavtsev A, Kulebyakina E, Kulsha Y, Kupriyanova M, Kurbanbagamaev M, Kutenkov A, Kutenkova N, Kuyantseva N, Kuznetsov A, Larin E, Lebedev P, Litvinov K, Luzhkova N, Mahmudov A, Makovkina L, Mamontov V, Mayorova S, Megalinskaja I, Meydus A, Minin A, Mitrofanov O, Motruk M, Myslenkov A, Nasonova N, Nemtseva N, Nesterova I, Nezdolij T, Niroda T, Novikova T, Panicheva D, Pavlov A, Pavlova K, Podolski S, Polikarpova N, Polyanskaya T, Pospelov I, Pospelova E, Prokhorov I, Prokosheva I, Puchnina L, Putrashyk I, Raiskaya J, Rozhkov Y, Rozhkova O, Rudenko M, Rybnikova I, Rykova S, Sahnevich M, Samoylov A, Sanko V, Sapelnikova I, Sazonov S, Selyunina Z, Shalaeva K, Shashkov M, Shcherbakov A, Shevchik V, Shubin S, Shujskaja E, Sibgatullin R, Sikkila N, Sitnikova E, Sivkov A, Skok N, Skorokhodova S, Smirnova E, Sokolova G, Sopin V, Spasovski Y, Stepanov S, Stratiy V, Strekalovskaya V, Sukhov A, Suleymanova G, Sultangareeva L, Teleganova V, Teplov V, Teplova V, Tertitsa T, Timoshkin V, Tirski D, Tolmachev A, Tomilin A, Tselishcheva L, Turgunov M, Tyukh Y, Van P, Van V, Vasin A, Vasina A, Vekliuk A, Vetchinnikova L, Vinogradov V, Volodchenkov N, Voloshina I, Xoliqov T, Yablonovska-Grishchenko E, Yakovlev V, Yakovleva M, Yantser O, Yarema Y, Zahvatov A, Zakharov V, Zelenetskiy N, Zheltukhin A, Zubina T, Kurhinen J, Ovaskainen O (2021) Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent. *Nature Climate Change*, 11, 241–248.
- Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Saladin B, Pellissier L, Graham CH, Nobis MP, Salamin N, Zimmermann NE (2020) Rapid climate change results in long-lasting spatial homogenization of phylogenetic diversity. *Nature Communications*, 11, 4663.
- Scheffers BR, De Meester L, Bridge TCL, Hoffmann AA, Pandolfi JM, Corlett RT, Butchart SHM, Pearce-Kelly P, Kovacs KM, Dudgeon D, Pacifici M, Rondinini C, Foden WB, Martin TG, Mora C, Bickford D, Watson JEM (2016) The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354, aaf7671.
- Schuld A, Assmann T, Brezzi M, Buscot F, Eichenberg D, Gutknecht J, Härdtle W, He JS, Klein AM, Kühn P, Liu XJ, Ma KP, Niklaus PA, Pietsch KA, Purahong W,

- Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Scholten T, Staab M, Tang ZY, Trogisch S, von Oheimb G, Wirth C, Wubet T, Zhu CD, Bruelheide H (2018) Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 9, 2989.
- Shen MG, Wang SP, Jiang N, Sun JP, Cao RY, Ling XF, Fang B, Zhang L, Zhang LH, Xu XY, Lv WW, Li BL, Sun QL, Meng FD, Jiang YH, Dorji T, Fu YS, Iler A, Vitasse Y, Steltzer H, Ji ZM, Zhao WW, Piao SL, Fu BJ (2022) Plant phenology changes and drivers on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Nature Reviews Earth & Environment*, 3, 633–651.
- Shin YJ, Midgley GF, Archer ERM, Arneth A, Barnes DKA, Chan LN, Hashimoto S, Hoegh-Guldberg O, Insarov G, Leadley P, Levin LA, Ngo HT, Pandit R, Pires APF, Pörtner HO, Rogers AD, Scholes RJ, Settele J, Smith P (2022) Actions to halt biodiversity loss generally benefit the climate. *Global Change Biology*, 28, 2846–2874.
- Smith P, Arneth A, Barnes DKA, Ichii K, Marquet PA, Popp A, Pörtner HO, Rogers AD, Scholes RJ, Strassburg B, Wu JG, Ngo H (2022) How do we best synergize climate mitigation actions to co-benefit biodiversity? *Global Change Biology*, 28, 2555–2577.
- Song J, Wan SQ, Piao SL, Knapp AK, Classen AT, Vicca S, Ciais P, Hovenden MJ, Leuzinger S, Beier C, Kardol P, Xia JY, Liu Q, Ru JY, Zhou ZX, Luo YQ, Guo DL, Adam Langley J, Zscheischler J, Dukes JS, Tang JW, Chen JQ, Hofmocker KS, Kueppers LM, Rustad L, Liu LL, Smith MD, Templer PH, Quinn Thomas R, Norby RJ, Phillips RP, Niu SL, Faticchi S, Wang YP, Shao PS, Han HY, Wang DD, Lei LJ, Wang JL, Li XN, Zhang Q, Li XM, Su FL, Liu B, Yang F, Ma GG, Li GY, Liu YC, Liu YZ, Yang ZL, Zhang KS, Miao Y, Hu MJ, Yan C, Zhang A, Zhong MX, Hui Y, Li Y, Zheng MM (2019) A meta-analysis of 1,119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1309–1320.
- Strassburg BBN, Iribarrem A, Beyer HL, Cordeiro CL, Crouzeilles R, Jakovac CC, Braga Junqueira A, Lacerda E, Latawiec AE, Balmford A, Brooks TM, Butchart SHM, Chazdon RL, Erb KH, Brancalion P, Buchanan G, Cooper D, Díaz S, Donald PF, Kapos V, Leclère D, Miles L, Obersteiner M, Plutzer C, de M Scaramuzza CA, Scarano FR, Visconti P (2020) Global priority areas for ecosystem restoration. *Nature*, 586, 724–729.
- Terraube J, Villers A, Poudré L, Varjonen R, Korpimäki E (2017) Increased autumn rainfall disrupts predator–prey interactions in fragmented boreal forests. *Global Change Biology*, 23, 1361–1373.
- Thackeray SJ, Henrys PA, Hemming D, Bell JR, Botham MS, Burthe S, Helaouet P, Johns DG, Jones ID, Leech DI, Mackay EB, Massimino D, Atkinson S, Bacon PJ, Brereton TM, Carvalho L, Clutton-Brock TH, Duck C, Edwards M, Elliott JM, Hall SJG, Harrington R, Pearce-Higgins JW, Høye TT, Kruuk LEB, Pemberton JM, Sparks TH, Thompson PM, White I, Winfield IJ, Wanless S (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535, 241–245.
- Thakur MP (2020) Climate warming and trophic mismatches in terrestrial ecosystems: The green-brown imbalance hypothesis. *Biology Letters*, 16, 20190770.
- Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo MB (2011) Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature*, 470, 531–534.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843–845.
- van der Plas F (2019) Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 94, 1220–1245.
- van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagnyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Muhie Dawud S, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M (2016) Jack-of-all-trades effects drive biodiversity ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, 7, 11109.
- Vasiliev D, Greenwood S (2021) The role of climate change in pollinator decline across the Northern Hemisphere is underestimated. *Science of the Total Environment*, 775, 145788.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Verheyen K, Vanhellefont M, Auge H, Baeten L, Baraloto C, Barsoum N, Bilodeau-Gauthier S, Bruelheide H, Castagnyrol B, Godbold D, Haase J, Hector A, Jactel H, Koricheva J, Loreau M, Mereu S, Messier C, Muys B, Nolet P, Paquette A, Parker J, Perring M, Ponette Q, Potvin C, Reich P, Smith A, Weih M, Scherer-Lorenzen M (2016) Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, 45, 29–41.
- Visser ME, Gienapp P (2019) Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 879–885.
- Wang QQ, Gao Y, Wang R (2021) Review on impacts of

- global change on food web structure. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1064-1074. (in Chinese with English abstract) [王晴晴, 高燕, 王嵘 (2021) 全球变化对食物网结构影响机制的研究进展. *植物生态学报*, 45, 1064-1074.]
- Warren R, Price J, Jenkins R (2021) Climate change and terrestrial biodiversity. In: *The Impacts of Climate Change: A comprehensive Study of Physical, Biophysical, Social and Political Issues* (ed. Letcher TM), pp. 851-114. Elsevier, Amsterdam.
- Wei FW, Nie YG, Miao HX, Lu H, Hu YB (2014) Advancements of the researches on biodiversity loss mechanisms. *Chinese Science Bulletin*, 59, 430-437. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 聂永刚, 苗海霞, 路浩, 胡义波 (2014) 生物多样性丧失机制研究进展. *科学通报*, 59, 430-437.]
- Wolf C, Levi T, Ripple WJ, Zárrate-Charry DA, Betts MG (2021) A forest loss report card for the world's protected areas. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 520-529.
- Wu D, Xu C, Wang SP, Zhang L, Kortsch S (2022) Why are biodiversity-ecosystem functioning relationships so elusive? Trophic interactions may amplify ecosystem function variability. *Journal of Animal Ecology*, doi: 10.1111/1365-2656.13808.
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55-71. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 55-71.]
- Yang GW, Ryo M, Roy J, Lammel DR, Ballhausen MB, Jing X, Zhu XF, Rillig MC (2022) Multiple anthropogenic pressures eliminate the effects of soil microbial diversity on ecosystem functions in experimental microcosms. *Nature Communications*, 13, 4260.
- Yang YH, Shi Y, Sun WJ, Chang JF, Zhu JX, Chen LY, Wang X, Guo YP, Zhang HT, Yu LF, Zhao SQ, Xu K, Zhu JL, Shen HH, Wang YY, Peng YF, Zhao X, Wang XP, Hu HF, Chen SP, Huang M, Wen XF, Wang SP, Zhu B, Niu SL, Tang ZY, Liu LL, Fang JY (2022) Terrestrial carbon sinks in China and around the world and their contribution to carbon neutrality. *Science China Life Sciences*, 65, 534-574. [杨元合, 石岳, 孙文娟, 常锦峰, 朱剑霄, 陈蕾伊, 王欣, 郭焱培, 张宏图, 于凌飞, 赵淑清, 徐亢, 朱江玲, 沈海花, 王媛媛, 彭云峰, 赵霞, 王襄平, 胡会峰, 陈世莘, 黄玫, 温学发, 王少鹏, 朱彪, 牛书丽, 唐志尧, 刘玲莉, 方精云 (2022) 中国及全球陆地生态系统碳源汇特征及其对碳中和的贡献. *中国科学: 生命科学*, 52, 534-574.]
- Yu GR, Hao TX, Zhu JX (2022) Discussion on action strategies of China's carbon peak and carbon neutrality. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 37, 423-434. (in Chinese with English abstract) [于贵瑞, 郝天象, 朱剑兴 (2022) 中国碳达峰、碳中和行动方略之探讨. *中国科学院院刊*, 37, 423-434.]
- Yu GR, Yang M, Fu C, Wang QF, Chen Z (2021) Thinking on large-scale terrestrial ecosystem management and its theoretical fundament and practice. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 32, 771-787. (in Chinese with English abstract) [于贵瑞, 杨萌, 付超, 王秋凤, 陈智 (2021) 大尺度陆地生态系统管理的理论基础及其应用研究的思考. *应用生态学报*, 32, 771-787.]
- Zellweger F, de Frenne P, Lenoir J, Vangansbeke P, Verheyen K, Bernhardt-Römermann M, Baeten L, Hédli R, Berki I, Brunet J, van Calster H, Chudomelová M, Decocq G, Dirnböck T, Durak T, Heinken T, Jaroszewicz B, Kopecký M, Máliš F, Macek M, Malicki M, Naaf T, Nagel TA, Ortmann-Ajkai A, Petřík P, Pielech R, Reczyńska K, Schmidt W, Standovár T, Świerkosz K, Teleki B, Vild O, Wulf M, Coomes D (2020) Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368, 772-775.
- Zu KL, Wang ZH (2022) Research progress on the elevational distribution of mountain species in response to climate change. *Biodiversity Science*, 30, 123-137. (in Chinese with English abstract) [祖奎玲, 王志恒 (2022) 山地物种海拔分布对气候变化响应的研究进展. *生物多样性*, 30, 123-137.]

(责任编辑: 蒋林 责任编辑: 周玉荣)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

生态系统修复国内外研究进展与展望

李锋^{1,2}, 成超男^{1,2}, 杨锐^{1,3*}

1. 清华大学建筑学院景观学系, 北京 100084; 2. 清华大学建筑学院生态修复研究中心, 北京 100084; 3. 清华大学国家公园研究院, 北京 100084

摘要: 气候变化和人类活动的增加不仅导致生态系统退化、生物多样性丧失、生物圈资源供给能力降低, 而且极大地制约了社会经济的可持续发展。尽管在全世界范围内已实施了大量的保护工作, 但全球生态系统退化仍在继续, 逐渐成为备受关注的全球性问题。文章首先厘清生态系统修复的发展历程、相关概念与理论。其次, 归纳生态系统修复的全球议题, 涉及生态系统服务及其价值评估、生物多样性保护、应对气候变化与碳储存、自然保护地、监测体系与适应性管理、公平性与多主体参与等方面。然后, 总结我国森林、草原、河流与湿地、海洋与海岸带的生态系统退化问题与修复进展, 梳理生态保护红线、自然保护地生态系统修复和国土空间生态保护修复3种措施的进展与不足。最后, 对山水林田湖草沙一体化保护与系统治理、生态系统修复的多元融资政策与渠道、荒野生态保护修复的探索与实践、城镇生态系统修复的研究与应用以及生态系统修复对生物多样性的保护与维持等五个方面进行展望, 以期为我国进一步开展生态系统保护修复的相关研究与实践提供指导。

关键词: 生态系统退化; 生态系统修复; 生态修复; 国土空间规划; 国土空间保护修复

李锋, 成超男, 杨锐 (2022) 生态系统修复国内外研究进展与展望. 生物多样性, 30, 22519. doi: 10.17520/biods.2022519.

Li F, Cheng CN, Yang R (2022) A review of ecosystem restoration: Progress and prospects of domestic and abroad. Biodiversity Science, 30, 22519. doi: 10.17520/biods.2022519.

A review of ecosystem restoration: Progress and prospects of domestic and abroad

Feng Li^{1,2}, Chaonan Cheng^{1,2}, Rui Yang^{1,3*}

1 Department of Landscape Architecture, School of Architecture, Tsinghua University, Beijing 100084

2 Ecological Restoration Research Center, School of Architecture, Tsinghua University, Beijing 100084

3 Institute for National Parks, Tsinghua University, Beijing 100084

ABSTRACT

Background: Climate change and increased human activity lead to ecosystem degradation, loss of biodiversity and reduced capacity to sustain the biosphere, as well as significantly constrain sustainable socio-economic development. Ecosystem degradation continues to be a global concern, and extensive conservation and restoration efforts have been implemented worldwide to address this problem.

Progresses: In this paper, we first explore the concepts and theories of ecosystem restoration and how they developed. Secondly, we summarize key elements associated with ecosystem restoration, e.g. ecosystem services and values, biodiversity conservation, climate change and carbon storage, nature reserves, monitoring systems and adaptive management, and equity and multi-participation. Then, we review the problem of ecosystem degradation and the extent of restoration efforts in China's forests, grasslands, rivers and wetlands, and marine and coastal zones. We explore the progress and shortcomings of three measures, in particular, China's ecological conservation red line scheme, ecosystem restoration in protected areas and ecological protection and restoration in national space planning.

Prospect: We conclude this paper by exploring integrated conservation and systematic land management approaches to address ecosystem degradation. We discuss the policies and channels of diversified financing of ecosystem restoration, exploratory practices in wilderness ecological conservation and restoration, applied research in urban ecosystem restoration, and ecosystem restoration for the conservation and maintenance of biodiversity to inform further research

收稿日期: 2022-09-08; 接受日期: 2022-10-31

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(71734006)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yrui@tsinghua.edu.cn

and practical application of ecosystem restoration efforts in China.

Key words: ecosystem degradation; ecosystem restoration; ecological restoration; national space planning; conservation and restoration of national spaces

为应对生态系统退化、生物多样性丧失和全球气候变化,生态保护修复的科学研究和实践正在迅速开展(Wortley et al, 2013)。生态系统修复被认为是世界范围内生态保护活动的一个关键组成部分,对地球可持续发展至关重要(Gann et al, 2019; Watson et al, 2020)。生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台的报告表明全球生态系统退化是一个广泛而严重的问题(IPBES, 2018),世界自然保护联盟指出每年约有1,200万ha的土地处于退化状态(IUCN, 2019)。据估计,土地退化将对全球至少2/5的人类生产环境产生负影响,进而导致全球经济产出衰退1/10(Xie et al, 2020)。不可持续的土地利用和自然资源的过度开发,造成淡水、海洋和陆地生态系统生态功能受损、碳储量减少(Kumar et al, 2022)、生态系统服务供给和支持生物多样性的能力下降,同时降低了弱势群体在供水质量、热环境等方面的适应性及应对自然灾害的弹性(ten Brink, 2011)。生态系统退化持续发生且并未出现放缓迹象(Willemsen et al, 2020),因此,全球应积极采取修复行动以遏制和扭转这种趋势。

目前,在国家、区域和全球层面已制定了宏伟的生态系统修复目标(Strassburg et al, 2020)。2003年IUCN启动了森林与景观恢复全球伙伴关系(Global Partnership on Forest and Landscape Restoration, GPFLR)计划,随后发起波恩挑战(2011)(Bonn Challenge)并颁布《纽约森林宣言》(2014)(the New York Declaration on Forests, NYDF),旨在确保2030年前完成修复全球3.5亿ha退化土地的目标。根据《巴黎气候协定》(the Paris Agreement),137个国家在各自的计划中强调了有关修复的行动,196个国家支持《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)中涉及生态系统修复的爱知生物多样性目标。同时,联合国宣布2021-2030年为生态系统恢复十年(United Nations Environment Agency, 2019),旨在制止和修复退化的生态系统,造福人类和自然。此外,CBD(2021)在2020年后全球生物多样性框架第一份草案的行动目标中明确要求

至少修复20%退化的淡水、海洋和陆地生态系统。

中国生态系统修复面临前所未有的机遇。党的十八大以来,我国持续落实山水林田湖草沙一体化保护和系统治理、加大生态系统保护修复力度以及促进人与自然和谐共生等生态文明思想。中国生态系统修复已经取得了一定成果,我国始终坚持节约优先、保护优先、自然恢复为主的方针,构建了以国家公园为主体的自然保护地体系,率先在国际上提出和实施生态保护红线制度(Gao, 2019),落实生物多样性保护重大工程,推动天然林保护修复、退耕还林、还草、还湿等一大批生态保护修复工程,开展山水林田湖草生态保护修复工程试点,稳步提升生态系统质量与稳定性。

尽管中国拥有多样的自然环境、复杂的生态系统类型和丰富的生物多样性,但生态系统总体仍较为脆弱,生态极脆弱和脆弱区域约占全国陆地国土空间的一半,河道断流、湖泊萎缩和水质污染等问题仍然存在(Ren et al, 2007)。生态承载力和环境容量不足,经济发展带来的生态保护修复压力依然较大,我国约2/3的GDP可能面临“自然损失”带来的威胁(高兵等, 2022)。生态系统及其服务对我国经济增长和社会发展等至关重要,亟待采取相应的生态系统修复行动,以维持生态系统保护措施的有效性。

总之,围绕生态系统结构、过程、功能以及生态系统退化对人类福祉的影响等核心科学问题,国内外已经开展了大量的研究和实践工作,目前在生态系统修复方面已有很多成熟的技术,但还有待于解决系统整合、落实成本效益分析和推动长期可持续性等一系列问题。本文聚焦于梳理生态系统修复的发展历程,辨析相关概念及其内涵,总结当前热点的全球议题,整理与分析中国生态系统面临的退化问题与修复措施,展望我国生态系统修复未来的研究与实践方向。

1 生态系统修复的发展历程

1.1 生态系统科学的提出与拓展

人类的生态修复实践活动历史悠久,如利用火

种创造和维持生存环境、作物轮作、造林和近自然林业等。但早期修复活动主要以人为中心,对生态系统的认识不足(任海等, 2019)。针对生态系统的科学研究经历了早期理论、快速发展和探索反思3个阶段。1971年Odum提出生态系统科学,认为该学科是生命科学和地球科学交叉领域的一门跨专业学科(Odum, 1971, 1977),主要关注生态系统的模式、过程和服务,探索生物群落和非生物环境如何通过能量流动和物质循环相互关联。1975年在美国召开了“受损生态系统恢复”国际研讨会,1985年Aber和Jorban提出了恢复生态学的概念,并于同年成立国际生态恢复学会(Society for Ecological Restoration, SER),标志着恢复生态学学科的形成(Jordan et al, 1989)。

恢复生态学是以生态系统科学为基础的理论与实践,生态系统修复是恢复生态学的核心内容(图1)。相关学者拓展了生态系统科学关于修复的研究范围,涵盖了生态系统要素的组成、结构、功能、发展与演替、人类影响及其调控机制等(Vitousek et al, 1997)。研究方向主要涉及:评估生态系统的退化程度(Daily, 1995);开展山体、森林、草原和野生动物等生态保护修复实践;推广生态系统服务评估和自然资本核算;提升生态系统质量与多样性以促进区域和全球可持续发展(McGinnis & Ostrom, 2014)。

自20世纪90年代以来,由于对全球气候变化、生物多样性丧失、生态系统退化和人类主导的生物圈可持续性的日益关注,推动了生态系统科学的发展,该领域的研究成果将为人类社会面临的许多重

大问题提供系统性的解决方案(Yu et al, 2021)。同时,随着生态系统恢复十年的提出,应反思恢复生态学作为一门科学和实践的重要性,广泛运用生态系统修复领域的科学理论与工具方法,制定更合理的生态系统修复目标,并将其纳入全球保护议程。

1.2 国际上生态系统修复的发展历程

国际组织与机构对生态系统修复起到了重要的推动作用,经历了初步探索、快速发展和持续推进3个阶段(图2)。2004年SER提出国际生态修复入门指南(SER, 2004);2006年提出面向生物多样性保护和生计维持的生态修复(Gann & Lamb, 2006);2019年公布了生态修复实践的国际原则与标准,从技术方案制定、动态机制分析、净增益评估、投资决策权衡等方面为生态修复实践的系统运作提供了必要工具(SER, 2019);2022年提出社会信息共享框架以促进生态系统与社会人文学科之间的合作(Gann et al, 2022)。

2005年联合国提出千年生态系统评估(MA, 2005),并开发和使用生态系统的总经济价值评估模型;2016年CBD发布生态系统修复的短期行动计划;2019年联合国批准“生态系统恢复十年(2021–2030)”的倡议,标志着大规模基于自然恢复行动的全面开展;2021年联合国提出面向人类、自然和气候的生态系统修复(https://www.rural21.com/english/publications/detail/article/becoming-generationrestoration-ecosystem-restoration-for-people-nature-and-climate.html?no_cache=1);2022年CBD更新了保护地优先工作计划(Programme of Work on

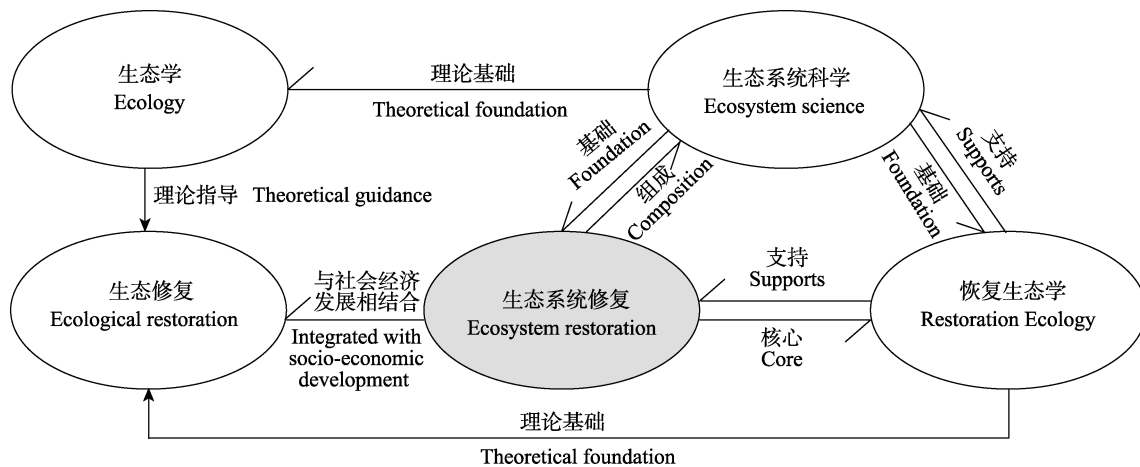


图1 生态系统修复与相关概念的关系
Fig. 1 Relationship between ecosystem restoration and related concepts

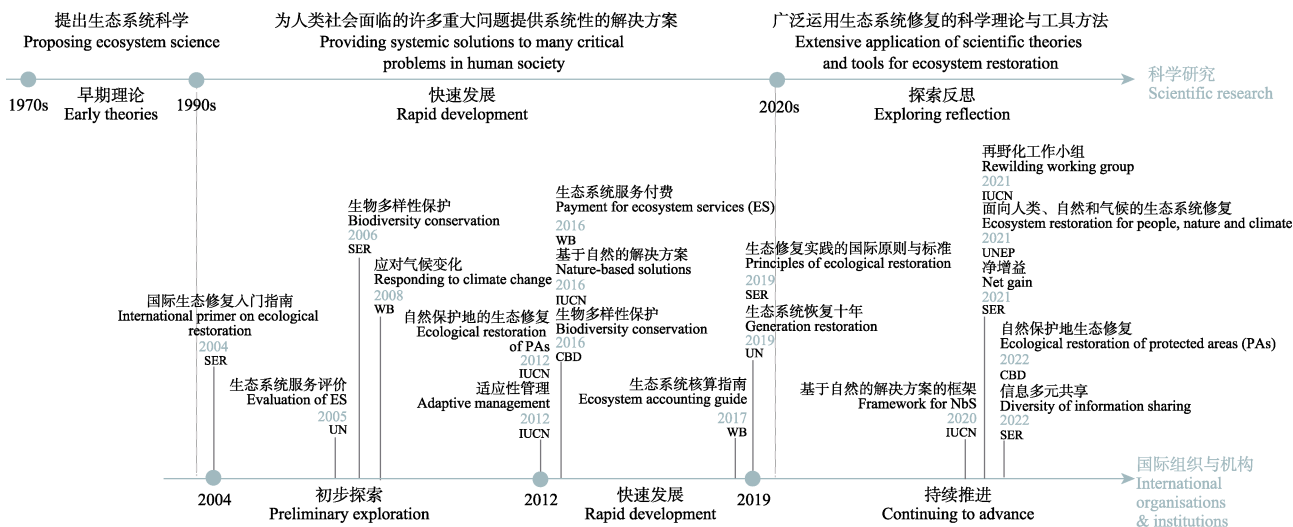


图2 国际生态系统修复的发展历程(1970s–2020s)
Fig. 2 Development of ecosystem restoration abroad (1970s–2020s)

Protected Areas, PoWPA)的生态系统修复部分。

2008年世界银行(The World Bank, WB)首次提出基于自然的解决方案(nature-based solutions, NbS) (WB, 2008), 并长期研究绿色基础设施和生态系统服务价值量的评估方法(WB, 2017)。2012年IUCN出版适应性管理指南(Kingsford & Biggs, 2012)以及保护地生态修复的最佳案例(Keenleyside et al, 2012); 2016年和2020年IUCN分别提出NbS的内涵及定义、8大准则及28项指标, 同时, 将该理念应用到全球范围内的生态系统修复实践中(IUCN, 2016, 2020); 2021年IUCN成立再野化(rewilding)工作小组, 以推动再野化的理论与实践(https://iucn-rwg.org/)。

1.3 中国的探索与实践

党的二十大报告深刻阐明中国式现代化是人与自然和谐共生的现代化, 为推动绿色发展和推进美丽中国建设指明了前进方向。国内生态系统修复的理论研究主要分为两个方面, 其一是对国外相关理论进行“本土化”实践, 其二是对我国传统的生态智慧, 如南方山地梯田营造、桑基鱼塘系统等, 进行提炼与应用(袁兴中等, 2019)。相关的实践探索大多基于“山水林田湖草沙生命共同体”“社会-经济-自然”复合生态系统(马世骏和王如松, 1984)以及生态学等理论开展生态系统修复活动(白中科等, 2020), 并已针对森林、草原、湖泊、湿地、矿山和沙地等出台了一系列国家、行业 and 地方的政策指导与标准规范。

中国已开展了大量的生态系统修复工作, 但研究和实践存在一些不足: (1)我国森林与草原、河流与湿地、海洋与海岸带等生态系统仍面临较为严峻的退化挑战, 需依据复合生态系统、基于自然的解决方案以及系统科学等理念, 构建山水林田湖草沙一体化生态保护修复的理论体系、技术方法、标准规范与系统模式; (2)生态修复涉及所有的生态系统类型, 包括自然生态系统、半自然生态系统和人工生态系统, 但目前对城镇及荒野的重视程度不够; (3)生态系统修复实践以财政投入为主, 对于碳储存与碳交易、生态系统服务付费、生态资产评估与生态产品价值实现等多元融资渠道和市场结合机制的研究尚待深入。

2 生态系统修复的相关概念

2.1 生态系统修复与生态修复

IPBES将生态系统退化定义为: “生态系统结构、功能或为人类提供惠益的能力长期呈现下降趋势” (Delgado & Marín, 2020), 而生态系统修复则是停止和扭转生态系统退化的过程, 以改善生态系统服务和恢复生物多样性。生态系统修复的核心内容包括选取基线和参照生态系统、保障生态系统的完整性以及降低生态系统崩溃的风险(Hansen et al, 2013; Nicholson et al, 2021)。

基线和参照生态系统是衡量生态系统历史变化与制定未来修复目标的关键。基线是评估指定时

间范围内生态系统变化的初始状态, 参照生态系统为评估完整性设置了范围(McNellie et al, 2020), 与基线偏离表明该生态系统完整性正在丧失, 但与参照生态系统趋同则表明修复活动有助于提高生态系统完整性(Ellis et al, 2021), 生态系统崩溃是生态系统退化的终点(Cumming & Peterson, 2017)。

SER (2004)将生态修复定义为“协助退化、受损或被破坏生态系统的恢复、重建和改善的过程”, 通过生态修复能够恢复生态系统固有价值, 并为人类提供商品和服务(Martin, 2017)。Suding (2011)认为生态修复是一种重要的管理方法, 逐渐成为陆地、水域及自然资源管理的重要焦点, 有助于实现和维持人类健康和福祉等广泛的社会目标(CBD, 2010)。综合国内外生态修复的研究和实践, 我们认为生态修复的科学内涵比生态系统修复更加丰富。生态修复是以自然生态系统修复为主, 必要时辅以人工措施以促进自然演替的过程, 涵盖自然生态修复、社会生态修复和经济生态修复等多个维度, 需考虑区域发展与社会经济之间的关系, 并权衡生态、社会和经济需求等多方面因素。

2.2 恢复力与自然演替

恢复力与自然演替是生态系统修复的基础理论(彭少麟和陆宏芳, 2003)。恢复力是系统进入可替代的稳定状态之前所能承受的干扰强度, 也是研究复杂系统关键转变和临界点的重要概念。Hobbs等在此基础上提出了生态系统退化的状态与跃迁模型(Hobbs & Norton, 1996; Allen et al, 1997), 该模型也涵盖自然设计^①与人为设计理论。其中, 自然设计理论认为只要有足够的时间, 退化的生态系统依靠恢复力能够合理地自组织, 以恢复到原来的自然状态。人为设计理论认为, 通过生态工程或生态重建等积极的干预措施, 可触发退化生态系统的自然演替, 以尽可能地恢复到参照生态系统的状态(杜晓军等, 2003)。因此, 生态系统修复的方法应以支持和协助自然演替为主, 不应造成生态系统进一步的退化(Nelson et al, 2022)。

2.3 基于自然的解决方案

基于自然的解决方案是可持续管理和生态系统修复的行动, 强调利用自然和健康的生态系统,

优化基础设施、保障生态系统完整性和生物多样性。基于自然的解决方案主要针对气候变化的减缓与适应、防灾减灾、经济与社会发展、人类健康、粮食安全、水安全、生态环境退化与生物多样性丧失七项重大挑战提出解决方案(IUCN, 2020)。

2.4 “再野化”的概念与实践

“再野化”的概念已从最初为了保护大型食肉动物栖息地连通性, 逐渐拓展到以过程为导向的生态系统修复方法, 是国际自然保护和生态系统修复的一种新理念和途径(罗明等, 2019; 杨锐和曹越, 2019)。该方法通过修复生态系统的营养复杂性、随机干扰和扩散之间的生态过程与相互作用, 提高生态系统的稳定性与物种多样性(Perino et al, 2019)。在实践案例中, 野外回归(reintroduction)被认为是恢复和重建濒危物种种群的有效方法之一(Skorupski et al, 2022)。

3 生态系统修复的全球热点议题

3.1 提升生态系统服务及其价值

生态系统修复是增加生态系统服务供给及其价值的主要战略之一(Costanze et al, 1997; Kubiszewski et al, 2017)。生态系统服务付费(payment for ecosystem services, PES)能够量化生态系统修复策略的实施情况, 该方法已在国际上得到广泛应用, 如联合国提出“减少森林砍伐和森林退化造成的排放计划”(reducing emissions from deforestation and forest degradation, REDD+)(Warner et al, 2016)。此外, 计算生态系统修复成本与效益的差值, 可定量评估生态系统修复项目实施前后的净增益变化(SER, 2021), 一定程度上反映了修复成本和效益的边际效应(Cao et al, 2021)。

3.2 支持生物多样性保护

修复与重建生态系统稳定性以支持生物多样性保护。生物多样性是生物圈的核心组成部分(马克平和钱迎倩, 1998), 生态系统稳定性与生物多样性之间的关系主要包括营养级和食物链结构之间的联系、基因多样性和进化机制、物种多样性与生态系统服务之间的反馈等(Yu et al, 2021)。CBD第八条对各个缔约方在生态系统修复方面提出了明确的要求, 如修复退化的生态系统、促进受威胁物种的保护与种群恢复、防控外来入侵物种等(马建章等,

^① 本文将Self-design译为“自然设计”, 认为大自然是一种无我的存在。

2012)。

3.3 应对气候变化与碳储存

生态系统修复在减缓、适应气候变化与碳储存方面至关重要。生态系统碳循环动力学主要包括驱动基本碳循环过程的生物和非生物机制、“碳汇”和“碳源”的时空动态变化及其形成与维持机制。相关研究还包括评估生态系统修复项目的气候效应,如造林的碳储存或降温效应、生物物理反馈对减缓气候变化的贡献、优化造林用地分布及其物种选择对气候变化的潜在影响等(Yu et al, 2021)。

3.4 确立自然保护区优先事项

自然保护区内及周边的修复工作是保护地工作计划的一个重要优先事项,该计划鼓励各国制定和实施与恢复和重建保护地生态系统完整性相关的措施(CBD, 2022)。全球范围内已有众多保护地生态系统修复的成功案例,主要的修复方法包括自然恢复、栽植乡土树种、物种重新引入、清除入侵物种、修复生态过程和社区合作等。已有研究表明,在自然保护区投入一定的恢复时间、资源和努力,不仅可以恢复生物多样性,而且能够获得额外的、更广泛的生态系统物质和非物质的价值与利益(Keenleyside et al, 2012)。

3.5 完善监测体系与适应性管理

基于长期有效的监测数据,分析生态系统动力学与全球变化的因果关系逐渐成为研究热点。近10年来,卫星和遥感影像、物联网和无人机等生态系统观测和实验网络迅速发展(Jetz et al, 2019),依据长期有效的监测数据与数据库平台的搭建,既能跟踪自然因素和人类活动对生态系统退化的影响,又能分析生态系统修复对生物多样性保护的有效性。同时,科研监测与适应性管理密切相关,在生态系统修复项目的全生命周期内,采用监测、评估和校验的“反馈循环”模式,以实现预期设定的修复目标。

3.6 考虑公平性与多主体参与

生态系统修复是地方、国家、区域和全球各级公共和私营部门共同的责任,应始终将促进包容性和共同治理、社会公正性与公平性贯彻于整个修复过程与结果之中(Coux & Gonzalo, 2015)。同时,从社会生态系统的视角出发,促进生态系统修复理论体系的跨学科实践能够促进生态学家、社会学家、

从业者和不同参与群体之间的合作(Fischer et al, 2021),这样的合作是修复活动顺利开展与实施的关键保障之一。

4 中国生态系统修复的进展与措施

4.1 退化问题与修复进展

作为《生物多样性公约》签署国,中国持续划定大量国家预算使用于生态系统保护修复的相关行动中,已开展了相当数量的生态修复工程与试点,但我国的生态系统仍面临较大的退化压力。

(1)森林生态系统退化与修复。2020年底中国森林覆盖率为23.04%,森林蓄积量为175亿 m^3 ,森林面积为2.2亿ha,但我国森林覆盖率仍然低于全球32%的平均水平(http://www.gov.cn/xinwen/2021-08/19/content_5632036.htm),人均森林面积仅为世界人均水平的1/4。我国实施的国家林业发展重点方案,包括公益林管理和天然林保护、全面推进林长制、“三北防护林工程”等已取得了一定的修复成效。“十三五”期间,森林生态系统完整性进一步得到保护,森林面积增加70.92万ha,全国累计完成造林0.36亿ha,退耕还林362.5万ha(http://www.gov.cn/xinwen/2021-08/06/content_5629818.htm)。

(2)草原生态系统退化与修复。中国草原面积近4亿ha,约占国土面积的41.7% (<https://www.forestry.gov.cn/main/5462/20210311/115701724435306.html>),而退化的草原面积约1.2亿ha,中度和重度退化的草原面积约占总面积的1/3以上(http://www.jhs.moa.gov.cn/ghgl/202107/t20210714_6371800.htm)。由于我国丰富的牧场资源大部分分布在环境脆弱的西部和西北部,在不利条件下更易发生退化现象,其中,青海南部、西藏北部和柴达木盆地分布着最广泛和最严重的退化区域(Breidenbach et al, 2022)。中国持续加强林草种质资源保护和良种选育推广,实施新一轮退耕还林还草工程,加强草原禁牧和草畜平衡。在过去几十年间,人工种草117万ha、退耕还草34.43万ha、改良退化草原173.3万ha、治理黑土滩和毒害草79.6万ha以及完成防沙治沙任务880万ha (https://m.mnr.gov.cn/zt/zh/xjpswmsx/jssj/202006/t20200618_2527977.html)。

(3)河流与湿地生态系统退化与修复。中国河流利用与保护的矛盾日益凸显,受到较强干扰的河流

段落主要位于长江、黄河、珠江、松花江等大江大河的中下游流域,大致与水利工程和城建开发相关(张益章等, 2020)。中国拥有64处国际重要湿地,总面积约732万ha, 占全球国际重要湿地面积的3% (http://www.gov.cn/xinwen/2022-01/20/content_5669418.htm), 但湿地面积却呈现不断萎缩的状况。2010年全国开始大范围开展河流生态治理, 2020年重点推动黄河重点生态区(含黄土高原生态屏障)和长江重点生态区(含川滇生态屏障)生态保护修复重大工程的实施。我国湿地生态系统修复的实践主要集中于东南沿海湿地(如红树林)、内陆湖泊湿地(如鄱阳湖、洞庭湖)、高寒湿地(如三江源湿地)、河口湿地(如长江和黄河三角洲湿地)等区域。

(4)海洋与海岸带生态系统退化与修复。中国海岸线总长度约3.2万km, 其中大陆岸线约1.8万km (https://www.mnr.gov.cn/dt/ywbb/202110/t20211022_2699868.html), 海岸带在海面变化和河流共同作用下发生了多次海侵海退, 海岸侵蚀将是海岸生态修复面临的核心地质问题之一(王福等, 2022)。此外, 我国已失去大面积的沿海湿地, 非本地物种互花米草(*Sporobolus alterniflorus*)入侵面积持续增加, 红树林面积与20世纪50年代相比减少了约40%, 珊瑚礁与海草床盖度降低等问题较为突出, 资源占用和环境破坏威胁着沿海湿地生态系统(Liu et al, 2020)。目前, 我国已建立了52处分布有红树林的自然保护地, 成为世界上少数红树林面积净增加的国家之一(罗明等, 2022)。2021年起我国海洋生态保护修复资金已支持了十多个海洋生态修复工程, 较多工程项目应用了NbS的理念与方法, 取得了保护生物多样性和适应气候变化等协同效益。

4.2 重要生态修复措施

4.2.1 生态保护红线制度

生态保护红线制度不仅是生物多样性保护和自然资源管理的战略基石, 对保障和维护国家生态安全具有重要的生命线意义, 也是国土空间规划和贯彻落实主体功能区制度的重要基础, 对于国土空间开发、实施生态空间用途管制和落实生态修复工程具有重要的底线作用(Gao, 2019; 莫张勤, 2019)。由于生态保护红线与现有的保护地几乎重叠, 自2020年起我国已发布了相关的管理办法与指南, 旨在解决部分自然保护地范围划定和功能分区合理

性不足等历史遗留问题, 但目前生态保护红线的管理制度仍相对薄弱, 亟需完善(熊运实等, 2021)。

4.2.2 自然保护地生态系统修复

中国自然保护地占陆域国土面积的18%, 提前实现了联合国爱知目标的要求(http://www.gov.cn/xinwen/2021-10/03/content_5640816.htm)。为了简化自然保护地的管理机制, 最大限度地增加保护地对生物多样性保护和生态系统服务供给的影响, 2019年我国提出建立以国家公园为主体的自然保护地体系。国家公园的建设旨在保护具有国家代表性乃至全球价值的自然生态系统, 其总面积超过2,200万ha, 约占陆域国土面积的2.3%, 是国土生态安全屏障的关键节点(<https://www.forestry.gov.cn/main/72/20190710/094440194441000.html>)。然而, 我国约10%的自然保护地生态系统处于高度脆弱状态(Shrestha et al, 2021), 亟待提出具有可操作性和推广性的保护地生态系统修复方法与建议。

4.2.3 国土空间生态保护修复

在自然资源统一管理和国土空间规划“一张图”的战略背景下, 生态修复工程从具体的特定范围, 逐渐扩展至完整的自然地理单元, 更加关注宏观尺度的生态系统修复。针对场地尺度的生态修复活动主要包括土壤与水体治理(王庆仁等, 2001)、森林植被恢复与抚育(巩杰等, 2004)、工矿废弃地修复(张鸿龄等, 2012)、景观水体修复(程勇等, 2005)和水土保持修复(杨爱民等, 2005)等方面, 对于统筹景观、区域和国家尺度的系统修复理念亟待落实(Borgström et al, 2016)。

5 总结与展望

综合生态系统修复的发展历程、关键理论、全球议题以及我国的修复进展, 在今后应至少加强以下5个方面的研究与实践:

5.1 山水林田湖草沙一体化保护修复的理论体系与耦合模式

国土空间保护修复强调从系统性、整体性和全域性的视角出发, 统筹山、水、林、田、湖、草、沙等各类生态要素, 对生态系统进行整体保护、系统修复和综合治理, 以提升区域生态系统整体的稳定性与多样性。与过去相对单一的生态修复工程相比, 国土空间生态保护修复是基于复合生态系统与

区域可持续发展理论的系统性工程(Ma et al, 2013), 亟待构建山水林田湖草沙一体化保护修复的理论体系与耦合模式。

5.2 生态系统修复的多元融资机制与政策

目前国土生态保护修复活动严重依赖财政资金投入, 需通过多元化的融资渠道获取足够的资本进入修复市场。应积极探索建立生态保护修复活动的专项资金体制, 完善生态补偿机制, 并保证资金的可持续性(陈瑶, 2016)。同时, 应定量评估生态系统修复活动所获得的社会、生态和经济效益, 如生态系统服务评估(李文华等, 2009), 尤其是碳储量及其价值的估计、实现生态资产与生态产品价值(李双成等, 2002)等, 以协同生态系统保护修复与区域社会经济发展, 从而稳步提升生态系统质量和长期稳定性。

5.3 荒野生态保护与修复的研究与实践

IUCN将荒野定义为具有大面积的、保留或被轻微改变的自然原貌, 且未分布人类聚居点的区域(Dudley, 2013)。荒野由于其位置和规模的独特性, 对生物多样性保护具有重要意义(曹越和杨锐, 2017; Yang et al, 2020)。此外, 荒野的网络规划方法有潜力成为国土空间生态保护修复主要的实践探索之一(Cao et al, 2020)。因此, 对荒野的生态保护修复实践以及生物生境的再野化是未来生态系统修复研究的重要方向之一。

5.4 城镇生态系统修复的研究与应用

城镇是生态系统修复研究和实践的主要类型之一(Keith et al, 2020; 李锋和马远, 2021)。尽管我国城镇村及工矿用地仅占陆域国土面积的3%, 但城镇人口占全国总人口的63.9% (宁吉喆, 2022), 由此可知, 运转良好的城镇生态系统是区域社会经济可持续发展的重要支柱(李锋等, 2014)。目前, 对人类活动密集区的城镇生态系统修复还未给予足够的重视, 但城镇和农田生态系统作为生物多样性保护的重要场所, 逐渐受到国内外学者的关注(毛齐正等, 2013; 马远等, 2021)。因此, 有关城镇生态系统修复的研究和应用将成为今后主要的研究内容之一。

5.5 生态系统修复对生物多样性的保护与维持

相关研究表明, 如果扩大自然保护地范围、修复退化的生态系统以及推广景观层面的保护规划,

则能够通过改善生境质量的方法, 缓解与扭转陆生生物多样性的丧失(Leclère et al, 2020)。因此, 采取积极有效的生态系统修复措施, 不仅能够实现国土空间保护修复、扩大保护地与荒野区域范围、完善城镇生态基础设施网络, 而且能够在多个空间尺度范围内提升野生动物栖息地和生境质量, 从而更有效地保护和维持生物多样性(Belair et al, 2022)。

参考文献

- Allen EB, Covington W, Falk DA (1997) Developing the conceptual basis for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5, 275–276.
- Bai ZK, Shi XY, Zhou W, Wang JM, Zhao ZQ, Cao YG (2020) How does artificiality support and guide the natural restoration of ecosystems. *China Land Science*, 34(9), 1–9. (in Chinese with English abstract) [白中科, 师学义, 周伟, 王金满, 赵中秋, 曹银贵 (2020) 人工如何支持引导生态系统自然修复. *中国土地科学*, 34(9), 1–9.]
- Belair JA, Higgins C, Zoll D, Lieberknecht K, Patrick BR, Neff JL, Keitt TH, Jha S (2022) Fine-scale monitoring and mapping of biodiversity and ecosystem services reveals multiple synergies and few tradeoffs in urban green space management. *Science of the Total Environment*, 849, 157801.
- Borgström S, Zachrisson A, Eckerberg K (2016) Funding ecological restoration policy in practice: Patterns of short-termism and regional biases. *Land Use Policy*, 52, 439–453.
- Breidenbach A, Schleuss PM, Liu S, Schneider D, Dippold MA, Haye T, Miehe G, Heitkamp F, Seeber E, Mason-Jones K, Xu X, Yang HN, Xu J, Dorji T, Gube M, Norf H, Meier J, Guggenberger G, Kuzyakov Y, Spielvogel S (2022) Microbial functional changes mark irreversible course of Tibetan grassland degradation. *Nature Communications*, 13, 2681.
- Cao SX, Xia CQ, Suo XH, Wei Z (2021) A framework for calculating the net benefits of ecological restoration programs in China. *Ecosystem Services*, 50, 101325.
- Cao Y, Yang R (2017) The research framework and key issues of Chinese wilderness studies. *Chinese Landscape Architecture*, 33(6), 10–15. (in Chinese with English abstract) [曹越, 杨锐 (2017) 中国荒野研究框架与关键课题. *中国园林*, 33(6), 10–15.]
- Cao Y, Yang R, Carver S (2020) Linking wilderness mapping and connectivity modelling: A methodological framework for wildland network planning. *Biological Conservation*, 251, 108679.
- CBD (2010) Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020 and the Aichi Target: Living in Harmony with Nature. Convention on Biological Diversity Secretariat, Montreal.
- CBD (2016) Ecosystem Restoration: Short-term Action Plan. CBD Secretariat, Montreal.

- CBD (2021) First Draft of the Post-2020 Global Biodiversity Framework. <https://www.unep.org/resources/publication/1st-draft-post-2020-global-biodiversity-framework>. (accessed on 2022-07-14)
- CBD (2022) Programme of Work on Protected Areas (PoWPA) Action Plans. CBD Secretariat, Montreal.
- Chen Y (2016) Status analysis of ecological restoration in China and the revelation of foreign countries. *Ecological Economy*, 32(10), 183–188, 192. (in Chinese with English abstract) [陈瑶 (2016) 我国生态修复的现状与国外生态修复的启示. *生态经济*, 32(10), 183–188, 192.]
- Cheng Y, Guan YP, Zhao Q (2005) Pollution control and remediation technology in environment scenic waters. *Environmental Science and Management*, 30(6), 94–95. (in Chinese with English abstract) [程勇, 关永平, 赵泉 (2005) 环境中景观水体的污染控制和修复技术. *环境科学与管理*, 30(6), 94–95.]
- Costanze R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Coux N, Gonzalo TH (2015) Towards a land management approach to ecological restoration to encourage stakeholder participation. *Land Use Policy*, 46, 155–162.
- Cumming GS, Peterson GD (2017) Unifying research on social–ecological resilience and collapse. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 695–713.
- Daily GC (1995) Restoring value to the world's degraded lands. *Science*, 269, 350–354.
- Delgado LE, Marín VH (2020) Ecosystem services and ecosystem degradation: Environmentalist's expectation? *Ecosystem Services*, 45, 101177.
- Du XJ, Gao XM, Ma KP (2003) Diagnosis of the degree of degradation of an ecosystem: The basis and precondition of ecological restoration. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 700–708. (in Chinese with English abstract) [杜晓军, 高贤明, 马克平 (2003) 生态系统退化程度诊断: 生态恢复的基础与前提. *植物生态学报*, 27, 700–708.]
- Dudley N (2013) Guidelines for Applying Protected Area Management Categories. IUCN, Gland, Switzerland.
- Ellis EC, Gauthier N, Goldewijk KK, Bird RB, Boivin N, Díaz S, Fuller DQ, Gill JL, Kaplan JO, Kingston N, Locke H, McMichael CNH, Ranco D, Rick TC, Shaw MR, Stephens L, Svenning JC, Watson JEM (2021) People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2023483118.
- Fischer J, Riechers M, Loos J, Martin-Lopez B, Temperton VM (2021) Making the UN decade on ecosystem restoration a social-ecological endeavour. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 20–28.
- Gann GD, Lamb D (2006) Ecological restoration: A means of conserving biodiversity and sustaining livelihoods. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Arizona.
- Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverria C, Gonzales E, Shaw N, Decler K, Dixon KW (2019) International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology*, 27, S1–S46.
- Gann GD, Walder B, Gladstone J, Manirajah SM, Roe S (2022) Restoration Project Information Sharing Framework. Society for Ecological Restoration and Climate Focus, Washington, DC.
- Gao B, Deng F, Cheng P, Bai SR, Wang XY (2022) Promote economic transformation with nature-based solutions—Natural resources governance services support the development of new natural economy. *Natural Resource Economics of China*, 35(9), 23–30. (in Chinese with English abstract) [高兵, 邓锋, 程萍, 白斯如, 王心一 (2022) 以基于自然的解决方案促进经济转型——自然资源治理服务支撑新自然经济发展. *中国国土资源经济*, 35(9), 23–30.]
- Gao J (2019) How China will protect one-quarter of its land. *Nature*, 569, 457–458.
- Gong J, Chen LD, Fu BJ, Li YM, Huang ZL, Huang YL, Peng HJ (2004) Effects of land use and vegetation restoration on soil quality in a small catchment of the Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 2292–2296. (in Chinese with English abstract) [巩杰, 陈利顶, 傅伯杰, 李延梅, 黄志霖, 黄奕龙, 彭鸿嘉 (2004) 黄土丘陵区小流域土地利用和植被恢复对土壤质量的影响. *应用生态学报*, 15, 2292–2296.]
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Hobbs RJ, Norton DA (1996) Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 4, 93–110.
- IPBES (2018) The IPBES Assessment Report on Land Degradation and Restoration. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
- IUCN (2016) Nature-based Solutions to Address Global Societal Challenges. IUCN, Gland, Switzerland.
- IUCN (2019) Call for Wetland Decade Under the UN Decade on Ecosystem Restoration (2021–2030). IUCN, Gland, Switzerland.
- IUCN (2020) Global Standard for Nature-based Solutions. A User-friendly Framework for the Verification, Design and Scaling up of NbS, First edition. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jetz W, McGeoch MA, Guralnick R, Ferrier S, Beck J, Costello M, Fernandez M, Geller GN, Keil P, Merow C, Meyer C, Muller-Karger FE, Pereira HM, Regan EC, Schmeller DS, Turak E (2019) Essential biodiversity variables for mapping

- and monitoring species populations. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 539–551.
- Jordan WR, Gilpin ME, Aber JD (1989) *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Keenleyside KA, Dudley NS, Cairns CMH, Stolton S (2012) *Ecological Restoration for Protected Areas: Principles, Guidelines and Best Practices*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Keith DA, Ferrer-Paris JR, Nicholson E, Kingsford RT (2020) *The IUCN Global Ecosystem Typology v2.0: Descriptive Profiles for Biomes and Ecosystem Functional Groups*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Kingsford R, Biggs H (2012) *Strategic Adaptive Management Guidelines for Effective Conservation of Freshwater Ecosystems in and Around Protected Areas of the World*. IUCN WCPA Freshwater Taskforce, Australian Wetlands and Rivers Centre, Sydney.
- Kubiszewski I, Costanza R, Anderson S, Sutton P (2017) The future value of ecosystem services: Global scenarios and national implications. *Ecosystem Services*, 26, 289–301.
- Kumar R, Pande VC, Bhardwaj AK, Dinesh D, Bhatnagar PR, Dobhal S, Sharma S, Verma K (2022) Long-term impacts of afforestation on biomass production, carbon stock, and climate resilience in a degraded semi-arid ravine ecosystem of India. *Ecological Engineering*, 177, 106559.
- Leclère D, Obersteiner M, Barrett M, Butchart SHM, Chaudhary A, Palma AD, DeClerck FAJ, Marco MD, Doelman JC, Dürauer M, Freeman R, Harfoot M, Hasegawa T, Hellweg S, Hilbers JP, Hill SLL, Humpenöder F, Jennings N, Krisztin T, Mace GM, Ohashi H, Popp A, Purvis A, Schipper AM, Tabeau A, Valin H, Meijl H, van Zeist W, Visconti P, Alkemade R, Almond R, Bunting G, Burgess ND, Cornell SE, Fulvio FD, Ferrier S, Fritz S, Fujimori S, Grooten M, Harwood T, Havlík P, Herrero M, Hoskins AJ, Jung M, Kram T, Lotze-Campen H, Matsui T, Meyer C, Nel D, Newbold T, Schmidt-Traub G, Stehfest E, Strassburg BBN, van Vuuren DP, Ware C, Watson JEM, Wu W, Young L (2020) Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy. *Nature*, 585, 551–556.
- Li F, Ma Y (2021) Research progress of urban ecosystem restoration. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 9144–9153. (in Chinese with English abstract) [李锋, 马远 (2021) 城市生态系统修复研究进展. *生态学报*, 41, 9144–9153.]
- Li F, Wang RS, Zhao D (2014) Urban ecological infrastructure based on ecosystem services: Status, problems and perspectives. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 190–200. (in Chinese with English abstract) [李锋, 王如松, 赵丹 (2014) 基于生态系统服务的城市生态基础设施: 现状、问题与展望. *生态学报*, 34, 190–200.]
- Li SC, Zheng D, Zhang YL (2002) Regional evaluating paradigm for ecological services of environment and ecosystems. *Scientia Geographica Sinica*, 18, 270–275. (in Chinese with English abstract) [李双成, 郑度, 张镜铨 (2002) 环境与生态系统资本价值评估的区域范式. *地理科学*, 18, 270–275.]
- Li WH, Zhang B, Xie GD (2009) Research ecosystem services in China: Progress and perspective. *Journal of Natural Resources*, 24, 1–10. (in Chinese with English abstract) [李文华, 张彪, 谢高地 (2009) 中国生态系统服务研究的回顾与展望. *自然资源学报*, 24, 1–10.]
- Liu W, Guo Z, Jiang B, Lu F, Wang H, Wang D, Zhang M, Cui L (2020) Improving wetland ecosystem health in China. *Ecological Indicators*, 113, 106184.
- Luo M, Cao Y, Yang R (2019) Wilderness conservation and rewilding: Status and insights. *China Land*, (8), 4–8. (in Chinese) [罗明, 曹越, 杨锐 (2019) 荒野保护与再野化: 现状和启示. *中国土地*, (8), 4–8.]
- Luo M, Yang CY, Sun YQ (2022) NbS for ecological protection and restoration practices in China's coastal zone. *China Land*, (3), 4–7. (in Chinese) [罗明, 杨崇曜, 孙雨芹 (2022) 我国海岸带生态保护修复实践的NbS路径. *中国土地*, (3), 4–7.]
- MA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Ma H, Lu Y, Li H (2013) Complexity of ecological restoration in China. *Ecological Engineering*, 52, 75–78.
- Ma JZ, Rong K, Cheng K (2012) Research and practice on biodiversity *in situ* conservation in China: Progress and prospect. *Biodiversity Science*, 20, 551–558. (in Chinese with English abstract) [马建章, 戎可, 程鲲 (2012) 中国生物多样性就地保护的研究与实践. *生物多样性*, 20, 551–558.]
- Ma KP, Qian YQ (1998) Biodiversity conservation and its research progress. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 4, 96–100. (in Chinese with English abstract) [马克平, 钱迎倩 (1998) 生物多样性保护及其研究进展. *应用与环境生物学报*, 4, 96–100.]
- Ma SJ, Wang RS (1984) The social-economic-natural complex ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 4, 1–9. (in Chinese with English abstract) [马世骏, 王如松 (1984) 社会-经济-自然复合生态系统. *生态学报*, 4, 1–9.]
- Ma Y, Li F, Yang R (2021) The impact of urbanization on biodiversity and its regulation countermeasures. *Chinese Landscape Architecture*, 37(5), 6–13. (in Chinese with English abstract) [马远, 李锋, 杨锐 (2021) 城市化对生物多样性的影响与调控对策. *中国园林*, 37(5), 6–13.]
- Mao QZ, Ma KM, Wu JG, Tang RL, Zhang YX, Luo SH, Bao L, Cai XH (2013) An overview of advances in distributional pattern of urban biodiversity. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1051–1064. (in Chinese with English abstract) [毛齐正, 马克明, 邬建国, 唐荣莉, 张育新, 罗上华, 宝乐, 蔡小虎 (2013) 城市生物多样性分布格局研究进展. *生态学报*, 33, 1051–1064.]
- Martin DM (2017) Ecological restoration should be redefined

- for the twenty-first century. *Restoration Ecology*, 25, 668–673.
- McGinnis MD, Ostrom E (2014) Social-ecological system framework: Initial changes and continuing challenges. *Ecology & Society*, 19, 30.
- McNellie MJ, Oliver I, Dorrrough J, Ferrier S, Newell G, Gibbons P (2020) Reference state and benchmark concepts for better biodiversity conservation in contemporary ecosystems. *Global Change Biology*, 26, 6702–6714.
- Mo ZQ (2019) Re-legalizing China's ecological conservation redline: The position, dilemma and path. *Biodiversity Science*, 27, 347–352. (in Chinese with English abstract) [莫张勤 (2019) 生态保护红线修复机制法治化: 定位、困境及其出路. *生物多样性*, 27, 347–352.]
- Nelson CR, Romero AE, Hallett JG, Aronson J, Cohen-Shacham E, Diederichsen A, Guariguata MR (2022) Principles for Ecosystem Restoration to Guide the United Nations Decade 2021–2030. FAO, Rome.
- Nicholson E, Watermeyer KE, Rowland JA, Sato CF, Stevenson SL, Andrade A, Brooks TM, Burgess ND, Cheng ST, Grantham HS, Hill SL, Keith DA, Maron M, Metzke D, Murray NJ, Nelson CR, Obura D, Plumptre A, Skowno AL, Watson JEM (2021) Scientific foundations for an ecosystem goal, milestones and indicators for the post-2020 global biodiversity framework. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1338–1349.
- Ning JZ (2022) China Statistical Yearbook: 2021. China Statistics Press, Beijing. (in Chinese) [宁吉喆 (2022) 《中国统计年鉴: 2021》. 中国统计出版社, 北京.]
- Odum EP (1971) *Fundamentals of Ecology*, 3rd edn. Saunders, Philadelphia.
- Odum EP (1977) The emergence of ecology as a new integrative discipline. *Science*, 195, 1289–1293.
- Peng SL, Lu HF (2003) Some key points of restoration ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1249–1257. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 陆宏芳 (2003) 恢复生态学焦点问题. *生态学报*, 23, 1249–1257.]
- Perino A, Pereira HM, Navarro LM, Fernández N, Bullock JM, Ceaușu S, Cortés-Avizanda A, van Klink R, Kuemmerle T, Lomba A, Pe'er G, Plieninger T, Rey Benayas JM, Sandom CJ, Svenning JC, Wheeler HC (2019) Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364, eaav5570.
- Ren H, Liu Q, Li LH, Liu ZF (2019) *Introduction to Restoration Ecology*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [任海, 刘庆, 李凌浩, 刘占锋 (2019) 恢复生态学导论(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Ren H, Shen WJ, Lu HF, Wen XY, Jian SG (2007) Degraded ecosystems in China: Status, causes, and restoration efforts. *Landscape & Ecological Engineering*, 3, 1–13.
- SER (2004) *The SER International Primer on Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group, Washington, DC.
- SER (2019) *The SER International Primer on Ecological Restoration*, Version 2. Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group, Washington, DC.
- SER (2021) *Third Global Forum on Ecological Restoration. Achieving Net Gain for Biodiversity and Human Wellbeing: Integrating Ecological Restoration with Other Nature-based Solutions*. Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group, Washington, DC.
- Shrestha N, Xu X, Meng J, Wang Z (2021) Vulnerabilities of protected lands in the face of climate and human footprint changes. *Nature Communications*, 12, 1632.
- Skorupski J, Tracz M, Tracz M, Śmietana P (2022) Assessment of Eurasian lynx reintroduction success and mortality risk in north-west Poland. *Scientific Reports*, 12, 12366.
- Strassburg BBN, Iribarrem A, Beyer HL, Cordeiro CL, Crouzeilles R, Jakovac CC, Junqueira AB, Lacerda E, Latawiec AE, Balmford A, Brooks TM, Butchart SHM, Chazdon RL, Erb KH, Brancalion P, Buchanan G, Cooper D, Díaz S, Donald PF, Kapos V, Leclère D, Miles L, Obersteiner M, Plutzer C, Scaramuzza CAM, Scarano FR, Visconti P (2020) Global priority areas for ecosystem restoration. *Nature*, 586, 724–729.
- Suding KN (2011) Toward an era of restoration in ecology: Successes, failures, and opportunities ahead. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 465–487.
- ten Brink P (2011) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity in National and International Policy Making. An output of TEEB: The Economics of Ecosystems and Biodiversity*. Earthscan, London.
- United Nations Environment Agency (2019) Resolution 73/284: United Nations Decade on Ecosystem Restoration (2021–2030). <https://documents-dds-ny.un.org/doc/UNDOC/GEN/N19/060/16/PDF/N1906016.pdf?OpenElement>. (accessed on 2022-07-14)
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499.
- Wang F, Wang H, Li JF, Wang FC, Tian LZ, Yu Q, Huang ZQ, Fang J, Hu YZ, Xiao GQ, Lin LJ (2022) Evolution and trending prediction of the Chinese mainland coasts since 20,000 years: Implication for ecological protection and restoration. *Geology in China*, 1–22. (in Chinese with English abstract) [王福, 王宏, 李建芬, 汪翡翠, 田立柱, 于谦, 黄昭权, 方晶, 胡云壮, 肖国强, 林良俊 (2022) 我国海岸2万年以来的演替过程及趋势分析: 对现代海岸生态保护修复的启示. *中国地质*, 1–22.]
- Wang QR, Liu XM, Cui YS, Dong YT (2001) Concept and advances of applied bioremediation for organic pollutants in soil and water. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 159–163. (in Chinese with English abstract) [王庆仁, 刘秀梅, 崔岩山, 董艺婷 (2001) 土壤与水体有机污染的生物修复及其应用研究进展. *生态学报*, 21, 159–163.]
- Warner R, Kaidonis M, Dun O, Rogers K, Shi Y, Nguyen TTX,

- Woodroffe CD (2016) Opportunities and challenges for mangrove carbon sequestration in the Mekong River Delta in Vietnam. *Sustainability Science*, 11, 661–677.
- Watson JEM, Keith DA, Strassburg BBN, Venter O, Williams B, Nicholson E (2020) Set a global target for ecosystems. *Nature*, 578, 360–362.
- WB (2008) Biodiversity, Climate Change, and Adaptation Nature-Based Solutions from the World Bank Portfolio. World Bank, Washington, DC.
- WB (2017) Guidebook on Ecosystem Accounting. World Bank, Washington, DC.
- Willemsen L, Barger NN, ten Brink B, Cantele M, Erasmus BFN, Fisher JL, Gardner T, Holland TG, Kohler F, Kotiaho JS, von Maltitz GP, Nangendo G, Pandit R, Parrotta JA, Potts MD, Prince SD, Sankaran M, Brainich A, Montanarella L, Scholes R (2020) How to halt the global decline of lands. *Nature Sustainability*, 3, 164–166.
- Wortley L, Hero JM, Howes M (2013) Evaluating ecological restoration success: A review of the literature. *Restoration Ecology*, 21, 537–543.
- Xie H, Zhang Y, Wu Z, Lü T (2020) A bibliometric analysis on land degradation: Current status, development, and future directions. *Land*, 9, 28.
- Xiong YS, Ding HL, Qiu X (2021) Ecological conservation red line system and management requirements in China. *Environmental Protection of Oil & Gas Fields*, 31(5), 1–5. (in Chinese with English abstract) [熊运实, 丁海玲, 邱雪 (2021) 我国生态保护红线制度与管理要求. *油气田环境保护*, 31(5), 1–5.]
- Yang AM, Liu XY, Li YH (2005) Concepts, classification and technical methods of soil and water conservation ecological rehabilitation. *Soil and Water Conservation in China*, (1), 15–17, 55. (in Chinese with English abstract) [杨爱民, 刘孝盈, 李跃辉 (2005) 水土保持生态修复的概念、分类与技术方法. *中国水土保持*, (1), 15–17, 55.]
- Yang R, Cao Y (2019) Rewilding: New ideas for ecological protection and restoration projects of mountains-rivers-forests-farmlands-lakes-grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 8763–8770. (in Chinese with English abstract) [杨锐, 曹越 (2019) “再野化”: 山水林田湖草生态保护修复的新思路. *生态学报*, 39, 8763–8770.]
- Yang R, Cao Y, Hou S, Peng Q, Wang X, Wang F, Tseng TH, Yu L, Carvers S, Convery I, Zhao Z, Shen X, Li S, Zheng Y, Liu H, Gong P, Ma P (2020) Cost-effective priorities for the expansion of global terrestrial protected areas: Setting post-2020 global and national targets. *Science Advances*, 6, abc3436.
- Yu G, Piao S, Zhang Y, Liu L, Peng J, Niu S (2021) Moving toward a new era of ecosystem science. *Geography and Sustainability*, 2, 151–162.
- Yuan XZ, Du CL, Yuan J, Wang XF, Xiong S, Huang YZ, Liu YJ, Gao L (2019) Dance of nature and man’s synergistic symbiosis: Ecosystem design and ecological practice of littoral zone of Hanfeng Lake in Three Gorges Reservoir Area. *Urban Planning International*, 34(3), 37–44. (in Chinese with English abstract) [袁兴中, 杜春兰, 袁嘉, 王晓锋, 熊森, 黄亚洲, 刘杨靖, 高磊 (2019) 自然与人的协同共生之舞——三峡库区汉丰湖消落带生态系统设计与生态实践. *国际城市规划*, 34(3), 37–44.]
- Zhang HL, Sun LN, Sun TH, Chen LF (2012) Substrate amelioration and vegetation reconstruction in ecological remediation of abandoned mines: Research advances. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 460–467. (in Chinese with English abstract) [张鸿龄, 孙丽娜, 孙铁珩, 陈丽芳 (2012) 矿山废弃地生态修复过程中基质改良与植被重建研究进展. *生态学杂志*, 31, 460–467.]
- Zhang YZ, Zhou YX, Liu HL (2020) Research on evaluation of river disturbance and mapping of spatial distribution of rivers at national scale in China. *Landscape Architecture*, 27(8), 10–17. (in Chinese with English abstract) [张益章, 周语夏, 刘海龙 (2020) 国土尺度河流干扰度评价与空间分布制图研究. *风景园林*, 27(8), 10–17.]

(责任编辑: 李俊生 责任编辑: 闫文杰)



•综述• 创刊30周年纪念专刊

生物文化多样性研究新进展

楚雅南^{1,2,3}, 林晨^{1,2,3}, 毛文慧⁴, 龙春林^{1,2,3,5*}

1. 民族地区生态环境国家民委重点实验室(中央民族大学), 北京 100081; 2. 中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081; 3. 民族医药教育部重点实验室(中央民族大学), 北京 100081; 4. 云南省香格里拉市林业和草原局, 云南香格里拉 674499; 5. 中央民族大学国家安全研究院, 北京 100081

摘要: 本文对生物文化多样性的概念、研究范畴和研究方法进行了介绍, 对相关文献做了梳理, 综述了生物文化多样性的研究进展, 梳理了生物文化多样性未来可能的发展趋势, 以期为今后相关的研究工作提供参考。文章内容重点涉及4个方面: 生物多样性与文化多样性之间的复杂联系、传统知识在生物文化多样性保护中的作用、文化景观的载体功能和生物文化多样性的量化评估方法。已有的研究表明, 差异化是生物多样性与文化多样性产生的共同前提, 两者具有在空间上高度重叠、时间上协同进化、正向互动的特点。传统知识作为生物文化多样性的关键组成部分, 对生态观的建立、生物资源管理、传统农业种质资源保护意义重大。文化景观作为生物文化的空间载体, 承载着粮食安全、生物资源保护、文化传承和保障人类起居等重要功能。逐步完善量化评估方式, 将有利于监测生物文化多样性现状并预测发展前景, 用于指导保护行动。

关键词: 生物文化多样性; 传统知识; 文化景观; 社会-生态系统

楚雅南, 林晨, 毛文慧, 龙春林 (2022) 生物文化多样性研究新进展. 生物多样性, 30, 22463. doi: 10.17520/biods.2022463.

Chu YN, Lin C, Mao WH, Long CL (2022) New progress in biocultural diversity studies. Biodiversity Science, 30, 22463. doi: 10.17520/biods.2022463.

New progress in biocultural diversity studies

Yanan Chu^{1,2,3}, Chen Lin^{1,2,3}, Wenhui Mao⁴, Chunlin Long^{1,2,3,5*}

1 Key Laboratory of Ecology and Environment in Minority Areas (Minzu University of China), National Ethnic Affairs Commission of China, Beijing 100081

2 College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081

3 Key Laboratory of Ethnomedicine (Minzu University of China), Ministry of Education, Beijing 100081

4 Xiangri-La Bureau of Forestry and Grassland, Xiangri-La, Yunnan 674499

5 Institute of National Security Studies, Minzu University of China, Beijing 100081

ABSTRACT

Background & Aims: As the basis of maintaining nature and human society, biocultural diversity has been a broad topic of concern by many countries and international organizations. Because of its rich connotations, many studies on biocultural diversity have been conducted on different continents. Experiences and results from previous research will benefit efforts at conserving biodiversity and constructing eco-civilization. The aims of this review are to introduce the concept of biocultural diversity and research methods associated with it, summarize the progress of research on biocultural diversity, and to provide reference to its related fields.

Progress: The concept, research methods and research findings of biocultural diversity are introduced in this article. Research progress on biocultural diversity is reviewed in the literature. Four major contents of biocultural diversity have been emphasized, including the complex relationship between biodiversity and cultural diversity, traditional knowledge significant to the conservation of biocultural diversity, the carrier function of cultural landscapes, and the quantitative assessment methods of biocultural diversity. Previous studies have shown that differentiation is the common premise for the formation of biodiversity and cultural diversity, whose characteristics include common spatial overlap, temporal co-evolution, and positive interaction. As a key component of biocultural diversity, traditional knowledge is of great

收稿日期: 2022-08-12; 接受日期: 2022-10-30

基金项目: 国家自然科学基金(31870316; 31761143001)、中央民族大学自主研究项目(2020MDJC03; 2022GJAQ04; 2022ZDPY10)和云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局项目(GBP-2022-01)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: long.chunlin@muc.edu.cn

significance in building ecological consciousness, managing biological resources and conserving traditional agricultural germplasm resources. As the spatial carrier of biological culture, cultural landscapes serve important functions for food security, biological resources conservation, cultural inheritance and human habitation. The improved assessment methods provide the ability to monitor and predict the status and prospect of biocultural diversity, which can be used to guide conservation actions. In summarizing past studies, this review assesses possible development trends of biocultural diversity.

Prospects: Four topics within the field of biocultural diversity are proposed for future development: (1) Multidisciplinary comprehensive quantitative analysis and cross-cultural dynamic research should be applied in studies at different levels. (2) Develop research models that reveal the mechanism of interaction between biological and cultural diversity. (3) Study how the theory and method of biocultural diversity may be applied to guide agricultural production and other practical activities. (4) Study how biocultural diversity may contribute to work on ecosystem services, ecological compensation, and sustainable development.

Key words: biocultural diversity; traditional knowledge; cultural landscape; socio-ecological system

20世纪90年代,生物文化多样性(biocultural diversity)一词在联合国教科文组织(UNESCO)《全球语言、文化和生物多样性》一文中首次出现,是对生物多样性与文化多样性之间良性互动关系的认可(Elands et al, 2019)。1988年发布的《贝伦宣言》(Declaration of Belem)中将生物文化多样性定义为人类对环境习得性反应的积累储备(UNESCO, 1992)。2004年批准的《保护地工作计划》提出,“将原住民的传统智慧和实践经验融入以科学为基础的生物文化多样性的保护工作”。世界保护地委员会保护地文化与精神价值工作组(WCPA-CSVPA)发布的“保护生物多样性丰富的土著及传统民族自然圣境”项目,再次明确生物文化多样性研究是分析自然与文化关系的重要途径(Harmon, 2007)。人们逐渐发现生态问题的解决之道并不局限于生物学、环境学等自然科学领域,还要结合社会、文化和经济的机制来寻找,随即开始注意到生物和文化多样性之间不可割裂的关系(Gavin et al, 2015)。现今人们广泛认为生物文化多样性是指世界上各类自然和社会系统所展示的全部多样性,是生物和文化等在社会生态系统中共同演化的产物,被认为是世界差异的总和(Franco, 2022)。作为维持自然界和人类社会发展的基础,生物文化多样性更关注文化实践对动植物和人的作用,保护生物多样性相关的传统知识的创新和实践(Velázquez-Rosas et al, 2018)。

生物文化多样性受到世界各国包括国际组织的广泛关注,特别是联合国教科文组织、联合国粮农组织(FAO)、联合国环境规划署(UNEP)、世界自然保护联盟(IUCN)等机构在其工作计划中承认了生物多样性与文化多样性两者之间的联系,并肯定

了二者对保护的重要意义,相继启动了生物文化多样性相关的世界遗产、全球重要农业文化遗产等保护计划(Maffi & Woodley, 2007)。在大力开展生态文明建设的重要历史时期,全面系统地回顾生物文化多样性的研究进展,展望生物文化多样性研究的发展趋势,是非常及时的,也是极为重要的。

1 生物文化多样性的概念与研究范畴

生物文化多样性是生物多样性、文化多样性、语言多样性及其之间复杂联系的总和,是保持自然界和人类社会健康发展的基础(Franco, 2022)。著名民族生物学家Pieroni (2022)也指出,生物、文化和语言多样性是密不可分的,它们在社会-生态系统中相互交织,彼此依赖,具有协同进化、共同消亡的行为属性。生物文化多样性具体包括以下关键要素:(1)对象囊括了地球上动植物物种、栖息地和生态系统的多样性组成,还有人类文明和语言的多样性。(2)多样性以复杂的方式相互作用并彼此影响。(3)多样性之间的联系将随着时间的推移,在局部层面上通过人类与环境之间的相互适应而发展起来,可能具有共同进化的性质(毕兴等, 2020)。由此可见,它是自然科学与社会科学、人文科学等学科深度融合的产物,是以生物多样性为代表的自然科学向社会科学的跨界融合,同时也是以文化多样性为代表的社会科学向自然科学融入的有效尝试,二者共同推进了生物文化领域的科研探索与实践。

生物文化多样性围绕自然与人文、环境与社会、生态系统与人类可持续发展等相关领域开展研究,研究尺度从全球规模的多样性保护具体到局域多样性维持(Maffi, 1998);研究内容主要集中在

探讨生物多样性与文化多样性的相互关系、传统知识对生物文化多样性的保护、文化景观的承载功能、生物文化多样性量化评估等方面(毛舒欣等, 2017)。研究方法因学科而异。民族生物学(ethnobiology)等领域的科学工作者通常采用实地考察等方式, 记录和分析当地人关于生物资源的用途用法、相关技艺及延伸的传统文化和信仰(张欣欣和黄菊, 2017; 李官华和龙春林, 2019; 王冀萍和何俊, 2021; 程卓等, 2022); 人类学(anthropology)等领域的学者通过对文献的梳理、整合、归纳, 结合野外调查的相关结果, 剖析人类语言、知识、实践与自然环境之间的作用关系(刘金龙, 2007; Ens et al, 2015); 地理学(geography)等领域的研究者通过筛选分属于自然与文化两大类别的生物文化多样性评价因子, 应用GIS、遥感等技术手段, 实现对生物和文化信息的空间耦合, 评估不同局域的生物文化资源现状, 为保护与发展提供指导(毕兴等, 2020; 刘思雨等, 2022)。整体而言, 生物文化多样性研究是从多学科出发, 整合自然和人文要素, 剖析自然系统和社会系统互馈关系的动态作用机制, 从而解开区域可持续发展的密钥, 推动人与自然和谐共生。

2 生物文化多样性的主要研究内容及进展

2.1 生物多样性与文化多样性的关系

生物多样性是指地球上所有生物体及其所包含的基因与赖以生存的生态环境的多样化和变异性, 一般分为遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性3个层次, 是构成地球生命的总和, 也是人类社会永续发展的物质基础(Davis, 1999)。文化多样性是指人类生活方式所扮演的多样化的社会和生态角色及其所包含的知识, 是内容与形式的多元表达(Kobayashi, 1992)。生物文化多样性是由生物与文化多样性进化演变而来, 但不是二者的简单叠加, 是在生物多样性自然科学的基础上拓展了社会科学的维度, 同样, 文化多样性作为社会科学对生物多样性的保护与发展发挥了积极的引领作用(Beinart, 2014)。二者相互交织, 有机融合。

差异化是生物多样性与文化多样性产生的共同前提。地理隔离、气候(温度、降水量)、海拔等自然因素的差异性造就了生物资源的多样性, 地理隔离进一步促使人类以及其他生物在利用自然资

源的类型选择、空间分布上存在差异, 进而形成不同的环境适应策略和资源利用方式, 构成了人类文化产生的自然背景和基本前提(唐咸正和王娟, 2004)。这些基于历史、社会等诸多因素催生的文化表现、思维方式、信仰理念等也表现出多元化的特征(雷启义等, 2020)。

生物多样性与文化多样性在地理空间分布上重叠。民族生物学家和人类学家John Richard Stepp教授及其团队分别以植物和语言作为生物和文化代表, 绘制出植物多样性与语言多样性紧密相关的空间图谱, 直观地呈现生物文化多样性的热点区域(Stepp et al, 2005)。之后, 更多的学者投身其中, 进一步阐释和论证生物多样性与文化多样性的内在联系。如Loh和Harmon (2005)在绘制全球生物文化多样性地图时发现文化高度多样化的地区, 也是生物多样性的中心地带; Pert等(2015)调研发现世界上生物多样性最丰富的三大区域(亚马逊、中非和西太平洋群岛)同时也是文化多样性最丰富的地区, 二者存在地理空间分布上的重叠; Ens等(2015)系统地梳理了澳大利亚地区陆地和水域的传统知识与物种多样性的时空分布, 结果同样表明二者之间存在强烈的空间重叠。以上研究都证明了: (1)生物多样性丰富的地区, 语言、文化多样性同样丰富, 反之也是如此。(2)生物多样性和文化多样性具有显著的空间重叠性, 并且这种差异将随区域范围的扩大而深化。

生物多样性与文化多样性具有共同演化的属性。20世纪末, Harmon (1996)假设了人类与其生存的环境间存在共同演化的过程, 且随着人与环境的密切互动, 逐步发展为知识, 这些知识又经语言的传播而被其所处的社会环境改变和塑造。Maffi (1998)统计得出: 世界生物多样性丰富的区域语言的种类也相对丰富, 而在生物多样性贫瘠的区域语言种类也同样匮乏, 并且都存在丧失危机。她指出: 地球上生命的多样性与文化多样性在一个复杂的社会生态适应系统中相互关联, 共同演化。沈园等(2019)在对中国西南地区开展研究时进一步论证了文化与生物多样性除了表现在地理空间上的交叉重合, 更具有协同进化的属性。但也有学者通过比较分析发现: 受威胁严重的生态系统和语言文化也存在区域上的重叠, 且表现出共同衰退的迹象

(Skutnabb-Kangas et al, 2003)。

生物多样性与文化多样性之间双向融合, 正向互动。Harmon指出: 自然和文化的多样性在强烈的交织中转化、融合, 是生命共同体的根本保障(Harmon, 2002; 毛舒欣等, 2017)。文化多样性不仅为生物多样性保护提供了历史的经验和见证, 更具有重要的现实价值, 是生物多样性保护的根力量 and 重要支撑(龙春林和裴盛基, 2003; 黄娇丽等, 2021; 祈永超, 2022)。同样, 生物作为文化的载体, 承担着文化输出和文化遗产的重要职责, 作为文化滋养的摇篮, 为文化多样性的培育提供了沃土(海燕, 2022; 彭兆荣, 2022)。二者相互依存, 共同推动生态文明建设。拉丁美洲、亚洲和南非等地的案例研究都表明, 在指定区域内, 鸟类、哺乳动物和植物物种的种群数量与种族、宗教和语言的丰富度之间存在明显的正相关性(Pretty et al, 2009; Cocks & Wiersum, 2014)。这一结论在之后生物文化多样性的定量分析中得到了更进一步的验证和支持。

综上所述, 生物多样性与文化多样性共同基于差异化的前提, 彼此丰富和发展; 两者在空间上趋同, 时间上协同演化, 并且双向融合, 正向互动。多学科跨领域的研究模式正是基于这样的特性, 在生物文化多样性的深入研究中的放矢。

2.2 传统生态知识在生物文化多样性保护中的作用

传统生态知识(traditional ecological knowledge)也称本土生态知识(local/native ecological knowledge), 包括在采集、渔猎、农业生产、医药卫生、人居环境、水资源管理、气候适应、病虫害防治、自然灾害救治、粮食储存和土地管理中形成的各种传统知识(吴合显和李玮, 2020; 拉先和多杰扎西, 2021; 李玮等, 2022), 与生物文化多样性之间存在着不可分割的联系, 关系到当地人的生存和当地社会经济的发展。深入调查和研究分析原住民的传统知识、宗教信仰和民风习俗对其居住环境和生物资源的影响和利用, 对生物文化多样性的理论依据与实践方法具有指导意义(Pert et al, 2015; 雷启义等, 2020)。薛达元(2019)指出, 传统知识是当地人在长期的生产生活实践中摸索出的, 适应当地文化和环境的, 通过口口相传或文献记载的形式而传承的技艺、做法等, 是千百年来与自然环境和谐共生凝结的宝贵经验。传统知识在国内被称为地方性知

识, 国外则称为土著知识(indigenous knowledge)、土著文化(indigenous culture)等, 其内涵都包括了人类对生物资源的利用以及在此过程中形成的生态文化知识。

当前地球正处在物种灭绝的又一高峰时期, 但与以往自然灾害是主要成因不同, 时下全球性的生物多样性丧失更多与人类活动相联系, 主要表现在对生物资源的过度开发和栖息地破坏。传统文化的保护被视为维持原住民日常生活和全球生物多样性的关键所在(薛达元, 2019)。20世纪90年代初, Darrel Posey指出亚马逊地区之所以能成为世界级的生物资源富集地, 是因为该地区较好地延续了当地居民的土著知识、技能以及与自然长期相处积累的生活经验。他还提出: 文化认同将成为生物资源保护中最可靠的方式(Posey, 1999)。此后的20多年里, 传统知识在抑制生物多样性和语言多样性丧失方面的作用成为国内外的研究热点(Wilder et al, 2016)。研究人员围绕文献统计、实地调查、信息归纳、系统综合分析, 并辅以现代生物技术的方法开展(雷启义等, 2017a), 从而将文化、生物及生态环境之间的复杂联系通过人类所从事的生产、生活、习俗和信仰等方面具体地表现出来。

土著知识受到国际社会的持续关注。土著知识具有高度的独特性(Cámara-Leret & Bascompte, 2021)。来自生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(IPBES)的121个成员国代表曾共同表示土著知识至关重要, 尊重并承认土著文化对生物多样性和生态系统服务做出的贡献(UNEP, 2010)。国际组织持续开展了多项关于土著知识和生物资源保护的行动计划。如FAO发起的“全球重要农业文化遗产”保护项目(GIAHS)、UNEP发起的《生物多样性公约》(CBD)等, 旨在将生物资源及其相关的实践、技法、传统知识等纳入政策的执行层面。除了实施的保护计划, 政府和国际组织还建立了在线数据库, 通过互联网渠道向公众传播生态人文理念。如美国科学促进会(AAAS)建立的传统生态知识与现代技术数据库(TEK*PAD, <http://ip.aaas.org/tekindex.nsf>)、澳大利亚土著生物文化知识在线空间数据库(AIBK, <http://www.aibk.info>)等, 采用数字技术将口口相传的土著知识固定下来(Pert et al, 2015)。人类作为自然界的一部分, 对语言、文化认同和土地之间拥有

强烈的归属和认同感。促进传统文化的生活实践和语言的代际传递,是文化焕发活力和人与土地之间良性循环的核心。

传统知识促进生物文化多样性的保护和发展。中国作为历史悠久的农业大国,农作物种质资源丰富,农耕文明源远流长,各民族在长期的生产实践中凝结了独具特色的民族智慧(曾洪学和屈兴红, 2022)。

农作物的传统品种中蕴含的种质资源是地球生命赖以生存和发展的物质基础(雷启义等, 2017b)。作为人类最为直接的粮食来源,传统品种往往具有耐性强、高产、性状稳定等特点,是生物多样性的核心组成部分。集约化的农业生产模式导致大量传统品种被改良的高产品种取代,种质资源流失严重(Tscharntke et al, 2005)。传统品种保护已经成为农业可持续发展的关键。应用传统知识开展品种保护,是最高效也是最直接的保护形式(龙春林等, 1999)。如云南省兰坪县白族拉玛人根据珍稀濒危作物品种‘长毛谷’耐寒耐贫瘠的特性,在高海拔地区进行种植,他们从碧罗雪山引水灌田,既有效地保护了传统品种,又保障了当地人的生计(He et al, 2021)。

各民族在长期的生产实践中探索出一套既有利于维持生态平衡又能满足当地居民生计需求的管理制度(罗瑛, 2022)。如藏族对水资源的管理(刘思雨等, 2022);独龙族对林地的管理(袁琴武, 2022);哈尼族对梯田的管理(蒋哲妹等, 2018)等。各民族根据生物资源特点的不同,采取不同的管护模式,形成了差异化的实践结果,为维持和发展区域生物文化多样性提供了充分的探索空间。

我国少数民族普遍具有崇尚自然、敬畏自然的生态观(裴盛基, 2011)。文化信仰中的自然崇拜不但影响了物种多样性的地理分布、种群数量和形态特征,也在一定范围丰富了生物多样性的组成(何绍明, 2022)。如宗教信仰中的“万物有灵”的生命观(王艳杰等, 2015),图腾崇拜体现的人类与动植物同宗同源的伦理观,都是以崇拜文化的形式对当地的生物资源保护做出了一定贡献(裴盛基, 2015)。

当前,集约化的农业生产模式正威胁着优秀传统文化的应用和传承。例如现代化生产导致黔东南侗族地区香禾糯品种数量的骤然下降,与之相关的

农业文化知识也在快速流失,令人惋惜(雷启义等, 2017b)。如何应用和管理生物资源,传承生物相关的文化知识,保持和加强生物多样性,是开展传统文化保护工作中需要思考的重点。

2.3 文化景观是生物文化多样性的重要载体

当前,强烈的人为干扰加剧了红树林、热带雨林和高山草原等景观的生态系统脆弱性,人们开始意识到景观本身及其与可持续发展的文化相关性。文化景观是一种附加在自然景观上的人类活动形态,作为连接自然与文化的纽带,体现着人与自然在生物与文化方面的良性互动,承载着重要的生态服务功能(Arnaiz-Schmitz et al, 2018)。同时,作为生物多样性与文化多样性相互作用的产物,高度异质性的文化景观代表着生物文化多样性的发展态势,它的变迁往往也反映了自然与文化的兴衰演替(Pretty et al, 2009)。当文化景观遭到破坏,依附于景观背后的文化价值也将随之消失,且不可逆转。在《作为人类价值的遗产与景观的佛罗伦萨宣言》中,IUCN等国际组织倡议将生物文化多样性纳入到自然保护与景观管理的实践中,缓和生物与文化多样性丧失的矛盾(Kale, 2014)。

文化景观的研究尺度分为以下4类:(1)区域尺度上的文化景观研究一般关注乡村景观的土地利用强度变化、利用物种分布模型等生态学模型、结合社区参与的方法,评估区域尺度的生物文化多样性变化(Hanaček & Rodríguez-Labajos, 2018; Fagerholm et al, 2012)。(2)景观尺度上的传统生态知识对生物资源管理和利用的研究通常以全球重要农业遗产等农业生产系统为背景,对景观生物多样性的影响进行量化分析(Vallejo-Ramos et al, 2016)。(3)局地尺度通常从自然圣境、文化保护林(culturally protected forests)、土著景观(indigenous landscape)等概念切入(Frascaroli et al, 2016),探究土著文化对特定区域内生物资源的保护与发展。(4)以民族植物学为背景的文化关键种(cultural keystone species, CKS)研究。文化关键种是指对民族文化认同具有重大影响的、文化层面上的突出物种(Min et al, 2022)。研究聚焦于人类对某一类植物的文化感知、应用和管理,如礼仪植物(曾洪学和屈兴红, 2022)。

农业文化景观作为文化景观的典型代表,是由人与自然共同创作而成的。它与人们日常的生产生

活紧密联系, 包含了对自然资源的利用、农业生产管理以及相关的生态文化体系, 具有科研、美学、游憩、示范等多重价值(闵庆文和张永勋, 2016)。不仅如此, 农业文化景观的重要意义还表现在: (1) 保证粮食安全, 满足当地人基本的饮食需要; (2) 保存当地传统品种, 保护生物多样性; (3) 是历史与文化的载体、农业文化遗产的重要组成部分(Hong et al, 2014)。如哈尼红河梯田, 是哈尼族人根据立地条件和生态系统特点建造的适用于当地的梯田农业系统(蒋哲姝等, 2018)。森林-村寨-梯田-水系“四素同构”的循环生态系统不仅较好地保护了当地的传统生物资源, 也保护了高原农艺与生产、生活、宗教等活态文化。哈尼梯田作为哈尼族先民农耕文明的智慧结晶, 是世界农业文化遗产的杰出典范。

少数民族传统村落景观是承载着民风与习俗、生活方式与地域特色的建设实体, 集中展现了人居环境和民族文化, 是人地关系相互作用的结果(张天杭等, 2022)。当地人通过生产实践和对环境特征的认识, 创造出与自然生态环境相适应的民族文化, 并将之融入到生态、生活、生产的人居空间。如梅里雪山的藏族村, 这里是中国乃至世界民族文化多样性最富集的地区之一, 民族群体在相对闭塞的环境下逐步形成符合地域特色的信仰与社会价值意识, 神山崇拜是藏区重要的文化信仰, 并对当地的生物资源保护发挥了积极的引导作用(金云峰和陶楠, 2020)。神山文化造就了聚落以山水自然为基底的居住选择, 与神山文化相关联的玛尼堆和风马旗通常用来明确村落边界。村落景观被视为自我认同的归属感, 形成了特殊的精神寄托和文化内涵(陶楠等, 2022)。

自然圣境是人为赋予的、具有重要的文化象征寓意而得到有效保护的、维持了较高的植被覆盖率、稳定的群落结构以及丰富物种资源的特定区域(杨立新等, 2019)。从保护层面来看, 自然圣境是珍稀、濒危物种的避难所, 在生态退化地区, 自然圣境对于恢复和重建生态系统起到指导性作用(龙春林和王洁如, 1994)。

2.4 生物文化多样性的量化评估

如前所述, 生物多样性与文化多样性具有协同演化的特性, 可能相互促进也可能相继衰亡。因此, 迫切需要通过行之有效的方法去评估区域的生物

文化多样性现状, 为进一步的行动计划提供指导。生物文化多样性指数作为量化分析的重要指标, 对衡量和预测生物文化多样性在全球、区域和局地内的状况与趋势方面有突出的优势, 对于保护工作的开展具有理论与实践的双重意义。

在生物文化多样性研究之初, 就有学者尝试通过定量分析方法揭示生物多样性和文化多样性之间的联系。Loh和Harmon (2005)于21世纪初提出了全球首个生物文化多样性指数, 用以测量和评估国家尺度的生物文化多样性状况。作为首创, 该指数为生物文化多样性的测算方式和文化多样性指标的选取提供了思路引导。但由于指标选取较为简单, 实验的开展又在较大的国家尺度进行, 所以该指数只是粗略的评估广域空间下的生物文化现状。此后多年, 对该领域量化分析的研究较少。直至最近5年, 伴随保护政策的推进, 对生物文化作用机制的认识也逐渐加深, 学者们开始尝试通过不同的量化指标推动生物文化多样性保护。刘思雨等(2022)综合了群加藏乡的自然与文化要素及其时空对应关系, 结合地域情况, 筛选出9类评价因子来评估生物文化多样性现状。该指数的优势在于针对性强, 充分考虑地域特色, 同时将定性与定量分析相结合, 准确性更强。但存在指标选取交叉重叠, 数据获取难度大等问题, 普适性还需进一步检验。Reyes-Valdés和Kantartzi (2020)基于Shannon-Wiener理论框架推导出衡量生物群体特异性和文化专业性的数学公式, 用以展示某一区域内文化和生物相互作用的分层指数, 并通过数据集和样地调查双重验证假设。该指数的优势在于考虑到生物和文化分类计算的特异性和专业化, 量化了生物文化的分层水平以及生物物种和文化群体的独特性。值得注意的是: 生物文化是处于动态发展的过程, 它随着人类文明的进步而不断革新, 数据集在演算过程中还需要考虑到时间因素。沈园等(2019)将生物多样性的Shannon-Wiener指数应用于文化多样性范畴, 完成了对中国西南地区603个县域的生物文化多样性的空间分布格局识别, 并解析了不同因素对多样性的影响。该指数可以说是对Shannon-Wiener理论的进一步探索, 至于准确性和可行性都有待验证。

整体而言, 生物文化多样性的量化评估还处于发展阶段, 暂未形成标准规范的量化指数, 也不确

定是否存在统一化的评估方法。目前已发表的研究中, 评估方式各异, 各有优缺点。如何科学的界定评估参数, 实现生物文化的动态分析, 并推动具有广泛共识的指数标准, 是未来有待于解决的重要科学问题。

3 生物文化多样性的研究趋势

纵观生物文化多样性领域的发展历程, 研究方法实现了从定性分析向定量分析的跨越; 研究对象实现了从单一的语言向文化复合; 研究尺度多元, 从全球聚焦区域再到局地; 研究内容更具深度, 从内在作用机制去探索人与自然融洽相处之道。展望未来, 以下几方面值得关注: (1) 注重跨文化定量分析技术和动态化的定量研究。多学科综合的研究方法将推动量化分析的不断深入, 纳入时间维度的动态研究也可能成为未来研究的重点(Ludwig & Poliseli, 2018; Reyes-Valdés & Kantartzi, 2020)。(2) 深度融合生物多样性与文化多样性的作用机制。以人地耦合系统的双向耦合机制为例, 面向多主体宽领域的复合型的研究模式得到广泛应用(王凯等, 2022)。(3) 生物文化多样性的研究视野持续拓展。过往的研究聚焦在物种丰富、少数民族聚居、语言多元的原始村寨和部落, 更多的关注生物多样性与传统文化的关系, 如今逐步向城市迈进, 深度解锁人与自然之间的人文、社会和经济关系(Elands, 2019)。(4) 应用生物文化多样性的理论方法指导农业生产实践。比如融合文化因素的栽培繁育措施逐步应用于指导农林产业的生产经营(Hill et al, 2019; Muccillo et al, 2019)。相较于理论层面的生物资源保护, 强化了生态系统服务、生态补偿和可持续发展的实践应用。


4 结语


一种生物的灭绝会导致与之关联的数十种生物的灭绝, 同样, 一种文化消亡也会连带其他文化相继消失(Cámara-Leret & Bascompte, 2021)。生物文化多样性自创设之初, 旨在通过生物多样性和文化多样性之间复杂的内在联系去阐释生物文化内涵, 进而维持和巩固生物与文化资源, 维护地球生命多样性。时至今日, 生物文化多样性研究在表达生物多样性和文化多样性相互交织理念的同时, 更

强调人类与自然和谐共生的紧密联系与协同进化的演变过程。

ORCID

楚雅南  <https://orcid.org/0000-0002-0940-7291>

林晨  <https://orcid.org/0000-0003-1348-7391>

龙春林  <https://orcid.org/0000-0002-6573-6049>

参考文献

- Arnaiz-Schmitz C, Herrero-Jáuregui C, Schmitz MF (2018) Losing a heritage hedgerow landscape. *Biocultural diversity conservation in a changing social-ecological Mediterranean system. Science of the Total Environment*, 637/638, 374–384.
- Beinart W (2014) Bio-invasions, biodiversity, and biocultural diversity: Some problems with these concepts for historians. *RCC Perspectives*, 78, 75–80.
- Bi X, Yang CH, Wang C, Su HJ, Zhang MM (2020) Coupling and co-evolution of biological and cultural diversity in the karst area of southwest China: A case study of Pogang Nature Reserve in Guizhou. *Biodiversity Science*, 28, 1036–1044. (in Chinese with English abstract) [毕兴, 杨朝辉, 王丞, 粟海军, 张明明 (2020) 西南喀斯特地区生物文化多样性的演化与耦合: 以贵州兴义坡岗自然保护区为例. *生物多样性*, 28, 1036–1044.]
- Cámara-Leret R, Bascompte J (2021) Language extinction triggers the loss of unique medicinal knowledge. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(24), e2103683118.
- Cheng Z, Zhang Q, Long CL (2022) Research status of ethnobotany (2017–2022). *Biodiversity Science*, 30, 22372. (in Chinese with English abstract) [程卓, 张晴, 龙春林 (2022) 民族植物学研究现状(2017–2022). *生物多样性*, 30, 22372.]
- Cocks ML, Wiersum F (2014) Reappraising the concept of biocultural diversity: A perspective from South Africa. *Human Ecology*, 42, 727–737.
- Davis M (1999) *Indigenous Rights in Traditional Knowledge and Biological Diversity: Approaches to Protection*. Australian Indigenous Law Reporter, Australia.
- Elands BHM, Vierikko K, Andersson E, Fischer LK, Gonçalves P, Haase D, Kowarik I, Luz AC, Nieme J, Santos-Reis M, Wiersum KF (2019) Biocultural diversity: A novel concept to assess human-nature interrelations, nature conservation and stewardship in cities. *Urban Forestry & Urban Greening*, 40, 29–34.
- Ens EJ, Pert P, Clarke PA, Budden M, Clubb L, Doran B, Douras C, Gaikwad J, Gott B, Leonard S, Locke J, Packer J, Turpin G, Wason S (2015) Indigenous biocultural knowledge in ecosystem science and management: Review and insight from Australia. *Biological Conservation*, 181, 133–149.
- Fagerholm N, Käyhkö N, Ndumbo F, Khamis M (2012)

- Community stakeholders' knowledge in landscape assessments—Mapping indicators for landscape services. *Ecological Indicators*, 18, 421–433.
- Franco FM (2022) Ecocultural or biocultural? Towards appropriate terminologies in biocultural diversity. *Biology*, 11, 207.
- Frascaroli F, Bhagwat S, Guarino R, Chiarucci A, Schmid B (2016) Shrines in Central Italy conserve plant diversity and large trees. *Ambio*, 45, 468–479.
- Gavin MC, McCarter J, Mead A, Berkes F, Stepp JR, Peterson D, Tang RF (2015) Defining biocultural approaches to conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 140–145.
- Hai Y (2022) From organic evolution to cultural evolution: The symbiosis between human and animals from the perspective of biodiversity. *Journal of Ningxia Normal University*, 43(6), 107–112. (in Chinese) [海燕 (2022) 生物演化到文化演化: 从生物多样性中透视人类与动物共生. 宁夏师范学院学报, 43(6), 107–112.]
- Hanaček K, Rodríguez-Labajos B (2018) Impacts of land-use and management changes on cultural agroecosystem services and environmental conflicts—A global review. *Global Environmental Change*, 50, 41–59.
- Harmon D (1996) Losing species, losing languages: Connections between biological and linguistic diversity. *Southwest Journal of Linguistics*, 15, 89–108.
- Harmon D (2002) *In Light of Our Differences: How Diversity in Nature and Culture Makes Us Human*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Harmon D (2007) A bridge over the chasm: Finding ways to achieve integrated natural and cultural heritage conservation. *International Journal of Heritage Studies*, 13, 380–392.
- He L, Song YJ, Liu XF, Kang Q, Long CL (2021) Discovering genetic diversity of Changmaogu, a rice landrace, for conservation and rural development. *Italian Journal of Agronomy*, 16, 1870.
- He SM (2022) On Hani ethnic minority people's culture of nature worship. *Journal of Honghe University*, 20(2), 7. (in Chinese with English abstract) [何绍明 (2022) 哈尼族自然崇拜文化略考. 红河学院学报, 20(2), 1–7.]
- Hill R, Nates-Parra G, Quezada-Euán JJG, Buchori D, LeBuhn G, Maués MM, Pert PL, Kwapong PK, Saeed S, Breslow SJ, Carneiro da Cunha M, Dicks LV, Galetto L, Gikungu M, Howlett BG, Imperatriz-Fonseca VL, O'B Lyver P, Martín-López B, Oteros-Rozas E, Potts SG, Roué M (2019) Biocultural approaches to pollinator conservation. *Nature Sustainability*, 2, 214–222.
- Hong SK, Bogaert J, Min QW (2014) *Biocultural Landscapes: Diversity, Functions and Values*. Springer, Berlin.
- Huang JL, Huang K, Tang JM, Cao M, Su SL (2021) National folk plant worship culture conservation in Baise. *Guihaia*, 41, 1827–1838. (in Chinese with English abstract) [黄娇丽, 黄珂, 唐健民, 曹明, 苏仕林 (2021) 百色地区民族民间植物崇拜文化与生物多样性保护. 广西植物, 41, 1827–1838.]
- Jiang ZS, Chen HL, Jiang GZ (2018) Combinative practice of sustainable protection of world cultural heritage and targeted poverty alleviation: A case study of “rice-fish culture” mode in Hani Terraces Fields of Honghe, Yunnan. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 34(23), 160–164. (in Chinese with English abstract) [蒋哲姝, 陈红磊, 蒋高中 (2018) 世界文化遗产的可持续保护与精准扶贫有机结合的成功实践——以云南红河哈尼梯田“稻渔共作”养殖模式为例. 中国农学通报, 34(23), 160–164.]
- Jin YF, Tao N (2020) Study on the compilation of natural protected areas system planning with national park as the main body: Based on the transmission of national territory spatial planning system. *Landscape Architecture Academic Journal*, (10), 75–81. (in Chinese with English abstract) [金云峰, 陶楠 (2020) 国家公园为主体“自然保护地体系规划”编制研究——基于国土空间规划体系传导. 园林, (10), 75–81.]
- Kale J (2014) Florence declaration on cultural and biological diversity. *Sociologija I Prostor*, 52, 231–236.
- Kobayashi S (1992) The development of research on traditional subsistence activities in relation to cultural geography. *Japanese Journal of Human Geography*, 44, 476–494.
- Lei QY, Luo J, Zhou JJ (2020) Application of national traditional culture in bioscience research. *Journal of Kaili University*, 38, 8892. (in Chinese with English abstract) [雷启义, 罗静, 周江菊 (2020) 民族传统文化在生物科学研究中的应用. 凯里学院学报, 38, 88–92.]
- Lei QY, Zhou JJ, Li XY, Wang Y, Li DP (2017a) Agricultural cultural landscape and diversity protection of Glutinous rice varieties. *Journal of Minzu University of China (Natural Sciences Edition)*, 26(4), 10–15. (in Chinese with English abstract) [雷启义, 周江菊, 李性苑, 王云, 李东平 (2017a) 黔东南稻作农业文化景观与糯稻品种的多样性保护. 中央民族大学学报(自然科学版), 26(4), 10–15.]
- Lei QY, Zhou JJ, Luo J, Zhang WH, Sun J, Long CL (2017b) Changes in the numbers of Kam fragrant glutinous rice varieties in the Dong regions of Guizhou Province. *Biodiversity Science*, 25, 990–998. (in Chinese with English abstract) [雷启义, 周江菊, 罗静, 张文华, 孙军, 龙春林 (2017b) 贵州侗族地区香禾糯品种多样性的变化. 生物多样性, 25, 990–998.]
- Lha Shian, Dorje Tashi (2021) On the study of the Tibetan native ecological knowledge. *Journal of Tibet University (Social Science Edition)*, 36(1), 120–125. (in Chinese with English abstract) [拉先, 多杰扎西 (2021) 藏族本土生态知识研究论述. 西藏大学学报(社会科学版), 36(1), 120–125.]
- Li GH, Long CL (2019) New advances in ethnobotanical research. *Kexue*, 71(2), 1–4. (in Chinese) [李官华, 龙春林 (2019) 民族植物学研究新进展. 科学, 71(2), 1–4.]
- Li W, Wu HX, Chen Q (2021) The agricultural cultural heritage value of Indian traditional ecological knowledge. *Journal of Ethnic Culture*, 13(3), 120–130, 156. (in Chinese

- with English abstract) [李玮, 吴合显, 陈茜 (2021) 印度传统生态知识的农业文化遗产价值. 原生态民族文化学刊, 13(3), 120–130, 156.]
- Liu JL (2007) Indigenous knowledge and its application in development practices-development anthropological perspectives. *China Agricultural University Journal of Social Sciences Edition*, 24(2), 133–141. (in Chinese with English abstract) [刘金龙 (2007) 发展人类学视角中的传统知识及其对发展实践的启示. 中国农业大学学报(社会科学版), 24(2), 133–141.]
- Liu SY, Liu N, Hou JY, Wang L (2022) Research on the coordinated development of protected areas and regions based on biocultural diversity evaluation—Qunjia Tibetan Township, Xining as an example. *Chinese Landscape Architecture*, 38(1), 94–99. (in Chinese with English abstract) [刘思雨, 刘楠, 侯靖宜, 王玟 (2022) 基于生物文化多样性评价的自然保护地与区域协同发展研究——以西宁市群加藏族乡为例. 中国园林, 38(1), 94–99.]
- Loh J, Harmon D (2005) A global index of biocultural diversity. *Ecological Indicators*, 5, 231–241.
- Long CL, Abe Taku, Wang H, Li ML, Yan HM, Zhou YL (1999) Biodiversity management and utilization in the context of traditional culture of Jinuo society in Yunnan China. *Acta Botanica Yunnan*, 21, 237–248. (in Chinese with English abstract) [龙春林, 阿部卓, 王红, 李美兰, 颜亨梅, 周翊兰 (1999) 基诺族传统文化中的生物多样性管理与利用. 云南植物研究, 21, 237–248.]
- Long CL, Pei SJ (2003) Cultural diversity promotes conservation and application of biological diversity. *Acta Botanica Yunnanica*, 25(Suppl. XIV), 11–22. (in Chinese with English abstract) [龙春林, 裴盛基 (2003) 文化多样性促进生物多样性的保护与利用. 云南植物研究, 25(增刊XIV), 11–22.]
- Long CL, Wang JR (1994) On social and cultural values of ethnobotany. *Journal of Plant Resources and Environment*, 3, 45–50. (in Chinese with English abstract) [龙春林, 王洁如 (1994) 民族植物学——社会及文化价值初探. 植物资源与环境学报, 3, 45–50.]
- Ludwig D, Polisele L (2018) Relating traditional and academic ecological knowledge: Mechanistic and holistic epistemologies across cultures. *Biology & Philosophy*, 33, 43.
- Luo Y (2022) Ecological folklore inheritance promotes biodiversity protection—A fieldwork case of Pumi people in Lanping County. *Cultural Heritage*, 16(2), 142–150. (in Chinese with English abstract) [罗瑛 (2022) 生态民俗传承促进生物多样性保护——以兰坪县普米族田野调查为例. 文化遗产, 16(2), 142–150.]
- Maffi L (1998) Language: A resource for nature. *Nature and Resources*, 34, 12–21.
- Maffi L, Woodley E (2007) Biodiversity. United Nations Environment Programme's 4th Global Environment Outlook Report [GEO-4], UNEP, Nairobi.
- Mao SX, Shen Y, Deng HB (2017) Progress in biocultural diversity research. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 817–8186. (in Chinese with English abstract) [毛舒欣, 沈园, 邓红兵 (2017) 生物文化多样性研究进展. 生态学报, 37, 8179–8186.]
- Min QW, Yang X, Ding LB (2022) The concept, connotation and significance of cultural keystone species in agricultural heritage systems. *Journal of Resources and Ecology*, 13, 51–60.
- Min QW, Zhang YX (2016) Comparison between agricultural heritage systems and agricultural landscape. *China Agricultural University Journal of Social Sciences Edition*, 33(2), 119–126. (in Chinese with English abstract) [闵庆文, 张永勋 (2016) 农业文化遗产与农业类文化景观遗产比较研究. 中国农业大学学报(社会科学版), 33(2), 119–126.]
- Muccillo L, Colantuoni V, Sciarrillo R, Baiamonte G, Salerno G, Marziano M, Sabatino L, Guarino C (2019) Molecular and environmental analysis of Campania (Italy) sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars for biocultural refugia identification and conservation. *Scientific Reports*, 9, 6796.
- Pei SJ (2011) Traditional culture and biodiversity conservation. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 26, 190–196. (in Chinese with English abstract) [裴盛基 (2011) 民族文化与生物多样性保护. 中国科学院院刊, 26, 190–196.]
- Pei SJ (2015) Sacred natural sites (SNS) culture and biodiversity conservation. *Journal of MUC (Natural Sciences Edition)*, 24, 7–13. (in Chinese with English abstract) [裴盛基 (2015) 自然圣境与生物多样性保护. 中央民族大学学报, 24, 7–13.]
- Peng ZR (2022) Diverse ecology, diverse culture. *Guizhou Social Sciences* 43(1), 449. (in Chinese with English abstract) [彭兆荣 (2022) 多样的生态, 多样的文化. 贵州社会科学, 43(1), 44–49.]
- Pert PL, Ens EJ, Locke J, Clarke PA, Packer JM, Turpin G (2015) An online spatial database of Australian indigenous biocultural knowledge for contemporary natural and cultural resource management. *Science of the Total Environment*, 534, 110–121.
- Pieroni A (2022) Biocultural diversities: Why they matter now. *Biology*, 11, 475.
- Posey DA (1999) *Cultural and Spiritual Values of Biodiversity*. ITDG Publishing, London.
- Pretty J, Adams B, Berkes F, Athayde SF, Dudley N, Hunn E, Maffi L, Milton K, Rapport D, Robbins P, Sterling E, Stolton S, Tsing A, Vintinnerk E (2009) The intersections of biological diversity and cultural diversity: Towards integration. *Conservation and Society*, 7, 100–112.
- Qi YC (2022) On the application of Wa traditional culture in biodiversity conservation. *Journal of Pu'er University*, 38(1), 45–48. (in Chinese with English abstract) [祈永超 (2022) 论佤族传统文化在生物多样性保护中的应用. 普洱学院学报, 38(1), 45–48.]
- Reyes-Valdés MH, Kantartzi SK (2020) An information theory approach to biocultural complexity. *Scientific Reports*, 10,

- 7203.
- Shen Y, Li T, Tang MF, Deng HB (2019) Spatial patterns of biocultural diversity in Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 2454-2461. (in Chinese with English abstract) [沈园, 李涛, 唐明方, 邓红兵 (2019) 西南地区生物文化多样性空间格局定量研究. *生态学报*, 39, 2454-2461.]
- Skutnabb-Kangas T, Maffi L, Harmon D (2003) *Sharing A World of Difference: The Earth's Linguistic, Cultural, and Biological Diversity and Map the World's Biocultural Diversity: People, Languages, and Ecosystems*. UNESCO, Paris.
- Stepp JR, Castaneda H, Cervone S (2005) Mountains and biocultural diversity. *Mountain Research and Development*, 25, 223-227.
- Tang XZ, Wang J (2004) Research object of resources economics. *Journal of Natural Resources*, 19, 273-278. (in Chinese with English abstract) [唐咸正, 王娟 (2004) 论资源经济学的研究对象. *自然资源学报*, 19, 273-278.]
- Tao N, Jin YF, Zhuang XP (2022) Study on sustainable development of Tibetan villages in Meri Snow Mountain aboriginal community governance from the perspective of biocultural diversity. *Urban & Rural Planning*, (2), 13-21. (in Chinese with English abstract) [陶楠, 金云峰, 庄晓平 (2022) 生物文化多样性视角下梅里雪山自然保护地藏族原住民社区治理的可持续发展研究. *城乡规划*, (2), 13-21.]
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter L, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874.
- UNEP (2010) *Busan Outcome: Third Ad Hoc Intergovernmental and Multistakeholder Meeting on an Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. United Nations Environment Programme, Busan, Republic of Korea.
- UNESCO (1992) *Third UNESCO Science and Culture Forum*. UNESCO, Belem.
- Vallejo-Ramos M, Moreno-Calles AI, Casas A (2016) TEK and biodiversity management in agroforestry systems of different socio-ecological contexts of the Tehuacán Valley. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 12, 31.
- Velázquez-Rosas N, Silva-Rivera E, Ruiz-Guerra B (2018) Traditional ecological knowledge as a tool for biocultural landscape restoration in northern Veracruz, Mexico: A case study in El Tajín region. *Ecology and Society*, 23, art6.
- Wang JP, He J (2021) Ethnic traditional culture and biodiversity conservation in Yunnan Province. *Journal of West China Forestry Science*, 50(5), 124-128. (in Chinese with English abstract) [王冀萍, 何俊 (2021) 云南省民族传统文化与生物多样性保护. *西部林业科学*, 50(5), 124-128.]
- Wang K, Wang C, Feng XM, Wu X, Fu BJ (2022) Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 11-23. (in Chinese with English abstract) [王凯, 王聪, 冯晓明, 伍星, 傅伯杰 (2022) 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. *生态学报*, 42, 11-23.]
- Wang YJ, Wang YL, Jiao AX, Caiji ZM, Yang JB, Ruan RC, Xue DY (2015) Influence of national traditional culture on crop genetic diversity—Take an example of Kam Sweet Rice in Liping County of Guizhou Province. *Journal of Natural Resources*, 30, 617-628. (in Chinese with English abstract) [王艳杰, 王艳丽, 焦爱霞, 才吉卓玛, 杨京彪, 阮仁超, 薛达元 (2015) 民族传统文化对农作物遗传多样性的影响——以贵州黎平县香禾糯资源为例. *自然资源学报*, 30, 617-628.]
- Wilder BT, O'Meara C, Monti L, Nabhan GP (2016) The importance of indigenous knowledge in curbing the loss of language and biodiversity. *BioScience*, 66, 499-509.
- Wu HX, Li W (2020) Analysis on traditional ecological knowledge and ecological civilization construction. *Guizhou Ethnic Studies*, 41(3), 451. (in Chinese with English abstract) [吴合显, 李玮 (2020) 传统生态知识与生态文明建设研究. *贵州民族研究*, 41(3), 45-51.]
- Xue DY (2019) Conservation and outlook of traditional knowledge associated with biodiversity. *Biodiversity Science*, 27, 705-707. (in Chinese) [薛达元 (2019) 生物多样性相关传统知识的保护与展望. *生物多样性*, 27, 705-707.]
- Yang LX, Pei SJ, Zhang Y (2019) Action research on Tibetan sacred nature sites (SNS) conservation in Tibetan community in NW Yunnan. *Biodiversity Science*, 27, 749-757. (in Chinese with English abstract) [杨立新, 裴盛基, 张宇 (2019) 滇西北藏区自然圣境与传统文化驱动下的生物多样性保护. *生物多样性*, 27, 749-757.]
- Yuan QW (2022) Study on the rules of civil rights in the primitive customary law of Dulong ethnic group in Yunnan. *Journal of Qujing Normal University*, 41(1), 990 (in Chinese with English abstract) [袁琴武 (2022) 云南独龙族原始习惯法中的民事权利规则. *曲靖师范学院学报*, 41(1), 90-93.]
- Zeng HX, Qu XH (2022) Analysis of ancient ceremonial plants in China. *Bulletin of Biology*, 57(3), 1-5. (in Chinese) [曾洪学, 屈兴红 (2022) 中国古代礼仪植物探析. *生物学通报*, 57(3), 1-5.]
- Zhang TH, Xu H, Shi CC, Dong H, Song YH (2022) Study on landscape gene of Jinuo ethnic group's traditional village. *Journal of Southwest Forestry University (Social Sciences)*, 6(3), 47-54. (in Chinese with English abstract) [张天杭, 徐华, 施成超, 董海, 宋钰红 (2022) 基诺族传统村落景观基因研究. *西南林业大学学报(社会科学)*, 6(3), 47-54.]
- Zhang XX, Huang J (2017) Exploring the expression and characteristics of botanical culture diversity in the Hainan region. *New West*, (21), 43-45. (in Chinese) [张欣欣, 黄菊 (2017) 海南地域植物文化多样性表现及特征探析. *新西部*, (21), 43-45.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 黄祥忠)



•综述• 创刊30周年纪念专辑

基因组学技术在生物多样性保护研究中的应用

刘山林^{ID}, 邱娜^{ID}, 张纾意^{ID}, 赵竹楠^{ID}, 周欣^{ID*}

中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193

摘要: 在分子生物学、细胞生物学、微生物学、遗传学等学科的推动下, 生物多样性研究从仅关注宏观表型的博物学, 迅速演化为涵盖生态系统、物种和遗传多样性等多个维度的综合性生命科学。组学技术, 尤其是DNA测序技术的更新和发展, 使获取DNA序列所需的成本大幅下降, 促进了近年来其在生物多样性研究中取得的一系列令人瞩目成就。本文将从物种水平的遗传多样性和群落水平的物种多样性两个层面总结和介绍与DNA相关的组学技术在生物多样性研究中的一些创新和应用。其中, 物种水平主要是总结单一个体的基因组和单物种多个体在时空多个维度上的群体遗传研究; 而群落水平的物种多样性层面主要总结现有的分子鉴定技术(metabarcoding, eDNA, iDNA等), 以及上述新技术在群落多样性评估、旗舰保护物种监测以及物种间相互作用关系等研究中的应用。

关键词: 基因组学; DNA测序; 物种多样性; 基因条形码

刘山林, 邱娜, 张纾意, 赵竹楠, 周欣 (2022) 基因组学技术在生物多样性保护研究中的应用. 生物多样性, 30, 22441. doi: 10.17520/biods.2022441.

Liu SL, Qiu N, Zhang SY, Zhao ZN, Zhou X (2022) Application of genomics technology in biodiversity conservation research. Biodiversity Science, 30, 22441. doi: 10.17520/biods.2022441.

Application of genomics technology in biodiversity conservation research

Shanlin Liu^{ID}, Na Qiu^{ID}, Shuyi Zhang^{ID}, Zhunan Zhao^{ID}, Xin Zhou^{ID*}

Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193

ABSTRACT

Background: Research techniques in molecular biology, cell biology, microbiology and genetics have been accelerated by rapid development of modern genomic technologies. These advances have rapidly evolved the field of biodiversity research, once a branch of natural history focusing on morphology, into an integrated life science. Modern biodiversity studies can now investigate and link element of ecological systems, the species within them, and their genetic diversity. DNA related technologies, among other omics techniques, have continued to develop and launch new sequencing platforms, leading to a reduction of DNA sequencing costs that has already outstripped Moore's Law, which also facilitates a series of breakthroughs in the research fields of biodiversity.

Prospects: Here, we introduce emerging trends in DNA-based omics techniques applied in biodiversity research, including species-level genomics as well as genetic diversity and community-levels species diversity. The former includes genomes obtained based on single individuals and genetic diversity of focal populations in both spatial and temporal dimensions, while the latter includes molecular identification approaches, such as metabarcoding, eDNA, iDNA etc. These new methods can be applied in biodiversity estimation for various communities, as well as in monitoring and conservation of flagship species and interspecific interactions.

Key words: genomics; DNA sequencing; species diversity; DNA barcoding

对生物多样性的认知伴随着人类的诞生和演化, 并在现代文明的发展下发生了质的飞跃。在分子生物学、细胞生物学、微生物学、遗传学等学科

的推动下, 生物多样性研究已从仅关注宏观表型的博物学, 迅速演化为涵盖生态系统、物种和遗传多样性多个维度的综合性生命科学。分类学作为生物

收稿日期: 2022-08-01; 接受日期: 2022-10-19

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xinzhou@cau.edu.cn

多样性研究的基础, 是分析多样性组成、度量多样性变化、评价生态系统健康程度的核心工具。随着需求的不断发展, 基于形态特征的经典分类学在特定的场景下面临着较大的挑战, 例如同一种物的不同形态(如昆虫的不同生活史阶段, 植物的种子和枝叶)或生物残片等难以鉴定的问题(Armstrong & Ball, 2005)。而分子分类学能够很好地解决上述问题, 逐渐受到越来越多的关注, 并发展出一系列的新技术。在众多新兴技术中, 以组学为代表的大数据科学方法在生物多样性研究领域异军突起(Taberlet et al, 2012)。在短短的数十年时间里, 组学技术不但在基因组方面促使了数以千计物种的参考基因组解码, 而且在物种多样性组成及其互作关系的研究中以基因条形码为踏板开创了多种多样的物种鉴定手段、促进了对生态复合体以及与此相关的各种生态过程的理解(Hebert et al, 2003)。其中, 基因组代表了单个物种的所有遗传信息, 通常具有相对海量的碱基序列数据(约 10^6 - 10^{10} 个碱基); 而基因条形码是生物的通用身份证, 通常具有相对较短的碱基序列数据(约 10^2 个碱基)。基因组学相关的研究往往只能首先在一个或者几个个体中开展研究, 而基因条形码则往往可以拓展到生物群落、乃至整个生态环境中涵盖的所有生物。因此, 如果我们把组学与生物多样性相关的研究画成一个频谱, 那么可以说基因组和基因条形码分别代表了频谱的两个端点, 而几乎所有其他相关的研究都被这两个端点所连接的频谱涵盖。

组学研究通常是指对各类生物分子的集合进行系统性的研究, 包括我们熟知的基因组、宏基因组、转录组、蛋白质组和代谢组等。其中, 转录组、蛋白质组和代谢组等维度的数据除了能够表征特定环境条件下生物的生理生化状态, 还具有物种特异的分子特征, 因此在生物多样性领域具有广泛的应用前景。近年来, 相关组学技术在生物多样性研究中取得了一系列令人瞩目的突破。例如, 转录组中的直系同源基因集被广泛应用于生物高级阶元的系统发育关系的构建, 如: 昆虫(Misof et al, 2014)、植物(One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019)、鱼类(Sun et al, 2016)等; 而相比于DNA, 蛋白质能够更稳定地存在于化石中, 从而留存的时间更久, 为获取古老的历史标本中的遗传信

息提供了可能, 目前已凭借蛋白组学成功地解析了人类、犀牛等生物的演化历史(Cappellini et al, 2019)。尽管如此, 相比之下, 在生物多样性研究中大放异彩的更多是基于DNA测序的基因组学技术。因此, 本文将主要总结和介绍DNA相关的基因组学技术在生物多样性研究中的应用。

自DNA双螺旋结构被解析以来, 科学界和工业界在对于DNA序列和结构的仪器和试剂的研发上实现了多个阶段性的突破。首先是基于链终止法的第一代测序平台。该平台最初是用于解码人类基因组的主力技术。随着人类基因组计划的完成, 科学家也逐渐意识到测序技术通量的限制以及居高不下的测序成本将成为我们进一步了解地球生命的障碍。进入21世纪后, 高通量测序平台(next-generation sequencing, NGS)的推出使基因测序的成本直接降低了数万倍。在过去的20年中, NGS技术保持了持续的更新, 测序产生的数据量相比于最初的二代测序平台增加了数千倍。但是, NGS也存在着一系列固有问题。比如, NGS虽然可以提供海量的数据, 但是其序列读长普遍较短(序列的长度约35-700 bp), 而且单条序列测序错误率也达到1%左右。这些技术限制意味着完整、准确的序列解析需要复杂的质量过滤、序列拼接、比对和聚类的算法才能实现。因此, 长读长测序技术应运而生, 其中的代表性技术包括Pacbio和Nanopore的单分子实时测序技术。长读长测序反应的序列读长可以达到几千甚至百万个碱基, 其产生的单一长序列可以跨越基因组中的复合物或者重复序列, 得到更准确的基因和原始DNA组成信息。

随着测序技术的更新和发展, 获取DNA序列所需的成本急剧下降, 甚至打破了摩尔定律的限制。目前, 人类个人全基因组测序的费用已经可以控制在500元人民币以内, 而测序技术发展带来的成本下降也同时推动了组学技术在生物多样性研究中的应用。本文将从单物种水平的遗传多样性以及多物种群落水平的物种多样性两个层面, 对组学技术在生物多样性研究中的应用展开介绍(图1)。

1 单物种水平的遗传多样性

1.1 基于单一个体的物种参考基因组

从1998年获取首个多细胞生物秀丽隐杆线虫

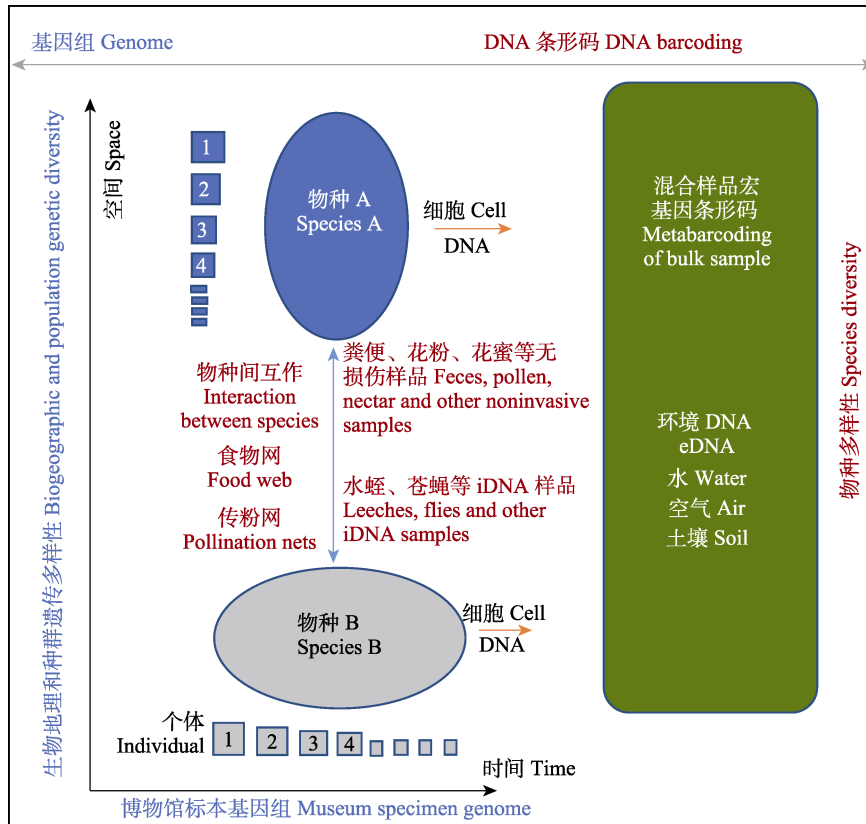


图1 组学技术在生物多样性保护应用的示意图
Fig. 1 Schematic illustration of the application of omics techniques in biodiversity conservation

(*Caenorhabditis elegans*) 的基因组 (*C. elegans* Sequencing Consortium, 1998)开始, 研究者在后续两三年内相继发布了包括拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) (Arabidopsis Genome Initiative, 2000)、小鼠 (*Mus musculus*) (Mouse Genome Sequencing Consortium, 2002)等重要模式物种的基因组。随后的数年内, 一系列具有重要经济价值的农作物和畜牧动物的参考基因组也被解析, 包括家蚕 (*Bombyx mori*)、鸡 (*Gallus gallus*)、水稻 (*Oryza sativa*)、玉米 (*Zea mays* ssp. *mays*)、葡萄 (*Vitis vinifera*) 等 (Yu et al, 2002; Hillier et al, 2004; Xia et al, 2004; Jaillon et al, 2007; Schnable et al, 2009)。2010年后, 随着NGS测序技术的普及和发展, 越来越多物种的基因组开始被测序和解码, 包括我国特有的濒危动物大熊猫 (*Ailuropoda melanoleura*) (Li et al, 2010), 以及一些其他脊椎和无脊椎动物类群, 例如非洲爪蟾 (*Xenopus tropicalis*)、珍珠鸟 (*Taeniopygia guttata*)、佛罗里达弓背蚁 (*Camponotus floridanus*) 等 (Bonasio et al, 2010; Hellsten et al, 2010; Warren et al, 2010)。

长读长测序技术的发展也使我们有机会解码那些具有复杂基因组的物种, 例如普遍高杂合的昆虫类群, 以及拥有超大基因组的两栖类群等。例如, Nowoshilow等(2018)使用Pacbio长读长测序、光学定位等手段, 对墨西哥蝾螈 (*Ambystoma mexicanum*) 基因组进行测序, 获得了当时最大的动物基因组序列, 基因组大小达到32 Gb。后来, 中、德两国的科学家又分别利用Nanopore的长读长测序技术解码了非洲肺鱼 (*Protopterus annectens*) 的遗传信息, 基因组大小达到40.05 Gb, 为理解生命从海洋到陆地的分子演化机制提供了不可多得的数据资源 (Meyer et al, 2021; Wang et al, 2021)。

尽管组学新技术极大加速了动植物基因组的测序工作, 但已经取得的进展与地球上数以百万计的物种相比依然存在巨大的差距。2021年发表于PNAS的研究显示, 在近3,300种已完成的动物基因组中存在严重的类群偏向性 (Hotaling et al, 2021)。例如, 脊椎动物的测序数据集占据了54%, 但是只代表了3.9%的动物物种。相比之下, 占物种总数

78.5%的节肢动物门动物, 其测序数据集却只占当前数据集的34%。我们正处于一个物种灭绝速度快于新物种被发现速度的时代。研究者面对生物多样性发生急剧变化的现状, 提出了一系列需要优先推进组学技术的计划, 包括万种鸟类基因组计划 (<http://b10k.genomics.cn>)、5,000种昆虫基因组计划 (i5K)、万种脊椎动物基因组计划项目 (<https://genome10k.soe.ucsc.edu>)、1,000种真菌基因组计划 (<http://1000.fungalgenomes.org>), 以及最新的地球生物基因组计划 (Earth BioGenome Project, EBP)等。同时, 单分子测序技术得到进一步优化和发展。比如, Pacbio的Sequel II平台通量的进一步提升、以及CCS (circular consensus sequences)技术的完善, 能够帮助我们获得海量(序列长度 > 10 kb)和高准确率(> 99%)的序列(Lang et al, 2020)。而基于Nanopore的测序技术, 甚至能够取得达到数兆碱基长度的序列(Lang et al, 2020), 使我们有机会以更低的成本得到高质量的基因组。

1.2 种群空间维度的遗传多样性

对来自不同地理种群的同种个体进行高通量测序, 将短序列比对到该物种的参考基因组的同源位置上可获得基因组突变信息。这一分析方法也被称为基因组重测序(genome re-sequencing)。重测序所获得的遗传变异信息可用于重构种下演化的历史并理解性状的分子机制。重测序不涉及基因组的组装完整性问题, 测序和分析成本较低, 为研究物种的形成和演化提供了海量数据。

大型濒危动物是最受关注的研究对象之一。Zhao等(2013)通过对大熊猫栖息地内34个个体的基因组重测序数据分析, 推测大熊猫经历了2次种群扩张、2次种群瓶颈事件以及2个种群的分化。全球气候变化是造成大熊猫种群下降的最重要原因, 而人类活动是造成其近期种群分化和种群断崖式下降的主要原因。Xue等(2015)对多个野生山地大猩猩(mountain gorillas)个体的全基因组进行重测序, 通过与其他4个亚种的基因组比对发现, 山地大猩猩在过去10万年中经历了长期的种群数量下降, 造成较高的种群内近交比例, 导致遗传多样性非常低, 有害变异负担增加, 但是小种群一定程度上也具有较强的有害突变清除作用。濒危动物样品的获取是限制其遗传多样性和地理空间分布分化研究的最

重要的瓶颈, 近日, Fontserè等(2022)从黑猩猩(*Pan troglodytes*)分布区内48个样点的上千份粪便中获取DNA, 成功获得828个个体的遗传信息, 揭示了黑猩猩的4个亚种及其亚种间基因交流的屏障和通道, 并成功利用几乎全覆盖的基因组特征信息对海关罚没的黑猩猩样品进行地理溯源。虽然目前粪便中提取的总DNA中存在大量细菌的遗传物质, 进行群体基因组研究的成本相对较高, 但是相信后续随着测序成本的进一步下降, 以及序列捕获技术的进一步成熟, 通过粪便中残留的个体肠道脱离细胞等保留的DNA分子, 能够为进一步开展濒危物种的研究提供更多有价值的信息。而粪便样品具更容易采集、且无损伤的性质, 会在未来数年中在濒危物种的生物地理学研究中得到更广泛的应用。

动植物的驯化历史和机制及种下遗传多样性也是物种多样性形成的关键问题。Driscoll等(2007)对979只家猫(*Felis catus*)和野生猫基因组进行重测序, 通过构建其群体的系统演化关系, 揭示猫的驯化可能起始于9,000年前, 而近东野猫可能是家猫的祖先。Vonholdt等(2010)对85个品种的912只狗(*Canis lupus familiaris*)和225只狼(*C. lupus*)的基因组分析揭示, 中东灰狼的基因渗入是狗遗传多样性的重要来源, 推测狗的驯化起源于东亚, 而家犬的遗传结构可能由3个不同的历史演化进程的推进而形成。近年来, 农作物基因组驯化相关工作同样在如火如荼地开展, 我国的科研工作者在其中扮演了非常重要的角色。包括科研工作者早期开展的水稻基因组驯化研究工作(Xu et al, 2012)、后期的3,000株水稻的重测序(Wang et al, 2018)、最近基于泛基因组的百种野生稻的基因组工作(Shang et al, 2022; Zhang et al, 2022a), 以及其他包括玉米(Morgante et al, 2007)、棉花(*Gossypium hirsutum*) (Li et al, 2021)、大豆(*Glycine soja*) (Li et al, 2014)、小麦(*Triticum aestivum*) (International Wheat Genome Sequencing Consortium, 2018)、黄瓜(*Cucumis sativus*) (Li et al, 2022)、西红柿(*Solanum lycopersicum*) (Gao et al, 2019)等农作物的种质遗传多样性研究。

近10年来, 随着重测序方法成本的持续下降, 研究不同动植物类群的学者纷纷对所关注的类群进行遗传多样性的探索, 从分子演化的角度理解其分布形成原因, 以及其对不同生境适应的分子演化

机制,例如西方蜜蜂(*Apis mellifera*) (Schneider et al, 2004)、东方蜜蜂(*A. cerana*) (Ji et al, 2020)、草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*) (Gui et al, 2022)等重要的农业昆虫,以及广域分布的龙眼(*Dimocarpus longan*) (Wang et al, 2022a)、银杏(*Ginkgo biloba*) (Zhao et al, 2019)、欧洲白蜡树(*Fraxinus excelsior*) (Sollars et al, 2017)、蝗虫(Jia et al, 2020)、竹节虫(*Timema cristinae*) (Soria-Carrasco et al, 2014)、岩鸽(*Columba livia*) (Shapiro et al, 2013)、扭角羚(*Budorcas taxicolor*) (Yang et al, 2022)、马(*Equus caballus*) (Librado et al, 2017)、小绿头鹀(*Andropadus virens*) (Zhen et al, 2017)、太平洋岩鱼(*Sebastes* spp.) (Kolora et al, 2021)、柴鱼(*Microcanthus strigatus*) (Tea et al, 2019)、凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*) (Zhang et al, 2019b)等。

目前基于重测序的遗传多样性研究多以单核苷酸为多态性位点(single nucleotide polymorphism, SNP)开展工作,部分原因在于重测序的短读长序列难以准确地构建基因组中的结构变异(structure variation, SV),尤其是较复杂的SV,例如倒位(inversion),异位(translocation) (Audano et al, 2019; Jiang et al, 2020)。而结构变异往往在物种多样性演化过程中扮演着重要的角色(Lamichhaney et al, 2016; Zhang et al, 2019a)。随着长读长测序技术的进一步成熟,科研工作者们开始关注基因组中大的结构变异,以及因结构变异带来的现有技术手段缺陷,提出了图基因组(graph-based genome) (Li et al, 2020; Liu et al, 2020)、泛基因组(pan-genome) (Wang et al, 2022b)等技术及其科学概念,帮助我们更准确、更真实地还原不同物种、不同种系间的遗传多样性差异,从而更好地理解其结构变异在物种形成和生物多样性演化过程中的作用和功能。

1.3 博物馆基因组学: 种群时间维度的遗传多样性

博物馆标本遗传信息解析的首次尝试是在1984年,科研人员通过南非斑马(*Equus quagga*)的遗传信息成功解决了其一直存在争议的进化地位问题(Higuchi et al, 1984)。后续越来越多的研究开始利用博物馆标本解决各种各样的演化问题,使科研工作者有机会从时间和空间两个维度认识和理解生物多样性演化更替。NGS测序以高通量、短读长(100–150 bp)的特点完美地弥补了博物馆标本DNA

破碎化的缺陷,使得从博物馆标本中获取遗传信息变得愈发便利(Poinar et al, 2006)。科研工作者可以利用现存物种的历史标本,解析其遗传多样性的变化趋势和特征,帮助我们理解现存物种的遗传多样性特征的来源及其变化可能带来的影响。比如,分布于美国的西蜂种群曾因外寄生螨虫(*Varroa destructor*)的影响而经受过一次大的种群瓶颈,科学家通过对螨虫引入前(1977年)纽约周边采集的蜜蜂群体进行遗传信息解码,通过与现存(2010年)的蜜蜂群体比较,定位了其抵抗螨虫的候选基因及其快速适应的机理(Mikheyev et al, 2015)。Feng等(2019)通过对52个百年前的朱鹮(*Nipponia nippon*)标本和现存的朱鹮个体的全基因组的比较,探索了随时间的推移朱鹮遗传多样性的变化,揭示遗传漂变作用和密集的近亲交配是造成现存种群遗传多样性丧失的重要原因。我国大鲵(*Andrias davidianus*)的博物馆标本帮助我们重新构建了大鲵不同地区亚种间的谱系关系和进化历史,避免了20世纪90年代因为大量人为迁徙放养造成种群混杂对研究结果的影响,为大鲵的保护提供了可靠的基底数据(Turvey et al, 2019)。

同时,我们也可以利用已灭绝物种的博物馆标本进行测序(Hung et al, 2014; Liu et al, 2021),获得基因组序列和特征,结合生态位模型等分析,推测造成其灭绝的因素,进而可以帮助我们理解其近缘种所面临的生存压力和可能存在的风险,为相关部门制定科学的保护政策提供支持。古DNA是带着时间刻度的遗传信息,2021年的研究已经可以获得超过百万年冻存的猛犸象标本中的遗传信息(van der Valk et al, 2021),将持续多年的古标本记录(古马)从70万年前(Orlando et al, 2013)延展到百万年前,因此古DNA记录了生物多样性百万年来的演化与适应。目前古DNA所面临的主要挑战是外源DNA的污染以及自身DNA的降解,随着NGS测序技术的发展,尤其是短读长的高通量测序成本的不断下降,测序技术本身对古DNA研究的影响可能会逐渐减小。研究者将更多地从序列捕获(Mao et al, 2021)和测序文库构建方面(Gonzalez Fortes & Paijmans, 2019; Troll et al, 2019)提升古DNA的可用性,其中包括重要的单链测序文库构建技术,其针对存在大量单链粘性末端的古DNA,直接将DNA双链变性

为单链构建文库,从而有效地富集测序受损的单链古DNA。

另外,虽然古DNA技术在人类的遗传历史研究中大放异彩,也逐渐拓展到其他动植物的研究中,但是考虑到大量的已经灭绝的生物缺乏参考基因组信息,并且古DNA的研究依然是基于重测序的方式获取目标个体的遗传多样性信息。因此,如何在数据分析过程中避免因现有数据分析局限性导致的系统性偏差是研究工作者需要考虑的问题。同时,是否有可能通过更精细的组装算法将古DNA得到的有损失的短序列片段进行组装得到更长、更可靠的遗传片段都是古DNA技术在生物多样性研究领域亟需研究的问题。我们相信随着计算科学和古DNA技术的发展,结合这些记录了岁月痕迹的遗传物质和信息,我们将能更清晰地理解气候、人为活动、以及物种自身的遗传特征对生物多样性演化历史的影响。

2 群落水平的物种多样性

2.1 物种多样性研究中分子鉴定技术的发展

近十多年来,国际DNA条形码项目(International Barcode of Life)的提出和开展加速了生物多样性领域,尤其是真核生物的分子分类学领域的发展(Hebert et al, 2003)。该项目由全球科学家广泛地参与合作,使用标准化的DNA序列(基因条形码或DNA条形码)进行跨类群的物种研究。用于分子分类系统的DNA条形码技术是指用于鉴定物种的一个或多个标准化短基因片段的技术(Hebert et al, 2003)。一段能够用作DNA条形码的基因序列往往需要具备几个特征,包括:(1)序列长度控制在目前测序技术可读取的长度范围内;(2)种间序列差异一般应大于种内差异;(3)具有高度保守的侧翼序列以便于扩增引物的设计,并保证其能覆盖足够多的代表物种;(4)存在于绝大部分目标物种里(Kress & Erickson, 2012)。目前,符合以上标准的基因片段主要包括动物中的线粒体细胞色素氧化酶亚基(cytochrome c oxidase subunit 1, *COI*)中的一段650 bp的序列(Hebert et al, 2003),植物中的质体核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶基因(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase gene, *rbcL*)和成熟酶K基因(maturase K, *matK*) (Hollingsworth et al, 2009)以及真菌中的转录

间隔区(internal transcribed spacer, *ITS*) (Nilsson et al, 2009; Schoch et al, 2012)。

在进行分子分类时,参考数据库的不足会导致基于NGS的宏基因条形码研究结果限于分子操作单元(operational taxonomic units, OTUs),无法确定其具体的物种信息,难以利用其所包含的生物学和生态学的知识,因此无法进一步深入理解其多样性分布规律。通过过去近20年全球范围内科研工作者的通力合作,DNA条形码参考序列数据库,例如BOLD (Barcode of Life Database),已经初具规模,包括超过1千万条基因条形码序列,涉及约80万物种级别的分类单元(截至2022年7月)。但是,目前的参考数据库依然存在很严重的数据覆盖偏向性,在地理和类群两个维度均存在严重的不平衡。这主要归因于全球各地在条形码研究中投入的差异性。在物种多样性热点地区的科研投入,尤其是分子生物学相关方面的投入不足,制约了这些地区物种信息的数字化。尽管NGS测序成本显著下降,但由于其测序长度依然较短,并不适用于长扩增子片段(例如,含引物部分的*COI*基因条形码长约719 bp,而目前主流的NGS测序最多只能完成双端300 bp的测序,无法得到标准条形码的全长序列),所以第一代Sanger测序依然是获取DNA条形码序列的主力军。

科研工作者们一直在尝试使用NGS以更低的成本和人工投入获取DNA条形码参考序列。为了解决NGS读长的限制,不同研究组尝试了多种方式,包括:(1)为获取标准条形码序列的局部序列,Shokralla (2014)和Meier (2016)对不同物种单独进行PCR后混合,分别通过Roche 454和Illumina平台获取目标物种的条形码序列,其中454平台由于测序通量的限制,化学试剂成本高,目前已经退出测序商业市场;(2)通过两轮PCR分别扩增全长条形码的5'和3'端两个区域,随后通过简单拼接得到目标物种的全长DNA条形码序列(Shokralla et al, 2015; Cruaud et al, 2017);(3)利用Pacific Biosciences的长读长单分子实时(single molecular real time, SMRT)测序系统,对单一扩增子多次测序,获取环形一致序列(CCS),有效校正了该平台固有的高测序错误率(10%–16%) (Eid et al, 2009)批量获得高质量的条形码序列(Liu et al, 2017; Hebert et al, 2018),相信随着单分子测序技术成本的进一步下降,SMRT技

术将会是构建DNA条形码数据库的强有力的方法之一; 近日, Yang等(2018)利用BGISEQ平台最新的单端400 bp (SE 400)测序技术开发了一套简单有效的DNA条形码数据库的实验和分析流程(HIFI-SE), 该方法利用测序读长的优势, 可以通过简单的两端序列比对连接从而获得动物类群中广泛使用的全长条形码序列; (4)通过生物信息学算法来拼装填补由于读长限制而产生的序列中部的缺口(gap), 以Liu等(2017)研发的HIFI-Barcode方案为代表, 该方案不需要额外的PCR步骤, 提供了一套准确高效的生物信息学方案, 使科研工作者可以利用目前最经济高效的NovaSEQ或BGI-T7平台以现有成本的1/10获取全长条形码序列。

同时, 随着NGS测序成本的下降, 科研人员开始尝试低成本地获取线粒体和叶绿体的方法和手段, 这些方法不需要传统方法中繁琐的富集、步移PCR等过程, 直接利用基因组DNA (gDNA)进行组装拼接得到目标序列, 代表性的方法包括: MitoZ (Meng et al, 2019)、GetOrganelle (Jin et al, 2020)、NovoPlasty (Dierckxsens et al, 2016)和MitoBIM (Hahn et al, 2013)等。相比于现有被广泛使用的DNA条形码基因片段(数百bp), 线粒体和叶绿体的基因组大小往往从10 KB到几个MB, 因此具有较丰富的遗传数据信息。另外, 考虑到目前不同的研究组以及不同的类群倾向使用的DNA条形码不同, 获得物种的线粒体或叶绿体基因组则可能将不同的基因片段信息串联起来, 让已有的相互不兼容的基因条形码数据库信息得到有效和广泛的使用。而且更多更丰富的类群的线粒体或叶绿体基因组信息能够帮助我们获取更多不同类群目标基因条形码片段侧翼的引物序列信息, 为设计更准确有效的通用或者是类群特异型引物序列提供更多的信息。

条形码技术旨在协助分类学家进行物种鉴定并加速这一过程, 而不是取代经典分类方法。条形码技术具有广泛的适用性(可以应用于生命之树上的几乎所有物种, 对个体的大小、不同发育阶段具有一致性), 而且所需的专业训练不及传统分类学繁重复杂, 使得其不但成为分类学家的工具, 也扩展繁衍出一系列为生态学家和公众服务的工具。近年来DNA条形码技术迅速发展, 产生的条形码的数量及其应用范围都呈现指数性的增长, 现已广泛用

于物种鉴定、食性分析、生物多样性评估等方面。宏基因组学的方法最初主要应用于微生物学领域, 通过各种环境样品中提取的DNA分析表征微生物群落特征(Caporaso et al, 2011)。其中, 环境DNA (environmental DNA, eDNA)是指从环境样品(主要包括土壤、空气和水体等)中提取得到的DNA。细胞中的DNA会在生物死后裂解释放到所栖息环境中, 不同物种在平日活动中也会通过皮肤、尿液、粪便和粘液等将自身的DNA遗留在环境中, 因此通过环境样品中提取的DNA, 可以用于解析目标环境样品中生物残留信息和其他物种组成 (Baird & Hajibabaei, 2012; Taberlet et al, 2012)。而无脊椎源DNA (invertebrate-derived DNA, iDNA)通常指从肉食性和腐食性的无脊椎动物(包括蚊类、蝇类、水蛭等)中提取的DNA。相比于种群密度小、活动范围广、难以观察到的濒危保护动物而言, 与其同域分布的无脊椎动物收集却极为便利, 通过解析这些无脊椎动物体内残留的食物DNA, 可以在一定程度上调查其活动区域内受关注大型哺乳动物的种群密度和生存状况(Yu et al, 2012; Liu et al, 2013; Bohmann et al, 2014)。另外, 除了上述胞外来源的eDNA, 还有一系列基于生物混合样品(比如: “昆虫汤”), 以及受损标本、食物残渣等形态特征受损样品的物种鉴定(Armstrong & Ball, 2005)等生物多样性相关的工作。这些应用通常依赖于NGS技术, 通常被称为宏基因条形码技术 (metabarcoding) (Taberlet et al, 2012)。而在过去十多年中, 宏基因条形码被广泛应用于解析动物和植物群落(称为大生物群落, macrobial community)的物种多样性特征 (Hajibabaei et al, 2016; Deiner et al, 2017)。同时, 随着测序成本的下降, 科研工作者尝试绕过容易产生物种丰富度偏向性的PCR富集特异基因片段的过

程, 利用混合样品的DNA直接测序, 通过生物信息学的手段获得混合样品中的线粒体和叶绿体基因组的序列信息, 进而得到宏基因组测序中所蕴涵的物种多样性信息。我们也注意到线粒体和叶绿体的拷贝数在不同生物类群的不同组织和细胞中往往具有较大的差异, 在利用序列数量进行物种丰度定量的过程中, 需要在数据分析和解释的时候加以考虑。

相比于传统基于形态学的野外调查监测方法,

目前最广泛使用的、基于宏基因条形码技术的生物多样性应用普遍具有如下几点优势: (1)采样方法相对简单、消耗较少的人力和物力, 尤其是eDNA和iDNA相关的应用, 对采集地点和采集时间以及采集过程中物候条件等都具有较低的限制; (2)数据的标准化程度高, 便于分享和整合, 以及制定相关标准; (3)对专业知识要求较低, 便于大规模的开展; (4)物种鉴定效率更快速、更高效。

2.2 物种组成多样性

2.2.1 群落物种组成多样性

相比于陆地大型哺乳动物物种多样性的监测, 节肢动物, 尤其是昆虫, 因其种类繁多, 鉴定难度大, 常常难以监测。水生生物的鉴定也面临同样的问题。因此, 面对大量的、常规性的监测需求, 传统形态学的方法因其在样品采集方式和鉴定能力方面的限制, 很难达到预期的效果, 尤其是对数量庞大的稀有生物区系的监测工作(Krishnamurthy & Francis, 2012; DeSalle & Goldstein, 2019)。因此, 近期越来越多研究昆虫和水生生物的科研工作者开始尝试用组学的手段进行目标生物多样性的评估工作: 陆生节肢动物多基于混合样品, 而水生生物多基于水体eDNA。

Hajibabaei和Yu等人分别利用NGS技术对昆虫混合样品多样性进行评估(Hajibabaei et al, 2011; Yu et al, 2012), 其中Yu团队形象地将昆虫的混合样品定义为“昆虫汤”, 并通过与单标本条形码的参考数据比较, 验证了昆虫混合标本结合宏基因条形码的方法在昆虫多样性监测和评估中的效能。随后, Zhou等(2013)尝试绕过PCR步骤直接利用宏基因组学的方法解析混合昆虫样品的物种多样性信息, 进而避免在PCR过程中因通用引物的偏向性导致的物种丰度和多度结果的偏差。至今, 已有大量的工作通过改进实验方法对不同的节肢动物类群进行尝试, 以获得更准确的物种多样性组成信息(Pornon et al, 2016; Chang et al, 2018; Toju & Baba, 2018; Rytönen et al, 2019; Morrill et al, 2021)。同时, 也有部分工作尝试利用宏基因条形码开展区域性规模的节肢动物物种多样性监测, 比如Ji等(2013)采集了热带、亚热带和温带代表地区的生物样品, 包括55,813个节肢动物和鸟类物种, 比较了宏基因组条形码和传统形态学方法, 发现两者获得了一致的物

种多样性评估参数信息, 并对相应的保护政策制定提供了同等效力的数据参考。Steinke等(2022)尝试评估了大规模节肢动物的物种多样性, 通过对采自加拿大3个生态区域的52个保护区的数百份昆虫混合样品的26,263种节肢动物物种的多样性分布特征进行分析, 揭示了不同生态区域内节肢动物的共存模式。

针对水体的eDNA作为分子分类手段加入欧洲水环境监测框架的可行性研究中, Hering等(2018)根据物种代表性、灵敏度、鉴定精度、成本效益和环境影响等方面的评估, 确认eDNA特别适用于鱼类的多样性监测, 而对于无脊椎动物和底栖植物的挑战主要在于参考数据库的不完善, 针对大型植物和藻类则需要更多的测试。同样, 针对水体eDNA鱼类多样性的监测, Miya等(2015)通过880条已知鱼类的线粒体基因组设计的eDNA引物, 在多个水族馆的水体中测试, 发现能够还原水体中93.3% (168种)的鱼类多样性信息, 验证了组学技术结合eDNA作为鱼类生物多样性的检测手段的可靠性。Wilcox等(2016)通过多个独立实验来估测溪流中美洲红点鲑(*Salvelinus fontinalis*) eDNA产生率和下游出现率, 发现相比于传统电力捕鱼(electrofishing), eDNA具有非常高的检测概率(例如, 当每100 m大于3条鱼的密度下检测概率大于0.99)。而且在极低的动物密度下也具有一定的检出率(在溪流每公里一条鱼的密度下检测概率为0.18)。Zhang等(2022b)收集北京市中心到远郊区的109个静水(湖泊型)和动水(河流型)水体环境样品开展鱼类多样性调查, 发现本地原生鱼和外来鱼类多样性对不同水体类型、水质理化指标及城市景观变量的响应模式呈现明显差异。

类似的实验设计被广泛应用于各地不同水系的水生生物的多样性研究中(Dejean et al, 2012; Zimmermann et al, 2015; Deiner et al, 2016; Hanfling et al, 2016)。而组学技术的大数据带来的高敏感性使其相关方法成为监测入侵生物更加有效的手段, 对入侵生物的早期防治和特定物种的常规监测具有重大意义(Goldberg et al, 2013; Huhn et al, 2020)。比如, Goldberg等(2013)以新西兰泥螺(*Potamopyrgus antipodarum*)为研究对象, 发现即便是放置了44天之久, 依然能从其生存过的水样eDNA中检测到。又比如对于英国的大冠欧螭

(*Triturus cristatus*), 传统调查方法的巨大成本和人力需求阻碍了评估物种情况的进程。Biggs等(2015)通过比较eDNA与传统的卵计数法、陷阱法等方法, 利用志愿者在英国范围内239个样点收集的eDNA样本, 证实eDNA是一种非常有效的调查方法, 能够作为国家级蝾螈监测计划的数据基础。这些结果对科学管理城市水生生态系统和保护本地物种具有重要指导意义, 同时充分显示了eDNA方法应用于城市水生生物多样性监测的巨大潜力。

相较于在昆虫和水生生物多样性调查中的广泛使用, 组学技术在其他类群的多样性调查和研究中虽然也有应用, 但还没有被广泛开展。这说明传统形态学方法的样品收集方式与组学技术应用的契合度有很大的关系。比如, 传统的植物多样性调查, 不同于昆虫的样品收集, 也没有类似水的单一环境介质。虽然, 已有研究显示从空气中收集的eDNA信息可以反映其附近的物种多样性信息(Clare et al, 2022; Lynggaard et al, 2022), 但是此类研究是在生物量极为集中的植物园开展, 类似的技术和手段如果真实地应用在野外生物多样性的调查中会取得怎样的效果, 和水体eDNA一样, 需要通过大量的实践应用去验证。同时, 我们也关注到大量的研究开始利用其他与植物存在广泛互作关系的昆虫、哺乳动物(粪便样品)来收集调查当地的植物多样性信息(Valentini et al, 2010; Khansaritoreh et al, 2020; Chiara et al, 2021)。因此, 我们相信组学带来的大数据支持、结合传统分类学基础上构建的参考数据库, 能够为我们更大规模、更有效地开展群落和生态系统的物种多样性调查提供新的思路 and 手段, 进一步为帮助我们理解不同地区和环境条件下物种多样性形成和变迁提供可靠的数据支持。

2.2.2 旗舰保护物种时空分布

濒危保护动物, 尤其是生活于人迹罕至、根深叶茂的丛林物种, 因物种密度低、生境地理条件复杂, 很难被跟踪定位, 造成其分布区域信息的缺失, 导致无法准确地制定相关的保护政策和规划保护地范围。而科研工作者发现一些血食性和腐食性的无脊椎动物, 包括水蛭(*Hirudo medicinalis*)、苍蝇和蚊子等生物个体提取的DNA中往往存在哺乳动物的DNA。Schnell等(2012)通过在实验室条件下给水蛭喂食绵羊的血液, 发现绵羊的DNA可在水蛭体内

停留长达144天。Schnell等(2012)通过对来自越南安南山系核心地区的水蛭进行测序和分析, 探测到主要6种哺乳动物的存在, 分别隶属于偶蹄类、食肉类、兔类。虽然没能探测到中南大羚(*Pseudoryx nghetinhensis*)的存在, 但是发现了长山鹿(*Muntiacus truongsonensis*)和越南纹兔(*Nesolagus timminsi*)这2个世界自然保护联盟(IUCN)认为“数据缺乏”的类群, 表明以水蛭为代表的iDNA在旗舰生物多样性监测方面具有非常好的前景。Yu团队通过在云南哀牢山自然保护区收集的2万条水蛭, 发现了貂、熊、树鼩、老鼠、獐、猴子、鹿和猫等多种动物的基因序列, 首次通过iDNA实现了保护区级别的生物多样性监测, 并有效预测了整个保护区内脊椎动物的空间分布格局(Ji et al, 2022)。相比于水蛭, 苍蝇的分布更加广泛, 能够在很多我们活动范围受限的地方取食, Calvignac-Spencer等(2013)从科特迪瓦国家公园和非洲马达加斯加岛等地收集了大量的苍蝇, 发现捕获的苍蝇中有40%携带了哺乳动物DNA, 鉴定到16种生活在科特迪瓦的哺乳动物, 其中包括濒危的詹氏小羚羊(*Cephalophus jentinki*) (目前已知仅存约3,500只), 也包括9种本土灵长类动物中的6种。从马达加斯加岛的苍蝇中鉴别出4种哺乳动物, 包括2种狐猴, 发现的哺乳动物种类占该岛所有哺乳动物种类的1/8。

除了上述提及的水蛭和苍蝇外, 来自各地不同的研究团队还评估了蜚螋(*Catharsius renaudpauliani*) (Drinkwater et al, 2021)、蚊子(Hopken et al, 2021)等多种昆虫中提取的iDNA对同域哺乳动物多样性调查的可行性, 这些研究均发现相比于传统濒危动物定位跟踪的方法, 基于iDNA的调查能够以更低的成本获取大量有效的哺乳动物多样性信息, 提供给政策制定者更多可靠的科学基础数据。同时, 我们也应该注意到用于iDNA技术的物种信息“收集器”往往也具有一定的迁徙能力, 因此, 未来的工作中如何界定待检大型濒危物种的时空分布需要结合多方面的生物学知识背景。另外, 虽然目前的iDNA相关研究多局限于目标濒危物种的探测, 而且多是利用短片段的基因条形码开展工作, 但我们相信iDNA应该能够提供更丰富和更有价值的信息, 比如目标濒危物种的个体基因型、病毒感染信息等。

2.3 物种间互作关系

2.3.1 食性关系

相比于传统基于粪便或者肠道内容物残留的食物残渣的食性分析, DNA条形码具有明显的优势, 包括: (1)不依赖于专业形态专家的主观判断, 对生物残品的分辨率往往更高; (2)高敏感度, 对微量食物成分的鉴定更加准确。因此, DNA条形码目前被广泛用于濒危动物的食性研究中, 通过了解其食物的组成和生态位关系, 可增强我们对其保护工作的认识, 具有十分重要的意义。而肉食动物的粪便同样也可以作为生物多样性“采集器”, 提供有关共生物种的生物多样性、种间关系和生态系统动态等方面的重要信息。比如, 针对北美驯鹿(*Rangifer tarandus caribou*), Mitchell等(2022)分别在地衣丰富的地区和地衣贫瘠的地区采集了它的粪便样品, 利用ITS2及trnL区域片段进行物种组成分析, 表明在地衣缺乏的地区, 驯鹿主要以紫杉为食, 为驯鹿的保护提供了新的思路。而对于肉食动物而言, 往往需要利用目标物种特异性阻抑引物, 去除由待检物种肠道脱落细胞带来的影响。陆琪等(2019)利用粪便样品分析雪豹食性构成, 结果显示岩羊(*Pseudois nayaur*)和家牦牛(*Bos grunniens*)构成了雪豹最主要的食物, 占比分别达到67%和33%, 另外零星可以检测到一些小型的鼠兔(*Ochotona* spp.)和鸟类。这表明野生猎物虽然仍是研究区域内雪豹的主要食物资源, 但是该区域内可能存在较为严重的由雪豹捕食散养家畜引起的人兽冲突问题, 需要当地的动物保护工作者加强相关的协调工作。多个针对雪豹的食性分析研究(Shehzad et al, 2012a)也得到了类似的结果。而Shao等(2021b)在我国西南山地通过对多种食肉动物的1,000余份粪便样品分析, 解析了同域共存的食肉动物的食性特征, 并量化构建捕食者-猎物的食物网结构, 发现不同食肉动物物种间存在不同程度的食性生态位分化, 这可能是实现群落内物种稳定共存的重要机制。在藏族牧区, 家畜在大型食肉动物的食物中占比较高, 再次提示在人类活动占主导作用的区域内, 文化包容性可能对大型食肉动物种群延续起到了重要作用。该团队还利用豹猫(*Prionailurus bengalensis*)等分布广泛、种群数量大的中小型食肉动物食性广泛的特点, 通过对中国5个山地生态系统500余份豹猫和赤狐粪便分

析, 发现豹猫食物中小型哺乳类物种丰度与基于传统方法调查记录到的物种多样性高度相关(Shao et al, 2021a), 再次印证了基于宏基因条形码技术大规模开展生物多样性调查的便利性和可靠性。

除上述研究外, 基于宏基因条形码技术的食性分析也被广泛用于其他肉食性和杂食性类群的食性分析中, 包括但不限于豹(*Panthera pardus*) (Havmoller et al, 2021)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*) (Shehzad et al, 2012b)、肉食性蜗牛(*Powelliphanta augusta*) (Boyer et al, 2013)、澳大利亚海狮(*Neophoca cinerea*) (Berry et al, 2017)、蝙蝠(*Chiroptera* spp.) (Wray et al, 2021)、三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*) (Jakubaviciute et al, 2017)、四川短尾鼯(*Anourosorex squamipes*) (Tang et al, 2021)、牛(Sigsgaard et al, 2021)、蜘蛛(Macías-Hernández et al, 2018; Toju & Baba, 2018)等。而在广泛植食性昆虫的研究中(Zhang et al, 2021), 组学技术在构建传粉昆虫的取食偏好和传粉网络中得到广泛的应用(Bruni et al, 2015; Jones et al, 2021)。而分子分类技术对体型较小的个体和生物在物种鉴定方面的优势, 使相关的组学技术也被广泛应用于寄生关系的研究中, 并发现相较于传统实验室饲养的方法, 基于宏基因组条形码技术的分子分类方法对寄生发生的监测更敏感, 而且能够检测出隐存的寄生关系, 体现了组学技术在解析宿主寄生关系研究中的优势(Šigut et al, 2017; Sow et al, 2019)。

2.3.2 传粉网络

花粉粒是昆虫与植物互作的重要介质之一, 传统的孢粉学基于形态学鉴定, 需要耗费大量人力物力的, 因此带来诸多研究障碍。通过DNA条形码可以实现花粉所代表植物类群的快速鉴定, 因此通过分析昆虫所携带的花粉组成, 可以帮助我们理解昆虫的迁飞模式, 又或者是其寄主、取食行为。比如, Pornon等(2016)通过ITS1和trnL2对引物, 对传粉昆虫携带的花粉进行分析, 与传统观察法相比, 使用分子的手段可以发现更低丰度的植物类群。同时, 作者发现植物的被访问次数也与分子鉴定得到的序列数量呈正相关, 为开展类似的传粉网络工作提供了重要尝试。Chang等(2018)将传统孢粉学分析方法与宏基因组条形码技术相结合, 鉴定中国东北地

区迁飞的黄地老虎(*Agrotis segetum*)成虫所携带的花粉粒。作者将渤海捕获的2,566个黄地老虎身上分离出花粉粒,并鉴定出包括壳斗科、木犀科、豆科、菊科、松科、蔷薇科等26个植物类群,其中包括柑橘(*Citrus reticulata*)、木樨(*Osmanthus fragrans*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、棘果栲(*Castanopsis fargesii*)、苦楝(*Melia azedarach*)、锥栗(*Castanea henryi*)等常见种。并根据植物类群的地理分布区,推断黄地老虎的迁徙路线以及其在迁徙过程中的食物组成。而Suchan等(2019)通过收集西班牙地中海海岸地区代表性迁飞昆虫小红蛱蝶(*Vanessa cardui*),利用其携带的花粉检测到隶属于23个目的157个植物物种,其中82.8%需要昆虫授粉。73.2%的植物属于Africa-Arabia地区,包括19.1%的地方特有种,阐明了小红蛱蝶的迁徙路线在春季是由非洲到欧洲南部,同时表明了昆虫会介导常规性的跨大陆授粉,对生态系统功能、农业和植物系统地理学具有潜在的重要意义。

全球最重要的传粉昆虫——蜜蜂,所酿造的蜂蜜中往往有其采集的显花植物的花粉颗粒,而蜜蜂是最广域分布的传粉昆虫,通过收集蜂蜜并鉴别蜂蜜中的花粉组成,能够在一定程度上了解和认识采集地显花植物的组成以及蜜蜂的取食偏好。多种植物条形码,包括*trnL-UAA* (Valentini et al, 2010)、*rbcLa* (Saravanan et al, 2019)、*trnH-psbA* (Bruni et al, 2015)、*ITS2* (Saravanan et al, 2019)等被广泛用于蜂蜜中花粉植物组成的鉴定。而且,已经有多项研究表明可以利用蜂蜜中解析的植物组成差异对蜂蜜的蜜源地进行溯源(Khansaritoreh et al, 2020; Chiara et al, 2021)。Liu等(2022)利用蜂蜜中花粉的植物组成,结合机器学习能够准确地对仅数公里远的蜜源地进行区分和溯源。Jones等(2021)通过441份采集于英国各地的蜂蜜样品,分析鉴定得到157种植物的组成。并与65年前利用孢粉学鉴定得到的植物组成进行比较,很好地反映了英国境内植物分布特征的变化,包括喜马拉雅凤仙花(*Impatiens glandulifera*)等入侵生物的扩散。

目前的物种互作关系研究,包括典型的食性分析及寄生关系,多是基于基因条形码的片段DNA序列展开工作,需要通过PCR过程进行目标片段的富集。而用于食物网分析的样品多为各种类群的粪便

样品,样品本身及其食性的异质性,不可避免地可能会在开展PCR实验的过程中引入未知的偏向性,例如粪便保存时间和保存条件的差异对其中DNA完整程度的影响,食物在肠道中被消化程度的差异,不同粪便中未知化学成分对PCR反应的抑制作用差异,通用引物对不同类群的偏好性等,都会导致食物网互作关系分析中假阴性结果的产生。另外,由于DNA在很大程度上已经在捕食和消化的过程中被破坏,如果目标片段偏长,会导致目标片段无法在PCR扩增过程中被富集。因此,研究者多采用相对较短、非标准的基因片段进行扩增富集和分析,这很容易导致获取的DNA条形码序列因数据库的匮乏难以达到物种级别的鉴定。当然,这其中也与短序列本身的物种分辨率较低以及非标准序列在不同类群中分辨率的差异有很大的关系。因此,如何在后续的食物网络研究中避免目标片段富集过程中的偏向性,或者通过多基因片段组合提高物种分辨率,需要相关的工作人员在研究和实践过程中注意并改善。而传粉网络目前多基于花粉中的DNA进行物种识别和鉴定,所以通常DNA的降解并不是主要问题。然而需要注意的是,分子分类和组学技术更多是简化了对生态系统中物种鉴定和多样性评估,但并不能取代合理的生态学实验设计,也无法降低样品采集的工作量。因此,生态学研究工作,包括但不限于群落的物种多样性、物种间互作关系研究,都需要根据自身研究的目的和特点设计采集方案,使最终的研究结果具备统计学和生物学意义,例如采集足量的样点分布和重复个数,以及涵盖相应的环境参数,如气候特征和pH梯度等。


3 前景和展望


构建完善的物种分子分类参考数据库是利用组学技术开展物种多样性评估的基础。目前包括DNA条形码数据库、动植物线粒体数据库、植物叶绿体数据库、以及物种的基因组数据库、泛基因组数据库等,在数据量和物种数目上都在不断增长。但依然受限于成本、技术,无法对已有物种做到均匀覆盖,往往具有较大的物种以及地理偏向性。目前的DNA测序技术向着更长、更准确的方向不断地演化,我们有理由预见分子数据库将会在不断更新的测序技术的帮助下实现全物种和全区域的覆盖。

然而, 实现分子数据库全覆盖, 不但需要DNA测序技术的发展, 面临海量数据的存储和检索, 还需要计算机技术以及大数据科学的同步发展。计算机技术和大数据科学在生物多样性研究中如何发挥作用是我们将来需要面临的核心问题之一, 也同样是新的学科发展机遇。本逻辑也同样适用于上述基于组学的物种多样性和物种间互作关系的研究, 数据库的完善和高通量测序技术的发展, 相关的研究方法会逐渐更广泛地应用于群落生态学、生态网络构建、生态环境监测、检验检疫等相关领域, 帮助我们理解生态系统中群落的构建机制、物种间的互作关系、生物多样性形成和维持及其生态功能和服务。比如, 对于动物的粪便样品, 目前的研究通常只挖掘了其中蕴含的部分多样性信息, 而通过目标物种粪便样品的高通量测序和分析, 不但可以获得该物种自身的基因组遗传信息, 还能同时获取其食物组成, 乃至其携带的微生物病毒信息。因此, 单单是一份粪便样品, 可以预期, 随着技术的发展其所产生的数据以及相关的生物多样性价值将会迎来巨幅的增加。而因此带来的新的样品类型的保存和处理以及数据累积、数据共享等问题, 都需要相关的科研工作者通力协作去解决, 同时这也会带来一系列学科发展的新机遇。


ORCID

刘山林  <https://orcid.org/0000-0001-8118-8313>

邱娜  <https://orcid.org/0000-0002-1549-6200>

张纾意  <https://orcid.org/0000-0001-7784-2423>

赵竹楠  <https://orcid.org/0000-0003-0464-1895>

周欣  <https://orcid.org/0000-0002-1407-7952>

参考文献

Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* (2000) *Nature*, 408, 796–815.

Armstrong KF, Ball SL (2005) DNA barcodes for biosecurity: Invasive species identification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 1813–1823.

Audano PA, Sulovari A, Graves-Lindsay TA, Cantsilieris S, Sorensen M, Welch AE, Dougherty ML, Nelson BJ, Shah A, Dutcher SK, Warren WC, Magrini V, McGrath SD, Li YI, Wilson RK, Eichler EE (2019) Characterizing the major structural variant alleles of the human genome. *Cell*, 176, 663–675.

Baird DJ, Hajibabaei M (2012) *Biomonitoring 2.0: A new*

paradigm in ecosystem assessment made possible by next-generation DNA sequencing. *Molecular Ecology*, 21, 2039–2044.

Berry TE, Osterrieder SK, Murray DC, Coghlan ML, Richardson AJ, Grealy AK, Stat M, Bejder L, Bunce M (2017) DNA metabarcoding for diet analysis and biodiversity: A case study using the endangered Australian Sea lion (*Neophoca cinerea*). *Ecology and Evolution*, 7, 5435–5453.

Biggs J, Ewald N, Valentini A, Gaboriaud C, Dejean T, Griffiths RA, Foster J, Wilkinson JW, Arnell A, Brotherton P, Williams P, Dunn F (2015) Using eDNA to develop a national citizen science-based monitoring programme for the great crested newt (*Triturus cristatus*). *Biological Conservation*, 183, 19–28.

Bohmann K, Evans A, Gilbert MTP, Carvalho GR, Creer S, Knapp M, Yu DW, de Bruyn M (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 358–367.

Bonasio R, Zhang G, Ye C, Mutti NS, Fang X, Qin N, Donahue G, Yang P, Li Q, Li C, Zhang P, Huang Z, Berger SL, Reinberg D, Wang J, Wang J, Liebig J (2010) Genomic comparison of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*. *Science*, 329, 1068–1071.

Boyer S, Wratten SD, Holyoake A, Abdelkrim J, Cruickshank RH (2013) Using next-generation sequencing to analyse the diet of a highly endangered land snail (*Powelliphanta augusta*) feeding on endemic earthworms. *PLoS ONE*, 8, e75962.

Bruni I, Galimberti A, Caridi L, Scaccabarozzi D, de Mattia F, Casiraghi M, Labra M (2015) A DNA barcoding approach to identify plant species in multiflower honey. *Food Chemistry*, 170, 308–315.

C. elegans Sequencing Consortium (1998) Genome sequence of the nematode *C. elegans*: A platform for investigating biology. *Science*, 282, 2012–2018.

Calvignac-Spencer S, Merkel K, Kutzner N, Kühl H, Boesch C, Kappeler PM, Metzger S, Schubert G, Leendertz FH (2013) Carrion fly-derived DNA as a tool for comprehensive and cost-effective assessment of mammalian biodiversity. *Molecular Ecology*, 22, 915–924.

Caporaso JG, Lauber CL, Walters WA, Berg-Lyons D, Lozupone CA, Turnbaugh PJ, Fierer N, Knight R (2011) Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 4516–4522.

Cappellini E, Welker F, Pandolfi L, Ramos-Madrugal J, Samodova D, Rütther PL, Fotakis AK, Lyon D, Moreno-Mayar JV, Bukhsianidze M, Rakownikow Jersie-Christensen R, Mackie M, Ginolhac A, Ferring R, Tappen M, Palkopoulou E, Dickinson MR, Stafford TW Jr, Chan YL, Götherström A, Nathan SKSS, Heintzman PD, Kapp JD, Kirillova I, Moodley Y, Agusti J, Kahlke RD, Kiladze

- G, Martínez-Navarro B, Liu SL, Sandoval Velasco M, Sinding MHS, Kelstrup CD, Allentoft ME, Orlando L, Penkman K, Shapiro B, Rook L, Dalén L, Gilbert MTP, Olsen JV, Lordkipanidze D, Willerslev E (2019) Early Pleistocene enamel proteome from Dmanisi resolves *Stephanorhinus* phylogeny. *Nature*, 574, 103–107.
- Chang H, Guo JL, Fu XW, Liu YQ, Wyckhuys KAG, Hou YM, Wu KM (2018) Molecular-assisted pollen grain analysis reveals spatiotemporal origin of long-distance migrants of a noctuid moth. *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 567.
- Chiara B, Francesco C, Fulvio B, Paola M, Annalisa G, Stefania S, Luigi AP, Simone P (2021) Exploring the botanical composition of polyfloral and monofloral honeys through DNA metabarcoding. *Food Control*, 128, 108175.
- Clare EL, Economou CK, Bennett FJ, Dyer CE, Adams K, McRobie B, Drinkwater R, Littlefair JE (2022) Measuring biodiversity from DNA in the air. *Current Biology*, 32, 693–700.
- Cruaud P, Rasplus JY, Rodriguez LJ, Cruaud A (2017) High throughput sequencing of multiple amplicons for barcoding and integrative taxonomy. *Scientific Reports*, 7, 41948.
- Deiner K, Bik HM, Mächler E, Seymour M, Lacoursière-Roussel A, Altermatt F, Creer S, Bista I, Lodge DM, de Vere N, Pfrender ME, Bernatchez L (2017) Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities. *Molecular Ecology*, 26, 5872–5895.
- Deiner K, Fronhofer EA, Mächler E, Walser JC, Altermatt F (2016) Environmental DNA reveals that rivers are conveyor belts of biodiversity information. *Nature Communications*, 7, 12544.
- Dejean T, Valentini A, Miquel C, Taberlet P, Bellemain E, Miaud C (2012) Improved detection of an alien invasive species through environmental DNA barcoding: The example of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus*. *Journal of Applied Ecology*, 49, 953–959.
- DeSalle R, Goldstein P (2019) Review and interpretation of trends in DNA barcoding. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 302.
- Dierckxsens N, Mardulyn P, Smits G (2016) NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data. *Nucleic Acids Research*, 45, e18.
- Drinkwater R, Williamson J, Clare EL, Chung AYC, Rossiter SJ, Slade E (2021) Dung beetles as samplers of mammals in Malaysian Borneo—A test of high throughput metabarcoding of iDNA. *PeerJ*, 9, e11897.
- Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, Hupe K, Johnson WE, Geffen E, Harley EH, Delibes M, Pontier D, Kitchener AC, Yamaguchi N, MacDonald DW (2007) The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 317, 519–523.
- Eid J, Fehr A, Gray J, Luong K, Lyle J, Otto G, Peluso P, Rank D, Baybayan P, Bettman B, Bibillo A, Bjornson K, Chaudhuri B, Christians F, Cicero R, Clark S, Dalal R, Dewinter A, Dixon J, Foquet M, Gaertner A, Hardenbol P, Heiner C, Hester K, Holden D, Kearns G, Kong XX, Kuse R, Lacroix Y, Lin S, Lundquist P, Ma CC, Marks P, Maxham M, Murphy D, Park I, Pham T, Phillips M, Roy J, Sebra R, Shen GE, Sorenson J, Tomaney A, Travers K, Trulson M, Vieceli J, Wegener J, Wu D, Yang A, Zaccarin D, Zhao P, Zhong F, Korlach J, Turner S (2009) Real-time DNA sequencing from single polymerase molecules. *Science*, 323, 133–138.
- Feng SH, Fang Q, Barnett R, Li C, Han S, Kuhlwil M, Zhou L, Pan HL, Deng Y, Chen GJ, Gamauf A, Woog F, Prys-Jones R, Marques-Bonet T, Gilbert MTP, Zhang GJ (2019) The genomic footprints of the fall and recovery of the crested *Ibis*. *Current Biology*, 29, 340–349.
- Fontserè C, Kuhlwil M, Morcillo-Suarez C, Alvarez-Estape M, Lester JD, Gratton P, Schmidt JM, Dieguez P, Aebischer T, Álvarez-Varona P, Agbor A, Angedakin S, Assumang AK, Ayimisin EA, Bailey E, Barubiyo D, Bessone M, Carretero-Alonso A, Marques-Bonet T (2022) Population dynamics and genetic connectivity in recent chimpanzee history. *Cell Genomics*, 2, 100133.
- Gao L, Gonda I, Sun H, Ma Q, Bao K, Tieman DM, Burzynski Chang EA, Fish TL, Stromberg KA, Sacks GL, Thannhauser TW, Foolad MR, Diez MJ, Blanca J, Canizares J, Xu Y, van der Knaap E, Huang S, Klee HJ, Giovannoni JJ, Fei Z (2019) The tomato pan-genome uncovers new genes and a rare allele regulating fruit flavor. *Nature Genetics*, 51, 1044–1051.
- Goldberg CS, Sepulveda A, Ray A, Baumgardt J, Waits LP (2013) Environmental DNA as a new method for early detection of New Zealand mudsnails (*Potamopyrgus antipodarum*). *Freshwater Science*, 32, 792–800.
- González Fortes G, Pajmans JLA (2019) Ancient DNA: Methods and Protocols. Springer, New York.
- Gui FR, Lan TM, Zhao Y, Guo W, Dong Y, Fang DM, Liu H, Li HM, Wang HL, Hao RS, Cheng XF, Li YH, Yang PC, Sahu SK, Chen YP, Cheng L, He SQ, Liu P, Fan GY, Lu HR, Hu GH, Dong W, Chen B, Jiang Y, Zhang YW, Xu HH, Lin F, Slippers B, Postma A, Jackson M, Abate BA, Tesfaye K, Demie AL, Bayeleygne MD, Degefu DT, Chen F, Kuria PK, Kinyua ZM, Liu TX, Yang HM, Huang FN, Liu X, Sheng J, Kang L (2022) Genomic and transcriptomic analysis unveils population evolution and development of pesticide resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Protein & Cell*, 13, 513–531.
- Hahn C, Bachmann L, Chevreaux B (2013) Reconstructing mitochondrial genomes directly from genomic next-generation sequencing reads—A baiting and iterative mapping approach. *Nucleic Acids Research*, 41, e129.
- Hajibabaei M, Baird DJ, Fahner NA, Beiko R, Golding GB (2016) A new way to contemplate Darwin's tangled bank: How DNA barcodes are reconnecting biodiversity science and biomonitoring. *Philosophical Transactions of the Royal*

- Society B: Biological Sciences, 371, 20150330.
- Hajibabaei M, Shokralla S, Zhou X, Singer GAC, Baird DJ (2011) Environmental barcoding: A next-generation sequencing approach for biomonitoring applications using river benthos. *PLoS ONE*, 6, e17497.
- Hänfling B, Lawson Handley L, Read DS, Hahn C, Li JL, Nichols P, Blackman RC, Oliver A, Winfield IJ (2016) Environmental DNA metabarcoding of lake fish communities reflects long-term data from established survey methods. *Molecular Ecology*, 25, 3101–3119.
- Havmøller RW, Jacobsen NS, Havmøller LW, Rovero F, Scharff N, Bohmann K (2021) DNA metabarcoding reveals that African leopard diet varies between habitats. *African Journal of Ecology*, 59, 37–50.
- Hebert PDN, Braukmann TWA, Prosser SWJ, Ratnasingham S, DeWaard JR, Ivanova NV, Janzen DH, Hallwachs W, Naik S, Sones JE, Zakharov EV (2018) A Sequel to Sanger: Amplicon sequencing that scales. *BMC Genomics*, 19, 219.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, DeWaard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Hellsten U, Harland RM, Gilchrist MJ, Hendrix D, Jurka J, Kapitonov V, Ovcharenko I, Putnam NH, Shu S, Taher L, Blitz IL, Blumberg B, Dichmann DS, Dubchak I, Amaya E, Detter JC, Fletcher R, Gerhard DS, Goodstein D, Graves T, Grigoriev IV, Grimwood J, Kawashima T, Lindquist E, Lucas SM, Mead PE, Mitros T, Ogino H, Ohta Y, Poliakov AV, Pollet N, Robert J, Salamov A, Sater AK, Schmutz J, Terry A, Vize PD, Warren WC, Wells D, Wills A, Wilson RK, Zimmerman LB, Zorn AM, Grainger R, Grammer T, Khokha MK, Richardson PM, Rokhsar DS (2010) The genome of the Western clawed frog *Xenopus tropicalis*. *Science*, 328, 633–636.
- Hering D, Borja A, Jones JI, Pont D, Boets P, Bouchez A, Bruce K, Drakare S, Hänfling B, Kahlert M, Leese F, Meissner K, Mergen P, Reyjol Y, Segurado P, Vogler A, Kelly M (2018) Implementation options for DNA-based identification into ecological status assessment under the European Water Framework Directive. *Water Research*, 138, 192–205.
- Higuchi R, Bowman B, Freiburger M, Ryder OA, Wilson AC (1984) DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family. *Nature*, 312, 282–284.
- Hillier LW, Miller W, Birney E, Warren W, Hardison RC, Ponting CP, Bork P, Burt DW, Groenen MAM, Delany ME, Dodgson JB, Chinwalla AT, Cliften PF, Clifton SW, Delehaunty KD, Fronick C, Fulton RS, Graves TA, Kremitzki C, Layman D, Magrini V, McPherson JD, Miner TL, Minx P, Nash WE, Nhan MN, Nelson JO, Oddy LG, Pohl CS, Randall-Maher J, Smith SM, Wallis JW, Yang SP, Romanov MN, Rondelli CM, Paton B, Smith J, Morrice D, Daniels L, Tempest HG, Robertson L, Masabanda JS, Griffin DK, Vignal A, Fillon V, Jacobsson L, Kerje S, Andersson L, Crooijmans RPM, Aerts J, van der Poel JJ, Ellegren H, Caldwell RB, Hubbard SJ, Grafham DV, Kierzek AM, McLaren SR, Overton IM, Arakawa H, Beattie KJ, Bezzubov Y, Boardman PE, Bonfield JK, Croning MDR, Davies RM, Francis MD, Humphray SJ, Scott CE, Taylor RG, Tickle C, Brown WRA, Rogers J, Buerstedde JM, Wilson SA, Stubbs L, Ovcharenko I, Gordon L, Lucas S, Miller MM, Inoko H, Shiina T, Kaufman J, Salomonsen J, Skjoedt K, Wong GKS, Wang J, Liu B, Wang J, Yu J, Yang HM, Nefedov M, Koriabine M, DeJong PJ, Goodstadt L, Webber C, Dickens NJ, Letunic I, Suyama M, Torrents D, von Mering C, Zdobnov EM, Makova K, Nekrutenko A, Elnitski L, Eswara P, King DC, Yang S, Tyekucheva S, Radakrishnan A, Harris RS, Chiaromonte F, Taylor J, He JB, Rijnkels M, Griffiths-Jones S, Ureta-Vidal A, Hoffman MM, Severin J, Searle SMJ, Law AS, Speed D, Waddington D, Cheng Z, Tuzun E, Eichler E, Bao ZR, Flicek P, Shteynberg DD, Brent MR, Bye JM, Huckle EJ, Chatterji S, Dewey C, Pachter L, Kouranov A, Mourelatos Z, Hatzigeorgiou AG, Paterson AH, Ivarie R, Brandstrom M, Axelsson E, Backstrom N, Berlin S, Webster MT, Pourquie O, Reymond A, Ucla C, Antonarakis SE, Long MY, Emerson JJ, Betrán E, Dupanloup I, Kaessmann H, Hinrichs AS, Bejerano G, Furey TS, Harte RA, Raney B, Siepel A, Kent WJ, Haussler D, Eyraas E, Castelo R, Abril JF, Castellano S, Camara F, Parra G, Guigo R, Bourque G, Tesler G, Pevzner PA, Smit A, Fulton LA, Mardis ER, Wilson RK (2004) Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature*, 432, 695–716.
- Hollingsworth PM, Forrest LL, Spouge JL, Hajibabaei M, Ratnasingham S, van der Bank M, Chase MW, Cowan RS, Erickson DL, Fazekas AJ, Graham SW, James KE, Kim KJ, Kress WJ, Schneider H, Van Alphenstahl J, Barrett SCH, Van Den Berg C, Bogarin D, Burgess KS, Cameron KM, Carine M, Chacón J, Clarkson JJ, Conrad F, Devey DS, Ford CS, Hedderson TAJ, Hollingsworth ML, Husband BC, Kelly LJ, Kesanakurti PR, Kim JS, Kim YD, Lahaye R, Lee HL, Long DG, Madriñán S, Maurin O, Meusnier I, Newmaster SG, Park CW, Percy DM, Petersen G, Richardson JE, Salazar GA, Savolainen V, Seberg O, Wilkinson MJ, Yi DK, Little DP (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Hopken MW, Reyes-Torres LJ, Scavo N, Piaggio AJ, Abdo Z, Taylor D, Pierce J, Yee DA (2021) Temporal and spatial blood feeding patterns of urban mosquitoes in the San Juan metropolitan area, Puerto Rico. *Insects*, 12, 129.
- Hotaling S, Kelley JL, Frandsen PB (2021) Toward a genome sequence for every animal: Where are we now? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2109019118.

- Huhn M, Madduppa HH, Khair M, Sabrian A, Irawati Y, Anggraini NP, Wilkinson SP, Simpson T, Iwasaki K, Setiamarga DHE, Dias PJ (2020) Keeping up with introduced marine species at a remote biodiversity hotspot: Awareness, training and collaboration across different sectors is key. *Biological Invasions*, 22, 749–771.
- Hung CM, Shaner PJJ, Zink RM, Liu WC, Chu TC, Huang WS, Li SH (2014) Drastic population fluctuations explain the rapid extinction of the passenger pigeon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 10636–10641.
- International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC) (2018) Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 361, eaar7191.
- Jaillon O, Aury JM, Noel B, Polcristi A, Clepet C, Casagrande A, Choisne N, Aubourg S, Vitulo N, Jubin C, Vezzi A, Legeai F, Huguency P, Dasilva C, Horner D, Mica E, Jublot D, Poulain J, Bruyère C, Billault A, Segurens B, Gouyvenoux M, Ugarte E, Cattonaro F, Anthonard V, Vico V, Del Fabbro C, Alaux M, Di Gaspero G, Dumas V, Felice N, Paillard S, Juman I, Moroldo M, Scalabrin S, Canaguier A, Le Clainche I, Malacrida G, Durand E, Pesole G, Laucou V, Chatelet P, Merdinoglu D, Delledonne M, Pezzotti M, Lecharny A, Scarpelli C, Artiguenave F, Pè ME, Valle G, Morgante M, Caboche M, Adam-Blondon AF, Weissenbach J, Quétier F, Wincker P, French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm *Phyla*. *Nature*, 449, 463–467.
- Jakubavičiūtė E, Bergström U, Eklöf JS, Haenel Q, Bourlat SJ (2017) DNA metabarcoding reveals diverse diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosystem. *PLoS ONE*, 12, e0186929.
- Ji Y, Li X, Ji T, Tang J, Qiu L, Hu J, Dong J, Luo S, Liu S, Frandsen PB, Zhou X, Parey SH, Li L, Niu Q, Zhou X (2020) Gene reuse facilitates rapid radiation and independent adaptation to diverse habitats in the Asian honeybee. *Science Advances*, 6, eabd3590.
- Ji YQ, Ashton L, Pedley SM, Edwards DP, Tang Y, Nakamura A, Kitching R, Dolman PM, Woodcock P, Edwards FA, Larsen TH, Hsu WW, Benedick S, Hamer KC, Wilcove DS, Bruce C, Wang XY, Levi T, Lott M, Emerson BC, Yu DW (2013) Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. *Ecology Letters*, 16, 1245–1257.
- Ji YQ, Baker CCM, Popescu VD, Wang JX, Wu CY, Wang ZY, Li YH, Wang L, Hua CL, Yang ZX, Yang CY, Xu CCY, Diana A, Wen QZ, Pierce NE, Yu DW (2022) Measuring protected-area effectiveness using vertebrate distributions from leech iDNA. *Nature Communications*, 13, 1555.
- Jia N, Wang JF, Shi WQ, Du LF, Sun Y, Zhan W, Jiang JF, Wang Q, Zhang B, Ji PF, Bell-Sakyi L, Cui XM, Yuan TT, Jiang BG, Yang WF, Lam TTY, Chang QC, Ding SJ, Cao WC (2020) Large-scale comparative analyses of tick genomes elucidate their genetic diversity and vector capacities. *Cell*, 182, 1328–1340.
- Jiang T, Liu YZ, Jiang Y, Li JY, Gao Y, Cui Z, Liu YD, Liu B, Wang YD (2020) Long-read-based human genomic structural variation detection with cuteSV. *Genome Biology*, 21, 189.
- Jin JJ, Yu WB, Yang JB, Song Y, DePamphilis CW, Yi TS, Li DZ (2020) GetOrganelle: A fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes. *Genome Biology*, 21, 241.
- Jones L, Brennan GL, Lowe A, Creer S, Ford CR, de Vere N (2021) Shifts in honeybee foraging reveal historical changes in floral resources. *Communications Biology*, 4, 37.
- Khansaritoreh E, Salmaki Y, Ramezani E, Akbari Azirani T, Keller A, Neumann K, Alizadeh K, Zarre S, Beckh G, Behling H (2020) Employing DNA metabarcoding to determine the geographical origin of honey. *Heliyon*, 6, e05596.
- Kolora SRR, Owens GL, Vazquez JM, Stubbs A, Chatla K, Jainese C, Seeto K, McCrea M, Sandel MW, Vianna JA, Maslenikov K, Bachtrog D, Orr JW, Love M, Sudmant PH (2021) Origins and evolution of extreme life span in Pacific Ocean rockfishes. *Science*, 374, 842–847.
- Kress WJ, Erickson DL (2012) *DNA Barcodes: Methods and Protocols*. Springer, New York.
- Krishnamurthy P, Francis RA (2012) A critical review on the utility of DNA barcoding in biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1901–1919.
- Lamichhaney S, Fan GY, Widemo F, Gunnarsson U, Thalmann DS, Hoeggner MP, Kerje S, Gustafson U, Shi CC, Zhang H, Chen WB, Liang XM, Huang LH, Wang JH, Liang EJ, Wu Q, Lee SMY, Xu X, Höglund J, Liu X, Andersson L (2016) Structural genomic changes underlie alternative reproductive strategies in the ruff (*Philomachus pugnax*). *Nature Genetics*, 48, 84–88.
- Lang DD, Zhang SL, Ren PP, Liang F, Sun ZY, Meng GL, Tan YT, Li XK, Lai QH, Han LL, Wang DP, Hu FY, Wang W, Liu SL (2020) Comparison of the two up-to-date sequencing technologies for genome assembly: HiFi reads of Pacific Biosciences Sequel II system and ultralong reads of Oxford Nanopore. *GigaScience*, 9, giaa123.
- Li H, Feng XW, Chu C (2020) The design and construction of reference pangenome graphs with minigraph. *Genome Biology*, 21, 265.
- Li HB, Wang SH, Chai S, Yang ZQ, Zhang QQ, Xin HJ, Xu YC, Lin SN, Chen XX, Yao ZW, Yang QY, Fei ZJ, Huang SW, Zhang ZH (2022) Graph-based pan-genome reveals structural and sequence variations related to agronomic traits and domestication in cucumber. *Nature Communications*, 13, 682.

- Li JY, Yuan DJ, Wang PC, Wang QQ, Sun ML, Liu ZP, Si H, Xu ZP, Ma YZ, Zhang BY, Pei LL, Tu LL, Zhu LF, Chen LL, Lindsey K, Zhang XL, Jin SX, Wang MJ (2021) Cotton pan-genome retrieves the lost sequences and genes during domestication and selection. *Genome Biology*, 22, 119.
- Li RQ, Fan W, Tian G, Zhu HM, He L, Cai J, Huang QF, Cai QL, Li B, Bai YQ, Zhang ZH, Zhang YP, Wang W, Li J, Wei FW, Li H, Jian M, Li JW, Zhang ZL, Nielsen R, Li DW, Gu WJ, Yang ZT, Xuan ZL, Ryder OA, Leung FCC, Zhou Y, Cao JJ, Sun X, Fu YG, Fang XD, Guo XS, Wang B, Hou R, Shen FJ, Mu B, Ni PX, Lin RM, Qian WB, Wang GD, Yu C, Nie WH, Wang JH, Wu ZG, Liang HQ, Min JM, Wu Q, Cheng SF, Ruan J, Wang MW, Shi ZB, Wen M, Liu BH, Ren XL, Zheng HS, Dong D, Cook K, Shan G, Zhang H, Kosiol C, Xie XY, Lu ZH, Zheng HC, Li YR, Steiner CC, Lam TTY, Lin SY, Zhang QH, Li GQ, Tian J, Gong TM, Liu HD, Zhang DJ, Fang L, Ye C, Zhang JB, Hu WB, Xu AL, Ren YY, Zhang GJ, Bruford MW, Li QB, Ma LJ, Guo YR, An N, Hu YJ, Zheng Y, Shi YY, Li ZQ, Liu Q, Chen YL, Zhao J, Qu N, Zhao SC, Tian F, Wang XL, Wang HY, Xu LZ, Liu X, Vinar T, Wang YJ, Lam TW, Yiu SM, Liu SP, Zhang HM, Li DS, Huang Y, Wang X, Yang GH, Jiang Z, Wang JY, Qin N, Li L, Li JX, Bolund L, Kristiansen K, Wong GKS, Olson M, Zhang XQ, Li SG, Yang HM, Wang J, Wang J (2010) The sequence and de novo assembly of the giant panda genome. *Nature*, 463, 311–317.
- Li YH, Zhou GY, Ma JX, Jiang WK, Jin LG, Zhang ZH, Guo Y, Zhang JB, Sui Y, Zheng LT, Zhang SS, Zuo QY, Shi XH, Li YF, Zhang WK, Hu YY, Kong GY, Hong HL, Tan B, Song J, Liu ZX, Wang YS, Ruan H, Yeung CKL, Liu J, Wang HL, Zhang LJ, Guan RX, Wang KJ, Li WB, Chen SY, Chang RZ, Jiang Z, Jackson SA, Li RQ, Qiu LJ (2014) De novo assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits. *Nature Biotechnology*, 32, 1045–1052.
- Librado P, Gamba C, Gaunitz C, der Sarkissian C, Pruvost M, Albrechtsen A, Fages A, Khan N, Schubert M, Jagannathan V, Serres-Armero A, Kuderna LFK, Povolotskaya IS, Seguin-Orlando A, Lepetz S, Neuditschko M, Thèves C, Alquraishi S, Alfarhan AH, Al-Rasheid K, Rieder S, Samashev Z, Francfort HP, Benecke N, Hofreiter M, Ludwig A, Keyser C, Marques-Bonet T, Ludes B, Crubézy E, Leeb T, Willerslev E, Orlando L (2017) Ancient genomic changes associated with domestication of the horse. *Science*, 356, 442–445.
- Liu SL, Lang DD, Meng GL, Hu JH, Tang M, Zhou X (2022) Tracing the origin of honey products based on metagenomics and machine learning. *Food Chemistry*, 371, 131066.
- Liu SL, Li YY, Lu JL, Su X, Tang M, Zhang R, Zhou LL, Zhou CR, Yang Q, Ji YQ, Yu DW, Zhou X (2013) SOAP-Barcode: Revealing arthropod biodiversity through assembly of Illumina shotgun sequences of PCR amplicons. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1142–1150.
- Liu SL, Westbury MV, Dussex N, Mitchell KJ, Sinding MHS, Heintzman PD, Duchêne DA, Kapp JD, von Seth J, Heiniger H, Sánchez-Barreiro F, Margaryan A, André-Olsen R, de Cahsan B, Meng GL, Yang CT, Chen L, van der Valk T, Gilbert MTP (2021) Ancient and modern genomes unravel the evolutionary history of the Rhinoceros family. *Cell*, 184, 4874–4885.
- Liu SL, Yang CT, Zhou CR, Zhou X (2017) Filling reference gaps via assembling DNA barcodes using high-throughput sequencing—Moving toward barcoding the world. *GigaScience*, 6, gix104.
- Liu YC, Du HL, Li PC, Shen YT, Peng H, Liu SL, Zhou GA, Zhang HK, Liu Z, Shi M, Huang XH, Li Y, Zhang M, Wang Z, Zhu BG, Han B, Liang CZ, Tian ZX (2020) Pan-genome of wild and cultivated soybeans. *Cell*, 182, 162–176.
- Lu Q, Hu Q, Shi XG, Jin SL, Li S, Yao M (2019) Metabarcoding diet analysis of snow leopards (*Panthera uncia*) in Wolong National Nature Reserve, Sichuan Province. *Biodiversity Science*, 27, 960–969. (in Chinese with abstract) [陆琪, 胡强, 施小刚, 金森龙, 李晟, 姚蒙 (2019) 基于分子宏条形码分析四川卧龙国家级自然保护区雪豹的食性. *生物多样性*, 27, 960–969.]
- Lynggaard C, Bertelsen MF, Jensen CV, Johnson MS, Frøslev TG, Olsen MT, Bohmann K (2022) Airborne environmental DNA for terrestrial vertebrate community monitoring. *Current Biology*, 32, 701–707.
- Macías-Hernández N, Athey K, Tonzo V, Wangenstein OS, Arnedo M, Harwood JD (2018) Molecular gut content analysis of different spider body parts. *PLoS ONE*, 13, e0196589.
- Mao XW, Zhang HC, Qiao SY, Liu YC, Chang FQ, Xie P, Zhang M, Wang TY, Li M, Cao P, Yang RW, Liu F, Dai QY, Feng XT, Ping WJ, Lei CZ, Olsen JW, Bennett EA, Fu QM (2021) The deep population history of northern East Asia from the Late Pleistocene to the Holocene. *Cell*, 184, 3256–3266.
- Meier R, Wong W, Srivathsan A, Foo M (2016) \$1 DNA barcodes for reconstructing complex phenomes and finding rare species in specimen-rich samples. *Cladistics*, 32, 100–110.
- Meng GL, Li YY, Yang CT, Liu SL (2019) MitoZ: A toolkit for animal mitochondrial genome assembly, annotation and visualization. *Nucleic Acids Research*, 47, e63.
- Meyer A, Schloissnig S, Franchini P, Du K, Woltering JM, Irisarri I, Wong WY, Nowoshilow S, Kneitz S, Kawaguchi A, Fabrizius A, Xiong PW, Dechaud C, Spaink HP, Volff JN, Simakov O, Burmester T, Tanaka EM, Schartl M (2021) Giant lungfish genome elucidates the conquest of land by vertebrates. *Nature*, 590, 284–289.
- Mikheyev AS, Tin MMY, Arora J, Seeley TD (2015) Museum samples reveal rapid evolution by wild honey bees exposed to a novel parasite. *Nature Communications*, 6, 7991.

- Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri T, Beutel RG, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer AJ, Aspöck U, Aspöck H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Böhm A, Buckley TR, Calcott B, Chen J, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu S, Huang Y, Jeremiin LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li Y, Li Z, Li J, Lu H, Machida R, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng G, Nakagaki Y, Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou Y, Pass G, Podsiadlowski L, Pohl H, von Reumont BM, Schütte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis A, Song W, Su X, Szucsich NU, Tan M, Tan X, Tang M, Tang J, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong X, Uchifune T, Walz MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TK, Wu Q, Wu G, Xie Y, Yang S, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang W, Zhang Y, Zhao J, Zhou C, Zhou L, Ziesmann T, Zou S, Li Y, Xu X, Zhang Y, Yang H, Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution, *Science*, 346, 763–767.
- Mitchell G, Wilson PJ, Manseau M, Redquest B, Patterson BR, Rutledge LY (2022) DNA metabarcoding of faecal pellets reveals high consumption of yew (*Taxus* spp.) by caribou (*Rangifer tarandus*) in a lichen-poor environment. *FACETS*, 7, 701–717.
- Miya M, Sato Y, Fukunaga T, Sado T, Poulsen JY, Sato K, Minamoto T, Yamamoto S, Yamanaka H, Araki H, Kondoh M, Iwasaki W (2015) MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: Detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science*, 2, 150088.
- Morgante M, de Paoli E, Radovic S (2007) Transposable elements and the plant pan-genomes. *Current Opinion in Plant Biology*, 10, 149–155.
- Morrill A, Kaunisto KM, Mlynarek JJ, Sippola E, Vesterinen EJ, Forbes MR (2021) Metabarcoding prey DNA from fecal samples of adult dragonflies shows no predicted sex differences, and substantial inter-individual variation, in diets. *PeerJ*, 9, e12634.
- Mouse Genome Sequencing Consortium, Waterston RH, Lindblad-Toh K, Birney E, Rogers J, Abril JF, Agarwal P, Agarwala R, Ainscough R, Alexandersson M, An P, Antonarakis SE, Attwood J, Baertsch R, Bailey J, Barlow K, Beck S, Berry E, Birren B, Bloom T, Bork P, Botcherby M, Bray N, Brent MR, Brown DG, Brown SD, Bult C, Burton J, Butler J, Campbell RD, Carninci P, Cawley S, Chiaromonte F, Chinwalla AT, Church DM, Clamp M, Clee C, Collins FS, Cook LL, Copley RR, Coulson A, Couronne O, Cuff J, Curwen V, Cutts T, Daly M, David R, Davies J, Delehaunty KD, Deri J, Dermitzakis ET, Dewey C, Dickens NJ, Diekhans M, Dodge S, Dubchak I, Dunn DM, Eddy SR, Elnitski L, Emes RD, Eswara P, Eyraas E, Felsenfeld A, Fewell GA, Flicek P, Foley K, Frankel WN, Fulton LA, Fulton RS, Furey TS, Gage D, Gibbs RA, Glusman G, Gnerre S, Goldman N, Goodstadt L, Grafham D, Graves TA, Green ED, Gregory S, Guigó R, Guyer M, Hardison RC, Haussler D, Hayashizaki Y, Hillier LW, Hinrichs A, Hlavina W, Holzer T, Hsu F, Hua A, Hubbard T, Hunt A, Jackson I, Jaffe DB, Johnson LS, Jones M, Jones TA, Joy A, Kamal M, Karlsson EK, Karolchik D, Kasprzyk A, Kawai J, Keibler E, Kells C, Kent WJ, Kirby A, Kolbe DL, Korf I, Kucherlapati RS, Kulbokas EJ, Kulp D, Landers T, Leger JP, Leonard S, Letunic I, Levine R, Li J, Li M, Lloyd C, Lucas S, Ma B, Maglott DR, Mardis ER, Matthews L, Mauceli E, Mayer JH, McCarthy M, McCombie WR, McLaren S, McLay K, McPherson JD, Meldrim J, Meredith B, Mesirov JP, Miller W, Miner TL, Mongin E, Montgomery KT, Morgan M, Mott R, Mullikin JC, Muzny DM, Nash WE, Nelson JO, Nhan MN, Nicol R, Ning Z, Nusbaum C, O'Connor MJ, Okazaki Y, Oliver K, Overton-Larty E, Pachter L, Parra G, Pepin KH, Peterson J, Pevzner P, Plumb R, Pohl CS, Poliakov A, Ponce TC, Ponting CP, Potter S, Quail M, Reymond A, Roe BA, Roskin KM, Rubin EM, Rust AG, Santos R, Sapojnikov V, Schultz B, Schultz J, Schwartz MS, Schwartz S, Scott C, Seaman S, Searle S, Sharpe T, Sheridan A, Shownkeen R, Sims S, Singer JB, Slater G, Smit A, Smith DR, Spencer B, Stabenau A, Stange-Thomann N, Sugnet C, Suyama M, Tesler G, Thompson J, Torrents D, Trevaskis E, Tromp J, Ucla C, Ureta-Vidal A, Vinson JP, Von Niederhausern AC, Wade CM, Wall M, Weber RJ, Weiss RB, Wendl MC, West AP, Wetterstrand K, Wheeler R, Whelan S, Wierzbowski J, Willey D, Williams S, Wilson RK, Winter E, Worley KC, Wyman D, Yang S, Yang SP, Zdobnov EM, Zody MC, Lander ES (2002) Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature*, 420, 520–562.
- Nilsson RH, Ryberg M, Abarenkov K, Sjökvist E, Kristiansson E (2009) The ITS region as a target for characterization of fungal communities using emerging sequencing technologies. *FEMS Microbiology Letters*, 296, 97–101.
- Nowoshilow S, Schloissnig S, Fei JF, Dahl A, Pang AWC, Pippel M, Winkler S, Hastie AR, Young G, Roscito JG, Falcon F, Knapp D, Powell S, Cruz A, Cao H, Habermann B, Hiller M, Tanaka EM, Myers EW (2018) The axolotl genome and the evolution of key tissue formation regulators. *Nature*, 554, 50–55.
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative (2019) One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature*, 574, 679–685.
- Orlando L, Ginolhac A, Zhang G, Froese D, Albrechtsen A, Stiller M, Schubert M, Cappellini E, Petersen B, Moltke I, Johnson PL, Fumagalli M, Vilstrup JT, Raghavan M, Korneliusson T, Malaspina AS, Vogt J, Szklarczyk D, Kelstrup CD, Vinther J, Dolocan A, Stenderup J, Velazquez AM, Cahill J, Rasmussen M, Wang X, Min J, Zazula GD,

- Seguin-Orlando A, Mortensen C, Magnussen K, Thompson JF, Weinstock J, Gregersen K, Røed KH, Eisenmann V, Rubin CJ, Miller DC, Antczak DF, Bertelsen MF, Brunak S, Al-Rasheid KA, Ryder O, Andersson L, Mundy J, Krogh A, Gilbert MT, Kjær K, Sicheritz-Ponten T, Jensen LJ, Olsen JV, Hofreiter M, Nielsen R, Shapiro B, Wang J, Willerslev E (2013) Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*, 499, 74–78.
- Poinar HN, Schwarz C, Qi J, Shapiro B, MacPhee RDE, Buigues B, Tikhonov A, Huson DH, Tomsho LP, Auch A, Rapp M, Miller W, Schuster SC (2006) Metagenomics to paleogenomics: Large-scale sequencing of mammoth DNA. *Science*, 311, 392–394.
- Pornon A, Escaravage N, Burrus M, Holota H, Khimoun A, Mariette J, Pellizzari C, Iribar A, Etienne R, Taberlet P, Vidal M, Winterton P, Zinger L, Andalo C (2016) Using metabarcoding to reveal and quantify plant-pollinator interactions. *Scientific Reports*, 6, 27282.
- Rytkönen S, Vesterinen EJ, Westerduin C, Leviäkangas T, Vatka E, Mutanen M, Välimäki P, Hukkanen M, Suokas M, Orell M (2019) From feces to data: A metabarcoding method for analyzing consumed and available prey in a bird-insect food web. *Ecology and Evolution*, 9, 631–639.
- Saravanan M, Mohanapriya G, Laha R, Sathishkumar R (2019) DNA barcoding detects floral origin of Indian honey samples. *Genome*, 62, 341–348.
- Schnable PS, Ware D, Fulton RS, Stein JC, Wei F, Pasternak S, Liang C, Zhang J, Fulton L, Graves TA, Minx P, Reily AD, Courtney L, Kruchowski SS, Tomlinson C, Strong C, Delehaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock SM, Belter E, Du F, Kim K, Abbott RM, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson SM, Gillam B, Chen W, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He R, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H, Lee S, Lin J, Dujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan C, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambroise C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren L, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy MJ, McMahan L, Van Buren P, Vaughn MW, Ying K, Yeh CT, Emrich SJ, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia AP, Barbazuk WB, Baucom RS, Brutnell TP, Carpita NC, Chaparro C, Chia JM, Deragon JM, Estill JC, Fu Y, Jeddloh JA, Han Y, Lee H, Li P, Lisch DR, Liu S, Liu Z, Nagel DH, McCann MC, SanMiguel P, Myers AM, Nettleton D, Nguyen J, Penning BW, Ponnala L, Schneider KL, Schwartz DC, Sharma A, Soderlund C, Springer NM, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber TK, Yang L, Yu Y, Zhang L, Zhou S, Zhu Q, Bennetzen JL, Dawe RK, Jiang J, Jiang N, Presting GG, Wessler SR, Aluru S, Martienssen RA, Clifton SW, McCombie WR, Wing RA, Wilson RK (2009) The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 326, 1112–1115.
- Schneider SS, Degrandi-Hoffman G, Smith DR (2004) The African honey bee: Factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review of Entomology*, 49, 351–376.
- Schnell IB, Thomsen PF, Wilkinson N, Rasmussen M, Jensen LRD, Willerslev E, Bertelsen MF, Gilbert MTP (2012) Screening mammal biodiversity using DNA from leeches. *Current Biology*, 22, R262–R263.
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA, Chen W, Consortium FB, List FBCA (2012) Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 6241–6246.
- Shang L, Li X, He H, Yuan Q, Song Y, Wei Z, Lin H, Hu M, Zhao F, Zhang C, Li Y, Gao H, Wang T, Liu X, Zhang H, Zhang Y, Cao S, Yu X, Zhang B, Zhang Y, Tan Y, Qin M, Ai C, Yang Y, Zhang B, Hu Z, Wang H, Lü Y, Wang Y, Ma J, Wang Q, Lu H, Wu Z, Liu S, Sun Z, Zhang H, Guo L, Li Z, Zhou Y, Li J, Zhu Z, Xiong G, Ruan J, Qian Q (2022) A super pan-genomic landscape of rice. *Cell Research*, 32, 878–896.
- Shao XN, Lu Q, Liu MZ, Xiong MY, Bu HL, Wang DJ, Liu SY, Zhao JD, Li S, Yao M (2021) Generalist carnivores can be effective biodiversity samplers of terrestrial vertebrates. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 557–563.
- Shao XN, Lu Q, Xiong MY, Bu HL, Shi XY, Wang DJ, Zhao JD, Li S, Yao M (2021) Prey partitioning and livestock consumption in the world's richest large carnivore assemblage. *Current Biology*, 31, 4887–4897.
- Shapiro MD, Kronenberg Z, Li C, Domyan ET, Pan HL, Campbell M, Tan H, Huff CD, Hu HF, Vickrey AI, Nielsen SCA, Stringham SA, Hu H, Willerslev E, Gilbert MTP, Yandell M, Zhang GJ, Wang J (2013) Genomic diversity and evolution of the head crest in the rock pigeon. *Science*, 339, 1063–1067.
- Shehzad W, McCarthy TM, Pompanon F, Purevjav L, Coissac E, Riaz T, Taberlet P (2012) Prey preference of snow leopard (*Panthera uncia*) in South Gobi, Mongolia. *PLoS ONE*, 7, e32104.
- Shehzad W, Riaz T, Nawaz MA, Miquel C, Poillot C, Shah SA, Pompanon F, Coissac E, Taberlet P (2012) Carnivore diet analysis based on next-generation sequencing: Application to the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in Pakistan. *Molecular Ecology*, 21, 1951–1965.
- Shokralla S, Gibson JF, Nikbakht H, Janzen DH, Hallwachs W, Hajibabaei M (2014) Next-generation DNA barcoding:

- Using next-generation sequencing to enhance and accelerate DNA barcode capture from single specimens. *Molecular Ecology Resources*, 14, 892–901.
- Shokralla S, Porter TM, Gibson JF, Dobosz R, Janzen DH, Hallwachs W, Golding GB, Hajibabaei M (2015) Massively parallel multiplex DNA sequencing for specimen identification using an Illumina MiSeq platform. *Scientific Reports*, 5, 9687.
- Sigsgaard EE, Olsen K, Hansen MDD, Hansen OLP, Høye TT, Svenning JC, Thomsen PF (2021) Environmental DNA metabarcoding of cow dung reveals taxonomic and functional diversity of invertebrate assemblages. *Molecular Ecology*, 30, 3374–3389.
- Šigut M, Kostovčík M, Šigutová H, Hulcr J, Drozd P, Hrček J (2017) Performance of DNA metabarcoding, standard barcoding, and morphological approach in the identification of host-parasitoid interactions. *PLoS ONE*, 12, e0187803.
- Sollars ESA, Harper AL, Kelly LJ, Sambles CM, Ramirez-Gonzalez RH, Swarbreck D, Kaithakottil G, Cooper ED, Uauy C, Havlickova L, Worswick G, Studholme DJ, Zohren J, Salmon DL, Clavijo BJ, Li Y, He ZS, Fellgett A, McKinney LV, Nielsen LR, Douglas GC, Kjær ED, Downie JA, Boshier D, Lee S, Clark J, Grant M, Bancroft I, Caccamo M, Buggs RJA (2017) Genome sequence and genetic diversity of European ash trees. *Nature*, 541, 212–216.
- Soria-Carrasco V, Gompert Z, Comeault AA, Farkas TE, Parchman TL, Johnston JS, Buerkle CA, Feder JL, Bast J, Schwander T, Egan SP, Crespi BJ, Nosil P (2014) Stick insect genomes reveal natural selection's role in parallel speciation. *Science*, 344, 738–742.
- Sow A, Brévault T, Benoit L, Chapuis MP, Galan M, Coeur d'acier A, Delvare G, Sembène M, Haran J (2019) Deciphering host-parasitoid interactions and parasitism rates of crop pests using DNA metabarcoding. *Scientific Reports*, 9, 3646.
- Steinke D, deWaard SL, Sones JE, Ivanova NV, Prosser SWJ, Perez K, Braukmann TWA, Milton M, Zakharov EV, deWaard JR, Ratnasingham S, Hebert PDN (2022) Message in a Bottle—Metabarcoding enables biodiversity comparisons across ecoregions. *GigaScience*, 11, giac040.
- Suchan T, Talavera G, Sáez L, Ronikier M, Vila R (2019) Pollen metabarcoding as a tool for tracking long-distance insect migrations. *Molecular Ecology Resources*, 19, 149–162.
- Sun Y, Huang Y, Li XF, Baldwin CC, Zhou ZC, Yan ZX, Crandall KA, Zhang Y, Zhao XM, Wang M, Wong A, Fang C, Zhang XH, Huang H, Lopez JV, Kilfoyle K, Zhang Y, Ortí G, Venkatesh B, Shi Q (2016) Fish-T1K (Transcriptomes of 1,000 Fishes) Project: Large-scale transcriptome data for fish evolution studies. *GigaScience*, 5, 18.
- Taberlet P, Coissac E, Hajibabaei M, Rieseberg LH (2012) Environmental DNA. *Molecular Ecology*, 21, 1789–1793.
- Tang KY, Xie F, Liu HY, Pu YT, Chen D, Qin BX, Fu CK, Wang Q, Chen SD, Guo KJ (2021) DNA metabarcoding provides insights into seasonal diet variations in Chinese mole shrew (*Anourosorex squamipes*) with potential implications for evaluating crop impacts. *Ecology and Evolution*, 11, 376–389.
- Tea YK, van der Wal C, Ludt WB, Gill AC, Lo N, Ho SYW (2019) Boomeranging around Australia: Historical biogeography and population genomics of the anti-equatorial fish *Microcanthus strigatus* (Teleostei: Microcanthidae). *Molecular Ecology*, 28, 3771–3785.
- Toju H, Baba YG (2018) DNA metabarcoding of spiders, insects, and springtails for exploring potential linkage between above- and below-ground food webs. *Zoological Letters*, 4, 4.
- Troll CJ, Kapp J, Rao V, Harkins KM, Cole C, Naughton C, Morgan JM, Shapiro B, Green RE (2019) A ligation-based single-stranded library preparation method to analyze cell-free DNA and synthetic oligos. *BMC Genomics*, 20, 1023.
- Turvey ST, Marr MM, Barnes I, Brace S, Tapley B, Murphy RW, Zhao EM, Cunningham AA (2019) Historical museum collections clarify the evolutionary history of cryptic species radiation in the world's largest amphibians. *Ecology and Evolution*, 9, 10070–10084.
- Valentini A, Miquel C, Taberlet P (2010) DNA barcoding for honey biodiversity. *Diversity*, 2, 610–617.
- van der Valk T, Pečnerová P, Díez-Del-Molino D, Bergström A, Oppenheimer J, Hartmann S, Xenikoudakis G, Thomas JA, Dehasque M, Sağlıcan E, Fidan FR, Barnes I, Liu S, Somel M, Heintzman PD, Nikolskiy P, Shapiro B, Skoglund P, Hofreiter M, Lister AM, Götherström A, Dalén L (2021) Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths. *Nature*, 591, 265–269.
- Vonholdt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, Reynolds A, Bryc K, Brisbin A, Knowles JC, Mosher DS, Spady TC, Elkhahloun A, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Greco C, Randi E, Bannasch D, Wilton A, Shearman J, Musiani M, Cargill M, Jones PG, Qian Z, Huang W, Ding ZL, Zhang YP, Bustamante CD, Ostrander EA, Novembre J, Wayne RK (2010) Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature*, 464, 898–902.
- Wang J, Li JG, Li ZY, Liu B, Zhang LL, Guo DL, Huang SL, Qian WQ, Guo L (2022) Genomic insights into longan evolution from a chromosome-level genome assembly and population genomics of longan accessions. *Horticulture Research*, 9, uhac021.
- Wang K, Wang J, Zhu CL, Yang LD, Ren YD, Ruan J, Fan GY, Hu J, Xu WJ, Bi XP, Zhu YA, Song Y, Chen HT, Ma TT, Zhao RP, Jiang HF, Zhang B, Feng CG, Wang W

- (2021) African lungfish genome sheds light on the vertebrate water-to-land transition. *Cell*, 184, 1362–1376.
- Wang T, Antonacci-Fulton L, Howe K, Lawson HA, Lucas JK, Phillippy AM, Popejoy AB, Asri M, Carson C, Chaisson MJP, Chang X, Cook-Deegan R, Felsenfeld AL, Fulton RS, Garrison EP, Garrison NA, Graves-Lindsay TA, Ji H, Kenny EE, Koenig BA, Li D, Marschall T, McMichael JF, Novak AM, Purushotham D, Schneider VA, Schultz BI, Smith MW, Sofia HJ, Weissman T, Flicek P, Li H, Miga KH, Paten B, Jarvis ED, Hall IM, Eichler EE, Haussler D, Human Pangenome Reference Consortium (2022) The Human Pangenome Project: A global resource to map genomic diversity. *Nature*, 604, 437–446.
- Wang W, Mauleon R, Hu Z, Chebotarov D, Tai S, Wu Z, Li M, Zheng T, Fuentes RR, Zhang F, Mansueto L, Copetti D, Sanciangco M, Palis KC, Xu J, Sun C, Fu B, Zhang H, Gao Y, Zhao X, Shen F, Cui X, Yu H, Li Z, Chen M, Detras J, Zhou Y, Zhang X, Zhao Y, Kudrna D, Wang C, Li R, Jia B, Lu J, He X, Dong Z, Xu J, Li Y, Wang M, Shi J, Li J, Zhang D, Lee S, Hu W, Poliakov A, Dubchak I, Ulat VJ, Borja FN, Mendoza JR, Ali J, Li J, Gao Q, Niu Y, Yue Z, Naredo MEB, Talag J, Wang X, Li J, Fang X, Yin Y, Glaszmann JC, Zhang J, Li J, Hamilton RS, Wing RA, Ruan J, Zhang G, Wei C, Alexandrov N, McNally KL, Li Z, Leung H (2018) Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. *Nature*, 557, 43–49.
- Warren WC, Clayton DF, Ellegren H, Arnold AP, Hillier LW, Künstner A, Searle S, White S, Vilella AJ, Fairley S, Heger A, Kong LS, Ponting CP, Jarvis ED, Mello CV, Minx P, Lovell P, Velho TAF, Ferris M, Balakrishnan CN, Sinha S, Blatti C, London SE, Li Y, Lin YC, George J, Sweedler J, Southey B, Gunaratne P, Watson M, Nam K, Backström N, Smeds L, Nabholz B, Itoh Y, Whitney O, Pfenning AR, Howard J, Völker M, Skinner BM, Griffin DK, Ye L, McLaren WM, Flicek P, Quesada V, Velasco G, Lopez-Otin C, Puente XS, Olender T, Lancet D, Smit AFA, Hubley R, Konkel MK, Walker JA, Batzer MA, Gu WJ, Pollock DD, Chen L, Cheng Z, Eichler EE, Stapley J, Slate J, Ekblom R, Birkhead T, Burke T, Burt D, Scharff C, Adam I, Richard H, Sultan M, Soldatov A, Lehrach H, Edwards SV, Yang SP, Li X, Graves T, Fulton L, Nelson J, Chinwalla A, Hou SF, Mardis ER, Wilson RK (2010) The genome of a songbird. *Nature*, 464, 757–762.
- Wilcox TM, McKelvey KS, Young MK, Sepulveda AJ, Shepard BB, Jane SF, Whiteley AR, Lowe WH, Schwartz MK (2016) Understanding environmental DNA detection probabilities: A case study using a stream-dwelling char *Salvelinus fontinalis*. *Biological Conservation*, 194, 209–216.
- Wray AK, Peery MZ, Jusino MA, Kochanski JM, Banik MT, Palmer JM, Lindner DL, Gratton C (2021) Predator preferences shape the diets of arthropodivorous bats more than quantitative local prey abundance. *Molecular Ecology*, 30, 855–873.
- Xia Q, Zhou Z, Lu C, Cheng D, Dai F, Li B, Zhao P, Zha X, Cheng T, Chai C, Pan G, Xu J, Liu C, Lin Y, Qian J, Hou Y, Wu Z, Li G, Pan M, Li C, Shen Y, Lan X, Yuan L, Li T, Xu H, Yang G, Wan Y, Zhu Y, Yu M, Shen W, Wu D, Xiang Z, Yu J, Wang J, Li R, Shi J, Li H, Li G, Su J, Wang X, Li G, Zhang Z, Wu Q, Li J, Zhang Q, Wei N, Xu J, Sun H, Dong L, Liu D, Zhao S, Zhao X, Meng Q, Lan F, Huang X, Li Y, Fang L, Li C, Li D, Sun Y, Zhang Z, Yang Z, Huang Y, Xi Y, Qi Q, He D, Huang H, Zhang X, Wang Z, Li W, Cao Y, Yu Y, Yu H, Li J, Ye J, Chen H, Zhou Y, Liu B, Wang J, Ye J, Ji H, Li S, Ni P, Zhang J, Zhang Y, Zheng H, Mao B, Wang W, Ye C, Li S, Wang J, Wong GK, Yang H, Biology Analysis Group (2004) A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science*, 306, 1937–1940.
- Xu X, Liu X, Ge S, Jensen JD, Hu FY, Li X, Dong Y, Gutenkunst RN, Fang L, Huang L, Li JX, He WM, Zhang GJ, Zheng XM, Zhang FM, Li YR, Yu C, Kristiansen K, Zhang XQ, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W (2012) Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nature Biotechnology*, 30, 105–111.
- Xue Y, Prado-Martinez J, Sudmant PH, Narasimhan V, Ayub Q, Szpak M, Frandsen P, Chen Y, Yngvadottir B, Cooper DN, de Manuel M, Hernandez-Rodriguez J, Lobon I, Siegmund HR, Pagani L, Quail MA, Hvilson C, Mudakikwa A, Eichler EE, Cranfield MR, Marques-Bonet T, Tyler-Smith C, Scally A (2015) Mountain *Gorilla* genomes reveal the impact of long-term population decline and inbreeding. *Science*, 348, 242–245.
- Yang CT, Tan SJ, Meng GL, Bourne DG, O'Brien PA, Xu JQ, Liao S, Chen A, Chen XW, Liu SL (2018) Access COI barcode efficiently using high throughput Single-End 400 bp sequencing. *bioRxiv*, doi: <https://doi.org/10.1101/498618>.
- Yang L, Wei FW, Zhan XJ, Fan HZ, Zhao PP, Huang GP, Chang J, Lei YH, Hu YB (2022) Evolutionary conservation genomics reveals recent speciation and local adaptation in threatened takins. *Molecular Biology and Evolution*, 39, msac111.
- Yu DW, Ji YQ, Emerson BC, Wang XY, Ye CX, Yang CY, Ding ZL (2012) Biodiversity soup: Metabarcoding of arthropods for rapid biodiversity assessment and biomonitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 613–623.
- Yu J, Hu SN, Wang J, Wong GKS, Li SG, Liu B, Deng YJ, Dai L, Zhou Y, Zhang XQ, Cao ML, Liu J, Sun JD, Tang JB, Chen YJ, Huang XB, Lin W, Ye C, Tong W, Cong LJ, Geng JN, Han YJ, Li L, Li W, Hu GQ, Huang XG, Li WJ, Li J, Liu ZW, Li L, Liu JP, Qi QH, Liu JS, Li L, Li T, Wang XG, Lu H, Wu TT, Zhu M, Ni PX, Han H, Dong W, Ren XY, Feng XL, Cui P, Li XR, Wang H, Xu X, Zhai WX, Xu Z, Zhang JS, He SJ, Zhang JG, Xu JC, Zhang KL, Zheng XW,

- Dong JH, Zeng WY, Tao L, Ye J, Tan J, Ren XD, Chen XW, He J, Liu DF, Tian W, Tian CG, Xia HA, Bao QY, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao WM, Li P, Chen W, Wang XD, Zhang Y, Hu JF, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang GY, Xiong YQ, Li ZJ, Mao L, Zhou CS, Zhu Z, Chen RS, Hao BL, Zheng WM, Chen SY, Guo W, Li GJ, Liu SQ, Tao M, Wang J, Zhu LH, Yuan LP, Yang HM (2002) A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science*, 296, 79–92.
- Zhang F, Xue HZ, Dong XR, Li M, Zheng XM, Li ZK, Xu JL, Wang WS, Wei CC (2022) Long-read sequencing of 111 rice genomes reveals significantly larger pan-genomes. *Genome Research*, 32, 853–863.
- Zhang LY, Hu J, Han XL, Li JJ, Gao Y, Richards CM, Zhang CX, Tian Y, Liu GM, Gul H, Wang DJ, Tian Y, Yang CX, Meng MH, Yuan GP, Kang GD, Wu YL, Wang K, Zhang HT, Wang DP, Cong PH (2019) A high-quality apple genome assembly reveals the association of a retrotransposon and red fruit colour. *Nature Communications*, 10, 1494.
- Zhang S, Zheng YT, Zhan AB, Dong CX, Zhao JD, Yao M (2022) Environmental DNA captures native and non-native fish community variations across the lentic and lotic systems of a megacity. *Science Advances*, 8, eabk0097.
- Zhang X, Yuan J, Sun Y, Li S, Gao Y, Yu Y, Liu C, Wang Q, Lü X, Zhang X, Ma KY, Wang X, Lin W, Wang L, Zhu X, Zhang C, Zhang J, Jin S, Yu K, Kong J, Xu P, Chen J, Zhang H, Sorgeloos P, Sagi A, Alcivar-Warren A, Liu Z, Wang L, Ruan J, Chu KH, Liu B, Li F, Xiang J (2019) Penaeid shrimp genome provides insights into benthic adaptation and frequent molting. *Nature Communications*, 10, 356.
- Zhang XM, Shi ZY, Zhang SQ, Zhang P, Wilson JJ, Shih C, Li J, Li XD, Yu GY, Zhang AB (2021) Plant-herbivorous insect networks: Who is eating what revealed by long barcodes using high-throughput sequencing and Trinity assembly. *Insect Science*, 28, 127–143.
- Zhao SC, Zheng PP, Dong SS, Zhan XJ, Wu Q, Guo XS, Hu YB, He WM, Zhang SN, Fan W, Zhu LF, Li D, Zhang XM, Chen Q, Zhang HM, Zhang ZH, Jin XL, Zhang JG, Yang HM, Wang J, Wang J, Wei FW (2013) Whole-genome sequencing of giant pandas provides insights into demographic history and local adaptation. *Nature Genetics*, 45, 67–71.
- Zhao YP, Fan GY, Yin PP, Sun S, Li N, Hong XN, Hu G, Zhang H, Zhang FM, Han JD, Hao YJ, Xu QW, Yang XW, Xia WJ, Chen WB, Lin HY, Zhang R, Chen J, Zheng XM, Lee SMY, Lee J, Uehara K, Wang J, Yang HM, Fu CX, Liu X, Xu X, Ge S (2019) Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil. *Nature Communications*, 10, 4201.
- Zhen Y, Harrigan RJ, Ruegg KC, Anderson EC, Ng TC, Lao S, Lohmueller KE, Smith TB (2017) Genomic divergence across ecological gradients in the Central African rainforest songbird (*Andropadus virens*). *Molecular Ecology*, 26, 4966–4977.
- Zhou X, Li YY, Liu SL, Yang Q, Su X, Zhou LL, Tang M, Fu RB, Li JG, Huang QF (2013) Ultra-deep sequencing enables high-fidelity recovery of biodiversity for bulk arthropod samples without PCR amplification. *GigaScience*, 2, 4.
- Zimmermann J, Glöckner G, Jahn R, Enke N, Gemeinholzer B (2015) Metabarcoding vs. morphological identification to assess diatom diversity in environmental studies. *Molecular Ecology Resources*, 15, 526–542.

(责任编辑: 高程 责任编辑: 李会丽)



•综述• 创刊30周年纪念专刊

利用数值模拟重构物种多样性格局的形成过程

乔慧捷^{1*}, 胡军华^{2*}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

摘要: 生命形成的过程极其漫长, 经历了地球系统复杂的沧海桑田变化。当前人类所观察到的物种分布格局的形成除了由物种本身特征决定外, 还受到环境变化、人类活动以及各种随机事件的影响。受限于实验条件、时间、经费、人力等诸多因素, 我们尚无法完整地观察并记录到物种多样性形成的全过程, 只能通过片段化数据来推测该过程。信息科学中包括数值模拟在内的仿真技术以其高效、可控及全过程记录等优势, 能从某种程度上解决物种多样性格局形成过程中的部分数据黑箱问题。本文介绍了数值模拟的概念和工作原理及在物种多样性研究中的应用的特点, 列举了物种生态位、扩散模式、种间互作及物种分布应对气候变化等方面的数值模拟研究, 基于已有研究系统地介绍了如何综合上述数值模拟研究构建虚拟物种、气候和场景来解释物种多样性的形成与维持机制, 并阐述了数值模拟在物种多样性研究中的优缺点及应用前景。

关键词: 物种多样性; 仿真; 气候变化; 动态环境

乔慧捷, 胡军华 (2022) 利用数值模拟重构物种多样性格局的形成过程. 生物多样性, 30, 22456. doi: 10.17520/biods.2022456.

Qiao HJ, Hu JH (2022) Reconstructing community assembly using a numerical simulation model. Biodiversity Science, 30, 22456. doi: 10.17520/biods.2022456.

Reconstructing community assembly using a numerical simulation model

Huijie Qiao^{11*}, Junhua Hu^{12*}

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

ABSTRACT

Background: The formation of ecological communities has occurred through a long process of evolution. The current community composition we have observed is not only determined by the ecological traits of the species itself but also affected by environmental changes, human activities, and various random events. Time scales and experimental constraints mean we cannot fully observe the process of community assembly, and can only speculate on this process through fragmented data. Simulations can be used to test aspects of community assembly thanks to their relative efficiency, controllability, and traceability.

Aim: We review efforts to simulate of community assembly and the approaches taken to combine different explanations for assembly. We note advantages, disadvantages, and prospects of simulation for study of community assembly. To introduce numerical simulation into the study of community assembly, it is necessary to extract the factors and rules that affect the assembly pathways and that can be modeled within the requirements of a chosen simulation model.

Process: Robert Paine used virtual species to build community food web structure, and discussed the relationship between food web complexity and species diversity from a purely mathematical perspective approximately 50 years ago. Many subsequent studies, such as exploring the impact of isolation and sub-networks in complex food webs, and evaluating the impact of network isolation on ecological stability through food web complexity and other related theories, are typical cases of using numerical simulation at to consider the impact of interspecific interactions and the complexity–stability relationship. At the cross-community scale, May et al. modelled the abundance and distribution of individuals of different species in a spatially defined landscape, defining key attributes of multiple communities (total individuals, population density, and intraspecific degree of spatial aggregation, etc.), deducing the relevant indicators of biodiversity and comparing the performance of the biodiversity-related indicators of multiple community structures

收稿日期: 2022-08-10; 接受日期: 2022-09-30

基金项目: 农业高质量发展和生态保护科技创新示范课题(NGSB-2021-14-05)和国家自然科学基金(32271732)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: qiaohj@ioz.ac.cn; hujh@cib.ac.cn

乔慧捷和胡军华: 利用数值模拟重构物种多样性格局的形成过程

under different sampling modes and intensities. For protected area planning, numerical simulations can use artificial intelligence to prioritize protected areas, and quantify the trade-offs between the costs and benefits of regional and biodiversity conservation. On regional or global scales, the relationship between species niche breadth, dispersal capacity, environmental change rate and each of species extinction and new species formation was analyzed. We confirmed that topography and climate drive the evolution of species and the formation of species diversity along the latitudinal gradient of niche breadth and species diversity for bird communities in South America over the past 800,000 years. We also modelled the formation of species in the Ordovician, late Pliocene and Pleistocene, and the discussion of the impact of topographic factors on species extinction.

Prospect: The change of biodiversity can be a long-term and complex process. Understanding how these processes change over time requires the integration of multidisciplinary theories and research methods such as macroevolution, paleontology, biogeography, and community ecology. The study of large-scale biodiversity patterns has reached a global scale, and it is becoming harder and harder to find the drivers of biodiversity patterns via simple correlation analysis. In fact, macroecology is now shifting its focus from finding correlations between ecological phenomena and environmental factors to understanding, explaining, and predicting observed patterns of biodiversity from a causal perspective. Simulation provides an opportunity to observe community assembly.

Key words: species diversity; simulation; climate change; dynamic environment

仿真(或称为模拟, simulation), 泛指基于实验或训练目的, 从一个真实系统中抽象其运行规律, 通过建模来表征其关键特性或者行为、功能, 并用数学方式予以系统化与公式化, 对关键特征做出模拟。在模拟过程中, 模型(model)表示被模拟系统自身, 而仿真则表示该系统的时序行为。一般认为仿真系统最早出现在20世纪初期, 用于模拟在真实情况下难以实现的场景。例如, 利用林克仪表飞行模拟训练器, 短时间内集中训练出具备实战能力的飞行员, 减少真实训练场景下飞行员的伤亡, 这种仿真一般称为物理仿真阶段。在20世纪50、60年代, 随着计算机的出现产生了数字仿真技术, 并逐渐被广泛应用于高能物理学实验、机械制造、航空航天等多个领域。随着信息技术、计算机技术、计算机网络技术、图形图像处理技术等飞速发展, 人们开始在计算机中描述和建立客观世界中的事物以及它们之间的关系, 从而发展出虚拟仿真技术。虚拟仿真技术基于计算机的强大计算能力, 通过建立复杂模型, 利用迭代方式模拟真实场景在不同预设条件下的发展方向并预测其未知变化趋势。该技术已经被广泛应用于各个研究领域。

在广义生物学领域, 仿真系统已经被广泛应用于细胞转化过程仿真、蛋白质结构预测及器官模拟等多个具有复杂结构关系的混沌系统中。自2018年AlphaFold项目发布以来(AIQuraishi, 2019), 经过4年发展, 已经可以利用仿真系统和人工智能算法准确预测海量蛋白质结构(Tunyasuvunakool et al,

2021), 包括植物、细菌、真菌在内的100万个物种、超过20亿个蛋白质结构, 其中80%的结构可信度达到了足以支撑研究实验的水平, 35%达到了高置信度(DeepMind, 2022), 且数据全部免费开放, 为相关领域研究人员进一步分析蛋白质的理化性质提供了有力的基础数据保障。在人体器官模拟领域, 通过微生理系统模型(microphysiological systems)和微流器官芯片(microfluidic organ chip)可以模拟组织发生和许多生物学功能, 包括药物代谢和细胞毒性反应, 以及在细胞和组织水平上模拟各种疾病状态(Ingber, 2022)。该技术已在体外再现了人体肝脏-胰岛交互作用特点及其在生理和病理条件下的糖调控响应(Tao et al, 2022), 或利用3D打印技术重建肝脏组织模型用以模拟肝组织构建过程和体内移植等(Liu et al, 2021)。

在上述研究领域已有的成功案例中, 仿真系统大都用来模拟实验手段难以实施的复杂系统。而生态系统作为典型的复杂系统, 将仿真应用在生态学相关研究中具有天然契合性, 也已然获得了广泛的应用。本文主要从物种丰度和种间关系多样性等角度介绍仿真系统在物种多样性研究中的应用。

1 仿真系统在物种多样性研究中的应用

1.1 生物多样性研究与物种多样性指数

生物多样性指生物、生态环境因子相互作用形成的复杂结构及由此导致的包括种间关系、生物/非生物互作等一系列生态过程的总和, 由遗传多样

性、物种多样性和生态系统多样性3个层次组成(马克平, 1993)。在全球变化和生物多样性丧失加速的背景下, 生物多样性研究与保护已成为21世纪全球焦点问题和面临的挑战之一(<https://www.un.org/en/observances/biological-diversity-day/convention>; Dirzo & Raven, 2003; Ceballos et al, 2015)。然而, 生物多样性研究往往只关注一小部分物种, 其他大多数生物的多样性仍然未知或被忽略(Di Marco et al, 2017; Feeley et al, 2017)。

为了从多角度评价物种多样性特征, 在Fisher指数(Fisher's index) (Fisher et al, 1943)提出后近80年间, 学者们已经提出了包括Shannon指数(Shannon's index) (Shannon, 1948; Spellerberg & Fedor, 2003)、Simpson指数(Simpson's index) (Simpson, 1949)、Pielou指数(Pielou's index) (Pielou, 1966)、Hill指数(Hill's numbers) (Hill, 1973)、Hurlbert指数(Hurlbert's index) (Hurlbert, 1971)等数十种物种多样性评价指标, 从生境内特征(within habitat diversity, α 多样性)、生境间 (between habitat diversity, β 多样性)及更大区域或大陆(regional diversity, γ 多样性) 3个尺度评价物种多样性的丰富度、均匀度、稀有性及完整性等特征。然而, 这些指标都需要尽量完善的物种分布数据作为支持。尽管科学家尽了最大努力, 但获取完整物种分布数据困难, 目前尚无很好的方法解决这一问题(Chase & Knight, 2013; Murphy & Lenoir, 2021)。

1.2 数据缺失导致的物种多样性研究困难

物种分布是生态学研究的基础, 是生物地理学和进化生物学的必备条件。物种多样性纬度梯度格局、拉伯波特法则、群落构建过程与维持稳定机制等生态学研究的重要假说皆以物种分布为基本数据单元。简言之, 计算上述生物多样性指数都需基于详实、准确的物种分布和种群密度数据。但可获得真实分布数据存在的各种缺陷(如物种识别错误、坐标误差、采样偏差及数据缺失等)都会影响数据分析过程和最终结论。从亚历山大·洪堡(Alexander Humboldt, 1769–1859)算起, 人类文明有计划、有目的地记录物种分布数据仅有200多年历史, 相对于物种多样性格局形成时间(十几到数百万年)具有极大偏差。尽管科学家们建立了全球生物多样性信息网络(GBIF)等数据共享平台(纪力强

等, 2004; GBIF, 2022), 但现存物种分布数据的记录受到自然条件、采样地点可到达性、物种可被观察到的概率等多方面限制, 距离能完美地支撑物种多样性分布格局等相关研究尚有很大差距(Hughes et al, 2021a)。此外, 物种分布范围并非一成不变: 物种分布在短时间尺度下会受到环境变化的影响, 而在长时间尺度下, 则受到物种因进化所导致的环境适应性变化所影响。这些都会导致物种多样性数据缺失, 使研究人员难以准确开展生物多样性评价等研究。因此, 使用物种实际分布数据解析多样性格局并验证相关假说将具有很大不确定性。为此, 研究中需要引入虚拟物种概念。虚拟物种是建立在真实或虚拟环境信息上的人工生命, 是简化、抽象的物种。它具有数据易获得、数据质量可控、避免过度模拟等优势, 目前已被广泛用于评估物种特性、抽样偏差、地理信息、出现/缺失标准等对物种分布模型性能的影响(Meynard & Kaplan, 2013; Miller, 2014; Qiao et al, 2016a, 2017; Feng & Qiao, 2022)。诚然, 科学问题的解决最终依赖真实物种数据, 然而受限于人力、资金、数据获取技术等多种因素的制约, 在很多大尺度生态学研究与可预见的未来我们都无法获得理想的数据。因此, 虚拟物种成为了大尺度研究中不可或缺的重要工具, 有利于解决真实数据尚不能解决的科学问题。那么, 如何利用数值模拟方法建立虚拟物种, 预测其分布范围并模拟其扩散规律, 已成为科学家面临的重要问题之一。

1.3 物种多样性研究与数值模拟

自然状态下物种分布和种群密度受到非生物性因素(温度、降水等)、生物性因素(种间关系、初级生产力等)及可到达性(山脉、河流、海洋等天然屏障)等各种因素在不同时空尺度下的影响, 同时这些因素之间又存在复杂的交互作用(Peterson et al, 2011)。这些都导致难以准确地描述物种多样性分布格局、分析格局形成过程中的影响因素以及预测未来物种多样性变化等。而数值模拟方法具有全程可控、细节可追溯等内在优势, 将其引入到生物多样性研究中可以弥补物种数据不足、采样偏差以及历史数据缺失等缺陷。

在物种多样性分布格局研究中引入数值模拟, 需要根据模拟需要, 将影响物种分布格局的各种因素和规则逐一抽象化, 并映射到模拟系统对应的模

块中(Qiao et al, 2016b)。数值模拟的过程首先需要明确希望讨论的生态学问题, 设置合适的目标函数(或零假设与备择假设); 在此基础上, 我们需要在广泛搜集数据的基础上, 根据物种共同特点提取出抽象的概念建立虚拟物种, 并结合科学问题建立合理的、能用数学公式表达的规则; 在概念模型建立以后, 需要设置模型中的每一个参数并运行模型, 如果时间和计算能力允许, 最理想状态是建立一个参数全集; 接下来, 需要对每一个参数组合运行模型, 将得到的结果与经验数据进行比较, 直至得到满意的模拟结果。图1展示了建立一个经典数值模拟系统的基本流程。如果将物种多样性格局的形成过程形容一台戏剧, 则物种是其中的角色, 物种分布范围是舞台, 而决定物种分布格局形成的因素则是整个戏剧的脚本。模拟系统所做的工作则是针对这3个元素分别抽象建模, 并有机结合在一起, 形成一台完整的戏剧。

1.3.1 构建虚拟世界

不完整的物种分布数据使得科学家无法验证相关生物地理学基础理论和假说中出现的规律是由于物种分布规律本身造成的还是受到数据偏差影响(Hughes et al, 2020, 2021b)。因此, 以真实物种分布规律为基础, 寻找和抽象出物种分布与环境因子的数学关系, 并以此建立虚拟物种, 是建立数值模拟的核心组件之一。利用虚拟物种可以人为创造符合特定研究问题所需的物种, 且这些物种的潜在

和实际分布区域已知、可控。

建立虚拟物种的研究通常伴随在探讨模型性能的工作中。例如根据物种对多环境因子的反应曲线建立基于哈钦森超体积生态位的虚拟物种, 并用其讨论生态位因子分析(ecological niche factor analysis, ENFA)和广义线性模型(generalised linear model, GLM)在预测物种分布过程中的效果(Hirzel et al, 2001); 利用最小体积椭球体(minimum volume ellipsoid, MVE)在多维空间中建立虚拟生态位, 并映射到地理空间形成虚拟物种的方法研究生态位模型对格林内尔生态位(Grinnellian niche)、埃尔顿生态位(Eltonian niche)和哈钦森生态位(Hutchinsonian niche)的解释能力(Qiao et al, 2015; Soberón & Peterson, 2020)、探讨对属及其以上分类阶元的生态位建模可能性(Qiao et al, 2017; Smith et al, 2019)以及基于个体的生态进化系统来模拟固着生物在具有不同程度和规模的不稳定性环境中的进化(Furness et al, 2021)等。为了让虚拟物种应用到更多研究场合, 已经开发出了virtualspecies (Leroy et al, 2016)、NicheA (Qiao et al, 2016a)、REvoSim (Garwood et al, 2019)、sdmvspecies (Duan et al, 2015)及SDMtune (Vignali et al, 2020)等一系列工具用于批量创建虚拟物种; 为了便于在不同研究中共用相同虚拟物种以相互印证, 也发布了700,000次随机观察的标准虚拟物种库(Garzon-Lopez et al, 2016)。这些都可用于物种分布模型测试、物种分布格局分析等。

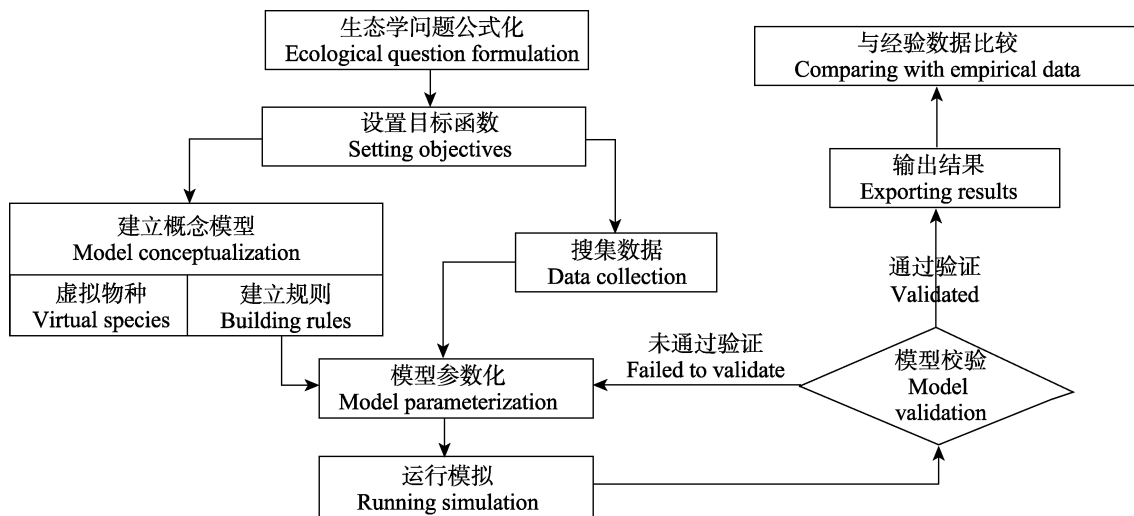


图1 用数值模拟模型重建生态问题的规范流程

Fig. 1 Canonical flowchart for designing a numerical simulation model to reconstruct a ecological question

在完成虚拟物种构建后,为了探讨物种多样性分布格局,需要构建虚拟场景进一步对物种分布进行模拟。一般来说,物种分布主要受到温度、降水等非生物性因素、种间关系等生物性因素以及由地形与人类活动等隔离因素导致的物种可扩散(dispersible)能力等3类因素影响(Soberón & Nakamura, 2009)。这3类因素发挥作用的时空尺度并不一致。其中,非生物性因素强调物种环境适应性,作用于较大区域或全球尺度,而生物性因素则强调在局地/群落尺度下种间关系等因素对物种分布的影响。可扩散性则根据研究问题不同,作用于从全球到局地多个尺度。因此,在设计虚拟场景时,需要根据科学问题分别设计。

首先,需要构建非生物性因素的虚拟场景。目前常规手段是使用地球系统模型(earth system models, ESM)或其前身全球气候模型(global climate models, GCM)来构建非生物性因素主导的虚拟环境。ESM的核心方法继承了GCM的大气和海洋成分,添加了全球碳循环、动态植被、大气化学、海洋生物地球化学和大陆冰盖等多种因素,并无需预先输入确定的大气成分(如气溶胶和温室气体等)即可以模拟这些成分随时间的变化,以及如何响应人类活动和不断变化的气候条件(Hajima et al, 2014)。因此,ESM能够更完整地代表人类对气候的影响,例如砍伐森林和温室气体排放。利用ESM重建历史气候及预测不同排放场景下的未来气候,已经被广泛应用于历史生物地理学以及全球变化生态学等多方面研究中(Trisos et al, 2020; Henson et al, 2021; Tittensor et al, 2021)。

在完成对物种生态位和非生物性因素建模后,需要加入生物性因素和物种本身扩散能力两类因素才能完整地模拟物种分布在动态环境中的变化情况。与非生物性因素相对应,生物性因素强调影响种群规模等与生物相关的因素,特别是生物间相互作用。生物性因素的影响主要发生在两个不同层面:种间效应是物种间直接相互作用,而种内效应代表物种内个体间相互作用。种内效应逻辑相对简单,一般使用Robert May种群增长模型及其变体(May, 1974, 1976; Ginzburg et al, 2010)即可实现对种群密度的分析和模拟;而种间关系则复杂得多,需要用到物种相互作用模型来分析,以确定群落中

某个位置是否被两个不同物种占据,以及它们彼此间的相互作用(Hardin, 1960)。两个物种之间的作用结果可以使用方程式来预测,其中最著名的模型之一是Lotka-Volterra模型(Volterra, 1928; Lotka, 1932)。该模型将两个物种的种群密度、环境承载能力和种间互作关系关联,并给出互相排斥或共存的结果。当然,竞争只是复杂种间关系中的一种,取食、捕食、寄生、共生、传粉等种间关系均需要选择相应的模型来进行分析和推演,而当多种关系关联在一起形成复杂群落时,则需要相应的复杂动力学模型来预测群落结构、种群动态以及物种分布等(Rota et al, 2016; Devarajan et al, 2020; Seshagiri & Kalyani, 2020)。

同样,物种能否通过扩散及时地改变其分布范围,从而在变化的环境中找到新适生区,是在全球变暖背景下研究气候变化对生物多样性格局影响的重要因素。传统上通常使用环志和微型传感器(大型脊椎动物)、飞行磨吊飞(昆虫)、风洞(植物)及同位素跟踪(昆虫/植物)等实验手段来研究特定物种的飞行能力,探讨其分布对环境变化的响应。然而这些手段受时间、人力、经费等多种因素影响,只能针对某些物种,而无法做到大规模应用,因此需要利用已有数据建模,并利用其他可获得性特征来预测更多物种的扩散能力。利用模型预测物种扩散能力的研究在各个生物类群中均有展开,如利用植物种子扩散特征(风、河流、动物、自身弹射等)、植物生活型(乔木、灌木、草本)、种子质量及种子释放高度和不同组合的终端速度作为解释变量,利用线性混合模型来解释变量并预测超过500种扩散类型的植物的最大扩散距离(Cain et al, 2000; Tamme et al, 2014);利用系统发育信息和形态特征(翼尖长度、喙深度等)来预测鸟类最大出生扩散距离(Dawideit et al, 2009);以及利用家域范围、地理分布大小和体重来预测哺乳动物出生扩散距离等(Whitmee & Orme, 2013)。

1.3.2 虚拟世界在物种多样性格局研究中的案例

在上文中已经系统介绍了构建针对物种多样性建立虚拟世界所需的必要元素,包括物种环境生态位、扩散能力、种间关系及变化的环境等。考虑到各类元素对物种分布格局影响的时空尺度不同,可以有选择的整合部分或全部因素来进行模拟。

半个多世纪以前, Robert T. Paine就利用虚拟物种构建群落食物网结构, 从纯数学角度讨论了食物网复杂度与物种多样性的关系(Paine, 1966)。尽管其研究不能称之为严格意义上的仿真模拟, 但也为该领域奠定了理论和方法学基础。后续诸多研究, 如探讨复杂食物网中的隔离与子网对其稳定性的影响(Stouffer & Bascompte, 2011)、利用食物网复杂度等相关理论评价网络隔离对生态稳定性的影响(McDonald-Madden et al, 2016)等, 都是在群落尺度上利用数值模拟讨论种间关系复杂度对物种多样性影响的典型案例。在跨群落尺度上, May等(2018)利用mobsim软件包在空间明确的景观中模拟了不同物种的个体丰度和分布, 定义了多个群落关键属性(个体总数、物种丰度分布和种内空间聚集程度等), 推导出生物多样性相关指标并比较了多个群落结构在不同采样模式和强度下生物多样性相关指标的表现。在保护地规划方面, 数值模拟可以利用人工智能方法对保护区进行优先排序, 量化区域和生物多样性保护的收益和成本之间的权衡, 实现在有限预算下规划比随机或人为选择更有效的保护策略(Silvestro et al, 2022)。在更大时空尺度上已经完成了区域或全球尺度的物种扩散与生态位演化模拟, 分析了物种生态位宽度、扩散能力、环境变化速率与物种灭绝和新物种形成的关系(Qiao et al, 2016b); 模拟环境因素在物种多样性纬度梯度形成过程中的作用(Saupe et al, 2019a, b), 模拟过去80万年南美洲鸟类多样性形成过程, 证实了地形和气候驱动物种进化和物种多样性形成过程(Rangel et al, 2018), 以及模拟物种在奥陶纪晚期、上新世到更新世等地质历史时期的扩散过程, 讨论地形因素对物种灭绝的影响(Saupe et al, 2020)等, 这些都是模拟系统在物种多样性分布格局等相关研究中的典型案例。Hagen等(2021)还开发了专门对生物多样性形成过程进行生态进化模拟的通用引擎gen3sis。

2 在物种多样性格局研究中应用数值模拟的优缺点

基于数值模拟的虚拟世界是将信息科学技术和生态学研究进行交叉, 充分利用计算机运算能力来重现复杂生态学过程。基于超级计算机的数值模拟系统具有较强的灵活性, 其不受时间、空间、条

件限制, 可以从时间上大大缩短需要几十年甚至上亿年的生态进程; 通过改变模型结构和参数, 能方便地解释通过实验手段无法验证的科学问题并验证未知的结构和过程; 通过完整的参数组合, 数值模拟系统可以处理某些带随机因素的复杂系统, 如各种排放场景下全球气候变化对物种多样性格局的影响等。

然而, 数值模拟系统也并非完美或无所不能。由于多数虚拟世界模拟的是未知状态, 缺乏统一可信的测量尺度。模拟过程中用到的物种生态位、扩散模式、种间互作以及环境变化等因素都是由建模者建立, 其与真实情况的匹配程度受到模型精度、建模者对模拟系统熟悉程度、计算机算力等多种因素影响, 因此, 模拟结果往往是复杂度、运算时间与建模难度多方妥协的结果。特别是当处理多物种建模工作时, 种群密度是个典型的马尔科夫链过程(当前状态受到且仅受到上一个状态影响), 而种间互作关系又与种群密度直接相关, 这些都导致对其建模过程中无法高效使用计算科学领域的并行计算等手段, 因此运行效率低, 占据资源多, 无法进行大规模数值模拟。

此外, 如果研究者在建模过程中被自己预先设计的结果影响, 会导致结果主观性较强, 产生有倾向性的模拟结果。“没有免费的午餐”原理表明, 当建模的目标函数是全集时, 任何一种模型效果都不会好于随机模型。即“所有模型都是错的, 但有部分模型是有用的”。当模拟模型尽可能多地考虑到生态系统真实发生的事件后, 就必然要引入更多参数, 而通过参数调控则可以人为控制模拟系统走向。当然, 这种人为控制在一定程度上可以认为是对特定生态系统的模拟, 但超过一定限度则会被认为是因人工痕迹过于明显而导致模拟失败。


另外, 数值模拟系统的结果需要和真实数据进行比较, 从而验证其有效性。但之所以使用数值模拟, 正是因为时空条件限制导致真实数据偏差和不足, 从而无法解释某些自然现象。所以, 模拟结果与真实数据相比较只能在小范围内进行。然而, 小范围内效果良好的模拟能否有效地拓展到更大的未知时空尺度, 这些都是模拟系统在实际研究中可能存在的不足。

3 展望

物种多样性格局变化是一个漫长而复杂的过程。理解这些过程随时间的变化机制需要整合宏观进化、古生物学、生物地理学、群落生态学等多学科理论与研究手段。对大尺度生物多样性格局的研究已达到全球范围,关于生物多样性格局形成的驱动因素已经很难通过绘制物种地理分布图或采用传统相关分析获得。事实上,宏观生态学现在正将重点从寻找生态学现象与环境因素相关性,转移到从因果关系角度预测和解释观察到的生物多样性模式上来。模拟系统以其速度快、可模拟模式多及全过程记录等特点,为突破现有生物多样性研究中数据积累困难、采样偏差大、格局变化过程不清晰等现有瓶颈提供了一个新的视角和解决方式。与此同时,随着科技发展,以“空天地一体化”为代表的获取新手段也层出不穷,科学家获取的真实生物多样性数据越来越多。如何将新获得的数据用于验证数值模拟结果并改进模型,与此同时,改进后的模型如何进一步指导数据获取技术革新,让真实数据与数值模拟两个领域相互促进,达到螺旋式上升,将是数值模拟系统在未来物种多样性格局研究中最重要的发展方向。

ORCID

乔慧捷  <https://orcid.org/0000-0002-5345-6234>

胡军华  <https://orcid.org/0000-0001-9607-1863>

参考文献

- AlQuraishi M (2019) AlphaFold at CASP13. *Bioinformatics*, 35, 4862–4865.
- Cain ML, Milligan BG, Strand AE (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 1217–1227.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1, e1400253.
- Chase JM, Knight TM (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: Why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters*, 16, 17–26.
- Dawideit BA, Phillimore AB, Laube I, Leisler B, Böhning-Gaese K (2009) Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology*, 78, 388–395.
- DeepMind (2022) AlphaFold Reveals the Structure of the Protein Universe. <https://www.deepmind.com/blog/alphafold-reveals-the-structure-of-the-protein-universe/>. (accessed on 2022-08-10)
- Devarajan K, Morelli TL, Tenan S (2020) Multi-species occupancy models: Review, roadmap, and recommendations. *Ecography*, 43, 1612–1624.
- Di Marco M, Chapman S, Althor G, Kearney S, Besancon C, Butt N, Maina JM, Possingham HP, von Bieberstein KR, Venter O, Watson JEM (2017) Changing trends and persisting biases in three decades of conservation science. *Global Ecology and Conservation*, 10, 32–42.
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137–167.
- Duan RY, Kong XQ, Huang MY, Wu GL, Wang ZG (2015) SDMvspecies: A software for creating virtual species for species distribution modelling. *Ecography*, 38, 108–110.
- Feeley KJ, Stroud JT, Perez TM (2017) Most ‘global reviews of species’ responses to climate change are not truly global. *Diversity and Distributions*, 23, 231–234.
- Feng X, Qiao HJ (2022) Accounting for dispersal using simulated data improves understanding of species abundance patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 200–214.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42–58.
- Furness EN, Garwood RJ, Mannion PD, Sutton MD (2021) Evolutionary simulations clarify and reconcile biodiversity–disturbance models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20210240.
- Garwood RJ, Spencer ART, Sutton MD (2019) RE voSim: Organism-level simulation of macro and microevolution. *Palaeontology*, 62, 339–355.
- Garzon-Lopez CX, Bastin L, Foody GM, Rocchini D (2016) A virtual species set for robust and reproducible species distribution modelling tests. *Data in Brief*, 7, 476–479.
- GBIF (2022) GBIF Home Page. <https://www.gbif.org/>. (accessed on 2022-08-10)
- Ginzburg LR, Burger O, Damuth J (2010) The May threshold and life-history allometry. *Biology Letters*, 6, 850–853.
- Hagen O, Flück B, Fopp F, Cabral JS, Hartig F, Pontarp M, Rangel TF, Pellissier L (2021) gen3sis: A general engine for eco-evolutionary simulations of the processes that shape Earth’s biodiversity. *PLoS Biology*, 19, e3001340.
- Hajima T, Kawamiya M, Watanabe M, Kato E, Tachiiri K, Sugiyama M, Watanabe S, Okajima H, Ito A (2014) Modeling in Earth system science up to and beyond IPCC AR5. *Progress in Earth and Planetary Science*, 1, 1–25.
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology,

- economics, and genetics. *Science*, 131, 1292–1297.
- Henson SA, Cael BB, Allen SR, Dutkiewicz S (2021) Future phytoplankton diversity in a changing climate. *Nature Communications*, 12, 5372.
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432.
- Hirzel AH, Helfer V, Metral F (2001) Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145, 111–121.
- Hughes AC, Qiao HJ, Orr MC (2020) Extinction targets are not SMART (specific, measurable, ambitious, realistic, and time bound). *BioScience*, 71, 115–118.
- Hughes AC, Orr MC, Ma KP, Costello MJ, Waller J, Provoost P, Yang QM, Zhu CD, Qiao HJ (2021a) Sampling biases shape our view of the natural world. *Ecography*, 44, 1259–1269.
- Hughes AC, Orr MC, Yang QM, Qiao HJ (2021b) Effectively and accurately mapping global biodiversity patterns for different regions and taxa. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1375–1388.
- Hurlbert SH (1971) The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577–586.
- Ingber DE (2022) Human organs-on-chips for disease modelling, drug development and personalized medicine. *Nature Reviews Genetics*, 23, 467–491.
- Ji LQ, Qiao HJ, Xie BG, Zhang SW, Lin B, Zhu H, Deng H, Li N, Han Y (2004) GBIF, the global biodiversity information facility: Its organization, activity, programme and information service. China. In: *Advances in Biodiversity Conservation and Research in China VI—Proceeding of the Sixth National Symposium on the Conservation and Sustainable Uses of Biodiversity in China* (ed. Biodiversity Committee, Chinese Academy of Sciences), pp. 79–141. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [纪力强, 乔慧捷, 谢本贵, 张尚武, 林斌, 朱慧, 邓浩, 李诺, 韩艳 (2004) 全球生物多样性信息网络(GBIF)介绍: 组织、活动、项目和信息服务. 见: 中国生物多样性保护与研究进展VI——第六届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集(中国科学院生物多样性委员会编著), pp. 79–141. 气象出版社, 北京.]
- Leroy B, Meynard CN, Bellard C, Courchamp F (2016) virtualespecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, 39, 599–607.
- Liu X, Wang XH, Zhang LM, Sun LL, Wang HR, Zhao H, Zhang ZT, Liu WL, Huang YM, Ji S, Zhang J, Li K, Song BB, Li C, Zhang H, Li S, Wang S, Zheng XF, Gu Q (2021) 3D liver tissue model with branched vascular networks by multimaterial bioprinting. *Advanced Healthcare Materials*, 10, e2101405.
- Lotka AJ (1932) Contribution to the mathematical theory of capture. I. Conditions for capture. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 18, 172–178.
- Ma KP (1993) On the concept of biodiversity. *Chinese Biodiversity*, 1, 20–22. (in Chinese) [马克平 (1993) 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1, 20–22.]
- May F, Gerstner K, McGlenn DJ, Xiao X, Chase JM (2018) mobsim: An R package for the simulation and measurement of biodiversity across spatial scales. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1401–1408.
- May RM (1974) Biological populations with nonoverlapping generations: Stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, 186, 645–647.
- May RM (1976) Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261, 459–467.
- McDonald-Madden E, Sabbadin R, Game ET, Baxter PWJ, Chadès I, Possingham HP (2016) Using food-web theory to conserve ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10245.
- Meynard CN, Kaplan DM (2013) Using virtual species to study species distributions and model performance. *Journal of Biogeography*, 40, 1–8.
- Miller JA (2014) Virtual species distribution models: Using simulated data to evaluate aspects of model performance. *Progress in Physical Geography*, 38, 117–128.
- Murphy SJ, Lenoir J (2021) Sampling units derived from geopolitical boundaries bias biodiversity analyses. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1876–1888.
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65–75.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, New Jersey.
- Pielou EC (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Qiao HJ, Peterson AT, Campbell LP, Soberón J, Ji LQ, Escobar LE (2016a) NicheA: Creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39, 805–813.
- Qiao HJ, Peterson AT, Ji LQ, Hu JH (2017) Using data from related species to overcome spatial sampling bias and associated limitations in ecological niche modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1804–1812.
- Qiao HJ, Saupe EE, Soberón J, Peterson AT, Myers CE (2016b) Impacts of niche breadth and dispersal ability on macroevolutionary patterns. *The American Naturalist*, 188, 149–162.
- Qiao HJ, Soberón J, Peterson AT (2015) No silver bullets in correlative ecological niche modelling: Insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1126–1136.
- Rangel TF, Edwards NR, Holden PB, Diniz-Filho JAF, Gosling WD, Coelho MTP, Cassemiro FAS, Rahbek C, Colwell RK (2018) Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361, eaar5452.

- Rota CT, Ferreira MAR, Kays RW, Forrester TD, Kalies EL, McShea WJ, Parsons AW, Millspaugh JJ (2016) A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1164–1173.
- Saupe EE, Myers CE, Peterson AT, Soberón J, Singarayer J, Valdes P, Qiao HJ (2019a) Non-random latitudinal gradients in range size and niche breadth predicted by spatial patterns of climate. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 928–942.
- Saupe EE, Myers CE, Townsend PA, Soberón J, Singarayer J, Valdes P, Qiao HJ (2019b) Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1419–1429.
- Saupe EE, Qiao HJ, Donnadiu Y, Farnsworth A, Kennedy-Asser AT, Ladant J, Lunt DJ, Pohl AI, Valdes P, Finnegan S (2020) Extinction intensity during Ordovician and Cenozoic glaciations explained by cooling and palaeogeography. *Nature Geoscience*, 13, 65–70.
- Seshagiri RN, Kalyani K (2020) Ecological models on multi species interaction within unlimited resources. *International Journal of Applied and Computational Mathematics*, 6, 95.
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Silvestro D, Gorla S, Sterner T, Antonelli A (2022) Improving biodiversity protection through artificial intelligence. *Nature Sustainability*, 5, 415–424.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Smith AB, Godsoe W, Rodríguez-Sánchez F, Wang HH, Warren D (2019) Niche estimation above and below the species level. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 260–273.
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 106 (Suppl. 2), 19644–19650.
- Soberón J, Peterson AT (2020) What is the shape of the fundamental Grinnellian niche? *Theoretical Ecology*, 13, 105–115.
- Spellerberg IF, Fedor PJ (2003) A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the ‘Shannon-Wiener’ index. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 177–179.
- Stouffer DB, Bascompte J (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 3648–3652.
- Tamme R, Götzenberger L, Zobel M, Bullock JM, Hooftman DAP, Kaasik A, Pärtel M (2014) Predicting species’ maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, 95, 505–513.
- Tao TT, Deng PW, Wang YQ, Zhang X, Guo YQ, Chen WW, Qin JH (2022) Microengineered multi-organoid system from hiPSCs to recapitulate human liver-islet axis in normal and type 2 diabetes. *Advanced Science*, 9, 2103495.
- Tittensor DP, Novaglio C, Harrison CS, Heneghan RF, Barrier N, Bianchi D, Bopp L, Bryndum-Buchholz A, Britten GL, Büchner M, Cheung WWL, Christensen V, Coll M, Dunne JP, Eddy TD, Everett JD, Fernandes-Salvador JA, Fulton EA, Galbraith ED, Gascuel D, Guiet J, John JG, Link JS, Lotze HK, Maury O, Ortega-Cisneros K, Palacios-Abrantes J, Petrik CM, du Pontavice H, Rault J, Richardson AJ, Shannon L, Shin YJ, Steenbeek J, Stock CA, Blanchard JL (2021) Next-generation ensemble projections reveal higher climate risks for marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 11, 973–981.
- Trisos CH, Merow C, Pigot AL (2020) The projected timing of abrupt ecological disruption from climate change. *Nature*, 580, 496–501.
- Tunyasuvunakool K, Adler J, Wu Z, Green T, Zielinski M, Židek A, Bridgland A, Cowie A, Meyer C, Laydon A, Velankar S, Kleywegt GJ, Bateman A, Evans R, Pritzel A, Figurnov M, Ronneberger O, Bates R, Kohl SA, Potapenko A, Ballard AJ, Romera-Paredes B, Nikolov S, Jain R, Clancy E, Reiman D, Petersen S, Senior AW, Kavukcuoglu K, Birney E, Kohli P, Jumper J, Hassabis D (2021) Highly accurate protein structure prediction for the human proteome. *Nature*, 596, 590–596.
- Vignali S, Barras AG, Arlettaz R, Braunisch V (2020) SDMtune: An R package to tune and evaluate species distribution models. *Ecology and Evolution*, 10, 11488–11506.
- Volterra V (1928) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *ICES Journal of Marine Science*, 3(1), 3–51.
- Whitmee S, Orme CDL (2013) Predicting dispersal distance in mammals: A trait-based approach. *Journal of Animal Ecology*, 82, 211–221.

(责任编辑: 郭庆华 责任编辑: 黄祥忠)