延河流域地带性物种分布对未来气候变化的响应

陈淑娟^{1,2},温仲明¹

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所,陕西 杨凌 712100;2. 中国科学院研究生院,北京 100049)

摘要:研究植被分布以及物种生态位漂移对气候变化的响应,对于理解陆地生态系统与全球变化关系,进 而对生态恢复重建具有重要的指导意义。该研究针对黄土高原地区未来气候变化趋势,以延河流域为例, 采用广义相加模型(generalized additive model, GAM), 结合 GIS 空间分析技术以及环境梯度分层采样技 术,预测现有气候及2050年6种气候变化情景下的物种空间分布,并进一步分析了不同物种在主要环境 梯度上生态位中心漂移,阐明了物种对未来气候变化响应的基本趋势:在不同气候情景下,物种分布变化 趋势一致,随着温度升高,物种分布有北迁趋势;由于研究区特殊地理环境的制约,研究表明随着气候变化 物种并不能全部迁移到气候变化前相同生境范围,物种现实生态位发生改变,导致物种生态位中心在温度 梯度上向较高温度漂移;在降雨梯度上物种生态位中心亦有相同变化趋势。但不同物种分布对气候变化 的响应程度不同,生境范围较窄物种响应更敏感。该研究结论对气候变化下物种的区域保护或恢复具有 重要的指导意义。

关键词: 地带性物种;潜在分布;生态位漂移;气候变化

中图分类号:Q948.3;P461.7

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2011)01-0157-05

Zonal Species Distribution Response to Climate Change in Yanhe River Catchment

CHEN Shu-juan^{1,2}, WEN Zhong-ming¹

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resource, Yangling, Shaanxi 712100; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract: Global climate warming is expected to cause systematic shifts in the distribution of species and consequently increase extinction risk and cause the imbalance of terrestrial ecosystems. Conservation managers must be able to detect measure and accurately predict such impacts of climate change to species in order to mitigate impacts on biodiversity and ecological restoration. However, important responses to climate change may go unnoticed or be dismissed if we fail to collect sufficient baseline data and apply the most sensitive analytical tests. Here we use environmental stratification sampling techniques to get a moderate survey effort of 280 surveys of zonal species in Yanhe River catchment. Based on the climate change trends in Loess Plateau, combining with GIS spatial analyst, generalized additive model (GAM) was introduced to predict the zonal species distribution space. The model predicts potential distribution frequency and niche center for species in main environmental gradient under present climate and six climate change scenarios in 2050, quantifies the drifts of species niche center response to climate change. Results show that the change trends of species distribution under six climate change scenarios are consistent. With the increase in annual temperature, the potential distribution of zonal species will shift from southern part of Yanhe River catchment to northern, and the species niche center drift to higher temperature gradient; Species distribution has the same response to climate change in precipitation gradient. But species play different rates of shift, behaving in a seemingly idiosyncratic way in response to climate change, we test the hypothesis that species niche restricted to climate variables showed more pronounced changes in distribution than those not restricted to climate variables. We find measurements of change in niche center of zonal species have the capacity to provide strong inference for species response to climate change. The conclusion of the study is of important instructive to regional species protection or ecological restoration.

Key words: zonal species; potential distribution; niche shift; climate change.

基金项目:国家自然科学基金项目"黄土丘陵区潜在植被格局及其对未来气候变化的响应"(40871246);国家科技支撑课题"植被优化配置与 可持续建设技术"(2006BAD09B03)

©作者簡於2階級與1985-Ac女k在读頭血;由要从集植被生态研究引起friait: Mujusa66△chen@h68.coperved. http://www.cnki.net 通讯作者:温仲明(1969-),男,博士,副研究员,主要从事生态学研究。E-mail:zmwen@163.com

全球气候变化通过对陆地生态的影响[1],降低或改变原有系统的生态服务功能,对人类的生存环境及社会 经济的可持续发展产生了深远的影响。研究全球气候变化影响下的陆地生态系统变化的过程与机制及其演变 趋势,已经成为应对气候变化的关键。而植被是陆地生态的核心,了解其分布与演化等对气候变化的响应,对 于认识和预测陆地生态系统对未来气候变化的响应具有重要意义。

黄土高原处于我国半湿润气候区向干旱半干旱气候区的过渡带,气候变化敏感,生态环境脆弱。研究表 明:在过去的 100 年中,该区气候发生了较大变化,其中温度升高约 0.76 ℃,降雨减少达 100 mm^{[2-4}];未来气温 变化继续呈增暖趋势 $^{[5]}$,至 2050 年增温幅度大致为 $1.0\sim$ $2.7~\mathbb{C}$,更大尺度研究也揭示了黄土高原气候变化的 基本趋势贮。由于植被建设的周期一般较长,气候变化不仅对该区的植被分布及生产力构成等会产生重要影 响,也直接影响到该区的植被恢复重建。如果能够预测气候变化对主要物种的空间分布的影响,对植被恢复重 建则有事半功倍的效果。近年来,虽然有部分研究涉及了黄土高原植被变化对气候变化的响应,但主要集中在 利用 NDVI 植被指数变化来研究植被覆盖对气候变化的响应បា,而少有研究从物种分布变化角度进行探讨。 植被覆盖变化虽一定程度上可揭示植被对气候变化的响应,但覆盖变化本身不能提供物种变化等信息,也难以 区分人为与气候变化对植被覆盖的影响程度的差异,对植被恢复规划与决策不能提供具体的数据支持。鉴于 此,本文以黄土斤陵区延河流域为研究区,以稳定的自然植物群落为研究对象图,利用植被一环境关系模型分 别模拟当前及未来不同气候情景下的物种分布,分析气候变化对物种分布的影响,并揭示主要地带性物种生态 位中心对未来气候变化的响应规律,为气候变化背景下该区植被恢复与重建决策提供依据。

研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

延河流域 $(36^{\circ}23'-37^{\circ}17'N,108^{\circ}45'-110^{\circ}28'E)$ 位于陕西省北部,地处黄河中游,是黄河中游河口镇一龙 门区间的一级支流,由西北向东南,流经志丹、安塞、延安,在延长县南河沟乡凉水岸附近汇入黄河。延河流域 全长 $286.9~\mathrm{km}$,总面积 $7~687~\mathrm{km}^2$,平均坡度 4.3%,河网密度约 $4.7~\mathrm{km/km}^2$ 。该流域属大陆性季风气候,年 均降水量约 500 mm,年均气温约 $9 \text{ } \mathbb{C}$,从东南向西北,气候、温度具有明显的梯度变化特征。在植被分区上, 从南向北依次为森林区、森林草原区和草原区,植被随环境梯度的变化明显。

1.2 研究方法

以植被一环境关系研究为基础,模拟物种在不同气候情景下的潜在分布,并通过分析物种在环境梯度上的 分布概率,确定物种分布的生态位中心及其漂移对气候变化的响应。

- 预测变量的选择与处理 气候因素是研究植被与全球变化关系的首要因子。本文根据现有研究[3],选 择了年均最冷气温 $(\mathsf{T}_{\mathsf{cold}})$ 、年均最热气温 $(\mathsf{T}_{\mathsf{hot}})$ 、年均植被生长季节气温 $(\mathsf{T}_{\mathsf{d-10}})$ 、年均气温 $(\mathsf{T}_{\mathsf{aver}})$ 、年均雨季总 降雨量(R7-9)、年均总降雨量(Raver)、年均蒸发量(E1)、降雨季节变化(Rsea)和温度季节变化(Tsea)9 个气象因子 研究植被一环境关系。数据主要来自于延河流域及其周边 57 个气象站或基于这些数据衍生获得。除气候条 件外,地形和土壤条件也对植被空间分布产生重要影响[10]。因此,本文也充分考虑了坡度、坡向、地形部位、高 程等变化对植被分布的影响,其中坡度、坡向可从 DEM 直接生成;高程可从 DEM 直接读取;地形部位则基于 高程残差分析,结合坡度划分,延河流域划分为7类,即河道与沟间平地(drainage and flatland)、下坡(lower slope)、中坡(middle slope)、上坡(upper slope)、峁顶(ridge)、高平地(high flat)和细小沟谷(narrow gully)。 土壤因子则基于第二次全国土壤普查的分类系统,延河流域共分为 5 个土壤亚类,既黄绵土、冲积土、典型黑垆 土、复钙红粘土和石灰紫色土。
- 1.2.2 植被数据的采集与处理 本研究主要以自然分布的地带性物种为研究对象。根据现有研究,考虑延河 流域主要物种的空间分布特征,选择了百里香(Thymus mongolicus)、大针茅(Stipa bungeana)、狼牙刺(Sophora pekinesis)、荆条(Vitex negundo)、侧柏(Platycladus orientalis Endl)、辽东栎(Quercus liaotungensis) 等9个物种。为确保调查样方对全区的有效覆盖,确保信息的代表性,采用环境梯度分层采样与随机采样相结 合的技术进行采样,样方规格为林地样方 10 m imes 10 m,灌木样地 5 m imes 5 m,草本样地 2 m imes 2 m 或 1 m imes 1 m。 选定样方后,记录样地号、地点名称、样地面积、海拔、坡度、坡向、地形、样地经纬坐标等信息,然后调查9个物 种的存在与否(存在用 1 表示,不存在用 0 表示)及其频度。数据采集时间为 2008 年的 7-9 月。所有调查数 据经过数据质量校验,实际采用的样本数为 280 个。 据经过数据质量校验,实际采用的样本数为 280 个。

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net 1.2.3 物种分布模型建立 黄土丘陵区地形复杂多变,物种在环境梯度上的分布并不一定都符合高斯分布,

线性模型难以揭示复杂的物种一环境关系。因此,本文在众多模型比较的基础上[11-12],选择广义相加模型进行物种一环境关系分析。因广义相加模型其灵活性高,能有效揭示数据中隐含的生态关系,在近年来应用较为广泛 [13]。具体建模过程主要利用基于 S-Plus 的 GRASP(generalized regression analysis and spatial prediction)分析模块完成。建模时,以物种存在/缺失数据为响应变量,采用 logit 关联函数,逐步回归建模,并采用 ROC 检验对模型精度进行验证。

1.2.4 气候变化情境设定 气候变化情境包括气候现状及未来气候变化情境两个方面。气候现状主要根据 黄土高原各省、县属气象局 1980-2000 年的气候数据,得到 21 年平均气候状况;未来气候情景则主要根据该 区气候变化研究的结果设定 [6-7,14-15] 。本文参考现有研究,设计了 2 种温度变化和 3 种降水变化预案,其中气温 变化预案为+1,+2.5 \mathbb{C} ;降水变化预案为-5%,+10%,+15%。由此组成得到 6 种未来气候变化情景,即 A1B1:+1 \mathbb{C} ,-5%;A1B2:+1 \mathbb{C} ,5%;A1B3:+1 \mathbb{C} ,15%;A2B1:+2.5 \mathbb{C} ,-5%;A2B2:+2.5 \mathbb{C} ,5%;A2B3:+2.5 \mathbb{C} ,15%。

1.2.5 不同气候情景下的物种分布模拟与生态位漂移 依据物种分布模型,模拟当前及未来6种气候变化情景下的物种分布。然后根据物种预测分布图,通过空间分析,分析各物种在气候梯度上的分布情况,物种分布概率最大点为生态位中心,以现有气候条件下生态位中心为参照,分析各气候变化情景下物种生态位中心漂移对气候变化的响应,过程见图1,其中图1左斜线区域表示物种基础生态位,点区域表示物种现实生态位,横断线区域表示由于温度升高导致物种丧失生境,竖断线区域表示由于温度升高物种新获得生境,间断曲线表示气候变化后物种现实要生态位范围,箭头表示温度升高导致的物种生态位中心漂移。

2 结果与分析

2.1 主要物种一环境关系模型及其检验

依据 GRASP 提供的建模流程,采用逐步回归建模途径,为 9 个地带

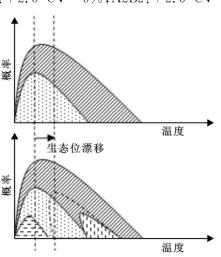


图 1 生态位中心漂移示意图

性物种建立了物种一环境关系模型(表 1),揭示了影响各物种分布的主要环境因素,如百里香主要受降雨和蒸发的影响;大针茅则主要受年均温和温度季节比的影响,降雨对其影响不大;年均温和降雨都对侧柏分布有重要限制作用。模型检验验证结果表明(表 1),ROC值均在 0.8以上,cvROC也在 0.7以上,说明无论是交叉验证(cross-validation)还是单一验证(validation),模型都提供了较高的ROC值,表明模型诊断结果良好,且除侧柏、辽东栎(符合要求的采样点太少,导致模型模拟不稳定)外,两值相差不大,模型有着良好的稳定性。

表 1 延河流域主要地带性物种预测模型及检验

物种	模型	ROC	cvROC
百里香	gam(formula) = YYY $\$$ sp \sim s(Rain ₇₋₉ ,4) + s(E _t ,4) +soil	0.858	0.923
大针茅	$gam(formula) = YYY \$ sp \sim s(Tem_{aver}, 4) + s(Tem_{sea}, 4) + s(Slope, 4) + Posi$	0.857	0.811
冷蒿	$gam(formula) = YYY \$ sp \sim s(Rain_{aver}, 4) + s(Rain_{sea}, 4) + s(Slope, 4) + Pposi + Soil$	0.93	0.853
荛花	$\begin{split} \text{gam(formula)} = & \text{YYY\$ sp} \sim \text{s(Rain}_{\text{aver}}, 4) + \text{s(Tem}_{\text{aver}}, 4) + \text{s(Rain}_{\text{sea}}, 4) + \text{s(Tem}_{\text{sea}}, 4) + \\ & \text{Soil} + \text{Posi} + \text{Aspe} \end{split}$	0.956	0.863
狼牙刺	$gam(formula) = YYY \\ \$ sp \sim s(Rain_{7-9}, 4) + s(E_{t}, 4) + s(Rain_{sea}, 4) + s(Slope, 4) + Aspe$	0.801	0.736
荆条	$gam(formula) = \ YYY \ sp \sim \ s(Tem_{aver}, 4) \ + \ s(E_t, 4) \ + \ s(Slope, 4) \ + \ Posi + \ Soil$	0.975	0.788
酸枣	$\begin{split} \text{gam(formula)} = & \text{YYY} \$ \text{ sp} \sim \text{s(Rain}_{\text{aver}}, 4) + \text{s(Tem}_{\text{aver}}, 4) + \text{s(E}_{\text{t}}, 4) + \text{s(Rain}_{\text{sea}}, 4) + \\ & \text{s(Tem}_{\text{sea}}, 4) + \text{s(Slope}, 4) + \text{Posi} + \text{Aspe+Soil} \end{split}$	0.983	0.827
侧柏	$gam(formula) = YYY \$ sp \sim s(Tem_{aver}, 4) + s(Rain_{aver}, 4) + s(Slope, 4) + Posi + Soil$	1	0.728
辽东栎	$gam(formula) = YYY \$ sp \sim s(Rain_{aver}, 4) + Posi + Aspe$	1	0.783

注:Rain_{aver}:年均降雨量 l(mm);Rain_{r-9}:7,8,9 月总降雨 (mm);Rain_{sea}:降雨季节变化比 (mm);Tem_{aver}:年均温度 $(^{\mathbb{C}})$;Tem_{sea}:温度季节变化比 $(^{\mathbb{C}})$;E_t:年均蒸发量;Slope:坡度;Aspe:坡向;Posi:地形部位;YYY\$ sp:物种出现频率的响应变量;s:光滑函数;模型中的 4 为预测变量在进行光滑函数处理时的自由度。

2.2 基于分布范围的物种对气候变化的响应

以建立的物种一环境关系模型为基础,针对不同气候变化情景,分析物种的空间分布变化。结果表明,当© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House, All rights reserved. http://www.cnkj.net 温度增加降雨减少时,物种分布概率呈减少趋势,分布面积有所减少,且分布边界向东南迁移。以辽东栎为例 (图 2),其分布主要受降雨限制,在当前降雨条件下,只在东部有小面积分布;当降雨减少 5%时,不能满足该物种生存的生态位需求,致使其在延河流域消失;当降雨增加 5%时,该物种分布范围增大,且有向东北迁移趋势;当降雨增加 15%,物种空间分布迁移比较显著,辽东栎迁移至研究区最北端。当温度升高降雨增加时,大部分物种有向北迁移趋势,有些物种甚至在该流域消失,如大针茅(图 3),温度是影响其分布的主要气象因素,在温度增加 2.5%时,只在最北端小面积分布,且最大概率只有 0.4;而对生境要求比较低的物种,如酸枣,分布边界没有明显的迁移趋势,在温度升高,降雨增加时,分布范围扩大,在 A2B2 气候变化情景下,在全区均有分布。

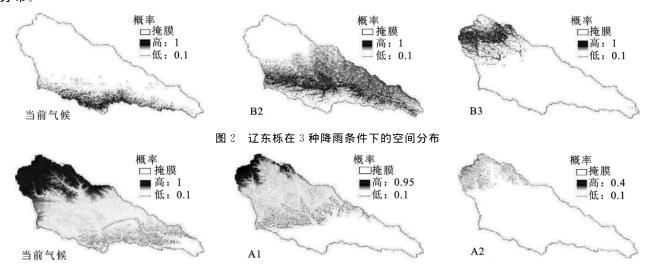


图 3 大针茅在 3 种温度情景下的空间分布

_ 注 : 当前气候 : 现有气候条件 ; A1 : 温度增加 1 ℃ ; A2 : 温度增加 2. 5 ℃ ; B2 : 降雨增加 5% ; B3 : 降雨增加 15%

2.3 基于生态位中心的物种对气候变化的响应

上述研究表明,气候变化会引起物种分布边界的变化,使得物种的现实生态位发生改变,引起物种分布生态位中心的漂移(图 4)。温度升高时,在温度梯度上物种分布生态位中心向较高温度漂移;在降雨梯度上,物种分布生态位中心则随着降雨的减少向较低降雨漂移,随着降雨的增加向较高降雨漂移。但不同物种对气候变化的响应差异显著,生境范围比较宽广的物种,如大针茅,生态位中心在温度梯度上漂移不显著,物种分布最适温度中心最大漂移仅为 0.15~ ℃。但对生境要求比较高的物种,如百里香,对气候变化比较敏感,各气候变化情景下物种分布生态位中心在年均温度与年均降雨两个环境梯度上漂移显著,物种分布最适温度中心最大漂移达 3.55~ ℃,物种分布最适降雨中心漂移则达 43~ mm。随着温度升高和降雨增加,一直向高纬度漂移,最后在延河流域几乎消失;物种对不同环境梯度响应敏感性亦不同,如冷蒿对温度生境要求严格,而对水分要求不高,因此在温度梯度上生态位中心漂移显著,最大可达 2.05~ ℃,但在降雨梯度上漂移不显著。物种生态位中心在环境梯度上的漂移对气候变化的具体响应值参见表 2.55~

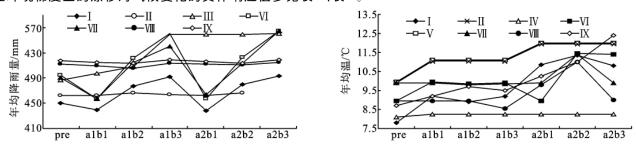


图 4 各气候情景下地带性物种生态位中心在温度梯度与降雨梯度的漂移趋势

注: I:百里香; II:冷蒿; III:荛花; IV:大针茅; V:荆条; VI:狼牙刺; VI:酸枣; WI:侧柏; IV:辽东栎; pre:当前气候情景; a1b1;+1℃, -5%; a1b2;+1℃, 5%; a1b3;+1℃, 15%; a2b1;+2.5℃, -5%; a2b2;+2.5℃, 5%; a2b3;+2.5℃, 15%

3 结论与讨论

不同的物种对生态位理论表明,每一物种都有其适宜的生境范围,当生境变化时,由于环境胁迫,物种分布空间和生态位将发生迁移[16],且不同物种对生境变化的敏感性不同,生境范围较窄的物种响应更加显著[17]。 © 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net 这与本研究结论一致,不同地带性物种对气候变化的响应具有明显的异质性,但总体来说,在不同气候变化情境下,物种空间分布与生态位中心迁移趋势一致,温度升高,物种空间分布北界向高纬度迁移,生态位中心向较高温度迁移;降雨增加或减少时,物种空间分布亦有相应变化。

气候变化导致物种生境改变,由于环境 因子的制约,物种空间分布不能迁移到原来 相同生境,导致物种生态位变化,研究地带 性物种生态位中心对气候变化的响应能够 有效地指示未来气候变化对物种潜在分布 的影响。预测物种分布及其生态位中心迁 移对气候变化的响应,可以为黄土高原生态 恢复重建目标的设定、物种的选择与定位、 恢复过程预测等方面提供重要依据,对促进 气候变化影响下,植被恢复与生态环境重建 具有一定的指导意义。但物种分布预测精 度易受扩散能力与迁移速率的影响^[18],本研

表 2	各气候变化情景下物种生态位中心在温度梯度上的漂移	$^{\circ}$ C
-----	--------------------------	--------------

气候情景	百里香	冷蒿	大针茅	荛花	狼牙刺	荆条	酸枣	侧柏
Present								
A1b1	1.4	1.15	0.15	*	1	1.15	0	*
A1b2	1.1	1.15	0.15	0.6	0.9	1.15	-0.1	0
A1b3	1.39	1.15	0.15	0	0.95	1.15	-0.05	-0.4
A2b1	3.05	2.05	*	*	0	2.05	0	*
A2b2	3.55	2.05	*	*	2.5	2.05	#	0.1
A2b3	3	2.05	*	2.5	2.45	2.05	0	0.05

表 3 各气候变化情景下物种生态位中心在温度梯度上的漂移 ℃

气候情景	百里香	冷蒿	饶花	狼牙刺	酸枣	侧柏	辽东栎
Present							
A1b1	-10	-1	*	-38	-32	*	*
A1b2	27	3	21	27	25	-6	-4
A1b3	42	*	72	66	*	2	2
A2b1	-12	-1	*	-38	-26	*	*
A2b2	30	4	*	28	#	-1	-4
A2b3	43	2.05	73	69	75	3	2

注:——:以当前气候条件下生态位中心为参照;*:在该气候情景下物种无分布, 不存在生态位中心;‡:物种全区分布,且分布概率都为1,此时物种生态位中 心不再具备生态学意义。

究是基于全扩散理论的,而现实情况下,物种由于种间竞争,以及适应能力等生理特性的影响,全扩散基本不存在,引进物种迁移这一因素影响下的物种分布对气候变化的响应还需进一步探讨。 参考文献:

- [1] 於琍,曹明奎,李克让.全球气候变化背景下生态系统的脆弱性评价[J].地理科学进展,2005,24(1):61-69.
- [2] 赵景波,侯甬坚,黄春长.陕北黄土高原人工林下土壤干化原因与防治[J].中国沙漠,2003,23(6):612-615.
- [3] 贺庆棠. 气候变化与中国荒漠化防治[J]. 北京林业大学学报,2001,23(5):61-65.
- [4] 周晓红,赵景波. 黄土高原气候变化与植被恢复[J]. 干旱区研究,2005,22(1):116-119.
- [5] 赵传燕,南忠仁,程国栋,等.统计降尺度对西北地区未来气候变化预估[J].兰州大学学报:自然科学版,2008,44(5):12-
- [6] 施雅风,沈永平,胡汝骥. 西北气候由暖干向暖湿转型的信号、影响和前景初步探讨[J]. 冰川冻土,2002,24(3);219-226.
- [7] 李登科. 陕北黄土高原丘陵沟壑区植被覆盖变化及其对气候的响应[J]. 西北植物学报,2009,29(3):593-600.
- [8] Guisan A, Zimmermann N. Predictive habitat distribution models in ecology[J]. Ecological Modelling, 2000, 135(2/3):147-186.
- [9] 李斌,张金屯. 黄土高原地区植被与气候的关系[J]. 生态学报,2003,23(1):82-89.
- [10] Arundel S. Using spatial models to establish climatic limiters of plant species' distributions[J]. Ecological Modelling, 2005,182(2):159-181.
- [11] 李峰,周广胜,曹铭昌.兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟[J].应用生态学报,2006,17(12):2255-2260.
- [12] Anderson R, Lew D, Peterson A. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models [J]. Ecological Modelling, 2003, 162(3):211-232.
- [13] 温仲明,焦峰,焦菊英.黄土丘陵区沿河流域潜在植被分布预测与制图[J].应用生态学报,2008,19(9):1897-1904.
- [14] 江志红,张霞,王冀. IPCC-AR4 模式对中国 21 世纪气候变化的情景预估[J]. 地理研究, 2008, 27(4):787-799.
- [15] 张英娟,董文杰,俞永强,等.中国西部地区未来气候变化趋势预测[J].气候与环境研究,2004,9(2):342-349.
- [16] Amber J S, Nadezda M T, Nancy H F, et al. Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations[J]. Global and Planetary Change, 2007, 56:274-296.
- [17] Johnson C. Species extinction and the relationship between distribution and abundance[J]. Nature, 1998, 394;272-274.
- [18] Neilson R P, Pitelka L F, Solomon A, et al. Forecasting regional to global plant migration in esponse to climate change: Challenges and directions[J]. Bioscience, 2005, 55:749-759.