

恢复热带稀树草原和热带草本生态系统

作者：

勒斯特拉迪奇·索伊齐格（LE STRADIC Soizig），慕尼黑工业大学（TUM, Technische Universität München）博士后研究员，德国弗莱辛恢复生态学、生态学和生态系统管理系主任。

比松·埃莉斯（BUISSON Elise），阿维尼翁大学、法国国家科学研究中心（CNRS）、法国国家发展研究所（IRD）、艾克斯马赛大学 IMBE（地中海生物多样性与生态研究所）HDR 讲师。



当人们想到热带稀树草原时，每个人都会想到大象、牛羚、长颈鹿或狮子漫游的广阔的非洲景观。在高大的草丛中或密或稀地散布着树木和灌木，随着季节的更替植被从绿色变为黄色。这类草本生态系统占据了地球表面 20% 的土地，分布在地球的热带地区，除了非洲，还有美洲和亚洲。这类生态系统通过反复发生的火烧或食草动物的作用控制树木和灌木的扩张，从而维持了开放的环境，而食草动物种群又受捕食者调控。由于热带稀树草原植被动态的复杂性，气候变化和土地利用对其影响具有高度不确定性。此外，热带稀树草原已经在很大程度上受到人类活动的影响：如土地开垦、城市化占用等。在碳补偿的框架内实施的大量植树工程也影响了热带稀树草原。这类生态系统一旦由于人类活动导致退化，由于其自然恢复力很低，就必需开展恢复行动，这是一个持久的挑战。

1. 热带原生草本生态系统

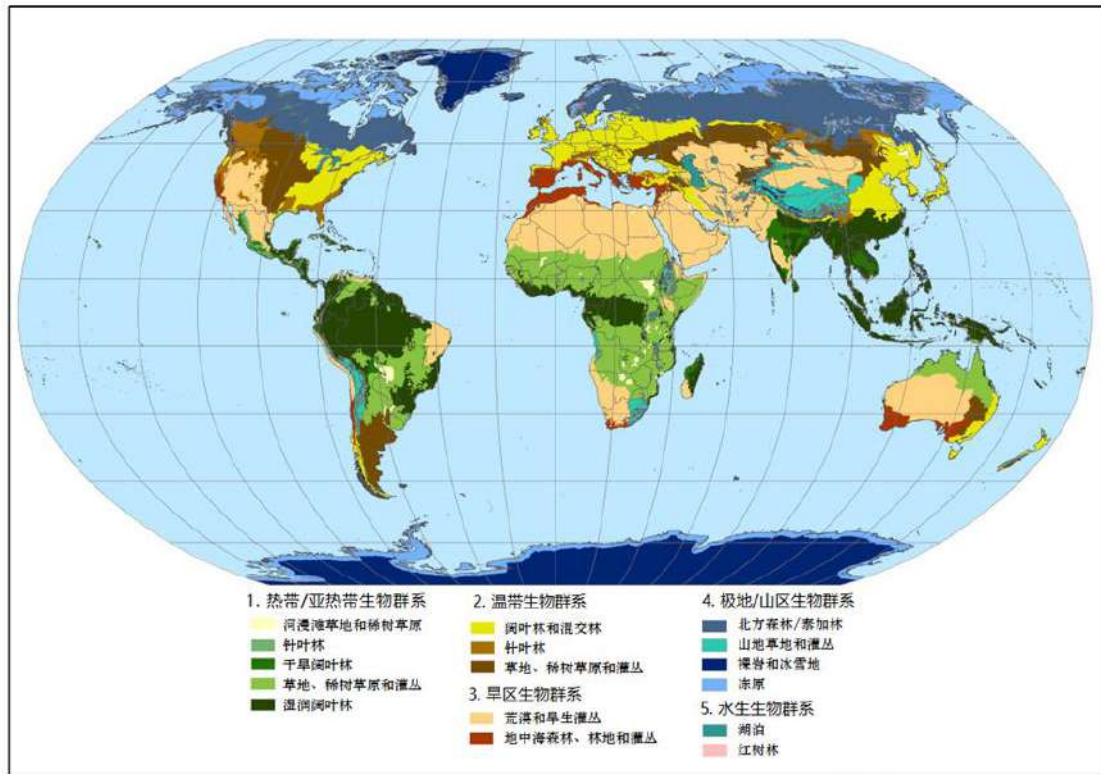


图 1. 不同陆地生物区系，其中稀树草原和热带草本生态系统（草地、稀树草原和灌丛）用浅绿色表示。[资料来源：世界野生动物基金会（WWF）数据集和世界地球生态区（TEW）数据集，2020 年 3 月）。地图由列昂纳多·坎西安制作。©版权所有]

就像原生热带和赤道森林（又称为原始森林）一样，原生或原始热带草本生态系统是经过几个世纪才形成的物种极其丰富的生态系统[1]。这些原始或古老的草本生态系统包括稀树草原和热带草地，它们通常被统称为“萨王纳”，因此本文在后面的部分也统一使用“萨王纳”指代它们。



图 2. 南非萨王纳景观。A：克鲁格公园（Kruger Park）；B：皮兰斯伯格公园（Pilanesberg Park）。[照片来源：©索·勒斯特拉迪奇]

萨王纳的类型高度多样化，面积约占陆地表面的 20%，在整个热带地区都有分布（图 1）。一提到萨王纳这个词，就会让人联想非洲，确实如此，它占据了整个非洲大陆面积的 33.5%，并且养育了那里极具象征性的巨动物

群：大象、狮子、斑马、野牛、长颈鹿和犀牛。全球萨王纳的分布和景观就是如此（图 1~4）：

- 非洲主要分布于撒哈拉以南地区、东非地区、中非，甚至远至南非（图 2）；
- 南美洲和中美洲（图 3）主要分布于大陆的中部，巴西的萨王纳被当地人称为塞拉多（*Cerrado*），委内瑞拉和哥伦比亚的则被称为亚诺斯（*Llanos*）。在亚马孙雨林的中部和圭亚那也有分布；
- 澳大利亚北部和新几内亚南部；
- 在亚洲，主要分布于印度和中国，但是面积小，不太为人所知。



图 3. 南美多样的萨王纳景观。A：塞拉多西普国家公园（Parc National de la Serra do Cipó, 巴西）的“岩石营地”；B：塞拉多西普国家公园的巴西热带稀树草原；C：亚马孙坎波斯国家公园（Parque Nacional dos Campos Amazônicos）中点缀在亚马孙雨林里的热带草原。[图片来源：A 和 B 由©索·勒斯特拉迪奇提供，C 由©德·博里尼惠赐]。

本文讨论的是热带地区的生态系统，其他草本生态系统也有着与萨王纳相似的特征，包括频繁发生的火烧。例如，分布于巴西、乌拉圭和阿根廷南部亚热带地区的潘帕斯（Pampas）草原或北美的橡树稀树草原（*Oak savannas*）就是这种情况。

2. 萨王纳的结构

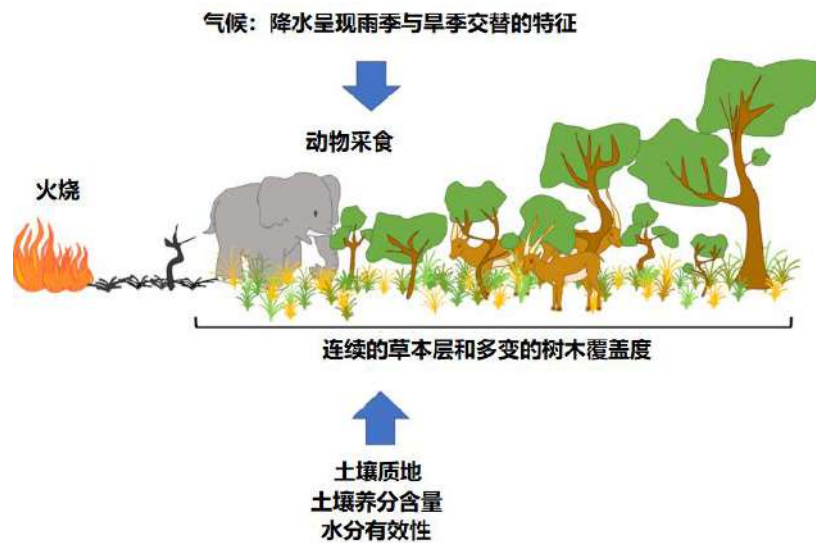


图 4. 萨王纳的组成示意图，具有主要由 C4 禾草和杂类草（非禾本科的其他非木质草本植物）构成的连续草本层，间或分布着乔木和灌木物种。反复的火烧和动物采食是两个主要干扰因子，世界各地萨王纳的动物采食压力有很大的差异。[图片来源：©索·勒斯特拉迪奇和埃·比松]

萨王纳有着多样的外貌，有些非常开阔，很少或没有灌木；而另一些则生长着多种树木，形成一个相当封闭的树冠层（图 3）。这些生态系统的共同特征是存在一个主要由 C4 禾草（详见[光合作用的碳代谢途径](#)）和非木质草本植物（又称杂类草）组成**连续的草本层**。

2.1. 萨王纳结构的起源

虽然树木通常能抵抗火烧，过火后也能快速恢复，但草本层中的树木幼苗通常并不耐荫[2]。因此，树木和草本植物在萨王纳中共存就显得不同寻常，这是与水分有效性、土壤性质和火烧等干扰的模式相关的诸多过程相互作用的结果，也是这些生态系统植被结构的起源[2]，[3]：

- **气候**（特别是降雨量和雨季的长度），因为树木定植必须满足其最小降雨量需求[4]，[5]，[6]。在萨王纳分布的热带地区气候的特点是显著的季节性，分为明显的干季和湿季[4]，[6]。如果不是因为降雨的季节分布不均匀，单单从降雨量上看，很多被萨王纳这样开放的生态系统占据的热带地区应该分布着森林 [2]，[5]，[7]。

- **长期干扰**，包括火烧和食草动物采食抑制了树木覆盖度的扩大，使萨王纳得以维持（图 5）。
- **土壤性质**，如组成和质地会影响植被类型：在持水性能较弱的沙质土壤可以生长较多的灌木，而在持水能力较强的黏质土壤上更多生长的是草本植物（见图 2）。

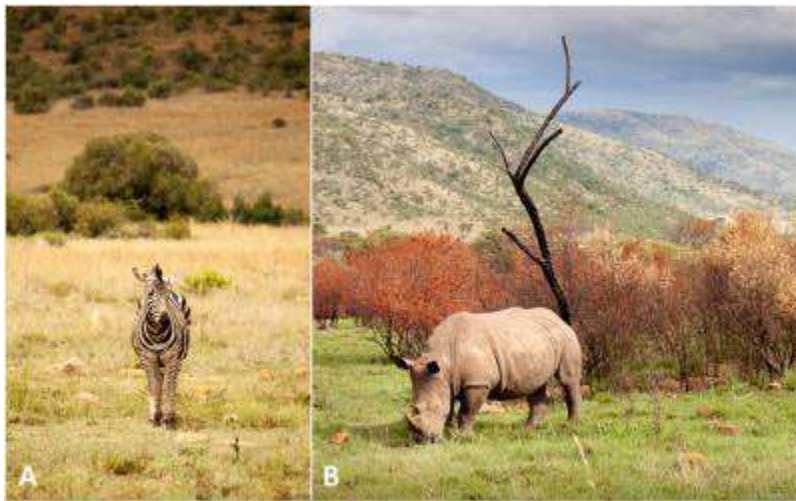


图 5. 多样的南非萨王纳。A: 食草动物的典型例子——南非萨王纳的斑马；B: 火烧促进了草本植被的再生，这有利于食草动物（图中是南非的白犀牛）。[图片来源：© 勒·斯特拉迪奇]

萨王纳等热带草本生态系统是一种与火烧及大型食草动物共同演化了数百万年的古老生态系统。C4 禾草起源于渐新世末期，到中新世逐渐占据了主导地位，证明这类生态系统有悠久的历史，其高度的物种丰富度和高比例的特有种也是有利的证据。一些热带草本生态系统还生长着一些见证了漫长的进化历程的特殊物种[8]。

2.2. 火——萨王纳生态系统的主要塑造者

仅用气候特征不能准确预测萨王纳的分布，**食草动物**（特别是“大型食草动物”，如大象和有蹄类动物）和**火烧**干扰在萨王纳的生态和进化中发挥着主要作用 [2], [5], [9]（见图 2~5）。

萨王纳生态系统草本层中的草类作为一种主要生物燃料促进了火烧，同时又作为遮蔽物抑制了树木和灌木的生长。禾草和杂类草的生命周期一般都很好地适应了火烧：它们能够在火烧后非常迅速地再生和繁殖（图 6）。因此，它们在萨王纳生态系统中的存在受反复出现的火烧控制。



图 6. 巴西塞拉多波西萨王纳中火烧不久后开花的植物。A: 一种苋科千日红属植物 (*Gomphrena lanigera* Pohl ex Moq) ; B: 一种莎草科球柱草属植物 (*Bulbostylis paradoxa* (Spreng.) Lindm.)。[图片来源: ©勒·斯特拉迪奇]

此外, 萨王纳树种与森林树种的耐火性不同[7]、[10]:

- **萨王纳**的树木表现出一些防火相关的特征, 特别是**厚的树皮**, 如在塞拉多和亚诺斯生长的美洲锡叶树 (*Curatella americana* L., 五桠果科)、巴西油桃木 (*Caryocar brasiliense*, 油桃木科)、一种风铃木属乔木 (*Handroanthus ochraceus*, 紫葳科)、一种翼齿豆属乔木 (*Pterodon emarginatus*, 豆科)、一种鲍迪豆属乔木 (*Bowdichia virgilioides*, 豆科) 和一种番荔枝属乔木 (*Annona crassiflora*, 番荔枝科);
- **森林乔木的树皮要薄得多**, 致使其易受火烧伤害, 如柯柏胶树 (*Copaifera langsdorffii*, 豆科)、一种铁木豆属乔木 (*Swartzia flamingii*, 豆科)、李叶豆 (*Hymenaea coubaril*, 豆科)、一种翅玉蕊属乔木 (*Cariniana estrellensis*, 玉蕊科)、芳香木瓣树属乔木 (*Xylopia aromatica*, 番荔枝科)。

在热带地区, 若没有火烧等因素的干扰, 许多萨王纳的降雨量足以形成森林[11]。在这些地区, 森林和萨王纳是生物群落的两种状态[5]、[7], 其环境条件既能生长森林, 也能维持萨王纳, 实际上是哪种植被主要取决于干扰, 特别是干扰的强度和频率。

3. 生物多样性和保护问题

萨王纳是一种特殊的遗产, 有着极其丰富的生物多样性, 特别是地方特有物种。例如, 被称为塞拉多的巴西热带草原, 其面积超过 200 万 km², 有超

过 12 000 种植物，是世界上物种最丰富的萨王纳（参见焦点：塞拉多生物群系）。

非洲的萨王纳除了具有多样的植被类型外，还是代表性的巨型动物的家园，大象、斑马、长颈鹿、狮子和猎豹更适应这些开阔的生态系统。此外，这里的萨王纳也是我们的文化遗产和历史的一部分。例如，一些研究表明人类与生俱来地偏爱开阔的景观，这可能源于我们在东非萨王纳的长期演化历史，这些环境通常被认为是人类进化的驱动力之一。

然而，人类活动即使不是影响的源头，但随着时间的推移也会深刻地改变火烧和动物的采食模式，进而影响萨王纳的分布[12]。目前许多人仍然生活在这些生态系统的中心，并依赖它们提供的生态系统服务，如保持水质清洁、提供放牧场所和狩猎。

尽管热带草本生态系统是文化和自然遗产，但是当前它们受到了很大程度的威胁，包括大面积土地转为农用地、控制火烧的政策以及为商业目的或为碳补偿进行的营林。例如，亚马孙地区塞拉多草地转变为农业用地的比例比该地区的森林要高得多[13]，[14]。

4. 热带草原恢复力



图 7. 在巴西塞拉多汤姆巴多尔（Serra do Tombador）的塞拉多进行的火烧实验，通巴多尔塞拉。A：火烧前的植被；B：刚刚烧过的样地；C：火烧几周后的情景[图片来源：A 和 B 来自©朱莉安娜·特谢拉；C 由©亚历山德拉·菲德里斯提供，里奥克拉罗（Rio Claro）的素食者生态实验室-LEVeg,]。

萨王纳在自然干扰下有极强的恢复力，它们甚至依赖这些干扰以维持其开放的外貌特征[15]。在非洲，大型食草动物和保证草本层再生的周期性火

烧维持了开放的环境，而在世界其他地区，火烧本身就能维持萨王纳的开放环境。

萨王纳上发生的火烧最初是天然的（如雷暴时的闪电），但后来火烧发生的模式受到了人类活动的长期影响（在非洲至少有 30 万年的影响历史），人类的演化导致火烧面积增加[12]。然而，人类活动对火烧产生实质性影响的时间相对较短，大致可以追溯到 4000 年前。畜牧业的发展导致火烧面积降低，原因在于放牧减少了地表生物燃料的数量[12]。

火烧形成的灰烬富含有效的营养物质，而这里的植物有着大量的地下芽，或者被厚厚的树皮保护的地上芽，抑或有储存养分的大型地下组织，这些使得无论是木本植物还是草本植物，在火烧后都能很快恢复[5]（图 7）。

另一方面，近几十年来，人类活动极大地改变了火烧的模式，包括火烧频率和强度。尽管存在区域差异，但是总体上增加了火烧面积，同时改变了每次过火区域的大小[12]。许多地方的政府（如巴西、博茨瓦纳、津巴布韦、南非）制定了防火和灭火方案，力图尽可能处理和扑灭所有发生的火烧。

萨王纳的退化和转为它用可能发生得非常迅速，而且往往不可逆。退化过程多种多样，如外来物种的引入、家畜放牧、排除火烧、树木繁茂化，或者在开放环境中营林，而退化程度取决于退化的持续时间和强度。如果干扰更强烈，如造林、转为农田或采矿等重大环境变化，由于植被和土壤性质变化太大，萨王纳的自然恢复能力会极度降低，甚至完全丧失[15]。

由于以下原因，上述退化过程通常会很快超过退化阈值，使得萨王纳自发恢复完全不可能（或者需要非常长的时间）：

- 成熟群落的形成依赖于许多过程的相互作用，非常缓慢；
- 恢复需要的种子的传播范围往往有限。

在这些情况下，采取积极的恢复行动至关重要。

5. 恢复热带草本植物生态系统



图 8. 刚果民主共和国严重退化的热带草本生态系统恢复力，需要进行人工恢复。[图片来源：©索·勒斯特拉迪奇]。

由于这些生态系统经过数百万年演化、在复杂的生态相互作用下形成的，因此如何恢复退化的萨王纳至今仍然是一个巨大的挑战。

恢复的第一步是要考虑火烧和大型食草动物的自然干扰，它们是萨王纳形成和维持所必需的，因此，热带草原恢复技术要包括重新引入自然干扰，如控制性火烧、放牧管理、重新引入食草动物等，此外还要清除入侵物种。

在严重退化的情况下（图 8），还需要尽可能恢复**地形地貌**和土壤性质，然后重新引入本地物种，当然，这对于大多数缺乏生态学和生物学特征记录的草本物种来说比较困难。例如，某些物种：

- 很少产生甚至没有种子，或繁殖期不固定；
- 依赖火烧才能有性繁殖或打破休眠[16]。

虽然重建草本层是恢复这些生态系统的生态过程的基础，但往往难以成功，通常受到以下方面的制约：

- 入侵物种的定植和竞争；
- 无法获得本地草本植物的种子，或者它们不能有效繁殖[15]。

6. 植树造林

恢复萨王纳的另一个问题是它们经常被误认为是退化的森林。一般公众和决策者，甚至包括可能实施保护项目的政府部门，并不总能意识到萨王纳的生物多样性和它们向社会提供的（生态系统）服务的重要性。

热带稀树大草原通常被错误地认为是退化的森林，这使人们对这些生态系统的看法复杂化，并认为火烧排除工程是合理的。

上述误解导致许多萨王纳的“所谓修复”项目都包括植树。**大规模植树并不是一种恰当的萨王纳恢复技术**，这是因为草本植物不能在荫蔽环境中生长，尤其是 C4 禾草。因此，如果出现大量树木覆盖，那么草本层的自发再生即使不是完全不可能，也会受到强烈的抑制。

在缺乏草本层生物质（作为食草动物的食物来源和火烧的燃料）的情况下，很难恢复成接近自然状态的火烧模式和食草动物群落，以及它们承担的生态过程。恢复草本层是恢复这些生态系统的首要任务。

“波恩挑战[17]”于 2011 年启动，目标是到 2020 年恢复 1.5 亿公顷，到 2030 年恢复 3.5 亿公顷退化的土地和被砍伐的森林。在这一背景下，提出了几项促进再造林和大规模植树的倡议，作为应对气候变化的举措，因为树木在生长过程中会吸收和储存了人类活动排放的大部分二氧化碳。一些倡议知名了可开展森林恢复的潜在区域[18]，[19]。有时，植树是针对一个现实的目的，如防治荒漠化的有害影响和阻止沙漠推进（详见[绿色长城：绿化萨赫勒的希望？](#)）。在这种特殊情况下，树木提供了不可或缺的生态系统服务功能，一方面有助于防治荒漠化，另一方面当地居民**高度依赖木本植物的生物多样性**。虽然在恢复退化森林或实现防治荒漠化的具体目标时，这类项目的应该受到欢迎，但必须警告在以前存在萨王纳和其他热带草原的地区造林的风险。

几项研究已经表明在冠层“开放”的生态系统中植树的风险（即使该生态系统的树木覆盖度相当高），萨王纳就是一个典型，其原初草本层以不耐荫物种为主[1]，[5]。

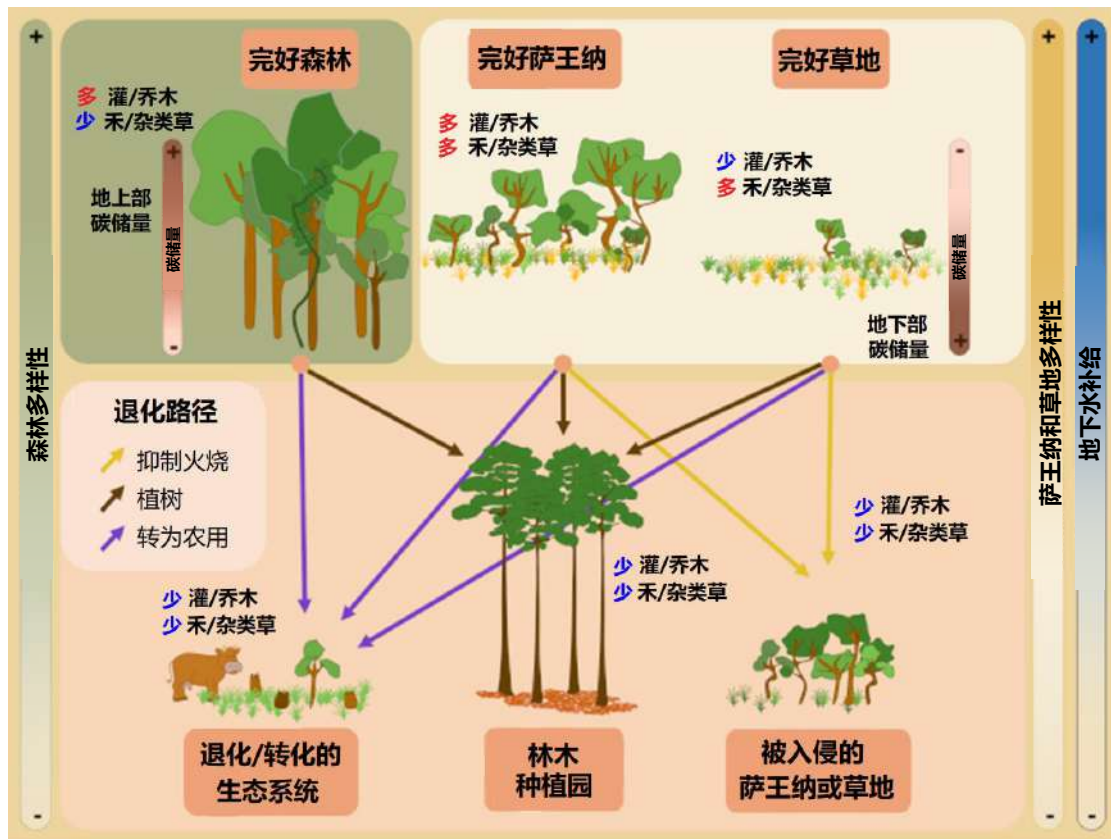


图 9. 热带森林、热带稀树大草原和原始草原的退化机制。这些生态系统的退化可能是由于火烧机制、植树和森林砍伐的变化。这些物种丰富的生态系统的退化伴随着动植物生物多样性的损失，但也伴随着生态系统服务功能的损失，例如地下水的补给。退化或转化的生态系统有时被误认为稀树草原或有时被当作衍生的热带稀树草原。[图片来源：©索·勒斯特拉迪奇和埃·比松，©受参考文献[20]，[23]启发，保留所有权]

这里我们必须明确指出：在萨王纳这样的生态系统中植树并不是恢复，特别是选择外来树种大面积种植的政策方向是尤为更严重的错误规划[20]。同样重要的是要记住，大多数促进大规模植树的项目都是基于当前的气候条件而提出的。然而，由于气候条件的变化，预计许多现在有利于树木生长的地方再过几年可能就不适合其生长了。因此，在执行恢复项目时必须考虑到潜在的气候变化。

区分自然形成的萨王纳和退化的森林是非常重要的，天然萨王纳物种丰富，应该保存下来；而退化的森林有时被误当作“萨王纳”或衍生的萨王纳，它们物种匮乏并且可以恢复成森林[21]。

此外，如果植树的主要论点是它是应对气候变化的最佳解决方案之一，那么同样重要的是萨王纳的大部分生物量在地下，约占总生物量的 70%。因此，绝对不能忽视位于地下的碳储量，特别是那些能免于火烧影响，稳定的土壤碳。

在这类开阔生态系统植树造林除了导致植物和动物生物多样性损失外[22]，还会造成多方面的经济损失，特别是对于那些依赖萨王纳放牧、狩猎，或者依赖其供水和保证供水质量等生态系统服务功能安全的特定人群。除了生物多样性和许多动物栖息地丧失，以及很多生态系统服务功能退化等损失外，在容易起火的生态系统广泛植树还会增加大型林火的风险，并最终导致储存的碳损失（图9）。

7. 萨王纳和气候变化：相反的预测

萨王纳已经受到人为土地利用变化的极大影响，预计它还将被气候变化和大气中二氧化碳浓度上升深刻改变[23]。事实上，萨王纳的分布范围取决于降水量和气候的季节性。对于未来，不同的模型给出了相反的预测[24]。总体而言，气候变化通过两种不同的机制减少全球萨王纳的分布范围：

- **在降水量预计会减少的地区有沙漠化的风险。**因为构成萨王纳的两种植被——C3 树木和 C4 禾草——对相同的环境因子有不同的响应[25]，因此萨王纳对干旱的反应可能不同于森林和草原[26]。此外，干旱加剧会影响树木的生存，同时会在不适应火烧的生态系统（如森林）中引发火烧。
- **在其他降水量预测会增加的地区会导致乔木和灌木覆盖致密化（加扰）而损害萨王纳。**由于大气二氧化碳浓度增加，这一过程已经开始了[27]。在一些依赖畜牧业和放牧业的地区，草本植物的减少可能会对当地经济造成重创。

例如，气候变化将导致塞拉多生态群落的严重同质化[28]，而这是生物多样性丧失和生态系统服务功能受损的主要驱动因素之一。

8. 需要记住的信息

- 恢复退化的森林，包括重新种植树木，虽然很重要，但是植树不应损害其他生态系统的保护和恢复。
- 生态恢复应恢复退化的生态系统，而不是破坏自然生态系统。
- 由于恢复萨王纳仍然很困难，因此在环境政策方面应该保护优先。

- 重视生物多样性和认识到萨王纳提供的生态系统服务功能是改善其保护和管理自然区域的第一步，这意味着需要运用控制性火烧、允许自然火烧存在、引入本土巨型食草动物等措施。

本文是勒·斯特拉迪奇和依·布韦松的“尊重”R90 的修改版本，由法国生态与进化公司（SFE2）发布，并于 2020 年 2 月发布在其网站上。

参考资料及说明

封面图片： [图片来源： ©索·勒斯特拉迪奇]

- [1] Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E., & Bond, W.J. 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 154-162.
- [2] Pausas, J.G., & Bond, W.J. 2020. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Plant Science*. doi: 10.1016/d.tplants.2019.11.003.
- [3] Hoffmann, W.A. 1998. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369.
- [4] Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., & Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849.
- [5] Staver, A.C., Archibald, S., & Levin, S.A. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334: 230-232.
- [6] Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfili, J., Hutley, L.B., Ratnam, J., San Jose, J., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., & Bond, W.J. 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343: 548-552.
- [7] Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R.S., & Pausas, J.G. 2016. Disturbance maintains alternative biome states (M. Rejmanek, Ed.) . *Ecology Letters* 19: 12-19.
- [8] Vasconcelos, T.N.C., Alcantara, S., Andriano, C.O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M.F., & Pirani, J.R. 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20192933.

- [9] Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P. De, Skema, C., Pennington, R.T., & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 20359-20364.
- [10] Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G.F., & Bond, W.J. 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.13406; Charles-Dominique, T., Midgley, G.F., & Bond, W.J. 2017. Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic (S. Scheiner, Ed.) . *Journal of Vegetation Science* 28: 728-735.
- [11] Bond, W.J., Woodward, F.I., & Midgley, G.F. 2004. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525-538.
- [12] Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Gomez-Dans, J.L., & Bradstock, R.A. 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 6442-6447.
- [13] Beuchle, R., Grecchi, R.C., Shimabukuro, Y.E., Seliger, R., Eva, H.D., Sano, E., & Achard, F. 2015. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography* 58: 116-127.
- [14] Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J. Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., & Forneck, E. (2007) . Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 9. 101-116. 10.1016/j.ppees.2007.07.005.
- [15] Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., & Veldman, J.W. 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews* 94: 590-609.
- [16] Dayrell, R.L.C., Garcia, Q.S., Negreiros, D., Baskin, C.C., Baskin, J.M., & Silveira, F.A.O. 2017. Phylogeny strongly drives seed dormancy and quality in a climatically buffered hotspot for plant endemism. *Annals of Botany* 119: 267-277.
- [17] “波恩挑战”是一项旨在到 2020 年恢复全球 1.5 亿公顷，到 2030 年恢复 3.5 亿公顷的被砍伐森林和退化土地的全局协力倡议。它由德国政府和世界自然保护联盟于 2011 年启动，并在 2014 年联合国气候峰会上得到《纽约森林宣言》的认可和扩展。
- [18] Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C.M., & Crowther, T.W. 2019. The global tree restoration potential. *Science* 365: 76-79.
- [19] 森林：为人类和地球维护森林；世界资源研究所。
- [20] Veldman J.W., Aleman J.C., Alvarado S.T., Anderson T.M., Archibald S. et al. 2019. Comment on "The global tree restoration potential." *Science* 366, Issue 6463, eaay7976; DOI: 10.1126/science.aay7976
- [21] Meli, P., Holl, K.D., Rey Benayas, J.M., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., & Moreno Mateos, D. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery (S. Joseph, Ed.) . *PLOS ONE* 12.
- [22] Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., & Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savannah. *Science Advances* 3: e1701284.
- [23] Osborne C.P., Charles-Dominique T., Stevens N., Bond W.J., Midgley G. & Lehmann C.E.R. (2018) Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. *New Phytologist* 220:10-24.

[24] Moncrieff, G.R., Scheiter, S., Langan L., Trabucco, A. & Higgins, S.I. 2016. [The future distribution of the savannah biome: model-based and biogeographic contingency](#). *Phil. Trans. R. Soc.* B37120150311

[25] 随着大气中 CO₂ 浓度的增加, C3 植物的光合能力可以接近 C4 植物 (参见[光合作用的碳代谢途径](#))。

[26] Sankaran M. (2019) Droughts and the ecological future of tropical savanna vegetation. *J. Ecol.* 107:1531-1549.

[27] O'Connor, T.G., Puttick, J.R. & M Hoffman, M.T. (2014) Bush encroachment in southern Africa: changes and causes, *African Journal of Range & Forage Science*, 31:2, 67-88, DOI: 10.2989/10220119.2014.939996

[28] Hidasi-Neto, J., Joner, D. C., Resende, F., Monteiro, L. D., Faleiro, F. V., Loyola, R. D., & Cianciaruso, M. V. (2019) . Climate change will drive mammal species loss and biotic homogenization in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Perspectives in Ecology and Conservation*. doi:10.1016/j.pecon.2019.02.001

译者: 李金梅

审校: 崔骁勇教授

责任编辑: 胡玉娇