

DOI: 10.5846/stxb201402140255

杜建国, 叶观琼, 周秋麟, 陈彬, 胡文佳, 郑新庆. 近海海洋生态连通性研究进展. 生态学报, 2015, 35(21): - .

Du J G, Ye G Q, Zhou Q L, Chen B, Hu W J, Zheng X Q. Progress and prospects of coastal ecological connectivity studies. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): - .

近海海洋生态连通性研究进展

杜建国¹, 叶观琼², 周秋麟¹, 陈彬^{1,*}, 胡文佳¹, 郑新庆¹

¹ 国家海洋局第三海洋研究所, 厦门 361005

² 浙江大学海洋学院海岛与海岸带研究所, 杭州 310058

摘要:生态连通性是空间生态学和保护生物学的重要概念和研究手段。国外越来越多的研究表明,开展近海海洋生态连通性研究对促进海洋生态系统保护和修复具有十分重要的现实意义。本文阐述了近海海洋生态连通性的概念与机制,回顾了目前近海海洋生态连通性的研究进展并分析了存在的问题,总结了近海海洋生态连通性研究的框架和具体方法,最后提出我国开展近海海洋生态连通性研究的建议,以期对今后国内开展海洋生态连通性相关研究工作有所启示。

关键词:生态连通性, 生态系统完整性, 生物多样性, 海洋, 保护

Progress and prospects of coastal ecological connectivity studies

DU Jianguo¹, YE Guanqiong², ZHOU Qiulin¹, CHEN Bin^{1,*}, HU Wenjia¹, ZHENG Xinqing¹

¹ Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361005, China

² Institute of Island and Coastal Zone, Ocean College, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Ecological connectivity is a key concept in landscape and conservation biology. Increasing numbers of international studies are currently showing that coastal ecological connectivity plays an essential role in ecosystem conservation and restoration. In this study, we describe the concepts and principles of coastal ecological connectivity. Many definitions of ecological connectivity have been proposed, but no unified definition has been recognized. Based on an analysis of exiting definitions and principles, we propose that ecological connectivity is an integrated relationship (matrix) of spatial and biological interactions, in which both structural and functional connectivity should be considered. In a review of research progress, we found that the majority of coastal connectivity studies have focused on intertidal ecosystems, such as estuaries, wetlands, sea grass beds, mangroves, and coral reefs. The four major research topics in this area include: (1) exploring the relationships between ecological connectivity and population recruitment based on individual ontogenetic habitat shifts, (2) studying the role of ecological connectivity in response to climate change and population restoration, (3) quantitatively studying the correlation between ecological connectivity and population distribution and the construction of food webs, and (4) developing indicators of ecological connectivity as a tool for promoting ecosystem-based management. We also identified certain key issues for each research topic. For example, a major challenge for studies on topic (1) is determining how to quantify the correlations between connectivity and population increases. We then generalized a framework for conducting coastal ecosystem connectivity surveys and introduced a series of methods for certain key steps. These steps included defining the spatial/time scale, examining both structural and functional analyses, and investigating population

基金项目:国家自然科学基金(31101902); 国家海洋局“中国海洋生物多样性保护战略与行动计划(2013-2030)”项目; 福建省自然科学基金(2012J05074); 国家海洋局第三海洋研究所基本科研业务费专项资金(海三科 2011006); 海洋公益性行业科研专项经费项目(201405007 和 201305030-4); 国家留学基金(201309660067); 中印尼海上合作基金“中印尼比通联合海洋生态站建设”项目

收稿日期: 2014-02-14; 网络出版日期: 2015-04-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenbin@tio.org.cn

distribution. Based on our review, we propose the following five key research areas for domestic studies on coastal ecological connectivity: (1) studies on biological ontogenetic habitat shifts in China's coastal areas (we provide a list of the fish species living on China's coast that switch habitats during their life cycles); (2) studies on juvenile fish distributions that exhibit spatial/temporal changes in estuarine, mangrove, and sea grass habitats, including studies on how ecological connectivity impacts population recruitment; (3) studies on the connectivity between adjacent marine protected areas based on hydrodynamic, nutrient transportation, juvenile dispersal, and adult migration patterns; (4) integrating ecological connectivity into studies on ecosystem integrity and conducting experimental studies on ecosystem resilience to climate change; and (5) integrating ecological connectivity into studies on ecosystem-based management, which is a key tool for marine protected area selection and boundary definition, as well as for decision making in the adaptive management of biodiversity conservation. In conclusion, our study describes the concepts and principles of coastal ecological connectivity, reviews its research progress, identifies existing related issues, generalizes a series of study approaches and frameworks, and finally proposes five key research areas for domestic studies on coastal ecological connectivity, which may have important implications for future studies on marine ecological connectivity in China.

Key Words: Ecological connectivity, ecosystem integrity, biodiversity, marine, conservation

近海海洋具有动态性和高空间异质性的特点。近海海洋的生态类型丰富,包括河口湿地、红树林、海草床和珊瑚礁生态系统等,并且这些生态系统之间通常会通过水文、生物、地质和地球化学过程耦合连通,从而产生连通性(connectivity)。现有研究表明,这种生态系统之间的连通性对维持种群数量和结构,维护物种遗传多样性,恢复和重建濒危种群具有十分重要的作用;维持生境斑块(patch)之间的连通性是维护生物多样性的关键^[1-8]。近半个世纪以来,密集的人类活动和气候变化导致了近海海洋生态系统大面积的生境丧失和破碎化^[9-10]。据统计,近30年来全球珊瑚礁生境已丧失了20%^[11];红树林和海草床生境丧失高达35%^[12-13]。开展近海海洋生态系统之间连通性的研究可为海洋生态系统保护和修复提供重要的科学依据。CBD(Convention on Biological Diversity)全球生物多样性展望第三版中明确提出连通性作为生态系统完整性的一个指标^[14];在向CBD提交的第四次国家报告中,加拿大、日本、澳大利亚等发达国家均提出了要从空间尺度着手,增加生境斑块之间的生态连通性,从而达到保护生境、物种生物多样性以及对抗气候变化压力等目的^[15-17]。美国、英国等科研机构与大学相继开始开展相关海洋连通性的调查项目,例如英国自然环境研究机构开展的“南部海洋变暖对海洋连通性的影响”研究项目(<http://isow.bangor.ac.uk/index.php/en>)、美国NOAA(National Oceanic and Atmospheric Administration)的“珊瑚生态系统连通性2013探险”研究项目(<http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/13pulleyridge/welcome.html>)等。然而,我国目前尚未把生态连通性设定为生物多样性保护目标^[18],也鲜少发表有关近海海洋生态连通性的研究论文,因此亟待开展相关调查与研究。本文首先对近海海洋生态连通性的概念与内涵进行解析,而后对其的内部机制进行阐述,并对目前的研究进展及存在问题进行分析,最后总结近海海洋生态连通性调查与研究的框架和具体方法,提出研究展望,以期为我国开展近海海洋生态连通性相关工作提供科学依据与有益参考。

1 生态连通性概念及机制

1.1 生态连通性概念

连通性是拓扑学中的基本概念,引进到生态学后定义为“从表面结构上描述景观中各单元之间相互联系的客观程度”(<http://www.term.gov.cn/>)。在空间生态学中,重点研究生态各组分之间的空间关联性;在保护生物学中,重点研究各保护区之间的空间关联性。广义的连通性,即生态系统之间的相互作用,包括物理、化学、生物的相互作用^[19]。生态学范围内的连通性,即“生态连通性(Ecological Connectivity)”,被广泛应用于物种、群落、生态系统以及海洋景观等不同的尺度。随着空间生态学和保护生物学的发展,生态连通性逐渐成为

这两个学科的一个重要概念^[5,20],但由于其复杂性,至今并没有统一的定义。有研究者将其定义为“由于生物体空间分布和应对景观结构变化所进行的移动产生的生境斑块之间的功能关系,即促进或阻止生物体在斑块之间移动的程度”^[21]。也有研究者认为可将连通性区分为“景观连通性”和“斑块连通性”,景观连通性即在景观生态学(Landscape Ecology)中将连通性认为是整个景观中的一个组成部分;而“斑块连通性”则多运用于集合种群生态学(Metapopulation),认为连通性是每个斑块所具有的特征^[22],然而这个定义并没有考虑斑块之间存在的生态连通性。也有研究者将空间和生物行为分解,把它的定义分为结构连通性和功能连通性两大类^[23]。其中结构连通性即基于景观结构的连通性,与生物体行为特性并无直接关联^[24-27];功能连通性即考虑生物体行为特性对个体景观要素(斑块和边缘)和整个景观空间构型的响应^[28-32]。还有研究者又把功能连通性细分为潜在连通性和实际连通性^[33]。潜在连通性即考虑生物体潜在的主动或被动移动能力的间接的有限信息;实际连通性即观测到的生物个体在不同斑块之间的实际移动信息。目前结构和功能连通性的概念,已被较多生态学家所认同和运用^{[7][34-38]}。综合分析,笔者认为,生态连通性是各个生态系统斑块之间空间关系、生物体功能关系、以及生物体与空间之间的关系共同作用结果,需要同时考虑结构和功能连通性。在这里,笔者认为把群落、保护区等空间单元统称为斑块是解决问题的方法,而同时考虑结构和功能的连通性则是强调了生态的主要特征。

与陆地生态系统相比,海洋生态系统具有更高的动态性和空间异质性,不同生态系统斑块之间也较难区分,因此连通性的研究和应用尚处于起步阶段^[39-40]。表1以海草床-珊瑚礁生态系统为例,对景观生态学应用到海洋景观研究中的一些基本概念进行解析。

表1 景观生态学在海洋景观中基本概念的解析——以海草床-珊瑚礁生态系统为例(仿^[35])

Table 1 The basis concept of landscape ecology in seascape—case study in seagrass beds-coral reef ecosystem(imitate [35])

概念 Concept	定义 Definition	以海草床-珊瑚礁生态系统为例 Case study in seagrass beds-coral reef ecosystem
基质 Matrix	海洋景观中分布最广,连续性最大的背景结构	泥砂质或海草床
斑块 Patch	基质内基本的均质性的空间部分	单独的珊瑚礁斑块
廊道 Corridor	海洋景观中环境差异的相邻带状结构	单独的海草床斑块或多个海草床斑块形成的带状空间
镶嵌体 Mosaic	不同斑块类型的集合体,通常散布在不同的斑块之间	珊瑚礁、海草床或砂质斑块集合体
海景 Seascape	不同的生态系统或景观要素形成的异质性海岸带区域	珊瑚礁鱼类个体发育过程中的活动范围
海景结构 Seascape structure	不同斑块的空间组成结构,也可包括不同深度的水体结构	在一定空间范围内海洋景观的分布、多样性和空间几何结构
异质性 Heterogeneous	不同要素不均匀的分布,从而形成多种生态系统类型,不同斑块类型之间物质流动以及同一斑块类型之间的距离等	海草床生境斑块内珊瑚礁的分布
海景连通性 Seascape connectivity	海洋景观促进或组织不同斑块之间的物质能量流动程度	珊瑚礁鱼类个体发育过程中在珊瑚礁和海草床斑块之间的移动
结构连通性 Structural connectivity	一个海景内不同斑块之间的物理连通性	珊瑚礁区结构连通性
功能连通性 Functional connectivity	海景空间构型与生物体分布、移动之间的相互影响	海草床空间分布对珊瑚礁鱼类活动的影响
踏脚石连通性 Stepping stone connectivity	一系列由起到踏脚石作用的小斑块相互连接起来的同质斑块	在泥砂质基质中珊瑚礁斑块通过小海草床斑块相连
空间尺度/时间尺度 Spatial / time scales	测量的空间或时间尺度	依据不同的研究目的确定空间和时间尺度
幅度 Margin	研究区域的大小	某个海岸带区域
粒度 Granularity	根据观测数据可获得的时间或空间分辨率最高的单位	最小的测量单位(如1 m×1 m大小的生境斑块)

1.2 近海海洋生态连通性机制

近海海洋连通性包括了水文、生物、地质和地球化学过程,本文主要讨论与生物体最直接相关的、能满足生物体对不同生境和营养需求的关键因素——生物体迁移和营养物质传输。

1.2.1 生物体迁移

生物体在不同生境之间的迁移是生态连通性最直接的体现。海洋植物(如红树林、海草)通常通过繁殖体的传播将散布在不同斑块内同一类型的生境在一定空间范围内形成连通^{[20][41-42]}。海洋动物(如珊瑚礁鱼类)通常由于个体发育需求,不同发育阶段生活史对策的变化,在不同的栖息环境之间迁移过程中形成连通(图1)^[43-46]。通过迁移活动,动物体可以获得不同生活史阶段所需的食物来源^[42]、减低被捕食的风险(如迁移到底护场所)、以及增加浮游幼体的扩布概率和存活几率^[47-48]。较多研究表明,鱼类产卵场和孵育场之间的连通性是种群资源补充的关键因素^[49-51]。仔稚鱼在其不同生命阶段,通过在近岸沿海不同生境,如珊瑚礁、海草床以及红树林内外潮滩和潮沟等不同生境之间迁移,对当地海洋鱼类种群的补充量作出重要的贡献。对加勒比海近海珊瑚礁和红树林连通性的研究表明,红树林为珊瑚礁鱼类的仔稚鱼提供了良好的孵育生境,红树林生境的丧失对珊瑚礁鱼类种群补充有重大的影响^[52]。此外,生物体迁移形成的连通性是集合种群生态动态研究的关键因子,为濒临灭绝的物种提供了重新找到新的生境并进行种群恢复的可能性,同时也增加了物种对环境变化的适应性^[53]。

1.2.2 营养物质传输

营养物质通过物理(水体运动)、化学(碳氮循环)、生物(生物迁移、食物链)的方式运输到不同的生境斑块,增加了生物体在一个斑块内获得多种营养物质的可能性。例如,墨西哥湾的大鳞油鲱(*Brevoortia patronus*)通过洄游可以将5%–10%的初级生产力从河口转移至海湾^[54]。红树林对近岸海域贡献了相当一部分的营养物质^[55],如有机物质可通过蟹类的浮游幼体输出扩散到大洋^[56]。然而,营养物质的生物传输过程十分复杂。在传输的过程中,可能会由于各种阻碍在某个生境中汇集起来,再通过营养循环而成为营养物质的富集区^[20],从而可提供比一个生境斑块更多样化的营养物质,促进生物种群的生长、繁殖以及对环境的适应能力。更重要的是,被运输的营养物质通过食物关系,可对食物网内各营养层级的生物产生影响,从而增加生态系统的稳定性。

综上所述,生物体迁移扩散、营养物质传输以及空间结构的影响会共同对生态系统各个斑块内生态系统结构与功能产生影响。已有研究表明,局部海域群落连通性的程度可以改变本海域物种的丰度和多样性^[35],对维持单个生态系统健康(结构、活力、组织力)具有重要意义。

2 近海海洋生态连通性研究进展

相较于陆地生态连通性的研究,近海海洋生态连通性研究起步较晚,研究较少。从 Web of Science 上的搜索论文发表情况来看(图2(b)),近海海洋连通性研究开始于上世纪90年代中期,且相较于一般生态连通性研究(图2(a)),文章发表数量不到其十分之一。一方面是由于研究难度较大,另一方面也说明了其在未来有很大的研究空间。

接近海海洋生态连通性不同的研究目的与研究对象来分,目前研究的重点主要集中在河口、湿地、红树林、海草床、珊瑚礁等典型的潮间带和近岸海洋生态系统,主要的研究问题有以下四个。

2.1 以研究生物体个体发育为主,探讨连通性与生物资源补充的关系

关于这个问题的研究开展较早,案例也较多,主要集中在具有主动迁移能力的珊瑚礁鱼类中。早期的研究并未指出生态连通性的问题,但其讨论的鱼类流动性的生态作用即是生态连通性问题。如通过研究澳大利亚大堡礁内鱼卵、仔、稚幼鱼对其种群结构的补充作用,其结论证明了稚幼鱼的流动性是影响珊瑚礁内鱼类种群的关键因素^[57]。另外也有诸多学者对特殊生境的产卵育幼场作用以及稚幼鱼在特殊生境内的补充作用进行了相关研究^[58-62]。这些研究结果表明稚幼鱼在其不同生命阶段,通过在近岸沿海不同生境,如珊瑚礁,海

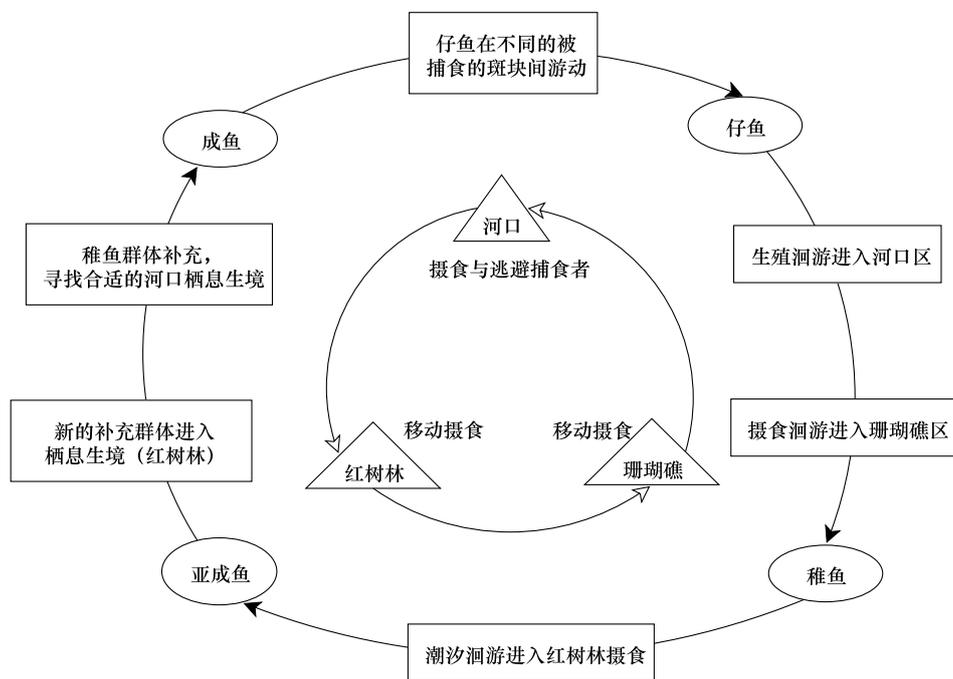


图1 银纹笛鲷 (*Lutjanus argentimaculatus*) 生活史,在个体发育过程中,在不同栖息生境之间迁移产生的生态连通性(仿^[20])

Fig. 1 Life history of *Lutjanus argentimaculatus*, ecological connectivity in different habitats during the development of individual(imitate [20])

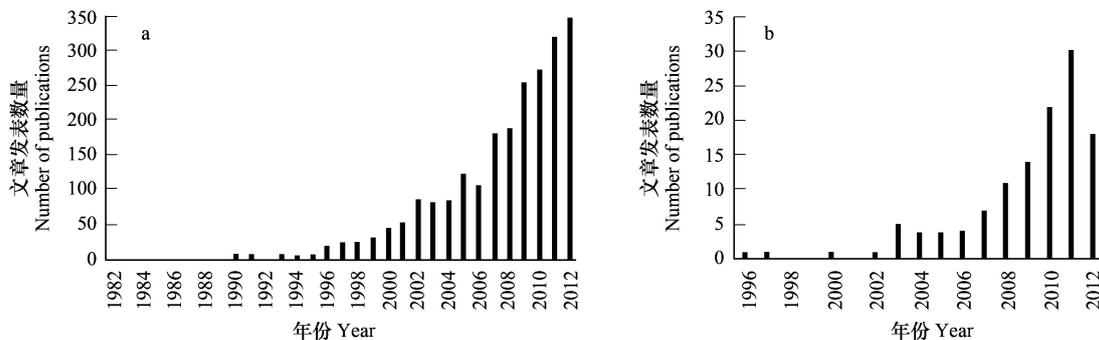


图2(a)(b) 以生态连通性(ecological connectivity)为关键词,历年发表在Web of Science上的文章数量;以近海海洋或海洋生态连通性为关键词,历年发表在Web of Science上的文章数量

Fig. 2(a)(b) Papers published in the Web of Science taken ecological connectivity as key words; Papers published in the Web of Science taken coastal or marine ecosystems connectivity as key words

草床以及红树林内外潮滩和潮沟不同生境之间迁移,对当地海洋鱼类种群具有重要的补充和贡献作用。上世纪90年代中后期,逐渐开始对连通性的概念进行探讨,发现不同的生境类型对成体种群的补充的贡献大小有所区别,河口、湿地等鱼类的产卵和孵育场对种群的补充作用较大。通过对绿蓝唇鱼(*Achoerodus viridis*)幼体生境研究发现,河口海草生境和岩礁生境对成体补充作用都很重要的作用^[63]。对石鲈(*Platichthys bicoloratus*)的幼体和成体生境研究发现,占整个哺育场面积只有6%的河口生境对成体的资源补充量可高达65%,而其他近岸潮间带和浅海区对成体的补充作用相对较小^[50]。同时,幼体生境和成体生境之间距离、生物体迁移通道、斑块完整性均会影响该连通性^[49]。然而现有研究尚未能量化空间构成对这些连通性的影响,仅限于定性的描述,有待进一步研究。

2.2 探讨生态连通性与应对气候变化、种群恢复的关系

气候变化会改变生态连通性;反之,生态连通性的类型也会影响生态系统对气候变化的响应。由于海流、温度对海洋生物分布起着重要的作用,气候变化导致海流和温度的变化可能会改变生态系统连通性^[64]。另

一方面,越来越多的研究表明,增加生态连通性可以增加生态系统弹性,减少气候变化对其影响,有利于种群恢复^[7,65]。然而,大部分的研究仍处于理论研究阶段,由于现场实验调查难度高、耗费大,实验性研究较少,主要集中在珊瑚礁生境。在加勒比珊瑚礁海区研究发现,在珊瑚礁区经历严重的飓风灾害后,靠近红树林生态系统的珊瑚礁,草食性珊瑚礁鱼类较多,由于其摄食大型藻类,使得其生态系统比远离红树林的珊瑚礁更易恢复^[66]。在印度-太平洋莫利亚岛珊瑚礁区也同样发现,由于泻湖和近岸珊瑚礁之间的生态连通性,鹦哥鱼类(草食性)仔稚鱼栖息于附近的泻湖,在珊瑚覆盖率急剧下降后(从40%降到5%),鹦哥鱼类成为礁区优势种群,摄食大型藻类,从而使得珊瑚礁区并没有被大型藻类所覆盖,有利于珊瑚礁的恢复^[67]。全球气候变化是保护海洋生物多样性的主要挑战之一,生态连通性与气候变化、种群恢复的关系的研究有待在不同的空间和时间尺度进行深入研究。

2.3 以研究群落斑块内食物网关系为主,探讨连通性与种群数量与组成的关系

此类研究着眼于食物网关系和空间分布之间的关系,构建复合群落模型^[68-70],通过比较不同生境群落内相同的营养模型来计算其连通性^[71]。有研究发现,红树林/河口、珊瑚礁、海草床/藻类、砂质、近岸珊瑚礁这五类生境之间均存在相同的营养模块;而其中有15种鱼类(包括来自鲷科(Bleniidae)和鹦嘴鱼科(Scaridae)的植食性鱼类,和来自真鲨科(Carcharhinidae)和双髻鲨科(Sphyrnidae)的顶级捕食者)镶嵌在75%以上的营养模块中。这些高度连通性的鱼类在更大的空间结构中连接了营养模块,证实了海洋生态系统中存在一个具有紧密连接性的空间结构^[72]。此外,经验研究表明不同生境之间的迁移和地方种群的相互作用是集种群结构^[73-75]以及地方和区域性物种多样性形成的关键因素^[76]。但此类研究的主要目的是探讨空间分布、食物网关系及其相互作用对群落动态的影响,并没有重点关注生境群落内结构与功能连通性。但事实上,笔者认为通过食物网来研究生态连通性是一种很好的工具与手段,值得进一步推广应用。

2.4 以生态连通性为主要指标,为生态系统管理服务

国际上,越来越多的声音提出生态连通性是保护生物多样性的一个重要指标,是实现生态系统管理的一个重要工具^[14,77-80]。然而,由于生态连通性的复杂性,真正将这一指标量化并应用于实际保护管理规划工作中的并不多。研究人员通过识别四个重要筛选法则,对加勒比海区珊瑚礁和红树林斑块的生态连通性重要性进行排序,选出优先需要保护的斑块;这四个法则分别是:红树林斑块作为珊瑚礁鱼类育苗场的重要性,单个斑块珊瑚礁与红树林的连通性,红树林斑块关键连通性,红树林修复的优先斑块^[52]。有研究者提出将生态连通性转化为狭义相互性、广义相互性、限制性连通性和广泛连通性四个指标,可广泛应用于陆地河流与海洋、陆地与河流、陆地与海洋之间连通性的量化^[37]。然而在实际应用过程中,会存在很多问题。如如何划定斑块、如何量化指标、以及如何验证其有效性等,需要长期深入的研究来完善这些理论与方法,从而能真正有效应用于生态系统管理。

3 近海海洋生态连通性研究方法

3.1 空间和时间尺度的选择

划定研究区域和合适的空间与时间尺度是进行连通性研究的第一步。不同的空间尺度(粒度、斑块、景观)、主题尺度(斑块区分程度)的划定会影响整个研究过程以及研究结果的表达^[40,81-82]。例如,物种丰度和组成的计算结果会随着空间和主题尺度的变化而变化;近海海洋生态系统(如珊瑚礁生态系统)的斑块特征对不同的主题尺度具有较强的敏感性,砂质斑块、珊瑚礁斑块的量化结果会随着不同主题尺度的选择有较大的变化^[83]。大部分空间尺度的调查采用以陆地生态系统为主的卫星图片^[84],时间尺度则可根据不同的研究目的而确定。

3.2 结构连通性分析

结构连通性的分析主要依托于景观生态学的理论基础^[85]。连通性模型可分为线连通性、点连通性、网连通性和斑块连通性模型。在近海海洋生态连通性的研究中,主要应用的是斑块连通性,可定义为斑块中动物

迁徙或植物传播运动的平均效率^[86]。结构连通性应用于近海海洋空间范围内较少^[39-40,78],主要是由于调查难度较大,所需的技术条件较高,但随着我国“数字海洋”信息基础管理项目的推广,3S 技术在海洋管理中得到广泛应用^[87-88],逐渐开始具备调查近海海洋结构连通性的条件。

3.3 生物分布调查

以调查生态连通性为目的的生物分布调查方法一般包括三类:现场观测、标记和遥感勘测。

现场观测是传统的最直接的生物分布调查方法。如珊瑚礁鱼类分布和组成的调查可以通过潜水观测来进行数据采集和分析。通过观测,可以为功能连通性的存在提供直观的证据,如一个生境发现某种鱼类的子稚鱼分布,而在另一个生境观测到成鱼的分布,则可以证明这两个生境之间连通性的存在。然而观测得到的数据一般只能在物种水平进行分析,较难在个体水平进行分析。

传统的生物标记方法是通过捕捞—标记—回捕的方法进行调查,可以通过在不同的生境捕捞到同一标记的鱼类而证明其功能连通性。然而,这种方法十分耗时,常常会由于生物迁移过程中受意外因素(如商业捕捞)影响而观测不到连通性;且并不适用于个体较小的生物体,如子稚鱼。目前,采用较多的是运用同位素和元素指纹对生物体的自然标记进行分析^[42,49,89-90]。这些自然标记包括头足类和腹足类的耳石、珊瑚骨骼、贝壳、海象的牙齿以及鱼类的耳石、鳞片和脊椎。通过不同生境同一生物的同位素和元素指纹的分析,可以从空间上和时间上分析生物体的生活史和栖息环境的变迁,从而分析生物体在个体发育和环境变迁的过程中,不同生境之间的连通性,如研究最多的幼体的栖息生境对成体的补充作用。

利用遥感技术监测生物体分布和移动状况是目前研究连通性最为成熟的方法,其中较常用的监测方法是水声遥测^[91-92]。通过遥感技术监测鱼类种群的分布和移动状况,实时绘制种群移动图片,可获得丰富而准确的信息。然而这类方法前期仪器设备花费较高,维护成本也十分高昂,国内应用较少。

因此,从可操作性和成本控制方面考虑,可通过现场观测和标记法结合的方法对生物体移动和分布进行调查。

3.4 功能连通性分析

功能连通性分析即针对不同的研究问题,对空间内的生物体信息与结构连通性信息进行整合,可构建不同的模型^[5,52,78,93-95],综合分析得出研究结论(图 3)。

4 研究展望

国内关于近海海洋生态连通性的研究尚处于起步阶段,无论是关于结构连通性(景观连通性)的研究^[96-97],还是功能连通性的研究都较少^[98-100],目前还未见系统的耦合研究。然而,基于前文的综述,可以发现连通性的问题是生物学和空间生态学中十分重要的研究课题,具有重要的研究意义。

我国海岸线从北至南穿过温带、亚热带和热带三个气候带,覆盖黄海、东海、黑潮流域、南中国海大海洋生态系统,拥有丰富的近海海洋生态系统类型,包括河口、湿地、红树林、珊瑚礁等典型的近海海洋生境,是生态系统连通性研究的热点区域。基于国内外目前的研究进展,笔者认为,国内开展近海海洋连通性的研究可以集中在以下几个方面。

(1) 研究生物体(尤其是鱼类)个体发育过程中的生境迁移,在研究过程中注意空间格局(结构连通性)的变化对生境迁移的影响。笔者分析研究了中国海洋鱼类生活习性相关的诸多专著和论文,筛选出在个体发

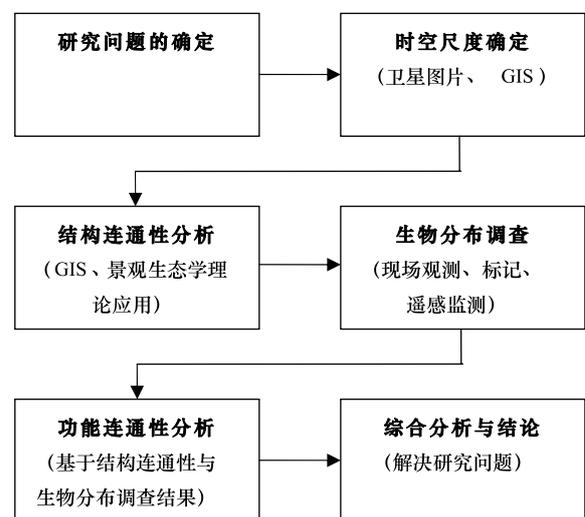


图 3 近海海洋生态连通性调查与研究方法流程图
Fig. 3 Flowchart of coastal ecosystem connectivity survey and research

育过程中生活习性发生改变或可栖息于多种生境的鱼类,可作为连通性研究的备选物种(表2)。

表2 中国近海海洋生态连通性研究备选物种建议名录

Table 2 The suggested species could be used in China's coastal ecological connectivity studies

鱼类种名 Species	幼体栖息生境 Habits for juvenile	成体栖息生境 Habitats for adults
银纹笛鲷 <i>Lutjanus argentimaculatus</i>	河口或河川下游	礁区,多成群在珊瑚礁外围
隆背笛鲷 <i>Lutjanus gibbus</i>	海草床或浅水域礁砂混合区	较深的泻湖或面海的礁区
短吻鼻鱼 <i>Naso brevirostris</i>	港湾浅水域	礁区水层
背斑盔鱼 <i>Coris dorsomacula</i>	海草床	礁区水层
黄足笛鲷 <i>Lutjanus fulvus</i>	红树林、河口或河流下游区	珊瑚礁或泻湖区
双斑尖唇鱼 <i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	海草、大型藻类或软珊瑚被覆的石块或礁岩区	
截尾鲛 <i>Ellochelone vaigiensis</i>	沿岸砂泥底海域,河口区或红树林等半淡咸水海域	
圆口海鲱鲤 <i>Parupeneus cyclostomus</i>	沿岸珊瑚礁、泻湖、内湾的沙质海底或海草床	

(2)调查分析河口、红树林和海草床生态系统中的鱼卵仔稚幼鱼分布规律,结合近海生物资源的时空变化,研究连通性对生物资源的补充作用。

(3)研究相邻海洋保护区之间的生态联系,包括水动力模式、营养物质传输模式、生物体幼体扩散模式和成体洄游模式等,建设有弹性的海洋保护区网络。

(4)将生态连通性纳入生态系统完整性的研究中,开展应对气候变化、增强生态系统活力与弹性等功能的实验性研究。

(5)将生态连通性纳入海洋生态系统管理研究。可在保护区选划、生态红线划定、生态系统管理等工作积极考虑生态连通性,为生物多样性保护管理工作提供有益的参考依据。

需要注意的是,随着人类活动影响的加剧,原有的连通性并不单单只是被人为的减少或隔断,也有可能是本来不连通的被人为连通了(例如退田还海、建人工泄湖等),在连通性增加的同时,也可能导致外来物种入侵或生态系统趋同等负面影响。因此,对生态连通性一般情况下应尽量尊重自然、顺应自然和保护自然,做到“优化”而不是“恶化”生态系统连通性。

参考文献 (References):

- [1] Fahrig L, Merriam G. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 1985, 66(6): 1762-1768.
- [2] Adler F R, Nuernberger B. Persistence in patchy irregular landscapes. *Theoretical Population Biology*, 1994, 45(1): 41-75.
- [3] Hanski I. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 1999, 87(2): 209-219.
- [4] Bowne D R, Bowers M A. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology*, 2004, 19(1): 1-20.
- [5] Calabrese J M, Fagan W F. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(10): 529-536.
- [6] Kindlmann P, Burel F. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, 2008, 23: 879-890.
- [7] Krosby M, Tewksbury J, Haddad N M, Hoekstra J. Ecological connectivity for a changing climate. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 2010, 24(6): 1686-1689.
- [8] Walzer C, Kowalczyk C, Alexander J M, Baur B, Bogliani G, Brun J J, Füreder L, Guth M O, Haller R, Holderegger R, Kohler Y, Kueffer C, Righetti A, Spaar R, Sutherland W J, Ullrich-Schneider A, Vanpeene-Bruhier S N, Scheurer T. The 50 most important questions relating to the maintenance and restoration of an ecological continuum in the European Alps. *PLoS One*, 2013, 8(1): e53139.
- [9] Short F T, Wyllie-Echeverria S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, 1996, 23(1): 17-27.
- [10] Hughes T P, Baird A H, Bellwood D R, Card M, Connolly S R, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson J B C, Kleypas J, Lough J M, Marshall P, Nyström M, Palumbi S R, Pandolfi J M, Rosen B, Roughgarden J. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 2003, 301(5635): 929-933.
- [11] Wilkinson C. Status of coral reefs of the World. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 2004.
- [12] Valiela I, Bowen J L, York J K. Mangrove forests: one of the world's threatened major tropical environments. *BioScience*, 2001, 51(10): 807-815.

- [13] Hogarth P. The Biology of Mangroves and Seagrasses (The Biology of Habitats Series). Oxford University Press, Oxford, 2001
- [14] Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Global Biodiversity Outlook 3. Montréal, 2010.
- [15] Australian Government. Australia's Fourth National Report to the United Nations Convention on Biological Diversity, 2009. <https://www.cbd.int/doc/world/au/au-nr-04-en.pdf>
- [16] Canadian Government. Canada's Fourth National Report to the United Nations Convention on Biological Diversity, 2009. <http://www.cbd.int/doc/world/ca/ca-nr-04-en.pdf>
- [17] Japanese Government. Japan's Fourth National Report to the United Nations Convention on Biological Diversity, 2009. <https://www.cbd.int/doc/world/jp/jp-nr-04-en.pdf>
- [18] 环境保护部. 中国履行《生物多样性公约》第四次国家报告. 北京: 中国环境科学出版社, 2009..
- [19] Ogden J C. Ecosystem interactions in the tropical coastal seascape // Birkeland C. Life and Death of Coral Reefs. New York: Chapman & Hall, 1997: 288-297.
- [20] Sheaves M. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. Marine Ecology Progress Series, 2009, 391: 107-115.
- [21] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos, 1993, 68(3): 571-573.
- [22] Tischendorf L, Fahrig L. On the usage and measurement of landscape connectivity. Oikos, 2000, 90(1): 7-19.
- [23] Wiens J A, Van Horne B, Noon B R. Landscape structure and multi-scale management // Liu J G, Taylor W W (ed). Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [24] Green D G. Connectivity and complexity in landscapes and ecosystems. Pacific Conservation Biology, 1994, 1: 194-200.
- [25] With K A, Crist T O. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. Ecology, 1995, 76(8): 2446-2459.
- [26] Collinge S K. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. Ecology, 2002, 81(8): 2211-2226.
- [27] Girvetz E H, Greco S E. How to define a patch: a spatial model for hierarchically delineating organism-specific habitat patches. Landscape Ecology, 2002, 22(8): 1131-1142.
- [28] Doak D F, Marino P C, Kareiva P M. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. Theoretical Population Biology, 1992, 41(3): 315-336.
- [29] Gustafson E J, Gardner R H. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. Ecology, 1996, 77(1): 94-107.
- [30] Ruckelshaus M, Hartway C, Kareiva P. Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. Conservation Biology, 1997, 11(6): 1298-1306.
- [31] Pither J, Taylor P D. An experimental assessment of landscape connectivity. Oikos, 1998, 83(1): 166-174.
- [32] Sweeney S, Jurek M, Bednar M. Using place names to interpret former floodplain connectivity in the Morava River, Czech Republic. Landscape Ecology, 2007, 22(7): 1007-1018.
- [33] Fagan W F, Calabrese J M. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements // Crooks K R, Sanjayan M. Connectivity Conservation. Conservation Biology 14. Cambridge: Cambridge University Press, New York 2006.
- [34] Nagelkerken I. Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2009: 457-492.
- [35] Grober-Dunsmore R, Pittman S J, Caldwell C, Kendall M S, Frazer T K. A landscape ecology approach for the study of ecological connectivity across tropical marine seascapes // Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems. Netherlands: Springer, 2009: 493-530.
- [36] Nagelkerken I. Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2009: 1-6.
- [37] Beger M, Grantham H S, Pressey R L, Wilson K A, Peterson E L, Dorfman D, Mumby P J, Lourival R, Brumbaugh D R, Possingham H P. Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. Biological Conservation, 2010, 143(3): 565-575.
- [38] Borthagaray A I, Brazeiro A, Giménez L. Connectivity and patch area in a coastal marine landscape: Disentangling their influence on local species richness and composition. Austral Ecology, 2009, 34(6): 641-652.
- [39] Pittman S J, McAlpine C A. Movements of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application // Southward A J, Tyler P A, Young C M, Fuiman L A. Advances in Marine Biology. London: Academic Press, 2003: 205-294.
- [40] Pittman S J, Caldwell C, Hile S D, Monaco M E. Using seascape types to explain the spatial patterns of fish in the mangroves of SW Puerto Rico. Marine Ecology Progress Series, 2007, 348: 273-284.
- [41] Drexler J Z. Maximum longevity of *Rhizophora apiculata* and *R. mucronata* propagules. Pacific Science, 2001, 55(1): 17-22.
- [42] Berkström C, Jörgensen T L, Hellström M. Ecological connectivity and niche differentiation between two closely related fish species in the mangrove-seagrass-coral reef continuum. Marine Ecology Progress Series, 2013, 477: 201-215.
- [43] Parrish J D. Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. Marine Ecology Progress Series, 1989, 58: 143-160.
- [44] Law B S, Dickman C R. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: Implications for conservation and management. Biodiversity and Conservation, 1998, 7(3): 323-333.

- [45] Nagelkerken I, van der Velde G, Gorissen M W, Meijer G J, Van 't hof T, Den Hartog C. Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2000, 51(1): 31-44.
- [46] Hiddink J G. Modelling the adaptive value of intertidal migration and nursery use in the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 252: 173-185.
- [47] Shulman M J. Recruitment of coral reef fishes: effects of distribution of predators and shelter. *Ecology*, 1985, 66(3): 1056-1066.
- [48] Laegdsgaard P, Johnson C. Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, 257(2): 229-253.
- [49] Gillanders B M. Using elemental chemistry of fish otoliths to determine connectivity between estuarine and coastal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 64(1): 47-57.
- [50] Yamashita Y, Otake T, Yamada H. Relative contributions from exposed inshore and estuarine nursery grounds to the recruitment of stone flounder, *Platichthys bicoloratus*, estimated using otolith Sr: Ca ratios. *Fisheries Oceanography*, 2000, 9(4): 316-327.
- [51] Forrester G E, Swearer S E. Trace elements in otoliths indicate the use of open-coast versus bay nursery habitats by juvenile California halibut. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 241: 201-213.
- [52] Mumby P J. Connectivity of reef fish between mangroves and coral reefs: Algorithms for the design of marine reserves at seascape scales. *Biological Conservation*, 2006, 128(2): 215-222.
- [53] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 396(6706): 41-49.
- [54] Deegan L A. Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(1): 74-79.
- [55] Dittmar T, Lara R J. Do mangroves rather than rivers provide nutrients to coastal environments south of the Amazon River? Evidence from long-term flux measurements. *Marine Ecology, Progress Series*, 2001, 213: 67-77.
- [56] Schwamborn R, Ekau W, Pinto A S, Silva T A, Saint-Paul U. The contribution of estuarine decapod larvae to marine zooplankton communities in North-East Brazil. *Archive of Fishery and Marine Research*, 1999, 47(2-3): 167-182.
- [57] Williams D McB, Wolanski E, Andrews J C. Transport mechanisms and the potential movement of planktonic larvae in the central region of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1984, 3(4): 229-236.
- [58] Sweatman H P A. The influence of adults of some coral reef fishes on larval recruitment. *Ecological Monographs*, 1985, 55(4): 469-485.
- [59] Roughgarden J, Gaines S, Possingham H. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 1988, 241(4872): 1460-1466.
- [60] Hughes T P. Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems; a case study. *Ecology*, 1990, 71(1): 12-20.
- [61] Doherty P, Fowler T. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science*, 1994, 263(5149): 935-939.
- [62] Lewis A R. Recruitment and post-recruit immigration affect the local population size of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 1997, 16(3): 139-149.
- [63] Gillanders B M, Kingsford M J. Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine 'nursery' habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 201: 273-286.
- [64] Munday P L, Jones G P, Pratchett M S, Williams A J. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries*, 2008, 9(3): 261-285.
- [65] Bernhardt J R, Leslie H M. Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 2013, 5: 371-392.
- [66] Mumby P J, Hastings A. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(3): 854-862.
- [67] Adam T C, Schmitt R J, Holbrook S J, Brooks A J, Edmunds P J, Carpenter R C, Bernardi G. Herbivory, connectivity, and ecosystem resilience: response of a coral reef to a large-scale perturbation. *PloS One*, 2011, 6: e23717.
- [68] Wilson D S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 1992, 73(6): 1984-2000.
- [69] Thompson J N. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *American Naturalist*, 1999, 153(S5): S1-S14.
- [70] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 1994, 75(1): 2-16.
- [71] Belgrano A. *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach*. Oxford: Oxford University Press, 2005.
- [72] Melian C J, Bascompte J. Food web cohesion. *Ecology*, 2004, 85(2): 352-358.
- [73] Cottenie K, Michels E, Nuytten N, De Meester L. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 2003, 84(4): 991-1000.
- [74] Kneitel J M, Miller T E. Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *American Naturalist*, 2003, 162(2): 165-171.
- [75] Cottenie K, De Meester L. Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology*, 2004, 85(1): 114-119.

- [76] Mouquet N, Loreau M. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist*, 2003, 162(5): 544-557.
- [77] Stoms D M, Davis F W, Andelman S J, Carr M H, Gaines S D, Halpern B S, Hoenicke R, Leibowitz S G, Leydecker A, Madin E M P, Tallis H, Warner R R. Integrated coastal reserve planning: making the land-sea connection. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2005, 3(8): 429-436.
- [78] Meynecke J O, Lee S Y, Duke N C. Linking spatial metrics and fish catch reveals the importance of coastal wetland connectivity to inshore fisheries in Queensland, Australia. *Biological Conservation*, 2008, 141(4): 981-996.
- [79] Tallis H, Ferdaña Z, Gray E. Linking terrestrial and marine conservation planning and threats analysis. *Conservation Biology*, 2008, 22(1): 120-130.
- [80] Lagabriele E, Rouget M, Payet K, Wistebarr N, Durieux L, Baret S, Lombard A, Strasberg D. Identifying and mapping biodiversity processes for conservation planning in islands: a case study in Reunion Island(Western Indian Ocean). *Biological Conservation*, 2009, 142(7): 1523-1535.
- [81] Grober-Dunsmore R, Frazer T K, Lindberg W J, Beets J. Reef fish and habitat relationships in a Caribbean seascape: the importance of reef context. *Coral Reefs*, 2007, 26(1): 201-216.
- [82] Grober-Dunsmore R, Frazer T K, Beets J P, Lindberg W J, Zwick P, Funicelli N A. Influence of landscape structure on reef fish assemblages. *Landscape Ecology*, 2008, 23(1): 37-53.
- [83] Kendall M S, Miller T. The influence of thematic and spatial resolution on maps of a coral reef ecosystem. *Marine Geodesy*, 2008, 31(2): 75-102.
- [84] Saura S. Effects of remote sensor spatial resolution and data aggregation on selected fragmentation indices. *Landscape Ecology*, 2004, 19(2): 197-209.
- [85] Forman R T T. *Land mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [86] 岳天祥, 叶庆华. 景观连通性模型及其应用. *地理学报*, 2002, 57(1): 67-75.
- [87] 王兴涛, 翟世奎. 地理信息系统的发展及其在海洋领域中的应用. *海洋地质与第四纪地质*, 2003, 23(2): 123-127.
- [88] 郑宗生, 周云轩, 田波, 姜晓轶, 刘志国. 基于数字海图及遥感的近 60 年崇明东滩湿地演变分析. *国土资源遥感*, 2013, 25(1): 130-136.
- [89] Thorrold S R, Jones C M, Swart P K, Targett T E. Accurate classification of juvenile weakfish *Cynoscion regalis* to estuarine nursery areas based on chemical signatures in otoliths. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 173: 253-265.
- [90] DiBacco C, Levin L A. Development and application of elemental fingerprinting to track the dispersal of marine invertebrate larvae. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45(4): 871-880.
- [91] Holland K N, Peterson J D, Lowe C G, Wetherbee B M. Movements, distribution and growth rates of the white goatfish *Mulloidides flavolineatus* in a fisheries conservation zone. *Bulletin of Marine Science*, 1993, 52: 982-992.
- [92] Starr R M, Sala E, Ballesteros E, Zabala M. Spatial dynamics of the Nassau grouper *Epinephelus striatus* in a Caribbean atoll. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 343: 239-249.
- [93] Herzka S Z. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 64(1): 58-69.
- [94] Nikolakaki P. A GIS site-selection process for habitat creation: estimating connectivity of habitat patches. *Landscape and Urban Planning*, 2004, 68(1): 77-94.
- [95] Parker K, Head L, Chisholm L A, Feneley N. A conceptual model of ecological connectivity in the Shellharbour Local Government Area, New South Wales, Australia. *Landscape and Urban Planning*, 2008, 86(1): 47-59.
- [96] 黄宁, 杨绵海, 林志兰, 杨德伟, 黄云凤. 厦门市海岸带景观格局变化及其对生态安全的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(12): 3193-3202.
- [97] 章牧. 海岸带湿地研究中 GIS 应用的若干问题思考. *地球信息科学*, 2000, 2(4): 51-55.
- [98] 胡芬. 2003 年春季东海区浮性鱼卵和仔稚鱼种类组成及数量分布. *海洋渔业*, 2004, 26(2): 79-85.
- [99] 韩璐, 戴小杰, 杨红, 焦俊鹏. 长江河口区仔稚鱼资源现状的调查. *安徽农业科学*, 2009, 37(13): 6023-6026.
- [100] 刘超, 胡文佳, 陈明茹, 杨圣云. 山口红树林区稚幼鱼多样性及其对渔业资源的补充作用. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2013, 52(2): 273-280.