

DOI: 10.5846/stxb202204110943

刘吉平, 赵月兰. 湿地生物连通性影响因素及测度方法研究进展. 生态学报, 2023, 43(15): 6475-6485.

Liu J P, Zhao Y L. Research progress on influencing factors and measurement methods of wetland biological connectivity. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6475-6485.

## 湿地生物连通性影响因素及测度方法研究进展

刘吉平\*, 赵月兰

吉林师范大学旅游与地理科学学院, 四平 136000

**摘要:** 湿地是地球上最多样化和最具生产力的生态系统之一, 但近年来由于人类活动的频繁干扰, 自然环境以前所未有的速度变化, 两者的协同作用导致湿地呈现破碎化趋势。湿地的退化、转化使得湿地生物连通性减弱。良好的湿地生物连通性有利于湿地生态系统服务功能的维持、生物多样性的保护以及生物对气候变化适应水平的提高。因此理解、评估和保护生物连通性对于湿地生态系统而言至关重要。综述了湿地生物连通性的定义、总结了生物连通发生与变化的四个相互作用因子, 从结构连通性、功能连通性两个测定角度, 论述动物、植物和微生物三类研究对象生物连通性的测度方法, 最后从湿地生物连通的时空尺度, 连通与物质循环的耦合关系, 湿地生物连通性评估分析模型改进角度提出了未来的研究方向, 从而确保湿地生物连通网络的完整有效。可为湿地生物多样性、湿地保护和管理提供新的思路。

**关键词:** 湿地生物连通性; 结构连通性; 功能连通性; 生物多样性; 测度方法

## Research progress on influencing factors and measurement methods of wetland biological connectivity

LIU Jiping\*, ZHAO Yuelan

School of Tourism and Geographical Sciences, Jilin Normal University, Siping 136000, China

**Abstract:** Wetlands are among the most diverse and productive ecosystems on earth. However, in recent years, the natural environment has been changing at an unprecedented rate due to frequent disturbances from human activities, and the synergistic effect of both has led to a trend of fragmentation of wetlands. The degradation and transformation of wetlands have resulted in the weakening of wetland biological connectivity. Good wetland biological connectivity is beneficial to the maintenance of wetland ecosystem services, the conservation of biological diversity and the improvement of biological adaptation to climate change. Therefore, understanding, evaluating and protecting bioconnectivity is crucial for wetland ecosystems. This paper reviews the definition of wetland biological connectivity, summarizes four interaction factors of the occurrence and change of biological connectivity, including natural factors (the most direct factor is hydrological conditions), the spatial pattern of wetland landscape, biological factors (such as foraging, reproduction and refuge) and human activities. From the perspectives of structural connectivity and functional connectivity, we discuss the measurement methods of biological connectivity of animals, plants and microorganisms, and suggest that with the development of technology and the improvement of theory, modeling and genetics-based research methods will play a great potential in wetland biological connectivity analysis in the future. Finally, the problems of wetland bioconnectivity research are presented: (1) The non-uniformity of the definition of wetland bioconnectivity makes the research tend to ignore the temporal and spatial scales, resulting in differences in the scale of research. (2) The factors that contribute to connectivity

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2022YFF1300900, 2019YFC0409105); 国家自然科学基金项目(42271125)

**收稿日期:** 2022-04-11; **采用日期:** 2022-12-02

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujpjl@163.com

can not only act directly on organisms themselves, but also indirectly change biological connectivity by altering wetland material cycles, but the current research on the coupling of wetland biological connectivity and material cycles is not deep enough. (3) The wetland bioconnection metric model is not sufficiently considered at the biological level and lacks data validation. Future perspectives are proposed to address the problems: (1) to consider spatial and temporal scales when conducting wetland bioconnectivity identification and conservation, (2) to study the ways in which biologically based nutrients are incorporated into wetland material cycles in the form of interdisciplinary cooperation, and to strengthen research on the coupling mechanism between wetland bioconnectivity and wetland material cycles, (3) to develop ecologically meaningful predictive models and to do more comparative studies to ensure the usefulness of analytical models for wetland bioconnectivity assessment, thus ensuring the integrity and effectiveness of wetland bioconnectivity networks. It can provide new ideas for wetland biodiversity, wetland conservation and management.

**Key Words:** wetland biological connectivity; structural connectivity; functional connectivity; biological diversity; measurement methods

湿地作为全球三大生态系统之一,不仅具有涵养水源、调节气候、净化水质、蓄洪抗灾、保护生物多样性等多种生态功能<sup>[1]</sup>,而且是人类重要的生存场所,被誉为“地球之肾”“物种的基因库”<sup>[2]</sup>。湿地兼有水生和陆生两种景观,生境复杂、空间异质性高的特点使得湿地的生物资源异常丰富,生物在斑块之间的连通性被认为是决定基因流动、集合种群动态、遗传拯救<sup>[3]</sup>、种子传播、生物入侵、种群持久性、以及生物多样性维护<sup>[4]</sup>等一系列生态现象的关键因素,但是这种联系会因为人类活动增强或者减弱,因此研究生物连通性有利于湿地安全网络格局的设计和维护,对湿地生态系统的稳定至关重要。

2017年中国共产党第十九次全国代表大会报告中提出建设生态廊道,2020年世界自然保护联盟(IUCN)公布了史上首个连通性保护全球指南,说明连通性建设在全球范围内受到越来越多的关注,通过修复受损的连通性来改善和提升全球或区域生态系统是当前的研究热点,但大部分研究集中在景观连通性和水文连通性上,而国际上对于生物连通也侧重于海洋连通和线性基础设施建设对连通性的影响方面,所以尽管近年来生物连通性研究广受关注,但是关于湿地这一生态系统却还有很大的增长空间。本文在湿地生物连通性概念、影响因素、测度方法综述的基础上,找出存在的问题,提出了未来的研究趋势,为湿地保护和管理提出研究方向。

## 1 湿地生物连通性的概念

连通性原是拓扑学的一个基础概念,引入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<sup>[5]</sup>。它可以描述生境内部和生境之间的距离及景观特征如何与物种扩散和生活史特征相互作用,从而影响移动、基因流或物种动态<sup>[6]</sup>。Cohen等人认为连通性指的是物质、能量、生物体在景观要素之间和跨景观尺度下的交换模式<sup>[7]</sup>,Taylor等人认为连通性是景观促进或者阻碍资源斑块间移动能力的一种描述性特征<sup>[8]</sup>。因此,在当前趋于破碎化的景观中,连通性是一个种群生存的关键属性<sup>[9]</sup>。关于生物连通性没有统一的定义,Amezaga等人认为生物连接指的是湿地中生物群的移动<sup>[10]</sup>,Taylor等人认为生物连通是在应对景观结构变化所引起的促进或阻碍作用下,生物在资源斑块之间移动的程度<sup>[8]</sup>。Schofield等人认为生物连通性是多个物种通过多种途径、跨越多种生境类型、利用异质性生态系统出现的全部资源的累积效应<sup>[11]</sup>。近年来关于生物连通性和湿地生物连通性的论文数量都呈现增长趋势(图1和图2)。

笔者认为,湿地生物连通性是在一定的时空尺度上,受到生存基本需求和外在因素的驱动,生物在天然或人工形成的湿地之间以及湿地与周围陆生生境之间,利用现有的生态资源,在具有空间关联的景观格局上产生主动或者被动(依靠某种载体)的有效扩散,从而对生物迁移与聚集区域产生某种影响。该定义涉及种群遗传学、扩散生态学、空间生态学、保护生物学等多学科以及生态扩散、遗传扩散等多个概念的交叉融合。自

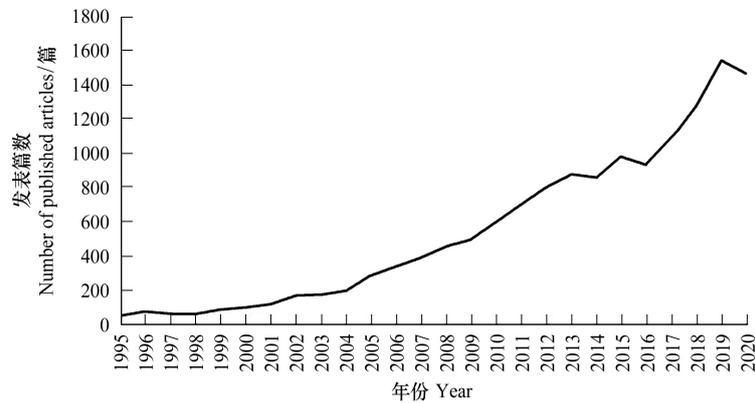


图1 基于 web of science 数据库的生物连通性研究发文量(1995—2020)

Fig.1 The number of published papers on biological connectivity based on web of science database (1995—2020)

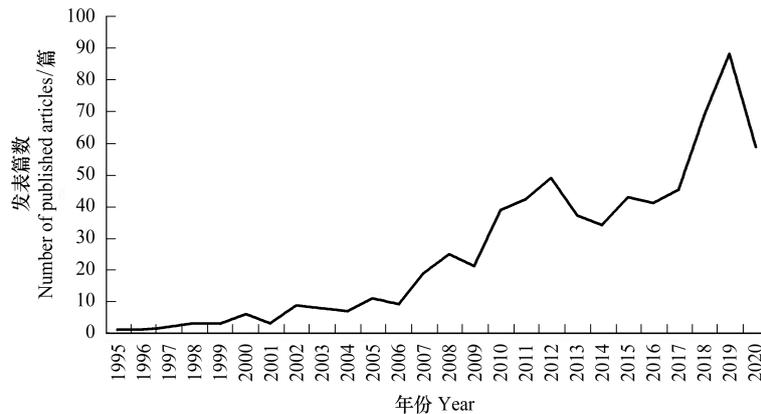


图2 基于 web of science 数据库的湿地生物连通性研究发文量(1995—2020)

Fig.2 The number of published papers on wetland biological connectivity based on web of science database (1995—2020)

连通性概念被提出后,渐渐发展成结构连通和功能连通两部分,至今仍被大多数学者所认同<sup>[12]</sup>。而湿地生物连通也是景观结构和生物响应共同作用的结果,故将其分为结构连通和功能连通<sup>[13-14]</sup>,前者表示湿地景观或者种群的组成和配置,后者是生物根据自身生理需求在湿地之间的实际或者潜在运动。但本文中所提出的定义侧重于生物连通的原因和移动成功与否(即是否实现了生物体或基因流扩散),并没有具体提到生物连通所产生的影响以及生物扩散的复杂过程,有待进一步完善。

## 2 影响湿地生物连通性的因素

### 2.1 自然因素

自然因素主要包括水文、气候以及土壤等,其中水文条件是影响生物连通最直接的因素。对于移动途径有限的两栖类动物或者只依靠水流被动传输的水生植物来说,水支持了生物迁移、扩散等运动,水文连通往往决定着生物的生态格局。而流域内水的移动和存储随气候变化而变化,季风降雨模式是湿地水文连通变化的重要驱动因素<sup>[15]</sup>。湿地暂时性或者季节性干涸使河床可以成为水生植物的种子库或者水生无脊椎动物的卵库<sup>[16]</sup>。除此之外,水文条件也可以通过影响土壤的盐度和含水量等而间接改变植物连通性<sup>[17]</sup>。

### 2.2 湿地景观的空间格局

湿地数量和景观配置是生物连通性的重要环境驱动因素,同一种景观变化可能会造成相反结果。通常情

况下湿地密度高意味着生物移动距离短,生物连通性强<sup>[18]</sup>,这是因为湿地破碎化造成的空间隔离和分散障碍使动物尤其是两栖动物的运动成本增加,对于植物来说,破碎斑块减少了植物种子传播成功的概率,造成植物连通性丧失<sup>[19]</sup>。但也要注意,破碎化形成的孤立湿地可以成为生物迁移的“脚踏石”<sup>[20]</sup>,加之周围的高地起到了迁移走廊、筑巢栖息地和避难所的特殊作用,故孤立湿地又在一定程度上促进了湿地生物连通<sup>[21]</sup>。

### 2.3 生物因子

生物因子对连通性的影响在动物中有最直观的体现。对于动物来说,觅食、交配、筑巢、饲养后代、避难等行为使得各个湿地成为彼此的源和汇<sup>[22]</sup>。一些昆虫或者两栖动物因为复杂的生活史,在不同的生命周期阶段需要特定的生境<sup>[23]</sup>,所以对于那些生境依赖性低的生物可能有着更高层次的连通<sup>[24]</sup>。除此之外,对特定湿地类型的繁殖偏好<sup>[25]</sup>、繁殖经验的丰富与否<sup>[26]</sup>、基于性别的繁殖迁移策略<sup>[27]</sup>、对原繁殖地的忠诚度<sup>[28]</sup>等会使得生物为了自身生存需求不断改变栖息地,产生湿地生物连通。而植物可以利用动物外源性(毛皮附着与分离)和内源性(取食与排泄)的形式进行扩散<sup>[29]</sup>。另外植物群落的组成也会影响动物的连通性程度,如红树林中的食蜜鸟类可将红树林与周边盛产花蜜的栖息地连接起来<sup>[30]</sup>,但生物的杂食程度会影响生物连通性<sup>[24]</sup>。

### 2.4 人类活动

人工修建的如水库、堤坝、道路等这些阻塞性建筑会减少生物连通性<sup>[31]</sup>,而人类通过修建人工运河、渠道等工程对生物进行辅助扩散会增加湿地生物连通性。

湿地生物连通性的影响因子不是单独存在,而是相互作用的。如人类活动和加剧的气候变化会改变水文条件,湿地数量减少或者干旱导致了水鸟的短暂或者长久栖息地消失,改变资源的丰度和分布,而水鸟迁移的路径发生转折对依赖鸟类传播的水生生物的迁移和多样性也产生相应影响<sup>[32]</sup>。

## 3 湿地生物连通性的测度方法

湿地生物连通性有两个维度:结构连通和功能连通。结构连通测量的主要依据是景观斑块或种群的空间结构特征。结构连通性测量相对容易,如 Hanski 连通性指数、基于图论的综合连通度指数 IIC 和连接度概率指数 PC<sup>[33-34]</sup>、景观指数<sup>[35]</sup>等。尽管结构连通指标有时被用于描述生物连通,但结构连通不一定对应于功能连通<sup>[36]</sup>,下文将从动物、植物、微生物的角度来描述功能连通性测度方法。

### 3.1 植物连通性

对于植物来说,植物功能连通性指的是繁殖体(种子和花粉)在景观栖息地斑块之间的有效传播<sup>[36]</sup>,Aavik 等人<sup>[37]</sup>总结了常用于景观尺度上评估植物扩散的方法(表 1),为湿地植物连通性的度量提供了思路。其中直接测量种子或花粉传播非常费力耗时,并且可能严重低估传播的数量以及时空范围,空间显示模型<sup>[38]</sup>和微卫星标记的遗传信息<sup>[34,39]</sup>已被成功应用于评估植物连通性。

表 1 基于景观尺度的植物扩散度量方法

Table 1 Measurement method of plant diffusion based on a landscape scale

理论 Theory	方法 Method
基于生态学 Based on ecology	直接测量:收集、跟踪繁殖体和花粉或其类似物(如荧光染料)
	间接测量(如机械扩散模型)
	精准绘制目标物种的已实现或者潜在分布图
	比较群落的分类或者功能差异
基于遗传学 Based on genetics	种群内的遗传多样性(如利用生态连接网络)
	种群间的遗传距离(如遗传分化 Fst)
	可以评估基因流动和确定第一代移民的分配测试
	遗传聚类方法(基于多位点基因型数据创建遗传群)
	亲缘关系分析(如利用欧几里得距离)

此表在文献[37]基础上进行总结与修改

## 3.2 动物连通性

### 3.2.1 实验研究法

对于动物来说,实际功能连通性是对景观中移动的个体连通性进行度量。实验研究法主要是通过多种方法对不同种类的野生动物个体的运动路径进行跟踪,从而获取描述生物体行为特征的直观数据<sup>[40]</sup>,这些技术对个体运动行为的洞察效果较好,能够直接真实的反映出动物连接度的变化,但是可能受到成本、规模、时间和空间的限制,且这些研究技术本身会因外界环境影响、物种生活史特征或干扰物种的迁移而造成结果偏差<sup>[41]</sup>。对于世代较长、传播速度极低的物种,传统方法并不适用,利用遗传标记测量遗传连通性就提供了新的方法<sup>[42]</sup>。测量湿地动物功能连通的常用方法如表 2 所示。

表 2 测量湿地动物功能连通的实验研究法

Table 2 Experimental research method for measuring wetland animal functional connectivity

方法 Method	具体操作 Specific operation	实验对象 Subjects	参考文献 Reference
遥测技术 Telemetry technology	腿部固定 GPS-GSM 发射器	绿头鸭( <i>Anas platyrhynchos</i> ) 针尾鸭( <i>Anas acuta</i> ) 桂红鸭( <i>Anas cyanoptera</i> )	McDuaie 等 <sup>[43]</sup>
	外壳上用环氧树脂固定微型无线电发射器	佛罗里达苹果螺 ( <i>Pomacea paludosa</i> )	Darby 等 <sup>[44]</sup>
	鱼体内植入无线电发射器	北方黑猪鱼 ( <i>Hypentelium nigricans</i> )	Matheny 等 <sup>[45]</sup>
视觉调查 Visual survey	开车进行横断面调查	欧洲泽龟( <i>Emys orbicularis</i> )	Ficetola 等 <sup>[46]</sup>
	每周地面计数	雪雁( <i>Anser caerulescens</i> ) 细嘴雁( <i>Anser rossii</i> )	Post 等 <sup>[47]</sup>
遥测技术+视觉调查 Telemetry technology and Visual survey	颈上安装无线电发射器,结合地面巢穴调查	美国短吻鳄 ( <i>Alligator mississippiensis</i> )	Subalusky 等 <sup>[48]</sup>
标记-再捕捉+视觉调查 Mark-recapture and Visual survey	彩色腿带,结合巢穴调查	蜗鸢( <i>Rostrhamus sociabilis</i> )	Fletcher 等 <sup>[49]</sup>
标记-再捕捉 Mark-recapture	PIT 标签和脚趾夹的组合	暗斑钝口螈( <i>Ambystoma opacum</i> )	Scott 等 <sup>[50]</sup>
	剪趾法	暗斑钝口螈( <i>Ambystoma opacum</i> ) 鼃钝口螈( <i>Ambystoma talpoideum</i> )	Scott 等 <sup>[51]</sup>
	皮下注射丙烯酸涂料	鱼类	Warren 等 <sup>[52]</sup>
	鳞片裁剪和注射 PIT 标签	水蛇	Seigel 等 <sup>[53]</sup>
	剪趾法	木蛙( <i>Rana sylvatica</i> )	Berven 等 <sup>[54]</sup>
遗传标记 Genetic marker	微卫星分子标记	牟氏水龟( <i>Glyptemys muhlenbergii</i> )	Shoemaker 等 <sup>[55]</sup>
	微卫星分子标记	欧洲泽龟( <i>Emys orbicularis</i> )	Ciofi 等 <sup>[56]</sup>
	微卫星分子标记	欧非肋突螈( <i>Pleurodeles waltl</i> ) 强刃锄足螈( <i>Pelobates cultripes</i> )	Gutiérrez-Rodríguez 等 <sup>[57]</sup>
	微卫星分子标记	蝾螈( <i>Plethodon albagula</i> )	Peterman 等 <sup>[58]</sup>

### 3.2.2 模型研究法

预测动物在区域之间移动路径的模型常用的是基于图论的最小成本路径(LCP)模型和电流模型<sup>[59]</sup>,在此基础上,有些研究使用阻抗核模型,它将 LCP 扩展为多向法,在最大扩散或迁移距离内测量核心网格单元到其他网格单元的功能距离,用来识别景观中核心栖息地、断裂带和走廊<sup>[60]</sup>,另外有研究将资源选择函数(RSF)和最低成本路径分析集成,以便为动物进行走廊规划<sup>[61]</sup>。或利用步长选择函数 SFF 建立阻力面,生成了全新的随机最短路径模型 RSP,通过调整参数  $\theta$  弥补了 LCP 模型和电阻模型之间的差距<sup>[62]</sup>。目前研究中

常用的生物运动路径预测模型如表 3 所示。

表 3 生物运动路径的预测模型

Table 3 Prediction model of biological movement path

方法 Method	描述 Describe	参考文献 Reference
最小成本路径 (LCP) 模型 Least-cost path model	<p>通过将成本值分配给网格单元,生成一条能够最小化原斑块到目标斑块之间成本最低的移动路径,可以包含简单或者复杂的栖息地对运动的影响模型,定量描述较大研究区域内的潜在移动路线。</p> <p>优点:数据结构简单、运算法则快速,结合 GIS 技术可以形成直观的图像。</p> <p>缺点:(1)LCP 模型的假设是移动个体对于整个景观的完全感知且生物确实能够从这些信息中选择最低的路径,这对于大多数尤其是对于长距离分散或者出生后分散的动物来说不太现实,而 LCP 与功能连通性之间的相关性本身与感知范围正相关;</p> <p>(2)虽然 LCP 确定了提供阻力最小路径的运动廊道,但它没有考虑到连接栖息地斑块的多条路径的累积效应;</p> <p>(3)模型对过度泛化高度敏感(即分辨率不能区分高低电阻),导致频繁出现直线廊道。</p>	<p>Sawyer 等<sup>[63]</sup></p> <p>Palmer 等<sup>[64]</sup></p> <p>王森<sup>[65]</sup></p> <p>Koenig 等<sup>[66]</sup></p> <p>McInnis 等<sup>[23]</sup></p>
基于电路理论模型 Based on circuit theory model	<p>模型将随机游走理论与运动生态学结合,在模型中,动物能感知网格景观并作出决定,穿过不同移动成本表面的随机漫步者的运动频率代表着流过电路的电流,生成的电流密度图代表着连通性,可生成多条路径,使预测结果具有生态意义。</p> <p>优点:(1)区别于 LCP,回路理论能够评估多种路径对整体运动流的贡献,减少了随机漫步的影响;</p> <p>(2)可以用来预测景观格局变化对遗传分化的影响,预测基因流的平衡模式;</p> <p>(3)预测概率可识别出重要的连接斑块。</p> <p>缺点:(1)电路理论假设每个像素或者网格单元都是一个种群,所以当在较小的空间尺度上建模离散种群之间的连接性时,该假设不具有现实意义;</p> <p>(2)因为电阻器对电流流动的阻力在各个方向上是相同的,在偏向于一个方向的运动(如在有向图中)模拟中受到了限制,不太适合于识别重复使用的定向迁移走廊。</p>	<p>McRae 等<sup>[4]</sup></p> <p>Bond 等<sup>[67]</sup></p> <p>Zeller 等<sup>[68]</sup></p> <p>Laliberté 等<sup>[59]</sup></p> <p>Phillips 等<sup>[69]</sup></p>
阻抗核模型 Resistant kernels model	<p>是基于物种的分散能力、景观阻力和特定的扩散函数得到景观中任何位置的、实现最低成本移动的密度面(即整个景观对生物的阻力面),而不仅仅是对几个源或目的地斑块进行预测。</p> <p>优点:(1)有效识别景观中核心栖息地,断裂带和潜在移动走廊;</p> <p>(2)可以直接考虑扩散能力的尺度依赖性,以评估不同流通量的物种如何受到景观破碎化的影响;</p> <p>缺点:(1)分析结果很大程度上依赖于精确的分布数据、扩散距离估计以及对相对景观运动阻力的精确映射,但是这些参数存在不确定性;</p> <p>(2)计算量方面比传统方法更大。</p>	<p>Compton 等<sup>[70]</sup></p> <p>Cushman 等<sup>[71]</sup></p> <p>Diniz 等<sup>[72]</sup></p>
基于个体模型 (IBM) 或者智能体模型 (ABM) Individual-based model or agent-based models	<p>模型由主体、环境、事件组成,它并不假设个体对景观和目的地有所了解,个体的移动是由一个与动物物种的生物学特征和行为密切匹配的规则集决定的,包括内部状态(生理和心理)、外部因素(资源、风险)、运动能力和导航能力。</p> <p>优点:ABM 将模型与生物运动过程联系起来,通过修改规则以纳入越来越复杂的行为和景观,来研究动物运动的复杂性。</p> <p>缺点:(1)可用数据不足,运行模型的费用高、时间长;</p> <p>(2)仿真模型结合特定行为所使用的参数(如移动长度、转交、方向等)使其通用性较差,而且多个过程相互作用可能会导致模型过度参数化,真实性降低。</p>	<p>Tang 等<sup>[73]</sup></p> <p>van der Vaart 等<sup>[74]</sup></p> <p>Hunter-Ayad 等<sup>[75]</sup></p>

LCP:最小成本路径 Least-cost path;IBM:基于个体模型 Individual-based model;ABM:智能体模型 Agent-based models

### 3.3 微生物连通性

测量微生物连通性可以通过微生物生态学中的关联网或者共生网络(MENs)反映出来<sup>[76]</sup>,微生物群落发生联系被表述成“生物相互作用”,在这种作用下,微生物网络结构和复杂性发生改变,反映在网络规模、网络连通性、平均连通性、平均聚类系数、平均强度等网络复杂性指标上,还可以有针对性地移除模块来计算微生物网络的稳健性<sup>[77-78]</sup>,另外,Herren 等人用群落“凝聚力”(community cohesion)作为度量微生物群落连接

性的指标<sup>[79]</sup>,陈静潇等人使用磷脂脂肪酸(PLFA)法对比研究微生物群落在湿地的分布特征,来表达微生物随环境的富集现象<sup>[80]</sup>。

#### 4 问题与展望

湿地生物连通性的研究在近些年受到了越来越多的关注,已经取得了一些进展,但很少能够有比较完整单独的阐述,在研究尺度、生物连通与湿地物质循环的耦合性研究以及生物连通测度模型等方面存在一些问题:

(1) 由于湿地生物连通性的定义缺乏一个统一的认知,忽略了生物连通性是基于一定的时间和空间尺度的,造成研究规模的差异。在空间尺度上,不同生物由于运动能力、迁移途径(自主或者通过某种媒介传播和移动)和维持生存所需空间范围等方面存在差异,造成不同类型的生物虽然共享相同或者类似的栖息地却表现出不同的连接模式,从而对景观破碎化表现出区别响应,所以目前湿地恢复措施的有效性对于不同生物来说是有差异的,为未来湿地生物保护工作提出了挑战。在时间尺度上,一年、一代、多代所表现出来的生物连通不同,如植物种子传播后,生物功能连通实现的时间可能需要很长一段时间,甚至需要特定的环境才能打破种子的休眠状态开始生长,但生物连通性的时间动态在生物多样性保护中往往被忽略。衡量生物连通性的能力受到了空间和时间变异性的挑战。

(2) 促使连通发生的因素不仅可以直接作用于生物本身,还可以通过改变湿地物质循环来间接改变生物连通,但目前关于湿地生物连通与物质循环的耦合性研究不够深入。自然条件、人类活动等外在因素会显著影响着湿地营养元素循环和生态过程,从而影响湿地生境质量,改变生物连通概率。而湿地生物作为载体,连通往往会伴随着大量的营养物质转移和集聚,连通减弱可能会带来栖息地营养负荷增加的问题,高密度的连通又会超过湿地营养的承载力。故生物连通与湿地物质循环的耦合性基础研究应该作为研究重点,为湿地进行生物连通规划和管理提供理论依据。但是近年来研究论文数量较少。另外此项研究中涉及到生物学、植物科学等知识,如在研究以生物内部运输为主的迁移时要考虑生物的饮食习惯、植物在生物消化系统的存活概率、生物杂食性和栖息地异质性形成的复杂食物网等,这些多学科的交叉都为研究增加了难度。

(3) 湿地生物连通度量模型在生物层面考虑不足,且缺乏数据验证。湿地生物连通度量的目的是生物多样性保护,模型预测法因为省时省力备受青睐。这些模型大部分依赖阻力面,但阻力面参数化通常根据专家意见或文献综述,在任意尺度分配阻力值,主观性较强,有研究者建议使用栖息地适宜性模型来解决这一问题,但存在物种发生数据不能解释个体的行为模式,以及栖息地使用模式和扩散运动之间不一定存在对应关系的问题。所以虽然连通性建模具有广泛的应用前景,但是使用不同的模型可能会产生各种相互矛盾的结果,加之这些模型很少使用独立的经验数据进行结果验证。这些现象导致研究者或者管理者对其用于认识生物连通并进行生物保护时提出了质疑和担忧。

针对上述问题,笔者认为未来湿地生物连通性研究应该注意:

(1) 针对湿地生物连通保护要考虑时空动态因素。对于空间尺度,现实保护工作中需要综合考虑生物的迁移能力和生存需求来确定目标物种的扩散阈值,识别出能被连通的生物,以便提出不同的保护措施。同时也要注意生物的潜在连通性,对于那些可以同时依靠自身和其他媒介移动的物种来说,在设计保护方案时,不仅要注意到生物本身的移动,还要注意到潜在载体的移动效应。对于生物连通性的时间动态研究,首先要注意到响应的的时间尺度是分层嵌套的(组织层面),个体尺度的时间响应比种群尺度的时间响应短。其次评估连接的时间动态需要适应所研究的生态过程,即所考虑的时间序列的持续时间需要与所研究的生物响应的的时间尺度相匹配,而不仅仅使基于已建立的种群来评估生物连通模式,在此方面,通过遗传连通性与基因流来反映生物连通更具有现实意义。

(2) 以跨学科合作的形式来研究以生物为基础的营养元素被纳入湿地物质循环的途径,建立湿地生物连通与物质循环的耦合机制。从个体到微生物的层次跨度上,充分考虑不同生物的生命周期、繁殖能力、营养来

源及变化等内在特征和应对环境变量(主要是水文连通)的外在响应,使用不同时间和空间尺度(在湿地与周围生境这一复杂生态系统的整体框架内)下的种群数据集,结合分子生物技术、稳定性同位素技术、生态化学计量学、沉积学等理论与技术来模拟营养物质的迁移流通和转化,重建跨时间和空间尺度的食物网、食物链来模拟湿地的营养连通性,建立两者的耦合机制。并评估未来全球气候变化情景下,湿地生物连通、水文连通与营养连通的耦合作用与变化响应。

(3) 开发具有生态学意义的模型,做更多的比较研究确定各种模型对实际保护规划的实用性。在阻力参数化上,景观遗传学可以推断出景观对已实现的生物连通的影响,对景观抗性做出更为全面的测量,但是这种方法也存在着遗传数据不可用以及所需时间长的弊端,之后需要更多的比较研究来评估基于不同的阻力参数化方法所得到的连通性模型的局限和优势。此外模型结果最好利用物种存在数据进行验证,将潜在连通和实际连通联系在一起。另外基于智能体模型 IBM 可以运用这两种连通性质,它可以与地理信息系统、统计学等方面进行集成,在潜在连通预测的基底上,将物体运动的多个领域(如气候学、生态学、水文学、心理学等)的实际数据、理论和模型整合起来,而蓬勃发展的物联网技术将可以提供强大的计算支撑,预计未来 IBM 在生物运动建模方面具有巨大的应用前景。

国内针对湿地生物连通的科研项目还相对较少。通过国家科技报告服务系统(<https://www.nstrs.cn/index>)对“湿地生物连通”检索,仅有张仲胜等人研究了多重胁迫下河口湿地生物的连通性响应,崔保山等人就连通性角度对围填海活动中,不同湿地类型的生态功能变化进行了剖析,张明祥等人探究了河口湿地的生物连通修复技术。研究主要集中于湿地生物连通的变化和修复,湿地不仅物种多样,而且内陆、滨海等不同湿地类型的生物所受到的主导因素也存在差异,研究不同湿地环境影响或者胁迫下,典型生物的连通性特征是保护和修复湿地的关键,另外湿地恢复项目使得系统内部的水文和生物连通变得复杂,如何在更微观层面上如土壤微生物群落组成和结构网络上精确地评价湿地修复工程成功与否,在定性认知的基础上定量地描述工程对修复地区以及附近尚未修复的原生栖息地的多重效应将是未来研究的方向。

为了确保湿地生物的连通得到识别、管理和保护,不仅需要科学方法去识别生物走廊,还要求跨学科、跨部门、跨地域地进行技术和资金援助、生物运动知识和连通数据信息共享等活动,对已经或者即将受到基础设施建设和各种工农业活动破坏的湿地进行最佳管理,同时增强公众的保护意识并制定法律法规,从功能和质量以及分布和范围两方面来确保湿地生物连通网络的完整性和有效性。

#### 参考文献(References):

- [1] 陈莹, 郑锦志. 武汉市湿地破碎化对生态系统服务价值的影响研究. 资源开发与市场, 2021, 37(3): 257-265.
- [2] 杨永兴. 国际湿地科学研究的主要特点、进展与展望. 地理科学进展, 2002, 21(2): 111-120.
- [3] Gougherty A V, Keller S R, Fitzpatrick M C. Maladaptation, migration and extirpation fuel climate change risk in a forest tree species. *Nature Climate Change*, 2021, 11(2): 166-171.
- [4] McRae B H, Dickson B G, Keitt T H, Shah V B. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 2008, 89(10): 2712-2724.
- [5] 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): 6923-6933.
- [6] Mushet D M, Calhoun A J K, Alexander L C, Cohen M J, DeKeyser E S, Fowler L, Lane C R, Lang M W, Rains M C, Walls S C. Geographically isolated wetlands: rethinking a misnomer. *Wetlands*, 2015, 35(3): 423-431.
- [7] Cohen M J, Creed I F, Alexander L, Basu N B, Calhoun A J K, Craft C, D'Amico E, DeKeyser E, Fowler L, Golden H E, Jawitz J W, Kalla P, Kirkman L K, Lane C R, Lang M G, Leibowitz S G, Lewis D B, Marton J, McLaughlin D L, Mushet D M, Raanan-Kiperwas H, Rains M C, Smith L, Walls S C. Do geographically isolated wetlands influence landscape functions? *PNAS*, 2016, 113(8): 1978-1986.
- [8] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1993, 68(3): 571.
- [9] Metzger J P, Décamps H. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica*, 1997, 18(1): 1-12.
- [10] Amezcaga J M, Santamaría L, Green A J. Biotic wetland connectivity—supporting a new approach for wetland policy. *Acta Oecologica*, 2002, 23(3): 213-222.

- [11] Schofield K A, Alexander L C, Ridley C E, Vanderhoof M K, Fritz K M, Autrey B C, DeMeester J E, Kepner W G, Lane C R, Leibowitz S G, Pollard A I. Biota connect aquatic habitats throughout freshwater ecosystem mosaics. *Journal of the American Water Resources Association*, 2018, 54(2): 372-399.
- [12] Auffret A G, Rico Y, Bullock J M, Hooftman D A P, Pakeman R J, Soons M B, Suárez-Esteban A, Traveset A, Wagner H H, Cousins S A O. Plant functional connectivity-integrating landscape structure and effective dispersal. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1648-1656.
- [13] 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.
- [14] Aavik T, Holderegger R, Bolliger J. The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity*, 2014, 112(5): 471-478.
- [15] Donnelly J P, King S L, Silverman N L, Collins D P, Carrera-Gonzalez E M, Lafón-Terrazas A, Moore J N. Climate and human water use diminish wetland networks supporting continental waterbird migration. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2042-2059.
- [16] Steward A L, von Schiller D, Tockner K, Marshall J C, Bunn S E. When the river runs dry: human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10(4): 202-209.
- [17] Wu Y N, Zhao S Q, Dai L Y, Liu Y, Xie L M, Zhang Z M, Zhang M X. Tides affect plant connectivity in coastal wetlands on a small-patch scale. *Chemosphere*, 2021, 262: 127977.
- [18] Smith L L, Subalusky A L, Atkinson C L, Earl J E, Mushet D M, Scott D E, Lance S L, Johnson S A. Biological connectivity of seasonally ponded wetlands across spatial and temporal scales. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 2019, 55(2): 334-353.
- [19] Uroy L, Ernoult A, Mony C. Effect of landscape connectivity on plant communities: a review of response patterns. *Landscape Ecology*, 2019, 34(2): 203-225.
- [20] 刘吉平, 梁晨, 马长迪. 孤立湿地功能研究进展. *地理科学*, 2018, 38(8): 1357-1363.
- [21] Gibbons J W. Terrestrial habitat: a vital component for herpetofauna of isolated wetlands. *Wetlands*, 2003, 23(3): 630-635.
- [22] Bogan M T, Boersma K S, Lytle D A. Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology*, 2013, 58(5): 1016-1028.
- [23] McInnis V J. Exploring the relative effects of different wetland restoration sites on functional connectivity for the northern red-legged frog (*Rana aurora*). Montreal: McGill University, 2021: 1-73.
- [24] Christina B, Marcus S. Mangrove forests: a birds-eye view of connectivity in coastal ecosystem mosaics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014: 1-11.
- [25] Liner A E, Smith L L, Golladay S W, Castleberry S B, Gibbons J W. Amphibian distributions within three types of isolated wetlands in southwest Georgia. *The American Midland Naturalist*, 2008, 160(1): 69-81.
- [26] Gamble L R, McGarigal K, Compton B W. Fidelity and dispersal in the pond-breeding amphibian, *Ambystoma opacum*: implications for spatio-temporal population dynamics and conservation. *Biological Conservation*, 2007, 139(3/4): 247-257.
- [27] Morreale S J, Gibbons J W, Congdon J D. Significance of activity and movement in the yellow-bellied slider turtle (*Pseudemys scripta*). *Canadian Journal of Zoology*, 1984, 62(6): 1038-1042.
- [28] Kneitz A. 05. Population ecology of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape dynamics, pond fidelity and dispersal. *Herpetological Journal*, 2000, 10: 165-171.
- [29] Schenk J J, Saunders K. Inferring long-distance dispersal modes in American amphitropically disjunct species through adaptive dispersal structures. *American Journal of Botany*, 2017, 104(11): 1756-1764.
- [30] Mohd-Azlan J, Noske R A, Lawes M J. Avian species-assemblage structure and indicator bird species of mangroves in the Australian monsoon tropics. *Emu-Austral Ornithology*, 2012, 112(4): 287-297.
- [31] 杨丹, 王文杰. 1980—2015 年京津冀地区雁鸭类潜在栖息地连接度变化及驱动因素. *环境科学研究*, 2019, 32(4): 547-556.
- [32] van Leeuwen C H A, van der Velde G, van Groenendael J M, Klaassen M. Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(11): 2031-2040.
- [33] Aavik T, Holderegger R, Bolliger J. The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity*, 2014, 112(5): 471-478.
- [34] Lobato-de Magalhães T, Rico Y, Cabrera-Toledo D, Martínez M. Plant functional connectivity of *Nymphoides fallax* in geographically isolated temporary wetlands in Mexican Highlands. *Aquatic Botany*, 2020, 164: 103215.
- [35] Jiang Y X, Wang Y Z, Zhou D M, Ke Y H, Bai J H, Li W W, Yan J G. The impact assessment of hydro-biological connectivity changes on the estuary wetland through the ecological restoration project in the Yellow River Delta, China. *The Science of the Total Environment*, 2021, 758: 143706.

- [36] Auffret A G, Rico Y, Bullock J M, Hooftman D A P, Pakeman R J, Soons M B, Sut3rez-Esteban A, Traveset A, Wagner H H, Cousins S A O. Plant functional connectivity-integrating landscape structure and effective dispersal. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1648-1656.
- [37] Aavik T, Helm A. Restoration of plant species and genetic diversity depends on landscape-scale dispersal. *Restoration Ecology*, 2018, 26: S92-S102.
- [38] Soons M, Groot G A, Ramirez M, Fraaije R G A, Verhoeven J, Jager M. Directed dispersal by an abiotic vector: wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient *via* water. *Functional Ecology*, 2017, 31: 499-508.
- [39] Lozada-Gobilard S, Schwarzer C, Dyer R, Tiedemann R, Joshi J. Genetic diversity and connectivity in plant species differing in clonality and dispersal mechanisms in wetland island habitats. *The Journal of Heredity*, 2021, 112(1): 108-121.
- [40] 富伟, 刘世梁, 崔保山, 张兆苓. 景观生态学中生态连接度研究进展. *生态学报*, 2009, 29(11): 6174-6182.
- [41] Rubenstein D R, Hobson K A. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(5): 256-263.
- [42] Shoemaker K T, Gibbs J P. Genetic connectivity among populations of the threatened bog turtle (*Glyptemys muhlenbergii*) and the need for a regional approach to turtle conservation. *Copeia*, 2013, 2013(2): 324-331.
- [43] McDuie F, Matchett E L, Prosser D J, Takekawa J Y, Pitesky M E, Lorenz A A, McCuen M M, Overton Cory T, Ackerman J T, de la Cruz S E W, Casazza M L. Pathways for avian influenza virus spread: GPS reveals wild waterfowl in commercial livestock facilities and connectivity with the natural wetland landscape. *Transboundary and Emerging Diseases*, 2022, 69(5): 2898-2912.
- [44] Darby P C, Bennetts R E, Miller S J, Percival H F. Movements of Florida apple snails in relation to water levels and drying events. *Wetlands*, 2002, 22(3): 489-498.
- [45] Matheney M P, Rabeni C F. Patterns of movement and habitat use by northern hog suckers in an Ozark stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1995, 124(6): 886-897.
- [46] Ficetola G F, Padoa-Schioppa E, Monti A, Massa R, De Bernardi F, Bottoni L. The importance of aquatic and terrestrial habitat for the European pond turtle (*Emys orbicularis*): implications for conservation planning and management. *Canadian Journal of Zoology*, 2004, 82(11): 1704-1712.
- [47] Post D M, Taylor J P, Kitchell J F, Olson M H, Schindler D E, Herwig B R. The role of migratory waterfowl as nutrient vectors in a managed wetland. *Conservation Biology*, 2008, 12(4): 910-920.
- [48] Subaluskus A L, Fitzgerald L A, Smith L L. Ontogenetic niche shifts in the American *Alligator* establish functional connectivity between aquatic systems. *Biological Conservation*, 2009, 142(7): 1507-1514.
- [49] Fletcher R J Jr, Robertson E P, Wilcox R C, Reichert B E, Austin J D, Kitchens W M. Affinity for natal environments by dispersers impacts reproduction and explains geographical structure of a highly mobile bird. *Proceedings Biological Sciences*, 2015, 282(1814): 20151545.
- [50] Scott D E, Yanes Y, Rothermel B B, Pilgrim M, Romanek C S. Efficacy of labeling wetlands with enriched <sup>15</sup>N to determine amphibian dispersal. *Wetlands*, 2015, 35(2): 349-356.
- [51] Scott D E, Komoroski M J, Croshaw D A, Dixon P M. Terrestrial distribution of pond-breeding salamanders around an isolated wetland. *Ecology*, 2013, 94(11): 2537-2546.
- [52] Warren M L Jr, Pardew M G. Road crossings as barriers to small-stream fish movement. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1998, 127(4): 637-644.
- [53] Seigel R A, Gibbons J W, Lynch H T K. Temporal changes in reptile populations: effects of a severe drought on aquatic snakes. *Herpetologica*, 1995, 51(4): 424-434.
- [54] Berven K A, Grudzien T A. Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution*, 1990, 44(8): 2047.
- [55] Shoemaker K T, Gibbs J P. Genetic connectivity among populations of the threatened bog turtle (*Glyptemys muhlenbergii*) and the need for a regional approach to turtle conservation. *Copeia*, 2013, 2013(2): 324-331.
- [56] Ciofi C, Levato S, Manfredi T, Natali C, Nazirides T, Tepsich A, Crivelli A J, Chelazzi G. Patterns of gene flow along linear habitats: population genetics of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in floodplain ponds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2017, 120(4): 945-960.
- [57] Guti3rrez-Rodr3guez J, Gon3alves J, Civantos E, Mart3nez-Solano I. Comparative landscape genetics of pond-breeding amphibians in Mediterranean temporal wetlands: the positive role of structural heterogeneity in promoting gene flow. *Molecular Ecology*, 2017, 26(20): 5407-5420.
- [58] Peterman W E, Connette G M, Semlitsch R D, Eggert L S. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Molecular Ecology*, 2014, 23(10): 2402-2413.
- [59] Lalibert3 J, St-Laurent M H. Validation of functional connectivity modeling: the Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning*, 2020, 202: 103878.
- [60] Khosravi R, Hemami M R, Cushman S A. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran. *Diversity and*

- Distributions, 2018, 24(2): 193-207.
- [61] Chetkiewicz C L B, Boyce M S. Use of resource selection functions to identify conservation corridors. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 46(5): 1036-1047.
- [62] Panzacchi M, van Moorter B, Strand O, Saerens M, Kivimäki I, St Clair C C, Herfindal I, Boitani L. Predicting the *continuum* between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 85(1): 32-42.
- [63] Sawyer S C, Epps C W, Brashares J S. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(3): 668-678.
- [64] Palmer S C F, Coulon A, Travis J M J. Introducing a 'stochastic movement simulator' for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2011, 2(3): 258-268.
- [65] 王森. 基于最小耗费距离模型的生态连接度评价——以西山区为例[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2017: 1-67.
- [66] Koenig S J, Bender D J. Generalizing matrix structure affects the identification of least-cost paths and patch connectivity. *Theoretical Ecology*, 2018, 11(1): 95-109.
- [67] Bond M L, Bradley C M, Kiffner C, Morrison T A, Lee D E. A multi-method approach to delineate and validate migratory corridors. *Landscape Ecology*, 2017, 32(8): 1705-1721.
- [68] Zeller K A, Jennings M K, Vickers T W, Ernest H B, Cushman S A, Boyce W M. Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and Distributions*, 2018, 24(7): 868-879.
- [69] Phillips P, Clark M M, Baral S, Koen E L, Bowman J. Comparison of methods for estimating omnidirectional landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 2021, 36(6): 1647-1661.
- [70] Compton B W, McGarigal K, Cushman S A, Gamble L R. A resistant-kernel model of connectivity for amphibians that breed in vernal pools. *Conservation Biology: the Journal of the Society for Conservation Biology*, 2007, 21(3): 788-799.
- [71] Cushman S A, Landguth E L, Flather C H. Evaluating population connectivity for species of conservation concern in the American Great Plains. *Biodiversity and Conservation*, 2013, 22(11): 2583-2605.
- [72] Diniz M F, Cushman S A, Machado R B, de Marco Júnior P. Landscape connectivity modeling from the perspective of animal dispersal. *Landscape Ecology*, 2020, 35(1): 41-58.
- [73] Tang W W, Bennett D A. Agent-based modeling of animal movement: a review. *Geography Compass*, 2010, 4(7): 682-700.
- [74] van der Vaart E, Johnston A S A, Sibly R M. Predicting how many animals will be where: how to build, calibrate and evaluate individual-based models. *Ecological Modelling*, 2016, 326: 113-123.
- [75] Hunter-Ayad J, Hassall C. An empirical, cross-taxon evaluation of landscape-scale connectivity. *Biodiversity and Conservation*, 2020, 29(4): 1339-1359.
- [76] Xiao R, Guo Y T, Zhang M X, Pan W B, Wang J J. Stronger network connectivity with lower diversity of soil fungal community was presented in coastal marshes after sixteen years of freshwater restoration. *The Science of the Total Environment*, 2020, 744: 140623.
- [77] Yuan M M, Guo X, Wu L W, Zhang Y, Xiao N J, Ning D L, Shi Z, Zhou X S, Wu L Y, Yang Y F, Tiedje J M, Zhou J Z. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nature Climate Change*, 2021, 11(4): 343-348.
- [78] Layeghifard M, Hwang D M, Guttman D S. Disentangling interactions in the microbiome: a network perspective. *Trends in Microbiology*, 2017, 25(3): 217-228.
- [79] Herren C M, McMahon K D. Cohesion: a method for quantifying the connectivity of microbial communities. *The ISME Journal*, 2017, 11(11): 2426-2438.
- [80] 陈静潇, 马梓文, 肖蓉, 张明祥, 白军红. 生态补水对黄河三角洲盐沼地土壤微生物群落分布特征的影响. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2018, 54(1): 32-41.