

DOI: 10.20103/j.stxb.202409192270

苏杰,尹海伟,孔繁花,沈舟,孙辉,盖振宇,李振亚.全域连通性模型:缘起、应用与展望.生态学报,2025,45(13): - .

Su J, Yin H W, Kong F H, Shen Z, Sun H, Gai Z Y, Li Z Y. Omnidirectional connectivity model: Origins, applications and prospects. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(13): - .

全域连通性模型:缘起、应用与展望

苏 杰^{1,2,3}, 尹海伟^{1,3,*}, 孔繁花⁴, 沈 舟^{1,3}, 孙 辉^{1,3}, 盖振宇^{1,3}, 李振亚⁴

1 南京大学建筑与城市规划学院, 南京 210093

2 华盛顿大学城市设计与规划系, 西雅图 98105

3 南京大学城市 AI 与绿色人居环境营造江苏省高校重点实验室, 南京 210093

4 南京大学地理与海洋科学学院, 南京 210023

摘要: 连通性模型为自然保护区、生态网络、生态安全格局等保护规划提供了重要决策基础。目前主流的连通性模型是在二元景观上构建由斑块和廊道组成的网络系统。然而, 在建模分析过程中, 刻画物种运动特征中的不确定性、界定多重阈值中的主观性以及简化模型要素中的同质性等因素, 使得该模型在尺度整合、多物种保护、气候变化响应等方面的适用性较低。为此, 研究开始探索面向景观全域的梯度连通性模型, 即全域连通性。通过系统梳理全域连通性的理论基础、模型内涵、建模方法、实践应用等方面的研究进展, 并与传统主流的网络连通性模型进行多方面比较, 发现: 作为相对较新的模型框架, 全域连通性模型在生物多样性保护和生态空间规划中得到广泛运用, 并用于刻画火灾等领域的景观扩散过程。该模型在尺度整合和空间精度以及结果验证等方面具有明显的比较优势。最后, 根据全域连通性模型特征与优势, 从模型不确定性、模型耦合集成和物种运动监测等方面提出未来研究可能的方向与建议。

关键词: 景观连通性; 全域连通性; 图论; 生态网络; 连通性模型; 电路理论

Omnidirectional connectivity model: Origins, applications and prospects

SU Jie^{1,2,3}, YIN Haiwei^{1,3,*}, KONG Fanhua⁴, SHEN Zhou^{1,3}, SUN Hui^{1,3}, GAI Zhenyu^{1,3}, LI Zhenya⁴

1 School of Architecture and urban planning, Nanjing University, Nanjing 210093, China

2 Department of Urban Design and Planning, University of Washington, Seattle 98105, U.S.A

3 Key Laboratory of Urban AI and Green Built Environment of Provincial Higher Education Institutes, Nanjing University 210093, China

4 School of Geography and Ocean Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Abstract: The connectivity model provides a crucial decision-making basis for conservation planning, including nature reserves, ecological networks, and ecological security patterns. Currently, the mainstream connectivity model is to construct network systems composed of ecological patches and corridors based on binary landscapes. However, during the modeling process, factors such as uncertainties in characterizing species movement, subjectivity in defining multiple thresholds, and homogeneity in simplifying model elements limit the applicability of this kind model in meeting the needs of ecological conservation planning, including multi-scale integration, multi-species conservation, and adapting to climate change. To address these limitations, in academia, some research has begun to shift towards exploring the gradient connectivity model oriented towards whole landscape-wide domains, namely omnidirectional connectivity. This study has systematically reviewed the progress of research in terms of theoretical foundations, implications, algorithms, and applications of omnidirectional connectivity model, and conducted a comprehensive comparison with current mainstream network-based connectivity model.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2024YFF1307100, 2022YFC3802604); 国家留学基金管理委员会(CSC)“国家建设高水平大学公派研究生项目”(202406190099)

收稿日期: 2024-09-19; 网络出版日期: 2025-00-00

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

This study finds that, as a relatively novel connectivity modeling framework, the omnidirectional connectivity model has been widely applied in the field of biodiversity conservation and applied to measure the progress of other landscape diffusion, such as the spread of wildfires and the penetration of urban green spaces. It also exhibits significant advantages in terms of multi-scale integration, spatial precision, and result validation. Finally, based on the characteristics and advantages of the omnidirectional connectivity model, potential future research directions and recommendations are proposed in terms of model uncertainty, model coupling and integration, and species movement observation.

Key Words: landscape connectivity; omnidirectional connectivity; graph theory; ecological network; connectivity model; circuit theory

维护和改善连通性已被确立为全球生物多样性保护的优先事项^[1-2],是地方、国家和全球范围内缓解景观破碎化负面影响和增强气候变化适应能力的一种新兴策略^[3]。继“爱知目标”之后,《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》再次倡议建设连通性良好的保护区网络^[4],提高连通性也被纳入《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023—2030年)》的重要内容。作为基于自然解决方案在生物多样性保护方面的准则之一,改善连通性对降低物种灭绝率、增强物种适应气候变化的能力和维持生态系统服务功能等具有重要作用。

连通性概念于1984年从数学和计算机科学引入景观生态学^[5],其核心思想是描述景观要素在空间格局或生态过程上的有机联系。连通性既可表现为生物群体间的物种或基因流动,也可表现为景观要素之间的物质与能量交换^[6],其为研究景观空间异质性和揭示空间格局与生态过程之间的关系提供了理论基础和技术方法^[7-8]。基于岛屿生物地理学、复合种群理论、渗透理论和景观生态学等理论,由“斑块—廊道—基质”组成的网络系统发展成为连通性模型在生物多样性保护应用中的基础框架。结合最小成本路径、图论和电路理论等方法,这种网络连通性框架推动了景观连通性在指标评价、建模制图和实践应用等方面的发展。在网络连通性模型框架中,栖息地斑块及其之间的联系(如生态廊道)被抽象为图论结构中的节点与边的关系^[5],并通过空间可视化形成生态保护网络。基于网络连通性模型的应用框架在国际上得到广泛认可和应用,为全球生态廊道与网络建设、生态安全格局构建和城市与区域生态规划等实践提供了重要的方法指导。

近年来,连通性研究开始强调区域整体性^[9-10]、多物种适用性^[11-12]、气候变化适应性^[13]、跨境保护^[14-15]以及尺度效应^[16]等问题,研究对模型框架的注意力正从网络连通性转向全域(全向)连通性(Omnidirectional connectivity)^[17]。为帮助读者系统地理解和正确应用全域连通性模型,本文系统梳理了全域连通性模型提出的理论背景及现实需求,总结提炼了其建模方法与应用框架,阐释了该模型在解决多尺度跨区域协同、多物种适用性、气候变化适应与保护规划分区分类等问题上的具体应用。最后,本文提出了全域连通性模型的使用建议,并展望了未来研究方向。

1 模型缘起

1.1 对连通性本质的认识逐渐清晰

连通性是景观生态学和保护科学等领域的热点话题,其在促进生物体间的遗传交流和维持种群多样性等方面的重要性已被学界广泛认可。根据不同研究语境需求,连通性概念已衍生出一系列相关概念,如表1所示。这些概念的本质在于描述生物行为过程(运动)与景观实体结构之间的相互作用^[19]。连通性的作用体现在多种生态运动过程中,包括日常移动、扰动扩散、基因流动、栖息地重新殖民以及气候变化驱动的物种分布范围调整等^[25]。连通性具有物种特异性,并在空间上表现出广泛性。由于物种运动的随机游走特性^[26],连通性可能发生在栖息地斑块之间和栖息地内部^[24],以及在人类活动主导的区域。连通性受尺度效应的影响显著,同一位置在不同空间尺度上可能呈现出完全不同的结构和功能特征。此外,连通性具有高度动态性,其表现会随着气候、土地覆盖、生物群落和人类活动等多种因素的变化而变化^[22]。随着对连通性的复杂性、动态性、多尺度特征认识的加深,亟需建立一个更加系统全面的连通性应用框架。

表 1 连通性相关概念术语及其特点

Table 1 Concepts and characteristics related to connectivity

术语 Concepts	定义 Definition	特点 Characteristic
景观连通性 Landscape connectivity	景观促进或阻碍生物在资源斑块之间移动的程度 ^[18]	强调栖息地或土地利用的类型、数量和分布会影响物种运动,最终影响种群动态和群落结构 ^[19]
生态连通性 Ecological connectivity	《保护迁徙野生动物物种公约》:指维护物种不受阻碍的运动和地球生命的自然流动的能力	强调功能属性,将连通性与物种运动和自然过程的流动等同;弱化结构属性,结构连通性是对功能连通性的估算 ^[20] 。
结构连通性 Structural connectivity	栖息地斑块之间的物理空间位置关系	忽略生物对景观结构的行为反应,只描述栖息地斑块之间的物理连接关系 ^[21-22]
功能连通性 Functional connectivity	有机体对景观结构和景观基质的行为反应 ^[18-19]	描述生物体对物理环境的行为反应(从基因到种群)
气候连通性 Climate connectivity	景观中生境的空间配置状况允许物种在预计的气候变化过程中追踪到适宜的气候条件的能力 ^[23-24] 。	强调连通性对物种在气候变化背景下的持久性的作用

1.2 连通性的指标维度不一

测量连通性是理解物种运动的空间特征并跟踪保护目标进展的关键^[27]。Keeley 等人回顾整理了现有的连通性指标^[21],其中最简单的方法是将景观视为二元图(生境/非生境),通过计算图斑的位置和连接关系得出结构性指标,如整体连通性指数(IIC)和中介中心性等。在此基础上,结合特定物种特征(如规模和扩散能力),可形成功能连通性指标,如连通性概率指数(PC)和等效连通性指数(ECA)。随着在连通性模型中引入景观阻力(用于表示物种在空间上的移动成本),可生成基于阻力的功能指标,如有效电阻、累计阻力和电流中心性等。这些连通性指标通常以栖息地斑块为基础单元,而栖息地斑块的定义和识别对连通性的测算具有决定性的影响。此外,基于特定遗传和个体的功能连通性指标(如基因流、迁徙个体数量等)用于反映物种对景观变化响应与其扩散能力的经验特征。在保护规划中,为满足多尺度、多物种、多情景的连通性评估需求,通常需要综合多个连通性指标^[28]。然而,这些指标在量化方式上存在差异。因此,迫切需要一种新的连通性模型框架,在同一量化维度上兼顾多样化的需求。

1.3 保护规划的需求变化

在区域整体保护规划中,为维护连通性以支持物种迁徙、扩散及种群间的基因交流等生态过程,管理者既需要采用大尺度连通性模型设计保护愿景,也需要借助高精度的连通性模型识别实施保护措施的关键区域^[10]。面对气候变化的不确定性,保护规划应综合考虑多物种生活史和运动特征^[29],进而提高土地空间资源的管理效率^[28,30]。此外,保护规划需允许物种在多个空间尺度上自由运动^[31],并充分考虑到气候变化引起的物种分布格局调整^[10,32]。与此同时,保护规划还需在生态廊道与土地开发利用之间取得平衡,以保障生态廊道建设的可持续性。因此,为解决上述问题,自 2014 年以来,逐渐发展出一种新的连通性模型框架,即全域(全向)连通性(Omnidirectional connectivity)。

2 全域连通性模型

2.1 模型框架

全域连通性是景观连通性量化的一种表现形式,它是基于全向建模方法生成的覆盖全域的连通性评价结果,用于衡量区域内任意位置支持景观中要素、物质和能量自由流动的可能性,即所有景观元素对连通性的潜在贡献^[33]。全域连通性是一种广义连通性概念,体现了整个景观在支持物种迁徙与扩散过程中的渗透性^[11,25],其中每个单元均被赋予一个连通性值,以量化其对景观整体连通性的重要性^[34]。全域连通性框架基于以下假设:一是物种的连通性需求可能发生在空间的任何位置,即使是低生境适宜性的区域也可能在维持种群间连通性方面发挥关键作用^[35],包括诸如道路、城市街区等人与生物的冲突界面;二是物种运动路径来源可能源于任意方向;三是物种在某处的出现与其功能连通性具有密切关联。

经过十余年的发展,全域连通性在生物多样性保护中的应用框架已初步形成。根据现有研究,本文将该

框架概括成如图 1 所示流程,包括五个步骤:“设定保护目标—构建阻力面—模拟连通性—验证连通性—应用连通性”。在设定保护目标时,明确区域内需保护的单一或多物种及其主要运动行为特征,包括对障碍的响应、最大迁徙距离和栖息地偏好等。同时明确保护规划的情景目标,例如是否考虑气候、土地利用等环境变化情景。景观阻力构建是连通性建模的基础环节,其中阻力表示生物体穿越特定环境的意愿、生理成本或生存概率。低阻力值表示运动的便利性,高阻力值则表示运动受限或绝对障碍^[36]。然而,目前对于景观阻力构建的最佳数据源和分析方法尚未达成广泛共识^[37],专家意见、文献调查和物种经验数据是阻力构建的主要依据^[38]。模拟、验证和应用全域连通性是区别于网络连通性模型主要环节,将在后续内容中重点介绍。

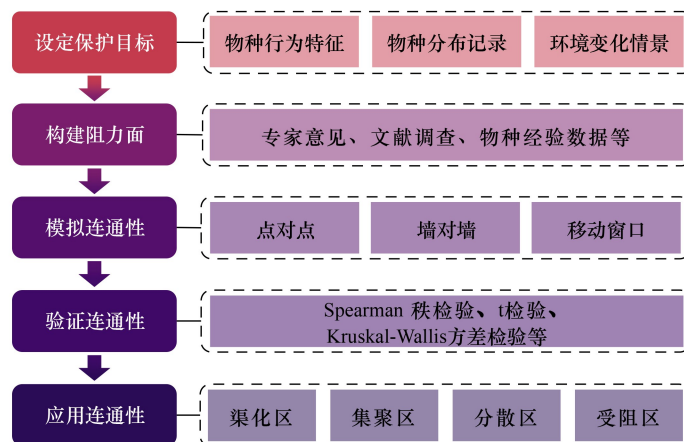


图 1 全域连通性在生物多样性保护中的应用框架

Fig.1 Application framework of omnidirectional connectivity in biodiversity conservation

2.2 模拟方法

全向算法构成全域连通性模型的核心基础。通过结合全向算法和电路理论,可计算任意位置与各方向景观要素之间的生态联系,即空间被来自各个方向的物种使用的概率。目前,全向算法的主要实现方式包括“墙对墙”(Wall to wall)、“点对点”(Point-based)和“移动窗口”(Moving Window)算法(图 2)。

在“墙对墙”算法中(图 2),通过在格网切片中将一侧设置为电流正极,另一侧为电流负极,分别计算东、南、西、北四个方向的电流,最终叠加获得累积电流^[41]。在“点对点”算法中(图 2),通过在研究区外设置大量随机或等距离分布的节点,然后在阻力成本栅格上计算这些点对之间的电流,累积后形成全域连通性。这两种算法解决了节点(栖息地斑块)位置变化引起的连通性偏差问题,即电流值在邻近栖息地区域的倾向问题,同时简化了对潜在复杂的栖息地识别遴选过程。在移动窗口算法中(图 2),通过在指定半径的圆形移动窗口中迭代计算所有(或规则间隔的像元子集)与中心像元之间的电流^[25],并最终汇总所有中心像元的电流值,该算法被集成在独立的 Omniscape 程序中。上述这些算法不需要识别和定义栖息地斑块和最低成本路径^[25,42],就可生成包括多个方向潜在运动路径的连续梯度图,即可在景观阻力栅格上评估整个景观的潜在连通性^[35]。此外,这些方法极具高成本效益,特别适用于缺乏物种信息的地区,用于确定宏观尺度的保护优先级^[43]。

2.3 模型验证

鉴于连通性模型存在许多固有假设,其输出结果必然具有较大的不确定性^[44—45]。未经验证的模型或仅基于结构连通性的模型,可能导致管理决策效率低下^[46]。因此,学界呼吁使用相关的独立物种经验数据对连通性模型结果进行验证^[47]。

目前,用于连通性模型验证的数据类型和独立性因研究对象而异。在涉及少量物种的连通性模型上,常使用 GPS 定位、基因采样、相机监测、实地调查等方式获取物种分布和运动数据进行验证^[14,48]。然而,为大尺度、多物种的全域连通性模型验证而收集高质量、数量大的物种行为数据并非易事。为此,研究探索使用非独

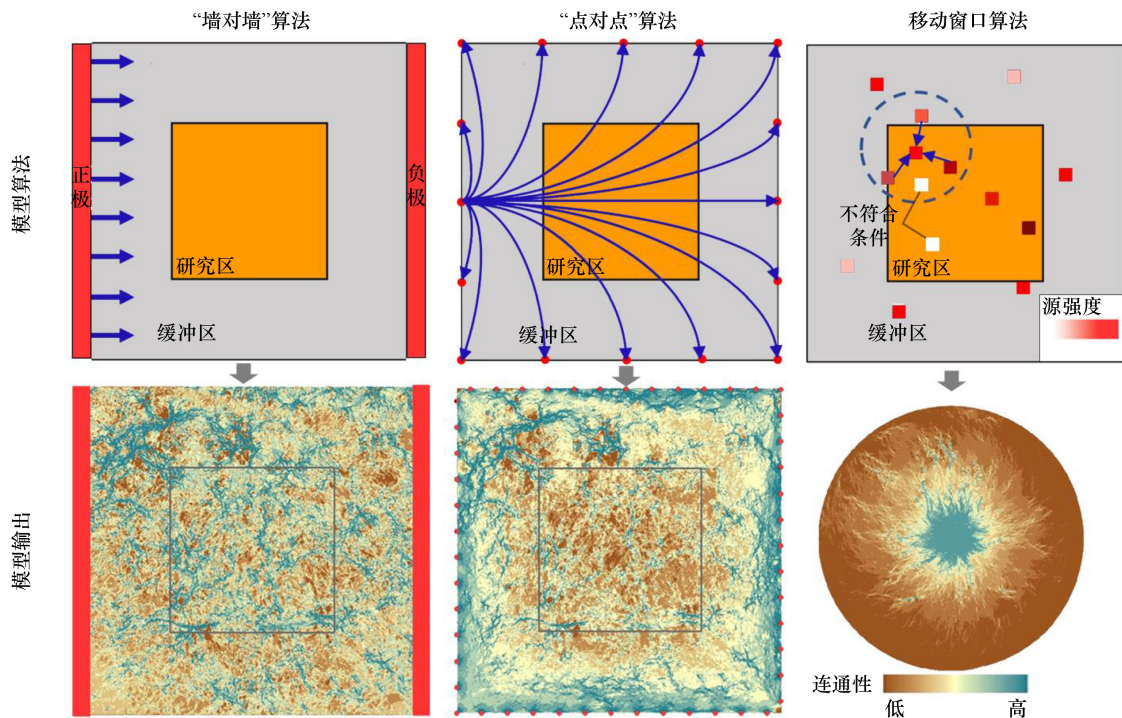


图2 三种(墙对墙、点对点、移动窗口)基于电路理论的全域连通性模型算法及其对应输出结果^[39-40]

Fig.2 Conceptual illustrations and its corresponding results of three circuit-based omnidirectional connectivity (Wall to Wall, b; Point-based, Moving window)

立的开放数据验证全域连通性,如 Movebank^[49]、“路杀”数据^[11,33]、公开网络和社交媒体记录^[43]。使用这些公开数据的前提假设是物种出现记录与连通性在空间上表现存在一定关联。在最佳验证方法方面,目前连通性相关研究尚未达成共识^[36,47]。在全域连通性模型验证方法选择上,常用的有 Spearman 秩检验^[14,33,48],t 检验^[11,43],Kruskal-Wallis 方差^[39]等。尽管近年来研究意识到连通性验证对制定保护规划方案的重要性^[45,50],但是在气候变化情景下的连通性模型仍缺乏相应的验证数据和方法^[32,40,51]。此外,少数基于全域连通性的实践研究忽略了验证过程^[34,52],这可能与研究主题和目标重点有关。

2.4 模型敏感性

景观连通性分析流程中涉及许多主观决策、假设以及不同来源的不确定性^[53],因此,学界普遍建议将在连通性研究中强调敏感性和不确定分析^[36]。全域连通性模型同样存在许多敏感性和多种来源的不确定性,如阻力参数设定、空间尺度选择、边界效应等。

景观阻力在连通性建模分析中被广泛使用,用于表示生物体在景观中相对移动成本^[54],一定程度上反映出物种在景观中的运动特征^[55]。当前,景观阻力的设置主要依赖专家意见、栖息地适宜性和资源选择函数理论等方法。有研究表明,阻力值范围(如 1—5,1—1000)对电流密度的总体分布模式影响很小^[53],但会显著影响最小成本路径的曲折程度以及细节上的电流密度,进而影响保护规划中关键廊道和关键节点的识别。这种敏感性同样存于全域连通性分析中。尽管不同景观阻力方案上的电流密度在空间上的总体模式较为一致,但阻力值范围差异可能造就局部细节上的微小变化^[33]。当对阻力值范围进行缩放时,会影响连通性关键区(电流密度的集中区)分布特征^[9]。

在尺度效应方面,移动窗口的大小是影响全域连通性模型敏感性的主要因素。一般而言,使用小尺寸的移动窗口可以突出局部对连通性至关重要的区域,而使用大尺寸移动窗口则有助于识别出保护的总体空间模式,并确定保护的最小范围^[9]。此外,分辨率对连通性模型应用也有重要影响,低分辨率适用于构建宏观保

护规划网络,而高分辨率则适合在局部精细尺度上做出决策。

在边界效应方面,使用某种管辖边界作为连通性分析范围同样会影响模型输出结果,从而影响保护规划决策^[56]。管辖边界对物种运动本身而言是不可感知的,但这些边界在模型阻力中被视为绝对障碍,从而影响物种运动过程的表达。在网络连通性模型中,管辖边界通过影响生态源地的选择,忽略了许多跨境的生态过程。同样,在全域连通性模型中,边界障碍的存在也会忽略掉跨境生态过程,进而低估边界周边栖息地对连通性的重要性。

2.5 模型比较

在景观连通性分析研究中,当前普遍使用的是网络连通性模型,该模型为全球保护区网络、生态网络以及生态安全格局的规划设计提供了重要方法支撑。网络连通性模型专注于由核心生态节点(如栖息地斑块)和其间的生态廊道组成的网络结构(图3),强调关键节点、核心栖息地以及连接这些节点之间的关键路径(廊道)的作用^[35]。然而,全域连通性模型关注整个区域内所有位置的潜在连通性,通常将研究区内所有景观要素纳入系统分析,涵盖了栖息地内部以及栖息地与其他景观要素之间的生物运动过程(图3)。因此,全域连通性为解决刻画多尺度、多物种等方面的生物运动扩散过程等科学问题提供重要技术支撑。

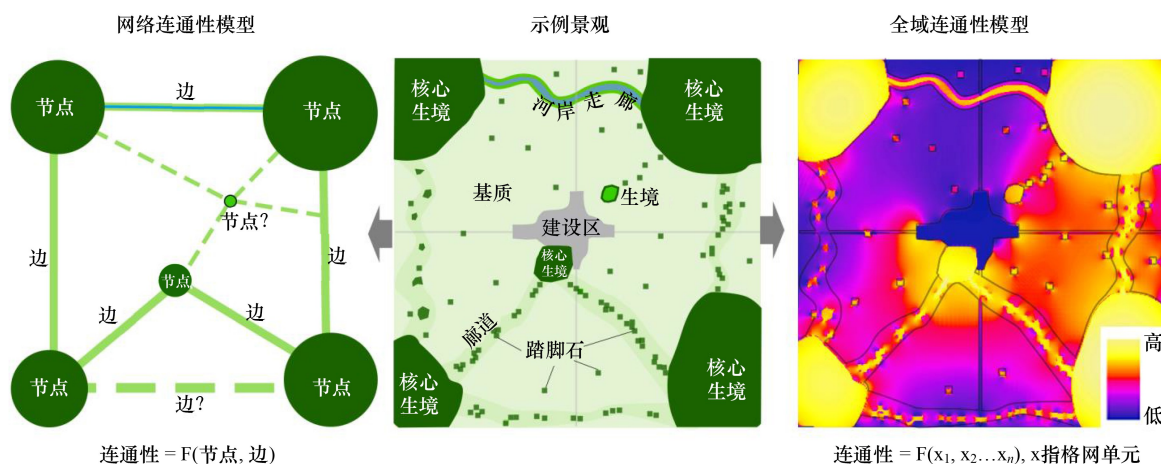


图3 网络连通性模型与全域连通性模型的图示对比

Fig.3 Graphical comparison between network-based connectivity model and omnidirectional connectivity model

在网络连通性模型中,用于定义和识别栖息地和廊道连接的阈值会对连通性评价产生决定性影响^[57];在多个尺度上使用不同的栖息地和廊道相关阈值可能会影响尺度整合结果;在设计适用于多物种保护的生态网络时,需付出高昂的成本代价来收集物种栖息地和运动行为特征,以确定这些阈值,或采用无物种或单一物种的数据进行模型简化。然而,这种做法识别出的生态廊道不一定适用于其他物种^[58-60]。相比之下,全域连通性模型为多尺度和多物种整合提供了解决方案,通过减少相关阈值的使用,一定程度上更加客观评估了物种运动过程中的景观使用情况^[48],详见下文内容。两种模型框架在核心目标、评估方式、数据需求等方面的比较见表2。

3 全域连通性应用的比较优势

全域连通性是一个相对较新的模型框架^[39],自2014年被正式提出以来,已被广泛用于识别大尺度迁徙走廊^[61]、评估人为干扰对生物多样性和濒危物种的影响^[62-64]、揭示物种遗传连通性^[65]、分析区域连通性应对景观干扰和气候变化的韧性^[25,40]、刻画新兴领域的景观扩散过程(比如火灾和开放空间渗透性等)。研究显示,全域连通性模型在解决多尺度跨区域协同、多物种适用性、气候变化适应与保护规划分区分类等问题上具有明显的比较优势。

表 2 全域连通性模型与网络连通性模型的多方面比较

Table 2 Comparison between omnidirectional connectivity model and network-based connectivity

模型特征 Characteristics	网络连通性 Network-based connectivity	全域连通性 Omnidirectional connectivity
核心目标 Objective	构建生态保护网络,指导规划设计	在景观上刻画复杂的生物运动扩散过程
分析范围 Scope	关注研究范围内生态空间之间的连通性,仅考虑自定义生态网络中的路径、节点和连接关系	关注研究范围内所有可能的连通性,考虑所有可能的路径、节点和连接关系,考虑空间异质性
评估方式 Method	网络连接分析,评估由生态节点与路径组成的网络系统连通性	整体空间分析,评估空间所有位置的潜在连通性
数据需求 Data requirements	生态节点(栖息地)、边(连接线)和阻力栅格	连续性表面,即栅格
模型基础 Dependency	图论、最小成本路径模型	核密度或电路理论
结果验证 Validation	网络流量监测(生物迁徙量)	物种出现记录数据
敏感性来源 Sensitivity	生态节点、边、阻力、评估指标选择	阻力、模型算法选择
方向性约束 Directionality	方向明确,基于生态节点之间的路径	无方向,任意点到任意点。特定情景下(如气候变化),从指定点到指定点
适用场景 Applicability	离散保护区或栖息地网络分析	适用于跨区域、跨生态梯度的连通性研究,以及复杂的生态系统分析
优势 Advantage	简单直观,便于识别关键节点和优化连接路径	能够捕捉景观连通性的动态梯度特征
局限性 Limitation	难以捕捉栖息地之间的梯度或动态生态过程	对输入数据质量依赖较高,计算复杂度大

3.1 整合多尺度跨区域连通性

全域连通性模型在获得区域整体连通性格局和大尺度走廊信息的同时,保留了局部尺度的细节信息。把握区域整体连通性格局是设计生态网络和制定物种保护计划的重要前提^[66]。在网络连通性模型中,需多次使用该模型构建多个尺度或区域的生态网络进行级联嵌套分析^[67],而由于多个尺度上的阈值差异,结果的不确定性将显著增加。然而,在全域连通性模型中,通过尺度整合的方式,以建模时间成本为代价,将大范围的连通性分析任务分解成若干个子片区求解,并借助电路理论识别出整个景观中对物种运动至关重要的区域^[26],包括传统网络模型中的适宜生境核心区和廊道“夹点”。例如,运用全域连通性模型,Pither 等人以 300 米的分辨率分析了整个加拿大的连通性,并直接在该结果上提取出城市化地区范围内对景观连通性极为重要的节点^[33]。同样,Schloss 等人以 30 米的高分辨率识别出美国加州适应气候变化的连通性关键区域^[40]。

3.2 构建适用于多物种的生态保护格局

全域连通性模型使用物种分布记录数据来验证其在多物种保护方面的适用性。研究表明,仅关注代表性或高度脆弱物种的保护方案通常无法满足景观中更广泛物种的连通性需求^[58,68-70]。因此,在设计有效的生态保护格局方案时,需要整合多物种功能连通性需求^[33,71-72],这对支持景观中多物种的长期存续具有重要意义^[34,69],并有利于制定更加有效、全面和一致的保护优先方案^[34,70]。全域连通性模型为设计适用于多物种保护方案提供了途径,该模型使用多物种分布记录对覆盖全域的连通性制图进行验证,以评估其在多物种保护中的适用性。在多物种保护应用方面,现有全域连通性研究使用的物种类别主要是哺乳动物^[14,30,33,64],而当构建由哺乳动物、鸟类或两栖动物构成的混合类群保护网络时,仍需分类进行连通性建模^[64,73]。与此不同,在网络连通性模型中,物种分布数据通常用于识别物种栖息地斑块,所构建的生态保护网络通常缺乏后端验证过程。

3.3 制定响应气候变化的空间分区保护策略

全域连通性模型为保护规划提供了一种新的空间分类框架,依据累计电流与潜在电流的比值关系(即归一化电流),将连通性空间划分为渠化区(Channeled)、集聚区(Intensified)、分散区(Diffused)和受阻区(Impeded)四种类型^[25]。这种分类体系不仅有助于理解连通性的现状,还为采取合适的保护和恢复策略提供了依据^[52]。研究表明,相较于传统网络模型,全域连通性框架只需较少的空间就能实现保护目标^[73],因此也被认为是在全球环境变化时代下极具效率和潜力的保护规划路径^[40,52]。在此分类框架基础上,Cameron 等

人^[52]结合土地的保护强度,制定了美国加州的保护和恢复连通性策略(表3)。Schloss 等人^[40]将这套框架应用在气候连通性空间分区上,可为支持物种适应气候变化提供空间规划方案。此外,借助这套分类框架, Kim 等人^[74]确定了韩国济州岛的生态空间保护优先次序,李怡啸等人^[51]结合气候变化风险评估将中国京津冀地区生物多样性保护优先区划分为涵养区、优化区和修复区等,为生态空间分区管理提供多样化的路径。

表 3 基于全域连通性的保护规划与实施战略框架^[52]

Table 3 Strategic framework for conservation planning based on omnidirectional connectivity

连通性特征 Connectivity performance	土地保护类型 Land protection type		
	未受保护的小型土地 Unprotected small properties	未受保护的大型土地 Unprotected large properties	受保护的 Protected lands
分散区 Diffused	实施土地利用规划以防止进一步破碎化	鼓励用地复合利用,兼顾保护与发展 鼓励用地复合利用,兼顾保护与发展	维持景观渗透性,减少不适宜的土地利用类型
强化区 Intensified	保护土地状态、恢复栖息地、升级基础设施、分区利用土地		
通道区 Channelized		实施土地保护,鼓励土地所有者改善连通性	减少不适宜的土地利用类型,升级基础设施,提高保护等级

3.4 揭示新兴领域中的景观扩散过程

除在生物多样性保护领域外,全域连通性框架也为刻画一些新兴领域的景观扩散过程提供见解。例如, Choe 等人^[42]使用全域连通性模型评估了首尔整个城市的开放空间渗透率,对 25 个行政区级单元进行开放空间绩效评估,以此作为开放空间建设的依据;Thorne 等人^[75]使用植被、人口分布等其他城市空间数据,通过分析全域连通性模型中自然要素流动特征与城市开放空间的关系,为首尔的绿地系统更新提供见解。另外, Buchholtz 等人^[76]应用全域连通性模型评估了美国西部大盆地的火灾连通性,通过电流密度来识别火势高蔓延率地区之间的连接区,继而为阻止火灾蔓延和减轻景观火灾管理成本提供从局部到整体层面的支持。

4 结论与展望

连通性分析是认识和把握整个景观中运动扩散过程和制定生物多样性保护规划的重要基础与前提^[77]。与网络连通性模型相比,全域连通性模型在保护规划中的区域整体分析、尺度整合、多物种适用和气候变化适应等方面具有一定的优势,并在火灾或绿地渗透等其他景观扩散过程模拟中都得到应用。根据全域连通性的优势和连续梯度特征,其在我国生态网络设计、生态安全格局构建、自然保护地体系建设等工作中具有广阔应用前景。最后,根据全域连通性模型特征与优势,本研究提出以下未来研究方向与建议:

(1) 不确定性分析是体现全域连通性建模合理性的必要途径。在应用该模型识别关键廊道和关键节点时,应比较多种景观阻力方案下的连通性评估结果,建议在多个尺度上开展连通性分析,并将整体与局部区域的分析结果进行校验。同样,在全域连通性模型中需重视边界效应,建议在未来研究中至少设置研究区最短边宽的 20% 作为缓冲区一并纳入分析范围,以此抵消边界效应的影响^[11],进而为生态网络或生态安全格局构建提供更科学准确的连通性评估结果。最后,在运用该模型进行保护规划决策时,应结合电流密度、归一化电流、阻力面、栖息地适宜性、土地利用类型等信息进行空间权衡取舍^[25]。

(2) 物种行为监测记录是验证全域连通性模型有效性的基础前提。尽管全域连通性具有多物种适用性的优势,但也不能反映所有物种的运动过程。目前,关于最优的多物种连通性模型,还没有形成普遍共识^[78]。在多功能土地利用现实背景下,由于缺少物种分布与运动迁徙相关数据,多物种连通性通常被以物种无关的建模过程所体现,但其有效性和合理性普遍缺少检验^[69]。在未来研究中,应当开展物种运动行为特征的长期监测和记录,以验证连通性保护规划的合理性,并评估规划实施的有效性。

(3) 集成网络与全域连通性模型是生态保护规划应用的重要方向。“昆蒙框架”和我国生物多样性行动计划高度重视自然保护地之间的连通性,然而,网络连通性模型为评价保护区连通性状态提供了基础指标,但其在表征物种运动扩散过程上存在一定的局限性。因此,未来研究应探索如何有效整合基于梯度的全域连通

性与基于保护区图斑的网络连通性指标,以更好地制定连通性空间保护规划,从而形成目标一致的高效行动方案。

(4) 基于全域连通性模型的梯度特征拓展研究方向。研究认为,连通性是物种-景观相互作用的结果,空间上任意一点的连通性作用与物种运动行为特征和该位置一定范围内的景观类型、数量和分布等有关^[19],但当前研究对连通性与这些景观结构指标之间的定量关系了解不足^[79]。因此,未来研究可在全域连通性梯度特征的基础上,使用可解释机器学习模型揭示景观结构特征(如生境或半生境面积、要素组成以及距离等)对连通性的贡献。此外,连通性支持了物种迁徙、扩散以及植被景观延续等过程^[80],其重要性得到全球广泛认可。然而,过去三十多年的全球连通性规划实施进展并不乐观^[3],原因之一在于缺少量化连通性在生物多样性保护中价值的手段^[81]。因此,未来研究可以探索景观连通性与生态系统服务的关系^[82],并将其纳入生态系统服务价值核算的学术讨论中。

参考文献(References):

- [1] WCMC. UNEP launches global connectivity conservation project. 2024-12-20. <https://www.unep-wcmc.org/en/news/unep-launches-global-connectivity-conservation-project>.
- [2] Hilty J, Worboys G L, Keeley A, Woodley S, Lausche B J, Locke H, Carr M, Pulsford I, Pittock J, White J W, Theobald D M, Levine J, Reuling M, Watson J E M, Ament R, Tabor G M. Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors. Gland, Switzerland: IUCN, International Union for Conservation of Nature, 2020.
- [3] Keeley A T H, Beier P, Creech T, Jones K, Jongman R H, Stonecipher G, Tabor G M. Thirty years of connectivity conservation planning: an assessment of factors influencing plan implementation. *Environmental Research Letters*, 2019, 14(10): 103001.
- [4] CBD. Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity 15/4. Kunming-montreal global biodiversity framework.
- [5] Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 2001, 82(5): 1205-1218.
- [6] Driscoll D A, Banks S C, Barton P S, Lindenmayer D B, Smith A L. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(10): 605-613.
- [7] 陈利顶,傅伯杰. 景观连接度的生态学意义及其应用. *生态学杂志*, 1996, 15(4): 37-42, 73.
- [8] 吴昌广,周志翔,王鹏程,肖文发,滕明君. 景观连接度的概念、度量及其应用. *生态学报*, 2010, 30(7): 1903-1910.
- [9] Belote R T, Barnett K, Zeller K, Brennan A, Gage J. Examining local and regional ecological connectivity throughout North America. *Landscape Ecology*, 2022, 37(12): 2977-2990.
- [10] Beier P, Spencer W, Baldwin R F, McRae B H. Toward best practices for developing regional connectivity maps. *Conservation Biology*, 2011, 25(5): 879-892.
- [11] Koen E L, Bowman J, Sadowski C, Walpole A A. Landscape connectivity for wildlife: development and validation of multispecies linkage maps. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(7): 626-633.
- [12] Brodie J F, Giordano A J, Dickson B, Hebblewhite M, Bernard H, Mohd-Azlan J, Anderson J, Ambu L. Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology*, 2015, 29(1): 122-132.
- [13] Choe H, Keeley A T H, Cameron D R, Gogol-Prokurat M, Hannah L, Roehrdanz P R, Schloss C A, Thorne J H. The influence of model frameworks in spatial planning of regional climate-adaptive connectivity for conservation planning. *Landscape and Urban Planning*, 2021, 214: 104169.
- [14] Brennan A, Beytell P, Aschenborn O, Du Preez P, Funston P J, Hanssen L, Kilian J W, Stuart-Hill G, Taylor R D, Naidoo R. Characterizing multispecies connectivity across a transfrontier conservation landscape. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(9): 1700-1710.
- [15] Mpofu E, Radinger-Peer V, Musakwa W, Penker M, Gugerell K. Discourses on landscape governance and transfrontier conservation areas: converging, diverging and evolving discourses with geographic contextual nuances. *Biodiversity and Conservation*, 2023, 32(14): 4597-4626.
- [16] Keeley A T H, Fremier A K, Goertler P A L, Huber P R, Sturrock A M, Bashevkin S M, Barbaree B A, Letitia Grenier J, Dilts T E, Gogol-Prokurat M, Colombano D D, Bush E E, Laws A, Gallo J A, Kondolf M, Stahl A T. Governing ecological connectivity in cross-scale dependent systems. *Bioscience*, 2022, 72(4): 372-386.
- [17] Kool J T, Moilanen A, Treml E A. Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, 2013, 28(2): 165-185.
- [18] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1993, 68(3): 571.
- [19] Taylor P D, Fahrig L, With K A. *Landscape connectivity: a return to the basics*//Connectivity Conservation. Cambridge: Cambridge University

Press, 2006: 29-43.

- [20] 赵智聪, 王沛. 中国自然保护区连通性的重要意义与关键议题. 风景园林, 2022, 29(7): 12-17.
- [21] Keeley A T H, Beier P, Jenness J S. Connectivity metrics for conservation planning and monitoring. *Biological Conservation*, 2021, 255: 109008.
- [22] Fang X D, Hou X Y, Li X W, Hou W, Nakaoka M, Yu X B. Ecological connectivity between land and sea: a review. *Ecological Research*, 2018, 33(1): 51-61.
- [23] Keeley A T H, Ackerly D D, Cameron D R, Heller N E, Huber P R, Schloss C A, Thorne J H, Merenlender A M. New concepts, models, and assessments of climate-wise connectivity[J]. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(7): 073002.
- [24] Spanowicz A G, Jaeger J A G. Measuring landscape connectivity: On the importance of within-patch connectivity. *Landscape Ecology*, 2019, 34(10): 2261-2278.
- [25] McRae B, Popper K, Jones A, Schindel M, Buttrick S, Hall K, Unnasch R, Platt J. Conserving Nature's Stage: Mapping Omnidirectional Connectivity for Resilient Terrestrial Landscapes in the Pacific Northwest. (2016-6-6) [2024-9-28]. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.4158.6166>.
- [26] 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.
- [27] Theobald D M, Keeley A T H, Laur A, Tabor G. A simple and practical measure of the connectivity of protected area networks: The ProNet metric. *Conservation Science and Practice*, 2022, 4(11): e12823.
- [28] Albert C H, Rayfield B, Dumitru M, Gonzalez A. Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology*, 2017, 31(6): 1383-1396.
- [29] Nicholson E, Westphal M I, Frank K, Rochester W A, Pressey R L, Lindenmayer D B, Possingham H P. A new method for conservation planning for the persistence of multiple species. *Ecology Letters*, 2006, 9(9): 1049-1060.
- [30] Fleishman E, Anderson J, Dickson B G. Single-species and multiple-species connectivity models for large mammals on the Navajo nation. *Western North American Naturalist*, 2017, 77(2): 237-251.
- [31] Rayfield B, Pelletier D, Dumitru M, Cardille J A, Gonzalez A. Multipurpose habitat networks for short-range and long-range connectivity: a new method combining graph and circuit connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(2): 222-231.
- [32] Littlefield C E, McRae B H, Michalak J L, Lawler J J, Carroll C. Connecting today's climates to future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conservation Biology*, 2017, 31(6): 1397-1408.
- [33] Pither R, O'Brien P, Brennan A, Hirsh-Pearson K, Bowman J. Predicting areas important for ecological connectivity throughout Canada. *PLoS One*, 2023, 18(2): e0281980.
- [34] Martinez-Cillero R, Siggery B, Murphy R, Perez-Diaz A, Christie I, Chimbwandira S J. Functional connectivity modelling and biodiversity net gain in England: recommendations for practitioners. *Journal of Environmental Management*, 2023, 328: 116857.
- [35] Gray M E, Dickson B G, Nussear K E, Esque T C, Chang T. A range-wide model of contemporary, omnidirectional connectivity for the threatened Mojave desert tortoise. *Ecosphere*, 2019, 10(9): e02847.
- [36] Zeller K A, McGarigal K, Whiteley A R. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology*, 2012, 27(6): 777-797.
- [37] Spear S F, Balkenhol N, Fortin M J, McRae B H, Scribner K. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology*, 2010, 19(17): 3576-3591.
- [38] Dutta T, Sharma S, Meyer N F V, Larroque J, Balkenhol N. An overview of computational tools for preparing, constructing and using resistance surfaces in connectivity research. *Landscape Ecology*, 2022, 37(9): 2195-2224.
- [39] 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.
- [40] Schloss C A, Richard Cameron D, McRae B H, Theobald D M, Jones A. "No-regrets" pathways for navigating climate change: planning for connectivity with land use, topography, and climate. *Ecological Applications*, 2022, 32(1): e02468.
- [41] Anderson M G, Clark M, Sheldon A O. Resilient Sites for Terrestrial Conservation. The Nature Conservancy, Eastern Conservation Science.2012.
- [42] Choe H, Thorne J H. Omnidirectional connectivity of urban open spaces provides context for local government redevelopment plans. *Landscape and Ecological Engineering*, 2019, 15(3): 245-251.
- [43] Hohbein R R, Nibbelink N P. Omnidirectional connectivity for the Andean bear (*Tremarctos ornatus*) across the Colombian Andes. *Landscape Ecology*, 2021, 36(11): 3169-3185.
- [44] Fletcher R J Jr, Acevedo M A, Reichert B E, Pias K E, Kitchens W M. Social network models predict movement and connectivity in ecological landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(48): 19282-19287.
- [45] Riordan-Short E, Pither R, Pither J. Four steps to strengthen connectivity modeling. *Ecography*, 2023, 2023(11): e06766.

- [46] Laliberté J, St-Laurent M H. Validation of functional connectivity modeling: the Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning*, 2020, 202: 103878.
- [47] McClure M L, Hansen A J, Inman R M. Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology*, 2016, 31(7): 1419-1432.
- [48] Pitman R T, Fattbert J, Williams S T, Williams K S, Hill R A, Hunter L T B, Robinson H, Power J, Swanepoel L, Slotow R, Balme G A. Cats, connectivity and conservation: incorporating data sets and integrating scales for wildlife management. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(6): 1687-1698.
- [49] Kays R, Davidson S C, Berger M, Bohrer G, Fiedler W, Flack A, Hirt J, Hahn C, Guggel D, Russell B, Kölzsch A, Lohr A, Partecke J, Quetting M, Safi K, Scharf A, Schneider G, Lang I, Schaeuffelhut F, Landwehr M, Storhas M, van Schalkwyk L, Vinciguerra C, Weinzierl R, Wikelski M. The Movebank system for studying global animal movement and demography. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, 13(2): 419-431.
- [50] 彭建, 赵会娟, 刘焱序, 吴健生. 区域生态安全格局构建研究进展与展望. *地理研究*, 2017, 36(3): 407-419.
- [51] 李怡啸, 欧小杨, 李昊冉, 程哲, 李晓溪, 郑曦. 基于全域连通性识别气候变化风险下的生物多样性保护优先区——以京津冀为例. *生态学报*, 2024, 44(3): 1152-1163.
- [52] Cameron D, Schloss C A, Theobald D, Morrison S A. A framework to select strategies for conserving and restoring habitat connectivity in complex landscapes. *Conservation Science and Practice*, 2022
- [53] Bowman J, Adey E, Angoh S Y J, Baici J E, Brown M G C, Cordes C, Dupuis A E, Newar S L, Scott L M, Solmundson K. Effects of cost surface uncertainty on current density estimates from circuit theory. *PeerJ*, 2020, 8: e9617.
- [54] Koen E L, Bowman J, Walpole A A. The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources*, 2012, 12(4): 686-696.
- [55] Unnithan Kumar S, Turnbull J, Hartman Davies O, Hodgetts T, Cushman S A. Moving beyond landscape resistance: considerations for the future of connectivity modelling and conservation science. *Landscape Ecology*, 2022, 37(10): 2465-2480.
- [56] Koen E L, Garraway C J, Wilson P J, Bowman J. The effect of map boundary on estimates of landscape resistance to animal movement. *PLoS One*, 2010, 5(7): e11785.
- [57] Moilanen A. On the limitations of graph-theoretic connectivity in spatial ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(6): 1543-1547.
- [58] Beier P, Majka D R, Newell S L. Uncertainty analysis of least-cost modeling for designing wildlife linkages. *Ecological Applications*, 2009, 19(8): 2067-2077.
- [59] Cushman S A, Landguth E L. Multi-taxa population connectivity in the northern rocky mountains. *Ecological Modelling*, 2012, 231: 101-112.
- [60] 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.
- [61] Aylward C M, Murdoch J D, Kilpatrick C W. Multiscale landscape genetics of American marten at their southern range periphery. *Heredity*, 2020, 124: 550-561.
- [62] Ruiz-Lopez M J, Barelli C, Rovero F, Hodges K, Roos C, Peterman W E, Ting N. A novel landscape genetic approach demonstrates the effects of human disturbance on the Udzungwa red *Colobus* monkey (*Procolobus gordonorum*). *Heredity*, 2016, 116(2): 167-176.
- [63] Correa Ayram C A, Mendoza M E, Etter A, Pérez Salicrup D R. Anthropogenic impact on habitat connectivity: a multidimensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators*, 2017, 72: 895-909.
- [64] de Rivera C E, Bliss-Ketchum L L, Lafrenz M D, Hanson A V, McKinney-Wise L E, Rodriguez A H, Schultz J, Simmons A L, Taylor Rodriguez D, Temple A H, Wheat R E. Visualizing connectivity for wildlife in a world without roads. *Frontiers in Environmental Science*, 2022, 10: 757954.
- [65] Marrotte R R, Bowman J, Brown M G C, Cordes C, Morris K Y, Prentice M B, Wilson P J. Multi-species genetic connectivity in a terrestrial habitat network. *Movement Ecology*, 2017, 5: 21.
- [66] Koen E L, Ellington E H, Bowman J. Mapping landscape connectivity for large spatial extents. *Landscape Ecology*, 2019, 34(10): 2421-2433.
- [67] 朱捷, 苏杰, 尹海伟, 孔繁花. 基于源地综合识别与多尺度嵌套的徐州生态网络构建. *自然资源学报*, 2020, 35(8): 1986-2001.
- [68] DeMatteo K E, Rinas M A, Zurano J P, Selleski N, Schneider R G, Argüelles C F. Using niche-modelling and species-specific cost analyses to determine a multispecies corridor in a fragmented landscape. *PLoS One*, 2017, 12(8): e0183648.
- [69] Wood S L R, Martins K T, Dumais-Lalonde V, Tanguy O, Maure F, St-Denis A, Rayfield B, Martin A E, Gonzalez A. Missing Interactions: The Current State of Multispecies Connectivity Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 830822.
- [70] Meurant M, Gonzalez A, Doxa A, Albert C H. Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation*, 2018, 227: 326-334.

- [71] Wade A, McKelvey K, Schwartz M. Resistance-surface-based wildlife conservation connectivity modeling: Summary of efforts in the United States and guide for practitioners. (2015-6-1) [2024-9-28]. <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-333>.
- [72] Williamson M A, Creech T G, Carnwath G, Dixon B, Kelly V. Incorporating wildlife connectivity into forest plan revision under the United States Forest Service's 2012 planning rule. *Conservation Science and Practice*, 2020, 2(2): e155.
- [73] Dertien Jeremy S, Baldwin Robert F. Does scale or method matter for conservation? Application of directional and omnidirectional connectivity models in spatial prioritizations. *Frontiers in Conservation Science*, 2023, 4:976914
- [74] Kim J, Song Y. Integrating ecosystem services and ecological connectivity to prioritize spatial conservation on Jeju Island, South Korea. *Landscape and Urban Planning*, 2023, 239: 104865.
- [75] Thorne J H, Choe H, Boynton R M, Lee D K. Open space networks can guide urban renewal in a megacity. *Environmental Research Letters*, 2020, 15(9): 094080.
- [76] Buchholtz E K, Kreidler J, Shinneman D J, Crist M, Heinrichs J. Assessing large landscape patterns of potential fire connectivity using circuit methods. *Landscape Ecology*, 2023, 38(7): 1663-1676.
- [77] Tiwari A, Saran S, Avishek K. A scoping review of modelling techniques for ecological connectivity in heterogeneous landscape. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*, 2023, 51(11): 2143-2158.
- [78] Marrec R, Abdel Moniem H E, Iravani M, Hricko B, Kariyeva J, Wagner H H. Conceptual framework and uncertainty analysis for large-scale, species-agnostic modelling of landscape connectivity across Alberta, Canada. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 6798.
- [79] Goodwin B J, Fahrig L. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos*, 2002, 99(3): 552-570.
- [80] Zeller K A, Compton B W, P Finn S, Palm E C. Measuring ecological connectivity with ecological distance and dynamic resistant kernels. *Landscape Ecology*, 2024, 39(5): 95.
- [81] Olds A D, Connolly R M, Pitt K A, Pittman S J, Maxwell P S, Huijbers C M, Moore B R, Albert S, Rissik D, Babcock R C, Schlacher T A. Quantifying the conservation value of seascape connectivity: a global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(1): 3-15.
- [82] Ng C N, Xie Y J, Yu X J. Integrating landscape connectivity into the evaluation of ecosystem services for biodiversity conservation and its implications for landscape planning. *Applied Geography*, 2013, 42: 1-12.