

景观连接度的概念、度量及其应用

吴昌广¹, 周志翔^{1,*}, 王鹏程^{1,2}, 肖文发², 滕明君¹

(1. 华中农业大学, 武汉 430070; 2. 中国林业科学研究院, 北京 100091)

摘要: 景观连接度是指景观促进或阻碍生物体或某种生态过程在源斑块间运动的程度, 反映了景观的功能特征。景观连接度理论与方法是景观评价、管理和生态规划的重要基础, 对于区域可持续发展和生物多样性保护等方面的研究都具有重要指导意义。综述了国内外近 10a 来有关景观连接度概念、度量方法及其生态学意义的最新进展, 并探讨了景观连接度与景观要素间的关系及其潜在应用前景, 以期为进一步开展景观空间格局与生态过程间关系的研究与应用提供参考。

关键词: 景观连接度; 结构连接度; 功能连接度; 度量方法; 生物多样性保护; 景观规划

The concept and measurement of landscape connectivity and its applications

WU Changguang¹, ZHOU Zhixiang^{1,*}, WANG Pengcheng^{1,2}, XIAO Wenfa², TENG Mingjun¹

¹ Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

² Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Landscape connectivity was defined by metrics to reflect landscape functional characteristic for it represents ‘the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches’. The theory and method of landscape connectivity is an important basis for landscape evaluation, management and ecological designing. It will also contribute to the regional sustainable development and biodiversity conservation. In this paper, the new progress of landscape connectivity research, including the concept, measurement and its ecological significance were summarized, and the relationship between landscape connectivity and landscape elements, and its potential application perspectives were discussed. This review could serve as a guideline in further research and applications of the relationship between landscape pattern and ecological processes.

Key Words: landscape connectivity; structural connectivity; functional connectivity; measurement; biodiversity conservation; landscape planning

景观破碎化程度加剧是当前快速工业化和城市化进程中面临的重要问题, 其导致的空间异质性使景观格局连续性下降, 干扰了正常的景观生态过程和生态调控能力^[1-4]。因此, 以景观生态学原理为指导, 有效地规划和管理景观要素的数量、比例及时空配置, 使景观中资源组合在结构和功能上接近或达到最优化, 从而提高景观的稳定性, 已成为区域生态安全的核心研究内容^[5-7]。

景观连接度描述了景观要素在功能和生态学过程上的有机联系, 这种联系可能是生物群体间的物种流, 也可能是景观要素间直接的物质、能量与信息流^[8], 它为探索景观空间异质性和揭示景观空间格局与生态过程间的关系提供了理论基础和技术方法。针对景观破碎化过程开展景观连接度研究可为景观格局优化和土地可持续利用提供科学决策依据, 对于区域生物资源管理、生物多样性保护和自然保护区规划等均具有重要的指导意义^[9-10]。本文拟跟踪近十年来国内外景观连接度概念、度量方法及其生态学意义的研究动态, 以期

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD03A1301, 2006BAD03A0710); 长江三峡库区(秭归)森林生态定位站资助项目

收稿日期: 2009-02-12; **修订日期:** 2009-05-22

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

为深入开展景观空间格局与生态过程间关系的研究与应用提供参考。

1 景观连接度的概念

1984 年 Merriam 首次使用景观连接度概念用以描述景观结构特征与物种运动行为间的交互作用^[11]。随着景观生态学理论和应用的快速发展,景观连接度概念也出现了许多新的解释。Forman 和 Godron 根据拓扑学中的连接度概念,认为景观连接度是描述景观中廊道或基质在空间上如何连接和延续的一种测定指标^[12]。Schrelber 则将景观连接度概括为生态系统中和生态系统之间关系的整体复杂性,它不仅包括群落中和生物之间的相互关系,而且包括生态系统生物和非生物单元之间物、能流及其相互关系网^[13]。Taylor 等提出了一个定量的、便于描述和应用的景观连接度概念,认为景观连接度是景观促进或阻碍生物体或某种生态过程在源斑块间运动的程度^[14]。With 等将景观连接度描述为生境斑块间由于斑块的空间蔓延和生物体对景观结构的运动反应所产生的功能关系^[15]。Tischendorf 和 Fahrig 把景观连接度概括为景观结构与物种在各种景观要素中的扩散能力、死亡率等因素共同对斑块间运动速率产生的综合效应^[16]。尽管上述概念在表达上略有不同,但都认为景观连接度是对景观空间结构单元相互之间连续性的量度,并侧重于反映景观的功能,属于描述景观生态过程的参数。

可以看出,景观连接度是研究同类斑块之间或异类斑块之间在功能和生态过程上的有机联系,这种联系可能是生物群体之间的物种交流,也可能是景观元素间直接的物质、能量交换和迁移。目前国际景观生态学领域使用最多的景观连接度概念是 Taylor 等人 1993 年提出的定义^[16-20],这一定义实质上反映了景观要素对某种水平运动过程的抑制程度。

2 景观连接度的类型

根据度量方法的不同,可将景观连接度分为结构连接度和功能连接度两种类型^[16,21-22]。仅从景观要素在空间结构上的连续性出发,而不考虑任何生态学功能的景观连接度称为结构连接度;相反,从生态学实体(生物个体、种群、物种等)的角度出发,考虑到某一特定生态过程的景观连接度则称之为功能连接度。结构连接度带有很大的随意性,人为框定一定区域,用各种指数来描述景观的空间连续性,这种方法往往具有较低的生物相关性。功能连接度基于物种所感知和响应的尺度,与生物及生态学过程密切相关,并表现出多维性,生活于同一环境中的不同生物类群在功能连接度上会存在差异^[18]。Bunn 等发现,美国北卡罗来纳州滨海平原上的美洲水貂(*Mustela vison*)和蓝翅黄森莺(*Protonotaria citrea*)虽然生活在相同的生境斑块中,但两个物种的扩散行为并不一样,当移除景观中的一些边界和节点时,蓝翅黄森莺的景观功能连接度遭到了破坏,而美洲水貂并不受此影响^[23]。

Calabrese 和 Fagan 根据度量方法的复杂程度及其对数据的要求将景观连接度划分结构连接度、潜在连接度及真实连接度三类^[24]。其中,结构连接度只关注景观的物理特征,如生境斑块的大小、形状和位置,并不考虑物种在景观中的扩散行为,可通过卫片、航片或视觉器官观察来确定;潜在连接度在景观结构特征基础上结合了生物体的扩散行为,通过模型预测生物物种在景观中的连接度;真实连接度则是通过观察物种个体在斑块间的运动来衡量生物物种在景观要素或斑块间的真实连续性。实际上,潜在连接度和真实连接度就是前面所讲的功能连接度。

在破碎化的景观中,结构连接度的高低并不能代表其功能连接度的高低,还取决于物种本身的生物学特性^[25]。例如,景观中两个生境斑块通过一条并不适合物种扩散的廊道(太长或者太窄)连接,虽然存在结构连通性,但是物种个体仍无法在生境斑块间成功扩散。同样,在不连续的生境斑块间,如果物种有能力通过基质在生境斑块间扩散,那么景观仍存在功能上的连通性。不过有一种情况比较特殊,如果生物体只能在某种偏好的生境中自由运动,而无法穿过生境与基质之间的边界,此时功能连接度与结构连接度可以具有相同涵义。

3 景观连接度的度量方法

景观连接度研究主要通过实证研究和建模研究两种方法,研究对象以动物种群为主,而针对植物种群的

景观连接度研究还很少见^[16,22,26-27]。目前度量景观连接度的方法很多,既有结构上的度量方法,也有功能上的度量方法。Goodwin 把景观连接度的度量方法归纳为 10 类:①基于廊道存在或不存在的度量;②基于距离的度量,有时通过生境斑块间的迁徙能力计算加权距离;③基于景观中生境数量的度量;④基于聚集度或渗透性的度量;⑤基于图论的度量;⑥基于扩散成功的度量,即所有成功迁入景观生境斑块中的个体除以最初释放的个体总数;⑦基于斑块间平均移动概率的度量;⑧基于搜索时间的度量,即随机放置的个体找到一个新的生境花费的平均步伐;⑨基于迁徙个体再次被发现频率的度量;⑩基于迁入率(immigration rates)的度量。Kindlmann 和 Burel 对上述 10 种度量方法作了详细的叙述,并将前面 5 种归为结构连接度度量方法,后 5 种归为功能连接度度量方法^[27]。不过 Minor 和 Urban 认为图论既可以量化结构连接度也可以量化功能连接度,且目前主要被用来度量物种在景观中的功能连接度^[23,28-29]。

Calabrese 和 Fagan 将景观连接度的度量方法归纳为最邻近距离法、空间格局指数法、尺度-面积比法、图论法、缓冲半径和关联函数模型法、观察迁入/迁出或扩散率法 6 类(表 1),并对每种度量方法的数据要求、研究方法及优缺点做了总结^[24]。最邻近距离和空间格局指数需要的数据信息量较少,但由于没有结合物种扩散数据,仅是对景观结构连接度的度量。缓冲半径和关联函数模型可以在单个斑块水平上提供比较详细的潜在连接度(功能连接度),但是对数据要求比较高。同样,通过无线电追踪或标记-释放-回捕技术观察物种迁入/迁出或扩散率可以得到物种在景观中的真实连接度(功能连接度),但由于其劳动强度过大只适用于小区调查。目前,在自然保护区这种大尺度上的景观连接度研究中,图论法被认为具有最高的性价比,它利用来源于 GIS 的空间直观生境数据并结合物种的扩散行为,能很好的预测景观潜在连接度(功能连接度)。如果在生境斑块不能准确划分时,尺度-面积比应该是最好的选择,但尺度-面积比与真实连接度的关系还需进一步的验证。

表 1 连接度度量的数据依赖分类框架^[24]

Table 1 The data-dependent classification framework of connectivity metrics

连接度度量 Connectivity metrics	连接度类型 Type of connectivity	生境数据 Habitat-level data	物种数据 Species-level data	研究方法 Methodology
最邻近距离法	结构连接度	最邻近距离	斑块占据性	特定斑块的野外调查
空间格局指数法	结构连接度	空间直观	无	地理信息系统/遥感
尺度-面积比法	结构连接度	无	基于点或栅格的事件	事件数据库,存在与否信息的采集
图论法	潜在连接度	空间直观	扩散能力	地理信息系统/遥感+扩散研究
缓冲半径和关联函数模型法	潜在连接度	空间直观,包含斑块面积	斑块占据性和扩散能力	结合扩散研究对特定斑块进行多年的野外调查或对斑块单年的占据性研究
观察物种的迁入/迁出或扩散率法	真实连接度	根据研究方法不同而改变	运动路径或特定位置上的扩散能力	跟踪物种的运动路径或者利用标记-释放-回捕技术

景观连接度抽象地表达了生物群体在景观中活动、生存的能力和景观元素对它的抑制程度。它不能仅仅通过景观结构的特征得到反映,必须在研究景观结构的基础上,通过观测生物的生态行为和对生物迁徙、生存的影响来度量景观连接度。同时,景观连接度又是相对的,对于特定的生态过程具有较高景观连接度的景观单元,而对于其他生物群体或生态过程,景观连接度也许较低。因此,景观连接度度量方法研究应从结构连接度向功能连接度的度量发展,只有进一步揭示景观结构、生物体运动行为或特定生态过程与景观连接度之间的关系,比较不同度量方法在测定景观连接度中的差异,才能更清晰地解释物种或某种特定生态过程在区域中的分布。此外,还应摸清实证研究与建模研究的联系,验证景观连接度的模拟结果。虽然建模非常适合度量景观水平上的连接度研究,但只是对自然生态系统做了预测和潜在的分析,仍需要建立在实证研究的基础上。

4 景观连接度与景观要素的关系

景观是一个由异质的斑块-廊道-基质所组成的镶嵌体,景观要素与景观生态学指数间有重要的相关性。

4.1 景观连接度与斑块

目前关于连接度的尺度问题还存在争议,复合种群研究者认为其属于斑块水平,而景观生态学者认为其属于景观水平。在复合种群研究中,连接度用来反映进入某一特定斑块的期望迁入率,认为连接度是一个斑块或者生活在这个斑块中局域种群的属性,不同斑块具有不同连接度^[30]。而在景观生态学研究,连接度用来描述景观阻碍或促进运动的程度,认为连接度属于整个景观的特征^[16,19]。因此,在景观生态学中要回答的问题不再是破碎生境中某一特定位置会有多少个体迁入,而是个体在景观中运动的能力。

Tischendorf 和 Fahrig 曾指出,斑块的迁入率决定于①核心斑块周围被物种占有的生境数量,②离开周围生境的迁徙个体数量,③干扰基质的自然性,④生物体的运动与感知能力,⑤扩散的死亡风险。这里①和③是景观的结构特征,④和⑤是生物体对景观结构的反应,斑块的连接度取决于“景观阻碍或促进运动的程度”^[16]。因此,斑块连接度应该被纳入景观连接度概念中,如果一个景观拥有很多高连接度的斑块,其景观连接度就较高,反之景观连接度就较低。所以只有在景观尺度上度量连接度才有意义。

通过生境斑块的迁入率来度量景观连接度将面临一个重要的难题,当景观中只存在一个连续的大型生境斑块时,景观中的生物体就不存在斑块间运动,这时景观连接度将会等于零。显然这种结论与对生境破碎化的认识有很大矛盾,因为对于一个被生境全部覆盖的景观来讲其连通性应该是最大的。Tischendorf 和 Fahrig 研究发现基于相等大小细胞单元的迁入率可以很好的解决这个问题,也可通过测量景观中几个相等大小生境的迁入率,然后求平均值作为景观连接度^[16,19]。

4.2 景观连接度与廊道

廊道是指两个生境斑块间狭长、连续的条状生境。从理论上讲,廊道可以促进生物体在残留生境斑块间的迁移,增加局域种群间的基因流动,从而缓解生境破碎化的负面效应。因此,保护和建立破碎化景观中的生境廊道一直被作为区域生物多样性保护的主要手段之一^[31-33]。为了抵制自然界日益增加的破碎化,欧洲启动贯穿欧洲大陆的生态网络工程“自然 2000”,通过建立运动廊道提高整个区域的景观连续性,从而增加物种在破碎景观中的扩散能力^[34]。

景观连接度的早期研究主要关注景观中是否存在可运动的廊道^[35-37],常用廊道数量来衡量景观连接度的高低。但随着对生物体穿过非生境运动认识的逐步加深,研究人员开始质疑斑块间的运动是否必需借助廊道^[38]。例如,尽管很多鸟类的栖息地景观中不存在廊道连接,但鸟类可以飞越较长距离到达其它同类斑块,只要斑块间的直接距离限定在其可飞越的距离之内,对于鸟类迁移仍具有较好的景观连接度。事实上,不同的生物体对于廊道的要求(宽度、长度)也并不相同^[31],如果不结合物种的生物学特征,就很难真实地反映出廊道对景观连接度的影响。因此,廊道对景观连接度的贡献度取决于廊道和基质的自然属性及生物体对两者的反应,增加景观中廊道数量有时候可以提高景观连接度,但仅通过生境斑块间的廊道数来衡量景观连接度是不全面的。

4.3 景观连接度与基质

在生境破碎化过程中,异常斑块类型(基质)的出现会对生物体的运动行为和运动风险产生影响,从而影响生物体在斑块间的扩散能力^[33,39-40]。因此,景观连接度高低主要取决于基质斑块的组成及其空间配置。如果景观由易于生物体运动的基质斑块组成,景观连接度就较高;如果景观由阻碍生物体运动的基质组成,景观连接度就较低。同样,基质斑块的空间配置既可以降低景观连接度(如阻碍物种运动的基质斑块环绕在生境周围),也可以增加景观连接度(如阻碍物种运动的基质斑块以聚呈状分布并远离生境)。

生境斑块间的距离与景观连接度间存在显著的负相关,增加生境斑块间的距离会使景观连接度明显降低^[41]。目前,一些研究直接基于斑块间的欧式距离来衡量景观连接度的高低^[42],即度量生境斑块间的最邻近距离。这种度量方法不仅没有考虑到生境斑块的形状和内部变异性,还忽略了生物体在景观基质中的适宜

性或渗透性^[14,23]。Ricketts 通过标记-回捕数据研究两种景观基质(针叶林和柳树灌丛)对生活在草甸斑块中蝴蝶种群运动的阻力,检验不同基质类型是否会影响物种在基质中的连接度^[43],发现 6 个蝴蝶种中的 4 个种受针叶林的阻力是柳树灌丛的 3—12 倍,而其它 2 个种不受基质的影响。可见,即使是相近的物种,基质的影响也大不相同。

近年来研究人员发现基于最小费用模型的费用距离可以弥补欧式距离的缺陷,并有效地度量物种在景观中的连接度^[44-47]。费用距离与普通欧氏距离相似之处在于强调点与点之间空间上的相对关系,但它又不同于点与点之间的实际距离,而是基于生物体通过不同景观单元时的阻力系数来计算。如果费用距离越大,生物群体在景观中的连接度就越低,反之则高。该方法起源于图论,在景观结构基础上结合了基质对生物体运动的阻力,其运算过程可以在 GIS(如 Arc/Info; Idrisi)程序包中实现,最后通过图形形象地描绘出景观潜在连接度和物种扩散的最佳路径。应用该方法的研究结果可以为生态网络布置、生态安全格局设计等提供科学的参考依据。

5 景观连接度的应用

5.1 景观连接度与区域生物多样性保护

城市区域的扩展和集约化农业的土地利用,使野生物种生境不断萎缩、隔离^[48],自然生境的消失和破碎化已成为全球生物多样性的最大威胁^[49-50]。目前,许多学者开始基于景观连接度评估生境破碎化对区域生物多样性带来的影响。研究表明景观连接度在多个时间尺度上影响着基因、个体、种群及物种的运动^[10,51],其中在小时间尺度上连接度影响生物幼体能否成功向未占用生境的扩散^[52],在中时间尺度上连接度影响复合种群的迁徙和续存^[53],在大时间尺度上连接度影响物种在响应气候变化时迁徙或改变生存区域的能力^[54]。生境破碎化导致的局域种群很容易丧失遗传多样性,提高景观连接度可以有效地促进复合种群动态和物种扩散,从而减小局域种群的灭绝风险。Urban 和 Keitt 研究生境破碎化对墨西哥斑纹猫头鹰(*Strix occidentalis lucida*)种群动态影响时发现,只要保持较高的景观连接度该种群仍可在区域中续存^[28]。Sork 和 Smouse 研究发现景观连接度对植物授粉和种子传播有很大影响,连接度降低会导致植物种群出现遗传隔离^[9]。景观连接度研究也由此成为区域生物多样性保护的主要途径之一。

通过景观连接度分析和制图,可以发现景观中对生物群体影响比较敏感的地段和敏感点,在这些地段和关键点可以通过建立廊道或踏脚石而改善生物的生存环境。但生境消失对生物多样性的影响比破碎化更严重,区域中生境总面积或单个生境斑块过小而无法承载物种时会直接导致种群灭绝^[41,49],只有生境斑块能维持种群生存的基础上,进行景观连接度研究才有意义。因此,在自然保护区建设时,生境保护和恢复应是首要工作,其次才是如何提高景观连接度、使斑块隔离最小化,这样才能达到生物多样性保护的目的。

5.2 景观连接度与景观规划

随着人为活动的日益加剧,大面积的建成区及错综的交通路线,阻隔了不同地区的生态联系,其结果不仅导致景观多样性降低、生物栖息地丧失,也导致建设用地的恣意蔓延以及生态用地的孤立化。景观连接度的研究成果可以为区域景观生态规划提供科学的理论依据,已广泛应用于发达国家的生态环境建设中,如交通建设中的野生动物通道设计和城市规划中的生态廊道建设等。大规模的公路和铁路工程常阻断景观中野生动物的正常迁移和扩散过程,导致生物体在景观中的连接度下降,对野生动物的生存造成了严重威胁。如 Singleton 等基于景观连接度研究华盛顿地区洲际高速公路建设对大型哺乳动物的景观渗透性影响,发现洲际高速公路横穿过物种迁徙的廊道,其中部分路段已经对物种的生境构成威胁^[55]。该研究对当地物种的生境保护和迁徙廊道设计具有十分重要的现实意义。在城市生态建设中为保护动植物的生境地,常在城市内部建立动植物园、自然保护区,但由于人为因素较多,尽管从生物群体上得到了保护,仍然在相当程度上改变了生物群体的生态习性,甚至降低了生物群体间的遗传能力。Verbeylen 等在研究市政建设对城市内部的红松鼠(*Sciurus vulgaris* L.)种群影响时发现,提高城市内部残留生境与外部源生境的连接度是城内红松鼠种群续存的有效保护途径^[40]。Marulli 和 Mallarach 基于 GIS 建立景观连接度评价模型,对巴塞罗那地区陆地生态系统

的连接度进行全面诊断,并识别出影响巴塞罗那地区景观连接度的生态敏感点及潜在的生态廊道,为区域和城市规划提供了很好的参考^[56]。

国内学者在景观规划中运用景观连接度评估方法在特定生物种群的生境质量评价、生物保护的生态安全格局判别及区域景观格局优化等方面开展了诸多有价值的探索性研究。陈利顶等首次将景观连接度概念引入物种生境破碎化研究中,并通过选择影响大熊猫生存的3种典型景观因子(海拔、坡度和食物来源)建立景观连接度评价模型,定量分析了卧龙自然保护区大熊猫的适宜生境类型及空间特征^[57]。最近的研究还在自然景观因子的基础上增加人为干扰因素,建立了基于景观连接度的马鹿和大熊猫栖息地质量评价模型^[58-59]。俞孔坚提出的景观生态安全格局概念及其识别方法实质上也是基于景观连接度原理,通过阻力模型确定一些关键性的源斑块、源间联系的廊道和辐射道等或其它空间组合^[60]。李纪宏和刘雪华利用阻力模型对陕西老县城大熊猫自然保护区进行功能区划研究^[61]。近年来,我国生态学者根据景观连接度概念的内涵和外延,将景观连接度评价方法推广到更广泛的结构和功能联系过程研究领域,通过景观连接度分析重建景观组分的空间生态联系,从而达到优化区域景观格局目的^[6,62-63]。从目前的研究来看,景观连接度评价方法在面向生物多样性保护的理论和应用研究中(如自然保护区设计、物种生境管理等)较为成功。

5.3 景观连接度的应用前景

认识景观空间格局与生态过程间的关系是景观生态学研究的一个主要内容^[64]。景观格局制约各种生态过程(如生物物种分布、动物迁移、土壤侵蚀、地表径流、林火蔓延和噪声传播等生物学和生态学过程),景观格局的优劣直接决定着生态环境质量状况。因此,如何基于对景观格局、功能和过程关系的理解,从生态空间构建一些能够控制生态过程的、至关重要的景观组分或组合,从而有效提升区域生态功能连续性,是当前区域规划和景观生态建设所面临的共同难题。

景观生态学家往往是通过研究景观结构和生态过程之间的关系,设计不同的景观结构从而达到控制景观生态功能的目的。景观连接度可以有效地反映出景观整体功能的连续性,为合理开展区域生态保护和建设提供了重要手段和途径。已有学者开始尝试基于景观连接度方法评价区域中林火蔓延、荒漠化等特定生态过程存在的风险^[20,65]。景观连接度理论与方法对于开展景观格局与生态过程关系等有关问题的研究具有广阔的应用前景,发展一种简洁、快速的功能连接度度量方法来评估景观变化对区域环境的影响,将成为众多地理学者、景观规划师及土地管理者共同关注的焦点^[44,66]。

References:

- [1] Turner M G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology Systematics*, 1989, 20: 171-197.
- [2] Meng Q H, Fu B J. Landscape pattern and soil nutrient flux. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2000, 14 (3): 116-121.
- [3] Nagendra H, Munroe D K, Southworth J. From pattern to process: landscape fragmentation and the analysis of land use/land cover change. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2004, 101: 111-115.
- [4] Seppelt R, Schr der B. Pattern and processes of dynamic mosaic landscapes. *Ecological Modelling*, 2006, 199: 377-378.
- [5] Gao C, Zhu J Y, Dou Y J, Zhang T L. Landscape management practices for the control of non-point source pollution: methods and principals. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 109-116.
- [6] Wu J F, Zeng H, Liu Y Q. Landscape ecological connectivity assessment of Shenzhen. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1691-1701.
- [7] Zhu L J, Liu H Y. Landscape connectivity of red-crowned crane habitat during its breeding season in Nao Li River Basin. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2008, 24 (2): 12-16, 83.
- [8] Chen L D, Fu B J. The ecological significance and application of landscape connectivity. *Chinese Journal of Ecology*, 1996, 15(4): 37-42.
- [9] Sork V L, Smouse P E. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology*, 2006, 21: 821-836.
- [10] Minor E S, Urban D L. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology*, 2008, 22: 297-307.
- [11] Merriam H G. Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern//J. Brandt and P. Agger eds. *Methodology in landscape ecological research and Planning*. Vol.1. Theme: Landscape ecological concepts. Denmark: Roskilde University Center, 1984, 5-15.
- [12] Forman R T T, Godron M. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley and Sons, 1986.
- [13] Schreiber K F. Connectivity in landscape ecology//*Proceedings of the 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology*. Munster: Munstersche Geographische Arbeiten, 1987, 29:11-15.

- [14] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1993, 68: 571-573.
- [15] With K A, Gardner R H, Turner M G. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 1997, 78: 151-169.
- [16] Tischendorf L, Fahrig L. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 2000, 90: 7-19.
- [17] Pither J, Taylor P D. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos*, 1998, 83: 166-174.
- [18] Jonsen I D, Taylor P D. Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. *Oikos*, 2000, 88: 553-562.
- [19] Tischendorf L, Fahrig L. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 2000, 15: 633-641.
- [20] Sun D F, Richard D, Li H, Wei R, Li B G. A landscape connectivity index for desertification assessment: a case study of Minqin county, China. *Landscape Ecology*, 2007, 22: 531-543.
- [21] Wu J G. Landscape ecology-concepts and theories. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(1): 42-52.
- [22] Goodwin B J. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology*, 2003, 18: 687-699.
- [23] Bunn A G, Urban D L, Keitt T H. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 2000, 59: 265-278.
- [24] Calabrese J M, Fagan W F. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2: 529-536.
- [25] With K A. The application of neutral landscape models in conservation biology. *Conservation Biology*, 1997, 11: 1069-1080.
- [26] Murphy H T, Lovett-Doust J. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos*, 2004, 105: 3-14.
- [27] Kindlmann P, Burel F. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, 2008, 23: 879-890.
- [28] Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 2001, 82: 1205-1218.
- [29] O'Brien D M, Fall M A, Fortin M J. Testing the importance of spatial configuration of winter habitat for woodland caribou: An application of graph theory. *Biological Conservation*, 2006, 130:70-83.
- [30] Moilanen A, Hanski I. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, 2001, 95:147-151.
- [31] Haddad N M, Bowne D R, Cunningham A, Cunningham A, Danielso B J, Levey D J, Sargent S, Spira T. Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, 2003, 84: 609-615.
- [32] Jordan F, Baldi A, Orci K M, Rácz I, Varga Z. Characterizing the importance of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a *Pholidoptera transsylvanica* (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology*, 2003, 18: 83-92.
- [33] Castellon T D, Sieving K E. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology*, 2006, 26: 135-145.
- [34] Jongman R, Pungetti G. Ecological networks and greenways: concepts, design, implementation. Cambridge: Cambridge University Press. 2004: 345.
- [35] Anderson G S, Danielson B J. The effects of landscape composition and physiognomy on metapopulation size: the role of corridors. *Landscape Ecology*, 1997, 12: 261-271.
- [36] Danielson B J, Hubbard M W. The influence of corridors on the movement behavior of individual *Peromyscus polionotus* in experimental landscapes. *Ecology*, 2000, 15: 323-331.
- [37] Hunter M D. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 2002, 4: 159-166.
- [38] Beier P, Noss R F. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, 1998, 12: 1241-1252.
- [39] Belisle M, Desrochers A, Fortin M J. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology*, 2001, 82: 1893-904.
- [40] Verbeylen G, Bruyn D L, Adriaensen F, Matthysen E. Does matrix resistance influence red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*, 2003, 18:791-805.
- [41] Goodwin B J, Fahrig L. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos*, 2002, 99: 552-570.
- [42] Moilanen A, Nieminen M. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 2002, 83: 1131-1145.
- [43] Ricketts T H. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 2001, 158: 87-99.
- [44] Adriaensen F, Chardon J P, Blust D, Swinnen E, Villalba S, Gulinck H, Matthysen E. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 2003, 64: 233-247.
- [45] Chardon J P, Adriaensen F, Matthysen E. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology*, 2003, 18: 561-573.
- [46] Coulon A, Cosson J F, Angibault J M. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, 2004, 13: 2841-2850.
- [47] Walker R S, Novaro A J, Branch L C. Functional connectivity defined through cost-distance and genetic analyses: a case study for the rock-dwelling mountain vizcacha (*Lagidium viscacia*) in Patagonia, Argentina. *Landscape Ecology*, 2007, 22: 1303-1314.
- [48] Jaeger J A G, Schwarz-von Raumer H G, Esswein H, Müller M, Schmidt-Lüttmann M. Time series of landscape fragmentation caused by transportation infrastructure and urban development: a case study from Baden-Württemberg, Germany. *Ecology and Society*, 2007, 12(1): 22.

<http://www.ecologyandsociety.org/vol12/iss1/art22/>.

- [49] Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews in Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34: 487-515.
- [50] Fischer J, Lindenmayer D B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16: 265-280.
- [51] Baguette M, Van Dyck H. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 2007, 22: 1117-1129.
- [52] Clergeau P, Burel F. The role of spatio-temporal patch connectivity at the landscape level: an example in a bird distribution. *Landscape and Urban Planning*, 1997, 38: 37-43.
- [53] Ferreras P. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation*, 2001, 100: 125-136.
- [54] Opdam P, Wascher D. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 2004, 117: 285-297.
- [55] Singleton P H, Gaines W L, Lehmkul J F. Landscape permeability for large carnivores in Washington: a geographic information system weighted-distance and least-cost corridor assessment. Research paper PNWRP-549, USDA Pacific Northwest Research Station, 2002, <http://rewilding.org/Singleton1.pdf>
- [56] Marulli J, Mallarach J M. A GIS methodology for assessing ecological connectivity: application to the Barcelona Metropolitan Area. *Landscape and Urban Planning*, 2005, 71: 243-262.
- [57] Chen L D, Liu X H, Fu B J. Evaluation on giant panda habitat fragmentation in Wolong nature reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(3): 291-297.
- [58] Jiang G S, Zhang M H, Ma J Z. The fragmentation and impact factors of red deer habitat in Wan da shan region, Heilongjiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1691-1698.
- [59] Zhang W G, Tang Z H, Qi D W, Hu Y M, Hu J C. Habitat assessment for giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) on the northern slope of the Daxiangling Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27 (2): 146-152.
- [60] Yu K J. Landscape ecological security patterns in biological conservation. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19: 8-15.
- [61] Li J H, Liu X H. Research of the nature reserve zonation based on the least-cost distance model. *Journal of Natural Resources*, 2006, 21(2): 219-224.
- [62] Zhang X F, Wang Y L, Li Z G. Landscape pattern optimization based upon the concept of landscape functions network: a case study in Taiwan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1707-1713.
- [63] Yue D P, Wang J P, Liu Y B, Li H L, Xie H C, Wang D M. Landscape pattern optimization based on RS and GIS in Northwest of Beijing. *Acta Geographica Sinica*, 2007, 62(11): 1244-1231.
- [64] Xiao D N, Li X Z. Forefronts and future strategies of landscape ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1615-1621.
- [65] Gonzalez J R, Barrio G D, Duguy B. Assessing functional landscape connectivity for disturbance propagation on regional scales: A cost-surface model approach applied to surface fire spread. *Ecological Modelling*, 2008, 211: 121-141.
- [66] Fall A, Fortin M J, Manseau M, O'Brien D. Spatial graphs: principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems*, 2007, 10:448-461.

参考文献:

- [2] 孟庆华,傅伯杰. 景观格局与土壤养分流动. *水土保持学报*,2000,14 (3):116-121.
- [5] 高超,朱继业,窦贻俭,张桃林. 基于非点源污染控制的景观格局优化方法与原则. *生态学报*,2004, 24(1):109-116.
- [6] 武剑锋,曾辉,刘雅琴. 深圳地区景观生态连接度评估. *生态学报*,2008,28(4):1691-1701.
- [7] 朱丽娟,刘红玉. 挠力河流域丹顶鹤繁殖期生境景观连接度分析. *生态与农村环境学报*,2008, 24 (2):12-16, 83.
- [8] 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.
- [21] 邬建国. 景观生态学——概念与理论. *生态学杂志*,2000,19(1):42-52.
- [57] 陈利顶,刘雪华,傅伯杰. 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. *生态学报*,1999,19(3):291-297.
- [58] 姜广顺,张明海,马建章. 黑龙江省完达山地区马鹿生境破碎化及其影响因子. *生态学报*,2005,25(7):1691-1698.
- [59] 张文广,唐中海,齐敦武,胡远满,胡锦矗. 大相岭北坡大熊猫生境适宜性评价. *兽类学报*,2007,27(2): 146-152.
- [60] 俞孔坚. 生物保护的景观生态安全格局. *生态学报*,1999,19(1): 8-15.
- [61] 李纪宏,刘雪华. 基于最小费用距离模型的自然保护区功能分区. *自然资源学报*,2006,21(2): 219-224.
- [62] 张小飞,王仰麟,李正国. 基于景观功能网络概念的景观格局优化——以台湾地区乌溪流域典型区为例. *生态学报*,2005,25(7): 1707-1713.
- [63] 岳德鹏,王计平,刘永兵,李海龙,谢怀慈,王冬梅. GIS 与 RS 技术支持下的北京西北地区景观格局优化. *地理学报*,2007,62(11): 1244-1231.
- [64] 肖笃宁,李秀珍. 景观生态学的学科前沿与发展战略. *生态学报*,2003,23(8):1615-1621.