

DOI: 10.20103/j.stxb.202410292632

许晓雪,王 峤,李含嫣.基于城市建成环境中动物运动视角的景观阻力研究进展.生态学报,2025,45(23): - .

Xu X X, Wang Q, Li H Y. Advances in landscape resistance based on animal movement in built environment. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(23): - .

# 基于城市建成环境中动物运动视角的景观阻力研究进展

许晓雪,王 峤\*,李含嫣

天津大学建筑学院,天津 300072

**摘要:**运动是动物生命过程的基础,但在城市高速扩张、人类活动日益频繁,城市中各类生态问题日益涌现的背景下,动物在建成环境中的生存和运动受到干扰和威胁。基于动物运动视角总结城市建成环境中景观阻力研究进展,旨在推动城市生态空间合理规划,维护建成环境中动物觅食、迁徙、繁殖等基本活动。首先,阐述景观阻力概念,并解析其发展历程。在此基础上以建成环境中动物作为主要研究对象,阐述物种在建成环境中运动的主要方式及特征。其次,基于动物对生存环境的感知,从景观环境要素和人为干扰两个方面总结建成环境中景观阻力主要影响因素。同时从时间和空间两个角度分析动物在建成环境中运动受景观阻力的影响。最后,从数据获取和分析方法两个方面总结景观阻力构建流程,数据获取分为空间环境数据和动物运动数据,分析方法将其归纳为阻力模拟模型、生物数据分析模型和时空影响模型三类。并且从维护动物运动的角度提出景观阻力在城市空间格局优化、城市生态系统服务功能提升、生物多样性保护等多方面提出景观阻力应用。结果表明:相比自然环境,动物在建成环境中运动和繁衍表现出显著的行为差异,且目前国内外学者围绕景观阻力的研究已经开展大量研究,围绕城市空间元素(包括基质、斑块、廊道等)的景观阻力研究与实践取得了丰富的成果,但是聚焦于动物运动轨迹的景观阻力研究尚不完善。景观阻力作为量化动物生态过程和生态功能的重要方式,景观阻力的研究为建成环境中动物运动的顺利开展、生物多样性保护、生态空间优化、城市生态保护与修复等提供了科学的理论依据和技术支撑。

**关键词:**景观阻力;建成环境;动物运动;野生动物

## Advances in landscape resistance based on animal movement in built environment

XU Xiaoxue, WANG Qiao\*, Li Hanyan

School of Architecture, Tianjin University, Tianjin 300072, China

**Abstract:** The movement of animals is integral to their life cycles. However, rapid urbanization, increased human activity, and various ecological challenges have disrupted and endangered the movement and survival of animals within urban environment, posing serious threats to ecological stability and wildlife conservation efforts. This study synthesized recent advances in landscape resistance research with a specific focus on animal movement in urban contexts. The primary objective is to provide crucial insights to inform the rational planning of urban ecological spaces and maintain animal essential activities such as foraging, migration, and reproduction in the complex and rapidly changing urban environment. Firstly, this paper elaborated on the concept of landscape resistance and analyzed its development history. Based on this, it focused on animals in built environment as the primary research subjects and examined the principal modes and characteristics of species' movements within the built environment in detail. Furthermore, the study identified the key factors, including both landscape elements and human interference, that influence landscape resistance. Meanwhile, the study analyzed the impact of landscape resistance on animal movement within urban built environment from both temporal and spatial perspectives, to

**基金项目:**国家重点研发计划(2023YFC3805204);国家自然科学基金面上项目(52078327)

**收稿日期:**2024-10-29; **网络出版日期:**2025-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangqiao@tju.edu.cn

understand how dynamic urbanization patterns alter connectivity. Finally, the process of constructing landscape resistance could be summarized by focusing on data acquisition and analytical approaches. Data acquisition was generally classified into two categories: spatial environmental data and animal movement data. Analytical methods were typically divided into three categories: resistance simulation models, biological data analysis models, and spatio-temporal impact models. In addition, the study explored the application of landscape resistance to optimize urban ecological spatial patterns, enhance ecosystem services, and protect biodiversity, with a particular emphasis on facilitating animal movement. The research results showed that, compared to natural environments, animals exhibited significant behavioral differences in movement and reproduction within the highly fragmented and human-dominated urban landscapes. Extensive research on landscape resistance has been extensively carried out by both domestic and international scholars. Substantial progress had been achieved regarding the study and practical application of landscape resistance concerning urban spatial elements, such as matrices, patches, and corridors. However, research specifically addressing landscape resistance in the context of animal movement trajectories had remained relatively underdeveloped. Landscape resistance served as a critical tool for quantifying ecological processes and functions. Through a systematic examination of these processes, this study established a methodological framework to inform evidence-based strategies for promoting wildlife dispersal, preserving biodiversity, optimizing urban ecological areas, and urban ecological conservation and restoration.

**Key Words:** landscape resistance; built environment; animal movement; wild animals

全球城市化快速发展,2050 年全球约 70% 的人口将生活在城市中<sup>[1]</sup>,人类频繁的城市活动和城市建设改变了野生动物的栖息地环境<sup>[2]</sup>。“环境”通常指人或生物周围相互作用的外界因素的总和<sup>[3]</sup>,Cervero 和 Kockelman 提出“城市建成环境”概念,指城市中与自然环境相对的物质环境<sup>[4]</sup>,Handy 提出城市建成环境包括物质空间环境和人类行为活动<sup>[5]</sup>。建成环境是人与动植物、微生物等其他生命体共生的生态环境,是一个复杂的生态系统,集各种信息、物质、能量活动为一体的物质载体<sup>[6]</sup>。

在城市化进程中,城市建成环境中景观破碎化、孤岛化、生物多样性降低等生态环境问题逐步凸显<sup>[7]</sup>,并影响动物觅食、交配、迁徙、扩散和基因流动等生态过程<sup>[8]</sup>。已有研究表明,建成环境对野生动物个体和种群的运动产生负面影响,包括限制动物迁移能力<sup>[9]</sup>;运动过程中受到车辆碰撞、被家养动物捕食或被人为杀害等伤害<sup>[10]</sup>;人工照明、噪音危害<sup>[11]</sup>等方面。为应对建成环境中的生存挑战,动物表现出各种适应环境的行为和生态特征,如改变繁殖时间或觅食模式等<sup>[12]</sup>。

景观阻力用于解决生物体的运动、扩散或景观连接度的问题,是生态廊道和保护区规划的基础,已经发展成为景观生态学和景观遗传学的重要组成部分<sup>[13]</sup>。国内外对于景观阻力的研究主要集中在两个方面:(1)从建成环境物理属性出发,研究方向包括景观连接度<sup>[14]</sup>、景观空间格局与功能<sup>[15-16]</sup>、绿色基础设施的生态服务功能<sup>[17]</sup>等方面,主要探讨不同土地利用方式的景观阻力;(2)从动物运动的角度出发,研究方向包括人工设施和人类活动对动物运动的阻碍<sup>[18-19]</sup>、动物基因流动及遗传学分析<sup>[20-21]</sup>、动物栖息地的选择<sup>[22]</sup>等方面。

目前景观连接和景观阻力的理论、模型、预测等方面的研究已成为生态学和城市规划领域的研究热点。建成环境具有区别于自然环境的典型特征,包括人口和建筑密度大,突发状况频发等特征,目前广泛应用模型模拟的方式计算景观阻力,但模型模拟方法难以反映动物运动的真实性<sup>[23]</sup>。调查动物真实运动情况是一种计算景观阻力的有效方法,调查方法包括标记重捕法、生物遥测技术和基因检测技术<sup>[13]</sup>,但是实际测量也具有动物样本个体较少,难以证明样本可以反映群体的随机运动等问题<sup>[24-25]</sup>。

目前对于建成环境动物运动视角下的景观阻力研究较为零散,尚缺少研究性综述进行全面系统的总结归纳。本文基于建成环境中动物运动的特征,从建成区域的空间环境维度总结景观阻力主要影响因素及时空分布特征。同时,本文梳理了景观阻力研究技术的应用发展历程,从阻力模拟模型、生物数据分析模型和时空影响模型三个方面总结景观阻力的度量方法,并提出景观阻力应用及未来发展趋势。本文将研究视角聚焦于建

成环境中的野生动物运动情况,以期完善景观阻力的研究体系,提升建成环境生态系统稳定性,优化城市空间格局,为城市中人与动物和谐共处提供有利条件。

## 1 景观阻力概念

景观阻力概念与景观连接度密不可分。1984年 Merriam 提出景观连接度概念,描述景观促进或阻碍物种在斑块间运动的程度<sup>[26-28]</sup>。景观连接度包含景观结构单元的空间连续性和生态过程在空间上扩散能力两个方面的内容,即结构连接度和功能连接度<sup>[29-30]</sup>。功能连接度通过计算“景观阻力”衡量景观特征对生物运动的影响<sup>[8]</sup>。景观阻力概念由 Forman 于 1995 年提出,指物种、物质或能量等在空间中流动扩散受到的阻碍程度<sup>[31]</sup>。景观阻力概念是三个过程的集合,分别为生物穿越特定景观空间的意愿、生物穿越景观空间的成本和生物穿越景观空间时生存率的降低<sup>[32]</sup>。20 世纪 90 年代,从交通地理学领域引入了景观阻力面概念,量化差异性的景观特征对动物运动的影响<sup>[33]</sup>。阻力面是景观的像素化图形,每个像素单位对应一个数值反映物种在该景观单位的移动成本,是对生态过程在不同景观类型之间流动和传递受阻碍程度的模拟<sup>[34]</sup>。

景观阻力对动物的生态过程表现出临界阈值特征,如生物多样性的衰减与生境破碎化程度的关系、外来入侵物种的入侵程度、资源条件对物种生长繁殖的影响等。此种生态学现象表现为渗透理论(Percolation Theory),当媒介的密度到达某一临界密度时,渗透物突然从媒介材料的一端到达另一端<sup>[35]</sup>。在建成环境中,基于渗透理论可以探究生境斑块中的景观阻力达到何种临界值可以使动物运动免受生境破碎化的影响。

## 2 建成环境中动物运动属性

### 2.1 建成环境中主要研究对象

建成环境虽然是高度人工化的生态环境,但动植物等各类生物仍是城市发展的重要的物质基础,城市野生动物的研究可以追溯到 20 世纪 70 年代,主要包括本地物种和外来入侵物种<sup>[12]</sup>。野生动物在建成环境中受人类活动影响导致物种组成和种群数量变化,生物多样性降低,并出现趋向单一化的特征<sup>[36]</sup>。

鸟类是建成环境中容易被观察到的物种并表现出对建成环境异质性的响应,因此鸟类是建成环境中被研究最广泛的物种<sup>[36]</sup>。哺乳动物也是城市野生动物研究中重要的目标物种,Driezen 等学者利用放射性追踪的方法研究破碎化环境中刺猬(*Erinaceus europaeus*)的运动轨迹<sup>[37]</sup>,Fortin 等以狼(*Canis lupus*)和麋鹿(*Cervus canadensis*)作为研究对象,研究多种环境特征对动物运动的影响<sup>[38]</sup>。两栖动物和水生无脊椎动物易受城市环境影响,是城市生态适应研究和生态毒理学研究的焦点物种。爬虫类、鱼类和节肢动物是城市野生动物研究中不常见的分类群,但是也对城市生态系统功能至关重要,发挥着授粉、生物防治等重要功能。在城市野生动物研究中通常包含多个物种或种群,评估动物之间的相互作用可以更好的理解城市生态系统。

### 2.2 动物运动主要方式及特征

景观中动物的运动通常可以分为三种方式:(1)巢域范围内运动,指动物觅食或在栖息地周围的日常运动;(2)疏散运动,指动物个体从出生地向新巢域的单向运动;(3)迁徙运动,指不同季节中动物在不同栖息地之间进行周期性运动<sup>[39]</sup>。建成环境中,动物为适应特殊的生存条件和人为干扰展现出不同的行为差异。

在建成环境栖息地中动物的觅食活动与自然栖息地有显著差异。人类的活动和车辆交通使得动物觅食运动风险增高,动物倾向于避开人类活动的高峰期,如 Dowding 等人对刺猬的研究中发现其觅食回避特征明显,在午夜活动频繁并且避开城市道路<sup>[40]</sup>。建成环境也影响了动物运动的季节性变化,如自然环境中的花栗鼠(*Tamias striatus*)通常在夏季表现出活动水平降低,而在建成环境中却没有此类现象<sup>[41]</sup>。

建成环境影响动物繁殖过程,由于建成环境增加了可食用资源,从而延长了野生动物的适宜繁殖时间<sup>[23]</sup>。对白翅鸦(*Corcorax melanorhamphos*)研究发现,繁殖季节的长度与人类数量成正相关关系,但繁殖期的延长并不一定导致生殖率增加<sup>[42]</sup>。虽然目前尚不清楚繁殖时间延长对野生动物遗传分化的影响,但目前研究表明建成环境的发展提高了随机遗传漂变的强度,限制了基因流动,导致种群内遗传多样性丧失以及种

群间分化加剧<sup>[43]</sup>。总体来说,城市建成环境为野生动物的生存带来极大的挑战,动物必须调整行为方式以适应建成环境。

### 3 建成环境中景观阻力的特征

#### 3.1 景观阻力的影响因素

动物的运动基于对生存环境的感知,影响景观阻力的因素包括景观环境要素和人为干扰两个方面,其中景观环境要素包括景观结构、基质、斑块、廊道等。稳定的城市景观结构能够维持生态系统功能,并提供可持续的生态系统服务。建成环境作为人类生存的聚集地,受高度人工化影响导致景观破碎化严重,缺少大型连续的生境斑块,对动物的迁移和扩散产生明显的阻力,如 Hämäläinen 等人对比研究城市和乡村中松鼠(*Sciurus vulgaris*)的运动路径,发现城市环境中松鼠的运动路径更短<sup>[44]</sup>。

基质是景观占主导地位且空间连续的背景环境,城市中建成区域基质是多种要素交织而成的动态背景,在动物运动过程中发挥重要功能。城市基质具有高异质性特征,工业用地、建筑用地和农田等镶嵌而成的基质显著增加了动物运动的阻力,同时城市快速的土地利用变化也为动物运动带来困难,Croesor 等人研究表明在城市基质中布置绿色基础设施可有效连接各类用地,降低景观阻力,从而增加物种多样性<sup>[45]</sup>。

斑块是动物感知周边环境和进行生态活动的基础,斑块的大小、形状、斑块之间的距离及其与廊道和基质的关系等都会影响动物的运动行为<sup>[46]</sup>。斑块类型和质量是影响动物运动的首要条件,如 Zanuari 等人研究表明马来西亚将大量森林斑块转变为种植单一作物的农田,导致亚洲象(*Elephas maximus*)、马来熊(*Helarctos malayanus*)等大型哺乳动物的运动和生存受到威胁<sup>[47]</sup>;Klass 通过对黑吼猴(*Alouatta pigra*)研究发现资源丰富度和多样性、斑块隔离度等斑块质量因素对动物运动和繁殖产生重要影响<sup>[48]</sup>。同时研究表明动物运动具有边缘效应,面积较大的斑块具有稳定的内部环境,利于物种生存繁衍,当斑块的面积较小时,物种运动受到的阻力较大<sup>[25]</sup>。

廊道是与基质分离的线性景观单元,具有栖息地、迁移通道、隔离等多重功能<sup>[49]</sup>。廊道是与景观阻力密切相关的要素,景观阻力水平取决于斑块之间是否存在廊道,以及廊道的形状、宽度、长度等因素<sup>[50]</sup>。廊道的通道功能可以促进物种在斑块之间的迁移和信息交流,缓解城市斑块孤岛效应,改善区域生物多样性<sup>[51]</sup>。但是针对不同的研究对象和生态过程,廊道的功能是相对的,如河流对于水生生物是迁移通道和生态源地,而对于陆地生物起到隔离和阻碍作用<sup>[52]</sup>,因此廊道对于景观阻力的影响研究必须结合物种的生物学特征。

人为干扰是影响动物运动的重要因素,出于城市建设和经济发展的需要,人类在建成环境中进行一系列经济和社会活动,对动物的生态活动影响尤为明显。人为干扰可被定义为人类行为对物种迁徙的影响,包括人口密度、建设密度、行政区域、规划政策(如城市道路规划、用地规划、保护区规划等)、人类行为(如牲畜饲养、野生动物的捕杀、人为破坏生物迁徙廊道等行为)等<sup>[19]</sup>。动物运动所受阻力不仅与生存环境有关,还与自身特征和意愿有关,源种群的数量和密度,种内或种间竞争也会影响动物运动行为。

#### 3.2 景观阻力的时空特征

动物运动发生在时间和空间尺度上,包括每天觅食运动、每年迁徙活动等,这些运动影响着种群的动态、物种分布和生态系统功能<sup>[1]</sup>。景观在时间和空间上也具有内在动态性,城市化的发展导致土地覆盖类型和城市空间结构随时间变化,景观阻力受其影响而随时间变化<sup>[53]</sup>。基于时间和空间的动态性是景观阻力研究的重要内容,通常与景观连接度结合共同研究。

生物对时间的反应具有滞后性,在植物景观中表现更为明显,也适应于哺乳动物、鸟类、两栖动物等<sup>[53]</sup>。对景观阻力时间动态的量化可以更好的研究其对生物多样性的影响,以提供更有效的保护或恢复措施。目前对时间动态变化研究最广泛的是两个时间点之间的景观连接和景观阻力变化,如 Rubio 等通过比较两个时间内的景观连接度,判断单个斑块移除所导致的景观阻力的增加,以衡量对景观连接贡献较低的区域,或识别出对景观连接最有效的斑块以构建更为稳固的景观空间结构<sup>[54]</sup>。长时间跨度中多个时间节点的研究可以更为

准确直观的感受景观阻力的变化曲线,识别影响景观阻力的因素,如 Tulbure 等通过研究 13 年间 278 个时间节点中景观连接度的变化,识别水生栖息地的全球景观连接度变化以及连接度的降低对物种的负面影响<sup>[55]</sup>。时间动态的研究也被应用于景观连接和景观阻力的预测中,基于土地覆盖类型的情景模拟,预测景观阻力的改变对生物多样性的影响<sup>[53]</sup>。我国对景观阻力的时空演变的研究多集中在土地利用的动态变化特征和规律的分析中<sup>[56-58]</sup>。

空间尺度的选择也是景观阻力的核心问题,尺度范围影响着景观空间格局和生态过程及其相互作用规律,应结合具体研究对象的生态过程选择相匹配的研究区域和研究方法。在景观生态学的研究中,空间尺度通常以粒度和幅度表示<sup>[35]</sup>。国内外对景观阻力的研究多集中在中小尺度研究区域上,其中以市域为研究区域的文献最多,如史宁芳等以昆明市为例分析 1995—2005 年城市扩张导致景观阻力的变化<sup>[59]</sup>,对于省域或更大尺度的研究非常少。最常使用的景观粒度为分辨率 30m 的遥感观测数据,小于 5m 的高分辨率或大于 100m 低分辨率的数据使用较少。

动物在三维立体建成环境中完成各类生态过程,目前众多学者将景观阻力研究扩充到三维空间,尤其是针对鸟类的研究。如李波等以两类代表性林鸟作为焦点对象,在水平阻力面基础上叠加地形起伏和建筑高度的垂直阻力面,反映山地高密度城市垂直景观格局对鸟类迁移的影响<sup>[60]</sup>;曹瀚文等研究粤港澳大湾区水鸟的迁徙廊道,以土地覆盖类型、建筑高度、高程等作为阻力因子,构建三维阻力面<sup>[61]</sup>。

#### 4 景观阻力研究技术与方法

景观阻力的构建流程及应用如图 1 所示,构建流程包括数据准备,生态源地识别和景观阻力构建。

##### 4.1 数据获取

###### 4.1.1 空间环境数据

进行景观阻力分析第一步是确定空间环境数据及其数据源,其中应用最广泛的变量是土地利用类型,其次为道路、海拔、水文、坡度等因素<sup>[8]</sup>。空间环境数据可以分为三类:土地利用数据、地形环境数据和人为干扰数据,如表 1 所示。景观阻力研究中应选取与研究对象和研究内容紧密相关的环境因素。

表 1 空间环境数据<sup>[1,62]</sup>

Table 1 Spatial environmental data

空间环境数据 Environmental spatial data		解释说明 Explanation
土地利用类型 Land-use type	建筑用地	建筑或不透水区域
	城市绿地	被人工植被和自然植被覆盖的区域
	农业用地	指直接或间接用作农业生产的用地,包括耕地、园地、林地等用地
	工业用地	指工矿企业的生产车间、库房及其附属设施等用地
地形环境数据 Topographic and environmental data	水体	指自然形成或人工建设的城市中的水体,包括河流、湖泊、池塘等
	高程	研究点位到水准基面的距离
	坡度	指垂直高度与水平距离的比值,表示地表单元的陡缓程度
	归一化植被指数	通过遥感技术获取的植被覆盖数据
人为干扰数据 Human disturbance data	气象	研究区域内的年平均气温、年平均降水量等气象数据
	建筑密度	单位面积内建筑面积的比例
	建筑高度	指建筑物相对于水平地面的高度
	道路等线性设施	包括城市主干道、快速路、高速公路、铁路等道路的长度、宽度等数据
	交通数据	研究区域内部的车辆密度或通行速度等数据
	人口密度	单位面积内的居住人口

###### 4.1.2 动物运动数据

动物运动数据可通过观察和测量获取,针对所研究的目标物种可以利用生物遥测、标记释放回捕和基因

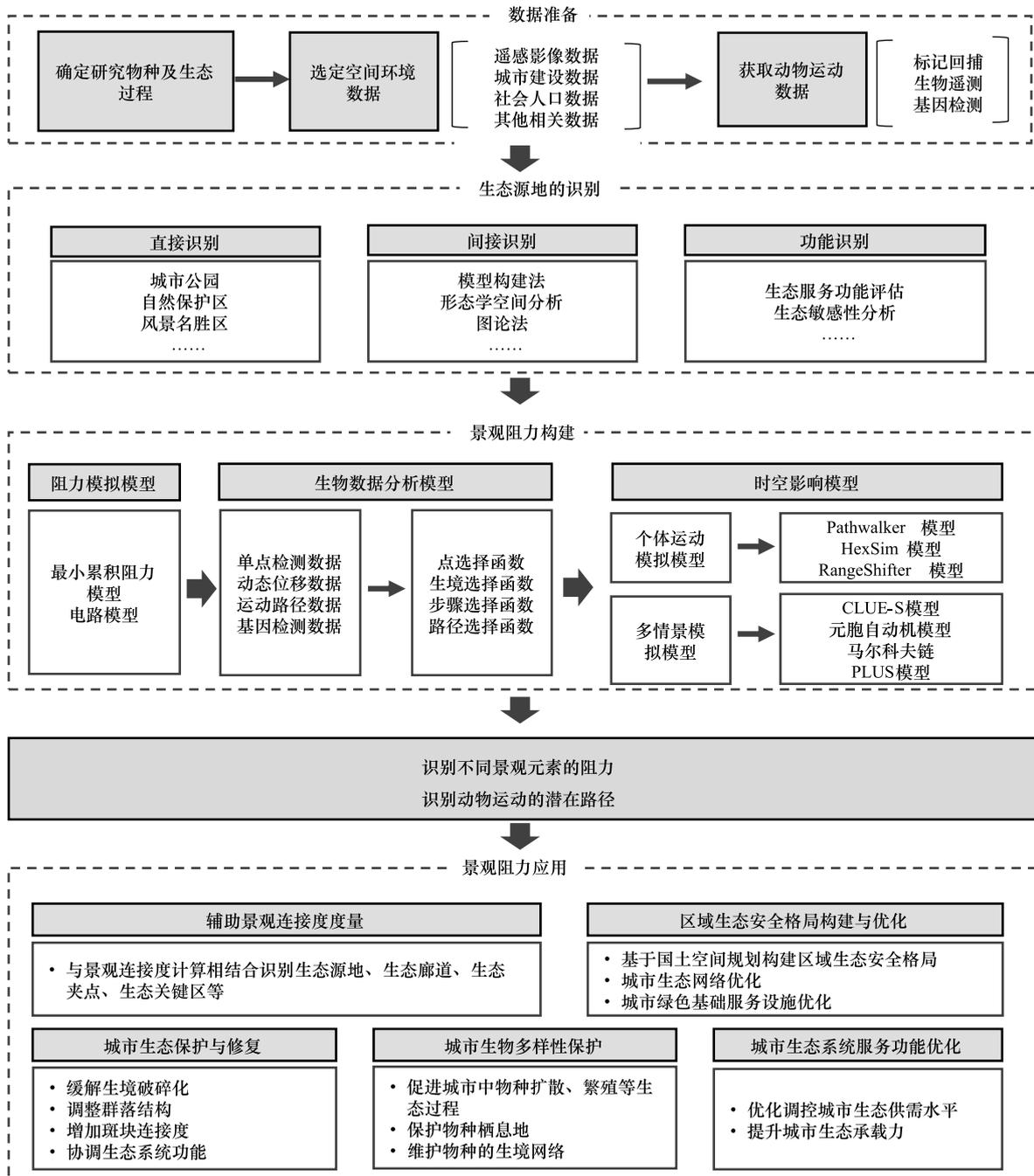


图 1 景观阻力构建流程图

Fig.1 Flowchart of landscape resistance construction

检测等方法,目前应用最多的是生物遥测和基因检测方式。对动物运动轨迹的测量数据包括单点检测数据 (Detection Data)、动态位移数据 (Relocation Data)、运动路径数据 (Pathway Data) 和基因检测数据 (Genetic Data)<sup>[8]</sup>,如表 2 所示。

#### 4.2 分析方法

以专家意见为基础的计算方式是最早量化景观阻力的研究方法,专家依据经验为每个环境层提供阻力值,利用权重分析法计算物种运动或迁移的阻力,在缺乏实验数据的情况下,专家意见是评估景观阻力的重要选项。专家意见具有一定的主观性强和经验不足的缺陷<sup>[8]</sup>,近十几年以来生态学家致力于发展更为科学和

严谨的研究方法。

表 2 动物运动数据<sup>[8]</sup>

Table 2 Animal movement data

数据类型 Data type	定义 Definition	获取方式 Methods	优势与劣势 Strengths and weaknesses
单点检测数据 Detection data	个体的单点位置,记录结果为“存在数据”或“存在-不存在数据”	生物遥测	是最容易获得的运动数据,遥测数据之间的具有独立性。所得的运动路径和栖息地范围为推断所得,不是直接测量。
动态位移数据 Relocation data	同一个体的两个或多个顺序位置	生物遥测	动态位移数据的重点是位置矩阵,而不是位置本身或位置之间的路径,不能视为连续路径。所得的运动路径和栖息地范围为推断所得,不是直接测量。
运动路径数据 Pathway data	时间间隔足够频繁的单个个体的两个或两个以上的连续位置	生物遥测	可以视为真实的运动路径,但确切的足够频繁的时间间隔仍有待研究。
基因检测数据 Genetic data	检测多个地点的基因样本	基因检测	基因数据虽然没有对个体运动阻力的直接测量,但是整合了多个个体的有效运动,可以更概括的描述景观阻力。

景观阻力最常使用的方法是通过参数化环境变量衡量阻碍动物运动的成本。栖息地的适宜性反映了动植物生存的物质需求,基于栖息地的适宜性,使用负指数函数计算景观阻力是量化环境变量的一种方式。Keeley 学者发现栖息地的适宜性与景观阻力的负指数关系比较适宜长距离扩散的物种,以蜜熊 (*Potos flavus*) 为对象研究时,发现栖息地的适宜性不足以完全反映景观阻力,物种可以轻易的穿越过非栖息地斑块<sup>[63]</sup>。随着遥测技术和基因检测技术的发展,景观阻力的分析方法飞速发展,景观阻力测算模型可分为阻力模拟模型、生物数据分析模型、时空影响模型三类,景观阻力分析技术与方法示意图如图 2 所示。

#### 4.2.1 阻力模拟模型

阻力模拟模型是通过模型模拟生物复杂的生态过程测算景观阻力,最常用的阻力模型为最小累积阻力模型 (Minimum Cumulative Resistance model, MCR) 和电路模型 (CircuitScape)。

最小累积阻力模型计算物种从生态源地经过不同景观基质所消耗的能量或克服阻力所作的功,模拟动物运动的趋势和潜在路径<sup>[65-66]</sup>。由于简单的数据结构和直观的结果表达, MCR 模型在景观阻力和景观连接研究中得到广泛应用。MCR 模型考虑了城市基质特性与生物体特征,可反映景观格局变化与动物运动路径之间的关系,确定生态廊道的位置和数量。在我国 MCR 模型被广泛应用于城市空间结构优化研究中,但是该模型具有阻力赋值主观性强,生态廊道宽度确定缺乏统一标准,动物在实际扩散过程中很难精准识别目的地与最佳移动路径等缺陷。

2006 年 McRae 基于物理学的电路理论首次提出电路模型,用于模拟物种的迁移路径和成功扩散概率<sup>[64]</sup>。电路模型是基于形态空间学理论和随机游走理论,将景观空间视为导电表面,抽象为一系列由节点和电阻组成的电路,节点代表生态源地或生态节点,动物视为随机游走者,有利于动物扩散的土地利用类型被赋予较低的电阻<sup>[67]</sup>。电路模型可规避 MCR 模型中廊道宽度难以确定的问题,以电流密度识别动物运动廊道,电流密度高的区域则动物穿越的可能性高。

#### 4.2.2 生物数据分析模型

上述景观阻力分析方法是基于形态学分析方法构建景观阻力模拟模型,缺少动物运动的真实数据。点选择函数 (Point Selection Function, PSF)、生境选择函数 (Habitat Selection Functions, HSF)、步骤选择函数 (Step-Selection Functions, SSF) 和路径选择函数等模型是以真实生物运动数据为基础,结合空间环境数据分析动物运动过程中的景观阻力。

点选择函数是基于“存在-不存在”数据,分析生物与栖息地的关系<sup>[68-69]</sup>。点选择函数的关键是评估点位置的特征而不是点之间连接,从而分析栖息地的环境因素。此方法根据点位置的栖息地环境使用逻辑回归推断物种的移动阻力<sup>[8]</sup>。

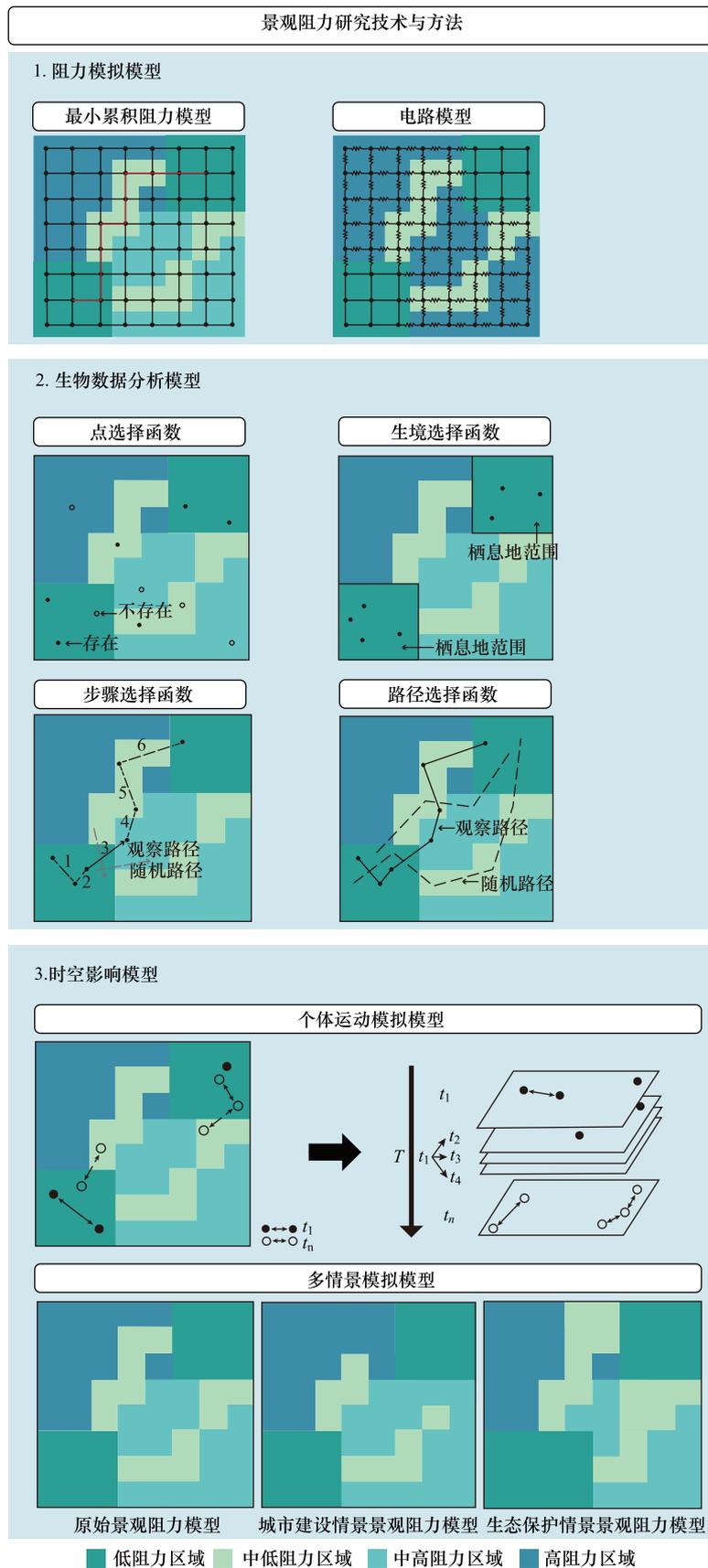


图 2 景观阻力研究技术与方法示意图(改绘) [8,25,64]

Fig.2 Diagram of Research Techniques and Methods for Landscape Resistance

个体运动模拟模型可比较两个时间间隔或多个时间间隔( $t_1$  为初始时间,  $t_n$  为结束时间,  $t_2-t_4$  为中间时间, 可根据研究需求灵活调整)的景观阻力变化

生境选择函数是利用全球定位系统或遥感系统将动物个体的分布和丰富度与资源、风险、环境条件等生存环境的重要特征关联<sup>[70]</sup>。生境选择函数通过识别生物优先选择的生境特征,从而推断出生物的生态需求,预估生物的生态分布,可用于模拟动物栖息地的范围和预测某地点的物种多样性,研究斑块间生物对廊道的选择机制以及生物对景观阻力的响应方式<sup>[71]</sup>。

步骤选择函数用于估计动物在移动过程中的资源选择,与生境选择函数相比,步骤选择函数的关键特征是将固定时间间隔的连续的动物运动位置连接起来<sup>[72-73]</sup>。步骤选择函数是识别动物栖息地的决策工具,在更为精细的在时间和空间上了解动物在栖息地间扩散和迁移过程中克服的景观阻力。步骤选择函数被广泛应用于人工扰动环境下动物运动的分析,包括人类干扰影响下野生动物行为模式的变化、栖息地和运动廊道的选择、活动空间范围等方面,如 Morellet 等人研究景观格局的变化对农业景观中狍(*Capreolus capreolus*)栖息地选择的影响<sup>[74]</sup>;Richard 等人利用步骤选择函数与最低成本路径结合的方式构建阻力模型,预测北岛鸚鵡(*Petroica longipes*)的迁移路径<sup>[75]</sup>;Northrup 等人研究交通模式对棕熊(*Ursus arctos*)等哺乳动物的行为影响<sup>[18]</sup>。

路径选择函数(Path Selection Function, PathSF)是在步骤选择函数的基础上发展而来。路径选择函数与步骤选择函数的区别为动物的运动路径被视为单个路径,而不是一系列随时间变化的步骤<sup>[8,76]</sup>。路径选择函数的优势为保留了动物移动的整体数据从而避免自相关问题,可用于反映动物运动路径的长度,以及所选路径的景观特征<sup>[21]</sup>。

#### 4.2.3 时空影响模型

##### (1) 个体运动模拟模型

研究表明,动物运动受生物与非生物因素影响并非是一成不变的,时空的复杂性对研究动物运动与景观环境的关系至关重要<sup>[33]</sup>。上文所述两类模型是依据阻力与环境因素的功能性关系创建的,在时间和空间上相对静止,目前生态学领域开发了将时空变化纳入景观阻力的模型,包括 Pathwalker 模型、RangeShifter 模型和 HexSim 模型等。

三个模型都是以动物个体运动为基础,但研究内容侧重点各有不同。Pathwalker 模型结合运动所需能量成本、景观阻力和死亡风险三种运动机制,形成围绕一个焦点的不同空间范围内景观阻力函数,揭示动物运动对空间异质性的多尺度响应<sup>[77]</sup>。Pathwalker 模型可以更准确的反应动物在环境中移动的多种方式,并预测景观连接度,同时其考虑了动物运动中的自相关和目的地偏差的影响<sup>[77]</sup>。RangeShifter 模型将种群动态变化与运动行为相结合,2.0 版本的模型中增加了时间动态和适应性遗传两项功能,可模拟单一物种在季节或年度变化中种群的空间动态<sup>[78-79]</sup>。HexSim 模型是模拟多种群生态进化的模型,表示种群的动态变化与相互作用,可用于研究栖息地的退化、丧失或破碎化对动物种群的影响<sup>[80-81]</sup>。

##### (2) 多情景模拟模型

情景模拟是对研究区域内未来发展模式中景观阻力多种可能性的预测<sup>[82]</sup>,多与生态系统服务评估、城市空间形态演变、土地利用变化模拟等相关研究结合。多情景模拟研究主要应用于两种方向,描述性研究和定量研究。描述性研究通过社会经济发展与土地利用要素变化开展情景预测,探索相关政策和路径制定的可行性和合理性。定量研究是假定部分条件不变,基于气候变化或土地利用变化等可变因素定量开展城市空间结构变化或生态系统服务预测<sup>[83]</sup>。情景模拟对景观阻力的模拟需多种模型综合分析,通过土地利用和城市空间变化模拟景观阻力变化,使生态保护和城市规划保持前瞻思维。

目前常用的模型有 CLUE-S 模型、CA-Markov 模型和 PLUS 模型等。CLUE 模型即土地利用变化及其效应(Conversion of Land Use and its Effects, CLUE)模型,主要应用于大尺度的宏观研究,模拟土地利用特征,探索土地利用变化的热点地区,CLUE-S 模型是在土地利用变化和效应(CLUE)模型的基础上,为适应小尺度上土地利用变化模拟而改进的模型,识别土地利用变化热点地区<sup>[84-85]</sup>。元细胞自动机(Cellular Automata, CA)和马尔科夫链(Markov)常常耦合成为 CA-Markov 模型,从数量和空间两个角度对土地利用变化进行模拟和预

测<sup>[86]</sup>。2020 年高性能空间智能实验室开发出 PLUS 模型(Patch-Generating Land Use Simulation Model),耦合土地利用扩张分析策略(LEAS)和基于多类型随机斑块种子 CA 模型(CARS),采用多目标规划的方法确定最合适的土地利用方式<sup>[87]</sup>。PLUS 模型提升了对土地利用变化的分析,其优势在于模拟自然发展情景和规划政策情景中土地动态变化所导致的景观阻力改变<sup>[87-88]</sup>。

#### 4.2.4 分析方法总结

汇总景观阻力分析方法并比较其优缺点如下表 3 所示。

表 3 景观阻力分析方法对比<sup>[71-72]</sup>

Table 3 Comparison of landscape analysis resistance methods

研究方法 Research method	所需数据 Required data	计算工具 Calculation model	优势与劣势 Strengths and weaknesses
阻力模拟模型 Resistance simulation model	最小累积阻力模型	ArcGIS 空间分析模块“cost distance”	最小累积阻力模型为最常使用的景观阻力模型,试图计算出动物运动的最佳路径,但动物实际运动受多种因素影响,不一定按照最佳路径移动。
	电路模型	Circuitscape 软件	多路径考虑动物运动轨迹,可识别景观阻力较小的“夹点”地区,但由于动物运动轨迹不确定而影响其准确性。
生物数据分析模型 Biological analysis model	点选择函数	广义线性模型	所需数据简单,需从点的位置的环境资源中推断景观阻力。
	生境选择函数	广义线性模型	描述物种的分布和丰富度,用来预测物种多样性。时间和空间尺度影响生境选择函数的准确性,且当在短时间内密集采集空间数据时往往具有强空间自相关。
	步骤选择函数	广义线性模型	步骤选择函数数据来源于真实的运动路径测量且与景观环境特征相关联,可以准确测算景观阻力。随机步骤中的步长和转角度数是影响计算结果的重要因素,但是在特定情况下其具有步长和转角度数具有相关性。同时对动物运动认识的不完全,以及固定时间间隔的选择会影响函数的测算结果。
时空影响模型 spatio-temporal influence model	路径选择函数	广义线性模型	从观察运动路径中推断动物移动路径,适用于精细尺度下的研究。可构建随机路径分析多种景观环境因素对运动路径的影响,此方法虽具有避免自相关的优势,但是仍具有偶然性的缺陷。
	个体运动模拟模型	Pathwalker 模型 RangeShifter 模型 HexSim 模型	从个体运动出发,可模拟多个时间和空间对环境变化的反映,引入更详尽的影响因素。目前模型尚为单物种模型,无法进行种间相互作用研究。
	多情景模拟模型	CLUE-S 模型 CA-Markov 模型 PLUS 模型	可模拟不同土地利用和城市空间结构发展情景中景观阻力的变化。但动物运动的景观阻力受多因素影响,情景模拟需综合考虑多方面变化因素。

## 5 景观阻力应用

景观阻力研究整合影响动物运动的外部 and 内部因素,是物种生态过程和生态功能的测定指标,为景观连接度计算、城市生态安全格局构建、城市生态保护与修复等研究奠定基础,并助力实现物种生态活动顺利开展、城市生态系统服务优化、城市生物多样性保护等目标。

### (1) 辅助景观连接度的度量

景观阻力是辅助衡量景观连接度的重要方式,常与景观连接度计算相结合识别生态源地、生态廊道、生态夹点、生态关键区等。在建成环境中廊道是维持生物多样性的重要途径,在原本孤立的栖息地斑块中起到了连接作用,促进了生物个体在残存栖息地之间的信息交流,如 Rui Zhang 等研究表明人为增加生态廊道可优化景观连接度,并提升生物种群的生存能力<sup>[50]</sup>。通过对景观连接和景观阻力的研究,可识别城市中生态敏感点和生态关键区,增设景观廊道和踏脚石,维护建成环境生态稳定。

### (2) 区域生态安全格局构建与优化

区域生态安全格局构建是我国国土空间开发战略的重要组成部分,对于区域生态系统结构与功能的完整、生物多样性保护、生态系统服务功能维持等方面具有重要意义,景观阻力的研究为城市生态安全格局构建与优化提供了理论依据,是实现可持续发展与区域生态安全保障的重要途径<sup>[89]</sup>。在以人类为主导的建成区域,空间格局往往是以人口结构和发展需求为基础规划而成,人类高强度的建设和活动改变了区域生态空间的结构和功能,导致区域发展与生态环境保护之间的矛盾。景观阻力识别与研究是区域生态安全格局构建的关键内容,景观阻力与景观连接度结合的方式可识别区域生态节点、连接廊道等信息,并构建区域生态格局,对推动区域生态安全格局优化以及功能区均衡布局具有指导和借鉴意义<sup>[90]</sup>。

### (3) 城市生态保护与修复

城市是人类活动扰动极为强烈的区域,城市开发建设挤占了建成环境中动物的运动空间与生存空间,阻碍了生态系统中物质、能量、信息的交流与转化,并引发城市生态系统退化,因此亟需基于生态保护理念,探讨城市生态系统修复的技术解决方案<sup>[91]</sup>。景观阻力研究在城市生态保护与修复中提供重要理论支撑和技术支持,如景观阻力基于对城市生态空间格局的解析以及物种生态过程的研究,协同城市生态系统退化机制及驱动力分析,充实城市生态保护与修复理论<sup>[92]</sup>;景观阻力研究在缓解生境破碎化、调整群落结构、增加斑块连接度、协调生态系统功能等方面发挥重要作用,是城市生态保护与恢复的重要技术手段,对于增强生态系统的抵抗力与恢复力,增加城市空间内物种多样性和功能多样性,维持稳定的生态系统发挥重要作用<sup>[93]</sup>。

### (4) 生物多样性的保护

随着城市市域的扩展和农业用地的侵占,人类活动使土地覆盖类型发生变化,导致城市中野生动物栖息地逐步萎缩和破碎,对生物多样性造成巨大威胁<sup>[94]</sup>。Haddad 等研究了 35 年中横跨多个生物群系和五大洲的生境破碎化实验发现,生境破碎化使生物多样性减少了 13% 至 75%,并且随着时间推移,影响还在加剧<sup>[95]</sup>。众多学者基于建成环境中景观阻力研究,缓解景观阻力,增加景观连接度可以有效促进基因、个体、种群的运动,减少局部灭绝的风险,提高建成环境生物多样性<sup>[96]</sup>。

### (5) 优化城市生态系统服务功能

野生动物在城市生态空间中协调物质和能量的流通,维持生态系统的动态平衡,承担了建成环境中重要的生态系统服务功能。从景观阻力的视角出发,通过整合城市生态网络,可以更直观的反映生态空间中的供应和需求关系,实现城市生态系统服务供需协同,提升城市承载力。目前已有研究结合生物多样性和生态系统服务功能确定生态保护区,在保护物种栖息地、满足动物运动需求的同时,平衡城市发展与生态系统功能稳定。

## 6 总结与展望

国内外学者围绕景观阻力已经开展大量的研究,取得了丰富的研究与实践成果。景观阻力的研究聚焦于两个方面,分别为识别不同景观元素(基质、斑块、廊道等)的景观阻力,和识别动物的潜在运动路径。国内外针对城市景观空间结构与功能探寻不同景观元素的阻力已取得一定进展,但是聚焦动物实际的运动轨迹下的建成环境景观阻力研究尚不充分。同时,景观阻力的影响因素包括景观环境要素和人为干扰,目前研究着重景观环境要素,并已有大量研究展开详细阐述。建成环境中人口密集,人类活动对动物运动产生强烈干扰,但景观阻力的研究缺乏对人类行为活动的有效连接。

目前景观阻力研究最常使用的方法为模型模拟和实地测量。模型模拟方法计算景观阻力是对现实的抽象和简化,较为便捷和直观,但计算前提需要明确影响环境因素。建成环境中动物运动受多方面因素驱动,且不同运动类型受影响程度不同,因此未来在应用景观阻力模型分析中应对环境因素进行敏感性分析。遥感技术和基因检测技术等技术的发展为实地测量动物运动轨迹提供了便利,但此方法普遍适用于小尺度范围内的研究。同时需考虑遥感装置的佩戴对动物生存和运动的影响,以及遥感装置的电量对测量时间的限制等方面

的局限性,未来需进一步优化动物运动数据的测量方法。

本研究整合国内外对于动物运动视角下景观阻力研究现状,总结了景观阻力构建流程及分析方法,未来可结合使用模型模拟和生物遥感方式量化建成环境景观阻力,更精准的评估建成环境中动物运动状态,辅助建成环境合理规划,保护建成环境野生动物多样性,维持城市生态系统平衡和稳定。同时,物种运动在不同时间和空间尺度下对空间景观阻力的响应不同,在后续研究中进一步开展不同时空尺度的景观阻力的研究与实践。

**致谢:**感谢天津大学建筑学院龚清宇老师对本文的帮助与指导。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] LaPoint S, Balkenhol N, Hale J, Sadler J, van der Ree R. Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology*, 2014, 28(7): 867-877.
- [ 2 ] Russo D, Ancillotto L. Sensitivity of bats to urbanization: a review. *Mammalian Biology*, 2014, 79(3): 204-211.
- [ 3 ] 金彦, 刘峰. 建成环境下的城市建筑设计. 南京: 东南大学出版社, 2011.
- [ 4 ] Cervero R, Kockelman K. Travel demand and the 3Ds: density, diversity, and design. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 1996, 2(3): 198-218.
- [ 5 ] Handy S L, Boarnet M G, Ewing R, Killingsworth R E. How the built environment affects physical activity Views from urban planning. *American Journal of Preventive Medicine*, 2001, 23(2): 63-72.
- [ 6 ] 杨小波, 吴庆书. 城市生态学. 3 版. 北京: 科学出版社, 2013.
- [ 7 ] López E, Bocco G, Mendoza M, Duhau E. Predicting land-cover and land-use change in the urban fringe A case in *Morelia city*, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 2000, 54(4): 270-284.
- [ 8 ] Zeller K A, McGarigal K, Whiteley A R. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology*, 2011, 26(6): 776-796.
- [ 9 ] Scolozzi R, Geneletti D. A multi-scale qualitative approach to assess the impact of urbanization on natural habitats and their connectivity. *Environmental Impact Assessment Review*, 2011, 35: 9-22.
- [ 10 ] Fabrizio M, Di Febbraro M, D'Amico M, Frate L, Roscioni F, Loy A. Habitat suitability vs landscape connectivity determining roadkill risk at a regional scale: a case study on European badger (*Meles meles*). *European Journal of Wildlife Research*, 2018, 64(1): 7.
- [ 11 ] Francis C D, Barber J R. A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 11(6): 304-312.
- [ 12 ] Magle S B, Hunt V M, Vernon M, Crooks K R. Urban wildlife research: Past, present, and future. *Biological Conservation*, 2011, 154: 23-31.
- [ 13 ] Pe'er G, Henle K, Dislich C, Frank K. Breaking functional connectivity into components: a novel approach using an individual-based model, and first outcomes. *PLoS One*, 2010, 6(8): e22354.
- [ 14 ] Wang S, Wu M Q, Hu M M, Fan C, Wang T, Xia B C. Promoting landscape connectivity of highly urbanized area: an ecological network approach. *Ecological Indicators*, 2020, 124: 107486.
- [ 15 ] 刘兴坡, 李璟, 周亦昀, 陈子薇, 丁永生. 上海城市景观生态格局演变与生态网络结构优化分析. *长江流域资源与环境*, 2018, 27(10): 2339-2351.
- [ 16 ] 蒙古军, 王雅, 王晓东, 周朕, 孙宁. 基于最小累积阻力模型的贵阳市景观生态安全格局构建. *长江流域资源与环境*, 2015, 24(7): 1051-1060.
- [ 17 ] 黄河, 平潇菡, 高雅玲, 等. 基于 MSPA 与电路理论的城市绿色基础设施网络构建与优化研究——以福州市为例. *中国风景园林学会 2019 年会论文集 (上册)*, 2019: 659-666.
- [ 18 ] Northrup J M, Pitt J, Muhly T B, Stenhouse G B, Musiani M, Boyce M S. Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1158-1166.
- [ 19 ] Ghoddousi A, Buchholtz E K, Dietsch A M, Williamson M A, Sharma S, Balkenhol N, Kuemmerle T, Dutta T. Anthropogenic resistance: accounting for human behavior in wildlife connectivity planning. *One Earth*, 2020, 4(1): 38-47.
- [ 20 ] 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*, 2009, 19(17): 3575-3590.
- [ 21 ] Cushman S A, Lewis J S. Movement behavior explains genetic differentiation in American black bears. *Landscape Ecology*, 2009, 24(10): 1612-1624.

- [22] Keeley A T H, Beier P, Gagnon J W. Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 2150-2161.
- [23] Lowry H, Lill A, Wong B B M. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2012, 87(3): 536-548.
- [24] Baguette M, Van Dyck H. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 2006, 22(8): 1116-1128.
- [25] Diniz M F, Cushman S A, Machado R B, De Marco Júnior P. Landscape connectivity modeling from the perspective of animal dispersal. *Landscape Ecology*, 2019, 34(1): 40-57.
- [26] Merriam G. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. *Proceedings of the International Association for Landscape Ecology*, 1983, 1(5): 15.
- [27] Bradley C A, Altizer S. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 22(2): 94-101.
- [28] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1992, 67(3): 570.
- [29] 邬建国. 景观生态学——概念与理论. *生态学杂志*, 1999, 19(1): 41-51.
- [30] 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*, 1995, 15(4): 36-41, 72.
- [31] Forman R T T. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 1994, 10(3): 132-141.
- [32] Zeller K A, Vickers T W, Ernest H B, Boyce W M. Multi-level, multi-scale resource selection functions and resistance surfaces for conservation planning: Pumas as a case study. *PLoS One*, 2016, 12(6): e179569.
- [33] 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*, 2021, 36(10): 2464-2479.
- [34] Yu Q, Yue D P, Wang J P, Zhang Q B, Li Y T, Yu Y, Chen J X, Li N. The optimization of urban ecological infrastructure network based on the changes of county landscape patterns: a typical case study of ecological fragile zone located at Deng Kou (Inner Mongolia). *Journal of Cleaner Production*, 2016, 162: S53-S66.
- [35] 邬建国. 景观生态学: 格局、过程、尺度与等级. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [36] Chace J F, Walsh J J. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 2005, 73(1): 45-68.
- [37] Driessen K, Adriaansen F, Rondinini C, Doncaster C P, Matthysen E. Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: a case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling*, 2006, 208(2/3/4): 313-321.
- [38] Fortin D, Beyer H L, Boyce M S, Smith D W, Duchesne T, Mao J S. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 2004, 85(5): 1319-1329.
- [39] 傅伯杰, 陈利顶, 马克明, 王仰麟. 景观生态学原理及应用. 2 版. 北京: 科学出版社, 2010.
- [40] Dowding C V, Harris S, Poulton S, Baker P J. Nocturnal ranging behaviour of urban hedgehogs, *Erinaceus europaeus*, in relation to risk and reward. *Animal Behaviour*, 2009, 79(1): 13-21.
- [41] Keller D, Gannon M R, Mahan C G. Differences in eastern chipmunk (*Tamias striatus*) behavior between an urbanized and a forested habitat in central Pennsylvania. *Northeastern Naturalist*, 2022, 29(3): 294-302.
- [42] Beck N R, Heinsohn R. Group composition and reproductive success of cooperatively breeding white-winged choughs (*Corcorax melanorhamphos*) in urban and non-urban habitat. *Austral Ecology*, 2005, 30(5): 587-595.
- [43] Johnson M T J, Munshi-South J. Evolution of life in urban environments. *Science*, 2016, 357(6362): eaam8326.
- [44] Hämäläinen S, Fey K, Selonen V. The effect of landscape structure on dispersal distances of the Eurasian red squirrel. *Ecology and Evolution*, 2018, 9(3): 1172-1180.
- [45] Croeser T, Bekessy S A, Garrard G E, Kirk H. Nature-based solutions for urban biodiversity: spatial targeting of retrofits can multiply ecological connectivity benefits. *Landscape and Urban Planning*, 2023, 250: 105168.
- [46] Tischendorf L, Fahrig L. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 1999, 89(1): 7-19.
- [47] Zanuari A H, Abidin K Z, Mansor M S, Wan H Y, Afni Syed Abdullah S N, Abdul-Patah P, Nor S M. Identifying priority corridors and bottlenecks for three threatened large mammal species in the oil palm-dominated landscape of Peninsular Malaysia. *Global Ecology and Conservation*, 2023, 53: e3091.
- [48] Klass K. Population level behavioural responses to variation in habitat quality across multiple locations in a fragmented landscape. *Animal Behaviour*, 2023, 206: 276-292.
- [49] .Liu S Z, Wang Y Q, An Z S, Sun H, Zhang P P, Zhao Y L, Zhou Z X, Xu L, Zhou J X, Qi L J. Watershed spatial heterogeneity of soil saturated hydraulic conductivity as affected by landscape unit in the critical zone. *Catena*, 2020, 202: 105321.
- [50] Zhang R, Zhang Q P, Zhang L, Zhong Q C. Impact of spatial structure on the functional connectivity of urban ecological corridors based on

- quantitative analysis. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2022, 88: 128120.
- [51] Yan Z M. Establishment of urban green corridor network based on neural network and landscape ecological security. *Journal of Computational Science*, 2023, 78: 102314.
- [52] Svitková I, Svitok M, Čejka T, Širka P, Galvúnek D, Gömöry D, Gömöryová E, Kochjarová J, Senko D, Skokanová K, Slezák M, Šingliarová B, Španiel S, Hrivnák R. Contrasting diversity patterns of native and alien species across multiple taxa in Central European river corridors. *Ecological Indicators*, 2023, 168: 112858.
- [53] Uroy L, Alignier A, Mony C, Foltête J C, Ernoult A. How to assess the temporal dynamics of landscape connectivity in ever-changing landscapes: a literature review. *Landscape Ecology*, 2020, 35(9): 2486-2503.
- [54] Rubio L, Bodin Ö, Brotons L, Saura S. Connectivity conservation priorities for individual patches evaluated in the present landscape: how durable and effective are they in the long term? *Ecography*, 2014, 37(8): 781-790.
- [55] Tulbure M G, Kininmonth S, Broich M. Spatiotemporal dynamics of surface water networks across a global biodiversity hotspot—implications for conservation. *Environmental Research Letters*, 2013, 9(11): 114011.
- [56] 赵方博. 锡林郭勒盟植被覆盖时空变化及关键区生态安全格局研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
- [57] 张丽, 杨国范, 刘吉平. 1985—2011年抚顺市土地利用动态变化及热点分析. *地理科学*, 2013, 33(2): 184-190.
- [58] 简钰清, 陈颖怡, 谢圆圆, 龚建周. 1979—2014年广东省乡村聚落的空间特征与演变. *生态与农村环境学报*, 2018, 34(6): 697-705.
- [59] 史芳宁, 刘世梁, 安毅, 孙永秀, 董世魁, 武雪. 城市化背景下景观破碎化及连接度动态变化研究——以昆明市为例. *生态学报*, 2019, 39(10): 3302-3313.
- [60] 李波, 贺萌, 彭琳, 曾星月. 基于林鸟迁移扩散的重庆市高密度城区生态网络构建研究. *中国园林*, 2022, 38(7): 34-38.
- [61] 曹瀚文, 祝明建, 祝诗榕, 马滢. 基于水鸟飞行阻碍的粤港澳大湾区生态廊道的构建与复合. *中国城市林业*, 2024, 23(1): 167-177.
- [62] 吴志强, 李德华. 城市规划原理. 4版. 北京: 中国建筑工业出版社, 2009.
- [63] Keeley A T H, Beier P, Keeley B W, Fagan M E. Habitat suitability is a poor proxy for landscape connectivity during dispersal and mating movements. *Landscape and Urban Planning*, 2016, 160: 89-101.
- [64] McRae B H, Dickson B G, Keitt T H, Shah V B. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 2007, 88(10): 2711-2723.
- [65] Knaapen J P, Scheffer M, Harms B. Estimating habitat isolation in landscape planning. *Landscape and Urban Planning*, 1991, 23(1): 1-16.
- [66] 吴昌广, 周志翔, 王鹏程, 肖文发, 滕明君, 彭丽. 基于最小费用模型的景观连接度评价. *应用生态学报*, 2008, 20(8): 2041-2047.
- [67] Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 2000, 81(5): 1204-1217.
- [68] Boyce M S, Vernier P R, Nielsen S E, Schmiegelow F K A. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 2001, 156(2/3): 280-299.
- [69] Zeller K A, McGarigal K, Beier P, Cushman S A, Vickers T W, Boyce W M. Sensitivity of landscape resistance estimates based on point selection functions to scale and behavioral state: pumas as a case study. *Landscape Ecology*, 2013, 28(3): 540-556.
- [70] Fieberg J, Signer J, Smith B, Avgar T. A ‘How to’ guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *Journal of Animal Ecology*, 2020, 89(5): 1026-1042.
- [71] Boyce M S. Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 2005, 12(3): 268-275.
- [72] Manly B F L, McDonald L, Thomas D L, et al. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Springer Science & Business Media, 2006.
- [73] Thurfjell H, Ciuti S, Boyce M S. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, 2013, 2(1): 4.
- [74] Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Mark Hewison A J. Landscape composition influences roe Deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology*, 2010, 25(7): 998-1009.
- [75] Richard Y, Armstrong D P. Cost distance modelling of landscape connectivity and gap-crossing ability using radio-tracking data. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 46(3): 602-609.
- [76] Zeller K A, McGarigal K, Cushman S A, Beier P, Vickers T W, Boyce W M. Using step and path selection functions for estimating resistance to movement: pumas as a case study. *Landscape Ecology*, 2015, 30(6): 1318-1334.
- [77] Unnithan Kumar S, Kaszta Ż, Cushman S A. Pathwalker: a new individual-based movement model for conservation science and connectivity modelling. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 2021, 11(6): 328.
- [78] Bocedi G, Palmer S C F, Pe'er G, Heikkinen R K, Matsinos Y G, Watts K, Travis J M J. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, 5(4): 387-395.
- [79] Bocedi G, Palmer S C F, Malchow A K, Zurell D, Watts K, Travis J M J. RangeShifter 2.0: an extended and enhanced platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Ecography*, 2020, 43(10): 1452-1461.

- [80] Schumaker N H, Brookes A. HexSim: a modeling environment for ecology and conservation. *Landscape Ecology*, 2017, 32(2): 196-210.
- [81] Heinrichs J A, Lawler J J, Schumaker N H. Intrinsic and extrinsic drivers of source-sink dynamics. *Ecology and Evolution*, 2015, 6(4): 891-903.
- [82] 周李磊. 长江上游湿地生态系统服务评估及多情景模拟[D]. 重庆: 重庆大学, 2019.
- [83] 吴思. 长江经济带耕地生态系统服务时空演变及多情景预测研究[D]. 武汉: 中国地质大学, 2021.
- [84] Verburg P H, Soepboer W, Veldkamp A, Limpiada R, Espaldon V, Mastura S S A. Modeling the spatial dynamics of regional land use: the CLUE-S model. *Environmental Management*, 2001, 29(3): 390-404.
- [85] 蔡玉梅, 刘彦随, 宇振荣, Peter H.Verburg. 土地利用变化空间模拟的进展——CLUE-S 模型及其应用. *地理科学进展*, 2004, (04): 63-71 +115.
- [86] Fu F, Deng S M, Wu D, Liu W W, Bai Z H. Research on the spatiotemporal evolution of land use landscape pattern in a county area based on CA-Markov model. *Sustainable Cities and Society*, 2021, 79: 103759.
- [87] Liang X, Guan Q F, Clarke K C, Liu S S, Wang B Y, Yao Y. Understanding the drivers of sustainable land expansion using a patch-generating land use simulation (PLUS) model: a case study in Wuhan, China. *Computers, Environment and Urban Systems*, 2020, 84: 101568.
- [88] 赵霖雨, 崔柳, 王佳, 陈思. 基于土地利用模拟预测模型分析的城市绿色空间发展多情景模拟及建设时序研究——以湛江市中心城区为例. *生态学报*, 2022, 42(15): 6306-6319.
- [89] 叶鑫, 邹长新, 刘国华, 林乃峰, 徐梦佳. 生态安全格局研究的主要内容与进展. *生态学报*, 2017, 37(10): 3381-3391.
- [90] 刘颂, 刘蕾. 基于生态安全的区域生态空间弹性规划研究——以山东省滕州市为例. *中国园林*, 2019, 35(2): 11-16.
- [91] 付战勇, 马一丁, 罗明, 陆兆华. 生态保护与修复理论和技术国外研究进展. *生态学报*, 2018, 38(23): 9007-9020.
- [92] Sasaki T, Furukawa T, Iwasaki Y, Seto M, Mori A S. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. *Ecological Indicators*, 2014, 56: 394-407.
- [93] 潘越, 杨婷, 龚健. 基于“生态质量—生态网络”框架的生态修复区识别研究——以武汉市为例. *中国土地科学*, 2023, 37(12): 128-141.
- [94] Cushman S A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation*, 2005, 127(2): 230-239.
- [95] Haddad N M, Brudvig L A, Clobert J, Davies K F, Gonzalez A, Holt R D, Lovejoy T E, Sexton J O, Austin M P, Collins C D, Cook W M, Damschen E I, Ewers R M, Foster B L, Jenkins C N, King A J, Laurance W F, Levey D J, Margules C R, Melbourne B A, Nicholls A O, Orrock J L, Song D X, Townshend J R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 2014, 1(2): e1500051.
- [96] Littlefield C E, Krosby M, Michalak J L, Lawler J J. Connectivity for species on the move: supporting climate-driven range shifts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2018, 17(5): 269-277.