

연구논문

이질적 경관에서의 연결성 측정: 리뷰 및 적용*

송원경** · 김은영** · 이동근***

한국환경정책·평가연구원**, 서울대학교 조경·지역시스템공학부***

(2012년 4월 3일 접수, 2012년 4월 30일 승인)

Measuring Connectivity in Heterogenous Landscapes: a Review and Application*

Song, Wonkyong** · Kim, Eunyoung** · Lee, Dong-Kun***

Korea Environment Institute**,

Department of Landscape Architecture and Rural System Engineering, Seoul National University***

(Manuscript received 3 April 2012; accepted 30 April 2012)

Abstract

The loss of connectivity and fragmentation of forest landscapes are seriously hindering dispersal of many forest-dwelling species, which may be critical for their viability and conservation by decreasing habitat area and increasing distance among habitats. For understanding their environmental impacts, numerous spatial models exist to measure landscape connectivity. However, general relationships between functional connectivity and landscape structure are lacking, there is a need to develop landscape metrics that more accurately measure landscape connectivity in whole landscape and individual patches. We reviewed functional and structural definition of landscape connectivity, explained their mathematical connotations, and applied representative 13 indices in 3 districts of Seoul having fragmented forest patches with tits, the threshold distance was applied 500m by considering the dispersal of tits. Results of correlation and principal component analysis showed that connectivity indices could be divided by measurement methods whether they contain the area attribute with distance or not. Betweenness centrality(BC), a representative index measuring distance and distribution among patches, appreciated highly stepping stone forest patches, and difference of probability of connectivity(dPC), an index measuring including area information, estimated integrated connectivity of patches. Therefore, for evaluating landscape connectivity, it is need to consider not only general information of a region and species' characteristics but also various measuring methods of landscape connectivity.

* 이 논문은 2012년 한국환경복원기술학회 춘계학술대회에서 발표된 연구를 수정보완한 것임.

Keywords : Landscape connectivity, Structural connectivity, Functional connectivity, Integrated connectivity index, Landscape ecology, Graph theory, Landscape permeability

1. 서 론

최근 생태학과 보전생물학 분야에서 주목되고 있는 가장 큰 문제 중 하나는 인간의 개발로 인한 급격한 경관의 변화 및 그로 인한 야생동·식물 서식지 손실과 파편화이다(Benton *et al.*, 2003; Kindlmann and Burel, 2008). 개체군이 단절된 형태로 존재하는 경관 조건에서는 야생동·식물의 생존 가능성이 크게 줄어들게 되므로 이들의 이동성을 고려한 서식지 연결성 평가는 개체군 보전에 중요한 화두로 떠오르고 있다(Hanski, 1998). 특히 도시화 등 인간의 개발활동에 의한 토지이용 변화는 서식지 패치의 크기를 감소시키고 패치간 거리를 증가시키는 경향이 있어 야생동·식물의 지역적 멸종을 가속화시킨다(Turner, 1989; Hanski, 1999). 서식지 손실 및 파편화의 생태적 영향을 이해하기 위해 경관생태학, 보전생물학을 비롯한 다양한 생태학 분야에서는 연결성의 개념이 점차 구체화되기 시작했다. 연결성의 개념은 Levins(1969) 이후, 1970년대 경관의 공간적 구조가 개체군의 역동성에 영향을 준다는 패치 기반의 개체군 모델에 근거하여 발전하였다(Turner, 2005; Angold *et al.*, 2006). 이러한 연구들을 토대로 서식지 패치 사이에서 일어나는 야생동·식물의 이동은 단순히 개체의 특성뿐만 아니라 주변 경관 속성에 영향을 받는다는 사실이 일반화된 개념으로 받아들여지면서, 경관 연결성(landscape connectivity)이라는 용어가 사용되었다(Merriam, 1984; Tischendorf and Fahrig, 2000b).

경관 연결성은 일반적으로 “중 공급원 패치 사이에서 이동을 용이하게 하거나 방해하는 경관의 정도”(Taylor *et al.* 1993), “경관 구조에 따른 개체의 이동 반응과 패치의 공간적 접촉을 유발하는 서식지 패치간의 기능적 관계”(With *et al.* 1997)라는 두 가지 정의로 사용된다. 이러한 정의는 경관 연결

성의 구조적, 기능적 측면을 모두 고려하는 것으로서 연결성 측정은 종 또는 경관적 특성을 고려할 필요가 있다는 것을 말해준다. 즉, 경관 연결성은 경관의 구조와 함께 그 곳에 서식하는 서식지 패치 사이의 종 이동 특성이 종합되어 측정될 필요가 있다. 이러한 이유에서 경관 연결성의 개념이 구조적인 문제에 가까운지, 또는 기능적인 문제에 가까운지에 따라 다양한 연구들을 양산하였다. 구조적 연결성 측정 연구는 경관생태학적 개념에 바탕을 둔 서식지 패치간의 거리 관계로 연결성을 측정한다. 패치의 공간분포, 관계 등을 지수화하여 경관 지수(landscape index)라는 용어를 만들어내었다(O'Neill *et al.*, 1988). 기능적 연결성 측정 연구는 보전생물학 등 메타개체군을 연구하는 분야에서 발전되었다. 대부분 특정 야생동·식물의 이동 및 중 공급 특성에 초점을 맞춘 관찰 및 실험 데이터, 시뮬레이션 등에 근거하여 연결성을 측정한다. 물론 경관 연결성 측정 방법이 이처럼 이분법적으로 구분될 수 있는 것은 아니다. 둘의 장점을 고려하여 이러한 연결성의 개념이 통합된 형태의 연결성 측정 방법론도 소개되고 있다.

실제 경관에서는 야생동물 개체들이 여러 경관요소와 상호작용하기 때문에 이질적 경관은 서식지 파편화에 대한 개체군의 반응 및 연결성을 평가하는데 중요한 역할을 하고 있다. 특히 도시 및 도로의 확장, 농경지 개발 등으로 인한 경관의 이질성 증대는 야생동물 서식지 손실과 파편화를 야기하여 연결성 연구의 필요성을 증대시켰을 뿐만 아니라 연결성 연구의 다양성을 이끌어내었다(Goodwin, 2003). 즉, 다양한 토지이용에 따른 경관 모자이크의 변화로 인한 연결성 연구는 경관의 구조와 기능을 결합한 연결성 측정이 필요하게 된 것이다. 특히 이질적 경관에서 개체군 이동에 영향을 주는 경관 연결성의 활용 가능성은 경관 연결성에 대한 관심을 증대시켰으며 경관 연결성 측정 방법의 확장을

가져왔다(Tischendorf and Fahrig, 2000b; Kindlmann and Burel, 2008). 그러나 경관의 구조와 기능 사이의 관계는 명확하게 설명되기 어려운 문제이기 때문에(Hanski, 2001) 결과적으로 다양한 경관 연결성 측정 기법이 개발되었다. 경관 연결성은 측정 대상에 따라 경관 전체의 연결성과 특정 패치의 경관 연결성으로 구분될 수 있다. 본 연구에서는 패치에 대한 경관 연결성으로 한정하여 연결성 측정 지표를 선정하고 이를 비교하였다.

본 연구는 이제까지 경관생태학을 포함한 생태학, 보전생물학, 환경계획 등 다양한 관련 분야에서 진행된 연결성 측정 방법론과 관련된 논문들을 고찰하고 국내에서 이들을 활용할 수 있는 방안을 모색하고자 진행되었다. 이를 위해 경관 연결성, 구조적 연결성, 기능적 연결성 등으로 논문 검색 키워드를 한정하여 연결성 측정 방법론에 대한 기존 연구들을 검토하고 유사한 방법론을 최소화하여 경관 연결성 측정 방법론을 종합하였다. 또한 실제 우리나라에서 활용이 가능한 측정 방법론을 실제 서울시 지역에 적용해 봄으로써 파편화된 도시 환경에서의 연결성 측정 방법론의 활용 가능성을 검토하고 향후 환경계획 분야와 연계 가능성을 고찰하였다.

II. 연결성 측정 방법론

1. 구조적 연결성: 경관생태학과 그래프 이론의 결합

구조적 연결성은 연결성의 가장 기초적인 개념에서 출발하여, 경관생태학의 출현과 함께 경관을 대상으로 정량화된 개념이다. 경관생태학은 모든 공간을 대상으로 생태계의 패턴을 다루는 학문이며(O'Neill *et al.* 1988), 따라서 생태적 과정과 관계가 있는 공간적 패턴을 정량화하는 방법론의 발전을 가져왔다. 특히 이질적인 경관을 지수화하기 위해 여러 가지 경관 패턴을 지수화 할 수 있는 경관 지수를 개발하여 사용하였다(O'Neill *et al.* 1988). 항공사진 및 위성영상 등의 원격탐사기법의 발전으로 토지이용 및 피복지도가 분석에 활용되면서 경

관 모자이크, 패치, 코리더 등에 대한 구분이 용이해지고, 이들을 정량적으로 측정할 수 있는 경관 지수가 제안되었다(Forman, 1995).

구조적인 연결성은 서식지 근접성을 의미하는 개념으로서 개체의 이동 특성에 대한 정보보다는 경관의 구조를 정량적으로 분석하여 측정된다(Collinge and Forman, 1998). 코리더 및 징검다리 패치의 존재 여부, 패치를 통해 연결성을 측정하는 연구는 일반적으로 개체가 서식지가 아닌 곳으로는 이동하지 않는다는 가정을 통해 연결성을 측정한다(Forman and Baudry, 1984; Kindlmann and Burel, 2008). 이러한 접근에서는 해당 경관에 존재하는 코리더의 존재 여부 및 면적비 등으로 연결성을 측정한다(Turner, 2005; Kindlmann and Burel, 2008).

가장 일반적인 연결성 측정은 거리에 기반을 둔 측정 방법이다. 그 중 최인접 패치 직선거리(Euclidean nearest neighbor distance, ENN), 일정한 거리 이내의 인접 패치 면적을 계산하는 근접성 지수(proximity index, PROX)(Gustafson and Parker, 1992)는 측정 방법이 용이하여 많이 활용되는 연결성 측정 방법이다. 이 두 방법은 패치 고립도(patch isolation) 등의 용어로 사용되기도 한다(Whitcomb *et al.* 1981; Turner, 1989; Gustafson and Gardner, 1996).

$$ENN = h_{ij} \quad (1)$$

여기서, h_{ij} 는 패치 i 에서 가장 가까운 거리에 있는 패치 j 까지의 거리를 의미한다. 이 거리는 해당 패치에 인접한 가장 가까운 패치까지의 직선거리를 계산할 수 있는 방법이다.

$$PROX = \sum_{j=1}^{d_i} a_{ijs} \quad (2)$$

여기서, a_{ijs} 는 패치 i 에서 설정된 거리 이내에 있는 패치들의 면적, d 는 해당 패치에서의 거리, d_i 는 설정된 임계거리를 의미한다. 이 지수는 일정 거리 이내에 존재하는 서식지 패치 면적을 파악할 수 있는 연결성 측정 방법이다.

이러한 방법론이 그래프 이론(graph theory)과

연계되어 노드(node)와 링크(link)로 설명이 가능한 연결성 측정 지표를 만들어 내었다. 그래프 이론은 임계거리 이내에 존재하는 노드를 링크로 연결하는 구조에서 연결성을 측정한다. 이 중 대표적인 연결성 측정 방법은 설정된 거리 이내에 존재하는 링크 수(number of links, NL), 전체 경관에서 상대적인 중심성을 의미하는 매개 중심성(betweenness centrality, BC)(Freeman, 1979), 근접 중심성(closeness centrality, CC)(Freeman, 1979), 연결된 지역의 군집 수(number of components, NC), 연결된 모든 노드 사이의 거리 역수의 합을 의미하는 해러리 지수(Harary index, H), 임의로 선택된 두 서식지가 노드로 연결될 가능성을 의미하는 클래스 일치 확률(class coincidence probability, CCP)(Jaeger, 2000), CCP와 유사하지만 서식지가 아닌 곳에서도 임의의 포인트가 선택될 수 있는 경관 일치 확률(landscape coincidence probability, LCP), 연결된 노드의 면적을 고려하여 연결성을 평가하는 연결성 통합 지수(integral index of connectivity, IIC) 등이다. 이 중 NC, H, CCP, LCP, IIC 값은 전체 경관 연결성을 평가하는 지수이므로 전체 경관 연결성 지수에서 해당 패치를 제거한 연결성 지수의 차이를 그 패치의 연결성 지수로 계산할 수 있다(Baranyi *et al.*, 2011).

$$NL = \sum_{i=1}^n a(P_i, P_j) \tag{3}$$

여기서, $a(P_i, P_j)$ 는 패치 i 와 j 가 연결되어 있을 경우 1을 입력하여 임계거리 이내에서 노드를 연결하는 링크의 수를 계산할 수 있다. 이 측정 방법은 PROX와 유사한 평가 방법으로 주변에 임계거리 이내의 패치가 많이 분포할수록 지수가 증가하며, 일반적으로 그래프 이론에서는 차수(degree)라는 용어로 사용되는 개념이다. 차수가 낮은 작은 패치들은 인접한 패치가 제거될 경우 단절될 확률이 높다는 측면에서 가장 기본적인 구조적 연결성 측정 방법으로 사용되고 있다(Minor and Urban, 2007).

$$BC = \sum_{i \neq j, i \neq v, j \neq v} \frac{g_{ivj}}{g_{ij}} \tag{4}$$

여기서, g_{ivj} 는 패치 i 와 j 를 연결하는 최단 노드 중 패치 v 를 통과하는 경우의 수, g_{ij} 는 패치 i 와 j 를 연결하는 최단 노드의 수를 의미한다(Freeman, 1979). BC가 높다는 것은 해당 패치가 다른 패치들을 연결하는 징검다리 녹지의 역할을 수행하고 있다는 것으로 해석된다(Saura and Pascual-Hortal, 2007).

$$CC = \frac{N-1}{\sum_{i \neq v} d_{vi}} \tag{5}$$

여기서, N 은 경관에서 연결된 패치의 수, d_{vi} 는 패치 v 와 연결된 다른 패치 i 의 거리를 의미한다(Freeman, 1979). 근접 중심성은 해당 패치와 연결된 다른 패치의 최단거리 평균의 역수를 계산하기 때문에 근접 중심성이 높다는 것은 그 패치가 다른 패치들과 가까이 인접해 위치하고 있다는 것을 의미한다.

$$NC = \sum C_k \tag{6}$$

여기서, C_k 는 임계거리 k 에서 서로 연결되는 군집을 의미한다. 일반적으로 연결성이 높은 지역은 서식지 패치가 임계거리에서 모두 연결될 수 있는 가능성이 높으므로 연결성이 높을수록 NC는 감소하게 된다.

$$H = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, i \neq j}^n \frac{1}{nl_{ij}} \tag{7}$$

여기서, nl_{ij} 는 패치 i 와 j 사이의 가장 짧은 경로에 위치한 링크의 수를 의미한다. 패치가 잘 연결되어 있을수록 H 값은 더 커지게 된다.

$$CCP = \sum_{i=1}^{NC} \left(\frac{c_i}{A_C} \right)^2 \tag{8}$$

여기서, NC 는 경관에 존재하는 군집의 수, c_i 는 패치 i 가 포함된 연결 패치 속성, A_C 는 서식지 패치 속성을 의미한다. 일반적으로 속성은 서식지의 면적 등의 정보가 사용된다. CCP는 서식지 내에 분포한 임의의 개체가 주어진 패치와 링크 구조에서 하나의 군집에 위치하여 연결될 수 있는 확률을 의미한다(Saura and Pascual-Hortal, 2007).

$$LCP = \sum_{i=1}^{NC} \left(\frac{c_i}{A_L} \right)^2 \tag{9}$$

여기서, NC는 경관에 존재하는 군집의 수, c_i 는 패치 i 가 포함된 연결 패치 속성, A_L 은 경관 전체의 속성을 의미한다. 일반적으로 속성에는 서식지, 전체 경관 면적 등의 정보가 사용된다. LCP는 대상지 전체를 대상으로 임의로 분포하는 개체가 주어진 패치와 링크 구조에서 연결될 수 있는 확률을 의미한다(Saura and Pascual-Hortal, 2007).

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i \cdot a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2} \quad (10)$$

여기서 n 은 전체 경관에 위치한 패치의 총 개수, a_i 와 a_j 는 패치 i 와 j 의 속성으로서 주로 각 패치의 면적을 의미한다. nl_{ij} 는 패치 i 와 j 사이에서 가장 짧은 경로인 링크의 수, A_L 은 분석의 범위인 전체 경관의 면적을 의미한다. IIC는 기존의 방법론에 비해 가장 잘 연결성 분석을 가능하게 하는 방법으로서(Saura and Pascual-Hortal, 2007), 최근 많이 이용되고 있는 연결성 측정 방법이다(Pascual-Hortal and Saura, 2008; Baranyi *et al.* 2011; Saura *et al.* 2011).

ENN, PROX, NL 등은 가장 간단한 경관지수 계산방법으로서 초기 경관지수 계산시 적용되었으나 현재까지도 적용될 정도로 의미가 있는 평가방법이다. BC, CC, NC, H, CCP, LCP, IIC 등은 그래프 이론, 또는 그와 유사한 연구를 기반으로 평가되어 패치의 구조적 배치에 따른 연결성 평가가 가능한 방법론으로 의미가 있다. 이 방법론들은 가정상 이분법적 서식지 도출 및 연결지역 구분 방법의 한계를 가지고 있지만 일반적인 경관 연결성 측정 방법으로 다양하게 활용되고 있다.

2. 기능적 연결성: 개체의 확산 및 이동 특성을 고려한 연결성 측정

구조적 연결성이 상대적으로 측정이 용이하다는 사실은 경관 연결성을 일반화할 수 있다는 오류를 불러올 수 있다(Tischendorf and Fahrig, 2000b). 실제로 야생동물의 이동 특성은 종이나 개체에 따라 다를 수 있기 때문에 동일한 경관 조건에서도 서

로 다른 연결성이 존재할 수 있다.

기능적 연결성은 개별 경관 구성 요소 및 전체 경관의 공간적 배치에 반응하는 개체의 행동 반응을 고려하여 측정된다(Kindlmann and Burel, 2008). 연결성의 기능적 개념은 패치와 경계와 같은 다양한 경관 요소에 대한 개체의 행동 반응을 명백하게 고려한다(Tischendorf and Fahrig, 2000b). 결과적으로 기능적 연결성은 개체가 서식지를 떠나 다른 서식지로 이동하는 과정에서 예상되는 사망위험도 및 사망률, 이동 패턴, 서식지 경계 횡단 능력 등을 반영하여 측정된다. 확산의 성공률을 측정하여 패치의 연결성을 측정하는 방법론은 패치 이주 지수(patch immigration index, PI), 패치 방문 지수(patch visits index, PV) 등이 대표적이다(Kindlmann and Burel, 2008).

$$PI = \frac{\sum_{i=1}^{n_p} m_i^p}{n_p} \quad (11)$$

여기서, n_p 는 패치의 수, m_i^p 는 패치 i 로 이주하는 수를 의미한다. 이는 전체 패치 중 이주에 성공한 패치의 수를 의미하므로 성공된 패치가 많은 경관은 연결성이 높은 경관으로 평가할 수 있다(Tischendorf, 2001; Rustigian *et al.*, 2003).

$$PV = \frac{\sum_{i=1}^{n_b} v_i^p}{n_b} \quad (12)$$

여기서, n_b 는 경관에 존재하는 개체의 수, v_i^p 는 개체 i 에 의해 방문된 패치의 수를 의미한다. 전체 개체가 해당 경관의 서식지 패치로 많이 방문할수록 경관 연결성이 높다고 평가된다(Tischendorf, 2001; Kindlmann and Burel, 2008).

이 외에도 패치 외부에 이주시킨 종의 회귀율(Pither and Taylor, 1998; Castellón and Sieving, 2006), 서식지 패치를 찾는데 소요되는 시간(Tischendorf and Fahrig, 2000a; Tischendorf, 2001) 등과 같이 실험을 바탕으로 연결성을 측정, 무작위 이동(random walks) 모델링과 같은 다양한 시뮬레이션 기반의 연결성 측정(With *et al.*, 1997; Forester *et al.*, 2007; Schick *et al.*,

2008; Lookingbill *et al.*, 2010) 등 다양한 연결성 측정 방법이 존재한다(Kindlmann and Burel, 2008). 기능적 연결성이 구조적 연결성의 단점을 모두 보완할 수 있는 개념은 아니다. 기능적 연결성의 측정이 실험이나 시뮬레이션과 같은 방법을 통해 진행되어 특정 동·식물과 환경조건에 한정된 결과를 도출하게 되므로 일반화된 연결성 측정 지표로 발전되기에는 한계가 있다. 따라서 일반적인 연결성 측정을 위해 종에 따른 이동 특성을 고려할 수 있도록 확산 가능성의 개념을 도입하여 기능적 연결성을 측정하기도 한다. 대표적인 연결성 지수는 유동성 지수(flux index, F), 면적 가중 유동성(area-weighted flux, AWF), 연결 가능성 지수(probability of connectivity, PC) 등이 있다. 이 지수들은 매트릭스 차원의 연결 가능성을 분석할 수 있는 방법론으로서 구조적 연결성과 기능적 연결성이 통합된 지수로 해석될 수 있다.

$$F = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n p_{ij} \cdot p_{ij} = e^{-k \cdot d_{ij}} \quad (13)$$

여기서, p_{ij} 는 패치 i 와 j 의 직접 확산 가능성을 의미한다. d_{ij} 는 패치 i 와 j 의 거리를 의미하며 k 는 패치간 거리(d_{ij})가 임계거리일 때 직접 확산 가능성(p_{ij}) 수준을 설정하여 종에 따라 부여되는 상수이다(Keitt *et al.*, 1997; Bunn *et al.*, 2000; Urban and Keitt, 2001; Saura and Pascual-Hortal, 2007). F값이 크다는 것은 전 지역으로 종이 확산될 가능성이 높다는 것을 의미한다. 이처럼 패치간 거리의 개념으로 확산거리를 설명하는 방식은 Gustafson and Gardner(1996), Bunn *et al.*(2000), Ricketts(2001) 등의 연구에서도 소개된 바 있다.

$$AWF = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n p_{ij} \cdot a_i \cdot a_j \quad (14)$$

여기서, p_{ij} 는 패치 i 와 j 의 직접 확산 가능성, a_i 와 a_j 는 각각 패치 i 와 j 의 면적을 의미한다. AWF는 면적 등과 같은 패치의 속성 정보를 연결성에 포함시킬 수 있으므로 F 지수를 보완할 수 있다. 이는 중력 모형의 형태로 연결성을 평가한 Bunn *et al.*(2000), Urban and Keitt(2001)의 분석 방법과 같은 개념이다. 이 지수는 특히 메타개체군 연구 분야

에서 활용되고 있는 발생 함수 모형(incidence function model)(Hanski, 1998; Moilanen and Hanski, 1998; Verheyen *et al.*, 2004)의 경관 수준 평가 방법이라 할 수 있다(Saura and Pascual-Hortal, 2007).

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i \cdot a_j \cdot p_{ij}^*}{A_L^2} \quad (15)$$

여기서, p_{ij}^* 는 패치 i 와 j 의 직접 확산 가능성을 최대로 하는 연결성 값, a_i 와 a_j 는 각각 패치 i 와 j 의 면적, A_L 은 전체 경관의 면적을 의미한다. PC는 AWF의 p_{ij} 를 개선하여 실제 경관에서 연결되는데 최소의 비용이 예상되는 지역을 연결할 수 있도록 다양하게 연결이 가능한 경우의 수를 고려하도록 설계되었다. 이 방법은 연결성 지수를 0~1 범위로 표준화할 수 있는 방법으로서 이제까지 고려된 방법론들에 비해 공간적 연결 구조의 변화에 정확한 값을 도출하는 방법론으로 알려져 있다(Saura and Pascual-Hortal, 2007; Gurrutxaga *et al.*, 2011; Saura *et al.*, 2011, Zozaya *et al.*, 2011). 이 중 F, AWF, PC 값은 전체 경관 연결성을 평가하는 지수이므로 전체 경관 연결성 지수에서 해당 패치를 제거한 연결성 지수의 차이를 그 패치의 연결성 지수로 계산할 수 있다.

3. 경관 연결성 측정의 한계 및 발전

연결성 측정 방법은 몇 가지 한계를 지니고 있다. 첫째, 측정 지표가 스케일에 민감할 수 있다. 서식지 패치를 연결 대상으로 설정한다 하더라도 어느 면적 이상을 연결 가능한 패치라고 설정해야 하는지에 대한 문제는 측정기법 및 자료 처리 방법론뿐만 아니라 대상종의 특성까지 함께 고려해야 할 문제가 된다(송원경, 2011). 분석 대상 패치의 면적을 작게 할수록 대상지의 연결성은 상대적으로 높아지고 이를 계산하는 단계는 복잡해지게 된다. 둘째, 연결성은 임계거리의 증가에 비례하여 커진다(Fall *et al.*, 2007; Gurrutxaga *et al.*, 2011). 임계거리는 대상종의 이동 및 확산 특성을 고려하여 설정하

는 것이 타당하지만 종에 대한 정보가 별로 없거나 있더라도 편차가 매우 큰 경우라면 임계거리에 따라 연결성 측정값이 크게 변화할 수 있다. 예를 들어, 중립적 경관 모형의 무작위 패치 형성을 가정하는 경우라면 임계거리 증가에 따라 인접 패치 수는 2제곱으로 증가할 것이다. 셋째, 연결성 측정시 토지이용 등과 같은 경관 모자이크 요인을 반영하기 어렵다(Fall *et al.*, 2007). 그래프 이론을 토대로 계산되는 대부분의 측정 방법은 직선거리를 기본 단위로 설정한다(Bunn *et al.*, 2000; Minor and Urban, 2007). 이러한 한계는 구조적 연결성 측정시 기능적 연결성 방법론 연계 필요성을 더욱 크게 만들었다(송원경, 2011).

이러한 문제점은 보전생물학을 중심으로 종에 대한 서식지 이용 및 이동성 등에 대한 연구가 경관생태학, 그래프 이론 등과 연계되면서 점차 다양한 연구를 통해 해결방안이 모색되고 있다. 분석 단위로 이용되는 패치 분석은 서식지 적합성 평가, 패치의 최소 크기는 종에 따라 다르게 요구되는 서식지 면적의 최소단위로 설정할 수 있다(James *et al.*, 2005; O'Brien *et al.*, 2006; Fall *et al.*, 2007). 연결의 대상이 되는 임계거리는 종의 이동특성을 반영한 이동가능거리를 통해 실제 경관에서 적용이 가능하다(James *et al.*, 2005; O'Brien *et al.*, 2006; Fall *et al.*, 2007; Minor and Lookingbill, 2010; Zetterberg *et al.*, 2010). 특히 dF, dAWF, dPC 등에서 이용되는 이동확률 개념은 종에 따른 임계거리가 파악된다면, 메타개체군 등의 이론적 배경 하에 경관 연결성 측정을 위해 중요하게 활용될 수 있는 방법론이다. 마지막으로 서식지 패치를 둘러싼 경관 모자이크 환경 등 이질적인 경관을 어떻게 연결성에 반영할 것인가에 대한 문제는 최근 연결성 측정시 경관 투과성 이론, 침투이론 등과 같은 다양한 이론의 결합을 통해 해결점을 찾고 있는 중이다(Gobeil and Villard, 2002; Ray *et al.*, 2002; Kusak *et al.*, 2008). 특히 최소비용경로의 개념이 이질적 경관에서 야생동물의 이동(Singleton, 2001; Adriaensen, 2003; Verbeylen *et al.*, 2003;

Driezen *et al.*, 2007; LaRue and Nielsen, 2008; 이동근 등, 2008; Rayfield *et al.*, 2009; Pullinger and Johnson, 2010; Desrochers *et al.*, 2011) 및 유전자원 확산(Coulon *et al.*, 2004; Broquet *et al.*, 2006; Epps *et al.*, 2007)을 설명할 수 있는 방법론으로 대두되면서 직선거리를 대체할 수 있는 대안으로 떠오르고 있다. 따라서, 향후 연결성 측정 연구는 구조적 연결성 측정 방법의 일반성을 바탕으로 다양한 기능적 연결성 측정 방법론이 결합하는 통합적 연결성 측정 방법으로 발전하게 될 것으로 판단된다.

III. 국내 적용가능성 및 고찰

1. 대상지 여건

검토된 연결성 지수의 국내 적용 가능성 검토를 위해 주변에 큰 산림패치가 존재하면서 대상지의 중심 녹지가 시가화지역으로 고립된 지역을 대상으로 선정하였다. 서울시는 우리나라에서 가장 시가화율이 높은 도시 중 하나로서 그 동안의 도시개발 과정에서 많은 산림 녹지가 파편화되었다. 분석 대상으로 설정한 강북구, 노원구, 도봉구는 서울시의 가장 북측에 위치한 지역으로서 세 구를 합한 면적은 약 80km²에 달한다(37° 36' 33" ~ 37° 42' 5"N, 126° 58' 46" ~ 127° 6' 45"E). 대상지 좌측에는 북한산(837m)과 도봉산(740m), 우측에는 불암산(510m)이 위치하는 지형 구조를 가지고 있다. 중심부에는 초안산 근린공원, 북서울꿈의숲 등이 산림형 패치로 존재하고 있으며 남북 방향으로 중랑천이 관통하고 있다. 그 외에 상계 근린공원, 갈말 근린공원, 온수 근린공원, 마들 근린공원, 쌍문 근린공원, 오동 근린공원 등이 녹지 패치로 존재한다. 내부 패치들은 시가화지역으로 둘러싸인 이질적인 경관을 구성하고 있으므로 녹지가 단절되어 있는 것으로 판단된다.

2. 분석 재료 및 방법

대상지의 녹지 패치를 분석하기 위해 본 연구에

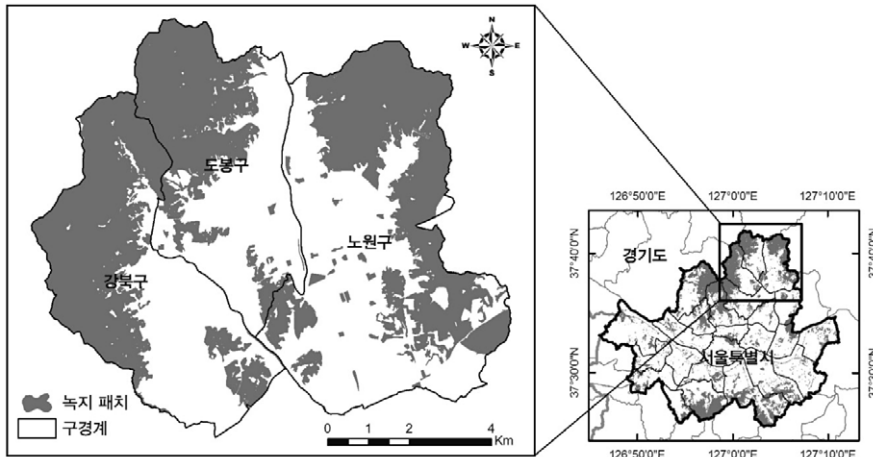


그림 1. 연구대상지

서는 2010년 기준 서울시 도시생태현황도를 활용하였다. 서울시 도시생태현황도는 2000년에 최초 제작되어 2005년 개발사업으로 인한 비오톱유형 변화를 1차 수정하고, 2010년 2차 정비를 완료하였다(서울특별시, 2010). 서울시 비오톱유형도는 자료 제작 및 수정시 IKONOS(2006), QuickBird(2008) 영상 등을 활용하여 1/3,000 축척으로 도면이 구축되었기 때문에 서울시에 대한 가장 정밀한 자료라 판단된다. 서울시 비오톱유형도는 토지피복, 토지이용, 현존식생 등을 중심으로 토지를 주거지비오톱, 상업 및 업무지 비오톱, 공업지 및 도시기반시설비오톱, 교통시설 비오톱, 조경녹지 비오톱, 하천 및 습지 비오톱, 경작지 비오톱, 산림지 비오톱으로 구분하여 구축되었다(서울특별시, 2010). 본 연구에서는 비오톱유형도와 토지이용을 근거로 산림지역, 조경녹지, 과수원 등의 녹지지역을 추출하여 도시 녹지 패치로 이들을 재분류하였다. 분류된 도시 녹지 패치단위로 통합하여 1ha 이상의 녹지 패치를 기초 분석단위로 구축하였다.

대상지 녹지 패치의 연결성을 분석하기 위해 문헌고찰을 통해 패치단위로 분석이 가능한 10개의 구조적 연결성 지수(ENN, PROX, NL, BC, CC, NC, H, CCP, LCP, IIC)와 3개의 기능적 연결성 지수(F, AWF, PC)를 선별하였다. 이 중 NC, H, CCP, LCP, IIC, F, AWF, PC는 전체 경관 연결성

을 평가하는 지수이므로, 전체 경관 연결성 지수에서 해당 패치를 제거한 연결성 지수의 차이를 그 패치의 연결성 지수로 계산할 수 있다. 이렇게 처리된 지수의 앞에는 차이를 의미하는 “d”를 붙여 전체 경관 연결성 지수와 차별화 하였다(Baranyi *et al.*, 2011).

대상지에서 서식지 녹지로 파악되는 패치를 직선으로 연결하여 그래프를 도출하였다. 그래프의 기본 단위인 노드는 패치를 의미하며 속성에는 면적 정보를 포함시키고 링크는 패치 경계간 거리 정보를 입력하였다. 이렇게 구축된 그래프 매트릭스를 통해 패치 면적과 패치간의 거리, 공간배치에 따른 연결성 지수를 각각 계산하였다. 서울시에 넓게 분포하고 있는 산림성 조류로서 서울시 보호종으로 지정되어 있는 박새를 포함한 박새류의 이동거리를 반영하여 500m를 임계거리로 설정하고(Verhulst *et al.*, 1997; Dingemans *et al.*, 2003; Matthysen *et al.*, 2005; Szulkin and Sheldon, 2008), 이때의 임계확률을 0.5로 설정하여 기능적 연결성을 측정하였다. 박새류는 산림에 서식하는 대표적인 식충성 조류이며(임신재 등, 2011) 비교적 도시생태계에 잘 적응하고 있는 조류로서 파편화 연구에 적합한 종으로 판단된다. 박새류의 이동가능거리를 임계점으로 하여 이동확률과 패치간 거리의 지수함수 관계로 표현된다.

$$p_{ij}(0.5) = e^{-k \cdot d_{ij}}$$

여기서, $p_{ij}(0.5)$ 는 0.5를 패치 i 와 j 의 직접 확산 가능성을 설정하였다는 것을 의미한다. d_{ij} 는 패치 i 와 j 의 거리를 의미하며 k 는 임계거리 500m일 때 직접 확산 가능성 수식을 통해 계산되었다. 분석된 결과는 스피어만 순위 상관계수(Spearman's ρ)를 분석하여 각 연결성 지수의 관계를 파악하였다.

GIS 자료 처리는 ArcGIS 9.3(ESRI inc.), 연결성 분석은 FRAGSTATS 3.3, Conifer Sensinode 2.2, 통계자료 분석 및 일부 연결성 분석은 R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011)을 이용하였다.

3. 분석결과 해석

서울시 비오톱유형도를 근거로 대상지의 녹지 패

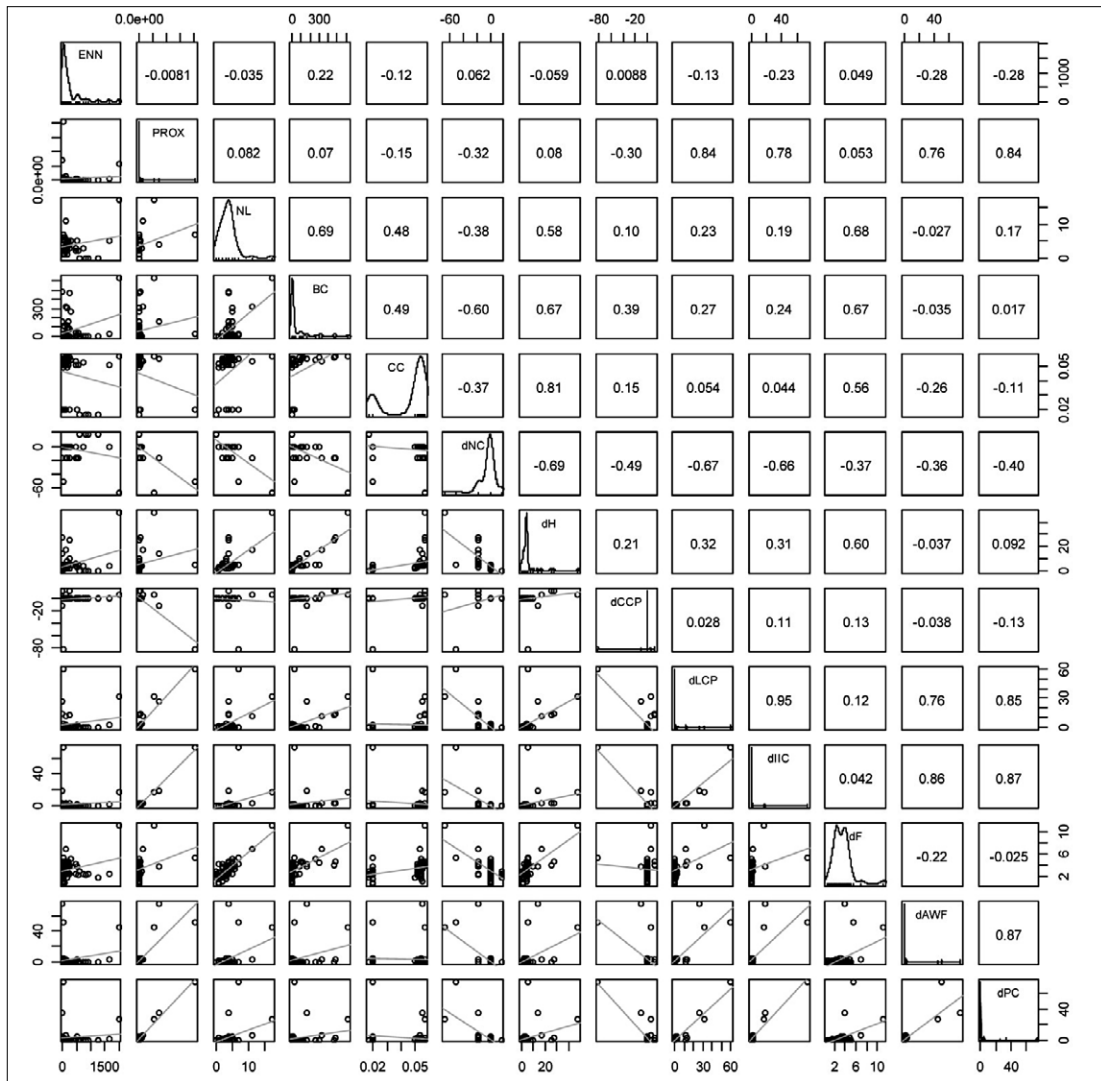
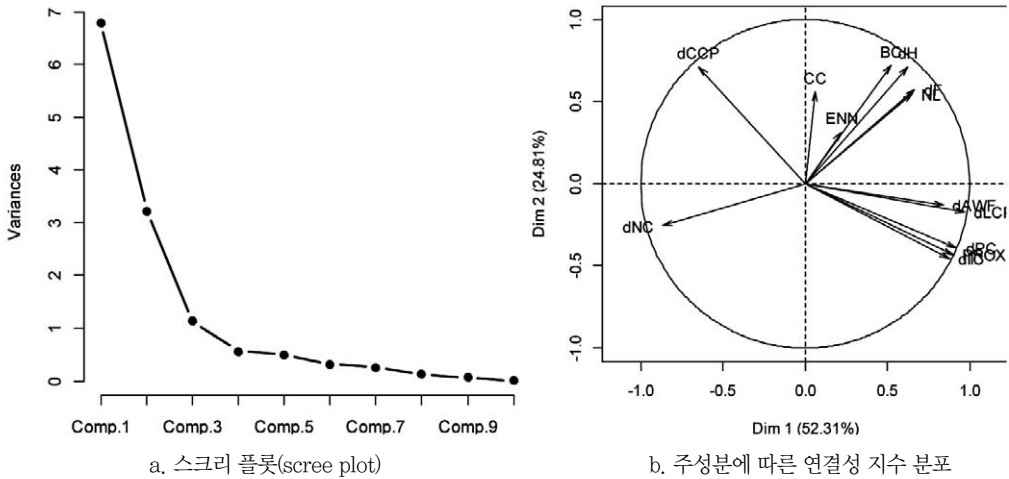


그림 2. 연결성 측정 지표간의 관계 확인을 위한 산점도 및 Spearman's ρ

(ENN: 최인접 패치 직선거리, PROX: 근접성 지수, NL: 링크 수, BC: 매개 중심성, CC: 근접 중심성, dNC: 연결된 지역 군집 수 차이, dH: 해러리 지수 차이, dCCP: 클래스 일치 확률 차이, dLCP: 경관 일치 확률 차이, dIIC: 연결성 통합 지수 차이, dF: 유동성 지수 차이, dAWF: 면적 가중 유동성 차이, dPC: 연결 가능성 지수 차이, 각 지표에서 수평·수직으로 교차하는 상자의 숫자가 상관계수를 의미함)



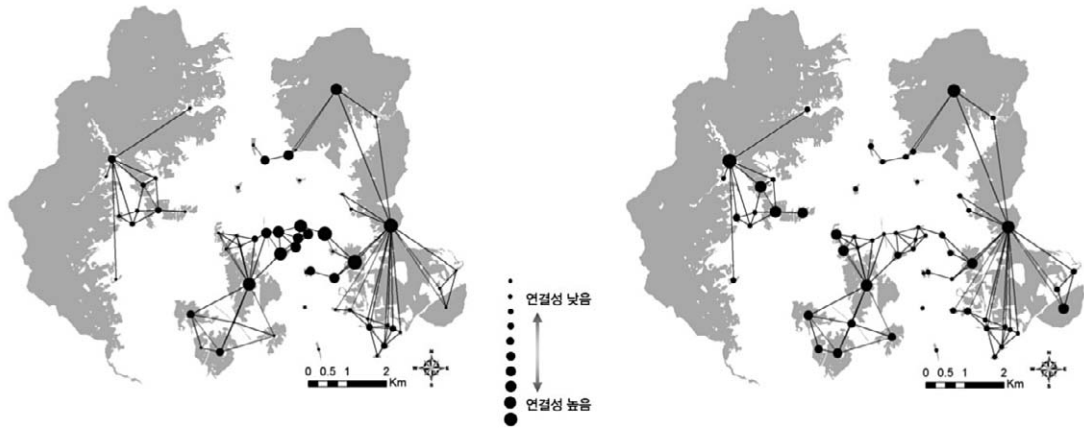
a. 스크리 플롯(scree plot) b. 주성분에 따른 연결성 지수 분포

그림 3. 연결성 지수에 대한 주성분분석 결과

치를 분석한 결과 북한산, 불암산 등 경계 외부와 연결된 대규모 산림 녹지를 포함하여 총 60개의 녹지 패치가 확인되었다. 이 패치들을 대상으로 총 13개 경관 연결성 지수를 분석한 결과 각각의 지수는 특성에 맞는 연결성 측정 결과를 보여주었다. 특히 상관관계가 높은 지수는 Spearman's ρ 값 0.5를 기준으로 PROX와 dCP(0.84), dAWF(0.76), dPC(0.84), NL과 BC(0.69), dH(0.58), dF(0.68), BC와 dNC(-0.60), dF(0.67), CC와 dH(0.81), dF(0.56), dNC와 dH(-0.69), dLCP(-0.67), dIIC(-0.66), dH와 dF(0.60), dLCP와 dIIC(0.95), dAWF(0.86), dPC(0.87), dAWF와 dPC(0.87)로 확인되었다(그림 2). ENN은 다른 지수와 큰 상관관계가 없는 것으로 분석되었는데, 이는 최인접 패치의 경우 파편화 등의 이유로 인접한 단절 패치를 가장 가까운 패치로 인식하여 값의 편차가 크게 도출되었기 때문이다. 또한 dCCP의 경우도 다른 연결성 지수와 상관성이 낮게 평가되었는데, 이는 연결지역으로 묶인 패치 중에서의 해당 패치 면적 정보보다 전체 경관에서의 패치 면적 비율이 연결성을 측정하는 일반적인 정보라는 것을 의미한다. ENN, dCCP를 제외한 지수들은 크게 두 가지 특징을 보인다. 첫째, 면적 정보를 반영하지 않고 패치 분포와 거리만을 고려한 지수 간에 높은 상관성을 보이고, 둘째, 패치의 면

적과 분포, 거리를 반영한 지수 간에도 높은 상관성을 보이고 있다. 이러한 결과는 주성분분석에서도 확인할 수 있다. 13개 연결성 지수를 대상으로 주성분분석을 실시한 결과 2개 주성분으로도 전체의 77%를 설명할 수 있는 것으로 파악되었다(그림 3). 주성분분석은 많은 요인 중 중요한 요인을 도출하는 과정으로서, 각각의 축에 데이터의 가장 중요한 성분을 위치시킴으로써 요인의 수를 줄여 다양한 분석 및 해석을 가능하게 한다. 분산이 1을 초과하는 성분은 총 2개가 도출되었다. 그 중 성분 1은 변수의 52.3%를 설명할 수 있으며 면적 정보를 포함하지 않는 연결성 지수를 대부분 설명하는 성분이다. 성분 2는 24.8%를 설명하며 NC를 포함하여 면적 정보를 가지고 있는 연결성 지수를 대부분 설명하고 있다(그림 3b). 최근 구조적 연결성과 기능적 연결성을 그래프 이론에 근거하여 통합하여 제안되고 있는 dPC는 면적 정보가 포함된 연결성 지표로서(Saura *et al.* 2011) 대표적인 다른 지수들(PROX, dAWF, dLCP, dAWF)과 높은 상관성을 보이고 있으며 성분 2로 설명이 가능하다.

분석 결과는 박새류의 이동거리를 기준으로 한 임계거리 500m에서의 연결성에 대한 경관 연결성 지수 비교이므로 본 연구의 결과를 일반화하는 것은 한계가 있다. 연결성 측정은 결국 무엇을 대상으로



a. BC 분석 결과
b. dPC 분석 결과
그림 4. 500m 임계거리 기준의 대표적인 연결성 지수(BC, dPC) 분석 결과

로 측정하는 것이냐는 문제가 중요하기 때문에 종의 이동 특성을 반영한 임계거리 설정을 통해 다양한 분석 결과 도출이 가능하다. 이러한 관점에서 경관 연결성의 일반적인 결과 도출은 지역 패치의 구분 기준, 다양한 임계거리 설정에 따른 민감도 분석 등의 절차를 거쳐 진행되어야 한다(이인성과 윤은주, 2008). 현재까지 진행된 연결성 측정 연구 중 주성분분석 결과 패치간의 거리와 배치만으로 연결성을 측정하는 지수, 면적이 가중된 연결성 측정 지수의 대표적 지수를 통해 대상지 녹지 패치의 연결성을 도시화한 결과는 그림 4와 같다. 패치간 거리와 배치만으로 연결성을 측정하는 대표적 연결성 지수인 BC의 경우 징검다리 녹지의 역할을 수행하는 대상지 중앙 지역 녹지 패치의 연결성을 높게 평가하고 있다(그림 4a). 파편화된 도시 녹지 패치 중 거점역할을 수행하고 있는 초안산 근린공원, 북서울꿈의숲 뿐만 아니라 녹지 패치의 연결을 위한 징검다리 역할을 하고 있는 마들 근린공원, 노해 근린공원 등과 같은 녹지 패치 역시 중요한 연결 지역인 것으로 분석되었다. 이와는 다르게 패치 면적 정보를 포함하고 있는 dPC 지수는 면적이 넓으면서 주변 패치와 잘 연결되어 있는 패치의 연결성을 높게 평가하고 있다. 특히, 대상지에서 중 공급원 역할을 하고 있는 북한산, 도봉산, 불암산 등의 외곽 산림

패치의 경우 높은 연결성 지수를 가진 것으로 확인되었다. 이들의 녹지 패치는 현재 녹지 구조에서 박새류 등과 같은 500m 이하의 이동거리를 가지고 있는 소형 조류에게 중요한 서식지 및 연결지역의 역할을 수행하고 있는 것으로 판단된다. 따라서 두 지수의 조합을 통해 중요한 거점 및 징검다리 녹지 패치를 함께 확인할 수 있으므로 단일 연결성 지수보다는 다양한 지수의 검토를 통해 대상지의 연결성을 측정하는 것이 바람직할 것으로 판단된다.

면적이 가중된 지수의 경우 면적이 넓은 지역의 연결성을 높게 평가하고 있다. 이는 넓은 패치일수록 표면적이 넓어지므로 다른 패치와 연결될 수 있는 확률이 높아지기 때문이다. 최근 일부 연구에서는 이러한 면적효과를 배제한 연결성 효과를 측정하기 위한 연구가 진행되고 있는데, 우리나라 경관의 특성상 높은 산림비율로 인해 중 공급원 역할을 할 수 있는 대규모 산림 패치가 넓게 분포하고 있으므로 이러한 관점에서의 연구도 진행될 필요가 있다.

4. 보전생물학과 토지이용계획을 잇는 연결성 연구

우리나라는 비교적 경관생태학이 일찍 소개되어 많은 토지이용계획에 기본 개념이 적용되고 있다. 그에 반해 정량화된 경관 평가는 경관 지수를 통한 연구를 중심으로 일부 진행되고 있을 뿐이다. 특히

대표적인 경관지수 계산 프로그램인 FRAGSTATS를 이용한 경관 지수 연구는 대부분 패치 중심의 평가보다는 경관 전체를 평가하는 지수 중심으로 구성되어 지역 전체의 연결성이 어떻게 된다는 결론을 도출하지만 실제 그 값의 의미를 파악하기는 어려운 상황이다(정용문 등, 2002; 안동만과 김명수, 2003). 따라서 토지이용계획 등과 같이 실제 환경에서 경관 모형이 적극 활용되기 위해서는 패치 중심의 경관 지수를 도출하고 그 의미를 규명하는 연구가 향후 더 진행될 필요가 있다.

보전생물학에서는 다양한 종의 개체 및 군집에 대한 서식 환경에 대한 연구 결과를 도출하였거나 관련 연구를 꾸준히 진행 중이다. 이러한 결과를 경관 구조와 연계시키고 그 기능을 규명하는 일이 경관생태학의 역할이라 판단된다. 특히 연결성 연구는 경관의 구조와 기능을 유지·향상시키기 위한 다양한 지역계획과 연계될 수 있다는 측면에서 의미가 있다.

연결성 측정은 지역적 특성, 대상종의 이동 특성이 반영되어야 하므로 다양한 변수를 고려할 필요가 있다. 특히 포유류를 대상으로 하는 연결성 측정은 서식지 분석의 문제뿐만 아니라 대상종이 지표면을 따라 이동하는 특성 때문에 토지피복·이용 등과 같은 경관 모자이크 환경을 고려해야 한다. 최근 이러한 개념에서 경관투과성(landscape permeability) 이론의 연계는 중요한 의미를 갖고 있다. 경관투과성은 핵심지역 또는 개체가 풍부한 지역으로 이동하기 위해 어떠한 종이 소비하는 비용을 의미하며, 다양한 토지피복, 지형특성을 가지고 있는 지역적 경관에서 야생동물이 이동할 수 있는 능력을 반영하는 연결성 개념으로서 경관 투과성이 높은 지역에서는 야생동물의 이동과 지속가능한 생태학적 프로세스가 잘 진행될 확률이 높다(Singleton *et al.*, 2002). 경관투과성 분석시 이동 통로로서 제안되는 것이 최소비용경로(least cost path)이다. 최소비용거리 모델링은 다음과 같은 가정을 기초로 한다. i)동물의 이동은 경관조건에 따라 복잡한 형태를 보인다. ii)동물은 이동 선택에

어서 최소거리를 따른다(Bunn *et al.*, 2000; Tischendorf and Fahrig, 2000; Bélisle, 2005; Baguette and Dyck, 2007). 행동생태학적 관점에서 야생동물의 행동은 순이익을 최대로 하는 비용과 편익의 관점에서 결정된다고 연구되고 있으며(Krebs and Davies, 1981), Winfree *et al.*(2005)은 나비(*Icaricia icarioides fenderi*) 조사를 통해 최소비용거리 모델링 결과 나타난 동물의 이동경로가 실제로 유효하다는 것을 확인하였다. 따라서 연결성 측정시 경관투과성 및 최소비용거리 개념을 연계할 경우 다양한 이동 특성을 가진 야생동물 연결성 연구에 효과적인 결과를 도출할 수 있을 것이다. 이질적인 경관 모자이크 환경에서의 이러한 연결성 연구의 발전은 메타개체군으로 설명되는 개체군의 지속가능한 보전을 위한 경관 역동성 연구에 중요한 방법론을 제공해 줄 수 있을 것으로 기대된다.

IV. 결 론

연결성 측정은 이용하는 방법론에 따라 다양한 결과값을 도출한다. 이러한 결과를 해석하는 것은 실제 어떤 축척에서, 어떠한 대상으로, 어떤 행동 생태에 대한 연결성인지 실제 실험 및 관찰을 통한 기능적 연결성 측정 결과와 비교하여 진행될 필요가 있다. 이에, 최근 소개된 dPC와 같은 지수는 구조적 연결성과 기능적 연결성을 통합한 통합적 연결성 지표로서 종에 따른 연결성 측정의 일반화를 제안하였다는 것에 의의가 있다. 주목할 만한 점은 임계거리 이내에 존재하는 패치 면적을 의미하는 PROX 지수가 dIIC, dPC 등의 지수와 높은 상관관계를 보이고 있다는 점이다. 이는 과거 경관생태학에서 개념적으로 접근했던 연결성 측정 지표가 실제 기능적 연결성 지표로도 의미가 있다는 것을 뜻한다. 또한 BC 지수의 경우 징검다리 녹지를, dPC 지수는 통합적 연결성 측정 도구로서 종합적인 연결성을 측정할 수 있다는 점에서 다양한 지수의 활용 가능성은 향후 더욱 논의될 필요가 있다.

연결성은 지역 경관의 특성과 대상종의 서식 및

이동특성에 따라 결정되는 상대적인 개념이다. 그러나 야생동물의 서식지 보전 및 연결지역 관리 문제는 토지이용계획, 공원녹지 배치 등과 같은 지역 계획 차원의 현실적인 문제이므로 연결성 지수를 일반화할 필요가 있다. 본 연구에서는 패치 단위에서 측정할 수 있는 다양한 경관 연결성 지수를 소개하고 직접 결과값을 도출하였으나 어떤 지표가 가장 적합한지에 대해서는 일반적인 결론을 도출하기 어렵다. 또한 패치의 서식지 특성을 평가하는 지수로서 면적 이외에 서식지 질을 평가할 수 있는 다양한 지표의 적용 연구도 보완될 필요가 있다. 특히 연결성 측정 지표로서 경관투과성 및 최소비용경로의 연계는 이질적 경관에서 야생동물 연결성을 측정하기 위한 현실적인 대안을 제시할 수 있을 것이라 판단된다.

사 사

본 연구는 국토해양부 첨단도시개발사업의 연구비지원(07첨단도시 A01)에 의해 수행되었습니다.

참고문헌

김명수, 2001, 파편화된 서식처 복원을 위한 기초이론 고찰, 한국환경보존녹화기술학회지, 4, 52-61.

서울특별시, 2010, 2010 도시생태현황도 정비제작 -2차년도-, 서울특별시.

송원경, 2011, 공간그래프 이론을 적용한 삼 서식지 네트워크 모형 개발, 서울대학교 박사학위 논문.

안동만, 김명수, 2003, 환경친화적인 도시공원녹지 계획 연구 - 생물서식처 연결성 향상을 위한 서울시 녹지조성 방안을 중심으로 -. 한국조경학회지, 31, 34-41.

이동근, 송원경, 2008, 삼의 서식지 적합성 평가를 위한 분석단위 설정 및 보전지역 선정 -충청도 지역을 중심으로, 한국조경학회지, 36,

64-72.

이인성, 윤은주, 2008, 도시녹지 평가를 위한 경관 지수의 스케일 민감성 분석, 한국조경학회지, 36, 69-79.

임신재, 손승훈, 김규중, 2011, 활엽수림에 설치한 인공새집을 이용한 박새류 번식 생태, 한국임학회지, 100, 397-401.

정용문, 김선태, 김명수, 2002, 대전시 녹지계획을 위한 연결성 분석에 대한 연구, 한국환경보존녹화기술학회지, 5, 14-23.

Adriaensen, F., 2003, The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model, Landscape and Urban Planning, 64, 233-247.

Angold, P.G., Sadler, J.P., Hill, M.O., Pullin, A., Rushton, S., Austin, K., Small, E., Wood, B., Wadsworth, R., Sanderson, R. and Thompson, K., 2006, Biodiversity in urban habitat patches, Sci Total Environ, 360, 196-204.

Baguette, M. and Dyck, H., 2007, Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal, Landscape Ecology, 22, 1117-1129.

Baranyi, G., Saura, S., Podani, J. and Jordan, F., 2011, Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices, Ecological Indicators, 11, 1301-1310.

Bélisle, M., 2005, Measuring Landscape Connectivity: The Challenge of Behavioral Landscape Ecology, Ecology, 86, 1988-1995.

Benton, T.G., Vickery, J.A. and Wilson, J.D., 2003, Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends Ecol Evol, 18, 182-188.

- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J.M. and Burel, F., 2006, Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*), *Landscape Ecology*, 21, 877-889.
- Bunn, A.G., Urban, D.L. and Keitt, T.H., 2000, Landscape connectivity: A conservation application of graph theory, *J Environ Manage*, 59, 265-278.
- CastellOn, T.D. and Sieving, K.E., 2006, An Experimental Test of Matrix Permeability and Corridor Use by an Endemic Understory Bird, *Conservation Biology*, 20, 135-145.
- Collinge, S.K. and Forman, R.T.T., 1998, A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grass insects, *Oikos*, 82, 66-84.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S. and Hewison, A.J., 2004, Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach, *Mol Ecol*, 13, 2841-50.
- Desrochers, A., Belisle, M., Morand-Ferron, J. and Bourque, J., 2011, Integrating GIS and homing experiments to study avian movement costs, *Landscape Ecology*, 26, 47-58.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. and Drent, P.J., 2003, Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*), *Proc Biol Sci*, 270, 741-7.
- Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, C.P. and Matthysen, E., 2007, Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: A case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*), *Ecological Modelling*, 209, 314-322.
- Epps, C.W., Wehausen, J.D., Bleich, V.C., Torres, S.G. and Brashares, J.S., 2007, Optimizing dispersal and corridor models using landscape genetics, *Journal of Applied Ecology*, 44, 714-724.
- Fall, A., Fortin, M.-J., Manseau, M. and O'Brien, D., 2007, Spatial Graphs: Principles and Applications for Habitat Connectivity, *Ecosystems*, 10, 448-461.
- Forester, J.D., Ives, A.R., Turner, M.G., Anderson, D.P., Fortin, D., Beyer, H.L., Smith, D.W. and Boyce, M.S., 2007, State-space models link elk movement patterns to landscape characteristics in Yellowstone National Park, *Ecological Monographs*, 77, 285-299.
- Foman, R.T.T. and Baudry, J., 1984, Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology, *Environmental Management*, 8, 495-510.
- Freeman, L.C., 1979, Centrality in Social Networks Conceptual Clarification, *Social Networks*, 1, 215-239.
- Gobeil, J.-F. and Villard, M.-A., 2002, Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations, *Oikos*, 98, 447-453.
- Goodwin, B.J., 2003, Is landscape connectivity a dependent or independent variable, *Landscape Ecology*, 18, 687-699.
- Gurrutxaga, M., Rubio, L. and Saura, S., 2011,

- Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe), *Landscape and Urban Planning*, 101, 310-320.
- Gustafson, E.J. and Gardner, R.H., 1996, The Effect of Landscape Heterogeneity on the Probability of Patch Colonization, *Ecology*, 77, 94-107.
- Hanski, I., 1998, Metapopulation dynamics, *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski, I., 1999, Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes, *Oikos*, 87, 209-219.
- Hanski, I., 2001, Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften*, 88, 372-381.
- James, P.M.A., Rayfield, B., Fortin, M.-J., Fall, A. and Farley, G., 2005, Reserve network design combining spatial graph theory and species' spatial requirements, *Geomatica*, 59, 121-129.
- Kindlmann, P. and Burel, F., 2008, Connectivity measures: a review, *Landscape Ecology*, 23, 879-890.
- Krebs, J.R., N.B. Davies, 1981, *An Introduction to Behavioural Ecology*, Blackwell Science Inc, USA.
- Kusak, J., Huber, D., Gomečič, T., Schwaderer, G. and Gužvica, G., 2008, The permeability of highway in Gorski kotar (Croatia) for large mammals, *European Journal of Wildlife Research*, 55, 7-21.
- LaRue, M.A. and Nielsen, C.K., 2008, Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods, *Ecological Modelling*, 212, 372-381.
- Levins, R., 1969, Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entom. Soc. Amer.*, 15, 237-240.
- Lookingbill, T.R., Gardner, R.H., Ferrari, J.R. and Keller, C.E., 2010, Combining a dispersal model with network theory to assess habitat connectivity, *Ecological Applications*, 20, 427-441.
- Matthysen, E., Van de Castele, T. and Adriaensen, F., 2005, Do sibling tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) disperse over similar distances and in similar directions? *Oecologia*, 143, 301-7.
- Merriam, G., 1984, Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. - In: Brandt, J. and Agger P. (des), *Proceedings of the 1st international seminar on methodology in landscape ecological research and planning*, Roskilde Univ., Denmark, pp. 5-15.
- Minor, E.S. and Lookingbill, T.R., 2010, A multiscale network analysis of protected-area connectivity for mammals in the United States, *Conserv Biol*, 24, 1549-58.
- Minor, E.S. and Urban, D.L., 2007, Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning, *Ecological Applications*, 17, 1771-1782.
- Moilanen, A. and Hanski, I., 1998, Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure, *Ecology*, 79, 2503-2515.
- O'Neill, R.V., Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D.L., Milne, B.T., Turner, M.G., Zygmunt,

- B., Christensen, S.W., Dale, V.H. and Graham, R.L., 1988, Indices of landscape pattern, *Landscape Ecology*, 1, 153-162.
- O'Brien, D., Manseau, M., Fall, A. and Fortin, M.-J., 2006, Testing the importance of spatial configuration of winter habitat for woodland caribou: An application of graph theory, *Biological Conservation*, 130, 70-83.
- Pascual-Hortal, L. and Saura, S., 2008, Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain), *European Journal of Forest Research*, 127, 23-31.
- Pither, J. and Taylor, P.D., 1998, An experimental assessment of landscape connectivity, *Oikos*, 83, 166-174.
- Pullinger, M.G. and Johnson, C.J., 2010, Maintaining or restoring connectivity of modified landscapes: evaluating the least-cost path model with multiple sources of ecological information, *Landscape Ecology*, 25, 1547-1560.
- Ray, N., Lehmann, A. and Loly, P., 2002, Modeling spatial distribution of amphibian populations: A GIS approach based on habitat matrix permeability, *Biodiversity and Conservation*, 11, 2143-2165.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J. and Fall, A., 2009, The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values, *Landscape Ecology*, 25, 519-532.
- Ricotta, C., Carranza, M.L., Avena, G. and Blasi, C., 2000, Quantitative comparison of the diversity of landscapes with actual vs. potential natural vegetation, *Applied Vegetation Science*, 3, 157-162.
- Ricketts, T.H., 2001, The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes, *The American Naturalist*, 158, 87-99.
- Rustigian, H.L., Santelmann, M.V. and Schumaker, N.H., 2003, Assessing the potential impacts of alternative landscape designs on amphibian population dynamics, *Landscape Ecology*, 18, 65-81.
- Saura, S. and Pascual-Hortal, L., 2007, A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study, *Landscape and Urban Planning*, 83, 91-103.
- Saura, S., Vogt, P., Velazquez, J., Hernando, A. and Tejera, R., 2011, Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses, *Forest Ecology and Management*, 262, 150-160.
- Schick, R.S., Loarie, S.R., Colchero, F., Best, B.D., Boustany, A., Conde, D.A., Halpin, P.N., Joppa, L.N., McClellan, C.M. and Clark, J.S., 2008, Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions, *Ecol Lett*, 11, 1338-50.
- Singleton, P.H., 2001, Using weighted distance and least-cost corridor analysis to evaluate regional-scale large carnivore habitat connectivity in Washington, *ICOET*, pp. 583-594.
- Singleton, P.H., Gaines, W.L. and Lehmkuhl, J.F., 2002, Landscape Permeability for

- Large Carnivores in Washington: A Geographic Information System Weighted-Distance and Least-Cost Corridor Assessment, U.S. Department of Agriculture, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- Szulkin, M. and Sheldon, B.C., 2008, Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population, *Proc Biol Sci*, 275, 703-11.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. and Merriam, G., 1993, Connectivity is a element of landscape structure, *Oikos*, 68, 571-573.
- Tischendorf, L., 2001, Can landscape indices predict ecological processes consistently, *Landscape Ecology*, 16, 235-254.
- Tischendorf, L. and Fahrig, L., 2000a, How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15, 633-641.
- Tischendorf, L. and Fahrig, L., 2000b, On the usage and measurement of landscape connectivity, *Oikos*, 90, 7-19.
- Turner, M.G., 1989, Landscape ecology: the effect of pattern on process, *Annual review of ecology and systematics*, 20, 171-197.
- Urban, D. and Keitt, T., 2001, Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective, *Ecology*, 82, 1205-1218.
- Verbeylen, G., Bruyn, L.D., Adriaensen, F. and Matthysen, E., 2003, Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*, 18, 791-805.
- Verheyen, K., Vellend, M., Calster, H.V., Peterken, G. and Hermy, M., 2004, Metapopulation dynamics in changing landscapes: A new spatially realistic model for forest plants, *Ecology*, 82, 3302-3312.
- Verhulst, S., Perrins, C.M. and Riddington, R., 1997, Natal dispersal of great tits in a patchy environment, *Ecology*, 78, 864-872.
- Whitcomb, R.F., Robbins, C.S., Lynch, J.F., Whitcomb, B.L., Klimkiewicz, M.K. and Bystrak, D., 1981, Effects of forest fragmentation on avifauna of the Eastern Deciduous Forest, Springer-Verlag, New York, USA.
- Winfree, R., Dushoff, J., Crone, E.E., Schultz, C.B., Budny, R.V., Williams, N.M. and Kremen, C., 2005, Testing Simple Indices of Habitat Proximity, *The American Naturalist*, 165, 707-717.
- With, K.A., Gardner, R.H. and Turner, M.G., 1997, Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments, *Oikos*, 78, 151-169.
- Zetterberg, A., Mortberg, U.M. and Balfors, B., 2010, Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design, *Landscape and Urban Planning*, 95, 181-191.
- Zozaya, E.L., Brotons, L. and Saura, S., 2011, Recent fire history and connectivity patterns determine bird species distribution dynamics in landscapes dominated by land abandonment, *Landscape Ecology*, 27, 171-184.