

人类足迹加剧21世纪气候变暖背景下生境迁移过程中的热暴露

黄安奇¹, 徐希燕^{2*}, 贾根锁²

1. 江苏第二师范学院地理科学学院, 江苏省气候风险模拟与城乡智慧治理重点建设实验室, 南京 211200

2. 中国科学院大气物理研究所, 地球系统数值模拟与应用全国重点实验室, 北京 100029

* 通讯作者, E-mail: xiyan.xu@tea.ac.cn

2025-04-16收稿, 2025-11-10修回, 2025-12-10接受, 2026-03-16网络版发表

国家重点研发计划项目(2024YFF1307603、2024YFF0808503)和国家自然科学基金项目(42405119)资助

摘要 目前, 对于气候变暖与人类活动如何共同影响生境热环境的空间格局仍缺乏充分认识。研究结果表明, 在高排放气候情景(SSP585)下, 为避免生境迁移过程中的热暴露, 到21世纪末中国陆地生境的年均迁移需要达到约3.25 km; 而在低排放气候情景(SSP126)下, 迁移速率显著降低, 生境的年均迁移仅需达到0.48 km就能避免迁移过程中的热暴露。在考虑人类足迹和高排放气候情景的双重影响下, 生境迁移过程中将经历约10.5 °C的额外热暴露。同时, 人类活动导致满足热暴露最低的迁移路径(简称热廊道)数量减少, 且廊道路径更为曲折, 导致热廊道总体评分在SSP585情景下降低约40%, 在SSP126情景下降低约17%。在高排放情景下, 保护地能够有效减轻人类活动对热廊道的不利影响, 其廊道评分较周边非保护区高约22%。该研究表明, 应在土地资源有限的条件下, 优先强化现有保护地的管理与保护, 以维持生态廊道的连续性并提升热连通性, 从而为未来气候变暖背景下的生物多样性保护提供支撑。

关键词 气候变暖, 人类足迹, 热生境迁移, 热暴露, 热廊道, 保护区

1 引言

全球变暖正在深刻改变物种的生物地理分布格局(Villén-Peréz等, 2020)。为应对气候变暖, 大多数物种预计将迁移至热环境条件与其历史生境相似的区域(Littlefield等, 2017)。景观连通性是影响物种在不同生境间迁移与扩散的重要生态属性, 指不同生境之间的相互连结程度(Grantham等, 2020), 被认为是物种成功迁移至具备适宜热环境的生境(简称“热生境”)的重要保障(Luo等, 2020)。近年来, 已有大量研究致力于评估生境的景观连通性(Petsas等, 2021; Huang等, 2022; Mony等, 2022)。这些研究多基于景观形态学方法, 主要关注物种在当前生态位内的迁移能力。然而, 传统的景观连通性评估并未充分考虑热胁迫的影响, 从而可能高估了物种在气候变暖背景下向适宜热生境迁移的成功率(Keeley

等, 2018)。

在此基础上, 学者提出了“热连通性”概念, 用于表征景观在未来气候变化情景下, 使物种能够追踪其当前热环境条件的潜在能力。该概念通过连接当前与未来的热生境, 弥补了传统景观连通性在应对气候变暖研究中的局限性(McGuire等, 2016; Senior等, 2019)。从全球尺度看, 热连通性具有明显的方向性, 即物种往往沿着热梯度向高纬度或高海拔地区迁移, 以寻求适宜的热生境(Dobrowski和Parks, 2016)。维持较高的热连通性对于促进物种在气候变暖背景下调整生物地理分布、降低局部灭绝风险具有重要意义(Román-Palacios和Wiens, 2020; Schrader等, 2021)。

然而, 在区域和局地尺度上, 热连通性受非气候因素影响而表现出显著的空间异质性, 这些因素包括地理位置、区域政策和人类活动等。它们可能形成物理障碍,

中文引用格式: 黄安奇, 徐希燕, 贾根锁. 2026. 人类足迹加剧21世纪气候变暖背景下生境迁移过程中的热暴露. 中国科学: 地球科学, 56(4): 1443–1452, doi: 10.1360/N072025-0143

英文引用格式: Huang A, Xu X, Jia G. 2026. Human footprints exacerbate thermal exposure during habitat shift under climate warming in the 21st century. Science China Earth Sciences, 69(4): 1413–1421, <https://doi.org/10.1007/s11430-025-1799-5>

限制物种的迁移与扩散(Su等, 2023)。与此同时, 一些跨界自然保护区(如中国-哈萨克斯坦-蒙古阿尔泰山自然保护区和塞伦盖蒂国家公园)在维系关键物种自由迁徙的生态廊道方面发挥了重要作用(Magome和Murombedzi, 2012)。总体而言, 这些非气候因素增加了热连通性定量评估的不确定性。若在评估过程中未能充分考虑这些因素, 将限制热连通性的准确量化, 并影响其在面向气候变化适应与生物多样性保护的决策中的应用。

人类活动伴随着强烈的土地扰动与转化, 正在广泛地重塑自然景观(Fu和Weng, 2016)。例如, 城市化进程使自然景观转变为高度异质且破碎的斑块, 导致生境丧失与退化(Wang等, 2021; Sun等, 2022; Xu等, 2022)。耕地与城市扩张等人类土地利用形式显著影响物种在景观间的迁移, 因为许多物种倾向于避开人工设施密集的区域(Doherty等, 2021; Lewis等, 2021)。然而, 由于缺乏对人类活动的系统评估, 仅关注土地利用时空格局的研究尚不足以全面揭示人类活动对物种迁移的不利影响。长时间序列的人类足迹数据通过量化人类对生态系统施加的综合压力, 为理解人类干扰对自然生态系统的影响提供了更系统的视角(Mu等, 2022; Geng等, 2023)。作为世界上最大的发展中国家, 中国正经历前所未有的社会经济发展和高强度的人类活动。然而, 目前尚不清楚, 在气候变暖背景下, 人类足迹在多大程度上影响中国区域内生境的热连通性。

本研究综合考虑气候变化与人类活动的双重影响, 评估了中国区域陆地生境的热连通性。热连通性通过两个指标加以衡量, 即热速度和热暴露。其中, 热速度(V_{therm} , km yr^{-1})定义为气候变化背景下热生境的位移速率, 用以表征物种为寻求与其适应的历史热环境相似的未来热环境而进行空间迁移的速度。热暴露(E_{therm} , $^{\circ}\text{C}$)定义为气候变化下未来生境与其当前生境之间的最小累积热量差, 用以反映热生境迁移路径上物种所面临的累积热风险。热速度和热暴露值越高, 意味着生境的热连通性越低, 物种面临的热风险越大。与传统通过比较物种经历温度与参考温度来衡量热暴露的方法不同(Clusella-Trullas等, 2021; Wang等, 2019), 本研究同时考虑迁移范围和温度变化, 从而提供了对热风险更为全面的度量。本研究在两种情景下计算热速度和热暴露。第一种情景仅考虑气温升高的影响, 分别对应低排放情景(SSP126)和高排放情景(SSP585), 简称气候情景(CLIM); 第二种情景同时考虑气温升高和人类足迹的综合影响, 简称气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)。本研究的目的在于: (1)评估气候变暖和人类足迹对中国生境热连通性的影响; (2)探究气候变暖与人类足迹

在多大程度上改变了物种适应气候变化所依赖的生态廊道格局。

2 数据与方法

2.1 气候与人类足迹数据

本研究基于年均气温数据, 计算了2020年至21世纪末中国生境的热连通性(Zhang等, 2023)。2020年的气温数据来源于国家地球系统科学数据中心(Peng等, 2019); 21世纪末(2081–2100年)的气温数据取自WorldClim v2.1多模式集合平均结果, 分别对应高排放情景(SSP585)和低排放情景(SSP126)(Fick和Hijmans, 2017)。与2020年相比, 在SSP585和SSP126情景下, 中国各像元的气温分别升高超过 3°C 和 1.5°C 。

人类压力数据采用长期序列的人类足迹(human footprint, HFP)数据集进行量化(Mu等, 2022)。该数据集以1 km空间分辨率刻画了2000–2020年间人类对陆地生态系统施加的综合压力(图1A)。在此期间, 中国总体人类足迹指数年均增加约0.03, 增幅主要集中在原本人类活动强度较高的东部发达地区。由于未来人类干扰因子(如道路、灯光、可航水道等)的空间分布难以精确预测, 本研究假设各类土地覆被类型上的人类足迹在2100年前将维持2000–2020年间的速率线性增长(附表S1)(Su等, 2023)。这一假设是依据中国土地集约利用政策(Wang等, 2018)的保守估计, 因为2010–2020年间各类土地覆被的人类足迹增长率略高于2000–2010年。为保证数据一致性, 本研究将气温数据与人类足迹数据统一重采样并聚合至5 km空间分辨率, 以用于后续分析。

2.2 气候变化与人类干扰下生境迁移阻力

将2020年每个5 km像元定义为源像元, 并识别具有相似热环境条件的未来目标像元。目标像元与源像元的温度差控制在 $\pm 0.25^{\circ}\text{C}$ 范围内(Dobrowski和Parks, 2016)。我们假设目标像元为对应源像元中物种的理想目标生境。根据年均气温范围(-12 – 25°C), 将中国划分为371个热区间, 每个区间间隔为 0.1°C 。随后, 依据源像元与目标像元之间的热差异计算迁移阻力, 以识别物种在尽量避免暴露于不相似热环境条件下的迁移路径。

热迁移阻力的计算流程如图1B所示。首先, 对年均气温数据进行插值, 以表示2020–2090年间气温逐步上升的变化过程。得到的15个插值温度层代表从起始年(2020年)到末年(2090年)期间每隔5年的年均气温, 气温变化假设为线性趋势。假定物种在这15个温度层中从源像元迁移至目标像元时, 需要克服随气温上升所带来的“迁移

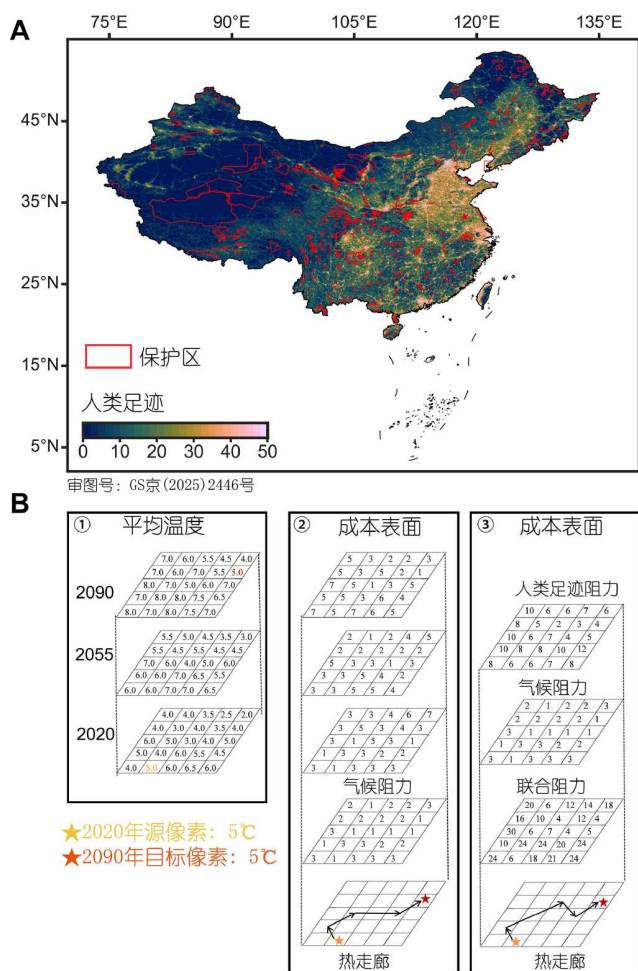


图1 热连通性评估的计算框架。(A) 2020年中国人类足迹(HFP)的空间分布; (B) 以5°C年均生境温度为例的热连通性计算流程

成本”。对于每个温度层 j ，在像元 i 中，针对每个源像元计算相应的成本，其表达式如下：

$$\text{cost}_{i,j} = 1 + PE \cdot n |T_{i,j} - T_s| \quad (1)$$

其中， $\text{cost}_{i,j}$ ($\text{cost}_{i,j} \geq 1^\circ\text{C}$) 表示像元 i 在温度层 j 上的迁移成本； $T_{i,j}$ 为像元 i 在温度层 j 上的温度； T_s 为源像元的温度； PE 为将热差异转换为阻力的惩罚系数。根据前人研究， PE 被设定为常数2，即当 $T_{i,j}$ 与 T_s 之间存在 0.5°C 的差异时，迁移成本增加1个单位 (Dobrowski和Parks, 2016; McGuire等, 2016)。在气候情景下，像元 i 的热阻力(R_i)被计算为该像元在全部15个温度层中成本值的最小值。当像元的最小成本值为 1°C 时，表示物种可在该像元内自由迁移而不受热阻力影响。像元内人类足迹值的增加会对物种迁移形成更高的阻力屏障。综合阻力通过气候阻力与人类足迹值相乘得到，用以构建气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)。人类足迹值的范围为0–50，其中小于1的区域赋值为1。为排除陆地热生境跨越水体迁移的情

形，开放水体像元的阻力值设定为50000，以防止迁移路径穿越水域。

2.3 迁移过程的热速度与热暴露

源像元到目标像元的累积阻力通过R语言环境中gdistance软件包的costDistance函数计算得到(van Etten, 2017)。在所有目标像元中，选取累积阻力最小的像元作为最终目标像元。随后，利用gdistance软件包的shortestPath函数确定源像元至该目标像元的最短路径(图1B)。热速度(V_{therm})的计算公式为

$$V_{\text{therm}} = \frac{L_p}{t} \quad (2)$$

其中， L_p 表示源像元至目标像元最短路径的长度(km)， t 表示当前时期与未来时期之间的时间间隔(本研究取 $t=70$ 年)。例如， $V_{\text{therm}}=5 \text{ km yr}^{-1}$ 表示源像元内的物种需以年均5 km的速度沿最短路径迁移，才能到达未来的目标像元。

热暴露(E_{therm})计算为物种沿最短路径迁移过程中所经历的累积温度差：

$$E_{\text{therm}} = \frac{\sum_s^d (R_i \times l_i) - L_p}{PE} \quad (3)$$

其中， $\sum_s^d (R_i \times l_i)$ 表示最小累积阻力，即从源像元(s)到目标像元(d)的阻力总和； l_i 为迁移路径经过像元 i 的长度(km)； PE 为差异惩罚系数，其定义同式(1)。在气候-人类足迹情景下，最小阻力迁移路径的计算同时考虑气候变化与人类足迹的共同作用。基于该路径，进一步计算热暴露值，并将其作用于气候阻力，用以表征物种沿最短迁移路径所经历的热胁迫。例如，若 $E_{\text{therm}}=10^\circ\text{C}$ ，表示物种在迁移10 km经历了累积 1°C 的温度变化，或迁移20 km经历 0.5°C 的温度变化。较高的热暴露意味着物种在生境迁移过程中承受更强的热胁迫，其到达目标生境的可能性降低。

2.4 热廊道评估

在源像元与目标像元之间，热暴露最小的最短路径被定义为热廊道。沿着该廊道，生境可从当前热环境迁移至未来相似的目标热环境，同时保持较低的热速度和热暴露。在人类干扰作用下，气候-人类足迹情景下的热廊道与单纯气候情景的结果存在差异，主要由于物种倾向于避开人类活动区和人工设施(图1B)。在每种情景下，计算穿过每个像元、属于不同热区间的热廊道数量累积值，即热廊道得分。热廊道得分较高的像元表明该区域

为具有不同热区间的物种提供了更多从源生境迁移至目标生境的潜在通道。为进一步评估保护地在维持热连通性方面的作用,采用来自中国国家地球系统科学数据中心的保护地数据,选取面积大于10 km²的566个保护地进行分析(图1A)。在每个保护地边界外设置10 km缓冲区作为非保护区(NPA),并比较保护区(PA)与非保护区之间的热廊道得分差异。

3 结果

3.1 人类足迹加剧了热速度与热暴露

首先,对中国区域在21世纪末两种气候情景(SSP126和SSP585)下的热速度与热暴露进行了量化。较高的热速度表示物种需要以更快的速率迁移其分布范围,以追踪适宜的热环境;而较高的热暴露则反映生境迁移路径上累积的热胁迫更强。在SSP126情景下,中国陆地区域平均热速度为 $0.48 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$ (平均值 $\pm$ 标准误差),仅约29%的陆地区域热速度超过 0.5 km yr^{-1} (附图S1A)。这表明,到21世纪末,中国不足1/3的陆地区域内的物种需以每年超过500 m的速率迁移其分布范围,才能跟上气候变暖驱动的热生境位移。然而,在SSP585情景下,中国区域的热速度显著上升,平均值为 $3.25 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$,约78%的陆地区域热速度超过 0.5 km yr^{-1} (图2A)。这一结果说明,持续的温室气体排放所导致的气候变暖将显著加快热生境的空间位移速率。气候情景下的热速度具有明显的区域差异,东北、华北和华东地区的热速度普遍较高。在SSP585情景下,东北地区平均热速度为 $8.97 \pm 0.04 \text{ km yr}^{-1}$,华北地区为 $7.52 \pm 0.04 \text{ km yr}^{-1}$,华东地区为 $3.62 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$;而在SSP126情景下,三地的平均热速度分别为 0.99 ± 0.01 、 0.79 ± 0.01 和 $0.66 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$ (图2C,附图S1C)。

在气候-人类足迹情景下,人类足迹进一步提高了热速度。SSP126情景下,中国约43%的陆地区域热速度有所上升;而在SSP585情景下,这一比例扩大至约80%。在人类足迹影响下,中国陆地区域平均热速度在SSP585情景下增加 $0.58 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$,在SSP126情景下增加 $0.08 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$,表明在人为干扰与高排放共同作用下,热生境位移速率显著加快(图2B,附图S1B)。从区域上看,人类足迹导致东北、华北和华东地区的热速度明显上升。在SSP585情景下,三地的热速度增量分别为 1.41 ± 0.01 、 0.88 ± 0.01 和 $0.93 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$;而在SSP126情景下,增量分别为 0.21 ± 0.01 、 0.11 ± 0.01 和 $0.08 \pm 0.01 \text{ km yr}^{-1}$ (图2D,附图S1D)。

进一步分析表明,在气候变暖情景下,人类足迹显

著加剧了热生境迁移过程中的热暴露。在SSP585情景下,中国约90%的陆地区域预计不会发生热暴露,热暴露中位数为 $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (图3A和3C)。在SSP126情景下,只要热生境沿前述最短路径,并以相应热速度迁移,中国多达99%的陆地区域同样不会出现热暴露(附图S2A)。然而,人类足迹的加入改变了这一格局。在SSP585情景下,约72%的中国陆地区域出现热暴露,热暴露中位数达 $10.48 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (图3B)。也就是说,人类足迹使约72%的陆地区域从“无热环境变化”状态转变为“发生热位移”状态,从而显著增加了物种在向适宜生境迁移过程中所面临的生理胁迫。相比之下,在SSP126情景下,人类足迹仅使约30%的陆地区域出现热暴露,热暴露中位数为 $1.50 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (附图S2B)。从区域差异看,在SSP585情景下,人类足迹导致东北、华北和华东地区的热暴露显著升高,平均值分别为 $37.20 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12.71 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $13.80 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$;而在SSP126情景下,三地的热暴露平均值分别为 $2.50 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1.25 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $1.59 \pm 0.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (图3D)。

总体来看,50°N附近的高纬度地区增温幅度明显高于南方地区。在东北地区,热生境在SSP585情景下的迁移过程中呈现出极高的热速度和热暴露,尤其当跨境迁移受到中俄及中蒙边界物理围栏限制时更为突出。进一步剔除东北地区国家边界影响的模拟结果表明,若不受边界阻隔,热生境迁移的平均热速度和热暴露将分别较现有边界条件下降约44%($V_{\text{therm}} = 5.03 \pm 0.02 \text{ km yr}^{-1}$)和100%($E_{\text{therm}} = 0 \text{ }^{\circ}\text{C}$)(图2A、图3A)。这一结果表明,在气候变暖背景下,加强跨境保护地建设对于维持区域热连通性具有重要意义。

3.2 人类足迹在气候变暖情景下重塑热廊道格局

在分析热速度与热暴露的空间格局后,进一步分析了气候情景和气候-人类足迹情景下的热廊道得分。较高的热廊道得分表明该区域为具有不同热区间的物种提供了更多从源生境迁移至目标生境的潜在通道。在仅考虑气候因素的情景下,热廊道总体呈弥散且线性分布特征,这一特征在华北平原和华东平原地区尤为明显。全国平均热廊道得分在SSP585情景下为 10.16 ± 0.02 ,在SSP126情景下为 3.83 ± 0.01 (图4A、附图S3A)。这说明,温室气体排放增加所导致的气候变暖,使物种迁移对具有较宽热区间的生境依赖程度增强,从而需要更高水平的热连通性来维持适宜的迁移通道。当同时考虑气候变暖和人类足迹影响时,热廊道的空间结构发生明显变化,表现为分布更为曲折且趋于集中。在强烈人类活动干扰下,热廊道得分明显降低,在SSP585情景下降幅约为40%,在SSP126情景下降幅约为17%(图4B、附图S3B)。这表

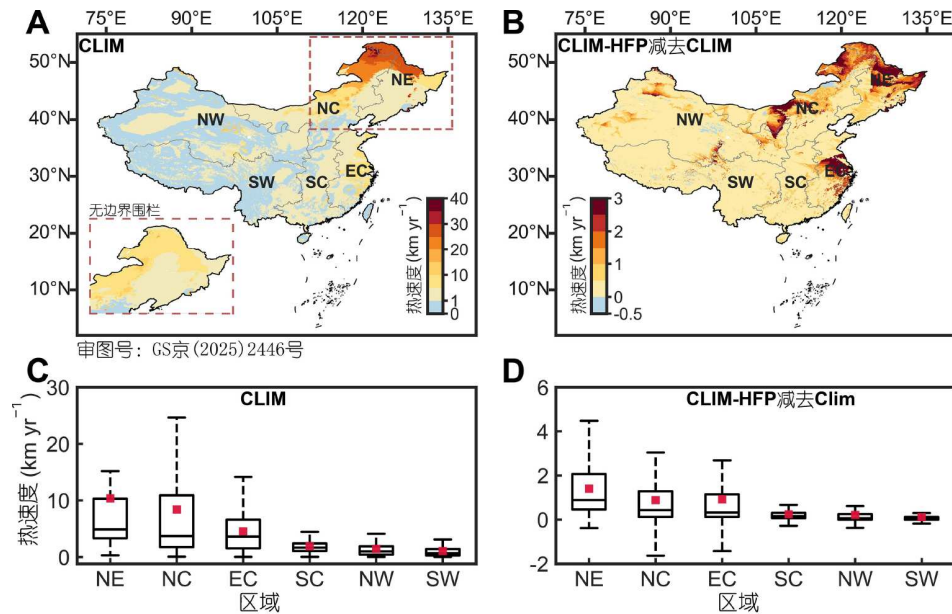


图2 中国区域热生境迁移的热速度。(A) SSP585气候情景(CLIM)下中国区域热速度的空间分布；(B) SSP585气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)与SSP585气候情景(CLIM)下热速度差值的空间分布；(C) 气候情景(CLIM)下热速度的箱线图；(D) 气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)与气候情景(CLIM)下热速度差值在东北(NE)、华北(NC)、华东(EC)、华南(SC)、西北(NW)和西南(SW)地区的箱线图。在箱线图(C)和(D)中，中央实线表示中位数，箱体上下边界表示上下四分位数，须线端点为1.5倍四分位距内的极值，红色点表示均值

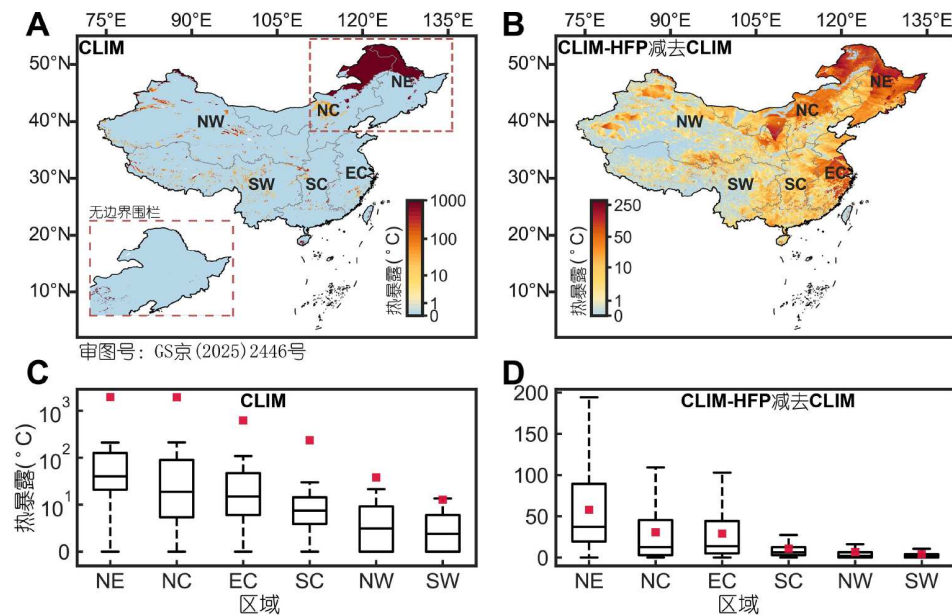


图3 中国区域热生境迁移的热暴露。(A) SSP585气候情景(CLIM)下中国陆地区域热暴露的空间分布；(B) SSP585气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)与SSP585气候情景(CLIM)下热暴露差值的空间分布；(C) 气候情景(CLIM)下热暴露在东北(NE)、华北(NC)、华东(EC)、华南(SC)、西北(NW)和西南(SW)地区的箱线图；(D) 气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)与气候情景(CLIM)下热暴露差值的箱线图。在箱线图(C)和(D)中，中央实线表示中位数，箱体上下边界表示上下四分位数，须线端点为1.5倍四分位距内的极值，红色点表示均值

明人类足迹削弱了景观对物种迁移的支持能力，导致可供物种迁移的替代路径显著减少。

从区域差异来看，东北和华北地区受到人类足迹的

影响最为显著，其热廊道得分下降最为剧烈。主要原因在于SSP585情景下，物理边界(如中俄、中蒙边境围栏)限制了跨界迁移，导致热生境迁移路径更长且数量更少。

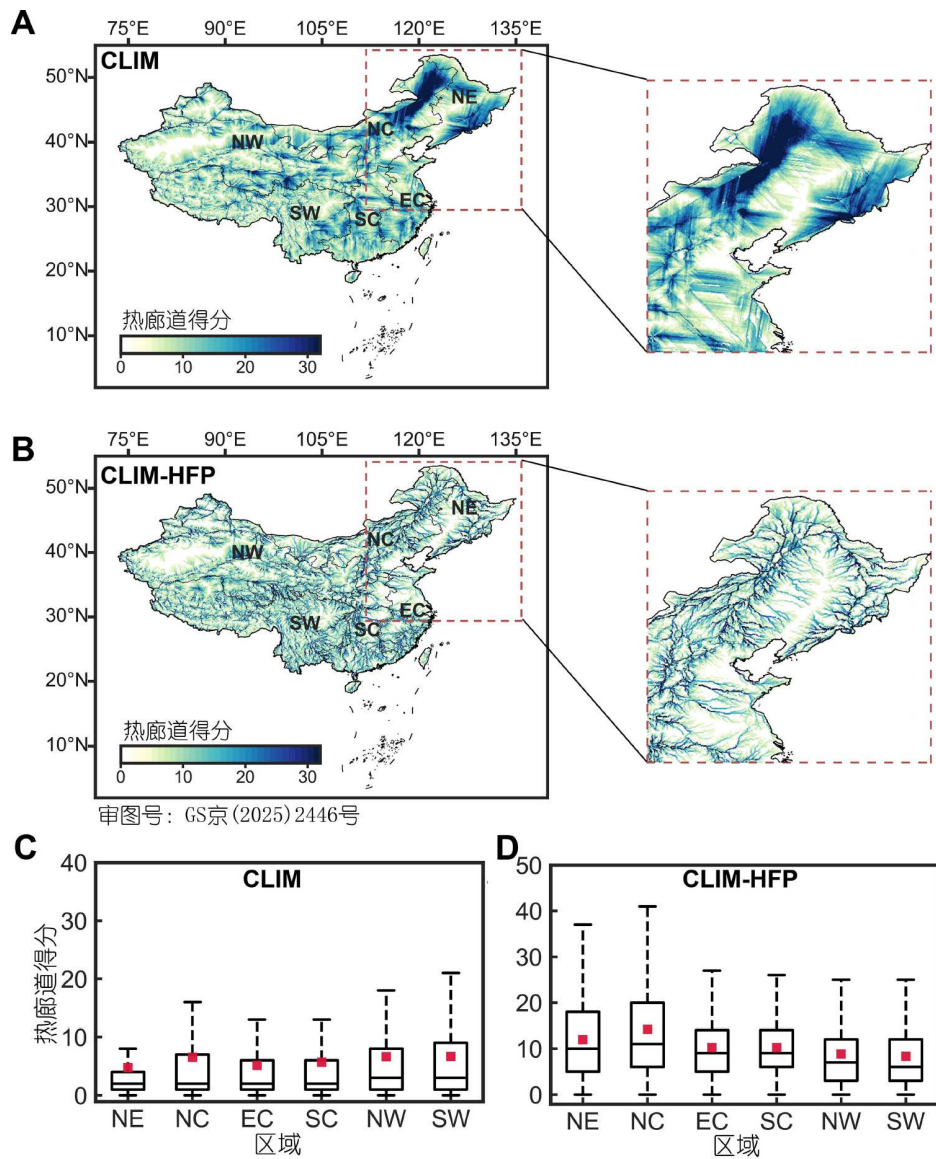


图4 中国区域热生境迁移的热廊道得分。(A) SSP585气候情景(CLIM)下中国区域热廊道得分的空间分布;(B) SSP585气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)下中国区域热廊道得分的空间分布;(C、D) 不同区域在气候情景(CLIM)和气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)下的热廊道得分在东北(NE)、华北(NC)、华东(EC)、华南(SC)、西北(NW)和西南(SW)地区的箱线图。在箱线图(C)和(D)中,中央实线表示中位数,箱体上下边界表示上下四分位数,须线端点为1.5倍四分位距内的极值,红色点表示均值

东北地区热生境平均迁移距离预计将达到 627.91 ± 2.80 km, 华北地区为 526.41 ± 2.76 km, 约为SSP126情景下的9倍(图4C、附图S3C)。在SSP585情景下, 东北地区的热廊道得分由 12.19 ± 0.04 下降至 4.47 ± 0.01 , 华北地区由 14.16 ± 0.05 下降至 6.54 ± 0.01 (图4D)。华东地区由于人类足迹强度较高, 其热廊道得分也显著下降, 在SSP585情景下由 12.19 ± 0.04 下降至 4.47 ± 0.01 。相较之下, 在SSP126情景下, 由于热生境迁移距离明显缩短, 人类足迹对热廊道得分的影响较弱, 仅在东北地区出现一定程度下降, 由 5.64 ± 0.02 降至 3.65 ± 0.01 (附图S3D)。

为了进一步评估保护区在气候变暖情景下维持热廊道的作用, 本研究对中国保护区的热连通性作用进行了分析。在SSP126情景下, 保护区的平均热廊道得分(3.93 ± 0.08)与全国平均值(3.83 ± 0.01)及周边非保护区(3.88 ± 0.07)接近。SSP585情景下, 保护区可有效缓解人类足迹造成的热廊道得分下降, 其平均得分为 11.39 ± 0.49 , 比全国平均值高约12%, 比邻近10 km范围内的非保护区高约4%(图5A)。气候-人类足迹综合情景下约73%的保护区热廊道得分下降, 平均值由 11.39 ± 0.49 降至 7.29 ± 0.43 , 降幅在105°E以东地区尤为显著(图5B)。尽管人类足迹削

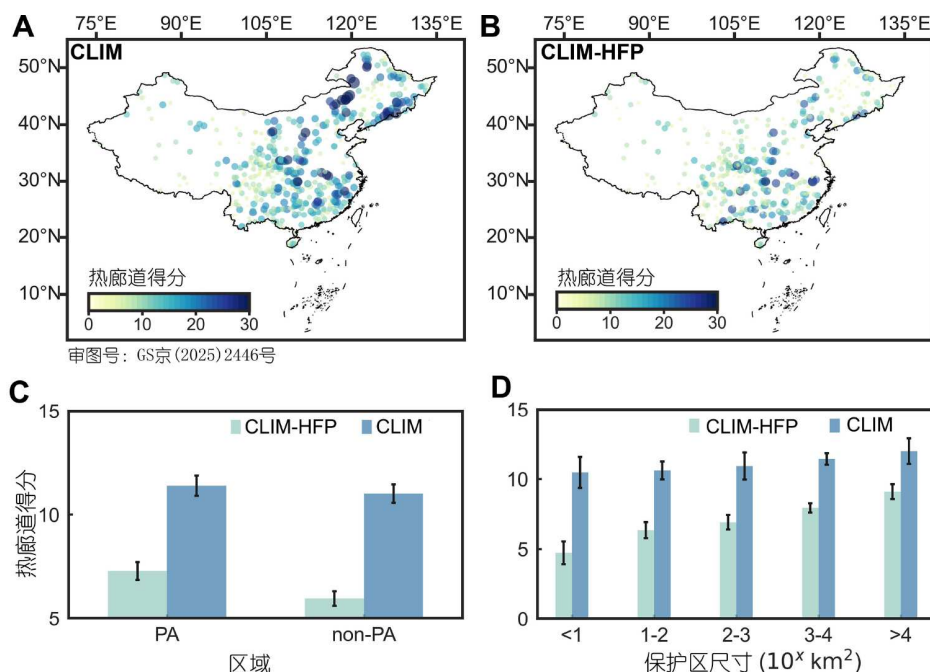


图5 中国保护区热廊道得分特征。(A) SSP585 气候情景(CLIM)下保护区平均热廊道得分的空间分布；(B) SSP585 气候-人类足迹情景(CLIM-HFP)下保护区平均热廊道得分的空间分布；(C) 不同情景下保护区(PA)与非保护区(non-PA)平均热廊道得分的比较；(D) 不同情景下，不同面积保护区的热廊道平均得分。图(C)和(D)中的黑色误差线表示标准误差。

弱了保护区对热廊道的维持能力，保护区的热廊道得分仍比邻近非保护区高约22%(图5C)。这表明保护区在抵御气候变暖与人类干扰叠加效应方面发挥了重要的缓冲作用。进一步分析发现，保护区面积越大，其受人类足迹影响所导致的热廊道得分下降幅度越小(图5D)，说明大型保护区在维持区域热连通性方面具有更强的稳定性与适应潜力。

4 讨论

气候变暖使生境温度超过物种的热耐受极限，对部分物种而言可能造成致命影响，并加速局部地区生物多样性的丧失(Jørgensen等, 2022)。物种必须通过调整分布范围，追踪并迁移至适宜的热环境，从而适应气候变暖带来的影响(Santini等, 2021)。这表明，若仅关注景观连通性变化对生物多样性的影响，而忽视生境热环境的改变，可能会高估物种迁移至适宜热生境的成功率(Senior等, 2019; Su等, 2023)。已有研究从不同角度探讨了生境的热连通性，包括基于局地气候梯度的分析(Burrows等, 2014)以及基于未来气候与当前热环境条件相似度距离的方法(Hamann等, 2015)，但多数研究尚未充分考虑人类活动的附加影响(McGuire等, 2016; Senior等, 2019; Parks等, 2023)。人类活动通过改变景观结构并施加强烈的人类足迹压力，持续影响物种的迁移与扩

散能力(Davison等, 2021; Riva等, 2023)。本研究在同时考虑气候变化与人类活动交互作用的情景下，利用热速度和热暴露两个互补指标，定量评估了中国区域生境在迁移过程中的热压力。结果表明，气候变暖显著加快了热生境的空间位移，而人类活动进一步加剧了热暴露，压缩了生境迁移的可行范围。

本研究的证据表明，在SSP585情景下，从当前至21世纪末，中国区域约78%的热生境将以每年超过0.5 km的速度持续迁移。在平原区域，预估大部分热生境的迁移不会伴随显著的热暴露现象。这表明即便在高排放情景下，只要热迁移速率未超越物种的生理耐受极限，中国多数地区仍能为物种提供生境的热连通性。该结果进一步证明，实施积极的减排措施以减缓全球变暖，可显著提升生境实现热连通性的几率。但是，中国西部山区呈现例外态势，这些区域虽表现出较低的热迁移速率，却伴随着较高的热暴露水平。山区显著的温度空间差异导致物种在迁移过程中面临更强的热暴露压力，即使是在短距离内，山区的热连通性也会明显减弱(Pepin等, 2015; Dobrowski和Parks, 2016)。

为进一步揭示人类活动的作用，本研究利用能综合反映人类活动强度的人类足迹指数，对中国区域热连通性进行了定量评估。结果表明，人类足迹显著提升热速度的区域主要集中于东北和华东，说明气候变暖仍是驱

动热速度上升的主导因素。较高的人类足迹通常意味着景观被广泛且不可逆地改造,如城市化与基础设施建设(Ren等, 2022)。即便这些地区未来的热条件适宜物种生存,物种仍需绕避高人类足迹区域,经由人类干扰较少的自然生境迁移,从而增加了迁移距离与热暴露(Cao等, 2020)。这一特征在东北地区尤为突出,该区域同时表现出极高的热速度与热暴露。与南方相比,东北地区纬度更高、升温更快,加剧了物种迁移所需的速度;同时,海洋、陡峭地形和国界等物理屏障限制了许多陆生物种的北移潜力,迫使迁移路径转向西南高原。此类路径往往更长且更加破碎,而强烈的人类足迹进一步缩小了通往西南高原的迁移通道,从而使得物种面临更长的迁移距离与更高的累积热暴露风险。

构建与保护生态廊道对于帮助物种适应气候变化、维持生物多样性具有关键意义。目前,中国已将生态廊道建设纳入国土空间规划体系,如“主体功能区规划”和“生态保护红线”等政策框架(Guo等, 2018; Liang等, 2018)。随着气候变暖加剧,生态廊道温度也普遍升高,生态热廊道在连接当前与未来热生境方面的重要性日益凸显。然而,其连通性仍受到人类足迹的显著干扰与重塑。本研究揭示了气候变暖与人类活动对热廊道影响的不同机制:气候变暖主要决定了热廊道的形成方向与迁移速率,而人类足迹则通过改变景观结构,对其空间形态施加阻隔作用(Su等, 2021)。在仅考虑气候情景的情况下,热廊道通常沿最短温度梯度呈线性分布,路径连续且扩散性强;而在同时考虑人类足迹的情景下,热廊道需绕避高人类足迹区域,导致其空间形态更加曲折、密度更低,整体热廊道得分显著下降,意味着物种迁移的替代路径明显减少。研究结果强调,应将热廊道与人类足迹共同纳入生态连通性评估,以提升国土空间规划的科学性和适应性。

现有的中国保护区,尤其是面积较大的保护区,能够在一定程度上缓解人类活动对热廊道的干扰并改善生境连通性。作为一种基于自然的解决方案,保护区的建立有助于减少物种迁移过程中的外部扰动(Ding等, 2023; Liang等, 2023)。此外,保护区具有显著的热缓冲效应,可在气候变暖背景下为迁移中的物种提供热庇护(Xu等, 2022)。由于受扰动程度较低,保护区内的植被通常维持更健康的冠层结构,能够通过蒸散、反照率等生物物理过程稳定局地小气候,从而增强对热环境变化的调节能力(Gonçalves-Souza等, 2021; Huang等, 2025)。因此,在气候变化背景下,应优先加强现有保护区的管理与保护,特别是在人类足迹密集的发达地区,以维持热廊道的连续性并最大化生境热连通性。由于中

国东部发达地区土地资源有限,新建保护区难度较大,强化现有保护区网络的生态功能成为更加现实且必要的策略。

本研究基于独立于物种数据的方法,定量估算了未来气候情景下热生境的迁移特征。所得热速度反映了在缺乏扩散障碍条件下生境迁移所需的上限速率。在自然界中,不同类型物种在应对气候变暖时表现出差异化的适应策略。变温动物通常依赖行为调节来躲避温度波动,而恒温动物则更多依靠生理机制维持稳态(Sunday等, 2014)。这种差异决定了物种在追踪热生境时的灵活性与速度差异,也意味着其实际热风险可能低于模型估算值。本研究未考虑物种特异性的热耐受性与行为限制,所估算的热风险代表一种理论上限。对于变温动物而言,利用局地热庇护所可有效降低迁移途中的热暴露;而恒温动物凭借较高的生理耐受性,可能在原地延续生存,从而减少长距离迁移的必要性。这两种情况均表明实际热风险可能低于理论上限估计。此外,不同纬度物种在热适应范围上亦存在显著差异。高纬度物种通常具备更宽的温度耐受区间,且多分布于气候温度低于其生理最适温度的区域,因此所需热速度可能低于模型预测(Deutsch等, 2008)。相反,低纬度物种长期适应狭窄的温度波动环境,对升温变化更为敏感,其所需热速度可能显著高于估算值(Khaliq等, 2014)。

物种的活动特征同样会影响其热生境迁移路径。本文假设热生境迁移不会跨越水体,但对于能够在水域间扩散的鸟类和两栖动物而言,它们可通过跨越水体追踪适宜热生境,从而降低迁移所需的速度。此外,局地小气候也可能强化或削弱温度敏感物种对大尺度气候变暖的响应。例如,致密的森林冠层可通过蒸腾与遮阴作用形成相对凉爽的小气候环境,从而缓冲宏观气候变暖的影响,使林下物种能够延迟响应气温升高(De Frenne等, 2021)。相反,城市及近郊物种则易受城市热岛效应影响,其所处的小气候往往高于区域平均温度,因此需以更快的迁移速度才能追踪到适宜的热生境。

本研究有助于推动热连通性在中国生物多样性保护与空间规划中的应用,但仍存在一定局限性。尽管中国已与部分邻国建立了跨境生物多样性保护区,但边境物理屏障对物种跨国迁移的具体影响仍缺乏系统评估(Sun等, 2021)。因此,本研究仅聚焦于中国境内的热生境迁移,可能低估了靠近国界地区部分生境热连通性对物种的影响。例如,飞行类生物几乎不受边界阻隔影响,能够跨越国界到达适宜生境(Saino和Ambrosini, 2008)。未来若在模型中引入跨境保护机制,将有助于识别跨国热廊道并促进区域协同保护,这与中国近年来积极推动的

中国-俄罗斯、中国-老挝等跨境保护区建设及《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的目标相契合。

考虑到未来人类活动变化的高度不确定性,本研究采用线性外推法估算人类活动对生境迁移过程中热暴露的影响。与现实发展趋势相比,该方法代表一种相对保守的变化路径。未来的人类活动压力在可持续发展情景下可能保持稳定,而在快速发展情景下则可能进一步增强,两种趋势分别可能降低或加剧迁移生境的热暴露程度。为量化这种不确定性,本研究基于2000–2020年的人类足迹增长趋势(附表S1),将基线增长率分别提高25%、50%、75%和100%,以检验其对热速度与热暴露的影响(附表S2)。结果显示,在低排放情景下,人类足迹的额外增长仅导致热速度小幅上升($0.02\text{--}0.15\text{ km yr}^{-1}$)与轻微热暴露增加($0.08\text{--}0.41\text{ }^{\circ}\text{C}$);而在高排放情景下,人类足迹的进一步增强显著放大了热生境迁移的速度与暴露范围,热速度增加 $0.11\text{--}0.89\text{ km yr}^{-1}$,热暴露上升 $1.08\text{--}5.59\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。该结果表明,当温室气体排放与人类活动强度同步上升时,热生境迁移的速度与压力将双重加剧。由于高排放情景往往伴随更密集的人类活动,在缺乏有效减排与土地管理措施条件下,生物多样性所面临的实际热风险可能高于当前评估结果。

此外,本研究的分析仅聚焦于气温变化引起的热生境迁移,未考虑其他气候因子(如降水与辐射)对生境迁移的潜在影响。不同气候因子对热生境迁移的作用在物种间可能存在差异,未来需建立综合考虑多气候因子的物种尺度模型,以更准确评估气候变化下的热连通性变化和不同类型物种的迁移模式(Nuñez等, 2013; Keeley等, 2018)。

5 结论

本研究表明,气候变暖是影响中国区域热生境迁移速度的主要驱动力。在高排放情景下,为了避免热暴露,中国约有78%的陆地面积的热生境预计将在21世纪末以前以超过 500 m yr^{-1} 的速度发生迁移。人类足迹的增加进一步加剧了热生境的空间位移与热暴露,不仅延长了迁移距离,增加了热胁迫,也减少了连接当前与未来适宜生境的热廊道数量,使其连通性下降、空间结构更加曲折。与此同时,现有保护区,特别是面积较大的保护区,在缓解人类活动对热廊道的不利影响方面发挥了重要作用。它们能够有效维护热连通性,减轻气候变暖与人类干扰的叠加效应,从而提高生态系统在气候变化影响下的整体稳定性与适应能力。

补充材料 补充材料为作者提供的原始数据,作者对其学

术质量和内容负责,详见网络版(<http://earthcn.scichina.com>)。

参考文献

- Burrows M T, Schoeman D S, Richardson A J, et al. 2014. Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507: 492–495
- Cao Y, Yang R, Carver S. 2020. Linking wilderness mapping and connectivity modelling: A methodological framework for wildland network planning. *Biol Conservat*, 251: 108679
- Clusella-Trullas S, Garcia R A, Terblanche J S, et al. 2021. How useful are thermal vulnerability indices? *Trends Ecol Evol*, 36: 1000–1010
- Davison C W, Rahbek C, Morueta-Holme N. 2021. Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence on the greatest threat to nature. *Glob Change Biol*, 27: 5414–5429
- De Frenne P, Lenoir J, Luoto M, et al. 2021. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Glob Change Biol*, 27: 2279–2297
- Deutsch C A, Tewksbury J J, Huey R B, et al. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 6668–6672
- Ding G, Yi D, Yi J, et al. 2023. Protecting and constructing ecological corridors for biodiversity conservation: A framework that integrates landscape similarity assessment. *Appl Geogr*, 160: 103098
- Dobrowski S Z, Parks S A. 2016. Climate change velocity underestimates climate change exposure in mountainous regions. *Nat Commun*, 7: 12349
- Doherty T S, Hays G C, Driscoll D A. 2021. Human disturbance causes widespread disruption of animal movement. *Nat Ecol Evol*, 5: 513–519
- Fick S E, Hijmans R J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 37: 4302–4315
- Fu P, Weng Q. 2016. A time series analysis of urbanization induced land use and land cover change and its impact on land surface temperature with Landsat imagery. *Remote Sens Environ*, 175: 205–214
- Geng M, Li X, Mu H, et al. 2023. Human footprints in the Global South accelerate biomass carbon loss in ecologically sensitive regions. *Glob Change Biol*, 29: 5881–5895
- Gonçalves-Souza D, Vilela B, Phalan B, et al. 2021. The role of protected areas in maintaining natural vegetation in Brazil. *Sci Adv*, 7: eabh2932
- Grantham H S, Duncan A, Evans T D, et al. 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nat Commun*, 11: 5978
- Guo X, Chang Q, Liu X, et al. 2018. Multi-dimensional eco-land classification and management for implementing the ecological redline policy in China. *Land Use Policy*, 74: 15–31
- Hamann A, Roberts D R, Barber Q E, et al. 2015. Velocity of climate change algorithms for guiding conservation and management. *Glob Change Biol*, 21: 997–1004
- Huang A, Shen R, Jia G, et al. 2022. Reforestation enhanced landscape connectivity for thermal buffering in China. *Environ Res Lett*, 17: 014056
- Huang A, Xu X, Jia G. 2025. Urbanization pressures on climate adaptation capacity of forest habitats. *Glob Change Biol*, 31: e70166
- Jørgensen L B, Ørsted M, Malte H, et al. 2022. Extreme escalation of heat failure rates in ectotherms with global warming. *Nature*, 611: 93–98
- Keeley A T H, Ackerly D D, Cameron D R, et al. 2018. New concepts, models, and assessments of climate-wise connectivity. *Environ Res Lett*, 13: 073002
- Khaliq I, Hof C, Prinzing R, et al. 2014. Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proc R*

- Soc B, 281: 20141097
- Lewis J S, Spaulding S, Swanson H, et al. 2021. Human activity influences wildlife populations and activity patterns: Implications for spatial and temporal refuges. *Ecosphere*, 12: e03487
- Liang G, Niu H, Li Y. 2023. A multi-species approach for protected areas ecological network construction based on landscape connectivity. *Glob Ecol Conserv*, 46: e02569
- Liang J, He X, Zeng G, et al. 2018. Integrating priority areas and ecological corridors into national network for conservation planning in China. *Sci Total Environ*, 626: 22–29
- Littlefield C E, McRae B H, Michalak J L, et al. 2017. Connecting today's climates to future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conserv Biol*, 31: 1397–1408
- Luo Y, Wu J, Wang X, et al. 2020. Can policy maintain habitat connectivity under landscape fragmentation? A case study of Shenzhen, China *Sci Total Environ*, 715: 136829
- Magome H, Murombedzi J. 2012. Sharing South African national parks: Community land and conservation in a democratic South Africa. In: *Decolonizing Nature*. Routledge, 108–134
- McGuire J L, Lawler J J, McRae B H, et al. 2016. Achieving climate connectivity in a fragmented landscape. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 7195–7200
- Mony C, Uroy L, Khalfallah F, et al. 2022. Landscape connectivity for the invisibles. *Ecography*, 2022: e06041
- Mu H, Li X, Wen Y, et al. 2022. A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018. *Sci Data*, 9: 176
- Núñez T A, Lawler J J, Mcrae B H, et al. 2013. Connectivity planning to address climate change. *Conserv Biol*, 27: 407–416
- Parks S A, Holsinger L M, Abatzoglou J T, et al. 2023. Protected areas not likely to serve as steppingstones for species undergoing climate-induced range shifts. *Glob Change Biol*, 29: 2681–2696
- Peng S, Ding Y, Liu W, et al. 2019. 1 km monthly temperature and precipitation dataset for China from 1901 to 2017. *Earth Syst Sci Data*, 11: 1931–1946
- Pepin N, Bradley R S, Diaz H F. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat Clim Change*, 5: 424–430
- Petsas P, Almpandou V, Mazaris A D. 2021. Landscape connectivity analysis: New metrics that account for patch quality, neighbors' attributes and robust connections. *Landscape Ecol*, 36: 3153–3168
- Ren Q, He C, Huang Q, et al. 2022. Impacts of urban expansion on natural habitats in global drylands. *Nat Sustain*, 5: 869–878
- Riva F, Barbero F, Balletto E, et al. 2023. Combining environmental niche models, multi-grain analyses, and species traits identifies pervasive effects of land use on butterfly biodiversity across Italy. *Glob Change Biol*, 29: 1715–1728
- Román-Palacios C, Wiens J J. 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117: 4211–4217
- Saino N, Ambrosini R. 2008. Climatic connectivity between Africa and Europe may serve as a basis for phenotypic adjustment of migration schedules of trans-Saharan migratory birds. *Glob Change Biol*, 14: 250–263
- Santini L, Benítez-López A, Maiorano L, et al. 2021. Assessing the reliability of species distribution projections in climate change research. *Diversity Distribut*, 27: 1035–1050
- Schrader J, Wright I J, Kreft H, et al. 2021. A roadmap to plant functional island biogeography. *Biol Rev*, 96: 2851–2870
- Senior R A, Hill J K, Edwards D P. 2019. Global loss of climate connectivity in tropical forests. *Nat Clim Chang*, 9: 623–626
- Su J, Kong F, Yin H, et al. 2023. Past, present and future climate connectivity informs conservation strategies in the Yangtze River delta urban agglomeration, China. *Landscape Urban Planning*, 240: 104894
- Su J, Yin H, Kong F. 2021. Ecological networks in response to climate change and the human footprint in the Yangtze River Delta urban agglomeration, China. *Landscape Ecol*, 36: 2095–2112
- Sun B, Lu Y, Yang Y, et al. 2022. Urbanization affects spatial variation and species similarity of bird diversity distribution. *Sci Adv*, 8: eade3061
- Sun J, Liang E, Barrio I C, et al. 2021. Fences undermine biodiversity targets. *Science*, 374: 269
- Sunday J M, Bates A E, Kearney M R, et al. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 5610–5615
- van Etten J. 2017. R Package gdistance: Distances and routes on geographical grids. *J Stat Soft*, 76: 1–21
- Villén-Peréz S, Heikkinen J, Salemaa M, et al. 2020. Global warming will affect the maximum potential abundance of boreal plant species. *Ecography*, 43: 801–811
- Wang J, Chen Y, Liao W, et al. 2021. Anthropogenic emissions and urbanization increase risk of compound hot extremes in cities. *Nat Clim Chang*, 11: 1084–1089
- Wang J, Lin Y, Glendinning A, et al. 2018. Land-use changes and land policies evolution in China's urbanization processes. *Land Use Policy*, 75: 375–387
- Wang Y, Wang A, Zhai J, et al. 2019. Tens of thousands additional deaths annually in cities of China between 1.5 °C and 2.0 °C warming. *Nat Commun*, 10: 3376
- Xu X, Huang A, Belle E, et al. 2022. Protected areas provide thermal buffer against climate change. *Sci Adv*, 8: eabo0119
- Zhang G, Sun Z, Han L, et al. 2023. Avoidable heat-related mortality in China during the 21st century. *npj Clim Atmos Sci*, 6: 81

(责任编辑: 张人禾)