

# 复合种群中扩散的研究进展\*

朱 丽 卢剑波\*\* 余 林

(浙江大学生命科学院, 杭州 310058)

**摘 要** 复合种群理论是近年来景观生态学和保护生物学研究的热点之一,但有关复合种群的野外试验研究大多集中在面积和隔离度等方面,对影响复合种群动态因子的具体报道较少。事实上,复合种群的影响因子还有很多,如连通性、扩散和生境质量等。本文就复合种群中扩散进行了综述,主要包括以下的几个方面:(1)扩散的影响因子。生境质量、斑块连通性和种群自身密度等;(2)扩散方向与测定。扩散的方向是有选择的,在其方向的测定中微卫星标记(microsatellite marker)得到了较广泛的应用;(3)扩散距离与测定。扩散的距离除受到物种自身特性的影响外,还受到踏脚石等生境因素的影响;(4)扩散对复合种群的影响。扩散受到复合种群空间结构以及生境质量等自身条件的影响,同时又反作用于复合种群的动态变化,在以后物种保护工作中必须加以重视。

**关键词** 扩散;复合种群;连通性;密度制约;微卫星标记

**中图分类号** Q145 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)5-1008-06

**Research advances on dispersal in metapopulations.** ZHU Li, LU Jian-bo, YU Lin (College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(5): 1008–1013.

**Abstract:** Metapopulation is one of the hotspots in the researches of landscape ecology and conservation biology. However, the field studies on metapopulation are largely focused on the effects of habitat area and isolation, and a few are concerned with the factors affecting the dynamics of metapopulation. In fact, there are many factors affecting metapopulation, e. g., connectivity, dispersal, and habitat quality. This paper reviewed the recent research advances on the dispersal in metapopulation, with the focus on (1) factors that affect dispersal, e. g., habitat quality, patch connectivity, and population density, (2) dispersal directionality, which is nonrandom and often determined with microsatellite markers, (3) dispersal distance, which is affected not only by species characteristics, but also by the presence of stepping stones and many other factors, and (4) effects of dispersal on metapopulation dynamics. Dispersal is affected by the spatial structure of metapopulation and habitat quality, and in return, affects the metapopulation dynamics, which should be attached importance to for biological conservation.

**Key words:** dispersal; metapopulation; connectivity; density-dependence; microsatellite marker.

复合种群理论是生态学和保护生物学中一个重要理论(王虹扬和盛连喜,2004),已提出近40年,这几十年的研究与探索使之日渐完善,尤其是在1995年Hanski对复合种群做了重新定义之后,不仅对复合种群的判断概念更加明确,而且把复合种群的研究扩大到生态、遗传和进化等领域(Hanski, 1995; Hanski & Gaggiotti, 2004; 高增祥等, 2007)。

近几十年有关复合种群的文章呈指数式增长,从1991年前的总数40余篇,到现在每3年都有近千篇文章发表,复合种群理论已成为生态学和保护生物学的热点之一。

在复合种群的研究中,面积与隔离度一直是保护生物学中关注的热点,但随着复合种群理论研究的不断深入和完善,越来越多的研究者发现单从这两个方面出发来制定物种保护策略是远远不够的,扩散、连通性以及生境质量等因素也对复合种群的稳定性以及动态变化产生重要的影响,因此这些因

\* 国家自然科学基金资助项目(30570320)。

\*\* 通讯作者 E-mail: jianbo.lu@zjuem.zju.edu.cn

收稿日期: 2009-12-28 接受日期: 2010-03-04

素也被越来越多的引入到了复合种群的研究中 (Adriaens *et al.*, 2009; Planes *et al.*, 2009; Yamanaka *et al.*, 2009)。同时,许多先进的研究方法,如分子标记以及地理信息系统 (geographic information system, GIS) 等工具的应用,也提高了复合种群研究的深度和精确性。局域种群间基因位点差异的发现与其在基因流测定中的应用 (Uesugi *et al.*, 2009),使得复合种群中的扩散动态更加清楚。在应用上,有关复合种群理论的应用实例屡见报道 (Mapstone *et al.*, 2008; Wilberg *et al.*, 2008)。国内学者对复合种群理论也做了大量的阐述 (徐宏发等, 1998; 邬建国, 2000; 赵淑清等, 2001; 高增祥等, 2007), 并报道了一些有关野外试验和计算模拟方面的成果 (林振山和 Li, 2003; 王义飞等, 2003; 师光禄等, 2006; 陈玲玲等, 2008; 吴诗宝和惠仓, 2008; 张勇等, 2008)。

生物扩散 (biological dispersal) 是复合种群的重要内容之一,它是指生物个体或其传播体 (如孢子、种子) 向其他地域传播的过程,按其方式可分为主动 (自力) 扩散 (positive dispersal) 和被动 (借外力) 扩散 (passive dispersal), 主动扩散主要发生在动物种群中,而被动扩散主要发生在植物以及微生物种群中。按扩散的距离来分,又可分为长距离扩散 (long distance dispersal) 和短距离扩散 (short distance dispersal)。本文对复合种群中,影响扩散的因素、扩散方向的选择、扩散距离的测定以及扩散对复合种群的影响方面所取得的新进展进行了综述。

## 1 影响种群扩散的几个因素

### 1.1 生境质量对扩散的影响

Wilson 等 (2009) 认为,扩散率随着可定居生境面积的增加而增大,较好生境质量也有利于扩散率的增大,但这种效应随着生境间距离的增加而减弱。扩散在季节和样本点间的差异比年度间的差异更大,这可能和一些因子在季节和样本点的差异更大有关,比如生境质量和密度 (Matthysen, 2005)。生境质量不仅是生境内部植被的状况,它 also 包括了周边环境对生境的影响。Ficetola 等 (2009) 研究两栖动物复合种群动态时,指出多种因素应该予以考虑,比如沼泽地周边的景观对扩散等关键生态过程很重要。Zanini 等 (2009) 也支持这样的观点,认为远离 (指 100 ~ 1000 m, 不同物种间有一定的差异) 池塘地区的土地使用状况也会影响到一种两栖动物对池塘的占据情况。

### 1.2 种群自身密度对扩散的影响

除了外界条件的影响,种群自身又会对扩散有什么影响呢? 很多学者都能想到密度制约 (density-dependent) (Silva & Giordani, 2008; Enfjall & Leimar, 2009; Fowler, 2009; Yee *et al.*, 2009)。密度制约因素是指在种群自然调节中,其作用与种群密度有关系的那些调节因素。Silva (2006) 认为,研究中假设扩散与密度无关虽然能简化模型中的分析和数字处理,但是很明显违背了自然界中密度制约扩散的很多实例,他以 Denno 和 Peterson (1995) 和 Matthysen (2005) 的研究来支撑自己的观点,并提到了密度制约扩散 (density-dependent dispersal) 在复合种群模型中一些已有研究 (如: Ruxton, 1996; Doebeli & Ruxton, 1998; Jang & Mitra, 2000; Silva *et al.*, 2001) 加以论证。在种群的 Logistic 增长现象中可以看到,随着种群增长,密度加大,增长速率趋缓,最后趋于零。但在野外,种群是不是会随着密度的变化而出现扩散率的差异来缓解密度过大而对资源形成的压力呢? Silva (2006) 检验了单物种的密度制约扩散规律得出:如果斑块密度在某个关键值以下,迁移是不会发生的,而当斑块密度大于界限值时,部分个体就会不断的向外界发生迁移。Matthysen (2005) 在研究鸟类和哺乳动物的密度制约扩散时得出,相关研究和实验研究都验证了在鸟类和哺乳动物中正的密度制约扩散 (竞争导致个体迁移) 大于负的密度制约扩散 (社会拥挤效应阻碍自由迁移)。Yee 等 (2009) 的研究也表明,随着甲虫密度的增大甲虫的扩散率也会增大。

### 1.3 斑块间连通性对扩散的影响

复合种群间的连通性即复合种群内各斑块间相互交流的可能性。它不仅包括斑块间的距离,也包括斑块的空间网络结构。距离和物种的扩散能力相互作用决定了扩散的成功率,但是斑块的空间结构同样也是至关重要的,比如廊道 (corridor) 和踏脚石 (stepping stone) 的作用。

斑块间的连通性与斑块间的扩散过程紧密相关。Yamanaka (2009) 对豆娘 (*Copera annulata*) 的研究也认为,斑块内部的生境质量比连通性对复合种群续存的贡献更大;而 Zanini 等 (2009) 也通过对 6 种两栖动物的研究得出连通性通常比景观变量更重要的结论,这也就是说复合种群动态在物种分布中所起的作用比生境特征更重要。二者谁更重要也许因不同的物种而不同,需要进一步的研究加以验证。

#### 1.4 其他的一些影响因子

Ruxton 和 Rohani (1999) 提到了适合度制约扩散(fitness-dependent dispersal)的问题,他认为个体从一个生境迁移的强度是受个体在该生境的期望生殖适合度制约的;另外还有斑块面积制约扩散(patch-size-dependent dispersal) (Hans & Thomas, 2002)等因素的作用;以及不同物种生活习性的差异也有可能对扩散产生影响,比如, Franzen 等(2009)提到的一种蜜蜂(*Andrena hattorfiana*),由于其对生境的高度忠诚(即不爱迁移)而在生境被破坏时极易灭绝;还有就是不同年龄阶段间的差异,一般幼鱼的扩散率会较高,而且衰老也会影响到个体的精力(Bonte *et al.*, 2009)。

不同的性别间也会出现扩散的差异, Bonte 等(2009)在对细胞内共生物及其寄主的研究中发现,杀死雄性的细胞内共生物会导致性别偏向性扩散的进化,即在低的环境随机性和高的扩散死亡率时主要是雄性偏向性扩散。Hamilton 和 Mather (2009)也发现,在害虫的空间结构系统中,雄性和雌性的连通性是不同的。Guillaume 和 Perrin (2009)认为,这样的性别偏向性的扩散可能会抵消近交带来的种群衰退。

另外,值得一提的是, Orsini 等(2009)在微观领域的工作,他认为格兰威尔的豹纹蝶(*Melitaea cinxia*)的扩散率与其磷酸异构酶(PGi)基因中单核苷酸位点的差异有关, Zheng (2009)也在这种假设的基础上,建立模型对复合种群中该位点对扩散的影响进行了分析。可能是很多因素对扩散的综合作用,也可能这些因素中有些因素对扩散的发生起了决定性的作用,究竟其机理如何,还有待于进一步的研究。

## 2 扩散方向的选择与测定

由于各种原因导致了种群内个体的迁移和扩散,但是这些个体将去向何方呢? 扩散后栖息地的选择是随机的、有选择的还是二者兼而有之? 以及应该用什么方法来确定物种扩散的方向? 这些问题都还有待于进一步的研究加以证实。就目前的研究成果看,野外研究以及模型预测大都假设这种选择是随机的,但就这一问题研究的学者也有不一致的观点。

有观点认为,个体的迁移会直到找到一个在期望适合度临界值之上的生境时才停止(Ruxton,

1996)。但 Fajardo 等(2009)通过对长刺歌雀(*Dolichonyx oryzivorus*)和稀树草鹀(*Passerculus sandwichensis*)的研究却得出,在出生扩散(natal dispersal)中,扩散方向和以前生境的质量是有关的,成年长刺歌雀偏向于扩散到年生殖率大于等于它们原斑块种群生殖率的地方,相反,成年稀树草鹀更加倾向于扩散到或留在质量差的生境中。Fisher(2009)对水鼠(water vole)的研究中也发现了这种对栖息地的选择性,研究表明,因为社会阻碍效应(social fence effect)的存在,扩散个体迁入高密度的生境中是很稀少的;但同时也有社会吸引机制(social attraction mechanism)的存在,因为水鼠从不在空白斑块定殖,除非在它到达很短时间内就有新的个体的迁入。Clobert 等(2009)提出,扩散后栖息地选择的差异不仅基于外部信息(条件制约(condition dependent)),同样也受种群个体内部状态(表型制约(phenotype dependent))的影响,这些个体的差异包括形态学上的、生理学上的以及行为属性等,并对条件制约和表型制约与生境选择策略的关系作了重点的阐述。

应用微卫星技术研究复合种群中扩散问题的文章也较多(Freiwald *et al.*, 2009; Saarinen *et al.*, 2009),通过对个体间遗传差异的比较来估算种群内部基因流从而判断扩散的方向以及速率。此外,在 Fisher(2009)对水鼠的研究中用到了无线电遥测的方法,也很值得借鉴。

## 3 扩散距离

扩散通过影响斑块定殖率而成为影响斑块化种群动态的一个重要因子,而扩散又受到了距离的制约,所以对距离的研究实际上也是研究扩散对种群动态的影响。Bowler 和 Benton (2009)研究发现,斑块间距离越远定殖速度越慢;定殖后斑块间廊道对种群动态的影响也依赖于斑块间距离;另外,距离对成年个体和幼年个体扩散的影响是不同的,他们认为这可能是因为斑块间距离影响了扩散的成功率,而扩散则影响了斑块丰度和斑块内的竞争。

各物种的扩散能力差异极大,如海葵鱼(*Amphiprion percula*)的扩散距离是 35 km (Planes *et al.*, 2009),而依赖于蚂蚁进行扩散的一种豆类 *Daviesia triflora* 的扩散距离最大只有 2350 m (He *et al.*, 2009)。那究竟多远的距离算扩散呢? Johnson 认为扩散没有最小距离,因为任何规定都是武断的,如



Shield(1983)用10个活动区(home range)大小来区分恋巢性(philopatry)和扩散,而Waser和Jones(1983)则认为运动1个活动区的距离就发生了扩散。在鸟类中如此,那在其他的物种中又该怎样计算呢?目前尚未有明确的定论。

各个物种的扩散能力存在着很大的差异,影响扩散距离的因子与影响扩散的因子大体相似,但目前也有很多学者致力于踏脚石的研究,Neve等(2009)对沼泽地豹纹蝶(*Melitaea cinxia*)的研究发现,基因组杂交亲和性随着与源种群距离的增加而降低,稀有等位基因(rare allele)也随着距离增加而减少,他认为这表明存在着踏脚石的定殖过程。Bossuyt(2006)在梅花草(*Parnassia palustris*)研究中也提及,在复合种群水平上遗传多样性的丧失可能不仅仅和杂交亲和性(crosscompatibility)相关,通过踏脚石的再连接也能有效防止基因的丧失。这也就是说,通过踏脚石的作用后,物种往往可以达到一次扩散距离以外的地方。He等(2009)在对一种豆类扩散(通过蚂蚁进行扩散)的研究中也得出了类似的结果:源-汇种群间的距离为410~2350 m(平均1260 m),这是蚂蚁扩散距离的2~3个数量级的水平,由此可见多次扩散是常见的。

另外,也有学者注意到处于斑块中不同位置的种群对破碎化的反应存在差异,这涉及到斑块边缘还是中心更适于处于衰退中种群的存活呢?对这一问题一直存在着分歧(Thomas *et al.*, 2008)。Thomas(2008)认为,在一个区域内,蝴蝶在中心区域存活得最好。如果这样的话,那边缘区域的种群动态是否就不重要了呢?Dytham(2009)认为并非如此,在如今气候变化的大环境中,生物生境发生了向两极迁移,由于边缘地区的个体比中心区域的个体有更大的扩散能力,所以区域转移率受边缘地区个体扩散能力的影响较大。

野外实验中如何来测量扩散的距离呢?在很多的研究中均采用微卫星标记方法(Freiwald *et al.*, 2009; He *et al.*, 2009; Nakajima *et al.*, 2009; Uesugi *et al.*, 2009),同时微卫星标记也是测定源-汇动态、基因流和斑块间连通性的一个较好的方法,通过这种方法能更好的了解复合种群的动态。Planes等(2009)在对海洋保护区(marine protected areas, MPAs)内橘色海葵鱼(*Amphiprion percula*)幼鱼的研究中应用了DNA亲本分析方法,认为这是测定海洋生物幼体扩散的一个直接方法。另外,Yee等

(2009)提出了用甲虫以及植物的密度来预测2种成年甲虫的扩散,实验认为甲虫密度与扩散率成正比,而植物密度与扩散率成反比。

#### 4 扩散对复合种群的影响

Levins对复合种群的定义为“种群的种群(a population of populations)”,也即一个相对独立的地理区域内各局域种群(local population)的集合,各局域种群通过一定程度的个体迁移成为整体(Hanski & Simberloff, 1997)。Hanski(1995)提出的复合种群4个标准也与扩散相关:1)适宜的栖息地以离散斑块形式存在,这些离散的斑块可以被局域繁育种群(local breeding)占据;2)即使是最大的局域种群也有灭绝风险;3)栖息地斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立;4)各个局域种群的动态不能完全同步。由此可见扩散对复合种群续存有十分重要的作用。

Planes等(2009)在对海葵鱼进行研究后,提出扩散和局部补充(local replenishment)对定居种群的维持很重要,他还提到海洋保护区网络空间结构中每个海洋保护区必须能自我维持或者能通过扩散与其他的海洋保护区充分的连接。

扩散可以使空白斑块被再次的定植或定居,或是起到援救效应(rescue effect)的作用有效阻止局域种群的灭绝,从这两个方面来说,扩散对复合种群的续存起到了促进的作用;但有的学者也提到了扩散会导致斑块动态同步性,从而加速了复合种群的灭绝(Liu *et al.*, 2009)。Kiviniemi和Lofgren(2009)也认为扩散和同步性是相关的,且在植物中,随着种群间距离的增加种群动态同步性显著降低。张大勇等(1999)就庆网蛱蝶(*Melitaea cinxia*)的研究对保护区的启示中提出,斑块间的理想间隔应该是折衷的,并且还认为经典复合种群应该符合的条件之一就是斑块间的动态不能完全同步;斑块密度增加有利于侵占,因而对复合种群的长期续存是有益的,但如果生境片段之间的距离太近则可能导致局域动态的空间同步性上升,而这对复合种群的长期续存有负作用。

#### 5 小结与展望

扩散对于种群保护和续存的重要性不言而喻,由于扩散的存在才能保持种群内部遗传的多样性,保持种群活力。如花粉在种群间的扩散可以防止植

物的自交以及近交,对动物也同样,很多动物中都存在繁殖期间性别偏向性的扩散。但在复合种群中,生境的高度破碎化使得动物的迁移受到阻碍,一些依赖动物传粉的植物也会间接的受到危害,风媒植物的传播距离也会由于踏脚石的丧失而减小,总之影响扩散的因子众多,且因子间还存在相互作用,所以对扩散的研究格外的困难。另外,在复合种群理论应用于生物保护时,还应注意斑块间距离并非越近越好,也并非斑块越大越好,在总面积一定的情况下,大斑块与小斑块的合理组合以及合适的距离有时往往效果最好(孙雀等,2008)。

进行复合种群中扩散机理的研究,对于物种保护意义重大。在物种的保护中,特别是在保护区的设计中,必须针对保护物种种群的扩散习性和能力,设计单个保护小区的大小,并要重视保护小区之间廊道的建设和保护小区之间小斑块种群的建立(踏脚石),以最小的保护面积,获得最大的保护种群和效益,争取大、小保护小区的空间组合,并用廊道建成网络结构。

目前分子生物学的技术方法飞速发展,同时全球定位系统(global positioning system, GPS)和无线通讯技术发展迅速,这些技术的发展,对深入进行复合种群中扩散的研究提供了良好的技术手段,随着新方法和新技术的大量应用,扩散中各个问题的研究将会迎来一个崭新的时代。同时,由于科学的相互交叉和融合,复合种群研究将朝着遗传和进化的方向发展,机理将得到进一步的阐明,新的学科将随之诞生,如景观遗传学(landscape genetics)(王红芳等,2007)。

**致谢** 英文写作部分得到了佐治亚理工大学蒋林博士的帮助,在此表示感谢!

## 参考文献

- 陈玲玲,林振山,陈成忠,等. 2008. 似 Allee 效应对 2-物种集合种群竞争动态的影响. 生态学报, **28**(2): 645-655.
- 高增祥,陈尚,李典漠,等. 2007. 岛屿生物地理学与集合种群的本质与渊源. 生态学报, **27**(1): 304-313.
- 林振山, Li L. 2003. 集合种群强物种种群的演化特性. 生态学报, **23**(9): 1731-1736.
- 师光禄,王有年,刘素琪,等. 2006. 枣麦间作枣园主要蚜虫复合种群结构及生态位. 应用生态学报, **17**(7): 1234-1238.
- 孙雀,卢剑波,邬建国,等. 2008. 千岛湖区岛屿面积对植物分布的影响及植物多样性保护研究,生物多样性, **16**(1): 1-7.
- 王红芳,葛剑平,邬建国. 2007. 景观遗传学概论// 邬建国. 现代生态学讲座(Ⅲ): 学科进展与热点论题. 北京: 高等教育出版社: 251-267.
- 王虹扬,盛连喜. 2004. 物种保护中几个重要理论探析. 东北师大学报(自然科学版), **36**(4): 116-121.
- 王义飞,陈洁君,王戎疆,等. 2003. 两种共存网蛛蝶的不同集合种群结构及动态. 科技通报, **48**(9): 940-946.
- 邬建国. 2000. Metapopulation(复合种群)究竟是什么. 植物生态学报, **24**(1): 123-126.
- 吴诗宝,惠仓. 2008. 生境破坏的空间结构对集合种群续存的影响. 生物数学学报, **23**(1): 11-22.
- 徐宏发,陆厚基,王小明. 1998. 玛他种群: 种群生态学理论应用于保护生物学实践的新范例. 生态学杂志, **17**(1): 47-53.
- 张大勇,雷光春, Hanski I. 1999. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, **7**(2): 81-90.
- 张勇,刘来福,徐汝梅. 2008. 三种空间现实集合种群模型比较. 北京师范大学学报(自然科学版), **42**(2): 130-135.
- 赵淑清,方精云,雷光春. 2001. 物种保护的理论基础——从岛屿生物地理学理论到集合种群理论. 生态学报, **21**(7): 1171-1179.
- Adriaens D, Jacquemyn H, Honnay O, et al. 2009. Conservation of remnant populations of *Colchicum autumnale*-The relative importance of local habitat quality and habitat fragmentation. *Acta Oecologica*, **35**: 69-82.
- Bonte D, Hovestadt T, Poethke HJ. 2009. Sex-specific dispersal and evolutionary rescue in metapopulations infected by male killing endosymbionts. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 1471-2148.
- Bossuyt B. 2006. Genetic rescue in an isolated metapopulation of a naturally fragmented plant species, *Parnassia palustris*. *Conservation Biology*, **21**: 832-841.
- Bowler DE, Benton TG. 2009. Impact of dispersal on population growth: The role of inter-patch distance. *Oikos*, **118**: 403-412.
- Clobert J, Le Galliard JF, Cote J, et al. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**: 197-209.
- Denno RF, Peterson MA. 1995. Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics// Capuccino N, Price PW, eds. Population dynamics new approaches and synthesis. London: Academic Press: 113-130.
- Doebeli M, Ruxton GD. 1998. Stabilization through spatial pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**: 1325-1332.
- Dytham C. 2009. Evolved dispersal strategies at range margins. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**: 1407-1413.
- Enfjall K, Leimar O. 2009. The evolution of dispersal-the importance of information about population density and habitat characteristics. *Oikos*, **118**: 291-299.
- Fajardo N, Strong AM, Perlut NG, et al. 2009. Natal and breeding dispersal of bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) and savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*) in an agricultural landscape. *The Auk*, **126**: 310-318.
- Ficetola GF, Padoa-Schioppa E, de Bernardi F. 2009. Influence of landscape elements in riparian buffers on the conservation of semiaquatic amphibians. *Conservation Biology*, **23**: 114-123.
- Fisher DO, Lambin X, Yletyinen SM. 2009. Experimental

- translocation of juvenile water voles in Scottish lowland metapopulation. *Population Ecology*, **51**: 289–295.
- Fowler MS. 2009. Density dependent dispersal decisions and the Allee effect. *Oikos*, **118**: 604–614.
- Franzen M, Larsson M, Nilsson S. 2009. Small local population sizes and habitat patch fidelity in a specialized solitary bee. *Journal of Insect Conservation*, **13**: 89–95.
- Freiwald J, Stewart NL, Yates DC, *et al.* 2009. Isolation and characterization of nine polymorphic microsatellite loci of the kelp greenling, *Hexagrammos decagrammus*, a temperate reef fish. *Molecular Ecology Resources*, **9**: 563–565.
- Guillaume F, Perrin N. 2009. Inbreeding load, bet hedging, and evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist*, **173**: 536–541.
- Hamilton GS, Mather PB. 2009. Differential impacts of habitat heterogeneity on male and female connectivity in a spatially structured pest system. *Austral Ecology*, **34**: 41–49.
- Hans JP, Thomas H. 2002. Evolution of density- and patch-size-dependent dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **269**: 637–645.
- Hanski I, Simberloff D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation// Hanski I, Gilpin ME, eds. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego: Academic Press: 5–26.
- Hanski I, Gaggiotti O. 2004. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulation*. Elsevier Academic Press.
- Hanski I. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, **72**: 21–28.
- He TH, Lamont BB, Krauss SL, *et al.* 2009. Ants cannot account for interpopulation dispersal of the arillate pea *Daviesia triflora*. *New Phytologist*, **181**: 725–733.
- Jang SRJ, Mitra AK. 2000. Equilibrium stability of single-species metapopulations. *Bulletin of Mathematical Biology*, **62**: 155–161.
- Kiviniemi K, Lofgren A. 2009. Spatial (a)synchrony in population fluctuations of five plant species in fragmented habitat. *Basic and Applied Ecology*, **10**: 70–78.
- Liu ZG, Gao M, Li ZZ, *et al.* 2009. Dispersal, colored environmental noise, and spatial synchrony in population dynamics: Analyzing a discrete host-parasitoid population model. *Ecological Research*, **24**: 383–392.
- Mapstone BD, Little LR, Punt AE, *et al.* 2008. Management strategy evaluation for line fishing in the Great Barrier Reef: Balancing conservation and multi-sector fishery objectives. *Fisheries Research*, **94**: 315–329.
- Matthysen E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28**: 403–416.
- Nakajima Y, Nishikawa A, Isomura N, *et al.* 2009. Genetic connectivity in the broadcast-spawning coral *Acropora digitifera* analyzed by microsatellite markers on the Sekisei Reef, Southwest Japan. *Zoological Science*, **26**: 209–215.
- Neve G, Pavlicko A, Konvicka M. 2009. Loss of genetic diversity spontaneous colonization in the bog fritillary butterfly, *Proclossiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic. *European Journal of Entomology*, **106**: 11–19.
- Orsini L, Wheat CW, Haag CR, *et al.* 2009. Fitness differences associated with Pgi SNP genotypes in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). *Journal of Evolutionary Biology*, **22**: 367–375.
- Planes S, Jones GP, Thorrold SR. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 5693–5697.
- Ruxton GD. 1996. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, **58**: 643–660.
- Ruxton GD, Rohani P. 1999. Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequence for persistence and synchrony. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 530–539.
- Saarinén EV, Daniels JC, Maruniak JE. 2009. Development and characterization of polymorphic microsatellite loci in the endangered Miami blue butterfly (*Cyclargus thomasi bethunebakeri*). *Molecular Ecology Resources*, **9**: 242–244.
- Shield WM. 1983. Optimal inbreeding and the evolution of philopatry// Swingland P, Greenwood PJ, eds. *The Ecology of Animal Movement*. Clarendon, Oxford: 132–159.
- Silva JAL, de Castro ML, Justo DAR. 2001. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bulletin of Mathematical Biology*, **63**: 485–506.
- Silva JAL, Flavia TG. 2006. Density-dependent migration and synchronism in metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology*, **68**: 451–465.
- Silva JAL, Giordani FT. 2008. Density-dependent dispersal in multiple species metapopulations. *Mathematical Bioscience and Engineering*, **5**: 843–857.
- Thomas CD, Bulman CR, Wilson RJ. 2008. Where within a geographical range do species survive best? A matter of scale. *Insect Conservation and Diversity*, **1**: 2–8.
- Uesugi R, Kunitomo Y, Osakabe M. 2009. The fine-scale genetic structure of the two-spotted spider mite in a commercial greenhouse. *Experimental and Applied Acarology*, **47**: 99–109.
- Waser PM, Jones WT. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **58**: 355–390.
- Wilberg MJ, Irwin BJ, Jones ML, *et al.* 2008. Effects of source-sink dynamics on harvest policy performance for yellow perch in southern Lake Michigan. *Fisheries Research*, **94**: 282–289.
- Wilson RJ, Davies ZG, Thomas CD. 2009. Modelling the effect of habitat fragmentation on range expansion in a butterfly. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**: 1421–1427.
- Yamanaka T, Tanaka K, Hamasaki K, *et al.* 2009. Evaluating the relative importance of patch quality and connectivity in a damselfly metapopulation from a one-season survey. *Oikos*, **118**: 67–76.
- Yee DA, Taylor S, Vamosi SM. 2009. Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. *Oecologia*, **160**: 25–36.
- Zanini F, Pellet J, Schmidt BR. 2009. The transferability of distribution models across regions: An amphibian case study. *Diversity and Distributions*, **15**: 469–480.
- Zheng CZ, Ovaskainen O, Hanski I. 2009. Modelling single nucleotide effects in phosphoglucose isomerase on dispersal in the Glanville fritillary butterfly: Coupling of ecological and evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal B-Biological Sciences*, **364**: 1519–1532.