

文章编号:1671-9352(2007)01-0076-07

阿利效应及其对生物入侵和自然保护 中小种群管理的启示

王 瑶¹, 刘 建¹, 王仁卿^{1,2*}

(1. 山东大学 环境研究院, 山东 济南 250100; 2. 山东大学 生命科学学院, 山东 济南 250100)

摘要:目前人类活动导致的生境破碎化,对生物多样性有着极大威胁.生境破碎化后出现许多小种群,小种群很容易受到阿利效应的影响而加速灭绝;外来物种在其入侵过程中也存在着阿利效应,阿利效应对生物入侵的影响已引起国际生态学界的关注.介绍了阿利效应的定义、作用方式及影响因素.通过对相关案例的分析,得出外来物种在入侵初期会因为繁殖困难、密度低或周围环境等原因存在阿利效应;阿利效应影响物种的入侵速度、入侵策略和在入侵地区的生存.由于阿利效应的影响,濒危物种可能因为种群大小处于临界点以下而趋于灭绝.针对这些情况总结了阿利效应对入侵物种防治和濒危物种保护中小种群管理的启示.

关键词:阿利效应;生物入侵;小种群;保护生物学

中图分类号:Q146 **文献标识码:**A

Allee effect and its significance to small population management in nature reservation and biological invasions

WANG Yao¹, LIU Jian¹ and WANG Ren-qing^{1,2*}

(1. Environment Research Institute, Shandong Univ., Jinan 250100, Shandong, China;

2. School of Life Sciences, Shandong Univ., Jinan 250100, Shandong, China)

Abstract: Habitat fragmentation, as a result of human activities, is a great threat to biodiversity. Many small populations emerge after habitat fragmentation. Their extinction rate may be accelerated by Allee effect. The Allee effect may also occur during biological invasions, which results to increasing attentions paid to its effect on invasive species. The definition, function and reasons of Allee effect were introduced. It is shown that Allee effect occurs at the beginning of species invasion, which influences the spread speed, spread strategies and even survive of the invasive species in the new habitat. The application of Allee effect to small population management was discussed in relation to preventing biological invasions and protecting rare species.

Key words: Allee effect; biological invasions; small population; conservation biology

0 前言

随着人类活动强度的增加,在工业化和全球一体化的同时,生态环境也在不经意间遭到破坏,对生物的生存产生不利影响.其中生境丧失和破碎化成

为全球生物多样性丧失的首要原因^[1].生境破碎化之所以会导致生物灭绝,是因为生境破碎化后种群被分割成许多小种群,对小种群而言,环境随机性、边缘效应等使得局域灭绝的概率增加,同时更容易受到阿利效应(Allee 效应)影响^[2].

生物入侵对生物多样性的危害仅次于生境丧失

收稿日期:2006-06-09

基金项目:山东省优秀中青年科学家科研奖励基金资助项目(2006BS08008);山东省自然科学基金重点资助项目(Z2003D05);山东省软科学研究计划资助项目(A200527-1)

作者简介:王 瑶(1984-),女,硕士研究生,主要从事环境生态学研究.

* 通讯作者

和破碎化^[1]. 生物入侵机制的研究是入侵生物防治的关键. 入侵生物往往从一个或几个小种群开始建群, 然后入侵, 因此入侵生物也容易受到阿利效应的影响. 阿利效应本身可以限制物种分布区的扩大, 影响生物入侵策略, 而入侵生物必须能克服阿利效应的影响才能得以入侵成功. 尽管阿利效应最早在1949年被提出, 但直到上个世纪90年代中期, 才因其在保护方面的作用而逐渐被关注^[3]. 过去对阿利效应的研究多是针对濒危生物开展的^[4-6], 对生物入侵的影响只是近期才引起关注. 研究阿利效应对于生物入侵防治和生态保护有重要意义, 应该受到广泛关注, 但目前国内相关报道很少. 阿利效应常被用于脊椎动物和昆虫的研究中, 对植物的研究较少. 因此, 本文主要从植物生态角度出发, 在介绍阿利效应的定义、内容、作用及其影响和被影响因素的基础上, 探讨了阿利效应及其对自然保护和生物入侵的启示.

1 关于阿利效应

1.1 阿利效应的定义

Allee^[2]指出: 群聚有利于种群的增长和存活, 但过分稀疏和过分拥挤都可阻止生长, 并对生殖发生负作用, 每种生物都有自己的最适密度. 这就是所谓的阿利效应. 对于一个具有阿利效应的种群来说, 当种群密度低于某一阈值时, 物种将会灭绝. 这是因为种群密度过于稀疏时, 种群个体将因难以找到配偶或因近亲繁殖等因素导致出生率减小, 死亡率增加. 因此许多种群, 尤其那些濒危的密度稀疏种群, 更容易受到阿利效应的影响.

1.2 阿利效应的影响因素及其作用

影响阿利效应的潜在因素很多. 到目前为止, 造成阿利效应最重要的原因是在低密度种群中个体寻找配偶困难^[6-9]. 其次如小种群产量小, 结果少, 对食物的需求, 群居功能紊乱, 或低密度下同系繁殖, 也作为影响因素不容忽视. 另外也有人提到了繁衍后代、预防攻击、抵抗天敌的局限性等原因^[10-14]. 另外对于一个集合种群来说, 阿利效应会因散播扩散其存在, 尤其当适合的斑块周围镶有不适合居住的斑块时. 依靠动物繁殖的植物因定居困难也会存在阿利效应^[15]. 空间和随机现象与阿利效应的互相影响也需要更进一步研究. Dennis (2002)^[16]指出人口统计学和随机环境单独存在时并不引发阿利效应. 但各种空间外在模型总是预测密度较低时有性生殖种群会灭绝. 因此我们仍要寻找其规则并考察

什么条件下随机现象和物种的空间运动引发了阿利效应.

阿利效应, 可能会进入到并深深影响当地种群的整体性或整个群落的动态地位. 具体表现为入侵种的传播速度^[17-21], 最佳扩散距离^[22], 因繁殖失败导致的入侵中止^[23], 种间竞争的稳定性^[24]. 阿利效应对生物进化也起到作用, 它在一持续资源轴上对种类集群有重要性^[25]. 一些人认为适者生存增强了配对可能性促使两性物种进化的形成. Moller 和 Legendre (2001)^[26]指出: 有性选择是引发阿利效应的重要原因. Avilles (1999)^[27]指出: 动态不稳定性可作为群系高度发达物种的进化推动力. 以上这些只是对阿利效应对各方面的影响的浓缩, 是近期对阿利效应的普遍性研究的一小部分.

2 阿利效应的模型研究

由于阿利效应理论本身的不断发展, 各个案例的惟一性以及具体性, 使得唯我们不能完全套用经验公式来推导. 因此, 更普遍地是建立几个不同的模型, 用一些相关指数, 即阿利效应指数来定量阿利效应^[28].

2.1 研究阿利效应的一般模型及其评定标准

2.1.1 3种基本模型的提出

由于对阿利效应的普遍研究, 由许多特地制定的模型而得出的不同结论接踵而至. 各样的结论适用于各种程度, 不同模型也有不同的关系和优缺点. 一般来说, 模型基本分为3类^[15]:

(1) 某选定功能下由总增长率决定密度的一维空间拟态模型.

(2) 包括一杂交概率期并假定有一固定性别比率的一维空间模型.

(3) 经过分离性别, 有一可变成成熟性别比率的两性模型.

2.1.2 模型的评定标准

评定模型的基本标准应该有以下三点:

(1) 模型本身应有防止灭绝的能力.

(2) 应详细记录配对的困难性和模型与性别关系, 后者的特征与灭绝界限的形成有很大关系.

(3) 模型的不同直接体现在存在界限的不同上. 设定界限有3种假设^[15], 由最初条件决定灭绝(UE)和生存(ES)以及无条件成活(US), 一些模型只适于其中的一两种. 有关ES和US假设的离散时间模型仍会存在循环和混乱的行为.

(4) 每个模型的适用性归应于出生期和死亡期

的选择. 虽然各个模型限定参数作用不同, US, ES 和 UE 假设的状态一般随死亡率升高和出生率降低而变.

2.1.3 模型的相关总结

许多知名的模型都可以分类到 3 大基本模型中. 因为每个模型都有一与众不同的背景, 所以也没有明确对应的种类. 建立模型最重要的一点是检测消失边界的形态和位置, 用于保存生物、防治害虫和入侵研究. 3 种模型分类基于 3 种不同的假设, 并且在用途上有着本质的不同. 第 1 种启发式模型是一个一维空间的, 被划分成雄性和雌性来确定消失界限. 如果人工划分两性, 当只把雌性和现存雄性当做动力时, 最小值与雌性密度成线性关系. 启发式模型提供了对阿利效应作用普遍的基本观测, 尤其是在生命历史学的详细资料和样地数据缺乏的时候. 但是它的预测性很低, 对将来的情况不能提供一个准确的预测, 很少被用来对将来的情况做预测. 另外 2 种模型基于种群的机制, 需要更多的资料 and 更精密的数据, 可以更好地预测出最小生存值, 而且在可以直接给出模型参数时结果会更好. 如 Berec et al(2001)^[20] 和 Stephens 等(2002)^[29] 收集特定物种的相关种群生活史特征, 将它转化成一个未受阿利效应影响的模型, 更有效地解释了阿利效应如何作用于种群机制, 并且更适用于许多真实种群. 很多非启发式模型的阿利效应将重点放在有性种群的配偶缺乏上.

2.2 阿利效应相关公式研究

2.2.1 一般种群公式

不考虑迁移情况下, 局域种群个体增长率

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = b - d. \quad (1)$$

其中 N 为种群密度(局域种群的总个体数); b 为个体的平均出生率, 可以用存活到成年的个体数来估计; d 为成年个体的死亡率. 假定种内竞争是对资源的竞争, 则 b 将随着 N 的增大而减小; 进一步假定成体死亡率是非密度依赖的, 即 d 为常数, 方程(1)将变为

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = b(1 - \frac{N}{R}) - d. \quad (2)$$

其中 b 是局域种群中的个体在没有种群中其他个体影响下的平均出生率, R 指种群个体的实际平均出生率为零时的种群密度. 方程(2)等价于 Logistic 方程, 这里的环境容纳量为 $K = (R(b - d))/b$.

2.2.2 考虑到阿利效应后的种群公式

考虑到阿利效应后, 种群增长率为

$$\frac{dN}{dt} = b(1 - \frac{N}{R})(\frac{N}{N+a}) - d. \quad (3)$$

这里 $N/(N+a)$ 表示阿利效应, a 可称为阿利效应常数.

令

$$N_u = (R(b - d) - ((Rd - Rb)^2 - 4bRda)^{1/2})/2b,$$

$$N_s = (R(b - d) + ((Rd - Rb)^2 - 4bRda)^{1/2})/2b,$$

则 N_u 为不平衡的稳定点, 即种群密度的临界值. 当 $N < N_u$ 时, 种群将灭绝; 而 N_s 是一稳定平衡点, 相当于 Logistic 方程中的环境容纳量.

3 案例研究

3.1 阿利效应减少植物入侵速度

Davis 等(2004)^[30] 研究了 100 年前传入美国华盛顿的威拉海湾的互花米草 (*Spartina alterniflora*) 近期的入侵状况, 得出结论: 在入侵初期只产生少量能成活的种子. 这种远系繁殖、生地下茎的植物最初在低密度下进入新领域并渐渐形成一片连续的草地. 在威拉海湾泥潭调查的 5 个点中, 隔离的植株有 1/10 的结实率, 种子长成植株的比例仅 1/3. 低结实率与密度的统计动力学和环境影响也有一定关系. 植物在新侵入的低密度地区产生少量能成活的种子, 直到达到一定密度. 由上可知阿利效应能充分的减少植物入侵速度.

在植物入侵过程中, 一般要经历 3 个阶段: 抵达、定居和扩散^[31,32]. 植物入侵的阿利效应可能由人口统计学的、遗传的或环境的机制引起^[15,33]. 在植物入侵中, 处在入侵前沿的, 即边缘带的孤立存在植物, 结实率和萌芽率都比高密度地区的植物低很多^[30]. 一些环境因素的不同, 或多或少地影响结实率和萌芽率, 但植物分布大于某个距离时, 阿利效应的作用确定存在. 授粉条件限制也是潜在影响原因. 首先, 靠近已形成草地地区的孤立植物, 其结实率比其他地区孤立植物的结实率大; 其次, 产种率随与花粉来源的距离增大而减少; 再次, 特别孤立的植物几乎没有产种能力; 最后, 风速、植物周围的空间排列、海拔等也影响着传粉结种. 另外同系繁殖也减少了孤立植物的繁衍率. 由于附近没有配偶, 孤立的植物只能自花受精, 这样阿利效应在各方面减缓或暂停了入侵植物初期的发展, 形成一个时滞效应, 在突破一个临界点前, 维持自己的生存, 到达合适条件以后大规模爆发. 反之很多不成功的植物入侵也因阿利效应灭绝.

3.2 阿利效应引起物种短暂的混乱和灭绝

模型研究显示:在简单模型中,阿利效应可以导致种群系统短暂的无序混沌而灭绝^[34].在混乱期寻找配偶的困难可以造成入侵种的灭绝.混乱期的长短与初始条件有很大关系.种群的灭绝对初期的条件十分敏感,初期条件的微小的变化都会在后期产生很大的影响.即使生态系统与周围环境和种群动力学无关,在这样一个流动系统中,开始的微小不确定使得我们不能准确预测一个物种什么时候灭绝.经过证实,灭绝时间大概呈一指数分布,由指数图像可知,长期和短期的灭绝时间很少,一般都分布在一个给定区域内^[35].

3.3 阿利效应影响生物的最佳入侵策略

一种物种可以改变非生物环境,使自己的生长成活和繁殖更有利.许多外来物种可以更改环境,而且当达到一定的密度时会导致本地种的灭绝^[36].如 Ferson 和 Burgman (1990)^[37]指出在低密度下芹叶钩吻(*Tsuga heterophylla*)酸化土壤和隔绝上层土壤众多水分的能力就较小.在入侵过程中发生的竞争和互利共生等,潜在地体现了阿利效应的作用.如果 a 与 b 竞争, a 占据优势, b 对 a 的竞争影响减弱,这是在密度方面的一个间接的影响形式^[38,39].但当中间过程的交互作用引起阿利效应时,在被研究的物种密度和个体适应性的改变方面还有一个时滞效应.

3.4 阿利效应影响小生境中的物种进化

Slatkin(2002)^[34]认为:由于小种群极易受遗传漂变而造成基因的随机丧失和固定,种群间的基因流可以阻止完全的基因固定和遗传分化.小种群间的基因流,是比遗传漂变作用强而又比选择作用弱的进化力量,并且基因流也可作为进化中的创造性力量.但在大多情况下,物种不是由基因流联结在一起的进化单位,基因流比通常所认为的更有限;有些长期隔离的种群显示很少的遗传分化;有些存在基因交流但处于不同选择方式下的种群有明显的遗传分化,在某些情况下基因流可能是保持种群相对不分化的重要因素.在大多情况下,选择才是进化中联结和中断的主要力量. Wright(1997)^[40]认为:种群间分化和种群内变异的水平不同主要是遗传漂变和基因流的作用,或者是取决于种群单位间的扩散规模.种群间遗传分化的规模可能是地理隔离的作用,较近种群间的遗传相似性较高是由于基因流的作用,地理隔离与遗传距离间的显著相关说明种群间的遗传分化主要是地理上接近所造成的.由于生境破碎化,有些种群数量急剧下降,比较小种群和大种群的遗传多样性有助于检测种群密度对遗传多样

性丧失率的影响.小种群的遗传多样性较低,扩散能力不同,生境的面积效应也就不同.种群数量小意味着随机性可能发挥作用.当种群很小时,授粉等就变得很难,繁殖力就会下降,物种会寻求杂交等途径来克服随机性.

在小生境中,阿利效应作用下的植物入侵促进了小生境中的物种进化:阿利效应使得适中的入侵速度可以促进在不适宜地区的适应性,产生更适宜当地环境的变种,存活率也相对提高^[41].因为入侵速度低会产生少量有利的遗传变异(遗传效应),入侵速度高则产生一个数量高、适应性低的种群(生态效应).

具有稳定交配的物种不易适应入侵地区,因为它不易与当地的种类杂交,在低密度下由交配困难而引起了阿利效应.同样,有性繁殖的植物更容易适应新环境^[42].分布概率和性别比率不同也使阿利效应的作用复杂化,并妨碍了当地的进化.另外,入侵种在一定程度上也减少了阿利效应影响下小生境的授粉困难,缓和了同系繁殖的压力,使小生境系统多样化.

4 阿利效应的应用

4.1 阿利效应与有害生物管理

针对生物入侵的抵达、定居和扩散 3 阶段,我们可以从隔离检疫、根除和控制 3 方面制定相应对策^[43].这 3 步形成一个全面的防治策略,现在我们都将重点放在根除方面.一种观念认为,根除只有在清除入侵种数目的 100% 才有效^[44~46].但是对于低密度种群,阿利效应起到了不可忽视的作用.在物种入侵初期注意阿利效应的作用,可以有效防治有害物种的入侵.

根据影响阿利效应的各方面因素,我们可以根据具体情况,通过隔离,有规律地清除或利用当地的条件,高效地清除有害物种.

(1) 根据阿利效应的公式找出最大影响因素.其中存在一个偏微分方程可证明对阿利效应的最优控制可行性^[47].

(2) 减少植物繁殖机会.如防止杂交,在授粉期采取相应措施减少或阻止授粉结果.为适应环境,入侵种会通过杂交产生变异,形成大量种子等方式尽快繁殖自保.应使得入侵种在繁殖方面的选择性减小,在一段时间内根除入侵植物.

(3) 用释放单性天敌控制入侵种.这样既可以消灭入侵种,又可以利用阿利效应防止投放物种影

响当地环境。

4.2 阿利效应与自然保护

4.2.1 阿利效应和自然选择的关系

种群所在生境的自然选择作用,使整个种群数量持续性增加,并使种群数量达到稳定的必要时间减少,减缓了阿利效应下种群的灭绝界限。自然选择的作用在那些被预测阿利作用强,物种即将灭绝的地方尤其显著^[48]。自然选择对阿利效应的具体影响程度还不确定,但总体来说,不同环境下各种物种对环境的及时反应减少了自身灭绝的风险。

选择扩散和随机扩散的物种有很大不同,不能自由选择自身生境的有机体更容易受阿利效应的制约。如与动物相比,受花粉限制的植物不能自由迁移,受传授花粉的限制,在相同的情况下更容易灭绝;再如其种群小、被隔离的物种更容易灭绝。但很多入侵植物具有克隆繁殖的能力,可以自交或者克隆繁殖,这类植物受影响比动物小。当阿利效应和环境选择同时存在时,在阿利效应下,个体倾向于选择已被侵占的小块地,因此在阿利效应下的自然选择也造成了大块丛生种群。即使各个小块地的性质一样^[48],一旦物种定居下来,它们会利用自然选择的有利条件使自己维持在一定数量,所以阿利效应下的种群数量一般比想象中的更稳定。扩散个体选择在适当密度的斑块地中定居并产生更多的后代,但这样的块地不适于外来入侵种,他们选择低密度的地方定居。当地种选择较高密度地方定居,加快了低密度地区该种的灭绝。由于样地的多样性,有很多小斑块存在时,由阿利效应形成的灭绝极限被极大地减小。

先前的一些观点认为:物种扩散会减缓灭绝^[49,50],物种源会通过散播后带来减缓灭绝几率^[51,52]。在多个小斑块地存在时,大于灭绝密度的斑块地会补充低于灭绝密度的地方^[53,54]。与上面几种观点不同,Correigh M, Greene(2003)^[55]指出,既然分散种和低密度种倾向于一个确定的数量值,那么分散斑块的互相援补作用应该忽略。因此,会存在很多低密度或空白斑块地,而不是像预测的那样多个分布地,援补作用也很有限。

4.2.2 如何设立自然保护区

生境的破碎化一般被认为不利于自然种群的长期存活。在自然保护区的设置上,有人倾向于建立一个或少数几个大的自然保护区而不是具有相同总面积的更多较小的保护区^[56]:建立一个既包含动态的局域种群,又包含有侵占率的集合种群的模型。

假定总的生境面积是固定的,改变适宜生境的

大小意味着改变了斑块的密度,也就是说针对的是生境的破碎对单个种群的影响问题。周淑荣和王刚(2002)^[57]指出:模拟运算结果表明,生境的适度破碎有利于物种的生存和保护,集合种群的存活时间随着斑块数的增加而先增加,然后减小,即存在位于中间的最优值,并且这个最优值受阿利效应大小的影响。Gurney 和 Nisbet (1978)^[58]认为要使集合种群长期续存,至少需要 10 个以上的斑块。一个成功的由小生境片断组成的网络应当至少有 10~15 个连接良好的斑块^[59]。

虽然在一个大的或由少数几个比较大斑块组成的区域中,局域种群很少受到阿利效应的影响,而且具有较小的灭绝风险,但是一旦因为灾变而灭绝后,将很难再被侵占。相反地,在高度破碎化的环境中,太小的生境斑块由于受统计随机性以及环境随机性的影响具有较高的灭绝风险,并且如果斑块中的个体数少,由于阿利效应的影响,种群可能处于灭绝临界点以下而趋于灭绝。而在一个由中等数目的斑块组成的网络中,种群可能在局域灭绝和再侵占之间维持动态平衡,从而使种群在集合种群的水平上长期续存下去。这在自然保护中将有重要的意义。如果保护区的规划者面临的是建立一个一定面积的自然保护区以保护某种生物,那么最佳决策不是建立一个大的保护区,而是建立多个相对较小的保护区,并在各保护区之间建立或保留廊道,使得各保护区之间能够有迁移发生。如果被保护的生物受阿利效应的影响较大,则保护区的最佳个数更为严格^[29]。可见,应根据环境的随机性建立一个最优斑块数保护区,使种群即使在阿利效应影响下也能继续生存。

参考文献:

- [1] Wilcove D S, Rothstein D, Dubow J, et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States[J]. *Bioscience*, 1998, 48(8):607~615.
- [2] Allee W C, Emerson A E, Park O, et al. Principles of animal ecology[M]. Philadelphia PA:W B Saunders, 1949.
- [3] Brockett B F T, Hassall M. The existence of an Allee effect in populations of *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea)[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2005, 41:123~127.
- [4] Allison T D. Pollen production and plant density affect population and seed production in *Taxus Canadensis*[J]. *Ecology*, 1990, 71:516~552.
- [5] Feinsinger P, Tiebout H M. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? [J]. *Ecology*, 1991, 72: 1 953~1 963.
- [6] Groom M J. Allee effects limit population viability of an annual

- plant[J]. *Am Nat*, 1998, 151:487 ~ 496.
- [7] Levitan D R, Sewell M A, Chia F H. How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *strongylocentrotus franciscanus*[J]. *Ecology*, 1992, 73:248 ~ 254.
- [8] Kindvall O, Vessby K, Berggren R, et al. Individual mobility prevents an Allee effect in sparse populations of the bush cricket *Metrioptera roeselii*: An experimental study [J]. *Oikos*, 1998, 81:449 ~ 457.
- [9] Wells H, Strauss E G, Rutter M A, et al. Mate location, population growth and species extinction [J]. *Biol Conserv*, 1998, 86:317 ~ 324.
- [10] Jacobs J. Cooperation, optimal density and low density thresholds: Yet another modification of the logistic model[J]. *Oecologia*, 1984, 64:389 ~ 395.
- [11] Lamont B B, Klinkhamer P G L, Witkowski E T F. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect[J]. *Oecologia*, 1993, 94:446 ~ 450.
- [12] S  ther B E, Ringsby T H, Ruskaf E. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms[J]. *Oikos*, 1996, 77: 217 ~ 226.
- [13] Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B. Inverse density dependence and the Allee effect [J]. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14:405 ~ 410.
- [14] Stephens P A, Sutherland W J. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation[J]. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14:401 ~ 405.
- [15] David S, Boukal, Ludek Berc J. Single-species models of the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters[J]. *Theor Biol*, 2002, 218:375 ~ 394.
- [16] Dennis B. Allee effects in stochastic populations[J]. *Oikos*, 2002, 96:389 ~ 401.
- [17] Lewis M A, Kareiva P. Allee dynamics and the spread of invading organism[J]. *Theor Popul Biol*, 1993, 43:141 ~ 158.
- [18] Kot M, Arditi R, Driessche R. Dispersal data and spread of invading organisms[J]. *Ecology*, 1996, 77:20 ~ 27.
- [19] Veit R R, Lewis M A. Dispersal, population growth, and the Allee effect: Dynamics of the house finch invasion of Eastern North America[J]. *Am Nat*, 1996, 148(2):255 ~ 274.
- [20] Berc L, Boukal D S, Berc M. Linking the Allee effect, sexual reproduction, and temperature-dependent sex determination via spatial dynamics[J]. *Am Nat*, 2001, 157:217 ~ 230.
- [21] Wang M H, Kot M, Neubert M G. Integro-difference equations: Allee effects and invasions[J]. *Math Biol*, 2002, 44:150 ~ 168.
- [22] South A B, Kenward R E. Mate finding, dispersal distances and population growth in invading species: A spatially explicit model[J]. *Oikos*, 2001, 95:53 ~ 58.
- [23] Keitt T H, Lewis M A, Holt R D. Allee effects, invasion pinning, and species' s borders [J]. *Am Nat*, 2001, 157: 203 ~ 216.
- [24] Wang G, Liang X G, Wang F Z. The competitive dynamics of populations subject to an Allee effect[J]. *Ecol Model*, 1999, 124:183 ~ 192.
- [25] Holf F A, Holf F W. The role of the Allee effect in species packing[J]. *Theor Popul Biol*, 1985, 27:27 ~ 50.
- [26] Moller A P, Legendre S. Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity[J]. *Oikos*, 2001, 92:27 ~ 34.
- [27] AvileLs L. Cooperation and non-linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality [J]. *Evol Ecol Res*, 1999, 1:459 ~ 477.
- [28] Stephens P A, Sutherland W J. Consequences of the Allee effect, for behaviour, ecology and conservation[J]. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14(10):401 ~ 405.
- [29] Stephens, Scott L, Finney, et al. Prescribed fire mortality of Sierra Nevada mixed conifer tree species: Effects of crown damage and forest floor combustion[J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, 162:261 ~ 271.
- [30] Davis H G, Taylor C M, Cville J C, et al. An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary[J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92:321 ~ 327.
- [31] Dobson A P, May R M. Patterns of invasions by pathogens and parasites [A]. *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* [C]. New York: Springer-Verlag, 1986.
- [32] Williamson M H. *Biological Invasions* [M]. London UK: Chapman & Hall, 1996.
- [33] Stephens P A, Sutherland W J, Freckleton R P. What is the Allee effect? [J]. *Oikos*, 1999, 87:185 ~ 190.
- [34] Slatkin, Montgomery. A vectorized method of importance sampling with applications to models of mutation and migration [J]. *Theor Popul Biol*, 2002, 62(4):339 ~ 348.
- [35] Sebastian S J. Allee effects, extinctions, and chaotic transients in simple population models [J]. *Theor Popula Biol*, 2003, 64:201 ~ 209.
- [36] Gordon D R. Affects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: Lessons from Florida[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8:975 ~ 989.
- [37] Ferson S, Burgman M A. The dangers of being few: Demographic risk analysis for rare species extinction[J]. *State Museum Bulletin*, 1990, 471:129 ~ 132.
- [38] DeAngelis D L, Post W M, Travis C C. Positive feedbacks in natural systems [J]. *Biomathematics Springer Berlin*, 1986, 15:305
- [39] Holt R D, M S Gaines. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches[J]. *Evol Ecol*, 1992, 6:433 ~ 447.

- [40] Wright, Barbara E. Does selective gene activation direct evolution? [J]. FEBS Letters, 1997, 402(1):4~8.
- [41] Holt R D, Knight T M, Barfield M. Allee effects, immigration, and the evolution of species' niches [J]. Am Nat, 2004, 163:253~262.
- [42] Proulx S R. Matings systems and the evolution of niche breadth[J]. Am Nat, 1999, 154:89~98.
- [43] Liebhold A M, MacDonald W L D, Bergdahl D, et al. Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems[J]. For Sci Mon, 1995, 30:1~49.
- [44] Knippling E F. Some basic principles of insect population suppression and management[J]. Bull Entomol Soc Am, 1966, 12:7~15.
- [45] Dahlsten D L, Garcia R, Lorraine H. Eradication as a pest management tool: Concepts and contexts[A]. Eradication of Exotic Pests (C). New Haven CT: Yale University Press, 1989. 3~15.
- [46] Myers J H, Savoie A, Van Randen E. Eradication and pest management[J]. Annu Rev Entomol, 1998, 43:471~491.
- [47] 孟桂芝,史峻平,王玉文. 捕获率与 Allee 影响的种群分布参数系统的最优控制的存在性[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2005, 21(3):6~9.
- [48] Greene C M, Stamps J A. Habitat selection at low population densities[J]. Ecology, 2001, 82:2 091~2 100.
- [49] Brown J H, Kodric-Brown A. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction[J]. Ecology, 1977, 58:445~449.
- [50] Gotelli N J. Metapopulation models: The rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis[J]. Am Nat, 1991, 138:768~776.
- [51] Pulliam H R. Sources, sinks, and population regulation [J]. Am Nat, 1988, 132:652~661.
- [52] Pulliam H R, Danielson B J. Sources, sinks, and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics [J]. Am Nat, 1991, 137:50~66.
- [53] Grunfest Y, Arditi R, Dombrovsky Y. A fragmented population in a varying environment[J]. Theor Biol, 1997, 185:539~547.
- [54] Amarasekare P. Interactions between local dynamics and dispersal: Insights from single species models[J]. Theor Popul Biol, 1998, 53:44~59.
- [55] Correigh M, Greene. Habitat selection reduces extinction of populations subject to Allee effects[J]. Theor Popul Biol, 2003, 64:1~10.
- [56] Possingham H P, Noble I R. An evaluation of population viability analysis for assessing the risk of extinction[A]. Research consultancy for the research assessment commission forest and timber inquiry, Australian[C]. Canberra: Government Printing office, 1991.
- [57] 周淑荣,王 刚. 保护区的数量和种群在集合种群水平上的续存[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2002, 38(4):109~113.
- [58] Gurney W S C, Nisbet R M. Single species population fluctuations in pamhy environments [J]. Am Nat, 1978, 112:1 075~1 090.
- [59] Thomas C D, Hanski I. Buterfly metapopulations[A]. Hanski I and Gilpin M E. Metapopulation biology [C]. San Diego: Academic Press, 1997. 359~386.

(编辑:于善清)