

生态学透视：种群生态学

Ecological Perspective: Population Ecology

董鸣 主编



科学出版社

生态学透视：种群生态学

董 鸣 主编



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书以植物和动物为主要对象,系统总结了种群生态学近年来的研究成果,并预测了种群生态学研究的发展趋势,广泛涉及种群生态学理论与应用的多个方面:从种群观测、种群实验到种群模型,从种内关系、种间关系到协同进化,从生活史到种群动态,从种群统计到种群遗传和分化,从湿地到旱地,从草地到林地,从水生到陆生,从一般性主题到特定生物类群,从种群特征到生态保育和恢复。本书收集和综述的文献为近十年种群生态学的研究成果,包括我国的研究现状、进展及成就,国内外研究现状的比较,学科发展建议等。

本书可供从事生态学研究及相关领域研究或教学的研究人员、教师、研究生和本科生参阅,也可为生态学、环境科学和农林科学相关业务管理部门提供决策参考。

图书在版编目(CIP)数据

生态学透视:种群生态学/董鸣主编.—北京:科学出版社,2015.12
ISBN 978-7-03-046761-4

I. ①生… II. ①董… III. ①种群生态学 IV. ①Q145

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第303454号

责任编辑:马俊/责任校对:郑金红

责任印制:徐晓晨/封面设计:北京图阅盛世文化传媒有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016年1月第一版 开本:787×1092 1/16

2016年1月第一次印刷 印张:21

字数:498 000

定价:120.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《生态学透视：种群生态学》编委会

主编

董 鸣

副主编

魏辅文 陶建平 金则新 曾 波

顾问

钟章成

编委

(按姓氏拼音排序)

陈 波	陈 艳	陈劲松	陈小勇	邓建明
董 鸣	官天培	黄振英	金则新	李 睿
李建辉	李钧敏	李守丽	罗毅平	马天笑
宋焱彬	苏晓磊	陶建平	王 雷	魏辅文
吴忠兴	肖宜安	于飞海	曾 波	张 立

本书参与作者名单

(按姓氏拼音排序)

1. 曹德昌 北京林业大学 生命科学与技术学院
2. 陈波 杭州师范大学 生命与环境科学学院 生态系统保护与恢复杭州市重点实验室
3. 陈艳 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室
4. 陈劲松 四川师范大学 生命科学学院
5. 陈仁飞 兰州大学 生命科学学院 草地农业生态系统国家重点实验室
6. 陈小勇 华东师范大学 生态与环境科学学院 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站
7. 戴文红 杭州师范大学 生命与环境科学学院 生态系统保护与恢复杭州市重点实验室
8. 邓建明 兰州大学 生命科学学院 草地农业生态系统国家重点实验室
9. 董鸣 杭州师范大学 生命与环境科学学院 生态系统保护与恢复杭州市重点实验室
10. 高瑞如 山西师范大学 生命科学学院
11. 官天培 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室
12. 郭庆学 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
13. 胡义波 中国科学院动物研究所 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室
14. 黄振英 中国科学院植物研究所 植被与环境变化国家重点实验室
15. 金则新 台州学院 生命科学学院 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室
16. 李睿 浙江大学 地球科学学院
17. 李建辉 浙江省衢州市农业科学研究院
18. 李钧敏 台州学院 生命科学学院 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室
19. 李守丽 宾夕法尼亚州立大学 生物学系
20. 李守中 福建师范大学 地理科学学院
21. 李文兵 杭州师范大学 生命与环境科学学院 生态系统保护与恢复杭州市重点实验室
22. 刘建 山东大学 环境研究院
23. 刘美 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室
24. 罗毅平 西南大学 生命科学学院 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室
25. 马天笑 中国科学院动物研究所 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室
26. 冉金枝 兰州大学 生命科学学院 草地农业生态系统国家重点实验室
27. 宋垚彬 杭州师范大学 生命与环境科学学院 生态系统保护与恢复杭州市重点实验室

28. 宋永昌 华东师范大学 生态与环境科学学院 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站
29. 苏晓磊 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
30. 陶建平 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
31. 王 雷 中国科学院新疆生态与地理研究所 荒漠与绿洲生态国家重点实验室
32. 王根轩 浙江大学 生命科学学院
33. 魏辅文 中国科学院动物研究所 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室
34. 吴爱平 湖南农业大学 生物科学技术学院 生态研究所
35. 吴忠兴 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
36. 肖宜安 井冈山大学 生命科学学院 生物多样性与生态工程江西省重点实验室
37. 谢小军 西南大学 生命科学学院 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室
38. 杨 帆 中国科学院植物研究所 植被与环境变化国家重点实验室
39. 杨学军 中国科学院植物研究所 植被与环境变化国家重点实验室
40. 叶学华 中国科学院植物研究所 植被与环境变化国家重点实验室
41. 于飞海 北京林业大学 自然保护区学院
42. 余 华 山东省农业科学院 山东省农作物种质资源中心
43. 曾 波 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
44. 张 立 北京师范大学 生命科学学院
45. 钟章成 西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室
46. 周 兵 井冈山大学 生命科学学院 生物多样性与生态工程江西省重点实验室
47. 朱雅娟 中国林业科学研究院 荒漠化研究所

序

种群是同种生物在一定时空内的总和。在自然界，种群是物种存在的基本单位，也是物种进化的基本单位，是连接群落与个体的纽带，也是生态系统的基本组分。种群是生态学研究的一个非常重要的层次，因此，种群生态学是生态学的一个重要分支，历来都是生态学研究最为活跃、最有生命力的领域之一。目前，“生态”一词越来越广泛地受到社会各界的关注，生态学在科学研究，以及在社会、经济与环境发展等方面的地位也得到迅速提升，加之研究技术和研究方法不断更新，学科之间的融合不断深入，生态学的发展越来越快，种群生态学的理论与应用在这种背景下也得到了长足发展。无论从总结学科发展前沿，把握学科发展趋势，还是制定学科发展战略的目的来看，《生态学透视：种群生态学》的出版对种群生态学学科发展都是有重要促进作用的。

我国种群生态学的研究工作，特别是植物种群生态学研究起步相对较晚，发展也相对滞后。有两件事我认为对学科的发展起了很好的推动作用。第一件事，我记得从1989年起，由复旦大学、西南师范大学（现西南大学）、内蒙古大学和东北林业大学等单位联合发起了系列的“全国植物种群生态学研讨会”，会议不定期在全国各地召开，并得到了越来越多的种群生态学界同仁的支持和参与。在此基础上，中国生态学学会种群生态专业委员会于1994年成立。“全国植物种群生态学研讨会”持续举行了7届，后发展并更名为系列的“全国种群生态学前沿论坛”，迄今持续举行了3届，已成为种群生态专业委员会的一个品牌。第二件事，20世纪80年代中期以来，中国生态学学会数次组织开展中国生态学发展战略研究。本人参加了早期的工作，并对当时植物种群生态学的发展趋势和我国的发展战略进行了总结。即将出版的这本书是对种群生态学近十年来研究的总结和对未来发展战略的展望，是我国种群生态学研究历程上的一个重要成果，值得庆贺！

该书汇集了来自不同单位、有着不同研究经历的47位作者的综述文章。这些文章广泛涉及种群生态学理论与应用的多个方面，研究内容上包括从种群观测、种群实验到种群模型，从种内关系到种间关系和协同进化，从生活史阶段到种群动态，从种群统计到种群遗传和种群分化的诸多方面；研究生境上包括从湿地到旱地，从草地到林地，从水生到陆生的各种类型；研究主题包括从一般性主题到特定生物类群，从种群特征到生态保育和恢复等各个方面。这些文章既从总体上进行全面扫描加以归纳，又通过具体的研究综述加以反映，还可以把两者结合起来进行综合描述。这些论述基本反映了近十年来种群生态学研究的进展，该书的出版对于读者快速了解种群生态学的研究现状及发展趋势是大有裨益的。

我有幸先期阅读了该书，受益匪浅，深感我国种群生态学研究前途光明，后继有人。故乐为之序。

钟章明

2015年8月

前 言

种群生态学是生态学的重要分支，是一门研究生物种群及其与环境之间相互关系的科学。近年来，随着技术的不断创新和进步，种群生态学与其他学科交叉越来越紧密，研究手段和方法越来越丰富。在全球环境变化的大背景下，各国的研究者都在种群生态学的各个领域持续地探索，取得很多具有重要意义的研究成果，推动着种群生态学在理论与应用层面上的蓬勃发展。

本书以植物和动物为主要对象，广泛涉及种群生态学理论与应用的多个方面：从种群观测、种群实验到种群模型，从种内关系、种间关系到协同进化，从生活史阶段到种群动态，从种群统计到种群遗传和分化，从湿地到旱地，从草地到林地，从水生到陆生，从一般性主题到特定生物类群，从种群特征到生态保育和恢复。全书包括 17 章，即“植物种内相互关系”、“动物种群保护遗传学与濒危动物保护”、“协同进化与种群遗传分化”、“积分投影模型在种群统计中的应用”、“干旱区植物种子萌发及其影响因素”、“植物-传粉者互作网络”、“湿生高等植物种群生态学”、“浮游植物种群生态学”、“鱼类种群生态学”、“木本植物种群生态学”、“克隆植物种群生态学”、“寄生植物种群生态学”、“竹类种群生态学”、“蕨类植物种群生态学”、“大型濒危食草动物种群生态与保护”、“濒危植物种群的遗传多样性与遗传拯救”和“植物种群生态学与生态恢复”。

本书旨在反映近十年来种群生态学研究的进展。学科进展，可从总体上进行全面扫描加以归纳，也可通过具体的研究综述加以反映，还可以把两者结合起来。本书显然走了一定程度的“结合”之路，试图通过较具体的研究综述把学科扫描与研究重点介绍整合起来。

本书作者共 47 位，分别来自国内外 23 个单位，包括高等院校和科研院所、国家重点实验室和省部级重点实验室等。本书作者多为年富力强、在一线工作的生态学者，亦有德高望重的学界前辈和不及而立的科研才俊。本书主编和副主编分别由参编的中国生态学学会种群生态专业委员会现任主任委员和副主任委员及秘书长担任，本书编委作为第一作者或通讯作者全程参加了编写工作，并集体讨论和相互审阅了全书各章节。特别邀请中国生态学学会原副理事长、中国生态学学会种群生态专业委员会原主任委员钟章成教授作为本书顾问，并作序。

本书是中国生态学学会承担的“中国科学技术协会‘学会能力提升专项’优秀科技社团奖项目”的子项目之一。编写本书的想法始于 2012 年末，编写工作始于 2013 年 6 月。中国生态学学会种群生态专业委员会于 2014 年 4 月 25~27 日在江西省吉安市召开了“全国种群生态学发展战略专题研讨会”（井冈山会议），由井冈山大学生命科学学院生物多样性与生态工程江西省重点实验室承办。本书主编和部分副主编及编委出席了井冈山会议。井冈山会议研讨了中国生态学学会委托给种群生态专业委员会关于中国种群生态学发展战略的编写任务，围绕种群生态学最近十来年的发展和成就展开了研讨。会

议安排了中国生态学发展战略研究报告之种群生态学部分的撰写工作，开启了本书的正式编写历程。

2014年8月，根据中国生态学学会的要求，子项目负责人暨本书主编，以杭州师范大学为子项目负责人单位，与中国生态学学会签订了“中国生态学学会能力提升专项经费实施方案任务书”。2014年10月，本书主编与科学出版社签订了本书的出版合同。自此，本书编写工作进入快车道。

自井冈山会议近一年之后，中国生态学学会种群生态专业委员会于2015年4月11~13日在四川省绵阳市召开了“2015年全国种群生态学发展战略研讨会”（绵阳会议），由绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室承办，本书主编、副主编及部分编委和参与作者出席了绵阳会议。绵阳会议再次研讨了种群生态学研究的最新进展，并且交流了本书各章节的编写情况和经验，安排了下一步的编写工作。2015年5月10日，本书进入统稿阶段，整个编写工作接近尾声。本书统稿工作由董鸣、陶建平和宋垚彬完成，戴文红通篇审读了各章节，2015年7月4日全书付梓。

为系统总结学科在不同发展时期的研究成果和预测学科研究的发展趋势，惯于定期、不定期地组织专家编写学科发展战略报告。种群生态学是生态学较成熟的分支学科，具有坚实的数学基础和实验规范。除了自身理论体系的发展外，种群生态学日益注重与群落生态学和生态系统生态学的整合，以助力解决人类在全球变化背景下所面临的诸如粮食安全、生物多样性保育和生态环境保护与恢复等全球关注的重大可持续性问题。本书荟萃了种群生态学领域多个方面的研究综述，反映了种群生态学最近十来年的研究进展。借此抛砖引玉，希望对生态学及其相关学科的教学实践、科学研究、技术研发、管理决策、工程建设和科学普及都具有参考价值。

本书得到中国生态学学会和科学出版社的大力支持，科学出版社编辑为本书的出版进行了认真的编辑加工工作，特此感谢。

《生态学透视：种群生态学》编委会

2015年7月4日

目 录

序

前言

第一章 植物种内相互关系.....	1
第一节 引言	1
第二节 植物个体水平上的异速比例关系.....	1
第三节 植物种群水平上的异速比例关系.....	4
第四节 总结与展望.....	13
参考文献	15
第二章 动物种群保护遗传学与濒危动物保护.....	22
第一节 引言	22
第二节 学科研究进展.....	22
第三节 学科前沿热点问题.....	30
第四节 总结与展望.....	33
参考文献	34
第三章 协同进化与种群遗传分化.....	40
第一节 引言	40
第二节 协同进化对种群分化的影响.....	40
第三节 协同进化在物种分化中的作用.....	45
第四节 发散协同进化与协同进化网络.....	46
第五节 总结与展望.....	47
参考文献	48
第四章 积分投影模型在种群统计中的应用.....	53
第一节 引言	53
第二节 矩阵投影模型.....	53
第三节 积分投影模型.....	55
第四节 总结与展望.....	65
参考文献	66
第五章 干旱区植物种子萌发及其影响因素.....	68
第一节 引言	68
第二节 种群对种子萌发的影响.....	69
第三节 种子发育过程中的表型作用.....	70
第四节 种子库中种子的萌发能力.....	75

第五节 种子萌发阶段种子性状和环境因子的影响.....	79
第六节 总结与展望.....	82
参考文献.....	82
第六章 植物-传粉者互作网络.....	84
第一节 传粉网络的研究历史与内容.....	84
第二节 传粉网络的研究现状与发展方向.....	85
第三节 传粉网络研究的重要性.....	91
第四节 总结与展望.....	93
参考文献.....	97
第七章 湿生高等植物种群生态学.....	104
第一节 引言.....	104
第二节 经典湿生高等植物种群生态学研究.....	105
第三节 湿生高等植物种群遗传生态学研究.....	108
第四节 湿生高等植物种群繁殖生态学研究.....	111
第五节 湿生高等植物种群行为生态学研究.....	111
第六节 湿生高等植物种内和种间关系研究.....	112
第七节 总结与展望.....	113
参考文献.....	114
第八章 浮游植物种群生态学.....	118
第一节 引言.....	118
第二节 我国浮游植物种群生态学研究进展.....	118
第三节 本学科国内外研究的比较.....	122
第四节 总结与展望.....	123
参考文献.....	124
第九章 鱼类种群生态学.....	127
第一节 引言.....	127
第二节 鱼类种群的时空动态.....	127
第三节 鱼类种群遗传学研究.....	129
第四节 鱼类种群的生活史.....	133
第五节 入侵鱼类种群生态学.....	134
第六节 国内外研究现状的比较.....	136
第七节 总结与展望.....	136
参考文献.....	137
第十章 木本植物种群生态学.....	143
第一节 引言.....	143
第二节 研究重点和发展趋势概述.....	144
第三节 主要研究现状及进展.....	145

第四节 总结与展望	154
参考文献	156
第十一章 克隆植物种群生态学	162
第一节 克隆植物种群生态学及其研究内容	162
第二节 克隆植物生态学研究发展历史	163
第三节 国内外近 10 年来的发展现状	164
第四节 总结与展望	178
参考文献	179
第十二章 寄生植物种群生态学	183
第一节 引言	183
第二节 寄生植物概述	183
第三节 寄生植物与寄主植物的相互作用	184
第四节 寄生植物对寄主植物群落的影响	191
第五节 寄生植物对生态系统其他生物与非生物因子的影响	194
第六节 总结与展望	196
参考文献	197
第十三章 竹类种群生态学	203
第一节 引言	203
第二节 竹类种群生态学的概念及主要研究内容	204
第三节 我国竹类植物种群生态研究的现状、进展及成就	205
第四节 国内外研究现状的比较	212
第五节 总结与展望	213
参考文献	215
第十四章 蕨类植物种群生态学	220
第一节 引言	220
第二节 蕨类植物生活史的一般特征	221
第三节 孢子体阶段的生态学特征	222
第四节 孢子生态学特征	228
第五节 配子体库	233
第六节 总结与展望	236
参考文献	240
第十五章 大型濒危食草动物种群生态与保护	251
第一节 全球变化与物种濒危	251
第二节 濒危食草动物分布与保护现状	252
第三节 主要研究热点	256
第四节 总结与展望	269
参考文献	270

第十六章	濒危植物种群的遗传多样性与遗传拯救	276
第一节	引言.....	276
第二节	濒危植物的遗传多样性和遗传结构.....	277
第三节	濒危植物的种群历史动态.....	279
第四节	生境片断化对濒危植物的遗传影响.....	280
第五节	种群变小对濒危植物的遗传影响.....	281
第六节	濒危植物遗传拯救.....	282
第七节	总结与展望.....	284
	参考文献.....	286
第十七章	植物种群生态学与生态恢复	294
第一节	引言.....	294
第二节	生态系统受损或退化过程中关键植物种群生态学.....	294
第三节	生态系统恢复过程中的植物种群生态学.....	302
第四节	种群生态学在生态恢复过程中的实践.....	306
第五节	总结与展望.....	309
	参考文献.....	310

第一章 植物种内相互关系*

第一节 引言

植物种内相互关系一直是植物种群生态学研究的核心科学问题之一 (Connell 1983; Schoener 1983; Bruno et al. 2003)。生态学家对植物种内相互关系的研究主要聚焦于植物个体水平上各组织器官间和种群水平上的异速生长比例关系 (allometric scaling relationship), 以及这些不同的异速生长比例关系对种群和群落结构动态及物质能量利用规律等方面的影响 (Adler 1996; Cheng et al. 2006; White et al. 2007; Chu et al. 2008; Deng et al. 2006, 2012a, 2012b)。植物个体异速生长是指生物体不同器官 (如根、茎、叶等) 之间, 以及植物高度与茎干直径间生长速率不一致的现象 (Harper 1977; 徐高福等 1998)。而植物种群的异速比例主要是指植物个体的生物量、叶面积指数, 以及单位面积生物量产量与种群密度等相互之间的异速比例关系 (邓建明 2007)。植物种群水平上的异速比例关系往往是基于个体水平上的异速比例关系推导而得。因此, 这两个层次上的植物异速比例关系是密不可分的, 它们之间有着内在的逻辑关系。也正因为生态学家对植物不同异速比例关系的持续研究, 一系列经典的生态学理论模型或理论体系不断地得以建立和发展, 如立地密度法则、最终恒定产量法则、自疏法则、生态代谢理论、能量平衡法则和最适种植密度法则等。

第二节 植物个体水平上的异速比例关系

1. 植物各组织器官间的生物量分配模式

植物个体水平上各器官间的异速比例关系是植物种内相互关系的一种体现。了解植物体各器官间的异速生长关系或者各部分的生物量分配模式对于深入研究植物对环境适应机制、植物体形态可塑性, 以及较精确地估算植物群落乃至生态系统的碳储量或年净生产力等方面具有重要意义。生态学家很早就认识到了植物会通过调整各组织器官间 (包括根、茎、叶, 以及营养生长和生殖生长) 物质能量分配模式来适应生物和非生物环境因子的变化 (Grime 1974; Westoby 1998; Westoby et al. 2002), 这些特性又反过来影响植物对生物或非生物环境的响应, 甚至对大尺度的物种多样性、生态系统功能产生重要影响 (Grime 1994; Ritchie & Olff 1999; Niinemets 2001; 程栋梁 2007)。例如, 植物的最优繁殖分配比例 (用于繁殖部分的能量占植物一个生长季内净同化能量的百分比) 的理论值应该为 50%, 但实际上植物的繁殖分配比例因受环境选择压力或种内 (种间) 竞争限

制而低于 50% (Harper 1977; Silvertown 1982; 张大勇 2004)。有学者研究表明在高纬度下适应于低光照强度的树木会将更多的物质能量分配给树干而给叶生长的较少, 相反适应于赤道生境的树木则将更多的物质能量分配给叶生长; 当地上光或空间资源受到限制时, 植物将更多的物质能量分配给茎干生长, 而当矿质营养或水分吸收受到限制时, 则将更多的物质能量分配给根系生长 (Deng et al. 2006, 2008, 2012a, 2012b; Cheng et al. 2014; Zhou et al. 2014)。但是这些认识仅仅停留在定性描述水平上。直到 20 世纪末 21 世纪初, 美国新墨西哥大学的著名生态学家 James H. Brown, Brian J. Enquist 和 Santa Fe 研究所的理论物理学家 Geoffrey B. West 进行合作, 他们建立了生物体物质能量交换吸收循环系统的分支结构空间填充理论模型 (fractal volume-filling theory), 并从理论上回答了生命体的基本物质能量代谢速率为什么与个体大小的 $3/4$ 次方幂成正比 (West et al. 1997, 1999a, 1999b)。随后, 他们很快把该理论成功地拓展到预测植物个体物质能量分配模式, 以及种群的增长乃至群落和生态系统的物质能量循环及其生物多样性分布格局, 即形成生态代谢理论 (metabolic theory of ecology) 体系 (Brown et al. 2004; 邓建明等 2006)。

生态代谢理论通过运用物理、化学和生物的基本原理, 提供了定量分析植物各组织器官间异速比例关系的理论基础。与之前的研究不同, 该理论提出了一个具有“普适性”的生物量在不同器官和功能部分的分配模式。该理论假定植物主要由 3 个功能部分组成 (即根、茎和叶; 其生物量分别表示为 M_R 、 M_S 和 M_L) (Bierhorst 1971; Gifford & Foster 1988), 并且满足以下 3 个假设条件: ①茎和根的质量密度在个体发育过程中保持不变; ②两者的有效水力截面积相同; ③根的长度正比于茎的长度, 可以推得植物的根、茎、叶之间生物量的分配模式 (Enquist & Niklas 2002)。基于上述 3 个基本假设和代谢理论, 不难得出植物地上部分和地下部分的物质能量利用速率 (即代谢速率 B , 通常以叶生物量 M_L 替代) 分别与植物个体地上 (M_A)、地下生物量的 $3/4$ 次方幂成正比, 即 $B \propto M_L \propto M_A^{3/4} \propto M_R^{3/4}$, 进而推导出地上、地下生物量的分配呈等速比例关系, 即 $M_A \propto M_R$ (West et al. 1999a, 1999b; Enquist & Niklas 2002)。以上推导出的根、茎、叶之间的关系不但适用于木本植物个体, 而且得到大量森林群落数据的验证 (Enquist & Niklas 2002; Niklas 2004, 2005, 2006; Cheng & Niklas 2007; Cheng et al. 2014)。Niklas (2006) 通过对不同进化水平植物地上、地下生物量分配模式的研究, 认为单细胞藻类、苔藓、裸子和被子植物也具有与木本植物基本一致的分配模式。此外, 程栋梁 (2007) 通过对 1266 个中国森林群落数据分析发现树干生物量 (M_S)、树枝生物量 (M_B)、地上生物量和整体生物量相互之间也呈等速生长关系, 即 $M_S \propto M_B \propto M_A \propto M_R$ 。然而, 最近有研究发现荒漠植物在不同营养条件和生长阶段下其地上、地下生物量间异速指数均有所变化, 并不是遵循恒定的等速比例关系 (Zhou et al. 2014; 肖遥等 2014)。但是导致植物在特定环境条件下或特定生长阶段其生物量分配模式变化的机制尚不清楚, 这还需要更深入的实验和理论研究来加以揭示。

2. 植物各组织器官生长速率间的比例关系

基于 $3/4$ 生态代谢理论体系, 可预测大个体生物的物质能量代谢速率与个体大小的

3/4 次方成正比,进而可以推测植物个体的代谢速率与其整个个体光合速率和呼吸速率呈正比关系 (West et al. 1997, 1999a, 1999b; Niklas & Enquist 2002),且植物的光合速率和生长速率均正比于植物整个个体的叶生物量 (Reich et al. 1997; Niklas et al. 2003; Allen et al. 2005; Enquist et al. 2007a, 2007b; Deng et al. 2012a, 2012b; Wang et al. 2015)。因此,基于上述比例关系,可得到植物生长速率与代谢速率成正比且具有和个体大小间相同的异速比例指数 (Niklas 2004; Enquist et al. 2007a, 2007b; Mori et al. 2010)。Niklas 和 Enquist (2002) 基于代谢理论和以下科学假设: ①叶新增生物量与之前的叶剩余量之间成正比; ②不考虑呼吸作用的影响,假设光合作用的代谢产物全部用于合成新器官和组织; ③同时假设根和茎的新增直径大小呈正比例关系,进一步推导出了植物根、茎、叶三大功能器官的生长速率彼此间也成正比,并得到大量实验数据的有力验证。根、茎、叶为植物的三大营养器官,除此之外植物还有花、果实、种子三大生殖器官。在植物生长早期,主要是营养器官的发育和生长,还没有出现花、果实、种子等,因此可以不考虑植物体的生殖部分。但是当植物达到成熟期时,其生殖器官也占据相当的比例,在研究异速生长关系时就必须将其考虑在内。不过, Niklas 和 Enquist (2002) 通过实验数据分析发现,植物体生殖器官的生长速率与根、茎、叶生长速率之间也存在等速生长关系。然而,由于植物进入生殖生长时期后,通常情况下其营养生长仍然存在,只是从营养生长逐渐过渡到完全生殖生长 (张大勇 2004); 那么在此情况下,植物个体的生殖生长速率与营养生长速率间是否还是等速比例关系? 理论上,随着生长它们之间应该是一个动态平衡关系,而不是恒定不变的。但是对于成熟植物体来说,其生殖器官的大小与营养器官或整个个体大小间,以及它们各自的生长速率间是否存在等速比例关系尚缺乏实验和理论依据。

3. 植物基径与株高的异速比例关系

由于植物枝条在其自身重力作用下将发生弹性弯曲现象,McMahon 和 Kronauer (1976) 基于弹性相似性理论研究认为植物枝条或者树干既必须维持自身及整个植物的正常生长发育,又不能因自身重力作用而导致枝条或树干的折断,因此植物枝条或树干高 (h) 与直径 (d) 间最优异速比例关系应为: $h \propto d^{2/3}$ 。该异速比例关系已被大量数据证明 (Niklas 2004; Niklas & Spatz 2004)。但也有研究发现植物茎的直径 (d) 与冠幅直径 (r) 间呈等速生长比例关系, $d \propto r$ (Adler 1996)。而在植物种群中著名的-2/3 自疏法则的几何模型正是基于植物株高与茎的直径间为等速生长关系的前提假设推导出来的 (王刚 1993)。基于植物株高与茎的直径间异速指数遵循弹性相似性理论所预测的最优异速指数为 2/3,能通过植物冠层几何关系推导出-3/4 自疏法则 (Franco & Kelly 1998; Deng et al. 2012a)。事实上,不同环境中植株直径与株高间的比例关系具有一定的可塑性,即异速指数具有环境异质性。邓建明 (2007) 通过对干旱区的荒漠植物种群和大田中春小麦种群的研究发现,植物个体高与茎的直径间的异速关系随植物个体空间拥挤程度或物种特异性而变化。当植物种群没有强烈的空间竞争时,植物个体高与茎的直径间异速指数接近于 2/3,而当种群处于高度空间拥挤时,其异速指数更接近于 1。

第三节 植物种群水平上的异速比例关系

1. 植物种群密度与植株直径的异速比例关系

Reineke(1933)针对冠层密闭且同龄的植物种群提出了“立地密度法则”(stand density rule), 即

$$N = kr^{-1.605} \quad (1-1)$$

式中, N 为种群密度; r 为植株茎干的平均直径; k 是常数。认为种群密度与植株直径间的异速比例指数为一定值 -1.605 。并引出了概念“立地密度指数”(stand density index, SDI)。在植物冠层密闭条件下, 可以通过测定植株的直径来估测植物种群的立地密度。例如, $SDI = k(25.4)^{-1.605}$ 表示 1 hm^2 面积上直径为 25.4 cm (10 英寸) 的植株数量。这曾被认为对定量测定和控制种群密度有着重要意义 (Puettmann et al. 1992, 1993; Ducey & Larson 1999; Pretzsch 2002), 而且已对美国森林研究和科学管理做出了重要的贡献 (Zeide 2004)。但也有学者对其异速指数的恒定性提出异议 (Gadow 1986; Pretzsch & Biber 2004)。或许是该法则具有一定的环境和物种特异性; 但无论如何, 在该法则的普适性还没有定论之前, 是不能推广应用于估测植物种群密度的。事实上, 后来的理论和实验研究表明对于一个冠层密闭的种群来说, 该指数应该为 -2 而不是 -1.605 (Enquist et al. 1998)。

2. 植物种群竞争密度效应与最终恒定产量法则

20 世纪 50 年代日本生态学家 Kira 等 (1953) 通过设计农作物大豆植物种群种植密度梯度实验, 对竞争-产量-密度效应进行了一系列的研究。他们发现对数转换的植物个体平均大小与种群密度间呈线性关系。随后 Shinozaki 和 Kira (1956) 基于以下假设条件, 即植物个体的生长遵循逻辑斯谛方程, 植物种群单位面积的产量不依赖于种群密度, 提出了植物种群的竞争密度效应 (competition-density effect, C-D 效应) 的逻辑斯谛理论模型。该 C-D 效应的逻辑斯谛理论主要阐述了: ①对于生长初期或低密度植物种群, 个体平均生物量与密度的双对数曲线呈水平直线; ②随着个体的生长, 高密度种群的这种曲线将由水平线转变为斜线, 而且直线斜率越来越陡, 最终与横坐标约成 45° 夹角, 即斜率值为一恒定值 -1 (图 1-1a); ③在植物种群受到资源限制的情况下, 其单位面积的生物量产量不再依赖于种群密度, 最终维持在某一恒定水平 (图 1-1b), 即著名的最终恒定产量法则 (the constant final yield law) (Shinozaki & Kira 1956)。显然, 最终恒定产量法则提出的理论基础是植物个体大小与种群密度间的异速比例指数为一常数 -1 , 并得到一些实验验证 (Shinozaki & Kira 1956; Kays & Harper 1974; Weiner & Freckleton 2010)。然而, 他们在验证最终恒定产量法则时, 植物种群的种植密度通常小于 1000 株/m^2 (Shinozaki & Kira 1956; Kays & Harper 1974)。对于一年生作物或草本来说, 这往往并不足以导致植物种群因过于拥挤而出现密度依赖性的死亡现象。显然, 该法则对于植物自疏种群来说并不适用, 且与随后学者提出的不论是 $-2/3$ 自疏法则还是 $-3/4$ 自疏法则均相差甚远。作者