

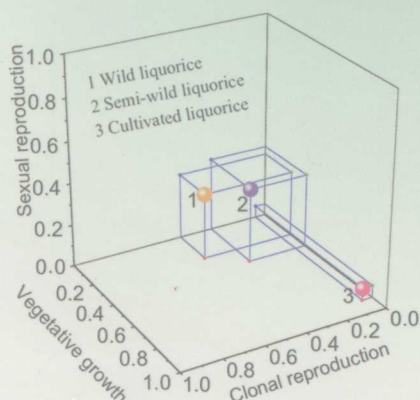


新世纪学术创新团队著作丛书

乌拉尔甘草 生活史型研究

丛书主编 祖元刚

著 者 赵则海 祖元刚



 科学出版社
www.sciencep.com

 新世纪学术创新团队著作丛书

乌拉尔甘草生活史型研究

丛书主编 祖元刚

著 者 赵则海 祖元刚

教育部重点基金资助项目(项目编号:104191)

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

植物生活史理论和方法的研究是当前植物生态学研究热点问题。本书基于乌拉尔甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)生境条件的差异,从乌拉尔甘草的种群分布、形态结构、生物量分配、生理生态特性以及次生代谢产物积累等多个角度,对乌拉尔甘草的生活史性状特征加以分析,并对乌拉尔甘草生活史的形成、生活史型划分、生活史型的形成机理以及生活史型之间相互转化进行了研究。全书共分12章,阐述了乌拉尔甘草的生活史型对其活性成分含量变化的意义,为乌拉尔甘草的大规模人工栽培和提高栽培甘草品质提供理论基础,为在不同环境条件下开发甘草应用技术提供理论支持,对野生甘草资源的合理保护与开发提供合理性建议。

本书可供植物学、生态学、农学以及药学等领域的科研、教学人员和研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

乌拉尔甘草生活史型研究/赵则海,祖元刚著. —北京:科学出版社,2005
(新世纪学术创新团队著作丛书/祖元刚主编)

ISBN 7-03-014557-7

I. 乌… II. ①赵… ②祖… III. 甘草-植物生态学 IV. ①S567.7
②Q948.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 129289 号

责任编辑:庞在堂 都占魁/责任校对:赵桂芬

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

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>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年3月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2005年3月第一次印刷 印张:11 1/4

印数:1—600 字数:227 000

定价:46.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

丛 书 序 言

自从宇宙大爆炸以来，自然天体即在介观的水平上，以夸克等粒子的随机碰撞为基本能量运动形式，由介观向纳观、微观、中观、宏观、宇观方向，以运动的异质性为自然演化的源泉，以无限性的宇量规模演化成太阳系、地球、生命系统，直至形成具有高度发达大脑的人类。

然而，人类直观认知自然界的视野仅限于宏观水平，对于从介观到宇观无限性宇量规模的认知也只能借助于各类观测工具由局部、定性、可数计量开始逐渐加深对自然界复杂性的认知，其间经历了数万年的发展历程，因而也推动着科学技术由定性研究到定量研究向智能研究，由单一学科到学科交叉向学科融合的方向发展，也规范着科学研究的行为由个体化向群体化方向发展。进入 20 世纪 90 年代，人类开始迅捷共享全球科技资源，科学研究的群体化整合进一步增强了科学家在整体观上全面认知自然界本质的凝聚力，因而酝酿着人类在 21 世纪通过学术团队创新来实现对自然界整体本质认知的重大突破。

我于 1972 年开始接触生命科学研究，1978 年开始从事生命科学研究，在大约 30 年的学术生涯中，逐渐认识到单一学科和个体化研究的局限性，为此，从 1990 年开始，下决心以重点实验室的形式组建学术团队，发挥集体智慧的优势，试图将宏观研究与微观研究结合起来，全面揭示生命系统与环境系统相互作用的内在机理。经过十几年的努力，积累了一些原始创新性的研究成果，现以《新世纪学术创新团队著作丛书》陆续出版，以利于自由探索式学术交流和集成发展。

祖元刚

2004 年 1 月于哈尔滨

序 言

植物生活史 (plant life cycle) 是指植物一生所经历的生长发育的全部过程, 即植物从繁殖体萌动开始, 经营养生长阶段 (vegetative growth stage)、有性生殖阶段 (sexual reproduction stage) 和克隆生殖阶段 (clone reproduction stage), 最终产生与亲代基本相同的子代的循环过程。

植物完成生活史的保障是能量的供应与分配, 其实质是子代从亲代获得一套完整包含子代生长发育所需全部遗传信息的 DNA, 由此实现植物延续后代的基本目的, 但这一过程始终受到环境的影响和调控, 因而制约着植物所固定的能量在其营养生长阶段、有性生殖阶段和克隆生殖阶段的分配格局。一般说来, 如果植物所处的生境营养资源丰富, 扰动因素较小, 即处在优质生境 (excellent habitat, E 生境), 植物就会将其固定的大部分能量以构建物质 (build structure substance, B 物质) 的形式分配给营养器官, 以进一步促进营养生长。同时, 又将其固定的一小部分能量以促繁物质 (promote propagation substance, P 物质) 的形式分配给有性生殖器官, 以达到适量延续新的个体后代的目的, 因此, 该阶段虽包括有性生殖, 但仍以营养生长为主, 故称之为“营养生长阶段”。如果植物所处的生境营养资源虽丰富, 但扰动因素较大, 即处在扰动生境 (disturbed habitat, D 生境) 植物就会将其固定的大部分能量以促繁物质的形式分配给有性生殖器官, 以产生过量的种子, 确保新的个体后代的延续。同时, 又将其固定的一小部分能量以构建物质的形式分配给营养器官, 以维持其营养生长, 因此, 该阶段虽包括营养生长, 但以有性生殖为主, 故称之为“有性生殖阶段”。如果植物所处的生境营养资源缺乏, 且扰动因素很大, 即处在脆弱生境 (fragile habitat, F 生境), 植物就会将其固定的大部分能量以促繁物质的形式分配给无性生殖器官, 以新的克隆个体的形式延续后代。同时, 又将其固定的一小部分能量以拮抗物质 (antagonistic stress substance, A 物质) 的形式分配给营养器官和有性生殖器官, 用于抵御不良生境的胁迫。显然, 该阶段的营养生长和生殖生长因生境胁迫而受到抑制, 而克隆生长较为活跃, 故称之为“克隆生殖阶段”。有鉴于植物生活史受 E 生境的影响与调控表现出以营养生长阶段为主的 V 生活史型 (vegetative growth form, 简称 V 型); 受 D 生境的影响与调控表现出以有性生殖阶段为主的 S 生活史型 (sexual reproduction form, 简称 S 型); 受 F 生境的影响与调控表现出以克隆生殖阶段为主的 C 生活史型 (clonal reproduction form, 简称 C 型) 配置格局特征。上述学术思想是我和我的学术团队在多年植

物生态学理论与实践研究的基础上总结出来的,我们将植物生活史因生境条件的差异而表现出营养生长、有性生殖和克隆生殖三个阶段的不同配置称之为植物生活史型 (plant life cycle form)。

如前所述,植物完成生活史的过程是植物与环境进行相互作用的过程,但植物生活史反映的是植物生长发育的全程问题,属于生态学功能研究范畴,因此,研究植物生活史型可从整体观上揭示生境条件的动态变化对植物生长发育全程的深刻影响。以往的生活史研究注重生活史对策,提出了著名的 K 对策和 r 对策以及 Grime 的三角模型生活史对策,他们的重要贡献是指出了生境条件可影响生活史格局而形成相应的生活史对策,即生活史对策的多样性,但共同的局限性是用静态的观点分析生活史对策,仅将一个物种对应于惟一的一种生活史对策,因而忽视了生境条件的动态变化和生活史的动态格局。根据我们提出的植物生活史型理论,同一植物种群的不同个体在同一时间、不同的生境条件下,可表现出不同的植物生活史型,而同一植物种群的不同个体在不同时间、同一生境条件下,也可表现出不同的植物生活史型。因此,植物生活史型既具有多样性特征,又具有动态性的特点。不难看出,我们提出的植物生活史型理论,不仅继承了传统的生活史对策理论,而且发展了传统的生活史对策理论。

2002 年,我和我指导的几位已毕业或在读博士研究生一起,在《生态学报》11 卷 1811~1818 页上正式发表了《植物生活史型的多样性及动态分析》一文。此文的作者之一赵则海博士当时正在以广泛分布于我国东北松嫩草原的豆科植物——乌拉尔甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) 种群为研究对象,从事其博士学位论文——“乌拉尔甘草生活史型特征及生态机理”的外业调查工作。赵则海博士在他的学位论文中,首先将乌拉尔甘草分布区内的生境类型划分为野生生境、半野生生境和人工栽培生境三个主要生境类型,然后对每一个生境类型中的乌拉尔甘草种群的生活史型特征进行了客观的分析,在此基础上揭示了乌拉尔甘草种群生活史型形成的生态机理并应用主成分分析法建立了植物生活史型的生态模型。赵则海博士的学位论文通过答辩后,我又同他一起对该论文进行了认真的修改和补充,进一步整理出此专著,现将此专著收录于我主编的《新世纪学术创新团队著作丛书》中,不足之处,殷盼指正。

祖元刚

2004 年 12 月于哈尔滨

前 言

甘草 (Licorice) 为我国传统中药, 商品甘草的原料大多为乌拉尔甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)。基于甘草广泛的用途, 对甘草的需求量不断上升, 同时在生产实践上对甘草的质量也提出了更高的要求。目前对甘草主要活性成分的提取、纯化以及药理研究比较多。尤其是近年来发现甘草对癌症以及 SARS 病毒具有抑制作用后, 世界各国都加强了对甘草的基础研究和应用研究。甘草生活史型理论研究有利于对人工种植甘草提供理论指导, 缓解甘草资源的供需矛盾, 提高甘草资源的利用效率和保护生态环境, 具有明显的基础理论和应用技术研究价值。目前我国人工栽培甘草多采用传统而粗糙的农田管理模式, 致使人工栽培的甘草根粗大、产量高, 但药效低, 使人工栽培甘草经济效益降低。由于甘草的基础研究薄弱而导致甘草应用与开发技术滞后, 从而加剧了甘草资源开发与资源保护的矛盾。

本书是在我的博士论文“乌拉尔甘草生活史型特征及生态机理”的基础上编著而成的。书稿的完成倾注了导师祖元刚教授大量的心血, 祖教授多年以来长期从事植物生态学研究, 1991 年开始关注植物生活史及其对策方面的进展, 通过多年潜心的研究发现植物生活史对策理论尚有许多不完美之处, 如植物的生活史对策理论没有阐明植物生活史的最终格局。为此, 祖元刚教授于 2001 年提出了植物生活史型的观点, 指导几位博士从事植物生活史型方面的研究。导师为我选择的材料是甘草, 它是一种克隆植物, 且具有较高的经济价值, 通过对分布在黑龙江省西部地区的乌拉尔甘草所处的典型生境划分, 分别对其空间分布、营养生长、生殖生长、光合生理、生物量分配、次生代谢等进行了详细研究, 在此基础上对其生活史型进行了划分, 并深入分析了其生活史型形成的生态机理, 现已取得了理想的预期结果, 这些结果对于甘草的开发和利用具有重要的指导意义。

植物生活史型理论一旦在生产实践中得到验证和广泛应用, 将对农业、林业和中草药等众多领域具有深远的影响。例如, 在生产实践中, 通过调节生态因子, 如水、肥等, 使植物的生活史型向具有开发价值方向转化。

由于本项研究是一个探索性的工作, 限于作者的水平, 本书存在缺点和疏漏在所难免, 对此我们加紧后续研究工作, 力求在今后的工作中丰富、完善和发展生活史型研究。同时, 恳请有识之士和学术同行提出建议和批评, 将对我们下一步的工作有所裨益。

赵则海

2004 年 11 月于哈尔滨

目 录

丛书序言

序言

前言

第 1 章 绪论	1
1.1 植物生活史研究概述	1
1.1.1 植物生活史概述	1
1.1.2 植物生活史的研究现状	3
1.2 植物生活史型的含义	5
1.2.1 植物生活史型的概念	5
1.2.2 植物生活史型研究进展	6
1.3 甘草研究概况	7
1.3.1 甘草生物学研究现状	7
1.3.2 甘草主要活性成分的研究现状	8
1.3.3 甘草栽培技术的研究现状	10
1.3.4 乌拉尔甘草生活史研究概况	10
第 2 章 自然概况与甘草类型的划分	11
2.1 自然概况	11
2.1.1 地理位置	11
2.1.2 气候特点	12
2.1.3 土壤情况	12
2.1.4 植被类型	12
2.2 乌拉尔甘草基本特征	12
2.2.1 乌拉尔甘草的分类特征	12
2.2.2 乌拉尔甘草的生物学特征	13
2.2.3 乌拉尔甘草的生态学特征	15
2.3 乌拉尔甘草类型的划分	15
2.3.1 乌拉尔甘草的样地概况	15
2.3.2 乌拉尔甘草类型的划分	18
2.3.3 甘草类型划分结果	20
2.4 本项研究的目的、内容和意义	20
2.4.1 研究目的	20

2.4.2 研究内容	21
2.4.3 研究意义	22
2.5 样地设置	23
第3章 甘草生境分析	24
3.1 引言	24
3.2 土壤采样与分析方法	24
3.3 样地的土壤剖面特征	25
3.4 不同样地土壤条件的深度变化	27
3.4.1 不同样地土壤含水量的比较	27
3.4.2 不同样地土壤结合水含量的比较	27
3.4.3 不同样地土壤 pH 的比较	28
3.4.4 不同样地土壤有机质含量的比较	29
3.5 讨论	30
第4章 甘草种群的空间分布特征	32
4.1 引言	32
4.2 研究方法	32
4.2.1 野外调查	32
4.2.2 计算方法	33
4.3 甘草地上分株的空间分布特征	35
4.3.1 野生甘草地上分株的空间分布特征	35
4.3.2 相邻两年野生甘草空间分布特征比较	38
4.3.3 野生甘草、半野生甘草空间分布的比较	42
4.3.4 不同类型甘草的种群密度比较	43
4.4 野生甘草地上分株分布密度的小波分析	44
4.4.1 野生甘草地上分株分布密度的小波分解	44
4.4.2 野生甘草地上分株分布密度的多尺度小波分析	47
4.5 讨论	50
第5章 甘草营养生长特征	51
5.1 引言	51
5.2 测定方法	51
5.3 甘草地上分株的形态结构特征	52
5.3.1 不同类型甘草分株地上茎的形态结构季节变化	52
5.3.2 不同类型甘草分株叶的形态特征与季节变化	52
5.4 甘草地下根系的形态结构特征	54
5.4.1 野生甘草与栽培甘草地下根系的形态	54

5.4.2 甘草主根直径与土壤深度的关系	55
5.4.3 不同类型甘草根茎特征	56
5.5 讨论	59
第6章 甘草生殖生长特征	62
6.1 引言	62
6.2 测定方法	62
6.3 不同类型甘草的无性生殖特征	62
6.3.1 根茎在无性生殖中的作用	62
6.3.2 根茎长度与芽数量的关系	63
6.3.3 根茎休眠芽萌发	64
6.4 不同类型甘草的有性生殖特征	65
6.4.1 果实成熟期甘草花序特征	65
6.4.2 甘草荚果着生位置比较	66
6.4.3 果实成熟期甘草结实率特征	67
6.4.4 不同类型野生甘草的生殖器官可塑性大小比较	69
6.5 讨论	69
第7章 不同类型甘草的光合生理特征	71
7.1 引言	71
7.2 材料与方法	71
7.2.1 实验材料	71
7.2.2 测定指标、方法及有关公式	72
7.3 测定样地环境因子	73
7.4 甘草光响应曲线特征	74
7.4.1 不同生长年限栽培甘草与野生甘草的光-光合特性	74
7.4.2 野生甘草不同层叶片光响应曲线比较	77
7.4.3 不同类型甘草表观量子效率比较	78
7.4.4 不同生长年限栽培甘草与野生甘草的水分利用效率比较	79
7.5 不同类型甘草光合作用与蒸腾作用的日变化	80
7.5.1 栽培甘草光合作用与蒸腾作用日变化特征	80
7.5.2 野生甘草光合作用与蒸腾作用日变化特征	83
7.5.3 半野生甘草光合作用与蒸腾作用日变化特征	84
7.6 不同类型甘草日同化量以及蒸腾效率的比较	85
7.6.1 不同类型甘草日同化量比较	85
7.6.2 不同类型甘草蒸腾效率的变化	85
7.7 讨论	86

第 8 章 甘草生物量分配特征	88
8.1 引言	88
8.2 材料与方法	88
8.3 不同类型甘草总生物量和根冠比	89
8.4 不同类型甘草地上分株生物量分配的季节变化	90
8.4.1 野生甘草地上分株生物量分配的季节变化	90
8.4.2 半野生甘草地上分株生物量分配的季节变化	91
8.4.3 栽培甘草地上分株生物量分配的季节变化	91
8.5 不同类型甘草生物量分配以及繁殖分配比率	91
8.5.1 不同类型甘草的生物量差异	91
8.5.2 不同类型甘草不同器官的生物量分配	92
8.5.3 不同类型甘草繁殖器官生物量占总生物量比率	92
8.6 讨论	94
第 9 章 甘草次生代谢物质分配	95
9.1 不同类型甘草的甘草酸含量	95
9.1.1 引言	95
9.1.2 甘草酸测定条件	95
9.1.3 甘草不同部位甘草酸含量比较	99
9.1.4 甘草地下主要器官中甘草酸含量的季节变化	104
9.1.5 不同土壤深度甘草主根甘草酸含量变化	106
9.1.6 人工管理对甘草主根甘草酸含量的影响	106
9.2 不同类型甘草的总黄酮含量	108
9.2.1 引言	108
9.2.2 甘草总黄酮测定条件	108
9.2.3 不同部位甘草总黄酮含量比较	112
9.2.4 甘草不同部位总黄酮含量季节变化	114
9.2.5 不同土壤深度甘草主根总黄酮含量变化	117
9.3 讨论	117
9.3.1 不同类型甘草的甘草酸含量特征	117
9.3.2 不同类型甘草总黄酮含量特征	118
9.3.3 不同类型甘草次生代谢产物分配的生态意义	120
第 10 章 甘草生活史特征	121
10.1 引言	121
10.2 栽培甘草生活史形成过程	122
10.2.1 一年生栽培甘草的营养生长——甘草生活史的起始阶段	122

10.2.2 二年生栽培甘草的无性生殖——甘草生活史的发展阶段	123
10.2.3 三年生栽培甘草的有性生殖——甘草生活史的基本完成阶段	123
10.2.4 甘草生活史发育阶段的划分	123
10.3 野生甘草生活史特征	124
10.3.1 野生甘草的营养生长阶段 (I)	124
10.3.2 野生甘草的无性生殖阶段 (II)	124
10.3.3 野生甘草的有性生殖阶段 (III)	126
10.3.4 野生甘草生活史进程各阶段的关系	126
10.4 半野生甘草生活史的特殊性	127
10.5 讨论	127
第 11 章 甘草生活史型的划分	129
11.1 引言	129
11.2 甘草生活史型划分依据的讨论	130
11.2.1 生活史对策划分	130
11.2.2 生境类型分类	131
11.2.3 生活史型划分形态性状参数分类	131
11.2.4 植物生活史型特征	132
11.3 甘草生活史型的定性划分	133
11.4 甘草生活史型的定量划分	135
11.4.1 甘草生活史性状参数的分析	135
11.4.2 甘草营养生长参数分析	137
11.4.3 甘草无性生殖参数分析	139
11.4.4 甘草有性生殖参数分析	141
11.4.5 甘草生活史型的定量划分	143
11.5 讨论	147
第 12 章 甘草生活史型形成的生态机理	148
12.1 引言	148
12.2 不同类型甘草生活史型形成机制	148
12.2.1 克隆植物生活史型形成的生态学机理	148
12.2.2 克隆植物生活史型相互转化的复杂性	151
12.2.3 不同类型甘草的生活史型形成过程	152
12.2.4 甘草生活史型的相互转化	154
12.3 生活史型划分、生活史型相互转化研究的意义	154
参考文献	156

第 1 章

绪 论

1.1 植物生活史研究概述

1.1.1 植物生活史概述

1. 植物生活史的概念

植物生活史 (life history) 又称植物生活周期 (life cycle), 是指生物从出生到死亡所经历的全部过程 (李博 2000), 即是指植物在一生中所经历的以细胞分裂、细胞增殖、细胞分化为特征, 最终产生与亲代基本相同的子代的生殖、生长和发育的循环过程。一个典型的植物生活史应包括植物的营养生长和生殖生长两个基本阶段, 其中生殖生长包括有性生殖和无性生殖。每种生物的生长、分化与生殖格局都各不相同, 有的一生中仅繁殖一次, 有的一生中可繁殖多次。植物的生活史主要受其遗传物质决定, 一般是不能改变的, 但易受外界条件的影响。在一定范围内某些性状具有可塑性 (如植物的种子数量、种子大小、生长高低都可改变), 但其生活史格局保持相对稳定。

2. 植物的营养生长

生活史受环境条件的影响, 在一定的范围内某些性状具有可塑性 (如植物的种子数量、种子大小、生长高低都可改变), 但其生活史格局保持稳定 (李博 2000)。植物生活史是由许多要素构成的, 构成生活史要素的基本格局是由遗传物质所决定, 一般是不能改变的; 但由于植物个体生存环境的异质性、镶嵌性等原因, 遗传上完全相同个体其生活史方式可能会完全不同, 植物比所有发现的其他生命的生活史的变异程度更大 (Silvertown *et al.* 1997)。生活史的可塑性不仅表现在生活史的生殖特征上, 同时也体现在生物体的形态结构差异上, 而且形态结构的变异是植物营养生长特征的突出表现。

植物的营养生长特征是它与环境 (生物与非生物) 长期相互作用的适应, 这种相互作用 (如竞争、邻体干扰) 的过程是通过植株上构件的差异以及动态变化表现出来的。营养生长贯穿植物生活史过程的始终 (包括生殖生长过程), 在形态结构方面主要表现为构件的长度、分枝以及植株的数量、高度和叶面积等方面的差异。关于植物形态可塑性与环境条件的关系已有过一些研究, 其中包括温

度、光照、放牧强度以及相邻植物的影响（杨持等 1998，马万里等 1998，朱志红等 1994，Turkington *et al.* 1979）。

3. 植物的生殖生长

植物种群的更新、个体生活史的完成依赖于植物的生殖过程。生殖既是生物体的三大基本功能之一，也是生活史过程中关键的环节之一。所谓生殖是指有机体生产出与自己相似后代的现象。生殖包括营养生殖、孢子生殖和有性生殖。生物生殖方式的生态学意义是：①在现存环境条件下的扩展性；②对多变环境的适应性；③生殖速度；④生殖潜力；⑤在自然选择压力下的进化速度。比较而言，无性生殖不经过复杂的有性过程和胚胎发育阶段，它的子代是来自同一基因型的亲体，因而在扩展性、生殖速度与生殖潜力上比有性生殖更具优势（李博 2000）。

随着对生殖行为认识的不断深入，人们逐渐把它提高到适应对策的高度来进行研究。植物的生殖对策是指植物在其生活史过程中，通过最佳的资源分配格局，以其特有的生殖属性去适应环境，提高植物适合度的自组织过程。其适应的对象是生存环境，最终目标是物种的持续生存和繁衍（何维明等 1997）。1970 年，Harper 等提出高等植物生殖防御对策的概念，Racine 等于 1974 年首次提出营养生殖对策和有性生殖对策的概念。把植物种群的生殖对策提高到种群适应对策的高度来分析，这是与种群变动和稳定性有关的种群理论问题（江洪 1992）。

植物的生殖类型包括有性生殖和无性生殖两大类型。有些植物类群仅以其中一种方式进行生殖，而有的植物类群兼以两种方式生殖。有性生殖和无性生殖各有利弊，并随生境、演替阶段等发生变化。前者对不同环境的适应能力方面存在优越性，它可使后代个体具有较高的遗传多样性，从而保证种群中至少有一些个体能够逃避自然选择的蹂躏；而在胁迫的环境中，后者在选择上有优势，因为在强烈竞争状况下，无性系分株比种子形成的幼苗更易存活，所以许多低级群落和较为恶劣的生活环境，如稀树草原、草地、极地或高山植被，主要通过克隆生长生殖（江洪 1992）。

4. 无性系与克隆生殖

干旱环境是地球上比较普遍的生态系统，干旱植物为了适应这种特殊的环境，必须有其相应的生长格局和生殖对策。干旱植物有的以有性生殖为主，如部分木本植物和部分草本植物；而有的以无性生殖为主，如禾本科、莎草科、豆科以及部分木本植物等。进行无性生殖的植物称为无性系植物，或克隆植物（clone plant）。无性系（clone）是当前植物种群生态研究的热点之一，尤其是克隆生长的生物学意义，最近已引起许多种群生物学家的极大兴趣（Jackson

1985, Harper 1986, Schmid *et al.* 1987)。Silvertown 将具有潜在独立生存能力的形态学单元称为无性系分株 (ramets), 如禾本科植物的分蘖或竹类植物地下根茎生殖等, 产生于同一亲本的营养生殖的子代或无性系分株构成一个无性系 (Silvertown 1987)。虽然它们也附着于亲本基株上, 但它们通常具有生理独立性, 同时也完全可以脱离母体而独立存活 (White 1979)。一株植物, 无论大小以及怎样划分为无性系分株, 只要起源于种子, 就称为基元 (genet) 或称基株, 因为整个植株的所有部分有着完全相同的遗传基因组合, 也可能是从另一植物体上 (无性系) 分割下来的无性系分株长成的, 当它产生子代后, 相对于子代它也可称为基株。当一个单独分蘖或分枝作为一个构件结构单位, 当具有它们自己的根系后, 成为有效的营养生殖单元, 即称它们为无性系分株或无性系个体。产生于同一基株的无性系分株的集合称为分株群 (ramets group) (何池全等 1999, 杨允菲等 1995)。克隆生殖 (clonal reproduction), 也称无性生殖或营养生殖 (vegetative propagation), 是指无性系植物在基株上形成的块茎、鳞茎、珠芽、地面葡萄茎和地下根茎等, 除种子以外的生殖构件 (propagative module) 产生新的无性系分株 (ramets), 拓展其无性系的过程。

1.1.2 植物生活史的研究现状

生活史对策是种群生态学中 3 个关键性理论之一 (周纪伦等 1992), 生活史对策研究主要集中于生活史与种群水平的各种现象如生殖、休眠等特征的关系研究, 是目前生态学研究具有发展潜力的领域之一 (Sterns 1992, Lubchenco *et al.* 1991)。Cole 在 1954 年提出生活史对策思想是对生殖对策研究的重大进步。生殖对策研究主要从生殖分配和生殖投资的质变、量变对策高度探讨不同年龄阶段的最佳生殖分配格局, 以及生殖、生长和维持之间的协同进化关系 (苏智先 1988), 但对植物种群的进化及其不同对策的产生机理研究显得力不从心, 因此生活史对策研究引起了生态学研究人员的注意。

生活史的特征构成有机体的生活史对策。生活史中各种生理权衡与生境之间的协变关系, 主要表现为植物的形态学、生理学等特征对特定生境的适应机制 (Sterns 1992, Jain 1979)。对于不同生境条件下种群的数量变化的适应性问题, 是生活史研究的另一个重要的研究内容, 主要考察植物种群的数量参数的进化意义 (Charlesworth 1994, Charnov 1993)。MacArthur (1967) 发展了以上各个理论, 提出了 r - K 选择的自然选择理论, 从而推动了生活史对策研究从定性描述走向定量分析的新阶段 (李博 2000, 孙儒泳 1997)。MacArthur 和 E O Wilson 从物种适应性出发, 进一步把 r -选择的物种称为 r -策略者, K -选择的物种称为 K -策略者, 认为物种总是面临两个相互对立的进化途径, 各自只能择其一才能在竞争中生存下来 (MacArthur *et al.* 1967, 班勇 1995)。Harper 和 Ogden

(1970) 首先将生活史对策研究开始应用于植物学研究领域。美国生态学家 Pianka (1970) 将 r -选择和 K -选择理论推广到一切有机体, 并将两种选择的特征进行了总结。此后有关植物生活史对策的研究着重运用 r - K 对策理论解释种群分布和数量动态特点 (Law 1981, Abrahamson *et al.* 1973, Hickman 1977)。该理论将一个物种对应惟一的一种生活史对策具有一定的局限性, 因为在同一地区, 同一生态条件下存在许多不同的对策类型 (Crawley 1986)。大多数物种是以一个、几个或大部分特征居于这两个类型之间, 因而这两个选择类型被看作是连续变化的两个极端更为恰当 (李博 2000)。另外, 同一物种分布在不同生态梯度上也可以形成一种 r - K 连续性特征, 例如, 云杉在低海拔属于偏 r -选择, 中海拔为 K -选择, 中高海拔为偏 K -选择, 高海拔为 r -选择 (江洪 1992)。因此仅仅以两种生活史对策来解释生活史式样的多样性存在局限性。J P Grime 提出的生活史对策三角模型对生活史对策研究作了有益的扩充 (图 1.1)。

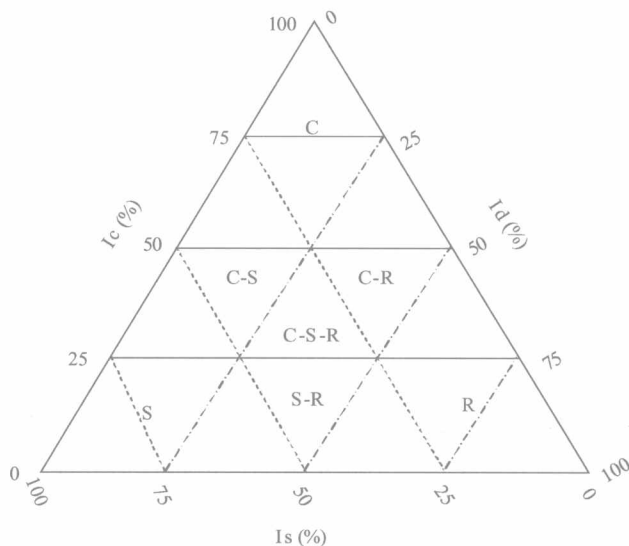


图 1.1 植物竞争、胁迫和扰动之间的动态平衡以及主对策定位模型描述 (引自 Grime 1977)

Ic 竞争对策 relative importance of competition (——); Is 胁迫对策 relative importance of stress (-----); Id 扰动对策 relative importance of disturbance (— · — · —)

Fig. 1.1 Model describing the various equilibria between competition, stress, and disturbance in vegetation and the location of primary and secondary strategies

该模型提出了 3 种生活史对策类型: 即对应于资源丰富的临时生境的干扰型 (R), 其选择适应等同于 r -选择的物种; 在资源丰富的可预测生境中的竞争型

(C) 以及在资源胁迫生境中的胁迫忍耐型 (S) (Grime 1977, Grime 1979)。其中, 3 种生活史对策分别与 3 种可能的资源分配方式相一致, 即 R 对策主要将资源分配给生殖, C 对策主要分配给生长, S 对策主要分配给维持。竞争的、干扰的和胁迫忍耐的种群分别占据三角形的三个角, 具有居间生活史式样的植物占据三角形的中心区, 即把 r -K 生活史对策的二分法发展到了 C-S-R 生活史对策的三分法。

Grime 的三角模型的最大贡献是重视了胁迫环境中的植物生活史特征, 并提出了胁迫型生活史对策, 认为生境的胁迫与干扰是决定植物生活史对策的特征。Grime 发展了生活史对策理论, 试图将之与环境因子联系起来, 并运用该理论对植被的功能以及种群动态等特征进行了研究 (Grime 1982, Veohoeven 1992, Kawono 1985), 但解释物种表现出的具有生活史对策混合特征的过渡类型方面仍然存在一些不足 (孙儒泳 1997)。事实上, 同种植物在不同的时间和空间里, 或不同种植物在相同的时间和空间里, 由于生态异质性, 即生态幅差异的存在, 在有性生殖、无性生殖和营养生长三个基本阶段, 往往表现出不同的植物生活史对策。

1.2 植物生活史型的含义

当同种植物生长在不同的环境里, 由于长期受到不同环境条件的影响, 在植物的生态适应过程中, 就发生了不同个体群之间的变异和分化, 形成了一些在生态学上互有差异的、异地性的个体群, 它们具有稳定的形态、生理和生态特征并且这些变异在遗传性上被固定下来, 这样就由一个物种分化成为不同的个体群 (云南大学生物系 1980)。这些不同的个体群对不同环境条件趋异适应的结果, 也就是该种植物的生活史特征的差异产生的前提, 即生活史特征产生了分化, 形成了该物种的植物生活史型 (plant life cycle form or plant life history form) 差异。

1.2.1 植物生活史型的概念

植物生活史是植物适应所处的特定生境并形成一定的生态幅而得以完成的。植物在自身的生态幅内适应生境的程度为适合度, 定义为遗传物质在植物进化过程中传递能力的尺度, 表现为植物的生殖能力和存活能力对植物生存和繁衍后代所作的贡献大小 (孙儒泳 1997)。目前还没有一个明确的植物生活史型概念, 从人们对植物的繁殖对策到生活史对策的认识的逐步深化, 对植物生活史型理论的研究应当成为今后的重要发展领域。在不同的时间和空间里, 由于生态异质性的存在, 植物的适合度是不同的, 故植物生活史的类型, 即植物生活史型 (plant life cycle form) 也是多样的, 且表现出连续的动态变化和谱特征 (祖元刚等