



華夏英才基金學術文庫

董 鳴 等 編著

克隆植物生态学



科学出版社



华夏英才基金学术文库

克隆植物生态学

董 鸣 等 编著

基金资助

国家杰出青年科学基金项目 (39825106)

国家自然科学基金重点项目 (30330130)

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

克隆性是生物在自然条件下自发地产生与亲代遗传结构相同的新个体的生物学过程,即生物自发的自我克隆过程。克隆植物是指具有克隆性的植物,它们广泛存在于植物界和各类生态系统中,并且在许多生态系统中居优势地位。以植物克隆性的生态学后果和进化意义为主要内容的克隆植物生态学研究,是20世纪80年代与90年代之交在欧美兴起的新的生态学研究领域。本书基于克隆植物生态学最新的研究成果,对克隆植物生态学研究的理论框架和主要成就进行尽可能系统的介绍。

本书可供从事生态学及其相关领域研究或教学的研究人员、教师、研究生和本科生参考。

图书在版编目(CIP)数据

克隆植物生态学/董鸣等编著. —北京:科学出版社,2011

(华夏英才基金学术文库)

ISBN 978-7-03-030944-0

I. ①克 II. ①董… III. ①克隆-植物生态学 IV. ①Q943.2

中国版本图书馆CIP数据核字(2011)第078125号

责任编辑:莫结胜 刘 晶 李 悦 / 责任校对:刘小梅

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:陈 敬

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

*

2011年5月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2011年5月第一次印刷 印张:13 1/4

印数:1—1 500 字数:255 000

定价:60.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《克隆植物生态学》编写委员会

主 编：董 鸣

副主编：于飞海

编 委：陈玉福 宋明华 刘 建 陈劲松

李钧敏 刘凤红

前 言

自然条件下，不通过有性过程，植物自发地拷贝自己，形成克隆。克隆是遗传学个体，包含遗传结构相同的形态学个体。克隆生长过程会产生一群遗传结构相同的形态学个体。在一定时间内，这些形态学个体在形体上可相互连接，在生理上可相对独立，形成植物网络。因此，克隆（或基株）既是个体，又是群体，是一个客观的组织层次。已有的研究表明，克隆植物具有许多异乎寻常的特征，如克隆整合、克隆储存和克隆扩展等。它们是克隆植物的突现特征，借此区别于非克隆植物。

克隆性在植物界广泛存在，包括许多类群所拥有的克隆生长和一些类群所拥有的克隆生殖。克隆植物是众多生态系统的重要组成成分，并在许多生态系统中居优势地位。因此，研究以植物克隆生长为主要形式的植物克隆性的生态后果和进化意义，无论对全面理解植物的适应性，还是对全面理解群落和生态系统的特征，都是必不可少的。

植物克隆性状是重要的植物功能性状，它们中的许多既是响应功能性状，也是效应功能性状。作为响应功能性状，克隆性状将对相应环境因子发生响应，体现出克隆植物对环境的适应性，影响克隆植物的适合度；作为效应功能性状，克隆性状将对其所构成的生物群落和生态系统产生效应，影响生物群落的组成、结构和动态，以及生态系统的结构和功能。例如，植物克隆能有效地分摊基株（或克隆、基因型）的死亡风险，使其寿命可逾万年；植物克隆可在空间上移动，选择性地放置新个体，获取非均匀散布的必需资源，表现出觅食行为，这与动物的觅食行为在方式不同但在本质一样；植物克隆具有很强的扩展和占领能力，可独占上公顷的地面，呈现独树成林、独草成原的景象；植物克隆可有效地利用时空异质性的环境和资源，克服局域环境胁迫和扰动；植物克隆影响生物群落的种类组成和功能型组成，以及群落的时空结构和演替轨迹与速率；植物克隆影响生态系统的碳、氮等物质循环和能流，进而影响生态系统的生产力和服务功能。

下列各位与我一道完成了各章的撰写，他们是于飞海（第三章）、陈劲松（第四章）、宋明华（第五章）、李钧敏和刘凤红（第六章）、刘建（第七章）、陈玉福（第八章），于飞海同我一道完成了全书的统稿。

以植物克隆性的生态学后果和进化意义为主要内容的克隆植物生态学研究，是在 20 世纪 80 年代与 90 年代之交兴起于欧美的新的生态学研究领域。本书基于克隆植物生态学最新研究成果，并结合作者在该领域近 20 年里的研究成果，

对克隆植物生态学的理论框架和主要成就进行尽可能系统的介绍，希望能起到“抛砖引玉”的作用。

全书包括 8 个主要章节：绪论、克隆植物、克隆植物克隆生态学、克隆植物种群生态学、克隆植物群落生态学、克隆植物分子生态学、植物克隆性与植物入侵、克隆植物与生态修复。

真诚的谢意给予与我们合作开展克隆植物生态学的老师们和同事们！他们是：Marinus Werger 教授（荷兰 Universiteit Utrecht）、钟章成教授（西南大学）、Hans de Kroon 教授（荷兰 Radboud University Nijmegen）、Heinjo During 教授（荷兰 Universiteit Utrecht）、Hans Cornelissen 教授（荷兰 Vrije Universiteit Amsterdam）、葛颂研究员（中国科学院植物研究所）、何维明研究员（中国科学院植物研究所）、黄振英研究员（中国科学院植物研究所）、李镇清研究员（中国科学院植物研究所）、王正文副研究员（中国科学院沈阳应用生态研究所）、蒋高明研究员（中国科学院植物研究所）、魏伟副研究员（中国科学院植物研究所）、罗毅波研究员（中国科学院植物研究所）、缪世利首席生态学家（美国 South Florida Water Management District）、Peter Alpert 博士（美国 University of Massachusetts Amherst）、王仁卿教授（山东大学）、于丹教授（武汉大学）、安树青教授（南京大学）、熊利民研究员（新西兰 Gondwana 树木年轮实验室）、赖有玲高级实验师（中国科学院植物研究所）、李睿教授（浙江大学）、张淑敏高级工程师（中国科学院植物研究所）、邢雪荣处长（中国科学院生命科学与生物技术局）、王其兵副研究员（中国科学院植物研究所）、罗学刚教授（西南科技大学）、张称意教授（中国气象局）、梁士楚教授（广西师范大学）、廖明隽博士（旅居美国）、刘海东博士（中国环境科学研究院）、何正盛博士（九江学院）、刘文胜博士（西南林业大学）、初玉高级工程师（中国科学院植物研究所）、叶学华博士（中国科学院植物研究所）、杜娟博士（中国科学院生态环境研究中心）、肖宜安教授（井冈山大学）和阿拉腾宝先生（内蒙古鄂尔多斯市林业局）。

感谢科学出版社的莫结胜编辑和李悦编辑为此书出版所作出的贡献！

感谢华夏英才基金提供出版经费！

董鸣

2010 年 7 月 4 日

北京香山

目 录

前言

第一章 绪论	1
第二章 克隆植物	5
2.1 构件性和克隆性	5
2.2 克隆生长和克隆植物	7
2.3 克隆植物的生活史	8
2.4 克隆植物生境的异质性	9
2.4.1 尺度	10
2.4.2 对比度	12
2.4.3 不同资源间的空间协变性	14
2.4.4 可预测性	15
2.5 克隆植物的特点	15
2.5.1 克隆结构和构型	15
2.5.2 分株间物资传输	19
2.5.3 克隆扩展和可移动性	20
2.5.4 克隆植物的寿命和生物量	22
2.6 克隆植物的类型和分布	23
2.6.1 克隆植物的类型	23
2.6.2 克隆植物的分布	26
2.7 克隆植物的重要性	26
第三章 克隆植物克隆生态学	28
3.1 基株拓展能力	28
3.2 基株风险分摊	32
3.2.1 分株死亡概率的完全或部分独立性	32
3.2.2 克隆器官对资源的储藏	33
3.2.3 分株行为/表型的差异	34
3.3 克隆整合	35
3.3.1 克隆整合格局	35
3.3.2 克隆整合作用的模型研究	38
3.3.3 克隆整合作用的实验研究	40
3.4 觅食行为	51

3.4.1	实现方式和多样性	52
3.4.2	局限与适应	54
3.5	克隆分工	56
3.5.1	实现克隆分工的条件	57
3.5.2	单一资源异质性环境中分株的“趋富特化”	58
3.5.3	资源交互斑块性环境中的克隆分工	60
3.5.4	资源贫瘠环境中的克隆分工	63
3.6	等级表型选择	64
3.6.1	自然选择和表型选择	64
3.6.2	克隆植物的等级结构和基株适合度分析	65
3.6.3	各结构等级上的表型-环境相互作用	66
3.6.4	各等级结构水平间的相互作用	66
3.7	克隆性与有性繁殖	66
3.7.1	克隆生长/有性繁殖的进化权衡	67
3.7.2	克隆生长对植物交配的影响	68
3.8	克隆生活史的适应进化	71
3.8.1	克隆生活史性状与基株适合度	71
3.8.2	克隆生活史性状的克隆多样性	71
3.8.3	克隆生活史性状进化潜势分析	73
3.9	克隆分株间相互作用	75
第四章	克隆植物种群生态学	79
4.1	克隆植物种群的结构	79
4.1.1	个体	79
4.1.2	空间结构	80
4.1.3	年龄结构	81
4.1.4	遗传结构	84
4.2	种群统计学分析	85
4.3	克隆植物种群的调节	88
4.4	克隆间相互作用	89
4.4.1	克隆间竞争	89
4.4.2	克隆间互惠	90
4.5	克隆植物与其他物种的关系	90
4.5.1	克隆植物的防御	90
4.5.2	克隆植物与传粉昆虫	92
第五章	克隆植物群落生态学	94
5.1	种间关系	94

5.1.1 克隆植物与克隆植物	94
5.1.2 克隆植物与非克隆植物	96
5.2 克隆植物对群落组织的影响	97
5.2.1 密集型克隆植物	98
5.2.2 游击型克隆植物	98
5.3 克隆植物在群落演替中的地位和作用	99
5.4 克隆植物对群落生物多样性的影响	104
5.5 克隆植物对资源利用的影响	116
第六章 克隆植物分子生态学	123
6.1 克隆植物的分子鉴定	123
6.2 克隆植物的遗传多样性和克隆多样性	125
6.2.1 克隆植物的遗传多样性	126
6.2.2 克隆植物的克隆多样性	126
6.3 克隆植物的遗传多样性和克隆多样性的影响因素	127
6.3.1 繁殖方式	127
6.3.2 奠基者效应	129
6.3.3 环境的空间异质性	129
6.3.4 干扰	130
6.3.5 体细胞突变	131
6.3.6 基因流	131
6.4 克隆植物种群的遗传结构	132
6.4.1 克隆植物种群的空间遗传结构	132
6.4.2 影响克隆植物空间遗传结构的因素	133
第七章 植物克隆性与植物入侵	138
7.1 入侵植物中克隆植物的丰度	138
7.2 克隆性对植物入侵性的贡献	142
7.3 克隆性对群落可入侵性的贡献	145
第八章 克隆植物与生态修复	147
8.1 克隆生长及其在生态恢复中的意义	147
8.2 克隆植物对毛乌素沙地风蚀沙化斑块的固定作用	148
8.3 克隆植物沙鞭在沙地生态恢复中的作用	149
8.4 克隆植物在沙地生态恢复中的作用	151
术语表	153
参考文献	163
索引	198

第一章 绪 论

克隆性 (clonality) 是生物在自然条件下自发地产生与亲代遗传结构相同的新个体的生物学过程 (能力), 简言之, 是生物自发地自己克隆自己的过程 (de Kroon and van Groenendael, 1997; Stuefer *et al.*, 2002; 董鸣和于飞海, 2007)。植物的克隆性表现为克隆生长 (clonal growth) (钟章成等, 1991; de Kroon and van Groenendael, 1997; 科学出版社名词室, 1997; Stuefer *et al.*, 2002; 董鸣和于飞海, 2007) 和克隆生殖 (clonal reproduction) 两大类 (董鸣和于飞海, 2007)。具有克隆性的植物是克隆植物 (clonal plants), 不具有克隆性的植物称为非克隆植物 (non-clonal plant 或 aclonal plant)。较之于克隆生殖, 克隆生长无论在植物界还是在生态系统中都更普遍地存在, 所以, 长期以来, 克隆植物生态学研究主要以具有克隆生长习性的植物为主要研究对象。有性过程导致产生与亲代遗传结构不同的后代, 长期以来持续受到生命科学研究关注。与其相反, 克隆性却一直没有受到应有的重视。人类在 20 世纪初就对植物克隆生长有了较全面的认识, 包括形态、结构、发育和遗传等方面。但以植物克隆生长的生态学后果 (ecological consequence) 和进化意义 (evolutionary significance) 为主要内容的克隆植物生态学研究, 却是在 20 世纪 80 年代与 90 年代之交在欧美兴起的新的生态学研究领域。之前, 人类建立生物学和生态学理论所依赖的科学研究很少涉及克隆性这一普遍存在的生物学过程。迄今, 人类已逐渐认识到, 克隆性赋予克隆植物以特殊的克隆生活史性状 (clonal life-history traits) 或克隆性状 (clonal traits)。克隆性既广泛分布在植物界, 也普遍存在于各类生态系统中, 并且克隆植物在许多生态系统中居优势地位。这些事实使得生态学家有理由假设: 克隆性具有重要的适应意义, 对生态系统的组成、结构和功能具有重要贡献。

克隆植物生态学 (clonal plant ecology) 是关于克隆植物的生态学分支, 研究克隆植物与其环境相互作用的规律。克隆植物生态学在理论研究方面涉及个体水平、种群水平、群落水平和生态系统水平: 在个体水平上, 研究遗传学个体即基株 (genet) 或克隆 (clone) 的克隆生活史性状对资源和条件响应的规律; 在种群水平上, 研究基株种群和分株种群的统计学特征、克隆内和克隆间的相互作用、种群时空结构和动态; 在群落水平上, 研究克隆生活史性状对种间关系、生物多样性和群落结构与动态的影响; 在生态系统水平上, 研究克隆生活史性状对生态系统组成、结构与功能的贡献。克隆植物生态学在应用研究方面, 涉及生物

入侵、生物多样性保护和生态修复与重建；在生物入侵防治方面，主要涉及植物克隆性对植物入侵性（invasiveness）和群落可入侵性（invasibility）的贡献，并以此为基础对植物入侵进行预测和防控；在生物多样性保护方面，主要涉及植物克隆性对生物多样性形成和变化的影响；在生态修复和重建方面，主要涉及如何应用克隆植物修复或重建因沙漠化、石漠化、盐碱化等土地退化而受损或破坏的生态系统。

关于克隆植物的生态学研究是相对较年轻的生态学领域，兴起于欧洲和美洲，尤其是英国、美国、荷兰和瑞典。在 20 世纪 70 年代，英国著名的生态学家 John L. Harper 教授及其研究组，较系统地阐述了对克隆植物的关注和传统生态学知识在解释克隆植物生态学现象时的局限性，睿智地提出了许多与植物克隆性相关的生态学和进化学问题，较集中地记载在他 1977 年出版的重要著作 *Population Biology of Plants* (Harper, 1977) 里。他是克隆植物生态学研究的启动者，为开启对克隆植物生态学的系统性研究作出了历史性贡献。他参加了美国基金会在美国耶鲁大学（1982 年 2 月 14 至 17 日）和英国皇家学会在伦敦（1985 年 6 月 27 至 28 日）举办的两次关于克隆生物和构件生物的研讨会，在基于会议所发表的著作 *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (Jackson *et al.*, 1985) 和 *The Growth and Form of Modular Organisms* (Harper *et al.*, 1986) 里，记录了他对克隆植物生态学的科学思考，为克隆植物生态学的发展奠定了理论基础。

克隆植物生态学的系统性研究，若以“克隆植物（系列）研讨会”（Clonal Plant Workshop）的开办为标志，则始于 20 世纪 80 年代与 90 年代之交，即 1988 年在荷兰 Schin-op-Geul 举行的首届研讨会。1990 年出版了基于该次研讨会的著作 *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*，由当时在荷兰 Nijmegen 大学的 Jan van Groenendael 博士和 Utrecht 大学的 Hans de Kroon 博士主编。之后，“克隆植物生态学（系列）研讨会”每两年或三年举办一次，迄今已举办了 9 次，第 10 届研讨会将于 2012 年在北京举行。表 1-1 列出了迄今已举行的历次研讨会的情况。与此相伴，1998 年国际生态学协会（INTERCOL）在意大利佛罗伦萨主办了一次“克隆植物种群生态学研讨会”。2005 年 6 月，中国植物学会植物生态学专业委员会和美国生态学会亚洲分会在中国桂林的广西师范大学主办了首届“全国克隆植物生态学研讨会”，主题为“植物克隆性的生态学意义”。论文集含 19 篇文章，发表在《植物生态学报》上（董鸣等，2007）。2005 年 7 月，国际植物学会在奥地利维也纳举行了“克隆植物生态学研讨会”，主题为“克隆生长对策”（Clonal growth strategies）。2006 年 8 月，美国生态学会（ESA）在其第 91 次年会（孟菲斯）上，举办了“克隆植物研讨会”，主题为“植物克隆生长-生态学意义”（Plant clonal growth-ecological implications）。

表 1-1 国际克隆植物生态学研讨会简史表

届次	时间	地点	主题	会刊	组织者
1	1988年9月14 至19日	Schlin-op-Geul, the Netherlands	Clonal growth in plants: regulation and function	van Groenendael and de Kroon, 1990	Jan van Groenendael, Han de Kroon
2	1990年9月10 至14日	Abisko, Sweden	Clonal plants and environmental change	Callaghan <i>et al.</i> , 1992	Terry V. Callaghan, Brita M. Svensson, Ingibjörg S. Jónsdóttir, Bengt Å. Carlsson
3	1992年9月	Dvorská bouda, Krkonoše Mountains, Czechoslovakia	Plant clonality: biology and diversity	Soukupova <i>et al.</i> , 1994	Lenka Soukupová, Leoš Klímaš, Jan Jeník, Jan Štursa
4	1995年4月18 至22日	Visegrád, Hungary	The role of clonality in plant communities	Oborny and Podani, 1995	B. Oborny, J. Podani
5	1997年9月9 至14日	Bangor, UK	Clonal plants and environmental heterogeneity-space, time and scale	Marshall <i>et al.</i> , 1999	Christopher Marshall, Elizabeth A. C. Price
6	2000年8月20 至25日	Obergurgl, Austria	Ecology and evolutionary biology of clonal plants	Stuefer <i>et al.</i> , 2002	Josef F. Stuefer, Brigitta Erschbamer, Heidrun Huber, Jun-ichirou Suzuki
7	2003年8月1 至5日	Kuusamo, Finland	Reproductive strategies, biotic interactions and metapopulation dynamics	Tolvanen <i>et al.</i> , 2004	Anne Tolvanen, Pirkko Siikamäki, Pia Mutikainen
8	2006年6月27 至30日	Pärnu, Estonia	Generality, specificity and diversity of clonal growth	Sammul <i>et al.</i> , 2008	Tiiu Kull, Marek Sammul, Kadri Tali
9	2009年7月1 至4日	Leuven, Belgium	Clonal plants: beyond the patterns-ecological and evolutionary dynamics of asexual reproduction	Honnay and Jacquemyn, 2010	Olivier Honnay, Hans Jacquemyn

2007 年 10 月和 2009 年 9 月，中国植物学会植物生态学专业委员会分别在烟台鲁东大学和吉安井冈山大学举办了第二届和第三届“全国克隆植物生态学研讨会”，主题均为“克隆性与异质性、克隆植物种群动态、克隆性与生态系统功能”。

经过近 30 年来的系统发展，克隆植物生态学研究广泛涉及分子生态学、生理生态学、个体/克隆生态学、进化生态学、适应生态学、行为生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学和恢复生态学，切入全球变化、生物多样性丧失、土地退化、生物入侵等当今全球共同关注的资源与环境问题。随着克隆植物生态学研究领域的不断拓宽、内涵不断扩大，一大批论文、论文集和著作相继发表并出版，其逐渐形成独特的研究途径和理论框架。尽管如此，到本书脱稿为止，学界尚无系统介绍克隆植物生态学科学理论体系的著作，这也是本书的动机和目的之所在。

第二章 克隆植物

2.1 构件性和克隆性

生物的类型划分可根据不同的标准进行。自然界的多细胞生物，不仅可以划分为动物、植物和微生物，或者划分为动物、植物、微生物和菌物（裘维蕃，1998），而且还可以划分为构件生物（modular organisms）和单体生物（unitary organisms）（Jerling，1985）。后一种划分的标准是生物体的生长方式。生物体的生长方式可根据是否重复形成其构件单位来划分。构件生长（modular growth）是通过重复形成相似的构建单位而实现的有机体的生长。单体生长（unitary growth）是通过有限发育途径而实现的有机体的生长（de Kroon and van Groenendael，1997）。根据这种划分，构件生物包括几乎所有的植物和一些“固着”和“底栖”的动物，如水螅、珊瑚等；单体生物的典型代表是节肢动物和脊椎动物。高等植物普遍具有构件生长，是典型的构件生物。从植物可重复的单位来看，可以有芽构件、叶构件、根构件和枝构件，甚至花构件、果构件等。这些可重复的构件单位在一定的时空上按一定的规则集合，构成了植物体。植物构件在体积和质量上的增长是有限的，但在数量上的增加几乎是无限的。因此，植物的生长更多地由构件数量的增加所决定。在许多生物中，个体由组织和（或）器官层次的基本单位（构件）构成，并且其生长主要通过基本单位（构件）数量的增加来实现，个体所具有的这种性质称为构件性（modularity）。构件性的根本原因是生物的开放发育模式，它使得某一分生组织在分化形成不同器官（构件）的同时，还在植物体的多处不同部位上形成了新的分生组织。由于绝大多数植物（包括菌物）都有构件生长，而绝大多数动物具有单体生长，所以是否具有构件性，是植物和动物，尤其是高等植物和高等动物的重要区别。

构件生物中，有许多能够在自然状态下自发地产生遗传结构相同的、新的个体，从而具有克隆性（clonality）。实际上，当构件有能力在自然条件下独立地生存、生长和繁殖时，构件就成为了个体。例如，当草莓某个匍匐茎的节上产生不定根时，这一段匍匐茎节及其上的叶和芽就获得了独立能力，即便匍匐茎断掉，它们也能完成生活史。从这个意义上来说，克隆性是构件性的一种特例。在植物界，克隆性体现在大量的、类型众多的营养繁殖习性中，这将是本章下一节的重点。克隆性概念内涵的重点在于，在自然状态下自发地形成的新个体在遗传上的同一性，而不拘于实现遗传同一性的过程和形式。因此，从概念上，克隆性

涵盖了所有能产生相同遗传结构的后代个体的生物学过程。就目前的认识水平，它不仅包括生物的营养繁殖，还包括无融合生殖或单性生殖 (apomixis, parthenogenesis)。在近期植物克隆性研究文献中 (Silander, 1985; de Kroon and van Groenendaal, 1997)，研究者注重了克隆性的遗传同一性的内涵，更多地用克隆生长 (clonal growth) 来描述营养繁殖过程，用克隆生殖 (clonal reproduction) 表述无融合生殖或单性生殖过程。此外，克隆性还包括无配子生殖 (agamospermy)，即通过产生无性生殖细胞 (孢子) 进行繁殖的过程 (Abrahamson, 1980)。无配子生殖方式在低等藻类植物、菌类植物和地衣植物，以及高等苔藓植物和蕨类植物中普遍存在 (Silander, 1985)。图 2-1 表明，克隆生长和克隆生殖在过程上是有区别的，但它们的克隆性在实质上是相同的。它们在过程上的差异，奠定了它们对环境反应的不同，从而具有不同的适应对策。

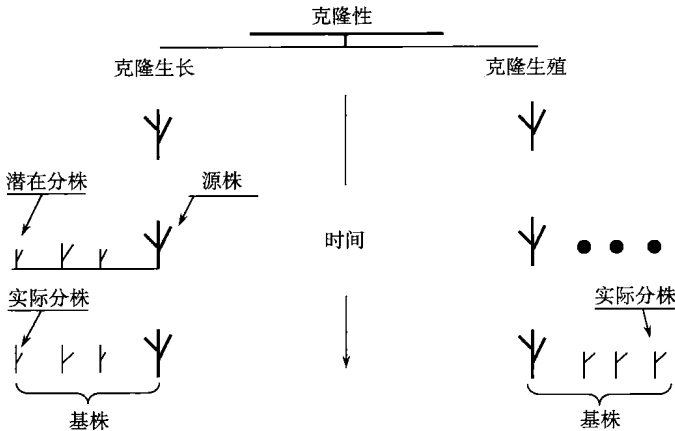


图 2-1 植物的克隆性

个体 (individual) 概念是生物学的基本概念之一。可以从遗传学和非遗传学方面来定义个体。传统的个体定义是非遗传学的，常常把形态 (形体) 上和 (或) 生理上独立的单位定义为或视为个体，如一棵树、一株草和一只猫等，由此构成了某种树的种群、某种草的种群和某种猫的种群。然而，个体的遗传学定义强调遗传结构上的同一性。依据定义，个体的概念就有了遗传学单位、形体 (形态) 单位或生理学单位内涵的区分。表 2-1 列出了三类个体概念的内涵。在个体的概念上，遗传学单位正不断地受到更多的重视，这在克隆植物的生物学研究中尤其突出。克隆植物的一个遗传学单位或遗传学个体，对应着一个以上，甚至成千上万的形体单位或形体个体。由于自然选择通过选择表现型来选择基因型，所以进化学单位是遗传学单位，而不是形体单位。由于很多植物是克隆植物，所以在植物种群生物学研究中，区分以遗传学个体为基本单位的种群和以形

体个体为基本单位的种群是十分基本和必要的。对自然种群的遗传学个体的区分曾经很难，甚至不可能，但 20 世纪 80 年代以来，用于此目的的分子生物学方法不断改进，难度已大为下降。区分两类个体概念的种群，是对植物种群生物学的挑战，对种群生物学理论提出了新的需求。

表 2-1 生物个体的概念

个体概念类型	遗传学单位	形体单位	例子
I	是	是	所有单体生物，许多非克隆构件生物
II	是	否	克隆生物
III	否	是	某些非克隆构件生物

2.2 克隆生长和克隆植物

克隆生长 (clonal growth) 是指在自然条件下通过营养生长产生具有潜在独立性的个体的过程 (Mogie and Hutchings, 1990; de Kroon and van Groenendael, 1997)，所产生的个体称为分株 (ramet)。在植物界，克隆生长是实现克隆性的主要方式之一，尤其是高等维管植物，克隆生长是实现其克隆性的最主要方式。同时，在一些低等藻类植物 (如蓝藻) 中，克隆生长也存在。从形态发生的角度来看，克隆生长过程是产生一个以上根系 (root system) 和 (或) 一个以上枝系 (shoot system) 的过程 (图2-2)。这一概念可方便地用于对高等植物克隆生长的判定。

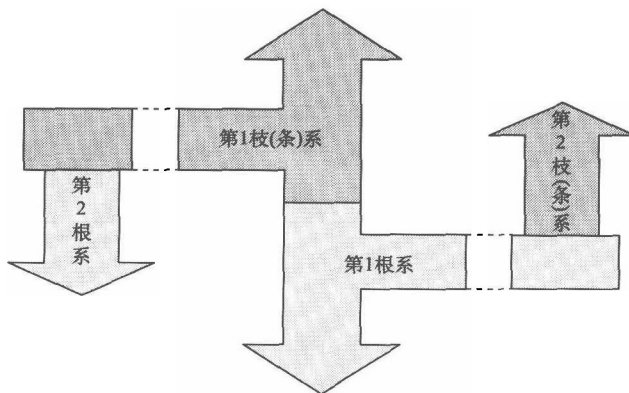


图 2-2 克隆植物的根系和枝系

从广义上讲，在自然环境条件下具有克隆性的植物是克隆植物 (clonal plant)，而不具有克隆性的植物称为非克隆植物 (non-clonal plant 或 aclonal plant) (Si-

lander, 1985)。狭义的克隆植物仅指具有克隆生长习性的植物，而非克隆植物则指不具有克隆生长习性的植物 (Cook, 1985; van Groenendaal and de Kroon, 1990; 董鸣, 1996a, b; de Kroon and van Groenendaal, 1997)。

已有的克隆生态学的研究主要是对植物的。导致这种现状的可能原因是克隆性在植物界比在动物界更加普遍。在高等植物中，克隆生长比克隆生殖的普遍性高得多。依生态系统的类型不同，35%~80%的高等植物种类具有克隆生长习性，而不到5%的种类具有克隆生殖习性。因而，当前克隆生态学研究主要集中在对具有克隆生长习性的高等植物的研究。本书所涉及的克隆植物主要是针对具有克隆生长习性的高等植物，尤其是种子植物。

2.3 克隆植物的生活史

克隆植物的生活史与非克隆植物有相当大的不同。非克隆植物的生活史的简化模式，即植物生活史的基本途径为：种子—(经过萌发过程)—幼体—(经过生长过程)—成体—(有性生殖过程)—(新的)种子。而克隆植物的生活史在此基础上，根据其具有克隆生长习性和(或)克隆生殖习性的特点，增加了“成体—(克隆生长)—幼体—(生长过程)—(新的)成体”的途径和(或)“成体—(经过克隆生殖过程)—(与成体遗传上相同的)种子—(经过萌发过程)—幼体—(经过生长过程)—成体”的途径。这就大大增加了生活史的复杂性 (图 2-3)。

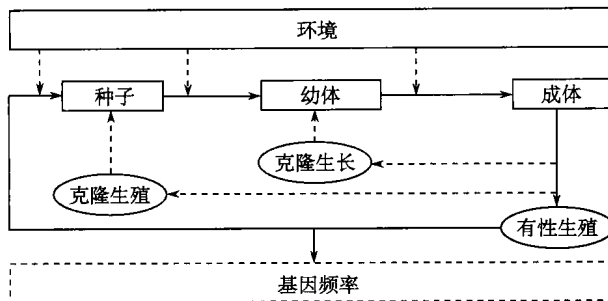


图 2-3 克隆植物的生活史

适合度 (fitness) 是个体对后代的贡献，有两个组分，即生殖比率和存活比率。适合度组分受个体所有下一层次性状的影响，有些性状的影响是直接的，而另一些性状的影响是间接的。直接影响适合度的性状是生活史性状 (life-history trait) (Stearns, 1992)。广为熟知的植物生活史性状的例子是植物的种子数量和质量、生长格局和生殖时个体大小。与植物生活史性状相比，更多的植物性状间接地影响植物的适合度。