



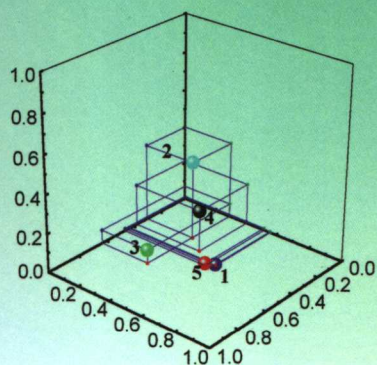
新世纪学术创新团队著作丛书

长春花 生活史型研究

丛书主编 祖元刚

著 者 祖元刚 王 非 马书荣

唐中华 郭晓瑞



科学出版社

www.sciencep.com



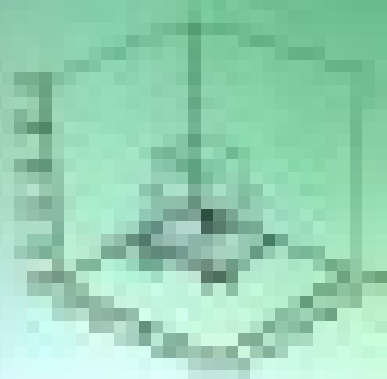
中国科学院植物研究所植物多样性研究中心

长春花 生活史型研究

作者：陈 强

编 者：陈 强 编 者：陈 强

出版：2000年



 新世纪学术创新团队著作丛书

长春花生活史型研究

丛书主编 祖元刚

著 者 祖元刚 王 非 马书荣
唐中华 郭晓瑞

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的热点问题。本书基于长春花[*Catharanthus roseus* (L.) G. Don]生境条件的差异,将长春花所处的不同生境条件划分为覆膜栽培生境、无覆膜栽培生境、半野生生境、轻度干扰野生生境和重度干扰野生生境 5 种类型,并从长春花的野外生境条件分析、花的形态特征分析、初级代谢、次生代谢、花的结构与功能特征、花的传粉生物学等多个角度,对长春花的生活史性状特征进行了分析,在此基础上,对长春花生活史的形成、生活史型划分、生活史型的形成机制以及生活史型之间的相互转化进行了深入研究。全书共分 10 章,阐述了长春花的生活史型对其活性成分含量变化的影响,为长春花的大规模人工栽培和提高栽培长春花品质提供理论基础,为在不同环境条件下开发长春花应用技术提供理论支持,对指导野生长春花资源的合理保护与开发提供了科学依据。

本书可供植物学、生态学、野生植物保护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

长春花生活史型研究/祖元刚等编著. —北京:科学出版社, 2006
(新世纪学术创新团队著作丛书/祖元刚主编)
ISBN 7-03-016820-8

I. 长… II. 祖… III. 长春花-生活史-研究 IV. Q949.72

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 006638 号

责任编辑:庞在堂/责任校对:刘小梅

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>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006 年 8 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2006 年 8 月第一次印刷 印张: 17 1/2 插页: 8

印数: 1—1 000 字数: 262 000

定价: 75.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈路通〉)

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》的形式陆续出版，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 (Building 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 (Promoting 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, 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, 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, C 型) 的配置格局特征。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唯一的生活史对策,因而忽视了生境条件的动态变化和生生活史的动态格局。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,我和我指导的几位博士研究生一起,在《生态学报》11卷上正式发表了《植物生活史型的多样性及动态分析》一文。2003年,我申请的“植物生活史型多样性及动态的原始创新研究”课题得到教育部重点基金资助(项目编号:104191)。为此,我选择长春花 [*Catharanthus roseus* (L.) G. Don] 为研究对象,与我的博士研究生王非赴海南岛开展长春花的生境特点调查,在此基础上确定覆膜栽培生境、无覆膜栽培生境、半野生生境、轻度干扰野生生境和重度干扰野生生境5个生境类型,同时对长春花各生境类型相应的生活史性状特征、生活史的形成、生活史型划分、生活史型的形成机制以及生活史型之间相互转化进行了深入研究。为了深入了解长春花的结构与功能特征和花的传粉生物学规律,我又与我的博士研究生马书荣在东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室温室对采自海南岛的长春花种源进行了人工培育,迅捷地应用重点实验室先进的光镜、电镜等分析手段对长春花的大小孢子形成过程及传粉、受精过程和特点进行了深入研究。在我的指导下,王非撰写了《长春花生活史型多样性的特征及其形成机制的研究》博士学位论文,马书荣撰写了《长春花传粉生物学的研究》博士学位论文。在此期间,我与我的博士研究生唐中华和硕士研究生郭晓瑞将我与王非、马书荣有关长春花生活史型的研究结果统为一稿并进行了认真的修改、补充,经我们多次的研讨后定稿,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

2006年1月于哈尔滨

目 录

丛书序言

序言

第 1 章 绪论	1
1.1 植物生活史研究现状及其发展趋向	1
1.1.1 植物生活史概念	1
1.1.2 植物生活史的研究内容	1
1.1.3 植物的生殖对策的研究	2
1.1.4 植物生活史对策的研究	3
1.2 植物生活史型的研究现状	5
1.2.1 植物生活史型的多样性与动态研究	5
1.2.2 植物生活史型的研究进展	8
1.3 长春花的基本特征及研究现状	9
1.3.1 长春花属及长春花种的基本特征	9
1.3.2 长春花的基本生物学特性	10
1.3.3 长春花的药性	10
1.3.4 长春花的研究现状	11
1.4 本项研究的目的、意义及主要研究内容	12
1.4.1 研究目的与意义	12
1.4.2 主要研究内容	13
第 2 章 研究地点自然概况	16
2.1 野外研究地概况	16
2.1.1 万宁市自然概况	16
2.1.2 文昌市自然概况	18
2.2 室内栽培长春花研究地概况及实验材料	19
第 3 章 长春花野外生境条件分析	21
3.1 研究方法	21
3.2 长春花在研究地的分布现状	21
3.3 长春花生境类型概况	22
3.4 不同生境土壤生态因子概况	23
3.4.1 研究内容与研究方法	23
3.4.2 不同生境内土壤的立体构造	24

3.4.3 不同生境内土壤的颗粒径级比较	25
3.4.4 不同生境土壤的含水量及其月份动态	26
3.4.5 不同生境土壤的有机质含量及其月份动态	27
3.4.6 不同生境内土壤的土壤 pH 值及其月份变化	28
3.5 本章小结	29
第 4 章 长春花形态特征分析	30
4.1 研究方法	30
4.1.1 取样方法及实验方法	30
4.1.2 统计方法	30
4.2 营养生长形态特征指标分析	31
4.2.1 7 月营养生长形态指标分析 (2002 年)	31
4.2.2 9 月营养生长形态指标分析 (2002 年)	34
4.2.3 1 月营养生长形态指标分析 (2003 年)	37
4.2.4 不同生境内长春花的营养生长形态的季节变化	39
4.3 生殖生长形态特征指标分析	41
4.3.1 7 月有性生殖阶段形态指标分析 (2002 年)	43
4.3.2 9 月有性生殖阶段形态指标分析 (2002 年)	48
4.3.3 1 月有性生殖阶段形态指标分析 (2003 年)	54
4.4 无性生长形态特征指标分析	60
4.5 本章小结	61
第 5 章 长春花的初级代谢	63
5.1 长春花的光合生理特征	63
5.1.1 研究方法	64
5.1.2 不同生境长春花叶绿素含量比较	66
5.1.3 不同生境长春花光响应曲线的季节变化	67
5.2 长春花叶片糖类物质含量测定	72
5.2.1 实验材料	72
5.2.2 实验方法	73
5.2.3 长春花叶片糖类物质含量变化	73
5.3 不同生境下长春花生物量分配格局的研究	74
5.3.1 研究方法	75
5.3.2 野外长春花生物量分配研究	76
5.3.3 室内长春花生物量分配研究	82
5.4 本章小结	85
5.5 讨论	87
5.5.1 长春花不同发育时期生物量变化	87
5.5.2 长春花的生殖配置	88

5.5.3 叶片糖类物质与花芽分化的关系	89
第6章 长春花的次生代谢	90
6.1 长春花黄酮含量的测定与分析	91
6.1.1 实验材料与研究方法	91
6.1.2 野外长春花体内总黄酮含量的研究	94
6.1.3 室内长春花体内总黄酮含量的研究	99
6.1.4 讨论	104
6.2 长春花碱含量的测定与分析	106
6.2.1 长春碱的提取与含量测定	107
6.2.2 长春碱含量测定结果与分析	112
6.3 长春花叶片内源激素含量的测定	116
6.3.1 实验材料	117
6.3.2 长春花叶片内源激素含量的测定	117
6.4 长春花叶片内源激素含量变化	117
6.4.1 叶片内源激素对花芽分化的影响	119
6.4.2 激素平衡与花芽分化的关系	121
6.5 本章小结	121
第7章 长春花有性生殖器官结构功能特征	124
7.1 研究方法	124
7.1.1 实验材料	124
7.1.2 花形态观察	124
7.1.3 组织化学分析	125
7.1.4 微观结构观察	125
7.1.5 蛋白质含量测定	125
7.1.6 可溶性总糖和淀粉的测定	126
7.2 花的形态特征	127
7.3 雌雄蕊的发育过程及微观特征	129
7.3.1 花蕾期花被的发育过程	129
7.3.2 雌、雄蕊的发育过程	129
7.3.3 小孢子及雄配子体的发育	130
7.3.4 花粉的形态特征	133
7.3.5 柱头的发育	133
7.4 花粉和柱头发育过程的组织化学分析	134
7.4.1 花粉脂肪体、蛋白质和糖类物质的动态变化	134
7.4.2 柱头蛋白质、脂肪体和糖类物质的动态变化	136
7.5 有性生殖器官超微结构分析	138
7.6 有性生殖器官不同部位蛋白质及糖类物质分析	138

7.7 讨论	140
7.8 本章小结	141
第8章 长春花传粉生物学	143
8.1 长春花的传粉系统	143
8.1.1 花期及开花行为	143
8.1.2 花粉活力与柱头可授性	144
8.1.3 花粉与柱头的黏合	148
8.1.4 讨论	149
8.2 温室内长春花授粉的生物学效果	151
8.2.1 研究方法	152
8.2.2 长春花花粉数量与胚珠比	152
8.2.3 长春花花粉萌发及花粉管生长	152
8.2.4 长春花的结实率	154
8.2.5 长春花果实和种子特性	155
8.2.6 讨论	156
8.3 长春花传粉机制综合分析	158
8.3.1 花部综合特征与生殖系统的关系	158
8.3.2 花部结构及其智能化与传粉行为的关系	159
8.3.3 花粉与柱头黏合的物质基础	161
8.4 本章小结	163
第9章 长春花生活史特征及其生活史型划分	166
9.1 长春花生活史特征	166
9.1.1 引言	166
9.1.2 长春花生活史特征	167
9.2 长春花生活史型的划分	169
9.2.1 植物生活史型理论基础及其划分方法	169
9.2.2 长春花生活史型的定性划分	173
9.2.3 长春花生活史型的定量化分析	177
9.3 本章小结	188
第10章 长春花生活史型的形成机制	189
10.1 植物生活史型的形成与转化机制	189
10.2 不同生境下长春花生活史型的形成机制	189
10.3 不同生境下长春花生活史型的转化	197
10.4 对长春花生活史型研究的重大意义	198
参考文献	199
图版	

第 1 章

绪 论

1.1 植物生活史研究现状及其发展趋向

1.1.1 植物生活史概念

对于生活史的概念,许多学者曾给予了各种不同的解释。孙儒泳把生活史定义为物种的生长、分化、生殖、休眠和迁移等各种过程的整体格局(孙儒泳,1997)。李博将生活史定义为一种生物从产生到死亡所经历的全部过程(李博,2000)。植物生活史又称植物生活周期,是指在一生中所经历的生长发育和繁殖阶段的全过程(陆时万等,1991)。孢子植物的生活史指从孢子萌发开始,经过生长和发育阶段,最后又产生同一种孢子为止所经历的过程。种子植物的生活史是指从种子开始经萌发产生幼苗、成年植株、开花、受精到果实形成,直至种子成熟为止的过程。植物的生活史过程也具有明显的世代交替(Alternation of generation),即在生活史中,有一段时间进行有性生殖,称为配子体世代;有一段时间进行无性生殖,称为孢子体世代。配子体(单套)产生配子,孢子体(双套)产生孢子。植物的生活史可以说是配子体世代和孢子体世代交互循环的生活方式。祖元刚等学者对植物生活史进行了更进一步的诠释,把植物生活史定义为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、发育过程。植物的生长发育包括植物的营养生长和生殖生长,植物的生殖生长又包括有性生殖和无性生殖,植物的生活史最终通过植物的生殖而完成。因此,一个完整的植物生活史应包括营养生长、有性生殖和无性生殖3个阶段,其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(祖元刚等,2002)。

1.1.2 植物生活史的研究内容

对于植物生活史的研究,主要在植物生殖生态学、植物种群生态学和保护生物学等领域中涉及较多。在Willson有关植物生殖生态学的专著中对植物生活史的阐述主要涉及分配原则、生殖速率、生殖值、生殖投资(能耗)、生殖分配、生理衰老的进化、植物复杂的生命周期等几个方面(Willson,1983;唐艳,

1998)。MacArthur 等 (1967) 对空间异质性与种群生活史特征及动态作了精辟的论述。William 等 (1979) 探索了植物“最适生活史的选择：年龄结构的效应”。Harper (1970) 论述了一年生和多年生植物的能量分配、生活史格局和生殖对策。Harper (1977) 在《植物种群生物学》(*Population Biology of Plant*) 一书中提出了“面对环境变异，植物可能演进出最佳的生殖对策，以达到对局部环境条件的最佳反应，这种反应常表现在生活史特征或生殖方式的变异上”观点。祖元刚等在完成的“八五”重大国家自然科学基金项目“中国主要濒危植物保护生物学研究”中选取了 10 个濒危物种，通过研究其生活史各个环节，发现了导致生活史断裂或正常运转受阻的两个主要阶段：①种子→幼苗，种子传播及幼苗更新不正常；②传粉→受精，由于传粉媒介缺乏或其他因素造成传粉障碍从而使胚胎发育过程中败育率增加。如刺五加 (*Acanthopanax senticosus*) 中发现具有多型的繁育系统，即有雄性株、雌性株和两性株之分；同时发现其种子质量差，自然状态后熟时间长。在特定的环境前提下，植物对资源分配出现了此消彼长，这也是植物采用的一种生态对策，例如在生活史生殖阶段，植物控制营养功能与生殖功能，控制对雄性功能与雌性功能的相对资源投资以达到生殖成功 (Lalonde et al., 1994; 祖元刚等, 1997; 唐艳, 1998; 祖元刚等, 1998; 刘祥君, 1998; 王迎春等, 2001)。近年来，在国际上对植物生殖配置、生活史策略、植物生活史型的多样性和动态分析等方面的研究随着保护生物学的发展而逐渐成为植物生活史生态学领域的研究热点。

国内外植物生活史研究还存在着许多突出的问题。比如对于植物生活史所要研究的范围不清，很难区分出植物种群生态学、植物生殖生态学、物种生物学和植物保护生物学等相关学科领域与植物生活史研究的内涵、外延及从属关系等基本知识的明显界限。另外，研究方法和技术较为落后，无法深入探讨植物生活史与环境之间的机制问题。同时，植物生活史的研究与实践结合较少，其应用前景不清晰。这也是植物生活史研究亟需解决的问题。

1.1.3 植物的生殖对策的研究

植物的生活史策略是物种维持生长和生殖的资源最佳分配方式，从而使物种相对于生境条件的适合度达到最大。生殖是研究植物生活史各阶段的最关键的环节，它对一个个体或一个种群在整个生活周期中的生长、发育、数量动态、空间分布以及种内外竞争、种群进化、生态适应等均有深刻影响。植物生殖方式、生殖时间、生殖频率和资源的生殖配置构成植物对特定生存环境的生殖适应对策。

国内外对有关植物生殖配置的研究报道很多。Eis 等 (1965)、Antos 等 (1994)、Callway 等 (1994) 对植物种群生物量生殖分配作了深入的报道。Hichma 等 (1977)、Pitelka (1977) 等研究了植物种群能量生殖分配，而且该领

域的研究正在向更深层次发展。杨允菲等(1995)综合分析了羊草以根茎顶端成株调节种群年龄结构的无性繁殖对策,以及羊草草地自然持续更新的生物生态学机制。王仁忠(1999)对羊草种群生物量生殖分配的研究表明,在生殖生长过程中,种群用于根茎和营养生长的生物量生殖分配占有绝对优势,而用于有性生殖的生物量生殖分配比例较小,羊草种群营养生长与生殖生长的生物量生殖分配、羊草种群构件生物量生殖分配、羊草种群生殖枝构件的生物量生殖分配关系及动态变化等内容,旨在揭示自然条件下羊草种群有性繁殖体种子低产的生态学机制。高庆荣等(2000)在对杂种小麦开花后干物质积累情况进行了深入研究,探讨杂交小麦的茎秆、叶片、穗部营养体、籽粒等各器官的物质积累和分配的动态规律,旨在揭示杂交小麦的优势表现。黄双全等(2000)在对鹅掌楸的传粉环境与性配置的研究中指出不同效率的传粉者可能导致植物性配置的变化,从而使资源较大幅度地配置到雌性功能上,发育较多的胚珠,同时增大花粉粒的大小及变异,从而提高了生殖适合度。

1.1.4 植物生活史对策的研究

以往的生活史生态学的研究比较注重生活史对策的研究。最先对物种生活史对策进行开创性研究的是 Cole, 他主要致力于论述植物一生中一次繁殖和多次繁殖的进化优劣,认为一次繁殖要在进化上优于多次繁殖。此项研究工作掀起了对生活史对策研究的热潮。据 Stearns 统计,在 1975~1979 年,共有 24 家杂志刊载了 138 篇该领域的文章。这些文章注重于生活史对策对种群繁殖和生长性状的重要意义 (Cole, 1954; Leverich et al., 1979; Klindhamer et al., 1987; Watkinson, 1990; 班勇, 1995)。

此后的一些研究者试图针对植物生殖过程方面提出一系列的生活史对策。如生活史多样性对策,即在特定环境下,植物能以最佳生活史特征组合形成最佳生殖对策 (Kalisz et al., 1994),在变化的环境中,植物群体内和群体间有生活史类型的分化等;另外, Lalonde 等 (1994) 提出,在特定环境下,植物通过控制营养功能和生殖功能,雄性功能与雌性功能的相对资源投资以达到生殖成功。

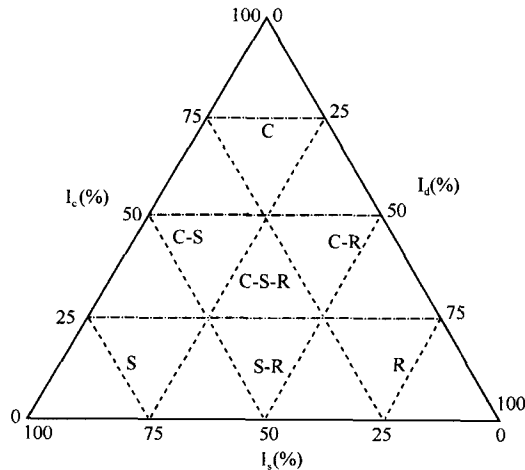
科学家们最为普遍认识的生活史对策是 MacArthur 等 (1967) 提出的 K 对策和 r 对策,他认为在气候条件稳定,自然灾害较为罕见的生境下,物种采取 K 对策,种群数量达到或接近环境容纳量;而 r 对策者则是生活史在环境不稳定的情况下,通过高内禀增长率达到种群扩大目的。r-K 对策理论是一种一维选择对策,具有简洁和高度概括性,但是其局限于唯一性,即该理论认为一种物种只受一维选择压力而只对应于一种生活史对策,过分简化了生活史格局的多样性和连续性 (见表 1-1) (MacArchur et al., 1967; 班勇, 1995; 孙儒泳, 1997)。

表 1-1 r 对策者和 K 对策者的有关特征比较 (孙儒泳, 1997)Tab. 1-1 Some characteristics of r and K strategies plants

项目 Item	r 对策 r -strategy	K 对策 K -strategy
气候 (Climate)	多变, 难以预测, 不稳定	稳定, 可预测性, 较确定
死亡率 (Death rate)	灾难性较多, 无规律性, 非密度制约	有规律性, 密度制约
存活曲线 (Survival curve)	属迪维 (1947) 划分的第 II 型, 即幼体存活率很低活率很低	属 I、II 型, 幼体存活率高
种群大小 (Population size)	时间上变动大, 不稳定, 低于环境负载量 K 值, 群落不饱和, 有生态上真空, 每年有再移植	时间上稳定, 种群平衡, 密度在 K 值临近, 群落处于饱和状态, 没有移植必要性
种内种间斗争 (Interspecies and intraspecies competition)	变动性大, 通常不紧张	经常保持紧张
选择有利于 (Be propitious to)	快速发育, 高内禀增长率, 提早发育, 体形小, 单次生殖	缓慢发育, 高竞争力, 生殖发育迟, 体形大, 多次生殖
寿命 (Life)	短, 通常少于一年	长, 通常大于一年
导致 (Result)	高生育力	高存活率

Pianka (1970) 首次将环境因素引入 r 对策和 K 对策理论中, 将 r 对策和 K 对策与种群数量统计联系到一起, 在某种程度上发展了生活史的 r 对策和 K 对策。Gadil 等对生活在不同干扰程度的生境中的药用蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 的不同生态型进行了比较, 发现不同的生态型分配到繁殖器官中的能量不同。Grime 将植物生物量增长的外部因素分为逆境和干扰两大类, 再加上竞争项, 提出了他的“三对策模型”, 或称为“三角模型”, 对应于 K 对策的竞争型对策植物多处于生产力高、干扰不频繁的生境中, 植株的营养体较为发达, 变化迅速; 对应于 r 对策的杂草型植物处于干扰强烈的环境中, 潜在生产力高, 该种植物的无性生长减弱迅速, 资源分配在种子的生产。而后划分出的采取耐受型对策植物多为外形小, 变化缓慢, 处于生产力弱的状态下 (图 1-1) (Grime, 1977, 1979)。三角对策的提出发展了生活史对策理论, 是一种多维选择对策, 三角模型不同于 r - K 对策的最重要之处在于 r - K 连续体上, r -端更多地表现为抗干扰能力较强, K -端为忍耐逆境的能力强, 连续体中部区域的种则表现竞争对策。随后, Wilbur 又提出了多维选择的概念, 除竞争和环境的不确定性外, 将植食者 (取食种子、幼苗、根、茎、叶、芽、花和子房) 选择也列入, 认为一个种所受影响力要视其在三维空间的位置而定 (班勇, 1995)。但是由于认识的局限性, 均是用静态的观点分析生活史对策, 仅将一个物种对应于唯一的一种生活史对策, 不能客观解释物种表现出的具有生活史对策混合特征的类型, 因而忽视了生

境条件的动态变化和生活史格局的连续变化。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，由于生态异质性的不同，环境筛选的选择强度不同，即生态幅差异的存在，植物生活史在有性生殖、无性生殖和营养生长三个基本阶段，往往表现出不同的能量分配格局，因而植物所采取的生活史对策应该随着生境条件的动态变化而多样。



I_c 表示竞争对策 relative importance of competition (—);
 I_d 表示干扰对策 relative importance of stress (·····);
 I_s 表示胁迫对策 relative importance of disturbance (-----);

图 1-1 植物竞争、干扰和胁迫 (C-R-S 对策) 动态平衡
及主次对策定位模型 (Grime, 1977)

Fig. 1-1 Model describing the various equilibria between competition, disturbance and stress in vegetation and the location of primary and secondary strategies

1.2 植物生活史型的研究现状

1.2.1 植物生活史型的多样性与动态研究

总结以往对植物生活史研究的一些成就，我们发现植物生活史过程较为复杂，并由多个不同阶段组成，植物的生活史特征具有很大的可塑性，植物对于所处环境条件的差异表现出不同的生活史对策，形成多种不同的生活史格局，在这些研究的基础上，祖元刚等 (2002) 提出了植物生活史型的理论。植物的生活史型 (Plant life form) 是指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, 由于生态异质性的不同, 环境筛的选择强度不同, 即生态幅差异的存在, 植物生活史在有性生殖、无性生殖和营养生长 3 个基本阶段, 往往表现出不同的能量分配格局, 因而具有多样性的植物生活史型, 并且表现出连续的动态变化和谐特征。

在植物生活史生态学的研究中, 对植物生活史型的研究并不多见。通常, 科学家只是相对应于植物的生活史策略的不同而划分出不同的生活史型, 而并没有对生活史型作出具体的定义。祖元刚等 (2002) 首次提出了植物生活史型的概念, 这和以往的生活史类型有所不同, 以往的生活史类型多以植物生殖方式、生殖过程在植物生活周期中所占的比重来简单划分, 包括营养生殖型、孢子生殖型、有性生殖型、孢子减数分裂型等。这种生活史型的划分只强调了植物本身的生殖特性, 而忽略了植物所处环境的变化, 是一种静态的, 不连续的划分, 因此具有一定的局限性。事实上, 在不同的时空里, 由于生态异质性的存在, 环境筛的选择压力不同, 植物对环境的适合度是不同的, 因此, 植物的生活史型 (Plant life cycle form) 也应该是多样的, 且表现出连续的动态变化和谐特征, 这里的适合度是指植物在自身的生态幅内适应生境条件的程度, 定义为遗传物质在植物进化过程中传递能力的尺度, 表现为植物的繁殖能力和存活能力对植物生存和繁衍后代所做的贡献大小 (孙儒泳, 1997; 祖元刚等, 2002)。祖元刚等 (2002) 着重对植物生活史型的多样性及其动态分析进行了系统的研究, 将植物生活史划分出 V 生活史型、S 生活史型和 C 生活史型 3 个基本类型以及 VS 生活史型、SV 生活史型、CS 生活史型、SC 生活史型等 6 个具有混合特征的过渡类型。提出权衡 (trade-off) 植物生活史各阶段的能量需求, 使之合理地进行能量分配, 进而使植物生活史型获得最佳的繁殖和存活效益以及最大的适合度的重要性。提出每一种生活史类型均有与之相对应的生境类型、选择压力、代谢物质和生活史对策, 由于时空的变化, 导致选择压力、生活史对策和代谢物质均发生相应的连续变化, 因此植物的各种生活史型呈现了动态特征。在文中特别强调了植物的初级代谢产物和次级代谢产物与生活史之间密切关系, 并得出了植物生活史型形成机制和植物生活史型相互转换机制 (见图 1-2, 图 1-3)。

图 1-2 表明, 植物所处环境的资源状况和干扰程度的差异构成了不同的生境类型, 这种生境异质性使植物处于不同的生态幅内, 形成不同的生活史型, 并通过能量分配格局和代谢产物的调节, 采用相应的适应对策达到适应环境筛的选择压力的目的。

图 1-3 结果表明, 受生境条件的时空连续转换的影响, 不同生活史型间具有相互转换的动态特征, 同时不同生境条件对植物构成了不同的选择压力, 使不同生活史型的植物采用相对应的能量分配格局来适应生境条件的异质性。