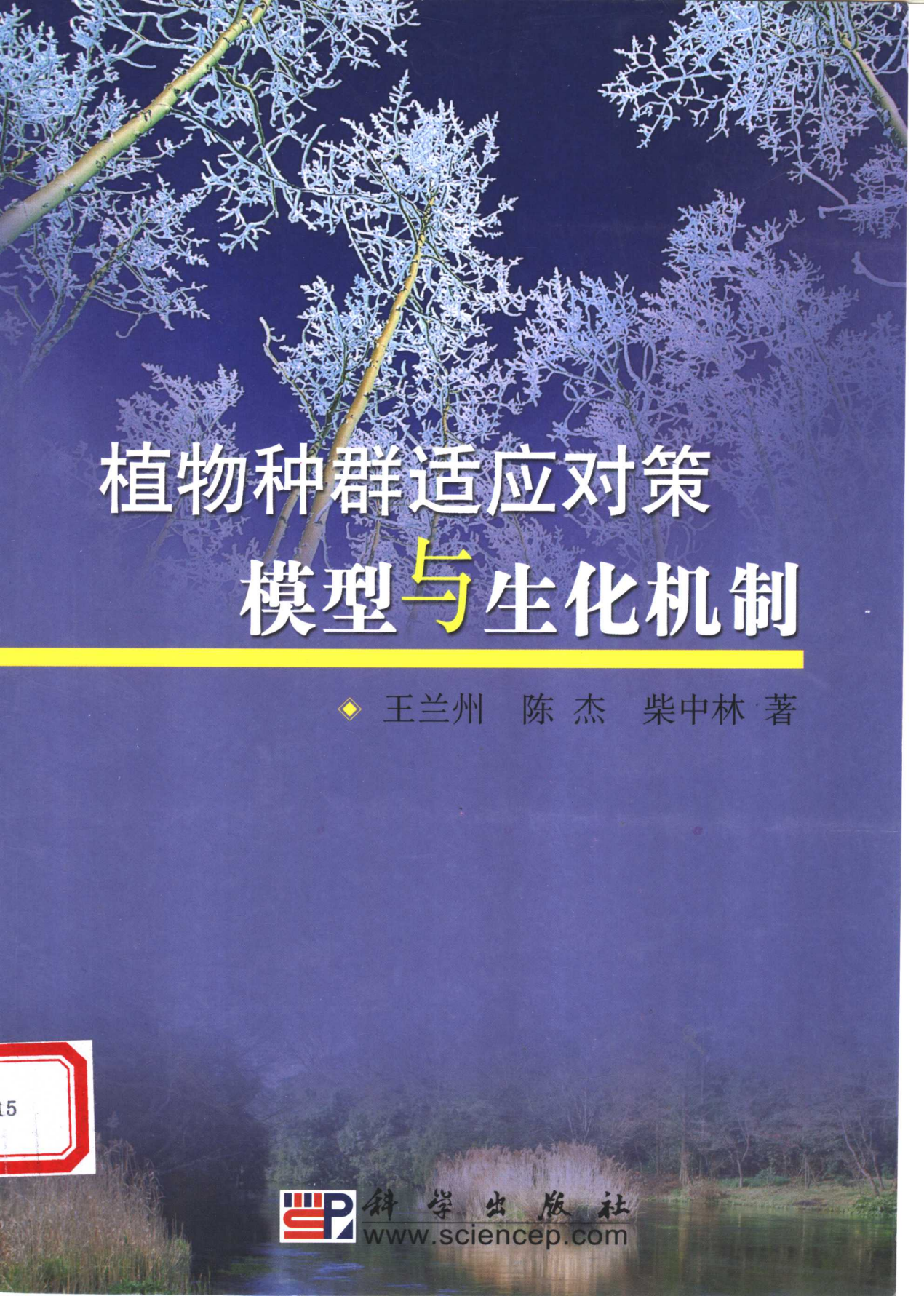




植物种群适应对策 模型与生化机制

◆ 王兰州 陈杰 柴中林 著

15



科学出版社

www.sciencep.com

植物种群适应对策模型 与生化机制

王兰州 陈 杰 柴中林 著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书以祁连山北坡甘肃天祝高山草地 32 个植物种群为主要研究对象,采用野外样方调查和不同的肥、水实验,以及动态生理信息测试、蛋白质和核酸测定分析等方法,进行了由宏观建模到微观较为精确的计量分析测试,系统地探索了植物适应对策机制问题。建立起趋活性、趋中性和趋惰性生态适应对策模型,并进行了数学分析求证;用模型分析方法解释了在研究过程中所提出的植物种群趋中适应对策——MSEP 假说、植物亚黄金分割率、叶序角面积、最优叶序角等新概念;论证了植物种群生态适应对策的发生主要源于从 RNA 到蛋白质的翻译过程中,并初步说明了其形成过程。

本书可供广大生物学科技工作者和学生参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

植物种群适应对策模型与生化机制/王兰州,陈杰,柴中林著.

—北京:科学出版社,2004

ISBN 7-03-014437-6

I. 植… II. ①王… ②陈… ③柴… III. 植物群落-适应性-研究
IV. Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 100160 号

责任编辑:莫结胜 彭克里 贾学文/责任校对:鲁 素

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>

双青印刷厂 印刷

科学出版社编务公司排版制作

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004 年 12 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2004 年 12 月第一次印刷 印张: 11

印数: 1—1 000 字数: 205 000

定价: 45.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(环伟))

序

植物种群在生长发育过程中的各种行为适应源于生命与环境的同化。其缘由正等待着人们用细致入微的观测和精密计量的手段不断地去探索。

自从我提出植物的活性、中性与惰性的生态型概念以描述植物的适应性类群以来，需要进一步理论阐发与精确计量的研究。很高兴该书作者之一王兰州教授在这一领域进行了锲而不舍的钻研，取得了实质性进展。

该书依据植物种群到个体的表征特性，由宏观建模到微观精确计量分析测试系统地探索了植物适应对策机制问题；提出了植物种群趋中适应对策——MSEP假说，论证了植物种群生态适应对策的发生主要源于从RNA到蛋白质的翻译过程；定义并在逻辑上证明了所划分的趋活性、趋中性、趋惰性三类植物种群的生态适应对策，对于丰富植物种群生态适应理论、维系全球生态系统平衡和合理利用植物，特别是对于发展草地生态系统的认知与永续利用具有重要的理论价值。

纵观全书，采用与以往不同的方法——通过多年孜孜以求的野外调查、实验、动态行为测试、数学分析求证、生化成分综合分析——系统论述植物种群适应对策这一植物生命科学前沿问题，这是一种较为新颖的治学方法，也取得了一些突破性的研究成果。该书体现了著作者们创新、求真的科学精神。由此欣然命笔，特为作序，以资激励有志于献身科学研究事业的中青年学者。

中国科学院院士 任继周

2004年5月26日

前言

将植物的生长发育、开花结果、感知同类的存在以及因各类环境变化而改变自我的活动概括为行为适应这一观点已为世人所接受。研究表明,植物通过自身精确的计量:①能预料出未来在何处会遭遇竞争,如果有必要,就会采取占领有利位置的行为;②设计出其整个形状,包括叶片着生位置、数目、大小以及根茎的结构,以获得在阳光下最适宜的位置;③能探测到光、温、水、声音、化学物质、地心引力、触摸、土壤等 15 种以上不同的信号并作出对策性反应。如植物感到缺水,准确的信号分子启动或关闭敏感的通道。受这个信号调节,便关闭气孔和采取其他方法,来控制其细胞中的水分流失。长此以往,基因表达和蛋白质合成的比率也产生了变化,由此而形成植物细胞壁变厚,叶片变小等适应环境变化的生活型,以利于节水。就生态学中第一生产力的意义上来说,草地植物种群在生产力方面的差异甚大,有些种群生长良好,有些则不然;有些在施肥、灌水后生长得很好,有些则不然。这些看似实用性的问题,实际上,涵盖了占据较大 GDP 比例的农、林、牧、园艺生产中所有植物的适应性对策理论问题,其中的缘由正等待着人们用细致入微的观测测试和精密计量研究的手段不断地去探索。正如德国学者歌德所说的,应是道出牛角是怎样来的,而不是牛角是做什么用的。也就是说,要研究植物对各种干扰所采取适应对策的性质、稳定性、成因、恢复速度和永续利用等机制问题。

本书著作者围绕着植物种群适应对策主题的研究思路是源于自然选择学说、宏观演化机制以及超物种演化是在种群水平上起作用的基本规律。因此,笔者近十年来从野外调查到实验室试验,从植物种群到个体表征特性,由模型分析求证到生化精密计量测试,较为系统地探索了植物生态适应对策机理问题,并将阶段性成果汇总著作成书,以飨读者。旨在总结经验,明确后续研究的目标。

再长的英文摘要也不足以概括本书的主要研究内容,因此,在附录中特将一些研究成果和近期的研究动态用英语撰写成文,以备国际学术交流之需。

书中所涉及的新论点和成果是在任继周院士早年关于植物活性、中性和惰性理论的指导下取得的。而今,任先生在百忙之中始终如一地关注该领域研究进展的精神激励着我们必须孜孜以求,不敢懈怠。衷心地感谢尊敬的胡自治教授,甘肃农业大学草原站徐长林、王辉珠等老师以及 97 届本科毕业班部分同学;西北师范大学王莱、曾家豫、杨红、庞海龙、袁莉、甫恩佛等以及曾经帮助和支持过本

研究的所有专家、学者。特别值得一提的是如果没有中国计量学院及其相关部门和同仁们给予的支持和资助，就不会有本书的出版，至少不会尽快出书。在此还要感谢的是已被引用了大量文献资料的作者，对他们入深山、踏草原、精心试验等辛勤劳作表示深深的敬意。在此还要感谢加拿大籍英语教师 Aileen Lamont 女士对英文部分的认真校对。尽管著作者们为本书的出版已尽了极大的努力，然而，由于时间紧，工作量大，一些新概念、新观点也仅是抛砖引玉，错误之处在所难免，恳请专家、志士仁人赐教。

著作者

2004年6月于杭州

目 录

序

前言

第 1 章 绪论	1
1.1 植物种群生态适应对策研究简评	3
1.1.1 植物生态适应对策研究初期阶段	4
1.1.2 植物群落生态适应对策研究发展阶段	5
1.1.3 植物种群生态适应对策系统分析方法论阶段	7
1.2 试验区概况、材料与方法	12
1.2.1 试验区概况	12
1.2.2 材料与方法	13
1.2.3 数据分析方法	17
第 2 章 植物种群生态适应对策研究	26
2.1 天然草地不同植物种群在生物量上的动态反应	27
2.2 不同放牧强度下草地植物生物量调查结果	29
2.3 天然草地小区样方试验	31
2.3.1 不同施氮处理下植物种群生物量调查结果	31
2.3.2 不同施磷处理下植物种群生物量调查结果	32
2.3.3 不同施钾处理下植物种群生物量调查结果	34
2.3.4 不同灌溉处理下植物种群生物量调查结果	36
2.3.5 天然草地小区样方植物种群对施肥和灌溉适应性总评	37
2.4 草地植物种群生物量的综合评判及生态适应对策模型	38
2.5 植物种子萌发对温度的适应特点	41
2.6 植物适应对策中的微弱电信号特征	43
2.6.1 松树微弱电波信号振荡波形	43
2.6.2 松树微弱电波信号振荡周期	43
2.7 植物种群生态适应对策的形态特征分析	45
2.7.1 植物种群生态适应对策的外部形态特征	45
2.7.2 植物种群生态适应对策的内部形态变异	46
2.7.3 植物种群生态适应对策的内部超微结构变异	47
第 3 章 植物种群适应对策的数学模型分析	48
3.1 植物种群生态适应对策分析	48

3.1.1 植物种群生态适应对策动态模型分析	48
3.1.2 模型中植物趋中生态适应对策的实践	53
3.1.3 植物趋中生态适应对策	56
3.2 植物种群趋中生态适应对策模型的求证	59
3.2.1 植物趋中生态适应对策值的随机过程分析	59
3.2.2 植物个体叶序对策模型求解	61
3.2.3 最优叶序角	76
3.2.4 对四个叶序角的模糊数学分析	82
第4章 植物种群适应对策的生化特性分析	86
4.1 植物种群蛋白质的适应特点	86
4.1.1 植物种群成熟叶片内蛋白质积分面积的适应特点	87
4.1.2 植物种群幼苗叶片内蛋白质积分面积的适应特点	92
4.2 植物种群核酸的适应对策	95
4.2.1 植物种群 RNA 含量的适应特点	95
4.2.2 植物种群 DNA 含量的适应特点	101
4.3 结论	108
附：植物种群适应对策的模型分析及生化机制研究(英文综述)	111
A.1 AN ANALYSIS ON MODELS OF MATHEMATICS	112
A.1.1 A research on the value of the mediotaxis in the ecological adaptive strategic of plants by stochastic process	112
A.1.2 A mathematical model used on plants with alternate leaf patterns	115
A.1.3 A research on the optimization of phyllotaxis angles	122
A.1.4 A fuzzy mathematics study on the optimal phyllotaxis angles	129
A.2 A STUDY ON WEAK SIGNAL FOR <i>PINUS TABULAEFORMIS</i> AND <i>P. BUNGEANA</i>	133
A.2.1 Materials and methods	134
A.2.2 Results and discussion	135
A.3 ELECTROCHEMICAL ANALYSIS ON DNA OF PLANTS	136
A.3.1 A phylogeny study on a $[\text{Co(en)}_3]^{3+}$ inserted in the DNA of 3 species in <i>Rhododendron</i> used CHI660 electrochemical workstation	136
A.3.2 Studies on a novel growth promoter on the dryland shrub <i>Caragana korshinskii</i> Kom	144
A.4 ANALYSIS ON BIOLOGICAL CHARACTERS OF THE ADAPTIVE STRATEGY OF PLANTS	149
A.4.1 Total proteins of adaptive strategy at plants	150
A.4.2 Total proteins of the adaptive strategy of seedling plants	152

A.4.3	Total RNA of the adaptive strategy of plants.....	154
A.4.4	Total DNA of the adaptive strategy in plants	156
参考文献		160

第1章 绪 论

新西兰学者大卫·斯滕豪斯认为,生物个体一生中适应性变化行为就是所谓的“智慧”,即,所有植物都有这种行为。长期以来,由于人们对植物行为研究的不足,低估了其智慧的一面^[126]。形似“智慧”的植物能够年复一年地准确地生长发育、开花结果,实际上是通过自身的计量能力来实现的。它们既有远见,又能储存在它们身上发生过的一切,并做出怎样避免和适应的决策。正在生长的植物,能感知邻近有植物的存在。植物绿叶能吸收红光而反射红外线,并能按比例计算出它附近草木受到的红外线辐射的强度。通过自身精确计量:

- ①植物能预测这一情况的结果,并预料出它们未来在何处会遭遇竞争和被遮光,如果有必要,就采取入侵行为,先长出枝叶去占领有利位置;
- ②设计出其整个形状,包括叶片的数目、大小以及根茎的结构,以获得在阳光下最适宜的位置;
- ③能探测到光、温、水、声音、化学物质、地心引力、振颤和触摸,作出对策性反应。植物对这些因素作出反应,一般是改变它们的生长模式。过去,植物学和生态学家常常用掠夺、竞争和天敌入侵来描述植物的反应和变化。实际上,植物从感觉自身周围的环境问题,到决定自己如何生长和生存,这恰恰是植物智慧的表现^[46]。

寄生植物菟丝子可以预算出宿主能产生多少能量,然后再决定扩大它的入侵寄生。如果宿主长得枝繁叶茂,能量多,它就会长出较多枝丫来吸取营养。如果宿主较小,它就会少盘绕宿主几圈,以避免自己的能量浪费。植物的适应对策,有些类似于人的反射、直觉和恐惧。由于预感到自己的邻居可能长得超过自己,植物就会长得超过邻居。它看起来是一个聪明而富有经验的决策者,似乎也有计划性。植物智慧主要体现在它们对环境反应的微妙灵活性上,重要的是对环境的适应性变化。一般说来,能对包括光、化学物质、水、地心引力、土壤等 15 种以上不同的信号起反应,无论这些因素是同时还是单个出现,它们都会加以比较和感觉。

植物是通过自身一系列复杂的分子信号通道来获取外界信息的,计算结果并对周围环境作出主动的反应,这是一种千百万年演化适应过程中形成的精妙结晶。研究表明,植物细胞间主要是钙离子通道系统,也许这就是植物进行度量、决策和记忆储存的地方。如植物感到缺水,准确的信号分子——钙离子就启动或关闭敏感的通道。受这个信号调节,植物便关闭气孔和采取其他方法,来控制其细胞中的水分流失。这种状态经历了较长时期后,基因表达和蛋白质合成的比率也产生了变化,由此形成植物细胞壁变厚,叶片变小,最终,植物

会将自身调整为多根须、枝叶少的生活型，以利于节水。由生物行为学研究结果得知，在有效的变化发生前，植物是通过试验和错误来认知的，这样就能把更多的压力和伤害最小化。钙离子不会自己移动得太远，它们只通过细胞膜周围的离子通道，从细胞的一个储存点不断地向远处扩散。当与不同的化学物质或酶结合时，它们能激活邻近的钙离子通道，最后让信号传导到相当远的地方。这种离子通道好似人类神经网络的节点，将信息直接沿特殊通道传递，而且也能在同一时间输送或关闭信号，就像计算机网络中的逻辑开关一样。研究发现，植物可以把自己所获得的不同信息资源结合在一起，或分成先后顺序，或权衡轻重，甚至忽略一些信号。在更大的范围内，围绕网络的钙离子活动，可以整合成离子波或振荡^[26]。

上述所提及的种种植物行为特征概括起来就是植物在生长发育过程中的各种生态适应对策，显然，它源于生命的开始，又伴随着生命直至其结束。它是那样的平常，又是那样的耐人寻味，其中的缘由正等待着人们用细致入微的观测测试和精密计量的手段不断地去探索……

自然界各物种的存在是有其自然渊源的，如古代学者亚里士多德在其所著《听诊术》第二册第 2 页上提出“下雨并不是为使谷物生长，也不是为使农民门前打好的谷物受损”^[36]。从植物的生长发育上看，这句话的内涵应是，植物的一切生长行为是按照其自身的生长节律进行的，并不完全受制于其他因素。植物个体发育到种群的生长发育再到其群落的演替实际上也是遵循这一基本原则，是按照自身的规律而为之的，其中的核心问题之一就是生态适应。植物种群及个体生态适应性是物种生存中极其普遍的现象，然而，它又是那样的奥妙和难以解释。许多有关生态学的研究都会涉及它，也知道其实质就是其行为对策与环境之间的相互关系。那么，这种关系是如何形成的呢？现在的问题正如德国学者歌德所说的，牛角是怎样来的？而不是牛角是做什么用的^[36]。由于适应行为的多样性，其牵涉的学科领域也会很多，因此，该领域的研究是生命科学中知识密度极大的分支，也是科学前沿的重要组成部分。这些看似理论研究的问题，如研究各类植物对各种干扰适应对策的性质和成因等，实际上，涵盖了占据较大 GDP 比例的农、林、牧、园艺生产中所有植物的适应性问题。显然，植物种群生态适应对策的研究也是农、林、牧业科学理论和生产实践中的重大课题之一，中心议题就是要研究其对各种干扰适应对策的性质、稳定性、成因、恢复速度和永续利用等。由于全球各地的资源状况和环境条件不同，各类植物种群在演化过程中也将形成外部形态、生物量等不同的生态适应对策和类型，从而派生出我们常说的生产力。就我国目前多数植物种群，包括栽培和天然的，从其生产力来看还是较低的，特别是高山草地植物地上部分对光能转化率低于 0.16%^[53-55]，大大低于全球平均水平(0.24%)，这是我们在研究和总结传统的游牧生产方式下高山草地资源状况以及原有生态系统平衡被打破后所得出的令人

痛心的结论。然而,高山草地植物不仅仅是我国和世界高山畜牧业生产的主要基础,同时也是维持全球现有生态系统稳定,草地持续利用的耦合键,无论从哪个角度上看,其重要性都是不可低估的。可以这样说,人类起源后,为了生存与发展就已经与草地植物有着千丝万缕的联系,就要对草地植物进行利用,而且,这种利用的强度还会随着社会经济的发展不断加大,这是一个不可避免的现实。国家行政法令可以适当控制这种强度的减弱,但无法控制因生态平衡失调后草地植物种群所形成的各种生态适应对策,这是因为一种生态平衡被打破后,又会形成另一种生态平衡,如此循环不止,其问题的关键是某一时空下的平衡是否对人类的生存有益。在这种生态系统循环中,植物种群就会形成各种各样的生态适应特点。就生态学中第一生产力的意义上来说,草地牧草植物种群各自不同的生态适应特点,其生产力方面的差异甚大,有些种群生长良好,有些则不然,有些在施肥、灌水后生长得很好,有些则并不能对其生物量有较大的提高。如果我们仅是对这种生态适应特性就事论事,将永远得不到正确的答案。这就是说,为了提高草地植物生产力所采取的各种行政措施和决策的研究不能等同于植物种群生态适应对策研究。将植物种群不同的生态适应性提到其自身生态适应对策的高度进行探讨,旨在揭示植物种群生态适应性方面的差异、内在联系及成因,以便为农、林、牧业中的植物种群培育和利用提供科学依据。同时,也将有助于探索植物种群乃至植物群落多样性的机制和持续利用的可能性。显然,根据系统学的观点,对于知识密度大的机制研究课题,应从方法论上有所突破。纵观一些新学科或新论点的产生,可以看出,一个学科在方法论上很小的突破,就可大大地丰富本学科前沿的理论,如系统学在生态学上的渗入,改变了其研究方法,使之形成了很多有关生态系统的新理论就是另一个强有力的佐证。这样的思路同样也适用于农牧业生产,也就是说,一个经典的生产模式也会因其生产方式的改变而产生巨大的经济效益。在畜牧业生产中,草地的永续利用是一个永恒的研究课题,现在看来,其关键问题是如何利用植物种群自身的生态适应对策,而不是泛泛地探讨为了提高草地生产力所采取的各种管理措施。然而,对于一些机制问题,单项研究能够解决一些表征和肤浅的成因问题,只有在其研究的方法论上有所突破,细致入微地度量和深度综合研究才有可能在生产实践中实现其重要的理论研究价值,这也就是本书作者多年来坚持围绕生态适应这一主题采用不同方法、多层次综合系统研究植物种群生态适应对策类型和机制的意义所在。

1.1 植物种群生态适应对策研究简评

各国植物生态学家们对植物生态适应性进行大量的研究^[3~5, 8~13],使得植物种群生态学研究得以长足发展。农、林、牧业生产对策的研究与植物生态适

应对策研究是分不开的,它们是统一体中的两个不同的作用面,前者存在于后者中。植物种群生态应对策的研究大致可以分为植物个体生态应对策和植物种群生态应对策两个方面,植物个体和植物种群最终形成植物群落而共同作用和适应于环境。因为其植物群落生态应对策的主要对象还是植物种群,现仅就后者简要回顾如下所述。

著名博物学家达尔文所著的《物种起源》,被誉为 19 世纪科学的三大发现之一,以自然选择引起的生物演化为核心。自然选择及生物对环境的适应,构成了演化生态学研究的主要内容。“适应”是生态学的一个经典命题,并一直处于生态学理论体系的核心。自然选择过程是不同基因型组成的种群在生态系统中与环境相互作用,导致种群中不同基因型产生差异适合度(fitness)的过程。实际上,植物是通过基因型的变换而改变表现型,从而实行其对自然环境的选择。因此,自然选择过程就是生态适应过程。自然环境的异质性增加了植物在维持生长和繁衍方面的复杂性,是一项综合的自然选择压力。因此,在生物演化过程中可能形成了有效地利用环境异质性的植物适应特征组合,即植物对策(plant strategy)或适应对策(adaptive strategy)。适应演化过程中形成相对稳定的植物对策,与异质性环境共同确定了植物的生长和繁殖。这些过程经过时空变化,进而确定植物生物多样性和生态系统功能性。由此看来,只有较为深入地了解植物对策才能较为全面地认识和理解人类面临的不断增多的生态环境问题。该论点对于生态应对策研究仍然有其重要的科学内涵。也就是说,植物对环境的适应主要是被动地加大其适应的力度而不断繁衍。然而,正如达尔文所阐述的那样,“还没有一个地方,在那里一切生物可以说已达到彼此完全适应或与生活的物理条件完全适应的地步”。正是如此,植物将从各个方面不断对干扰和采收(defoliation)造成的影响作出反应^[36],以求适应环境,同时,也必然会因此而形成不同的适应对策。尽管这些论点源于 19 世纪,后来广大生命科学研究者在各方面的研究中都或多或少涉及植物生态应对策的内容,但将适应对策作为生命科学前沿的重要分支进行较为全面的研究则是始于 20 世纪 40 年代。纵观该学科领域研究的现状与未来,大致可以分为三个阶段,以下分别进行阐述。

1.1.1 植物生态应对策研究初期阶段

自从达尔文在《物种起源》中发表了最适者生存的理论以后,到 20 世纪 60 年代,有关动物适应性问题的探索较多。而在较长时期内植物适应性的研究进展不大,随着生态学的产生,才有了较大的发展。在生态学研究,最早具有植物生态对策内涵的是趋同、趋异适应性的研究,并依此划分出生态学上的生活型和生态型^[33]。20 世纪 40~60 年代,Salisbury^[104]对 177 种草本植物观察统计后,指出了多年生草本植物的有性和无性繁殖对策问题,同时也指明了大多数种群同时

具有这两种繁殖对策。Cole^[70]1954年提出了生物一生中一次繁殖优于多次繁殖这一适应对策问题。上述研究的焦点集中于植物生活史中的繁殖和生长性状的意义,其研究方法也多是经典的调查统计。这一时期具有意义的假说或理论不是很多,但是,不管怎样,上述已有的研究是该领域的先声。其中,重要且能作为植物生态学研究基础理论的成果是 MacArthur 的 r-, K-选择模型^[89]。

1.1.2 植物群落生态适应对策研究发展阶段

20 世纪 70 年代以后,随着科学技术的高速发展,特别是综合多学科的研究方法对植物多样性的研究使得植物生态适应对策研究得以迅速发展,研究的焦点主要集中于一些植物类群的繁殖器官,如种子和一些无性繁殖器官等,每年都有相当数量关于适应性的文章发表。这一时期报道的有关适应对策的假说或论点较多,具重要意义的成果是:

(1) Pianka^[94]将环境因素引入 r-和 K-选择,发展了 r-和 K-对策理论。Tuomi 等^[113]提出了克隆研究和非克隆植物选择性上的差异是对 r-和 K-选择研究的新发展。

(2) Wilbur^[124]提出了植物的多(三)维选择理论,即竞争、环境和取食选择。

(3) Grime^[75]的植物三角对策,即适应对策演替理论(adapting strategy theory)。在传统 r-对策和 k-对策的基础上,提出了植物的三种基本对策:R-对策种,适应于临时性资源丰富的环境,具有 r-特征的种群抗干扰力较强;C-对策种,生存于资源一直处于优越的生境中,竞争力强,称为竞争种,多处于一个生态系统连续体中间区域;S-对策种,适用于资源贫瘠的生境,忍耐恶劣环境的能力强,叫做忍耐胁迫种。该学说认为,次生演替过程中的物种对策格局是有规律的,是可预测的。一般情况下,先锋种为 R-对策种,演替中期的种多为 C-对策种,而顶极群落中的种则多为 S-对策种。该学说对从物种的生活史、适应对策方面理解演替过程做出了新的贡献。

上述理论多强调竞争,一般说来是对的。但是,对植物种群多样性纯粹用竞争对策理解,则会有较多现象无法解释,这是因为这些生态学研究过程并不具备较为严密的实验手段,也还不能为大多数实验所证明。

(4) 伴随着信息论、社会生物学以及生物物理学的发展和对生物学的渗透,单个植物种群的生态系统研究得以迅速发展。Barker 及其同仁^[64]依据 Darkins^[71]在行为生态学研究建立的演化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)理论研究了槭树科(Aceraceae)北美大齿槭(*Acer grandidentatum*)性选择问题,可以说,将社会生物学理论引入到植物种群研究上来是植物生态适应对策研究上的重大发展,这将有可能会使我们更进一步深入了解植物种群稳定机制。Thomas 和 Jerry^[111]对菊科(Compositae)柔毛紫菀(*Aster pilosus*)种子萌发时的对策研究,以及 Auger

和 Magnus^[62]有关植物防御草食动物的信号研究是对植物种群适应对策研究的深入。这一时期的主要工作已经开始涉及植物生态适应的动态研究。胡自治等^[53-55]有关线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)和珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)的光能和热能研究,是生物物理学在高山草地植物种群研究上的初次融合,无疑将会有益于探索高山植物种群生态适应对策形成的机制。

此外,对某些植物种群,特别是经济价值较高的植物的生态对策研究也有大的进展,如植物种群结实期研究中的适应假说^[97]、气候假说和植物显像理论^[72],种子散布期研究中的距离假说^[81]和密度假说^[97]等,但是这些多是经典生态学中的,诸如传播、郁闭度、覆盖度、密度研究的升华,其概念化的问题还有待于更多的科学论证。

我国最早有关这方面的工作多在动物研究中,尚玉昌^[106]已作了总结。一些有关植物生态学和草地生态学的研究也或多或少涉及生态适应对策的内涵。1985年,我国著名草原学专家任继周、胡自治和符义坤^[99]三位教授根据多年来对草原科学理论的研究和草业生产实践,就草地植物生态适应性问题,对干旱区植物惰性、活性、中性三性的划分是我国在草原植物种群生态适应对策研究上的先期报道。钟章成^[133]关于植物种群繁殖对策的研究和综述抓住了植物种群繁衍对策的核心,是国内目前该领域研究中较为深入的一支。班勇^[63]关于植物生活史对策进化的综述是对植物生活史对策较为系统的总结。上述研究结果的深度和广度基本上就是国际上同类研究的焦点问题。

显然,有关植物种群生态适应对策研究的核心问题不外乎是以下两种。①物种本身的利己性和利他性。例如:遭受虫害的柳树,其嫩叶中分泌的石炭碱量增多;白桦树受虫害后,叶中的酚类物质含量增多;金合欢遭受动物采食后,叶片中的单宁酸含量增多等。这些都是对外来入侵的应急抵抗。这与美国学者巴克斯特在用电流计对龙舌兰的测试后提出“植物是有意识的”的说法一致^[46],说明了植物种群的不同个体采取完全不同的行为对策是非常正常和合乎道理的,即利己性。然而,要想保持植物种群的稳定和繁衍,其利他性也是不能忽视的。Lau 等有关生理整合对草本存活的研究就是对两者的综合考虑,其整合作用对克服不利环境具有重要的生态适应意义。有关这方面的研究,无论是深度还是广度都还不能达到理想的境界^[82]。②对环境干扰的适应。如 Solbrig 等^[110]在堇菜属(*Viola*)几个种的综合种群统计学图解模型分析中讨论了一些统计学上的参数对干扰的适应性以及 May^[90]对干扰的定量研究等,较为系统地研究了植物对干扰的适应性问题。这一研究指明了不同环境条件下的植物种群多样性、有关的稳定性、生态位理论、资源利用的生态对策一起共同构成了现代植物种群生态学的主要内容。尽管这一时期已从植物种群行为生态适应环境方面对植物生态系统的稳定性和恢复性进行了一些定位研究,但对这些问题的阐明,从定义到理论都还比较杂乱,尚不能令人满意^[136]。

应该说,这一时期创立的演化稳定对策理论是较为成功的,其成功之处就在于从行为生态学的角度来探讨植物自身存在的利己和利他性。其中较为新颖的提法是“植物的意识”——英国科学家研制的植物探测器通过电子翻译可听出植物在“说话”,日本科学家已将植物电转换成音乐^[126]等,这将无疑有助于研究植物生命的演化问题,然而深入细致的植物种群适应对策探索和理论总结有待于进一步展开。

1.1.3 植物种群生态适应对策系统分析方法论阶段

植物种群生态适应对策,实际上就是以同一物种植物所有个体集合在一起所采取的能够适应于环境的方式,其适应方式并不单一,而是全方位的,加之植物种群不同,其适应方式也不尽相同,这就使得貌似简单的生态适应对策问题更加复杂难解。这些适应方式的内涵和机制是什么?我们都不太清楚,甚至很多方面还是无知的,我们不可能对其进行真正的全方位研究。植物种群生态适应对策研究发展时期的研究成果解释了生活史上的一些理论问题。因此,从现在起,应该是对植物种群生态适应对策机制进一步向具有系统性、多层次等特点的方法论研究方面深入,对已有的植物生态适应对策理论应从自然界到实验室进行详细模拟来证明的时期,简言之,就是要使植物种群生态适应对策理论研究在方法论上有所改进,确切地说,就是要在生态适应对策机制研究的深度上得到较大的突破。然而,由于受各方面条件制约,有关的研究还是极其有限的。

1. 植物种群生态适应模型假设

王兰州、任继周、胡自治^[121]1996年在研究和总结了植物惰性、活性、中性三性的基础上提出的草地植物种群趋中生态适应对策,是我国植物种群生态适应对策理论深入研究的信号,1996年在北京召开的国际农业年会上报告后,反响较为强烈,这说明有关植物种群生态适应对策理论的研究具有较大的潜在意义,也是极为必要的。而后,王兰州^[23]进一步结合近代原子核物理和分子生物学的研究成果在研究植物群落趋中生态适应对策的机制时初步提出了物性理论是生态适应对策形成的基因,中性突变理论是生态适应对策形成的内动力,中度干扰假说是生态适应对策形成的外动力,并确定了生态适应对策反应过程中的三基原则,即:植物的生态适应速率小于环境干扰的速率,其速率的上限趋近黄金分割,其下限趋近亚黄金分割,对应的模型是:①植物适应的速率小于环境干扰的速率模型, $m_1 = m\sqrt{1 - V^2/C^2}$; ②适应对策上限趋于黄金分割模型, $|AC| = \frac{\sqrt{5}-1}{2} |AB|$; ③适应对策下限趋于亚黄金分割模型, $[(-1+\sqrt{5})/2]^2 = (0.618)^2 = 0.382^2$ 。在对祁连山北坡植物群落生态适应性研究时提出了生态适应评判值(K_w)

概念^[24]，认为植物生态适应对策应该有量的概念，依据 K_w 值可以对植物种群进行活性、惰性和趋中性的初步划分，其划分结果还有待更多的试验研究来证明和完善。

2. 植物生态适应性试验论证

1) 植物在梯度温度控制下适应性的试验研究

有关植物与温度之间相互关系的研究资料是非常多的(见参考文献)，由此形成了生态学研究的重要领域。我们从适应对策研究的角度对垂穗披碱草(*Elymus nutans*)种子萌发期间对梯度温度的适应对策进行了试验。初步证明了环境因子可以造成植物生态适应性上的差异，但更多的是来自其自身生态适应对策上的改变^[6]。

2) 植物微弱电波的适应性测试

主要是探索植物适应环境的行为动态，王兰州等^[22, 42]在研究植物适应性时曾认识到信息传递在适应对策的产生和执行过程中的重要性。微弱电信号是生物体内最重要的物理信号之一，它在外界刺激——细胞耦联中起到重要的作用^[32]，并与多种生理活动密切相关。为了应付各种环境的胁迫，植物发展了各自的应激能力。植物体内的电信号与环境的刺激存在某种关联，电信号在多种化学物质下都可被激发(除草剂、水、植物生长素等)，也包括物理的因素，如光、热、冷、机械损伤、电、重力场等^[91]。实验表明，植物器官和组织间长距离联系的方式主要是通过生物电化学或电生理信号^[84, 92, 93]，这种长距离的通信方式效果很显著，因此植物能够对外界刺激(如改变温度或渗透环境、光照水平、伤害、砍、机械刺激或水胁迫等)迅速作出反应。在受伤后不久植物的远端很快能观察到变化，并伴随着快速、长距离的电化学波信号变化。Burdon Sanderson 对捕蝇草动作电位的传递^[66]，达尔文父子对西番莲类似动物的神经——肌肉的机制的研究之后若干年，Bose^[65]对各种刺激在植物体内引起的电波传递及其生理效应进行了较多的研究，证明了植物体的动作电位具有与动物神经动作电位相同的规律：全或无定律，具不应期、需要刺激物等。此后，又有许多植物学工作者对此进行了大量的研究^[26, 48-52, 91, 98, 100]。植物内部生理过程的协调及与环境的平衡是与植物细胞兴奋性相联系的，细胞质的高敏感性，导致所有细胞组织对于任何内部和外部的影响有反应，它们与细胞内的原生质体结构构成了兴奋性的基础，因为，细胞间的胞间连丝把原生质连接成为共质体^[66]，产生和传导兴奋，调整了生物体与环境之间的互动。任何活细胞持续地从环境交换信息，形成“耗散结构”^[26]。通过膜片钳技术，Helene 发现原生质膜上的离子通道在植物细胞与内外环境和谐的共生中扮演了重要的角色^[65]。膜上的离子通道在尚不是很清楚的机制下统一依次地打开或者关闭，导致了膜电位的变化。运用离子通道抑制剂，Julien^[83]用 Ca^{2+} 螯合剂