



華夏英才基金學術文庫

张大勇 主编

植物生活史进化 与繁殖生态学



科学出版社

www.sciencep.com



华夏英才基金学术文库

植物生活史进化 与繁殖生态学

张大勇 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书从生存和繁殖两个最基本的适合度组分出发,重点讨论了植物在生长、维持(存活)和繁殖三个基本生命活动之间的资源分配问题,同时对植物的繁殖过程,如传粉、植物花的展示和设计、近交衰退、交配系统、花粉散发与接收之间的相互干扰等,也进行了深入的讨论。本书系统回顾了植物生活史进化和繁殖生态学两大分支领域内当前的研究热点和发展趋势,而且在介绍基本概念与理论的同时,对研究方法和技术手段也给予了充分重视。

本书适合于生物、农林、环境科学等专业高年级本科生、研究生阅读,也可作为植物生态学、进化生物学等相关领域科研人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物生活史进化与繁殖生态学/张大勇主编. —北京:科学出版社, 2004.1

(华夏英才基金学术文库)

ISBN 7-03-012630-0

I. 植… II. 张… III. ①植物-进化 ②植物-繁殖-植物生态学
IV. Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 119011 号

策划编辑:李 锋 盖[△]宇/文案编辑:李久进 贾学文

排版制作:科学出版社编务公司/责任校对:朱光光

责任印制:刘士平/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

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004年1月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2004年1月第一次印刷 印张: 27

印数: 1~2 000 字数: 530 000

定价: 60.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈双青〉)

《植物生活史进化与繁殖生态学》编辑委员会

(按姓氏笔画排序)

- 白伟宁** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 任文伟** 复旦大学生命科学学院 (上海市邯郸路 220 号; 邮编 200433), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 任明迅** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 张大勇** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 张玉芬** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 陈小勇** 华东师范大学环境科学系 (上海市中山北路 3663 号; 邮编 200062)
- 钟 扬** 复旦大学生命科学学院 (上海市邯郸路 220 号; 邮编 200433), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 施苏华** 中山大学生命科学学院 (广州市新港西路 135 号; 邮编 510275)
- 曾艳飞** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室
- 廖万金** 北京师范大学生命科学学院 (北京市新街口外大街 19 号; 邮编 100875), 生物多样性与生态工程教育部重点实验室

前 言

在近 20 年里,植物生活史进化与繁殖生态学取得了令人瞩目的进展。这些最新成果已被生态学主要教科书收录,某些特定生活史与繁殖生态学问题的专著在国际上也已有一些,但是全面反映植物生活史和繁殖生态学最新进展的著作目前在国内外尚未见到。已经翻译出版的《简明植物种群生物学》(第 4 版, Silvertown 和 Charlesworth 著,李博等译,高等教育出版社,2003 年)仅对这些内容进行了简单介绍,有些重要领域(如植物防御)几乎没有涉及。

毫无疑问,植物生活史进化与繁殖生态学的内容重叠是很大的,尤其在繁殖分配、种子大小和数量平衡等与繁殖有关的性状上,但彼此不能完全涵盖,而是具有很强的互补性。例如植物的衰老、化学防御等和生存联系在一起的生活史性状在繁殖生态学中没有涉及,而生活史进化则通常忽略了有性繁殖过程的细节,基本不考虑传粉过程、植物花的展示和设计、近交衰退、交配系统、花粉散发与接收之间的相互干扰等命题。因此我们认为,一本综合反映上述内容的著作是急需的,它能够帮助我们更好地理解植物性状的进化意义,有利于植物进化生态学研究在我国的迅速兴起。本书试图填补这个空白。

尽管人们对于植物生活史的兴趣可以追溯到远古时期,生活史理论,就像整个种群生物学理论一样,主要是在动物学家手中发展起来的。动物种群生物学领先了植物种群生物学数十年是一个不争的事实,但植物种群生物学的发展肯定不能完全简单地模仿动物种群生物学,因为一个显而易见的事实:植物不是“动物”。由于固着生长的特性,植物不能主动寻找配偶而必须依赖外界因子(风或昆虫等)才能实现花粉传递,导致了巨大的繁殖多样性;由于不能通过移动躲避动物伤害,植物进化产生了多种多样的物理和化学手段抵御天敌;由于不能像动物那样便利地寻找有利的资源斑块(生境选择),植物发展出了形式多样的克隆生长构型和构件整合行为。从根本上讲,正是植物固着生长的特点决定了它们为什么需要把雌雄两个性别的功能结合在一个个体身上甚至一朵花内。即使是异养生物,只要营固着生长,往往也都是雌雄同体的。

雌雄同体意味着一株植物可以通过两个途径,即花粉或者胚珠(种子),来向下一世代传递基因。早期的植物学家几乎把注意力全部集中在种子生产上,似乎种子生产就能代表植物的所有繁殖成效,而基本忽略了植物通过花粉(雄性)途径获得的适合度。即使是考虑花粉散布的传粉生物学也主要以植物雌性繁殖成效为核心,仿佛植物产生花粉的目的就是为了保证胚珠受精。除了这种群体选择的模糊认识之外,还有一个重要因素就是野外测量工作的难易程度不同:种子计数容易,

而确定这些种子中的雄配子来源却是极其困难的。近 30 年来,人们开始意识到原先仅从种子生产角度而获得的知识可能并不全面甚至是误导的,需要重新解释和重新认识决定植物繁殖性状进化的选择力量。这种思想认识上的飞跃影响着植物繁殖生物学的各个方面,直接促成了“新植物繁殖生物学”的诞生。

众所周知,生态学也被称为自然的经济学。微观经济学原理是分析植物生活史和繁殖性状功能意义的主要理论框架,是适应主义者工作程序中必不可少的组成部分。在探讨生物进化问题时,人们常常只关注所研究的性状能带来哪些适合度收益,却忽略了另外一个方面:成本。“天下没有免费的午餐”,任何适应性状的背后都必定有成本存在。我们说某个性状是适应的,仅仅是指它使生物个体在收益与成本之间获得了最大的差值(净收益或称适合度)。所以,如果读者想更好地掌握现代进化生物学和生态学,一些必要的微观经济学知识将会提供很大的帮助。如果你能够吃透微观经济学中的机会成本、边际值、贴现、纳什平衡等概念,能够自觉、熟练地进行收益-成本(代价)分析,进化生态学中的许多原理实际上是不言而喻的。

有些问题,如资源分配、交配系统等,尤其受益于 20 世纪 60~70 年代以后在经济学中才发展起来的博弈论等新理论。除此之外,分子标记和计算机等新技术的发展也是非常重要的。研究植物的生活史和种群动态往往需要采用映射矩阵模型,而这又要求我们必须具备一定的计算能力和设备。蛋白质(等位酶)和分子标记手段(例如 SSR、AFLP、RAPD 等)使生态学家第一次有可能直接测量植物的雄性适合度。37 年前,等位酶标记技术的发展大大方便了对植物种群遗传变异的研究。在今天,等位酶标记仍然是解决诸多问题的有效工具。然而,近年来大量 DNA 分子标记技术的进步可以使提出一些以前不可能提出的问题。虽然等位酶仍然是繁育系统、遗传多样性研究中利用最广泛的技术,但微卫星标记可能会因其高水平的等位基因变异和共显性表达而有更广阔的前景。

本书覆盖了植物生活史和繁殖生态学领域内的主要研究内容,既有概念和理论上的回顾,也有技术和手段的评述。我们希望本书能为有兴趣进入植物进化生态学领域的读者提供一个最新的入门读物(文献收集一直到 2003 年 10 月),也希望能对推动我国植物进化生态学领域的发展做出一些微薄的贡献。当然,能否达到这个目的还有待读者的评判和时间的检验。

作为主编,我要特别感谢各章作者对本书做出的贡献,尤其是陈小勇(第 5 章)和钟扬、施苏华、任文伟(第 11 章),他们不仅为本书增色,而且弥补了我个人知识结构的缺陷,使本书的内容更加均衡、全面。袁永明博士百忙之中审阅了第 2 章,施苏华教授审阅了第 10 章;张全国同学和唐亮同学仔细地阅读了本书部分章节的初稿,并提出了大量的改进意见。最后,我要特别感谢国家自然科学基金委员会对我的研究工作所给予的连续多年资助,也衷心期待着读者宝贵的批评意见。

张大勇
2003 年 10 月

目 录

前言

第1章 生活史进化	张大勇
1.1 表型最优化研究法	2
1.2 生活史性状之间的权衡关系	12
1.3 成熟年龄与大小	19
1.4 繁殖节律、繁殖力与衰老	29
1.5 种子大小、扩散与休眠	43
1.6 克隆生长	61
1.7 生活史对策——生活史性状的综合分析	69
参考文献	78
第2章 植物繁殖生态学	张大勇
2.1 无性与有性繁殖	97
2.2 自交与异交	102
2.3 性别的合与分	122
2.4 雄性繁殖适合度	146
2.5 花部特征与传粉者的相互影响	148
2.6 生物传粉与被子植物的多样化	152
2.7 结语	155
附录：传粉媒介与传粉综合征	156
参考文献	164
第3章 克隆植物生态学与进化	张玉芬、张大勇
3.1 克隆植物生长型	181
3.2 克隆植物的适合度	183
3.3 克隆植物的行为	186
3.4 克隆生长与有性繁殖	201
3.5 克隆植物的遗传多样性	208
3.6 结论与展望	212
参考文献	212
第4章 防御	任明迅、曾艳飞、张大勇
4.1 形形色色的抵抗	224

4.2 忍耐与抵抗	234
4.3 防御和生活史	238
4.4 植物防御的进化: 理论模型	239
4.5 结语	252
参考文献	253
第5章 交配系统	陈小勇
5.1 植物性别与交配系统	258
5.2 植物交配系统研究的方法	260
5.3 自然植物种群的异交率	268
5.4 影响植物种群异交率的生态因素	271
5.5 近交、远交及其衰退	275
参考文献	279
第6章 雌雄异熟	白伟宁、张大勇
6.1 雌雄异熟的类型	285
6.2 雌性先熟和雄性先熟的分布	287
6.3 雌雄异熟的选择压力及其进化	291
6.4 结语	296
参考文献	298
第7章 雌雄异位	任明迅、张大勇
7.1 雌雄异位的各种类型	303
7.2 雌雄异位的功能与适应意义	313
7.3 雌雄异位与雌雄异熟	315
7.4 雌雄异位的进化	316
7.5 结论与展望	318
参考文献	320
第8章 雌雄异株	廖万金、张大勇
8.1 雌雄异株在被子植物中的发生范围	323
8.2 雌雄异株进化的途径	325
8.3 理论模型及其检验	332
8.4 结论与展望	346
参考文献	347
第9章 雄全同株	廖万金、张大勇
9.1 两性花和雄花的时空模式和比率	353
9.2 雄全同株的进化意义	355
9.3 雄全同株的进化方向	363
9.4 结论与展望	364

参考文献	364
第 10 章 分子标记技术	廖万金
10.1 等位酶标记与 DNA 分子标记	369
10.2 分子标记与交配系统	383
10.3 分子标记与基因流	387
10.4 分子标记与克隆鉴定	392
10.5 结语	394
参考文献	395
第 11 章 分子系统发育分析	钟扬、施苏华、任文伟
11.1 分子系统发育研究简介	404
11.2 繁育系统与历史性状的进化	407
11.3 适应性进化分析	411
11.4 植物群落的系统发育分析	412
11.5 结语	415
参考文献	416
索引	419

第 1 章 生活史进化

张大勇

理想状况下,每株植物的寿命都应该无限长,刚一出生就开始繁殖,并且每次繁殖都生产大量的种子。显然,这种达尔文精灵(Darwinian demon)在现实世界中是不可能存在的(Partridge & Harvey 1988),因为任何植物在任一时刻可利用的资源量总是有限的。如果植物在繁殖上投入了更多的资源,那么它在生长、存活等方面的资源投入就会相应减少。每个生物都只能在生长、存活和繁殖的各种可能组合中寻找一个最佳方案,以最大限度地实现其繁殖成效(reproductive success)。

所谓生活史是指生物从出生到死亡所可能经历的各个阶段(Willson 1983)。生活史性状一般是指不同年龄的存活率与生育率,但人们有时也把一些与繁殖或存活相关的指标(如后代大小、扩散、生长速率等)或者一些综合性指标(即对若干不同年龄存活率和生育率参数的概括,如寿命、经产数等)也当作生活史参数来研究。早在 1930 年, Fisher 就提出应把不同年龄的存活率和生育率看做生物表型的一部分,并探讨了它们的适应性问题。20 世纪上半叶, Lack(1947)关于鸟类窝卵数、Medawar(1946, 1952)关于衰老及 Cole(1954)关于单次/多次繁殖进化的研究,标志着现代生活史理论的兴起。在 1920~1950 年这一时期,生态学家已经开始广泛运用寿命表方法研究动物种群,因而对不同年龄的存活率和生育率的定量种群统计学后果已经具备了有效的分析手段。而且人们业已发现,这些生活史参数无论是在种内还是在不同物种之间都有很大的变异。生活史进化理论试图说明这些生活史变异的维持机制及其适应意义(Roff 1992, Stearns 1992, 2000, Roff 2002)。

目前,生活史进化理论主要是由动物种群统计学(demography)和综合进化论相结合而形成的。部分原因可能是由于该领域的开创者都具有动物生态的背景(如 Lack、Medawar 和 Cole),但也可能存在方法论上的问题:由于植物的构件性、营固着生活及克隆生长(克隆繁殖)等,植物个体之间的变异和表型可塑性往往非常大,数量统计不像动物种群那样容易。按照 Harper(1967)的观点,高等植物的这些特性严重地制约了植物种群生物学的发展。这种状况一直持续到 Harper(1977)的《植物种群生物学》巨著出版之后才开始得到改善,并相继出版了多本有关的会议文集、教材和专著(Solbrig et al. 1979, Solbrig 1980, Silvertown 1982, Willson 1983, Dirzo & Sarukhan 1984, Jackson et al. 1985, Lovett Doust & Lovett Doust

1988, Wyatt 1992, Bazzaz & Grace 1997, Silvertown et al. 1997, Vuorisalo & Mutikainen 1999, Silvertown & Charlesworth 2001)。

现代生活史进化的研究异常活跃,有关文献可以说是浩如烟海,新思想、新模型及新证据仍然层出不穷。但是在本章内我们并不打算对植物生活史进行全面的综述,而是着重介绍其理论框架、研究思路和一些基本概念。若想对这个领域有更全面、更深入的系统了解,读者可以参阅一些近年的专著,如 Roff(1992, 2002)、Stearns(1992)、Silvertown 等(1997)及 Vuorisalo 和 Mutikainen(1999)等;侧重于遗传学和种群统计学基础理论方面的书籍则有 Charlesworth(1994)、Bulmer(1994)和 Caswell(2000);而关于生活史研究最新进展和今后发展趋势的展望与介绍可以参见 Stearns(2000)和 Roff(2002)。

1.1 表型最优化研究法

生活史进化的研究主要有两大类方法。一是表型最优化研究法,根据作用在生活史性状上的选择压力来探讨生活史性状的适应意义。这种方法一般都是通过某种形式的最优化模型(optimality model)来开展研究的(Maynard Smith 1978)。它通常假定存在着这样一个最优化指标(适合度):最优的生活史策略应该使该指标达到最大值(Parker & Maynard Smith 1990, Lessells 1991, Roff 1992, Stearns 1992, Charlesworth 1994, Daan & Tinbergen 1997, Roff 2002)。构造最优化模型的主要目的是帮助人们理解产生适应性的选择力量(Maynard Smith 1978)。最优化模型是一种表型研究途径,因为它忽略了最优表型可能会由于遗传变异不存在而无法实现的问题。当模型预测与实际观测不符的时候,我们是修改模型使之更加完善(因为模型可能遗漏了某些重要的、在种群内维持该性状的选择力量)还是干脆放弃这种努力?这是一个比较复杂的科学方法论问题,读者可以参见 Maynard Smith(1978)和 Parker 与 Maynard Smith(1990)为前一种选择所作的辩护,此处不再赘述。尽管这样或那样的批评从未间断过,最优化研究法仍然显示出其强大的生命力,在探讨各类生物适应性问题上都发挥着不可替代的作用(Kozłowski 1999)。

另外一种研究生活史进化的方法是遗传学方法,它也考虑自然选择的效应,但其侧重点为自然选择如何影响种群内基因频率的变化(Lande 1982)。遗传学方法能够预测种群遗传变化的方向和速度及达到平衡时遗传变异的水平,而这些很明显是表型途径无法做到的。虽然表型研究法完全忽略了所研究性状的遗传学基础,但它能够更好地阐释生活史性状的适应性,能更好地说明不同的环境将会塑造什么样不同的生活史,而这却是遗传学途径的薄弱环节(Maynard Smith 1982, Charnov 1989, Parker & Maynard Smith 1990)。从这个意义上说,表型和遗传学研究不是对立的,而是相互补充的。遗传学研究法主要处理“局部”事件,即在较小时间尺度上描述和预测生活史变异,而表型研究法则从长远的、进化平衡的角度探

讨什么样的表型在当前环境条件下是最优的。

下面我们主要介绍表型最优化研究法,至于生活史进化的数量和种群遗传学研究及其与表型最优化理论的联系,读者可以参考 Charlesworth (1994) 和 Roff (2002) 的专著。

1.1.1 决策变量:生活史性状

每个最优化模型都要处理一个或更多生物学性状的进化问题。这些性状可被称为该模型的决策变量。生活史最优化模型研究的是生活史性状,严格地说来是由不同年龄的生育率和存活率构成的 (Partridge & Harvey 1988, Lessells 1991)。像寿命、初次繁殖年龄、经产数(一生中繁殖的次数)等指标是对这些不同年龄生育率和存活率的概括总结,因而也符合生活史性状的定义。而对存活率或者生育率有相当直接影响的一些其他性状,如个体生长速率、后代大小、在繁殖季内开始繁殖的时间、成熟时的个体大小及种子在时间和空间上的扩散等,也都经常被作为生活史性状来研究。虽说如此,不同年龄的生育率和存活率与其他生活史性状还是有一个重要的区别:生育率或者存活率的增加总是提高生物的适合度,而其他生活史性状,如生长率、后代大小、扩散率等,则往往是中间值才对应着最大的适合度。

1.1.2 优化指标:内禀增长率 r 或总繁殖率 R

自然选择使生物个体的适合度达到最大,所以适合度可以被用来作为生活史优化模型中的目标函数。但适合度应该如何来衡量?考虑这样的两个基因型,一个基因型可能在种群中很快取得数量上的优势地位但只能生存较短时间,然后就灭绝了,而另一个基因型可能从未在种群中取得过数量优势但能生存更长的时间。这两个基因型谁是更适应的?对这个问题恐怕没有一个简单的标准答案 (Stearns 1992)。文献中人们更倾向于强调数量优势,并暗含地假定了数量优势与生存时间之间没有矛盾:能够获得最大数量优势的基因型也能生存最长的时间。

在生活史进化模型中,最常用的两个适合度计测指标为总繁殖率 (R , net reproductive rate, 文献中有时把它译成净繁殖率) 和种群内禀增长率 (r , 种群遗传学中一般称为马尔萨斯参数;如果种群增长是离散的,种群增长率一般用 λ 来表示。 λ 和 r 的关系为 $\lambda = e^r$)。当种群动态是非密度依赖的,人们一般用 r (或者 λ) 作为适合度指标 (式 1-1); 而对于个体数量恒定的种群,优化指标则通常采用 R (式 1-2) (Partridge & Harvey 1988, Roff 1992, Stearns 1992, Kozłowski 1993, Charlesworth 1994, Kozłowski 1999, Roff 2002)。本节下面介绍的内容属于对适合度概念较为抽象和理论化的讨论,初次阅读大部分都可以跳过,你只需知道 r 和 R

是怎样定义和求出的即可。

这里需要特别强调,由于人们现在还不能给出一个在所有情况下都通用的适合度指标,甚至有没有这样的指标都可能存在着激烈的争议 (Stearns 1992),所以在分析每一个具体的生活史问题时人们必须专门设计一个优化指标,这个指标对分析当前问题可能是恰当的,但换成另一个问题或者另一组研究对象时可能就不再适用了。从某种意义上说,适合度这时已从一种抽象概念变成了具体问题具体分析的工具 (Stearns 1992)。任何一个适合度指标都有它自己的适用范围,选定了它就等于附带选定了使该优化指标成立的各种限定条件 (Kozłowski 1993, 1999)。由于植物的繁殖与存活往往与大小联系更紧密,所以植物种群统计学经常分析大小结构,而不是常规的年龄结构 (Caswell 2000)。但是,大小结构 (size-structured) 比年龄结构 (age-structured) 更难以进行数学分析,所以作为对生活史进化问题的一个简要介绍,本章只考虑年龄结构的种群。关于大小结构种群动态的模型读者可以参考 Caswell (2000) 的专著。至于克隆生长给植物生活史进化分析造成的复杂性我们将在 1.6 和第 3 章中进行讨论。

考虑由一个基因型组成的单态 (monomorphic) 种群。如果各个年龄的存活率和生育率都不随时间变化,那么经过一段时间之后,种群将收敛于一个稳定的年龄结构并表现出指数增长。具体地,若令 $p(x)$ 为 x 龄个体存活到下一年的概率, $m(x)$ 为 x 龄个体生育的雌性后代数 (对于雌雄同体的植物,即种子数),这时种群增长率 (r) 可根据传统的 Euler-Lotka 方程求出

$$1 = \sum_{x=0}^{\infty} e^{-rx} l(x) m(x) \quad (1-1)$$

式中, $l(x) = p(0) p(1) \cdots p(x-1)$, 为个体从出生到 x 龄的存活率; $l(0) = 1$ 。在一个无性繁殖的种群中,具有最大增殖速率的基因型将是进化竞赛中的胜利者,一旦出现,它在种群中的频率将不断增加并最终占据整个种群 (遗传学中称为固定)。既然 $r > 0$ 的指数式种群增长不可能长久地维持下去,所以, r 可作为适合度指标仅限于以下两种情形 (Kozłowski 1993): ① 种群频繁地经受严重干扰,而且干扰对所有基因型存活率的影响都是相等的; ② 当最大的 r 等于 0 的时候,这时种群大小既不增加也不减少。

另一个人们经常采用的适合度指标是总繁殖率 (R), 它被定义为有机体一生的期望后代数,即

$$R = \sum_{x=0}^{\infty} l(x) m(x) \quad (1-2)$$

许多人喜爱使用 R 作为适合度指标,因为它可以很方便地拆成两个部分之和,即

$$R = \sum_{x=0}^{\alpha} l(x)m(x) + \sum_{x=\alpha+1}^{\infty} l(x)m(x) \quad (1-3)$$

这里 α 可以是任何年龄。如果在 α 龄之前各个基因型的 $p(x)$ 和 $m(x)$ 都相等, 那么判断哪个基因型是更适应的, 我们只需考查 α 龄以后的生活史参数即可 (Kozłowski 1993)。但用 r 作为适合度指标时却没有这种便利条件, 因为 r 和各个时期生活史参数的函数依赖关系比上式复杂很多。

以 R 作为适合度指标要求种群内个体数量必须处于既不增加也不减少的动态平衡之中, 这实际上等于说我们已经假定了密度调节机制在发挥着作用 (Kozłowski 1993, 1999)。对于许多植物种群来说, 密度依赖的种群调节作用可能主要表现为高密度时种子和幼苗的大量死亡。如果种群大小没有稳定而仍然继续增加, 那么越晚出生的后代, 与当前出生的后代相比, 其价值就越低。打个比方, 这种情形就像通货膨胀时的货币一样: 一年后挣到的 1 元钱可能只相当于今天挣到的 5 角钱。如果种群增长率为 r , 那么过了 x 年后种群数量将是现在的 e^{rx} 倍。因此 x 年后生育的一个后代只相当于现在生育的 e^{-rx} 个。考虑到这种“通货膨胀” (或者“通货紧缩”, 如果种群数量在下降) 效应, 我们可以定义一个新的指标——出生时的繁殖值 (reproductive value at birth), 即

$$V(0) = \sum_{x=0}^{\infty} e^{-rx} l(x)m(x) \quad (1-4)$$

它等于一个个体从出生时刻起, 一生中所期望拥有的、折算成出生时刻现值的后代数量。Taylor 等 (1974) 证明, 只要种群数量动态是一个确定性过程 (不管是否存在密度依赖的种群调节作用), 出生时的繁殖值就是一个恰当的适合度指标。但我们注意到, 在遗传单态的、具有稳定年龄结构的种群中, $V(0)$ 的取值, 根据 Euler-Lotka 方程, 只能等于 1。这似乎是一个矛盾: 出生时的繁殖值既要被自然选择最大化又只能是一个常数。利用进化稳定对策 (ESS) 概念可以较好地解决这个难题。

所谓 ESS 是指当种群完全由某个对策 (基因型) 组成的时候, 任何其他对策都不能依靠自然选择的作用而成功地侵入这个种群, 那么这个对策 (基因型) 就被称为进化稳定的 (Maynard Smith 1982)。ESS 概念的精髓是不强调绝对意义上的优化, 而是从相对意义上寻求所谓的最佳 (张大勇等 2000): 当种群完全由 ESS 对策者组成的时候, 它的适合度大于其他突变对策者的适合度。根据传统的最优化模型求出的最优生活史肯定满足 ESS 条件, 但反过来, ESS 却未必是最优的 (Parker & Maynard Smith 1990, Kawecki 1993, Mylius & Diekmann 1995, Brommer 2000)。因而, ESS 可以看成是一个较弱的最优化概念。

数学上, ESS 概念可以更严格地定义如下 (Maynard Smith 1982, 张大勇等

2000)。令 $W(J, I)$ 表示在 I 对策者组成的种群内 J 对策者的赢得值 (pay-off)。我们说 I 是一个 ESS, 如果对于所有的 $J \neq I$ 都满足下列条件

$$W(J, I) < W(I, I) \quad (1-5)$$

或者当 $W(J, I) = W(I, I)$ 时, 则对于任意小的 q 都有

$$W(J, P_{q,J,I}) < W(I, P_{q,J,I}) \quad (1-6)$$

式中, $W(J, P_{q,J,I})$ 表示在 J 占比例为 q , I 占比例为 $(1-q)$ 的种群里 J 对策者的赢得。条件式 (1-6) 是说, 当 I 是弱纳什 (Nash) 平衡时, 即 $W(J, I) = W(I, I)$, 一旦 J 在种群内占有不可忽视的比例时其适合度 (赢得) 必须小于 I 的适合度。这个条件保证了 I 对策者种群不会被任何突变对策所侵蚀。

我们关注的大多数生活史性状, 如成熟年龄、繁殖分配、后代大小、扩散率等, 都是连续的对策, 所以上述的 ESS 条件可以转换成微分方程的形式 (张大勇等 2000)。如果连续对策 v^* 是进化稳定的, 对任何 $u \neq v^*$ 的突变对策都必须有

$$W(u, v^*) \leq W(v^*, v^*) \quad (1-7)$$

这也就是说, $W(u, v^*)$ 作为 u 的函数应该在 $u = v^*$ 处取极大值, 或者

$$\left. \frac{\partial W(u, v^*)}{\partial u} \right|_{u=v^*} = 0 \quad (1-8)$$

$$\left. \frac{\partial^2 W(u, v^*)}{\partial u^2} \right|_{u=v^*} \leq 0 \quad (1-9)$$

式 (1-9) 是为了保证式 (1-8) 求出的解是极大值而不是极小值。上面两式合在一起保证了 v^* 是一个纳什平衡。如果式 (1-9) 的不等式严格成立, 那么 v^* 是一个严格的纳什平衡, 必然是 ESS。但如果 W 对 u 求出的二阶导数等于 0, 那么 v^* 就是一个弱纳什平衡, 它是否是一个 ESS 还需要根据式 (1-6) 所规定的条件进行判别。好在多数生活史进化模型求出的解都是严格的纳什平衡, 故而我们一般不需要考虑后面这种更复杂的情形。

现在让我们回到前面的问题。假设种群是由马尔萨斯参数为 r 的基因型所组成的, 这时, 我们考虑一个突变基因型在这个种群内的命运。如果 r 是一个 ESS, 那么突变基因型的马尔萨斯参数 r' 必然小于 r , 否则突变基因型将可以成功侵入种群, 与 r 为 ESS 的定义矛盾。用 $V'(0)$ 表示突变基因型出生时的繁殖值, 根据定义我们有 (注意: 由于突变基因型处于由马尔萨斯参数为 r 的基因型所组成的种群中, 所以这时的种群增长率为 r)

$$V'(0) = \sum_{x=0}^{\infty} e^{-rx} l'(x) m'(x) \quad (1-10)$$

既然 $r' < r$, 所以

$$V'(0) < \sum_{x=0}^{\infty} e^{-r'x} l'(x) m'(x) = 1 \quad (1-11)$$

或者说 ESS 基因型的 $V(0) = 1$, 而所有其他入侵基因型的出生时繁殖值都小于 1。

一般地, 我们可以定义任意年龄(x)的繁殖值为该龄个体今后(从 x 龄时刻算起)所期望拥有的、折算成现值(x 龄)的后代数(Williams 1966, Goodman 1982, Lessells 1991), 可表示为

$$V(x) = \sum_{y=x}^{\infty} e^{-r(y-x)} \left[\frac{l(y)}{l(x)} \right] m(y) \quad (1-12)$$

式中, $l(y)/l(x)$ 是 x 龄个体存活到 y 龄的概率; $e^{-r(y-x)}$ 则为 y 龄时出生的后代与当前(x 龄)相比的折扣率。 x 龄繁殖值可以很容易地分解为当前繁殖和未来繁殖两个相互“权衡”的组分, 即

$$\begin{aligned} V(x) &= m(x) + \frac{e^{-r} l(x+1)}{l(x)} \sum_{y=x+1}^{\infty} e^{-r(y-x-1)} \left[\frac{l(y)}{l(x+1)} \right] m(y) \\ &= m(x) + e^{-r} p(x) V(x+1) \end{aligned} \quad (1-13)$$

式中, $e^{-r} p(x) V(x+1)$ 被称为 x 龄个体的剩余繁殖值(residual reproductive value), 一般用 RRV 表示。

如果任何年龄的生育率和存活率都只依赖于该龄之前的生活史参数而与个体后来的繁殖和存活状况无关, 那么使 r 达到最大实际上就等于使各个年龄组的繁殖值都达到最大(Williams 1966, Schaffer 1974a, Goodman 1982)。这里需要注意, 各个年龄繁殖值达到最大的结论要求上述的限定条件必须满足, 因为有人曾经在这里产生过误解(Caswell 1980), 并由此引发了一场争论(Ricklefs 1981, Schaffer 1981, Yodzis 1981, Caswell 1982, Goodman 1982)。前面我们已经说明, 当 r 取极大值时 $V(0)$ 必取极大值, 即对于任一年龄 k , 都有 $\frac{\partial V(0)}{\partial m(k)} = \frac{\partial V(0)}{\partial p(k)} = 0$ 。因为按照繁殖值定义, x 龄个体的繁殖值, $V(x)$, 只取决于 x 龄和其后各年度的生育率和存活率, 所以现在只需证明, 如果对于所有的 $k \geq x$ 都有 $\frac{\partial V(x)}{\partial m(k)} = \frac{\partial V(x)}{\partial p(k)} = 0$, 那么对于所有的 $k \geq x+1$ 也就都有 $\frac{\partial V(x+1)}{\partial m(k)} = \frac{\partial V(x+1)}{\partial p(k)} = 0$ 。为了说明这一点, 我

们首先把式(1-13)两端对 $m(k)$, $k \geq x+1$, 求偏导数; 由于我们的假设条件, $m(x)$ 和 $p(x)$ 都与 k 大于 x 的 $m(k)$ 无关, 所以

$$\begin{aligned}\frac{\partial V(x)}{\partial m(k)} &= p(x) \frac{\partial \{e^{-r}V(x+1)\}}{\partial m(k)} \\ &= p(x) \left\{ -e^{-r} \frac{\partial r}{\partial m(k)} V(x+1) + e^{-r} \frac{\partial V(x+1)}{\partial m(k)} \right\} \quad (1-14)\end{aligned}$$

既然 $\frac{\partial V(x)}{\partial m(k)} = \frac{\partial r}{\partial m(k)} = 0$, 我们必有 $\frac{\partial V(x+1)}{\partial m(k)} = 0$ 。同理, 对于所有的 $k \geq x+1$ 也必有 $\frac{\partial V(x+1)}{\partial p(k)} = 0$, 这样我们就证明了 Williams(1966)的猜测: 当 r 取极大值时, 所有年龄的繁殖值也都取极大值。

对于个体数量稳定的种群, 优化指标既可以采用 r , 也可以采用 R , 取决于各人的喜好(Stearns 1992, Kozłowski 1993, Charlesworth 1994), 但这时因为种群密度恒定, 显然必有 $r=0$ 及 $R=1$ 。与前面关于 $V(0)=1$ 的讨论一样, 这些适合度指标虽然只能为恒定值, 但仍然可以说它们被自然选择最大化。换言之, 在数量稳定的种群中最优基因型的 $r=0$ 及 $R=1$, 而其他入侵基因型的 $r<0$, 或 $R<1$ 。

以 r 或者 R 作为适合度指标的最重要前提条件是: 选择必须是非频率依赖的。众所周知, 自然选择的结局取决于各个基因型(表型)适合度的相对值, 而不是绝对值。因此更准确地说, 自然选择是使相对适合度达到最大。只有当选择是非频率依赖的时候, 使相对适合度达到最大才等价于使绝对适合度达到最大(Kawecki 1993)。而密度制约作用的结果经常使适合度不仅依赖于整个种群的密度, 而且还依赖于各个基因型在种群内的相对比例(频率)(Kawecki 1993, Mylius & Diekmann 1995, Kozłowski 1999, Brommer 2000, Stearns 2000, Roff 2002), 这时我们必须明确地考虑密度依赖效应, 并采用进化稳定对策的理论框架(式 1-5 ~ 式 1-9)来确定目标函数。

在最优化和 ESS 理论中, 人们经常明确地或暗含地假设了无性(孤雌)繁殖, 或者真实遗传(breed true)(Maynard Smith 1982, Stearns 2000)。由于自然界中的生物绝大多数都是有性生物, 所以无性繁殖的假设只能理解为对非常复杂的适应性问题一个初步近似, 更现实的理论分析应该明确地考虑有性过程。Charlesworth(1994)对这个问题进行了较为详尽的分析, 并给出了上述常用适合度指标在有性生物身上所要求的各种前提条件。这些条件虽然已被 Charlesworth 明确地逐条列出, 但并未引起生活史研究领域的足够重视。例如, 当研究多年生植物在存活和繁殖之间的资源分配时, 如果要像生活史研究的常规程序那样, 即忽略植物的雄性繁殖投入并以 r 或 R 作为适合度指标, 那么植物的种子生产(雌性适合度)必须是资源投入的线性函数, 而这个条件可能是许多植物种群无法满足的(Zhang &