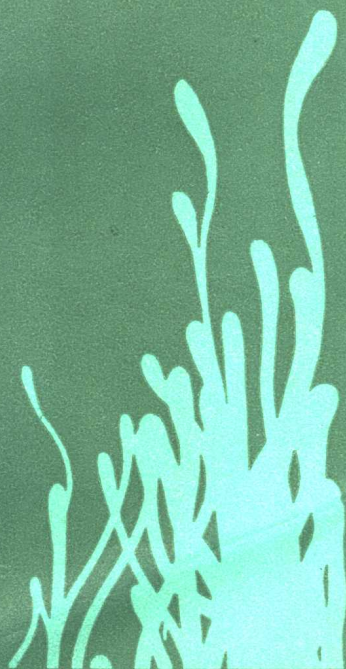
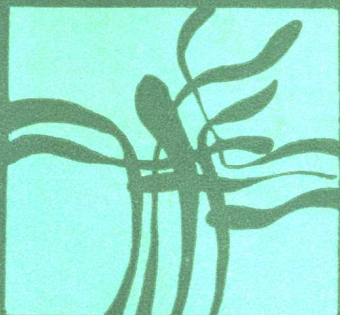


吴章钟 编译

植物种 和 种群的生态



福建科学技术出版社

植物种和种群的生态

吴章钟 编译

福建科学技术出版社

一九八六年·福州

责任编辑：宁筱彤

植物种和种群的生态

吴章钟 编译

福建科学技术出版社出版

(福州得贵巷27号)

福建省新华书店发行

福建新华印刷厂印刷

开本787×1092毫米 1/32 2.125印张 43千字

1986年6月第1版

1986年6月第1次印刷

印数：1—4,080

书号：16211·111 定价：0.37元

前 言

本书是根据美国学者M. C. Kellman著的《植物地理学》(Plant Geography) 1974年版和1979年版的有关内容编译而成的。

本书内容包括：植物种及其生态特征；植物种分布的环境制约因素；植物的个体发育、种群统计学和养分分配；植物种间的干扰和共存等四部分。它用生态学观点阐明种和种群问题，为育种和引种提供基础理论方面的依据。

本书可供农、林、牧、渔的专职和非专职技术人员，中学生物、地理教师，以及高等院校地理和生物系师生参考。

书稿完成后，承蒙福建师范大学地理系杨貽福先生审阅，在此表示衷心的感谢。

由于水平有限，在编译过程中难免有遗误与不足之处，恳请读者批评指正。

编译者

目 录

第一章 植物种及其生态特征.....	(1)
一 种的概念.....	(1)
二 种内的空间变异性.....	(3)
三 新遗传物质的起源.....	(5)
四 隔离与新种的起源.....	(7)
五 系统发育体系.....	(8)
六 种的生态特性.....	(9)
第二章 植物种分布的环境制约因素.....	(13)
一 水分.....	(13)
二 土壤养分.....	(16)
三 土壤酸碱度.....	(17)
四 日照率.....	(18)
五 大气中的各种气体.....	(20)
六 温度.....	(20)
七 湿度和风.....	(21)
八 火灾.....	(21)
第三章 植物的个体发育、种群统计学和养分分配.....	(23)
一 高等植物的个体发育.....	(23)
二 植物种群统计学.....	(27)
三 养分资源的分配.....	(41)
第四章 植物种间的干扰和共存.....	(52)
一 竞争.....	(52)

二	植物相克 (Allelopathy)	(53)
三	其他干扰形式	(55)
四	种间干扰的地理原因	(55)
五	植物种的共存	(57)
六	纬度的多样格局	(59)

第一章 植物种及其生态特征

一 种的概念

每一株植物都有它的独特形态，然而通过对大量植物的细致考查发现，根据外貌可把它们区分成若干个相当明显的类别。例如：每一株糖槭树的分枝式样、树冠形状和个体大小等，都是各不相同的；但是，通过对大量糖槭树的周密考查，又发现它们之间的相似之处远比不同之处多得多。比如每株糖槭树都具有三至五裂的单叶，叶对生，达到成熟龄后树皮缝裂，并具有几乎相同的繁殖结构。它们在一起形成了一个形态上同形的类群，尽管它们的内部具有某些差异，但与其他类群相比差异却是相当明显。

这种形态上同形（同质）的类群称为“种”，习惯上以拉丁双名法命名。如糖槭树被命名为 *Acer saccharum*，这既表明它作为一个种的特殊性，又表明它是槭属（*Acer*）的一员。从仔细的野外观察和实验中发现，这种形态相似的植物还具有生理学上同性能，尤其是对环境具有明显的相似的需求。因而，种是那些具有某些共同形态和机能特征的植物所组成的抽象概念。

在某一植物种中，同质性的基础是，该种的每一个体具有明显类似的基因组（set of genes）。基因组控制了植物种的形态和生理。这些基因来自该种植物的共同祖先，以及在

种群有性繁殖过程中发生的基因互换。在种群有性繁殖过程中，植物的异花传粉，保证了基因的不断互换，也保证了新的遗传物质与现存的遗传物质（没有显著矛盾的）结合到基因库中去。在这样的杂交种群中，基因的互换包含了若干机制。其中主要的机制是，繁殖过程中的偶然的的选择和亲本的成对染色体的重组，以及由于成对染色体间遗传物质的交换而产生的染色体之间的转移。

过去一般认为，种群内存在的同质性，是由于种群内个体间某种基因流动（gene flow）的结果。实际上，杂交的可能性常被看作是种的功能定义界限（definition）（Löve 1962）。新近的资料表明，植物间基因流动的局限性，远比以前想象的要大得多（Bradshaw 1972, Erlich and Raven 1969, Levin and Kerster, 1974）。诚然，Bradshaw（1972）曾经总结，植物种群的有效杂交，是以平方米而不是以平方公里计算的。不管有限的基因流动，以及植物同质性怎样被保存下来，这些都已经成为争论的课题。Erlich 和 Raven（1969）把它归结为，在相似的选择方式下，该种绝大多数植物的持续生存的规律（详见下）；如果进一步解释，它便是种的综合基因复合体中存在的一种自动调节能力（homeostatic controls），它防止了种群或亚种群的频繁大变异。分布区的移动，也会影响这种同质性的程度。通过上述机制（或还有某些未明确的机制），植物种作为明显同质的类群而被保留下来。类群的成员保留着潜在的能育性。然而，即使在杂交活力强的亚种群个体间，保持这种同质性现象也远非绝对的。

每一个植物体仅仅含有存在于杂交种群的基因库中的全套遗传信息的一个子集——亚集（subset）。这个子集得自

两组可遗传的亲本染色体，并导致个体间的形态和生理上的细微变异。这种变异性保证了对环境条件的适应幅度。环境的变化与种群变异性，影响着种群是否能生存。某一种群遇到某些新的环境压力，例如长期干旱，假如它的内部富有遗传变异性，能保证其中至少某些植株具有抗旱能力的基因组合，那么该种群就可以生存下来；反之，一个遗传物质完全一致的种群（可以通过长期的无性繁殖而获得），如果它现有的单纯基因组合不能赋以抗旱能力，它将面临灭绝。这些植物体间的遗传差异，也可能为定向选择，以及给予种群分布区内的空间变异性，提供原始材料。

二 种内的空间变异性

一个植物种的分布区，通常所包括的区域至少有着中度的环境差异。在广布种中，这些环境差异可能是相当大的。这种差异性的主要结果是，对当地环境具有选择适应的基因组合的植物，将会比那里不具备这些基因组合的植物，有着更高的生存力。只要给予足够的时间，这类基因型的植物将成为这些区域大多数植物的祖先，并导致它在当地经历了定向选择和趋异选择。除非在区域之间基因交换十分迅速，否则这种基因型将留存下来。但我们所看到的并非这种情况。因为，环境的细微影响最直接冲击的是植物的生理作用，即这类演化和变异常常首先表现在植物的生理性能，其次才是植物的形态特征。因而，甚至在形态上同形的种内，移植实验也能够揭示，遗传固定的生理差异。这表明它具有对整个分布区内不同环境的趋异演化适应。这种现象首先被Turesson (1922) 所揭示，称它为生理小种生态型。在植物种内，不

论是在局部还是在整个区域范围内，存在的生态型差异，目前已被广泛论证（图1）；在某些物种中，生理特性有较多的渐变也被证实（如Olmsted 1944）。这种现象称为生态变异（ecoclinal variation）。一般的说，生态群（clines）既反映了在有选择的环境压力下的逐渐变化，又反映了随着当地各种群间距离的增加而基因互换频率的降低。

某些生态型差异可能伴随着细微的形态差异，使人们可见到生态变异的存在。然而，就整个种而言，却经常是以一致的形态为主的，因而需要作生态型的实验才能论证生态型

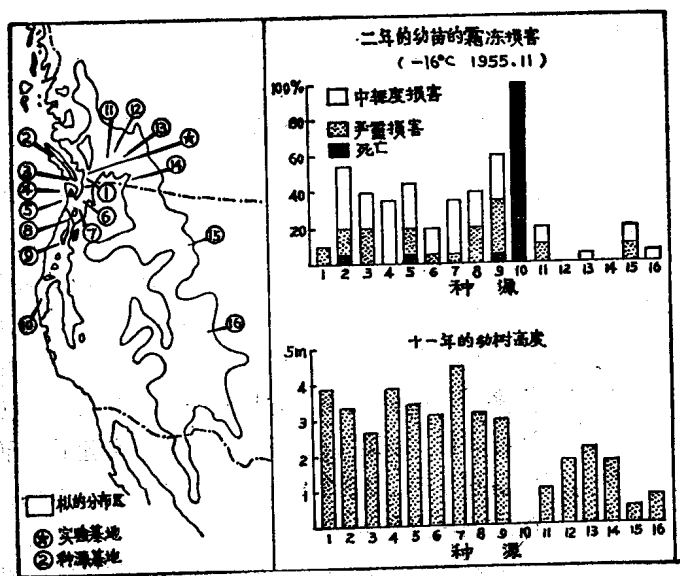


图1 不同产地的红杉 (*Pseudotsuga menziesii*)

的生态型差异

指出内陆与沿海产地性状之间的对比以及加利福尼亚产地的霜敏度。

资料来源: Haddock等 (1967)

变异性的存在。在概括环境制约某些种的分布时，必须谨慎阐明，因为这些差异牵涉了它的分布区问题。然而，尽管有这些限制，种仍然是植物地理学研究中的一个有用单元，因为种内差异很少超过种间差异。因而，可以把种看作是相对同质性的一个单元。

五 新遗传物质的起源

上述不同分布区的分段内，适应性基因组合的自然选择，明显地受到可供自然选择的遗传物质分布区的制约。在缺乏新的遗传物质时，种内亚种群只能趋异进入 (diverge) 一般基因库的不发育分离 (rudimentary segregates) 的程度。较大的趋异，例如包括形态上的差异，以及根本的遗传不亲和性 (genetic incompatibility)，也需要发展新的遗传物质。

新的遗传物质由突变产生。这种突变的定义，是指包含遗传密码的染色体材料的自发遗传变化。突变是偶然的变异，但也可以人为地通过电离辐射和某种化学制品的作用而产生。在自然条件下，突变来源于染色体中DNA束的分子偶然变异 (molecular accidents)，并间接地受环境条件的影响。具有这种改变了遗传型的有机体，将在形态和生理上表现出某些差异。在大多数情况下，对具有这种变化的有机体来说，这种变化是致死的，这将导致它们从基因库中消灭。在少数情况下，突变可能具有优越的特性；并且，具有这种突变的有机体，将继续生存，而且比种群中的其他成员更加繁盛，因而保证了成功的繁殖及新的基因向基因库传递。然而，那种产生在遗传上或是在发育上，与某些适应特征相联

系的非适应特征的突变，也可能在选择过程后继续生存，并且结合到（至少是暂时的）基因库中。于是，把植物的所有的特性，都想象为必定是适应的，这是不明智的。

在植物中，新遗传变异的另外两个重要来源，存在于渗入杂交和多倍体中。

虽然，理论上植物种在繁殖上彼此是隔离的，但实际上这种隔离总是不完全的。亲缘接近的植物种，在彼此接触中常会杂交。以这种杂交方式产生的第一代杂种（ F_1 ），由于亲本染色体间的遗传不亲和性，通常是不育的。即使它们是可育的，而它们所得到的第二代杂种，由于在亲本种的生境间缺乏中间生境，因而常常未能建立能够生存的种群。然而，当 F_1 杂种与亲本之一进行回交时，却能产生生存力较强的后代，它往往与回交的亲本极为相似。这种现象可能导致基因从一个种群不断渗入到另一个种群，而不需要产生完全交互能育性（interfertility）的遗传特征合并。这种过程被Anderson (1949) 命名为渗入杂交（introgressive hybridization）。并且现在已被承认，它是许多植物种中新遗传变异最普遍的来源之一。

第二种新遗传变异来源于染色体数目的增加。每一植物体经亲本遗传而获得的两组染色体，在正常的生长和有丝分裂过程中是二倍体；而后，在有性繁殖的配子产生之前，经过减数分裂过程，染色体的数目减半。在任何一个过程中，偶发的原因都能导致染色体分裂的失败，而产生一个具有双倍正常互补染色体的新细胞。具有双倍互补染色体的植株，不仅具有修饰的基因型，并且与它的祖先还有生殖隔离。多倍体对于杂种的永久保持，是特别重要的。否则，该杂种仍然是不育的，即使能育，也不能真正的繁殖。杂种的不育

性，是由于在减数分裂期间亲本染色体配对的失败造成的。然而，假如每个染色体都预先加倍，那么，就会有两套相同的（和相适的）用于减数分裂的染色体。杂种真正繁殖的失败，是由于在第二代和它以后的各亲本基因的分离造成的。通过有性繁殖提供两套相同的染色体，使加倍数目的染色体避免了上述过程。上述两种情况的实际效果，是可以永久地保持一个新的杂种基因型。否则，它就未必能保留下来。多倍性是植物中最普遍的遗传系统。一般估计，全部的有花植物种，有 $1/4 \sim 1/2$ 的种具有多倍体的祖先（Grant 1971, Stebbins 1971）。

四 隔离与新种的起源

通过上面的讨论，得知某一种群内部可能包含着相当的遗传异质性（heterogeneity），这已经是很清楚了。然而，假如这样的异质性不能消除能育性，则仍然可把该种群看作是一个单一的种。亚种群如果趋异为新的种，它需要亲本种群中的主要遗传差异得到发展，以及在亲本种群中丧失了自由能育性。很明显，就多倍体来说，这种情形可能短暂地出现。看来，这个过程已成为许多新种起源的主要形式。

一般认为，非多倍体种的趋异，需要长期的地理隔离。在这期间，基因的逐渐变化和积累，最终产生了可育性的障碍。这种过程称为异地的（或分布区不重叠的）物种形成（Allopatric speciation）。在没有地理隔离的情况下，可能发生逐步趋异的程度，是一个有争议的问题。有的设想，在非隔离的亚种群中，不可能发生同地的（分布区重叠的）物种形成（sympatric speciation）（多倍性的形式除外）。

因为，在非隔离的亚种群中，基因流动将阻止遗传趋异。但根据新近资料，这种解释可能需要给予重新评价。因为有资料表明，植物间基因流动有限制性。

有利于异地物种逐渐形成的条件是：种内亚种群被隔离，以及主要种群受到强大的选择压力的制约而分化出来。有利于杂交种形成的地区，是亲缘相近的种（或是种内亚种群的趋异）生长在一起的地区。杂交种形成也需要具有不被现存种完全独占的新生境。不稳定的生境，符合这两个条件。并且Stebbins和Major (1965) 曾经提出，在加利福尼亚中部沿岸地区，显然大量是新近的多倍体种，它是该地区过渡性气候和地质构造不稳的产物。在高纬度和高海拔的极端气候下，这种不稳定的生境，也是若干设想解释这些地区多倍性高度发生的假设之一 (Grant 1971)。

显然，不能再把植物种看作是一个静态的单位。尽管它受到自身调节的控制，但它随着环境的变化和植物的迁移，仍继续可能受到选择性制约而形成新类型或分化为趋异种群。演化的速率，表现在不同的植物群中，差异很大。例如：现在幸存的古老类型，象银杏属 (Ginkgo) 和水杉属 (Metasequoia)；与此对照的，象第三纪在澳大利亚爆发性演化的桉树属 (Eucalyptus) 那样的现代属。

五 系统发育体系

植物的物种形成，是一个不断多样化和转化的过程。尽管许多较原始的、潜在分化力差的种，由于与较进步种竞争的结果，而已经绝灭了（如今只能找到它的化石），但并非全部的种都遭到这个命运。因而，从任何一个时间来看，地球

上的植被，是由较古老的亲缘关系中的那些经历演化变化较少的与进化的现代种混合而成的。例如，树蕨于石炭纪占地球植被的很大比例，而如今它局限于潮湿的热带和亚热带的山区。虽然树蕨生长缓慢，竞争能力也次于与它一道生长的种子植物，然而这个原始植物是以山地雨林的树冠亚层的一个残留者而幸存下来。它还可以在暂时没有竞争的倒木间隙或森林采伐迹地，扩大自己的种群 (Kellman 1972)。

利用残遗类型的变种，去探索植物界演化发展的路线，受到了人们相当的注意。一个具分类层次能反映演化的“系统树”形成了，它被称为系统发育分类。

在这个分类的最小等级，把表现出内部形态差异但仍然具有潜在能育性的种，分成亚种或变种。于是近年来，把太平洋西北部的枞树 (*Pseudotsuga menziesii*)，根据形态上的细小差别，分为内陆和沿海两个变种 (var. *glauca* and var. *menziesii*)。那些有亲缘联系的种归并为属。这些属依次再归并为科，科又归并为数量有限的目。最高的等级是把相似的目归并为少数几个大的门，包括从菌藻植物门到进步的产生种子的种子植物门。由于这样的体系所描述的，与其说是被证明了的事实，不如说是一些假说的概括。所以说，系统之间还存在着值得重视的差异。随着将来对专门类群分类工作的进展，分类系统的较低等级会继续被重新调整。若干年后，种的类别将受到分类学家的重要修改。它将说明存在于这些类群中的变异性，但在归纳这些类群时必须谨慎从事。

六 种的生态特性

植物种对于环境条件的反应，可以归纳为若干一般性的

概念，它包括耐性、生态最适度和生态幅度。

假如考察某植物种对某一环境梯度的敏感性（例如对湿度或光照），就能观察到某些现象。最重要的是，当环境的梯度超过一定的上下限度时，这一植物种就无法生存。这种上下限度称为该种的忍耐力限度，这种限度的范围称为耐性区域（生态幅度）。在一定生态幅度内，某一植物种是否可以长期存留，要看在自然的条件下，该种植物有无能力完成生命周期中的各个阶段（Pelton 1953）。然而，人工引种到生态幅度边缘环境中短期生存，许多种群在自然条件下的不育表明，在一个种的生命周期中，并非所有的阶段都要有相似的环境要求。个别阶段象营养生长那样，可能具有比全阶段总和宽得多的忍耐力幅度（图2）。

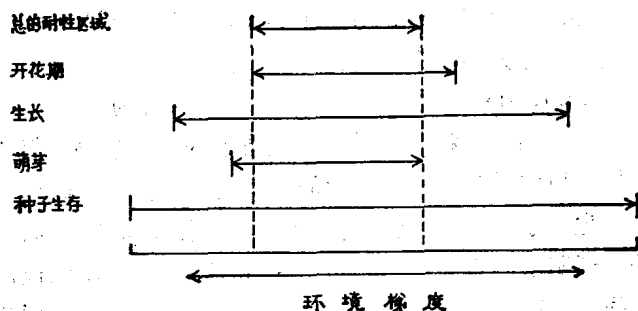


图2 一个假设植物种生命周期不同阶段的耐性区域

第二个反应是，某引种的植物种在它的耐性区域的整个部分，并不具有同等的活力。在它的最适区——中央部分，植物能最正常而旺盛地生长，逐步朝着耐性的上下限，植物生长便逐渐下降直至停止。耐性区域使植物生命活动最旺盛的部分，称为该种植物的生态最适度（图3）。

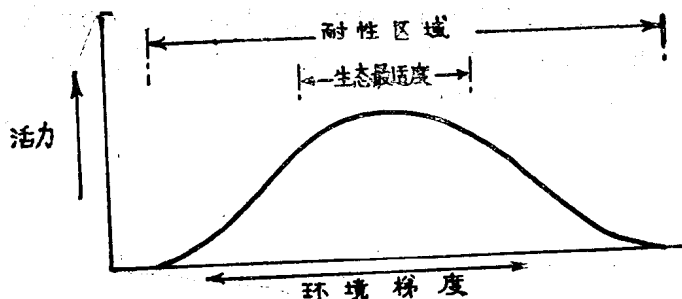


图3 一个植物种的耐性区域和生态最适度

假如考察同种植物的各种环境梯度，比较其反应将会发现，它对所有不同部分都具有敏感的反应。这些个别的反应，将包括在一个大的变化幅度、各自反应的生态最适度和活力。植物种对全部环境梯度敏感的忍耐幅度的总和，称为该植物种的生态幅。在这个总体的极度空间中，存在着一个（或若干个）活力最旺盛的有限区，这可称为该种植物的最适生态幅。虽然，植物种可以对大量的环境变化具有敏感，但充分地确定一个植物种的生态幅度，实际上是不可能的。然而，这个概念在论述任何一组环境变化时，可提供一个有益于工作的近似值。

假如把类似的观察扩展到其他的种，将会发现它们都有相似的反应方式，尽管在细节上有些不同。种对于某种梯度的敏感程度有所不同，不同的种具有不同的耐性幅度和生态最适度。简单说，每个种都具有不同的生态幅度。然而，这并不排斥生态幅度的重叠。因为，如果生态幅度不相重叠，那么甚至就不会有两种植物生长在一起。这意味着由于生态幅度的重叠，使得种间获得共存，这将在第四章讨论。当