

植物

生殖生态研究

费世民 何亚平等 著



中国林业出版社
China Forestry Publishing House

麻疯树生殖生态研究

费世民 何亚平 等 著



中国林业出版社
China Forestry Publishing House

《麻疯树生殖生态研究》

著者名单

主要著者：费世民 何亚平

著者名单：

费世民 何亚平 王乐辉 王 鹏 陈秀明 蔡小虎
徐 嘉 孟长来 马文宝 孔庆浩 闵安民 简 毅
雷彻虹 陈 宾 张忠学 蒋建强

图书在版编目(CIP)数据

麻疯树生殖生态研究 / 费世民等著. - 北京：中国林业出版社，2013. 6
ISBN 978-7-5038-7081-1

I. ①麻… II. ①费… III. ①大戟科 - 油料作物 - 繁殖 - 植物生态学 - 研究
IV ①S794. 3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 129336 号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

E-mail forestbook@163.com 电话 010 - 83228353

网 址 <http://lycb.forestry.gov.cn>

发行 中国林业出版社

印刷 北京北林印刷厂

版次 2013 年 6 月第 1 版

印次 2013 年 6 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印张 30.5

字数 700 千字

印数 1000 册

定价 98.00 元

《麻疯树生殖生态研究》

著者名单

主要著者：费世民 何亚平

著者名单：

费世民 何亚平 王乐辉 王 鹏 陈秀明 蔡小虎
徐 嘉 孟长来 马文宝 孔庆浩 闵安民 简 毅
雷彻虹 陈 宾 张忠学 蒋建强

图书在版编目(CIP)数据

麻疯树生殖生态研究 / 费世民等著. - 北京：中国林业出版社，2013. 6
ISBN 978-7-5038-7081-1

I. ①麻… II. ①费… III. ①大戟科 - 油料作物 - 繁殖 - 植物生态学 - 研究
IV ①S794. 3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 129336 号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

E-mail forestbook@163. com 电话 010 - 83228353

网 址 <http://lycb. forestry. gov. cn>

发行 中国林业出版社

印刷 北京北林印刷厂

版次 2013 年 6 月第 1 版

印次 2013 年 6 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印张 30. 5

字数 700 千字

印数 1000 册

定价 98. 00 元

前 言

麻疯树 (*Jatropha curcas* L.), 又名小桐子、小油桐 (贵州)、黄肿树 (广东)、芙蓉树、假花生 (广西)、膏桐 (云南)、吗哄罕 (傣名)、桐油树 (台湾)、黑皂树、木花生以及南洋油桐 (日本) 等, 为大戟科 (Euphorbiaceae) 麻疯树属 (*Jatropha*) 半肉质落叶灌木或小乔木, 高 2~7m, 具有大约 30~50 年的经济寿命, 是热带、南亚热带干旱地区优良的造林先锋树种, 也是性能优良的生物柴油原料树种之一。

麻疯树现主要分布于赤道 10°N 和 10°S 之间, 目前主要在赤道南北纬 30°之间的热带和亚热带地区有栽培。主要有美洲的巴西、斐济、洪都拉斯、牙买加、巴拿马、波多黎哥、萨尔瓦多及美国佛罗里达的奥兰多地区、夏威夷群岛等; 非洲的莫桑比克、赞比亚等国, 澳大利亚的昆士兰和北奥地区, 以及亚洲的中国、印度、巴基斯坦、缅甸、泰国、老挝、柬埔寨、马来西亚等东南亚国家。目前, 多数研究人员认为麻疯树的现代分布中心在亚洲, 尤其以亚洲中南半岛的缅甸、泰国、老挝、柬埔寨、马来西亚、印度以及中国云贵高原南部的四川攀西和云南干热河谷地区为集中分布区。

我国引种麻疯树栽培已有 300 多年 (也称 600 多年) 历史, 主要分布在西南干热河谷区及南方亚热带地区。四川、云南、贵州、广东、广西、台湾、福建、海南等省 (自治区) 有栽培或野生。麻疯树分布的海拔高度一般在 0~1900m 的范围, 在西南地区受到局部地势和气候的影响, 差异较大, 在四川攀枝花、凉山等地干热河谷区多分布在 1900m 以下, 在云南滇西、滇中以及元江、金沙江、澜沧江流域多分布在 1600m 以下, 在贵州罗甸、望谟、册亨、贞丰和兴义等地多分布在海拔 800m 以下。目前, 我国西南地区是麻疯树资源的集中分布区, 也是最具发展潜力的地区。

麻疯树为聚伞花序, 腋生或顶生, 总花梗长, 无毛或稍被白色短柔毛; 花单性, 雌雄同株, 雄花多, 雌花少 (占 5%~10%)。在我国西南干热河谷区, 一般 4~5 月抽梢展叶, 12 月至翌年 1 月落叶, 年开花结实 2 次, 第 1 次花期在 4~5 月, 8~9 月果熟; 第 2 次花期在 7~8 月, 12 月至翌年 1 月果熟, 产量以第 1 次的为主, 约占全年的 3/4。在海南, 年开花结实可达 3~4 次。

麻疯树喜光、喜暖热气候; 可在年降水量为 480~2380mm、年平均气温为 18.0~28.5℃的环境下生存; 能在石砾质土、粗质土、石灰岩裸露地生长, 具有耐干旱、耐瘠薄、生长快、适应性强等特点, 可以一次栽植, 多年受益, 是油料农作物无法比拟的, 是优良的生态经济树种; 具有不与人争粮、不与粮争地、不破坏生态环境等优点, 符合目前世界“非粮”生物能源发展战略需求。



麻疯树开花结实早,种子产量高,含油率高。一般3~4年生就开始开花结实;在经营管理良好的情况下,亩产达300kg以上,且种子大(种粒长18~20mm,直径11mm,每千克干籽有1500~1800粒),易于采收(树体呈灌木状);同时,麻疯树是一种富含油脂的非食用油料树种,种子含油量35%~42%(种仁含油率40.0%~61.2%,而大豆含油率仅为21.1%,油菜籽含油率为36.9%),远高于油菜和大豆等常见的油料作物;且麻疯树种子油的成分与0#柴油接近,易于加工成生物柴油。

除利用种子生产麻疯树油替代能源外,其加工残余物(油饼)可作生物蛋白饲料(粗蛋白含量高达50%)、生物肥料等,还含有麻疯树毒蛋白、维生素E、磷脂等,可分离毒蛋白中抗AIDS和抗肿瘤药物成分;麻疯树叶、茎皮、根提取物主含麻疯酮类生物碱,具有很强的抗微生物、抗寄生虫、抗变态反应、抗肿瘤作用等。近30多年来,国内外学者陆续报道了麻疯树及其提取物的抗肿瘤效应、抗微生物、抗寄生虫、治疗创伤、终止妊娠、防治糖尿病、抗疟疾、防血吸虫、抗梅毒和毒蛇咬伤病等药理和毒理实验。

近几年来,麻疯树油开发利用领域不断拓展,已在航空领域中得到成功应用。2008年12月29日,新西兰航空公司在一架波音747-400飞机上成功测试了来自于麻疯树种子的生物柴油。这架飞机配备的罗尔斯-罗伊斯公司(Rolls-Royce)RB211发动机使用了由麻疯树油燃料和标准喷气式飞机燃油混合而成的燃料(混合比例为50:50),共节省了1.2%的燃油,减少了60%~75%的二氧化碳排放量。2009年1月7日,美国大陆航空公司试飞了一架使用生物燃料的波音737-800型飞机。这架飞机配备两台CFM56-7B发动机,一号发动机使用传统燃料,二号发动机的动力则来自包含海藻与麻疯树提取物的混合生物燃料;6月17日公布的测试结果显示,生物燃料的效率比传统喷气燃料高出1.1%。2009年1月30日,日本航空公司在东京羽田机场试飞了一架使用生物燃油的波音747-300飞机,该机四台发动机中的一台使用了混合有三种生物燃油的燃料(麻疯树、海藻和亚麻荠的生物燃料混合物),生物燃油与传统喷气式飞机燃料混合比例为50:50。2010年6月8日,由空中客车(Airbus)主导制造的世界首架纯生物燃料驱动飞机亮相柏林国际航空航天展览会并完成首飞,这也是全球第一次采用100%生物燃料而进行的试飞。2011年,德国汉莎航空公司的空客321采用麻疯树油、亚麻植物油和动物油脂为原料的生物燃料,实现往返于法兰克福和汉堡的6个月正常飞行;波音公司最近表示,到2015年,其生产的商用客机的航空燃油中,将有1%来自于生物燃料。中国国家能源局、中国国航、波音公司、中国石油天然气股份有限公司等多家单位已于2011年10月在首都国际机场成功应用麻疯树油与航油50:50混合作为航空生物燃油用于飞机试飞。

20世纪70年代以来,许多国际组织、国家都普遍重视与积极推进麻疯树生物能源发展,已有30多个国家或地区开始麻疯树资源培育,主要在东南亚、非洲国



家。欧洲、美洲、非洲及亚洲地区许多科研人员都积极开展麻疯树生物柴油技术的相关研究工作,取得了许多成果。

我国于20世纪80年代开始,四川省林业科学研究院于1986年在全国率先开展麻疯树栽培与生物柴油研究与开发应用;此后,四川省林业科学研究院、四川大学、中国科学院、中国林业科学研究院以及云南、贵州、广东、广西等地的科研、生产单位先后对麻疯树造林技术及其生物柴油应用进行了研究与开发;2007年四川省林业科学研究院牵头承担了国家“十一五”科技支撑计划项目“西南地区麻疯树良种选育及规模化培育综合利用关键技术研究示范”(2007BAD50B00),组织了四川大学、中国科学院、中国林业科学研究院以及云南、贵州等省的产学研单位25家,率先系统地开展了麻疯树资源培育及其生物柴油产业化开发研究与示范,已于2011年3月通过国家科技部的项目验收,取得了许多研究成果,为推进我国麻疯树生物质能源产业发展提供了良好的技术基础。

目前,麻疯树研究呈现国际化趋势:麻疯树是目前最受关注和国际上研究最多的能生产生物燃料油的能源树种,被公认为是目前最具开发潜力的生物燃料油树种,其产业化发展得到了世界各国的广泛关注和重视。

从目前世界生物燃料油产业发展现状看,限制生物燃料油产业化发展的瓶颈是生产原料供应不足问题,而种子产量是生物燃料油原料生产与供应的关键。前期的麻疯树相关研究主要集中在良种选育、栽培技术及基地建设以及生物柴油加工利用方面,在备受关注的麻疯树能源林基地建设方面,主要集中在种植园的树种状况(da Silva de La Salles *et al.*, 2010; Mukta & Sreevalli, 2010; Pinho *et al.*, 2009)、经济可行性(Wiskerke *et al.*, 2010; Ariza-Montobbio & Lele, 2010)、生产能力与土地需求(Prueksakorn *et al.*, 2010; Lapola *et al.*, 2009)、分布区域合理性(Maes *et al.*, 2009)、环境可持续性(Pleanjai & Gheewala, 2009; Upham *et al.*, 2009),生物能源林培育技术存在很多疑问(Openshaw, 2000),但报道进展很少(Carels, 2009)。在现实生产中,麻疯树雌雄花比例失调、雌花少的生殖特点,雌花败育,落花落果,结实量低,直接影响麻疯树林分种子生产,制约麻疯树种子产量形成。

国内外大量研究表明,影响麻疯树种子产量形成的关键问题有两个,一是生殖构件问题,即雌花比例低与结实量低是麻疯树能源林的普遍问题(Raju and Ezradanam, 2002; Bhattacharya & Datta, 2005; Abdelgadir *et al.*, 2009a, 2009b, 2009c, 2009d);二是生殖构型问题,即根据麻疯树枝条顶端开花结实的生殖特性,如何通过树体构型(个体)管理、林分构型(群体)优化等技术措施,增加生殖枝条数量,提高种子产量。要解决这两大问题,需要突破传统的林业生产的造林和经营技术与理论,引入植物生殖生态学理论,深入系统地研究麻疯树生殖特性和生殖生态学特性,揭示麻疯树种子产量形成规律及影响种子产量形成的因素,为构建麻疯树林分种子产量提高技术体系及其高产稳产定向培育体系奠定理论基础。

为此,基于国内外林业生物质能源研究的新形势,以生物质能源树种麻疯树为



研究对象, 针对国家生物柴油战略性新兴产业发展中原料培育的关键技术问题, 重点解决目前麻疯树雌雄花比例失调、雌花少、雌花衰败、落花落果、结实量低等问题, 以西南地区麻疯树及其生态系统为研究对象, 选择金沙江攀枝花段作为重点典型代表区域, 以调查研究为主, 通过大量样地定位调查和试验研究, 从麻疯树生殖系统、生殖物候、雌雄分化、果实形成等典型调查与定位观测入手, 系统研究麻疯树的基本生殖特性; 从构件的生殖特征入手, 分析麻疯树种子产量形成的生物立地与非生物环境影响; 从构件、个体与种群构型特征调查入手, 研究结构因素与种子产量形成的关系, 从而揭示麻疯树林分种子产量形成规律, 并提出麻疯树林分种子产量提高技术途径。本研究首次系统研究了麻疯树的生殖生态学特性, 为麻疯树原料林产量提高技术提供科学依据, 已鉴定并登记了《麻疯树的种子产量形成规律及其提高途径研究》成果 (2010 年 5 月鉴定, 成果登记号: 9512010Y0503), 研究水平居国内领先。

本书材料主要来自于“十一五”重点科技支撑项目“西南地区麻疯树良种选育及规模化培育综合利用关键技术研究示范”中“麻疯树高产稳产定向培育技术研究与示范”课题 (2007BAD50B03) 和四川省应用基础研究项目“麻疯树能源林生殖构型特征及优化技术研究与应用”等的部分内容。

全书共分四章, 第一章系统综述了目前国内外植物生殖生态学相关研究进展; 第二章从麻疯树生殖系统、生殖物候、雌雄分化、果实形成等典型调查与定位观测入手, 系统研究了麻疯树的生殖特性; 第三章从个体构件、构型的生殖特征入手, 分析麻疯树种子产量形成的生物立地与非生物环境影响, 深入研究了麻疯树生殖生态学特征; 第四章从群体生殖构型和结构特征调查入手, 研究结构因素与种子产量形成的关系, 揭示麻疯树林分种子产量形成规律, 构建麻疯树树体构型优化模型, 提出了麻疯树林分种子产量提高技术及其优化新途径。

本书基于“十一五”重点科技支撑项目和四川省应用基础研究项目等研究成果, 凝聚了著者的大量心血, 也凝聚了项目组成员的辛勤汗水, 得到了很多专家、单位领导的指导和关怀, 在此, 对他们的长期耕耘表示衷心的感谢! 同时, 收集引用了国内外相关研究的成果与文献, 在此, 对他们的支持与理解表示衷心的感谢!

全书突出麻疯树生殖生态的理论与实验研究, 首次系统研究了西南地区麻疯树的生物生态学特性、生殖特性和生殖生态学特性, 揭示了麻疯树种子产量提高的理论基础, 以期今后麻疯树原料资源规范化、规模化培育与产业化发展提供科学依据。

本书成书仓促, 著者的水平所限, 书中对相关研究引用与总结也难免有许多不妥之处, 涉及的相关引文编注也难免有偏颇之处, 期望读者, 特别是高校师生、科研工作者及被引文作者, 能够予以谅解; 欢迎共同研讨, 并恳请予以批评指正!

著者

二〇一二年九月于成都

目 录

前 言

第 1 章 植物生殖生态学研究进展	1
第 1 节 植物生殖生态学概念及其研究范畴	1
第 2 节 植物生殖生态学研究历史概述	4
1. 古代对生殖的朦胧认识	4
2. 植物生殖生态学的萌芽	5
3. 植物生殖生态学的发展	7
4. 植物生殖生态学的形成	8
5. 植物生殖生态学的独立发展	9
第 3 节 植物生殖生态学研究进展	10
1. 植物性别表达与分化	11
2. 植物繁育（生殖）系统	24
3. 植物生殖过程资源分配与性配置	41
4. 植物生殖年龄与物候	46
5. 植物的生殖频率与生殖力	52
6. 植物生活史与生殖生态学	53
7. 植物生殖对策	56
8. 麻疯树生殖特性研究进展	58
9. 植物生殖生态学研究展望	60
第 2 章 麻疯树生殖特性研究	63
第 1 节 麻疯树性表达的形成与花开放式样	63
1. 性别分化	63
2. 花部构造与发育	64
3. 花部设计	68
4. 花的放式样	74
第 2 节 麻疯树生殖（繁育）系统研究	79
1. 雌、雄花开放顺序	80
2. 花寿命	81
3. 传粉系统	84



4. 交配系统	89
5. 生殖系统与交配适应性	91
6. 小结	95
第3节 麻疯树的性比失调与两性配置	97
1. 性比特征	97
2. 两性质量配置	104
3. 花粉胚珠比	107
4. 雌雄花比例的大小依赖性	108
5. 性比的构件结构限制	111
6. 性比失调与环境决定	117
7. 小结	122
第4节 麻疯树生殖物候	123
1. 物候过程的环境因子变化	124
2. 生殖物候过程	128
3. 树液流的变化	152
4. 小结	154
第5节 麻疯树生殖时间变化	155
1. 生殖年龄	155
2. 季节性生殖时间	160
3. 个体发育上的生殖历期	161
4. 生殖频次	162
5. 秋梢生长与生殖频次增加	165
6. 小结	167
第3章 麻疯树个体生殖构件构型特征研究	168
第1节 麻疯树树体构件特征研究	168
1. 树体构件特征分析	168
2. 不同生境构件特征	176
第2节 麻疯树生殖构件分布格局	183
1. 构件组成的树冠层次特性	184
2. 构件组成树冠层次特性与立地异质性	186
3. 构件组成树冠层次特性与个体大小依赖性	189
4. 构件的方位特性	193
5. 构件的主、侧位置特性	198
6. 分枝格局	200
7. 萌生枝的构件结构	204



8. 小结	210
第3节 麻疯树树体构型特征	211
1. 树体构型形成	213
2. 树体构型结构特征	215
3. 树体构型的数量特征	218
第4节 麻疯树果期构件特征	232
1. 构件水平果实的数量分布	232
2. 果实数量的构件大小依赖性	233
3. 构件特征之间的关系	235
4. 构件产量构成与生殖频次	239
5. 小结	243
第5节 麻疯树构件生殖配置	244
1. 麻疯树生物量研究	245
2. 麻疯树构件生殖配置	256
3. 生殖配置的时间格局及其影响因素	265
4. 树冠表层生物组成与配置	269
5. 单株生物量与生产力配置	272
6. 小结	281
第6节 麻疯树构型优化	289
1. 树体构型优化试验	291
2. 枝条密度与果实数量	296
3. 麻疯树树体构型优化建模	303
4. 树体构型优化实例	308
5. 小结	315
第4章 麻疯树林分生殖生态与种子生产	317
第1节 麻疯树林分结构特征	317
1. 林分生物量结构特征	317
2. 林分构型结构	334
3. 林分密度	346
第2节 麻疯树种子生产	357
1. 果实和种子大小变异性与油脂组成	357
2. 麻疯树的果实雨与幼苗建成	381
3. 麻疯树结籽率与败育率	386
4. 麻疯树产果特性	396
5. 林分因素对种子产量形成的影响	408



6. 立地因素对种子产量的影响	418
7. 种子产量差异性的结构解释	426
第3节 四川麻疯树种子产量调查评价	432
1. 种子产量调查方法	432
2. 麻疯树种子产量调查分析	435
3. 野生资源种子产量调查评价	438
4. 区域麻疯树种子供应能力评价	443
主要参考文献	447
附 录	
致 谢	

第1章 植物生殖生态学研究进展

第1节 植物生殖生态学概念及其研究范畴

生长与生殖是生物赖以生存的两大特性，生长特性与生殖特性之间的相关性、个体结构与功能之间的相关性是生物学两大基本原理。生殖是任何生物繁衍后代延续种族最基本的行为和过程。它不仅是种群形成、发展和进化的核心问题之一，也是生物群落和生态系统演替的基础。生殖生态学是研究生物的生殖行为和过程与环境间的相互关系及其规律的科学。它是种群生态学中迅速发展的具有广阔前景的领域。因此，引起了生物学家们的广泛关注，并从不同学科领域开展研究工作。

植物生殖生态学是研究植物生殖与生物和非生物环境之间相互关系的科学，它以生殖生物学和生态学理论与方法为基础，研究内容包括植物生殖体系、生殖策略、生殖节律对环境的适应和在进化上的意义、开花生态学、传粉生态学、种子的形态结构、化学组成、生活力、休眠以及种子的传播、捕食、病虫害、土壤种子库、幼苗的生活力、死亡率、遭受病虫及动物的危害、幼苗的生长速率与生长方式以及植物群落的自然更新等方面(曹坤方, 1993)。植物生殖生态学是研究植物生殖与非生物环境条件相互作用、相互适应关系的科学(赵泽海和马勇军, 2000)。植物生殖生态学是研究植物生殖行为和过程与环境间的相互关系及其规律的科学(苏智先等, 1997)。总之，植物生殖生态学属于生态学范畴，探讨植物生殖行为和过程与环境间的相互关系及其规律的问题。

生殖行为和过程就是生殖活动，生殖活动及其与环境相互关系的问题。生殖活动是指生殖的生物学内容，而生殖活动与环境之间则涉及生态学内容。植物生殖生态学与生殖生物学存在必然的联系，生殖生物学是生殖生态学的基础。植物生殖生物学是研究植物有性生殖过程的一门分支学科，它涉及性细胞发育、传粉与受精以及胚胎发生等，研究植物繁殖体及其相关过程中涉及的器官的组成、结构与功能。从广义讲，可以包括各种形式的营养体无性繁殖和孢子生殖过程。花粉、胚胎发生、体细胞胚胎发生和无融合生殖等也与本领域有密切关系。从研究层次上看，局限于生殖器官发生过程，是解剖学的研究内容。生殖生态学研究的内容侧重于这些生殖特征与环境的关系，尤其是不同研究层次上的关系，强调了生态学的一面。因此，植物生殖生态学以生殖生物学为基础，属于生态学范畴，属于植物生态学的一个分支学科。同时，植物生殖生态学研究涉及了传粉媒介部分，很多都是动物，尤其是昆虫；还涉及群落生态学，使得更新在种子传播在生态系统结构维持中的具有重要作用。这使得植物生殖生态学研究还涉及动物生态学的内容。

植物生殖生态学的重要特点是以植物生殖这一关键的生命过程为核心，把构件、



个体、种群与生态系统水平上的生殖行为与环境关系,以及在生殖器官形成、花粉传递和繁殖体发育过程中涉及的植物和动物的相互作用、相互适应等问题有机地结合在一起,深刻揭示与有性生殖过程中基因保存、交流和传递过程,以及此过程中伴随的花与传粉媒介的协同进化过程和机理;同时,生殖生态学还研究植物生殖行为和过程与环境的关系问题,揭示出生殖行为和过程的环境调节机制及其可塑性机理,反映环境条件在驱动生殖行为和过程演化和基因传递中的作用。植物生殖生态学还为进化生态学、行为生态学、系统发育学开辟了一条独特的研究途径。

由于生殖过程的环节很多,都涉及生殖器官的行为和过程,属于生殖生态学的研究内容很多,涉及的学科范围很广。对植物花芽分化、生殖器官形成的研究;对开花过程的研究;对传粉过程的研究;对果实形成与组成、果实产量及其组成的研究;对种子形成与组成、种子产量及其组成研究等。此外,生殖生态学研究还包括生殖行为和过程的生理生化特性的研究,是在微观水平上揭示植物生殖生态学规律。概括起来,生殖生态学研究内容主要涉及性表达问题,传粉媒介问题,以及二者相互作用机制问题,即协同进化问题;合子形成过程中基因传递规律问题;胚胎发育和种子或果实形成问题;在不同层次上生殖资源配置问题,涉及构件、个体和种群水平上生殖资源配置问题。这些都是生殖生态学研究的内容。这些内容中包含了两个传统的概念,如传粉生态学、传统的生殖生态学等,但是杨利平和赵志刚(2007)把传粉生态学和经典生殖生态学研究内容纳入生殖生态学研究范畴,而把果实和种子传播、储存和幼苗建成等内容则从生殖生态学中去掉了,归为更新生态学范畴。

因此,结合一些基本生殖生态学研究内容,如繁育系统、交配系统、传粉生态学、传粉生物学、经典的生殖生态学等内容,可以把植物生殖生态学研究内容概括为几个关键词的研究,这些从研究层次上可以划分为两个层次:

(1) 单花或生殖构件水平上性表达体系或繁育系统或传粉系统的研究:

- ① 性表达多样性形成问题;
- ② 传粉媒介对性表达的适应问题;
- ③ 传粉和受精的生态学问题;
- ④ 胚胎发育和种子形成问题;
- ⑤ 性配置问题,如雌雄花资源配置、花粉和胚珠配置、花蜜回报等。
- ⑥ 交配系统及其适应性问题;
- ⑦ 生殖分配及其大小依赖性问题。

(2) 个体及其以上水平上性表达或繁育系统或传粉系统的研究:

- ① 性表达多态性形成问题;
- ② 传粉媒介对群体的行为适应问题;
- ③ 传粉、受精和果实形成中的群体问题;
- ④ 性配置的个体和群体问题;
- ⑤ 交配系统及其适应性问题。

从一般意义上,把上述研究问题转变为基本的框图(图 1-1)。

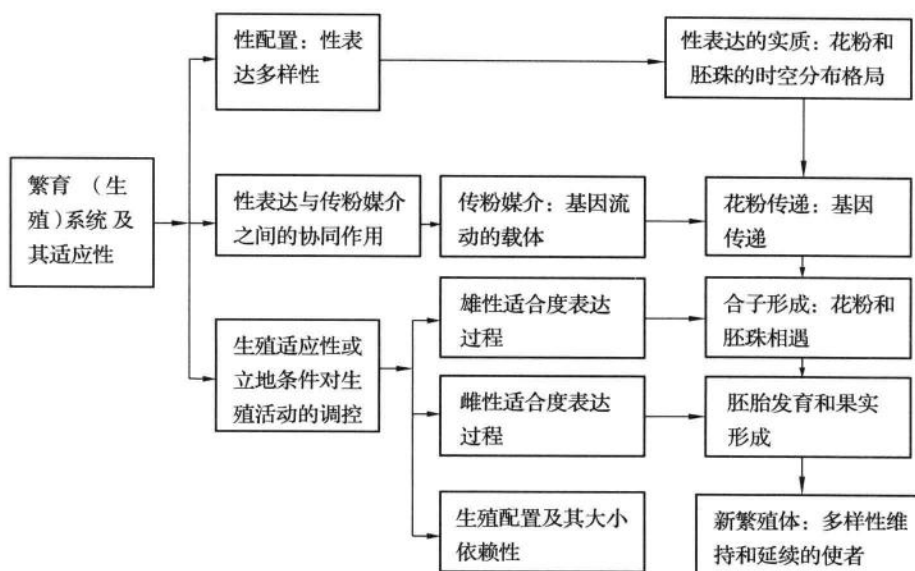


图 1-1 植物生殖系统及其适应性图

由图 1-1 可知，生殖生态学的核心任务就是研究植物繁育系统多样性形成和演化规律，这对于解释生物多样性的形成、维持和演化具有重要价值。这一学科有五大研究命题：

(1) 性配置：性表达多样性的形成问题，揭示植物生殖器官多样性及其时空配置问题。

(2) 性表达与传粉媒介之间的协同作用问题，揭示传粉媒介在植物性表达多样性形成与演化中的协同作用机制。

(3) 生殖适应性或立地条件对生殖活动的调控问题，这是生活史研究的重要内容，这些涉及雌雄性适合度表达问题，生殖对策问题等。

(4) 植物自花授粉、异花授粉状况，柱头自交亲和与否以及交配系统的问题。

(5) 植物生殖配置、生殖能力及其调控机制。

研究以上内容需要考虑以下几点：

(1) 研究的层次问题，繁育系统或生殖系统多样性在单花、构件、个体、种群、生态系统和区域水平上的形成和演化规律问题。

(2) 研究生殖适合度与生活史进化问题，需把雄性适合度表达与传粉媒介、与群体特征结合起来考虑，分析影响雄性适合度表达的因素和机制；需把雌雄适合度表达与邻体或群体特征结合起来，分析影响雌性适合度表达的因素和机制。

(3) 研究生殖系统时需要考虑多个要素之间的协同作用问题，分析生殖系统中传粉媒介与性表达多样性的协同适应问题，探讨性表达多样性形、维持与演化过程中传粉媒介的作用及其过程，以及此过程中的影响因素和机制。

(4) 研究思路和方法上，需要考虑把野外现象回归得到的结果进行室内实验的验证，把野外工作和室内工作结合起来，进行性表达多样性形成与演化问题的研究。



(5) 研究尺度上需要考虑时间和空间耦合在模拟自然生物演化研究上的作用, 把空间差异带来的生活史性状差异叠加到时间尺度上, 探讨长期的生物演化问题, 分析在此过程中生活史性状的变化过程和机制。

以上阐述了一般植物生殖生态学研究的内容、思路和问题, 针对单一物种或少数几个物种, 进行生殖生态学研究需要考虑以下问题:

(1) 研究生殖器官形成及其变异性问题, 特定性表达的生理形成过程, 不同时间和空间尺度上性表达的变异性及其变异机制。

(2) 研究性配置: 雌雄性之间、花粉和胚珠之间、生殖与营养之间的资源配置及其影响因素问题。

(3) 研究传粉者集团组成及其变异性问题, 确定传粉昆虫及其对性表达的适应性问题, 分析性表达与传粉者之间的相互适应的进化生态学价值。

(4) 研究交配系统, 分析受精作用时自交亲和与否, 以及交配系统形成时传粉媒介所起的作用。

(5) 研究不同层次传粉系统或繁育系统及其变异性, 需要考虑群体或环境对传粉系统的影响。

(6) 研究立地条件对传粉系统或繁育系统的影响机制, 分析立地条件通过对植物个体和群体生活史性状的塑造来调节繁育系统或传粉系统。

(7) 研究不同层次胚胎发育和果实形成机制及其影响因素, 尤其是立地条件对胚胎发育和果实形成的调节作用。

(8) 研究性表达、性配置和果实发育等重要性状在不同时间和空间尺度上的变异性问题, 着重分析宏观和微观两种尺度上生殖特性变异机理。

(9) 研究个体和群体生殖配置问题, 尤其是立地条件对生殖配置的影响机制。

第2节 植物生殖生态学研究历史概述

自从农业生产活动开始以来, 人们就有了植物生殖生态学的实践, 但真正意义上的植物生殖生态学研究始于20世纪80年代, 此时期有关植物生殖生态学的研究得到了发展。1983年 Willson 出版了专著《植物生殖生态学》, 提出了生殖“配置原理”新理论, 并对生殖生态学领域的研究成果进行了概括和总结, 标志着生殖生态学作为一门独立学科的产生。1988年 Doust 主编了《植物生殖生态学——方式与策略》, 1989年 Bawa 出版了《热带森林植物生殖生态学》, 同时发表了大量有关植物(包括草本、小灌木和一些常见乔木树种)生殖生态学的研究论文、专著和综述。苏智先(1997)系统地阐述了植物生殖生态学的早期研究工作、植物生殖生态学的形成和发展, 并根据植物生殖生态学形成和发展的时间, 把植物生殖生态学的发展史分为四个阶段。基于此, 通过对植物生殖生态学的早期研究、形成和发展动态进行系统分析, 把植物生殖生态学研究历史划分以下5个阶段。

1. 古代对生殖的朦胧认识

古代对生殖生态学的认识是基于人类对性器官的认识, 在此基础上认识到一些复



杂生殖现象,并得出一些简单的研究思路和方法,这些都是现代生殖生态学认识的基础,基本上属于生殖生态学的启蒙阶段。古人对植物生殖器官和性别系统有各种各样的臆测和解释。但在公元前年古巴比伦人和亚述人就已知枣椰树(*Phoenix dactylifera*)是雌雄异株的。远在3000年以前,阿拉伯人和亚术人(Assyrians)就已经认识到枣椰树有雌雄性别之分;并且为了获得海枣的丰收,每年举行1次人工传粉的仪式。古希腊历史学家希罗多德记述,摇动枣椰树的雄花,有一种小昆虫从花朵中钻出来,飞落到雌性花朵里就可以结实了。公元前年汉默拉比王朝时报道,枣椰树需要进行人工授粉以增加产量,所以雄花在商业上是很有价值的。在亚述王那西尔帕二世(公元前一年)宫殿的一座浮雕上,绘画有鸟首人身的祭司在给枣椰树授粉,据说只要有几株健壮的雄性枣椰树就足以使成片的枣椰林硕果累累了。大约在公元前1500年,亚术王宫就有对枣椰树进行人工授粉的浮雕(Faegri & van der Pijl, 1979; Proctor *et al*, 1996; 黄双全和郭友好, 2000)。对生殖过程中传粉现象的认识,是伴随着人类生产实践活动的起始与发展而逐渐深入的。

古希腊的德奥弗拉斯托被认为是观察植物雄花和雌花并谈及功能的第一位博物学家,他在《植物的成因》一书中说枣椰树分几种类型,要用不结实的枣椰树花粉给结实的树授粉才能结实。他把开花的称为雄树,结实的称为雌树。他还观察了大麦和小麦的各类变种及其形态上的差异。他认为“有时在果实中自发地出现一些变化,有时则在整体植物中出现变化,然而这是十分罕见的。先知们从这些变异中看到了吉凶先兆。当这些变异偶然出现时,通常被认为是违背天意。”德奥弗拉斯托仍然是按传统的神创论的观点解释植物的杂交变异。

远在春秋战国时,大约公元前770~221年,中国人对植物性别就有朦胧认识,例如记录多达种动植物名称的《诗经》,就有“九月叔直”之称。中国古代人民已把大麻的雌雄性别区分开来,《尔雅》载“汉麻雄者名棠麻,雌者名直麻”,也有“桑半有椹”的描述。公元前166年左右,东汉政治家崔寔是我国最早的农学家之一,他在《四民月令》中记载了十二月的农事活动。其中关于稻秧移栽和果树理枝繁殖法等都属首次记载。同时崔寔还记录了大麻在雌株开花前拔去雄株,雌株就不能结实的事实,说明了植物繁殖离不开雌雄株的同时参与。北魏贾思勰著《齐民要术·种麻子》,也准确记载了雌雄异株的大麻结实需要传粉,“既放勃,拔去雄若未放勃去雄者,则不成子、实”、“未勃者收,皮不成放勃不收,而即骊”,勃指花粉,放勃即花粉释放。此记载说明,雄麻的花粉释放与否,不仅影响雌麻的结实,而且还涉及雄麻纤维收成。

显然,工业革命以前,人类对植物生殖器官的认识还很简单,仅仅从自然现象中的出一些基本的结论,还未涉及自然广泛的物种,仅仅局限在人工经济植物,表明了古代人民认识自然现象的朴素性,对自然科学的认识还处于朦胧状态。

2. 植物生殖生态学的萌芽

1682年,英国纳·格瑞夫出版了《植物解剖学》一书,明确指出植物雄蕊和雌蕊具有生殖器官的特性和功能。1694年,德国植物学家卡梅拉里修(R. J. Camerarius, 1665~1721)出版了《植物的性别》一书,概括了古来已知的有关这一问题的事实;并以蓖麻、