

克隆植物种群生态学研究透视

何成新, 李先琨*, 唐润琴, 苏宗明

(广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西桂林 541006)
中国科学院

摘要: 克隆植物种群日益受到关注和重视, 克隆植物种群生态学的研究正在广泛深入地展开。探讨了克隆植物种群研究的最新进展, 介绍了有关理论、方法和取得的成果, 并对克隆植物种群在现代生态学中的地位与作用进行了评述。

关键词: 克隆植物; 种群生态学; 概念; 研究内容; 进展; 方法

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)03-0264-09

A perspective in ecological research of clonal plant population

HE Cheng-Xin, LI Xian-Kun, TANG Run-qin, SU Zong-Ming

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and The Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: In ecology, the clonal plant population has been viewed recently as a studies focus and the great attention goes to: clonal growth, hierarchial, foraging behaviour, morphological plasticity, nutrient sharing, integration, etc. This paper reviews the recent developments in clonal plant population research, the theory and methods are introductive and analyses its status and role in ecology.

Key words: Clonal plant; population ecology; concepts; research content; advances; method

克隆(又称无性系, clone)植物是一个广泛存在的类群, 它可属于许多不同的植物学分类单位, 存在于几乎所有的生态类型中^[1,2]。许多常见的经济植物(如农作物、牧草、药用植物)和有害的杂草都具有克隆生长的习性, 它们的重要价值或危害性与其克隆生长习性直接相关。地球表面被砍伐的温带森林, 大约70%的植物种类是克隆植物^[1], 结果导致这些植被的结构和大部分植物种类的组成, 是由无性系生长过程所决定的。因此, 对克隆生长机理的研究和调控克隆生长的过程都具有重要的实践意义和极高的学术价值。克隆植物已成为当前种群生态学研究的热点之一, 尤其

是克隆生长(clonal growth)的生物学意义, 已引起许多生态学家的极大兴趣^[2~5], 近年来有关克隆植物种群研究的文献迅速增加。

1 基本概念

自然界的众多植物中, 有的是以有性繁殖为主, 如大部分木本植物和部分草本植物; 而有的以无性繁殖为主, 如禾本科、莎草科等多数草本植物和部分木本植物, 这些进行无性繁殖的植物称为克隆植物(clonal plants)。

收稿日期: 2000-09-29

作者简介: 何成新(1965-), 男, 广西南宁人, 副研究员, 从事植物学研究工作。* 通讯联系人

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39960018)

1.1 构件

诸多文献论及的“构件”(module)一词,实际上包括 2 个层次的含义:

一个层次是广义的构件定义,几乎所有高等植物都具有构件结构性(modularity)。一个有性生殖过程产生的个体是由一些发育上重要的、遗传结构一致的、相互连结的单位即构件构成,即是指植物体上各器官的集合,如根、茎、叶、花、果实、种子及枝等,亦称有机体构件性(organismic modularity),如将植物作为一个构件系统^[6-8],认为各个构件都具有相同的基因型(genotype)而具有不同的表型(phenotype),并可具有构件数目增长的独特规律。另一个层次构件定义是狭义的,认为构件是植物体上具有潜在重复能力的形态学单元,如一个单独的分蘖或分枝,一个具有侧生分生组织并终止于花序的地上枝如克隆植物的克隆分株、克隆片段等,一个克隆片段由一些相互连结的潜在克隆分株(potential ramet)组成,亦称克隆构件性。克隆分株和潜在克隆分株本身可具有有机体构件性^[9,10],克隆植物有机体构件性与非克隆植物的基株构件性相似,克隆生长过程中,潜在分株在横生结构(如匍匐茎或根状茎)上产生并被横生结构联结在一起,直到横生结构断裂或失去功能而成为独立的新个体——克隆分株。如果克隆分株的寿命小于基株,老的分株逐渐死亡,新的分株不断产生,从而实现基株在空间上的移动。基株可移动性是克隆植物区别于非克隆植物的基本特征^[11]。

1.2 克隆植物的等级单位——基株、分株或片段

克隆植物具有比非克隆植物更复杂的等级结构。克隆生长使一个有性生殖产生的合子(即基株, genet)具有众多的遗传上相同的独立新个体,即克隆分株(ramet),这些克隆分株在实现形体独立之前有一个时期相互连在一起,而称为克隆片段。不仅如此,每个分株也由一些发育上重复、形体上相连、遗传上相同的单位,如小株或分枝构成^[12]。

一株植物,无论大小以及怎样划分为克隆分株,只要起源于种子,就称为基株(genet),因为整个植株所有部分有着完全相同的遗传基因组合;也可能是从另一植物上分生下来的克隆分株长成独立个体,当它产生子代后,相对于子代它也可称为基株。当一个单独的分蘖或分枝作为一个构件结构单位,具有它们自己的根系后,成为有效的营养繁殖单元,即称为克隆分株或克隆片段。产生于同一基株的克隆分株的集合

称为分株种群。

1.3 克隆种群,分株种群,无性系

Eriksson 认为,克隆植物中,一个种群也许是由 1 个或多个基株组成的,每一个基株由或多或少的独立的分株组成,克隆种群(clonal population)就是 1 个或多个克隆分株群和基株在一定空间内,在特定时间构成的一个集合^[12]。这是一个在群落水平上的种群概念,有别于个体水平上的种群概念。

分株种群(ramet population)是指在一定空间内,由许多具有根状茎、匍匐茎等相连的无性系小株组成的集合,即一定环境中分株的集合。

产生于同一亲本(基株)的营养繁殖的子代或无性系小株的集合称为无性系(clone)。虽然它们也许附着亲本基株上,但它们通常具有生理独立性,同时也可完全脱离母体而独立存活^[13]。当一个无性系划分为 1 个分株时,它们二者涵义相同,但概念不能等同,无性系常指一个联结的植物整体的所有无性系小株的集合,它们构成一个无性系,而不能分成几个无性系,具有自身的整体性。

1.4 异质种群和构件种群

构件种群(modular population)是指某一生境条件下,同一种植物的某一种构件的集合,如叶种群、芽种群等。一个植株所有的叶组成了一个具有统计特征的叶种群^[14],Bazzaz 和 Harper 认识到单一植株的类似种群的构件结构,并因此提出一种分析植物种群生长的新方法:通过对植物构件的标记和统计,测定这些构件的出生和死亡率,计算其种群增长率,以获取关于一个植株内部生长发育动态乃至个体种群的增长动态的大量信息^[15]。如此,种群统计方法与模型就以一种估算植物生长的完全不同的方法被运用到构件种群上来。Mc Graw 等也认为构件数量等指标,在许多情况下比生物量更具生态学意义(如邻体干扰反应等)^[16]。

异质种群(metapopulation)又译微种群、超种群、玛他种群、组合种群、复合种群、拟种群。Metapopulation 理论,是二十世纪 60 年代末由著名生态学家 Levins 提出的。Meta-population 所描述的是在斑块生境中,在空间上具有一定的距离,但彼此间通过扩散个体相互联系在一起的许多小种群或局部种群的集合,一般也称为一个种群的种群(A population of population),它是种群概念在一个更高层次上的抽象或概括^[17]。White 提出将整个植物体作为一个 Meta

population, 将 Meta 种群作为某种植物形态为单元的集合^[13], 按其观点, Meta 种群与狭义的构件种群具有一致性。

用静态的观点看, 植物似乎尤其适合种群分析, 强固的空间结构和遏制扩散是 Meta 种群独有的特征, 然而, 少数研究文献显露出一种观点——Meta 种群探索特别适用于实验理论模型^[18]。

2 克隆植物种群生态学的研究内容及进展

自从 J. L. Harper 1977 年提出植物种群的构件结构以来, 植物种群生态学的研究对象从单一的所有个体集群的种群划分出 2 个不同层次, 即由遗传单位形成的个体种群和由克隆繁殖所形成的构件种群 2 个结构水平意义上的植物种群^[15, 19]。当前, 关于构件植物种群, 尤其是克隆植物种群的研究, 已成为植物种群生态学研究的前沿。国外的研究工作开展已有 20 余年的历史, 研究内容较全面且已达到一定的深度; 国内关于克隆植物种群的研究从 90 年代初起步^[20], 至今已开展了约 10 余年。

克隆植物生态学的研究突破了传统的植物个体“固定着生”的观念, 丰富了原有的主要在研究非克隆植物基础上建立的(尤其是关于个体及个体以上组织水平)生态学理论。当前, 克隆植物种群生态学的研究, 主要包括克隆种群统计、克隆生长型、克隆格局、等级选择、觅食行为、克隆整合、繁殖对策等。

2.1 克隆植物种群结构研究(structure)

种群结构是种群最基本的特征, 种群结构直接影响种群的其它特征。克隆植物种群结构研究主要包括种群数量、统计组成以及生活史过程中的时空动态。克隆植物种群数量、大小结构、年龄结构及其种群的调节与变化研究是克隆植物种群生态学研究的基础内容。

由于克隆植物特有的克隆构件性使其具有 3 个水平的等级结构(分株、克隆片断、基株), 在克隆植物种群结构的研究中, 一般以分株为基本单位进行。大量研究表明, 随着密度不断增加, 克隆分株的出生率逐渐减小, 死亡率逐渐增加^[21, 22]。

2.2 克隆植物生长型(growth form)

克隆植物从结构上分为根茎型(rhizomatic plant)和匍匐型(stoloniferous plant)2 大类, 根茎型植物具有生长于土壤中的根茎, 匍匐植物具有卧于地表生长

的匍匐茎。克隆植物生长型划分为集团型(phalanx)和游击型(guerrilla)。集团型植物是具有短根茎的丛生植物如狭叶甜茅(*Glyceris spiculosa*), 游击型植物则包括根茎植物和匍匐茎植物如 *Potentilla anserine*^[23]。密集型和游击型是两个极端生长型, 其间存在中间过渡类型的连续体。克隆生长型取决于克隆生长过程中 3 个形态学性状: 间隔物长度(internode length)、分枝角度(branching angle)和分枝强度(intensity of branching)^[24]。克隆植物生长型主要由遗传结构决定, 不同的种群具有不同的生长型, 同时生长型又是可变的, 依具体生境和个体发育阶段不同而变化^[25]。陈尚对白三叶草(*Tifalium repens*)的研究表明, 游击型的白三叶在低施肥处理时刺激侧生分生组织活动, 促使侧芽分化, 产生密集分枝, 更多地表现集团化倾向。邻体植物对克隆生长型的影响主要是通过竞争光照等资源的利用和空间的方式, 抑制克隆分枝产生, 促进匍匐茎生长速率, 导致生长型改变^[26]。克隆的构件数量易受邻体影响, 不同的邻体对克隆生长型的影响明显不同, 白三叶在 *H. lanatus* 邻体影响下, 2 m 长的匍匐茎约有 3 个分枝, 在 *Phleum pratense* 邻体影响下, 57.2 cm 长的匍匐茎有 11 个分枝^[27]。

2.3 克隆生长格局(pattern of clonal growth)

在通常情况下, 克隆植物的生长, 一个显著的功能就是拓展其生长空间, 为了繁殖而进行营养扩散和生长过程, 在空间所占据的位置和拓展的速率。克隆生长的空间分布格局是植物适应环境和分株之间相互作用的结果。随着时间推移, 无性系不断产生新的分株, 其分布格局必然是一个动态过程。目前主要用扩散模型和相关随机走动模型来描述无性系的克隆生长格局^[28, 29], 对克隆生长格局的时一空动态分析有少量报道^[30]。克隆分布格局的研究包括分布格局的类型、格局规模、格局强度、格局纹理及其动态^[31]。对于集团型植物, 其时空分布格局表现出具有较高的可预测性; 而游击型植物, 其克隆生长格局则较难预见^[32]。

2.4 克隆植物等级选择(hierarchical selection)

克隆生长是伴随无性繁殖的生长过程, 因而克隆植物具有比非克隆植物更复杂的构件结构。克隆生长使一个有性生殖产生的合子(即基株 genet)具有众多的遗传上相同的独立新个体, 即克隆分株(ramet), 这些分株在实现形体独立之前有一段时期相互连接在一起, 而称为克隆片断(clonal fragment), 每个分株又

由一些发育上重复、形体上相连、遗传上相同的单位(如分枝, branch)构成, 这就是克隆植物特有的克隆构件性(clonal modularity)。克隆构件性使植物具有结构等级性, 一般分为典型的三级层次, 即基株、克隆片断、分株^[33]; 朱志红曾将矮蒿草(*Kobresia humilis*)划分为四级层次^[34]。就克隆植物而言, 分株是等级选择的中心水平, 分株水平的特征可涉及花和种子的大小与数量。分株水平与基株适合度相关的特征受分株系统(克隆片断)特征(如分株在异质性生境中的放置等)和基株水平的特征(如对发育的遗传控制等)的影响^[35]。

2.5 觅食行为(foraging behaviour)

克隆植物的觅食行为研究的成果不断地发表在各种重要国际学术刊物上。它主要探讨克隆植物在资源异质性分布的环境中获取必需资源的对策^[36]。

许多研究表明, 植物生长必需的资源如光、水分、矿物质和 CO₂等在空间上的分布是斑块状的^[37], 即资源异质性(resource heterogeneity)。由于两个层次的构件性(基株、克隆片段或分株), 克隆植物的各个资源吸收结构(叶、幼根)是由横向或斜向间隔物(plagiotropic spacer), 在水平放置克隆分株(摄食位点)的同时放置在同一地面内的不同水平位置上。在某一摄食位点上, 吸收结构又被垂直间隔物(orethotropic spacer), 如叶柄、直立茎和竖或斜向的老根等支撑到一定的垂直空间位置上。与非克隆植物相比, 克隆植物尤其是游击型克隆植物, 往往占据一个较大的生境空间^[18, 36-38], 元宝山的南方红豆杉甚至呈现独木成林景观^[39]。

克隆植物的觅食行为是指在其生境内进行的促进对必需资源获取的搜寻或分枝过程。植物觅食行为被认为可凭借其表型可塑性尤其是形态可塑性实现^[34]。克隆植物觅食行为研究在于理解植物如何通过表型可塑性来克服周围环境中资源异质性分布带来的困难, 为进一步的克隆生长获取积累^[41]。

2.6 形态可塑性(morphological plasticity)

克隆植物形态可塑性和克隆整合性是克隆植物实现觅食搜寻和资源共有的策略。克隆形态可塑性不仅包括决定资源吸收结构的水平放置的间隔物长度和分枝强度的可塑性, 而且也包括决定资源吸收结构垂直放置的分株本身的形态可塑性^[36]。斑苦竹克隆分株的高度、叶面和基径等形态特征在不同水分资源供应条件下呈现极显著的差异, 分株高度的差异又主

要表现为竹秆平均节间长度的不同, 隔离者的节间长度也因环境条件变化而不同, 从而保证能把各“供养点”(feeding site)——分株安置在适当的斑块(patch)中, 以适应资源的获取^[40]。绢毛匍匐委陵菜在不同光斑块资源条件下, 匍匐茎总长度、分株数量、叶柄长度都表现出较大的可塑性^[41]; 蛇莓植株生物量在较高养分条件下较大, 对匍匐茎的生物量投资在中养分条件下最大, 对叶柄的生物量投资与养分处理的关系不明显^[42]。施肥可以显著改变匍匐茎草本活血丹植株的形态, 养分供应的差异对叶片形态、根重、间隔物等均有影响^[43]。

多数已研究过的克隆植物都没有显著地表现出分枝角度的可塑性, 且都以增大分枝强度对资源水平增加发生反应, 所以根据间隔物形态可塑性分为 3 类: (1) 间隔物长度不对资源水平发生显著反应; (2) 资源水平愈高间隔物愈长; (3) 资源水平愈高间隔物愈短。不同的植物种类反应强度各异^[18, 36]。

关于克隆形态可塑性的 2 个假说: 限制假说认为, 克隆植物的表型可塑性与其在系统进化过程中形成的克隆生长型相联系; (生境)适应假说认为, 克隆形态可塑性是与生境的资源状况相适应的, 该假说预测来自资源水平高且斑块性稳定生境的克隆植物具有较高的形态可塑性^[44, 45]。

2.7 克隆整合(integration)

植物生理生态学研究结果表明, 相互连结的植物部分之间存在由维管系统实现的物质, 如资源、光合产物等的转输。克隆整合是指克隆植物具有潜在独立性的克隆分株之间的资源交换; 所谓整合作用, 是指营养物质(资源), 通过相互联接的根茎(rhizome)、匍匐茎(stolon)或地上茎(stem)在无性系各分株间的转移^[46]。这种转移是沿物质的源——汇梯度进行的, 由于维管系统的不均匀性和源——汇关系的相对局部性, 所以同一植株各部分在生理学上的联系是不均等的。当相互联接的克隆分株处于不同的资源斑块中时, 各分株间存在一个资源水平的梯度, 梯度的存在将改变固有的源——汇关系, 使从资源丰富的斑块中吸收的物质, 能为该斑块以外的其他相连分株共享, 即资源共享(resource sharing)^[47]。除资源共享外, 克隆整合还使得处于某一资源斑块中的分株和间隔物不仅对其所在的局部生境条件发生反应(局部反应, local response), 而且也可能对与其相联接的其他分株所经历的不同小生境条件发生非局部反应(non-local

response),这两种反应都对克隆分株的生长发育、功能形态性状的表达及分株格局产生影响^[55]。

克隆整合的研究包括整合强度(integration intensity)、整合速率(integration rate)、整合方向(integration direction)、分株的益—耗(benefit-cost)、整合作用的机理,发生和停止的时间与原因等^[47~49]。

2.8 克隆植物的繁殖对策(reproductive strategy)

有性繁殖在对不同环境的适应方面具有优越性,大多数情况下,每粒种子的遗传组成不同,这种遗传多样性使得种群具有遗传可变性,从而保证种群有一定数量的个体能适应自然的选择而得到延续;克隆繁殖产生的后代,其遗传组成总是与母体植株相同,只有极少数营养体可能发生变异。然而,克隆繁殖也有明显的优点,虽然每个后代的资源投资较高,每次产生的无性系分株后代数量也少,但其存活率比由种子形成的幼苗高得多^[50],在无干扰或干扰强度弱的环境中的植物处于激烈的竞争状态,在这种竞争中,克隆分株比种子形成的幼苗更容易成活;长期而稳定的环境压力(如北极、高山等区域)对克隆繁殖和种子繁殖形成的植物种群的影响也是显著的。严酷生存条件下,种子繁殖的幼苗极难成活,因此,许多植物种群主要通过克隆生长繁殖^[15,51]。

克隆植物的繁殖包括种子繁殖(seed reproduction)和营养繁殖(vegetative reproduction)。二者在个体水平上均表现为产生新个体占据新生境;在基因水平上的表现却不同,种子繁殖通常增加,而营养繁殖一般不增加,种群的遗传多样性。一般认为,种子繁殖是风险性大的投资、营养繁殖是高资源的投资。种子繁殖和营养繁殖的适合度(fitness)即繁殖行为适应环境变化的能力及其对种群更新发展的贡献是有差别的。在温度限制、水分充足的生境,营养繁殖适合度高,具有进化优势;在温度适宜、水分限制生境中,种子繁殖适合度高,如荒漠植物在短暂的雨季迅速开花结籽完成生活史^[52]。早春的低温和干旱使神农架地区的米心水青冈(*Fagus engleriana*)结实率低,由于林下灌木层浓密,竹类地下茎相互交织,形成幼苗根系难以穿透的层垫,影响了米心水青冈和日本水青冈的种子繁殖^[51],广西元宝山的南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)林下也有浓密的箭竹(*Sinarundinaria nitida*),严重阻碍了幼苗的扎根生长,加之其种子在自然条件下生理后熟期长(两冬一夏),因而实生苗极为罕见,茎干萌生分枝是元宝山的南方红豆杉种

群得以延续和扩展的重要因素^[53-54]。

克隆植物的繁殖对策研究包括繁殖方式、克隆多样性^[55-57]、繁殖分配与繁殖投资和种群生活史的研究^[58]。

3 研究对象和研究手段的选择

3.1 研究对象

克隆植物种群的研究,国外生态学者较多地选择了草本作为研究对象,灌木植物克隆种群研究较少,而对乔木植物克隆种群的研究成果更是寥寥可数^[2,4,6,12,20~23,25,28,30,33-37,45,47,49,52-54,58~61]。国内的生态学、植物学及相关学科的研究人员对草本植物克隆种群研究较多^[26,34,51,56,62~65],对灌木无性系种群也进行了研究^[8,57,66],以钟章成先生为首的研究群体则对木本状禾本科植物——毛竹、斑苦竹等竹类克隆种群进行了深入研究^[67~69],贺金生等对米心水青冈(*Fagus engleriana*)萌枝繁殖过程进行了研究^[51],陈小勇等研究了青冈种群克隆多样性^[56],迄今为止,对于乔木树种克隆种群的研究仍很少,对裸子植物克隆种群的研究除笔者所在群体进行的初步工作外尚未有其他报道^[38,53,54]。

3.2 研究方法手段

从研究手段上分,生态学研究大体可分为2大类:一是经验研究,其方法有野外观察和实验研究2种;另一大类为理论研究,其方法又可分为综合比较和模型分析2种。传统生态学是经验科学,目前仍以野外调查和实验手段为主导,但理论分析也已经成为必不可少的手段,模型分析越来越受到重视^[70]。克隆植物种群的研究手段亦不外乎这2大类,对克隆草本的研究多采用实验的方法与模型分析、综合比较等方法结合^[1,5,18,25,28,41~43,46,47];对于灌木、乔木等植物的克隆种群则多采用野外调查收集数据为主,结合模型分析、综合分析等方法进行研究,必要时也辅以一定的实验研究^[5,16,30,51,40,56,57,59,60,67,69]。

3.2.1 克隆植物生长的空间格局研究 克隆植物生长型主要由遗传结构决定,不同的植物种群具有不同的生长型,同时植物的生长型又依具体生境和个体发育阶段不同而变化。Harper认为植物构件的结构由分枝角度、节间长度和芽的成活率决定。大量的研究表明克隆植物生长型主要由3个形态参数决定:节间长度、分枝角度和分枝强度。

目前主要用扩散模型和相关随机走动模型来描

述克隆植物的生长过程。对于多年生木本植物采用特定时间调查法,按大小级划分来研究格局动态;采用“倒逐龄级累加法”(RAA')来探索竹类等木本植物种群,尤其是多年生的、难于进行长期观测的增长型植物,种群的分布格局和克隆生长格局动态^[39]。李镇清给出了描述克隆植物构型连续统的指数:

$$v = \frac{\ln \frac{[E(R^2)]^{1/2}}{E(I)}}{\ln(n)}$$

即等于平均位移与平均间隔物长度之比的对数与潜在克隆分株数的对数之比。对简单随机行走, $v=1/2$, 此时体斥效应最小、是非密度制约的, 位移平均也最小, 这样的克隆植物属集团型; 当 $v=1$ 时, 对应一维自回避行走, 这种克隆植物属游击型。指数 v 正好描述了集团型和游击型及这两个极端构型之间的过渡类型的连续统^[71]。

样地调查采用 T 形距离取样法、相邻格子样方法、样线株间距法。在样地或样带内视不同种类设定样方大小, 有 $0.25 \text{ m} \times 0.25 \text{ m}$ 、 $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ 、 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 、 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 、 $4 \text{ m} \times 4 \text{ m}$ 、 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 等类型, 全面计测各格子样方的基株、分株数目、年龄、高度、分株间距等参数。于飞海等应用相邻格子样方和空间自相关分析方法研究 $0.2 \text{ m} \sim 1.0 \text{ m}$ 5 个尺度上披针叶黄华自然分株种群的分布格局^[55]。采用方差/均值比、T 形距离指数、格局规模、格局强度和格局纹理等指标反映克隆植物分布格局及动态。先进的数学成果已开始用于克隆植物生长型及其空间格局的研究, 如分形理论用于研究克隆分株及克隆片段的空间分布分析研究^[65]。

3.2.2 克隆植物种群结构研究 种群结构反映种群内不同龄级、大小、高度个体的数量配置情况及其适应性, 对种群数量及其动态、存活状况等的预测具有重要意义。克隆植物产生的子代个体具有世代重叠, 且不同分株间存在资源斑块的等级差异。刘庆对一次性开花结实的竹类植物种群运用 Leslie 矩阵预测其数量和年龄分布的动态, 具有较高的可靠性, 并且认为, 矩阵应用于仅靠克隆繁殖的竹类植物比用于大多数同时兼有两性繁殖的克隆植物效果更好^[69]。

Leslie 矩阵的条件是时间间隔相等, 这对于难以确定年龄或不易划分为相等时间间隔的种群来说就不便于应用。Lefkovich 考虑到 Leslie 矩阵的限制, 改用不相等的阶段分组来替代相等的时间分组, 并允许属某一阶段的个体留存于本阶段, 建立了 Lefkovich

矩阵模型。胡玉佳等应用 Lefkovich 模型研究了青梅种群动态, 得出青梅是稳定种群的结论^[72]。严格来说, Leslie 矩阵和 Lefkovich 矩阵的前提是各阶段的生殖率与死亡率都不随环境的变化而改变, 以往的工作均是在假设生境相对稳定的情况下进行的, 但生境的异质性始终存在; 生境异质性不仅在大的空间尺度上明显存在, 在小尺度上也被探测度, 除梯度变化外也表现为斑块性^[39]。在一定的时间内, 克隆分株间的相连使分株得以共享空间异质性分布的资源, 从而促进整个基株生长, 因而, 在一定的尺度范围内, 克隆植物种群所处生境的空间异质性对于种群的影响相对较小, 但生境的时间异质性仍然存在。

许多克隆植物同时兼有有性繁殖和无性繁殖的特性, 在对种群数量动态的预测时, 不仅要考查其营养扩散过程, 而且还要考虑由种子产生的新无性系及其分株。

3.2.3 克隆植物繁殖适合度 克隆植物繁殖适合度体现在个体水平和基因水平 2 个层次上。在个体水平的适合度主要表现为增加新个体, 扩大生境范围, 拥有更多资源。由于生境的生态适宜度不同, 生境的质量不同, 生境资源的可利用性不同, 即使占据相同面积的生境, 植物的收益也不相同。评价克隆植物繁殖适合度时不仅要考虑新个体数量、生境面积大小, 还要考虑生境的生态适宜度。评价繁殖在个体水平的适合度:

$$IF = \sum_{i=1}^N A_i \cdot NS_i$$

IF 为繁殖在个体水平的适合度, N 为繁殖产生的成功新个体数量, A_i 为第 i 个新个体占据的生境范围(包括地上和地下空间), NS_i 为第 i 个新个体占据生境的生态适宜度, 是生境中所有生态因子的适宜度的综合评价。生态适宜度:

$$NS_i = \sum_{j=1}^M NS_{ij}$$

$$\text{其中: } NS_{ij} = \begin{cases} 0 & X_j < X'_{j\min} \text{ 或 } X_j \geq X'_{j\max} \\ \frac{X_j - X'_{j\min}}{X'_{j\text{opt}} - X'_{j\min}} & X'_{j\min} \leq X_j \leq X'_{j\text{opt}} \\ \frac{X_j - X'_{j\max}}{X'_{j\text{opt}} - X'_{j\max}} & X'_{j\text{opt}} < X_j \leq X'_{j\max} \end{cases}$$

NS_{ij} 是第 i 个新个体占据生境中第 j 个生态因子的生态适宜度, X_j 为第 j 个生态因子实测值, $X'_{j\min}$ 、 $X'_{j\max}$ 分别为植物个体适应第 j 个生态因子的下限值、最优值和上限值, M 为生态因子的数量。生态适宜度(NS)在 $0 \sim 1$ 范围内取值, $NS=0$ 意味着植物个体在该生境中无法生存, $NS=1$ 表明该生境是适宜植物个

体生存发展^[42]。比较不同植物不同繁殖方式的适合度差异时还需考虑繁殖成本,用适合度指数(IIF)等于个体水平适合度与繁殖成本之比。克隆植物繁殖在基因水平的适合度以繁殖前后种群遗传多样性的变化来衡量:

$$GF = GD_1 - GD_0$$

$$GD = \sum_{i=1}^N (1 - \sum_{j=1}^M P_{ij}^2) / N$$

GF为繁殖基因适合度, GD_0 、 GD_1 繁殖前后的遗传多样性, P_{ij} 第*i*个基因位点等*j*个等位基因频率, N 为总的基因位点数, M 为第*i*个基因位点的等位基因数。 $GF > 0$ 表示繁殖增加种群的遗传多样性, $GF = 0$ 说明繁殖不影响遗传多样性, $GF < 0$ 繁殖降低遗传多样性。

4 前景与趋势

生态科学在发展,生态学的前沿不断拓展。美国生态学会组织一批专家分析了生态学基础研究的前沿领域,12项生态学前沿领域一方面保持着生态学的传统,着眼于种群、群落、生态系统和景观的结构及其动态规律;另一方面,这些前沿领域更强调对机制的理解,特别是对不同时空尺度、不同生物组织水平上现象之间的相互作用和相互联系^[73]。(时空)尺度及尺度的推绎,进化遗传的思考,结构单元和内部过程的内在异质性和复杂性的理解,构成了前沿领域的标志。

对克隆植物种群的研究几乎涉及到生态学12个前沿领域的大部分内容,从不同时空尺度的植物多样性格局与类型、生物有机体行为特性及环境胁迫适应机理、个体生活史对策到种群的动态干扰过程、异质性和对种群的影响等等。近年来日益增长的研究论文表明,克隆植物种群生态学越来越成为植物生态学的一个极其重要的分支。

我国对克隆植物种群的研究起步较晚,但发展很快,我国的生态学工作者研究对象(植物种类)之广、涉及的生态系统类型之多,令世界生态学界瞩目。我国具有丰富的植物资源和多样的生态系统类型,其中很多重要的植物种类都是克隆植物,如药用植物、观赏植物、饲用植物等等,可为深入开展研究提供大量的材料。对于克隆植物的研究至今仍有许多空白尚未涉足,如克隆植物改变扩散和生长格局以适应环境的生态对策、克隆形态可塑性反应一般性总结期待多种比较研究结果、克隆植物生境内资源异质性、克隆生

理整合的修饰、觅食性反应与基株适合度的关系、觅食模型等,这些研究将深入揭示克隆植物种群的生态适应机理。克隆植物不仅是自然生态系统的重要构成,也与人类社会生活和经济生活密切相关,对克隆植物种群生态学进行研究,将极大丰富生物学和生态学的理论,并且具有巨大的潜在应用价值。

参考文献:

- [1] van Groenendael J, de Kroon H. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function[M]. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990.
- [2] Jackson J B C, Buss L W, Cook R C. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms[M]. New Haven: Yale University Press, 1985.
- [3] Harper J L. The growth and form of modular organisms [C]. London: Philosophical Transactions of the Royal Society, 1986.
- [4] Jonadottir I S, Watson M A. Extensive physiological integration; an adaptive trait in resource-poor environments? The Ecology and Evolution of Clonal Plants (eds de Kroon H, van Groenendael J.) Backhuys Publishers [C]. Leiden: the Netherlands, 1997.
- [5] Michaell L C, Hans Damman. Clonal growth and ramet performance in the woodland herd, *Asarum canadense*. *J. Ecol.*, 1997, **85**: 883-897.
- [6] Doust J L, et al. Modules of production and reproduction in deciduous clonal shrub *Rhus typhina* [J]. *Ecology*, 1988, **69**(3): 741-750.
- [7] Maillette L. Seasonal model of modular growth in plants [J]. *J. Ecol.*, 1992, **80**: 123-130.
- [8] 祝宁. 植物种群生态学现状与进展[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1994.
- [9] Bazzaz F A, Harper J L. Demographic analysis of the growth of *Linum usita fissimus* [J]. *New Phytol.*, 1977, **78**: 193-208.
- [10] Tuomi J, Vuorisalo T. Hierarchical selection in modular organisms [J]. *TREE*, 1989, **4**: 209-213.
- [11] 董鸣. 克隆植物的等级结构和等级选择[A]. 见: 张新时, 高琼. 信息生态学研究[C]. 北京: 科学出版社, 1997. 136-141.
- [12] Eriksson O. Patterns of ramet survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserina* [J]. *Ecology*, 1988, **69**(3): 736-740.
- [13] White J. The plant as a metapopulation [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, **10**: 109-145.

- [14] 黎云祥, 刘玉成, 钟章成. 缙云山四川大头茶叶种群的结构及其动态[J]. 植物生态学报, 1997, 21(1): 67—76.
- [15] Harper J L. Population Biology of Plant[M]. London and New York: Academic Press, 1977.
- [16] McGraw J B, Garbutt K. Demographic growth analysis [J]. *Ecology*, 1990, 71(3): 1199—2004.
- [17] 陶毅, 王祖望. Meta——种群的理论与实践[A]. 见: 钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的理论与方法[C]. 中国科学技术出版社, 1994. 55—68.
- [18] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered[J]. *J. Ecol.*, 1995, 83: 143—152.
- [19] Harper J L. The concept of population in modular organisms[A]. *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (eds R. M. May)[C]. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 1981. 53—77.
- [20] 刘庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念[J]. 生态学报, 1995, 14(3): 40—45.
- [21] Hara T, Van, der Toor J, Mook J H. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant[J]. *J. Ecol.*, 1993, 81: 47—60.
- [22] de Kroon H, Kwant R. Density-dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoot density [J]. *Oecologia*, 1991, 86: 298—304.
- [23] Eriksson O. Ramet behavior and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*[J]. *J. Ecol.*, 1988, 76: 522—536.
- [24] Bell A D. Dynamic morphology: A contribution to plant population ecology[A]. In: Dirzo R, Sarukhan J eds; *Perspectives on Plant Population Ecology*[C]. Sinauer; Sunderland, 1984. 48—65.
- [25] Fitter A H. Fractal characterization of root system architecture[J]. *Func. Ecol.*, 1992, 6: 632—635.
- [26] 陈尚. 白三叶分枝格局研究[J]. 草业科学, 1995, 12(2): 35—40.
- [27] Turkington R, et al. Integration among ramets of *Trifolium repens*. Can[J]. *J. Bot.*, 1991, 69: 226—228.
- [28] Cain M C. Models of clonal growth in *Solidago altissima*[J]. *J. Ecol.*, 1990, 78: 27—46.
- [29] Powell R D. The role of spatial pattern in the population biology of *Centaurea diffusa*[J]. *J. Ecol.*, 1990, 78: 374—378.
- [30] Little L R, Dale M R T. A method for analyzing spatio-temporal pattern in plant establishment, tested on *Populus balsamifera* clone[J]. *J. Ecol.*, 1999, 87: 620—627.
- [31] 刘庆, 钟章成. 斑苦竹无性系种群克隆生长格局动态研究[J]. 应用生态学报, 1996, 7(3): 240—244.
- [32] Cheplick G D. Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between phenotypes [J]. *Oikos*, 1997, 79: 581—591.
- [33] Eriksson O, Jerling L. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plant[A]. In: van Groenendael J, de Kroon H, eds. *Clonal growth in plants: regulation and function*[C]. Hague, SPB Academic Publishing, 1990. 79—94.
- [34] 朱志红, 王刚, 赵松岭. 不同放牧强度下矮蒿草无性系分株种群的动态与调节[J]. 生态学报, 1994, 14(1): 40—45.
- [35] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration [J]. *Oecologia*, 1995, 101: 282—288.
- [36] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为[J]. 植物学报, 1996, 38(10): 828—835.
- [37] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊[J]. 植物生态学报, 1996, 20(6): 543—548.
- [38] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. *Adv Ecol Res.*, 1994, 25: 159—238.
- [39] 李先琨, 黄玉清, 苏宗明. 元宝山南方红豆杉分布格局及其动态[J]. 应用生态学报, 2000, 11(2): 169—172.
- [40] 刘庆, 钟章成. 斑苦竹无性系与水份供应及其应对策略的研究[J]. 植物生态学报, 1996, 20(3): 245—254.
- [41] 张淑敏, 陈玉福, 董鸣. 匍匐茎草本绢毛委陵菜对局部遮荫的克隆可塑性[J]. 植物学报, 2000, 42(1): 89—94.
- [42] 董鸣, 张淑敏, 陈玉福. 匍匐茎草本蛇莓对基质养分条件的克隆可塑性[J]. 植物学报, 2000, 42(5): 518—522.
- [43] 陶建平, 钟章成. 匍匐茎草本活血丹在不同养分条件下的克隆形态[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 207—211.
- [44] Dong M. Foraging Through Morphological Responses in Clonal Herbs [J]. Utrecht: Utrecht University, 1994.
- [45] Schmid B. Clonal growth in grassland perennials. III. Genetic variation and plasticity between and within

- populations of *Bells perennis* and *Prunella vidgaris*[J]. *J. Ecol.*, 1985, 73: 819—830.
- [46] Caraco T, Kelly K. On the adaptive value of physiological integration in clonal plant[J]. *Ecology*, 1991, 72: 81—93.
- [47] Stuefer J, During H, de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species. In response to heterogeneous light environment [J]. *J. Ecol.*, 1994, 82: 511—518.
- [48] Slade A J, et al. The effects of nutrient availability or foraging in the clonal herb *Glechome hederacea*[J]. *J. Ecol.*, 1987, 75: 639—650.
- [49] 王昱生. 关于无性系植物种群整合作用(Integration)研究的现状及其应用前景[J]. 生态学杂志, 1994, 13(2): 57—60.
- [50] 钟章成. 植物种群的繁殖对策[J]. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37—42.
- [51] 贺金生, 陈伟烈, 刘峰. 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(5): 389—391.
- [52] 陈尚, 马艳, 李自珍, 等. 克隆植物种子繁殖和营养繁殖的适合度分析和度量[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 287—290.
- [53] 黄玉清, 李先琨, 苏宗明. 广西元宝山南方红豆杉构件种群结构研究——I. 大小结构[J]. 广西植物, 1998, 18(4): 385—389.
- [54] 苏宗明, 黄玉清, 李先琨. 广西元宝山南方红豆杉群落特征的研究[J]. 广西植物, 2000, 20(1): 1—10.
- [55] Eckert C G, Barrett S C H. Clonal reproduction and patterns of genotypic diversity in *Decodon verticollatus* (Lythraceae)[J]. *Am. J. Bot.*, 1993, 80: 1175—1182.
- [56] 陈小勇, 宋永昌. 青冈种群克隆多样性及其与环境因子的关系[J]. 植物生态学报, 1997, 21(4): 342—348.
- [57] 葛颖, 王可青, 董鸣. 毛乌素沙地根茎灌木羊柴的遗传多样性和克隆结构[J]. 植物学报, 1999, 41(3): 301—306.
- [58] 苏智先, 张素兰, 钟章成. 植物生殖生态学研究进展[J]. 生态学杂志, 1998, 17(1): 39—46.
- [59] Brodie C, Houle G, Fortin M-J. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analyses[J]. *J. Ecol.*, 1995, 83: 309—320.
- [60] Chang C-S, Bongarten B, Hamrick J. Genetic structure of natural populations of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) at Coweeta, North Carolina [J]. *J. Plant. Res.*, 1998, 111: 17—24.
- [61] Nantel P, Gagnon D. Variability in the dynamics of northern peripheral versus southern populations of two clonal plant species, *Helianthus divaricatus* and *Rhus aromatica*[J]. *J. Ecol.*, 1999, 87: 748—760.
- [62] 王昱生. 羊草 (*Leymus chinensis*) 种群无性系种群动态的初步研究[J]. 生态学报, 1993, 13(4): 291—299.
- [63] 杨允菲, 刘庚长, 张宝田. 羊草种群年龄结构及无性繁殖对策的分析[J]. 植物学报, 1995, 37(2): 147—153.
- [64] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草无性系种群分蘖植株年龄结构的比较研究[J]. 生态学报, 1998, 18(3): 302—308.
- [65] 于飞海, 董鸣. 根茎草本披针叶黄华自然分株种群多尺度分布格局[J]. 植物学报, 1999, 41(12): 1332—1338.
- [66] 李根前, 黄宝龙, 唐瑞德. 毛乌素沙地中国沙棘无性系种群林缘扩散规律[J]. 南京林业大学学报, 2001, 25(2): 9—13.
- [67] 苏智先, 钟章成. 慈竹克隆种群能量动态研究[J]. 生态学报, 1994, 14(2): 142—148.
- [68] 李睿, 钟章成, 维尔格. 中国亚热带高大竹类植物毛竹竹笋克隆生长的密度调节(英)[J]. 植物生态学报, 1997, 21(1): 9—8.
- [69] 刘庆, 钟章成. 斑苦竹无性系种群的数量和年龄结构动态[J]. 生态学报, 1997, 17(1): 66—70.
- [70] Stiling P. What do ecologists do? [J]. *Bull Ecol Soci Am.* 1994, 75(2): 116—121.
- [71] 李镇清. 克隆植物构型及其对资源异质性的响应[J]. 植物学报, 1999, 41(8): 893—895.
- [71] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995.
- [73] 董全. 西方生态学近况[J]. 生态学报, 1996, 16(3): 314—324.