

生态变异在植物分类学和进化中的重要性

徐炳声

(复旦大学生物系)

提要 生物群体的变异性是有机体所有类群的一个属性。在本世纪的二十年代至四十年代,植物进化研究的一个重要的目的是了解种内和群体内存在的复杂的变异式样。近一、二十年来,进化生物学研究工作的一个重要的方面已转移到生态因素对个体、群体和种在环境和生物两方面的效应以及这些效应在生态学、分类学和进化中实际的含义上来。种内变异的描述和分类已成为当前最有挑战性的问题和最值得探索的领域之一。可塑性和耐受性在有花植物中普遍存在。但对大多数种来说,可塑性是有限的;一个具有较大分布区的种的不同地区的群体往往具有不同的基因型,而这些基因型是遗传和生态两个因素之间长时期复杂的相互作用的产物。种内变异是生态型性质还是梯度变异性质取决于自然界不同气候带或气候条件之间是急剧过渡还是逐渐过渡。但土壤和生物因素有时也参与宗的分化。群体和种内的变异不一定都有外部形态的变化,而是在多数情况下表现为生理和生化的差异。适应于富含铝、铜或锌等重金属盐的土壤的小地理宗是由足够强大的歧化选择而不是由内在的隔离机制来维持。多态现象,即群体内不同遗传变异体的频率变化,可能与自然选择有关。现有的主要种下分类等级——亚种、变种和变型,不仅不能满足描述种内生态多样性和复杂的变异式样的需要,而且与种内自然类群的实际情况也不完全对应。在如何运用这些等级以及如何处理可塑性变异的问题上存在着不同的意见。笔者认为,高度重视种内变异的描述和命名,以及采取更有效的方法来研究种内变异是分类学家面临的重要课题。

关键词 种内变异;可塑性和耐受性;生态型和梯度变异;小地理宗;化学宗;多态现象;选择因素;种下分类等级

近二十年来,进化生物学的一个最重要、最惊人的发现是在各类生物的群体中都发现了有很高水平的遗传异质性(Genetic heterogeneity)。按照保守的估计,一个基因有两个等位基因,便有三种可能的基因型。如果某种生物的单个群体中有1500个基因,则有 3^{1500} 或 10^{715} 种可能的组合。这个巨大的数字甚至比估计的宇宙基本粒子的数目(10^{78})还要大得多!这样巨大的遗传变异贮备为将来根据自然选择的需要发生的进化反应提供了基础。

因此就不难理解,有性生殖植物群体中的每一个个体都有其独特的天赋,能产生不同的类无性繁殖的植物虽能产生与其亲本植物具有同样遗传组成的后代,但由于环境条件到处型。都不一样,植物纵然基因型一致,对环境的反应却各有异,终于导致它们后代的歧异(Divergence)。因此,变异性,即一个群体或种内的特性环绕着平均值的波动,成为有机体所有类群的一个属性。

在本世纪的二十年代至四十年代,植物进化研究的一个重要的目的是了解植物种内和群体内存在的复杂的变异式样。在二十年代,最经常提出的问题是:这种变异有多少是遗传的,有多少是建立在表型的环境饰变(Environmental modification)的基础上的?表型饰变能转变为遗传上的差异吗?个体与自然群体间的差异,有多少是由于表型具大效应的基因差异所致,有多少是建立在数量性状的多位点遗传基础上的?这些问题现在已基本获得解决。近一、二十年来,研究工作的一个重要的方面已转移到生态因素对个体、群体和种在环境和生物两方面的效应以及这些效应在生态学、分类学和进化中实际的含义上来。正象遗

传学在本世纪上半叶以新的观点和从新的角度向植物分类学和生物进化的整个领域渗透一样,今天,生态学也在经历这样的变化。

当前是历史上研究植物群体动态的最扣人心弦的时期。种内变异的描述和分类已成为最有挑战性的问题和在潜力上、在分类学与生态学之间的关系上最值得探索的领域之一。说有挑战性是因为它既需要用生物学的,又需要用生物统计学的新技术,而且还需要为分类学家和生态学家所用的许多方法。说对分类学家有挑战性的是因为它使分类学中许多长久以来所持有的教理成为问题 (Snaydon 1973)。Raven (1976) 说得好,如果分类学的主要目的是为了要发现自然界中多少不连续的、可予命名的单位的话,那就不大可能再做其他什么事情了,而许多有用的资料在这一过程中实际上被丢失了。如果主要目的是为了发现支配植物群体动态的进化、遗传和生态学原理的话,那么毫无疑问一个更加直接地探讨这些现象而主要不是针对建立分类系统的方法将会更有成效。

本文试图根据目前的认识水平来提供一个关于植物种内和群体内生态变异的式样、性质、机制以及分类命名等情况的轮廓。

一、可塑性和耐受性

生物个体的表型是由基因型决定的,但在一定程度上又受环境条件的影响。所以,说到底表型是基因型与环境之间相互作用的产物,可以用以下公式来表示:

$$\text{表型} = \text{基因型} + \text{环境饰变}$$

这里的环境饰变是指由环境引起的表型的任何不可遗传的变化,也就是 Turesson 的生态表征反映 (Ecophene) 或 Clements 的适应型 (Ecad),而按照外界环境条件用不同的表型来表示一个基因型叫做表型的可塑性 (Phenotypic plasticity)。耐受性 (Tolerance) 是与可塑性有关的一个名词,是指有机体对极端环境的耐受能力,或者指有机体或群体所能生存的环境因素的范围。群体的可塑性是由植物从一套环境条件转移到另一套环境条件时外表上和性质上的变异程度来衡量的。群体的耐受性是由群体在面临的一系列环境条件下生存和生殖的能力来衡量的,环境条件范围愈大,耐受性就愈大 (Valentine 1978)。

怎样知道哪些变化是可塑的,哪些变化是不可塑的(或遗传决定的)? 这只有通过栽培试验,把属于同一种的,生于不同生境的植物移栽在同等条件的实验园地,然后观察其变异的情况。由于在同等条件下对植物表型可塑性的影响是一致的,因此剩下来的变异就是基因型性质的。十九世纪末,奥地利植物学家 Kerner 把生于低地的一年生和多年生种的种子样品栽培于两个实验园地,一个在维也纳高150米的低地,另一个在蒂罗尔高2900米的山地,那里的条件远较严酷,生长季节也较短。他发现在所实验的许多种中,一年生植物除了象欧洲狗舌草 (*Senecio vulgaris*) 等少数种能耐受和产生成熟的种子外,多数的种在山区园地是不能越冬的;有些种不开花,但仍能在营养体状态下度过好几个季节,就是说,他们作出了可塑性反应而变成了多年生植物(如早熟禾 *Poa annua*)。在三百种多年生植物中只有32种在高海拔地区开花。它们象一年生植物那样都表现出明显的表型饰变,如茎变短、叶变小、花变小变少和含较多花色素苷(如西藏路边青 *Geum urbanum*)。从某些山地移栽植株中取下种子播种于维也纳,发现这些种回复到它们原来低地的状态。

Kerner 的实验使人明白可塑性和耐受性在有花植物中是普遍存在的。植物中具有最宽广

的可塑性和耐受性的要算是杂草了。Baker (1965) 认为许多杂草因具有适合于多种生态环境的、非常宽广的表型可塑性以致在种的整个分布区范围内表现得一样良好, 而且可以互换。但对大多数种来说, 可塑性是有限的; 也就是说, 当一个种具有较广大的分布区时, 它的各个不同地区的群体往往具有不同的基因型, 或者叫地方性特化基因型 (Local specialized genotype), 而这种基因型是由不同的生态或地理条件长时期的选择作用塑造而成。那么为什么并非所有的植物都是高度可变和能在各种各样的环境中生长呢? 当前认为很可能在最大的效率利用一个环境的资源和在利用多种环境的资源之间存在着某种程度的不一致性。而且, 如果将这一认识应用于任何一个地方, 则自然选择作用势必选择那些能在各该地方最好地利用资源的和在面临其他植物的竞争中能产生出最大量的后代的植物。

但近年来遗传学中对表型变异的看法有了很大的改变。群体中的遗传变异显然是由遗传和生态两个因素之间复杂的相互作用决定的, 而环境因素也部分地决定遗传因素, 如繁育系统、突变率和显性。生态因素, 包括环境的和生物的, 对群体内遗传变异的效应很可能比过去想象的要大。相反, 遗传因素的效应很可能比过去想象的要小。

现在都明白, 要在遗传和环境对表型的影响之间作出任何区分都是人为的和相当没有意义的 (Dobzhansky 1970)。尽管变化本身并非遗传的, 但表型响应环境影响的容量是受遗传控制的。由此可见, 受选择的响应程度的差异是整个群体或种的特征。Björkman 与 Holmgren (1963) 和 Whitehead (1963) 关于环境饰变的生理研究表明环境饰变不是随机的或无生物学意义的, 而经常是适应的和在进化及生态上都是重要的。Thoday (1953) 和其他人曾指出表型可塑性和遗传分化是在适应性上两者挑一的对策, 各有其利弊, 而两者都广泛地发生。在许多类群中, 遗传固定的类型和表型模拟 (Phenocopy) 两者可混合出现在单个群体中 (Turesson 1922b; Nelson 1965)。这两种机制的均势在不同的群体和种可有所不同 (Marshall 和 Jain 1966; Jain 1969)。

二、生态型和梯度变异

种内的任何个体在形态和生理上的差异不管有多么大都不能划分出具有生物学意义的种。种内变异之具有重要生物学意义者是那些具规律性的、尤其是与生态或地理适应有关的、群体水平的变异。在自然界, 生态和分布范围较大的种的确能分成不同的生态型 (Ecotype) 或地理宗 (Geographical race), 即种内之适应于分布区内各种不同生态条件或地理区域的遗传类群。这些类群彼此各别, 也就是说, 在整个种的变异式样内有几个性状并行地渐变, 而且有着部份的不连续。

生态型分化 (Ecotypification), 即生态型在不同生境中的形成, 曾成为许多详细的经典性研究的主题。其中最著名者为 Turesson (1922a, b, 25, 27, 31) 和 Clausen, Keck 与 Hiesey (1940, 45, 48) 的工作。是生态型变异研究的创始人 Turesson 在研究了来自不同生境的若干常见种的基因型反应后首先证明在同一气候带的专化生境, 如海岸峭壁、沙丘和开旷的田野, 是由遗传宗 (Genetical race) 或生态型居住着, 当把它们移植到条件一致的园地时, 仍能清楚地加以辨认和区分。接着, 他又证明广布种内含有广泛的气候生态型系列, 其中每一个都具有不同的形态和生理特性。Turesson 设计了一套专门的术语来表达他的研究成果。他把经典分类学中所公认的种, 即所谓“林奈种” (Linneon) 重新命名为“生态种” (Ecospecies), 并创造了“生态型”这个术语, 后者是指生态种对一特殊的、界限明确的一

套环境条件的基因型反应的产物。Turesson 后来修改了他的生态种概念，按照组成成分的自由交换基因的能力予以重新解释。但当这一解释应用于生态型概念时，则有时含有把多倍性染色体宗排除在外的意思。近来这种区分已开始废弃不用，不仅同倍体生态型，而且多倍体生态型都可以获得承认。

Turesson 早期的研究并取得部分结果的对象包括 鸭茅 (*Dactylis glomerata*)、山柳菊 (*Hieracium umbellatum*)、滨藜属 (*Atriplex*) 和排草属 (*Lysimachia*) 等。以山柳菊为例，他发现该种内具有以不同生态环境为特征的一些类型，而这些生境是沙丘、多沙的田野、海岸峭壁和内陆林地。研究结果表明适应于单一生境型的每一个海岸沙丘类型是各自从邻近的内陆原型独立发生的，即使从外表来判断也显然是适应性质的。例如，生长在多沙草地和固定沙丘的宗通常具有平卧的生长习性，而显然不利于生长在流动的沙丘，在那里占优势的却是另一种直立的和能以茎枝迅速再生的类型，以免被风沙湮没。

随后，其他学者通过对一系列生境的变异性的更为详细的研究证明由于存在着与生境条件的级差 (Gradient) 相联系的植物变异的级差，要划分出特征明显的生态型常有困难。Huxley (1938) 把这种级差叫做梯度变异 (Cline)。在这种情况下就必须掌握研究和分析的方法，而英国学者和他的同事们

(Gregor 1930, 38, 39; Gregor, Davey & Lang 1936; Davey & Lang 1939) 对广布的海滨植物——海滨车前 (*Plantago maritima*) 的遗传生态学实验是一个很好的例证。这是一项主要在苏格兰的群体上进行的工作，植物是二倍体和远系繁殖或异系交配 (Outbreeding) 的，生境是一个从泥泞的盐沼到峭壁顶部的系列。将取自群体的种子样品播种于实验园地，然后按一系列性状，尤其是植物的高度和生长习性的分级 (外倾至直立) 来记分。结果表明这些性状随着从生境系列的一端到另一端的变化而存在着很明显的级差。有趣的是，尽管植物是风媒传粉和远系繁殖的，群体是靠得很近的，但强有力的选择作用足以产生出所观察到的、重要的基因型差异。Gregor 在东海岸 Forth 湾所获得的第一组结果为他在西海岸刘易斯得到的结果所证实，彼此显

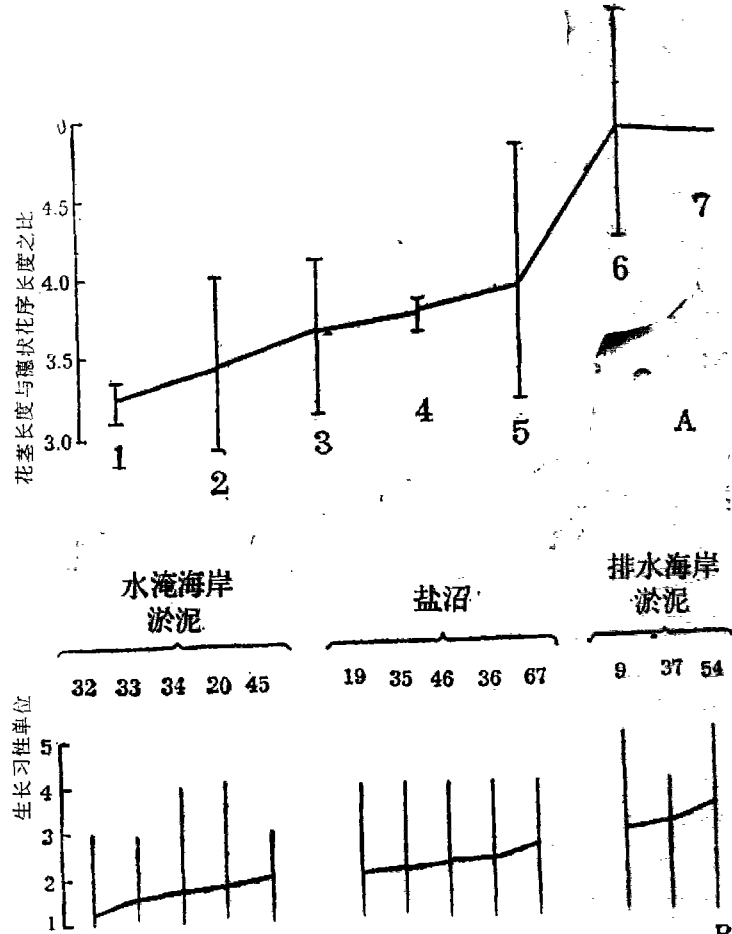


图 地形梯度变异和生态梯度变异; A 海滨车前 (*Plantago maritima*) 花茎长度的地理梯度变异, 1.北美西部; 2.北美东部; 3.冰岛; 4.非罗群岛; 5.英国; 6.瑞典; 7.德国南部。B. 海滨车前的生长习性的生态梯度变异(根据Gregor 1939)。

示相似的，但又不完全一致的梯度变异。这一工作的结果揭示以下重要事实，即生态分化与其说是不连续的和彼此明显可分的，倒不如说更多地是连续的。Gregor 后来把这种沿着生态级度的连续性变异称为生态梯度变异 (Ecocline)。他认为，由其他学者所辨认的好些生态型实际上是连续性变异幅的一部分，而且往往是终点。他为生态型重新下的定义是：生态梯度变异的一个片断。

Gregor 在研究海滨车前时不仅看到了生态梯度变异，而且还看到了地形梯度变异 (Topocline)，后者既有数量性状（如花茎长度与穗状花序长度之比，苞片与萼片的长度与宽度之比）的变异，也有定性性状（如有毛和无毛，叶上面有无紫斑）频率的，沿着地理级度的梯度变异（图）。

继 Gregor 之后，美国卡内基研究院 (Carnegie Institution) 的 Clausen 学派 (Clausen, Keck & Hiesey 1940, 48) 进行了持续30年之久的迄今规模最大，成绩最显著的生态型变异的研究。他们在加利福尼亚中部横跨200英里，气候条件悬殊的塞拉内华达山脉建立了三个实验站，海拔高度分别为33米、1530米和3330米。他们对腺毛委陵菜 (*Potentilla glandulosa*) 和葶苈属 (*Achillea*) 的研究特别详细。研究结果表明：(a) 绝大多数的广布种内都有不同的生态型，它们都具有不同的形态和生理特性；(b) 每一生态型都与特定的生境条件相联系；(c) 这些生态型都具有遗传基础。

他们发现在腺毛委陵菜中有四个生态型，都被定成亚种：(a) *subsp. typica* — 生于海岸；(b) *subsp. reflexa* — 生于干坡；(c) *subsp. henseni* — 生于湿润草地；(d) *subsp. nevadensis* — 生于高山和亚高山生境。这四个生态型之间虽有形态（如株高、生长习性、叶面积、花序式样）和生理（如季节的生长节律、开花时间、抗寒力）的差别，但亚种间多少有些过渡，遗传上基本连续，这就有别于其他近缘种。

当前许多学者认为具有广泛分布区的种之内的大部分变异是由数量性状上有变化的遗传级差，亦即梯度变异所构成，而能鉴别的、地理上分隔的生态型主要是一种人为取样的产物。但究竟是梯度变异还是生态型，主要取决于自然界不同气候带或气候条件之间过渡的情况——是急剧过渡还是逐渐过渡。这一观点现在已大大取代了那种把种当作由不同生态型的镶嵌所构成的观点 (Stebbins 1979)。

至少在植物中，地形梯度变异看来是普遍存在的。但现时的分类学基本规则似乎是为了通过排除那些表现出连续性变异的性状来强调种间明显的间断。过去之所以没有予地形梯度变异以足够的重视的主要原因恐怕就在于此。从方法上讲，取样愈是广泛和客观，变异的连续性本质就愈容易得到证实。就热带气候条件来说，从赤道地区向北或向南到暖温带地区，或甚至南北两个方向，梯度变异是常见的。例如，在柔毛风车子 (*Combretum molle*) 中，赤道地区的植物具有形大、质薄、被疏毛的叶，而向北到阿拉伯和向南到非洲南部则逐渐过渡到具形小、质厚、被密毛的叶（还有其他的性状）。徐炳声和顾德兴 (1984) 最近对我国马银花萼片的长度与宽度比值的测量结果发现这一相关性状多少呈现从华东诸省向华南和西南逐渐变异的趋势。这类例子在我国恐怕不会太少。

如果梯度变异相当连续，它使过去被人为地分割的分类群连成一体。但梯度变异常存在着由于环境级度的骤变所造成的间隙，为划分分类群（常常是亚种）提供条件。例如，徐炳声等 (1983) 对分类鉴定很困难的胡枝子 (*Lespedeza bicolor*) 种群进行了以腊叶材料为对象，

用多角形图和散点图等方法的若干鉴别性状的测定,发现在萼齿长和萼筒长的比值等性状上存在着从东北部向西南部的梯度变异的趋势。他们首先根据性状的连续性变异式样而认为这个种群的三个种应归并成一个种,然后根据数量性状的不同变异情况与气候带之间的联系而把种划分为三个地理亚种。

有一种叫垂直的地形梯度变异的发现进一步证明梯度变异取决于自然界气候带的情况。据 Barber (1955, 56, 57) 报道, 澳大利亚塔斯马尼亚岛上的桉属 (*Eucalyptus*) 植物沉积在茎或叶或两者表皮上厚厚的白粉层曾被专家视为具有很大分类价值, 被用作种间、组间和系间的区别特征, 但这种做法往往使真正近缘的种互相拆开。Barber 等发现在 25 个种中有 8 种存在着种内白粉层的平行梯度变异, 即白粉层随着海拔高度和与之成正相关的霜冻强度的逐渐增加而相应地加厚。

生态型在形态分化上的程度有很大的不同。有时形态适应成为最关键的因素(如在矮小的高山生态型和大叶、少毛的荫地生态型中那样, 有时则看不到有什么外部形态的毛的变化)。Stace (1976) 列举了包括对不同土壤条件(盐度、pH 重金属、养分和湿度)、气候(日照、昼长、温度、季节长、遮荫)和生物影响(放牧、寄生现象、栽培)的生理生态型的例子。

三、生态变异的其他式样

1. 小地理宗 (Microgeographical race)。最近若干研究工作表明基因交换的规模可能比过去所设想的要小, 甚至在缺乏隔离机制的情况下也是如此, 而选择压力可能比过去设想的要大 (Jain 和 Bradshaw 1966)。假如环境条件在空间上变化明显, 则居住在不同生境的群体就它们的基因库而言, 在某些等位基因的发生率或其他遗传变异体方面都有所不同。人们假定这种变异的性质是作为生境条件反映的自然选择作用所造成的基因频率的差异。剪股颖属 (*Agrostis*)、羊茅属 (*Festuca*) 和黄花草属 (*Anthoxanthum*) 等禾草的耐受性宗 (Tolerant race) 分别在铅、铜和锌集中的矿区土壤上生长良好, 而这些土壤对同种植物内的非耐受性宗则是致死或近于致死的 (Bradshaw 1971)。当不同的环境条件相互交错和镶嵌时, 则这些宗就以形成对应的分化镶嵌来适应环境 (Jain 和 Bradshaw 1966; Antonovics 和 Bradshaw 1970)。前不久, Clegg (1978) 和 Turkington 与 Harper (1979) 做了交互的移栽试验, 证明在小的、表面上一致的植被范围内存在着地方性分化的群体, 而且更重要的是, 同种的植物往往是不能互换的。不仅一地方性群体内的个体有差异, 而且这种差异是属于与生态有关的、影响适合度性质的。这些宗的差异必定是由足够强大的歧化选择 (Differential selection) 而不是由内在的隔离机制来保持, 使其免受宗间杂交的影响。一个有趣的例子是 Hsukioja (1980) 在细心研究了毛桦 (*Betula pubescens*) 在芬兰的分布后发现这个种从南到北广泛分布, 但南北群体间的交互栽培与生长在毗邻的自然环境下的植物比较起来显示出在由害虫 (*Oporinia*) 所造成的损失方面显著的差异。在海拔高 80—330 米的级度范围内同一个山坡的群体之间发现存在同样的差异。毛桦在芬兰的分布地图告诉我们一个分类学家能期望根据名称来找到一个植物出现的地方, 但这丝毫不意味着它告诉生态学家具有该名称的哪些植物在分布区的不同地方能忍受严重的、由虫害引起的落叶, 或哪些植物会生存, 哪些植物会死亡。

2. 化学宗 (Chemical race 或 Chemovar)。过去通常是从形态学水平来研究种内的表

型变异的,理由很简单,因为有机体的外部形态性状较易观察和定量。但种内分化大部分是生理和生化性质的。植物种内可有各种稳定的化学类型,人们称它为化学型(Chemotype)或化学宗。桉属(*Eucalyptus*)的若干种在精油含量上的大幅度变化作为在种内划分化学宗的依据,尽管这些化学宗在形态上并无不同。在苍耳属(*Xanthium*),同种内的不同生态型具有不同的倍半萜内脂(Sesquiterpene lactone)(McMillan & al. 1976)。欧龙芽草(*Conocephalum conicum*)在欧洲和美洲的不同隐微化学宗具有不同的黄酮类(Markham & al. 1976)。我国的樟树(*Cinnamomum camphora*)按其化学成分至少可分为三个化学宗:(a)主含樟脑的本樟;(b)主含黄樟油素的油樟;和(c)主含芳樟醇的芳樟,但它们在形态上没有区别。美国东部的铅笔柏(*Juniperus virginiana*)在化学成分和外部形态上都有变化。Flake等(1969)对从华盛顿到德克萨斯横跨1500英里范围内每隔150英里所采集的一系列群体样品用气相层析结合特殊的数量分类方法作了分析发现这些群体在各种萜烯成分方面存在着大量的变异,而且这种差异是沿着从东北向西南方向逐渐变化的。此外,这个种沿着从密西西比河到内布拉斯加的另一个地形横切面上还存在着挥发油方面同样形式的梯度变异。

3. 群体的多态现象(Polymorphism)。多态现象是一个群体中出现的某一性状的不同属性(Attribute),具有较少属性的植物数目的比例要比从随机突变所能预期的要大(Huxley 1955)。在自然界,不难发现生长在同一生态环境的、同种植物的互交(Intercrossing)群体有时含有二个不同特性的类型,如植物体或其某一部分有毛或无毛,花的不同颜色、冠毛的有无、种皮光滑或具突起、籽苗是否缺乏叶绿素,以及植物体内是否含有某种特殊的化学成分等等。这些类型有不少无非是由一个基因之差所造成的遗传变异体,它们的个体数在群体中的消长反映了不同基因型的频率变化。

徐炳声和顾德兴(1983)最近对植物群体的多态现象作了介绍。这里要介绍的一个例子是豆科的普通牧草—三叶草(*Trifolium repens*)。Atwood和Sullivan(1943)发现三叶草植株是否含氰氢酸(HCN)是受一对等位基因Aa控制的,含HCN的A对不含HCN的a是显性。Daday(1954a)发现欧洲地区三叶草的这两种遗传变异体在群体中的频率存在着与地理分布有关的梯度变异,即含HCN变异体的频率从欧洲西南部逐渐向东北部降低,而在中间过渡地带则两种变异体有着不同的比率。Daday(1954b)还发现这种频率变化同样可以在阿尔卑斯山看到,即含HCN植株的频率以低海拔地区最高,随着海拔高度的增加而逐渐降低。Daday认为等位基因A与a的频率与正月平均气温之间有相关性,A的频率随着气温的下降而逐渐降低。这似乎说明冬季的低温对三叶草的HCN植株的频率产生直接的选择作用。但最近Dirzo和Harper(1982a,b)的研究结果表明含HCN的三叶草植株几乎可完全避免被蛞蝓和蜗牛吃掉,而一地区的蛞蝓和蜗牛的数量是受气候条件直接影响的。如果牧场上的蛞蝓和蜗牛很多,则单单这一因素就可以决定植物个体的存亡。看来这一假设具有更大的说服力。

四、导致种内分化的选择因素

早年,Turesson(1922b)把植物中的宗之具有明显可见特征者的适应本质归于三方面的证据。首先,宗的明显特征常与宗的生境占优势的环境条件相适应。因而,生于隐蔽的瑞典南部的滨藜(*Atriplex litorale*)具有高大和直立的植株,而生于多风的西海岸者则有低矮、

开展的植株。其次,其他的一些种如肉叶滨藜 (*A. sarcophyllum*) 和早生滨藜 (*A. praecox*), 在一系列相同的生境中出现平行的宗的差异。最后,当滨藜的一个宗生于另一个宗的环境时,由于表型饰变而形成与后者相同的特征 (Turesson 1922b, 25)。

一植物的环境有各个不同的方面,而所有这些方面都参与塑造宗的特征。其中最引人注目的是气候条件。Turesson (1922b, 25, 30) 所研究的滨藜属 (*Atriplex*)、路边青属 (*Geum*)、驴蹄草属 (*Caltha*)、蓍草属 (*Achillea*) 和其他属中的大多数生态型是气候生态型 (Climatic ecotype)。Clausen 等 (1940, 48) 对腺毛委陵菜、蓍草 (*Achillea millefolium*) 和其他种的经典研究也是论述气候生态型的。气候对宗间差异的选择效应在早花期方面最为明显。瑞典北部的生长季节比瑞典南部要短。与这些气候差异一致的是当把欧洲草莓 (*Fragaria vesca*)、圆叶风铃草 (*Campanula rotundifolium*) 溪岸路边青 (*Geum rivale*) 和驴蹄草 (*Caltha palustris*) 栽培在同等条件下时,瑞典北部的品系比同种的瑞典南部的品系开花早 (Turesson 1922b, 31)。同样,来自加利福尼亚塞拉内华达高山带的腺毛委陵菜和蓍草复合种的宗在同样的园地栽培时比中海拔地区的宗开花早 (Clausen, Keck & Hiesey 1940, 48)。

土壤因素在若干种内参与宗的形成是很明显的。石灰岩露头和石膏沉积物在许多情况下与土著的宗(和种)有关(参阅 Turner 和 Powell 1979)。纤细剪股颖 (*Agrostis tenuis*) 在矿区含铅和不含铅的土壤上分化为不同的土壤宗 (Edaphic race) (Bradshaw 1959)。罂粟秋牡丹 (*Anemone coronaria*) 中之含有天竺葵色素的深红色花植物普遍出现在各种类型的土壤上,而含花青素和花翠素的紫红色和堇紫色花的植物仅限于未经滤去的富含金属的土壤。花葵素衍生物不能忍受与金属结合成螯合物,而花青素和花翠素的衍生物则有这种可能。一直生长在富含金属的土壤中的植物可能具有构成遗传制度整体所必需的螯合色素,通过金属离子从有活性的代谢作用的位点的转移和把它们固定为复合体。这些色素可能增加植物的耐性 (Raven 1979)。

有时可以发现在同一气候宗中存在着与土壤条件有关的宗间差异,即土壤宗附加在气候宗分化之上的情况。在加利福尼亚,北方蓍 (*Achillea borealis*)、头状吉利草 (*Gilia capitata*) 和扭花 (*Streptanthus glandulosus*) 的同一气候宗的群体同时出现在蛇纹岩和非蛇纹岩的土壤上。Kruckeberg (1951, 1969) 证明生于蛇纹岩的群体和生于非蛇纹岩的群体的宗间差别在于它们对土壤类型的生理耐受性。

Sinskaya (1931) 曾经记载过黑芥 (*Brassica nigra*) 中的生物学宗 (Biological race)。这种黑芥在小亚细亚地区既出现在野外,也与油菜 (*B. campestris*) 一起生长在田间。黑芥的这两种宗以营养器官、花部和种子的一系列性状相区别。局限于油菜田生长的宗较为专化,与生长在野外的宗的区别在于那些适合于与油菜一起生长的、与油菜种子一起成熟和散布的特征。与此相类似的是亚麻芥 (*Camelina sativa*), 它的一些宗是普通的杂草,而另一些宗 (*C. sativa linicola*) 是亚麻田间专化的杂草 (Tedin 1925; Stebbins 1950)。

花荵科的一些种内存在着与传粉动物有关的宗的分化 (Grant & Grant 1965)。光亮吉利草 (*Gilia splendens*) 的宗在花部特征上的差异分别与以蜜蜂 (*Bombylus*)、长口器的 *Eulonchus* 或蜂鸟为主的传粉有关。*Eriastrum densiflorum* 和蓍叶吉利草 (*Gilia achilleae-folia*) 在加利福尼亚海岸附近的具长花冠筒的宗都是由大蜜蜂传粉的,而在内陆山地的具短花冠筒的宗是由小蜜蜂传粉的。在许多植物中,一系列传粉的宗可以附加在宗间分化的网状

结构之上 (Grant & Grant 1965)。

关于宗形成的速率至今很少见到数量的证据。美国犹他州 Bonneville 湖盆地的细斑沟酸浆 (*Mimulus guttatus*) 的宗是这方面的一个非常有趣的例子 (Vickery 1978)。这一古老湖泊的盆地是在更新世时期和近代一个为水和冰覆盖的地区变为干燥的陆地的。广泛分布的细斑沟酸浆侵入到许多新形成的陆地，并发展为不同的宗。这些宗的年龄可以从它们生境的年龄来估计，大约为 4000—14000 年 (Lindsay & Vickery 1967; Vickery 1978)。但这是保守的估计，真正的进化性变化可能只占上述时间的一部分 (Grant 1981)。

五、种内变异的分类学处理

种级水平的分类编组 (Taxonomic grouping) 的定义在颇大程度上必须依赖对种下水平变异的理解。因此，对种内群体变异的描述和分析在某种程度上是对种和种上水平变异的必不可少的前提 (Snaydon 1973)。

按《国际植物命名法规》规定，种以下共有五个等级，即亚种、变种、亚变种、变型和亚变型，其中亚种、变种和变型是主要的等级。现在看来，这一套阶层系统分类阶元的术语不仅不能满足描述种内生态多样性和复杂的变异式样的需要，而且与种下自然类群的实际情况也不完全相对应。也就是说，种内群体的分化并不是这五个等级所能体现的。

1. 亚种 (subspecies)。亚种这个等级是 Persson 在十九世纪初首先使用的，但直至十九世纪后半页很少被人们接受。林奈也只用变种而不用亚种。这也许就是植物学家长期以来一直用变种而不用亚种的原因之一，或者他们把亚种看成是变种的异名 (W.F. Grant 1960)。

直到十九世纪末页，学者才逐渐对种的多型现象 (Polytypism) 有所认识，即种并非总是同质的，种内有时还可包括各种不同的次级单位，如亚种和变种。Du Rietz (1930) 曾经对亚种下过以下定义：“……一个含有各种生物个体的类群，在种内组成一个多少独立的地区面貌”。Camp 和 Gilley (1943) 对亚种的解释是：“在种的整个类群中占有一定面积的那些部份，它们彼此为明显的形态上和分布上的差异所隔开”。更清楚地说，亚种是同种内在地理分布上各有其不同的分布区，在形态上又有一定区别的类群。因此，亚种绝大多数是地理亚种，也就是“地理宗”，在地理分布上不重叠，如果重叠，在接壤处往往有逐步过渡的情况（这是种与种之间所没有的），这是因为它们之间仍可比较自由地交流基因，遗传上并非完全隔离。

亚种这个概念还可以扩大而包括地区性生态型（如在腺毛委陵菜中所见到的）以及那些具不同染色体数目或部分地或不完全杂交不育和表现出某些有关连的地理或生态分化但没有足够程度的形态分化以满足作为独立的种来处理的分类群。但必须指出，亚种是个分类学术语，而生态型是个遗传生态学术语，前者必须具有明显可分的形态特征和地理分布区，后者则不一定。

许多亚种（特别是那些分布区重叠者）常以若干微小的和通常是数量的差异来区分，但这些区别性状中的任何单个性状都可能中断。

现在倾向于把亚种看成是初始的种。但这并不意味着目前所有的亚种将来必然都成为种。亚种形成的另一个可能的途径是由原先独立的种相遇和隔合。

在种子植物分类中，亚种这个分类单位仍然用得不多，通常不是把亚种作为种，就是作

为变种来处理。

2. 变种 (variety, varietas)。这个分类等级在经典分类学中用得非常普遍, 但意义很模糊。现时它被广泛地应用于种内形态上不同和占有有限的分布面积的地方宗 (Local race)。如果与规模较大的地区性亚种相比则变种的规模较小, 地方性更强 (Heywood 1959)。从这意义上讲, 变种可以是地理的、生态的 (生态型的)、细胞的或这三方面的组合。同一亚种内可包括若干变种。变种有时也被应用于那些生物学本质还不清楚的变异体。

最近, Valentine (1978) 强调要给生态型以名称, 否则与生态型有关的信息就会被埋藏起来。他认为, 把变种应用于生态型是最合适的。他还指出: (a) 亚种这个等级最好留给地理宗而不是生态宗; (b) 用变型这个等级来命名一个多态性性状。这是因为变种和变型都具有生态学意义, 而且证明在亚种之下还可能有大量的信息。以里文尼堇菜 (*Viola riviniana*) 为例, 他分出了一个较大的林地生态型和一个较小的高沼地生态型, 他们间有生态梯度变异的联系, 并把较小的那个命名为 subsp. *minor* (Gregory) Valentine。最近, 这个亚种在《欧洲植物志》中被他降为变种等级, 这正是考虑到最好把亚种这个等级留给地理宗而不是生态宗的缘故。

另一个采用类似解决办法的例子是 Kay (1972) 关于海滨三肋果 (*Tripleurospermum maritimum*) 的分类处理。他在把这种植物从无味三肋果 (*T. inodorum*) 分出来作为独立的种以后, 又从中分出两个亚种: subsp. *maritimum* 和 subsp. *phaeocephalum*, 彼此在地理分布上显著不同, 前者在欧洲北部和西北部, 后者在欧洲近北极和北极区, 延伸至格陵兰和北美。接着他在 subsp. *maritimum* 之下分出二个变种: var. *maritimum* 和 var. *salinum*, 彼此形态上能够区分, 分布上虽有重叠但不相同, 但生态上区别不明显。这种处理办法同 Valentine 的区别在于生态因素在种以下水平很少或没有起作用。

3. 变型 (Forma)。通常把变型视为群体内的一个偶而发生的变异体, 以单个或少数个相互联系的性状相区别。这种变异体常常是隐性基因偶然发生的重复配对的结果, 在群体中具有有限的发生率。遗传决定的畸变也同样被作为变型来处理。

尽管变型可以是非常显眼的 (如花颜色的变异体), 但很少受到重视。选用单个性状来识别变型有时会遇到困难而不得不加以注意, 因为根据不同的性状可以把同一个体称为不同的变型。例如, Fedde (1909) 从虞美人 (*Papaver rhoeas*) 中分出了一系列叶形、花色、被毛和其他的变异体。Burt (1951) 强调, 除非有特殊的原因, 否则不应给这类单个性状的变异体以拉丁学名。

用亚种、变种和变型这三个等级来命名同一种内变异的一个很好的例子是 Smith (1963) 关于英国的草地山萹花 (*Melampyrum pratense*) 的分类处理。这是一个非常多变的种, 在植物的高度和叶形上存在着从北到南的梯度变异。Smith 认识到用分类学术语尽可能地区分出重要变异的价值, 并断定最有益和切实可行的处理办法是根据生态性状从该种中分出二个亚种: subsp. *pratense*, 生于酸性土壤, 和 subsp. *commutatum*, 局限于石灰质或富于碱质的土壤。这两个亚种在一系列形态性状上不相同; 两者都广泛分布于不列颠群岛, 而且在欧洲大陆也能识别出来。他进而把具有特殊花色和不同地理分布的 var. *hians* 作为 subsp. *pratense* 的一个变种保留下来; 还把偶而出现的、花冠顶端深红色的植物作为 forma *purpureum* 分出来。

群体间的种种生态变异的重要性现已得到普遍承认, 但对变异的分类处理则还未取得一

致意见。大多数分类学家认为不应给生态表征反应以分类学地位，因为这样做只会造成混乱。例如，大车前 (*Plantago major*) 能生长在多种不同结构的土壤，从沙土到壤土，并随着土壤的变化而改变其大小和体态：沙土上的个体极小，粘土上的则极大 (Turrill 1948)。Valentine (1978) 认为最好的办法是用专门术语，如 Clements 的“适应型” (ecad) 把它们记录下来。但 Snaydon (1973) 认为，鉴于大部分变异是在种下水平发生的，而这些变异不仅对生态学，而且对生理学、生物化学和遗传学都是重要的，因此对它们进行描述，甚至在分类学上予以命名都是必不可少的。有不少生态学家提出应对表型变异在分类学中的地位作重新估价。他们认为分类学家用来勾画分类群的标准是从那些保守和稳定的形态特征中经过仔细考虑而选定的，而这些特征是不易受明显的遗传变异、多态现象和表型饰变的影响的。然而可能正是那些分类学上无用的性状在决定有机体实实在在的生态方面担负着主要的作用。例如，可塑性的程度、发芽时间和整个植物的形态特征在决定个体的存亡和由此对它们适合度 (fitness) 所起的作用方面显然是关键性的。与此相类似的是一个植物在与它的同类和其他种的竞争中所占的地位在很大程度上取决于它的分枝方式和高度，然而作为分类根据的通常是保守器官的形态，如叶和花瓣等，而不是整个植物的形态 (Harper 1982)。

尽管生态表征反应在本质上不同于遗传决定的变异体，但它们在自然界能引人注目，而且具有重要的生态学意义。Stace (1980) 对 Buch (1922-28) 关于生态表征反应的命名系统 (表 1) 作了介绍。这个系统把每一个生态表征反应叫做饰变 (Modification) (简作 Mod.)，而且给每一生境中的那些特征以同样的名称，因此，丝毫不存在依赖于命名法规或采纳最早名称的问题，因为名称的选定是机械的。Buch 的系统是在苔类植物中发展起来的，需要推广到其他的类群，并加以适当的改进。

表 1 Buch (1922—1928) 为识别苔类的生态表征反应提出的分类阶元

饰	变	描 述 和 原 因
1.	小 叶 (parvifolia)	叶小；生于微弱光照中
2a	疏 叶 (laxifolia)	叶稀疏；生于微弱光照和潮湿的空气中
2b	密 叶 (densifolia)	叶稠密；生于干燥空气中
3a	薄 皮 (leptoderma)	细胞壁薄；生于极潮湿的空气中和水中
3b	厚 皮 (pachyderma)	细胞壁厚；生于干燥空气中
4a	绿 色 (viridis)	呈绿色，细胞壁无色；生于漫射光线中
4b	有 色 (colorata)	细胞壁红色，褐色或紫红色，无叶绿色；生于直接阳光下

也可以用组合的名称，如 mod. pachyderma-viridis

笔者对种内变异的分类学处理有三点看法：(a) 经典分类学的主要任务之一是谋求有机体名称的稳定和统一。因此欲在命名系统中反映可塑性变异是行不通的；(b) 当前命名法规所规定的三个主要的种下分类等级是否反映了植物种内变异的客观情况，是一个很值得研究和需要大胆改革的问题；(c) 对分类学家来说，当前存在的主要问题可能是应该象对待种间区分那样高度重视种内变异的描述和命名，并采用有效的方法来揭示这种变异。

参 考 文 献

- 徐炳声、李学禹、顾德兴, 1983: 胡枝子种内地形梯度变异的分析, 植物分类学报, 21(3): 306—318.
- 徐炳声、顾德兴, 1984: 马银花若干性状变异式样的定量分析. 广西植物, 4(4): 269—276.
- Antonovics, J. and A.D. Bradshaw. 1970: Evolution in closely adjacent plant populations. V. Clinal pattern at a mine boundary. *Heredity* 25: 349—362.
- Atwood, S. S. and J.T. Sullivan. 1943: Inheritance of a cyanogenic glucoside and its hydrolysing enzyme in *Trifolium repens*. *J. Hered.* 34: 311—320.
- Band, L., C.C. Heyn and U. Plitmann. 1981: Distribution of cyanogenesis in *Lotus* (Leguminosae). *Taxon* 30(3): 601—608.
- Baker, H.G. 1965: Characteristics and modes of origin of weeds. In: *The Genetics of Colonizing Species*, p. 147—172, ed. H.G. Baker and G.L. Stebbins. Academic Press, London.
- Barber, H.N. 1955: Adaptive gene substitutions in Tasmanian *Eucalyptus*: I. Genes controlling the development of glaucousness. *Evol.* 9: 1—14.
- _____. 1956: The natural history of natural selection. *Austral. J. Sci.* 1956: 148—159.
- Barber, H.N. and W.D. Jackson 1957: Natural selection in action in *Eucalyptus*. *Nature* 179: 1267—1269.
- Björkman, O. and P. Holmgren. 1963: Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Pl.* 16: 889—914.
- Bradshaw, A.D. 1959: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytol.* 58: 208—227.
- _____. 1971: Plant evolution in extreme environments. In: *Ecological Genetics and Evolution*, ed. R. Creed. Blackwell, Oxford.
- Buch, H. 1922—1928: Die Scapanien Nordeuropas und Sibriens 1 & 2. *Commentat. Biol.* 1(4): & 3(1).
- Burt, B.L. 1951: Dealing with the raw material (plants). *Lectures on the Practice of Botanical and Zoological Classification (1949—50)*. Linn. Soc. London.
- Camp, W.H. and C.L. Cilly. 1943: The structure and origin of species. *Brittonia* 4: 323—385.
- Clausen, J., D.D. Keck and W.H. Hiesey. 1940: Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on Western North American plants. *Publ. Carnegie Inst.* No. 520.
- _____. 1945: Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy with examples from the *Madiinae*. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 564.
- _____. 1948: Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 581: 1—129.
- Clegg, L. 1978: The morphology of clonal growth and its relevance to the population dynamics of perennial plants. Ph.D. thesis, University of Wales.
- Daday, H. 1954a: Gene frequencies in wild populations of *Trifolium repens*, I. Distri-

- bution by altitude. *Heredity*, Lond. 8: 61—78.
- _____. 1954b: Gene frequencies in wild populations of *Trifolium repens*, I. Distribution by altitude. *Heredity*, Lond. 8: 377—384.
- Davey, V. MCM. and M. S. Lang. 1939: Experimental taxonomy. III. Correlation of characters within a population. *New Phytol.* 38: 32—61.
- Dirzo, R. and J. L. Harper. 1982a: Experimental studies on slug-plant interactions. III. Intraspecific variation in the acceptibility of plants of *Trifolium repens*. *J. Ecol.* 70: 101—118.
- _____. 1982b: Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *J. Ecol.* 70: 119—138.
- Dobzhansky, Th. 1970: *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press, New York.
- Du Rietz, G. E. 1930: The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskr.* 24: 333—428.
- Epling, C. and Th. Dobzhansky. 1942: Genetics of natural populations. VI. Microgeographic races in *Linanthus parryae*. *Genetics* 27: 317—332.
- Fedde, F. 1909: *Papaveraceae: Hypecoideae-papaveroideae*. *Pflanzenr.* 40 (V. 104). Leipzig.
- Flake, R. H., E. Von Rudloff and B. L. Turner. 1969: Quantitative study of clinal variation in *Juniperus virginiana* using terpenoid data. *Proc. Natn. Acad. Sci. U. S. A.* 64: 487—494.
- Grant, V. 1981: *Plant Speciation*. Second Ed. Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, V. and K. A. Grant. 1965: *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia Univ. Press, New York.
- Grant, W. F. 1960: The categories of classical and experimental taxonomy and the species concept. *Bev. Canad. Biol.* 19: 241—262.
- Gregor, J. W. 1930: Experiments on the genetics of wild population, *Plantago maritima*. *J. Genet.* 22: 15—25.
- _____. 1938: Experimental taxonomy. 2. Initial population differentiation in *Plantago maritima* in Britain. *New Phytol.* 37: 15—49.
- _____. 1939: Experimental taxonomy. 4. Population differentiation in North American and European Sea Plantains allied to *Plantago maritima* L. *New Phytol.* 38: 293—322.
- Gregor, J. W., V. McM. Davey and J. M. S. Lang. 1936: Experimental taxonomy. I. Experimental garden techniques in relation to the recognition of the small taxonomic units. *New Phytol.* 35: 323—350.
- Harper, J. L. 1982: After description. In: *The Plant Community as a Working Mechanism*, ed. E. I. Newman.
- Haukioja, E. 1980: On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* 35: 202—213.
- Heywood, V. H. 1959: *The Taxonomic Treatment of Ecotypic Variation*. Systematics

- Assoc. Publ. 3: 87—112. London.
- Huxley, J.S. 1938: Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature*, Lond. 142: 219—220.
- _____. 1955: Morphism and evolution. *Heredity*, Lond. 9:1—52.
- Jain, S.K. 1969: Comparative ecogenetics of two *Avena* species occurring in central California. *Evol. Biol.* 3: 73—113.
- Jain, S.K. and A.D. Bradshaw. 1966: Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21: 407—441.
- Kay, Q.O.N. 1972: Variation in Sea Mayweed *Tripleurospermum maritimum* (L.) Koch in the British Isles. *Watsonia* 9: 81—107.
- Kruckeberg, A.R. 1951: Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil. *Amer. J. Bot.* 38: 408—419.
- _____. 1966: The implications of ecology for plant systematics. *Taxon* 18:92—120.
- Lindsay, D.W. and R.K. Vickery. 1967. Comparative evolution in *Mimulus guttatus* of the Bonneville basin. *Evolution* 21: 439—456.
- Markham, K.R., L.J. Porter, R. Mues, H.D. Zinneister and B.G. Brehm. 1976: Flavonoid variation in the liverwort *Conocephalum conicum*: evidence for geographic races. *Phytochemistry* 15:147—150.
- Marshall, D.R. and S.K. Jain. 1968: Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Am. Nat.* 102: 457—467.
- McMillan, C., T.J. Mabry and P.I. Chavez. 1976: Experimental hybridization of *Xanthium strumarium* (Compositae) from Asia and America. I. Sesquiterpene lactones of the F1 hybrids. *Amer. J. Bot.* 63: 317—323.
- Nelson, A.P. 1965: Taxonomic and evolutionary significance of lawn races of *Prunella vulgaris*. *Brittonia* 17: 160—174.
- New, J.K. 1978: Change and stability of clines in *Spergula arvensis* L. (corn spurrey) after 20 years. *Watsonia* 12: 137—143.
- Raven, P.H. 1976: Plant systematics and population biology. *Syst. Bot.* 1(3): 284—316.
- _____. 1979: Future directions in plant biology. In: *Topics in Plant Population Biology*, ed. O.T. Solbrig and al. Columbia Univ. Press, New York.
- Sinskaya, E.N. 1931: The study of species in their dynamics and interrelation with different types of vegetation. *Bull. Appl. Bot. Genetics Plant Breeding (Leningrad)* 25: 1—97.
- Smith, A.J.E. 1963: Variation in *Melampyrum pratense* L. *Watsonia* 5: 336—367.
- Snaydon R. W. 1973: Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. In: *Taxonomy and Ecology*, p. 1—30, ed. V.H. Heywood. Academic Press, London.
- Stace, C.A. 1976: The study of infraspecific variation. *Curr. Adv. Pl. Sci.* 8(4): Commentary 23.
- _____. 1980: *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold.
- Stebbins, G.L. 1950: *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- _____. 1979: Fifty years of plant evolution. In: *Topics in Plant Population*

- Biology, p. 18—41, ed. O.T.Solbrig and al. Columbia Univ. Press, New York.
- Tedin, O. 1925: Ueberbung, Variation and Systematik in der Gattung *Camelina*. *Hereditas* 6: 275—386.
- Thoday, J.M. 1953: Components of fitness. *S.E.B.Symp.* 7: 96—113.
- Turesson, G. 1922a: The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3: 100—113.
- _____. 1922b. The genotypic response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211—350.
- _____. 1925: The plant species in relation to habitat and climate. *Contributions to the knowledge of genecological units*. *Hereditas* 6: 147—236.
- _____. 1927: Contributions to the genecology of glacial relics. *Hereditas* 9: 81—101.
- _____. 1931: The selective effect of the climate upon the plant species. *Hereditas* 14: 99—152.
- Turkington, R. and J.L.Harper. 1979: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. *IV*. Fine-scale biotic differentiation. *J.Ecol.* 67: 245—254.
- Turner, B.L. and A.M.Powell. 1979: Deserts, gypsum and endemism. In: *Arid Land Plant Resources*, ed. J.R.Goodin and D.K. Northington. Texas Tech. Univ., Lubbock.
- Turrill, W.B. 1948: *British Plant Life*. London.
- Valentine, D.H. 1978: Ecological criteria in plant taxonomy. In: *Essays in plant Taxonomy*, p. 1—18, ed. H.E.Street. Academic Press, London.
- Vickery, R.K. 1978: Case studies in the evolution of species complexes in *Mimulus*. *Evol. Biol.* 11: 405—507.
- Whitehead, F. 1963: Experimental studies of the effect of wind on plant growth and anatomy. *IV*. Growth substances and adaptive anatomical and morphological changes. *New Phytol.* 62: 87—90.

THE SIGNIFICANCE OF ECOLOGICAL VARIATION IN PLANT TAXONOMY AND EVOLUTION

Hsu Ping-sheng

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

Abstract The variability of biological populations is an attribute of all organic groups. During the 20's to 40's of this century, many important research ventures were aimed only to understand the intricate pattern of variability within plant species and populations. In the recent two decades, one of the important fields of study of evolutionary biology has been trans-

ferred to the effects of ecological factors, both environmental and biotic, upon individual, population and species, and the practical implications of these effects in ecology, taxonomy and evolution. The problems of describing and classifying of infraspecific variation as both are nowadays one of the most challenging, and potentially one of most rewarding areas for further study. Plasticity and tolerance, which are frequently adaptive and of evolutionary and ecological importance, and which have traditionally received little attention from taxonomists, are widespread in flowering plants. But most of the plant species have limited plasticity, and populations of various localities of a single species often have different genotypes. These genotypes are results of complex interactions of genetical and ecological factors over a long period of time. Whether infraspecific variation is ecotypic or clinal depends upon the transitional pattern—abrupt or gradual—between different climatic zones or conditions. But edaphic and biotic factors sometimes participate in racial differentiation. Variation within population or species does not always result in external morphological differentiation. In many cases, the variation is physiological or biochemical. The microgeographical races, which can tolerate soils with high concentrations of lead, copper or zinc, are maintained by strong disruptive selection due to sharp changes in environmental conditions instead of intrinsic isolation mechanisms. Morphologically diverse populations may therefore maintain their identity over very short distances, provided environmental conditions change sharply in space. Polymorphism is probably correlated with natural selection. The main infraspecific categories of ICBN—subspecies, variety and forma, neither meet the needs for describing ecological diversity and intricate variability within species, nor correspond to the actual conditions of natural infraspecific groups. There is less agreement about the application of these categories and the taxonomic treatment of plastic modifications. For a stable system of nomenclature, the taxonomic recognition of plastic variation seems impracticable. The present author suggests that plant taxonomists should pay more attention to the description and nomenclature for infraspecific variation and to employ more effective techniques for investigating such variation.

Key words: Infraspecific variation; plasticity and tolerance; ecotype and cline; microgeographical race; chemical race; polymorphism; selective factors; infraspecific categories