

植物生活史型的多样性及动态分析

祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 于景华, 曹建国, 赵则海

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 主要阐述了植物生活史型的基本定义和基本模式。根据植物的生态幅(Ecological amplitude)、适合度(Fitness)和能量分配格局将植物生活史型划分出 V 生活史型、S 生活史型和 C 生活史型 3 个基本类型以及 VS 生活史型、SV 生活史型、CS 生活史型、SC 生活史型等 6 个具有混合特征的过渡类型。文中分析了权衡(Trade-off)植物生活史各阶段的能量需求,使之合理地进行能量分配,进而使植物生活史型获得最佳的繁殖和存活效益以及最大的适合度的重要性,指出初生代谢和次生代谢与植物生活史型及其生活史型之间相互转换的密切关系。初生代谢物质主要用于营养生长,次生代谢物质主要用于促进繁育和拮抗环境胁迫。植物生活史型在特定时空中生境的连续变化而发生相互转换,呈现出具动态特征的植物生活史型谱。提出了植物生活史型的形成机制,即生境中的资源状况和干扰程度构成了环境筛的径度,进而形成选择压力,以使植物按需分配能量,合成初级代谢产物或次级代谢产物来应对选择压力,形成自身的生态幅和适应对策,最终与生境相互作用过程中表现出的适合度来表征相应的生活史型。还提出了植物生活史型之间相互转化的机制,即每一种植物生活史型均有与该生活史型相对应的生境类型、选择压力、代谢物质和生活史对策,由于时空的连续变化,生境类型也发生过渡性变化,形成过渡类型(ED、DE、DF、FD),因而导致选择压力、代谢物质、生活史对策也发生过渡性变化,形成过渡类型 LM、ML、MH、HM、KR、RK、RT、TR、BP、PB、PA、AP,最终通过 VS、SV、SC、CS 等过渡类型的形成而实现植物生活史型之间的相互转换。文中以高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)等 5 种植物生活史型谱为例,分析了各植物生活史型谱的动态特征并指出:V 生活史型的植物因营养体较为发达、寿命较长,且能通过正常的有性生殖繁衍后代,通常都能产生稳定种群;以 S 生活史型为主的植物,因合子中含有来自双亲的两套基因,故有性生殖过程能产生较多遗传性不同的后代,使种群的适应环境变化的能力加强,因而容易形成爆发种群;以 C 生活史型为主的植物,其遗传物质与母体完全相同,故种群适应环境变化的能力较弱,因而容易导致种群濒危。

关键词: 植物生活史型;植物生活史型谱;生态幅;适合度

Dynamic Analysis and Diversity of Plant Life Cycle Forms

ZU Yuan-Gang, WANG Wen-Jie, YANG Feng-Jian, Yu Jing-Hua, CAO Jian-Guo, ZHAO Ze-Hai (Key Laboratory of Forest Plant Ecology, the Ministry of Education of China, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1811~1818.

Abstract: This paper mainly discussed the basic definition and types of plant life cycle form. According to the plant ecological amplitude, fitness and energy allocation patterns, plant life cycle form could be classified as three basic forms (V form: vegetative growth form; S form: sexual reproduction form and C form: clone reproduction form) and six transitional forms (VS form, SV form, CS form and SC form, VC and CV form) which combine features of three basic forms. By trading off the energy allocation among different plant cycle phases, plants optimize their energy utilization and adopt a specific plant life cycle form with the characteristics of best reproductive and survival benefits as well as maximum fitness to habitats. Moreover, our results indicate that primary metabolism and secondary metabolism might be closely correlated with plant life cycle forms and their transformation between forms. Generally speaking, primary metabolite is mainly used in vegetative growth, but secondary metabolite may be mainly used to promote propagation and over come environmental stress. The plant life cycle form of one specific species

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(No. 30070610)

收稿日期: 2000-12-12 修回日期: 2002-10-08

作者简介: 祖元刚(1954~), 吉林人, 博士, 教授。主要从事植物生态学和分子生态学研究。E-mail: zygorl@public.hr.hl.cn

could transform from one form to another to adapt to the changing environment. This transformation process is characterized as a dynamic process and form the spectrum of plant life cycle forms of this species. The developing mechanism of plant life cycle form is also discussed in this paper. The size of an environmental sieve (resource status and disturbance degree of habitat) results in the selective pressure. According to the pressure intensity, plants optimize their energy allocation with regard to the need of their different organs by way of producing primary and secondary metabolites, These result in the adaptive strategy and ecological amplitude of one specific species. Finally, fitness manifested by the interaction between the habitat and the adaptive strategy can be characterized as plant life cycle form. Furthermore, this paper also discusses the transformation mechanism between the plant life cycle forms. Because each species has its specific habitat type, selective pressure, metabolite and adaptive strategy, habitat also has a transformational change with the continuous change in spatial and temporal scales. These result in the formation of transformation types of habitat. These kinds of habitat enhances the transformational changes in selective pressure, metabolite and adaptive strategy, which form their transformation types, respectively. As a result, the inter-transformation processes of plant life cycle forms (so-called transformation types) were observed. The spectrums of plant life cycle forms of five species including *Rhodiola sachalinensis* were exemplified to analyze the dynamic features of these spectrums and their possible correlation to the community characteristics. Our results indicated that: First, plants mainly with a V life cycle form generally have a stable population because of their relative big vegetative body, long lifespan and offspring production by normal sexual reproduction. Second, plants with a S life cycle form easily form a eruption population because their diversified genetic message, which is inherited from double genomes of their parent through sexual reproduction, could induce their strong ability to acclimate to the changing environment; Finally, plants with a C life cycle form easily form an endangered population because their gene message is just duplicated from one parent through clone reproduction, which is uniform and have a relative weak ability to acclimate to the changing environment.

Key words: plant life cycle form; spectrum of plant life cycle form; ecological amplitude; fitness

文章编号:1000-0933(2002)11-1811-08 中图分类号:Q132.1 文献标识码:A

植物生活史(Life cycle) 又称植物生活周期,是指植物在一生中所经历的以细胞分裂、细胞增殖、细胞分化为特征,最终产生与亲代基本相同的子代的生殖、生长和发育的循环过程。一个典型的植物生活史应包括植物的有性生殖(Sexual reproduction)、无性生殖(Clone reproduction)和营养生长(Vegetative growth)3个基本阶段,其保障是能量的供应与分配,其实质是子代从亲代获得一套完整包含子代生长发育所需全部遗传信息的DNA,由此实现植物延续后代的基本目的。

植物生活史是植物适应所处的特定生境并形成一定的生态幅(Ecological amplitude)而得以完成的。植物在自身的生态幅内适应生境的程度为适合度(Fitness),定义为遗传物质在植物进化过程中传递能力的尺度,表现为植物的繁殖能力和存活能力对植物生存和繁衍后代所作的贡献大小^[1]。在不同的时间和空间里,由于生态异质性的存在,环境筛的选择强度不同,植物的适合度是不同的,故植物生活史的类型,即植物生活史型(Plant life cycle form)也是多样的,且表现出连续的动态变化和谱特征。由此可见,植物生活史型的多样性、动态特征是植物生活史生态学研究的重要内容。

1 植物生活史型的多样性

以往的生活史研究注重生活史对策,提出了著名的K对策和r对策^[2,6],但该理论只能将一个物种对应唯一的一种生活史对策,因而具有一定的局限性。J. P. Grime成功地提出了生活史对策的三角模型,即对应于K对策的保守型对策、对应于r对策的杂草型对策和后划分出的耐受型对策^[7,8],发展了生活史对策理论,但仍不能客观解释物种表现出的具有生活史对策混合特征的过渡类型^[1]。事实上,同种植物在不

同的时间和空间里,或不同种植物在相同的时间和空间里,由于生态异质性的不同,环境筛的选择强度不同,即生态幅差异的存在,植物生活史在有性生殖、无性生殖和营养生长 3 个基本阶段,往往表现出不同的能量分配格局^[7],因而具有多样性的植物生活史型(Plant life cycle form,图 1)。

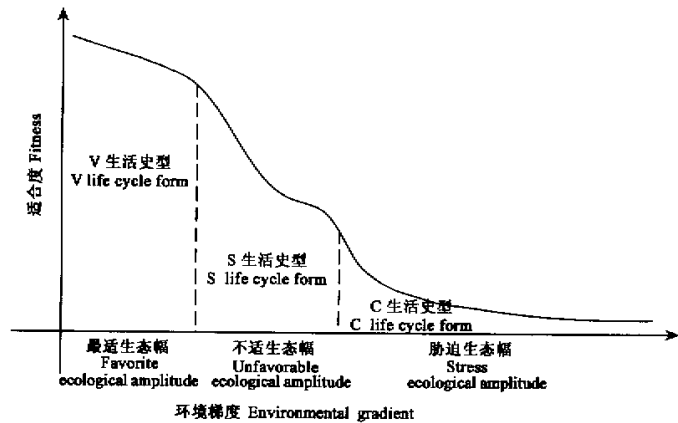


图 1 生态幅与植物生活史型关系模式图

Fig. 1 Model of the relationship between ecological amplitudes and plant life cycle forms

1.1 V 生活史型 (Vegetative growth form, 简称 V 型)

在相对稳定、有利的生境中,植物在光合作用中积累的有限能量,除保证正常的有性生殖需能外,主要提供给植物营养生长的能量需求,因此,植物生活史中,植物的营养生长阶段活跃,营养体发达;植物在正常的有性生殖阶段产生的种子,能够保证延续后代的需求,故无性生殖阶段受到抑制,植物生活史产生数量稳定的后代(图 2a)。

1.2 S 生活史型 (Sexual reproduction form, S 型)

在易受干扰、不适的生境中,植物在光合作用中积累的有限能量,主要用于促进有性生殖阶段的能量需求,产生大量的种子,因而植物营养生长阶段的能量需求供应不足,营养体不发达,植物的无性生殖阶段也因能量供应不足而处于相对抑制状态,植物生活史产生数量剧增的后代;在特定条件下也可产生数量爆发的后代(图 2b)。

1.3 C 生活史型 (Clone reproduction form, C 型)

在极端、胁迫的生境中,植物在光合作用中积累的有限能量,主要用于促进无性生殖阶段的能量需求,产生大量的无性芽及植株,因而植物营养生长阶段的能量需求供应不足,营养体不发达,植物的有性生殖阶段也因能量供应不足而处于抑制状态,植物生活史产生数量剧减的后代;在特定条件下,也可产生数量濒危的后代(图 2c)。

此外,在一个特定的足够的时空中,生境中的生态因子往往出现梯度性的变化,植物生活史也相应的在 V 生活史型、S 生活史型、C 生活史型 3 个基本类型之间表现 VS 生活史型、SV 生活史型、CS 生活史型、SC 生活史型 4 个具有混合特征的过渡类型(图 3)。

图 4 的植物生活史型形成机制说明,植物在形成某一生活史型的过程中,时刻与所处的特定生境类型中的生态条件产生相互作用。生境中的资源状况和干扰程度构成了环境筛的径度,进而形成选择压力,以使植物按需分配能量,合成初级代谢产物或次级代谢产物来应对选择压力,形成自身的生态幅和适应对策,最终与生境相互作用过程中表现出的适合度来表征相应的生活史型^[9~14]。然而,植物在一定时间和空间内所获得的能量是有限的,不可能同时和等量地用于植物生活史的全过程。如果植物投入抵抗不利环境

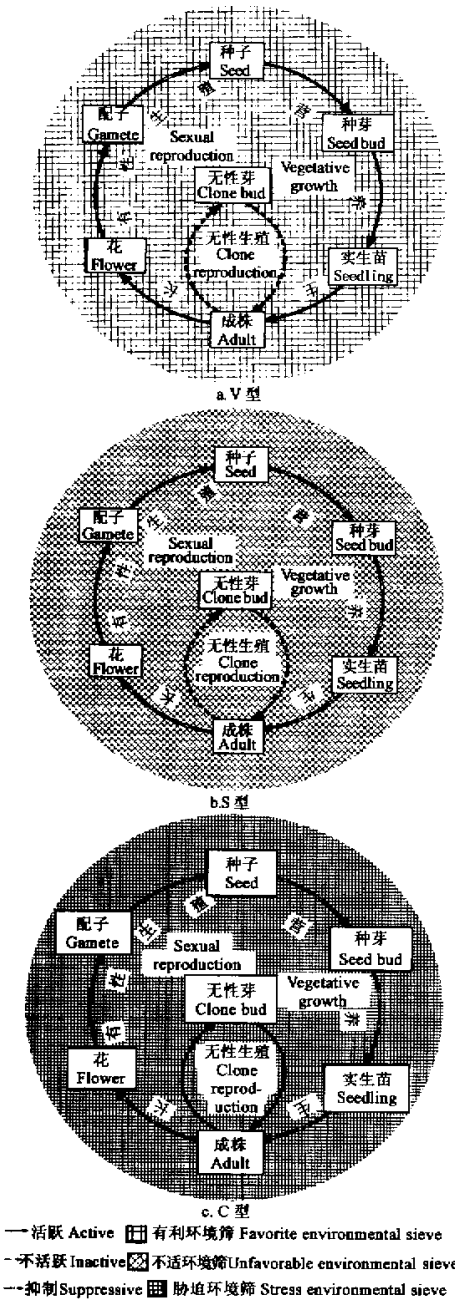


图2 三种植物生活史型的示意图
Fig. 2 Model of S and C life cycle forms

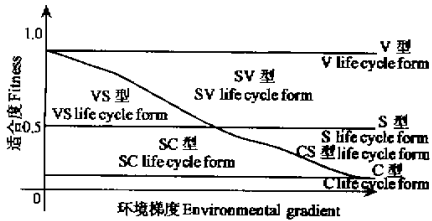


图3 植物生活史型的过渡类型
Fig. 3 Transitional forms of plant life cycle form

(如低温、干旱)的能量太多就会影响对生殖的投入。因此,权衡(Trade-off)植物生活史各阶段的能量需求,使之合理地进行能量分配,进而使植物生活史型获得最佳的繁殖和存活效益以及最大的适合度是至关重要的^[1]。

2 植物生活史型之间的相互转换

植物生活史型在特定时空中依生境的连续变化而发生相互转换,呈现出植物生活史型的动态特征。一般说来,在不发生重大自然或人为因素干扰的情况下,V生活史型与S生活史型以及S生活史型与C生活史型均可相互转换,而V生活史型与C生活史型不发生相互转换。因此,植物生活史型的相互转换通常具有非循环性特点。然而,一旦植物所处的生境发生火灾、洪涝、过度采伐、过度放牧等重大生态灾难事件或封山育林、退牧还草等重大生态恢复措施,植物生活史型除进行V生活史型与S生活史型以及S生活史型与C生活史型的相互转换外,V生活史型与C生活史型之间也发生相互转换,故植物生活史型的相互转换又具有循环性的特点(图5)。此外,VS生活史型、SV生活史型、CS生活史型和SC生活史型4个植物生活史的过渡类型也将伴随着植物生活史型的相互转换而发生相应的过渡性相互转换。图7则进一步表明,每一种植物生活史型,都可划分出相应的生境类型,如V生活史型处于资源充足、干扰少的优质生境(Excellent habitat)——E生境,对V生活史型的选择压力小,植物合成的构建物质(Structure-Building substance)——B物质,如纤维素、脂肪、核酸、蛋白质等初级代谢产物,主要用于植物细胞增殖和体积扩大,故植物生活史采取K对策(K-strategy),形成以营养生长为主的V生活史型;S生活史型处于资源较充足但干扰大的扰动生境(Disturbed habitat)——D生境,对S生活史型的选择压力居中,植物合成的促繁物质(propagation-Promoting

substance)——P 物质,如纤维素、脂肪、核酸、蛋白质等初级代谢产物和一些次级代谢产物激素、含氮化合物、酚类和萜类,主要用于植物细胞减数分裂以生产大量种子,故植物生活史采取 R 对策(R-strategy),形成以有性生殖为主的 S 生活史型;C 生活史型处于资源贫乏、条件严酷的脆弱生境(Fragile habitat)——F 生境,对 C 生活史型的选择压力很大,植物合成的拮抗物质(Antagonistic stress substance)——A 物质,如生物碱、激素、酚类等次级代谢产物,主要贮藏于植物根茎、块茎等无性繁殖器官,用于无性芽的分化与萌发,故植物生活史采取忍耐胁迫(Tolerance stress)的 T 对策(T-strategy),形成以无性生殖为主的 C 生活史型。最近的研究结果表明,当喜树(*Camptotheca acuminata* Decne.)幼苗受到高温胁迫时,随着温度的不断升高,喜树碱,特别是羟基喜树碱的含量也不断升高,当温度达到 40℃时,羟基喜树碱的含量比在 27℃时增加 5 倍,为 1170μg/FW·g,因此,羟基喜树碱属于拮抗高温的忍耐胁迫物质(图 6)。

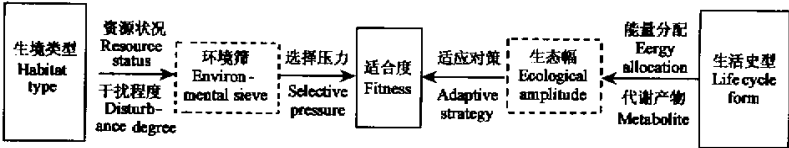


图 4 植物生活史型的形成机制模式图

Fig. 4 Model of forming mechanism of plant life cycle form

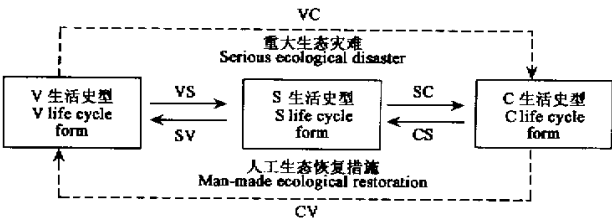


图 5 植物生活史型相互转换模式图

Fig. 5 Model of transformation process between plant life cycle forms

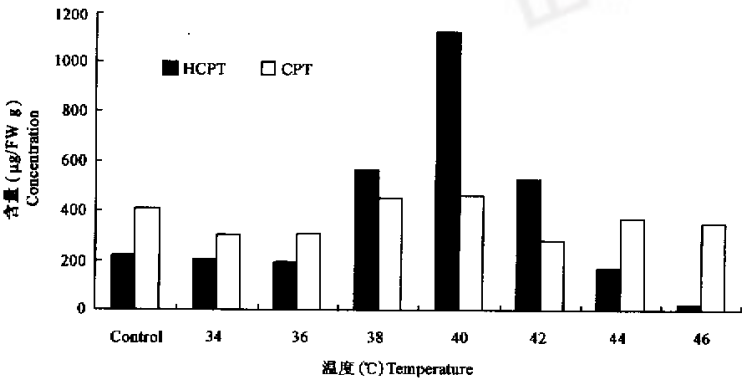


图 6 喜树幼苗不同温度热激后 HCPT(羟基喜树碱)及 CPT(喜树碱)含量的变化

Fig. 6 Concentration of HCPT and CPT in happytree seedling after different heat shocks

万方数据

由图 7 还可知,每一种植物生活史型均有与该生活史型相对应的生境类型、选择压力、代谢物质和生

活史对策,由于时空的连续变化,生境类型也发生过渡性变化,形成过渡类型(ED、DE、DF、FD、),因而导致选择压力、代谢物质、生活史对策也发生过渡性变化,形成过渡类型 LM、ML、MH、HM、KR、RK、RT、TR、BP、PB、PA、AP,最终通过 VS、SV、SC、CS 等过渡类型的形成而实现植物生活史型之间的相互转换。

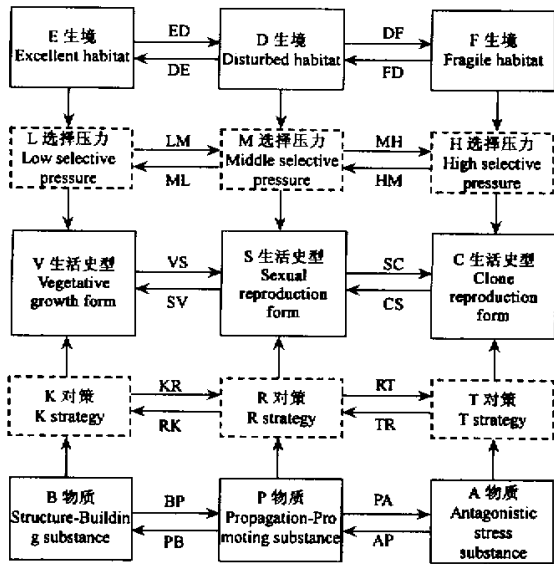


图 7 植物生活史型相互转换机制图

(实框代表客体,虚框代表由客体产生的功能作用,箭头代表转换方向)

Fig. 7 Mechanism model of the transformation process between plant life cycle forms

(Solid box represents the object,dashed box represents the function role induced by object. Arrow represents the transformation direction)

3 植物生活史型谱

植物生活史型的动态变化还具有谱特征,即植物生活史型谱(Spectrum of plant life cycle form)。图 8 为植物生活史型谱的模式图,如果在每一个植物的分布区内调查 10 个样地,当任意一种植物生活史型在样地中出现 7 个以上,即 70%以上,则该种植物可定为相应的植物生活史型,如图 7 中的 V 型、S 型、C 型;当任意一种植物生活史型在样地中出现 5 个,即 50%,另一种植物生活史型在样地中出现 3 个,即 30%,则该种植物可定为相应的植物生活史型的过渡类型,如图 7 中的 VS 型、SV 型、SC 型、CS 型。

图 9 为作者自 1996 年开展《植物种群生活史生态学研究》项目,统计 5 种植物在 10 个样地中的调查结果绘制成的植物生活史型谱^[15~21]。从图 9 可以看出,高山红景天(*Rhodiola sachalinensis*)具有以 C 生活史型为主的植物生活史型谱特征;羊草(*Leymus chinensis*)为 CS 生活史型,具有过渡类型的植物生活史型谱特征;白桦(*Betula platyphylla*)为 SC 生活史型,也具有过渡类型的植物生活史型谱特征;豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)的植物生活史型谱特征为典型的 S 型;红松(*Pinus koraiensis*)则是典型的 V 型。总的来说,具有 V 生活史型的植物(如红松等)因营养体较为发达、寿命较长,且能通过正常的有性生殖繁衍后代,通常都能产生稳定种群;以 S 生活史型为主的植物(如豚草),因合子中含有来自双亲的两套基因,故有性生殖过程能产生较多遗传性不同的后代,使种群的适应环境变化的能力加强,因而容易形成爆发种群;以 C 生活史型为主的植物(如高山红景天等),其遗传物质与母体完全相同,故种群适应环境变化的能力较弱,因而容易导致种群濒危。

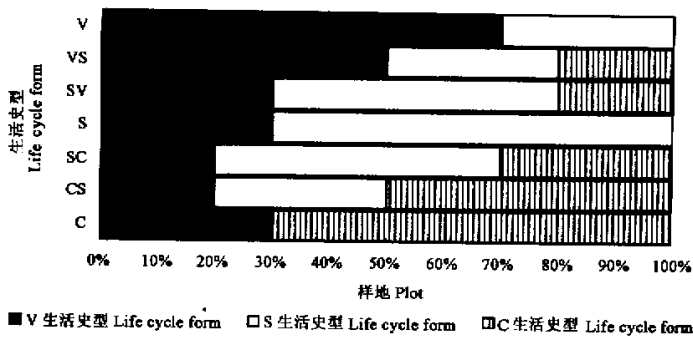


图 8 不同空间植物生活史型动态变化模式图

Fig. 8 Dynamic change process of different plant life cycle forms in different plots

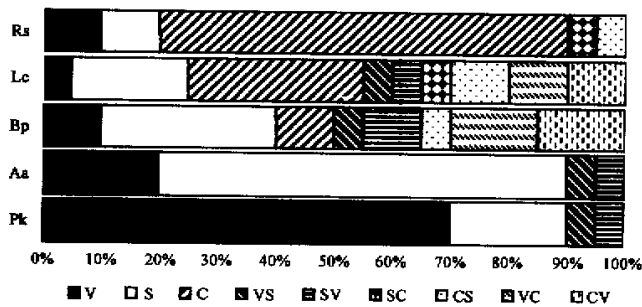


图 9 5 种植物的生活史型谱

Fig. 9 The spectrum of plant life cycle forms of 5 species

Rs:高山红景天 *Rhodiola sachalinensis*; Lc:羊草 *Leymus chinesis*; Bp:白桦 *Betula platyphylla*; Aa:豚草 *Amborsia artemisiifolia*; Pk:红松 *Pinus koraiensis*

参考文献

[1] Sun R Y(孙儒泳). Life cycle strategy. *Bull. Bio.* (in Chinese) (生物学通报), 1997, **32**(5):2~4.

[2] MacArthur R H, Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton N J: Princeton University Press, 1967.

[3] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, **164**:262~270.

[4] Nichols J D. Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. *Am. Nat.*, 1976, **110**:995~1005.

[5] Zhang Z C(钟章成). Reproductive strategies of plant populations. *Chinese Journal of Ecology*(in Chinese)(生态学杂志), 1995, **14**(1):37~42.

[6] Ban Y(班勇). Evolution of life history strategy in plants. *Chinese Journal of Ecology* (in Chinese)(生态学杂志). 1995, **14**(3):33~39.

[7] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 1977, **111**: 1169~1194.

[8] Grime J P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: John Wiley and Sons, 1979.

[9] Gadgil M and Solbrig O T. The concept of r- and K- selection; evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 1972, **106**:14~31

[10] Pianka E R. On r- and K-selection. *Am. Nat.*, 1970, **104**:592~597.

[11] O'Connell L M and Eckert C G. Differentiation in reproductive strategy between sexual and asexual populations of *Antennaria plantaginifolia* (Asteraceae). *Evolutionary Ecology Research*, 2001, **3**:311~330.

[12] Lusk C H and Smith B. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain

forest. *Ecology*, 1998, **79**: 795~806.

[13] Caswell H. Optimal life histories and the maximization of reproductive value; a general theorem for complex life cycles. *Ecology*, 1982,**63**:1218~1222.

[14] Dole JA. Reproductive assurance mechanisms in three taxa of the *Mimulus guttatus* complex. *Amer. J. Bot.*, 1992, **79**:650~659.

[15] Zu Y G(祖元刚). Introduction of energy ecology. Changchun:Science and Technology Press of Jilin Province, 1990.

[16] Zu Y G(祖元刚), Zhu T C(祝廷成). The stability analysis and energy follow through *Leymus chinensis* population. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 1987,**29**(1):95~103.

[17] Zu Y G(祖元刚), Yu J H(于景华), Wang A M(王爱民). Study on the pollination characteristics of natural population of *Pinus koraiensis*. *Acta Ecologia Sinica*(in Chinese)(生态学报), 2000,**20**(3):430~434.

[18] Zu Y G(祖元刚), Mao Z J(毛子军), Yang X Y(袁晓颖), et al. The blooming and production of reproductive modules in relation to tree age and their position within crowns in *Betula platyphylla*. *Acta Ecologia Sinica*(in Chinese)(生态学报), 2000,**20**(4):673~678.

[19] Zu Y G(祖元刚), Cui J Z(崔继哲). Clonal diversity in *Leymus chinensis* populations. *Acta Phytoecologica Sinica* (in Chinese)(植物生态学报), 2002,**26**(2):157~162.

[20] Su G(孙刚), Yin X Q(殷秀琴), Zu Y G(祖元刚). Preliminary study on the fauna in the area colonized by *Ambrosia artemisiifolia*. *Acta Ecologia Sinica* (in Chinese)(生态学报), 2002,**22**(4):608~611.

[21] Wang R Z(王仁忠), Zu Y G(祖元刚), Nie S Q(聂绍荃). Preliminary study on biomass reproductive production allocation in *Leymus chinensis* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* (in Chinese)(应用生态学报), 1999, **10**(5):553~555.

最新信息

根据中国科技信息研究所信息分析中心 2002 年的《中国科技期刊引证报告》最新统计数据分析结果,《生态学报》2001 年影响因子为 0.911,总被引频次为 1207 次,指标综合加权评分为 84.678 分。

《生态学报》2003 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的综合性学术刊物,创刊于 1981 年。主要报道动物生态、植物生态、微生物生态、农业生态、森林生态、草地生态、土壤生态、海洋生态、淡水生态、景观生态、区域生态、化学生态、污染生态、经济生态、系统生态、城市生态、人类生态等生态学各领域的学术论文;特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;原创性研究报告和研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。为促进学术、科研信息的交流,欢迎踊跃投稿。

《生态学报》为月刊,2003 年每期 176 页,信息容量约 36 万字。期定价 36 元,年定价 432 元。全国各地邮局均可订阅,望广大读者互相转告,以便及时订阅。

《生态学报》编辑部地址:北京海淀区双清路 18 号,邮政编码:100085

电话:(010)62941099

E-mail:Shengtaixuebao@sina.com

或 Shengtaixuebao@mail.rcees.ac.cn

本刊国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670,标准刊号:ISSN1000-0933
CN11-2031/Q

万方数据 欢迎订阅! 欢迎投稿! 欢迎刊登广告!