

种子萌发对策:理论与实验

李 良, 王 刚 *

(兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 植物种子的萌发/休眠现象有复杂的原因和机制, 综述了理论生态学家的研究结果。应用的理论基础是最优化理论和进化稳定对策(ESS)理论。当环境条件随机波动, 种群受非密度依赖因素调节时, 采用最优化理论的两头下注对策预测休眠一定会得到进化且萌发率与环境条件直接相关。环境条件稳定时采用进化稳定对策理论可得到在亲属竞争, 种子扩散, 基因冲突等等因素影响下的进化稳定休眠/萌发率, 预测了休眠/萌发与它们之间的相互关系。以上各种环境条件影响种子萌发行为的方式可以表述为若种子立即萌发会遭遇到不良环境使适合度下降, 那么就会推迟萌发, 出现休眠, 形成土壤种子库。萌发率应使种群适合度最优或具有进化稳定性。一些实验也部分验证了理论预测。

关键词: 萌发; 两头下注对策; 进化稳定对策; 最优化理论

Seed germination strategy: theory and practice

LI Liang, WANG Gang * (State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(6): 1165~1174.

Abstract: The mechanisms of seed dormancy have attracted a lot of research due to the complex interpretation of this problem. This paper focuses on how theoretical ecologists explain dormancy by using models. Using optimal theory, they developed the bet-hedging strategy. By randomly varying the environment, a population of desert annual plants would reach maximum fitness when the seed germination fraction was approximately equal to the probability that a year will be good for the survivorship and reproduction, given that there was adequate rain for germination. The evolution of dormancy was inevitable and can reduce the variance of fitness. Field work does support the model to some extent, but germination fraction in the field was always lower than prediction. This is maybe a limitation of optimal theory. Using evolutionarily stable strategy (ESS), scientists developed more models, most of which are cited in this paper. Most of them assumed the population was in a stable environment. Under these conditions the interaction among plants was greater than in the randomly varying environment, in which the relationship between plants and environment was the main effect. Using this model, they predicted the ESS germination or dormancy rate under conditions of seed dispersal, sib competition, gene conflict. Considering seed dispersal, if the dispersal distance was far enough, dormancy was not always

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018603)

收稿日期: 2002-01-27; 修订日期: 2002-08-20

作者简介: 李 良(1976~), 女, 内蒙古包头市人, 博士, 主要从事理论生态学、植物生态学研究。E-mail: liliang 7612@yahoo.com.cn

* 通讯联系人 Author for correspondence, wangg@lzu.edu.cn

Foundation item: State Basic Research and Development Plan(G2000018603)

Received date: 2002-01-27; Accepted date: 2002-08-20

Biography: Liliang 7612@yahoo.com.cn, mainly engaged in the theoretical ecology and plant ecology. E-mail: liliang7612@yahoo.com.cn

necessary and all seeds can germinate. When dispersal distance was less than critical point, there was trade-off between dispersal and dormancy. If this phenomenon was caused by competition (the dispersal seeds will face less competition), any way that can reduce competitive strength will be favored by selection to increase germination fraction and then fitness, for example, thick seed coat or outcross mating system. There are some experiments that support these predictions. From another point of view, dormancy can be explained by compromise of genes or parent-offspring conflict. For example, if two genes controlled two traits expressed in young individuals and mature individuals respectively, the young ones favor faster germination than the adult ones. This conflict between the tow genes decided the germination strategy and led to a joint ESS. Similarly, the parents favored faster germinating than the offspring. Many factors influence germination strategy and with them, the germination fraction would change correspondingly. When seeds encountered a “bad environment”, delayed germination would happen, and evolution of dormancy would occur. Germination fraction has the capacity to make population sustainable, have optimal fitness or develop stably.

Key words: germination; bet-hedging; evolutionarily stable strategy (ESS); optimal theory

文章编号:1000-0933(2003)06-1165-10 中图分类号:Q141,Q948.1 文献标识码:A

种子的萌发和休眠是一个十分古老的话题,然而至今也未能完全揭开它的奥秘。不同的科学家从不同的角度来探讨这个问题。Baskin & Baskin^[1]对于休眠的定义所做的解释是这样的:因为不合适的外界条件和/或种子或扩散结构的特性阻止了种子的萌发。并据此把休眠分为两大类,一类为内因性的(endogenous),一类为外因性的(exogenous)。内因性休眠是由胚的特征决定的,而外因性休眠受诸多因素影响,物理的,化学的,甚至种皮和果皮。休眠的种子在一定条件下都可以萌发。理论生物学家列出了几种会导致种子休眠的原因:①在有风险的环境中确保种的延续;②阻止与母株或兄弟之间的竞争;③当环境不利于实生苗的定居时可作为一种调节对策;④调节萌发对策使适合度达到最大;⑤作为几个生活周期特征之一被继承下来使种的适合度最大。这是对同一问题的不同方面的研究。理论生物学家提出了很多数学模型从进化的角度来解决。无论什么模型,所得出的结论或预测最终还是回到植物本身,它们进化出了许多机制来实现休眠,如产生厚的种皮或后熟作用。

在进化生物学中最优化方法的一个基本前提是适应性是生命有机体普遍存在的一个性质,并且可以由自然选择过程加以解释。优化理论只是帮助人们理解适应性产生的选择力量。这种研究途径假定存在着一个优化指标,最优的生活史应该使得这个指标达到最大值。它适用的情形是一个个体的最优行为不依赖其他个体的行为^[2]。理论工作关注的是假设不可兼顾(trade-off)存在,个体会采取什么最适的对策^[3]。Maynard Smith^[4]提出了进化稳定对策(evolutionarily stable strategy,ESS)的概念,其含义是指当种群内所有个体都采取了某个对策之后,其它对策者都不能入侵该种群,那么这个对策就是进化稳定的。它与最优化理论不同,不强调绝对意义上的优化,而是强调在当前可选对策集中的最优,是相对的概念。也就是说,当种群完全由 ESS 对策者组成的时候其适合度将大于所有突变对策者的适合度,因而 ESS 是一个弱化了的最优化概念^[2]。进化稳定对策理论的基本方法是由数学上的博弈论发展而来。自从被引入生态学界,在理论和实践方面都得到了长足的发展。在互利合作和利他行为的出现与进化^[5~7],植物群落的进化稳定性和不同对策者的共存^[8],动物行为对策如觅食对策、食物存储^[9,10],植物的扩散对策^[11~13]等方面都有应用。近来有关性比和性分配也用 ESS 理论解决^[2,14]。

最优化理论和进化稳定对策理论先后被运用在种子萌发对策上^[15~17],产生了一系列的模型,将这个问题的探讨更深入了一步。本文将对上述两种方法应用于种子萌发作一个简单的回顾。

1 模型

1.1 两头博弈数据(bet-hedging)

在随机波动的环境中,尤其是沙漠中时间空间分布不规则的降水,是种子萌发的主要限制条件之

一^[18]。如何对降水做出反映,是构成种子萌发对策的主要内容。例如对沙漠一年生植物沙米(*Agriophyllum squarrosum*)的研究^[19]表明,在培养箱中培养其种子于第 7 天达到最高萌发率。这是因为早期的降水也许并不能使植物完成生活史周期,完全萌发会导致种群灭绝。降雨持续至第 7 天则有充足的水量使实生苗以较大概率存活至产生新种子。但在前期和后期都只有较小的萌发比例,以增加种群的总体适合度,这是一种风险扩散的办法。风险扩散有两种途径,一为时间扩散,一为空间扩散。时间扩散表现为休眠,或推迟萌发,空间扩散则表现为种子扩散,占领别的区域^[15]。Cohen 最早提出了一个两头下注的模型来解释在波动环境下 1 年生植物种子推迟萌发的现象^[15]。它是这方面理论研究的最基本的模型,以后的许多模型都是以其为基础的,它主要应用了最优化理论。

种群在自然环境中遭受选择的压力,适合度大的个体可以通过选择而存活下来。一般选取种群增长率作为适合度指标,而且用几何平均增长率要比算术平均增长率高^[2]。在这个模型中,假设有好年和坏年两种情况,出现的概率分别为 p 和 $1-p$,顺序不定。在好年每个个体产生 s 个种子,而坏年则为 0,每年有 g 比例的种子萌发,在休眠的种子中有 d 比例的死去。在萌发前没有任何信息可得知这一年是好年还是坏年。那么,此种群的几何平均适合度为:

$$G(g) = [(1 - g)(1 - d)]^{1-p} [(1 - g)(1 - d) + gs]^p$$

应用最优化理论可得到在 g 取何值时 $G(g)$ 达到最大。此时:

$$g^* = \frac{sp + d - 1}{s + d - 1}$$

当 s 无限大时或很大时可得: $g^* \approx sp/s = p$

即,每年的萌发比例大约等于好年出现的概率,这是一个 $(0,1)$ 之间的数,所以每年产生的种子并不全都萌发, $g < 1$,即出现了推迟萌发现象。另外还有几点预测:①以前在优越条件下没有萌发的种子以后在相同条件下仍旧可以萌发;②不同地点同种植物种子萌发率和当地环境条件优劣(如降雨量)呈正相关;③每个母株都应产生在不同年份萌发的种子。已有文献验证了此模型^[20,21]。

Clauss & Venable^[22]又重新设计了实验对之进行再次的验证,在这个过程中对模型稍加变动,成为:

$$G(g_r) = [(1 - d)(1 - g_r)]^{p_r p_{b,r}} [(1 - g_r)(1 - d) + g_r s]^{p_r p_{g,r}} [1 - d]^{p_n}$$

式中, g_r 为有充足萌发水分时的萌发率,而没有充足水分时为 0。 p_n 为没有充足萌发水分的年份的萌发率, p_r 为有充足萌发水分年份的概率;假如有充足萌发水分时好年的概率为 $p_{g,r}$,那么有充足萌发水分时坏年的概率为 $p_{b,r}$ 。这样就将年份划分为 3 种类型,比 Cohen 的模型向前推进了一步,更贴近实际情况。此模型运用最优化方法可得到:

$$g_r^* = \frac{p_{g,r}s - (1 - d)}{s - (1 - d)}$$

当 s 很大时: $g_r^* \approx p_{g,r}$

由野外实验和室内实验得到的结果看,沙漠冬季 1 年生植物 *Plantago insularis* 存在推迟萌发现象, $g < 1$,且 g 与好年的概率几乎成正相关,尽管变异很大。然而 $p_{g,r}$ 较小的种群即历史上经历干旱的种群却有较高的萌发率,与预测不符。 g 在年际间和季节间都有很大的变异,这其实是风险扩散的一种表现。

Bulmer^[23]将之推广到密度依赖的情形。 s 是受密度依赖作用调节的,使得 $G=1$ 。当 s 很小,保持不变且 $G(g') > 1$ 时,那么突变型 g' 则可入侵。这样计算出来的 g 值比 p 值要小,尤其是在 d 很小的时候。当 $s=10$ 时, g^* 随着斑块数目的增加而增加;当 $s=100$ 时,也是这样。但是,在斑块数目相同时, $g_{s=10}^* > g_{s=100}^*$,分别为 0.81 和 0.48。他认为,推迟萌发完全是由物理环境的波动造成的。有实验表明,在有时间变异的环境中的种群萌发率较低且种子比较小,并且认为休眠和较大的种子大小是可以部分相互替代的两头下注对策^[24]。

1.2 ESS 理论

在不可预测数据种子存在推迟萌发现象,这是大家早就注意到了的事实,并为此提出了很多理论来解释,上文提到的两头下注对策即是理论之一。然而,在环境条件相对稳定的条件下,种子也会有休眠现

象,有学者提出这是避免竞争(尤其为亲属竞争)的对策^[11,25~27],尤其是对光、水的竞争。同时,为避免亲属竞争也可以通过扩散来达到目的,那么在休眠和扩散之间则存在一定的相关性^[13]。这两种方法都可以达到风险扩散的作用,提高植株适合度。应用进化稳定对策理论而不是最优化理论对上述问题进行分析,可以得到更好的接近实际情况的结果,这是由进化稳定对策理论本身的特点所决定的^[2]。进化稳定对策理论自1973年提出后,被广泛的应用到各个领域。较早将之推广到种子萌发方面进行理论预测的是 Ellner^[16,17]。他提出的两个理论模型针对随机波动环境的萌发对策,给出了如何求解进化稳定的萌发率 G^* 。这是基本的模型,只考虑密度依赖作用。

1.2.1 随机波动环境中的 ESS 模型 Ellner^[16,17]提出了在随机变动的尤其是有时间变异的环境中的 1 年生植物种子的进化稳定对策。植物被假设为是真实遗传或孤雌生殖的,且种子萌发率为一个不变的量,种群受密度依赖作用调节。种子动态可表示为:

$$X(t+1) = X(t)[GY(\sigma_t, \alpha_t) + (1 - G)s]$$

其中, $X(t)$ 为 t 时刻的种子数, G 为萌发比例, Y 为产量,它与当时的环境条件 α 和种子萌发密度 σ_t 有关, s 为种子存活率,满足上式的过程简写为 $X_G^*(t)$ 。令:

$$v(G) = E[\ln(GY(0, \alpha_t) + (1 - G)s)]$$

当 $v(G) \leq 0$ 时, $X_G(t) \rightarrow 0$, 即种群灭绝;当 $v(G) > 0$ 时, $X_G(t)$ 收敛于 0 与 $+\infty$ 之间的某一点。若某一萌发率 G 为 ESS, 则其不能使 $X_G(t) \rightarrow 0$, 所以只有使 $v(G) > 0$ 的 G 才是可行的(viable)。满足条件的 $X_G(t)$ 记为 $X_G^*(t)$ 。

假设突变体 2 要入侵由 1 组成的种群中, 两者的动态方程是:

$$X_1(t) = X_{G_1}^*(t)$$

$$X_2(t+1) = X_2(t)[G_2Y(G_2X_{G_1}^*(t), \alpha_t) + (1 - G_2)s]$$

若 G_1 为 ESS, 则应有 $G_2 \neq G_1$ 使得 X_2 以概率 1 趋于 0。突变体的对数生长率为:

$$\rho(G_1, G_2) = E_{G_1}[\ln(G_2Y(G_1X_{G_1}^*(t), \alpha_t) + (1 - G_2)s)]$$

若 $\rho(G_1, G_2) < 0$, 则 $X_2(t) \rightarrow 0$; 若 $\rho(G_1, G_2) \rightarrow 0$, 则 $X_2(t) \rightarrow +\infty$, 即种群暴发, 这种情况不符合假设, 只有当 $\rho(G_1, G_2) < 0$ 时, G_1 才可能是一个 ESS。对于任意一个 X_G^* , 有 $\rho(G, G) = 0$, 因此 $G \in (0, 1)$ 若要为 ESS, 必须满足下列两式:

$$m(G) = \frac{\partial \rho}{\partial G_2}(G_1, G_2) = E_{G_1} \left[\frac{Y_{G_1}(t) - s}{G_2Y_{G_1}(t) + (1 - G_2)s} \right] = 0$$

$$\frac{\partial^2 \rho}{\partial G_2^2}(G_1, G_2) = E_{G_1} \left[- \left(\frac{Y_{G_1}(t) - s}{G_2Y_{G_1}(t) + (1 - G_2)s} \right)^2 \right] < 0 \quad \text{其中 } Y_{G_1}(t) = Y(GX_{G_1}^*(t), \alpha_t)$$

即若 $G \in (0, 1)$ 是一个 ESS, 需要 $v(G) > 0, m(G)_{G_1=G_2} = 0$ 。 $G=1$ 在 $v(1) > 0, m(1) \geq 0$ 时是 ESS, $G=0$ 因为 $v(0) < 0$ 所以不是 ESS。从其他角度来说, ESS 是使萌发和没有萌发的种子具有相同的绝对适合度, 通过不同的加权来实现。只有使两者适合度相同时的萌发率才是一个 ESS, 否则会出现频率依赖的选择。

模型得出了 3 个结论: ① $G=1$ 为 ESS 的条件。② 一个种的萌发率不应超过好年的频率。③ 萌发率进化会导致种群波动产生部分稳定性。与 Cohen 的模型相比较, 有相同也有不同, 不同之处的根本在于 Cohen 的是非密度依赖的, 所以没有稳定性的预测, $G=1$ 的条件也不同, 只有②是相似的, 两个理论都认为严酷年份的存在需要休眠。

它并没有指出 ESS 的萌发率具体是多少, 而是提出了一种检验的方法, 或许方法还有不完善的地方, 但是没有现成的数据以供检验。

随后, Ellner 将上述模型加以扩展、延伸, 把 Y 具体化, 采用了倒数产量法则, 但是将之改写, 赋予了环境时间变异, 成为:

万方数据

$$Y(x) = \frac{K_t}{C_t + \sigma_t} \quad K_t = \bar{K}(1 + \rho_K \alpha_t) \geq 0$$

$$C_t = \bar{C}(1 - \rho_C \alpha_t) > 0$$
$$\sigma_t = GX(t)$$

式中, \bar{K}, \bar{C} 为 K_t, C_t 的平均值, ρ_K, ρ_C 是变异系数, 且 $\rho_K \geq 0, \rho_C \geq -\rho_K$ 。

这些变量都有生物学意义, \bar{K} 是高密度下总的种子产量, \bar{K}/\bar{C} 可近似的表示低密度下每株的种子产量, ρ_K 是高密度时种子产量的变异系数, ρ_C 是低密度时的, 这样, 种群动态变为:

$$X_G(t+1) = X_G(t) \left[\frac{G(1 + \rho_K \alpha_t)}{\omega(1 - \rho_C \alpha_t) + GX_G(t)} + (1 - G)s \right] \quad \omega = \frac{\bar{C}}{\bar{K}}$$

所以 G_{ESS} 与 $\omega, \rho_K, \rho_C, \alpha_t, s$ 都有关。具体求解方法与上面相同, 它的预测可总结为两条:

①如果种子存活率约等于 1, 或是环境变异很小, G_{ESS} 会随着参数的变化而变化, 正如 s 趋于 1 时, 由小波动预测到的一样:

$$G_{\text{ESS}} \sim \frac{\sqrt{2(1-s)}}{\rho_K + \omega \rho_C} = \frac{\bar{K} \sqrt{2(1-s)}}{\sigma_K + \sigma_C}$$

② s 值较低时, 在缺乏休眠的情况下, 提高种群波动的敏感性会使 G_{ESS} 降低。

比较 Ellner 和 Cohen 的模型, 在种子存活率增加时, 都认为萌发率会下降。而当好年的比例增加和种子产量增加时, Cohen 认为会使萌发率增加, Ellner 则相反。

1.2.2 竞争, 扩散等因素对萌发的影响 以下模型基本上是假设物理环境条件相对稳定, 种子萌发后会遇到的不良环境是由生物因素引起的(如竞争)。

(1) 亲属竞争对萌发的影响 Yutaka Kobayashi 和 Norio Yamamura^[27]的模型中的假设是种群个体的空间扩散能力有限, 大量种子聚集在母株周围, 对局部资源竞争激烈。种群是双倍体雌雄同株的。在每个斑块中有 N 个成年个体, 斑块的数目不限。每个个体产生 μ 个种子, s 是由自己的花粉受精的胚的比例, t 是同一斑块内其它个体的花粉受精的胚的比例, u 是整个环境中随机个体的花粉受精的胚的比例, 且 $s+t+u=1$ 。有比例为 d 的个体扩散到其它的斑块中去。扩散后种子以概率 D 休眠, 休眠的种子存活至下一年的比例为 α 。只考虑有两个年龄结构, 当年新产生的种子(class-0)会影响其它新种子和老种子(class-1)的适合度。在这里, 种子的适合度由成功定居的概率来测量。它可分为两部分: 第 1 年没有休眠又在竞争中获胜的概率和第 2 年在竞争中获胜的概率。令 p 为实生苗能存活至成熟的概率。那么一个种子第 1 年的适合度为 $(1-D)p$ 。假设一个突变体以 $D+\delta$ 的概率休眠, 则其适合度为 $[1-(D+\delta)]p$, 其适合度的减少意味着其它种子适合度的增加, 那么突变种子第 1 年适合度的增加值则为 $-\delta p + \delta p R_{0 \rightarrow 0}, R_{i \rightarrow j}$ 代表任意一个萌发的 j 年的种子与萌发的 i 年种子之间的相关系数。第 2 年突变种子的适合度是 $(D+\delta)pa$, 而普通种子为 Dpa , 同理, 第 2 年适合度的增加值为 $\delta pa - \delta pa R_{1 \rightarrow 0, 1}$, 所以总的适合度增加量是:

$$\Delta W = p(-1 + \alpha + R_{0 \rightarrow 0, 1} - \alpha R_{1 \rightarrow 0, 1})$$

其中:

$$R_{0 \rightarrow 0, 1} = k R_{0 \rightarrow 0} + (1 - k) R_{0 \rightarrow 1}$$

$$R_{1 \rightarrow 0, 1} = k R_{1 \rightarrow 0} + (1 - k) R_{1 \rightarrow 1}$$

式中, k 为新种子在每年萌发种子中的比例, 即:

$$k = \frac{\mu N(1 - D)}{N \mu(1 - D) + \mu N D \alpha} = \frac{1 - D}{1 - D + D \alpha}$$

当达到进化稳定状态时, $\Delta W=0$, 可得到一个相应的 k^* , 它对应的 D^* 则为进化稳定的休眠率。 D^* 是 R_s, α 的函数。若用 R_s 表示同一年龄结构之间的相关系数, 用 R_d 表示不同年龄之间的, 则有:

$$\frac{\partial D^*}{\partial R_s} > 0 \quad \frac{\partial D^*}{\partial R_d} < 0$$

这表示 D^* 随着 R_s 的增加而增加; 随着 R_d 的增加而减少。根据不同的情况分别确定的具体函数形式且计算不同的值。在由子代控制的情形下:

万方数据

$$D^* = \frac{\alpha[1 + x + x^2] - (1 + x)}{[(1 + x)\alpha - 1][1 + x - (1 - x\alpha)]}$$
$$x = (1 - d)(1 - 2/u) \quad N = 1$$

在亲代控制下：

$$D^* = \frac{\alpha(y^2 - x^3) + x^2 - y^2}{\alpha^2[(1 - x)(x^2 - y^2)] + \alpha(2y^2 - xy^2 - x^3) + x^2 - y^2}$$
$$x = (1 - d)(1 - 2/u) \quad y = 1 - 2/u \quad N = 1$$

由以上公式计算出的 D^* 都小于 0.5,即萌发率都大于 0.5。当 d 为 1 时 D^* 为 0,当 d 减小到一定程度时 D^* 开始随着 d 的减小而增加。这也就是说在扩散率相当大的时候休眠是不可能得到进化的,这时所有的种子都萌发。而两头下注的预测是 G 总是小于 1,即任何时候都有一部分休眠的种子,这是两个预测的不同之处。但是这两个预测所做的假设的环境条件并不相同,一个是稳定的环境条件,一个是随机波动的。然而在随机波动的环境中 1 年生植物之间存在竞争^[28],两头下注模型并未考虑竞争,这种竞争是否影响到了其萌发对策,是否可运用此模型的预测,还需要进一步探讨。在这里, $N=1$,即每个斑块中只有一个成年个体,当 $N>1$ 时,情况将会变得更复杂。

模型显示,在子代和亲代分别控制下的休眠率并不相同,亲代总是比子代更倾向于较大的萌发率。这可以解释为亲子冲突,实生苗所面对的高强度的亲属竞争会带来高死亡率,这对亲代适合度提高不利,Ellner^[11]有相似的论述。

不同程度的自交可导致子代亲缘系数的改变,进而改变了竞争格局和强度,所以为避免资源竞争的休眠和扩散对策也会相应改变,这在模型中都有体现。种子的扩散能力是与亲代特征紧密相关的,它会影响种子的适合度,而亲代特征又会对实生苗密度产生反应^[29],这也会对萌发产生影响。

在菊科植物 *Crepis sancta* 中,种子扩散能力大的杂交率低,种子比较小;而种子大的几乎不扩散,杂交率较高^[30],Cheptou^[31]的工作表明自交种子的相对萌发率比杂交的高。在这种条件下,不扩散的种子面临的亲属竞争强度小,而扩散的种子萌发能力又较高,所以整体适合度高,这样的情况较好的支持了模型的假设。

(2) 扩散对萌发的影响 Klinkhamer^[13]主要研究推迟萌发效应和 1 年生生物体的种群扩散行为,重点放在非密度依赖的情况下。推迟萌发和种群扩散是两种应对环境不可预测性的机制;作者通过模型来说明在什么扩散水平上的萌发是最适的,或者在什么萌发水平上的扩散是最适的。选取 r 选择的物种以几何平均增长率作为适合度指标。得出的结论是随着萌发比例的增加扩散比例也增加,随着扩散比例的增加萌发比例也增加。如果萌发和扩散同时达到最优,增长率低或是斑块间有关联,最适萌发比例降低。如果萌发和扩散没有同时达到最优,或是某一方维持在某一固定水平上,那么随着萌发的下降最适扩散也下降,随着扩散的增加萌发也增加。据此得出的结论是扩散能力差的种应有较多的休眠,休眠导致种子库的存在。模型显示若斑块间的联系加强,推迟萌发将会比扩散更有利,那么可以假设在影响生存和繁殖的重要因子在大范围内同步震荡的环境中,长距离扩散将会很罕见。

对 *Olea europaea* 的研究表明,在补员(recruitment)和定居(establishment)过程中,成功者绝大部分是扩散出去的种子,母株周围的实生苗几乎是 0^[32]。*Kalopanax pictus* 的种子是由鸟类扩散的。在一个大年之后,实生苗出现的高峰时期与距树木的远近相关,距离远,出现的时间早,距离近,出现的时间晚^[33],即不同扩散距离的种子休眠的时间不同。*Cryptocarya alba* 生长在地中海沿岸,对遮阴的耐受性较强,研究表明在只有单株母株存在时,种子萌发率在距母株 1 m 远处最高,而当母株靠的较近时,最高萌发率出现在几个母株中间。这说明扩散到一定地点的种子拥有较强的萌发能力^[34]。

无论环境是否是随机波动的,扩散能力低就意味着大量的种子会聚集在母株周围,在合适的季节萌发时对水分、光照等资源产生竞争,从而增加死亡率,种子和母株的适合度都将会受到不利影响,有时这种竞争是很强烈的。

(3) 基因冲突对萌发的影响 Lundberg^[35]的模型着重于植物内部的原因,竞争只表现在一个竞争强度系数上,而且是一个常数。它假设了两个基因位点 E 和 M,它们可以调控萌发时间。E 位点的基因是在胚胎阶段表达,发育数据因素如发育程度,使胚能不能达到萌发要求;M 位点的基因在成体中表达,同时也控制一个因素,如种皮的厚度。一个种子能否萌发取决于这两个因素的共同作用,只有当两方面都达到

激活状态时才可能萌发。所以在种子是否萌发的问题上,是两个基因间的矛盾,而不是亲子冲突。ESS 是建立在这两个基因因素上的妥协。

在没有时间和空间变异的环境中的 1 年生被子植物可能由于有限的扩散而产生强烈的亲属竞争,以 β 表示其竞争强度。令 e, m 分别为在一个时间步长内由子代和亲代控制因素被激活的概率,以 $\Phi_k(m, e)$ 表示在时间 k 时一个种子的萌发概率, s^k 为时间 k 时种子的存活率,而赢得竞争的概率为 $\tau_k(m, e) = 1 - \pi_k(m, e)$, 其中 $\pi_k(m, e) = \beta N_0 s^k \Phi_k(m, e)$ 。

植株的适合度是由一个个体所产生后代数来度量的:

$$W(m, e) = N_0 \sum_{k=0}^{\infty} s^k \Phi_k(m, e) [1 - \pi_k(m, e)]$$

而 $(m, e + \delta_e)$ 和 $(m + \delta_m, e)$ 的突变体的适合度为:

$$W_e(m, e, \delta_e) = N_0 \sum_{k=0}^{\infty} s^k \Phi_k(m, e + \delta_e) \left[1 - \frac{1}{2} (\pi_k(m, e + \delta_e) + \pi_k(m, e)) \right]$$

$$W_m(m, e, \delta_m) = \frac{1}{2} N_0 \sum_{k=0}^{\infty} s^k \Phi_k(m + \delta_m, e) \left[1 - \pi_k(m + \delta_m, e) \right] + \frac{1}{2} N_0 \sum_{k=0}^{\infty} s^k \Phi_k(m, e) [1 - \pi_k(m, e)]$$

运用 Taylor^[36] 的广义适合度,采取适合度增加量的方法进行计算,则有:

$$\Delta F_e = \omega_e(e, \delta_e) = W_e(m, e, \delta_e) - W(m, e)$$

$$\Delta F_m = \omega_m(m, \delta_m) = W_m(m, e, \delta_m) - W(m, e)$$

分别对它们求导,并令之为 0, 可得出 ESS 的 m, e 为 $m^* = 0.56, e^* = 0.83$ 。在孤雌生殖的时候,有 $m^p = e^p = 0.65 (\beta = 0.004, s = 0.9)$ 。

这个模型的预测基本上与 Ellner^[11] 的相同,休眠是存在的 ($m^* < 1, e^* < 1$), 且随着亲属竞争的增强,休眠会增加。同时它支持了 ESS 不是最优化的观点,在缺乏遗传变异的孤雌生殖条件下的适合度要高 (m^p, e^p 对应的适合度较大)。选择压力作用于种皮上更加有效果,因为 $m^* < e^*$, 所以胚的因素更加倾向于较快的萌发,虽然作者认为这种结果是在生活史周期中不同时间表达的两个基因相互作用的结果,但与其它学者的亲子冲突的观点所得结论是相似的。果皮是母株的组织,与种皮相似,它的存在也代表母株的利益。*Kalopanax pictus* 的种子萌发与果皮存在与否有关,没有果皮的萌发快,有果皮的慢^[33]。雨林中 Myrtaceae 的植物没有果皮的种子成熟需要的时间长,但在成熟后一周内萌发,而有果皮的种则相反,休眠期超过 40 d^[37]。这些表明了成体所控制因素的作用。

Brown 和 Venable^[38] 的模型着重于对种子的捕食所产生的影响。这种影响依赖于:①种子库存在与否,②较多的捕食新鲜种子或是老种子,③在好年和坏年捕食的不同程度,④植物个体种子产量对捕食量的影响。捕食量的增加会导致种子休眠,即使捕食是非密度依赖的。

表 1 显示了以上不同模型主要假设和结论。

2 讨论

种子休眠的原因多种多样,就种子本身来说,形态和生理上的休眠是一个重要原因^[1]。但植物为什么进化出种种复杂的耗费能量的机制如使胚包上厚厚的种皮来阻止种子萌发或是某些特定的物理条件如低温或干旱能诱导休眠^[39]? 这似乎是生理生态学所不能解释的。本文所列举的模型从进化角度对之进行了解释。

在不可预测的环境如沙漠中的种子推迟萌发现象是最先引起注意的。Went 早在 20 世纪 40 年代就对之进行过专门的论述^[40]。Cohen^[15] 的模型做了最初的尝试并得到了一些不错的结果,如前所述,也有实验对其做了初步的验证。它是最优化理论为手段的,这就使得它的预测有一定的局限性,并不能与实际情况很好的吻合,一般是萌发比例一般小于预测且变异很大^[22]。所以这个模型又被后人不断的加以改进,将环境条件(好年和坏年)加以细分,减小了预测的数值,使得模型更具有可信性。

两头下力,数据用最优化理论的产物,随着 ESS 理论的提出,又有一批模型涌现出来,大部分是针对可预测环境中的植物种群的。Ellner, Klinkhamer, Brown 和 Venable, Nilsson, Lundberg, Yutaka

Kobayashi 等人分别从不同的角度看待这个问题。有的学者认为休眠是植株间竞争的结果^[1],有的认为是种子间亲属竞争的结果^[26, 27],有的认为是与扩散能力密切相关的,并得出结果扩散与萌发负相关^[13],还有的学者提出基因冲突和捕食起了重要作用^[35, 38]。所有这些方面从根本上说是对有限资源竞争的结果,是统一的。母株的适合度不仅取决于自己所产生种子的多少,也决定于种子适合度的赢得。而单个个体的适合度与其它个体尤其是亲属的适合度密切相关。上述模型都或多或少的采取了广义适合度 (inclusive fitness)^[36]。母株为了提高适合度要多产种子,同时要保证种子能尽可能多的繁殖后代,所以在众多的子代种子中因资源的有限性,产生了亲属竞争,为避免它,要么进化出有助于扩散的器官尽可能多和远的扩散,要么推迟萌发以期更好的萌发和生长的条件。若种子休眠,事实上会在当时损害母株的适合度,所以亲子冲突产生了。若是有足够的条件(充足的水分和光照等),所有的种子都萌发($G=1$)是最佳的选择。Lundberg 认为休眠是在生活史周期不同阶段表达的基因间的冲突的结果,同一个个体作为种子和作为母株之间的冲突到底是什么类型,还需要仔细探讨。

表 1 种子萌发模型的主要内容
Table 1 Main content of seed germination models

理论基础 Theoretical basic	主要作者 Authors	主要假设条件 Main assumptions	主要结论/预测 Main predictions/results
两头下注(最优化理论) Bet-hedging (optimal theory)	Cohen(1966) ^[15]	环境条件随机波动 沙漠 1 年生植物 种群受非密度依赖作用调节	每年萌发的比例约为好年出现的概率; 无稳定性预测
	Clauss &. Venble (2000) ^[22]	环境条件随机波动 沙漠 1 年生植物 种群受非密度依赖作用调节	每年萌发的比例约为有充足萌发水分时 好年出现的概率;无稳定性预测
进化稳定对策理论 Eevolutionary stable strategy ESS	Ellner(1985) ^[16]	环境条件随机波动 1 年生植物 种群受密度依赖作用调节	提出判断某一特定萌发率是否为 ESS 的方法;一个种的萌发率不应超过好年 的频率;休眠进化会导致部分稳定性
	Yutaka Kobayashi Norio Yamamura (2000) ^[27]	环境稳定;两年生植物 种群受非密度依赖作用调节 存在亲属竞争	亲缘关系近,自交程度高则休眠率大;扩 散增加,休眠减少直至完全消失;存在亲 子冲突
	Lundberg(1996) ^[35]	环境稳定;1 年生植物 种群受非密度依赖作用调节	存在休眠,与竞争强度正相关;存在基因 冲突;由母亲控制的基因位点如种皮的 厚度对选择更敏感,更有效
	Klinkhamer (1987) ^[13]	由不同基因控制萌发行为 环境稳定;1 年生植物 种群受非密度依赖作用调节 存在扩散行为	休眠和扩散间存在负相关;斑块联系加 强时休眠比扩散更有利

在不可预测的环境中,更多的解释是为了逃避风险,使得种子无论在什么情况下都不会一次完全萌发从而导致种群灭绝。此时假设植物间不存在竞争,全都是由环境因素导致的;如果存在竞争,那它在对策形成过程中所占的比例有多大?另外,大部分的模型都针对于 1 年生植物,而对于多年生植物却少有提及,或许是因为同一植物不同年份产生的种子与其它植物的种子之间的亲缘关系使得适合度表达式变得更加复杂,对于种子库存在年龄结构的问题也没有被广泛的考虑到^[27]。

在这些模型中,所假设的是种子在不同的年份间有相同的萌发率,无论是使适合度达到最大的 g^* 或是 ESS 的 G ,然而实际上这样的情况不会或很少会发生,萌发率是随着当时的情形而改变的。这也是理论预测较难应用于实际的一个原因。

ESS 理论偏重的是生物之间存在相互作用时,个体采取不同对策造成的结果。对于植物来说,在植被覆盖度较大的区域内可能比较适用。而在沙漠这样的极端环境中,非生物因子占据了主导地位,所以应用两头下注理论比较好。

References: 万方数据

[1] Baskin C C and Baskin J M. Ecological meaningful germination studies and Biogeographical and evolutionary

aspects of seed dormancy. In: Baskin C. C. and Baskin J. M. eds. *Seeds, ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. San Diego: ACADEMIC PRESS, 1998. 27~574.

[2] Zhang D Y. Life-history evolution and Evolutionary stable strategies. In: Zhang D Y, *et al.* eds. *Researches on theoretical ecology*. Beijing: China Higher Education Press, Heidelberg: Springer-Verlag, 2000. 21~74.

[3] Bulmer M. Life-history evolution. In: Bulmer M, ed. *Theoretical Evolutionary Ecology*. US: Sinauer Associates, Inc. , 1994. 70~72.

[4] Smith M J and Price G R. The logic of animal conflict. *Nature*, 1973, **246**:15~18.

[5] Motro U. Evolutionarily stable strategies of mutual help between relatives having unequal fertilities. *Journal of Theoretical Biology*, 1988, **135**(1): 31~40.

[6] Nowak M and Sigmund K. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the prisoner's dilemma game. *Nature*, 1993, **364**(6432):56~58.

[7] Fieldman M W and Thomas E A C. Behavior-dependent context for repeated plays of the prisoner's dilemma I : Dynamical aspect of the evolution of cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, 1987, **128**(3): 297~315.

[8] Ludwig D and Levin S A. Evolutionary stability of plant communities and the maintenance of multiple dispersal types. *Theoretical Population Biology*, 1991, **40**(3): 285~307.

[9] Wilson W G and Richards S A. Evolutionarily stable strategies for consuming a structured resource. *American Naturalist*, 2000, **155**(1): 83~100.

[10] Brodin A, Lundborg K and Clark C A. The effect of dominance on food hoarding: a game theoretical model. *American Naturalist*, 2001, **157**(1): 66~75.

[11] Ellner S. Germination dimorphisms and parent-offspring conflict in seed germination. *Journal of Theoretical Biology*, 1986, **123**(2):173~185.

[12] Gandon S and Michalakis Y. Evolutionary stable dispersal rate in a metapopulation with extinctions and kin competition. *Journal of Theoretical Biology*, 1999, **199**(3):275~290.

[13] Klinkhamer P G, de Jong T J, Metz J A J, *et al.* Life history tactics of annual organisms: the joint effect of dispersal and delayed germination. *Theoretical Population Biology*, 1987, **32**(1):127~156.

[14] Brommer J, Kokko H and Pietiäinen H. Reproductive effort and reproductive values in periodic environments. *American Naturalist*, 2000, **155**(4): 454~472.

[15] Cohen D. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, **12**(1):119~129.

[16] Ellner S. ESS germination strategies in randomly varying environment I . Logistic-type model. *Theoretical Population Biology*, 1985, **28**(1): 50~79.

[17] Ellner S. ESS germination strategies in randomly varying environment II . Reciprocal yield-law models. *Theoretical Population Biology*, 1985, **28**(1): 80~115.

[18] Freas K E and Kemp P R. Some relationship between environment reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*, 1983, **71**(1):211~217.

[19] Wang Z L, Xu Y Q. Germination strategies of annual sandy plants under limited precipitation. *Journal of Lanzhou University(Natural Science)*, 1998, **34**(2), 98~103.

[20] Philippi T and Seger J. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution*, 1989, **4**: 41~44.

[21] Philippi T. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *American Naturalist*, 1993, **142**: 474~487.

[22] Clauss M J and Venable D L. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet-hedging. *American Naturalist*, 2000, **155**(2): 168~186.

[23] Bulmer M G. Delayed germination of seeds: Cohen's model revisited. *Theoretical Population Biology*, 1984, **26**(3): 309~324.

[24] Pake C E and Venable D L. Seed bank in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable

- environments. *Ecology*, 1996, **77**(5): 1427~1435.
- [25] Nilsson P, Fagerström T, Tuomi T, *et al.* Does dormancy benefit the mother plant by reducing sib competition? *Evolutionary Ecology*, 1994, **8**:422~430.
- [26] Ellner S. Competition and dormancy: A reanalysis and review. *American Naturalist*, 1987, **130**:798~803.
- [27] Yutaka Kobayashi and Norio Yamamura. Evolution of Seed Dormancy Due to Sib Competition: Effect of Dispersal and Inbreeding. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, **202**(1): 11~24.
- [28] Wang X ZH, Zhang J G, Shi S Y, *et al.* Competition regulation of annual plant *Eragrostis poaeoides* in planted vegetation for fixing sand dunes. *Journal of Desert Research*, 2001, **21**(3):240~243.
- [29] Donohue K. Seed dispersal as a maternal influenced character: Mechanistic basis of maternal effects selection on maternal characters in an annual plant. *American Naturalist*, 1999, **154**(6): 674~689.
- [30] Cheptou P O, Lepart J, Escarre J. Differential outcrossing rates in dispersing and non-dispersing achenes in the heterocarpic plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Evolutionary Ecology*, 2001, **51**(1): 1-13.
- [31] Cheptou P O, Imbert E, Lepart J, *et al.* Effects of competition on lifetime estimates of inbreeding depression in the outcrossing plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 2000, **13**(3): 522~531.
- [32] Rey P J and Alcantara J M. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 2000, **88**(4): 622~633.
- [33] Shigeo Iida and Tohru Nakashizuka. Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* seeds in a temperate deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology*, 1998, **135**(2): 243~248.
- [34] Bustamante R O, Simonetti J A. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology*, 2000, **147**(2): 173~183.
- [35] Lundberg S, Nilsson P, Fagerström T. Seed Dormancy and Frequency Dependent Selection Due to Sib Competition: the Effect of Age Specific Gene Expression. *Journal of Theoretical Biology*, 1996, **183**(1): 9~17.
- [36] Taylor P D. An inclusive fitness model of dispersal of offspring. *Journal of Theoretical Biology*, 1988, **130**(3): 363~373.
- [37] Smith-Ramirez C, Armesto J J, Figueroa J. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology*, 1998, **136**(2): 119~131.
- [38] Brown J S and Venable D L. Life history evolution of seed bank in response to seed predation. *Evolutionary Ecology*, 1991, **5**:12~29.
- [39] Downs M P and Cavers P B. Effects of wetting and drying on seed germination and seedling emergence of bull thistle *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. *Canadian Journal of Botany*, 2000, **78**(12): 1545~1551.
- [40] Went F W. Ecology of desert plants II The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*, 1949, **30**(1): 1~13.

参考文献:

- [2] 张大勇. 生活史进化和进化稳定对策. 见:张大勇,等著. 理论生态学研究. 北京:高教出版社, 海德堡:施普林格出版社, 2000. 21~74.
- [19] 王宗灵, 徐雨清. 沙区有限降水制约下一年生植物种子萌发与生存对策研究. 兰州大学学报, 自然科学版, 1998, **34**(2): 98~103.
- [28] 王兮之, 张景光, 施溯筠, 等. 人工固沙区一年生植物小画眉草的竞争调节. 中国沙漠, 2001, **21**(3):240~243.