

植物生活史型的划分及其相互转化

祖元刚, 赵则海, 杨逢建, 唐中华, 曹建国

(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: 基于环境条件的变化, 分析了植物在完成生活史过程中, 营养生长、克隆生殖和有性生殖过程的权衡的结果直接导致的植物生活史型形成以及相互转化过程。根据胁迫和扰动程度将植物的生境划分为基本生境型、特殊过渡型和过渡型, 其中过渡型 (EDF) 在自然界中具有普遍意义; 与生境过渡型 (EDF) 相对应, 植物形成的生活史型也为过渡生活史型 (VCS), 其基本型 V、C 和 S 以及特殊过渡型 VC、VS 和 CS 是其特例。植物的生活史型过渡型 (VCS) 具有普适性意义, 在生境调控下的任一种植物生活史型均可表示为 $V_{x1}C_{x2}S_{x3}$ 。植物生活史型的相互转化与其生境类型的相互转变是完全对应的, 这种相互转化的过程和途径是复杂的, 且具有可逆性的特点。

关键词: 生活史型; 生境型; 适合度; 生态幅

文章编号: 1000-0933(2005)09-2347-07 **中图分类号:** Q132.1, Q948 **文献标识码:** A

Classification and reciprocal transformation of plant life cycle forms

ZU Yuan-Gang, ZHAO Ze-Hai, YANG Feng-Jian, TANG Zhong-Hua, CAO Jian-Guo (Key Laboratory of Forest Plant Ecology, the Ministry of Education of China, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (9): 2347~2353.

Abstract: The plant life cycle should include 3 cardinal processes of vegetative growth, sexual reproduction and clonal reproduction, expressing various adaptability features and life cycle characteristics in long-term evolution process. The life history strategies of the plant were the representations of long-term adaptation to relative stable surroundings. The superior life history strategy might be formed under the specific habitats. When the plant habitats expressed any variety (the abrupt change usually expressed the destructiveness) gradually, the life cycle characteristics (especially morphological traits) of the plant also produced the homologous variety, which represented the variation phenomenon of plant life cycle. The variation phenomenon of plant life cycle means the variety of the plant life cycle pattern.

Based on variety of plant habitats, the processes of forming and reciprocal transformation of plant life cycle form with trade-off between vegetative growth, clonal reproduction and sexual reproduction processes mutually were studied in development process of the plant life cycle. The plant habitats were divided into the basic habitat type (E, D and F), the special transition type (ED, DF and EF) and the transition type (EDF) according to stress conditions and disturbance degrees. Therein, the transition type (EDF) was the widespread meaning in the nature. Accordance with the transition type (EDF) of plant habitat, the plant life cycle form also was the transition form (VCS) of life cycle form. The basic form (V, C and S) and the special transition form (VC, VS and CS) were particular cases for the life cycle form (VCS). Therefore, the transition form of plant life cycle form (VCS) was universality meaning. Under controlled habitats, the plant life cycle form might be expressed $V_{x1}C_{x2}S_{x3}$. The process of reciprocal transformation of the plant life cycle forms and their habitats were corresponding relatively. The processes or approaches of reciprocal transformation of the plant life cycle forms were complicated, and had any reversible characteristics.

The research results of the forming mechanism of plant life cycle form and reciprocal transformation between plant life

基金项目: 教育部重点基金资助项目 (104191)

收稿日期: 2004-08-10; **修订日期:** 2005-04-10

作者简介: 祖元刚 (1954~), 男, 吉林镇赓人, 博士, 教授, 主要从事植物生态学研究. E-mail: zygorl@public.hr.hl.cn

Foundation item: Supported by the Key Project of Chinese Ministry of Education. (No. 104191)

Received date: 2004-08-10; **Accepted date:** 2005-04-10

Biography: ZU Yuan-Gang, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: zygorl@public.hr.hl.cn

cycle forms might have the important significance to the plant fundamental research of primary metabolism, secondary metabolism and adaptation ability in different habitat. The people could construct the particular habitats, which could make plant life cycle form to transform the better life cycle form which can meet people's requirement.

Key words: life cycle forms; habitat types; fitness; ecological amplitude

生活史(life history)与生活周期(life cycle)是植物生活史研究中常用的概念,但两者含义基本相同:植物的生活史(life history)概念指植物一生或一个世代中所表现出的重要特征^[1],生活史(life cycle)概念一般是指植物在一生中所经历的生长发育和繁殖阶段的全过程,也称生活周期^[2],如种子植物的生活史是指从种子开始经萌发产生幼苗、成年植株、开花、受精到果实形成,直至种子成熟为止的过程。在 20 世纪 90 年代以前植物生活史概念侧重植物有性生殖过程的描述,而对克隆生殖过程关注不够。克隆生殖(或无性生殖)是指在自然条件下由一个植株通过无性的方式产生具有潜在独立生存能力个体的过程^[3, 4]。克隆植物的无性生殖部位不仅仅局限于地下构件,地上部分也存在克隆生殖的现象,且构件的扩张包括水平方向与垂直方向两种情况^[5]。克隆植物的水平构件常被称为分株,克隆生长也常被称为克隆生殖或无性生殖^[6]。当生长在异质生境内的时候,克隆植物的形态尤其是决定分株空间分布的形态学性状,如间隔子长度、分枝强度和角度,能够对资源和环境条件的好坏产生适应性的表型可塑反应^[7]。克隆植物的这种可塑反应显示出该种植物在不同生境中的空间分布以及获取环境资源的能力的大小。在一定的范围内,克隆生殖对植物种群扩散所起到的作用甚至大于有性生殖,克隆植物的生活史比非克隆植物更加复杂多变^[8, 9]。

除了有性生殖和克隆生殖之外,营养生长过程贯穿于生命活动的始终,因此生活史还可定义为物种的生长、分化、生殖、休眠和迁移等各种过程的整体格局,生活史对策可以理解为生活史的各种成分和整体在进化过程中形成适应性^[10]。祖元刚等认为一个典型的植物生活史应包括植物的营养生长、有性生殖和克隆生殖 3 个基本阶段^[11],重视植物的营养生长的地位,并与克隆生殖、有性生殖阶段置于同等高度,强调了植物的营养生长过程在生活史研究中的重要作用,显示植物生活史具有动态的复杂性特征。

植物的生活史对策是对相对稳定的环境条件的长期适应,经过长期进化,有可能进化出该生境条件下最优的生活史对策。但当环境条件逐步发生变化(突变往往表现出破坏性),植物的生活史性状(尤其是形态性状)也会产生相应的变化,表现为生活史变异现象。这种差异主要表现在表型可塑性(phenotypic plasticity)上,因此人们常常把表型可塑性看作缓冲自然选择效应的一种力量,并逐步认识到表型可塑性是生物进化变化的一种基本组分^[12~14]。祖元刚等将植物这种生活史变异或表型可塑性的结果与其生活史型联系起来,对植物生活史型的定义和基本模式进行了初步的研究,认为某一种植物的生活史型既是多样性,又是动态的^[11]。但是生境、植物生活史对策以及植物生活史型之间的对应关系、动态变化规律还需要进一步研究,尤其是对植物生活史型形成过程的一般模式以及相互转化机制的探索具有普遍的科学意义。

1 植物的生活史发育过程特征

植物从种子萌发到产生克隆生殖器官(如根茎)的阶段为“纯营养生长”阶段(I),分化形成的器官均为营养生长器官;克隆生殖开始到产生可进行有性生殖的分株阶段为克隆生殖阶段(II),从营养器官中分化出了克隆生殖器官(根茎);从植物开始进行有性生殖开始,进入其有性生殖阶段(III),即从克隆生殖器官中分化出有性生殖器官(花序)(见图 1)。植物生活史各个阶段的划分并不是绝对的,既受生长年龄的影响,又受环境条件的制约,植物生活史的 3 个阶段主要按其产生与生殖功能相联系的器官的时期进行划分,因此植物生活史的各个阶段的划分是相对的。

从种子到种子的生活史完成过程角度,同时具备营养生长、克隆生殖和有性生殖 3 个过程才可称之为完整意义上的植物生活史,以植物的有性生殖过程(s')的出现为标志。显然,植物生活史发育阶段的划分具有继承性,在完成生活史进程中不同发展阶段的“累加作用”较为明显,即:

完整的植物生活史=营养生长过程+克隆生

殖过程+有性生殖过程

对于任何一种高等植物,绝对意义上的营养生长、克隆生殖

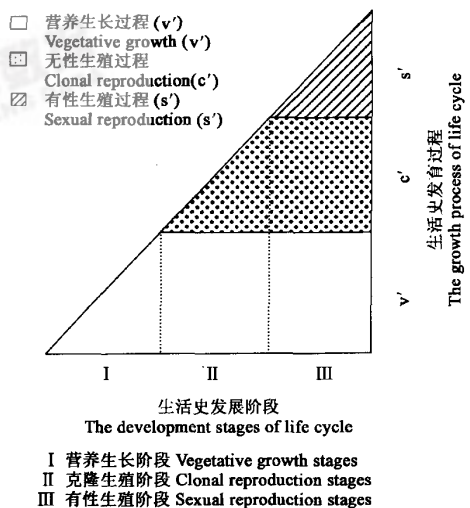


图 1 植物生活史发育过程及发展阶段之间的关系

Fig. 1 The relation between growth processes and development stages of the liquorice life cycle

或有性生殖过程是不存在的,而是 3 个过程的有机整体。在不同的生境条件下,不同种类的植物或同一种类植物的 3 个生长过程的形态与功能的性状存在差异,并可成为植物生活史型划分重要参数。

2 植物生活史型划分的基础

2.1 生活史对策划分

Cole 在 1954 年提出生活史对策思想是对生殖对策研究的重大进步^[16],MacArthur 和 Wilson 发展了以前多个理论,提出了 r - K 选择的自然选择理论^[16],从而推动了生活史对策研究从定性描述走向定量分析的新阶段^[10, 17]。美国生态学家 Pianka 将 r -选择和 K -选择理论推广到一切有机体,并将两种选择的特征进行了总结^[18]。此后有关植物生活史对策的研究着重运用 r - K 对策理论解释种群分布和数量动态特征^[19~21]。但生物种群的 r - K 选择理论只考虑了种群数量和个体大小,没有考虑生活史的其它方面特征和环境因素。Gadgil 和 Solbig 的研究表明 r - K 选择与生境异质性有关^[22]。英国生态学家 J. P. Grime 在 r - K 选择理论的基础上对生活史策略的分类作了有益的扩充,他把生活史策略和环境因素联系起来,认为影响植物生物量增长和分配的因素主要有两大类,一是环境胁迫(stress),另一是干扰(disturbance),提出了植物在不同的环境胁迫和干扰的状态下形成 C-R-S 生活史对策体系^[23, 24]。祖元刚等提出 VCS 生活史型体系中,综合考虑了 MacArthur & Wilson 的 r - K 对策体系与 Grime 的 C-R-S 生活史对策体系,提出 R-K-T 生活史对策体系^[11],三者的对应关系表 1。

对于杂草性对策(r 或 R 对策)大家比较一致;在资源丰富,干扰较少的环境条件中,植物表现出的竞争策略(C)实际上相当于 K 对策;而在资源稀少,条件严酷(如营养缺乏、光照、水分等条件不利),干扰较少的条件下,植物表现出耐逆对策(S),即对环境胁迫的忍耐,相当于 T 对策(tolerant strategy)。从植物对环境的主动适应角度,T 对策比 S 对策更合适一些。

2.2 生境类型划分

由于环境的异质性和(或)人为的活动影响,生境的差异使植物的生态幅(ecological amplitude)产生差异。植物生活史性状在相同生态幅内的变异(variation of environment factors)进化为不同的适合度(fitness),表现为生活史对策改变,进而改变植物同化力及能量的分配格局(energy patterns)产生不同,即植物生活史的整体格局也发生了改变。因此,同种植物在不同生境条件下,其适合度大小存在个体差异,其生活史特征的表达受主导因子或多因子的综合作用的影响,植物生活史对策往往与生境条件相对应。根据 R-K-T 生活史对策体系对应的生境主要划分为 3 类:

- (1)E 生境(E-habitat) 资源充足、干扰少的优质生境(excellent habitat),植物生活史采取 K 对策(K -strategy);
- (2)D 生境(D-habitat) 资源较充足但干扰大的扰动生境(disturbed habitat),植物生活史采取 R 对策(R-strategy);
- (3)F 生境(F-habitat) 资源贫乏、条件严酷的脆弱生境(fragile habitat),植物生活史采取忍耐胁迫(Tolerance stress)的 T 对策(T-strategy)。

由于环境的异质性和(或)人为活动影响程度的复杂性,因此 E、D、F 生境之间存在 ED、EF、DF 等过渡型^[11]。植物生活的 EDF 过渡型生境是自然界中具有普遍意义的生境,单纯意义上的 E、D、F 生境是假想的基本生境型,包括 ED、EF、DF 等过渡生境型在内均是 EDF 过渡生境的特例。植物所处的生境型应当表达为 3 个基本生境的有机组合,时刻处于动态的、连续的变化之中。

2.3 植物的生活史型划分及其特征

根据前人的研究成果,植物生活史型主要划分为 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、SC 生活史型等多个具有混合特征的过渡类型^[11]。

(1) V 生活史型(vegetative growth form, 简称 V 型) 在相对稳定、有利的 E 生境中,植物在光合作用中积累的能量主要提供给植物营养生长的能量需求。因此,植物生活史中,植物的营养生长活跃,营养体发达,克隆生殖受到抑制,植物生活史产生数量稳定的后代,表现为 K 生活史对策,形成 V 生活史型。

(2) S 生活史型(sexual reproduction form, S 型) 在易受干扰、不适的 D 生境中,植物在光合作用中积累的能量,主要用于促进有性生殖阶段的能量需求,产生大量的种子,因而植物营养生长不发达,克隆生殖处于相对抑制状态。植物为完成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,表现为 R 生活史对策,形成 S 生活史型。

(3) C 生活史型(clonal reproduction form, C 型) 在极端、胁迫的 F 生境中,植物在光合作用中积累的能量主要用于克隆生殖的能量需求,产生大量的无性芽及分株,因而植物营养生长不发达,有性生殖处于抑制状态,植物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),表现为 T 生活史对策,形成 C 生活史型。

表 1 植物生活史对策比较

Table 1 Comparison between the life history strategies of plants		
r - K 对策体系	C-R-S 对策体系	R-K-T 对策体系
K	C	K
r	R	R
—	S	T

表中的 K 、 r 、R、C、R、S、T 均指生活史对策;“—”为空白。 K 、 r 、R、C、R、S and T are life history strategies in the table; “—” is insignificant

与生境的变化相对应,V、S、C 是 3 个假定的基本生活史型,VCS 生活史型为 3 者之间的过渡型,VC、CS、SC 等生活史型是 VCS 过渡型的特例。因此在自然界中具有普遍意义的 VCS 生活史型应当表达为 3 个基本生活史型的有机组合,时刻处于动态的、连续的变化之中。

3 植物生活史型形成机制

生境条件的差异决定在一定生态幅条件下植物的适合度,进而形成该植物的生活史型,植物生活史型的形成机理见图 2。根据生境胁迫和扰动程度将生境划分为基本生境型、特殊过渡型和过渡生境型,严格意义上的植物生境均为连续的过渡类型 EDF。植物生活于不同的生境中,意味着处于不同的生态幅(如水分、温度等生态幅)条件之下,对该种植物的适合度大小产生影响。

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^[10]。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。生境中的资源状况胁迫和干扰程度形成选择压力,使植物在营养生长、克隆生殖和有性生殖中按需分配能量,合成初级代谢产物或次级代谢产物来应对选择压力,形成自身的适应对策,最终与生境相互作用过程中表现出的相应的适合度^[22, 25~26]。由于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、等量地将之用于植物生活史的各个过程^[27, 28],因此能量权衡(trade-off)是植物在完成其生活史过程中最为灵敏的表现,能量在营养生长、克隆生殖和有性生殖过程中的比例关系对植物完成生活史周期的快慢具有重要意义。如有性生殖为主的 1 年生草本植物生活史,往往能够迅速完成,而以克隆生殖为主的多年生植物的生活史周期则较长。在相对稳定的生态幅中能量权衡的结果是形成相对稳定的植物生活史能量格局,以获得最佳的繁殖和存活效益以及最大的适合度。需要指出的是,植物在相对稳定生境压力下形成的最大适合度并不是其在最适生态幅中所形成的最优适合度,而是其通过长期主动适应该生境条件逐渐形成的适合度。具有该适合度的植物的生活史能量格局对生境的主动适应表现为相应的生活史对策类型,这种适应对策的结果就形成了相应的生活史型。

在理想的情况下,对于一种植物来说,E 生境是其最佳生境,植物处于其最佳生态幅,具有最高的适合度,表现为 K 生活史对策,相应地形成 V 生活史型;D 生境是该植物生活的扰动生境,植物处于最佳生态幅和胁迫生态幅之间的适宜生态幅(或可称为适中生态幅),具有中等大小的适合度,表现为 R 生活史对策,形成 S 生活史型;F 生境是胁迫生境,植物处于胁迫生态幅,具有最低的适合度,表现为 T 生活史对策,形成 C 生活史型。由于植物生活的现实意义的生境条件均为 EDF 过渡型,且具有连续性和复杂性,完全极端的或是固定的生境类型仅具有理论意义,因此植物在这种连续的、复杂的生境条件下的生态幅、适合度以及表现出的生活史对策也是连续的、复杂的过渡性的,形成的生活史型应当均为过渡型生活史型,即 VCS 型。图 2 中通过实直线指示的 EDF 生境到 VCS 生活史型为典型的过渡类型,根

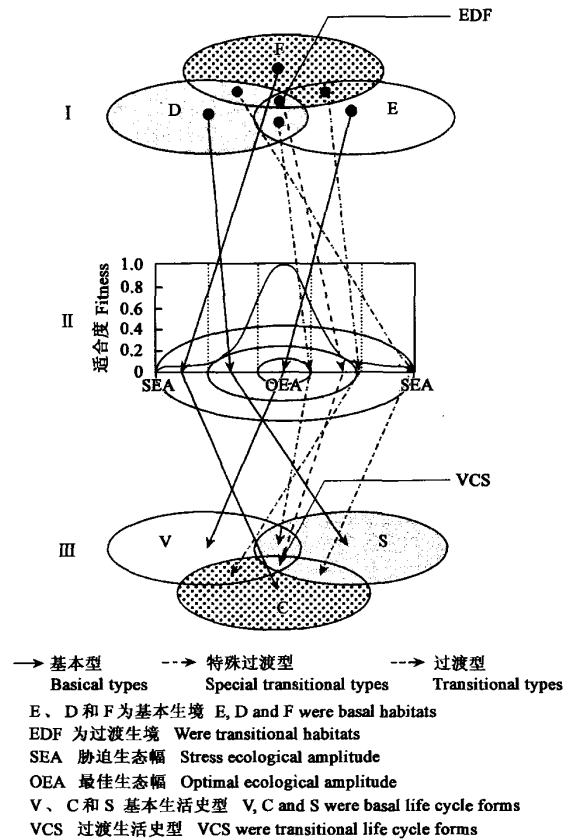


图 2 甘草生活史型形成机制模式图

Fig. 2 Mode chart of forming process of life cycle forms of liquorice

I 生境类型可以根据胁迫程度和人为扰动程度划分为 3 个基本生境类型,即 E 型、D 型和 F 型生境。生境类型之间的过渡部分均可作为过渡生境类型,即 EDF 型生境;其中,过渡生境类型 ED、EF、DF 为过渡生境类型 EDF 的特例 Based on stress degree and artificial disturbance, the 3 basal habitats were classed, namely E, D and F. EDF were transitional habitats, ED, EF and DF were special habitat cases of EDF

II 用同心圆代表 3 个基本生态幅,圆心为最适生态幅对应最大适合度,远离圆心为逐步降低的过渡生态幅梯度,对应的植物适合度也下降 The 3 concentric circularities were basal ecological amplitude; The centre of concentric circularities was optimal ecological amplitude with high fitness; The ecological amplitude and fitness depressed gradually apart from concentric circularities

III 与生境类型相对应的 3 个基本生活史型分别为 V 型、S 型和 C 型。生活史型 VSC 为过渡生活史型;其中,过渡生活史型 VC、VS、CS 为过渡生活史型 VCS 的特例 According to corresponding habitats, V, C and S were basal life cycle forms, VCS were transitional life cycle forms, and VC, VS and CS were special cases of VCS

据生境的过渡变化可以形成点-虚线指示的特殊过渡生活史型和虚线指示的基本生活史型。需要说明的是,现实意义上的过渡生活史型均与相应的过渡生境类型相对应,采用实直线指示生境类型——生活史型的对应关系具有普适性意义。在完成生活史过程中,属于不同生活史型植物的营养生长、克隆生殖和有性生殖的形态性状特征、生物量积累与分配所存在的差异,表现为 3 者比例关系的增减。总体看,植物在完成生活史过程中,营养生长、克隆生殖和有性生殖性状权衡(trade-off)是形成相对稳定的生活史型的本质驱动力。

很多学者已经注意到环境变化对植物生活史模式(life cycle pattern)或植物生活史变化的重要影响^[11, 29, 30],但到目前为止,尚没有明确的植物生活史型的定义。因此,将植物在环境调控下,在完成其生活史过程中所表现出的营养生长、克隆生殖和有性生殖过程的配置关系称为植物的生活史型(plant life cycle form)。由于某一特定的生境条件下的植物生活史型是营养生长、克隆生殖和有性生殖过程相互进行权衡的结果,结合植物生活史发育过程的累加特征,任一种植物的生活史型均可表达为:

$$LCF_X = V_{x1}C_{x2}S_{x3} = x1 + x2 + x3$$

LCF_X 为特定植物的生活史型(life cycle form)

$V_{x1}C_{x2}S_{x3}$:特定植物生活史型的表达方式

$x1$ 营养生长性状配置参数,且 $0 < x1 < 1$

$x2$ 克隆生殖性状配置参数,且 $0 < x2 < 1$

$x3$ 有性生殖性状配置参数,且 $0 < x3 < 1$

且满足 $x1 + x2 + x3 \leq 1$

在完成生活史过程中,任何一种植物的营养生长、克隆生殖和有性生殖过程均可选择若干具有代表性的生物学性状,通过 PCA 方法求出的主分量经归一化,分别作为性状配置参数 $x1$ 、 $x2$ 和 $x3$,位于中国黑龙江省西部的野生甘草、半野生甘草和栽培甘草生活史型分别表示为 $C_{0.4552}S_{0.3150}V_{0.2297}$ 、 $C_{0.3540}V_{0.3534}S_{0.2928}$ 和 $V_{0.8931}S_{0.0569}C_{0.0500}$ (见图 3)。

4 植物生活史型相互转化的复杂性

对于某种植物而言,在一定的相对稳定的生境中的生活史型是相对确定的,有着适应于该生境的适合度和生活史对策。如果生境条件发生变化意味着该种植物的生态幅发生变化,进而影响其适合度,对环境的主动适应的结果将形成新的(或叫变异的)生活史对策,逐步形成新的生活史型。由于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,表现出该种植物生活史型的动态变化特征^[11]。植物生活的生境类型和对应的生活史型的相互转化关系见图 4:由 E 型、D 型以及 F 型生境均可相互转换,通过 3 种基本颜色代表 3 种基本生境类型,而 ED 型、EF 型和 DF 型和 EDF 型均 3 个基本生境类型派生出来的 4 个过

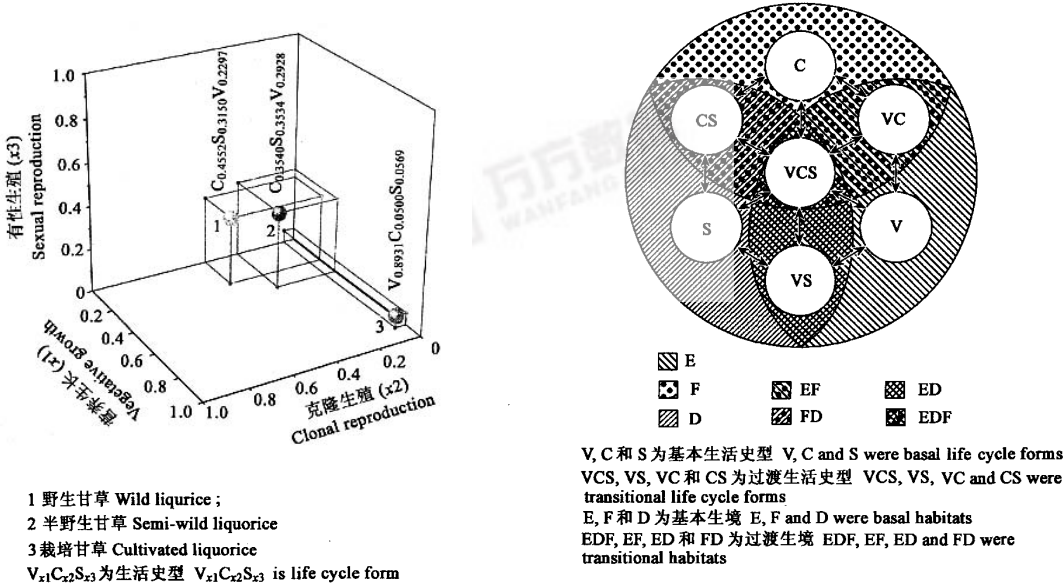


图 3 不同类型甘草主成分分析结果比较
Fig. 3 Comparison between results of PCA of different liquorices

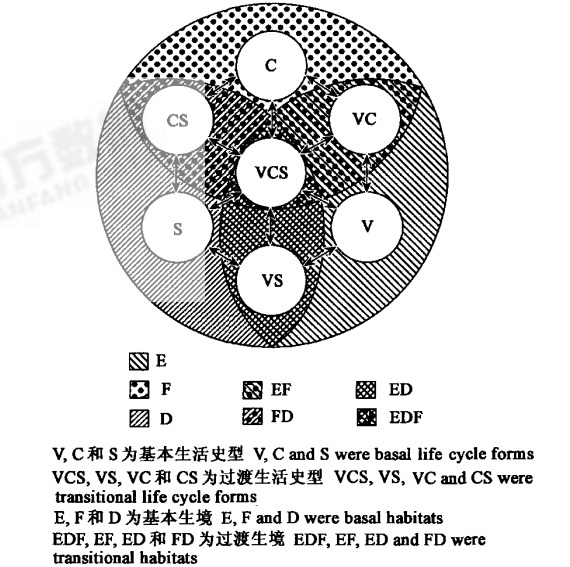


图 4 植物生活史型相互转化过程模式图
Fig. 4 Mode chart of transformation process between plant life cycle forms

渡生境类型,以 3 种基本颜色的相互重叠产生的过渡色代表过渡生境类型。实际意义上的生境过渡是连续的,并不存在明确的界线。可以看出植物生活的生境应当为过渡生境类型,极端的生境类型(即完全意义上的基本生境类型,如 E, D 和 F)在现实中是不存在的。

与生境类型过渡变化相对应的是植物的生活史型的相互转化。由 V 型、S 型以及 C 型生活史型均可通过 VC 型、VS 型、CS 型以及 VCS 型过渡生活史型相互转化,且转化过程是可逆的。如果某种植物生活的 E 生境转变为了 F 生境,可能存在多种过渡变化路线,即: $E \rightarrow EF \rightarrow F$, $E \rightarrow EDF \rightarrow F$, $E \rightarrow ED \rightarrow EDF \rightarrow F$, 等等。相对应的该种植物将由 V 生活史型转换为 C 生活史型,可能的转化途径为: $V \rightarrow VC \rightarrow C$, $V \rightarrow VCS \rightarrow C$, $V \rightarrow VS \rightarrow VCS \rightarrow C$, 等等。可见,植物的生活史型的相互转化与其生境类型的相互转变是完全对应的,这种相互转换的过程和途径比较复杂,且具有循环性的特点。因环境条件改变而引起的植物的生态幅、适合度、植物同化力及能量分配格局亦发生变化,表现为营养生长、克隆生殖和有性生殖配置关系发生改变,进而形成新的植物生活史型,这种新旧植物生活史型的改变过程称为植物的生活史型转化(transformation of plant life cycle form)。

5 植物生活史型相互转化研究的意义

通过对植物的生活史型的形成机制及其生活史型之间相互转化的研究,对在不同生境条件下植物初生代谢、次生代谢以及适应环境能力的机理研究具有重要意义。植物在世界上分布较广,种类繁多,很多具有极高的经济或药用价值。人们种植粮食作物(如小麦)的生境具有较强的人为干扰,即人工营造的 D 生境,同时这种干扰对植物的营养生长和有性生殖生长有利;因此希望通过对 D 生境的调控,将粮食作物发展为 S 生活史型对人类的贡献最大。在自然或人工创建的胁迫生境条件下,植物易于形成 C 生活史型,而植物在逆境条件对提高药用植物活性成分所必需的次生代谢产物的积累和转化具有积极意义^[31]。针对某种药用植物的活性成分特点,对其生活的胁迫生境进行调控可以诱导其形成利于形成和积累改种活性成分的生活史型。对于林业或畜牧业等领域,尽可能地营造 E 生境,促进植物的营养生长,以形成 V 生活史型对提高其经济效益最为有利。总之,植物的生活史型理论的研究不仅对植物生活史对策理论体系的完善和发展具有重要价值,而且具有重要的应用价值和社会价值。

References:

- [1] Lincoln R J, Boxshall G A, Clark P F. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- [2] Lu S W, Xu X S, Shen M J. *Botany*(2nd). Beijing: Higher Education Press, 1991.
- [3] Mogie M, Hutchings M J. Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plant. In: van Groenendael J, de Kroon H. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague: SPB Academic publishing, 1990.
- [4] de Kroon H, van Groenendael J M. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.
- [5] Zhang D Y. *Ecology of evolution and reproduction on plant life history*. Beijing: Science Press, 2004.
- [6] Bazzaz F A, Grace J B. *Plant resource allocation*. San Diego: Academic Press, 1997.
- [7] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, **38**: 828~835.
- [8] Silvertown J, Charlesworth D. *Introduction to plant population biology*, Fourth edition. Oxford: Blackwell Science, 2001.
- [9] Fischer M, van Kleunen M. On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology*, 2002, **15**: 565~582.
- [10] Sun R Y. Life cycle strategy. *Bull. Bio.*, 1997, **32**(5): 2~4.
- [11] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, et al. Dynamic analysis and diversity of plant life cycle forms. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(11): 1811~1818.
- [12] Thompson J D. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends. Eco. Evol.*, 1991, **6**: 246~249.
- [13] Sultan S E, Bazzaz F A. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* L. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution*, 1993, **47**: 1031~1049.
- [14] Sultan S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology*, 1987, **21**: 127~176.
- [15] Cole L. The population consequence of life history phenomena. *Quart. Rev. Bio.*, 1954, **29**: 103~137.
- [16] MacArthur R H, Wilson E O. *The theory of island biogeography*. Princeton N J: Princeton University Press, 1967.
- [17] Li B, Yang C and Lin P. *Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [18] Pianka E R. On r- and K-selection. *Amer. Natur.*, 1970, **104**: 592~597.
- [19] Law R. The dynamics of colonizing population of *Poa annua*. *Ecology*, 1981, **62**: 1267~1277.
- [20] Abrahamson W G, Gadgil M. Growth form and reproductive effort in goldenrods. *Amer. Natur.*, 1973, **107**: 651~661.
- [21] Hickman J C. Energy allocation and niche differentiation of four co-existing annual species of *Polygonum* in Western North America. *J. Eco.*, 1977, **65**: 317~326.
- [22] Gadgil M, Solbrig O T. The concept of r- and K- selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer.*

Natur., 1972, **106**: 14~31.

- [23] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.*, 1977, **111**: 1169~1194.
- [24] Grime J P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons, 1979.
- [25] O'Connell L M, Eckert C G. Differentiation in reproductive strategy between sexual and asexual populations of *Antennaria parlinii* (Asteraceae). *Evolutionary Ecology Research*, 2001, **3**: 311~330.
- [26] Dole J A. Reproductive assurance mechanisms in three taxa of the *Mimulus guttatus* complex. *Amer. J. Bot.*, 1992, **79**: 650~659.
- [27] Lusk C H, Smith B. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest. *Ecology*, 1998, **79**: 795~806.
- [28] Caswell H. Optimal life histories and the maximization of reproductive value: a general theorem for complex lifecycles. *Ecology*, 1982, **63**: 1218~1222.
- [29] Massimo P, Elizabeth T M. Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* response to season length and vernalization. *Oecologia*, 2001, **127**: 501~508.
- [30] Charles-Antoine D, Maurice H, Jean-Francois L G, *et al.* Coexistence in space and time of sexual and asexual populations of the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Oecologia*, 2001, **128**: 379~388.
- [31] Nina T, Lerda M. The evolution of function in plant secondary metabolites. *J. Plant Sci.*, 2003, **164**: 93~102.

参考文献:

- [2] 陆时万,徐祥生,沈敏健. 植物学(第2版). 北京:高等教育出版社,1991.
- [5] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京:科学出版社,2004.
- [7] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为. 植物学报,1996,**38**:828~835
- [10] 孙儒泳. 生活史对策,生物学通报,1997,**32**(5):2~4.
- [11] 祖元刚,王文杰,杨逢建,等. 植物生活史型的多样性及动态分析. 生态学报,2002,**22**(11):1811~1818.
- [17] 李博,杨持,林鹏. 生态学. 北京:高等教育出版社,2000.