

动物生活史进化理论研究进展

聂海燕^{1,2}, 刘季科^{2,*}, 苏建平³, 张堰铭³, 张洪海⁴

(1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004 2. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012 ;
3. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008 4. 曲阜师范大学生物系, 山东曲阜 273165)

摘要 综述了生活史性状、生活史对策、权衡、适合度及进化种群统计学等动物生活史进化领域的进展。权衡是生活史性状之间相互联系的纽带,分为生理权衡与进化权衡。适合度是相对的,与个体所处的特定环境条件有关,性状进化与适合度之间关系紧密。适合度是生活史进化理论研究的焦点。探讨动物生活史对策的理论很多,影响最大的是 MacArthur 和 Wilson 提出的 r 对策及 K 对策理论。随年龄的增长,动物存活率及繁殖率逐步下降的过程称为衰老,解释衰老的进化理论主要有突变-选择平衡假设和多重效对抗假设。进化种群统计学将种群统计学应用于生活史进化研究,为探讨表型适合度的进化提供了有效的手段。将进化种群统计学、数量遗传学及特定种系效应理论进行整合,建立完整的动物生活史进化综合理论体系,是当代此领域的最大挑战。

关键词 生活史对策 适合度 权衡 生活史性状 衰老 进化种群统计学

文章编号: 1000-0933 (2007)10-4267-11 中图分类号: Q149, Q958 文献标识码: A

Progress in the study of animal life history evolution

NIE Hai-Yan^{1,2}, LIU Ji-Ke^{2,*}, SU Jian-Ping³, ZHANG Yan-Ming³, ZHANG Hong-Hai⁴

1 College of Life Science and Technology, Central South Forestry University, Changsha 410004, China

2 College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China

3 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

4 Department of Biology, Qufu Normal University, Qufu 273165, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (10) 4267 ~ 4277.

Abstract : Several frontiers of animal life history evolution field are reviewed in this paper : life history traits , life history strategy , trade-offs , fitness and evolutionary demography. Life history traits are linked by trade-offs , which are composed of physiological trade-offs and evolutionary trade-offs. Fitness is related with specific environmental condition , and it is closely connected with the evolution of life history trait. There have been many hypotheses analyzing animal life history strategy , of which r -Strategy and K -Strategy theory provided by MacArthur and Wilson is most influential. Senescence refers to the decline of survival rate and reproductive rate of individuals with age. There are two hypotheses explaining the evolution of ageing , i. e. mutation-selection balance hypothesis and antagonistic pleiotropy hypothesis. Evolutionary demography , which applies demographic techniques into the analysis of life history evolution , provides a powerful approach for the research of fitness of phenotype evolution. The greatest challenge for contemporary evolutionary ecologists is to construct an integrated theoretic system combined by evolutionary demography , quantitative genetics , and lineage-specific effect theory in the future

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (3870345, 30270242) ;中南林业科技大学引进高层次人才基金资助项目

收稿日期 2006-07-13 ;修订日期 2007-06-10

作者简介 聂海燕 (1966 ~) 女,江西人,博士,教授,主要从事动物生态学与系统动物学研究. E-mail : niehaiyan@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : liujike_228@163.com

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 3870345, 30270242) and Central South Forestry University

Received date 2006-07-13 ; **Accepted date** 2007-06-10

Biography NIE Hai-Yan , Ph. D. , Professor , mainly engaged in animal ecology and systematic zoology. E-mail : niehaiyan@126.com

research of animal life history evolution.

Key Words : life history strategy ; fitness ; trade-offs ; life history traits ; senescence ; evolutionary demography

在进化论的推动下,生态学家对生活史理论已有广泛研究,主要包括(1)生活史性状的进化,诸如寿命、性成熟年龄与个体大小、胎仔数、窝卵数和幼仔大小等;(2)权衡,诸如生长-维持-修复之间的权衡、后代数量-大小之间的权衡、现时-未来繁殖之间的权衡等;(3)性状进化与适合度之间的关系,强调适合度是相对的,性状优化与个体所处的特定环境条件有关。

在生活史研究的进程中,Fisher^[1]最早提出繁殖价和适合度的概念,Lack^[2]探讨了鸟类窝卵数的进化,提出著名的窝卵数进化假设,Cole^[3]首次以进化观点论述生活史及其参数对种群内禀增长率 r 值的作用,将生活史对策分为单次生殖与多次生殖,Fisher^[4]第1次分析性比。其后,对生活史的研究经历了短暂的停滞期。自20世纪60年代中期以来,对生活史进化理论的探讨日渐兴起^[5~19]。迄今为止,对生活史进化理论与机制虽有大量的报道^[20~21],但几乎所有的假设及理论仍存在争议。

目前,生活史进化对策、适合度、权衡、衰老以及进化种群统计学(evolutionary demography)已成为生活史进化研究的前沿领域。

1 生活史性状的进化

性成熟年龄以及性成熟时个体大小、胎仔数、后代大小、寿命等生活史性状均为当前热点研究的生活史性状。生活史性状的进化与维持、生长、修复和繁殖等4项生命活动中资源分配的“决策”有关。

1.1 性成熟时的年龄和个体大小

Stearns^[21]将性成熟年龄定义为,动物初次产仔的年龄。性成熟将生活史分为准备期和实现期。迄今,尚无依据形态学或生理学标准定义的性成熟年龄。对大型哺乳动物,不同种类间性成熟年龄与个体大小差异显著,同种个体间性成熟年龄亦有性别差异,晚成熟种类体型大、寿命长。与哺乳类类似,鸟类的晚成熟种类亦具有后代数量少、个体大的特点。然而,晚成熟的爬行类则具有后代数量多、个体小的特点。

Roff^[20],Stearns^[21]和 Barot^[22]认为,适合度对性成熟年龄和个体大小的变异反应灵敏。因此,研究性成熟年龄和个体大小,对种群统计学及进化生物学的研究具有重要意义。Kozlowski^[23]指出,性成熟年龄和个体大小是生活史性状中影响适合度的关键组分。Ryan和Semlitsch^[24]测定了虎螈(*Ambystoma talpoideum*)生活史中发育的异时性,提出性成熟年龄是自然选择的主要目标,而形态变异则为次级效应的论断。

最佳性成熟年龄和个体大小位于不同的成熟年龄支付-收益稳定平衡点,由两个权衡过程决定。其一,为成熟年龄与繁殖力之间的权衡;其二,为成熟年龄与后代存活之间的权衡。最佳性成熟年龄与个体大小可根据代价与收益的差值确定,其差值达到最大的年龄为最佳性成熟年龄^[13,25]。在以适合度为度量单位测定代价与收益的条件下,代价与收益值大小依生活史类型而定。早成熟物种的幼体期短,存活至成体的概率较高^[26],育幼早,且其后代的繁殖时间亦早,因而,能提高其适合度;然而,早成熟雌体繁殖的后代,其瞬时死亡率较高,且随着母体性成熟年龄及体型的减小,其后代繁殖力及存活力降低,致使适合度降低;若雌体性成熟时体型太小且尚未完成发育,则其繁殖力降为0,此为早成熟物种的代价。晚成熟物种则与之相反。

Charnov^[27]和Kozlowski^[28]以两性资源分配(sex allocation)探讨性成熟年龄的格局。Kozlowski^[28]认为,小型动物之所以保持小体型,并非因体型小能提高其繁殖力,或降低其死亡率,而是因为生长需花费时间,且存活至性成熟年龄的死亡率增高,因此,增加生长投资所获得的收益远不如增加繁殖力有效。最适个体大小强烈地受制于对死亡率的自然选择;然而,死亡率又为个体大小所制约。此种交互制约是不同生活史物种性成熟年龄差异显著的原因。在雌体的繁殖投入中,幼仔数量与其母体的存活之间,存在最优的权衡关系,此权衡并非母体选择所致,而是自然选择的结果,由于最适者生存,仅选取最优繁殖投入值的个体得以繁衍生息。

1.2 胎仔数、窝卵数和后代大小

不同物种的胎仔数、窝卵数与后代大小差异显著。对鸟类,著名进化生态学家David Lack^[2]提出如下假

设:自然选择使雌鸟在其能力范围内达到窝卵数最大。然而,哺乳类的胎仔数常未达到最大值,大多数哺乳类的胎仔数为 1^[21, 29, 30],即 Lack 假设不适于哺乳动物^[21],其机制值得探讨。

由于母体提供的能量资源有限,幼仔数量与大小之间存在权衡关系。Smith 和 Fretwell^[31]提出,幼仔最优体型值仅有一个,最优后代大小使单位资源投入的幼仔适合度最大。McGinley 等^[32]的研究结果,支持 Smith 和 Fretwell 的理论。然而,在自然界,许多种动物幼仔体型的变异极大,似乎与 Smith 和 Fretwell 的理论相悖。McGinley 等^[32]将此解释为进化抑制 (evolutionary constraint) 的结果,即环境因子、地理位置及基因多效性均能抑制物种变异的能力。

Stearns^[21]认为,幼仔大小的自然选择亦与其它进化冲突有关。在雌体选择中,若幼仔体型受限制,对母体选择有利,对幼仔,则是个体越大在选择中愈有利。幼仔是母体的营养寄生者 (nutritional parasites),哺乳类的母体为其幼仔的营养库,母体适合度的增加对幼仔有利。在雄体选择中,对一雄多雌婚配制度的物种,幼仔体型的增大,在选择中有利,然而,此种收益以雌体适合度降低为代价。Haig^[33]的研究结果表明,对影响营养寄生幼体生长的酶,此类冲突可为父系基因印记 (genetic imprinting) 系统进化的基础。

在进化过程中,胎仔数(窝卵数)、幼仔大小与终生繁殖次数为诸多性状之间权衡的结果,它可使个体的适合度达到最大。其中,包含对环境条件的适应。野外实验^[21]证明,动物能适时地调整其繁殖对策,以使个体的适合度最大化。

1.3 寿命和衰老

衰老是随年龄增长,存活率及繁殖率逐渐下降的过程。衰老似为进化的悖论 (evolutionary paradox),即衰老似乎并未增加 Darwinian 适合度。然而,衰老为何能成为物种或种群的属性?

解释衰老的进化主要有突变-选择平衡论 (mutation-selection balance theory) 及多效对抗论 (antagonistic pleiotropy theory)。

突变-选择理论^[34]认为,各基因位点产生突变与选择、淘汰突变的过程互相平衡,维持种群的整个遗传变异过程。达到一定的年龄后,个体繁殖价为 0,对种群增长无影响。在此年龄段,自然选择对个体生活史性状的作用强度逐渐减弱,亦即在个体生命晚期发生的遗传病变无重要性,随之,自然选择对此类有害突变不再进行甄选。因此,对此年龄段的个体,有害突变表达于较高的表型平衡水平。当此类有害突变逐渐积累时,衰老开始。老龄个体几乎无一例外地患阿尔茨海默 (Alzheimer) 病,证明促使此病发生的基因未被自然选择所淘汰。此理论解释了为何不存在阻止衰老的自然选择,但却不能解释衰老为何是自然选择的结果。

多效对抗论^[35]认为,衰老的发生是对多效基因选择 (pleiotropic gene selection) 的结果,既能增加青壮年个体适合度,又能促进老体衰老的等位基因经过自然选择的作用而保留下来。这使繁殖早期的存活率和繁殖率增高,而繁殖后期的存活率和繁殖率则降低,亦即生命早期适合度与晚期适合度存在权衡或对抗关系。Rose^[36]对黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 寿命的人工选择试验结果强烈地支持此理论。

突变-选择平衡理论则告诫,生命后期的有害基因积累发生于多个基因位点,不可能寻找到单一的“衰老基因”。探索“青春之泉” (fountain of youth) 的期望,无论在分子水平或其它层次上,均不可能获得成功^[35]。

Emlen^[12]在总结了 Medawar^[34]、Williams^[35]和 Hamilton^[37]的自然选择理论后,认为衰老是自然选择的副产品。他从种群生态学角度分析衰老现象,认为特定年龄死亡率在繁殖前期应降至最低,此后,随年龄的增长,特定年龄死亡率增高;特定年龄繁殖率随年龄的增长而持续地增加,直至达到特定峰值,不同物种达到峰值的年龄不同。峰值之后,繁殖率逐渐降低;自然选择的结果使后期死亡率激增,种群存活曲线后段骤降;对衰减种群或波动种群生育力的自然选择作用,可使其繁殖投入降低,若死亡率极低,在衰老过程中,个体将冒更大的风险以获取繁殖成功,利他行为与年龄有关,年龄较大的个体更具利他性,群体间的敌意亦在特定年龄段更为显著。Rose^[38]则认为,衰老对物种进化有利。

2 性状间的权衡

假定某一性状变异的收益与另一性状变异的支付相关联,则称此二性状之间存在权衡关系。权衡是生活

史性状间相互联系的纽带,它能抑制两个或更多性状的同步进化,可分为生理权衡与进化权衡两大类型。生理权衡为个体内竞争同一资源的两个或更多器官之间的能量分配;进化权衡为进化中自然选择对相关表型的取舍。

对权衡的测定曾有争论^[39~41],甚至受到批评^[42]。其后,大量的野外实验均验证了表型性状间的权衡。Bell 和 Koufopanou^[43]评述了此类进展。权衡的测定方法分为两类,第1类为人工选择实验,选定一性状,测定其它相关性状的反应;第2类是测定表型变异对个体的作用,诸如在实验室中测定窝卵数与卵大小的变化。

Clutton-Brock 等^[44]报道,哺乳期红鹿 (*Cervus elaphus*) 雌性成体的死亡率较高。在冬季,哺乳雌鹿将脂肪资源转变为乳汁,使其脂肪贮备量减少,死亡率增高;且在断乳后,母鹿与其后代相互竞争食物。此种生理与生态机制叠加,导致哺乳雌鹿冬季死亡率升高。此种效应与年龄相关,且在母鹿 10 岁后极为明显。

Kriegsbaum^[45]将自然条件下的蚱蜢 (*Chorthippus biguttulus*) 种群置于实验室饲养,发现该种群雌体的窝卵数明显小于野外,而卵大小则明显地增大。因此,他提出实验室营养较差,是导致每雌体产卵量降低、卵大小增大的原因。

大量的研究证明,生活史性状间至少存在 45 种权衡关系^[21]。其中,研究最充分的当推亲体存活与繁殖力、繁殖与寿命、当前繁殖与未来繁殖、生长与繁殖,以及胎仔数与胎仔大小的权衡。确定营养分配的生理机制,即在生殖腺与其它器官之间,亲体如何分配营养;探讨繁殖投入与内部及外部环境因子的关系,至为重要^[1]。

3 生活史对策

Stearns^[21]将“对策”解释为“复杂的适应”。他认为,生活史对策是指全部的生活史性状一起协调进化。

迄今为止,影响最大的生活史对策理论是 MacArthur 和 Wilson^[46],以及 MacArthur^[47]根据物种的寿命与繁殖力将生活史对策分为 r 对策及 K 对策。依据种群增长的 Logistic 模型,MacArthur^[47]指出,在低密度条件下,自然选择有利于种群内禀增长力强的种群,此类种群称为 r 对策者;在高密度条件下,自然选择有利于环境容纳量大的种群,此为 K 对策者。在假定高密度能导致幼体存活率降低的条件下,Pianka^[48]提出,晚育、幼仔数少及有亲体育幼为 K 选择者特征,早育、胎仔数多及无亲体育幼为 r -选择者的特征。

MacArthur 的 r 对策和 K 对策理论曾经促进了生活史进化研究的进展,亦引发一定的争论^[49]。目前,对此理论的探讨日渐减少。Stearns^[21]认为 MacArthur 和 Pianka 的 r 对策及 K 对策很有启发性,但不正确。他指出此理论存在 6 大缺陷:(1)混淆了种群过程与自然选择机制,仅仅分析种群统计现象,未探讨选择压力如何作用于个体;(2)即使最支持该理论的研究^[50~52]亦未呈现其预言的种群调节模式;(3)即使仅将 r - K 二分法视为生活史分类方法,根据所拥有的可靠数据^[53,54],大约 50% 的种类不宜于此归类法;(4)对果蝇^[55~57]和原生动物的^[58]人工选择试验结果否定了 r - K 对策理论,但试验结果与具有年龄结构的矩阵模型预测结果一致;(5)不同年龄段承受的选择压力不同,这是影响死亡率的关键因子^[18,59]。然而, r - K 对策理论认为,“密度制约”对所有年龄段的作用一样;(6)将繁殖性状集合贴上“ r 选择”或“ K 选择”的标签,这种做法遗漏了一些重要的例外,且暗示着一个未曾证明的推断。虽然,MacArthur^[60], Roughgarden^[61]与 Charlesworth^[59]的研究表明,在密度制约的种群调节中, K 值作为适合度指数是适当的,但不知道 K 值的变化与生活史性状的改变究竟是怎样相关联的。因此,Stearns 认为,具有年龄结构的矩阵模型,更适宜于动物生活史对策的分析。

在生活史进化理论的研究中,对繁殖投入 (reproductive effort, RE) 或繁殖代价 (cost of reproduction, RC) 既有观察^[62],亦有实验测定^[63]。然而,对不同生活史阶段自然选择作用的相对重要性仍存在不同观点。对短寿命种类而言,繁殖力承受的选择作用极弱,与之相对,此类物种存活率承受的选择作用较强;另一观点则与之相反^[64~66]。

20 世纪 50 年代, Cole^[3]从种群统计学角度探讨了物种的繁殖对策。假设 B_A 和 B_p 分别为单次生殖与多次生殖物种的产仔数, N_A 与 N_p 分别为单次生殖与多次生殖物种的种群数量,假设存活率为 s ,则有:

$$N_A(t+1) = B_A N_A(t) \quad (1)$$

$$N_p(t+1) = B_p N_p(t) + s N_p(t) \quad (2)$$

单次生殖与多次生殖物种的种群增长率分别为 B_A 与 $B_p + s$ 。Cole 认为, 单次生殖与多次生殖权衡的结果应为:

$$B_p + s = B_A$$

即两种生活史策略的种群增长率相等, 而 s 的最大值为 1, 因此, 如果单次生殖物种每年多产 1 个后代, 则其种群增长率必定大于多次生殖物种。多产一个后代比多存活 1 年所消耗的资源要少得多, 于是, Cole 认为, 单次生殖应当是自然选择的结果。

Smith 和 Charnov^[67] 从生理学角度分析了极端环境条件下动物繁殖对策的进化。他们通过计算生命表和个体的异速生长、时间、空间及生理上后代大小与温度的关联, 得出了与 Cole 不同的结论: 繁殖过程中付出大量能量的个体为自然选择所接受, 繁殖后个体的死亡不可避免, 因此, 在极端环境条件下, 单次生殖是进化的结果。

然而, Schaffer^[18]、Schaffer 和 Rosenzweig^[25] 应用最优控制论分析生活史得出的结论与 Cole^[3]、Smith 和 Charnov^[67] 的结论均不同。Schaffer^[18]、Schaffer 和 Rosenzweig^[25] 认为, 最优生活史对策使各年龄段的当前繁殖期望值与未来繁殖率期望值之和最大。对有 3 个年龄段的生活史, 每年龄段的最优繁殖投入 (optimal reproductive effort, ORE) 均与其它年龄段的 RE 有关, 因之, ORE 与各年龄段的 RE 协同进化。此进化有 3 种模式: (1) 若繁殖力、繁殖后期的存活和增长为 RE 的凸曲线, 即曲线上各点的 2 级导数为正值, 进化的结果为单次生殖, 然而, 亦存在替代性的多次生殖, 但稳定性分析结果则表明, 其多次生殖的时期极短; (2) 与前一模式对应, 当繁殖力、繁殖后期的存活和增长为 RE 的凹曲线, 即曲线各点的 2 级导数为负值, 则无论系统的初始状态如何, 该系统特定年龄繁殖率仅有一个解, 且对应于多次生殖的生活史; (3) 单次生殖与多次生殖两种繁殖对策交替出现, 使种群适合度达到局部最大值。此时, 进化结果与初始条件有关, 亦即具有相似生态特性的近缘种, 由于偶然事件的影响, 可呈现完全不同的生活史, 且最终形成不同的适应峰值。在系统发育树上, 此理论模型能解释距离相近的物种为何具有不同的生活史。然而, 在一定条件下, 某些物种具有一种以上最优生活史, 因此, 难以检验此理论^[25]。

4 适合度

适合度是个体对下一世代基因库的相对贡献, 生活史性状及其变异与适合度之间的关系是生活史进化理论的核心。种群存活与繁殖程序进化发展的方向为适合度最大化^[68]。

对适合度指数的选择, 不同学者的观点各异。常用的适合度指数为 Malthusian 参数 r , 即种群内禀增长率。 r 为 Euler-Lotka 方程 $\int_0^{\omega} e^{-rx} l(x) m(x) dx = 1$ 的根, 其中 x 为个体年龄, ω 为最大寿命, $l(x)$ 为 x 龄个体的存活概率, $m(x)$ 为 x 龄个体的生殖率。若 $l(x)$ 与 $m(x)$ 为随年龄而不随时间变化的变量, 当种群达到稳定年龄分布时, 种群呈指数增长, 此为资源不受限制条件下的种群增长。此时, 拥有最大 r 值的基因型为最适者, 其增长速度将超过其它基因型。然而, 由于种群生存的环境资源有限, 指数增长不能持久, 因此, Kozlowski^[69] 认为, 仅在以下两种条件下, r 值可作为适合度指数: (1) 在繁殖季节初期, 种群呈指数增长, 在繁殖季节末期, 种群增长停止, 且所有基因型存活到下一繁殖期的存活率相等; (2) $r_{\max} = 0$, 即 r 的最大值为 0 时, 种群处于稳态。

另一适合度指数为净繁殖率 R_0 , 为雌体一生所产的幼仔数。 R_0 的估计方程为 $R_0 = \int_0^a l(x) m(x) dx$ 。其中, x 、 $l(x)$ 及 $m(x)$ 的含义与 Euler-Lotka 方程相同。可将此式分解为 $R_0 = \int_0^a l(x) m(x) dx + \int_a^{\omega} l(x) m(x) dx$, 其中, a 为特定年龄。若 a 龄前所有基因型的存活率 $l(x)$ 与生殖力 $m(x)$ 均相同, 则 $\int_0^a l(x) m(x) dx$ 值最高者为最适基因型, 亦即对不同基因型生活史的比较, 可从生活史参数出现差异的年龄开始。由于模型中隐含密度制约因子, 因之 R_0 仅可作为稳定种群适合度的指数^[69]。

虽然 R_0 与 r 均为适合度常用的测量值,然而,在应用同一模型的条件下,二者有时的预测结果却相反^[20 21 69-71]。因此, Kozłowski^[69]提出,以初生幼体的繁殖价作为适合度指数较适宜。Murray^[72]则认为,仅 Malthusian 参数是最佳的适合度指数。对适合度指数的选择,依然存在争论^[68]。

适合度能反映物种适应环境的能力^[73]。由于环境具有异质性,能为物种提供多样的生态位,因此,不同物种能选择不同的生存空间,成为生态位特化种 (niche specialists);或栖居于多生境而成为生态位泛化种 (niche generalists)。Buckling 等^[74]发现,荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 种群在逐渐适应其生境后,成为特定生境的生态位特化种,而对其它生境的适应力则降低。Elena 和 Sanjuan^[75]认为,在特定环境条件下,物种的适合度增加,而在其它环境条件下,其适合度则降低;并将物种对生境的此种适应格局喻为“登山”,称之为“在崎岖的适合度景观 (rugged fitness landscape) 中攀登不同的适应峰 (adaptive peak)” (图 1)。生态位特化种的适应范围狭窄,但其适合度最高。与之相反,生态位泛化种则在随机环境中的适合度最高。

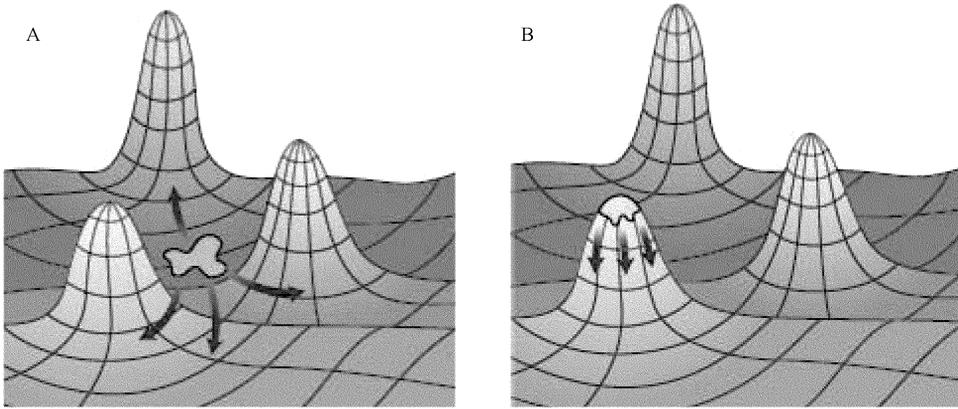


图 1 征服崎岖的适合度景观^[75]

Fig. 1 Conquering a rugged fitness landscape^[75]

(A) 在此适应辐射模型中,黄色图形为一祖先种群,将在 3 个生态位 (峰) 中选择其一,每峰为一生态位的最适基因型,箭头代表不同的适应突变,可产生有益的新基因型;不同突变将种群置于不同峰下,为物种多样性提供可能。In this model of adaptive radiation, an ancestral population (yellow) faces a complex environment with three ecological niches (peaks). Peaks represent optimal genotypes for each niche. Arrows represent different alternative mutations that create potentially useful genotypes. Different mutations place the population near different peaks, allowing for greater diversity.

(B) 种群开始攀登其中一峰,仅固定有利于其到达峰顶的突变,其它不利突变则在选择中被淘汰;自然选择的结果为,某生境的生态位特化种不再适应于其它生境。Once the population begins to climb a particular peak, only beneficial mutations that move it uphill can be fixed; alternative mutations are eliminated by selection. In the final stage, the population located at the top of the adaptive peak is under stabilizing selection; thus, every new mutation has a deleterious fitness effect and must be washed out from the population. The result is a niche specialist that exhibits trade-offs in fitness and a reduced ability to genetically diversify into different niches.

在适合度的研究中, Demetrius^[76]引入熵与基因型繁殖潜力 (reproductive potential of a genotype) 的概念。Demetrius^[77]认为,种群向稳定年龄分布收敛的速率与种群的熵有关;当熵达到最大值时,存在无波动组分,种群出生率不受稳定年龄分布扰动的影响;当熵值为 0 时,波动组分出现,且以指数函数的速率迅速增长。

Demetrius^[78]指出, Malthusian 参数可揭示种群的内在增长力,熵值则能描述种群的内在变异性 (intrinsic variability),即大分子的重现率和突变率、细胞群的同步衰减率,以及种群中个体多次生殖的程度。种群的最终数量由 Malthusian 参数决定,种群的稳定性由熵值决定。因此, Demetrius 认为, Malthusian 参数和熵值可作为适合度指数。

5 生活史进化的综合研究

进化中的因果关系错综复杂,难以从某一层面简单地解答。Stearns^[21]提出,从种群统计学、数量遗传学、反应模 (reaction norm)、权衡,以及特定支系效应 (lineage-specific effects) 等层次探讨生活史进化的框架。

数量遗传学分析生活史性状的微进化,预测种群对自然选择的短期响应。为此,需要构建同时起作用的大量基因的统计学模型。数量遗传学理论假定的初始条件是:环境因子为常数,即假定种群处于单一或恒定的环境中。

虽然生活史性状可遗传,然而,其表型则具有可塑性。在进化过程中,表型可塑性对性状适合度及性状间关系具有微调作用,表型可塑性可改变性状对选择压力的遗传响应,亦可改变环境对性状的选择压力。表型的连续变异有两个原因:反应模、大量基因的共同作用。反应模是在一定的环境条件范围内,由单个基因型决定的表型集合^[79]。换言之,反应模将环境的变化转换成表型的变异。有机体的克隆后代,其基因完全相同,可用于测定反应模^[21]。

特定支系效应是比较高级分类阶元的生活史。不同支系所固定的生活史性状不同,同一支系的生活史模式具有特定的一致性,此为特定支系效应,亦称为特定支系模式。事实上,同一支系物种仅部分生活史性状相同,其余性状则处于变动状态,这些可变量性状间常存在权衡。

在 Caswell^[80]、de Kroon 等^[81]、Caswell 和 Trevisan^[82]、van Groenendael 等^[83]及 Wardle 等^[84]研究的基础上,Blomberg 和 Shine^[85]提出进化种群统计学概念。进化种群统计学是将种群统计学理论应用于生活史研究的进化生态学分支,主要探讨表型适合度的进化。进化种群统计学将特定年龄死亡率、繁殖力变异与适合度的变化相联系,比较作用于不同生活史阶段的自然选择强度(intensity of selection, IS)。将自然种群划分为幼体、亚成体、成体及老体等年龄段,依据种群的出生、生长和死亡数据,统计各年龄段的繁殖率,以及存活到下一年龄段的概率。然后,构造种群结构和数量变动的射影转置矩阵模型。依此矩阵模型,采用进化种群统计学技术,估计不同生活史阶段的自然选择强度(IS),鉴别可供选择的各种生活史对策之优劣,确定最优生活史对策。用于进化种群统计学的主要方法为环分析^[83,84]和弹性分析^[86]。

矩阵模型是研究生活史进化理论的有效工具,Caswell^[80]对此有系统的评论。在进化种群统计学研究中,应用矩阵模型需满足两个较强的假设条件,其一,存活率和繁殖率近似地为常数。然而,事实上,在自然条件下,存活率和繁殖率常有连续的变动,因此,可应用随机矩阵序列模拟环境变动序列,探讨存活率和繁殖率的改变对种群增长的长期效应,此领域的研究甚为活跃^[87-89]。对种群的短期变动,仍可假设存活率和繁殖率近似为常数;其二,个体之间、种群之间不存在相互作用,即个体、种群之间不为资源而相互竞争。事实上,个体、种群间存在相互作用。若要准确地反映客观模式,则需考虑种群密度的制约作用,而矩阵中的元素则应为种群密度的函数,即矩阵模型为非线性。目前,对非线性矩阵模型的研究,进展甚为迅速^[59,89]。

6 我国动物生活史研究的主要进展

我国早期的动物生活史研究集中于无脊椎动物。至 20 世纪 90 年代,对脊椎动物生活史的研究有长足的进展。张晓爱^[90,91]对青藏高原高寒草甸地区雀形目鸟类窝卵数及繁殖对策进行了系统的研究,在国内首次检验了 Lack 假设;计翔等^[92-95]探讨了赤链华游蛇(*Sinonatrix annularis*)等 5 种游蛇科动物、蝾螈(*Sphenomorphus indicus*)以及中国石龙子(*Eumeces chinensis*)的生活史性状与对策;聂海燕^①系统地分析了高寒草甸地区高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)生活史进化对策,提出哺乳动物繁殖投入的计算公式,构建了高原鼠兔体重增长模型,检验了 Charnov^[96]关于哺乳动物生活史分类特征的假设;刘伟等^[97]测定了长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)的生活史;都玉蓉等^[98]探讨了根田鼠身体大小性二型的进化原因;吴贤汉等^[99]观察了青岛文昌鱼(*Branchiostoma belcheri tsingtauense*)的生活史;张健东^[100]构建了中华乌塘鳢(*Bostrichthys sinensis*)的生长模型。

7 展望

目前,进化生态学家对不同类群的生活史进化已有深入探讨,进化种群统计学、数量遗传学及特定种系效应等生活史研究方法业已足够成熟。然而,迄今为止,仍停留在揭示特定层次的生活史进化模式,尚缺乏综合性研究。因此,将上述理论进行整合,以诸多性状变量构建生活史完整而均衡的透视,是未来生活史进化领域

① 聂海燕. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究:高原鼠兔种群生活史进化对策. 浙江大学生命科学院博士论文, 2005

面临的最大挑战。

References :

- [1] Fisher R A. The genetical theory of natural selection. Oxford : Clarendon Press ,1930. 272.
- [2] Lack D. The significance of clutch size. 1. Intraspecific variation. *Ibis* ,1947 ,89 :302 — 352.
- [3] Cole L C. The population consequences of life-history phenomena. *Quarterly Review of Biology* ,1954 ,29 :103 — 137.
- [4] Fisher R A. The genetical theory of natural selection. 2nd revised edition. New York : Dover ,1958. 287.
- [5] Lewontin R C. Selection for Colonizing Ability. In : Baker H G and Stebbins G L , eds. *The Genetics of Colonizing Species*. New York : Academic Press ,1965. 77 — 94.
- [6] Cody M L. A general theory of clutch size. *Evolution* ,1966 ,20 :174 — 184.
- [7] Williams G C. *Adaptation and natural selection*. Princeton : Princeton University Press ,1966. 307.
- [8] Williams G C. Natural selection , the costs of reproduction , and a refinement of Lack's principles. *American Naturalist* ,1966 ,100 :687 — 690.
- [9] Istock C A. The evolution of complex life cycle phenomenon : an ecological perspective. *Evolution* ,1967 ,21 :592 — 605.
- [10] Murphy G I. Patterns in life history and the environment. *Am. Nat.* ,1968 ,102 :390 — 404.
- [11] Tinkle D W. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* ,1969 ,103 :501 — 516.
- [12] Emlen J M. Age specificity and ecological theory. *Ecology* ,1970 ,51 :588 — 601.
- [13] Gadgil M , Bossert W. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist* ,1970 ,104 :1 — 24.
- [14] Gadgil M , Solbrig O. The concept of r and K selection : evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist* ,1972 ,106 :12 — 31.
- [15] Fagen R M. An optimal life-history strategy in which reproductive effort decreases with age. *American Naturalist* ,1972 ,106 :258 — 261.
- [16] Goodman D. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *American Naturalist* ,1974 ,108 :247 — 268.
- [17] Taylor H M , Gurley R S , Lawrence C E and Kaplan R S. Natural selection of life history attributes : an analytical approach. *Theoret. Pop. Biol.* ,1974 ,5 :104 — 122.
- [18] Schaffer W M. Selection for optimal life histories : the effects of age structure. *Ecology* ,1974 ,55 (2) :291 — 303.
- [19] Hirshfield M F , Tinkle D W. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* ,1975 ,72 :2227 — 2231.
- [20] Roff D A. *The Evolution of Life Histories : Theory and Analysis*. New York : Routledge , Chapman & Hall ,1992.
- [21] Stearns S C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford : Oxford University Press ,1992.
- [22] Barot S , Heino M , O'Brien L and Dieckmann U. Estimating reaction norms for age and size at maturation when age at first reproduction is unknown. *Evolutionary Ecology Research* ,2004 ,6 :659 — 678.
- [23] Kozłowski J. Optimal allocation of resources to growth and production : implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution* ,1992 ,7 :15 — 19.
- [24] Ryan T J , Semlitsch R D. Intraspecific heterochrony and life history evolution : Decoupling somatic and sexual development in a facultatively paedomorphic salamander. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* ,1998 ,95 :5643 — 5648.
- [25] Schaffer W M , Rosenzweig M L. Selection for optimal life histories II : Multiple equilibria and the evolution of alternative reproductive strategies. *Ecology* ,1977 ,58 :60 — 72.
- [26] Bell G. The cost of reproduction and their consequences. *Am. Nat.* ,1980 ,116 :45 — 76.
- [27] Charnov E L. *The theory of sex allocation*. Princeton : Princeton University Press ,1982.
- [28] Kozłowski J. Optimal energy allocation models—an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. *Acta Oecol.* ,1991 ,12 :11 — 33.
- [29] Schaffer V. *The year of the whale*. New York : Charles Scribner ,1969.
- [30] Myers P. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. *Am. Nat.* ,1978 ,112 :701 — 11.

- [31] Smith C, Fretwell S D. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 1974, 108 :499 — 506.
- [32] McGinley M A, Temme D H, Geber M A. Parental investment in offspring in variable environments : theoretical and empirical considerations. *American Naturalist*, 1987, 120 :370 — 398.
- [33] Haig D. Parental antagonism, relatedness asymmetries, and genomic imprinting. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1997, 264 :1657 — 1662.
- [34] Medawar P B. *An unsolved problem of biology*. London :H. K. Lewis, 1952.
- [35] Williams G C. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 1957, 11 :398 — 411.
- [36] Rose M R. *Evolutionary biology of aging*. New York : Oxford University Press, 1991.
- [37] Hamilton W D. The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.*, 1966, 12 :12 — 45.
- [38] Rose M R. Toward an Evolutionary Demography. In : Wachter K W and Finch C E, eds. *Between Zeus and Salmon : The Biodemography of Longevity*. National Academy Press, 1997. 96 — 107.
- [39] Bell G. Measuring the cost of reproduction I. The correlation structure of the life table of a plankton rotifer. *Evolution*, 1984, 38 :300 — 13.
- [40] Bell G. Measuring the cost of reproduction II. The correlation structure of the life tables of five freshwater invertebrates. *Evolution*, 1984, 38 :314 — 26.
- [41] Reznick D N, Perry E, Travis J. Measuring the cost of reproduction : A comment on papers by Bell. *Evolution*, 1986, 40 :1338 — 44.
- [42] Tuomi J, Hakala T, Haukioja E. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction and selection in life history evolution. *Amer. Zool.*, 1983, 23 :25 — 34.
- [43] Bell G, Koufopanou V. The cost of reproduction. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 1986, 3 :83 — 131.
- [44] Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S D. *Red deer : behavior and ecology of two sexes*. Chicago : University of Chicago Press, 1982.
- [45] Kriegsbaum H. Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldh uschrecken (Acrididae, Gomphocerinae) : Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im nat rlichen Habitat. Ph. D. thesis, University of Erlangen, 1988.
- [46] MacArthur R H, Wilson E O. *Theory of Island Biogeography*. Princeton : Princeton University Press, 1967.
- [47] MacArthur R H. *Geographical Ecology*. Princeton : Princeton University Press, 1972.
- [48] Pianka E R. On r- and K-selection. *American Naturalist*, 1970, 104 :592 — 597.
- [49] Boyce M S. Restitution of r- and K-selection as a model of density dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, 15 :427 — 447.
- [50] Solbrig O T, Simpson B B. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.*, 1974, 63, 473 — 486.
- [51] McNaughton S J. r and K-selection in *Typha*. *Am. Nat.*, 1975, 109, 251 — 261.
- [52] Law R, Bradshaw A D, Putwain P D. Life-history variation in *Poa annuum*. *Evolution*, 1977, 31, 233 — 246.
- [53] Stearn S C. The evolution of life history traits : a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1977, 8 :145 — 171.
- [54] Wilbur H M. Propagule size, number, and dispersion patterns in *Ambystoma* and *Asclepias*. *Am. Nat.*, 1977, 111, 43 — 68.
- [55] Taylor C E, Condra C. r selection and K selection in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 1980, 34, 1183 — 1193.
- [56] Barclay H J, Gregory P T. An experimental test of models predicting life history characteristics. *Am. Nat.*, 1981, 117, 944 — 961.
- [57] Mueller L D, Ayala F J. Trade-off between r selection and K selection in *Drosophila melanogaster* populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 1981, 78, 1303 — 1305.
- [58] Luckinbill L S. Selection of the r/K continuum in experimental populations of protozoa. *Am. Nat.*, 1979, 113, 427 — 437.
- [59] Charlesworth B. *Evolution in Age-Structured Populations*. 2nd Edn. Cambridge : U. K. Cambridge University, 1994.
- [60] MacArthur R H. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1962, 48, 1893 — 1897.
- [61] Roughgarden J. Density-dependent natural selection. *Ecology*, 1971, 52 (3), 453 — 468.
- [62] Tinkle D W. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta Stansburiana*. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 1967, 132 :1 — 182.
- [63] Sinervo B. The evolution of maternal investment in lizards : An experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performances. *Evolution*, 1990, 44 :279 — 294.
- [64] Shine R, Schwarzkopf L. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, 1992, 46 :62 — 75.

- [65] Niewiarowski P H , Dunham A E. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles : Costs , trade-offs , and assumptions reconsidered. *Evolution* , 1994 , 48 : 137 — 45.
- [66] Shine R , Schwarzkopf L , Caley M J. Energy , risk , and reptilian reproductive effort : A reply to Niewiarowski and Dunham. *Evolution* , 1996 , 50 : 2111 — 2114.
- [67] Smith F A , Charnov E L. Fitness trade-offs select for semelparous reproduction in an extreme environment. *Evolutionary Ecology Research* , 2001 , 3 (5) : 595 — 602.
- [68] Brommer J E. The evolution of fitness in life-history theory. *Biol. Rev.* , 2000 , 75 : 377 — 404.
- [69] Kozłowski J. Measuring fitness in life history studies. *Trends in Ecology and Evolution* , 1993 , 8 : 84 — 85.
- [70] Stearn S C , Koella J C. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits : predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* , 1986 , 40 : 893 — 913.
- [71] Kozłowski J , Wiegert R G. Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth. *Evolutionary Ecology* , 1987 , 1 : 231 — 244.
- [72] Murray B G. Population Dynamics of Evolutionary Change : Demographic Parameters as Indicators of Fitness. *Theor Popul Biol.* , 1997 , 51 (3) : 180 — 4.
- [73] Clark C W. Dynamic models of behavior : an extension of life history theory. *Trends in Ecology and Evolution* , 1993 , 8 : 205 — 209.
- [74] Buckling A , Wills M A , Colegrave N. Adaptation limits diversification of experimental bacterial populations. *Science* , 2003 , 302 : 2107 — 2019.
- [75] Elena S F , Sanjuan R. Climb every mountain ? *Science* , 2003 , 302 : 2074 — 2075.
- [76] Demetrius L. Demographic Parameters and Natural Selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 1974 , 71 (12) : 4645 — 4647.
- [77] Demetrius L. Measures of fitness and demographic stability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* , 1977 , 74 (1) : 384 — 6.
- [78] Demetrius L. The units of selection and measures of fitness. *Proc R Soc Lond. B Biol. Sci.* , 1985 , 225 (1239) : 147 — 59.
- [79] Woltereck R. Weitere experimentelle Untersuchungen ber Artver nderung , speziell ber das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutch Zool. Gesell.* , 1909 , 110 — 72.
- [80] Caswell H. *Matrix Population Models : Construction , Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates , Sunderland , Massachusetts , 1989. 328.
- [81] deKroon H , Plaisier A , van Groenendael J , Caswell H. Elasticity : The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* , 1986 , 67 : 1427 — 31.
- [82] Caswell H , Trevisan M C. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* , 1994 , 75 : 1299 — 303.
- [83] van Groenendael J , de Kroon H , Kalisz S & Tuljapurkar S. Loop analysis : Evaluating life history pathways in population projection matrices. *Ecology* , 1994 , 75 : 2410 — 15.
- [84] Wardle G M. A graph theory approach to demographic loop analysis. *Ecology* , 1998 , 79 , 2539 — 49.
- [85] Blomberg S P , Shine R. Modeling life history strategies with capture-recapture data : Evolutionary demography of the water skink *Eulamprus tympanum*. *Austral Ecology* , 2001 , 26 : 349 — 359.
- [86] Heppell S S , Caswell H , Crowder L B. Life histories and elasticity patterns : perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* , 2000 , 81 (3) : 654 — 665.
- [87] Menges E S. Stochastic modeling of extinction in plant populations. In : Fiedler P L and Jain S K , eds. *Conservation Biology*. New York : Chapman and Hall , 1992.
- [88] Kalisz S , McPeck M A. Extinction dynamics , population growth and seed banks. *Oecologia* , 1993 , 95 : 314 — 320.
- [89] Tuljapurkar S , Caswell H , eds. *Structured-Population Models in Marine , Terrestrial , and Freshwater Systems*. New York : Chapman and Hall , 1997.
- [90] Zhang X A , Deng H L. Primary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow. *Alpine Meadow Ecosystem* , 1991 , 3 : 189 — 197.
- [91] Zhang X A , Zhao L , Liu Z H , et al. Manipulating brood size experiments of two species passerine birds — Testing Lack 's hypothesis. *Acta Ecologica Sinica* , 2003 , 23 (4) : 657 — 664.
- [92] Ji X , Xu X F , Du W G. Female reproductive output and neonate characteristics in a viviparous water snake (*Sinonatrix annularis*). 2001 , *Acta*

Zoologica Sinica ,47 (2) :231 — 234.

- [93] Ji X , Du W G. Sexual Dimorphism in Body Size and Head Size and Female Reproduction in a Viviparous Skink , *Sphenomorphus indicus*. Zoological Research ,2000 ,21 (5) :349 — 354.
- [94] Ji X , Sun P Y , Xu X F , Du W G. Relationships among Body Size , Clutch Size , and Egg Size in Five Species of Oviparous Colubrid Snakes from Zhoushan Islands , Zhejiang , China. Acta Zoologica Sinica ,2000 ,46 (2) :138 — 145.
- [95] Ji X , Huang H Y , Hu X Z , Du W G. Geographic variation in female reproductive characteristics and egg incubation of *Eumeces chinensis*. Chinese Journal of Applied Ecology ,2002 ,13 (6) :680 — 684.
- [96] Charnov E L. Reproductive effort , offspring size and benefit cost ratios in the classification of life histories. Evolutionary Ecology Research ,2002 ,4 :749 758.
- [97] Liu W , Wan X R , Wang G H , et al. Reproductive Pattern of Cohort and Its Adaptation in Life History of Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*). Acta Theriologica Sinica ,2004 ,24 (3) :229 — 234.
- [98] Dou Y R , Su J P , Liu J K. Sexual Dimorphism of Body Size in Root Vole (*Microtus oeconomus*). Acta Theriologica Sinica ,2001 ,21 (3) 236 — 239.
- [99] Wu X H , Zhang S C , Wang Y Y , et al. The life history of *Branchiostoma belcheri tsingtauense* : age , growth and death. Oceanologia et Limnologia Sinica ,1995 ,26 (2) :175 — 178.
- [100] Zhang J D. The Growth , Growth Models and Life-history Pattern of Black Chinese Sleeper , *Bostrichthys sinensis*. Acta Ecologica Sinica ,2002 ,22 (6) :841 — 846.

参考文献 :

- [90] 张晓爱,邓合黎. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步研究. 高寒草甸生态系统,1991,3:189~197.
- [91] 张晓爱,赵亮,刘泽华,等. 两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验 检验 Lack 假说. 生态学报,2003,23(4):657~664.
- [92] 计翔,许雪峰,杜卫国. 赤链华游蛇的雌性生殖输出和初生幼体特征. 动物学报,2001,47(2):231~234.
- [93] 计翔,杜卫国. 蝾螈头、体大小的两性异形和雌体繁殖. 动物学研究,2000,21(5):349~354.
- [94] 计翔,孙平跃,许雪峰,杜卫国. 浙江舟山五种卵生游蛇科动物个体大小、窝卵数和卵大小之间的关系. 动物学报,2000,46(2):138~145.
- [95] 计翔,黄红英,胡晓忠,杜卫国. 中国石龙子雌体繁殖特征和卵孵化的地理变异. 应用生态学报,2002,13(6):680~684.
- [97] 刘伟,宛新荣,王广和,等. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活史对策中的意义. 兽类学报,2004,24(3):229~234.
- [98] 都玉蓉,苏建平,刘季科. 根田鼠身体大小的性二型. 兽类学报,2001,21(3):236~239.
- [99] 吴贤汉,张士瑾,王永元,等. 青岛文昌鱼的生活史——年龄、生长和死亡研究. 海洋与湖沼,1995,26(2):175~178.
- [100] 张健东. 中华乌塘鳢的生长、生长模型和生活史类型. 生态学报,2002,22(6):841~846.