

研究简报

克隆植物种子繁殖和营养繁殖的适合度分析和度量

陈尚马艳

李自珍^V王刚

(国家海洋局第一海洋研究所 青岛 266003) (兰州大学干旱农业生态国家重点实验室 兰州 730000)

摘要 植物种群繁殖的适合度指繁殖行为适应环境变化的能力及其对种群更新发展的贡献,不仅表现在个体水平也表现在基因水平。提出度量种子繁殖和营养繁殖在个体和基因水平的适合度的计算公式,并计算了白三叶草繁殖的适合度,较好地解释了种子繁殖和营养繁殖对克隆植物种群更新发展的不同作用。

关键词 克隆植物,种子繁殖,营养繁殖,适合度。

ANALYSIS AND MEASUREMENT OF THE FITNESS OF SEED REPRODUCTION AND VEGETATIVE REPRODUCTION OF CLONAL PLANT

CHEN Shang MA Yan

(First Institute of Oceanography, SOA, Qingdao, 266003, China)

LI Zi-Zhen WANG Gang

(State Key Lab. for Arid Agricultural Ecology, Lanzhou University, Lanzhou, 730000)

Abstract The reproduction fitness of plant population represents the adaptive ability of plant reproductive behavior to the environmental change and the contribution of plant reproduction to population regeneration. The fitness of reproduction is reflected both on the individual level and on the gene level. One set of formula were built to measure the fitness of seed reproduction and vegetative reproduction on the individual and gene level, and the fitness of white clover was calculated with the new formula. The results show that the new formula illuminate well the different contribution of seed reproduction and vegetative reproduction to the that regeneration of clone plants

Key words clone plant, seed reproduction, vegetative reproduction, fitness.

种群具有三个基本特征:数量特征,空间特征和遗传特征。也就是说任何种群均由一定数量的个体组成,占有一定范围的空间,具有特定的遗传结构。克隆植物的繁殖包括种子繁殖(seed reproduction)和营养繁殖(vegetative reproduction)。二者在个体水平上均表现为产生新个体占据新生境;在基因水平的表现却不同。种子繁殖通常增加种群基因库的多样性^[1],而营养繁殖一般不增加种群的遗传多样性(genetic diver-

* 八五攻关项目“南方山坡草地放牧优化模式研究”和国家自然科学基金资助的部分内容。

收稿日期:1996-12-10,修改稿收到日期:1998-05-20。

sity)^[1]。种群繁殖的适合度(fitness)指繁殖行为适应环境变化的能力及其对种群更新发展的贡献^[2-4],通常用繁殖收益评价繁殖的适合度^[3,5]。植物付出的是物质和能量,收获的是新个体和扩大的空间和(或)遗传多样性的提高。本文在分析繁殖适合度的基础上尝试给出度量繁殖适合度的新公式,计算了白三叶草繁殖的适合度,并进行了理论探讨。

1 度量克隆植物繁殖适合度的新公式

目前对克隆植物的繁殖适合度的评价主要集中于种子繁殖^[2-5-7],很少考虑对营养繁殖的适合度进行评价^[8]。而且在评价种子繁殖的适合度时只考虑数量特征,未考虑空间特征和遗传特征。也就是说,只考虑繁殖产生新个体的数量^[5-6],忽视了繁殖在扩大生境、占有新资源和遗传多样性等方面的贡献,繁殖产生的新个体越多,占据生境范围越大,就拥有更多资源,繁殖的收益就多,适合度就高。若繁殖还增加种群的遗传多样性,提高种群的适应能力,繁殖的收益就更多,适合度就会更高。繁殖的适合度不仅体现在个体水平,还体现在基因水平,二者的性质不同,分别度量。

1.1 克隆植物繁殖在个体水平的适合度的新公式

克隆植物繁殖在个体水平的适合度主要表现为增加新个体,扩大生境范围,拥有更多的资源。由于生境的生态适宜度不同,生境的质量不同,生境资源的可利用性不同,即使占据相同面积的生境,植物的收益也不相同。评价适合度时不仅要考虑新个体数量、生境面积大小,还要考虑生境的生态适宜度^[9]。我们提出下式评价繁殖在个体水平的适合度:

$$IF = \sum_{i=1}^N A_i \cdot NS_i \quad (1)$$

其中, IF : 繁殖在个体水平的适合度, N : 繁殖产生的成功新个体的数量, A_i : 第 i 个新个体占据的生境范围, 包括地上和地下空间, NS_i : 第 i 个新个体占据生境的生态适宜度, 它是对生境中所有生态因子的适宜度的综合评价^[9]。生境的生态适宜度用下式计算:

$$NS_i = \sum_{j=1}^M NS_{ij} \quad (2)$$

$$NS_{ij} = \begin{cases} 0 & X_j < X'_{min} \text{ 或 } X_j < X'_{max} \\ \frac{X_j - X'_{min}}{X'_{opt} - X'_{min}}, & X'_{min} \leq X_j \leq X'_{opt} \\ \frac{X_j - X'_{max}}{X'_{opt} - X'_{max}}, & X'_{opt} < X_j \leq X'_{max} \end{cases} \quad (3)$$

这里, NS_i : 第 i 个新个体占据生境的生态适宜度, NS_{ij} : 第 i 个新个体占据生境中第 j 个生态因子的生态适宜度, X_j : 第 j 个生态因子的实测值, X'_{min} 、 X'_{opt} 、 X'_{max} : 植物适应第 j 个生态因子的下限值、最优值和上限值, M : 生态因子的数量。生态适宜度(NS) 在 0~1 范围取值, $NS=0$ 意味着植物在该生境中不能生存, $NS=1$ 表明该生境最适合植物生活。

1.2 度量克隆植物繁殖在基因水平的适合度的新公式

克隆植物种子繁殖通过子房、花粉形成过程中遗传物质交换和受精时配子的自由组合过程能改变后代的遗传多样性^[4]。营养繁殖过程中也有极少数营养体突变, 改变后代的遗传组成^[1]。繁殖对遗传结构的影响可用种群的遗传多样性的变化来衡量。繁殖在基因水平的适合度用下式计算:

$$GF = GD_1 - GD_0 \quad (4)$$

其中, GF : 繁殖在基因水平的适合度, GD_0 、 GD_1 : 繁殖前后的遗传多样性。遗传多样性用下式计算^[10]:

$$GD = \sum_{i=1}^N \left(1 - \sum_{j=1}^M P_{ij}^2 \right) / N \quad (5)$$

其中, P_{ij} : 第 i 个基因位点第 j 个等位基因的频率, N : 总的基因位点数, M : 第 i 个基因位点的等位基因数。 $GF > 0$ 表示繁殖增加了种群的遗传多样性, $GF = 0$ 说明繁殖不影响种群遗传多样性, $GF < 0$ 繁殖降低种群的遗传多样性。

2.3 克隆植物繁殖的适合度指数

比较不同植物不同繁殖方式的适合度差异时,需要考虑繁殖成本^[5,6]。我们用适合度指数(index of fitness, IF)表示繁殖的单位成本(物质和能量)所产生的适合度。个体水平的繁殖适合度指数(IIF)等于个体水平的适合度与繁殖成本之比。相应地,基因水平的繁殖适合度指数(IGF)等于基因水平的适合度与繁殖成本之比。种子繁殖的成本包括生殖器官(花、种子等)的生产成本和呼吸消耗^[5-6]。营养繁殖的成本包括新产生分株所含的物质能量及其呼吸消耗。

2 白三叶草种子繁殖和营养繁殖在个体水平的适合度

1994年4~8月在贵州威宁白三叶草地的调查表明^[1,11],平均一株白三叶草生长3朵花序,分别有小花55、48和44朵,结籽率1.5粒/朵。花柄、花序和种子的干重为0.278g。土壤中种子的萌发率4.2%^[12],幼苗成活率4.4%^[13]。幼苗占据土表面积平均7.5cm²,幼苗占据生境相邻不远,差别不大,其生态适宜度近似取1。白三叶草营养繁殖产生的分株,由于得到基株的支持成活率接近100%。平均一个基株有36个分株,每个分株占据空间以土表面积计算,为14.6cm²。分株占据生境相邻无明显差别,其生态适宜度以1计算。白三叶草营养繁殖成本用分株的干重(忽略呼吸消耗)表示, $C=1.90g$ 。

白三叶草种子繁殖在个体水平的适合度和适合度指数分别为:

$$IF_s = (55 + 48 + 44) \times 1.5 \times 4.2\% \div 4.4\% \times 1 \div 7.5 = 3.06 \text{ 个} \cdot \text{cm}^{-1}$$

$$IIF_s = 3.06 / 0.27 = 11.3 \text{ 个} \cdot \text{cm}^2 / \text{g}$$

白三叶草营养繁殖在个体水平的适合度和适合度指数分别为:

$$IF_n = 36 \div 14.6 \times 1 = 525.6 \text{ 个} \cdot \text{cm}^2$$

$$IIF_n = 525.6 / 1.90 = 276.6 \text{ 个} \cdot \text{cm}^2 / \text{g}$$

白三叶草在个体水平营养繁殖的适合度和适合度指数明显的比种子繁殖要高,也就是说营养繁殖的收益更大。白三叶草的花枝经常在产生成熟种子之前就被啃食,种子繁殖过程通常不能完成,种子繁殖投资常常失败。通过定量分析种子繁殖和营养繁殖的适合度,部分地解释了白三叶草主要依靠营养繁殖发展壮大种群及其耐牧耐践踏的特性。

3 讨论和结论

由于种子数量大而轻,可以散布到更多更远的地点,而且种子可以度过严寒,提高后代的遗传多样性。但是新生境的环境变化大、安全性低,种子萌发率和幼苗成活率低。所以说种子繁殖是高风险的投资。一年生植物靠种子繁殖延续种群,多年生植物在依靠营养繁殖巩固已有地盘、提高竞争力的同时,还靠种子繁殖在更大范围占据新生境,提高进化适应能力。

种子繁殖和营养繁殖的适合度在不同生境中是有差别的。在温度限制、水分充足的生境,营养繁殖适合度高,具有进化优势,如高寒草甸植物营养繁殖发达,多年生植物多。在温度适宜,水分限制生境中,种子繁殖适合度高,如荒漠植物主要在短暂的雨季迅速开花结籽完成生活史,一年生植物居多。Grime(1979)认为无干扰环境中营养繁殖有选择优势^[14],我们的研究表明放牧干扰在个体水平有利于营养繁殖,结论不同可能与计算适合度时考虑的因子不同有关。我们没有计算白三叶草在基因水平营养繁殖和种子繁殖的适合度,但是可以推测种子繁殖的适合度更大。有研究表明种子繁殖提高/维持白三叶草种群的遗传多样性^[15]。营养繁殖形成聚集的群体有利于提高个体的生存和竞争力,而种子繁殖对于提高/维持种群的进化适应能力十分必要。

本研究把繁殖的适合度细分为个体水平的适合度和基因水平的适合度,提出度量种子繁殖和营养繁殖在个体和基因水平的适合度的计算公式,较好地解释了种子繁殖和营养繁殖对克隆植物种群更新发展的不同作用。由于缺乏深入的研究数据,本文没有计算白三叶草在基因水平的适合度,对个体水平的适合度的计算也存在许多简化,有待深入研究。

参 考 文 献

- 1 陈 尚,等.白三叶草分枝格局的研究.草业科学,1995,12(4):35~40
- 2 钟章成.植物种群的繁殖对策.生态学杂志,1995,14(1):37~42

- 3 Kozlowski J. Measuring fitness in life-history studies. *TREE*, 1993, **8**(3): 84~85
- 4 Lovett Doust J. Plant reproductive strategies and resource allocation. *TREE*, 1989, **4**: 230~233
- 5 Reznick D. Measuring the cost of reproduction. *TREE*, 1992, **7**(2): 42~45
- 6 Law R. The cost of reproduction in annual meadow grass. *Am. Nat.*, 1979, **113**: 3~16
- 7 Kozlowski J. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *TREE*, 1992, **7**(1): 15~19
- 8 Hespenheide H A. Asexual reproduction: A further consideration. *Am. Nat.*, 1979, **113**: 769~772
- 9 李自珍编著. 应用生态学研究. 兰州: 甘肃科技出版社, 1991, 58~71
- 10 Hoetzer A R. Molecular genetic analysis of populations. London: IRL Press, 1992, 45~56
- 11 陈 尚, 等. 克隆植物生长型的研究进展. 生态学杂志, 1997, **16**(4): 258~272
- 12 Pascumarty S V et al. Causes of low seed set in white clover. *Grass and Forage Sci.*, 1993, **48**: 79~83
- 13 Chapman D F. Natural reseeding and *Trifolium repens* demography in grazed hill pastures. *J. Appl. Ecol.*, 1987, **24**: 1025~1043
- 14 Grime J P. Plant strategy and vegetative process. Chichester: John Wiley and Sons, 1979, 345~350