

DOI: 10.5846/stxb201211261676

李洁, 孙庚, 胡霞, 张洪轩, 刘琳, 吴宁. 植物的亲缘选择. 生态学报, 2014, 34(14): 3827-3838.

Li J, Sun G, Hu X, Zhang H X, Liu L, Wu N. Kin selection in plants. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3827-3838.

植物的亲缘选择

李 洁^{1,2,3}, 孙 庚^{1,3}, 胡 霞⁴, 张洪轩⁵, 刘 琳⁶, 吴 宁^{1,3,7,*}

(1. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; 2. 中国科学院大学, 北京 100039;

3. 若尔盖高原泥炭地与全球变化研究站, 阿坝藏族羌族自治州 624400; 4. 乐山师范学院, 乐山 614000;

5. 四川省草原科学研究院, 成都 610097; 6. 四川农业大学, 雅安 625000; 7. 国际山地研究中心, 加德满都, 尼泊尔)

摘要: 亲缘选择是指在一个随机交配群体中的个体基于亲缘关系而以一种非随机性的方式相互作用, 其作用结果是亲缘个体得到更大的广义适合度。综述了亲缘选择和亲缘竞争两种观点以及各自的试验支持证据; 分析了导致亲缘选择试验结果出现分歧的原因, 认为这主要是由于对亲缘选择理解上的模糊以及试验设计的不严谨所致。植物间的亲缘选择研究不仅相对较少, 对亲缘选择的机制研究更为欠缺, 这就造成了目前对此问题在科学认识上出现不少盲点。综合前期研究, 提出今后对亲缘选择的研究应该首先界定“亲缘”程度, 同时改良试验设计方案, 选择多种不同生境下的物种对亲缘选择进行深入研究, 并且考虑环境因子对植物亲缘选择的影响。同时, 对植物亲缘识别机制的研究应该从生理生化方面出发, 通过定性定量地分析探索植物根系分泌物在植物亲缘识别中的作用和作用途径。

关键词: 亲缘选择; 亲缘竞争; 适合度; 生态位分化; 种内相互作用

Kin selection in plants

LI Jie^{1, 2, 3}, SUN Geng^{1,3}, HU Xia⁴, ZHANG Hongxuan⁵, LIU Lin⁶, WU Ning^{1, 3, 7, *}

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Zoige Peatland and Global Change Research Station, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Aba 624400, China

4 Leshan Normal College, Leshan 614000, China

5 Sichuan Academy of Grassland Science, Chengdu 610097, China

6 Sichuan Agriculture University, Ya'an 625000, China

7 International Centre for Integrated Mountain Development, Kathmandu, Nepal

Abstract: Kin selection is an evolutionary strategy that favors the reproductive success of an organism's relatives, even at a cost to the organism's own survival and reproduction. It is also defined as random mating of individuals genetically closely-related, through their interactions, to make them fit. Although kin selection is universally authenticated among animals, studies of kin selection in plants are scanty, and available sources are inconsistent. In this article we reviewed the available documents on kin selection and niche partition, brought supporting evidences and discuss reasons for differences in experimental results, come up with possible mechanisms of kin selection for future research. The theory of ecological niche partition stipulates that given interactions between kin plants, there is "kin competition" as well as "kin cooperation" in consistent with kin selection. Recent studies on kin selection in plants have shown that plants increased their root allocation when groups of strangers shared a common pot compared to groups of siblings, which indicates plants may discriminate kin

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31000233, 31000238, 31100360, 31200378, 31250110519, 31350110328); 中国科学院战略性先导科技专项 (XDA05050404); 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2-EW-J-22); 四川省科技厅国际合作项目 (2012HH0009); 中国科学院外籍青年科学家项目 (2013FFSA0001, 2012Y1SB0009)

收稿日期: 2012-11-26; **修订日期:** 2014-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuning@cib.ac.cn

under competitive conditions and benefit their siblings. Contrary to this, other studies have proved that it was not kin selection, but the competition ability of plants that predicts interaction results. Such opposite conclusions are mainly attributed due to two reasons: 1) Different species have different ability of kin selection or niche partition. Species which have stronger ability of kin selection benefit siblings on fitness; while other species have stronger ability of niche partition will benefit strangers. 2) Improper experimental design resulting mislead deduction, such as without considering the effects of different families that have different competition abilities, wrong indexes irrelevant to fitness and neglecting effects of soil volume. Because of insufficient previous researches on kin selection, it is impossible to make confirmative conclusions on whether kin selection commonly exists in plants. Mechanisms of kin selection may rely mainly on roots. Studies have shown that roots are the transmission channels for kin signals because kin selection occurs only when neighbor roots appears nearby. Other studies reported that related plants transmit genetic information through root secretion among each other. It is also possible that microbes are drivers of intra-specific processes to favor sibling or stranger groups, but so far convincing evidences are rare. Undoubtedly, there is a need to focus on observation and analysis of root system to correlate between roots and kin selection for in-depth studies on kin selection mechanism. Therefore proper research inconsideration to all the parameters explaining the kin selection are required to arrive in conclusion. Through the literature review, it is apparent that for the detailed understanding of kin selection in plants, we need to improve experimental designs by choosing multiple families of species under different environmental conditions to conduct thorough studies and determine universality of kin selection among plant species. To explore mechanisms of kin selection in plants, physiological and biochemical studies are also required to ascertain plants secretions and exudates in recognizing their kin and determine their secretions pathways, explore how signal(s) are generated, transmitted and effects on kin relationships by the method of signal transduction.

Key Words: kin selection; kin competition; fitness; niche partition; intra-specific interactions

Hamilton 在 1963 年提出了亲缘选择思想^[1], 并且在动物群体中得到了广泛的研究和验证。同时这一理论也被用来解释社会群体性动物之间存在的利他行为, 并且认为利他行为的强度与物种的亲近程度成正比^[2], 比如研究发现蜂巢防卫者让入侵者进入蜂巢的可能性与二者间的遗传关系有关, 与防卫者亲缘关系近的个体易被“放行”; 相反, 亲缘关系远的个体更容易被攻击和驱赶^[3]。动物界这种亲缘选择的基础是亲缘识别, 特殊的基因^[4]和共同的社会行为是动物亲属识别的可能机制, 动物之间可以通过分泌特殊物质产生特殊气味^[5]或者通过肢体接触, 发出声音等信号进行信息交流^[6], 从而进行亲属识别。在植物界, 由于植物大多聚集生长^[7], 具有亲缘关系的个体常常聚集在母株周围, 这就为植物间的亲缘选择提供了条件。亲缘选择理论预测植物之间可能存在亲缘选择, 但针对植物亲缘选择的研究相对较少, 仅有的相关试验结果却不统一, 在植物亲缘选择的机制和生态学意义方面更是缺乏研究。已有的研究主要以加拿大科学家 Dudely 等为代表, 其先后对 1 年生海马康草 (*Cakile edentula* var. *lacustr*)

和北美凤仙花 (*Impatiens* cf. *pallida*) 的亲缘选择进行研究。结果确认了以上两种植物均具有亲缘选择, 植物能感知并识别邻居的亲缘身份^[8-9]。在此基础上, Dudely 等首次揭示了亲缘选择的机制, 即相邻根系的亲缘识别是亲缘选择的基础, 植物根系分泌物作为信号传达了亲缘信息^[10]。但是, 随后 Masclaux 等以拟南芥为研究对象的试验认为是亲缘竞争, 而非亲缘选择, 在亲缘植物相互作用中占主导地位^[11]。所以对于植物亲缘选择方面的研究, 并没有得出统一的可信的结论, 对此仍需要进行长期和深入的研究。在此, 笔者对亲缘选择的概念和相关理论, 特别是植物亲缘选择研究的最新进展作了综述, 分析了亲缘选择研究导致结果不一致的原因和试验设计中可能存在的问题, 并进一步提出了未来的研究方向。

1 利他行为与 Hamilton 亲缘选择

达尔文自然选择学说表明, 自然界所有生物都经历着生存斗争和适者生存的自然选择过程, 个体通过互相竞争而提高自身的适合度和繁殖率。而对

于动物界普遍存在的利他行为,达尔文的解释仅限于在社会性动物如蚂蚁和蜜蜂中,认为这些不育等级就好比在单一的谱系中由于生殖选择而产生的特殊不育部分^[12]。由于利他的那些不育等级(工蜂,工蚁等)自身不能繁殖,那么其存在和进化如何发生?假使让所有的雌性都能生殖,产生的子代数量是不是比现有的生殖模式下产生的子代要多?如果是这样的话,利他行为是如何在进化中得到发展的?这些问题达尔文没有进行明确的论断。之后生物学家通过野外考察和试验室研究进一步揭示出生物有机体存在着利他行为,利他行为是生物有机体的一种生存策略和微进化过程。

社会性群体中的利他行为得到普遍认可,同时,Haldane^[13]认为,即使在非社会性群体中,利他行为也是存在的。他的研究结果就是之后的亲缘选择。他认为:即使不能自身生殖的个体,其基因也可以在群体中得到复制。1964年,Hamilton将这个观点上升到理论层次,并提出“亲缘选择(kin selection)”思想^[1]。Hamilton亲缘选择以“广义适合度”理论为基础,即某一个体通过间接作用在其他相关个体繁殖上及直接作用在它们自身繁殖上的作用来获得自身适合度,Hamilton定义亲缘选择是在一个随机交配群体中的个体基于亲缘关系而以一种非随机性的方式相互作用,其作用结果是亲缘个体得到更大的广义适合度。这种亲缘选择解释了物种的间接适应效应是如何通过个体和群体间的适应性权衡最终达到最大的物种广义适合度。同时,Hamilton给出了亲缘选择的表达式:如果 $rB > C$, (r 指的是两者的相关系数, B 指的是个体对其亲缘个体的效益, C 指的是个体自身的价值),亲缘选择发生,反之,则不发生。从Hamilton的定义和等式来看,亲缘选择概念的解释可以划分为广义和狭义两种:广义的亲缘选择应用于具有某些相同重要基因的个体之间,不限制是否来自同一亲本;狭义的亲缘选择则是特指那些具同一亲本的个体之间的相互关联(Hamilton曾表示支持亲缘选择狭义的解释)。亲缘选择从群体层面上看,是一种无私的利他行为,但从基因层面上讲,亲缘选择虽然降低了个体自身的适合度,却提高了群体的适合度,个体的这种利他行为的结果是使得一些与自身相似的基因通过群体遗传得到更好的保留和繁衍。Dawkins指出:“一个基因有可能帮助存

在于其他生物个体内的其自身的复制品,这种情况看起来倒是生物个体的利他主义,但这样的利他主义仍然是出于基因的自私性”^[14]。亲缘选择的进化机制便是通过降低捐赠者的适合度来增加其广义适合度。从这个层面上看,亲缘选择行为亦是一种“利己行为”。

亲缘选择从理论层面解释了个体牺牲自己而使亲属受益和亲属个体间避免极端行为的原因。后期的大量研究证明了亲缘选择,但同时,Hamilton理论本身存在3个误区,误导了其关于利他行为和社会进化论点。第一,Hamilton在基因遗传的数学算法上出了简单错误^[15],蚁后对雌性子代的分配比例是1:1,但是工蜂也可能代替蚁后而增加雄性子代,会导致子代的性别比例发生变化。第二,社会群体的个体并非来自相同的亲本,这些亲本之间也并非都有亲缘关系,那么利他行为也发生在不具亲缘关系的个体间,所以亲缘选择并不能有效地解释群体全部的社会性利他行为^[16],在此前提下,综合生态因子作用下的自然选择(包括群体选择和个体选择)作用或许是主要原因。第三,Hamilton的亲缘选择不等式 $r b_k > c$ 只是发生在理论层面,利他行为在 $r=0$ 时候依然发生,比如互惠利他行为。Wilson等认为更准确的理论描述应该是 $r b_k + b_e > c$,这是亲属间获得的利益(个体层面), b_e 是基于群体获得的利益(群体层面),与亲缘关系是独立的,当 b_e 很大的时候, b_k 就可以忽略,即在自然界明显存在的群体选择^[17]。

与集群性动物一样,植物也大多集群生长^[7],相邻植物间通过改变周围的微环境来互相影响^[18],植物亦可以通过改变周围的小环境(如通过根系分泌特殊物质^[10,19])和自身的表型(如某些生长特征)来回应个体间的相互影响^[20]。研究发现植物之间也存在“利他倾向”,并且这种利他倾向与植物的亲缘关系有关,与亲近程度成正比,即个体之间的亲缘关系越近,彼此之间的利他倾向越强^[1,21]。并且植物间这种不加以选择的利他行为只发生在具有亲缘关系的个体之间^[1]。这类利他行为能让其亲属更好地繁殖与自己相同基因的后代,从而延续优良基因有利于种族的繁荣和进化,能有效地避免资源的过度消耗和种内竞争的压力。

2 植物的亲缘选择和亲缘竞争

植物由于繁殖方式(比如无性生殖)^[9]、种子和

花粉的传播方式,以及植物物种的交流方式^[10]的限制,大多数植物选择集群生长。生长在一起的不同物种由于对资源的利用方式不同而产生生态位分化,降低了植物间的竞争。而生长相邻的亲缘植物由于相似的基因型和资源利用方式,竞争可能更为激烈,导致亲缘种间的竞争适应性降低。Young 等根据这一理论基础提出亲缘植物相互作用的“生态位分化假说”^[22]。而 Hamilton 的“亲缘选择”体系则认为亲缘种之间是相互协作和相互帮助的^[1],此观点得到的结论是亲缘植物之间的竞争相对较小,从而

使得其竞争适应能力大于非亲缘植物之间的竞争适应力。对于亲缘植物间可能存在的相互作用方式,File^[23]等作了分析(图1),在4个种植点中,两株亲缘植物和两株非亲缘植株的组合相互作用,作用方式分别是亲缘选择作用、竞争作用和二者交互作用。研究发现,不同作用机理下植株在生长优势和根系分配方面出现差异,依据不同处理下(亲缘/非亲缘)植物的表现可以反证亲缘选择。现有的对植物间亲缘选择开展的研究也都建立在二者独立发生的基础上。

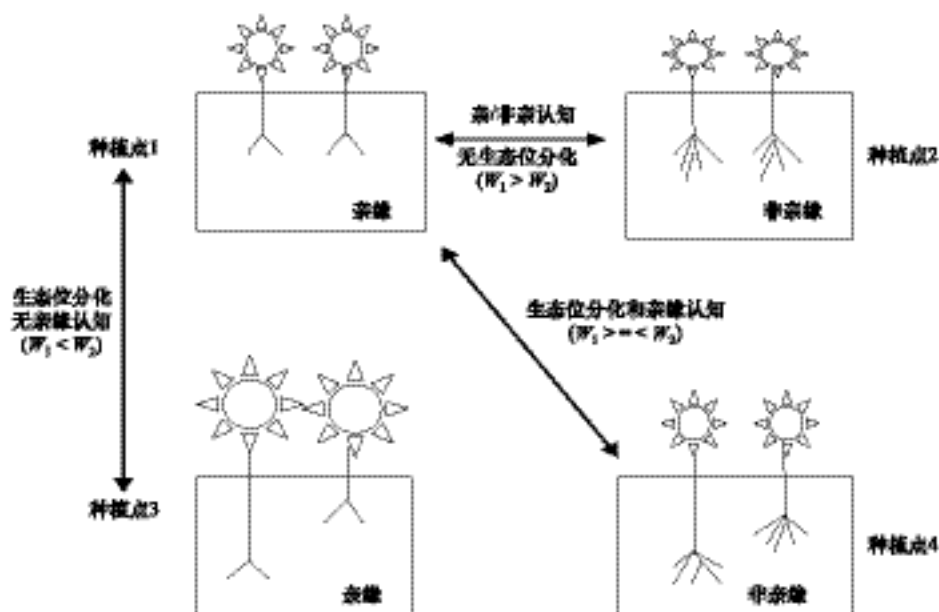


图1 亲缘植物可能的相互作用方式

Fig.1 Possible interaction between kin plants

植物亲缘选择的研究在一些物种中得到肯定,但同时研究结果也存在一些争议。早期植物间相互作用的关注重点在于植物间的竞争性研究,亲缘关系越近的植物,由于对资源和空间生态位的占有性趋于相似,所以竞争被认为是亲缘植物间相互作用的主要形式,但研究过程中却出现了亲缘群组表现好于非亲缘群组^[24],例如,植物的个体大小这一特性是群体选择的结果,但这种现象却只有在当相邻植物具有亲缘关系的时候才能观察得到^[25]。这些结果与亲缘选择结果相一致。发现这些现象之后,研究人员针对植物间亲缘选择的探索和研究也相应展开,例如,Collins 对野青茅(*Phalaris arundinacea*)的研究结果充分肯定了亲缘选择。试验以野青茅为中心,建立六边形,在六边形的各个顶点对目标植株分别包围以亲属植株和非亲属植物两种类型的邻居

形成六边形斑块。试验结果表明,相邻植物是亲属的斑块具有更大的生物量生长、茎长和地上生物量^[26]。这些结果以形态学的指标证明了亲缘选择,说明亲缘植物之间是合作进化的。如果植物界真的普遍存在亲缘选择,那么人们对植物群落的构建和动态演化方面的认识都将发生重要的变化。但同时,Griffin 等对亲缘选择理论提出了质疑,认为亲缘选择理论的重要性在应用上被高估,植物之间亲缘关系的评估本身就不是亲缘选择促进利他行为的有效证据。而且,亲缘间的竞争可以降低间接适应性益处的重要性^[27]。同时亦有试验研究表明,亲缘植物间的主导作用依然是竞争,比如黄花茅(*Anthoxanthum odoratum*)有性繁殖的后代(非亲属组)适应性好于无性繁殖的后代(亲属组)^[28],并且植物的生长表现受到多个生态因子的综合影响,不

考虑环境因子作用得出的结论不具全面性。在黄花茅试验中加入蚜虫侵害干涉处理,受害程度在不同的群组中发生了变化,其中亲属群组的抗性(适应性)最低^[29],但是,当种植点中的非亲属邻居增加时,亲属群组的适应度却有所增加^[30]。植物不同形态指标对亲缘选择的响应也不同,灰毛豆(*Triplasis purpurea*)在发芽量和平均开花受精小穗量方面,亲属群组虽然优于非亲属群组,但没有统一的特征数据趋势表明亲属间的表现优于非亲属组^[31]。同时,基因水平的研究表明在亲缘组合和非亲缘组合两种试验处理下,目标植物并没有出现特殊的调控基因或者基因序列的变化。对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)采用全序列基因分析法对7对亲属群组和非亲属组进行基因测序对比,结果没有区别^[32]。所以,对于具有亲缘关系的植物之间的相互作用,到底是亲缘合作,还是亲缘竞争,至今没有得出统一的结论。

加拿大麦克马斯特大学(McMaster University)的科学家 Dudley 和其领导的小组对植物的亲缘选择和亲缘选择机制展开了系统研究。Dudley 对1年生植物海马康草根系在与亲属植物一起生长和非亲属植物生长两种情况下的生长状况进行了观察,发现植物可以通过根系的竞争性作用来辨别亲缘关系。在其研究中,植物的根系作为研究亲缘选择的机制,强壮的根系状况代表着强的植物地下竞争力,根系竞争力与亲缘选择具正相关性。试验结果显示亲属群组的根系生物量小于非亲属群组,也小于根系相互隔离的亲属组根系生物量,从而证明了亲缘选择,并且认为亲缘选择的基础是根系间的亲缘识别^[8]。之后,其研究组又对北美凤仙花进行地上部分亲缘选择的研究,通过其地上部分对阳光的竞争反应和对出现的相邻根系(亲属与非亲属根系)的反应来判断这些反应是否与亲缘选择有关。结果北美凤仙花只有当与非亲属植物根系作用的时候才表现出亲缘识别。在与非亲属者作用的时候植物调整其地上和地下生长比例,并在亲缘作用的时候其茎叶得到增长。研究人员认为这种现象可以说明植物的亲属之间是合作的,植物的根系和地上部分都对亲缘选择产生响应^[33]。其另一项研究更为直接地得出是亲缘认知,而非竞争干扰,决定着植物(选用的材料是海马康草)根系的分布^[9]。该小组之后对植物根系分泌

物的研究发现,添加了含有亲缘植物根系分泌物的目标植物比对照组显示出更高的生物量生长,揭示了植物是通过根系传达亲缘认知的(根系分泌物作为认知信号),这一理论从识别机制方面解释了亲缘选择^[10]。但是,Dudely 等的试验依然存在疑虑,尽管创新性地提出了此两种植物具有亲缘选择现象,但这种现象很大程度上是由于观测样本数量偏少所得出的统计学结果。而且对亲缘选择测度所选用的指标不够全面,亲缘选择是一个系统发生的微进化过程,某个或某几个指标的线性关系并不能反映个体的所有形态学特征与选择结果的一致性。在特定的生态场中,植物个体间通过化感作用而产生的互利现象,这种互利现象并非与亲缘关系呈现协同关系。试验设计过于简单,完全忽略了环境因子的作用,并且不排除试验中群体遗传对结果分析的影响,所以 Dudley 等的研究不能充分说明亲缘选择在植物中的作用结果和作用形式,所以也没有可靠的依据去分析其生态学意义。总结亲缘选择试验,造成结果的不具统一性和系统性,与试验所选材料及其生态学特性密切相关。不同的物种对竞争的响应方式不同。研究表明,地上部分的竞争响应方式在物种间没有差异,但植物地下部分的响应方式则随着物种的不同而产生差别^[34]。试验材料的生态学特征对试验结果的影响主要表现在种子传播方式上,比如在粘性种群中,即由于种子传播的限制,子代分布在母株周围生长,形成密集、遗传单一的种群。这种种子传播方式能够促进亲缘合作进化的产生,并且不加以选择的利他行为发生在高度粘性化种群中^[1]。由于高度粘性种群的个体都具有亲缘关系,亲缘个体之间的利他行为就不需要进行亲缘识别,所以亲缘选择的结果就不明显表现在个体层面上的适应性差异,而是在群体层面上表现为合作进化。但在非粘性种群中,亲缘选择在个体水平上受到亲缘关系程度的影响表现在 Hamilton 的不等式中,即亲缘系数 r 影响着亲缘选择的程度,例如雄性幼体只有当邻居是其母亲、祖母和曾祖母的时候,其适应性才优于其他对照个体,但当其邻居是叔叔、姑姑和堂兄弟姐妹的时候,则没有变化^[20]。

适应性作为测度亲缘合作和亲缘竞争的指标不具直接性。因为适应性在表型上的表现由多方面来决定,例如种子的基因型和生长特征等。这些因素

或许比亲缘选择和生态位分化对植物表型适应性的影响更大^[11]。如果某些家庭的遗传竞争力大于另一些家庭,那么这些家庭的适应性表现就优于其他家庭,这一结果会掩盖和混淆单纯的亲缘选择和生态位分化结果。例如,研究发现海马康草基部的种子在试验中的幼胚总生物量要大于远端的种子^[9]。

亲缘选择的对应测量指标的选取对结果也有影响。采取地上和地下等不同的指标进行测定,与亲缘选择理论相一致的结果是根系的分配量在亲缘组要小于非亲缘组^[8],但植物亦能在地上生物量与地下生物量上进行权衡分配,使得试验结果发生改变。而试验材料本身的生长环境(比如阳光和水分供应)对试验结果亦产生影响,植物对邻居的相互作用随着植物种类和特性的不同表现出不同方面的响应,如凤仙花对非亲属邻居的竞争反应是增加了植物叶片的分配量^[33],而海马康草的响应是增加了根系的分配量^[8]。

3 亲缘选择机制

亲缘选择发生在具有亲缘关系的个体之间,亲缘识别是亲缘选择的基础,有利于植物对亲属的偏好认知,从而降低植物体对相邻植物积极相互作用的成本^[8]。亲缘选择的作用机制不同于“自我/非我认知”认知系统^[10],因为自我认知过程中植物局限在自身各个部分的辨识,即便是基因上完全相同的个体植物也可能被认为是非我。至今,可确定的植物身份识别系统是植物界普遍存在的“排己系统”,即不接受自己或亲属的花粉。而亲缘选择是对亲属个体的识别,相关的研究比较缺乏,对于亲缘选择机制还没有明确的结论。

亲缘选择的发生可能依赖于植物根系之间的相互作用和交流。Dudley 等通过对 1 年生海马康草进行亲属群组和非亲属群组之间的对比研究^[8],观察亲属群组和非亲属群组根系表型的变化,指出植物可以通过根系的竞争反应来识别亲属。根系相互作用下的亲属群组与非亲属群组相比较,显示出了低的根系分配量,而根系隔离的亲属群组和非亲属群组却没有明显的差异,说明亲缘认知依赖于根系,根系的相互接触和作用植物亲缘识别的基础。而且亲缘识别只有当陌生邻居根系出现的时候才发生^[32]。到底根系是如何进行亲缘识别的?亲缘识

别的媒介是什么?哪种物质传达了亲缘信号?相关研究表明,植物可通过相邻植物分泌的化学物质进行亲缘识别,进而发生亲缘选择行为。Bais 等研究了根系分泌物的可溶性化学物质,结果表明当植物生长密度大,并且株间距相同时,根系空间的分布适应性决定于这些邻居是否是同族的,植物的分泌物显示其对同族和陌生者的反应在不同方面存在差异,而且这些方面与物种生态学特性相匹配^[19]。这表明根系分泌物有可能提供了植物亲缘识别的信号。Dudley 研究小组对植物根系分泌物在亲缘识别中的作用做了相关研究,研究人员对目标植物分别添加含有亲属和非亲属植物分泌物的溶剂,在相同条件下培养一段时间后发现,添加了非亲属植物根系分泌物的目标植物比添加了亲属植物根系分泌物的目标植物显示出高的侧根生长量,说明根系分泌物可能传达了某种亲缘信号^[21]。对根系分泌物在亲缘选择中的研究,开启了从理化方面对亲缘认知过程进行探索的手段和方法。

Dudely 等虽然创造性地通过根系分配量差别的总结提出根是植物亲缘认知的基础,但根系的生长和分配结果依赖于诸多原因,或者是多种因子综合作用的结果(图 2^[9]),试验中植物根系呈现出来的差异是否是亲属选择的原因,尚存在争议。所以后期的研究还需要加强对根系与亲缘选择之间关联的观测和分析,如果大量实验能支持根系亲缘识别机制,那么之后的研究就需要更为精细和严谨的思考,根系过程除了根系分泌物之外还有很多其他的作用途径,是否根系分泌物只是亲缘认知诸多过程中的一种方式?具亲缘关系的植物之间是否可以像动物一样,直接通过肢体接触传达信号。而且根系分泌物包含诸多化学物质,到底是哪种化合物或者哪种元素在起主要作用?这种信号物质是如何作用在植物的识别位点?植物又是通过何种生理生化过程对这些信息进行处理和回应?这些问题都需要在后期的研究中加以考虑。总的来说,对植物亲缘选择机制的研究还处于初步探索阶段,现有的研究结果相对较少,在科学认知上还有大量的盲点,尚待更为严谨和准确的研究。

4 植物亲缘选择研究中的一些问题

亲缘选择由于研究方法和研究对象等不同,得

出的结果和观点也不同。总结和归纳研究中所存在的争议和问题,可以为后期的研究提供借鉴。

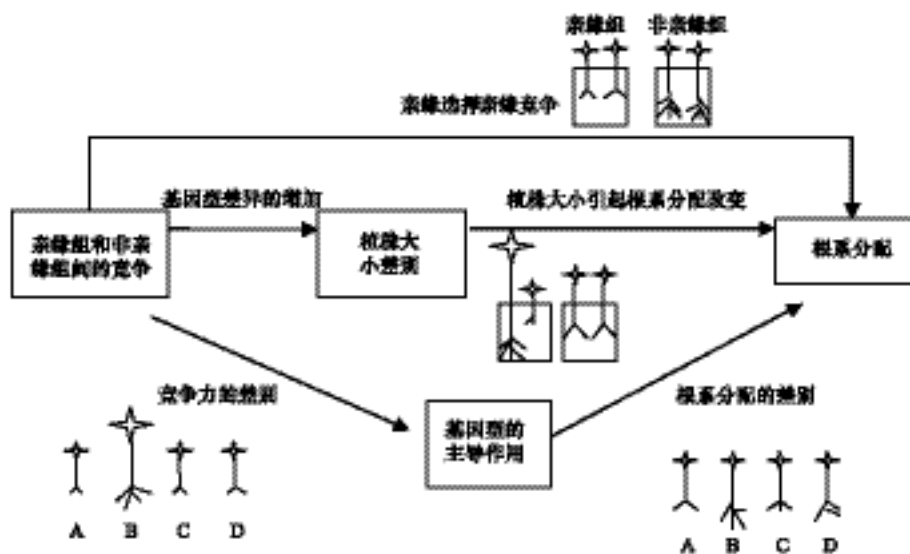


图2 导致亲缘植物群组比非亲缘植物群组根系分配增加的3种假说^[9]

Fig.2 Three hypothesis for kin plants give more roots distribution than strangers^[9]

主要有上中下3条假设的途径影响植株的根系分配量;上面的途径:Dudley 和 File 等认为亲缘识别导致亲缘植物组根系分配量增加,即非亲缘组之间是竞争的;中间的途径:Klemens 等认为如果非亲属群组中植物的个体大小不均一,并且个体大的植株比个体小的植株具有更大的根系分配量,也导致根系的分配发生变化;下面的途径:Masclaux(等如果非亲属群组中某些基因型的个体具有更强的竞争力,而且竞争力强的基因型个体具有更大的根系分配量

亲缘选择理论的理解和应用上仍存在分歧。对植物“亲缘选择”的定义,研究人员在研究中很少将“亲缘选择”广义和狭义的定义加以区分。一般狭义的定义适用于由共同祖先产生的亲缘个体间的相互作用,广义的用法则应用于那些具有相同重要基因的个体间的相互作用,而不管这些基因是否来源于共同的祖先。二者的区别在于对“血缘”关系的解释是基于大部分基因组的平均遗传相似性,或基于被调查行为的特殊位点即控制某一行为的某一特殊基因。West 等认为,自然选择是一个将适合度最大化的过程,广义适合度是一个社会特性的分析形式^[35]。Hamilton 也有过类似的想法^[36]。对亲缘选择的不同理解导致不同的研究人员在研究中的材料和研究尺度上出现一定的偏差,从而得出不同的结论。这一点在后期的研究中,必须加以明确,才能使得研究结果具有更大的可信度。

针对“亲缘选择”这一概念设计的试验很少,而且试验设计中存在许多问题。首先,从试验物种的选取方面,亲缘选择试验中不仅选用的试验材料种类少,在试验物种的“亲缘”界定和“亲缘程度”方面,很多试验并没有交代清楚。亲缘选择的结果与

植物亲缘关系的亲近程度呈相关性^[20],这也是试验结果出现差异的一个重要原因,今后的研究中应该得以明确界定。其次,试验选择地点和立地的选择亦影响试验结果。研究发现,野外立地条件和盆栽(配制土壤)条件下,可能出现相反的结果。甚至在盆栽试验中,种植容器的形状,例如圆形和方形的花盆对试验结果也产生了影响^[37]。第三,试验中目标植株在样地中的种植方式各不相同,具代表性的设计有以目标植株为中心,围以六边形阵列^[26]和正方形种植框下沿对角线等距离种植4株植株两种类型^[33](图3),前者的优点在于目标植株得以亲缘/非亲缘植物包围,相对于后者可较好地避免边缘的影响,但后者的设计在植株之间的作用距离和设置更多类型的对照组方面具优势。但两者都忽略了一个问题,即两个试验设计都没有避免群体选择对亲缘选择的叠加和覆盖作用。所以综合考虑,设置以等距离的两株植株(亲缘种和非亲缘种)在环境因子相同时单独作用下的亲缘选择结果测度,更能反映亲缘选择的作用结果。同时,对相互作用的植株进行亲缘关系的严格界定和筛选,具有必要意义。

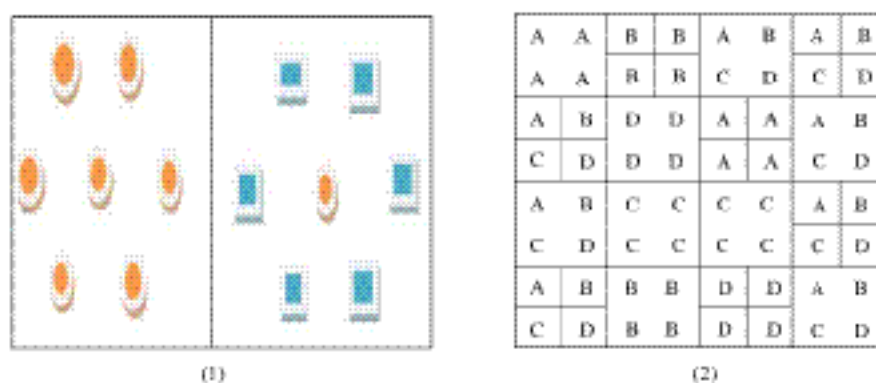


图3 亲缘选择的两种主要设计方案

Fig.3 Two main design for previous kin selection experiments

(1) 六边形阵列式设计方案,黄色圆圈代表具有亲缘关系的个体,蓝色方块代表非亲缘个体;(2) 正方形组合设计方案,A,B,C,D 分别代表同种植物不同的个体,相同的字母代表来自同一亲本的后代,相同字母的组合代表亲属群组,反之则为非亲属间的组合;隔开的小正方形代表单独种植

适应性作为亲缘选择结果的测度标准不够直接和完整。适应性主要依靠表型特征来度量,如地上生物量、地下生物量、枝叶状况和根系状况等,并且大多数测度指标都在植物的营养生长期进行测定,没有对整个生命周期进行测定和分析^[8-9]。几乎所有研究都是使用这些指标与亲缘选择之间的关系来推断亲缘选择结果的^[32, 38],这些指标都是从间接方面进行推断,很多指标都忽略了环境和植物之间的其他相互作用带来的综合效应对结果的影响。因为单从形态学方面来讲,与亲缘选择相关的指标可以有很多种,一种指标的分析结果不能代表所有指标的趋势,更不能得出是否为亲缘选择的结果这一结论。而且大多数试验结论都模棱两可,甚至同一个试验得出了两种不同的结论,很少有直接的,核心的证据支持要说明的观点^[24, 39-40]。

亲缘选择和生态位分化并非是两个完全对立的过程,植物的生长和进化中,这两种过程可能同时发生,同时起作用(图1)。前期的实验都是建立在二者的发生具有独立性的假设基础上的,使得在分析结果的时候没有在综合的层面上予以考虑。而事实上,在相邻的亲属之间,亲属之间的竞争有可能抵消亲缘选择的作用效果^[41]。例如,当合作群体的生产力受到限制时,亲缘竞争对亲缘合作具有限制作用^[42]。而在分析竞争影响的时候,竞争结果有可能是生态位分化和自然选择的双重作用^[43]。而且,至今很少有直接的证据表明亲缘选择的结果,这与对亲缘选择机制方面研究的缺乏直接相关。在这方

面,我们可以借鉴运用于动物亲缘选择的社会和基因两方面的测度,找出启动亲缘选择行为的控制基因,从而从基因选择的角度直接去分析和测度亲缘选择行为。

生态因子和密度制约、种群弹性以及种子的扩散形式等对亲缘的合作进化均会产生影响。例如,密度控制可以影响到种群对子代的贡献大小,当合作群体的种群规模大于或者等于该种群本地最大容纳量的时候,合作进化失效^[44-45]。以上试验大多为在不考虑其它环境因子的作用下得出的理想结论,而且对植物生长所需要的空间和营养需求的定位不够明确。而且任何一种生物的生长和进化都是与其环境因子密不可分的,在一个完全不考虑生态因子交互作用和有其他因子的影响条件下,得出的亲缘选择结论是否可靠,是具有争议的。植物的合作是否具有一定的前提条件,是否在养分等资源充足的时候,植物表现出亲缘合作,而当资源短缺的时候,又表现为竞争呢?环境梯度在植物亲缘选择中应该具有重要操控作用。Andalo 等在亲缘组和非亲缘组的基础上加入了 CO₂ 浓度这一变化因子,并以植株果实和单株产籽量作为测度指标,发现当 CO₂ 浓度高的时候,非亲缘组适应性高,而当 CO₂ 浓度低时,亲缘组适应性高^[41]。同样的研究表明,种植密度决定着亲缘间的竞争力,在高密度种植下,亲缘组间竞争更大,并且亲缘关系越近,竞争越大。在原地土壤条件下,植物亲属间的竞争大于非亲属间,但在试验室土壤中,结果却相反^[30]。Scheiner^[46] 和 File^[23] 等针

对环境因子对植物的发育进化的影响做了分析(图4),可以看出,环境因子的综合作用和植物体间的相互作用(比如植物的化感作用)影响着植株的最终适

应性表现。因此,在对亲缘选择的试验中,环境因子的作用是必须应该加以考虑的。

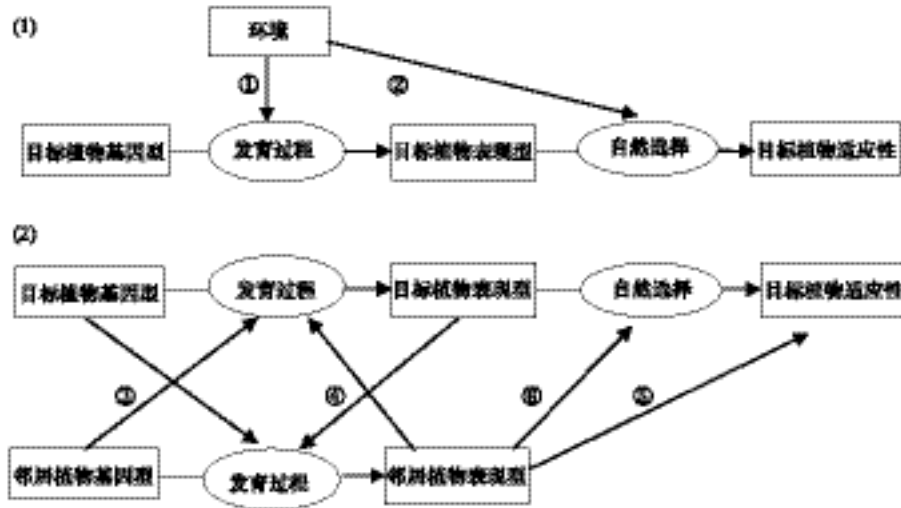


图4 环境和生物因子对目标植物适应性的影响

Fig.4 Environmental and biological factors influence an individual's fitness

(1) Scheiner 描述的环境综合作用和植物自身的基因型对植物发展进化过程和适应性的决定作用;(2) File 等描述的邻居植物的基因型和特征对目标植物适应性可能的影响方式;圆圈内的数字分别代表一下过程:①植物对环境的可塑性;②自然选择对植物某个特征的结果因环境条件而变化;③亲缘认知和表型塑性对亲缘关系的作用;④表型塑性对邻居的出现和邻居的表现型的响应;⑤邻居特征对目标植物适应性的作用(群体水平上的特征选择);⑥邻居身份通过自然选择作用影响目标植物的适应性(资源限制下的干扰选择)

植物可以通过“表型改变”和“生态位分化”来减缓竞争效应(图4)。在自然界常见的性状分化是通过有性生殖等方式来改变生物的表现型以及使生态位发生分化^[47]。这种由于性状分化引起的表型和生态位分化可以直接观测和测量。亦有研究表明,竞争也可以引起植物表型和生态位的分化^[48]。例如,对凤仙花的研究表明,该种植物在与亲属个体之间相互作用时发生表型改变^[9]。但是,至今也没有相关的直接可靠证据表明竞争可引起生态位的改变。亦有相关研究认为,是亲缘选择而非种间竞争导致了植物根的生态位分化。研究人员做了很多这方面的研究,但出现了可能存在的不同结果,所以试验结果也是模棱两可^[1, 9, 21]

Hamilton 的亲缘选择理论时间上包含了群体选择、个体选择和基因选择^[49] 3 个方面。利他行为是否发生是由这 3 个方面共同决定的。Hamilton 亲缘选择不等式中的 r 主要表示的是群体之间的差异度,任何可增加亲缘关系的生态过程都可以影响差异度,所以对亲缘选择理论的应用上必须区分亲缘关系的程度,不同的亲缘关系程度下亲缘选择的结果不同。利他特征的发展受到群体水平上的遗传率

和个体水平上的遗传率比例的控制,只有当比例大于 1 的时候,利他行为才可能发生,有利于群落的稳定和发展,利他行为才能得到发展和进化。多层次选择理论认为,群落的发展是对群体选择、个体选择和基因选择等不同层面作用的整合和权衡。一个植物群落的发展,包含不同层次上的作用,只是作用的强度不同,但最终的结果是选择了各个层面上的有利方面,而且与群落所处的生态环境和群落自身的发展方式有关。如果一个基因的突变可能有利于个体,但却不利于群体的长期发展,那么这个基因是否能得到发展,就取决于植物群体对利弊的权衡。个体选择的结果虽然和群体选择(包含亲缘选择)结果相反,但多层次选择和亲缘选择的结果却相一致。所以,植物的适应性表现到底是亲缘选择的单纯结果,还是多层次选择的结果,两者之间发生了交叉和混淆。

微生物的作用在亲缘选择中往往被忽略。事实上,土壤中的微生物通过根系与植物相互作用,并且影响着植物群落的结构,尤其是当植物与微生物互利共生的时候(如豆科植物和根瘤菌),微生物对植物群落建成和表现产生制约影响。一般来讲,微生

物通过反馈作用于植物体,正反馈的结果是使群落单一化,相反,负反馈使得群落多样化^[50-51]。微生物除了影响群落动态外,也影响植物种群的基因型^[52],所以植物适应性的表现也许是因为微生物对某一基因型植物的偏好作用,或者是微生物和亲缘选择共同作用的效果^[53]。这常常使得结果被混淆,所以后期的研究还需注意微生物因素的作用。

5 植物“亲缘选择”未来的研究方向

不同生态条件下植物亲缘选择的验证。亲缘选择研究应该在更广泛的物种间展开,探索其在不同生态区域和生态环境条件下是适用于亲缘选择还是生态位分化^[33]。前期的试验结果表明研究材料的物种特性和生态特性差异可能导致不同的结论。例如,植物种子低的传播力可促进亲缘的合作进化^[39],而不同生长环境中的不同植物对地上生物量和地下生物量在亲缘和非亲缘作用下分配的差异,最主要的原因是对当地环境因子(阳光和水分,营养物质)竞争适应的结果^[9]。而且,亲缘选择普遍性的研究将会提供植物群落结构构建和群落动态演替的新视角和手段。总结已有的研究,亲缘选择结论的得出大都是在一个理想的不考虑其他环境因子作用下得出的^[8]。例如,作为植物生长的基质土壤,其土壤类型和肥力梯度等对植物的生长有决定性影响,由于原位和试验室土壤结构和土壤肥力,以及土壤中的微生物群落不同会对结果造成一定影响,所以对不同的土壤类型和土壤肥力梯度下植物亲缘选择结果的对比研究,可以揭示生态因子在亲缘选择中的作用。前期的研究认为,微生物群落影响植物生长和植物群落的形成,微生物的两种反馈机制(正反馈和负反馈)改变了植物表型,对植物的亲缘选择结果存在影响^[50]。光照作为植物生长的重要因素,对于植物的地上部分和地下部分生物量的分配发挥着重要作用,对不同光照强度下植物的亲缘选择结果的测度也是很有必要的^[9]。后期的研究还要考虑微生物这个重要的生物因子,尤其是植物与微生物之间存在互利共生关系的情况下,微生物的作用对植物的生存表现起着决定性作用^[52]。

在亲缘选择试验中,应该采用改进的试验方法得出确定性结果。植物亲缘选择试验设计对结果起着决定性作用,相对于前期的设计方案,首先要对

“亲缘关系”作一个定性和定量的界定,对亲缘程度作明确说明^[20]。在种植试验中,不同的邻居身份以及邻居出现的多度也影响着目标植物的表现,对亲缘植株和非亲缘植株设计单株两两配对试验,可以排除由于多种邻居身份出现对目标植株表现型的影响,可以更为直接地说明植株间的相互作用。试验过程中,亲缘选择结果的测度指标应该更加全面化和直接化。由于亲缘选择和群体选择的结果相反,所以任何一个和群体选择水平相反的特征指标,都可以作为亲缘选择的证据。植物的适应性特征除了根系特征,对其他特征如地上生物量和地下生物量的分配权衡、植物茎杆的长度、顶端优势等特征亦可作为测度指标^[8-9]。在研究过程中应该测量和分析多种特征指标,并进行归纳。在前期的有关亲缘选择的试验中,大多数指标都是在植物生活史前期测量,缺乏对整个周期里亲缘选择结果的了解和判断,仅有的在生长后期获得的结果却没有建立起应有的因果关系和模型,这些都是后期试验应当考虑的。基因作为控制生物一切行为的基础,亲缘选择行为从理论上讲也应该受特定的基因控制,后期研究可以从分子和基因水平寻找直接控制亲缘选择行为的基因基础,对植物极端的表型特征进行基因分析,利用基因突变和表型操控原理来分析表型差异的原因,并对特殊基因(如动物群体中的“绿胡须效应”^[4])进行分析和扩展研究,从而探索突变基因或特殊基因在调控亲缘识别方面的作用^[53]。在研究过程中,应该利用多层次选择分析法对亲缘选择和亲缘竞争间的相互作用进行对比研究。之前的大多数研究都是建立在亲缘选择和亲缘竞争单独发生的基础上,事实上竞争和合作可能同时发生。同时,在试验设计的时候,要避免群体选择和多层次选择对亲缘选择的掩盖和叠加作用^[9, 46, 54]。

亲缘选择的机制需要更深入的探索和研究。亲缘认知在亲缘选择中的作用仍存在分歧,粘性种群中由于个体之间几乎都存在亲缘关系,植物往往选择不花费成本在认知上,进行随机利他行为^[1]。而在非粘性种群中,亲缘认知是亲缘选择的前提^[17]。前期的研究发现凤仙花和海马康草植物是通过根系来进行亲缘识别。在这一过程中,根系分泌物传达了亲缘信号^[8, 10],但由于试验的物种种类太少,这一现象在植物界是否普遍存在尚待验证。植物亲缘选

择途径除了利用根系之间的相互作用外,是否还存在其他途径?因为植物还可以通过枝叶接触,释放化学物质和信号的方式进行亲缘识别。比如蒿属植物可以通过剪除自身或者邻居植物的枝叶而释放的挥发性物质来判断邻居身份,这种挥发性信号交流过程与一些系统过程比如感应阻抗相协调^[39]。后期的研究应该加强探索植物生理生化物质作为认知行为所提供的物质基础,对植物分泌物进行定性和定量分析,寻找控制和调节亲缘识别的物质及其变化,对亲缘选择的途径和机制进行更深层次的探索和研究。

References:

- [1] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7(1): 1-16.
- [2] Hamilton W D. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 1963, 97(896): 354-356.
- [3] Tullock G. Book review: Raghavendra Gadagkar. 1997. *Survival Strategies: Cooperation and Conflict in Animal Societies*. Harvard University Press, Cambridge. *Journal of Bioeconomics*, 1999, 1(3): 323-323.
- [4] Gardner A, West S A. Greenbeards. *Evolution*, 2010, 64(1): 25-38.
- [5] Wilson D S, Wilson E O. Evolution "for the good of the group". *American Scientist*, 2008, 96(5): 380-389.
- [6] Izard C E. Four systems for emotion activation: cognitive and non-cognitive processes. *Psychological Review*, 1993, 100(1): 68-72.
- [7] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28(1): 545-570.
- [8] Dudley S A, File A L. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 2007, 3(4): 435-438.
- [9] Bhatt M V, Khandelwal A, Dudley S A. Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. *New Phytologist*, 2011, 189(4): 1135-1142.
- [10] Biedrzycki M L, Jilany T A, Dudley S A, Bais H P. Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative and Integrative Biology*, 2010, 3(1): 28-35.
- [11] Masclaux F, Hammond R L, Meunier J, Gouhier-Darimont C, Keller L, Reymond P. Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist*, 2009, 185(1): 322-331.
- [12] Darwin C. *On the Origins of Species by Means of Natural Selection*. London: Murray, 1859.
- [13] Haldane J B. *The Causes of Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- [14] Dawkins R. *The Selfish Gene: with A New Introduction by the Author*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- [15] Bourke A F G, Franks N R. *Social Evolution in Ants*. Princeton: Princeton University Press, 1995.
- [16] Choe J C, Crespi B J. *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [17] Wilson E O. Kin selection as the key to altruism: its rise and fall. *Social Research*, 2005, 72(1): 159-166.
- [18] Jones H G. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [19] Bais H P, Weir T L, Perry L G, Gilroy S, Vivanco J M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(1): 233-266.
- [20] Novoplansky A. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(6): 726-741.
- [21] Chapais B, Savard L, Gauthier C. Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, 49(6): 493-502.
- [22] Young J. Sib competition can favour sex in two ways. *Journal of Theoretical Biology*, 1981, 88(4): 755-756.
- [23] File A L, Murphy G P, Dudley S A. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1727): 209-218.
- [24] Willson M F, Hoppes W, Goldman D, Thomas P, Katusic-Malmberg P, Bothwell J. Sibling competition in plants: an experimental study. *The American Naturalist*, 1987, 129(2): 304-311.
- [25] Tonsor S J. Relatedness and intraspecific competition in *Plantago lanceolata*. *The American Naturalist*, 1989, 134(6): 897-906.
- [26] Collins A, Hart E M, Molofsky J. Differential response to frequency-dependent interactions: an experimental test using genotypes of an invasive grass. *Oecologia*, 2010, 164(4): 959-969.
- [27] Griffin A S, West S A. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17(1): 15-21.
- [28] Ellstrand N C, Antonovics J. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction II. A test of the density-dependent selection hypothesis. *Evolution*, 1985, 39(3): 657-666.
- [29] Schmitt J, Antonovics J. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. IV. Effect of neighbor relatedness and aphid infestation on seedling performance. *Evolution*, 1986, 40(4): 830-836.

- [30] Kelley S E. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. VI. A greenhouse test of the sib-competition hypotheses. *Evolution*, 1989, 43(5): 1066-1074.
- [31] Escarré J, Houssard C, Thompson J D. An experimental study of the role of seedling density and neighbor relatedness in the persistence of *Rumex acetosella* in an old-field succession. *Canadian Journal of Botany*, 1994, 72(9): 1273-1281.
- [32] Milla R, Forero D M, Escudero A, Iriondo J M. Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1667): 2531-2540.
- [33] Murphy G P, Dudley S A. Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (*Balsaminaceae*). *American Journal of Botany*, 2009, 96(11): 1990-1996.
- [34] Wilson S D, Tilman D. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology*, 1995, 76(4): 1169-1180.
- [35] West S A, Griffin A, Gardner A. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 2006, 20(2): 415-432.
- [36] Hamilton W D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3(1): 193-232.
- [37] Burns J H, Strauss S Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(3): 5302-5307.
- [38] Ronsheim M L, Anderson S E. Population-level specificity in the plant-mycorrhizae association alters intraspecific interactions among neighboring plants. *Oecologia*, 2001, 128(1): 77-84.
- [39] Goodnight C J. Multilevel selection: the evolution of cooperation in non-kin groups. *Population Ecology*, 2005, 47(1): 3-12.
- [40] Karban R, Shiojiri K. Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters*, 2009, 12(6): 502-506.
- [41] Andalo C, Goldringer I, Godelle B. Inter-and intragenotypic competition under elevated carbon dioxide in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology*, 2001, 82(1): 157-164.
- [42] Platt T G, Bever J D. Kin competition and the evolution of cooperation. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, 24(7): 370-377.
- [43] Taylor P D. Inclusive fitness in a homogeneous environment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 1992, 249(1326): 299-302.
- [44] Rueffler C, Van Dooren T J M, Leimar O, Abrams P A. Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(5): 238-245.
- [45] Kelly J K. The effect of scale dependent processes on kin selection: mating and density regulation. *Theoretical Population Biology*, 1994, 46(1): 32-36.
- [46] Scheiner S M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1993, 24: 35-68.
- [47] Lion S, Baalen M. Self-structuring in spatial evolutionary ecology. *Ecology Letters*, 2007, 11(3): 277-295.
- [48] Song Y, Drossel B, Scheu S. Tangled Bank dismissed too early. *Oikos*, 2011, 120(11): 1601-1607.
- [49] Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(11): 605-611.
- [50] Axelrod R, Hammond R A, Grafen A. Altruism via kin-selection strategies that rely on arbitrary tags with which they coevolve. *Evolution*, 2004, 58(8): 1833-1838.
- [51] Bever J D, Dickie I A, Facelli E, Facelli J M, Klironomos J, Moora M, Rillig M C, Stock W D, Tibbett M, Zobel M. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(8): 468-478.
- [52] Delesalle V A, Mazer S J. The neighborhood matters: effects of neighbor number and sibling (or kin) competition on floral traits in *Spergularia marina* (*Caryophyllaceae*). *Evolution*, 2002, (12): 2406-2413.
- [53] Reynolds H L, Packer A, Bever J D, Clay K. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*, 2003, 84(9): 2281-2291.
- [54] Schmitt J, Dudley S A, Pigliucci M. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist*, 1999, 154(S1): 43-54.