

异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊*

董 鸣

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘 要 在异质性生境中克隆生长使克隆分株处于不同的小生境中, 从而将基株死亡风险以不同方式分摊。分摊有利于维持或提高基株适合度, 因此, 植物克隆生长被认为具有对小尺度生境异质性的生态对策性意义。拟一年生克隆草本 *Trientalis europaea* 对养分梯度的反应给出了基株风险分摊的实例。文中提出一个关于分株间连接维持时间对生境异质性反应的假说

关键词 生境异质性 植物克隆生长 风险分摊 *Trientalis europaea*

1 生境异质性

在自然界, 植物的生境条件在时间和空间上都是变化的。光资源以季节, 日, 时, 分, 秒为尺度的变化是人们所熟知的例子(Pearcy *et al.*, 1994)。生境的异质性不仅在大的空间尺度(如, 生物群区, 景观, 生态系统等等)上明显地存在, 而且, 在小尺度(如, 个体, 构件)上也被探测到(Fowler, 1988; Jackson & Caldwell, 1993)。除梯度变化外(Willems *et al.*, 1993), 生境条件的空间异质性也表现为斑块性, 即, 生境条件在斑块内是相对一致的, 而在斑块间却有明显差异。植物所需的光资源是一个例子。在草原, 高草和灌木的分散分布所形成的荫斑使低草, 尤其是克隆草本植物生活在一个光斑和荫斑镶嵌的光环境中。在森林群落内, 直射阳光穿过大小不一的林窗投在林床上形成林间光斑(Baldocchi & Collineau, 1994)。这也使得林下克隆草本植物处于一个斑块性的光环境中。另一个例子是土壤养分。由于植物的不均匀分布和微地形的差异(Svesson & Callaghan, 1988), 植物对土壤养分的局部性消耗和不均匀的土壤有机质分解过程使土壤养分的分布也具有斑块性(Harper, 1985)。

生境异质性在不同的生境类型中也非常不同。例如, 在草原, 光斑块性是由荫斑投影到相对明亮的背景所引起的, 而林下的光斑块性则由林间光斑投射到荫蔽的背景所形成。草原的光斑块性比林下的光斑块性较稳定, 而且他们在尺度和结构上也不同。

2 植物的克隆生长

克隆生长(有无性繁殖相伴的营养生长过程)赋予克隆植物相当大的水平扩展能力

本文于1995-11-21收到, 1996-03-15定稿。

* 国家自然科学基金资助项目。

(Cook, 1935)。一个克隆基株常常能占据一个大的水平空间。这是克隆植物区别于非克隆植物的一个基本特征。由于生境条件的斑块性可有不同的尺度和格局,所以克隆植物的分株和/或克隆片段常常生长在条件不同的小生境(斑块)中。在克隆生长过程中,克隆分株在一些横生结构上产生并被连接在一起。克隆生长过程可因横生结构的不同而各异。例如,地上匍匐茎和地下根状茎以及分枝类型(如,单轴或合轴分枝)都会使植物克隆生长具有不同的形式。另一方面,连接克隆分株的横生结构(即间隔物)的寿命在种间也是非常地不同(Leaky, 1981; Eriksson & Jerling 1990; Abrahamson, 1980)。有些种类的间隔物很快就断裂了。而另一些种类的间隔物可以保持与分株寿命差不多的时间。很显然,寿命长的间隔物使各分株间能保持较长时间的形体联系。

3 克隆可塑性和克隆整合性

克隆植物可具有两个层次的构件性(Tuomi & Vuorisalo, 1989)。克隆分株是一个非常明显的构件层次。他们共享同一基因型,在发育上重复、形态上相似,且可彼此在形体上连接。由相互连接的潜在克隆分株组成的克隆基株或克隆片段也是一个构件系统。其构件性称为克隆构件性。每个分株或潜在分株本身也可具有与非克隆植物相似的构件性。为区别于克隆构件性而称为有机体构件性。就构件植物而言,生长和发育是一个构件数量和类型变化的过程(Harper, 1978)。在此意义上,构件是植物对环境条件发生反应的一级单位。克隆植物的双构件性赋予它比非克隆植物更广泛的表型可塑性(即,由环境引起的表型改变)。已经发现,克隆分株本身的许多性状能对环境条件的改变发生反应(Hutchings & de Kroon, 1994; Dong *et al* 1995, 1996)。例如,在低光条件下克隆分株形成大而薄的叶片和长而细的叶柄;叶的数量也有所减少。不仅如此,在低光条件下克隆分株的数量减少,分株间间隔物长度较大而分枝强度却较小。

克隆分株在形成过程中都在一定时间内相互连接在一起。这种形体上的连接使分株间具有物质交换的可能。它可包括资源、光合产物和次生产物等等。这种由源到汇的相连植物部分间的物质转输被称为生理整合(Marshall, 1990)。伴随着生理整合,植物病原体也可能从植物的一个部分到达另一个部分。当相互连接的克隆分株处于具不同条件的斑块时,斑块间的生境条件梯度可能改变原有的生理整合格局,从而发生克隆整合现象。

由于植物体部分间的维管联系的不均匀性和源-汇关系的相对性,所以生理整合在植物体内具有局部性。某些植物部分在某些时候具有密切的生理联系而形成生理整合单位(Watson & Caspers, 1984)。生理整合单位之间的植物部分是生理学相对隔离的。因此,植物体也可是生理整合单位的集合体。一般来说,单子叶植物如禾本科植物具有广泛的维管系统,所以他们的生理整合单位主要由源-库关系确定。与此相反,双子叶植物的维管系统具有较高的局部性。其生理整合单位则由维管系统分布和源-库关系共同确定(Mogie & Hutchings, 1990)。

克隆整合性可能具有生态适应意义(Caraco & Kelly, 1991; Evans, 1992)。它使处于某一小生境内的克隆分株不仅对其所处的小生境条件产生表型可塑性反应(局部反应),而且也可对与其相连的克隆部分或分株所处的小生境条件发生(非局部)反应。这两种反应共同影响着克隆植物的表现型(Dong, 1995)。

4 克隆植物基株的风险分摊

克隆生长不仅赋予克隆植物双重构件性从而使它具有等级选择, 并且也通过将克隆分株放置到不同的水平空间位置从而实现强的水平扩展。由于生境条件异质性在小尺度上也会存在, 所以同一基株的分株常常处于不同条件的小生境中。伴随着克隆生长, 基株(基因型)的死亡风险(概率)被分摊到各个克隆分株或分株系统, 从而具有进化上的优势(Cook, 1985)。不同的克隆植物由于克隆生长类型不同和/或所遭遇的生境异质性不同可具有不同的分摊形式和机理, 或对策。

4.1 独立分株的形成

克隆基株死亡风险分摊到各组成分株的典型情况是一个基株由一个以上形体彼此独立的分株组成。许多多年生草本的分株间联结物存在的时间远比分株的寿命短。因此, 在其生活史的绝大多数时间内, 分株的死亡概率是独立的。这样, 基株的死亡概率就是各分株死亡概率的积。只要(也常常是)各分株的死亡概率小于一, 那么基株的死亡概率就一定小于分株的平均死亡概率。由此可推论, 如果分株的死亡概率越低和/或产生的分株越多, 基株的死亡风险就会越低, 基株也就越具有进化上的优势。正是在这个意义上, 风险分摊非常形象地刻划了基株死亡风险在克隆生长过程中的降低, 或在等级选择过程中基株适合度的增加。克隆分株间间隔物的早期断裂似乎是一种基株风险分摊对策。多年生匍匐茎草本 *Potentilla anserina* 克隆分株间的间隔物在当年秋季枯萎(Eriksson 1988a)而各独立分株能存活很多年。因此, 一年以上的分株都具有独立的死亡率。不仅如此, 该植物相互连接的克隆分株也可表现出一定程度的相对独立死亡概率(Eriksson 1988b)。

4.2 克隆器官对资源的储藏和获取

与独立分株形成相反, 许多克隆植物分株间的形体联系可存在更长的时间, 甚至比基株的寿命还长。并且许多克隆植物的分株间形体联系结构, 即, 克隆器官(如, 根状茎)具有相当大的储藏功能(Chapin *et al.* 1990)。这一方面使克隆植物在资源供给丰富时可将多余的资源储藏起来。(通过因形体连接产生的生理整合作用这些储藏物可维持整个基株在资源缺乏季节的生长, 缓冲资源分布时间异质性的影响), 另一方面, 分株地上枝叶死亡后仍可存活很久的地下茎及其所附着的根系能继续行使对地下资源的获取, 维持整个基株的生长。很显然, 长寿命的分株间连接结构通过这两方面降低了克隆基株的死亡率。例如, 多年生冻原根茎苔草 *Carex bigelowii* 的克隆分株由长寿命的根状茎相连。这种联系可保持7年以上。相互连接的分株中, 只有最近2、3年的分株具有地上枝叶从而具有光合功能。而其余大多数分株只有地下茎和根(Jonsdottir *et al.*, 1989)。这些无枝叶分株的相互连接的根茎和根能在一个相当大的面积内收集地下资源(如, 土壤养分)供具枝叶分株的同化过程所用。这些根状茎和根由来自枝叶分株的同化产物维持。这些不同分株间的功能分工有利于增加该植物在寒冷、贫瘠生境中的适合度(Jonsdottir & Callaghan, 1990), 从而降低整个基株的死亡风险。

4.3 整合的克隆分株行为

克隆植物的表型可塑性和克隆整合性相结合使分株整合地对生境异质性发生反应, 从而使各分株具有与生境异质性相应的分株形态和分株的空间放置格局(Dong *et al.*

1995;1996)。这一方面有利于基株对异质性分布资源的利用(觅食行为,)。另一方面,它使分株种群具大小等级结构,从而降低因克隆内混乱竞争所致的负作用。这有利于稳定分株种群动态的形成,进而促进基株的持久性(Eriksson *et al.*, 1990)。

5 一个例子

欧洲落叶阔叶林下拟一年生克隆草本植物(pseudoannual clonal herb) *Trientalis europaea* 在生长季节内产生许多球块茎。这些球块茎间的克隆器官(纤细的根状茎)在生长季后期断裂。这些相互独立的球块茎在下一个生长季产生地上枝叶。在将该植物种在一个4个水平养分梯度的实验中,该植物的每一个独立分株具有地下膨大的球块茎。这些球块茎具有相当大的储藏功能(表1)。在下一个生长季节中,处于不同养分水平的分株的地上部分具有非常相似的大小。这一实验结果表明,该植物具有上述的基株风险分摊方式。以在高养分水平产生多的分株和在低养分水平产生大的分株为特征的克隆生长可塑性有助于该植物利用环境异质性,从而维持或提高基株的适合度。

表1 *Trientalis europaea* 基株在高,中,低和极低养分水平上的每基株分株数和平均球块茎大小。高水平为每公顷每年200公斤氮,60公斤磷和200公斤钾。中,低和极低水平分别为高水平的50%,25%和10%。

Table 1 Ramets per genet and mean tuber size in *Trientalis europaea* grown at high, medium, low and extra low levels of nutrient supply. The high level was 200kg N, 60kg P and 200kg K per hectare year. The medium, low and extra low levels were 50%, 25% and 10% of the high level, respectively.

养分水平 Nutrient levels	分株数/基株(标准误) Ramets/genet(SE)	平均球块茎重量(毫克干重)(标准误) Mean tuber weight (mg dry weight)(SE)
高 High	14(2)	3.6(0.3)
中 Medium	10(1.5)	4.1(0.4)
低 Low	5.5(0.7)	4.8(0.3)
极低 Extra low	4.3(0.3)	5.3(0.1)

6 一个假说

分株间连接物的断裂早迟本身似乎具有重要的生态学意义。分株间的相连一方面使克隆分株得以共享异质性分布的限制性资源,从而促进整个基株的生长。另一方面,分株间的形体相连也可使某一个(些)分株遭受的病虫害感染和所经历的严重资源缺乏压力被传递给其它分株。严重时,可导致整个基株死亡。如果将这两个方面的结果作为分株间形体相连的利和弊,那么,我们可以提出一个假说:分株间连接的断裂的早迟就可能取决于利弊间的权衡,即,取决于克隆生长对环境异质性反应的结果。当因形体连接的收益大于对形体连接的投入时,形体连接意味着进化上的优势。反之,当因形体连接的收益小于对形体连接的投入时,形体连接将使基株适合度降低。进行这方面的研究可望为克隆基株风险分摊的深入理解作出贡献。

参 考 文 献

- Abrahamson WG. 1980: Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig OT. ed. Demography and evolution in plant populations. Oxford: Blackwell, 89~106.
- Baldocchi D, Collineau S. 1994: The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. In: Caldwell MM, Pearcy RW. eds. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. London: Academic Press Inc. 21~64.
- Chapin III FS, Schulze ED, Mooney HA. 1990: The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **21**:423~447
- Cook RE. 1985: Growth and development in clonal plant population. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE. eds. Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven: Yale University Press. 259~296.
- Caraco T, Kelly CK. 1991: On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology*. **72**:81~93.
- Dong M. 1995: Morphological responses to local light conditions of clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia* **101**:282~288.
- Dong M, During HJ, Werger MJA. 1996: Morphological responses to nutrient availability in four clonal herbs. *Vegetatio*(123:183~191).
- Eriksson O. 1988a: Ramet behavior and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *J. Ecol.* **76**:522~536.
- Eriksson O. 1988b: Patterns of ramets survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. *Ecology* **69**:736~740.
- Eriksson O, Jerling. 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. Clonal growth in plants: regulation and function. The Hague: SPB Academic Publishing. 79~94.
- Evans JP 1992: The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia* **89**:265~276.
- Fowler N. 1988: The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: Davy AJ, Hutchings MJ, Watkinson AR. eds. Plant Population Ecology. Oxford: Blackwell pp. 36~47.
- Harper JL. 1978: The demography of plants with clonal growth. In: Freyden AH, Woulendrop JW. eds. Structure and functioning of plant populations. North-Holland Publishing Company 27~48.
- Harper JL. 1985: Modules, branches and the capture of resources. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE. eds. Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven: Yale University Press. 1~33.
- Hutchings MJ, de Kroon H. 1994: Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.* **25**:159~238.
- Jackson RB, Caldwell MM. 1993: The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* **74**:612~614.
- Jonsdottir IS, Callaghan TV. 1988: Local defoliation stress and the movement of ¹⁴C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* **54**:211~219.
- Jonsdottir IS, Callaghan TV. 1990: Intracolonial translocation of ammonia and nitrate nitrogen in Torr. ex Schnein using ¹⁵N and nitrate reductase assays. *New Phytol.* **114**:419~428.
- Leaky RRB. 1981: Adaptive biology of vegetative regenerating weeds. *Ann Appl. Biol.* **6**:57~90.
- Marshall C. 1990: Source-sink relations of interconnected ramets. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. Clonal growth in plants: regulation and function. The Hague: SPB Academic Publishing. 23~42.
- Mogie M, Hutchings MJ. 1990: Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. Clonal growth in plants: regulation and function. The Hague: SPB Academic Publishing. 3~22.

- Pearcy RW, Chazdon RL, Gross LJ, Mott KA. 1994: Photosynthetic utilization of sunflecks: A temporally patchy resource on a time scale of second and minutes. In: Caldwell MM, Pearcy RW. eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. London: Academic Press Inc. 175~208.
- Svesson BM, Callaghan TV. 1988: Small-scale vegetation pattern related to the growth of *Lycopodium annotinum* and variations in its micro-environment. *Vegetatio* **76**:167~177.
- Tuomi J, Vuorisalo T. 1989. Hierarchical selection in modular organisms. *TREE* **4**:209~213.
- Watson MA, Caspers BB. 1984: Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**:233~258.
- Willems JH, Peet RK, Bik L. 1993: Changes in chalk-grassland structures and species richness resulting from selective nutrient additions. *J. Veg. Sci.* **4**:203~312.

Plant Clonal Growth in Heterogeneous Habitats: Risk-spreading

Dong Ming

(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract

As clonally growing in heterogeneous environments, a single genet may place its ramets in different microhabitats. In this process, mortality (risk) of the genet is spreaded. Risk-spreading makes a great contribution to maintenance of or even increase in genet fitness. Therefore, clonal growth was considered having adaptive value, particularly in fine-scale heterogeneity of environment. Responses of a pseudoannual clonal herb, *Trientalis europaea*, to a nutrient gradient provides an example of genet risk-spreading. Meanwhile, a hypothesis on the relationship between the maintenance of ramet-between connection and the environmental heterogeneity is proposed.

Key words Environmental heterogeneity, plant clonal growth, Risk-spreading, *Trientalis europaea*