

克隆植物的表型可塑性与等级选择

朱志红 刘建秀 王孝安

(陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062)

摘要 表型可塑性是指生物个体生长发育过程中遭受不同环境条件作用时产生不同表型的能力。进化的发生有赖于自然选择对种群遗传可变性产生的效力以及各基因型的表型可塑性。有足够的证据说明表型可塑性的可遗传性,它实际上是进化改变的一个成分。一般通过优化模型、数量遗传模型和配子模型来研究表型可塑性的进化。植物的构型是相对固定的,并未完全抑制表型可塑性。克隆植物因其双构件性而具有更广泛的、具有重要生态适应意义的表型可塑性。构件性使克隆植物具有以分株为基本单位的等级结构,从而使克隆植物的表型选择也具有等级性。构件等级一般包含基株、克隆片段或分株系统以及分株 3 个典型水平。目前认为克隆植物的自然选择有两种模式,分别以等级选择模型和基因型选择模型表征。等级选择模型认为:不同的等级水平同时也是表型选择水平,环境对各水平具有作用,各水平之间也有相互作用,多重表型选择水平的净效应最终通过繁殖水平——分株传递到随后的世代中。基因型选择模型指出:克隆生长引起分株的遗传变异,并通过基株内分株间以及基株间的非随机交配引起种子库等位基因频率的改变,产生微进化。这两种选择模式均突出强调了分株水平在自然选择过程中的变异性以及在进化中的重要性,强调了克隆生长和种子繁殖对基株适合度的贡献。基因型选择模型包含等级选择模型的观点,是对等级选择模型的重要补充。克隆植物的表型可塑性表现在 3 个典型等级层次上,由于各层次对自然选择压力具有不同的反应,其表型变异程度一般表现出“分株层次 > 分株片段层次 > 基株层次”的等级性反应模式。很多证据表明,在构件有机体中构件具有最大的表型可塑性,植物的表型可塑性实际上是构件而非整个遗传个体的反应。这说明克隆植物的等级反应模式可能具有普适性。如果该反应模式同时还是构件等级中不同“个体”适应性可塑性反应的模式,那么可以预测:1)在克隆植物中,分株层次受到的自然选择强度也最大,并首先发生适应性可塑性变化,最终引起克隆植物微进化;2)由于较弱的有性繁殖能力,克隆植物在进化过程中的保守性可能大于非克隆植物。克隆植物等级反应模式的普适性亟待验证。

关键词 适合度 适应性 构件等级 基因型选择 微进化

REVIEW OF PHENOTYPIC PLASTICITY AND HIERARCHICAL SELECTION IN CLONAL PLANTS

ZHU Zhi-Hong, LIU Jian-Xiu, and WANG Xiao-An

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xian 710062, China

Abstract Phenotypic plasticity is the ability of a genotype to produce distinct phenotypes when exposed to different environments during its ontogeny. There is new strong evidence for the heritable nature of phenotypic plasticity, and variation in plasticity should thus be recognized as an integral component of evolution, but not as a factor that buffers and thereby constrains the action of selection. Clonal plants have both clonal modularity and organismic modularity. As a result, phenotypic selection in clonal plants is hierarchical. Modular hierarchy of clonal plants consists of three levels, the genet, ramet fragment and ramet levels. Modes of hierarchical selection and genotypic selection have been considered in studying natural selection in clonal plants. The hierarchical selection model treats each hierarchical level as a single level of phenotypic selection, and selection effects are determined by both the selective pressure on each level and interactions among levels. Net effects of multi-level phenotypic selection are transmitted finally to the succeeding generations through the ramet level. The genotypic selection model puts forward that clonal growth can lead to genetic variances between ramets within a genet. Then allele frequencies will change because of non-random mating within or among genets, leading to microevolution. In clonal plants, ramets may have the greatest phenotypic variation because it is the fundamental unit of sexual and asexual reproduction, whereas genets may have the lowest phenotypic variation because it is a relative stable unit. It is termed as the mode of hierarchical responses of phenotypic plasticity.

The module of a plant has the greatest phenotypic plasticity, and phenotypic plasticity is not a whole-plant response but a property of module triggered by local environmental conditions. Therefore, the mode of hierarchical responses of phenotypic plasticity in clonal plants may be universal. If the mode indicates a response mode of adaptive plasticity of different 'individuals' in modular hierarchy, we can predict that: 1) the effects of natural selection on clonal plants should be shown first at ramet level and will ultimately result in microevolution as predicted by both hierarchical selection and genotypic selection models and 2) the conservativeness in evolutionary changes may be greater in clonal plants than in non-clonal plants because of lower ability of sexual reproduction and high degree of physiological integration. The most promising directions for future research include areas such as those demonstrating the universality of hierarchical responses to natural selection in clonal plants and revealing the mechanisms of hierarchical responses.

Key words fitness, adaptation, modular hierarchy, genotypic selection, microevolution

表型可塑性(Phenotypic plasticity)是指一个基因型受到环境影响时的表型表达(Bradshaw, 1965),或在异质性环境中所能产生的不同表型(Stearns, 1992),或指一个生物个体生长发育过程中遭受不同环境条件作用时产生不同表型的能力(Pigliucci, 2005)。表型可塑性也称反应规范或反应范围(Reaction norm)据此可比较一个基因型在两种或多种环境条件下的平均表型值(de Kroon *et al.*, 2005),因此表型可塑性描述了每个基因型应对环境变化时的表型变化程度(Thompson, 1991),是理解有机体生长发育及其与环境相互作用的不可或缺的部分(Pigliucci, 2005)。它常被认为是植物后天的变异性来源(Huber *et al.*, 1999),是最大适合度的功能反应。大量物种和种群的研究表明,可塑性是一个可被选择并使物种适应不同环境的复合性状。就植物而言,由于其固生性,表型可塑性显得相当重要,已成为生态学和进化学的核心内容(Bradshaw, 2006)。

植物生态学的任务不仅在于发现植物怎样对环境刺激做出反应,更在于理解所发现的这些反应是否具有适应性(董鸣, 1996a),因而在表型可塑性研究中确认适应性的可塑性反应具有重要意义。可塑性的特征表现在 7 个方面,它们均对进化适应性产生影响: 1) 性状特异性; 2) 环境特异性; 3) 具有一定的格局和方向; 4) 具有特殊的适应性价值和不适效应; 5) 处于相当精细的感知和表达机制的控制下; 6) 受遗传控制; 7) 通过选择可被彻底改变以适应不同的环境要求(Bradshaw, 2006)。长期以来,人们往往认为表型可塑性只是缓冲自然选择的影响,并约束植物发生进化改变。也有观点认为,可塑性是由基因多效性引起的副产物,是有机体中更重要性状的附带物(Bradshaw, 2006)。但进化依赖于自然选择对一个种群遗传可变性的效力以及每个基因型发生改变所引起的表型可塑性,作用效力和可塑性二者缺一不可,当可塑性存在遗传变异时,具有不同

平均可塑性的种群得以进化。因此应把可塑性差异理解为对环境变化发生反应的进化的整体成分,而非缓冲器或约束因子,表型可塑性实际上是进化改变的一个成分(Thompson, 1991)。尽管不是所有的表型可塑性反应都有生态对策的性质,但有充分的证据表明表型可塑性的可遗传性(Bradshaw, 2006; Damhoureyeh & Hartnett, 2002; de Kroon *et al.*, 2005; Fischer & van Kleunen, 2001; Pan & Price, 2001; Pigliucci, 2005; Strauss & Agrawal, 1999; Thompson, 1991)。

就可塑性而言,关键的问题是,自然选择压力如何影响其进化(Thompson, 1991)? 在植物中可塑性是如何表达的? 令人遗憾的是,人们一直很少关注表型可塑性的选择问题,而这个问题的解决对于理解基因型与环境的互作以及表型进化是至关重要的(Pigliucci, 2005)。在自然界中,克隆植物非常之多,特别是由于克隆植物的双构件性,使之呈现出比非克隆植物更为广泛的表型可塑性(董鸣, 1996b),而且许多克隆植物的有性繁殖与更新程度都很低,甚至有一些植物由于克隆生长而几乎完全放弃了有性过程,从而影响到克隆植物对局域环境的适应和地理范围进化(张玉芬和张大勇, 2006)。因此,表型可塑性对克隆植物而言可能更加重要。那么,克隆植物的表型可塑性具有什么特点? 自然选择如何作用于克隆植物分株(Ramet)和基株(Genet)? 对于这些问题至今尚未达成统一明确的认识。本文试图从微进化的角度,论述克隆植物表型可塑性与克隆植物等级选择的最新研究进展,并就某些问题做出可能的预测,以期为该领域的研究提供一些有益的参考。

1 植物表型可塑性的优化研究

植物生态学家和进化生物学家频繁地测定各种可变环境中遗传个体的表型变异,并通过优化模型(Optimality models)、数量遗传模型(Quantitative genetic models)和配子模型(Gametic models)研究表型可塑

性的进化(Scheiner, 1993; Pigliucci, 2005)。优化模型的目标是研究自然选择的一系列假定条件与结果,而不是定量预测实际的进化轨迹(Pigliucci, 2005),主要目的是帮助人们理解产生适应性的选择力量,却忽略了可能由于遗传变异不存在使最优表型无法实现的问题(张大勇, 2004)。数量遗传模型属于统计模型,和优化模型一样在很大程度上独立于遗传学过程之外而有其局限性。配子模型则体现了真实的遗传学,不仅描述了处于一定环境和迁移等进化过程中性状发生的变化,而且描述了这些变化受哪些位点的影响以及影响的方式(Pigliucci, 2005)。

由于优化模型从长远的、进化平衡的角度探讨最优表型,能更好地阐释生活史性状的适应性(张大勇, 2004),因而更多地受到进化生态学家的青睐。所有优化模型都包括研究对象的约束条件、优化指标和遗传方式的假定。约束条件又称为对策集,是指所有可能的、并受自然选择作用的表型性状。生活史理论中关于约束条件的一个重要思想就是生活史性状之间在资源分配等方面“不可兼顾”的概念,或称“权衡”(Trade-off)。Stearns(1992)将其分为生理权衡(Physiological trade-off)、微进化权衡(Microevolution trade-off)和宏观进化权衡(Macroevolution trade-off) 3种关系。如果性状间不存在权衡,那么自然选择将驱使所有与适合度有关的性状都达到其预定的极限,而这实际上是不可能的。约束条件确定后,常用种群增长率 r 或净增殖率 R_0 作为适合度优化指标,可根据 Euler-Lotka 方程确定(Stearns, 1992; 张大勇, 2004)。从 ESS 理论来说,在平衡状态下,本身不能被其它基因型侵入的基因型将会在进化竞争中获胜,或者说最佳基因型的种群增长率 $r = 0$ 及净增殖率 $R_0 = 1$,即适合度被自然选择最大化,而其它入侵基因型的 $r < 0$ 或 $R_0 < 1$ 。在表型优化理论中,假定的遗传方式一般为真实遗传,它对选择优化指标有很大影响。

对于已建立的优化模型,必须检验自然选择是否引起适应性改变,并解释非适应性性状的出现。最优思想是建立在种群适应于当前所面临的环境假设基础上的,然而适应性进化是一个连续渐进的而非瞬间完成的过程,物种总是滞后于变化的环境。不出现非适应性性状,可能是没有足够的遗传变异使得最佳表型进化出来,毫无疑问存在非适应性性状。

2 克隆植物的构型与表型可塑性

2.1 克隆植物构型

克隆植物同时存在基株和分株两个种群水平,基株通过分株数量的累积而生长,并形成具有连续复生特性的构型(Architecture)或生长形(Growth form)。构型或生长形由分枝角度(Branching angle)、节间长度(Internode length)、分枝数量(Branching number)和分枝型(Branching type)所决定。Begon 等(1990)从构件生物的角度将植物划分为 5 种构型(图 1)。构型变化具有明确的生态学意义,如自然生长于矮灌木林中的山楂(*Crataegus monogyna*)和密林中的近缘种山楂(*C. laevigata*)同时移栽到一种幼林的遮荫条件下时,前者变为垂直生长型,后者仍为平铺贴地型,说明光照条件发生变化引起植物分枝方式进化并表现出不同的构型可塑性(Bradshaw, 2006)。图 1c 和图 1d 是 Lovett-Dous(1981)根据多年生克隆草本植物繁殖与资源探求对策划分的两个极端类型:密集型(Phalanx type)和游击型(Guerilla type),它们均具有不同的生态重要性,而大多数克隆植物的构型都介于这两者之间。由图 1 可知,构件性(Modularity)在植物中普遍存在,而克隆生长(Clonal growth)是指植物在水平方向上的扩展(Silvertown, 1982),即具有独立根系的构件单元数量的增加并不断扩大其占据的水平空间范围。

一个物种的构型是相对固定的。所谓生长就是特定构型(即一个“遗传蓝图”或“构型蓝图”)指定的“生长规则”的一种过程,因而构型能以各种方式约束植物对环境条件的反应(de Kroon & van Groenendael, 1990)。实际上有些克隆植物的生长规则就是固定的,并且形成相对可预测的生长形,例如石松(*Lycopodium annotinum*)由于相对不变的节间长度和缺少休眠分生组织制约了对环境刺激发生形态学反应的能力(Carlsson *et al.*, 1990)。对 6 种不同类型克隆植物的研究表明,决定克隆植物对其环境发生影响的最重要因子是分株存活,而非克隆生长,克隆生长的可塑性并无特别重要的意义(Magyar *et al.*, 2004)。尽管存在构型约束,但克隆有机体一般仍有很大的可塑性(de Kroon & van Groenendael, 1990)。在克隆植物内,根系和枝条的变化由激素平衡决定,而环境刺激会影响激素平衡,从而引起植物形态变化以适应环境。例如欧亚活血丹(*Glechoma hederacea*)的“觅养”反应以及油莎草(*Cyperus esculentus*)在营养资源胁迫下的可塑性反应就受控于环境调节的激素平衡机制(Hutchings & Mogie, 1990)。由此看来,构型既是一种“生长规则”,又未完全抑制表型可塑性。

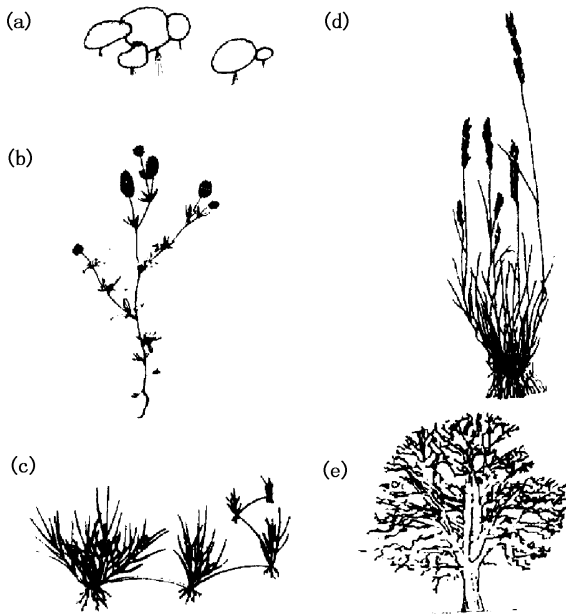


图 1 植物的 5 种构型

Fig. 1 Five architectures in plant species

(a) 浮萍 (*Lemna* sp.): 随着生长形成分散子萍的构型 Modular organisms that fall to pieces as they grow (b) 三叶草 (*Trifolium arvense*): 自由分枝构型 Freely branching organisms that are relatively short-lasting (c) 野牛草 (*Buchloe dactyloides*): 以根茎或匍匐茎侧向扩展的构型 Rhizomatous and stoloniferous organisms in which clones spread laterally (d) 羊茅 (*Festuca octoflora*): 密丛生构型 Tussock-formers comprising tightly packed modules (e) 栎 (*Quercus* sp.): 持续多重分枝构型 Persistent, multiple-branched organism

2.2 克隆植物的表型可塑性与生态学意义

克隆植物的双构件性是指基株以分株为单位的克隆构件性 (Clonal modularity) 和分株以其分枝为单位的有机体构件性 (Organismic modularity) (Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b; 董鸣, 1997), 因此呈现出比非克隆植物更广泛的表型可塑性 (董鸣, 1996b)。克隆植物可塑性的研究是分析异质环境中间隔子 (Spacer) 的长度和寿命、分枝角度、分枝强度 (Branching intensity) 以及资源在分株间转移和在根茎等器官中贮藏的变化, 这些性状对环境变化的反应能力称之为觅养行为或觅食行为 (Foraging behavior) (de Kroon & van Groenendael, 1990; de Kroon & Hutchings, 1995)。觅养行为是克隆植物形态可塑性的同义语, 其重要性在于, 当植物生长在异质生境内时, 决定克隆分株在水平空间放置的形态学性状能够对资源性质和资源量作出反应 (董鸣, 1996a), 将较多的吸收结构选择性地放置到资源相对丰富的小生境内, 并使不同小生境中的克隆分株形成有利于不同资源吸收的功能形态, 发生“分工” (Labor division), 有助于基株或克隆片段获取较大范围内的资源, 整合不利

环境的影响, 因而在选择上是有利的。这方面的研究报道很多 (Dong, 1995; 董鸣, 1996a, 1996b; de Kroon & van Groenendael, 1990; de Kroon & Hutchings, 1995)。最近还有研究表明, 克隆植物的相连分株能够特化形态特征以便充分地摄取地上和 (或) 地下资源, 克隆匍匐茎草本植物活血丹 (*Glechoma longituba*) 的叶面积和根长都向着有利于摄取丰富资源的趋势发展, 分株之间的交互资源传递能够提高定植于资源互补斑块的分株的生长 (Chu *et al.*, 2006)。

就决定克隆分株在水平空间放置的形态学性状而言, 资源丰富时 (如较强的光照和较高的营养), 克隆植物一般都会增加分枝强度, 而间隔子长度的变化有所不同, 有些种甚至无反应 (de Kroon & Hutchings, 1995)。根据间隔子的可塑性, 可将克隆植物表型可塑性分为 3 类: 第一, 间隔子长度对资源水平不发生显著反应; 第二, 资源水平愈高间隔子愈长; 第三, 资源水平愈高间隔物愈短 (董鸣, 1996a)。不同物种的表型可塑性各异, 游击型克隆植物大于密集型克隆植物, 地上匍匐茎植物大于地下根状茎植物, 同时具有匍匐茎和根茎的植物, 其匍匐茎比根茎具有更大的可塑性 (董鸣, 1996a)。可塑性又与生境的资源状况相适应, 在资源水平高且资源斑块性稳定生境的克隆植物比在资源水平低且资源斑块性不稳定生境中的具有较高的可塑性 (董鸣, 1996a)。不同物种中可塑性的感应器或反应器官所处位置不同, 与生活环境有关。如在白三叶 (*Trifolium repens*) 中, 叶柄对遮荫作出反应, 而在其它豆科植物中, 茎是反应部位 (Bradshaw, 2006)。

克隆植物的表型可塑性具有重要的生态学意义, 对克隆植物觅食行为的研究在于理解克隆植物是怎样通过表型可塑性克服或缓解由于必需资源的异质性分布而带来的资源摄取上的困难, 进而维持或增加适合度的 (董鸣, 1996a)。目前公认的植物表型可塑性 (Bradshaw, 2006) 及其可遗传性 (Bradshaw, 2006; Damhoureyeh & Hartnett, 2002; de Kroon *et al.*, 2005; Fischer & van Kleunen, 2001; Pan & Price, 2001; Pigliucci, 2005; Strauss & Agrewal, 1999; Thompson, 1991) 以及克隆植物的生活史 (Fischer & van Kleunen, 2001) 等特性都说明表型可塑性具有重要的生态适应意义。对克隆植物表型可塑性的适应性解释显得非常重要 (Fischer & van Kleunen, 2001)。适应性的可塑性一般是指能够对恶劣环境具有生理缓冲并增加对有利条件的反应, 从而对保持相对适合度作出贡献。适应性的可塑性变化与适合度的维持密

切相关。而在所有驱动进化的因素中,只有自然选择作用能够引起适应性反应,而一个性状的适应过程又要求该性状对适合度产生影响,同时需要可遗传的变异和足够的时间保障(Fischer & van Kleunen, 2001),这样的适应性可塑性才能进化。值得注意的是,表型性状是一个对策集,植物不可能单凭某个性状去适应环境变化。例如,在潮湿的生产性生境生长的四叶重楼(*Paris quadrifolia*)比在干燥的非生产性生境生长的具有更多的分枝、更加稀疏的分枝格局和更高的克隆多样性,其遗传变异受分枝数量和局部生境条件的影响(Jacquemyn *et al.*, 2006)。同时,多种多样的克隆形态可塑性可能意味着不同植物已进化成不同的适应性可塑性去克服或缓解不同的资源异质性带来的资源获得上的困难,资源异质性与可塑性表达之间的关系和发展研究与克隆植物微进化密切相关(董鸣, 1996a)。

2.3 克隆植物的表型可塑性与适合度

众所周知,选择的前提是存在差异,当某性状在个体间的表型差异与适合度相关时就会发生表型选择,引起一个同龄群的性状分布在世代内发生变化。若该性状可遗传,就发生对表型选择的进化响应,世代之间等位基因频率发生变化,产生微进化(Microevolution)。克隆植物有性繁殖和营养繁殖、间隔子长度变化、觅食行为和生理整合等4个主要生活史特性都对适合度有影响,而适合度本身作为一种表型性状又依赖于个体的遗传组成和所处的自然环境(Fischer & van Kleunen, 2001)。非生物胁迫、竞争、分株密度、疾病、植食者以及传粉等都可能是适合度的选择因子,并引起生活史性状的可塑性变化与进化反应。例如在草地群落中,大型植食者的放牧采食是影响草地的一个重要生态因子和进化选择力(Harper, 1977),植物长期适应这种选择压力形成

了一系列适应性的可塑性特征(Briske, 1996),在构型(Smith, 1998)和资源分配(Jaramillo & Detling, 1988; Emeberg, 1999; Bräthen & Junntila, 2006)等方面发生变化,这些变化往往具有可遗传性,在自然种群中得到进化(Strauss & Agrewal, 1999)。北美高草普列利草原3种禾草对采食的反应既受植物来源地(过去有无放牧历史)的影响,又与研究条件(人工条件或自然环境)有关,受持续放牧和25年未放牧影响的同种植物在相同实验条件下的反应明显不同,说明植物对采食的反应已有遗传基础(Damhoureyeh & Hartnett, 2002)。另有研究表明,松叶毛茛(*Ranunculus reptans*)的克隆生长型(高生长型和水平扩展型)具有很高的进化潜力,但在竞争条件下可塑性的遗传力很低,说明克隆生长型并非独立于其它生活史性状之外而进化(Fischer *et al.*, 2004)。

3 克隆植物的选择与进化

3.1 构件等级与等级选择

克隆生长使有性生殖形成的合子——基株产生众多具有潜在独立性的、遗传上相同的克隆分株,这些分株相互连接,形成克隆片段(Clonal fragment)。克隆植物的双构件性形成一个多层次的构件系统(Modular system),使克隆植物具有构件等级(Modular hierarchy)或等级性结构(Hierarchical structure)(Tuomi & Vuorisalo, 1989a)(图2)。图2所示枝条构件A是基本的繁殖和功能单位,由其形成分枝亚单位B、枝条系统和分株C,由分株构成克隆片段D,基株实际上就是由许多分株或克隆片段组成的,可被视为一个分株种群。在克隆植物中构件等级一般包含3个典型层次,即基株、克隆片段和分株(Eriksson & Jerling, 1990)。

克隆植物的双构件性除了使其具有更广泛的表

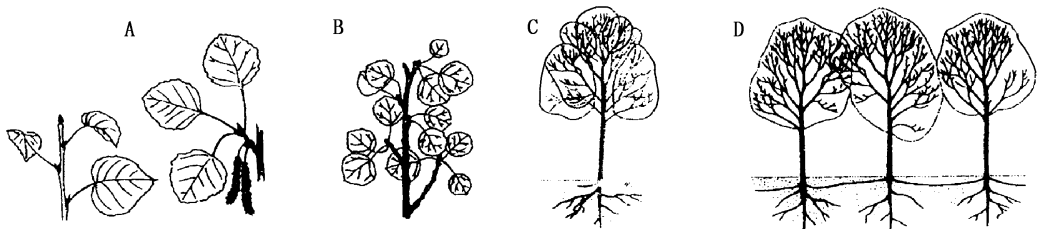


图2 种子植物中的构件等级

Fig.2 Modular hierarchy in seed plants

A: 枝条构件 Shoot modules B: 分枝和枝条系统 Branches and shoot systems C: 分株 Mature ramet D: 克隆 A clonal fragment(Tuomi & Vuorisalo, 1989a)

型可塑性,并形成构件等级外,还使自然选择作用变得复杂化,并明显区别于单体生物的自然选择作用,从而引出自然选择如何对克隆植物分株和基株起作用的问题(Tuomi *et al.*, 1988; Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b)。达尔文将自然选择描述为一个表型过程,由合子形成的遗传个体既与环境条件相互作用,又具有繁殖能力,因此整个遗传个体是自然选择的单位。而在克隆植物中,从枝条到基株都可能包含着选择(Tuomi *et al.*, 1988; Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b),构件等级中的每类“个体”都是潜在的选择单位(Eriksson & Jerling, 1990)。Fischer 和 van Kleunen(2001)则认为,在克隆植物中存在着细胞、构件、分株、克隆片段和基株等选择水平。克隆植物这种等级性的自然选择被称为等级选择模型(Hierarchical selection model)(Tuomi *et al.*, 1988; Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b; Eriksson & Jerling, 1990)。显然,等级选择模型来源于克隆植物自身的双构件性,双构件性本身就意味着等级性的组织结构,因而其表型选择也必然是多层次的过程(Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b)。显然,单体生物不具备这种特性,因为单体生物在形体和生理上都是完整的相互作用单位和繁殖单位。在克隆植物研究中,如果抛开构件等级概念,就必然会以传统的观点将遗传个体认定为基本的选择单元,不会考虑也难以设想克隆植物的“种群”是如何进入选择过程的。但等级选择系统的存在也引出对克隆植物适合度如何进行计测和判断的问题(Fischer & van Kleunen, 2001),并引起了广泛讨论(Tuomi & Vuorisalo, 1989a, 1989b; Eriksson & Jerling, 1990; 董鸣, 1996b, 1997; Fischer & van Kleunen, 2001; Pan & Price, 2001; 张大勇, 2004)。

3.2 克隆植物的等级选择

克隆植物等级选择的概念主要源于 Tuomi 和 Vuorisalo(1989a, 1989b)及 Tuomi 等(1988)以及 Eriksson 和 Jerling(1990)提出的等级选择模型。就选择过程而言,他们认为如果存在 n 个等级水平 L_0, L_1, \dots, L_n , 其中 L_0 为繁殖水平(如前述的枝条或禾草中的分蘖), $L_1 \sim L_n$ 为较高的构件水平,它们均为表型选择水平,环境同时对其发生作用,等级表型选择的净效应最终通过繁殖水平 L_0 传递到随后世代中,如果其中某个水平对 L_0 的繁殖成功有作用,就可作为选择水平,也就是说,构件等级中的任何水平都可能具有进化学上的重要意义(Tuomi & Vuorisalo, 1989a)。

在等级结构中,各等级的特征间存在相互作用,

分株是等级表型选择的中心水平。分株水平的特征可涉及到花和种子的大小和数量,这些与基株适合度相关的特征受分株系统特征(如分株在异质性生境中的放置等)和基株水平特征(如对发育的遗传控制等)的影响(董鸣, 1997),而基株的适合度表现在基株存活(如营养生长)和种子繁殖(如分株有性繁殖)两方面,即克隆生长通过影响基株的存活和种子繁殖来影响基株适合度(Eriksson & Jerling, 1990; 董鸣, 1997; Fischer & van Kleunen, 2001; Pan & Price, 2001; 张大勇, 2004)。克隆植物构件等级特征间的相互作用与生理整合特性有关。例如,很多丛生禾草克隆的分株种群由于高度的生理整合而表现出克隆内分株间的竞争。但基因和基因型能否被这样间接地选择,依赖于等级间的相互作用如何影响克隆的结构和生理特性。

就克隆植物的选择模式而言,在 Tuomi 和 Vuorisalo(1989a)等提出等级选择模型后的 10 多年中,一直未见更加深入的专题研究报道。原因可能有:第一,一时难以确定对克隆植物选择的直接和间接作用,如环境是直接作用于克隆植物各等级还是通过等级间的相互作用发生影响,作用效力有何不同?第二,等级表型选择的净效应究竟是如何传递的?第三,除环境因素外,还有哪些克隆性状(Clonal trait)与分株变异有直接关系?毫无疑问,这些都是非常重要的问题,而且有一定难度。可以认为, Tuomi 和 Vuorisalo(1989a)提出的等级选择模型仅是一个概念性框架,仍然缺乏具体的实际过程和机制性的内容。尽管如此,由于植物中普遍存在构件性,该模型不仅对克隆植物,并且对于所有植物的自然选择与进化研究都可能具有重要意义。正如他们自己所言,构件性向现代生物学提出了理论和实践的挑战(Tuomi & Vuorisalo, 1989a)。笔者认为,等级选择模型的提出是继 Harper 的构件理论之后在克隆植物种群生态学领域的最重要的发展之一。

3.3 克隆植物的基因型选择

2001 年, Pan 和 Price 提出一个被称为是对克隆植物种群进化具有重要作用的选择形式——基因型选择(Genotypic selection)概念(Pan & Price, 2001; Fischer & van Kleunen, 2001)。Pan 和 Price 全面概括了克隆植物种的适合度、自然选择和进化的关系,强调在估计克隆植物适合度时克隆生长的重要性以及它对微进化的重要影响,指出在克隆植物中,如果源于相同基因型的分株个体发生遗传变异,而且该变异与分株产生速度差异有关时,就会发生基因型选择,

并能直接或间接地引起数量性状的进化改变。因而通过增加具有更优性状值的分株比例,就会引起分株种群变化,进而通过基株内部分株间和基株间的非随机交配引起种子库等位基因频率的改变,使分株种群的变化传到将来的基株世代。从基株角度来看,分株种群的性状变化通过种子后代遗传时,就会引起基株种群内和种群间的进化。基因型选择对基株种群进化的影响主要表现在两个方面:一是克隆分株个体原封不动地遗传了基因型以及加性和非加性遗传成分;二是由于种子只遗传了基因而非基因型,因此在一个专性异型杂交的随机交配的种群中,仅有部分加性遗传效应通过种子遗传(Pan & Price, 2001)。这项研究强调了两个重要内容,第一,克隆生长或克隆性对微进化结果的重要意义,即分株表型可塑性与微进化直接有关;第二,克隆植物的选择进化首先决定于克隆分株间的基因型选择,进而通过种子后代引起基株的变异和进化。显然,这在一定程度上回答了等级选择模型没有说明的问题。

基因型选择和等级选择这两种选择模式具有一个共同点,即突出强调了分株构件的变异性及其在克隆植物进化中的重要性,关于克隆生长和种子繁殖对基株和分株适合度贡献上的认识也完全相同。同时在基因型选择概念中包含等级选择的观点。笔者认为基因型选择概念实际上是对等级选择模型的重要补充。但Pan和Price(2001)认为基因型选择和等级选择在性质上是不同的,等级选择强调的是基株层次通过对分株适合度施加影响而起作用,注重的是表型选择,不能确定今后世代中遗传组成的变化,而基因型选择强调的是繁殖单位的独立作用,依赖的是完整基因型在子代分株的遗传性。两个模型的矛盾在于,从基株角度看,不能把分株当作子代,而从分株角度看,常常会忽视基株的动态,正因为存在多种“个体”类型,长久以来,克隆植物种群生态学和进化学的研究受到了不利影响。确实,这种现象在克隆植物的研究中很常见,人们在研究克隆植物时常常会过分强调营养繁殖,而从种群生态学和进化学的角度同时对其有性繁殖和营养繁殖进行详细研究的工作比较少。Liston等(2003)对爱达荷羊茅(*Festuca idahoensis*)有性繁殖和克隆繁殖相对重要性的研究表明,有性繁殖在种群长期维持和增加遗传多样性方面的作用大于克隆繁殖,在长期受放牧影响的种群中分株、基因型和克隆的数量明显低于未放牧的种群,但分株个体较大。另有研究表明,北极乌拉尔山脉的克隆植物分枝虎耳草(*Saxifraga cer-*

nua)很高的遗传多样性主要依靠少量的有性繁殖来维持,分布在乌拉尔山脉外围地区的植物则由于雌性或雄性不育以及非整倍性使遗传多样性很低,而分布在乌拉尔山脉中部河岸岩石露头、水分亏缺、种间竞争强烈生境中的杂合体分枝虎耳草×球茎虎耳草(*Saxifraga cernua* × *S. sibirica*)遗传多样性很高,主要靠种子繁殖(Kapralov, 2004)。因此克隆植物的繁殖对策和遗传多样性不仅与其本身的繁殖效能有关,而且与其所处的生物与非生物环境有关。张玉芬和张大勇(2006)概述了这一领域的研究进展。

3.4 克隆植物的等级反应模式

依据表型选择的观点,生物个体在选择压力下出现表型变异,继而可能引起某些性状的遗传改变,表型变异有大有小,且与物种、选择类型、选择强度以及性状等密切相关。那么依据等级表型选择的观点,克隆植物的表型变异一般会有哪些特点或规律?构件等级之间以及等级内的构件单元之间对自然选择作用究竟会作出何种反应?或者说构件等级间的生理整合作用会引起何种表型效应?朱志红等(1994)及朱志红和王刚(2001)在总结以往研究工作的基础上曾提出过一个推断,认为克隆植物结构等级各层次在功能反应上并不相同,对选择的敏感程度不同,构件等级中较低层次(如分株)的构件单元反应较敏感,开始发生反应最快,数量变异最大,因而在克隆植物中存在结构等级和功能等级(朱志红和王刚, 2001)。这里的功能反应就是指表型可塑性。该推断强调了两个问题:1)构件等级中各层次的表型可塑性不同;2)较低层次的表型可塑性大。现有研究结果已初步证实了该推断。例如,黍(*Panicum miliaceum*)源株和分蘖株对相同环境的反应存在差异(何维明和董鸣, 2002)。在相同放牧强度下,矮嵩草(*Kobresia humilis*)分株死亡率大于分株片段死亡率,而后的死亡率又大于基株死亡率(朱志红等, 2004)。矮嵩草基株、分株片段和分株3个层次构件单元的数量、生物量性状在放牧强度作用下表现出的差异性不同,基株层次性状出现显著差异($p < 0.05$)的比例少,性状的相对变异小,分株片段和分株层次出现显著差异的比例高,性状的相对变异大,相同性状在放牧强度处理间的显著差异先出现在分株和分株片段层次,后出现在基株层次,长期持续的放牧扰动使性状在等级间的相对变异性逐渐增大(朱志红等, 2006)。矮嵩草对不同刈割面积×刈割高度处理的反应也具有相同规律(朱志红等, 2005)。这些结果说明,矮嵩草构件等级在放牧

和刈割扰动后的表型变异发生在各等级水平,且具有一种等级性反应特点,分株层次表型可塑性最大。据此我们将这种等级性反应初步概括为“分株层次 > 分株片段层次 > 基株层次”的模式(朱志红和王刚,2001;朱志红等,2005,2006)。

最近的一项研究工作为上述推断提供了强有力的支持。de Kroon 等(2005)对发表在 1965~2004 年的 78 篇关于植物表型可塑性研究的重要成果进行分析总结后,提出了植物表型可塑性的构件概念(A modular concept of phenotypic plasticity),明确指出在植物体中构件具有最大的表型可塑性。其主要内涵包括:1)异质环境中植物体各部分实际遭遇的局部环境可能完全不同,与环境异质性尺度有关的植物个体大小决定着植物内部变化的可能性和程度,表型可塑性是在小于植物功能个体的尺度上表达的对细微异质性的适应性反应,是由局部环境变化引起的分生组织、叶片、分枝和根系等构件水平的反应,并非整个遗传个体的反应;2)在植物中相连构件之间的信息交流和行为整合能够改变局部反应,增加或减小异质环境中处于整合状态的构件之间的差异,因而植物对环境的反应是所有构件各自的反应与构件之间互作效应的总和;3)不论是单个构件的反应还是构件之间的整合特性都是受自然选择影响的进化性状,而整个遗传个体对环境的反应类型和反应程度则是构件可塑性的副产物。de Kroon 等(2005)建议将等级选择的观点纳入植物进化生态学的概念框架中,表明构件反应和构件等级结构具有内在联系,在植物表型可塑性和进化中具有重要意义。因此,笔者认为等级选择模型为克隆植物乃至所有植物适应性进化反应的研究提供了一个重要的概念框架,而基因型选择(Pan & Price, 2001)、克隆植物的等级反应模式(朱志红和王刚,2001;朱志红等,2005,2006)和植物表型可塑性的构件概念(de Kroon *et al.*, 2005)则是这一基本模式的具体化和深入研究。

由于克隆植物具有嵌套式的等级结构,其等级反应模式(朱志红和王刚,2001;朱志红等,2005,2006)与系统论中等级理论(Hierarchical theory)描述的特征相符,即处于等级系统中高层次的行为和动态常表现出大尺度、低频率和慢速度特征,而低层次的行为和动态常表现出小尺度、高频率和快速度特征;不同等级层次间具有相互作用关系,高层次对低层次有约束作用,而低层次则为高层次提供机制和功能。这与克隆植物等级选择模型(Tuomi &

Vuorisalo, 1989a)和植物表型可塑性的构件概念(de Kroon *et al.*, 2005)所述基本原理相符,因而我们认为克隆植物的等级反应模式(朱志红和王刚,2001;朱志红等,2005,2006)可能具有普适性。但目前仅有少量克隆植物等级反应的研究实例(何维明和董鸣,2002;朱志红和王刚,2001;朱志红等,2005,2006;Gómez & Stuefer, 2006;Bråthen & Junttila, 2006)。

一般认为,克隆植物分株间的生理整合作用能够修饰表型可塑性,因而使之在不同等级水平上的可塑性反应存在差异(Dong, 1995; de Kroon *et al.*, 2005),这可作为对克隆植物等级反应模式的一般理解,并据此对分株独立死亡、资源贮藏和分株行为变化引起的克隆植物风险分摊(Risk spreading)对策(den Boer, 1968; Eriksson & Jerling, 1990; 董鸣, 1996b)进行解释。另一方面,从克隆植物选择和进化角度考虑,这个等级反应模式是否就是构件等级中不同“个体”适应性进化反应的模式?如果回答是肯定的,那么可以预计:1)在克隆植物中,对分株层次的选择强度也最大,并首先引起分株的适应性可塑性变化,随后将遵从等级选择和基因型选择模型所预测的那样发展下去,最终引起克隆植物微进化。在此过程中,环境选择压力的大小很重要,如果选择压力不够大,较弱的表型变异有可能被构件等级整合掉,不会发生分株的适应性可塑性变化或基株的遗传变异;2)由于许多克隆植物的有性繁殖程度较低(Liston *et al.*, 2003; Kapralov, 2004),甚至完全放弃有性过程(张玉芬和张大勇,2006),克隆分株原封不动地遗传了母体的基因型(Pan & Price, 2001),发生异交的机会小,加上生理整合作用,可能使其在进化过程中的保守性要强于非克隆植物,因此,即使存在适应性进化反应,克隆植物的遗传变异可能也较小,进化速度较慢。尽管也有研究表明克隆植物具有很高的遗传多样性(Wang *et al.*, 2005a, 2005b),但往往是在区域尺度上表现出来的,还不能排除单位面积和种群尺度上克隆植物遗传变异低于非克隆植物的可能性(Fischer & van Kleunen, 2001)。总之,在克隆植物等级反应模式下,我们可以对其表型可塑性与进化、生理整合效应、风险分摊对策等进行更深入的研究和讨论。当然,该等级反应模式也可能仅适用于和矮嵩草相似的整合程度很高的密集型克隆植物,对克隆植物等级选择、等级反应和进化的研究还有赖于今后对多种构型的克隆植物进行长期、多因子的研究。

4 展望

克隆生长特性的生态学意义是多方面的,克隆植物由于其双构件性,生活史远比非克隆植物复杂。克隆植物的形态可塑性在适应性对策上的作用无疑是非常重要的,等级选择和基因型选择模型为研究克隆生长和克隆植物进化提供了重要的思想基础和方向,今后这一领域的研究可能主要包括以下几个方面:1)关注局部生境中基株内构件性状的表型变化和生态意义,并将其置于等级选择模型的框架内进行考察,对更多的基因型、物种和环境条件下表型可塑性的变化规律进行研究,验证克隆植物等级反应模式的普适性;2)对克隆植物生活史性状的遗传变异、环境效应以及基因型×环境互作进行多世代研究,考察构件等级各层次性状的表型变化、遗传变异与选择压力之间的关系,并将其与基株和分株的适合度变化相联系,说明对构件产生互作效应选择压力的类型和程度,确认表型可塑性的遗传特性,探讨克隆植物等级选择的机制。值得注意的是,尽管表型可塑性具有很高的适合度利益,但目前关于适应性表型可塑性的研究实例仍然很少,大部分可塑性反应可能只是“被动的”而非适应性的。这说明适应性的可塑性进化可能并不像我们想象的那样常见。沿着基因表达到表型的过程来研究可塑性及其与适合度的关系将有助于我们更好地理解这种现象,有助于更加实际地预测可塑性反应的进化(van Kleunen & Fischer, 2005);3)研究环境、构件等级间和等级内信号传递和转换以及随后的基因表达,有助于揭示环境效应、生理整合与风险分摊对策以及等级选择的机制。目前从生理整合方面研究植食者采食诱导克隆植物产生系统抗性信号的工作已经开始(Gómez & Stuefer, 2006);4)等级选择、基因型选择以及可塑性的构件概念都是把构件当作基因型与环境互作的主角,目前并无成熟的关于克隆植物等级选择与等级反应的研究方法。由于克隆植物等级选择模型与植物体内资源的等级性分配都属于嵌套式结构,层次间具有包含性和相互作用,因而 Worley 等(2003)关于植物体内资源等级性分配对生活史性状进化方向和速度影响的理论研究可能会对今后克隆植物的等级选择与进化的研究提供借鉴。5)现有的表型可塑性模型(如最优化模型)都是针对单体生物的,因而必须进行调整,以包括局部构件对环境的等级性反应(de Kroon *et al.*, 2005)。考虑到克隆繁殖能很好地满足最优化理论和 ESS 理论假定的真实

遗传条件,因而可以尝试将克隆植物等级选择模型和表型优化模型结合起来研究克隆植物生活史进化问题。

参考文献

- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1990). Life and death in unitary and modular organisms. In: Begon M, Harper JL, Townsend CR eds. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, London, 122 – 157.
- Bradshaw AD (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115 – 155.
- Bradshaw AD (2006). Unravelling phenotypic plasticity—why should we bother? *New Phytologist*, 170, 644 – 648.
- Bråthen KA, Junttila O (2006). Infertile times: response to damage in genets of the clonal sedge *Carex bigelowii*. *Plant Ecology*, doi:10.1007/s11258-006-9134-3
- Briske DD (1996). Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson J ed. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Oxford University Press, New York, 37 – 67.
- Carlsson BA, Jonsdottir IS, Svensson BM, Callaghan TV (1990). Aspects of clonality in the Arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 131 – 151.
- Chu Y, Yu FH, Dong M (2006). Clonal plasticity in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the stoloniferous herb *Glechoma longituba* L. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48, 400 – 408.
- Damhoureyeh SA, Hertnett DC (2002). Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, 89, 1634 – 1643.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 73 – 82.
- de Kroon H, Hutchings MJ (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143 – 152.
- de Kroon H, van Groenendael J (1990). Regulation and function of clonal growth in plants: an evaluation. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 177 – 186.
- den Boer PJ (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica*, 18, 165 – 194.
- Dong M (1995). Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia*, 101, 282 – 288.
- Dong M (董鸣) (1996a). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*

- (植物学报), 38, 828 – 835. (in Chinese with English abstract)
- Dong M (董鸣) (1996b). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk spreading. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 543 – 548. (in Chinese with English abstract)
- Dong M (董鸣) (1997). Hierarchical structure and hierarchical selection in clonal plants. In: Zhang XS (张新时), Gao Q (高琼) eds. *Information Ecology Studies* (信息生态学研究). Science Press, Beijing, 136 – 141. (in Chinese)
- Eriksson O, Jerling L (1990). Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 79 – 94.
- Erneberg M (1999). Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia*, 118, 203 – 209.
- Fischer M, van Kleunen M (2001). On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology*, 15, 565 – 582.
- Fischer M, van Kleunen M, Schmid B (2004). Experimental life-history evolution: selection on growth form and its plasticity in a clonal plant. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 331 – 341.
- Gómez S, Stuefer JF (2006). Members only: induced systemic resistance to herbivory in a clonal plant. *Oecologia*, 147, 461 – 468.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- He WM (何维明), Dong M (董鸣) (2002). Ramets and genets in the tillering clonal herb *Panicum miliaceum* hierarchical response to heterogeneous nutrient environment. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 169 – 175. (in Chinese with English abstract)
- Huber H, Lukács S, Watson MA (1999). Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecology*, 141, 107 – 115.
- Hutchings MJ, Mogie M (1990). The spatial structure of clonal plants: control and consequences. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 57 – 76.
- Jacquemyn H, Brys R, Honnay O, Hermy M, Roldan-Ruiz I (2006). Sexual reproduction, clonal diversity and genetic differentiation in patchily distributed populations of the temperate forest herb *Paris quadrifolia* (Trilliaceae). *Oecologia*, 147, 434 – 444.
- Jaramillo VJ, Detling JK (1988). Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology*, 69, 1599 – 1608.
- Kapralov MV (2004). Genotypic variation in populations of the clonal plant *Saxifraga cernua* in the central and peripheral regions of the species range. *Russian Journal of Ecology*, 35, 413 – 416.
- Lehtila K (1999). Impact of herbivore tolerance and resistance on plant life histories. In: Vuorisalo T, Mutikainen P eds. *Life History Evolution in Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 303 – 328.
- Liston A, Wilson BL, Robinson WA, Doescher PS, Harris NR, Svejcar T (2003). The relative importance of sexual reproduction versus clonal spread in an aridland bunchgrass. *Oecologia*, 137, 216 – 225.
- Lovett-Doust L (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743 – 755.
- Magyar G, Kertesz M, Oborny B (2004). Resource transport between ramets alters soil resource pattern: a simulation study on clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 18, 469 – 492.
- Pan JJ, Price JS (2001). Fitness and evolution in clonal plants: the impact of clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 15, 583 – 600.
- Pigliucci M (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 481 – 486.
- Preston KA, Ackerly DD (2004). Allometry and evolution in modular organisms. In: Pigliucci M, Preston KA eds. *Modularity and Phenotypic Complexity*. Oxford University Press, Oxford, 80 – 106.
- Sackville Hamilton NR, Schmid B, Harper JL (1987). Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceeding of Royal Society London B*, 232, 35 – 57.
- Scheiner SM (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 35 – 68.
- Silvertown JW (1982). *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, New York, 108 – 120.
- Smith SE (1998). Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, 85, 1266 – 1272.
- Stearns SC (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Strauss SY, Agrawal AA (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 179 – 185.
- Stuefer JF, Huber H (1998). Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, 117, 1 – 8.
- Thompson JD (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 246 – 249.
- Tuomi J, Vuorisalo T (1989a). Hierarchical selection in modular organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 209 – 213.
- Tuomi J, Vuorisalo T (1989b). What are the units of selection in modular organisms? *Oikos*, 54, 227 – 233.
- Tuomi J, Vuorisalo T, Laihonon P (1988). Components of selection: an expanded theory of natural selection. In: de Jong G ed. *Population Genetics and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, 33 – 42.

- Wang YS, Teng XH, Huang DM, Nakamura M, Hong RM (2005a). Genetic variation and clonal diversity of the two divergent types of clonal populations of *Leymus chinensis* Tzvel on the Song Liao Steppe in the west of Northeastern China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 811 – 822.
- Wang YS, Zhao LM, Wang H, Wang J, Huang DM, Hong RM, Teng XH, Nakamura M (2005b). Molecular genetic variation in a clonal plant population of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 1055 – 1064.
- Worley AC, Houle D, Barrett SCH (2003). Consequences of hierarchical allocation for the evolution of life-history traits. *The American Naturalist*, 161, 153 – 167.
- van Kleunen M, Fischer M (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 49 – 60.
- Zhang DY (张大勇) (2004). Life histories evolution. In: Zhang DY (张大勇) ed. *Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing, 1 – 95. (in Chinese)
- Zhang YF (张玉芬), Zhang DY (张大勇) (2006). Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (formerly *Acta Phytocologica Sinica*) (植物生态学报), 30, 174 – 183. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚), Zhao SL (赵松岭) (1994). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 14, 40 – 45. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Li XL (李希来), Qiao YM (乔有明), Liu W (刘伟), Wang G (王刚) (2004). Study on the risk spreading strategies of clonal plant *Kobresia humilis* under grazing selective pressures. *Pratacultural Science* (草业科学), 21, 62 – 68. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚) (2001). The structural hierarchy and the functional hierarchy in clonal plants. *Journal of Lanzhou University* (Natural Sciences, Ecology Supplement) (兰州大学学报(自然科学版)生态学专辑), 37, 153 – 158. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚), Wang XA (王孝安) (2005). Grading responses of clonal *Kobresia humilis* to grass cutting. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 25, 1833 – 1839. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚), Wang XA (王孝安) (2006). Hierarchical responses to grazing defoliation in a clonal plant *Kobresia humilis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 281 – 290. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:姜联合 王 葳