

植物种群适应对策模型 与生化机制

王兰州 陈 杰 著
刘沐荣 柴中林

科 学 出 版 社
北 京

内 容 简 介

本书以祁连山北坡甘肃天祝高山草地 32 个植物种群为主要研究对象,采用野外样方调查和不同的肥、水实验,以及动态生理信息测试、蛋白质和核酸测定分析等方法,进行了由宏观建模到微观较为精确的计量分析测试,系统地探索了植物适应对策机理问题。建立起趋活性、趋中性和趋惰性生态适应对策模型,并进行了数学分析求证;用模型分析方法解释了我们在研究过程中所提出的植物种群趋中适应对策——MSEP 假说、植物亚黄金分割率、叶序角面积、最优叶序角等新概念。论证了植物种群生态适应对策的发生主要是源于从 RNA 到蛋白质的翻译过程中,并初步说明了其形成过程。

本书可供广大生物学科技工作者和学生参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

植物种群适应对策模型与生化机制/王兰州,陈杰,刘沐荣,柴中林著.
—北京:科学出版社,2004

ISBN 7-03-014437-6

I. 植... II. 王... 陈... 刘... 柴... III. 植物群落-适应性-研究
IV. Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 100160 号

责任编辑:莫结胜 彭克里 贾学文/责任校对:鲁 素

责任印制:钱玉芬/封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社编务公司排版制作
科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004 年 12 月第 一 版 开本: B5 (720 × 1000)

2004 年 12 月第一次印刷 印张: 11

印数: 1—1 000 字数: 205 000

定价: 45.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换 环伟)

**A STUDY ON THE ANALYSIS OF THE
STRATEGIC MECHANISM IN ECOLOGICAL
ADAPTABILITY AT PLANT POPULATION BY
MATHEMATICS MODELS AND BIOCHEMISTRY**

by

Lanzhou WANG Jie CHEN Murong LIU
Zhonglin CHAI

Science Press
Beijing

作者简介

王兰州，博士；2000~2001 年赴美国 Colorado State University 和 The Field Museum of Chicago 做博士后研究。现为中国计量学院生命科学学院院长、教授、硕士生导师。正在主持多项研究课题；连续三次被评为享受学校特殊津贴的优秀中青年教学科研骨干；1994 年获省教委科技进步三等奖，获第四届中国艺术节科技新成果银奖；1999 年获省级教学成果二等奖。

正式出版学术专著、教材各 1 部，发表各类科研论文、译文 50 多篇，其中被国际三大检索收录 10 篇。首次依核酸、蛋白质综合分析等方法提出并论证了植物种群趋中适应对策理论——MSEP 假说。



序

植物种群在生长发育过程中的各种行为适应源于生命与环境的同化。其缘由正等待着人们用细致入微的观测和精密计量的手段不断地去探索。

自从我提出植物的活性、中性与惰性的生态型概念以描述植物的适应性类群以来，需要进一步理论阐发与精确计量的研究。很高兴该书作者之一王兰州教授在这一领域进行了锲而不舍的钻研，取得了实质性进展。

该书依据植物种群到个体的表征特性，由宏观建模到微观精确计量分析测试系统地探索了植物适应对策机理问题；提出了植物种群趋中适应对策理论——MSEP假说，论证了植物种群生态适应对策的发生主要是源于从 RNA 到蛋白质的翻译过程中；定义并逻辑证明了所划分的趋活性、趋中性、趋惰性三类植物种群的生态适应对策，对于丰富植物种群生态适应理论、维系全球生态系统平衡和合理利用植物，特别是对于发展草地生态系统的认知与永续利用具有重要的理论价值。

纵观全书，采用的与以往不同的是通过多年孜孜以求的野外调查、实验、动态行为测试、数学分析求证、生化成分综合系统论述植物种群适应对策这一植物生命科学前沿问题，这是一种较为新颖的治学方法，也取得了一些突破性的研究成果。该书体现了著作者们创新、求真的科学精神。由此欣然命笔，特为作序，以资激励有志于献身科学研究事业的中青年学者。

中国科学院院士 任继周

2004年5月26日

前 言

将植物的生长发育、开花结果、感知同类的存在以及因各类环境变化而改变自我的活动概括为行为适应这一观点已为世人所接受。研究表明，植物通过自身精确的计量：能预料出未来在何处会遭遇竞争，如果有必要，就会采取占领有利位置行为；设计出其整个形状，包括叶片着生位置、数目、大小以及根茎的结构，以获得在阳光下最适宜的位置；能探测到光、温、水、声音、化学物质、地心引力、触摸、土壤等 15 种以上不同的感觉信号并作出对策性反应。如植物感到缺水，准确的信号分子启动或关闭敏感的通道。受这个信号调节，便关闭气孔和采取其他方法，来控制其细胞中的水分流失。长此以往，基因表达和蛋白质合成的比率也产生了变化，由此而形成的植物细胞壁变厚，叶片变小等适应环境变化的生活型，以利于节水。就生态学中第一生产力的意义上来说，草地植物种群在生产力方面的差异甚大，有些种群的生长良好，有些则不然；有些在施肥、灌水后生长的很好，有些则并不然。这些看似实用性的问题，实际上，涵盖了占据较大 GDP 比例的农、林、牧、园艺生产中所有植物的适应性对策理论问题，其中的缘由正等待着人们用细致入微的观测测试和精密计量研究的手段不断地去探索。正如，德国学者歌德所说的，应是道出牛角是怎样来的，而不是牛角是做什么用的。也就是说要研究植物对各种干扰所采取适应对策的性质、稳定性、成因、恢复速度和永续利用等机制问题。

本书著作者围绕着植物种群适应对策主题的研究思路是源于自然选择学说、宏观演化机制以及超物种演化是在种群上起作用的基本规律。因此，笔者近十年来采用从野外调查到实验室试验，植物种群到个体表征特性，由模型分析求证到生化精密计量测试，较为系统地探索了植物生态适应对策机理问题；并将阶段性成果汇总著作成书，以飨读者。旨在总结经验，明确后续研究的目标。

再长的英文摘要也不是从概括本书的主要研究内容，因此，在第 5 章中特次一些研究成果和近期的研究动态用英撰写论文，以备国际学术交流之需。

书中所涉及的新论点和成果是在任继周院士早年关于植物活性、中性和惰性理论的指导下取得的。而今，任先生在百忙之中始终如一的关注该领域研究进展的精神激励着我们必须孜孜以求，不敢懈怠。衷心地感谢尊敬的胡自治教授，甘肃农业大学草原站徐长林、王辉珠等老师以及 97 届本科毕业班部分同学；西北师范大学王莱、曾家豫、杨红、庞海龙、袁莉、甫恩佛等以及曾经帮助和

支持过本研究的所有专家、学者。特别值得一提的是如果没有中国计量学院及其相关部门和同仁们给予的支持和资助，就不会有本书的出版，至少不会尽快出书。在此还要感谢的是已被引用了大量文献资料的作者，对他们入深山，踏草原，精心试验，辛勤劳作表示深深的敬意。尽管著作者们为本书的出版已尽了极大的努力，然而，由于时间紧，工作量大，一些新概念、新观点也仅是抛砖引玉，错误之处在所难免，恳请专家、志士仁人赐教。

著作者

2004年6月于杭州

目 录

序	
前言	
第 1 章 绪论	1
1.1 植物种群生态适应对策研究简评	3
1.1.1 植物生态适应对策研究初期阶段	4
1.1.2 植物群落生态适应对策研究发展阶段	5
1.1.3 植物种群生态适应对策系统分析方法论阶段	7
1.2 试验区概况、材料与方法	12
1.2.1 试验区概况	12
1.2.2 材料与方法	13
1.2.3 数据分析方法	17
第 2 章 植物种群生态适应对策研究	26
2.1 天然草地不同植物种群在生物量上的动态反应	27
2.2 不同放牧强度下草地植物生物量调查结果	29
2.3 天然草地小区样方试验	31
2.3.1 不同施氮处理下植物种群生物量调查结果	31
2.3.2 不同施磷处理下植物种群生物量调查结果	32
2.3.3 不同施钾处理下植物种群生物量调查结果	34
2.3.4 不同灌溉处理下植物种群生物量调查结果	36
2.3.5 天然草地小区样方植物种群对施肥和灌溉适应性总评	37
2.4 草地植物种群生物量的综合评判及生态适应对策模型	38
2.5 植物种子萌发对温度的适应特点	41
2.6 植物适应对策中的微弱电信号特征	43
2.6.1 松树微弱电波信号振荡波形	43
2.6.2 松树微弱电波信号振荡周期	43
2.7 植物种群生态适应对策的形态特征分析	45
2.7.1 植物种群生态适应对策的外部形态特征	45
2.7.2 植物种群生态适应对策的内部形态变异	46
2.7.3 植物种群生态适应对策的内部超微结构变异	47
第 3 章 植物种群适应对策的数学模型分析	48

3.1	植物种群生态适应对策分析	48
3.1.1	植物种群生态适应对策动态模型分析	48
3.1.2	模型中植物趋中生态适应对策的实践	53
3.1.3	植物趋中生态适应对策	56
3.2	植物种群趋中生态适应对策模型的求证	59
3.2.1	植物趋中生态适应对策值的随机过程分析	59
3.2.2	植物个体叶序对策模型求解	61
3.2.3	最优叶序角	76
3.2.4	对四个叶序角的模糊数学分析	82
第4章	植物适应对策的生化特性分析	86
4.1	植物蛋白质的适应特点	86
4.1.1	植物种群成熟叶片内蛋白质积分面积的适应特点	87
4.1.2	植物种群幼苗叶片内蛋白质积分面积的适应特点	92
4.2	植物核酸的适应对策	95
4.2.1	植物种群 RNA 含量的适应特点	95
4.2.2	植物种群 DNA 含量的适应特点	101
4.3	结论	108
第5章	植物适应对策的模型分析及生化机理研究	111
5.1	ANALYSIS ON MODELS OF MATHAMATICS	112
5.1.1	A research on the value of the mediotaxis in the ecological adaptive strategic of plants by stochastic process	112
5.1.2	A mathematical model at the alternate of plants	115
5.1.3	A research on the optimization of phyllotaxis angles	122
5.1.4	A fuzzy mathematics study on the optimal phyllotaxis angles	129
5.2	A STUDY ON WEAK SIGNAL FOR <i>PINUS TABULAEFORMIS</i> AND <i>P. BUNGEANA</i>	133
5.2.1	Materials and methods	134
5.2.2	Results and Discussion	135
5.3	ELECTROCHEMICAL ANALYSIS ON DNA OF PLANTS	136
5.3.1	A phylogeny study on a $[Co(en)_3]^{3+}$ inserted in DNAs of 3 species in <i>Rhododendron</i> used CHI660 electrochemical workstation	136
5.3.2	Studies on a novel growth promoter on the dryland shrub <i>Caragana korshinskii</i> Kom	144
5.4	ANALYSIS ON BIOLOGICAL CHARACTERS OF THE ADAPTIVE STRATEGY AT PLANTS	149

5.4.1	Total proteins of adaptive strategy at plants.....	150
5.4.2	Total proteins of the adaptive strategy about seedling plants	152
5.4.3	Total RNAs of the adaptive strategy at plants	154
5.4.4	Total DNAs of the adaptive strategy at plants	156

第 1 章 绪 论

新西兰学者大卫·斯滕豪斯认为，生物个体一生中适应性变化行为就是所谓的“智慧”，即，所有植物都有这种行为。长期以来，由于人们对植物行为研究的不足，低估了其智慧的一面^[126]。形似“智慧”的植物能够年复一年地准确地生长发育、开花结果，实际上是通过自身的计量能力来实现的。它们既有远见，又能储存在它们身上发生过的一切，并作出怎样避免和适应的决策。正在生长的植物，能感知邻近有植物的存在。植物绿叶能吸收红光而反射红外线，并能按比例计算出它附近草木受到的红外线辐射的强度。通过自身精确计量：

植物能预测这一情况的结果，并预料出它们未来在何处会遭遇竞争和被遮光，如果有必要，就采取入侵行为，先长出枝叶去占领有利位置；设计出其整个形状，包括叶片的数目、大小以及根茎的结构，以获得在阳光下最适宜的位置；能探测到光、温、水、声音、化学物质、地心引力、震颤和触摸，作出对策性反应。植物对这些因素作出反应，一般是改变它们的生长模式。过去，植物学和生态学家常常用掠夺、竞争和天敌入侵来描述植物的反应和变化。实际上，从植物感觉自身周围的环境问题，到决定自己如何生长和生存，这恰恰是植物智慧的表现^[46]。

寄生植物菟丝子可以预算出宿主能产生多少能量，然后再决定扩大它的入侵寄生。如果宿主长得枝繁叶茂，能量多，它就会长出较多枝丫来吸取营养。如果宿主较小，它就会少盘绕宿主几圈，以避免自己的能量浪费。植物的适应对策，有些类似于人的反射、直觉和恐惧。由于预感到自己的邻居可能长得超过自己，植物就会长得超过邻居。它看起来是一个聪明而富有经验的决策者，似乎也有计划性。植物智慧主要体现在它们对环境反应的微妙灵活性上，重要的是对环境的适应性变化。一般说来，能对包括光、化学物质、水、地心引力、土壤等 15 种以上不同的感觉信号起反应，无论这些因素是同时，还是单个出现，它们都会加以比较和感觉。

植物是通过自身一系列复杂的分子信号通道来获取外界信息的，计算结果并对周围环境作出主动的反应，这是一种千百万年演化适应过程中形成的精妙结晶。研究表明，植物细胞间主要是钙离子通道系统，也许这就是植物进行度量、决策和记忆储存的地方。如植物感到缺水，准确的信号分子——钙离子就启动或关闭敏感的通道。受这个信号调节，植物便关闭气孔和采取其他方法，来控制其细胞中的水分流失。这种状态经历了较长时期后，基因表达和蛋白质合成的比率也产生了变化，由此而形成的植物细胞壁变厚，叶片变小，最终，

植物会将自身调整为多根须、枝、叶少的生活型，以利于节水。由生物行为学研究结果得知，在有效的变化发生前，植物是通过试验和错误来认知的，这样就能把更多的压力和伤害最小化。钙离子不会自己移动得太远，它们只通过细胞膜周围的离子通道，从细胞的一个储存点不断地向远处扩散。当与不同的化学物质或酶结合时，它们能激活邻近的钙离子通道，最后让信号传导到相当远的地方。这种离子通道好似人类神经网络的节点，将信息直接沿特殊通道传递，而且也能在同一时间输送或关闭信号，就像计算机网络中的逻辑开关一样。研究发现，植物可以把自己所获得的不同信息资源结合在一起，或分成先后顺序，或权衡轻重，甚至忽略一些信号。在更大的范围，围绕网络的钙离子活动，可以整合成离子波或振荡^[26]。

上述所提及的种种植物行为特征概括起来就是植物在生长发育过程中的各种生态适应对策，显然，它源于生命的开始，又伴随着生命的结束。它是那样的平常，又是那样的耐人寻味，其中的缘由正等待着人们用细致入微的观测测试和精密计量的手段不断地去探索……

自然界各物种的存在是有其自然渊源的，如古代学者亚里士多德在其所著《听诊术》第二册 2 页上提出“下雨并不是为使谷物生长，也不是为使农民门前打好的谷物受损”^[36]。从植物的生长发育上看，这句话的内涵应是，植物的一切生长行为是要按照其自身的生长节律，并不完全受制于其他因素。植物个体发育到种群的生长发育再到其群落的演替实际上也是遵循这一基本原则，是按照自身的规律而为的，其中的核心问题之一就是生态适应。植物种群及个体生态适应性是物种生存中极其普遍的现象，然而，它又是那样的奥妙和难以解释。许多有关生态学的研究都会涉及，也知道其实质就是其行为对策与环境之间的相互关系。那么，这种关系是如何形成的呢？现在的问题正如德国学者歌德所说的，牛角是怎样来的？而不是牛角是做什么用的^[36]。由于适应行为的多样性，其牵涉的学科领域也会很多，因此，该领域的研究是生命科学中知识密度极大的分支，也是科学前沿的重要组成部分。这些看似理论研究的问题，如研究各类植物对各种干扰适应对策的性质和成因等，实际上，它们涵盖了占据较大 GDP 比例的农、林、牧、园艺生产中所有植物的适应性问题。显然，植物种群生态适应对策的研究也是农、林、牧业科学理论和生产实践中的重大课题之一，中心议题就是要研究其对各种干扰适应对策的性质、稳定性、成因、恢复速度和永续利用等。由于全球各地的资源状况和环境条件不同，各类植物种群在演化过程中也将形成外部形态、生物量等不同的生态适应对策和类型，从而派生出我们常说的生产力。就我国目前多数植物种群，包括栽培和天然的，从其生产力来看还是较低的，特别是高山草地植物地上部分对光能转化率低于 0.16%^[53~55]，大大低于全球平均水平(0.24%)，这是我们在研究和总结传统的游牧生产方式下高山草地资源状况以及原有生态系统平衡被打破后所得出的令人

痛心的结论。然而，它们的存在不仅仅是我国和世界高山畜牧业生产的主要基地，同时也是维持全球现有生态系统稳定、草地持续利用的耦合键，无论从哪个角度上看，其重要性都是不可低估的。可以这样说，人类起源后，为了生存与发展就已经与草地植物有着千丝万缕的联系，就要对草地植物进行利用，而且，这种利用的强度还会随着社会经济的发展不断加大，这是一个不可避免的现实。国家行政法令可以适当控制这种强度的减弱，但无法控制因生态平衡失调后草地植物种群所形成的各种生态适应对策，这是因为一种生态平衡被打破后，又会形成另一种生态平衡，如此循环不止，其问题的关键是某一时空下的平衡是否对人类的生存有益。在这种生态系统循环中，植物种群就会形成各种各样的生态适应特点。就生态学中第一生产力的意义上来说，草地牧草植物种群各自不同的生态适应特点，其生产力方面的差异甚大，有些种群的生长良好，有些则不然，有些在施肥、灌水后生长的很好，有些则并不能对其生物量有较大的提高。如果我们仅是对这种生态适应特性就事论事，将永远得不到正确的答案。这就是说，为了提高草地植物生产力所采取的各种行政措施和决策的研究不能等同于植物种群生态适应对策研究。将植物种群不同的生态适应性提到其自身生态适应对策的高度进行探讨，旨在揭示植物种群生态适应性方面的差异、内在联系及成因，以便为农、林、牧业中的植物种群培育和利用提供科学依据。同时，也将有助于探索植物种群乃至植物群落多样性的机制和持续利用的可能性。显然，根据系统学的观点，对于知识密度大的机理研究课题，应从方法论上有所突破。纵观一些新学科或新论点的产生，可以看出，一个学科在方法论上很小的突破，就可大大地丰富本学科前沿的理论，如系统学在生态学上的渗入，改变了其研究方法，使之形成了很多有关生态系统的新理论就是另一个强有力的佐证。这样的思路同样也适用于农牧业生产，也就是说，一个经典的生产模式也会因其生产方式的改变而产生巨大的经济效益。在牧业生产中，草地的永续利用是一个永恒的研究课题，现在看来，其关键问题是如何利用植物种群自身的生态适应对策，而不是泛泛地探讨为了提高草地生产力所采取的各种管理措施。然而，对于一些机理问题，单项研究能够解决一些表征和肤浅的成因问题，只有在其研究的方法论上有所突破，细致入微地度量 and 深度综合研究才有可能在生产实践中实现其重要的理论研究价值，这也就是本书作者多年来坚持围绕生态适应这一主题采用不同方法，多层次综合系统研究植物种群生态适应对策类型和机制的意义所在。

1.1 植物种群生态适应对策研究简评

各国植物生态学家们对植物生态适应性进行大量的研究^[3~5, 8~13]，使得植物种群生态学研究得以长足发展。农、林、牧业生产对策的研究与植物生态适

应对策研究是分不开的，它们是统一体中的两个不同的作用面，前者存在于后者中。植物种群生态应对策的研究大致可以分为植物个体生态应对策和植物种群生态应对策两个方面，最终形成植物群落而共同作用和适应于环境。因为其植物群落生态应对策的主要对象还是植物种群，现仅就后者简要回顾如下：

著名博物学家达尔文所著的《物种起源》，它被誉为 19 世纪科学的三大发现之一，是以自然选择引起的生物演化为核心。自然选择及其生物对环境的适应，构成了演化生态学研究的主要内容。“适应”是生态学的一个经典命题，并一直处于生态学理论体系的核心。自然选择过程是不同基因型组成的种群在生态系统中与环境相互作用，导致种群中不同基因型产生差异适合度(fitness)的过程。实际上，植物是通过基因型的变换而改变表现型，从而实行其对自然环境的选择。因此，自然选择过程就是生态适应过程。自然环境的异质性增加了植物在维持生长和繁衍方面的复杂性，是一项综合的自然选择压力。因此，在生物演化过程中可能形成了有效地利用环境异质性的植物适应特征组合，即植物对策(plant strategy)或适应对策(adaptive strategy)。适应演化过程中形成相对稳定的植物对策，与异质性环境共同确定了植物的生长和繁殖。这些过程经过时空变化，进而确定植物生物多样性和生态系统功能性。由此看来，只有较为深入地了解植物对策才能较为全面地认识和理解人类面临的不断增多的生态环境问题。该论点对于生态应对策研究仍然有其重要的科学内涵。也就是说，植物对环境的适应主要是被动地加大其适应的力度而不断繁衍。然而，正如达尔文所阐述的那样，“还没有一个地方，在那里一切生物可以说已达到彼此完全适应或与生活的物理条件完全适应的地步”。正是如此，植物将从各个方面不断对干扰和采收(defoliation)造成的影响作出反应^[36]，以求适应环境，同时，也必然会因此而形成不同的适应对策。尽管这些论点源于 19 世纪，后来广大生命科学研究者在各方面的研究中都或多或少涉及植物生态应对策的内容，但将适应对策作为生命科学前沿的重要分支进行较为全面的研究则是始于 20 世纪 40 年代。纵观该学科领域研究的现状与未来，大致可以分为三个阶段。

1.1.1 植物生态应对策研究初期阶段

自从达尔文在《物种起源》中发表了最适者生存的理论以后，到 20 世纪 60 年代，有关动物适应性问题的探索的较多。而在较长时期内植物适应性的研究进展不大，随着生态学的产生，才有了较大的发展。在生态学研究中，最早具有植物生态对策内涵的是趋同、趋异适应性的研究，并依此划分出生态学上的生活型和生态型^[33]。20 世纪 40~60 年代，Salisbury^[104]对 177 种草本植物观察统计后，指出了多年生草本植物的有性和无性繁殖对策问题，同时也指明了大多数种群同时

具有这两种繁殖对策。Cole^[70]1954年提出了生物一生中一次繁殖优于多次繁殖这一适应对策问题。上述研究的焦点集中了植物生活史中的繁殖和生长性状上的意义，其研究方法也多是经典的调查统计。这一时期具有意义的假说或理论不是很多，但是，不管怎样，上述已有的研究是该领域的先声。其中，重要的成果且能作为植物生态学研究的基础理论是 MacArthur 的 r-、K-选择模型^[89]。

1.1.2 植物群落生态适应对策研究发展阶段

20世纪70年代以后，随着科学技术的高速发展，特别是综合多学科的研究方法对植物多样性的研究使得植物生态适应对策研究得以迅速发展，研究的焦点主要集中在对一些植物类群的繁殖器官，如种子和一些无性繁殖器官等的研究，每年都有相当数量关于适应性的文章发表。这一时期报道的有关适应对策的假说或论点较多，具重要意义的成果是：

(1) Pianka^[94]将环境因素引入 r-和 K-选择，发展了 r-和 K-对策理论。Tuomi 等^[113]提出了克隆研究和非克隆植物选择性上的差异是对 r-和 K-选择研究的新发展。

(2) Wilbur^[124]提出了植物的多(三)维选择理论，即竞争、环境和取食选择。

(3) Grime^[75]的植物三角对策，即适应对策演替理论(adapting strategy theory)。在传统 r-对策和 k-对策的基础上，提出了植物的三种基本对策：R-对策种，适用于临时性资源丰富的环境，具有 r-特征的种群其抗干扰力较强；C-对策种，生存于资源一直处于优越的生境中，竞争力强，称为竞争种，多处于一个生态系统连续体中间区域；S-对策种，适用于资源贫瘠的生境，忍耐恶劣环境的能力强，叫做忍耐胁迫种。该学说认为，次生演替过程中的物种对策格局是有规律的，是可预测的。一般情况下，先锋种为 R-对策，演替中期的种多为 C-对策，而顶极群落中的种则多为 S-对策种。该学说对从物种的生活史、适应对策方面而理解演替过程作出了新的贡献。

上述理论多强调竞争，一般说来是对的。但是，对植物种群多样性纯粹用竞争对策理解，则会有较多现象无法解释，这是因为在这些生态学研究过程中并不具备较为严密的实验手段，也还不能为大多数实验所证明。

(4) 伴随着信息论、社会生物学以及生物物理学的发展和生物学的渗透，单个植物种群的生态系统研究得以迅速发展。Barker 及其同仁^[64]依据 Darkins^[71]在行为生态学研究建立的进化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)理论研究了槭树科(Aceraceae)北美大齿槭(*Acer grandidentatum*)性选择问题，可以说，将社会生物学理论引入到植物种群研究上来是植物生态适应对策研究上的重大发展，这有可能使我们更进一步深入了解植物种群稳定机制。Thomas 和 Jerry^[111]对菊科(Compositae)柔毛紫菀(*Aster pilosus*)种子萌发时的对策研究以及 Auger，

Magnus^[62]有关植物防御草食动物的信号研究是对植物种群适应对策研究的深入。这一时期的主要工作已经开始涉及植物生态适应的动态研究。胡自治等^[53~55]有关线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)和珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)光能和热能研究,是生物物理学在高山草地植物种群研究上的初次融合,无疑将会有益于探索高山植物种群生态适应对策形成的机制。

此外,对某些植物种群,特别是经济价值较高的植物生态对策研究也有大的进展。如植物种群结实期研究中的适应假说^[97],气候假说和植物显像理论^[72],种子散布期研究中的距离假说^[81]和密度假说^[97]等,但是这些多是经典生态学中的,诸如传播、郁闭度、覆盖度、密度研究的升华,其概念化的问题还有待于更多的科学论证。

我国最早有关这方面的工作多在动物研究中,尚玉昌^[106]已作了总结。一些有关植物生态学和草地生态学的研究也或多或少涉及生态适应对策的内涵。1985年,我国著名草原学专家任继周、胡自治和符义坤^[99]三位教授根据多年来对草原科学理论的研究和草业生产实践,就草地植物生态适应性问题,对干旱区植物惰性、活性、中性三性的划分是我国在草原植物种群生态适应对策研究上的先期报道。钟章成^[133]关于植物种群繁殖对策的研究和综述抓住了植物种群繁衍对策的核心,是国内目前该领域研究中较为深入的一支。班勇^[63]关于植物生活史对策进化的综述是对植物生活史对策较为系统的总结。上述研究结果的深度和广度基本上就是国际上同类研究的焦点问题。

显然,有关植物种群生态适应对策研究其核心问题不外乎是:物种本身的利己性和利他性。如遭受虫害的柳树,其嫩叶中分泌的石炭碱量增多;白桦树受虫害后,叶中的酚类物质含量增多;金合欢遭受动物采食后,叶片中的单宁酸含量增多等都是对外来入侵的应急抵抗。这正如美国学者巴克斯特在用电流计对龙舌兰的测试后提出“植物是有意识的”的说法^[46],说明了植物种群的不同个体采取完全不同的行为对策是非常正常和合乎道理的,即利己性。然而,要想保持植物种群的稳定和繁衍,其利他性也是不能忽视的。Lau等有关生理整合对草本存活的研究就是对两者的综合考虑,其整合作用对克服不利环境具有重要的生态适应意义。有关这方面的研究,无论是深度还是广度都还不能达到理想的境界^[82]。对环境干扰的适应。如Solbrig等^[110]在堇菜属(*Viola*)几个种的综合种群统计学图解模型分析中讨论了一些统计学上的参数对干扰的适应性以及May^[90]对干扰的定量研究等,较为系统地研究了植物对干扰的适应性问题。这一研究指明了不同环境条件下的植物种群多样性、有关的稳定性、生态位理论、资源利用的生态对策一起共同构成了现代植物种群生态学的主要内容。尽管这一时期已从植物种群行为生态适应环境方面和对植物生态系统的稳定性和恢复性已进行了一些定位研究,但对这些问题的阐明,从定义到理论都还比较杂乱,尚不能令人满意^[136]。

应该说，这一时期创立的“evolutionarily stable strategy(ESS)”理论(应译为演化稳定对策)是较为成功的，其成功之处就在于从行为生态学的角度来探讨植物自身存在的利己和利他性。其中较为新颖的提法是“植物的意识”——英国科学家研制的植物探测仪，通过电子翻译可听出植物在“说话”，日本科学家已将植物电转换成音乐^[126]等，这将无疑有助于研究植物生命的演化问题，然而深入细致的植物种群适应对策探索和理论总结有待于进一步展开。

1.1.3 植物种群生态适应对策系统分析方法论阶段

植物种群生态适应对策，实际上就是以同一物种植物所有个体集合在一起所采取的能够适应于环境的方式，其适应方式并不专一，而是全方位的，加之植物种群不同，其适应方式也不尽相同，这就使得貌似简单的生态适应对策问题更加复杂难解。这些适应方式的内涵和机制是什么？我们都不是很清楚，甚至很多方面还是无知的。我们不可能对其进行真正的全方位研究，植物种群生态适应对策研究发展时期的研究成果解释了生活史上的一些理论问题。因此，从现在起，应该对植物种群生态适应对策机制进一步向具有多层次、系统等特点的方法论研究方面深入，对已有的植物生态适应对策理论应从自然界到实验室进行详细的模拟来证明的时期，简言之，就是要使植物种群生态适应对策理论研究在方法论上有所改进，确切地说，就是要从生态适应对策机制研究的深度上得到较大的突破。然而，由于受各方面条件制约，有关的研究还是极其有限的。

1. 植物种群生态适应模型假设

王兰州、任继周、胡自治^[121]1996年在研究和总结了植物惰性、活性、中性三性的基础上提出的草地植物种群趋中生态适应对策，是我国植物种群生态适应对策理论深入研究的信号，1996年在北京召开的国际农业年会上报告后，反响较为强烈，这说明有关植物种群生态适应对策理论的研究具有较大的潜在意义，也是极为必要的。而后，王兰州^[23]进一步结合近代原子核物理和分子生物学的研究成果在研究植物群落趋中生态适应对策的机理时初步提出了物性理论是生态适应对策形成的基因，中性突变理论是生态适应对策形成的内动力，中度干扰假说是生态适应对策形成的外动力，并确定了生态适应对策反应过程中的三基原则，即：植物的生态适应速率小于环境干扰的速率，其速率的上限趋近黄金分割，其下限趋近亚黄金分割，对应的模型是：植物适应的速率小于环境干扰的速率模型， $m_1 = m\sqrt{1-V^2/C^2}$ ；适应对策上限趋于黄金分割模型， $|AC| = \frac{\sqrt{5}-1}{2} |AB|$ ；适应对策下限趋于亚黄金分割模型， $[(-1+\sqrt{5})/2]^2 = (0.618)^2 = 0.382^2$ 。在对祁连山北坡植物群落生态适应性研究时提出了生态适应评判值(K_w)

概念^[24]，认为植物生态适应对策应该有量的概念，依据 K_w 值可以对植物种群进行活性、惰性和趋中性的初步划分，其划分结果还有待更多的试验研究来证明和完善。

2. 植物生态适应性试验论证

1) 植物在梯度温度控制下适应性的试验研究

有关植物与温度之间相互关系的研究资料是非常多的(见参考文献目录)，由此形成了生态学研究的重要领域。我们从适应对策研究的角度对垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 种子萌发期间对梯度温度的适应对策进行了试验。初步证明了环境因子可以造成植物生态适应性上的差异，但更多的是来自其自身生态适应对策上的改变^[6]。

2) 植物微弱电波的适应性测试

主要是探索植物适应环境的行为动态，王兰州等^[22, 42]在研究植物适应性时曾认识到信息传递在适应对策的产生和执行过程中的重要性。微弱电信号是生物体内最重要的物理信号之一，它在外界刺激——细胞耦联中起到重要的作用^[32]，并与多种生理活动密切相关。为了应付各种环境的胁迫，植物发展了各自的应激能力。植物体内的电信号与环境的刺激存在某种关联，电信号在多种化学物质下都可被激发(除草剂、水、植物生长素等)，也包括物理的因素，如光、热、冷、机械损伤、电、重力场等^[91]。实验表明，长距离的植物器官和组织间联系的方式主要是通过生物电化学或电生理信号^[84, 92, 93]，这种长距离的通信方式效果很显著，因此植物能够对外界刺激迅速作出反应(如改变温度或渗透环境、光照水平、伤害、砍、机械刺激或水胁迫等)。在受伤后不久植物的远端很快能观察到变化，并伴随着快速、长距离的电化学波信号变化。Burdon Sanderson 对捕蝇草动作电位的传递^[66]，达尔文父子对西番莲类似动物的神经——肌肉的机理的研究之后若干年，Bose^[65]对各种刺激在植物体内引起的电波传递及其生理效应进行了较多的研究，证明了植物体的动作电位具有与动物神经动作电位相同的规律：全或无定律，具不应期、需要刺激物等。此后，又有许多植物学工作者对此进行了大量的研究^[26, 48-52, 91, 98, 100]。植物内部生理过程的协调和与环境的平衡是与植物细胞兴奋性相联系的，细胞质的高敏感性，导致所有细胞组织对于任何内部和外部的影响有反应，它们与细胞内的原生质体结构构成了兴奋性的基础，因为细胞间的胞间连丝，把原生质连接成为共质体^[66]，产生和传导兴奋，调整了生物体与环境之间的互动。任何活细胞持续地从环境交换信息，形成“耗散结构”^[26]，通过膜片钳技术，Helene 发现原生质膜上的离子通道在植物细胞与内外环境和谐的共生中扮演了重要的角色^[65]。膜上的离子通道在尚不是很清楚的机制下统一依次地打开或者关闭，导致了膜电位的变化。运用离子通道抑制剂，Julien^[83]用 Ca^{2+} 螯合剂

(EGTA)和 Ca^{2+} 通道抑制剂 La^{3+} ，分别使 *Bidens pilosa* 中的电波强度减少 78%和 68%，还认为 H^+ 泵的活性对电位的强度也存在较大的影响。Formm^[73]运用离子通道抑制剂 MnCl_2 和 LaCl_3 ，使柳树的兴奋性完全被抑制。植物细胞的离子通道被认为是与动物细胞的相类似，主要是电压门控型通道， Ca^{2+} 、 H^+ 、 Na^+ 、 K^+ 等离子通道在生物之间存在同源性，但是也存在很大的差异性。原生质的表面磷脂基底的膜上嵌有无数的蛋白质受体，不同的受体有对应的功能，它们与几乎所有的与生命活动相关的分子相作用，从而使得组织和器官能够通过改变它们的内部条件和对外部的反应，以适应多种环境因素——特别是刺激物的变化对它们的影响。受体的研究虽然取得了一些进展，但是对于受体传递特定信息的机制中包含的若干方面，如如何控制反应的程度，激发反应和灭活反应是如何发生的，尚无有说服力的研究突破。

生命活动相关的离子和分子运动，常常伴随着电信号的建立和传递，一般认为是细胞去极化-极化产生动作电位，细胞间电离耦联现象又为动作电位的传递提供了途径。当离开了活的细胞，电信号可以通过盐桥等导体传递，但不能自发地产生出来。除了电波信号，植物的静歇电位也会受到外界因素的影响，它们在植物组织内呈现空间分布，并随着时间变化，受到去耦联剂的处理后，静歇电位会降到零值，而且，这些可以从插在植物身上的 Ag/AgCl 电极测出来^[73]。植物体内的电信号传递有两种截然不同的类型，一种叫做动作电位传递，另一种叫做变异电位传递^[103]。卢善发和杨世杰^[28]对变异电位的传递方向和速度作了研究。Volkvo^[118]对多种刺激引起植物体内电信号的波形和传递速度，进行了研究，包括昆虫，五氯苯酚(PCP)，2, 4-二硝基酚，羰基氰化物 FCCP。Rhodes 等^[100]发现只有筛管单元和伴随细胞在植物受到伤害的时候能产生较高的动作电位，约 79mV。从细胞水平去考虑的话，植物电信号传递过程是细胞主动参与信号传导和信号被动传导的两个过程的统一^[80]。在环境变化时，植物内部器官要能在一个持续变化的环境中保持和发展，只有靠所有的细胞、组织和器官的协调动作。动作电位或者变异电位，在高等植物中作为信息的一种载体应用于胞内和胞间通信，并且作用于相应的器官或组织，产生生理反应。许多研究人员对电位传递引起的丝瓜卷须向触性的弯曲，叶片上保卫细胞使气孔在不同条件下的启闭，豌豆韧皮部的营养液的转移，根压的形成，含羞草的叶褥运动^[28]，叶片上的二氧化碳的交换速度，蒸腾作用和光合作用^[23]，蛋白酶抑制剂的产生^[30]，丝瓜卷须中乙酰胆碱、番茄体内脱落酸(ABA)、茉莉酮(JA)、*Pin2* 基因的表达^[100]作了研究。冷强等应用灰色理论对植物叶片局部电位与气孔行为作了分析^[38]。

植物电信号属于微弱电信号，实验表明，它的幅度在几个皮伏到几十个毫伏之间，而现在几乎所有报道的植物微弱电波信号为毫伏级，这一点是难以置信的。植物电信号比较难以提取，从理论方法上看，原因是目前我们对其中包含的信息产生的机理缺乏了解以及非平稳随机信号分析理论的缺陷和不足，限制了对其信

息的真实而有效的提取。在生命活动中，有大量的有机和无机的物质参与其中，细胞作为生命活动的基本单元之一，协调一致，又各有分工，相互之间的联系既有确定性，又有不确定性。这使得电信号作为揭示生理活动的一个特征量，具有一定的局限性。因此，有关植物电信号波形的传播速度，与受到的刺激的强度、刺激物、刺激类型、刺激时间等问题，目前还没有满意的答案。通常采集到的植物电信号噪声背景强，有用信号不便分离。首先，影响因素多，任何环境因素的一点变化(光强、温度、湿度、细菌、真菌、电磁场、时间等)，都会对其信号产生影响。影响在什么时候、针对什么起作用，影响有多大，影响的表现形式如何，目前科学界尚无很有说服力的实验数据证实，更没有比较系统的归纳总结。目前普遍采用的获取电信号的方式为接触式测量，这种方式不可避免地对被测植物生长产生影响，甚至伤害，而非接触式测量方法(如光学数据采集等)，存在干扰噪声大，线性度差等缺陷，要想通过非线性滤波取得比较好的去噪声效果，就要先了解信号波形的特征^[79]，而人们对植物电信号的特征掌握并不准确和全面，制约了这类方法的应用；其次，有些是有用信号之间的干扰，有些信号在研究某个问题的时候是研究对象，可是在有的时候就成为噪声。尽管植物体内的细胞在传导信号的时候，具有一定的选择性，但是多个有用信号在空间和时间上重重相叠，给信号分离带来一定的难度；最后，信号和噪声往往占据着大致相同的频带，不便从频域上分离，使用传统的滤波方式效果比较差；此外，信号和噪声之间关系尚不可知，又没有试验能充分证明它们是线性叠加的。植物电信号具有时变特点，处于不同的生长期，如幼苗期和开花期，不同的时间，如早晨和下午，反应灵敏程度不一样，产生的波形幅度也不一样^[80]。

由此可见，植物电信号是一种相当复杂的信号，其主要特点是噪声背景和随机性都比较强，它与植物生命活动有关，而生理调节和生理活动都具有非线性和非稳态的复杂时变特征，因此植物电信号也是具有非稳态的时变信号，甚至表现出非线性的混沌特征，严格地说，采用傅里叶变换和短时傅里叶变换的分析方法都不太适宜。所以要采用小波分析的方法，多分辨率小波分析作为一种信号处理技术，已被广泛应用于各个领域，小波分析具有良好的时频局部化特性，非常适合于分析非平稳信号的瞬态特性和时变特性，冷强等首次将小波分析方法应用于植物电信号的分析，取得一些进展^[35]。

对于植物电信号这样微弱的生物信号，信号和噪声分离在多数场合下，需要采用一些特殊的方法，按照某种最优意义提取信号。但是，不论维纳滤波还是卡尔曼滤波，都是以已知信号和噪声的一、二阶统计特性为前提，实际工作中这一前提往往不具备。后来发展出的后验维纳滤波等处理方法较前两者有所改进。近年来，由于自适应处理技术可以在没有先验统计知识的情况下经过递归运算来逼近最优解，更能适应非平稳情况，因此很受重视。以它为核心发展出自适应噪声抵消、自适应谱线增强、自适应系统辨识等信号处理技术。自适应处理从算法上看可以分成随机

梯度法和最小二乘法两类。快速的递归最小二乘算法与计算机技术结合较紧密，具有应用前景。像植物电信号的建立与传递，必然是有关的细胞共同作用的结果。膜片钳技术、植物细胞去壁技术等电生理技术的进一步发展，单个细胞电信号传导机制研究的进一步深入，为总体把握植物电信号的特征提供了帮助。在细胞电生理研究中，离子通道电流的值处在 $1\text{pA}\sim 1\text{nA}$ 的数量范围之内，这样微弱的电流信号，首先要将它变为电压以便于用示波器观察或被计算机进行采样、处理和分析。开放的离子通道对离子具有选择性通透的特性，允许一些特定的离子沿化学梯度，以很高的速度穿过通道大于 10^6 个/s^[130]。因此可以设想，植物电信号的特征表达，与离子通道的电生理特征，必然具有一定的制约和被制约的关系。

3) 植物电化学生物特性测试

仅仅研究植物对外部宏观干扰的反应是不够的，而且也不足以探索植物的自身适应机理。为此，王兰州在 2000 年首次以三乙二胺合钴络离子 $[\text{Co}(\text{en})_3]^{3+}$ 为探针，采用循环伏安和差分脉动伏安法对三种杜鹃中 DNA 与络合物结合的性质进行了研究。结果表明， $[\text{Co}(\text{en})_3]^{3+}$ 与三种杜鹃中的 DNA 嵌入作用明显不同，并根据循环伏安和差分脉动伏安结果，对生长于祁连山高寒地区的三种杜鹃的适应关系进行了详细讨论^[119]。然而，可以说，在这方面的研究属于刚刚起步，报道的资料^[117, 135]还不是很多，研究的方法也有待于改进，尚未见到较大突破性的成果。但可以预测，通过对大量不同植物的 DNA 与络合物结合特性的研究，将很有可能探索出植物种群适应对策的机理^[119]。

4) 植物种群生态适应对策在核酸特性水平上的探索

植物电化学生物特性测试研究初步说明了植物种群在生长过程中，存在着生态适应上的差异，可以说，这些差异是源于分子运动水平上的，既有植物体内的分子运动，也有环境中诸类物质的分子运动，它们所反映的植物表征现象可以归纳成生态适应对策，同时也应该是能够度量和划分的。王兰州等关于高山草地植物生态适应对策之研究的结果，正是这种多层次系统研究的新构思^[34]，也足以说明研究已开始步入这一时期，而最后的焦点正是要从核酸水平上来论证植物生态适应机理问题。尽管这些观点和研究方法并不很成熟，如对蛋白质特性^[21]、分子运动^[34]以及分子生态学^[21]等方面的研究，但已强化了依据核酸特性来研究植物生态适应对策机理的方法。这将使植物生态学理论得到长足的发展，同样，它也将使得植物种群生态适应对策机理研究更加深入。

5) 植物适应性模型求证

一种新的概念或者理论的成熟标志要看能否有逻辑证明，而数学分析是实现逻辑证明的最重要一环。王兰州和柴中林等对植物生态适应中的随机过程、植物

个体适应对策等模型进行了数学分析求证^[1, 12, 14, 18, 23, 24, 58, 67]，从最优化观点出发研究了植物适应对策的内在机理。提出并证明了植物的适应因子这个随机过程为 $Y(t) = kX(t-t)$ ，首次从随机过程的角度指出了植物趋中适应对策的缘由。在合理假设的基础上建立了植物互生叶序的空间分布模型，提出了角面积概念。建立了植物的阳光利用率表达式，证明了在区间 $[0, H]$ 上叶片所占的角面积为常数，初步探明了植物互生叶序是能够提高植物的阳光利用率的。利用模型对叶序数进行了讨论，结果发现与亚黄金分割率是吻合的，也说明本论著中的一些新论点能够得到数学逻辑上的证明。

纵观植物种群生态适应对策研究的简史，探索植物种群生态适应对策机制是未来生态学研究的发展趋势。综合系统研究植物种群适应对策机制，对于丰富未来生态学理论和维持全球生态平衡和高山草地的永续利用研究具有通用性，对农、林、牧业生产的持续发展既具有深远的理论意义，又颇具经济效益的现实意义。为此，特以甘肃天祝高山草地为主要试验研究基地，初步探索之。

1.2 试验区概况、材料与方法

1.2.1 试验区概况

试验区位于甘肃省天祝藏族自治县，北祁连山脉乌鞘岭下、金强河上游高山牧业区甘肃农业大学高山草原试验站附近草地上，北纬 $37^{\circ}40'$ ，东经 $180^{\circ}32'$ 。依草原综合顺序分类法^[30, 31]，本试验区属于寒温潮湿草地类，为典型的高山矮草草地类型。区内海拔2880~3830m，西高东低；河滩及阶地多为洪积冲积扇，山地多为黄土覆盖。土壤为冲积母质上发育的高山草甸土，土层厚1~2m，由河滩、阶地至高山向上，其土壤依次是草甸土、山地黑钙土、山地栗钙土、山地草甸土、高山草甸土等，0~10cm土层中有机质含量大于14%。年均温 0.3°C ；7月均温 11.9°C ，1月份平均温度为 -18.4°C ；大于 0°C 的积温约1522 $^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}$ 。无绝对无霜期，无明显四季之分，仅有冷、暖季之分，冷季长达7个月。年降水量415mm，主要集中在7~9月，多地形雨，且随海拔升高而雨量增加，有时一日数次降雨。春季常有旱象；年蒸发量1427mm。太阳辐射强，全年的太阳辐射量为 $5744924.9\text{kJ}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ ，可见光生理辐射量为 $2815037\text{kJ}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ ，日平均温度大于 0°C 的生长期有效生理辐射量为 $1561175.9\text{kJ}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 。

试验区内的生长期短，有130~140天。农作物仅有青稞、油菜和燕麦等可以部分成熟。草地植物群落的种群饱和度为20~30种/ m^2 。7~8月份地上部分总覆盖度90%~100%。草层高度一般为20~35cm，主要牧草植物有线叶嵩草、珠芽蓼、垂穗披碱草、落草、草地早熟禾、粗壮嵩草等。草地一般在5月中旬左右返青；

7 月中旬左右，嵩草、早熟禾等抽穗，开花结实，此后，其他草类开花结实。草地植被对太阳总辐射转化率较低，如线叶嵩草的转化率为 0.258%^[55]。

本试验区为当地藏、汉牧民赖以生存的牧地，历史悠久，主要的放牧家畜是绵羊和牦牛。草地的利用方式为放牧，无天然割草地，冷季在山谷、河沟的草地上放牧，暖季则多在海拔 3400m 以上的草地上放牧。牧地类型较多，有春秋和夏季草场，刺铁丝围栏的培育放牧地和休闲地等。

1.2.2 材料与方法

依据高山草地植物种群生态适应对策所要探讨的问题(图 1.1)，我们的研究思路是由野外调查、试验分析到实验室内测试，由宏观到微观，由表征到机理，较为系统地探讨高山草地植物种群生态适应对策，主要进行了数十种草地植物种群野外实验群落学模型分析以及实验室内试验测试统计分析两方面的研究。

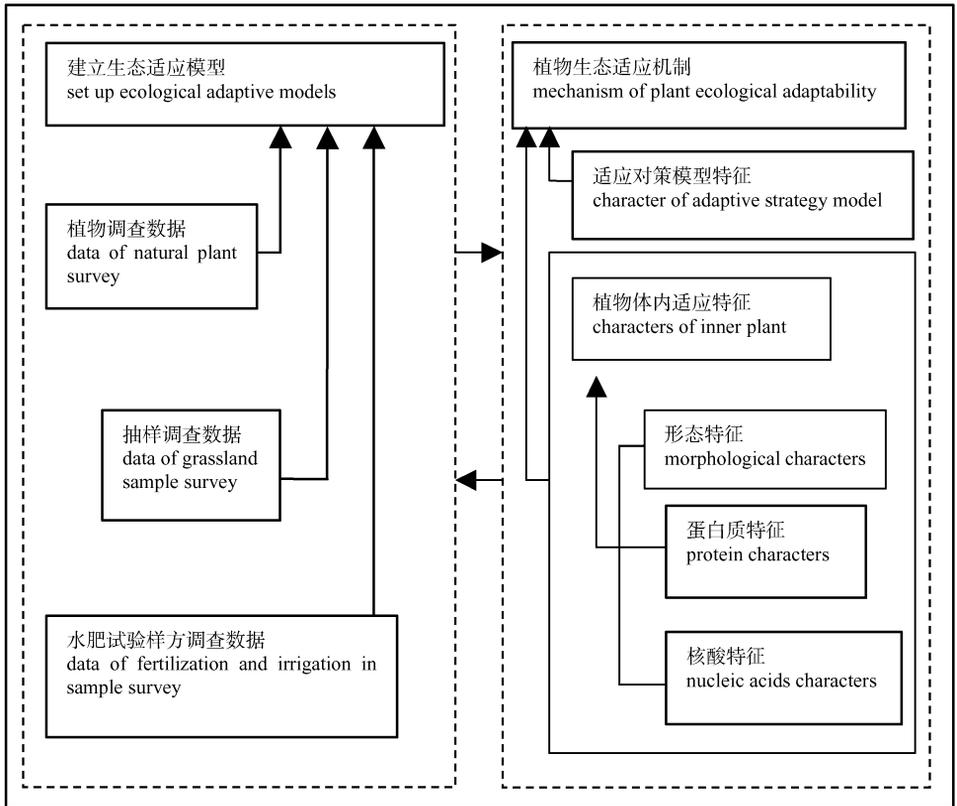


图 1.1 植物种群生态适应对策研究框图

Fig. 1.1 Frame chart of study on the ecological adaptive strategy of plant population in alpine

1. 高山草地植物种群生态适应性调查与试验

牧草生物量与牧业生产极其持续的发展紧密相关，因此，从1996年5月中、下旬准备开始，至10月中旬结束。定期、定点进行了天祝高山草地植物种群地上部分生物量的野外样方调查和设立施肥、灌水样方试验后对其地上部分生物量的测定。具体内容有下列三部分。

1) 天然草地植物种群生态适应性调查

1996年6~9月间四次对天祝金强河地域不同海拔(河漫滩地、第一阶地、第二阶地、阳坡、阴坡共5种群型，海拔高度分别为2880m, 2930m, 2980m, 3030m, 3030m)的天然草地植物种群分别设立1m×1m的4个样方，两次重复，共40个样方，进行样方内32个常见草地植物种群的地上部分生物量测定(步骤及具体方法见参考文献[2]，下同)。

2) 放牧干扰下的植物生态适应性抽样调查

选定四种不同放牧强度下的草地，即：未放牧(甘肃农大草原站无放牧围栏内专供试验草地，一年内无放牧活动)、放牧适中(夏季无放牧草地，当地牧民夏季无放牧活动的草场)、重放牧(该草原站全年放牧围栏内全年放牧的草场，夏季也放牧，约有40只绵羊)和放牧过度(饮用水，具有全年放牧活动且牛、羊在饮水前后重复采食)。设立1m×1m的样方，两次重复，共32个样方，6月中旬至9月间四次测定其常见植物种群地上部分的生物量。

3) 天然草地水、肥干扰下植物种群生态适应小区样方试验

选金强河牧区第一阶地(海拔2930m)中，以线叶嵩草为主要建群种的；以珠芽蓼为主要建群种的；以垂穗披碱草为主要建群种的三种主要草地类型，分别设立1m×1m的样方，进行不同的灌溉(设四个处理，分别是： $750\text{m}^3/\text{hm}^2$ ； $1500\text{m}^3/\text{hm}^2$ ； $2250\text{m}^3/\text{hm}^2$ ； $3000\text{m}^3/\text{hm}^2$ ，6~8月共灌溉三次)和施肥，氮(尿素)、磷(过磷酸钙)、钾(氯化钾)的标准含量分别为46%、18%、54%，处理分别是：A. 纯氮 $34.5\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯磷 $6.75\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯钾 $20.25\text{kg}/\text{hm}^2$ ；B. 纯氮 $69\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯磷 $13.5\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯钾 $40.5\text{kg}/\text{hm}^2$ ；C. 纯氮 $103.5\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯磷 $20.34\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯钾 $61\text{kg}/\text{hm}^2$ ；D. 纯氮 $138\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯磷 $27\text{kg}/\text{hm}^2$ 、纯钾 $81\text{kg}/\text{hm}^2$ ，共施肥两次，两次重复，共128个样方，6月中旬至9月间四次测定其32个常见植物种群地上部分的生物量。

2. 植物种群在实验条件下的生态适应性调查与测试

依据模型对草地植物种群地上部分生物量野外调查数据和试验数据的评判结

果,对存在于天祝高山草地的,分别属于趋活性植物线叶嵩草、趋中性植物垂穗披碱草以及属于趋惰性植物珠芽蓼和粗壮嵩草等 4 个建群种,对其内外部形态结构、蛋白质和核酸等方面进行从宏观到微观的分析,以探索植物生态适应性的内部机理。具体采用的方法是:

1) 微型系列人工气候箱试验

利用自制的五个微型人工气候箱(设在西北师范大学生物系植物实验室)将上述 4 种植物种子置于箱内进行不同光强度和温度处理下的测试。微型人工气候箱内可供试验空间是 35cm × 30cm × 25cm,能自动控温,误差 ± 1%;能进行 0~0.058J/(m² · s)的人工光量控制,误差 10%;光照时间控制。数据统计分析方法见参考文献[2, 56, 59]。

2) 透射电镜样品的制备及观察步骤

取自天祝高山草地的粗壮嵩草、垂穗披碱草种子和珠芽蓼的珠芽在系列微型人工气候箱内进行不同处理以后萌发,出苗后培养 15 天左右(线叶嵩草未萌发,故缺之)。从各个不同处理下的培养苗上取下长约 1cm 的植物叶片若干段,置于 4%的戊二醛固定液中固定(低温)24h 以上,然后,用磷酸缓冲液漂洗三次;1%的锇酸固定 1~2h(室温),缓冲液漂洗三次;30%~100%的各级乙醇脱水;Epon821 包埋;聚合,温度为 35 (14h) 45 (24h) 60 (24h);在 ULTRACUT E 型超薄切片机上切片,厚度 600~800Å;醋酸双氧铀和醋酸铅染色^[17, 40];在 JEM-100SX 透射电镜下观察并照相。

3) SDS-凝胶电泳分离植物蛋白质法

1996 年 9 月将天祝试验样地中的线叶嵩草、粗壮嵩草、垂穗披碱草和珠芽蓼植物的样品叶片采回,用自来水冲洗干净,再用蒸馏水冲洗后,置滤纸上吸干水分,放入血清瓶中,藏于冰箱中备用。称取样品材料 0.5g,加 1.5ml pH=7.0 磷酸缓冲液,放少许石英砂研磨成匀浆,移至离心管中,采用微型离心机(日本产 Diskboy),在 10 000r/min 的速度下离心 10min,取上清液加等体积 SDS-甘油-溴酚蓝混合提取液,摇匀后置沸水浴中加热 90s,冷却备用。每样品槽上样量为 50μl。采用多用凝胶电泳仪(美国产 SJ10-30A 型)对样品进行浓缩胶,电流为 10mA/板,进入分离胶后电流升高至 30mA/板,电泳全程耗时约 4h。用考马斯亮兰 R250 在常温下染色 1h,后脱色(过夜),待背景清晰后再制成干板。对所制干板用日本产 Shimadzu CS-930 型薄层扫描仪(设定波长 560nm,狭缝左右,1.2mm × 0.4mm),测定其大于 1000 的蛋白质面积指数并作图(透射电镜和 SDS-凝胶电泳分离植物蛋白质的测定工作在西北师范大学生物系中心实验室完成)。

4) 植物核酸(DNA 和 RNA)含量的测定方法

利用 Schmidt-Thannhauser-Schneider 改良法, 简称 STS 法^[37](制样步骤稍有变动^[21, 61]), 在西北师范大学化学测试中心的紫外可见近红外分光光度计(日产 HITACHI U-3400 型)进行植物核酸(DNA 和 RNA)光吸收测定。制样及测定步骤是:

1996 年 9 月将天祝试验样地中的线叶嵩草、粗壮嵩草、垂穗披碱草和珠芽蓼植物的样品叶片采回, 取风干叶片 1g, 剪碎, 加少量石英砂和 3ml 蒸馏水(冷, 下同)研磨成匀浆; 移至离心管中, 加 20% TCA(冷, 下同)3ml, 搅匀后冷冻离心 10min(温度为: 0~4℃, 10 000r/min, 下同), 弃上清液; 沉淀物中加 6ml 10% TCA, 离心, 弃上清液; 沉淀物中加 0.5ml 蒸馏水搅成糊状; 缓慢加 6ml 无水乙醇(冷, 下同), 离心, 弃上清液, 此步骤重复一次; 沉淀物中加 6ml 氯仿甲醇(2:1), 搅匀, 离心, 此步骤重复一次; 沉淀物中加 6ml 乙醚, 搅匀, 离心, 此步骤重复一次; 在 37℃ 水浴中去沉淀物中的乙醚, 得淡黄色粉末。

RNA 的分离及测定: 将所得粉末状沉淀物中加 0.3mol/L KOH 5ml 研磨成糊状, 置于大试管中, 加 0.3mol/L KOH 8ml, 搅匀; 37℃ 水解 2h, 出现气泡, 即 RNA 水解成核苷酸; 碱水解后每 10ml 0.3mol/L KOH 加 1.65ml 6mol/L HCl, 搅匀, 冷却沉淀, 离心, 上清液为降解成核苷酸的 RNA 部分; 所得沉淀物中再加 1ml 0.1mol/L HCl, 离心, 得上清液; 将两次得上清液合并, 用 0.1mol/L HCl 定容至 10ml; 取定容的 1ml RNA, 加入 9ml 5% PCA, 95℃ 水解 15min, 再定容至 10ml, 以 5% PCA 为空白, 测定其 OD₂₆₀ 值。

DNA 的分离及测定: 将抽提 RNA 后的沉淀物悬于 10ml 5% PCA 中, 95℃ 水解 15min, 离心, 上清液为 DNA 部分, 用 0.1mol/L HCl 定容至 10ml; 取 DNA 分离部分 2ml, 加 5% PCA 定容至 10ml, 以 5% PCA 为空白, 测定其 OD₂₆₀ 值。

3. 植物电波信号测试步骤

主要步骤是将接地电极(re)插入枝条基部, e1 电极插入 re 之上距 re 电极 1cm 处, e2 电极依测试要求于不同部位进行测试。切开插入松树枝条的树皮对木质部、韧皮部及形成层分别进行测试, 不同植株切口大小尽可能一致, 测试位点也要保持一致^[22, 42], 本实验以切口中间水平线从左到右对木质部、韧皮部及形成层先后进行(图 1.2)。

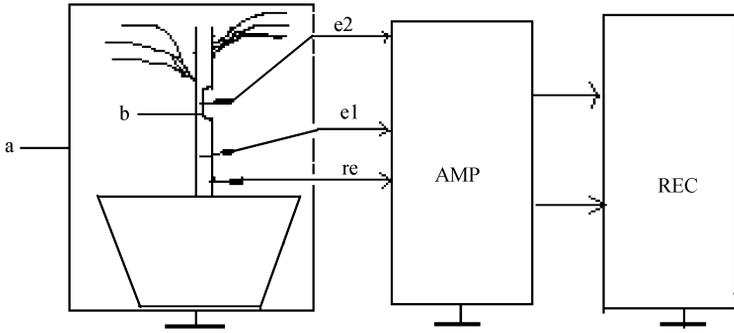


图 1.2 植物电波信号测试模型

Fig. 1.2 A model for the measurement of plants

AMP. 直流放大器(direct current amplifier); REC. 记录仪(recorder); re. 接地(linked to ground); e1. 电极 1(probe 1); e2. 电极 2(probe 2); a. 屏蔽室(the shield room); b. 被测植物(the measured plant)

1.2.3 数据分析方法

1. 数据统计及检验

试验数据统计和常规显著性等的检验采用参考文献[1, 2, 6, 8]和文献[59]中所采用的方法, 模型(1.1)在 Qbasic 软件下编程(主程序)运算。

2. 高山草地植物种群地上生物量数据模型分析

考虑到草地植物种群生态适应对策主要涉及的是植物种群效应、环境效应以及植物种群与环境相互作用效应三个方面, 综合参考文献[2, 56, 59]中的数学统计模型建立起高山草地植物种群生态适应对策数学模型。利用模型对上述所调查和试验的 S 种草地植物种群在 n 个处理下生长 m 个月的生物量进行计算机运算和方差分析。模型为

$$X_{ijkl} = u + P_i + E_{jk} + (\bar{k}_w)_{ijk} + \bar{V}_{jkl} + e_{ijkl} \quad (1.1)$$

式中 u 为参试种群实际反应均值; P_i 为植物种群效应; E_{jk} 为环境效应; $(\bar{k}_w)_{ijk}$ 为植物种群与环境相互作用效应; \bar{V}_{jkl} 为环境内不同处理与生长时间的区组效应; e_{ijkl} 为随机误差 ($i=1, 2, 3, \dots, s; j=1, 2, 3, \dots, n; k=1, 2, 3, \dots, m; L=1, 2, 3, \dots, r$)。

P_i, \bar{V}_{jkl} 为固定模型 $\sum_i P_i = 0, \sum_i \bar{V}_{jkl} = 0; E_{jk}$ 为随机模型 $E_{jk} \sim N(0, s_E^2)$, 各

效应的估计值为

$$\begin{aligned}\bar{u} &= \bar{X} = \sum_{ijkl} X_{ijkl} / rsmn \\ \bar{P}_i &= \bar{x}_i - \bar{X} = \sum_{jkl} X_{ijkl} / rmn - \bar{X} \\ \bar{E}_{jk} &= \bar{x}_{jk} - \bar{X} = \sum_{iL} X_{ijkl} / rs - \bar{X} \\ (\bar{k}_w)_{ijk} &= \bar{x}_{ijk} - \bar{X}_i - \bar{X}_{jk} + \bar{X} = \sum_i X_{ijkl} / r - \bar{X}_i - \bar{X}_{jk} + \bar{X} \\ \bar{V}_{jkl} &= \bar{x}_{jkl} - \bar{X}_{jk} = \sum_i X_{ijkl} / s - \bar{X}_{jk} \\ \bar{g}_{ijkl} &= x_{ijkl} - \bar{X}_{ijk} - \bar{X}_{ijl} + \bar{X}_{jk}\end{aligned}\tag{1.2}$$

采用在 Qbasic 软件下自编的运算程序进行模型(1.1)运算：

```
5 PRINT "请输入各变量!"
10 INPUT "v,m,n,r =", v, m, n, r
15 PRINT "输入数据文件名后将执行程序, "
20 INPUT "(file name)=", D$
30 CLS
40 DIM x(n,v,m,r),TV(n,v,m),TE(n,m),g(v),TR(n,m,r),k_w(n,
v,m)
45 DIM E(n, m), msve(v), SGMVE(v)
50 OPEN "i", 1, D$
60 FOR k = 1 TO n
70 FOR i = 1 TO v
80 T = 0
90 FOR j = 1 TO m
100 S = 0
110 FOR L = 1 TO r
120 INPUT #1, x(k, i, j, L)
130 C = C + x(k, i, j, L)
140 S = S + x(k, i, j, L)
150 SST = SST + x(k, i, j, L) * x(k, i, j, L)
160 TR(k, j, L) = TR(k, j, L) + x(k, i, j, L)
170 g(i) = g(i) + x(k, i, j, L)
```

```

180 NEXT L
190 TV(k, i, j) = S
200 TE(k, j) = TE(k, j) + TV(k, i, j)
210 NEXT j
220 NEXT i
230 NEXT k
240 U = C / v / m / n / r
250 FOR i = 1 TO v
260 g(i) = g(i) / m / n / r
270 NEXT i
280 CJ = C * C / r / v / n / m
290 FOR k = 1 TO n
300 FOR j = 1 TO m
310 E(k, j) = TE(k, j) / v / r - U
320 NEXT j, k
330 PRINT "          种群、环境(VE) 两向表"
340 PRINT "ei(YkLj): 1-"; m * n
345 PRINT "          "
346 Z = 0: PRINT "          ";
350 FOR i = 1 TO v
360 PRINT "          S"; i;
370 NEXT i: PRINT "          Te          Xkj"
380 PRINT "          "
390 FOR k = 1 TO n
400 FOR j = 1 TO m
401 Z = Z + 1
402 PRINT "E";
403 PRINT USING "##"; Z;
404 PRINT "(Y";
405 PRINT USING "##"; k;
406 PRINT "L";
407 PRINT USING "##"; j;
408 PRINT ")";
410 FOR i = 1 TO v
420 PRINT USING "#####.##"; TV(k, i, j);
430 NEXT i

```

```

440 PRINT USING "#####.##"; TE(k, j); TE(k, j) / r / v
450 y = y + TE(k, j): W = W + TE(k, j) / r / v
460 NEXT j, k
470 PRINT "
472 PRINT "Tv          ";
480 FOR i = 1 TO v
490 PRINT USING "#####.##"; g(i) * n * m * r;
500 NEXT i: PRINT USING "#####.##"; y
510 PRINT "
512 PRINT "xi          ";
520 FOR i = 1 TO v
530 PRINT USING "#####.##"; g(i);
540 NEXT i
545 PRINT "
550 PRINT"平均值"; : PRINT USING "#####.##"; W / m / n
560 PRINT "
570 IF INKEY$ = "" THEN 570
580 CLS
590 PRINT "          矫正项    c= "; CJ
600 SST = SST - CJ
610 DFT = 5 * 4 * 3 * 2 - 1
620 PRINT "          总变异 sst= "; SST, "    dft="; DFT
630 FOR k = 1 TO n
640 FOR j = 1 TO m
650 T = T + TE(k, j) * TE(k, j)
660 NEXT j
670 NEXT k
680 sse = T / v / r - CJ
690 dfe = m * n - 1
700 PRINT "          环境间 sse= "; sse, "    dfe="; dfe
710 FOR i = 1 TO v
720 ssv = ssv + g(i) * g(i)
730 NEXT i
740 ssv = ssv * n * m * r - CJ
750 dfv = v - 1
760 PRINT "          种群间    ssv= "; ssv, "    dfv="; dfv

```