

克隆植物中的劳动分工及其生态学效应

柯世朕, 李德志*, 范旭丽, 王超华, 周燕,
李红, 宋云, 王春叶, 孙玉冰

(华东师范大学上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测
研究站, 华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要: 劳动分工是经济进步的发动机, 克隆植物也具有与经济学相类似的劳动分工现象。环境异质性、分株专化与合作以及分株潜在的生长独立性是克隆植物劳动分工发生的基本条件。根据发生条件可以把克隆植物劳动分工分为环境诱导型和遗传型两种。克隆植物能够通过利用形态或生理可塑性和生理整合、劳动分工机制实现对生境中异质性资源的有效利用。克隆植物劳动分工的生态学效应在于: 提高对局部资源的摄食效率、克服局域资源限制、实现生物量的增益与适合度的提升, 上述效应的机理可以用经济学边际成本分析和规模报酬规律来解释。同时, 劳动分工还能提高种间竞争能力、增强觅食有效性、减弱种内自疏, 但同时, 克隆植物在不稳定环境下的劳动分工效应也会增加生存风险。随着现代生物学研究手段的不断应用, 有关克隆植物劳动分工的研究将会得到更加深入的发展。

关键词: 劳动分工; 克隆植物; 空间异质性; 可塑性; 生理整合

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2008)06-0586-09

Division of Labor in Clonal Plants and Its Ecological Effects

KE Shi-zhen, LI De-zhi*, FAN Xu-li, WANG Chao-hua, ZHOU Yan,
LI Hong, SONG Yun, WANG Chun-ye, SUN Yu-bing

(Key Lab. of Urbanization and Ecological Restoration of Shanghai; National Field Observation and Research Station in Tiantong Forest
Ecosystem of Zhejiang; Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: Division of labor is an engine of economic progress. A similar phenomenon also exists in clonal plants. The basic conditions for the division of labor in clonal plants includes: environmental heterogeneity, specialization, cooperation, and the potential independence of ramets. According to these conditions, division of labor in clonal plants could be classified into two types, i.e., environmentally induced and developmentally programmed division of labor. Clonal plants can efficiently utilize the heterogeneous resources by means of physiological integration and morphological or physiological plasticity. Division of labor in clonal plants could raise the acquisition efficiency of the local resources, overcome the local resource limitation and enhance the biomass and fitness. These effects could be explained by the theory of marginal cost and scale reward in economics. Division of labor in clonal plants can also enhance the competitive capacity of inter-specific competition, reinforce the efficiency of foraging behavior, and weaken the effects of self-thinning. The risks of division of labor in unstable habitats also exist. The application of the methods of modern biology, the studies on the division of labor in clonal plants will be promoted.

Key words: Division of labor; Clonal plant; Spatial heterogeneity; Plasticity; Physiological integration

劳动分工是人类长期形成的一种生产方式, 它能提高劳动效率, 达到事半功倍的效果。亚里斯多

德(Aristotle)^[1]在公元前 384 ~ 322 年就曾提到人们因“习惯”做某事而形成的自然分工。公元前

收稿日期: 2007-12-11 接受日期: 2008-03-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(30370245, 30470288); 上海市生态学重点学科项目; 华东师范大学 211 工程项目资助

* 通讯作者 Corresponding author

430~350年, Xenophon^[2]提到:在城镇生活的人,谋生途径离不开必要的劳动分工。中国古代思想家管仲的“四民分业定居”的思想也是较早关于分工协作的论述^[2]。亚当·斯密(Adam Smith)^[3]首先把劳动分工看作是经济进步的发动机,他认为劳动分工能带来效率的显著提高,并将其视为经济学的核心问题。后来马克思^[2]提出了“协作”的概念,并且与“分工”之间构成形式与内容的连续。从一定意义上说,劳动分工是人类走向文明的伴生物^[4]。

在生物学的各个层次也能发现“劳动分工”的影子。从细胞,个体,一直到生态系统,各个水平的组分单元都在一定程度上的各司其职、互相协作。通过“劳动分工”实现结构优化,功能提升,以及适应性和竞争力的增强。克隆植物是自然界中一个独特的生物类群,由于其特有的繁殖和生活史策略,使得“劳动分工”现象在其中得以充分展现。

1 克隆植物劳动分工理论的提出背景

在自然条件下,伴随着营养生长自然发生的无性繁殖过程称为克隆生长^[5]。具有这一生物学过程的植物称为克隆植物^[5-6]。克隆植物普遍存在于植物的各个分类群和几乎所有的生态系统类型中,并且对于群落的物种组成、生物多样性以及群落的格局与动态均具有重要影响^[7]。

在自然界,植物生长、繁殖的必需资源和环境条件在时间和空间分布上普遍存在异质性^[8]。克隆植物具有双重构件性(基株与分株)、自我复制(克隆生长)性以及水平空间扩展能力^[7],这些特性使得克隆植物可以占据和跨越相应尺度的生境资源斑块。如果克隆植物所处生境存在显著的异质性,那么不同分株所处的微生境斑块之间极可能在光照、水分、养分等资源的丰富程度上存在差异。

在人类的经济生产活动中,也普遍存在资源的异质性分布,其主要是指资本、劳动力、原材料以及劳动工具等分布的异质性^[9]。异质性激发了企业以开发本地富足资源为主的生产行为。这种专业化的生产行为只有在资源得到充分交换的情况下才有存在的意义,所以分工出现后,合作也相伴而生。劳动分工推动了企业生产效率的提高,使经济利益达到最大化,并最终推动了经济的进步。这也是亚当·斯密劳动分工理论所体现的主要内容。

无论是经济系统还是植物系统,在异质性环境中,都趋向于选择对生产量具有最大驱动力和最佳

适宜性的条件^[9]。研究表明^[8-12],生长在异质性斑块中的克隆分株会出现以可塑性为基础的分工,并且各分株通过相连的间隔子发生以资源的交换和分享为特征的生理整合。这与宏观经济学中的劳动分工理论所依托的社会经济状况非常相似。Stuefer^[13]最先借用亚当·斯密的劳动分工理论,提出了克隆植物劳动分工的概念。

各种层次的劳动分工是企业获得持续增长的动力源泉。针对资源的异质性程度以及企业的大小,分工的规模可以多种多样。企业内的分工形成各个部门,企业间的分工形成各个产业,产业间的分工形成产业集群^[14]。植物在细胞、组织、器官水平上都有不同程度的劳动分工。而克隆植物的特殊生长习性,使其有比非克隆植物更大范围的劳动分工。如果非克隆植物通过劳动分工只能形成“部门”或“产业”,那么,克隆植物往往可以形成斑块内的“产业集群”。

2 克隆植物劳动分工理论的涵义及特征

2.1 克隆植物劳动分工的理论涵义

非克隆植物个体在应对变化的生境资源状况时,常常会发生“趋贫特化(specialization for scarcity)”的生物量分配模式。通过这种方式,可以将生物量更多地分配给专司摄取受限资源(limiting resources)的器官^[15-16],从而有利于增强对贫瘠资源的吸收。然而,生长在异质性生境中克隆植株的资源分配则以“趋富特化(specialization for abundance)”为主。通过这种方式,可以把相对多的生物量投资给用于吸收丰富资源的器官^[16-17],并通过间隔子的连接和传输作用,实现资源从吸收和积累较多的分株向吸收和积累较少分株的转移。如果分布在异质性斑块中的丰富资源彼此之间不具有相关性,处于相应斑块中的分株则会自发地调整资源流向,从而实现“互通有无”和“利益均沾”。克隆植物通过这种专业化吸收和资源交换,提高了整个克隆基株的生产效率和适合度,最终使整个基株系统的生物量也获得增益。这种有别于非克隆植物的资源获取和分享策略就是典型的克隆植物的劳动分工^[13]。克隆植物劳动分工的表现形式和生物学基础是分株的形态和/或生理可塑性以及分株间的生理整合作用。它们在其中分别起到分工与专业化以及联通与合作的作用。

2.2 克隆植物劳动分工的特征

(1) 克隆植物劳动分工的优势

与经济系统中各部门之间的劳动分工能够给系统整体带来效益相类似,克隆植物劳动分工也能够给植物整体带来诸多利益。克隆植物劳动分工的优势在于:(a)更优的生物量分配格局,带来生物量增益。经过长期稳定的整合作用后,相比同质环境,处在异质性斑块环境中的克隆植物生物量得到显著增加,生物量分配格局也有显著不同^[9]。如 Stuefer 等^[9]研究 *Trifolium repens* 时认为:异质生境比同质生境多 67% 的生物量,多 72% 的新生分株。(b)通过劳动分工能够提高单个分株的资源获取效率。克隆植物能够通过形态和生理可塑性变化,调整特定器官的形态和生理特征,从而以高于同质生境的效率来尽可能多地摄取微生境斑块中的丰富资源。Peterson 等^[8]的研究表明,*Hydrocotyle peduncularis* 通过对处于适宜微生境斑块中的分株进行可塑性调整,这些分株能够摄取多于自身需求量的资源,并能够将多余的资源传输给处于贫瘠斑块中的分株。(c)通过劳动分工能够提高克隆植株整体的适合度和竞争力。处在异质生境中的克隆植物,能够通过分株间的间隔子传递资源,从而把多余资源以生理整合的方式与其他分株共享。其结果是,一方面可以克服限制性生境及其资源对整个基株的影响,提高适合度;另一方面,在入侵新生境或其原有生境受到其他物种入侵时,由于生理整合作用的强有力支持,使其可以拥有更强的竞争能力^[9]。(d)通过劳动分工能够提高克隆植物觅食行为的有效性和精确性。克隆植物因为劳动分工作用的存在,其觅食行为的效率变得更高,对于新生境的开拓能力也大为增强^[5]。(e)通过劳动分工能够在一定程度上降低种内竞争。劳动分工使整个基株成为协同合作的整体,各个分株之间不再是或很少是竞争关系,而是各司其职的共生关系。通过生理整合作用进行资源传输和信息传递,使分株间的关系变得更为和谐,并因此提高了克隆植物发生自疏行为的阈值^[19-20]。

(2) 克隆植物劳动分工的劣势

在经济系统中,劳动分工各部门的生产能够得以正常持续下去有赖于原材料、资本、劳动力的不断输入,和产品的不断输出,从而获得一个完整的生产循环。一旦其中某个供求链条(或其中的某些环节)出现故障,就会造成生产的停滞,甚至是系统

的瘫痪^[14]。对于克隆植物而言,这条“供求链”显得更为单一,联系各个分株间的唯一通道就是分株间的间隔子^[21]。

劳动分工还极易受环境条件的影响。在建立稳定劳动分工后,环境资源分配格局的变化会改变原有的分工策略。资源水平差异过大,会导致整合传输代价的提高^[9];资源水平差异过小,则不会被克隆植物所感知^[8],造成无效分工;必需资源缺失,使分株共享资源缺乏互补性,生长受到阻滞^[11]。

3 克隆植物劳动分工的发生条件及其相互关系

在克隆植物中,劳动分工发生的条件包括:1. 生境资源的空间异质性分布;2. 克隆植物构件单元(modular units)的专化;3. 克隆植物构件单元之间的合作(通过生理整合作用实现);4. 克隆植物构件单元潜在的生长独立性^[13]。

无论对于经济系统,还是克隆植物,资源的空间异质性分布都是发生劳动分工的前提。因为只有处在异质性环境条件下,处于不同位点的生产者之间,才会出现资源丰度的差异和资源交换的可能,继而才会有完整的劳动分工过程。

专化是指每个组分单元通过结构或功能上的变化,减少单元完成任务的种类、增加对特定任务完成的质量和效率^[13]。专化是劳动分工的前提,没有专化就没有分工。专化进一步细化的结果是构件单元吸收某一资源能力的增强,生产效率也得到进一步提高^[23]。克隆植物主要通过 3 种方式来实现专化:生物量的再分配、形态专化和生理专化^[9,11,13]。上述三者并不是孤立的过程,有时可能两两同时出现,有时也可能三者同时出现。但是三者的发生具有一定的时间顺序。一般以生理专化出现最早,而形态学上的改变往往在几个星期后产生,生物量的再分配最缓慢^[24]。

克隆植物的形态专化和生理专化分别由形态可塑性和生理可塑性实现的。形态可塑性(morphological plasticity)是指同一物种(或基因型),在不同环境中,克隆构型发生改变的特征。在养分丰富斑块中,形态可塑性主要表现为器官的增生,而在养分贫乏生境斑块中,则主要表现为结构简化、生长减缓。生理可塑性是指通过资源获取结构(RAS)或器官的生理调整(而非形态调整),以提高对斑块资源获取效率的方式。对于根系而言,上述两

者分别表现为根系的生长改变和吸收速率的调整^[25-26]。对叶片而言,表现为叶面积指数、叶形、分枝角度或叶片着生角度的改变^[24],以及叶绿素含量、脯氨酸、脱落酸等含量的变化等^[25]。形态可塑性和生理可塑性并不是独立存在的,两者经常是相互补充的^[26],并与养分的异质性状况有密切关系^[27]。

一旦出现组分单元的专化,就需要有不同组分单元间合作的支持。合作是指对资源、物质或信息在同一系统不同单元之间的互利交换的过程。合作是劳动分工得以实现的基础。因为合作需要耗费能量,且对产量增加没有直接的作用,所以它以劳动分工损耗的形式存在(包括构建损耗和交换机制的维持损耗)。当各个构件单元之间的距离很远或者系统、环境不稳定时,合作的损耗就可能成为一个限制因素^[22]。

在克隆植物中,间隔子的连接以及生理整合使分株间的合作成为可能,并以此完成分株间物质、能量、信息的交换。对生理整合的定义为:资源(如光合同化物、矿物质养分和水分等)和其他物质(如同化产物等)通过连接物或间隔子(如根、茎、匍匐茎等)在克隆分株之间进行运输和分享的过程,称为克隆生理整合(clonal physiological integration)^[28]。生理整合是先于劳动分工存在的,并因形态可塑性专化得到了加强。

对于劳动分工而言,生理整合和可塑性是相辅相成的。一般生理整合需要依赖可塑性分株间的养分浓度梯度才能发生,而可塑性分株需要依赖生理整合才能实现物质和资源的输入、输出,继而维持分株的存活,保证劳动分工的持续性^[13]。同时生理整合能以负反馈的方式影响分株的可塑性变化^[29]。处于异质性环境下的克隆植物,在不同分株间发生物质、资源和信息传输的结果是能够促使植株根据生境的状况,对单个分株在可塑范围内进行形态或生理的修饰。在部分克隆植物中,克隆整合能够在器官、分株、克隆片断这3个形态和组织水平上对可塑性进行调节^[29]。在不同种类和不同水平上,这种调节的结果可能是增强也可能是减弱的。这进一步说明分工和合作是以一种相互作用的体系出现在克隆植物中。

4 克隆植物劳动分工的基本类型

Stufer^[22]提出克隆植物劳动分工可以分为两种

类型:1. 环境诱导型劳动分工。由于资源的异质性分布,促使克隆分株或分株中的某些器官发生可塑性变化,专化吸收特定资源。与此同时,资源发生互换,生理整合加强,资源分配格局得到优化,分株间资源共享量提高。随之克隆植物生产效率提高,基株总生物量之后也显著增加。这种类型是以资源异质性分布且互补型斑块为主要特征。2. 遗传性劳动分工。这一类型与环境空间异质性关系并不密切,并不受异质性环境诱导。即使在非异质性环境下也可能出现。这种分工类似于社会性昆虫在种群中的职能分工。比如,有些昆虫在种群中专门负责某一项活动,在某一时期会发生形态上的特化,通过减少种群中各个体任务数量的方式来提高整个系统的生产效率。这种专化是与生俱来的,与个体发育进程相联系。与环境诱导型相比,这种类型的专化与合作在构件发育上是内隐型的,且它不易受到环境变化的影响。因此,可称其为“非可塑性劳动分工”。它是一种“发育程序型劳动分工”^[22],也可称作时间性劳动分工^[20]。可以认为,这种分工是在缺乏环境异质性条件而形成的分工。

大部分劳动分工都符合上述分类,并且所有的劳动分工反应都有赖于构件单元发生功能性特化,只有这样才能出现分工,继而引发合作的出现^[22]。

5 克隆植物劳动分工的生态学效应及其经济学分析

5.1 局部专化提高对局域丰富资源的摄取效率

克隆植物劳动分工的必需要素是分株先行发生专化,其生态学效应在于:在异质性环境或竞争性环境中,能够针对不同斑块发生形态或是生理的专化,以此调整资源获取对策,提高对局域丰富资源的摄取效率^[5,30-31]。局部专化获取更多的资源是促进生长、提升整个基株系统的适合度以及增强种间竞争力的基础和前提条件^[32-34]。

局部专化是根据环境条件有针对性发生的。在光资源异质性生境中,*Potentilla preptans* 在遮荫斑块具有较高根冠比,而在非遮荫斑块的根冠比较低,表现为针对局部丰富资源专化,加强吸收的现象^[11]。在光、水异质性生境中 *Carex birta*^[35]和土壤氮素异质性生境中 *Glechoma bederacea*^[32]也具有相似的针对丰富资源提高生物量分配,改变植物形态的反应。可见,这些克隆植物在异质性生境中,表

现出明显的可塑性^[5]。它们通过生物量分配格局、形态以及生理的改变,提高了对局域丰富资源的摄取效率,以此获得比同质生境更多的养分,提高了生产效率^[18]。

这种改变同时也发生在资源贫瘠的环境中。张淑敏等^[34]对绢毛匍匐委陵菜的研究表明:相比林窗生境,林内生境的分株叶柄长度通过可塑性修饰有明显改变。其具体表现为:叶片经可塑性导致对叶片的“挺举”作用,使叶片被长而细的叶柄推至更高处,有利于促进对光能的截获。在低光条件下的克隆分株会比高光条件下的分株形成大而薄的叶片、长而细的叶柄,叶的数量明显减少,分蘖强度也明显降低。克隆植物处在非丰富资源斑块中:一方面做出可塑性修饰,使其能更有效地获得有限的资源,另一方面降低对这部分分株器官的生物量分配,使其结构简化,以节省生物量。

亚当·斯密曾用工厂制针的例子说明专业化能提高劳动效率:受过专门训练,有专门设备且专门负责某一工序劳动者的生产效率肯定要高于混工的,且没有专门技能的劳动者。并且这种效率的提高程度与工序的细分程度成正比^[3]。克隆植物的局部专业化与上述例子所体现的内在涵义是一致的。

微观经济学中的边际成本分析有助于我们进一步理解专业化提高生产效率的原因。短期边际成本 $MC = \text{成本增量(固定资本增量} + \text{可变资本增量)}$ / $C / \text{产量增量 } Q$ 。对于克隆植物整体来说,投入相同的生物量(边际成本不变),在现有分株基础上(固定资本增量不变),资源摄取量(可变资本增量)越多,产量增量会越大,生产效率也就越高^[36]。

5.2 合作能够克服分株局域资源限制并实现资源补偿

克隆植物生理整合是劳动分工的基础。它能够实现水分、碳水化合物、以及矿物质等在分株间的传输^[8],能够更有效地利用斑块性资源^[37],同时,也能够缓解环境压力^[33]。

当异质性生境中的既有资源彼此不具有相关性时,处于不同斑块中的分株会相互交换资源^[9-10,13,32]。在极端条件下,如果克隆植物所在位点因缺乏必要资源而存在胁迫,那么植株会自动调整,增加对上述位点分株胁迫资源的输入,降低对非胁迫部分分株的输入,即投资主要用于受到胁迫部分的分株,以帮助其克服局域资源限制,实现分株间的资源补偿^[8]。

在环境诱导型劳动分工中,生理整合能通过资源共享来缓解资源在时空分布上的不均衡,将处于资源丰富斑块分株所吸收的资源 and 物质传输给与其相连的处于资源亏缺斑块中的分株,从而缓解资源空间异质性给植株带来的潜在压力^[38]。张称意等^[39]对羊柴(*Hedysarum leave*)用¹⁴C 标记和去叶处理,结果表明,保持完整的部分(无论母株或是分株)都会向去叶部分增大传输光合产物,以支持局域斑块资源的限制。李睿^[40]等报道,处在养分丰富地段上的竹笋也会通过相连地下茎的鞭根系统给处在养分贫乏地段上的竹笋以资源供给。

在时间程序型劳动分工中,克隆植物利用具有储藏和吸收功能的器官,在资源供给丰富时将多余资源储藏起来。在资源短缺时,再利用生理整合从储藏器官向外传输资源,从而缓冲资源分布时间异质性造成的影响。

生理整合的实质是资源共享,而资源共享是劳动分工中必不可少的一环,并对分工的产生和发展具有重要的推动作用。在经济学中,资源交换、共享带来了买卖双方福利的改进,而每个人福利的改进正是经济进步的要义所在。生长在异质生境中的克隆分株之间的供需关系,也类似一个完善的“交易市场”,生理整合是实现资源交换的唯一方式。

但是以生理整合为形式的合作是以劳动分工的纯损耗形式存在的。合作不能直接产生资源,反而会因资源的传输而耗费能量。合作耗费能量的大小与分工精细化程度成正比。按照微观经济学短期边际成本公式,为了产生正收益,分工不会无限细分,分工的临界点是由合作损耗的大小来决定的^[36]。因此,在克隆植物中,生理整合一般具有特定的强度、方向和范围^[7],也有其合理的经济学解释。

5.3 劳动分工实现整体的生物量增益与适合度提升

克隆植物通过专业化和生理整合能够克服生境中局域资源的限制,实现资源补偿。与此同时也提高了植株整体在异质性生境下的适合度^[21]。一般情况下,相比同质生境,在异质性环境条件下,克隆植物具有更佳的生长速率。如果这种异质性较为稳定,在异质性生境中生长的克隆植物生物量分配格局会发生改变,总生物量与均质性生境相比会显著增加^[9]。

Peterson 等^[8]验证了上述观点。他将 *Hydrocotyle*

peduncularis 放置在同质和异质水分条件下培育生长。生长期选用相对生长速率(RGR)、组分相对生长速率(CRGR)、生理整合净利润(NetBen)、分株尺寸等指标来评价该植物在水分同质、异质性环境下的短期适合度(Short-term fitness)。结果表明,没有劳动分工的克隆植株生长速度缓慢,生物量净增长率低;而有劳动分工的克隆植株生长速度明显较快,生物量净增长率高。与单纯生长在同质潮湿或干燥生境中的克隆片断相比,有完整连接和生理整合的、生长在水分空间异质性环境中的克隆片断长得更好,具有更佳的短期平均适合度,并能更好地克服微生境斑块的水资源缺乏。

Stuefer 等^[9]比较了 *Trifolium repens* 在同质和异质生境下的生物量,异质生境比同质生境能平均多产出 44% 的生物量,以及 32% 的子株。Ikegami 等^[9]研究 *Scirpus olneyi* 在光照、盐分异质条件下的劳动分工时,结果异质生境比同质生境平均多产出 67% 的生物量,和 72% 的新生子株。他认为,除去种间差异,这种产量上的差异还与环境的异质性程度有关。后者在环境差异程度上要高于前者,所以生物量的平均增量也要更高。并认为劳动分工趋向于在那些相连分株所处地域的多种资源水平差异程度较高的生境出现。其中一个可能的原因是,在这种异质性程度高的生境条件下,分工程度更高,劳动分工带来的产量增量也更多。

经济学理论认为,只要劳动分工有深化的空间,收益递增就一定存在,它不仅是市场的内秉机制,而且是市场效率的根本源泉。分工是报酬递增理论的核心概念,分工深化会带来专业化程度和生产效率的提高。在克隆植物的劳动分工方面则表现为:生境异质性程度越大,分工可深化的程度越大,生产效率可增长的空间也越大。这也在一定程度上解释了很多克隆植物在异质性较大的环境中,生物量增量也较大这一现象背后的原因。

在经济学中,当规模报酬递增时,投入要素的使用效率会提高,从而使成本降低,此即通常所谓规模经济(economy of scale)或规模效益产生的原因^[66]。对于克隆植物而言,只要条件合适,几乎具有无限生长的能力,而较大的分株种群规模会对这种递增长模式起到助推作用。

5.4 劳动分工能增强种间竞争能力、减弱种内自疏

劳动分工能提高克隆植物摄食效率、克服分株局域资源限制并实现资源补偿以及实现整体的生

物量增益与适合度提升,最终将提升克隆植物在自然生境中的竞争能力,以在残酷的自然竞争中占据主动。

Duane^[9]以克隆树种 *Populus tremuloides* 为材料,认为生理可塑性以及生理整合能够提高分株的存活、生长和竞争能力。并且,生理整合作用还可以帮助母株在相邻植被的边缘建立新生子分株,因此,起到促进入侵和取代相邻植被的作用。此种机制同样可以帮助植株在相邻生境中定植,或在某些因生境发生变化、种子植物无法生存的地点定植下来。

“觅食行为”是指克隆植物通过分株自身可塑性变化,自主有效选择合适生境^[13]的行为。其特有的选择性扩张、占领生境的生长方式可以提高植物的竞争力。觅食行为也离不开劳动分工的支持。无论基株还是分株的觅食行为都伴随着功能专业化。具有遗传性劳动分工的克隆植物的觅食行为在生长之初就出现,并通过后续的环境诱导型劳动分工得以加强^[5]。通过觅食行为向外扩张以开拓和利用未知的新生境需要有生理整合作用的协助。一方面克隆植物在觅寻新生境时,如果所遇环境恶劣,就需要通过生理整合从母株接受资源的支持;另一方面,在定居后对新的生境条件做出反应时,需要根据微生境斑块类型通过生理整合途径重新分配生物量,在形态、生理上做出调整^[37]。

劳动分工效应使克隆植物各分株成为整个“工厂”中的各个部门,为了完成生产这一共同目的,需要分株彼此之间的精诚合作,才能共享劳动成果。分株之间的分工效应能够在一定程度上消除它们之间的竞争,减弱分株种群的自疏现象。

克隆植物与普通一年生植物在子代分株与母株关系上存在明显的机制上的差异。在同质性生境下,一年生植物竞争是非对称性的,结果是导致分株大小在等级上的差异,等级高、体积大的分株更容易得到资源,从而生长加速;等级低、体积小的分株逐渐丧失了竞争优势,最终导致密度上的差异。密度差异达到一定程度后,会出现自疏现象,一些相对较小的分株就会死亡(die-back)^[41]。Hutchings^[42]认为克隆植物中自疏现象的弱化,是因为其内部生理整合作用的存在,在同质环境下,分株间的竞争以对称型为主,分株间的差异较小。这样,可以在一定程度上防止分株过度生长,在达到一定差异程度后,大分株会给小分株足够的支持,

使基株内的分株保持相对一致的生长速度,从而可以避免密度制约带来的影响。在异质环境条件下,劳动分工使克隆各分株成为一个密不可分的整体^[41]。由于表型可塑性,各分株呈现出与生境异质性相应的形态和空间放置格局^[5]。这样的配置,一方面有利于基株对异质性资源的利用(觅食行为),另一方面,它使分株种群具有大小等级结构,从而降低因克隆内的无序竞争所导致的负效应。这有利于稳定分株种群动态的形成,进而保持基株的持久性。

5.5 劳动分工会增加克隆植物在变化环境中的风险

克隆生长相比有性生长本身就是一种风险分摊的方式,以此规避死亡或者灭绝的风险。匍匐型克隆植物最显著的一个特点就是基株由一个以上形体彼此独立的分株组成,每个分株都具有独立生活能力,且分株间都有一定的空间间隔。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。克隆植物的灭亡风险因此被大大降低了^[31]。

然而克隆植物在异质性生境下形成劳动分工后,分株不再是独立的个体,而是一个彼此相互联结的整体。作为整体面对突如其来的风险,抗风险能力下降。因而克隆植物出现劳动分工,对风险分摊是负作用的。

劳动分工给克隆植物带来的风险主要在以下几个方面:

1. 形态可塑性和分株连接方面。克隆植物的表型可塑性使各分株具有与生境异质性相应的分株形态^[5]。但是这种形态可塑性变化必须面对两个风险:(1)某种资源吸收能力得到专业化势必会限制对其他所需资源平衡吸收的能力。这样会导致分株对于局域资源的“适应障碍”。(2)分株功能性专业化会使其“抗干扰性”减弱。独立分株在受到干扰作用(如践踏、放牧、风吹、水淹等)后易变成生理独立个体,在缺少基株支持的情况下,会增加他们死亡的风险。保证分株连接是克隆植物劳动分工能够正常行使的前提,如果分株间出现任何的隔断都会给分株带来致命的影响。

2. 生理整合和传输代价方面。水是生理整合中资源和信息传递的重要载体,大部分物质传递依赖于植物内部的水势梯度。如果水分受到限制就会对整合格局产生重要影响^[22]。光合产物在生理整合单元内的运输和共享水平与格局还会受到维

管系统特性的显著影响^[32,40]。如果遇到环境条件发生逆转或出现重大波动,克隆植物的生理整合能否正常进行,直接影响到植株的生存。此外,生理整合具有方向性^[7,39],植株趋向于对新生分株以及胁迫较弱的分株传送资源。这是其自我选择,避免无谓资源损耗的结果。对于极端胁迫资源斑块内的分株,克隆植物将不行使劳动分工,放弃向其传输资源^[7]。

3. 斑块环境异质性方面。环境型劳动分工是克隆植物和环境间交互作用的结果,生境状况会影响劳动分工的有效性。环境对克隆植物带来的风险主要有:(1)斑块的空间异质性差异大小与克隆植物分株、分株组间平均距离的配合程度^[8],生境异质性跨度大于分株间平均距离,植物不能形成有效劳动分工,无法实现多资源共享;(2)异质性斑块间的差异被克隆植物感知的程度^[9],斑块间差异过小,植株无法感知,不能做出适时调整;(3)异质性斑块资源的互补程度,分株或分株组间缺乏必需资源,无法满足生长的基本要求^[11]。因此,在已有的劳动分工格局下,如果环境条件发生变化,则会降低劳动分工的有效性,甚至会出现无效的劳动分工。这样会加重植物的负担、增加死亡风险。

6 克隆植物劳动分工理论的研究前景

劳动分工现象不仅存在于人类社会经济系统中,也存在于几乎所有的植物种类中。但发生在克隆植物类群中的劳动分工现象无疑更为独特。对其进行深入研究,有助于揭示克隆植物在自然环境条件下的生长和适应机制。

本文针对克隆植物的劳动分工现象所作的理论分析可能只是揭开了这一神秘冰山的一角,其下的蕴藏可能还十分丰富。在克隆植物劳动分工领域,可能还有很多未知领域等待生态学家探索。近些年来,经济学中的劳动分工概念和理论在不断发展,有关克隆植物的劳动分工研究也在不断发展,如在近期有人提出克隆植物的分工强度与斑块异质性差异程度存在一定的关联^[24],并深入阐述了克隆植物劳动分工的利弊与限制问题^[22]、产生劳动分工的临界点问题^[13,20],以及水分在劳动分工中的引导性作用问题^[85]等。经济学中的劳动分工理论在原有基础上又发展出了新的“合工理论”,并在现实社会经济运作过程中显示出了强大的理论优势。它借助信息交流,以重整工作流程为突破口,将原

先被分割得支离破碎的业务流程再合理地组装回去,将几道工序合并由一个工作小组或团队完成,以利于共享信息、简化交接手续、缩短时间、提高管理幅度、降低成本、减少内部冲突。经济学中的分工理论或许会对克隆植物中的劳动分工研究产生一定的启示作用,或者可能成为一个新的研究方向。有关克隆植物劳动分工的研究目前还只是一个开始,在现象描述和格局分析之后,还有待于运用生理、生化、细胞生物学和分子生物学等技术手段,从酶、激素、基因、蛋白等层次,更深入地探究克隆植物劳动分工的形成、调控等深层次的科学问题,从而对克隆植物在自然生境条件的生态适应机制作出更深入的阐明和揭示。

参考文献

- [1] Cui J X(崔建霞). On nature of human existence [J]. J Beijing Instit Techn (Soc Sci)(北京理工大学学报: 社会科学版), 2005(1): 75-77. (in Chinese)
- [2] Lian Y(廉勇), Li B S(李宝山), Jin Y Z(金永真). On the theory of division of labor and its developing trends [J]. Soc Sci Qinghai(青海社会科学), 2006(2): 26-29. (in Chinese)
- [3] Adam Smith(亚当·斯密). The Wealth of the Nations [M]. Beijing: Commercial Press, 1972: 5-12. (in Chinese)
- [4] Dong Z Y(董志勇). Connotation and discrimination of some concepts on division of labor [J]. Res Product(生产力研究), 2005(11): 17-19. (in Chinese)
- [5] Dong M(董鸣). Clonal growth in plant relation to resource heterogeneity: Foraging behavior [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1996, 38: 82-835. (in Chinese)
- [6] Lovett-Doust L. Intraclonal variation and competition in *Ranunculus repens* [J]. New Phytol, 1981, 89: 495-502.
- [7] Zhu Z L(朱志玲), Li D Z(李德志), Wang X P(王绪平). The physiological integration of water in clonal plants and its ecological effects [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin(西北植物学报), 2006(12): 2602-2614. (in Chinese)
- [8] Alpert P, Mooney H A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes [J]. Vegetation, 1996, 122: 83-93.
- [9] Stuefer J F, de Kroon H, During H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant [J]. Funct Ecol, 1996(10): 328-334.
- [10] Friedman D, Alpert P. Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich [J]. Oecologia, 1991(86): 76-80.
- [11] Stuefer J F, During H J, de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments [J]. J Ecol, 1994(82): 511-518.
- [12] Shumway S W. Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh [J]. Ann Bot, 1995(76): 225-233.
- [13] Alpert P, Stuefer J F. Division of labour in clonal plants [M]// de Kroon H, van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: 137-154.
- [14] He X L(何雄浪). Labor division, transactional efficiency and evolution of industry clusters [J]. J Finan Econom(财经研究), 2006(23): 68-79. (in Chinese)
- [15] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants — An economic analogy [J]. Ann Rev Ecol System, 1985(16): 363-392.
- [16] Chen J S(陈劲松), Dong M(董鸣), Yu D(于丹), et al. Intraclonal spatial division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resource [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2004(5): 921-924. (in Chinese)
- [17] Oborny B, Kun A, Czaran T, et al. The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space [J]. Ecology, 2000(81): 3291-3304.
- [18] Peterson A G, Chesson P. Short-term fitness benefits of physiological integration in the clonal herb *Hydrocotyle peduncularis* [J]. Austr Ecol, 2002(27): 647-657.
- [19] Peltzer D A. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into Prairie [J]. Amer J Bot, 2002(89): 494-499.
- [20] Jónsdóttir I S, Watson M A. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? [M]// de Kroon H, van Groenendael J M. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: 109-136.
- [21] Pitelka L F, Ashmun J W. Physiology and integration of ramets in clonal plants [M]// Jackson J B C, Buss L W, Cook R E. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985: 399-435.
- [22] Stuefer J F. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints [J]. Gustav Fischer Verlag, 1998, 1(1): 47-60.
- [23] Berry B J L, Conkling E D, Ray D M. Economic geography; resource use, locational choices, and regional specialization in the global economy [M]. Prentice-Hall: Englewood Cliffs, 1987: 72-74.
- [24] Roiloa S R, Alpert P, Tharayil N, et al. Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats [J]. J Ecol, 2007(95): 397-405.
- [25] Zhang S M(张淑敏), Chen Y F(陈玉福), Dong M(董鸣). Clonal plasticity in response to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophyl* [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 2000, 42: 89-94. (in Chinese)
- [26] de Kroon H, Franssen B, van Rheenen J W A, et al. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling [J]. Oecologia, 1996(106): 73-84.
- [27] Wang Q C(王庆成), Cheng Y H(程云环). Response of fine roots to soil nutrient spatial heterogeneity [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2004(6): 1063-1068. (in Chinese)
- [28] Li D Z, Takahashi S. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration [J]. Grassland Sci, 2003, 49(4): 395-402.

- [29] Alpert P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis* [J]. *Plant Ecol*, 1999(141): 99–106.
- [30] Dong M (董鸣). Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammodloa villosa* and *Leymus secatinus* [J]. *Acta Bot Sin(植物学报)*, 1999, 41: 194–198.(in Chinese)
- [31] Dong M(董鸣). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: Risk-spreading [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 1996, 20(6): 543–546.(in Chinese)
- [32] Price E A C, Marshall C. Clonal plants and environmental heterogeneity [J]. *Plant Ecol*, 1999, 141: 3–7.
- [33] Pennings S C, Callaway R M. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: A community-wide test [J]. *Ecology*, 2000, 81: 709–716.
- [34] Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: A field experiment [J]. *J Ecol*, 2002(90): 78–85.
- [35] Alpert P, Mooney H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis* [J]. *Oecologia*, 1986(70): 227–233.
- [36] 宋承先. 现代西方经济学(微观经济学部分) [M]. 上海: 复旦大学出版社, 1988: 202–207.
- [37] Evans J P. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis* [J]. *Oecologia*, 1991, 86: 268–275.
- [38] Zhang Y(张耀), Li T J(李甜江). Clonal growth regulation and population stability maintenance of clonal plant *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* [J]. *Global Seabuckthorn Res Develop(国际沙棘研究与开发)*, 2007(5): 27–32.(in Chinese)
- [39] Zhang C Y(张称意). Ecological adaptive significance of clonal growth of two rhizomatous clonal species in Mu-Uss Sandland [D]. Beijing: Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, 2002: 196–302.(in Chinese)
- [40] Li R(李睿), Werger M J A, Zhong ZC(钟章成). Influence of fertilization on the clonal growth of bamboo shoots in *Phyllostachys pubescens* [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 1997, 21: 19–26.(in Chinese)
- [41] Suzuki J I, Hutchings M J. Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations [M]// de Kroon H, van Groenendael J. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: 311–329.
- [42] Hutchings M J. Shoot performance and population. Structure in pure stands of *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb [J]. *Oecologia*, 1983, 58: 260–264.