

## 甘草生活史型的划分

赵则海, 祖元刚, 唐中华, 曹建国

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

**摘要:**探讨了甘草生活史型的定性和定量划分方法并对其结果进行了对比, 结果如下: 生活史型定性划分法基于生态幅与扰动程度对甘草生活的生境进行划分, 将野生甘草、半野生甘草和栽培甘草分别划分为 C、CVS 和 S 生活史型。生活史型定量划分法是将生长于不同生境中甘草的营养生长、克隆生殖和有性生殖形态性状参数进行主成分分析, 根据主成分得分比例划分生活史型。野生甘草定量划分结果为  $C_{0.4552}S_{0.3150}V_{0.2297}$  型, 总体上趋于 C 型生活史型; 半野生甘草划分结果为  $C_{0.3540}V_{0.3534}S_{0.2926}$  型, 其营养生长、无性生殖和有性生殖发育比较均衡, 属于 CVS 过渡生活史型; 栽培甘草划分结果为  $V_{0.8931}S_{0.0569}C_{0.0500}$  型, 为比较典型的 V 生活史型。栽培甘草的定性、定量划分结果不一致的原因主要在于生长年限太少, 克隆生殖和有性生殖均不发达。对植物生活史型的定量划分方法比定性划分法更为可靠、客观。

**关键词:** 甘草; 克隆植物; 生活史型; 划分方法; 生境

**文章编号:** 1000-0933(2005)09-2341-06 **中图分类号:** Q132.1, Q948.1 **文献标识码:** A

## The classify of the liquorice life cycle form

ZHAO Ze-Hai, ZU Yuan-Gang, TANG Zhong-Hua, CAO Jian-Guo (Key Laboratory of Forest Plant Ecology, the Ministry of Education of China, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2341~2346.

**Abstract:** At the plant evolutionary ecology research territory, it is an important progress for the plant life history research from the reproduction strategy to the life history strategy. There was not give any reasonable explanations for what resulted the plants with different life history strategies adapted to different habitats. The existing results of the life history (or life cycle) pattern and the life history variation all indicated that the research for the forming process, classify and reciprocal transformation of the plant life cycle form were necessary.

According to the previous results, the method of qualitative habitat classify for the liquorice life cycle form had been adopted, which emphasized the action of the surroundings stress and disturbance. By using the qualitative classify method of the life cycle form, the types of the habitat where the liquorice existed had been divided, then the life cycle forms of wild liquorice, semi-wild liquorice and cultivated liquorices had been classified respectively as three types too. These were C, CVS and S life cycle form. The quantitative classify method for plant life cycle form was the principal component analysis (PCA). The trait parameters of the vegetative growth, the clonal reproduction and the sexual reproduction of liquorice in different habitats had been calculated by this method, and the liquorice life cycle forms had been divided by score proportion of PCA. Based on the quantitative classify method, the life cycle form of wild liquorice was  $C_{0.4552}S_{0.3150}V_{0.2297}$ , being trend in the C life cycle form in the mass; The life cycle form of semi-wild liquorice was  $C_{0.3540}V_{0.3534}S_{0.2926}$ , its vegetative growth, clonal reproduction and sexual reproduction developed more balanced and belonged to the transition life form (CVS); The life cycle form of cultivated liquorice was  $V_{0.8931}S_{0.0569}C_{0.0500}$ , which is the typical life cycle form of V.

Contrast on methods of qualitative and quantitative classify of the life cycle form, the research results of quantitative classify method for the liquorice life cycle forms were were more credibility or objectivity than that of qualitative classify method.

**基金项目:** 教育部重点基金资助项目(104191)

**收稿日期:** 2004-08-10; **修订日期:** 2005-04-10

**作者简介:** 赵则海(1968~), 男, 黑龙江嫩江县人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学研究. E-mail: zhzh315@sina.com, zhzh325@zqu.edu.cn

**Foundation item:** Supported by the Key Project of Chinese Ministry of Education(No. 104191)

**Received date:** 2004-08-10; **Accepted date:** 2005-04-10

**Biography:** ZHAO Ze-Hai, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: zhzh315@sina.com, zhzh325@zqu.edu.cn

**Key words:** liquorice; clonal plant, life cycle form; classify method; habitats

植物生活史的研究均是对其多种性状的综合分析过程,是一个比较复杂的生活史性状研究体系。人们对生活史研究多从其部分性状进化角度进行研究,十分关注生活史性状进化的权衡关系,并倾向于将若干生活史性状加以组合进行生活史对策研究<sup>[1, 2]</sup>。早在 20 世纪 60~70 年代,MacArthur R H 和 Wilson E O 总结并提出了生物种群的 *r*-*K* 选择理论<sup>[3]</sup>,它可以说是一种最早的生活史对策的理论,但该理论只考虑了种群数量和个体大小,没有考虑生活史的其它特征和环境因素。Grime J P 通过对 *r*-*K* 对策的改进,建立 C-S-R 生活史对策体系,试图将生活史对策与环境因子联系起来,强调了生境的胁迫、干扰和竞争对生活史对策的影响<sup>[4, 5]</sup>。Southwood 提出的生活史对策的划分应从生境与生活史对策之间的对应关系入手,认为在相似生境条件下的植物应具有相似的生活史对策<sup>[6]</sup>。在任何一个群落中,微生境差异总是存在的,所以每个群落应当有多种多样的生活史对策<sup>[7]</sup>。随着研究的深入,人们逐渐发现不能仅限于把某个物种或种群纳入某一对策的划分,而应从对策的内涵出发讨论植物不同生活史特征的适应性问题,着重分析植物生长、生殖等过程的适应多样性问题<sup>[8]</sup>。一些学者对不同种群、不同物种或同一物种的不同分类单元的生活史特征进行比较,并联系生境条件寻找其产生差异的原因时有时非常有效,但有时很不成功,主要是没有考虑各种生物在系统发生中的地位存在差异,尤其是形态特征的不同,在决定生活史类型上同样重要<sup>[9]</sup>。因此,对于不同生境条件下某种植物生活史对策的比较研究实际上应当是该种植物生活史特征在不同生境中的适应性问题的研究,即在微生境差异条件下,植物生活史性状特征的多样性分析。前人的研究结果很少解释植物对生境长期适应并表现出的生活史对策对其生活史模式的影响,这种影响的结果是什么还需要回答。祖元刚等认为植物对生境适应的结果应当与其生活史类型联系起来,并指出植物的生活史型及其转化是多样的、动态的<sup>[10]</sup>,但目前还缺乏植物生活史型划分的定量方法研究。

甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch) 作为比较典型的克隆植物是十分重要的药用植物,广泛应用于世界范围内医药、食品、化工等领域,对甘草进行生活史型研究具有重要的理论和实践意义。本研究从定性和定量两个角度对甘草生活史型划分方法进行了探索,为植物生活史生态学研究提供参考。

1 研究区域概况

研究地点位于黑龙江省大庆市西部马鞍山,地理位置北纬 45°46′至 46°55′,东经 124°19′至 125°12′之间,海拔约为 150~300m。气候属于温带半干旱大陆性气候类型,年平均降水量 238.9~589.6mm,年平均气温 1.3℃,年温差高达 38~48℃;无霜期约 100~150d。土壤为栗钙土,土层从上到下呈弱碱至碱性反应,pH 值 7.5~9.0。植被类型以丛生禾本科草为主,其次为根茎类草本,覆盖度 20%~50%,草层高 5~30cm。常见的植物主要有羊草(*Anerolepidium chinense*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、兔毛蒿(*Filifolium sibiricum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、碱蓬(*Suaeda glauce*)、角碱蓬(*S. corniculata*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、芦苇(*Phragmites communis*)等。

2 研究方法

2.1 甘草样地的土壤环境概况

环境受到的扰动主要来自人为扰动和非人为扰动或自然力的作用。位于大庆的研究样地相距较近(不超过 200m),如日照、降水、气温等环境条件可以认为是一致的,因此在生境划分中主要考虑人为扰动情况和土壤特征。无干扰生境是指没有人为干扰的野生甘草自然生长区域;轻度干扰生境是指人工防护林附近,土壤在 15a 前被深翻,以后一直处于自然状态;重度干扰生境是指耕地(主要扰动是土壤深翻和灌溉)。野生甘草和栽培甘草样地较大,半野生甘草处于两者之间呈带状分布(宽约 25m)。3 个甘草生境的主要土壤因子如土壤含水量、结合水含量、pH 值和有机质含量见表 1。按照生境类型将甘草分为无干扰的野生甘草,轻度干扰的半野生甘草和重度干扰的栽培甘草(这里指 3 年生栽培甘草)<sup>[11]</sup>,3 类甘草均为同一种,即乌拉尔甘草(*G. uralensis*)。

表 1 人为干扰程度对主要土壤环境因子的影响

| Table 1 The effects on major soil environment factors by different degrees of artificial disturbance |                        | 人为扰动 Artificial disturbance |          |          |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|-----------------------------|----------|----------|
| 参数 Parameters                                                                                        |                        | 无 None                      | 轻度 Light | 重度 Heavy |
| 土壤含水率Ratio of soil moisture(%)                                                                       | 平均 Average             | 5.70                        | 6.83     | 11.53    |
|                                                                                                      | 标准差 Standard deviation | 0.55                        | 0.66     | 1.07     |
| 土壤结合水 Ratio of soil binding water(%)                                                                 | 平均 Average             | 2.41                        | 2.35     | 3.79     |
|                                                                                                      | 标准差 Standard deviation | 0.37                        | 0.29     | 0.16     |
| 土壤 pH Soil pH                                                                                        | 平均 Average             | 8.99                        | 9.70     | 8.98     |
|                                                                                                      | 标准差 Standard deviation | 0.08                        | 0.03     | 0.13     |
| 土壤有机质 Ratio of soil organic content(%)                                                               | 平均 Average             | 1.81                        | 1.97     | 2.54     |
|                                                                                                      | 标准差 Standard deviation | 0.32                        | 0.52     | 0.43     |

## 2.2 取样方法与室内分析

(1)取样方法 在 2002 年 5~10 月的 1~5 号,分别在 3 块样地内采挖甘草(随机取样),其中野生与半野生甘草不少于 5 个重复,栽培甘草不少于 10 个重复。野生甘草首先确定甘草主根并以其为中心,在 5m×5m 内挖取根和根茎,同时取地上部分样品;栽培甘草挖取全草。分别调查不同样地中甘草的营养生长特征如茎高度(cm)、基径(mm)、节间长度(cm)、复叶数(个/株)复叶长度(cm)等,克隆生殖特征如根茎直径(mm)、垂根茎长度(cm)、芽数量(个/m)、萌发芽数量(个/m)、成苗率(%)等,以及有性生殖特征如花序长度(cm)、小花数(个/花序)、荚果数(个/花序)、结实率(%)、有效结实率(%)等指标。

(2)室内分析 采用 SPSS10 和 Origin6 软件进行数据处理与分析,主成分分析(PCA)结果用于甘草在不同生境条件下的生活史型划分参数。

## 3 结果与分析

### 3.1 甘草生活史型的定性划分

一般假定存在一个最优化指标,最优的生活史对策应该使该指标最大化<sup>[12~15]</sup>。Grime J P 从环境胁迫(stress)和干扰(disturbance)二维环境因子对生活史对策进行划分<sup>[4, 5]</sup>,认为植物在不同的环境胁迫和干扰的状态下形成不同的生活史对策。植物生活史是植物适应所处的特定生境并形成一定的生态幅而得以完成的,生态幅的划分与生活史型密切相关<sup>[10]</sup>。当所有的因子在质和量相等时,其中某一个因子的变化,能引起植物全部生态关系发生变化,这个能对环境起主导作用的因子,就是主导因子<sup>[16]</sup>。通过对大庆不同类型甘草样地生境分析,土壤含水量在样地之间的变化最大,结合水次之,有机质含量最小(见表 1),因此选择土壤中的水分条件作为影响甘草生长的主要因子。大庆地区甘草样地土壤条件可定性划分为干旱胁迫生境(草原)、部分干旱生境(防护林边)、到水分适宜生境(耕地)。

由于环境的异质性和(或)人为活动影响程度的复杂性,因此 E、D、F 生境之间存在 ED、EF、DF 等过渡型(即:E 为优质生境(excellent habitat);D 为扰动生境(disturbed habitat);F 为脆弱生境(fragile habitat);ED、EF、DF 等为过渡类型生境。)<sup>[10]</sup>。根据扰动程度和土壤条件对 3 类甘草的生境进行划分:野生甘草为 F 型生境、半野生甘草为 EDF 生境和栽培甘草为 D 型生境。由于在相似生境条件下的植物应具有相似的生活史对策<sup>[6]</sup>,经过长期适应可形成相应的生活史型,因此根据生境类型,可划分相应的甘草生活史型。

野生甘草的生境为草原,是野生甘草经过长期适应的生境,已经对于干旱胁迫产生了较强的适应性,在某种意义上该生境是野生甘草较为胁迫的生境,因此草原生境中的野生甘草处于较胁迫生态幅。野生甘草生境受到轻度放牧干扰,但土壤几乎没有受到干扰,土壤比较紧密。综合生态幅与扰动因素的分析,野生甘草生境类型为 F 型。野生甘草营养生长、有性生殖不发达,克隆生长较发达,草原上生长的野生甘草属于 C 生活史型。

半野生甘草的生境为防护林边,土壤受到一定的干扰(15a 前被深翻),土壤较疏松,生境受到轻度干扰。半野生甘草的起源是已经对于干旱胁迫产生了较强的适应的野生甘草,该生境由于受到人为干扰而使得土壤条件发生了改变,土壤水分条件被部分改善,水分胁迫程度没有草原生境强,因此形成了较适宜的生境,因此半野生甘草处于较适宜生态幅。综合生态幅与扰动因素的分析,半野生甘草生境类型为 EDF 型,是 3 个基本生境类型的过渡类型。半野生甘草营养生长、克隆生长和有性生殖均较发达(或均较不发达),是 3 个基本生活史型的过渡类型。防护林边生长的半野生甘草属于 VCS 生活史型。

栽培甘草(3 年生)的生境为耕地,土壤受到严重干扰(1~3 a 被深翻 1 次),土壤疏松,生境受到重度干扰。由于耕地受到人为严重干扰如灌溉措施,土壤水分条件被大幅改善,形成甘草生长的适宜生境。这种适宜的生境并不是自然形成的,是人为活动施加影响的结果,因此严重扰动的生境是适宜的生境(不是最适的生境,划分是相对的),栽培甘草处于适宜生态幅。综合生态幅与扰动因素的分析,半野生甘草生境类型为 D 型。栽培甘草有性生殖应当最发达,营养生长、克隆生长均较弱,栽培甘草应属于 S 生活史型。

由于栽培甘草生长时间较短,野外调查结果表明 3 年生栽培甘草出现有性生殖过程(且多败育)的植株极少,绝大多数植株仍以营养生长为主,不可能产生大量的种子,因此 3 年生栽培甘草表现为 V 生活史型特征。随着栽培甘草的生长年限增加,将以营养生长为主的 V 生活史型应当逐步向有性生殖为主的 S 生活史型过渡,即 V→S。基于上述分析推断,现阶段 3 年生栽培甘草应当是 V 生活史型。

甘草完成生活史过程中,营养生长、无性生殖和有性生殖 3 个过程相辅相成,协调发展,是对干旱环境条件的长期适应。完全意义上的 V 生活史型、C 生活史型和 S 生活史型对甘草来说可能都是不利的,是甘草在特定的或极端的生境条件下形成的理论意义上的生活史型。对甘草完成生活史最有利的生境应当是上述 3 个相对极端生境的过渡类型。

### 3.2 甘草生活史型的定量划分

植物的许多性状是受微效多基因控制的数量性状,由于基因多效和连锁,使这些性状间存在着错综复杂的相互关系。主成分分析可以把这些具有相互关联的性状,归结为少数几个相互独立的综合性状,从而使问题简化,便于抓住研究对象的主要方

面<sup>[17]</sup>。利用主成分描述数据集内部结构,实际上也起着数据降维的作用。

**3.2.1 数据准备** 以大庆甘草样地内的 001 样地(野生甘草)、002 样地(半野生甘草)和 003 样地(3 年生栽培甘草)为研究对象,按营养生长、无性生殖和有性生殖过程将甘草形态性状相对分为 3 类,分别测定其数量特征如植株高度、基径、节数、节间长度等 15 个主要数量指标,结果见表 2。

表 2 不同类型甘草形态性状参数

| Table 2 Measure values of morphological characteristics of different types of liquorices |                                              | 野生甘草           |       | 半野生甘草               |       | 栽培甘草                 |       |
|------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------|-------|---------------------|-------|----------------------|-------|
| 变量*                                                                                      | 性状                                           | Wild liquorice |       | Semi-wild liquorice |       | Cultivated liquorice |       |
| Var.                                                                                     | Morphological characteristics                | 平均数            | 标准差   | 平均数                 | 标准差   | 平均数                  | 标准差   |
|                                                                                          |                                              | Mean           | StD.  | Mean                | StD.  | Mean                 | StD.  |
| X1                                                                                       | 茎高度(cm) Stem high                            | 49.73          | 6.03  | 78.67               | 7.07  | 76.36                | 5.69  |
| X2                                                                                       | 基径(mm) Diameter                              | 4.44           | 1.75  | 3.98                | 0.60  | 4.01                 | 1.18  |
| X3                                                                                       | 节间长度(cm) Internodal length                   | 2.93           | 0.83  | 3.03                | 0.47  | 3.35                 | 0.97  |
| X4                                                                                       | 复叶数(个/株) Leaf quantity                       | 12.37          | 0.49  | 19.55               | 4.50  | 16.34                | 1.32  |
| X5                                                                                       | 复叶长度(cm) Leaf length                         | 10.50          | 2.16  | 9.00                | 2.46  | 9.33                 | 0.69  |
| X6                                                                                       | 根茎直径(mm) Rhizome diameter                    | 5.78           | 1.64  | 4.62                | 1.33  | 2.28                 | 0.71  |
| X7                                                                                       | 垂根茎长度(cm)The length of vertical rhizome      | 47.40          | 4.87  | 33.20               | 3.27  | 6.00                 | 6.60  |
| X8                                                                                       | 芽数量(个/m) Bud quantity                        | 38.02          | 10.50 | 51.04               | 11.37 | 44.61                | 21.78 |
| X9                                                                                       | 萌发芽数量(个/m)The quantities of germination buds | 5.42           | 1.38  | 7.38                | 2.35  | 3.33                 | 2.18  |
| X10                                                                                      | 成苗率(%) Planting percent                      | 31.11          | 21.01 | 26.11               | 14.01 | 0.87                 | 0.65  |
| X11                                                                                      | 花序长度(cm)The length of inflorescence          | 10.25          | 2.19  | 11.40               | 2.66  | 3.52                 | 0.25  |
| X12                                                                                      | 小花数(个/花序) Floret quantity                    | 33.00          | 7.85  | 33.90               | 8.76  | 2.31                 | 0.48  |
| X13                                                                                      | 荚果数(个/花序) Legume quantity                    | 5.40           | 2.88  | 8.50                | 7.11  | 0.00                 | —     |
| X14                                                                                      | 结实率(%) Fecundity ratio                       | 16.67          | —     | 25.07               | —     | 0.00                 | —     |
| X15                                                                                      | 有效结实率(%)Ratio of potent fecundity            | 12.42          | —     | 20.94               | —     | 0.00                 | —     |

\* X1~X5 为植株营养器官参数;X6~X10 为无性生殖器官参数;X11~X15 为有性生殖器官参数;“—”表示空值 X1~X5 were parameters of vegetative organs; X6~X10 were parameters of clonal organs; X11~X15 were parameters of sexual organs; “—” was indicated null values

**3.2.2 主成分分析** 应用计算机软件进行主成分分析,甘草的营养生长、无性生殖和有性生殖过程的第 1 主成分特征值均大于 1,其贡献率分别为 84.36%、71.65%和 97.04%。甘草的营养生长、无性生殖和有性生殖过程性状的主分量得分的系数矩阵(或向量)见表 3。

表 3 在甘草不同生活史过程的主分量得分系数矩阵

| Table 3 The coefficient matrix of principal components in different periods of life cycle of different liquorices |          |        |        |         |        |         |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|--------|--------|---------|--------|---------|
| 营养生长 Vegetative growth                                                                                            | 变量 Var.  | X1     | X2     | X3      | X4     | X5      |
|                                                                                                                   | 系数 Coef. | 0.2371 | −0.237 | 0.1481  | 0.2187 | −0.2344 |
| 无性生殖 Clonal reproduction                                                                                          | 变量 Var.  | X6     | X7     | X8      | X9     | X10     |
|                                                                                                                   | 系数 Coef. | 0.2755 | 0.2749 | −0.0489 | 0.2177 | 0.2791  |
| 有性生殖 Sexual reproduction                                                                                          | 变量 Var.  | X11    | X12    | X13     | X14    | X15     |
|                                                                                                                   | 系数 Coef. | 0.2031 | 0.2002 | 0.2024  | 0.2056 | 0.2039  |

分别计算出不同类型甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖主成分得分,结果见表 4。主成分结果归一化绘图,见图 1。野生甘草的营养生长最弱,半野生甘草次之,栽培甘草最强。栽培甘草由于受人干扰较大,如灌溉、施肥等措施,营养体(根、茎、叶等器官)增长迅速。野生甘草的营养体生长与环境胁迫相关,如半野生甘草就是在环境因子部分改善条件下,出现了营养生长大于野生甘草的现象。野生甘草的无性生殖过程(克隆生长)和有性生殖过程最强、半野生甘草其次,栽培甘草最弱,显示田间管理模式条件会降低甘草的无性生殖比例。半野生甘草的有性生殖稍大于野生甘草,栽培甘草(这里为 3 年生栽培甘草)由于生长期太短,有性生殖最弱。

表 4 不同类型甘草不同生活史阶段的主成分结果

| Table 4 The results of principal components analysis in different periods of life histories of different liquorices |                        |                          |                          |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------|
| 类型 Type                                                                                                             | 营养生长 Vegetative growth | 无性生殖 Clonal reproduction | 有性生殖 Sexual reproduction |
| 野生甘草 Wild liquorice                                                                                                 | 11.4172                | 22.6242                  | 15.6603                  |
| 半野生甘草 Semi-wild liquorice                                                                                           | 20.3208                | 16.7982                  | 20.2881                  |
| 栽培甘草 Cultivated liquorice                                                                                           | 19.0398                | 1.0652                   | 1.2128                   |

**3.2.3 甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖之间的关系** 甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖主成分之间的相关性见图2。野生甘草、半野生甘草和栽培甘草的营养生长与无性生殖之间存在负相关关系(图2a),直线斜率为 $-0.5626$ ;同样,营养生长与有性生殖之间也存在负相关关系(图2b),直线斜率为 $-0.4374$ ;无性生殖与有性生殖之间则存在正相关关系(图2c),直线斜率为 $0.6827$ 。可见,无论野生甘草、半野生甘草和栽培甘草,在完成生活史过程中,营养生长与生殖生长呈负相关,甘草在不同生境条件下营养生长与生殖生长之间存在权衡关系,形成的甘草生活史型不可能是纯营养生长( $v'$ )生殖生长( $s'$ 或 $c'$ ),而是同时具备营养生长和生殖生长过程。

**3.2.4 不同类型甘草的生活史型划分结果** 根据甘草在完成生活史过程中的营养生长、无性生殖和有性生殖的主成分分析结果,野生甘草、半野生甘草和栽培甘草的生活史类型划分结果见图3。其中, $x_1$ 、 $x_2$ 和 $x_3$ 分别为营养生长、克隆生殖和有性生殖主成份得分的归一化值,为生活史型划分参数。则生活史型表示为 $V_{x_1}C_{x_2}S_{x_3}$ ,V,C和S的排序按生活史型参数 $x_1$ 、 $x_2$ 和 $x_3$ 值的大小确定。

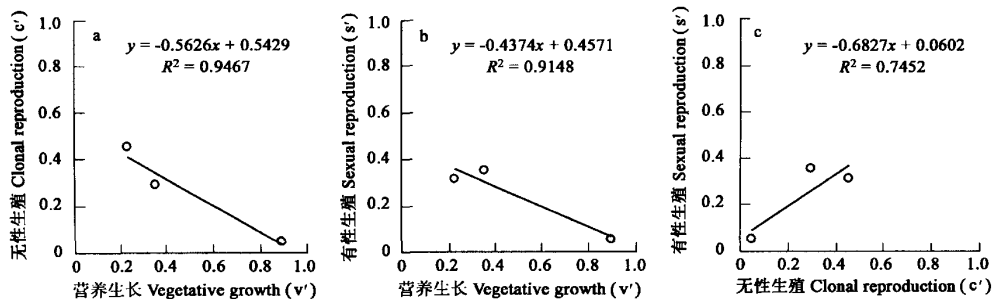


图2 营养生长、无性生殖和有性生殖过程之间的相关性

Fig. 2 Correlation between vegetative growth, clonal reproduction and sexual reproduction

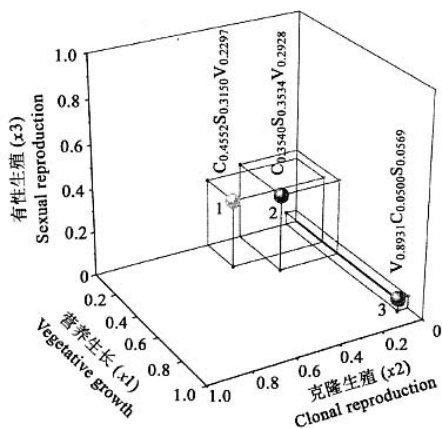
野生甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖的主分量归一化结果分别为 $0.2297$ 、 $0.4552$ 和 $0.3150$ 。无性生殖(克隆生殖)最发达、有性生殖较强,营养生长较弱,即野生甘草生活史型为 $C_{0.4552}S_{0.3150}V_{0.2297}$ 型,属于CS过渡生活史型,总体上趋于C型生活史型,与按生境定性划分生活史型结果基本一致。

半野生甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖的主分量归一化结果分别为 $0.3540$ 、 $0.2926$ 和 $0.3534$ 。半野生甘草生活史型属于 $C_{0.3540}V_{0.3534}S_{0.2926}$ 型,半野生甘草生活史的营养生长、无性生殖和有性生殖发育比较均衡。半野生甘草生活史型属于CSV过渡生活史型,与按生境定性划分的生活史型结果一致。

栽培甘草在营养生长、无性生殖和有性生殖的主分量归一化结果分别为 $0.8931$ 、 $0.0500$ 和 $0.0569$ ,营养生长极为发达、无性生殖和有性生殖均较弱,即栽培甘草生活史型为 $V_{0.8931}S_{0.0569}C_{0.0500}$ 。现阶段栽培甘草生活史型为典型的V型生活史类型。

#### 4 结论

甘草生活史型划分主要采用定性与定量划分方法:生活史



1 野生甘草 Wild licorice; 2 半野生甘草 Semi-wild licorice; 3 栽培甘草 Cultivated licorice

$V_{x_1}C_{x_2}S_{x_3}$ 为生活史型  $V_{x_1}C_{x_2}S_{x_3}$  was life cycle form

图1 不同类型甘草主成分分析结果比较

Fig. 1 Compared with results of PCA of different licorices

1 野生甘草 Wild licorice; 2 半野生甘草 Semi-wild licorice; 3 栽培甘草 Cultivated licorice; V, C和S为基本生活史型 V, C and S were basal life cycle forms; VCS, VS, VC和CS为过渡生活史型 VCS, VS, VC and CS were transitional life cycle forms

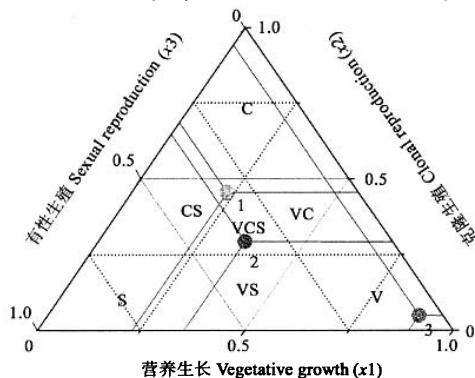


图3 不同类型甘草的生活史型划分模式图

Fig. 3 The schematic diagram of life cycle forms of different licorices

型定性划分法通过生态幅与扰动程度,首先对甘草生活的生境进行划分,进而将该生境中的甘草划分为相应的生活史型。生活史型定量划分法是将不同生境中的甘草的形态性状参数进行主成分分析,根据营养生长、无性生殖和有性生殖 3 个阶段主成分得分比例划分生活史型。

野生甘草的生境为 F 生境,野生甘草定性划分结果为 C 型生活史,定量划分结果为  $C_{0.4552}S_{0.3150}V_{0.2297}$  型,总体上趋于 C 型生活史型,两种方法划分结果基本一致。半野生甘草的生境为 EDF 生境,半野生甘草生活史定性划分属于 VCS 型生活史,定量划分结果为  $C_{0.3540}V_{0.3534}S_{0.2926}$  型,两种方法划分结果基本一致。半野生甘草生活史的营养生长、无性生殖和有性生殖发育比较均衡,属于 CVS 过渡生活史型。栽培甘草生活于 D 型生境,定性划分结果为 S 型生活史;定量划分结果为  $V_{0.8931}S_{0.0569}C_{0.0500}$  型,为比较典型的 V 生活史型,两种分析方法对栽培甘草生活史型划分结果不一致。产生这种情况的原因主要与栽培甘草的生长年限太少有关。3 年生栽培甘草出现有性生殖过程(且多败育)的植株较少,绝大多数植株以营养生长为主,克隆生长不发达且表现为冗余现象(产生的根茎大量死亡),因此 3 年生栽培甘草生活史应为 V 生活史型。显然甘草生活史型的定量划分结果更贴近实际情况,对植物生活史型定量划分方法比定性划分法更为可靠、客观。

甘草在完成其生活史过程中,甘草在不同生境条件下营养生长与生殖生长之间存在权衡关系也不同,影响其营养生长、克隆生殖和有性生殖过程的比例关系。甘草生活史型不可能是绝对一意义上的 V、C、S 生活史型,而是过渡性生活史型,即(VCS 型,可表示为  $V_{x1}C_{x2}S_{x3}$ )。

## References:

- [1] Tilman D. Community diversity and succession: The roles of competition, dispersal, and habitat modification. In: Schulze E D, Mooney H A, eds. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1993.
- [2] Silvertown J, Charlesworth D. *Introduction to plant population biology, Fourth edition*. Oxford: Blackwell Science, 2001.
- [3] MacArthur R H, Wilson E O. *The theory of island biogeography*. Princeton N J: Princeton University Press, 1967.
- [4] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, **250**: 26~31.
- [5] Grime J P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons, 1979.
- [6] Southwood T R E. Tractics, strategies and templets. *Oikos*, 1988, **52**: 3~18.
- [7] Zhang D Y. *Ecology of evolution and reproduction on plant life history*. Beijing: Science Press, 2004.
- [8] Zhou J L, Zhen S Z, Yang C. *Plant population ecology*. Beijing: The Higher Education Press, 1992.
- [9] Sun R Y. Life cycle strategy. *Bull. Bio.*, 1997, **32**(5): 2~4.
- [10] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, et al. Dynamic analysis and diversity of plant life cycle forms. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(11): 1811~1818.
- [11] Zu Y G, Zhao Z H, Yang F J, et al. Influences of artificial disturbing degrees on soil conditions and liquorice roots system. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(4): 724~729.
- [12] Parker G A, Maynard S J. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 1990, **348**: 27~33.
- [13] Lessells C M. The evolution of life histories. In: Kerbs J R, Davies N B. *Behavioural Ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1991.
- [14] Roff D A. *The evolution of life histories: Theory and analysis*. New York: Chapman and Hall, 1992.
- [15] Roff D A. *Life history evolution*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
- [16] Qu Z X, Wu Y S, Wang H X, et al. *Plant ecology*. Beijing: Higher Education Press, 1983.
- [17] Fu T L. The analysis of genetic principal component and distance of 33 glutinous maize inbred lines. *Scientia Agricultura Sinica*, 1995, **28**(5): 46~53.

## 参考文献:

- [7] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [8] 周纪伦, 郑师章, 杨持. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992.
- [9] 孙儒泳. 生活史对策, 生物学通报, 1997, **32**(5): 2~4.
- [10] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 等. 植物生活史型的多样性及动态分析. 生态学报, 2002, **22**(11): 1811~1818.
- [11] 祖元刚, 赵则海, 杨逢建, 等. 人为扰动程度对土壤环境和甘草地下根系的影响. 生态学报, 2004, **24**(4): 724~729.
- [16] 曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 等. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 1983.
- [17] 傅同良. 33 个糯玉米自交系遗传主成分和距离分析. 中国农业科学, 1995, **28**(5): 46~53.