

DOI: 10.5846/stxb201711021964

王宇坤, 丁新峰, 王小平, 吴曼, 高韶勃, 杨雪, 赵念席, 高玉葆. 内蒙古典型草原建群种羊草基因型多样性抑制群落物种多样性的生态功能. 生态学报, 2019, 39(5): - .

Wang Y K, Ding X F, Wang X P, Wu M, Gao S B, Yang X, Zhao N X, Gao Y B. Genotypic diversity of a dominant species *Leymus chinensis* inhibited ecological function of species diversity in the Inner Mongolia Steppe. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): - .

内蒙古典型草原建群种羊草基因型多样性抑制群落物种多样性的生态功能

王宇坤, 丁新峰, 王小平, 吴曼, 高韶勃, 杨雪, 赵念席*, 高玉葆

南开大学生命科学学院, 天津 300071

摘要: 植物群落的物种多样性以及群落建群种的基因型多样性对群落生态功能是否存在交互影响已成为群落生态学研究的热点内容。本研究以内蒙古典型草原群落内常见物种为研究对象, 研究了群落物种多样性与建群种羊草 (*Leymus chinensis*) 基因型多样性及其交互作用对群落生物量生态功能特性的影响。结果表明: (1) 羊草基因型多样性、物种多样性及其交互作用对群落地上、地下和总生物量无显著影响 ($P>0.05$); (2) 羊草基因型多样性、物种多样性及其交互作用对多样性效应 (净多样性效应、互补效应和选择效应) 有显著影响 ($P<0.05$)。羊草基因型多样性抑制多样性净效应的发挥, 且主要抑制互补效应; 而物种多样性则促进多样性净效应的发挥, 主要表现为选择效应对地上生物量的正效应; (3) 互补效应对群落生物量多样性净效应起主要贡献。实验所得结果不仅为探讨多样性效应在物种水平以及群落水平上对群落生物量的影响因素提供了重要启示, 而且为内蒙古草原种质资源的保护及合理利用, 乃至生态系统的恢复和重建提供理论指导。

关键词: 羊草; 基因型多样性; 物种多样性; 多样性净效应; 选择效应; 互补效应

Genotypic diversity of a dominant species *Leymus chinensis* inhibited ecological function of species diversity in the Inner Mongolia Steppe

WANG Yukun, DING Xinfeng, WANG Xiaoping, WU Man, GAO Shaobo, YANG Xue, ZHAO Nianxi*, GAO Yubao

College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: Community ecologists have focused on whether there exists an interactive effect between species diversity and genotypic diversity of dominant species on community ecological function in recent years. In the present study, we selected some common species in the Inner Mongolia Steppe as study objects, and examined how the genotypic diversity of the dominant species, the species diversity of common species and their interactions influenced the community biomass. (1) Genotypic diversity of *Leymus chinensis*, species diversity, and their interactions did not significantly influence the community aboveground, belowground, or total biomass ($P>0.05$). (2) The genotypic diversity of *L. chinensis*, species diversity, and their interactions significantly influenced diversity effects (net diversity effect, complementarity effect, and selection effect) on community biomass ($P<0.05$). The genotypic diversity of *L. chinensis* inhibited the net diversity effect, mainly complementarity effect. However, species diversity promoted the net diversity effect, in particular, selection effect on aboveground biomass. (3) The net diversity effect on ecological function of the community biomass was mainly due to complementarity effect. The above results provided not only an important message for exploring whether species diversity or

基金项目: 国家重点研发计划资助 (2016YFC0500706); 国家自然科学基金项目 (31570427, 31770505)

收稿日期: 2017-11-02; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaonianxi@nankai.edu.cn

genotypic diversity of dominant species plays a more important role in influencing the diversity effect on community biomass, but also proper guides for protection and rational utilization of seed resources, and moreover, for the ecosystem recovery and re-establishment in the Inner Mongolia Steppe.

Key Words: *Leymus chinensis*, genotypic diversity, species diversity, net diversity effect, selection effect, complementarity effect

生物多样性对生态系统功能具有显著影响,高的物种多样性不仅能提高群落生物量,而且能提高群落的稳定性和抵御外来物种入侵的能力^[1-3]。加性效应中的选择效应(Selection effect)或非加性效应中的互补效应(Complementarity effect)能够很好地解释高生物多样性群落中的生物量超产现象(Over-yielding)^[4-5]。选择效应认为,在较高多样性的群落中,含高产物种的可能性增加,而高产物种可在混种时成为优势种从而产生超产现象^[6-7];互补效应则认为,随着多样性增加,物种间的生态位分化或植物间的互利作用将提高资源利用效率,从而产生超产现象^[8]。

受全球变化及人类活动的影响,草原群落退化加剧,尤其是干旱半干旱草原区,群落物种多样性以及群落建群种基因型多样性(遗传多样性)均显著降低,这将对生态系统功能产生深远影响^[9-10]。有越来越多的研究发现建群种基因型多样性具有与物种多样性相似的生态功能^[11-14],如内蒙古典型草原区重要建群种羊草(*Leymus chinensis*)不同基因型间在植物功能性状上存在显著差异^[15],基因型多样性能够通过互补作用提高种群的生物量、抗干扰能力和竞争能力^[16-17]。随着研究的不断深入,物种多样性与建群种基因型多样性之间的关系是怎样的?它们之间是否存在交互作用?逐渐为群落生态学家所关注。2012年,Crawford和Rudgers^[18]首次报道了大湖沙丘(Great Lakes sand dune)生态系统中群落植物物种多样性与建群种美洲沙茅草(*Ammophila breviligulata*)基因型多样性间存在显著的交互作用,且这种交互作用以非加性效应对群落生物量产生显著影响。由此可见,仅仅依据对单一水平下多样性效应的研究,我们无法合理推测两种多样性共存条件下的生物多样性效应的贡献;深入了解两种水平交互作用对群落生态系统功能的影响并进行合理评价,对群落的合理保护及有效恢复均具有重要意义,相关工作急需在更多的草原群落中展开。

内蒙古草原为欧亚大陆草原的重要组成部分,是我国重要的陆地生态系统,也是生态环境极其敏感和脆弱的地区。生物多样性研究可为草地生态系统的保护和恢复提供实验证据及理论基础,然而群落物种多样性与建群种基因型多样性相互关系的相关研究仍未深入展开。羊草是内蒙古草原主要建群种之一,即使在草原退化地段依然具有较高多度,并在群落中发挥重要作用。因此,本文在前期工作的基础上,选择典型草原区羊草群落为研究对象,通过构建物种多样性(1,3,6物种数目)和基因型多样性(1,3,6羊草基因型数目)交互实验体系,来探究两种生物多样性水平对群落生物量是否存在交互作用,并探讨生物多样性对群落生物量影响的作用机制,为草原的管理和退化草原的恢复提供科学数据。通过以上研究,验证以下科学假设:群落生物量受羊草基因型多样性与物种多样性间交互作用影响显著。

1 材料方法

1.1 实验材料

羊草为基因型多样性实验材料,2010年在内蒙古锡林浩特市典型草原区采集羊草基株,采用ISSR分子标记(AG)₇T和(CA)₆A来确定不同基因型基株,并编号^[16,19]。在相同条件下培养所有基株,去除母体效应,来获得同一基因型根茎繁殖所得的大量分蘖。

群落所用物种植株于2016年6月在内蒙古锡林浩特市典型草原区羊草草原(43°38'N; 116°42'E)采集,共采集9种常见种,包括大针茅(*Stipa grandis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、羽茅(*Achnatherum sibiricum*)、苔草(*Carex tristachya*)、洽草(*Koeleria cristata*)、星毛委

陵菜(*Potentilla acaulis*)、早熟禾(*Poa annua*)。包括羊草在内,这 10 种植物地上生物量占群落总生物量的 80% 以上,能够很好地反映群落性质并提供群落反馈的重要信息。豆科植物在所选群落所占比例较低,且有研究表明,在植物多样性研究中特异性添加豆科植物可能会高估多样性效应^[20],因此,本研究所选植物中未包括豆科植物。

1.2 实验方法

本实验采用两因素三水平随机组合实验设计:因素一为基因型多样性,包括 1、3、6 三种羊草基因型多样性水平,分别用 G1、G3 和 G6 表示,因素二为物种多样性,包括 1、3、6 三种物种多样性水平,分别用 S1、S3 和 S6 表示,共 9 种处理。在直径 25 cm 高度 18 cm 的塑料花盆中装入 5.9 kg 原生境土壤,每盆种植 12 株植物,包含 6 株羊草和 6 株群落常见种(1、3、6 基因型与 1、3、6 物种组合从羊草基因型库和物种库中随机选取组成)。其中早熟禾、冰草、大针茅、苔草、羽茅、糙隐子草和洽草移栽植株的单个分蘖,早熟禾、冰草地上部高度为(20±2) cm;大针茅、苔草、羽茅地上部高度为(15±2) cm;糙隐子草和洽草地上部高度为(10±2) cm,冷蒿移栽单个分支构件,高度为(8±2) cm;星毛委陵菜移栽单个植株包括(6±2)片叶片;羊草为去除其余横走根茎的单个分蘖,地上部修剪为 15 cm;所有物种地下部根系长度修剪为 10 cm。移栽个体两两之间距离为 4—5 cm;每种处理 5 次重复(每种处理条件下,5 个重复中植物组合不同)。另外,基于多样性效应计算的需要,对实验中使用的 14 个羊草基因型以及 9 种物种进行了单种,作为多样性效应、互补效应和选择效应计算的对照组。

实验在南开大学植物培养室内进行。实验过程中,无养分添加及干旱、高温等胁迫处理,定期浇水,每两周随机调换花盆位置以减少位置效应。实验于 2016 年 7 月 4 日开始,2016 年 12 月 5 日收获所有材料,共持续 5 个月。收获时以盆为单位,按物种和羊草基因型收获。先将植物地下部用水冲洗干净,尽量减少对植物根部的损伤,确定植物种类或羊草基因型后,分离植物地上部和地下部,分别装入信封烘干称重。

1.3 数据分析

1.3.1 选择效应和互补效应的分离

互补效应和选择效应采用 Loreau 和 Hector^[4]的方法进行计算。

$$\begin{aligned}\Delta Y &= Y_0 - Y_E = \sum_i RY_{0,i} \times M_i - \sum_i RY_{E,i} \times M_i = \sum_i \Delta RY_i \times M_i \\ &= N \text{mean}(\Delta RY) \times \text{mean}(M) + N \text{cov}(\Delta RY, M)\end{aligned}$$

式中, ΔY 表示多样性净效应(net diversity effect); $N \text{mean}(\Delta RY) \times \text{mean}(M)$ 表示互补效应, $N \text{cov}(\Delta RY, M)$ 表示选择效应。其中, M_i 为多样性*i*(物种多样性*i*或基因型多样性*i*)单种时,每盆中以单位体积为单位所得到的响应变量(地上生物量干重、地下生物量干重、总生物量干重)的值; $Y_{0,i}$ 表示在含有多多样性*i*的多样性组合中,每盆单位体积上所得到的多样性*i*的响应变量的值; $Y_0 = \sum_i Y_{0,i}$ 代表多样性组合中,每盆单位体积上所有多样性的响应变量值; $RY_{E,i}$ 表示多样性组合中,多样性*i*响应变量的相对期望值,即多样性*i*初始移栽时占据该多样性组合的比例; $RY_{0,i} = Y_{0,i}/M_i$ 为多样性组合中,多样性*i*响应变量的实际相对值; $Y_{E,i} = RY_{E,i} \times M_i$ 代表多样性组合中,多样性*i*响应变量的期望值; $Y_E = \sum_i Y_{E,i}$ 表示多样性组合中,每盆单位体积上所有多样性响应变量的期望值; $\Delta Y = Y_0 - Y_E$ 表示多样性组合中,每盆单位体积上多样性组合响应变量的实际值与期望值之间的偏差; $\Delta RY_i = RY_{0,i} - RY_{E,i}$ 为多样性组合中,每盆单位体积上多样性组合响应变量的实际相对值与期望相对值之间的偏差; N 为多样性组合中群落中所包含的物种数或基因型数。上述公式应用的零假设为:多样性对种群的表现无影响,即 $\Delta Y = 0$ 。

1.3.2 数据处理

首先,利用广义线性模型(GLM)中的双因素方差分析来检验物种多样性、羊草基因型多样性和它们的交互作用对地上、地下和总生物量,以及多样性净效应、互补效应和选择效应影响的显著性,其中羊草基因型多样性以及物种多样性设为固定因子。对双因素分析中被检测到的受交互作用显著影响的变量,进一步进行简

单效应分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)中的 Duncan 检验来检测同一物种多样性(基因型多样性)条件下,基因型多样性(物种多样性)是否对该变量平均值有显著影响;对交互作用无显著影响的变量,利用 one-way ANOVA 中 Duncan 多重比较来检测不同处理是否显著影响该变量的平均值。其次,利用单因素方差分析和非参数检验来检验单种时羊草基因型间以及物种间生物量的差异显著性,因为单种时基因型 Y18 和 4/8 超过半数个体死亡,所以仅对 12 个基因型进行了分析;利用独立样本 *t* 检验来分析单种(对照组)与混种条件下(处理组)所得生物量平均值的差异。以上数据分析利用 SPSS 22.0 完成。

2 结果分析

2.1 羊草基因型多样性及物种多样性对多样性净效应、选择效应和互补效应的影响

羊草基因型多样性对地上、地下及总生物量的多样性净效应和互补效应影响显著($P < 0.05$);物种多样性则对各个部分生物量的多样性净效应以及地上生物量选择效应影响显著($P < 0.05$);二者交互作用仅对地上、地下和总生物量的多样性净效应影响显著($P < 0.05$)(表 1)。

表 1 基因型多样性、物种多样性对多样性净效应、互补效应和选择效应影响的一般线性模型(GLM)检验结果

Table 1 Results of the effects of genotypic diversity (GD) and species diversity (SD) on net diversity effect, complementary effect and selection effect by general linear model

响应变量 Variables		基因型多样性 GD ($df=2$) Genetic diversity		物种多样性 SD ($df=2$) Species diversity		基因型多样性×物种多样性 ($df=4$) GD×SD	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
多样性净效应 Net diversity effect	地上生物量	121.510	< 0.001 ***	54.310	< 0.001 ***	24.090	< 0.001 ***
	地下生物量	44.490	< 0.001 ***	28.290	< 0.001 ***	7.930	< 0.001 ***
	总生物量	82.080	< 0.001 ***	42.850	< 0.001 ***	17.890	< 0.001 ***
互补效应 Complementarity effect	地上生物量	7.070	0.003 ***	0.410	0.665	0.680	0.612
	地下生物量	7.450	0.002 ***	2.260	0.119	0.330	0.857
	总生物量	15.320	< 0.001 ***	2.010	0.149	0.830	0.515
选择效应 Selection effect	地上生物量	2.090	0.138	5.230	0.010 *	1.200	0.329
	地下生物量	1.350	0.273	0.270	0.765	0.850	0.502
	总生物量	1.190	0.316	2.870	0.070	1.680	0.175

对交互作用影响显著的变量,进一步进行简单效应分析(图 1)。结果显示:在物种多样性相同的条件下,随着羊草基因型多样性的增加,多样性净效应表现出降低的趋势。在地上生物量净效应中,羊草基因型 G1 处理显著高于 G3 处理(6 物种条件下除外),G3 处理显著高于 G6 处理;地下和总生物量净效应的趋势相同,在 S1 条件下,G1 处理显著高于 G3 处理,G3 处理显著高于 G6 处理;在 S3 条件下,G1 和 G3 处理显著高于 G6 处理,但两者之间无显著差异;在 S6 条件下,G1 处理显著高于 G6 处理,但两者与 G3 处理间无显著差异。这一分析结果表明,在物种多样性相同条件下羊草基因型多样性对多样性净效应主要起抑制作用。

当羊草基因型多样性相同时,随着物种多样性的增加,多样性净效应表现出增加的趋势(羊草 G1 条件下除外)。在羊草 G3 条件下,S1 处理显著低于 S3 和 S6 处理,地上生物量 S3 处理显著低于 S6 处理,而地下和总生物量 S3 和 S6 处理间无显著差异;在 G6 条件下,地上以及总生物量的多样性净效应,表现出 S1 处理显著低于 S3 处理,S3 处理显著低于 S6 处理,而地下生物量的多样性净效应则表现为 S1 处理显著低于 S3 和 S6 处理,而 S3 和 S6 处理间无显著差异。实验结果说明,物种多样性对多样性净效应的影响作用与羊草基因型作用相反,主要表现为促进作用。

对交互作用影响不显著的变量进行单因素方差分析发现(图 2):在 S1G6 处理组中,地上、地下以及总生物量互补效应值和地上生物量选择效应值均显著低于其他处理条件(图 2),表明在交互作用影响不显著的变量中,高的基因型多样性水平在低物种多样性条件下对选择效应和互补效应有着负的显著影响。

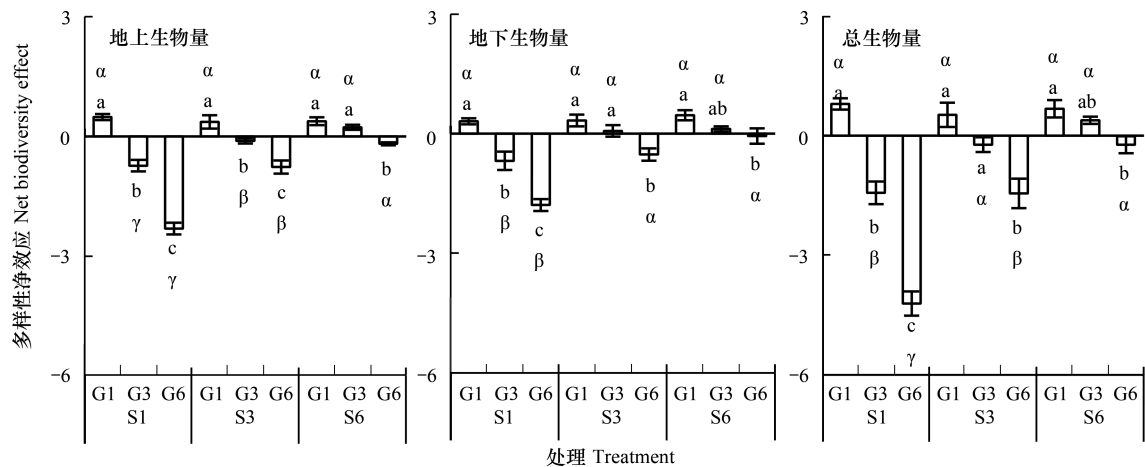


图1 物种多样性和基因型多样性对群落地上、地下以及总生物量多样性净效应影响的简单效应分析

Fig.1 The effects of species diversity and genotypic diversity on the net diversity effect of above-ground, below-ground and total biomass by simple effect analysis

G, S 分别表示羊草基因型和物种, 1, 3, 6 代表多样性 3 个水平。相同字母表示处理间差异不显著 ($P > 0.05$), 其中, 英文字母表示相同物种多样性条件下, 羊草基因型多样性处理的影响; 希腊字母表示相同羊草基因型多样性条件下, 物种多样性的影响

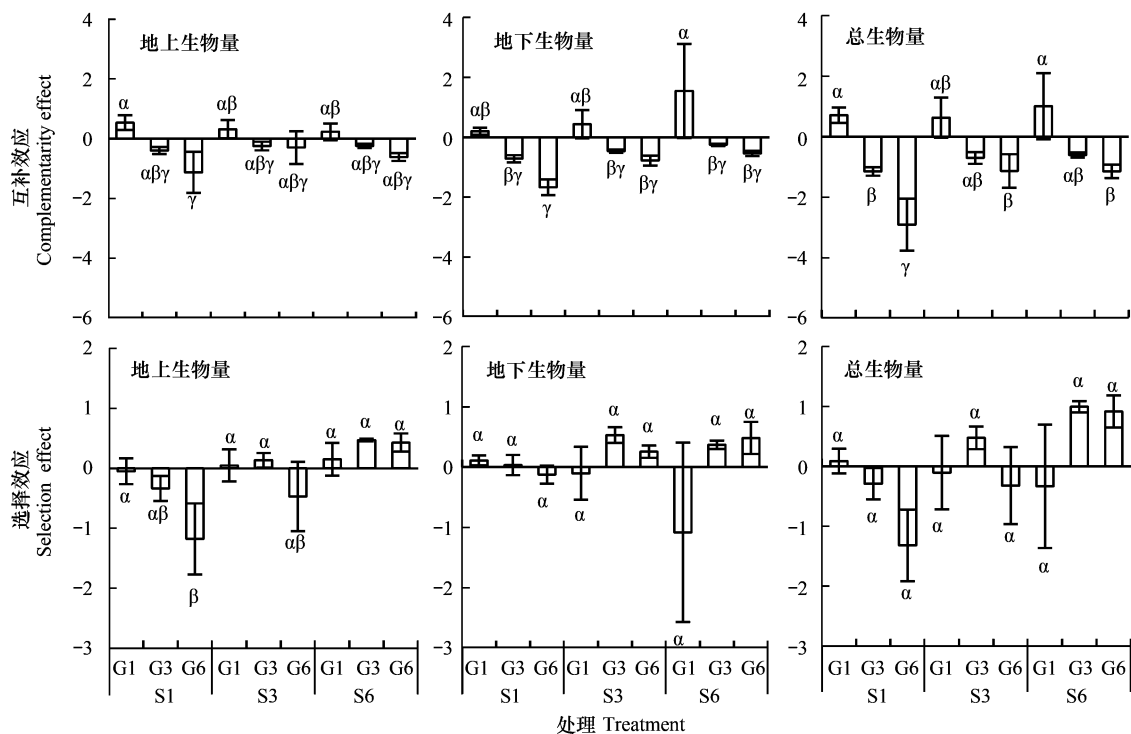


图2 地上、地下及总生物量选择效应和互补效应的单因素方差分析

Fig.2 One-way ANOVA for selection and complementarity effects on above-ground, below-ground and total biomass

相同字母表示处理间在 0.05 水平差异不显著

2.2 不同处理条件对群落生物量的影响

单种条件下, 羊草各基因型间以及不同物种之间地上、地下和总生物量间有显著差异 ($P < 0.05$) (羊草基因型地上生物量除外), 其中, 物种间的差异大于羊草基因型间的差异 (图 3)。混种条件下, 物种多样性、羊草基因型多样性以及它们之间的交互作用均对群落生物量无显著影响 ($P > 0.05$, 表 2)。混种处理间生物量的变异非常小 (图 3), 且生物量平均值高于单种条件下所有物种和羊草基因型平均值, 但都低于苔草单种时的平

均生物量,且两组平均值间无显著差异(图3)。这一结果表明,在两种不同层次多样性混种时,产生了超产现象。

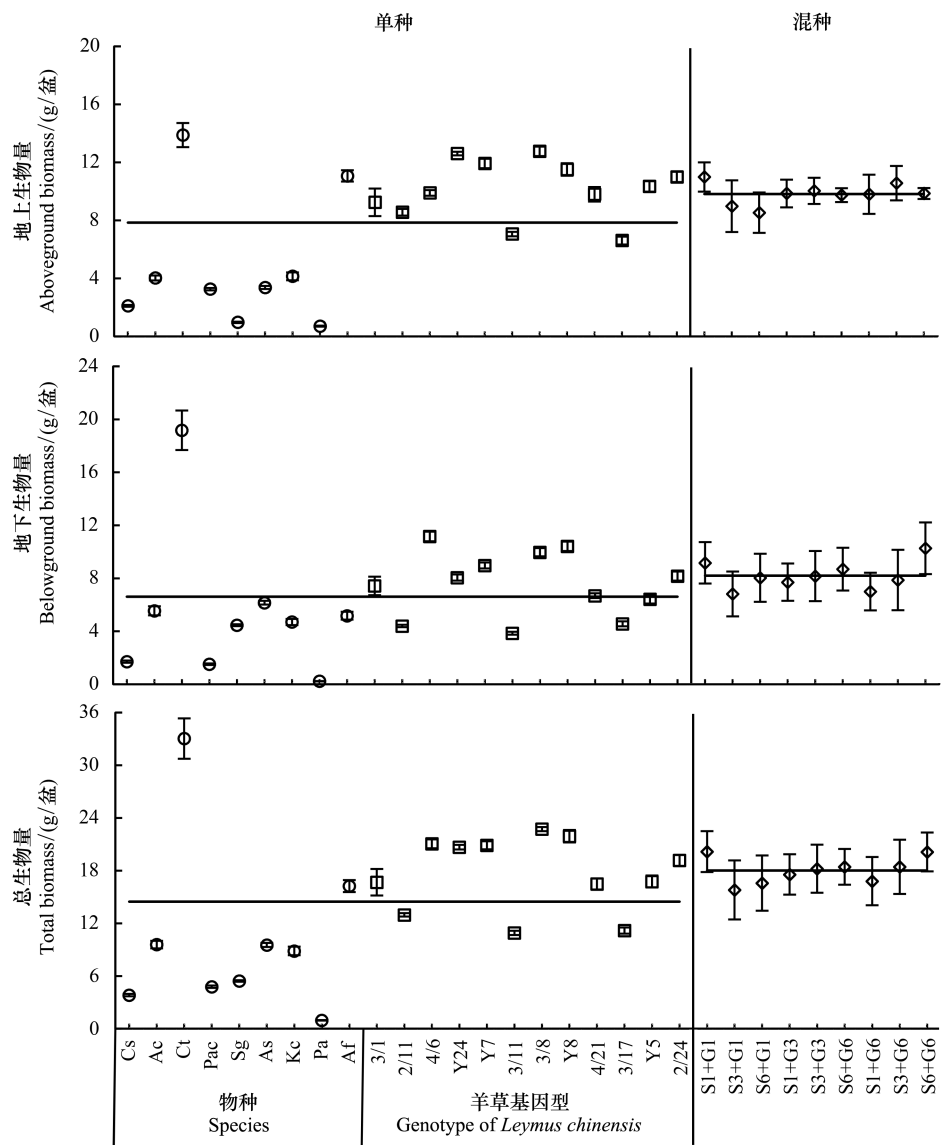


图3 物种(S)单种、基因型(G)单种以及多样性交互处理所得群落地上、地下和总生物量

Fig.3 Aboveground, belowground and total biomass of species(S) and genotype(G) in monoculture and in mixture

物种名称为拉丁名缩写, Cs: 糙隐子草, *Cleistogenes squarrosa*; Ac: 冰草, *Agropyron cristatum*; Ct: 苔草, *Carex tristachya*; Pac: 星毛委陵菜, *Potentilla acaulis*; Sg: 大针茅, *Stipa grandis*; As: 羽茅, *Achnatherum sibiricum*; Kc: 洽草, *Koeleria cristata*; Pa: 早熟禾, *Poa annua*; Af: 冷蒿, *Artemisia frigida*; 图中与横轴的平行线分别表示单种以及混种所得生物量的平均值

表2 基因型多样性、物种多样性对群落生物量影响的一般线性模型(GLM)检验结果

Table 2 Results of the effects of genotypic diversity (GD) and species diversity (SD) on community biomasses by general linear model

响应变量 Variables	基因型多样性 GD ($df=2$) Genetic diversity		物种多样性 SD ($df=2$) Species diversity		基因型多样性×物种多样性 ($df=4$) GD×SD	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
地上生物量 Aboveground biomass	0.200	0.820	0.420	0.659	0.550	0.702
地下生物量 Belowground biomass	0.030	0.967	0.500	0.609	0.470	0.754
总生物量 Total biomass	0.090	0.912	0.090	0.914	0.530	0.714

通过计算每盆羊草和群落物种生物量的相对值可以看出(图4):在羊草3基因型(G3)处理条件下,6物种处理(S6)时羊草相对生物量低于其他两种处理;羊草6基因型(G6)处理条件下,随着物种多样性的增加,羊草地上、地下和总生物量的相对值有逐渐降低的趋势;但在羊草单基因型处理条件下(G1),仅地下生物量随物种多样性的增加,羊草相对生物量逐渐降低,而地上和总生物量则表现为单物种(S1)处理下羊草相对生物量最低。

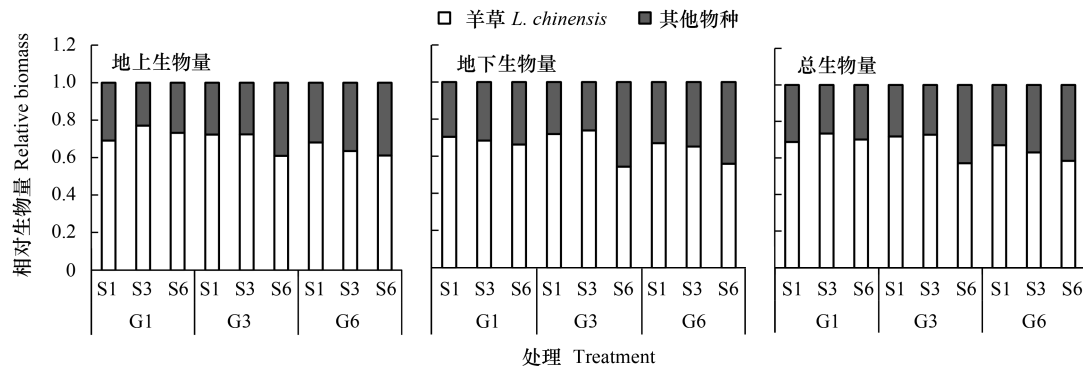


图4 不同处理条件下羊草和其他物种的相对生物量

Fig.4 The relative values of aboveground, belowground and total biomass for *L.chinensis* and others under different conditions

进一步计算不同物种数目下羊草和其他物种的相对生物量,可以看出:在6物种条下(S6)羊草地上、地下和总生物量的相对值均低于其他两种处理(图5)。

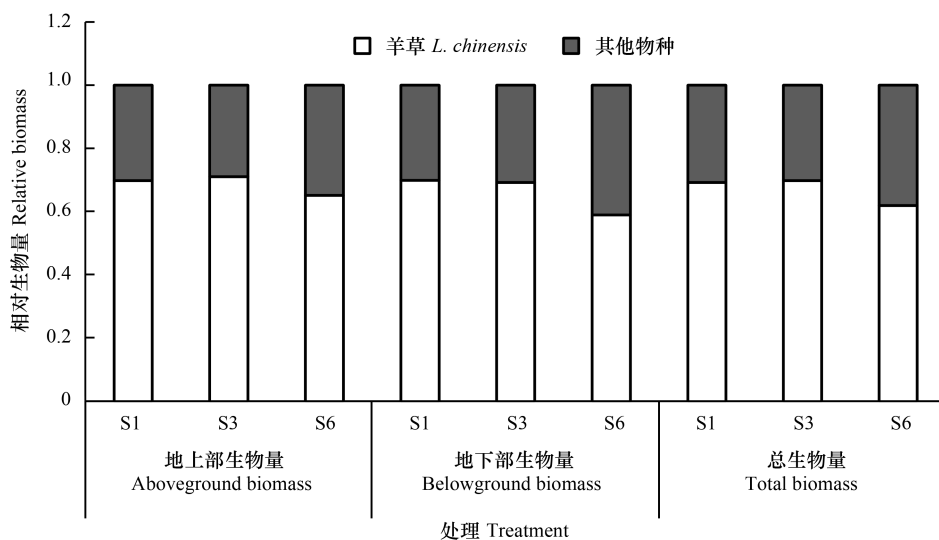


图5 不同物种数目下羊草和其他物种的相对生物量

Fig.5 The relative biomass values for *L.chinensis* and others under different species diversity conditions

回归曲线结果表明,物种多样性和群落生物量之间的关系随着羊草基因型多样性的增加,由负相关关系逐步转变为正相关关系(图6)。这一结果表明群落建群种羊草基因型多样性对群落物种多样性与生物量之间的关系具有调节作用。

3 讨论

3.1 羊草基因型多样性和物种多样性对群落生物量的影响

早期关于物种多样性和建群种基因型多样性生态功能的研究以多样性独立实验为主,并不考虑两个多样

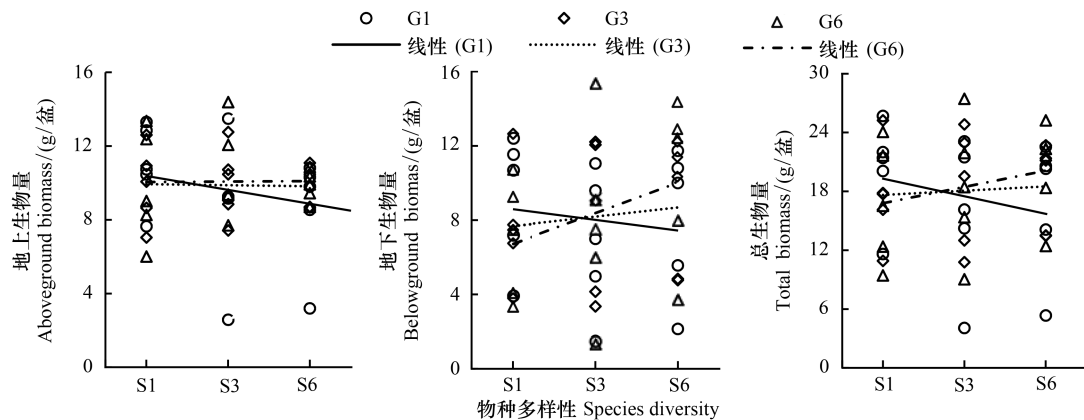


图6 基因型多样性、物种多样性及其交互作用对群落生物量的影响

Fig.6 The effects of genotypic diversity, species diversity and their interaction on community biomasses

性水平间的交互作用,且多数结果表明群落生物量随物种多样性或基因型多样性的增加而显著增加^[21-22]。如 Tilman 等^[7]利用 3 种不同的生态模型揭示了生态系统生产力与植物多样性之间关系的研究; Atwater 和 Callaway^[23],以及 Tomimatsu 等^[24]分别对拟鹅观草属 (*Pseudoroegneria spicata*) 和芦苇 (*Phragmites australis*) 多基因型混种与基因型单种的对比研究,都证实了多样性对群落生物量的促进作用。目前,关于物种多样性与建群种基因型多样性交互作用的研究刚刚起步,其所得研究结果与之前多样性独立实验结果也有所不同,如 Fridley 和 Grime^[25]在研究建群种羊茅 (*Festuca ovina*) 基因型和群落物种混种对群落生物量的影响时发现,羊茅基因型多样性和物种多样性之间的交互作用对生物量无显著影响。本研究结果与 Fridley 和 Grime 所得结果一致 ($P>0.05$, 表 2)。这些结果表明,在两种多样性交互实验体系中,物种多样性和基因型多样性对群落生物量的影响更为复杂,两者对生物量影响的作用机制可能不同。在本实验中,物种多样性与基因型多样性交互实验处理所得生物量的平均值高于各个物种 (羊草基因型) 单种所得生物量的平均值 (图 3),表明混种时发生了超产现象。这一发现表明了两种不同水平多样性在混种时,也会发生与单一多样性混种时相类似的超产现象。

实验结果发现,随着物种多样性增加,羊草相对生物量有逐渐降低的趋势 (图 4, 图 5)。表明随着邻居物种多样性的增加,羊草的相对竞争强度减弱 (图 4, 图 5),这一结果支持邻居植物多样性能够通过改变群落中目标植物的相对竞争强度进而影响植物间相互作用的观点^[17,26-28]。其他研究也有类似报道,如 Cook-Patton 等^[29]人在研究月见草 (*Oenothera biennis*) 基因型多样性与物种多样性混种时发现,随着多样性 (基因型多样性、物种多样性) 的增加,个体间相对竞争强度下降。

在多样性与群落生物量的回归曲线中,物种多样性与群落生物量之间的关系随着羊草基因型多样性的增加逐渐由负相关过渡到正相关 (图 6),表明了建群种基因型多样性能够调节群落物种多样性与生物量之间的关系。

3.2 羊草基因型多样性和物种多样性对多样性净效应、选择效应和互补效应的影响

本研究所得多样性净效应、互补效应以及选择效应中负效应所占比例较大,这与本研究个体间距较近,实验期间无营养补充,植物对资源的竞争强度大有关,也与计算效应值所用对照组为羊草基因型单种或者物种单种而无法估计基因型间或者物种间相互关系有关。进一步分析可以发现物种多样性、基因型多样性以及它们的交互作用均对地上、地下和总生物量的多样性净效应具有显著影响 ($P<0.05$, 表 1)。这说明了在两种多样性层次交互实验体系中两者之间不是相互独立的,且两者对多样性净效应产生了截然相反的作用,即物种多样性相同的情况下,随着羊草基因型多样性的增加多样性净效应值逐渐降低;而在羊草基因型多样性相同的条件下,随着物种多样性的增加多样性净效应值有逐渐增加的趋势 (图 1)。这为生物量在不同处理间无显著差异提供了理论解释,也为随着羊草基因型多样性的增加,物种多样性与生物量之间的相关关系由负值变

为正值(图 6)提供了解释;同时也表明羊草基因型多样性对群落物种多样性生态功能的发挥具有重要作用。Crawford 和 Rudgers^[18]研究发现大湖沙丘生态系统中物种多样性和建群种美洲沙茅草基因型多样性之间的相互作用主要是由负的非加性效应引起的,产生这种非加性效应的原因是基因型多样性能够改变物种多样性与生产力之间的关系。李军鹏^[30]和申俊芳等^[16]在研究羊草基因型多样性时发现,多基因型羊草组合不仅能够增加羊草种群生物量,而且能增强羊草种群对干扰的耐受性。本研究结果(图 3)以及杨雪等^[15]也证明了羊草基因型间性状差异显著,这为羊草基因型多样性效应主要受互补效应影响提供了直接证据。且就多样性净效应、互补效应以及选择效应在不同处理间的变化趋势来看(图 1,图 2),本研究也支持非加性效应中互补效应而非选择效应对多样性净效应的贡献更大这一观点。

群落物种多样性与建群种羊草基因型多样性的交互实验结果反映了内蒙古典型草原群落内物种多样性/建群种基因型多样性在维持生物量稳定、资源利用和种间相互作用方面的复杂关系,与单一层次生物多样性相比反映了更加复杂和全面的信息。

参考文献(References):

- [1] Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, Carroll I T, Hector A, Srivastava D S, Loreau M, Weis J J. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(46): 18123-18128.
- [2] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441(7093): 629-632.
- [3] Levine J M. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, 2000, 288(5467): 852-854.
- [4] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412(6842): 72-76.
- [5] Wang J, Zhang C B, Chen T, Li W H. From selection to complementarity: the shift along the abiotic stress gradient in a controlled biodiversity experiment. *Oecologia*, 2013, 171(1): 227-235.
- [6] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110(4): 449-460.
- [7] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(5): 1857-1861.
- [8] Loreau M. Does functional redundancy exist? *Oikos*, 2004, 104(3): 606-611.
- [9] Chapin F S, Zavaleta E S, Eviner V T, Naylor R L, Vitousek P M, Reynolds H L, Hooper D U, Lavorel S, Sala O E, Hobbie S E, Mack M C, Diaz S. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 234-242.
- [10] Worm B, Barbier E B, Beaumont N, Duffy J E, Folke C, Halpern B S, Jackson J B C, Lotze H K, Micheli F, Palumbi S R, Sala E, Selkoe K A, Stachowicz J J, Watson R. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 2006, 314(5800): 787-790.
- [11] Hughes A R, Inouye B D, Johnson M T J, Underwood N, Vellend M. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 2008, 11(6): 609-623.
- [12] Crutsinger G M, Collins M D, Fordyce J A, Gompert Z, Nice C C, Sanders N J. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 2006, 313(5789): 966-968.
- [13] Schöb C, Kerle S, Karley A J, Morcillo L, Pakeman R J, Newton A C, Brooker R W. Intraspecific genetic diversity and composition modify species-level diversity-productivity relationships. *New Phytologist*, 2015, 205(2): 720-730.
- [14] Roger F, Godhe A, Gamfeldt L. Genetic diversity and ecosystem functioning in the face of multiple stressors. *PLoS One*, 2012, 7(9): e45007.
- [15] 杨雪, 申俊芳, 赵念席, 高玉葆. 不同基因型羊草数量性状的可塑性及遗传分化. *植物生态学报*, 2017, 41(3): 359-368.
- [16] 申俊芳, 任慧琴, 辛晓静, 徐冰, 高玉葆, 赵念席. 羊草基因型多样性能增强种群对干扰的响应. *生态学报*, 2015, 35(23): 7682-7689.
- [17] 刘磊, 辛晓静, 王宇坤, 曲耀冰, 杨雪, 李隔萍, 赵念席, 高玉葆. 不同邻居物种的基因型多样性对冷蒿生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(19): 6544-6551.
- [18] Crawford K M, Rudgers J A. Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1512-1521.
- [19] 王丹. 内蒙古中东部草原羊草(*Leymus chinensis*)种内变异与分化研究[D]. 天津: 南开大学, 2004.
- [20] 王刘杰. 高寒草甸豆科植物固氮作用及其对群落的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.

- [21] Kotowska A M, Cahill Jr J F, Keddie B A. Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology*, 2010, 98(1): 237-245.
- [22] Sjöqvist C O, Kremp A. Genetic diversity affects ecological performance and stress response of marine diatom populations. *The ISME Journal*, 2016, 10(11): 2755-2766.
- [23] Atwater D Z, Callaway R M. Testing the mechanisms of diversity-dependent overyielding in a grass species. *Ecology*, 2015, 96(12): 3332-3342.
- [24] Tomimatsu H, Nakano K, Yamamoto N, Suyama Y. Effects of genotypic diversity of *Phragmites australis* on primary productivity and water quality in an experimental wetland. *Oecologia*, 2014, 175(1): 163-172.
- [25] Fridley J D, Grime J P. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology*, 2010, 91(8): 2272-2283.
- [26] Hughes A R, Stachowicz J J. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(24): 8998-9002.
- [27] Cardinale B J C, Srivastava D S, Duffy J E, Wright J P, Downing A L, Sankaran M, Jouseau C, Cadotte M W, Carroll I T, Weis J, Hector A, Loreau M. Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: a summary of 164 experimental manipulations of species richness: ecological archives E090-060. *Ecology*, 2009, 90(3): 854-854.
- [28] Gruntman M, Pehl A K, Joshi S, Tielborger K. Competitive dominance of the invasive plant *Impatiens glandulifera*: using competitive effect and response with a vigorous neighbour. *Biological Invasions*, 2014, 16(1): 141-151.
- [29] Cook-Patton S C, Mcart S H, Parachnowitsch A L, Thaler J S, Agrawal A A. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology*, 2011, 92(4): 915-923.
- [30] 李军鹏. 羊草种群内基因型多样性对不同水热条件的响应研究[D]. 天津: 南开大学, 2012.