

DOI: 10.5846/stxb201910212207

徐胜男, 王晓晴, 张雪丽, 夏雨桐, 仇莹, 张卓, 周婵. 基因型多样性对羊草种群年龄结构的影响. 生态学报, 2021, 41(19): 7848-7857.

Xu S N, Wang X Q, Zhang X L, Xia Y T, Qiu X, Zhang Z, Zhou C. Effects of genotypic diversity on age structure in *Leymus chinensis* population. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(19): 7848-7857.

基因型多样性对羊草种群年龄结构的影响

徐胜男¹, 王晓晴¹, 张雪丽¹, 夏雨桐¹, 仇莹¹, 张卓², 周婵^{1,*}

1 辽宁大学生命科学院, 沈阳 110036

2 沈阳大学生命科学与工程学院, 沈阳 110044

摘要: 基因型多样性作为遗传多样性的重要组成部分, 不仅在群落水平, 而且在种群水平均可以发挥重要生态作用。以羊草 (*Leymus chinensis*) 为研究对象, 设置 5 种基因型多样性梯度试验控制小区, 进行基因型多样性对羊草种群年龄结构的影响研究。结果表明: 随基因型多样性梯度的逐步增加, 2a 分蘖株生物量和数量均显著增加 ($P < 0.05$); 1—4 龄级羊草根茎生物量、长度和干物质积累量多数呈极显著性增加的变化趋势 ($P < 0.01$)。在 1、2、4、8 和 12 种基因型多样性梯度时, 分蘖株生物量及数量年龄结构均以 1a 或 2a 分蘖株所占比例为最高, 年龄结构表现为增长型或稳定型; 而羊草种群根茎生物量和长度也以 2a 根茎所占比例为最高, 年龄结构表现为稳定型。随基因型多样性水平的增加, 羊草种群分蘖株数量和生物量的年龄结构从增长型向稳定型过渡, 但根茎长度和生物量的年龄结构均为稳定型。12 基因型多样性水平的 4 龄级分蘖株和根茎的特征高于其他基因型多样性水平。因此, 在不同基因型多样性水平羊草种群分蘖株和根茎具有增长型或稳定型的年龄结构, 适当的基因型多样性数量显著促进了各龄级羊草分蘖株和根茎的生物量和数量特征的升高, 但高度的基因型多样性水平会增加羊草种群中高龄级的分蘖株和根茎所占的比例, 种群发展表现出衰退信号。

关键词: 基因型多样性; 羊草; 年龄结构; 种群; 选择作用

Effects of genotypic diversity on age structure in *Leymus chinensis* population

XU Shengnan¹, WANG Xiaoqing¹, ZHANG Xueli¹, XIA Yutong¹, QIU Xuan¹, ZHANG Zhuo², ZHOU Chan^{1,*}

1 College of Life Sciences, Liaoning University, Shenyang 110036, China

2 College of Life Sciences and Bioengineering, Shenyang University, Shenyang 110044, China

Abstract: Genotypic diversity is an important part of biodiversity, which plays an important ecological role not only at the community level, but also at the population level. In this study, we set up five gradients of genotypic diversity to explore the effects of genotypic diversity on *Leymus chinensis* population from the perspective of age structure. The results showed that the biomass and number of 2nd age class tillers of *L. chinensis* population increased significantly with the increase of genotypic diversity ($P < 0.05$), and the biomass of rhizome, length and dry matter accumulation of *L. chinensis* in different ages increased significantly ($P < 0.01$). At five gradients of genotypic diversity, percentage of biomass and tiller number of 1st or 2nd age class tillers were the highest among different ages and showed expanding or stable age structure. But percentage of rhizome length and biomass in *L. chinensis* population of 2nd age rhizomes were highest proportion among different ages and showed stable age structure. With the increase of genotypic diversity, the age structure of tiller number and biomass of *L. chinensis* population transited from expanding type to stable type, but the age structure of rhizome length and biomass were stable type. The characteristics of tillers and rhizomes at age 4th of 12 genotypic diversity level were higher

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32071860); 辽宁省科技厅自然科学基金项目 (2019-MS-155); 辽宁省教育厅服务地方项目 (LFW202001); 2019 年国家级大学生创新创业项目

收稿日期: 2019-10-21; **网络出版日期:** 2021-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhou_yanhan@163.com

than other genotypes. The cumulative length of the rhizome of *L. chinensis* not only reflects the asexual reproduction ability, but also reflects its spatial expansion ability. High genotypic diversity significantly increases the length of the rhizome of *L. chinensis* population. The reason is that genotypic diversity can improve the soil nutrient absorption efficiency of *L. chinensis*, thus effectively promoting the root growth and providing conditions for population expansion. Therefore, the tillers and rhizomes of *L. chinensis* population have an expanding or stable age structure at different genotypic diversity levels. Moderate genotype number promotes the increase of the biomass and number characteristics of tillers and rhizomes at different age levels. This is due to the contribution of complementary effect to the positive effect of genotypic diversity. There are some differences in morphological and physiological characteristics among different genotypic levels of *L. chinensis*, resulting in different nutrient requirements and resource utilization ability of different genotype of *L. chinensis*. The increase of genotypic diversity can improve the utilization rate of resources and promote the development of *L. chinensis* population. However, over high genotypic diversity will increase the proportion of senior tillers and rhi senior zones in the population of *L. chinensis*, and the development of population showed a decline signal.

Key Words: genotypic diversity; *Leymus chinensis*; age structure; population; selection effect

基因型多样性表示种群内基因型多少的变异。在长期适应进化过程中,各个植物种群由于突变、自然选择或其他原因,形成了不同的基因型,并且在不同生境条件下,种群内在基因型数量上有所不同^[1-3]。不同基因型数目的植物种群可以用基因型多样性来进行表示。基因型多样性作为遗传多样性的重要组成部分,不仅在群落水平,而且在种群水平均可以发挥重要生态作用^[4-9]。高基因型多样性水平能够显著提升植物地上生物量、地上密度,与此同时基因型多样性也能够提高植物抗干扰能力,缩短种群恢复时间^[10-12],但基因型多样性对种群特征的影响还知之甚少。

种群年龄结构是种群的基本特征之一,能够反映种群内个体的年龄组成情况,是种群现状和未来发展趋势的反映^[13-15]。目前,科研工作者对变化环境条件下自然或人工种群个体年龄组成及其结构的研究较多^[16-19],如 Emily 等人对橡树年龄结构的研究用以解释和预测历史上火灾大小对森林结构的影响^[20]。年龄结构也能够预测种群动态,目前多应用在天然动植物种群的研究领域,从而了解动植物物种的现存状态,进而推测种群未来发展趋势^[21-23]。然而,基因型多样性对植物种群年龄结构影响的研究还在起步阶段。对不同基株年龄的冷箭竹(*Bashania fangiana*)克隆种群遗传多样性的研究发现,两个种群间的遗传多样性和基因型多样性无显著差异,种群间不存在共有基因型,但其克隆分化达到显著水平^[24]。同时, Pamela 对破碎化四种大果栎(*Quercus macrocarpa*)种群年龄结构和遗传多样性的研究发现年轻种群比年长种群有更大的遗传分化^[25]。但基因型多样性作为一种重要的生物因子,对种群年龄结构生态影响的研究还缺乏有力的数据支撑,其影响机制分析还有待深入。

羊草(*Leymus chinensis*)是一种典型的根茎型禾草,适应能力强,具有耐寒、耐旱、耐盐碱等生态学特征^[26-30],是一种优良的牧草,广泛分布于我国内蒙古东部和东北西部^[31-32]。为适应不同的生境条件,在进化过程中形成了不同的基因型。以往研究表明不同基因型的羊草在株高,叶面积,叶片养分及生殖分配等性状之间均存在显著差异^[33-34]。并且不同基因型的羊草具有显著不同的养分获取能力或生态特性,导致由不同基因型种类和数目组成的羊草种群的生态功能千差万别^[35-36]。羊草作为我国草原重要优势植物,其基因型多样性与种群抗干扰能力的关系及其对群落生态功能的影响是目前研究的重点之一^[37-38],已有研究发现基因型多样性不仅显著促进了羊草种群的生长表现,而且显著增强羊草种群对干扰的响应^[38-39]。此外,以往有关羊草年龄结构的研究集中在分析自然生境中和不同扰动条件下的羊草年龄结构,以反映种群的现状并为其未来发展提供现实依据^[40-42],基因型多样性对羊草种群年龄结构的研究还亟待开展。

本研究设置 5 种基因型多样性梯度,研究羊草种群中各龄级分蘖株及根茎的数量、生物量等特征,从而探究羊草种群年龄结构对基因型多样性的响应,阐释基因型多样性在羊草种群维持和发展的生态作用,为羊草

草地恢复提供科学依据。

1 实验方法

1.1 试验区概况

本研究实验园区在辽宁省风沙地改良利用研究所(942°42'N,122°31'E)。地处亚湿润干旱区,年降水量在 450—550 mm 之间,年平均温 5.7℃,最高 35.2℃,最低 -29.5℃,年蒸发量在 1200—1450 mm 之间^[43]。

1.2 实验方法

建立具有相同风沙土土壤的羊草基因型培育区共计 12 个。2012 年 5 月于国内羊草主要分布区的 12 个地点分别移栽一株羊草植株到 3 m×3 m 培育区。利用羊草根茎营养繁殖特性,繁育出具有同种基因型的分株。培育区内定期浇水和除杂草。采用微卫星分子标记 SSR(Simple Sequence Repeat)的进行基因型的鉴定和区分,以保证 12 个地点采集的羊草植株具有不同的基因型^[44-46]。

本实验分别设置 1、2、4、8 和 12 个基因型多样性梯度,各个梯度分别重复 24、12、9、9、10 次。各个梯度基因型多样性的组合根据基因型数目要求采用随机组合得到。为排除基因型间的差异影响,保证了每种基因型在相同水平中出现的次数一致,并使同一小区内每种基因型出现的次数相同。在每个实验小区内,设计每个基因型的位置与其它基因型相邻情况的概率相等,并将同一基因型分配在相同梯度不同重复中的不同位置上,从而保证了不同基因型相邻所产生的种群内部竞争效应相同^[44]。表 1 为各个梯度基因型组合方式,对 64 个实验小区采用随机区组的排布方式。2014 年 5 月从每个基因型的培育区内选取长势相同的羊草个体,由于羊草个体均是由移栽的羊草母株根茎营养繁殖而来的,保证了实验中使用的羊草植株具有相同的初始年龄,即 1a 分株。按实验设计将羊草 1a 分株用网格状等距间隔的方法移栽至 2 m×2 m 的实验小区中^[44]。7 日内死亡的幼苗,重新种植。定期浇水和除杂草。

表 1 基因型组合方式^[44]
Table 1 Genotype combinations

羊草基因型数目 Number of <i>Leymus chinensis</i> genotype	基因型组合方式 Genotype combinations
单基因型 Mono-genotype	1;2;3;4;5;6;7;8;9;10;11;12
两基因型组合 Combination of 2 genotypes	10,7;1,5;9,6;5,10;2,6;4,8;12,7;2,4;11,1;8,3;11,9;12,3
四基因型组合 Combination of 4 genotypes	2,4,10,11;1,6,10,12;3,8,11,12;1,4,5,7;6,7,9,11;1,2,8,9;5,7,8,12;2,3,5,6;3,4,9,10
八基因型组合 Combination of 8 genotypes	2,3,4,6,7,8,10,12;1,2,3,6,7,8,9,10;3,4,5,6,9,10,11,12;1,2,4,5,6,7,8,12;1,2,4,5,7,9,10,11;1,2,3,5,7,8,11,12;1,3,5,6,8,9,11,12;2,4,5,8,9,10,11,12;1,3,4,9,6,7,10,11
十二基因型组合 Combination of 12 genotypes	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12

实验种群经过 4 年连续生长,种群达到稳定状态,于 2018 年 9 月下旬对试验样地各个小区进行取样。样方长、宽、深度分别为 0.25 m、0.25 m、0.30 m。取样过程中注意保持根茎及植株的自然联系。样品带回实验室后,根据杨允菲划分的羊草年龄结构方法^[41],对羊草植株和根茎进行年龄结构的划分,记录各龄级植株各根茎的数量、高度或长度以及生物量指标。

用平均单株重作为衡量分蘖株生产力的指标,用 100 cm 根茎重量作为衡量各龄根茎养分物质贮存的指标。

1.3 数据分析

通过 SPSS 22.0 统计分析软件计算试验中各个指标的平均值和标准差。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对基因型多样性对羊草年龄结构特性的影响进行显著性检验。

2 结果

2.1 基因型多样性对分蘖株年龄结构的影响

2.1.1 分蘖株数量的年龄结构

5 种基因型多样性水平下 1a 和 2a 羊草分蘖株数量所占比例最大,其中 1、2 和 12 基因型多样性水平下以 1a 分蘖株所占比例最大,所占比例分别为 44.65%,44.23%和 33.36%高于其他龄级所占比例,表明 1、2 和 12 基因型多样性水平羊草分蘖株数量年龄结构均为增长型。4 和 8 基因型多样性梯度条件下,2a 分蘖株所占比例最大,所占比例分别为 42.78%和 40.41%,表明 4、8 基因型多样性水平的羊草分蘖株数量的年龄结构均为稳定型(表 2)。1a、2a 和 3a 分蘖株数量在基因型多样性水平增加后,表现出先增加后减小的变化,其中在 8 基因型多样性梯度最高。在 1、2、4、8 基因型多样性梯度下每平方米平均分蘖株数量在 35—41.67 株之间;12 基因型多样性梯度羊草 4a 分蘖株每平方米平均分蘖株数量高达 82.14 株,为其他基因型多样性梯度下的两倍之多。单因素方差分析结果表明,2a、3a 分蘖株数量在不同基因型多样性水平间差异显著或极显著($P<0.05$, $P<0.01$)(表 3)。

表 2 5 种基因型多样性水平下羊草种群分蘖株数量的年龄结构 (Mean±SD) 及年龄谱/%

基因型多样性梯度 Gradients of genotypic diversity		龄级 Age class/(株/m ²)				合计 Total
		1a	2a	3a	4a	
1		172.92±77.7	113.54±71.8	61.96±34.48	38.89±17.12	387.31
		(44.65)	(29.32)	(16.00)	(10.04)	(100)
2		195.83±79.6	143.75±62.19	68.18±26.31	35±12.25	442.76
		(44.23)	(32.47)	(15.40)	(7.90)	(100)
4		172.22±84.53	213.89±63.59	72.22±32.16	41.67±11.79	500
		(34.44)	(42.78)	(14.44)	(8.33)	(100)
8		205.56±107.22	227.78±65.03	92.86±22.02	37.5±12.5	563.7
		(36.47)	(40.41)	(16.47)	(6.65)	(100)
12		165±75.99	142.5±67.13	105±61.03	82.14±52.97	494.64
		(33.36)	(28.81)	(21.23)	(16.61)	(100)

表 3 基因型多样性对羊草各指标的影响单因素方差分析

指标 Index		1a	2a	3a	4a
分蘖株数	<i>F</i>	0.425	6.271	2.545	2.455
Tiller number	<i>P</i>	0.79	0.000	0.050	0.074
分蘖株生物量	<i>F</i>	1.814	12.739	2.217	1.112
Biomass of tiller	<i>P</i>	0.138	0.000	0.079	0.373
分蘖株生产力	<i>F</i>	1.726	0.636	0.800	1.230
Tiller productivity	<i>P</i>	0.156	0.639	0.530	0.326
分蘖株高	<i>F</i>	0.362	0.234	1.344	2.359
Tiller height	<i>P</i>	0.834	0.918	0.265	0.079
根茎长度	<i>F</i>	7.570	11.291	4.992	15.192
Rhizome length	<i>P</i>	0.00	0.000	0.002	0.000
根茎生物量	<i>F</i>	13.826	12.215	5.729	8.871
Rhizome biomass	<i>P</i>	0.000	0.000	0.001	0.000
根茎干物质积累量	<i>F</i>	7.136	5.745	4.055	1.436
Dry matter accumulation in rhizome	<i>P</i>	0.000	0.001	0.006	0.251

2.1.2 分蘖株生物量的年龄结构

5 株基因型多样性水平中均以 1a 或 2a 分蘖株生物量占种群总生物量的比例最大,其中 1a、2a 总分蘖株生物量均占种群总生物量的 70%以上,并且 1a 分蘖株生物量在 1、2 和 12 基因型多样性梯度是占种群总生物量比例最大,分别为 45.80%、45.06%、36.78%,呈现为增长型的年龄结构(图 1)。2a 分蘖株生物量在 4 和 8 基因型多样性梯度时占种群总生物量比例最大,为 49.81%和 43.14%,年龄结构呈现为稳定型。1a 分蘖株生物量随基因型多样性水平的增加逐渐降低;而 2a 和 3a、4a 分蘖株生物量分别呈现先增大后减小和先减小后增大的变化趋势。单因素方差分析结果表明,2a 分蘖株生物量在不同基因型多样性水平间差异极显著($P < 0.01$),其他龄级分蘖株生物量在不同基因型多样性梯度之间并无显著差异(表 3)。结果表明基因型多样性对羊草分蘖株生物量的影响主要体现在 2a 分蘖株,其他龄级生物量对基因型多样性的响应并不明显。

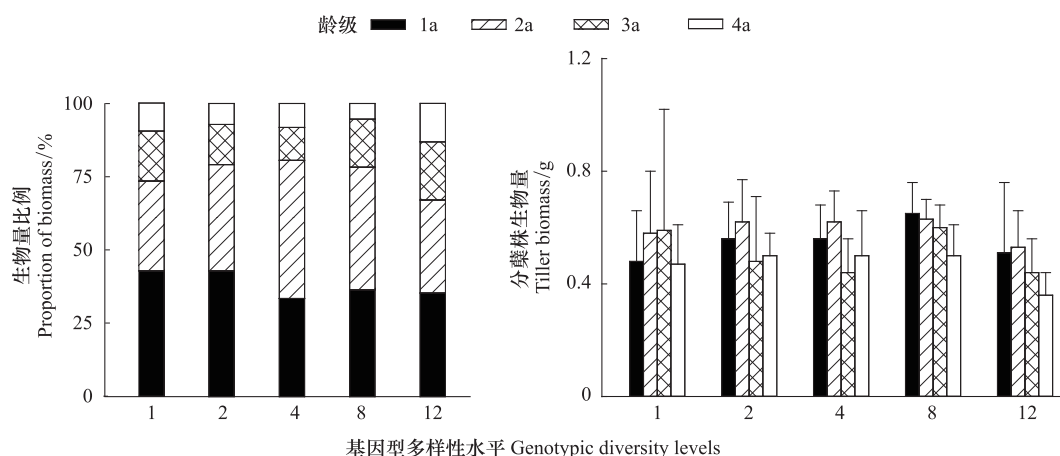


图 1 基因型多样性对羊草种群生物量的影响

Fig.1 Effect of genotypic diversity on biomass of *Leymus chinensis* population

2.1.3 分蘖株的生产力

5 种基因型多样性水平下分蘖株生产力水平均以 1a 和 2a 分蘖株生产力最高,并呈现从低龄到高龄下降的趋势。1—4 龄级分蘖株生产力随着基因型多样性梯度的增加呈现出先上升后下降的变化,并且在 8 基因型多样性梯度达到峰值(图 1)。单因素方差分析结果表明,4 个龄级分蘖株生产力在 5 个基因型多样性梯度之间没有显著差异(表 3),说明基因型多样性对单株分蘖株的生产力影响较小。

2.1.4 分蘖株的高度

1a 或 2a 羊草分蘖株高度最高均高于其他龄级,并且羊草分蘖株高度从 1a 到 4a 逐渐下降(图 2)。4a 分蘖株高度随着 5 种基因型多样性梯度的增加先增加后减小,其中 2 基因型多样性梯度时最大,是 43.16 cm。4 个龄级的分蘖株高度在 5 个基因型多样性梯度之间均没有显著差异(表 3)。

2.2 基因型多样性对根茎年龄结构的影响

2.2.1 根茎长度的年龄结构

羊草的根茎贮藏量在 5 个基因型多样性梯度下均较大,其中 8 基因型多样性梯度时每平方米根茎总长度最长,是 161.79 m(表 4)。2a 根茎所占比例在 5 种基因

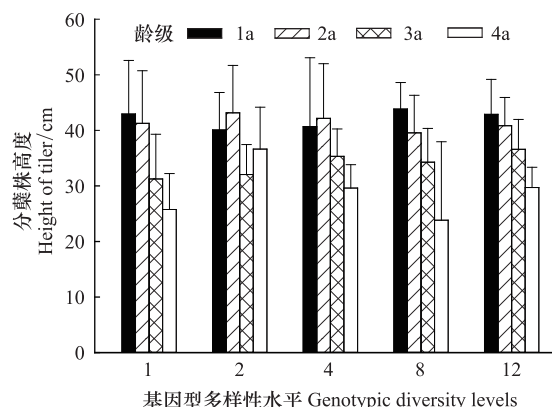


图 2 5 种基因型多样性水平下羊草种群不同龄级分蘖株高度

Fig.2 The height of tiller at different age class in *Leymus chinensis* population at different genotypic diversity levels

型多样性梯度下均为最大,均大于 28.78%,年龄结构表现为稳定型。12 基因型多样性梯度时,低龄级的根茎长度所占比例减小,高龄根茎长度所占比例上升,有一定程度衰退的趋势。单因素方差分析结果表明,5 个基因型多样性梯度之间的 1a、2a 和 4a 根茎长度具有极显著差异 ($P<0.01$),3a 根茎长度具有显著差异 ($P=0.02$) (表 3)。低龄根茎长度在不同基因型多样性梯度之间呈现先增加后降低的趋势,高龄根茎长度表现出逐渐增加的变化。由此可知基因型多样性对根茎长度具有显著影响。

表 4 不同基因型多样性梯度下羊草种群根茎长度的年龄结构 (Mean±SD) 及年龄谱/%

Table 4 Age structure and spectrum of rhizome in length on <i>Leymus chinensis</i> population at different genotypic diversity levels					
基因型多样性水平 Genotypic diversity level	龄级 Age class/ (cm/m ²)				总计 Total
	1a	2a	3a	4a	
1	3123.99±681.77 (24.35)	5835.73±762.45 (45.49)	3025.36±330.39 (23.58)	842.45±203.62 (6.57)	12827.53 (100)
2	3147.41±944.11 (25.42)	4298.44±784.91 (34.71)	3845.01±1052.58 (31.05)	1092.14±298.66 (8.82)	12383 (100)
4	3585.69±548.12 (25.27)	6522.01±1139.08 (45.96)	3275.36±1030.21 (23.08)	806.5±145.47 (5.68)	14189.56 (100)
8	4881.42±1206.66 (30.17)	6433.81±1132.25 (39.77)	4106.61±515.22 (25.38)	757.44±164.62 (4.68)	16179.28 (100)
12	4073.15±1042.66 (27.22)	4306.6±1507.77 (28.78)	4186.31±1162.73 (27.98)	2397.23±777.41 (16.02)	14963.29 (100)

2.2.2 根茎生物量的年龄结构

5 种基因型多样性梯度下,2a 羊草根茎生物量在羊草种群中所占比例最高,均高于 1a、3a 和 4a 根茎生物量比例,均呈现为明显的稳定型结构。在 4 和 8 基因型多样性水平下每平方米样方中根茎的生物量较大可达 109.09 g 和 107.22 g,1、2、12 基因型多样性水平下根茎生物量也均达到 73 g 以上。随基因型多样性水平的增加,低龄根茎生物量占种群总根茎生物量的比例为先增加后减少的变化趋势;高龄根茎生物量比例为先降低后增加的变化趋势(图 3)。4 个龄级羊草根茎生物量在 5 种基因型多样性梯度间均具有极显著差异 ($P<0.01$)。可以认为基因型多样性对羊草不同龄级根茎生物量均有显著影响。基因型多样性的增加可以增加低龄根茎的所占比例,增强种群的扩张能力。

2.2.3 根茎干物质积累量

5 种基因型多样性水平下羊草种群根茎的干物质积累量随龄级的增高整体呈现先上升后下降的变化,均以 2a 根茎贮存的养分最多,高龄级根茎储量小于低龄级根茎。随基因型多样性水平增加,根茎干物质积累量也呈现出先上升后下降的变化,并在 4 基因型多样性梯度时达到峰值,为 $0.63 \cdot 100 \text{ cm}^{-1}$ (图 3)。1a 和 2a 根茎干物质积累量随着基因型多样性梯度变化均表现为先增加后降低的趋势,且均在 4 基因型多样性水平最大。单因素方差分析结果显示,1a 和 2a 根茎干物质积累量在 5 个基因型多样性梯度之间具有差异极显著 ($P<0.01$) (表 3)。由此可知基因型多样性可以通过影响低龄级根茎的干物质积累量从而影响种群发展潜力。

3 结论与讨论

羊草分蘖株在 5 种基因型多样性梯度时均是由 4 个龄级构成,以 1a 和 2a 分蘖株所占的比例最大,随分蘖株龄级逐渐增加,分蘖株数量逐渐降低,其原因为羊草是根茎型禾草,根茎的营养繁殖力较强,由根茎节通过营养繁殖发育形成的低龄分蘖株数量最多。其次,根茎与分蘖节龄级越高,它们的干物质积累能力及生产力就越低,产生子株的数量和生物量便会相应的减少,因此高龄级分蘖株的数量显著减少^[39,47-48]。龄级增高,羊草种群生物量与生产力均会呈现下降趋势,这是因为低龄植株生活力与高龄植株相比,其生活力更强,并且

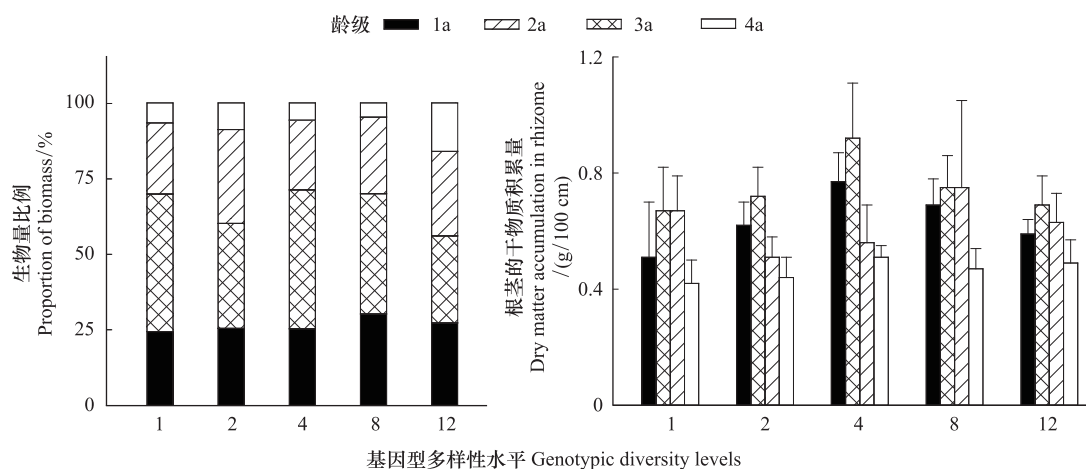


图3 基因型多样性对羊草种群根茎生物量的影响

Fig.3 Effect of genotypic diversity on rhizome biomass of *Leymus chinensis* populations

数量有优势。同时羊草种群中分蘖株数量、生物量及生产力均以低龄分蘖株占优势,反映出羊草种群对低龄分蘖株投入较多的能量和物质,对高龄分蘖株投入较少的物质和能量,通过低龄级分株较强的营养繁殖能力,扩大种群分株数量,维持或扩大种群数量,在一定程度体现出羊草种群数量的维持策略^[49]。

5种基因型多样性水平中羊草根茎均由4个龄级组成,根茎长度及生物量均以2a根茎最高,因为在经过经年的生长发育和营养物质的积累之后,2a根茎具有最高的生命力和干物质积累量。与2a根茎相比,1a根茎为当年新生根茎,仍在新生的发展阶段,并且低龄根茎也将营养物质分配用来形成冬性苗和根茎节芽,其营养物质的积累量比2a根茎要低;此外,随龄级的逐渐增加,3a和4a根茎的干物质积累量逐渐下降,均远小于2a根茎,这是由于高龄级根茎生命力已下降,物质积累较少^[44]。可以看出羊草种群将更多资源和能量作用于低龄级的根茎,对其在空间上的横向扩展起到了促进作用,有助于维持种群的稳定和更新,体现了羊草种群的扩张规律^[48]。

羊草分蘖株生物量和数量随5种基因型多样性梯度增大而表现出增加的趋势,这与以往的研究结果相符。高水平的基因型多样性可以有效促进地上生物量和分蘖株数量的提高^[11,50]。这是由于互补效应对基因型多样性正效应的贡献^[10],由于具有不同的基因型的羊草分别在形态及生理特征等方面存在显著差异^[33],其对营养物质的吸收和利用能力也会有所差别^[34],高的基因型多样性显著促进羊草群体对自然资源的充分利用,提高了物质积累效率,促进了群体的发展。

在5种基因型多样性水平中,1和2基因型多样性梯度的分蘖株生物量年龄结构为增长型。这是由于与2—4a分蘖株相比,1a分蘖株用于生长或者繁殖的养分获取能力、资源利用能力和繁殖能力均强于其他龄级,1a分蘖株的数量占有较强优势,结果表明羊草群体处于增长状态,具有较强的生长潜力。4和8基因型多样性梯度时,羊草种群分蘖株生物量表现为稳定型年龄结构,表明在这两个梯度时羊草种群以2a分蘖株的生长为主,种群具有较高的更新能力与再生能力,羊草种群的繁殖力趋于稳定。12基因型多样性水平生物量年龄结构虽为增长型,但生产力水平也比较低,种群存在衰败的趋势^[44]。即使其高龄级生物量所占比例较其他基因型多样性水平相比更高,高龄级分蘖株数量更多,但种群生产和繁殖能力已经下降。这是由于在有限的自然资源下,过高的基因型多样性会加剧不同基因型之间的种内竞争,使得种群内各个基因型之间的生长和繁殖受到竞争的影响,选择效应负效应对基因型多样性的作用达到显著效果^[1,5,8]。本研究虽然没有对选择效应开展具体的统计分析,但从结果看出,12基因型多样性梯度条件下的羊草群体生物量和生产力比8基因型多样性梯度均有不同程度下降,表明高水平的基因型数量时选择效应的作用是有显著作用的。因此,羊草种群基因型多样性水平的增加显著促进了1a、2a分蘖株的生长,种群年龄结构体现为稳定型或增长型。然而当

基因型多样性梯度增加到一定数量,羊草群体从 1a 分蘖株占主要优势转变为以 2a 分蘖株占主要优势,促使羊草群体由增长型向稳定型发生转变^[44]。但当基因型多样性梯度过高时,高龄级的分蘖株数量显著增加,使种群呈现衰退的信号。表明适当水平的基因型多样性对羊草起到了显著的促进作用,但是过度高或多的基因型多样性水平会对植物种群带来显著的负效应。

基因型多样性显著影响了羊草根茎生物量、长度和干物质积累量。羊草根茎长度能够体现羊草的营养繁殖能力与空间扩展的能力,高基因型多样性显著增长羊草种群根茎的长度,这是由于基因型多样性能够提高羊草土壤养分吸收效率,有效促进根系的物质积累和生长,为植物种群的空间扩张提供了物质积累条件^[50]。

羊草根茎的生物量、干物质积累量等指标均受到基因型多样性水平的显著影响,表明基因型多样性促进了根茎生物量的物质积累,为种群持续发展提供了物质基础。低龄根茎的干物质积累量随基因型多样性梯度的增加而逐步增加,这是因为不同基因型羊草根茎吸收不同营养物质的能力存在差异,能够提高有限资源的利用,使得营养物质的积累增多,体现了互补效应对羊草种群根茎基因型多样性正效应的贡献。高龄根茎与低龄根茎相比,其生长能力和繁殖能力较弱,基因型多样性的正效应对高龄根茎的营养物质积累的起促进作用的能力较弱^[51-53]。在 4 基因型多样性梯度条件下,羊草群体根茎干物质积累量和根茎生物量均为最大,表明适当水平的基因型多样性可以最大限度地促进群体通过根茎实现空间扩展的优势。

羊草群体生物量和根茎长度在 5 种基因型多样性梯度中均以 2a 根茎所占比例最高,表现为稳定型年龄结构,表明在不同基因型多样性水平时,羊草群体根茎生物量和长度的年龄结构均处于稳定状态,羊草老化根茎的枯腐与新生根茎的补充和更新处于动态平衡^[39]。根茎是羊草的养分贮藏器官,不仅影响新芽和地上分蘖株的萌发和生长,也影响着种群的空间扩展能力。1a 根茎是当年生长形成的,仍处于发展阶段,其能量大多分配在自身生长、竞争及横向空间扩展。而 2a 根茎是上一年形成的根茎,经过一年的生长,已经占据一定资源,其物质储量比 1a 根茎多,保证了当年营养繁殖过程中 1a 分蘖株的分蘖和生长,为种群的地上生长提供有力支持^[44]。所以在 5 种基因型多样性水平中羊草根茎均为稳定型年龄结构,采用以 2a 根茎生物量和数量所占比例最多的稳定型种群维持策略。但 12 基因型多样性梯度时,4a 分蘖株的根茎生物量和根茎长度显著大于其他基因型多样性梯度,根茎有向有衰退发展的趋势。虽然在 12 基因型多样性梯度时,羊草 4a 根茎生物量和根茎长度均高于 1、2、4 和 8 基因型多样性梯度,但根茎干物质积累量比 4 基因型多样性梯度低。高度的基因型多样性水平加剧了群体内的竞争作用,生长能力较弱的 4a 根茎在获取和积累营养时受到其生长能力的限制,其根茎繁殖能力表现为比 4 和 8 基因型多样性梯度要弱^[44]。结果表明适当的基因型多样性水平能够促进羊草群体根茎的逐步稳定发展,而高度的基因型多样性将在一定程度上显著抑制群体根茎的生长发展。

综合以上研究表明,基因型多样性能够显著促进羊草实验群体分蘖株生物量、数量和根茎生物量、长度的增加。在 5 种基因型多样性梯度时羊草根茎年龄结构均为稳定型,分蘖株年龄结构伴随着基因型多样性水平的逐步增加由增长型向稳定型逐步过渡。由此表明适当的基因型多样性能够促进羊草种群的发展,并且显著促进了种群数量的增加和空间的扩展,但高度的基因型多样性将产生负面影响,一定程度抑制种群发展。本研究结果对草地恢复和生产实践有一定指导意义,即适当的基因型多样性有助于退化草地恢复和维持羊草优势种群稳定。

参考文献(References):

- [1] Sanders I R, Clapp J P, Wiemken A. The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystems - a key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 1996, 133(1): 123-134.
- [2] Hamrick J L, Godt M J W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996, 351(1345): 1291-1298.
- [3] Anthony N M, Johnson-Bawe M, Jeffery K, Clifford S L, Abernethy K A, Tutin C E, Lahm S A, White L J T, Utley J F, Wickings E J, Bruford M W. The role of Pleistocene refugia and rivers in shaping gorilla genetic diversity in central Africa. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America, 2007, 104(51): 20432-20436.
- [4] Frazão M R, Medeiros M I C, Duque S D S, Falcão J P. Pathogenic potential and genotypic diversity of *Campylobacter jejuni*: a neglected food-borne pathogen in Brazil. *Journal of Medical Microbiology*, 2017, 66(3): 350-359.
- [5] 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.
- [6] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, Wang Y Y, Li Y, Chen J B, Fan J X, Yang S S, Hu L P, Leung H, Mew T W, Teng P S, Wang Z H, Mundt C C. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 2000, 406(6797): 718-722.
- [7] 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.
- [8] Reed D H, Frankham R. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 230-237.
- [9] McArt S H, Cook-Patton S C, Thaler J S. Relationships between arthropod richness, evenness, and diversity are altered by complementarity among plant genotypes. *Oecologia*, 2012, 168(4): 1013-1021.
- [10] Semchenko M, Saar S, Lepik A. Intraspecific genetic diversity modulates plant-soil feedback and nutrient cycling. *New Phytologist*, 2017, 216(1): 90-98.
- [11] Urashima A S, Alves A F, Silva F N, Oliveira D, Gazaffi R. Host range, mating type and population structure of *Magnaporthe* sp. of a single barley field in São Paulo state, Brazil. *Journal of Phytopathology*, 2017, 165(7/8): 414-424.
- [12] Williams S L, Davis C A. Population genetic analyses of transplanted eelgrass (*Zostera marina*) beds reveal reduced genetic diversity in Southern California. *Restoration Ecology*, 1996, 4(2): 163-180.
- [13] Lindh T, Malmberg B. Age structure effects and growth in the OECD, 1950-1990. *Journal of Population Economics*, 1999, 12(3): 431-449.
- [14] Bloom D E, Canning D, Fink G, Finlay J E. Does age structure forecast economic growth?. *International Journal of Forecasting*, 2007, 23(4): 569-585.
- [15] Pan Y, Chen J M, Birdsey R, McCullough K, He L, Deng F. Age structure and disturbance legacy of North American forests. *Biogeosciences*, 2011, 8(3): 715-732.
- [16] 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. *应用生态学报*, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [17] Michaletz S T, Kerkhoff A J, Enquist B J. Drivers of terrestrial plant production across broad geographical gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(2): 166-174.
- [18] 孙晓玉, 陆兆华, 于兴军, 桑卫国. 紫茎泽兰种群年龄结构动态及对控制的指示意义. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 373-379.
- [19] 李程程, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原野古草种群构件结构动态. *生态学报*, 2015, 35(8): 2609-2615.
- [20] Silver E J, Speer J H, Kaye M, Reo N J, Howard L F, Anning A K, Wood S W, Wilbur H M. Fire history and age structure of an oakpine forest on Price Mountain, Virginia, USA. *Natural Areas Journal*, 2013, 33(4): 440-446.
- [21] 张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. *生物多样性*, 2004, 12(3): 361-369.
- [22] 谢宗强, 陈伟烈, 路鹏, 胡东. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构. *生态学报*, 1999, 19(4): 523-528.
- [23] 袁春明, 孟广涛, 方向京, 柴勇, 李贵祥, 蔺汝涛, 王骞, 李品荣. 珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布. *生态学报*, 2012, 32(12): 3866-3872.
- [24] 马庆庆. 两个不同基株年龄冷箭竹 (*Bashania fangiana*) 克隆种群的遗传多样性特征[D]. 雅安: 四川农业大学, 2014: 23-34.
- [25] Kittelson P M, Pinahs C, Dwyer J, Ingersoll A, Mans E, Rieke J, Rutman B, Volenec M. Age structure and genetic diversity of four *Quercus macrocarpa* (Michx.) populations in fragmented oak savanna along the central minnesota river valley. *The American Midland Naturalist*, 2009, 161(2): 301-312.
- [26] 祝延成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004: 20-175.
- [27] 张宝田, 杨允菲. 松嫩平原羊草草地水淹干扰恢复过程的群落动态. *草业学报*, 2003, 12(2): 30-35.
- [28] Zhou C, Zhang Z, Wang Z W, Yang Y F. Difference in capacity of physiological integration between two ecotypes of *Leymus chinensis* underlies their different performance. *Plant and Soil*, 2014, 383(1/2): 191-202.
- [29] 周婵, 杨允菲. 松嫩平原两种趋异类型羊草实验种群对盐碱胁迫的水分响应. *草业学报*, 2003, 12(1): 65-68.
- [30] Zhou C, Yang Y F. Edaphic factors determining variation of two ecotypes of *Leymus chinensis* in North China. *Progress in Natural Science*, 2006, 16(11): 1150-1155.
- [31] 李建东, 杨允菲. 松嫩平原羊草草甸植物的生态及分布区型结构分析. *草业学报*, 2002, 11(4): 10-20.
- [32] Zhou C, Wang Z W, Guo J Y, Zhang Z, Yang Y F. Clonal patch size and ramet position of *Leymus chinensis* affected reproductive allocation. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0140350.
- [33] 程亚婷. 不同基因型羊草生态特性的比较及基因型多样性对群落功能的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2018: 16-25.

- [34] 郭俊珂. 基因型多样性对群落生态功能的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2016: 19-30.
- [35] 夏立群, 李建强, 李伟. 论克隆植物的遗传多样性. 植物学通报, 2002, 19(4): 425-431, 418-418.
- [36] 祖元刚, 崔继哲. 羊草种群克隆多样性的初步研究. 植物生态学报, 2002, 26(2): 157-162.
- [37] 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): 1507-1516.
- [38] 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.
- [39] 杨允菲, 刘庚长, 张宝田. 羊草种群年龄结构及无性繁殖对策的分析. 植物学报, 1995, 37(2): 147-153.
- [40] 杨允菲, 张宝田. 松嫩平原赖草无性系生长及其构件的年龄结构. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2109-2112.
- [41] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 根茎禾草无性系种群年龄结构的研究方法. 东北师大学报: 自然科学版, 1998(1): 49-53.
- [42] 田迅, 杨允菲. 不同扰动条件下的羊草种群生物量年龄结构. 草业学报, 2003, 12(5): 50-54.
- [43] 张学利, 杨树军, 张百习, 袁春良. 不同林龄樟子松根际与非根际土壤的对比. 福建林学院学报, 2005, 25(1): 80-84.
- [44] 徐胜男. 基因型多样性对羊草种群年龄结构和芽库的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2020: 8-10.
- [45] Bushman B S, Larson S R, Mott I W, Cliften P F, Wang R R C, Chatterton N J, Hernandez A G, Ali S, Kim R W, Thimmapuram J. Development and annotation of perennial Triticeae ESTs and SSR markers. Genome, 2008, 51(10): 779-788.
- [46] Wu X L, Larson S R, Hu Z M, Palazzo A J, Jones T A, Wang R R C, Jensen K B, Chatterton N J. Molecular genetic linkage maps for allotetraploid *Leymus wildryes* (Gramineae: Triticeae). Genome, 2003, 46(4): 627-646.
- [47] 杨允菲, 张洪军, 张宝田. 松嫩平原野古草无性系种群的营养繁殖特征. 草业学报, 1998, 7(1): 1-5.
- [48] 张继涛, 李秀军, 田尚衣, 陈国双. 羊草克隆种群的螺旋扩张规律. 生态学报, 2015, 35(8): 2509-2515.
- [49] 王昱生. 羊草(*Leymus chinensis*)种群无性系种群动态的初步研究. 生态学报, 1993, 13(4): 291-299.
- [50] 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.
- [51] Chang C C, Smith M D. Invasion of an intact plant community: the role of population versus community level diversity. Oecologia, 2012, 168(4): 1091-1102.
- [52] Chang C C, Smith M D. Direct and indirect relationships between genetic diversity of a dominant grass, community diversity and above-ground productivity in tallgrass prairie. Journal of Vegetation Science, 2014, 25(2): 470-480.
- [53] 金晓明, 兰雪, 官庆新, 马梁硕, 张骁, 张浩, 张忠哲. 不同密度下羊草种群的无性繁殖对策. 草地学报, 2017, 25(4): 845-850.