

# 植物克隆多样性与生态系统功能

沈栋伟 李媛媛 陈小勇\*

(华东师范大学环境科学系,上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室,上海 200062)

**摘要** 克隆繁殖产生基因型相同的个体。通常情况下,局域克隆多样性取决于 Eriksson 种苗补充机制,即已有基因型丧失和新基因型补充之间的平衡。但是,环境因素对克隆多样性也有着重要的作用,如干扰会通过提供种苗更新机会或影响幼苗生长来改变克隆多样性。以前的研究表明遗传变异程度确定进化潜力,最近的研究揭示出基因型多样性也有着即时效应。较高的基因型多样性可能会因含有抗性基因型概率较高的抽样效应和/或保险机制而提高稳定性。一些研究发现克隆多样性的提高可增加初级生产力、维持动物丰富度和多度,并影响生物地球化学过程。该文也讨论了克隆多样性与生态系统功能关系的机制。

**关键词** 克隆多样性 生态系统功能 种苗补充 加性效应 交互效应 生态位互补 初级生产力 动物多样性和丰富度

## REVIEW OF CLONAL DIVERSITY AND ITS EFFECTS ON ECOSYSTEM FUNCTIONING

SHEN Dong-Wei, LI Yuan-Yuan, and CHEN Xiao-Yong\*

*Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai Key Laboratory for Ecological Processes and Restoration in Urban Areas, Shanghai 200062, China*

**Abstract** Clonal reproduction produces genetically identical ramets. Generally, local clonal diversity is determined by the dynamic balance between loss of established genets and recruitment of new genotypes via sexual reproduction or colonization, as described by Eriksson's recruitment mechanism. However, environmental factors also play important roles in clonal diversity. For example, disturbance will affect local clonal diversity by increased recruitment and mortality of seedlings. Genetic variation is a prerequisite for evolutionary adaptation to environmental changes and plays a key role in the survival of a population or a species. However, recent studies indicate that genotypic diversity also has instantaneous effects. High genotypic diversity might enhance population stability due to high probability of presence of resistant genotypes and/or biological insurance. Recent studies showed that clonal diversity may increase primary production, maintain faunal richness and/or abundance, and affect biogeochemical processes, as does species diversity. Mechanisms of clonal diversity effects on ecosystem functioning are discussed.

**Key words** clonal diversity, ecosystem functioning, seedling recruitment, additive effects, interactive effects, niche complementarity, primary production, faunal richness and abundance

对生物多样性与生态系统功能间关系的关注已有很长的历史,经历了不同的认识阶段。近年来,随着对生物多样性保护的关注,生物多样性与生态系统功能的关系再次受到关注,成为生态学领域的重大科学问题;从理论和实验开展了许多研究,取得了不少新进展(张全国和张大勇,2002,2003)。

生物多样性包括遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性3个层次。生物多样性与生态系统功能关系的研究基本上集中在物种多样性。尽管物种

多样性也是遗传多样性的一种测度方法,但显然不能客观地反映种群遗传多样性程度。对基因型多样性与生态系统功能关系的关注在达尔文的工作中就有体现(Darwin, 1859)。但由于基因型检测技术的制约,相关研究不多。近年来,随着分子遗传标记(特别是微卫星标记)的发展,对基因型检测的分辨能力不断提高,有关基因型多样性与生态系统功能关系成为研究热点之一。本文首先介绍自然植物种群中的克隆多样性及影响因素,然后结合代表性试

验工作,介绍克隆多样性<sup>1)</sup>与生态系统功能关系及相关机制,以期推动我国相关研究工作的开展。

## 1 植物种群克隆多样性及影响因素

### 1.1 植物种群克隆多样性与克隆大小

由于克隆繁殖产生基因型完全相同的个体,长期以来,人们普遍认为在克隆植物种群中基因型多样性不高。但近二、三十年以来,随着分子遗传标记的广泛应用,发现克隆植物种群中的基因型多样性并不像预期的那样低(Ellstrand & Roose, 1987)。克隆植物种群往往由多个克隆组成,存在中等程度的克隆多样性,但克隆的空间分布有限,往往仅分布在1个或2个种群内,没有广泛分布的克隆(Ellstrand & Roose, 1987)。以后的研究也证实了这一规律(Richards *et al.*, 2004)。总体看来,在密集型克隆植物中,无性系分株间距离很短,镶嵌的克隆之间很容易识别,绝大多数邻体关系是克隆内关系;相反,游击型克隆植物的节间较长,无性系分株扩散距离较大,不同克隆交织交错在一起,多数邻体关系是克隆间关系(Lovett-Doust, 1981)。

尽管通常一个克隆的分布范围有限,但在一些植物中也发现大克隆的存在。如Smith等(1992)采用分子标记确定的球形蜜环菌(*Armillaria bulbosa*)的1个克隆覆盖了至少15 hm<sup>2</sup>的林地,重量超过10 000 kg,估计年龄至少为1 500年。而分布在澳大利亚塔斯马尼亚岛西南的山龙眼科濒危植物*Lomatia tasmanica*只有1种基因型,是三倍体,只能通过无性繁殖扩展、更新,其长度达到1.2 km,根据其生长扩展速度估算的克隆寿命大约为43 600年(Lynch *et al.*, 1998)。最突出的是在颤杨(*Populus tremuloides*)中,Cook(1983)指出一个颤杨克隆林可能就只由1个基因型组成;Mitton和Grant(1996)发现一个颤杨克隆的面积达43 km<sup>2</sup>,包含47 000多个无性系分株,估计寿命达100万年。我们曾经对分布在上海的喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)进行过等位酶分析,发现研究的351个样本具有相同的基因型,属于同一个克隆(李媛媛等,2004),覆盖范围达数千平方公里。

### 1.2 影响克隆多样性的生活史特征

克隆植物间基因型多样性的差异主要与物种的生活史特征有关,特别是涉及种群的更新或补充方式,具体包括是否存在有性繁殖以及有性繁殖格局。

当然,外来个体的补充也可以看作是种群内有性更新处理,因为它们具有类似的效应,增加种群内克隆多样性。

局域克隆多样性取决于已有基因型的丧失和经由有性繁殖而来的新基因型补充之间的平衡(Eriksson, 1993)。Eriksson(1989, 1993)将种苗补充机制划分出两个极端类型。

一是初始种苗补充,这种类型在种群形成之初存在大量的种苗定居,以后基本上没有有性种苗的补充。Eriksson(1989)估计大约60%的克隆植物表现为初始种苗补充的特征。初始种苗补充类型的克隆植物中,克隆多样性在种群建立后不久最高,随着时间的推移,优势基因型将占据主导地位,适合度较低的基因型逐渐被淘汰,种群中克隆多样性逐渐降低。如果存在有性繁殖,但有性繁殖补充不足以弥补克隆的死亡时,克隆多样性也会随时间而减少,仍然表现出初始种苗补充类型的特征,只是其格局和克隆减少的速度不如完全没有补充的那么明显(Sole *et al.*, 2004)。

黑杨(*Populus nigra*)种群在定植4~7年的幼龄林的克隆多样性较高,Barsoum等(2004)只在一半的幼龄林中发现重复的基因型,少于中龄林和老龄林,中龄林(8~11年)中重复的基因型最多,表现出初始种苗类型的特征,并且也未发现种子更新(Eriksson, 1989, 1993)。但在老龄林(14~20年)中,重复基因型又减少,似乎与ISR模型不符,这是由于过高的密度导致分株间竞争,种内自疏,而不是种苗补充的结果(Barsoum *et al.*, 2004)。由于克隆植物大多寿命较长,很难追踪克隆多样性随时间的长期变化,最近Travis和Hester(2005)利用空间代替时间的方法研究了随时间变化,互花米草(*Spartina alterniflora*)种群克隆多样性的动态变化过程,他们利用密西西比河河口泥沙沉积规律,确定了时间跨度为6~1 500年的8个互花米草盐沼,发现随着时间的增加,种群内克隆多样性逐渐降低,尽管降低的速度很缓慢,约每百年降低1%,但达到显著程度。根据估算的速度,如果环境保持稳定1万年,那么种群就会由单一基因型占据。然而由于干扰的存在,克隆多样性的减少逐渐趋向一个平衡值,而不是0,此时,克隆的减少与补充基本相同。

种苗补充机制的第二个极端类型是重复种苗补充(Eriksson, 1989),即在种群各时期存在经常性的

1)文中根据行文方便,混合使用克隆和基因型。

种苗补充,因此,这类克隆植物种群内的克隆多样性不随时间的增加而减少。Eriksson(1989)的统计中,约40%属于这种类型。在Bierzychudek(1982)的综述中,约有一半的森林草本植物的种苗更新足以弥补个体的死亡。大多数情况处于以上两种极端类型之间,即存在多次种苗机会补充窗。

存在有性更新的克隆植物中,克隆多样性的高低又与交配系统有关,尤其是自交亲和还是自交不亲和。在自交不亲和物种中,如果是密集型克隆生长方式,由于其近邻多为基因型相同的无性系分株,因此由于缺少可亲和的花粉,座果率将降低,而若是雌雄异株,密集型生长将由于邻体多为同性的无性系分株,因而将存在花粉不足的限制;因此,在自交不亲和和雌雄异株的情况下将有利于发展游击型克隆生长策略。相反,在自交亲和的物种中,密集型将带来两个不同的效应:增加自交率、避免花粉不足,从而有较高的种子产出。这一预测已经被许多研究所证实,93%的游击型种类是自交不亲和的,而77%的密集型克隆植物为自交亲和的(Ruggiero *et al.*, 2005)。

### 1.3 影响克隆多样性的生态因素

即使是同一种克隆植物,不同种群中克隆多样性的差异也很大,有的种群克隆多样性很高,有的种群中仅由一个或几个克隆组成。同一物种内,克隆多样性的差异主要是环境因素与个体相对适合度的结果。

克隆植物的一个优势是具有生理整合作用,当一个克隆的不同分株分别位于有利和不利生境中,有利生境上分株可将营养与水分通过物理连接输送到不利生境上的分株中,维持其生长,甚至繁殖(董鸣,1996)。因此,一种观点认为,在异质生境中,克隆多样性将降低,容易形成大的克隆斑块。根据这种假说,干扰创造异质生境,将有利于无性繁殖,降低克隆多样性。例如,Barsoum等(2004)连续4年对处于洪水干扰中的黑杨种群进行了研究,发现随着时间的延伸,一些克隆从种群中消失,而另一些克隆大小不断扩大。这种情况在不少植物中确实观察到,特别是滨海湿地,盐度变化大,更是具有这种与生俱来的看法,然而最近的研究表明,生长在滩涂上的克隆植物互花米草和菊科植物 *Borrchia frutescens* 中却存在很高的克隆多样性(Richards *et al.*, 2004)。他们认为克隆的整合作用在小尺度(例如小于1 m)上发挥作用,而在大尺度上,分株间的整合发挥的作用不大。

另一种观点认为,像环境异质性可以增加物种多样性一样,环境异质性也会增加克隆多样性(Vel-lend & Geber, 2005)。这种观点实际上隐含了两个背景前提:一是生境尽管存在异质性,但都足以维持植物的生长、发育和繁殖,只是不同的基因型表现不同而已;二是异质生境内各匀质生境的斑块足够大,克隆的整合作用无法使相邻生境由同一克隆占据。基于上述认识,由于干扰能够增加生境多样性,因而一个直接的想法就是干扰可能提高克隆多样性。为验证这一推测,Reusch(2006)对克隆植物大叶藻(*Zostera marina*)进行了干扰强度分别为25%、50%和75%的模拟实验,发现干扰确实提高了有性更新的补充,最终导致克隆多样性增加,并且在中等干扰程度下,基因型的周转最快,但是由于研究的时间尺度较短,克隆多样性指数没有增加。

上述关于两种干扰对克隆多样性影响完全不同的理论预测,并且各自都有一定的实验证据支持,这种情况可能与干扰的方式和强度有关。如果干扰强度较大,对生境的改变就较大,使有性更新困难,这种情况下,干扰能增加无性繁殖能力,这体现在许多植物的更新中,如干扰能增加萌条更新的比例(Bond & Midgley, 2001)。如果干扰没有改变生境的可利用性,只是一些个体死亡,这就为有性更新(或迁入种子)提供了合适的生境,显然有利于新基因型的进入,这一时候与前面提到的(Eriksson, 1989, 1993)机会补充窗模式类似,干扰打开更新的窗口,为种子萌发和实生苗的生长提供了机会。

另外,处于分布区边缘的种群中克隆多样性降低(Billingham *et al.*, 2003)。这可能存在两方面的原因:一是与种群外个体补充的减少有关,与处于分布区核心的种群相比,分布区边缘的种群与其它种群间的基因流较低,也就是来自其它种群的有性个体的补充减少;另一方面,分布区边缘的生境条件相对恶劣,选择强度较大,许多适合度较低的克隆从种群中消失,从而降低克隆多样性。即使是非边缘种群,这种适合度差异也可体现出来。如在大叶藻中,克隆大小与个体的杂合度存在显著正相关关系(Hammerli & Reusch, 2003),面积大于10 m<sup>2</sup>的克隆都是杂合度最高的一类,表明杂合度较低的克隆在无性扩展方面不如杂合度较高的个体。另外,克隆大小与花头数也呈正相关,说明大克隆(即杂合度高的)也具有较高的有性繁殖产出,杂合度低的克隆其有性繁殖能力也较低,这很可能是由于近交衰退的结果(Hammerli & Reusch, 2003)。

## 2 克隆多样性与生态系统功能关系的机制

物种多样性与生态系统功能关系的研究较多,对其机制提出了不同的解释性假说,如多样性-稳定性假说、铆钉假说、冗余假说等(黄建辉等,2001;张全国和张大勇,2002)。张全国和张大勇(2002)将物种多样性作用机制归纳为统计学和生物学两大类,并根据短期和长期影响进行了划分。目前来看,由于研究的时间尺度较短,基本上集中在短期效应方面。类似的克隆多样性与生态系统功能关系的机制方面也可以从上述几个方面进行划分,有限的相关研究也仅涉及短期效应。从生物学角度来看,克隆多样性的作用机制可以分为加性效应(Additive effects)和交互效应(Interactive effects)。

加性效应主要是由于不同基因型的生态系统功能效应有所不同,是多种基因型对生态系统功能独立作用的结果,不同基因型间的关系对生态系统功能不起作用。在多基因型组成的系统中,由于不同基因型的生态位互补,可能提供范围更广的生态位分配,因而可以维持较高的物种多样性。另外,在多基因型体系中包含对不利环境(生物的和非生物的)抗性基因型的可能性较大,相对单一基因型组成的体系而言,对外部环境的抵抗力较强,因而存在干扰时,多基因型组成的系统会更稳定;在这样的系统中,包含高产基因型的概率也较高,因而,多基因型组成的系统其生产力也较高;从以上几方面可以看到,多基因型系统与单一基因型系统比较,其优势不是因为基因型间的作用(对应于种间关系),而仅仅是由于多基因型系统中包含有利基因型的概率要高于单一基因型系统,从统计学角度来看,即所谓的抽样效应。正如在物种多样性与生态系统功能关系中一样,抽样效应平均为零,从生态系统初级生产力来看,混合基因型的产量不会高于最高单产(张全国和张大勇,2002)。

不同基因型间的相互作用可能带来超乎单一基因型的生态系统效应,称为交互效应,或称交互作用。不同物种之间可以存在正的相互关系,提高两个物种各自的适合度,从而能够生存得更好,或者拓展不利的生境。在物种多样性与生态系统功能关系中,Loreau等(2001)将生态位分化和促进作用都归为互补。类似不同的基因型之间也可能存在这种正的相互作用,且这种正效应存在的可能性更高,因为基因型相同的两个分株之间的交配为自交,很可能因近交衰退而降低适合度,而近交衰退在动植物中是

十分普遍的现象。

影响生态系统功能的植物基因型间的交互作用是多方面的(Johnson *et al.*, 2006),首先,植物可直接影响同一物种不同基因型个体的表现(如竞争或促进)(Callaway & Walker, 1997),但两者之间平衡的因素不少,包括生活史阶段、密度、种特异性生理性质、间接关系以及非生物胁迫等。其次,动物(尤其是节肢动物)在搜索微生境时,对混合基因型和单一基因型的感知不同(Rodriguez-Saona & Thaler, 2005),如受损基因型释放气体可以吸引捕食性节肢动物,而草食性节肢动物可能回避,从而影响邻近同种未受损基因型上草食性、捕食性节肢动物的组成和多度。第三,植物通过联结抗性和敏感性间接与邻体发生作用(如邻体的化学伪装、昆虫溢出)(Tahvanainen & Root, 1972; Hay, 1986),当其相邻个体为抗性基因型时,那么这一基因型上的草食性动物可能减少,捕食性动物将增加。水稻混种时,与抗性品种栽培在一起的敏感品种的穗瘟发生率显著低于敏感品种单种时的发生率(Zhu *et al.*, 2000),即使是敏感品种,混种时的发病率也可能显著低于单种时的发病率(Zhu *et al.*, 2000)。另外,同一斑块基因型间节肢动物种群的源-汇动态也是交互作用的重要途径(Underwood, 2004)。

但是,到底是哪种原因在基因型-生态系统功能关系中发挥主要作用,往往很难判别清楚,如Johnson等(2006)发现4或者8种月见草(*Oenothera biennis*)基因型组成的体系中,各基因型的结实率比单种时平均高27%,几种原因都可以解释这一现象:不同基因型间的促进或者互补作用可能改变了非生物环境,使得更有利于月见草的生长和繁殖;或多基因型关系改变了植物病害危害或者共生关系的程度,使得受害减轻或者从共生关系中获得更多的利益;或改变了草食或捕食性节肢动物的丰富度和多度,草食性节肢动物的减少降低了对月见草的取食,而捕食性节肢动物的增加同样降低了月见草的受损。

## 3 植物克隆多样性对生态系统功能的作用

### 3.1 种群克隆多样性与系统稳定性的关系

不管是讨论物种多样性与生态系统稳定性,还是分析遗传多样性与种群稳定性的关系,实质上都隐含了特定的时间概念。稳定性在时间尺度上是个连续谱,当考虑的时间很短,趋向于零时,所有的种群和生态系统都是稳定的;当时间趋向无穷大时,所有的种群和生态系统都是不稳定的。因此,在分析

一个种群和一个系统是否稳定时,在多大时间尺度上进行界定十分关键。

以前涉及遗传多样性与种群稳定性时主要关心种群的进化潜力,也就是说在较大的进化时间尺度上的效应。进化潜力即物种应对环境变化的能力,一般认为当物种或种群的遗传多样性较低时,该物种对环境变化的适应能力较低,尽管可能在某一时期该物种数量很多、分布范围很广,但环境发生变化后,可能导致该物种的衰退,甚至绝灭(陈小勇, 1999)。例如,分布在英国的榆树(*Ulmus procera*)是2000年前从古罗马引入的,引入的基因型少,但很适应英国的环境,榆树无性繁殖能力强,数量扩展很快,成为英国分布最广的树种之一。20世纪70年代,荷兰榆病暴发,使英国榆树受到毁灭性影响,在英国至少有2500万株榆树死亡,其原因就是这些榆树多样性极低(Gil *et al.*, 2004)。尽管从理论上我们可以十分有把握地说,很低的遗传多样性最终导致种群衰亡,但英国种群毕竟经历了2000年的时间,只是不慎传入荷兰榆病才使得种群衰亡。当然,也可能由于其它环境因素的变化而改变命运。同样,现在引入到我国的一些外来物种(如喜旱莲子草)克隆多样性很低,呈现出明显的旺盛态势,虽然已经开展了大量的研究和实施了控制措施,但至少目前来看,还难以控制住,尽管遗传多样性较低有利于筛选出合适的生物控制措施。但遗传多样性低可能无法应对长期的环境变化,不排除在一定时期(甚至很长时期)内存在的可能。

生态学通常关注的时间尺度短于进化尺度,着重克隆多样性的即时效应,即较小时间尺度的生态效应。例如,采用少数基因型构建的大叶藻海草床很难成功,个体适合度也较低(Williams, 2001),而采用多基因型恢复的海草床则生长良好(Williams & Orth, 1998)。为验证基因型多样性与系统稳定性的关系,Hughes和Stachowicz(2004)构建了由1、2、4、8个基因型大叶藻组成的样方,栽植5个月时恰遇冬季雁类迁徙,样地遭受雁类强度取食(叶片数损失率达76%),残留的叶片数与基因型多样性呈显著正相关,表明基因型多样性提高了大叶藻抗雁类取食的能力。由于多基因型组合情况下比单基因型更可能包含抗性基因型(抽样效应),因此,多基因型较强的抵抗力可能是由于存在抗性基因型的结果,而不是多基因型的效应(交互效应);为此,在干扰发生3个月,对8个样方中大叶藻进行基因型分析,发现基因型丰富度为6.44,平均均匀度达到0.89,表明对取

食干扰的抗性并不是来自1个或少数抗性基因型,而是基因型多样性效应,即基因型的交互效应起主要作用。干扰发生一年多后,基因型多样性对叶片数没有明显影响,但是恢复到干扰前密度的时间随着基因型多样性的增加而降低(Hughes & Stachowicz, 2004),表明基因型多样性高的样方恢复得较快,但是以干扰后叶片数恢复速率反映的恢复力与基因型多样性没有关系。这表明恢复速度的差异是由于对干扰抗性差异的缘故,而不是回归平衡速率(即对干扰的恢复力)的增加。而在异常气候干扰下,多基因型同样提高了系统的抗性,而不是恢复力,Hughes和Stachowicz(2004)认为这对应于多物种的生物保险机制。但Weltzin等(2003)在人工构建的1、2、4、8种基因型拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)组成的群落中,以种群统计特征和繁殖特征反映的抵御*A. suecica*的入侵性方面没有显著差异,而密度对*A. suecica*的大小和繁殖潜力有显著影响。

### 3.2 基因型多样性与初级生产力

基因型与初级生产力之间的关系可以追溯到一个多世纪前,达尔文在1859年就指出,如在两块同样大小的土地上,一块播种一个小麦变种,另一块混杂地播种几个小麦品种,那么在后一块土地上可以有更大的产量(Darwin, 1859)。也就是说,基因型多样性可以增加群落的初级生产力。

Zhu等(2000)开展了大规模抗性和敏感水稻品种混种、单种的田间试验,混种时的单产远高于敏感品种单种时的产量,也高于抗性品种单种时的产量,这表明不仅仅存在加性效应,而且存在交互作用,这种交互作用来自于前述的联结抗性,多品种混种时不仅降低了敏感品种的发病率,也降低了抗性品种的发病率。在大叶藻中也是如此,基因型多样性与生长季末时的叶片数和生物量之间存在显著的正相关(Reusch *et al.*, 2005)。6个基因型组合比单一基因型叶片数增加了34%,生物量提高了26%,在这一体系中,不同基因型间在叶片数和生物量方面也存在显著的差异(Reusch *et al.*, 2005),暗示在基因型混合的斑块中可能由某种基因型主导,然而他们采用Loreau和Hector(2001)将物种多样性的生态系统效应划分为互补效应和选择效应类似的方法处理后发现,选择效应对叶片数和生物量具有十分显著的负效应(Reusch *et al.*, 2005),这说明多基因型的斑块中并不是由于包含高产基因型概率大的缘故;并且,多基因型斑块的产量略高于单一基因型的最高产量,且方差明显降低,说明很可能是由于单种生长

较好的基因型在混合斑块中生长不佳,或者具有正的相互关系,即促进作用,提高了长势较弱的基因型的表现(Reusch *et al.*, 2005)。北美一枝黄花(*Solidago altissima*)12种基因型组成的体系中,地上部分净生产力(*ANPP*)比单一基因型高36%,分析表明选择效应、互补效应多变且与零没有显著差异,而多样性与产量的相关程度为临界显著,表明基因型间的正相互作用是基因型多样性增加*ANPP*的原因(Crutsinger *et al.*, 2006)。这种促进作用在物种多样性-产量关系中也存在(Mulder *et al.*, 2001)。

### 3.3 基因型多样性与生态系统结构

优势种的遗传变异在群落的物种组成和结构方面起着重要作用,由此也促生了群落遗传学(Whitham *et al.*, 2003)。植物基因型的不同可能导致一些表型性状的差异,这些差异(特别是对草食动物的抗性和敏感性)可以影响其上动物组合的不同(Whitham *et al.*, 2003; Wimp *et al.*, 2005)。例如,不同基因型植物上的节肢动物物种丰富度和多度可相差2.4和3.9倍(Johnson & Agrawal, 2005)。这种现象表明不同的基因型为节肢动物提供了多样的生态位。克隆多样性较高的种群比克隆多样性低的种群提供了更多的生态位,从而节肢动物多样性和多度更高(Johnson *et al.*, 2006)。通过对1、4、8种基因型组成的群落分析,Johnson等(2006)发现对总体节肢动物丰富度以及4种基因型混种情况下对捕食性节肢动物多度的影响是由加性效应主导的,而在多基因型混合时,杂食性节肢动物的多度比加性模型下的期望值高出73%,说明植物基因型的交互作用在吸引杂食动物方面起突出的作用(Johnson *et al.*, 2006)。北美一枝黄花12种基因型组成的群落中,节肢动物种数比单一基因型种植时高27%,且植食性和捕食性类群都增加,表明这种增加是非加性的。采用稀化处理表明,捕食性类群种类的增加是由于基因型多样性增加*ANPP*的缘故,但稀化转换后,植食性类群以及总种数仍随基因型多样性的增加而增加(Crutsinger *et al.*, 2006)。

Johnson等(2006)认为加性效应和交互效应是由于单一基因型为节肢动物提供了不同的空间和时间生态位的结果。较丰富的基因型比单一基因型提供了范围更广的生态位空间,这与一些可遗传的性状是联系在一起的。例如月见草首次开花时间是由遗传控制的,基因型多样性高的斑块比单一斑块更可能具有更早、更长的开花时间,因为包含早花以及迟花基因型的概率较高。杂食性节肢动物和捕食性节

肢动物往往被早花的月见草吸引(Johnson & Agrawal, 2005),因此它们到达多样性高的斑块并滞留的可能性就较大。而交互效应则来自于这些节肢动物的溢出到同一斑块中的邻近个体。大叶藻克隆多样性增加也与其紧密联系的动物类群的多度有关,6种基因型组合中动物的数量比单一大叶藻中的高22%,这主要是由于多基因型情况下叶片数和叶面积较高的结果,但是相关动物的多样性未增加(Reusch *et al.*, 2005)。

### 3.4 基因型多样性与生态系统中的物质循环

基因型不同可能带来表型差异,在生理生化活动(特别是次生代谢)等方面存在不同,如对草食动物不同抗性的基因型往往在单宁含量方面存在差异,因而影响到生态系统的物质循环。在壳斗科栎属植物*Quercus laevis*的分解实验中,18个月后,不同基因型在凋落物C、N变化以及残余凋落物量等方面存在十分显著的差异(Madritch & Hunter, 2002),其原因可能与基因型影响凋落物的化学成分有关(Madritch & Hunter, 2002)。由于土壤C、N循环与木质素(Meentemeyer, 1978)、单宁(Gallardo & Merino, 1992)含量以及C/N有关,不同基因型在生态系统功能(物质循环)等方面也存在差异,基因型的减少可能降低生态系统功能。

不同基因型在资源利用效率方面往往也存在一定的差异,由于互补效应,在多基因型情况下,资源利用效率较高,这一现象在大叶藻控制实验中确实存在。克隆多样性高的组合中,底泥孔隙水中N浓度低,这反映了多基因型下较高的资源利用率(Hughes & Stachowicz, 2004)。但这种效应存在的时间不长,在几个月后就消失了,因而认为多基因型在生态系统物质循环方面可能只有短期效应。

## 4 展 望

人们对物种多样性与生态系统功能的关注有较长时间,也开展了很多实验研究,但总体上来看,仍然存在很多争议;而对克隆多样性与生态系统功能的关注近几年才开始,有关研究很少,控制很好的实验更少,已有的研究表明物种多样性与生态系统功能的机制也可能用于解释克隆多样性与生态系统功能的关系。相信随着有关研究的开展,它们之间的关系及作用机制也越来越明晰。

尽管基因型多样性与生态系统功能之间关系的研究尚不多,但并不妨碍对这种关系可能带来的影响进行判断。首先,这种关系影响着生物多样性保

护的对象和方式。以前关注种内遗传变异是从其进化潜力出发的,由于遗传多样性降低的后果较缓慢,与生态后果(如 Allee 效应等)相比,显得不大重要(Lande, 1988),因而有人认为在遗传因素发挥作用之前,生态和种群统计因素就已经使濒危物种绝灭(Elgar & Clode, 2001)。即使是涉及遗传变异保护,也是着眼于维持种群的长期存活力。基因型多样性与生态系统功能的关系表明由于目前普遍存在的遗传多样性丧失,不仅威胁着种群的进化潜力,也给相关的群落、生态系统功能以及初级生产者提供的生态系统服务带来直接的后果(Wimp *et al.*, 2004; Reusch *et al.*, 2005)。因此,需要改变当前保护生物学的一些观点。同时,基因型的生态系统效应的机制(加性的还是非加性的)也影响着对遗传变异的保护和方式。如果效应是加性的,则需要考虑哪些基因型需要保存,而无需关注基因型的数量;而如果是交互作用而非加性,那么基因型的数量和类型都需要加以保护,因此,在设计 and 实施保护措施时需要考虑维持遗传多样性的这些群落水平效应(Johnson *et al.*, 2006)。尤其是在物种贫乏的生态系统中,由于缺乏冗余种,保护遗传和基因型多样性对于增强群落的恢复力十分重要(Reusch *et al.*, 2005)。

其次,克隆多样性与生态系统稳定性的关系对于生态恢复也有指导作用。Lesica & Allendorf(1999)在其评述中有所提及,他们区分了在不同干扰强度和尺度情况下恢复材料的选用。由于克隆多样性可以增强系统的稳定性,因此,在生态恢复过程中,可采用多基因型混合,或者采用来自不同地区的种源用于生态恢复(当然在一些物种,特别是在濒危物种保护中,应该注意远交衰退)。如果是特殊的、许多基因型难以生存的环境,则可以选择特定的适应能力强的基因型。对于在恢复过程中,大量实例证明单一栽种某一植物可能导致恢复实践的失败,这表明多物种组合在生态恢复中的重要性。但是对于同一物种多克隆在恢复中的作用还认识不足,由于无性繁殖能够在短时间内获得大量的植株,因此,在实践中很多采用无性苗进行生态恢复,忽略了种内的多样性,其结果可能导致恢复的失败,因此在物种单一引起的恢复失败中,有很多是因为种内多样性的缘故造成的。

### 参 考 文 献

- Barsoum N, Muller E, Skot L (2004). Variations in levels of clonality among *Populus nigra* L. stands of different ages. *Evolutionary Ecology*, 18, 601 – 624.
- Bierzchudek P (1982). Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist*, 90, 757 – 776.
- Billingham MR, Reusch TBH, Alberto F, Serrão EA (2003). Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa, Portugal. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 77 – 83.
- Bond WJ, Midgley JJ (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 45 – 51.
- Callaway RM, Walker LR (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958 – 1965.
- Chen XY (陈小勇) (1999). Population genetics considerations for ecological restoration. *Resources and Environment in the Yangtze Basin* (长江流域资源与环境), 9, 313 – 319. (in Chinese with English abstract)
- Cook RE (1983). Clonal plant populations. *American Scientist*, 71, 244 – 253.
- Crutsinger GM, Collins MD, Fordyce JA, Gompert Z, Nice CC, Sanders NJ (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 313, 966 – 968.
- Darwin C (Translated by Shu DG (舒德干)) (2005). *The Origin of Species* (物种起源). Peking University Press, Beijing, 69. (in Chinese)
- Dong M (董鸣) (1996). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 828 – 835. (in Chinese with English abstract)
- Elgar MA, Clode D (2001). Inbreeding and extinction in island populations: a cautionary note. *Conservation Biology*, 15, 284 – 286.
- Ellstrand NC, Roose ML (1987). Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 74, 123 – 131.
- Eriksson O (1989). Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 55, 231 – 238.
- Eriksson O (1993). Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 313 – 316.
- Gallardo A, Merino J (1992). Nitrogen immobilization in leaf litter at two Mediterranean ecosystems in SW Spain. *Biogeochemistry*, 12, 213 – 228.
- Gil L, Fuentes-Utrilla P, Soto A, Cervera MT, Collada C (2004). English elm is a 2000-year-old Roman clone. *Nature*, 431, 1053.

- Hammerli A, Reusch TBH (2003). Inbreeding depression influences genet size distribution in a marine angiosperm. *Molecular Ecology*, 12, 619 – 629.
- Hay ME (1986). Associational plant defences and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist*, 128, 617 – 641.
- Huang JH (黄建辉), Bai YF (白永飞), Han XG (韩兴国) (2001). Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 9, 1 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Hughes AR, Stachowicz JJ (2004). Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 8998 – 9002.
- Johnson MTJ, Agrawal AA (2005). Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology*, 86, 874 – 885.
- Johnson MTJ, Lajeunesse MJ, Agrawal AA (2006). Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters*, 9, 24 – 34.
- Lande R (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241, 1455 – 1460.
- Lesica P, Allendorf FW (1999). Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology*, 7, 42 – 50.
- Li YY (李媛媛), Zhao L (赵磊), Chen XY (陈小勇), Shen L (沈浪) (2004). Isozymes indicate alligatorweeds in Shanghai belong to a large clone. *Journal of East China Normal University (Natural Sciences) (华东师范大学学报(自然科学版))*, (2), 107 – 109. (in Chinese)
- Loreau M, Hector A (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72 – 76.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 804 – 808.
- Lovett-Doust L (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743 – 755.
- Lynch AJJ, Barnes RW, Cambecece J, Vaillancourt RE (1998). Genetic evidence that *Lomatia tasmanica* (Proteaceae) is an ancient clone. *Australian Journal of Botany*, 46, 25 – 33.
- Madritch MD, Hunter MD (2002). Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology*, 83, 2084 – 2090.
- Meentemeyer V (1978). Macoclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59, 465 – 472.
- Mitton JB, Grant MC (1996). Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *BioScience*, 46, 25 – 31.
- Mulder CPH, Uliassi DD, Doak DF (2001). Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 6704 – 6708.
- Reusch TBH (2006). Does disturbance enhance genotypic diversity in clonal organisms? A field test in the marine angiosperm *Zostera marina*. *Molecular Ecology*, 15, 277 – 286.
- Reusch TBH, Ehlers A, Hammerli A, Worm B (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 2826 – 2831.
- Richards CL, Hamrick JL, Donovan LA, Mauricio R (2004). Unexpectedly high clonal diversity of two salt marsh perennials across a severe environmental gradient. *Ecology Letters*, 7, 1155 – 1162.
- Rodriguez-Saona C, Thaler JS (2005). Herbivore-induced responses and patch heterogeneity affect abundance of arthropods on plants. *Ecological Entomology*, 30, 156 – 163.
- Ruggiero MV, Capone S, Pirozzi P, Reusch TBH, Procaccini G (2005). Mating system and clonal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. *Evolutionary Ecology*, 19, 487 – 499.
- Smith ML, Bruhn JN, Anderson JB (1992). The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. *Nature*, 356, 428 – 431.
- Sole M, Durka W, Eber S, Brandl R (2004). Genotypic and genetic diversity of the common weed *Cirsium arvense* (Asteraceae). *International Journal of Plant Science*, 165, 437 – 444.
- Tahvanainen JO, Root RB (1972). The influence of vegetation diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10, 321 – 346.
- Travis SE, Hester MW (2005). A space-for-time substitution reveals the long-term decline in genotypic diversity of a widespread salt marsh plant, *Spartina alterniflora*, over a span of 1500 years. *Journal of Ecology*, 93, 417 – 430.
- Underwood N (2004). Variance and skew of the distribution of plant quality influence herbivore population dynamics. *Ecology*, 85, 686 – 693.
- Vellend M, Geber MA (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8, 767 – 781.
- Weltzin JF, Muth NZ, Von Holle B, Cole PG (2003). Genetic di-



- iversity and invasibility: a test using a model system with a novel experimental design. *Oikos*, 103, 505 – 518.
- Whitham TG, Young WP, Martinsen GD, Gehring CA, Schweitzer JA, Shuster SM, Wimp GM, Fischer DG, Bailey JK, Lindroth RL, Woolbright S, Kuske CR (2003). Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84, 559 – 573.
- Williams SL (2001). Reduced genetic diversity in eelgrass transplantations affects both population growth and individual fitness. *Ecological Applications*, 11, 1472 – 1488.
- Williams SL, Orth RJ (1998). Genetic diversity and structure of natural and transplanted eelgrass populations in the Chesapeake and Chincoteague Bays. *Estuaries*, 21, 118 – 128.
- Wimp GM, Martinsen GD, Floate KD, Bangert RK, Whitham TG (2005). Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution*, 59, 61 – 69.
- Wimp GM, Young WP, Woolbright SA, Martinsen GD, Keim P, Whitham TG (2004). Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecology Letters*, 7, 776 – 780.
- Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 10, 49 – 60. (in Chinese with English abstract)
- Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2003). Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 11, 351 – 363. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y, Chen H, Fan J, Wang Y, Li Y, Chen J, Fan J, Yang S, Hu L, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang Z, Mundt CC (2000). Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406, 718 – 722.

责任编辑:张丽赫

## 深切怀念林鹏先生

《植物生态学报》编委会顾问林鹏先生,因故于2007年5月12日20时45分不幸逝世,享年76岁。

林鹏教授长期以来担任《植物生态学报》的编委和顾问,关心支持《植物生态学报》的工作,为《植物生态学报》的发展做出了很大贡献。

他在担任编委期间,为《植物生态学报》评审了很多稿件,他学风严谨、公平公正。《植物生态学报》今日的成绩倾注了他的许多心血。

我们对他的逝世表示深切的哀悼!我们将永远怀念他!

《植物生态学报》编辑部