

DOI:10.12171/j.1000-1522.20230263

连香树雌雄株生长及适应性策略差异

张露月 刘艳红 韩冬青

(北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083)

摘要:【目的】探讨生殖压力影响下子遗植物连香树雌雄株资源分配和适应性策略的差异性, 以为全球气候变化背景下第三纪子遗植物中的雌雄异株树种生理生态学相关研究提供理论参考。【方法】以北京市国家植物园中起源于白垩纪的第三纪子遗植物雌雄异株植物连香树为研究对象, 对其生长盛期 7—9 月雌雄株形态、光合参数、叶绿素含量、叶绿素荧光参数、化学计量特征、防御物质含量等进行动态监测及相关性分析。【结果】(1) 在夏季高温期影响下, 连香树雌雄株光合能力均存在一定的减弱, 表现为净光合速率减弱, 并通过降低气孔导度和蒸腾速率以减少水分流失, 采用光保护策略以保护自身免受热和光抑制, 降低最大光化学量子产量和光化学猝灭系数, 增加非光化学量子产量, 同时增加抗氧化酶活性以增强组织抗氧化活性, 增加黄酮类次生代谢物以增强抗逆能力。(2) 雌株的单叶面积、比叶重、一年生小枝长、展叶效率均显著高于雄株, 在 7—8 月雌株的光合速率、水分利用效率、叶绿素 a、总叶绿素含量、最大光化学产量、花青素含量等参数均显著大于雄株。【结论】雌株以更高的光合能力用于生殖补偿, 同时以化学防御为代价增加对生长和繁殖的资源投入, 采取“激进型”适应性策略; 而雄株则投入更多的资源用于防御, 采取“保守型”适应性策略。

关键词: 连香树; 雌雄异株; 生长-防御权衡; 次生代谢产物; 叶绿素荧光参数; 适应性策略

中图分类号: S792.99 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2024)12-0071-11

引文格式: 张露月, 刘艳红, 韩冬青. 连香树雌雄株生长及适应性策略差异 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(12): 71-81.
Zhang Luyue, Liu Yanhong, Han Dongqing. Differences in growth and adaptive strategies between male and female plants of *Cercidiphyllum japonicum* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(12): 71-81.

Differences in growth and adaptive strategies between male and female plants of *Cercidiphyllum japonicum*

Zhang Luyue Liu Yanhong Han Dongqing

(Beijing Key Laboratory of Forest Resources and Ecosystem Process, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] The differences of reproductive compensation mechanism, resource allocation and adaptive strategy between male and female plants of relict plant *Cercidiphyllum japonicum* under the influence of reproductive pressure were discussed in order to provide some references for the study of physiological ecology of dioecious tree species in Tertiary relict plants under the background of global climate change. [Method] In this study, *C. japonicum*, a tertiary relict dioecious plant originated from the Cretaceous in Beijing National Botanical Garden, was used as the research object. The morphology, photosynthetic parameters, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, stoichiometric characteristics and defensive substance content of male and female plants at different developmental stages in the growing season were dynamically monitored and correlation analysis was performed. [Result] (1) Under the influence of high temperature period in summer, the photosynthetic capacity of male and female plants of *C. japonicum* decreased to a certain extent, which was manifested by the decrease of net

收稿日期: 2024-03-14 修回日期: 2024-11-11

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0503106)。

第一作者: 张露月。主要研究方向: 恢复生态。Email: 15263221230@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。

责任作者: 刘艳红, 博士, 教授。主要研究方向: 森林生态学、恢复生态与生物多样性保护和城市生态。Email: liuyh@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

photosynthetic rate and the decrease of stomatal conductance and transpiration rate to reduce water loss. The photoprotection strategy was used to protect itself from heat and photoinhibition, reduce the maximum photochemical quantum yield and photochemical quenching coefficient, increase non-photochemical quantum yield, increase antioxidant enzyme activity to enhance tissue antioxidant activity, and increase flavonoid secondary metabolites to enhance stress resistance. (2) The single leaf area, specific leaf mass, annual twig length and leaf expansion efficiency of female plants were significantly higher than those of male plants. The photosynthetic rate, water use efficiency, chlorophyll a, total chlorophyll content, maximum photochemical yield and anthocyanin content of female plants were significantly higher than those of male plants from July to August. [Conclusion] Female plants have a reproductive cost compensation mechanism, which uses higher photosynthetic capacity for reproductive compensation, and increases resource input for growth and reproduction at the expense of chemical defense, and adopts a 'radical' adaptive strategy, while male plants invest more resources for defense and adopt a 'conservative' adaptive strategy.

Key words: *Cercidiphyllum japonicum*; dioecious plants; growth-defense trade-offs; secondary metabolites; chlorophyll fluorescence parameters; adaptive strategy

雌雄异株植物分布于 175 科 987 属 15 600 种中, 仅占高等植物的 5%~6%^[1], 但其在维持生态系统结构和功能稳定性方面发挥着重要作用^[2]。目前, 与雌雄异株植物相关的研究主要集中在性别决定机制^[3]、形态差异^[4]和对环境胁迫的响应^[5]等方面。研究发现, 海漆 (*Excoecaria agallocha*)^[6]、美洲山杨 (*Populus tremuloides*)^[7]等雌雄异株植物在光合生理、形态、生活史、化学计量特征等方面均具有显著差异, 这可能与其对资源的需求和分配策略不同有关。

生活史理论指出: 植物所处环境资源有限, 当植物将较多资源分配给生殖生长时, 用于营养生长的资源分配就会相对减少。不同的资源分配方式将产生不同的权衡关系, 这种权衡关系是生活史理论的最基本假设, 亦是防御理论的基础^[8]。雌雄异株植物可以作为研究生活史过程中资源分配的最理想物种, 其中大多数种的雌株增加了对繁殖的资源分配, 生长较为缓慢^[9]。但也有学者^[10]指出, 植物资源的权衡并不只是简单的“此消彼长”, 部分植物的雌株因高繁殖压力进化形成了不同的补偿机制, 以更好地获取环境中的可利用资源。例如: 康定柳 (*Salix paraplesia*)^[11]、银杏 (*Ginkgo biloba*)^[12]、蒿柳 (*Salix schwerinii*)^[13]、黄连木属 (*Pistacia*)^[14]、青杨 (*Populus cathayana*)^[15]等植物的雌株以化学防御为代价增加了对生长和繁殖的资源分配, 表现为生长快速、光合速率高, 但防御能力低、虫食率较高。现有资源分配原则的研究多集中在某个时间点, 即相对的“静态变量”, 但植物生活史性状和权衡关系可能会随时间发生变化, 雌雄异株植物生活史性状在生长盛期不同阶段的差异也很具有研究价值。

目前气候变化问题严峻, 特别是气温的升高、干

旱的加剧、降水格局的改变等对陆地生态系统稳定性造成了严重威胁。有关雌雄异株植物的研究表明, 在环境中光照^[16]、水分^[17]、温度^[18]等因子的变化或胁迫下, 雌雄异株植物的响应存在显著差异^[19]。例如, 银杏的雌株在干旱胁迫下显示出比雄株更好的适应性。这些胁迫是造成性别偏倚的重要因素, 也使得这些雌雄异株种群更脆弱^[20]。同时, 气温的升高使植物光合作用增强, 改变其对于初生及次生代谢产物的资源分配, 进而影响叶片营养物质含量, 使得植物与植食性昆虫的关系更密切^[21]。但这些研究并未指出植物与植食性昆虫的关系是否与植物降低防御资源投入有关, 关于雌雄异株植物不同性别间防御响应机制的差异仍不清晰。

孑遗植物是经历过数次气候震荡和地质事件而幸存下来的分类群, 探索其如何响应与适应环境变化一直是进化生物学与生态学领域关注的重要科学问题。连香树 (*Cercidiphyllum japonicum*) 隶属连香树科 (*Cercidiphyllaceae*) 连香树属 (*Cercidiphyllum*) 落叶乔木, 是起源于白垩纪的第三纪孑遗植物。连香树具有科研、经济、观赏和工业价值, 近几年我国在园林绿化中也将其作为乡土树种、彩叶树种和主景树种进行了推广。但连香树天然种群更新能力较差, 整个种群为衰退型, 且已出现性别二态性; 曾经广布于北半球^[22], 现仅分布在日本和中国部分地区。连香树不能够快速更新的原因有很多, 其中萌发率低和幼苗更新能力差是核心原因之一, 这些原因与连香树生长季的资源分配过程关系密切, 故连香树可以作为研究资源分配的理想材料。为了保护连香树种群, 目前亟需开展其对于环境变化适应机制的研究。前人对连香树的研究主要集中在种子繁育技

术^[23]、基因组测序与特征分析^[24]、叶功能性状^[25-26],但有关连香树雌、雄株对繁殖、生长和防御的权衡以及对主要气候因子(温度)变化的适应性策略差异的研究鲜有报道。鉴于此,本研究以成年连香树雌雄株为研究对象,选择生长盛季夏季高温期,对其形态、光合特性、叶绿素荧光参数、化学计量特征、防御物质含量等生理生化指标进行动态监测,旨在解决以下关键问题:(1)连香树雌雄株对于繁殖、生长和防御的资源投入权衡(即生活史策略)有何差异;(2)连香树各生理生化指标在生长盛季高温下不同阶段产生了怎样的适应性策略。研究结果以期为全球气候变化背景下第三纪孑遗植物中的雌雄异株树种的保护和管理提供重要理论参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

采样点位于北京市国家植物园(116°28'E, 40°39'N),该地为暖温带半湿润大陆性季风气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥,春、秋短促。采样时间为2022年7—9月每月中旬,选择园内立地生长条件相同(地形、土壤理化性质等均无显著差异)、生长良好、具有代表性的成年同龄连香树纯林(株行距约为1.5 m × 2.0 m)中8株雌株、7株雄株作为样树,且样地内连香树分布均匀,不存在竞争和边缘效应。测量期间采样地环境日最高温度变化见图1,其中8月出现温度最高值38.4℃,测量期间日最高温均值为35.7℃。

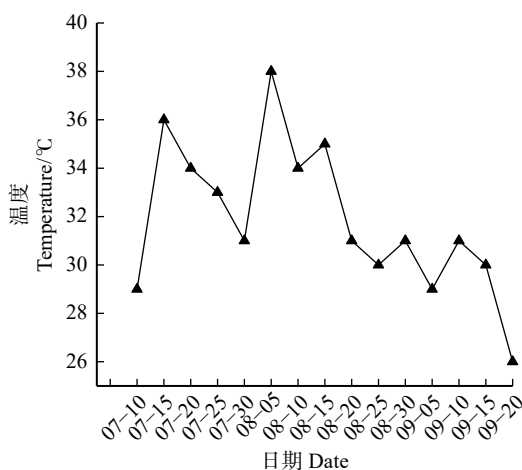


图1 测量期间采样点日最高温度变化

Fig. 1 Change of the maximum daily temperature at sampling site during measurement period

1.2 研究方法

1.2.1 生长指标的测定

用胸径尺在距地面1.3 m处测量胸径,用测高器测量树高,用皮尺测量东西冠幅和南北冠幅。每

株采集完全或者大部分暴露在阳光下的枝条各4枝,均取繁殖枝,并在每个枝条上选择当年生小枝,用皮尺测定小枝长度。每个小枝选取不包含叶柄的20片完整且完全展开的叶片,用扫描仪获取叶片数字图像和虫食面积。通过电子天平称量得到鲜质量,80℃下烘干至质量恒定,获取叶片干质量。其中,展叶效率为叶片总面积(单叶面积总和)与小枝长度的比值,叶干物质含量为叶片干质量与叶片鲜质量的比值,虫食率为咀嚼叶昆虫取食的叶片面积与叶面积的比值。

1.2.2 光合参数、叶绿素荧光参数和生理指标的测定

在2022年7—9月每月中旬天气晴朗的早上10:30—13:30,选择生长情况相近的连香树雌雄株位于中上部不同小枝上的叶片各3片,使用LI-Cor 6400便携式光合作用仪对连香树雌雄株的光合参数和叶绿素荧光参数进行离体测定,所有指标均重复测定3次,并计算平均值。

测定的光合参数包括净光合速率、蒸腾速率、胞间CO₂浓度、气孔导度。同时测定叶绿素荧光参数,叶片暗适应30 min后,进行最大光化学产量的测定,充分光适应后,进行光化学猝灭系数和非光化学猝灭系数的测定。其中,水分利用效率为净光合速率与蒸腾速率的比值。

完成测定后,取测定所选叶片及其附近叶片30余片,样品统一编号,冰盒分装后带回,测定其余生理指标。叶绿素通过95%乙醇浸提法测定,每个样品称取0.1 g,加入10 mL混合液并浸提24 h,后在波长470、645、663 nm下比色,计算出叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、总叶绿素含量。

在烘箱中105℃杀青30 min,后80℃烘干48 h至质量恒定,研磨过筛后按照重铬酸钾容量法-热稀释法测定叶片有机碳含量(C),经浓硫酸消煮后,使用连续流动分析仪测定全氮(N)、全磷(P)含量。

1.2.3 防御指标的测定

本研究探讨的防御指标包括抗氧化酶(超氧化物歧化酶SOD、过氧化物酶POD)和次生代谢物(类黄酮指数FLAV、花青素指数ANTH)两部分。SOD活性按照氮蓝四唑光化还原法测定,POD活性按照愈创木酚显色法方法进行测定。黄酮类化合物含量使用多酚测量仪测定。多酚测量仪基于所测植物的荧光屏蔽特性,其中FLAV为植物表皮紫外线荧光吸收率,可代表黄酮醇含量^[27];ANTH为绿色荧光吸收率,可代表花青素含量^[28]。

1.3 数据统计

通过单因素方差分析对数据进行统计分析,比

较连香树雌雄株光合指标、化学计量特征、防御指标等的差异显著性。采用 Pearson 相关性分析计算连香树各项指标间的相关性。以上数据分析在 SPSS 26.0 和 Excel 2017 上进行, 绘图在 Origin 2023 上完成。

2 结果与分析

2.1 雌雄连香树生长状况差异

雌株的胸径、冠幅、单叶面积、一年生小枝长、展叶效率、虫食率均显著高于雄株, 而雄株的比叶重、叶干物质含量均显著大于雌株(表 1)。

2.2 雌雄连香树叶片光合参数和叶绿素含量的差异

从时间动态来看, 连香树雌雄株叶片光合参数

除了胞间 CO_2 浓度随时间先增加后减少外, 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率均随时间先减少后增加(图 2)。从雌雄株差异来看, 整个生长季净光合速率、水分利用效率均表现为雌株高于雄株, 其中在 7、8 月雌雄株之间均达到显著差异水平; 蒸腾速率在 7、8 月表现为雄株显著高于雌株, 在 9 月表现相反, 但差异不显著; 气孔导度和胞间 CO_2 浓度则在整个生长季都表现为雄株高于雌株, 其中气孔导度在 7、8 月雌雄株差异达到了显著水平, 胞间 CO_2 浓度在 7、8 月雌雄株差异达到极显著水平(图 2)。

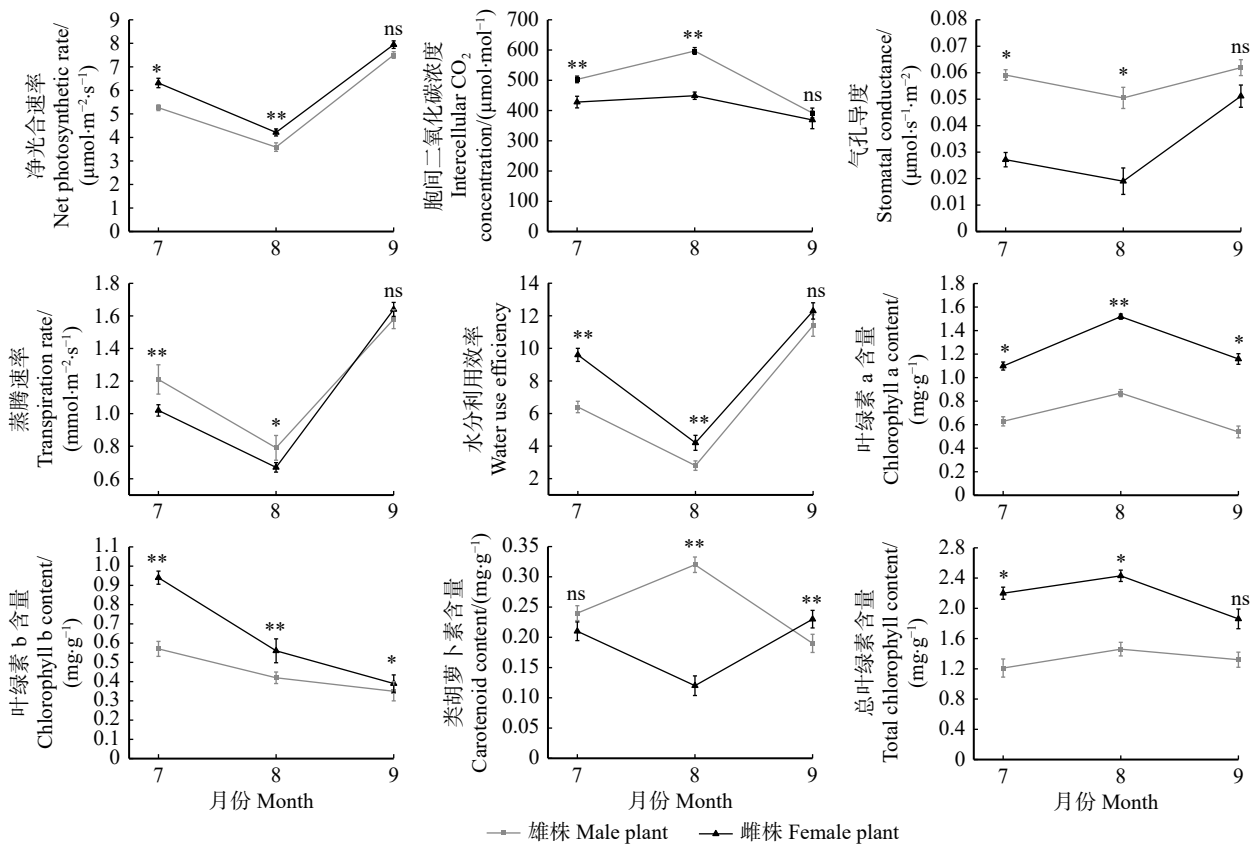
连香树雌雄株的叶绿素 a 含量和总叶绿素含

表 1 北京市国家植物园雌雄连香树生长状况

Tab. 1 Growth of female and male *Cercidiphyllum japonicum* in the Beijing National Botanical Garden

性别 Gender	DBH/cm	树高 Tree height/m	冠幅 Crown breadth/m	单叶面积 Single leaf area/cm ²	比叶重 Specific leaf mass/(g·cm ⁻²)	一年生小枝长 1-year-old branchlet length/cm	展叶效率 Leaf display efficiency/(cm ² ·cm ⁻¹)	叶片干物质含量 Leaf dry matter content/%	虫食率 Herbivory rate/%
雌株 Female plant	22.38 ± 2.17 a	7.28 ± 0.24 a	6.43 ± 4.11 a	42.12 ± 3.25 a	0.78 ± 0.12 a	17.81 ± 1.89 a	23.27 ± 2.98 a	43.16 ± 9.33 a	6.33 ± 1.02 a
雄株 Male plant	16.84 ± 5.79 b	7.11 ± 0.26 a	4.43 ± 0.28 b	36.23 ± 2.08 b	0.89 ± 0.06 b	14.37 ± 2.21 b	18.54 ± 3.01 b	51.74 ± 11.28 b	4.11 ± 0.89 b

注: 不同小写字母表示同一指标雌雄株间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。Notes: different lowercase letters indicate significant differences between male and female plants ($P < 0.05$). The same below.



*表示雌雄株差异显著 ($P < 0.05$), **表示雌雄株差异极显著 ($P < 0.01$), ns 表示雌雄株差异不显著。下同。* means significant difference between male and female plants ($P < 0.05$), ** means extremely significant difference between male and female plants ($P < 0.01$), ns means non-significant difference between male and female plants. The same below.

图 2 连香树叶片光合参数和叶绿素含量差异

Fig. 2 Differences in photosynthetic parameters and chlorophyll contents of *C. japonicum* leaves

量均先增加后减少,叶绿素 b 含量均一直减少, (图 2)。从雌雄株差异来看,整个生长季叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量均表现为雌株高于雄株,其中总叶绿素含量在 7、8 月均达到显著水平,叶绿素 a 和叶绿素 b 含量在 7、8、9 月均达到显著水平;类胡萝卜素含量在 7、8 月表现为雄株高于雌株,而在 9 月表现相反,其中在 8、9 月雌雄株差异达到显著水平(图 2)。

2.3 雌雄连香树叶片叶绿素荧光参数的差异

从时间动态来看,连香树雌雄株最大光化学产量和光化学猝灭系数均随时间先减少后增加,非光化学猝灭系数则先升高后降低(图 3)。从雌雄株差异来看,最大光化学产量、非光化学猝灭系数、光化学猝灭系数均表现为雌株高于雄株,其中最大光化学产量在 7、8、9 月均达到显著差异水平,光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数则在 8、9 月达到了显著

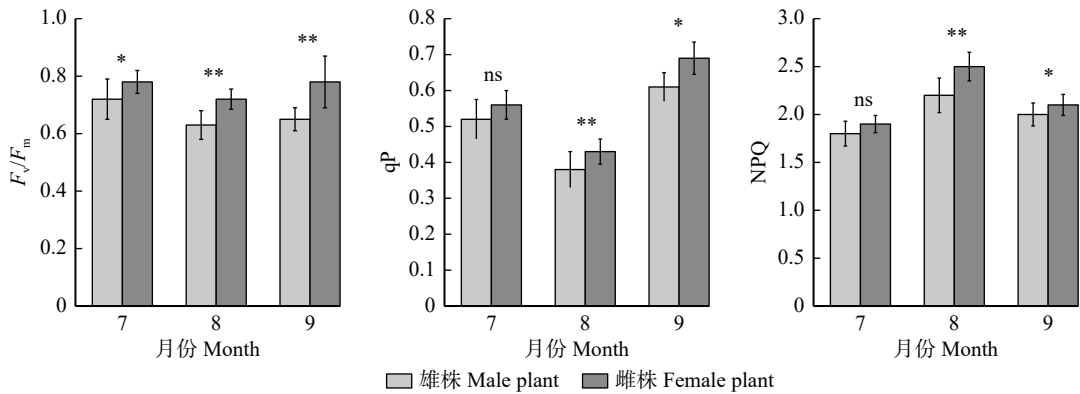
差异水平(图 3)。

2.4 雌雄连香树叶片化学计量特征的差异

从时间动态来看,连香树雌雄株的 C 含量、C:N、C:P 值均随时间先增加后减少,雌株的 N、P 含量随时间一直减少,雄株的 N、P 含量则随时间先减少后增加,雌雄株的 N:P 值随时间一直减少(图 4)。从雌雄株差异来看,整个生长季 C 含量、C:N、C:P 值均表现为雄株高于雌株,其中 C 含量在 8 月均达到显著差异水平,C:N、C:P 在 8、9 月雌雄株均达到显著差异水平;N 含量、P 含量、N:P 值则表现为雌株高于雄株,其中 N 含量在 8、9 月雌雄株达到显著差异水平,P 含量在 7、8 月雌雄株达到显著差异水平,N:P 则在 7、8、9 月份雌雄株均达到显著差异水平(图 4)。

2.5 雌雄连香树叶片防御物质含量差异

从时间动态来看,连香树雌雄株超氧化物歧化酶、



F_v/F_m . 最大光化学产量 Maximal photochemical quantum yield; qp. 光化学猝灭系数 Photochemical quenching; NPQ. 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching

图 3 连香树叶叶绿素荧光参数差异

Fig. 3 Differences in chlorophyll fluorescence parameters of *C. japonicum* leaves

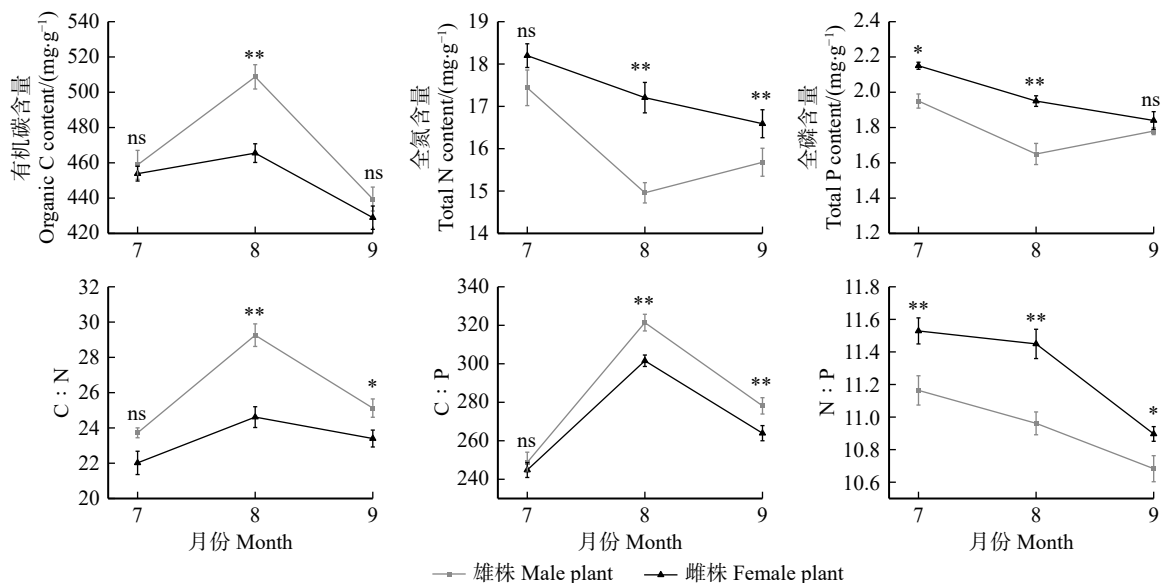


图 4 连香树叶片化学计量特征差异

Fig. 4 Differences in stoichiometric characteristics in leaves of *C. japonicum*

过氧化物酶活性均随时间先增加后减少,雌株的过氧化物酶活性先增加后减少,而超氧化物歧化酶活性一直减少;雌株的类黄酮指数逐渐减少,雄株则逐渐增加;而雄株的花青素指数随着时间逐渐减少,雌株则逐渐增加(图5)。从雌雄差异来看,雄株的过氧化物酶活性、超氧化物歧化酶活性、类黄酮指数在7、8、9月均大于雌株;其中超氧化物歧化酶活性在8月雌雄株达到显著差异水平;过氧化物酶活性、类黄酮指数在7、8、9月雌雄株间均达到显著差异水平;雌株的花青素指数在7、8、9月均大于雄株,其中在8、9月雌雄株达到了显著差异水平(图5)。

2.6 连香树叶片各特征间的相关性分析

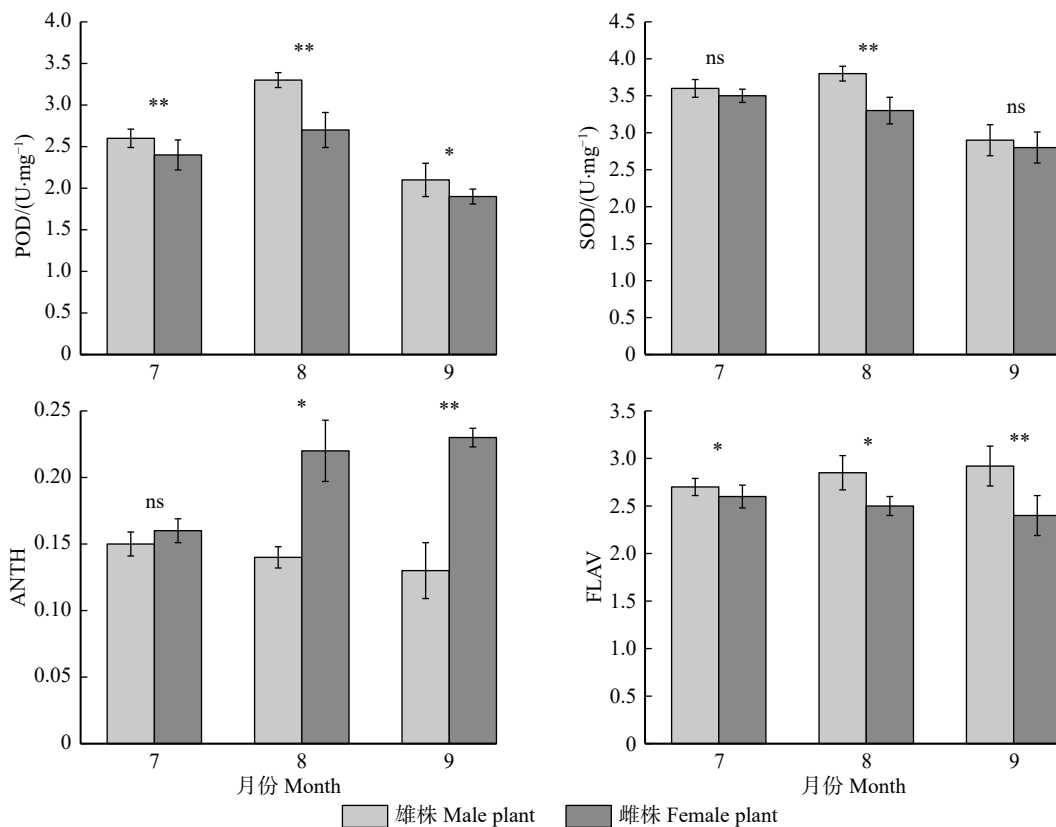
在7—9月的动态变化中,连香树的叶绿素a和叶绿素b与类胡萝卜素呈现出极显著正相关;净光合速率和叶绿素a极显著正相关,与叶绿素荧光指标包括最大光化学产量、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数均极显著正相关,与化学计量指标N、P含量显著正相关,与次生代谢产物类黄酮指数显著负相关。光合色素包括叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素与叶绿素荧光参数中的非光化学猝灭系数极显著负相关,与N、P含量均显著正相关,与次生代谢产物类黄酮指数均极显著正相关,叶绿素b、类胡萝卜

素与花青素指数显著正相关。叶绿素荧光参数中,非光化学猝灭系数与N、P含量极显著正相关,最大光化学产量与类黄酮指数显著负相关。化学计量指标中,N、P含量间极显著正相关,N、P含量与类黄酮指数显著负相关,过氧化物酶、超氧化物歧化酶与其他指标间并不存在显著关系(表2)。

3 讨论

3.1 连香树雌雄株生长状况差异

植物生长和防御性能通常与环境可利用水的变化有关,在夏季高温期影响下,植物会调整其形态、生理和生长来应对有限的水供应,例如减少比叶面积^[29]。本研究中连香树雌雄株的气孔导度和蒸腾速率在8月均降低。Kazemi等^[30]的研究指出,轻度干旱会使植株的叶绿素含量增加,重度干旱则会使植株的叶绿素含量减少。连香树雌雄株总叶绿素含量在8月均上升,推测连香树受到了轻度的干旱胁迫,这可能由于8月上旬出现极端高温(图1),该调整有利于减少水分流失。与总叶绿素变化趋势不同的是,叶绿素b含量在8月有一个明显的下降趋势,这与张娅等^[31]研究结果相似,在高温期叶绿素b较叶绿素a更容易降解。



POD.过氧化物酶 Peroxidase; SOD.超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase; ANTH.花青素指数 Anthocyanin index; FLAV.类黄酮指数 Flavonoid index

图5 连香树叶片防御物质相关指标差异

Fig. 5 Differences in leaf defense substance contents of *C. japonicum* leaves

表 2 连香树叶片各特征间的相关性分析

Tab. 2 Correlation analysis between features of *C. japonicum* leaves

指标 Index	P_n	Chl a	Chl b	Car	F_v/F_m	qP	NPQ	N	P	FLAV	ANTH	SOD	POD
P_n	1												
Chl a	0.314**	1											
Chl b	0.474	0.996**	1										
Car	0.465	0.986**	0.984**	1									
F_v/F_m	0.755**	0.482	0.493	0.461	1								
qP	0.967**	-0.333	-0.378	-0.398	0.401	1							
NPQ	0.896**	-0.951**	-0.959**	-0.915**	-0.118	-0.027	1						
N	0.571*	0.986**	0.327*	0.804**	-0.620	0.040	0.889**	1					
P	0.755*	0.422**	0.755**	0.720**	-0.516	0.060	0.891**	0.955**	1				
FLAV	-0.759*	0.909**	0.920**	0.870**	-0.250*	-0.267	-0.572	-0.759*	-0.243*	1			
ANTH	0.180	0.697	0.722*	0.766*	0.349	0.295	0.255	0.006	0.112	0.118	1		
SOD	0.428	0.355	0.278	0.212	0.040	0.202	0.311	0.123	0.041	0.032	0.364	1	
POD	0.121	0.175	0.329	0.47	0.028	0.006	0.324	0.265	0.355	0.087	0.098	0.273	1

注: P_n , 净光合速率; Chl a, 叶绿素a含量; Chl b, 叶绿素b含量; Car, 类胡萝卜素含量; P, 全磷含量; N, 全氮含量。*表示显著相关($P < 0.05$); **表示极显著相关($P < 0.01$)。Notes: P_n , net photosynthetic rate; Chl a, chlorophyll a content; Chl b, chlorophyll b content; Car, carotenoid content; P, total phosphorus content; N, total nitrogen content. * means significant correlation ($P < 0.05$); ** means extremely significant correlation ($P < 0.01$).

本研究中, 高温期连香树雌株的净光合速率、水分利用效率、总叶绿素含量、单叶面积、展叶效率及一年生小枝长度均显著高于雄株, 而雄株的胞间 CO_2 浓度、气孔导度、比叶重、叶干物质含量则显著高于雌株。叶片大小的形成机制往往与其能量的平衡与变化相关, 亦可以反映植物在光合与消耗间的权衡。雌株将叶片绝大部分干物质用于扩大叶面积以增大光捕获量, 因而光合能力相对较强, 小枝运输水分和光合产物的能力更强; 同时, 其净光合速率没有受到低气孔导度的限制, 这可能与较高的水分利用效率及 N、P 含量有关。相关分析也表明, 叶片中 N、P 含量和叶片的净光合速率呈显著正相关, 与前人研究结果^[32]一致, 相较于雄株, 雌株往往更容易受到水分的胁迫, 较高的水分利用效率可以补偿其相对较低的蒸腾速率。雌株的总叶绿素含量高于雄株, 光合活性增强以耐受更多的胁迫, 能够更有效地利用光能^[33]。以上这些指标的变化是雌株对于高温期的响应, 光合能力弥补了雌株本身较高的繁殖耗费用, 表现出其对生长的更大投资。

雌株光合能力相对较弱, 较小的叶面积和展叶效率有利于其维持水力供应, 较高的气孔导度增加了 CO_2 的进入以实现植物碳同化, 使光合碳获取的成本与收益平衡, 另外降低了叶片温度来实现耐热^[34]。同时, 雄株在 7—8 月类胡萝卜素较高, 其通过增加类胡萝卜素合成以吸收并耗散过剩光能, 从而避免对光合器官的破坏, 起到光保护作用, 这是一种高温下抵御叶绿素 b 降解的应对措施, 是一种最

为“经济型”的适应性策略^[35]。较高的叶干物质含量主要用于构建保卫细胞或增加叶肉细胞密度, 以防失水和虫食, 有利于自身的生存^[36]。

最大光化学产量能够反映植物潜在的光吸收能力和植物所受光抑制程度; 非光化学猝灭系数反映了植物通过热耗散等非光化学途径消耗吸收的光能, 以保护光合机构免受光和热破坏; 光化学猝灭系数可以反映 PS II 反应中心电子传递活性^[37]。在本研究中, 雌雄株的最大光化学产量、光化学猝灭系数与净光合速率变化一致, 均在 7—8 月有下降的趋势, 这是对极端高温的响应。同时, 非光化学猝灭系数在 7—8 月有上升的趋势, 这说明雌雄株均采用了光保护策略。相关性分析表明, 非光化学猝灭系数与净光合速率显著正相关, 这可能是因为夏季炎热的环境迫使植株的非光化学猝灭系数增加, 加速叶片散热, 同时增加蒸腾速率和气孔导度来维持光合机构的正常运行。

通常, 植物的最大光化学产量在 0.75 ~ 0.85 范围内波动, 本研究中雌株最大光化学产量范围为 0.73 ~ 0.81, 没有出现光抑制现象; 而雄株 7、8 月的最大光化学产量范围在 0.52 ~ 0.74, 出现了光抑制现象, 其 PS II 反应中心可能受损^[37]。此外, 雌株的光化学猝灭系数在 7—9 月均高于雄株, 表明雌株在 PS II 反应中心电子传递活性相对较强。雌株 7—9 月的非光化学猝灭系数均大于雄株, 这与魏晓冬等^[38]关于银杏和白文玉等^[37]关于桤木 (*Alnus cremastogyne*) 的研究结果相似, 表明在高温期, 雌株

将过多的光能以热能耗散的形式释放,转化能力较雄株更高。而雄株不能很好地将光能转化热能,出现了光抑制现象,进而使净光合速率降低。以上结果从另一角度表明,连香树雌株较雄株光合能力更强,高光合能力弥补了雌树自身可能相对较高的生殖耗费用。

3.2 连香树雌雄株化学计量特征差异

光合作用同化的C用来参与植物的各项生理生化反应,在生长盛季,植物的光合能力较强,叶片作为植物进行光合作用的主要场所,积累了糖类大量的有机物。连香树的雌、雄株C含量在7—8月均增加,而到了8—9月份,叶片的光合作用开始相对减弱,叶片积累的有机物有所消耗,因此叶片的C含量开始减少。连香树雄株叶片中较高的C含量可能反映了糖和淀粉的积累,这两者都可以通过反馈抑制碳水化合物的合成来阻碍光合作用,这亦可能是雄株净光合速率较低的原因之一^[39]。

N是合成蛋白质、核酸等有机化合物的重要组成部分,植物叶绿体中含有75%的N,并用于参与光合作用,N的吸收和利用与植物的抗逆性密切相关;P含量和循环速率将会直接影响植物光合产物的合成^[40]。N、P的含量会随植物生长发生适应性变化,在生长季初期,植物的叶片细胞快速分裂,通过吸收大量的N、P以实现细胞的快速增殖,故生长季初期N、P含量最高;后随着植物的生长,叶片中有机物快速积累,N、P含量则会逐渐降低。在7—9月,连香雌株的N、P含量均呈现下降的趋势,而雄株在9月时N、P含量略有回升。这可能是由于雌雄株根系吸收的功能差异,雄株在8、9月份对N、P大量吸收,而雌株在生长期将养分转移到其他活性组织中,从而有效保存养分^[41]。本研究中,雌株较雄株N含量更高,说明其可能采取了增加N储存的策略来补偿繁殖消耗。

元素化学计量比可以体现植物的不同生存策略。C:N和C:P可以反映植物对于N、P的利用效率和其生长速率,比值越低,N、P利用效率和植物生长速率越高。连香树的C:N和C:P与全球平均值^[41]差异不显著,表明该地连香树成熟叶片的N、P含量较为丰富,对N、P的利用效率与全球平均水平持平。雌株的C:N和C:P较雄株更低,表明其养分吸收能力强,拥有更高的光合和生长速率,可以更好地竞争外界环境中的养分。N:P能够反映限制植物生长或分布的营养元素,一般来说,成熟叶片的N:P值>16时,植物受P限制,<14是则受到N限制,在14~16之间则受到其中一种元素或两种元素的共同限制^[42]。连香树成熟叶片的N:P平均值

(11.1)<14,这说明试验地中的连香树受N限制,这亦可能是影响连香树生长或自然分布的限制元素。这与连香树人工群落和野生群落研究结果^[25]一致,即在连香树的林地管理中可适量施加氮肥。

碳/氮营养平衡假说指出,植物产生的以碳为骨架的次生代谢物如酚类、萜类等含量与C:N呈正相关,与生物碱含量呈负相关^[43]。雄株在受到环境中的养分胁迫时,主动积累了更多的C化学防御物质,提高了C:N值,当昆虫取食该植株时,高C和低N含量的叶片将延迟昆虫发育,进而增加昆虫死亡率。本研究中雄株的C:N值显著高于雌株,亦可以观察到雌株较雄株的虫食率更高,表明雄株以降低营养生长为代价,增加对化学防御资源的投入以维持生存。

3.3 连香树雌雄株防御物质含量差异

超氧化物歧化酶和过氧化物酶是清除自由基的主要物质,可抵抗环境胁迫下的毒性作用^[44]。雄株始终比雌株保持更高的超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性,表明雄株具有更好的清除过量H₂O₂的能力,确保植物免受氧化胁迫。

植物对非生物和生物胁迫的响应依赖于次生代谢产物的调控,黄酮类次生代谢物与植物的抗逆性密切相关。连香树雌株的光合能力较雄株更强,吸收的光能用来维持生长和抵抗高光强、高温缺水等;而雄株光合能力相对较差,吸收的光能主要用于合成逆境胁迫物质来抵御高光强和水分胁迫,本研究中雄株的类黄酮指数在7—9月均显著高于雌株。连香树雄株的花青素指数在7—9月均低于雌株,可能是由于花青素和类黄酮之间存在竞争性的动态平衡,当类黄酮含量较高时,花青素稳定性和含量降低。类黄酮可以双重调控气孔运动,降低胁迫条件下的失水率,提高抗旱性;而花青素作用相反,可提高胁迫条件下的失水率,降低抗旱性^[45]。这进一步验证了与投入更多资源给生长的雌株相比,雄株将更多的资源分配给了与防御相关的次生代谢物。

3.4 连香树雌雄株生长与防御的关系

本研究发现,试验地内的连香树雌株生长状况更良好,这与马文宝等^[26]研究结果一致,与黄雪梅等^[25]和陶应时等^[46]研究结果相反。这可能是因为试验地土壤肥沃,水热同步,环境相对较好,如果将雌雄异株植物置于高质量的环境下,该种的性别比将会偏雌。也可能是因为连香树是一种古老的被子植物,种子小而轻,繁殖成本相对较低。

在一些雌雄异株植物中,虽然雌株用于繁殖的资源远远高于雄株,但其营养生长与雄株并无显著差异,雌株为弥补生殖投资进化出补偿机制。黄云

浩等^[47]对雌雄异株植物鼠李(*Rhamnus davurica*)生殖分配的研究中发现, 鼠李雌株的营养生长与雄株并无显著差异, 不会因高的繁殖资源消耗而减少对营养生长的投入, 这可能是因为雌株光合能力较雄株更强, 可以获取更多的可利用资源以满足自身需求。朱燕艳等^[48]针对雄全异株白牛槭(*Acer mandshuricum*)功能性状及繁殖补偿机制的研究中指出, 白牛槭两性植株用于繁殖的生物量远超过雄株, 但两性植株并没有降低营养生长, 其营养生物量与雄株无显著差异, 证明两性植株存在繁殖补偿机制来弥补生殖消耗的资源。雌性植物因需要分配相对更高的资源进行繁殖, 其在化学防御和营养生长之间存在着权衡, 表现为以化学防御为代价增加对生长的资源分配。

在本研究中, 连香树雄株以较小的叶面积和展叶效率维持水力供应, 保持正常生长, 同时投入更多的防御资源, 具体反映在合成更多的抗氧化酶和类黄酮, 提高 C:N 值以减少虫食率, 这可以被定义为一种“保守型”的适应性策略。而雌株较雄株获取了更多的环境中的可利用资源, 使自身具有更多的分枝和叶子, 更高的叶片 N、P 含量, 更高的光合速率, 并增加对光合器官的分配, 保持着更具竞争力的碳平衡优势。雌株较高的繁殖成本并没有以牺牲营养生长为代价, 而是以化学防御为代价, 这被定义为一种“激进型”的适应性策略。这种权衡关系不仅存在于当年生长季, 也会影响到植物未来的繁殖、生长与防御, 即当年的繁殖活动与未来的寿命也存在一定的权衡, 例如果树结实的大小年现象。许多植物的繁殖器官也拥有光合能力, 如结果的白麦瓶草(*Silene latifolia*)雌株的光合速率较没有结果的植株更高^[49]。然而, 各水平权衡策略与种群的建立、竞争是否存在联系、交配对策是否会影响到生殖对策, 这些部分的研究还相对空白。这启示我们在未来的研究中可以连年观测、量化繁殖投资, 增加构件水平(枝条、树枝、植株水平)和繁殖器官(花、果)等权衡策略的研究。

4 结 论

通过对植物园的连香树种群生理生化特征的动态监测及相关性分析, 我们可以得到如下结论:

(1) 雌雄异株个体获取资源的能力存在性别差异, 其中雌株以化学防御为代价增加了对繁殖和生长的资源投入, 表现为生长快速、防御能力低、虫食率高, 而雄株则选择投入更多的防御资源, 表现为生长缓慢、防御能力高、虫食率低。

(2) 在生长季高温期, 连香树雌雄株光合能力均

存在一定的减弱, 通过降低气孔导度和蒸腾速率以减少水分流失, 采用光保护策略, 降低最大光化学量子产量和光化学猝灭系数, 增加非光化学量子产量, 保护自身免受热和光抑制, 同时增加过氧化物歧化酶和超氧化物歧化酶活性以增强组织抗氧化活性, 从而确保植物免受氧化胁迫。

参 考 文 献

- [1] Renner S S. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database[J]. American Journal of Botany, 2014, 101(10): 1588–1596.
- [2] Hultine K R, Grady K C, Wood T E, et al. Climate change perils for dioecious plant species[J]. Nature Plants. 2016, 2(8): 16109.
- [3] 彭丹, 武志强. 植物雌雄异株性别决定研究进展 [J]. 生物多样性, 2022, 30(3): 132–143.
Peng D, Wu Z Q. Progress on sex determination of dioecious plants[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(3): 132–143.
- [4] 朱栗琼, 邓冬丽, 招礼军, 等. 罗汉松雌雄株叶形态结构的比较研究 [J]. 西北植物学报, 2019, 39(12): 2179–2186.
Zhu L Q, Deng D L, Zhao L J, et al. Comparison on leaf morphological structure of the dioecious *Podocarpus macrophyllus* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(12): 2179–2186.
- [5] 韩丽冬, 沃晓棠, 张苏, 等. 环境胁迫下雌雄异株植物的生理差异响应特征 [J]. 中国林副特产, 2021(5): 75–77.
Han L D, Wo X T, Zhang S, et al. Physiological differential response characteristics of dioecious plants under environmental stress[J]. Forest by-Product and Speciality in China, 2021(5): 75–77.
- [6] Kader A, Sinha S N. Sex-related differences of *Excoecaria agallocha* L. with a view to defence and growth[J]. Tropical Life Sciences Research, 2022, 33(2): 55–74.
- [7] Stevens M T, Esser S M. Growth-defense tradeoffs differ by gender in dioecious trembling aspen (*Populus tremuloides*)[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2009, 37(5): 567–573.
- [8] Yang G, Xu Q, Li W, et al. Sex-related differences in growth, herbivory, and defense of two *Salix* species[J]. Forests, 2020, 11(4): 450.
- [9] Zhu S, Chen J, Zhao J, et al. Genomic insights on the contribution of balancing selection and local adaptation to the long-term survival of a widespread living fossil tree, *Cercidiphyllum japonicum*[J]. New Phytologist, 2020, 228(5): 1674–1689.
- [10] Monson R K, Trowbridge A M, Lindroth R L, et al. Coordinated resource allocation to plant growth-defense tradeoffs[J]. New Phytologist, 2022, 233(3): 1051–1066.
- [11] Jiang H, Zhang S, Lei Y, et al. Alternative growth and defensive strategies reveal potential and gender specific trade-offs in dioecious plants *Salix paraplesia* to nutrient availability[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1064.
- [12] 叶威, 李强, 陈颖, 等. 雌、雄株和金叶银杏光合生理及黄酮成分年动态变化研究 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2022,

- 46(4): 77–86.
- Ye W, Li Q, Chen Y, et al. Annual dynamic changes in photosynthetic physiology and flavonoid components in female, male and golden-leaf *Ginkgo biloba* trees[J]. Journal of Nanjing Forestry University, 2022, 46(4): 77–86.
- [13] 翟飞飞, 毛金梅, 李海栋, 等. 蒿柳 1 年生雌雄株幼苗的生长与防御差异研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2022, 50(8): 46–54.
- Zhai F F, Mao J M, Li H D, et al. Gender-specific differences in growth and defense of one-year-old *Salix viminalis* seedlings[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2022, 50(8): 46–54.
- [14] Bai Q, Ma Z, Zhang Y, et al. The sex expression and sex determining mechanism in *Pistacia species*[J]. Breeding Science, 2019, 69(2): 205–214.
- [15] Yu L, Han Y, Jiang Y, et al. Sex-specific responses of bud burst and early development to nongrowing season warming and drought in *Populus cathayana*[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2018, 48(1): 68–76.
- [16] Selakovic S, Stanisavljevic N, Vujic V, et al. Light and sex interplay: differential herbivore damage in sun and shade in dioecious *Mercurialis perennis*[J]. Archives of Biological Sciences, 2018, 70(3): 469–479.
- [17] He M, Shi D, Wei X, et al. Gender-related differences in adaptability to drought stress in the dioecious tree *Ginkgo biloba*[J]. Acta physiologiae Plantarum, 2016, 38(5): 1.
- [18] 郭海燕, 段婧, 刘金平, 等. 温度对雌雄葎草生理代谢及保护酶系统影响的性别差异 [J]. 草业学报, 2017, 26(10): 198–206.
- Guo H Y, Duan J, Liu J P, et al. Gender differences in physiology and enzyme activity in response to temperature in *Humulus scandens*[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(10): 198–206.
- [19] 陈娟, 李春阳. 环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异及竞争关系 [J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 743–750.
- Chen J, Li C Y. Sex-specific responses to environmental stresses and sexual competition of dioecious plants[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2014, 20(4): 743–750.
- [20] 胥晓, 杨帆, 尹春英, 等. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2626–2631.
- Xu X, Yang F, Yin C Y, et al. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(11): 2626–2631.
- [21] Alsterberg C, Eklöf J S, Gamfeldt L, et al. Consumers mediate the effects of experimental ocean acidification and warming on primary producers[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(21): 8603–8608.
- [22] Sakio H, Kubo M. Flowering and fruiting of the dioecious canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* over an 8-year period in central Japan[J]. Journal of Forest Research, 2022, 27(1): 45–52.
- [23] Qin H, Duan N, Wang M, et al. Complete chloroplast genome of *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae), a tertiary relic endangered tree[J]. Conservation Genetics Resources, 2019, 11(2): 113–115.
- [24] Marini R P, Barden J A. Seasonal correlations of specific leaf weight to net photosynthesis and dark respiration of apple leaves[J]. Photosynth Res, 1981, 2(4): 251–258.
- [25] 黄雪梅, 马永红, 董廷发. 连香树雌雄植株叶片碳氮磷化学计量特征 [J]. 西华师范大学学报 (自然科学版), 2019, 40(4): 332–338.
- Huang X M, Ma Y H, Dong T F. Stoichiometric characteristics of C, N and P in the leaf of dioecious plant *Cercidiphyllum japonicum*[J]. Journal of China West Normal University (Natural Science), 2019, 40(4): 332–338.
- [26] 马元宝, 廖成云, 姬慧娟, 等. 濒危连香树种群性比和雌雄株功能性状的差异 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(8): 2414–2419.
- Ma W B, Liao C Y, Ji H J, et al. Sex ratio and sexual difference of functional traits in the endangered plant *Cercidiphyllum japonicum*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(8): 2414–2419.
- [27] 孟秋实, 秦倩倩, 刘艳红. 氮添加对东北红豆杉幼苗生长发育及生理特征的影响 [J]. 生态学杂志, 2022, 41(12): 2325–2334.
- Meng Q S, Qin Q Q, Liu Y H. Effects of nitrogen addition on growth, development, and physiological characteristics of *Taxus cuspidata* seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(12): 2325–2334.
- [28] 张诗行, 刘艳红. 东北红豆杉幼苗黄酮类化合物含量变化及其对气候因子的响应 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 73–81.
- Zhang S H, Liu Y H. Variation of flavonoid content in *Taxus cuspidata* seedlings and its responses to climate factors[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(1): 73–81.
- [29] Manea A, Tabassum S, Leishman M R. Eucalyptus species maintain secondary metabolite production under water stress conditions at the expense of growth[J]. Austral Ecology, 2021, 46(7): 1030–1038.
- [30] Kazemi O B, Bandehagh A, Farajzadeh D, et al. Morphological, biochemical, and physiological responses of canola cultivars to drought stress[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2023(20): 13551–13560.
- [31] 张娅, 施树倩, 李亚萍, 等. 不同盐胁迫下小麦叶片渗透性调节和叶绿素荧光特性 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(12): 4381–4390.
- Zhang Y, Shi S Q, Li Y P, et al. Osmotic regulation and chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of wheat seedlings under different salt stresses[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(12): 4381–4390.
- [32] Ding L, Lu Z, Gao L, et al. Is nitrogen a key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress?[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1143.
- [33] Rezaei S, Etemadi N, Nikbakht A, et al. Effect of light intensity on leaf morphology, photosynthetic capacity, and chlorophyll content in sage (*Salvia officinalis* L.)[J]. Weon'ye Gwahag Gi'sulji, 2018, 36(1): 46–57.
- [34] Lauriks F, Salomon R L, de Roo L, et al. Leaf and tree responses of young European aspen trees to elevated atmospheric CO₂ concentration vary over the season[J]. Tree Physiology, 2021,

- 41(10): 1877–1892.
- [35] Fang X, Wang K, Sun X, et al. Characteristics of chlorophyll fluorescence in ten garden shrub species under flooding stress[J]. *Biología*, 2022, 77(2): 339–350.
- [36] 李豪, 马如玉, 强波, 等. 胡杨当年生小枝茎构型对展叶效率的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(11): 1251–1262.
- Li H, Ma R Y, Qiang B, et al. Effect of current-year twig stem configuration on the leaf display efficiency of *Populus euphratica*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(11): 1251–1262.
- [37] 白玉玉, 铁烈华, 冯茂松, 等. 不同种源桤木嫁接幼苗光合和叶绿素荧光特征[J]. *四川农业大学学报*, 2020, 38(6): 670–676, 692.
- Bai W Y, Tie L H, Feng M S, et al. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of grafted *Alnus cremastogyne* seedlings from different provenances[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2020, 38(6): 670–676, 692.
- [38] 魏晓东, 陈国祥, 施大伟, 等. 干旱胁迫对银杏叶片光合系统 II 荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2022, 32(23): 7492–7500.
- Wei X D, Chen G X, Shi D W, et al. Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Ginkgo biloba*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 32(23): 7492–7500.
- [39] Ma S, He F, Tian D, et al. Variations and determinants of carbon content in plants: a global synthesis[J]. *Biogeosciences*, 2018, 15(3): 693–702.
- [40] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 等. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(11): 1138–1153.
- Xiong X S, Cai H Y, Li Y Q, et al. Seasonal dynamics of leaf C, N and P stoichiometry in plants of typical steppe in Nei Mongol, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(11): 1138–1153.
- [41] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 58–63.
- Wu T G, Chen B F, Xiao Y H, et al. Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 58–63.
- [42] Vallicrosa H, Sardans J, Maspons J, et al. Global distribution and drivers of forest biome foliar nitrogen to phosphorus ratios (N:P)[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(5): 861–871.
- [43] 邓斌, 曾德慧. 植物防卫的碳-养分平衡假说[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(4): 449–455.
- Deng B, Zeng D H. Carbon-nutrient balance hypothesis on plant defense[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(4): 449–455.
- [44] 周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸抗风植物黑松对净风和风沙流的生理响应[J]. *生态学报*, 2021, 41(5): 2033–2044.
- Zhou R L, Pang J Q, Song Y. Physiological response of *Pinus thunbergii* Parl in wind resistant to coastal wind blowing and wind-drift blowing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(5): 2033–2044.
- [45] 肖珍. 黄酮醇和花青素在植物抗逆中的功能差异研究[D]. 济南: 山东大学, 2018.
- Xiao Z. Study on the functional difference of flavanol and anthocyanins in the abioc torance in plants[D]. Jinan: Shandong University, 2018.
- [46] 陶应时, 廖咏梅, 黎云祥, 等. 连香树雌雄株叶片形态及生理生化指标比较[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(3): 18–19, 39.
- Tao Y S, Liao Y M, Li Y X, et al. Morphological characteristics and physiological-biochemical indexes of male and female *Cercidiphyllum japonicum*[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, 41(3): 18–19, 39.
- [47] 黄云浩, 辛本花, 王娟. 雌雄异株植物鼠李生殖分配与生殖耗费补偿机制[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(11): 31–36.
- Huang Y H, Xin B H, Wang J. Reproductive allocation and compensation mechanism for reproductive costs of dioecious shrub *Rhamnus davurica*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(11): 31–36.
- [48] 朱燕艳, 王娟, 赵秀海, 等. 雄全异株植物白牛槭功能性状与碳素含量关联性研究[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(10): 2089–2095.
- Zhu Y Y, Wang J, Zhao X H, et al. Correlation of functional traits and carbon contents in androdioecy plant *Acer mandshuricum*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(10): 2089–2095.
- [49] Laporte M M, Delph L F. Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*[J]. *Oecologia*, 1996, 106: 63–72.

(责任编辑 吴娟 赵田芸
责任编辑 孟平)