

文章编号: 1008-2786-(2017)5-645-08

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000263

杨柳科植物随环境变化的性别响应差异

宋海凤^{1,2}, 张 胜^{1*}

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 杨柳科(Salicaceae)植物多为雌雄异株植物,在维持陆地生态系统的结构与功能方面具有重要作用。杨柳科植物不同性别植株间具有不同的生长特征及繁殖策略,对环境因子变化也具有不同的响应机制。本文主要探讨了紫外线(UV-B)辐射、温度和降水等山地环境因子的变化对雌雄异株植物的影响。杨属雄株植物从形态特征、生理特征及分子机制等层面体现出对环境变化较强的耐受能力,而柳属植物性别间差异研究大多局限于形态生理变化等方面,过量的 UV-B 辐射对雌雄柳属植物未产生性别特异性影响,增温则对柳属雌株的生长具有一定的促进作用。杨柳科植物对环境变化的差异响应在一定程度上对其性别比例变化产生影响,从而改变种群结构及动态特征。未来杨柳科雌雄植物对环境变化的适应机理仍需要进一步探索,为揭示陆地生态系统结构和功能稳定性对环境变化的响应机制提供依据。

关键词: 杨柳科;UV-B 辐射;温度;降水;性别差异

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

杨柳科(Salicaceae)植物分布范围广泛,除少数生长在南美和非洲,绝大多数分布于北半球温带地区。在我国横断山区,其分布最高海拔达到 5400m^[1]。杨柳科植物在植被恢复与演替中常作为先锋树种,是温带、热带及亚热带高山植被系统的重要组成部分。在青藏高原东南缘的海螺沟冰川退缩区(29°34'21"N, 102°59'42"E),杨柳科植物是初级演替阶段木本植物的主要组成部分,如川滇柳(*Salix rehderana*)和冬瓜杨(*Populus purdomii*),通过改善局部温度、湿度及养分条件,促进植被发展到顶级群落^[2]。杨柳科植物多为雌雄异株木本植物,研究发现雌雄植株不同的形态生理特征、物候周期、资源分配策略往往是影响植物性别比例和分布的重要因素^[3],例如矮柳(*Salix arctica*)雌株多分布于水

分和营养较好的地区,而雄株多生长于干旱贫瘠之地^[4]。

降水、紫外线辐射及低温是高山环境的典型特征,在植被演替进程中起到重要作用。近几十年来,因气候变化带来的温度及降水格局变化对陆地生态系统稳定性的影响引起了广泛关注。高山植被对气候变化十分敏感,杨柳科植物作为高山植被演替初级阶段的重要组成部分,因其雌雄植株间不同的生存策略及生理特征,对环境因子的变化也产生了不同的响应机制^[5]。本文结合作者近十年来的研究成果,综述了 UV-B 辐射、温度、降水等环境因子变化对杨柳科植物影响的研究进展,探讨雌株与雄株性别间对环境变化的差异响应及潜在机理,以期揭示以下问题:1) 杨柳科植物随环境变化产生哪些响

收稿日期(Received date): 2017-06-22; 改回日期(Accepted date): 2017-09-26

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金优秀青年科学基金(31322014); 中国科学院前沿重点研究项目(QYZDB-SSW-DQC037) [Excellent Young Scientist Program of the National Natural Science Foundation of China (31322014); Frontier Science Key Research Programs of CAS (QYZDB-SSW-DQC037)]

作者简介(Biography): 宋海凤(1988-),女,博士研究生,主要从事植物生理生态学的研究[Song Haifeng (1988-), female, Ph. D. candidate, research on tree physiology and molecular ecology] E-mail: songhaifeng@imde.ac.cn

* 通讯作者(Corresponding author): 张胜,男,研究员,主要从事树木生理和分子生态学的研究[Zhang Sheng (1979-), male, professor, research on tree physiology and molecular ecology] E-mail: zhangsheng@imde.ac.cn

应差异? 2) 杨柳科植物性别比例是否会随环境变化发生变化?

1 雌雄异株植物的性别决定及性别比例

雌雄异株植物由雌雄同株植物进化而来,两性花演变成单性花^[6-7]。在雌雄异株植物的性别决定体系中,多数植物由 XY 性别决定系统决定的,少数是由 ZW 性别系统决定的,而杨柳科植物可能存在 ZZ/ZW 和 XX/XY 两种性别决定系统^[8-9]。研究发现,杨柳科植物的染色体相对较小且处于进化的早期阶段,还未出现形态上有差异的性染色体^[10-13]。Alström-Rapaport 等认为蒿柳 (*S. viminalis*) 的性别是通过多个位点控制且不具有性染色体,而 Semerikov 等则认为蒿柳的性别是由一个位点控制^[14-15]。关于杨树性别决定机制的研究发现,19 号染色体是处于进化初期的性染色体且存在控制杨树性别的基因,但是不同的种之间,控制性别基因的位置不同^[16-17]。前人的研究发现杨属植物大部分为雌性杂合,少数为雄性杂合,而已研究的柳树性别决定系统均为 ZW 型^[16,18-19]。植物的性别除了受性别决定基因和性染色体调控,还受到表观遗传和生理变化的影响。例如,异株女娄菜 (*Melandrium album*) 可通过 DNA 甲基化作用使雄株变为雌雄同株植物^[20],山黧 (*Mercurialis annua*) 则可通过外施细胞分裂素诱导雄花转变为雌花^[21]。

雌雄异株植物在陆地生态系统中具有重要作用^[22]。自然界大约 30 万种被子植物中,雌雄异株植物约占 4% ~ 10%^[23-24],由于其不同的资源分配利用策略,可能具有一定的生态和进化优势^[25-26]。早期研究认为,植物产生雌雄个体需要等量的资源,雌雄异株植物的初始性别比例约为 1:1,而自然选择作用可能会导致植物种群的性别比例发生变化^[27]。大量研究表明,雌雄植物表现出不同程度的性别偏倚。Delph 通过调查 44 种雌雄异株植物发现,其中 57% 为偏雄植物,只有 29% 是雌雄性别比例为 1:1^[25]。Barrett 等研究表明大多数植物雌雄性别比例相等或者偏雄,少数植物偏雌,并且偏雄植物种类大约是偏雌植物种类的两倍^[28]。雌雄个体因形态及生理差异对环境变化产生的不同响应会引起雌雄植物性别比例失衡。有研究表明杨柳科植物在青藏高原东南缘贡嘎山地区 (29°30' ~ 30°20'N, 101°

30' ~ 102°15'E) 分布广泛,冬瓜杨 (*P. purdomii*) 和川滇柳 (*S. rehderana*) 在低海拔 (2000 m) 区域性别比例约为 1:1,而在高海拔 (2600 m) 区域由于冬瓜杨 (*P. purdomii*) 雄株和川滇柳 (*S. rehderana*) 雌株比例提高,出现性比失衡现象^[5]。通过对 243 种开花植物的比较研究发现,雌雄植物的性别偏倚与植物的生活史特征相关^[29]。雌雄异株植物生长-繁殖策略不同,偏雄植物多为多年生木本植物,雌树往往需要重复投入较多的资源用于繁殖,从而降低雌株对胁迫的防御能力并对其生长产生负面影响,导致雌株的存活率降低,使种群性别比例偏雄^[26]。性别偏倚反过来可以通过影响植物生殖分配,在更大程度上造成性别差异^[30]。雌雄植株空间分布特征的变化也会对授粉强度和后代性比产生一定影响。研究发现,如果羊蹄莲 (*Rumex nivalis*) 雌株位置与雄株距离近,可以获得较多花粉,后代性比则表现出偏雌性。另外,有些雌雄异株植物在周围环境、本身生长情况、年龄等发生变化时性别会发生转化。例如,在关于日本红枫 (*Acer rufinerve*) 研究中发现有 11% 雌株性别比例发生变化,而当其濒临死亡时,改变性别比例甚至高达 54%;在三叶参 (*Panax trifolium*) 中则有 83% 的雌株变为雄株^[31-33]。

2 杨柳科植物对 UV-B 辐射变化的性别响应差异

紫外线辐射随着海拔升高而增加,紫外线 B (UV-B) 辐射主要对植物光合系统、膜结构、生物量积累等方面产生影响。Xu 等^[34]对采自青海省青杨 (*P. cathayana*) 扦插苗进行了 100 天的 UV-B 辐射处理。结果发现,过量的 UV-B 辐射能够明显抑制雌雄青杨株高、基茎、叶片生长及生物量的积累,并且雄株叶片厚度显著增加且基茎显著大于雌株,而在正常条件下,雌株和雄株基茎之间无明显差异。青杨雌株的叶面积和生物量积累分别下降约 57%, 60%; 而雄株的只下降 47%、48%。然而, Randriamanana 等^[35]在研究过量辐射下的黑叶柳 (*S. myrsinifolia*) 则发现,UV-B 辐射对黑叶柳地上部分的株高、基茎、叶片生长以及地上生物量的积累没有明显作用,雄株叶片厚度反而有所降低,Nybakken 等^[36]的研究中也发现类似的结果。过量的 UV-B 辐射使得雌雄青杨超微结构发生不同变化。Zhang 等^[38]研究发现过量的 UV-B 辐射导致青杨叶肉细胞中淀粉颗粒

数量减少且雌株叶绿体中质体小球数量多于雄株,而叶绿体基粒片层数量、线粒体和膜系统没有明显的变化。通过进一步研究发现,过量 UV-B 辐射能够显著抑制青杨雌株光合作用^[37-38],而对黑叶柳的光合作用影响并不明显。丙二醛(MDA)作为膜脂过氧化作用的衡量指标,青杨雌株中 MDA 含量高于雄株,而花青素含量则低于雄株^[34];此外,雄株中较高含量的过氧化物酶(POD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)^[38],有助于雄株从内部减轻植物受到的过氧化伤害。同时,青杨雌株中较高的脱落酸(ABA)含量,也能反映出雌株对 UV-B 辐射较低的耐受性。黑叶柳雌株叶片中酚醛物质和水杨酸含量的显著增加有助于提高其对过量 UV-B 辐射的耐受能力^[35]。

杨属雌雄植株对过量 UV-B 辐射的响应差异也体现在分子水平上。Zhang 等^[37]的研究中发现,过量 UV-B 辐射分别在雌雄青杨植株引起 79 和 138 个表达丰度减少的差异表达蛋白,47 和 107 个表达丰度增加的差异表达蛋白。其中在雌株和雄株中共同表达丰度减少的蛋白 22 个,共同增加的 15 个。差异表达蛋白主要涉及到碳水化合物与能量代谢,转录翻译及转录后修饰过程,光合作用及抗氧化反应等方面。例如,过量 UV-B 辐射使得转录翻译相关的 RNA 结合蛋白、对蛋白质合成和修饰具有调节作用的肽酰-脯氨酰顺反异构酶(peptidyl-prolyl cis-trans isomerases, PPIase)、热激蛋白(heat shock protein, HSP)在雌株和雄株中均表达丰度增加,而与光合作用相关的叶绿素结合蛋白,光系统反应中心蛋白、卡尔文循环蛋白变化则表现出性别间差异。光合作用相关蛋白的表达变化往往会引起光合系统 I (PSI) 和光合系统 II (PSII) 之间电子传递紊乱和氧化还原反应失衡。此外,在雌性植株中,大部分与胁迫应答相关的蛋白都表达丰度降低。例如,催化产生茉莉酸的相关蛋白(12-oxophytodienoate reductase 3, OPR3)。众所周知,茉莉酸合成在植物防御相关基因的表达调控中具有重要作用^[39]。然而,雄株中与乙烯生成密切相关的丙二烯氧化物环氧化酶(allene oxide cyclase 3, AOC3)蛋白表达丰度增加^[37],与防御相关的蛋白(pathogenesis-related protein 1A, PRP1A; stable protein 1, SP1)只在雄株中表达丰度增加。这些研究结果也表明雄性青杨对过量的 UV-B 辐射具有较强的耐受能力。在高海拔地区 UV-B 辐射强度随着海拔升高而增强,杨树雄

株对高海拔地区的强紫外线辐射具有较强的适应能力,性别比例偏雄。柳属植物雌株则在一定程度上表现出更强的耐受能力,性别偏雌。Pickering 和 Rhamnoides 等^[40]的研究发现山芹(*Aciphylla glacialis*)在高海拔地区的性别比例也多会偏雄。杨柳科性别之间对过量 UV-B 的不同响应,可能是引起杨柳科植物性别失衡的原因之一,造成杨属与柳属植物不同的演化趋势,种群数量发生变化。

3 杨柳科植物对温度变化的性别响应差异

温度作为影响植物生理生态及生产力的重要环境因子,不仅影响植物的光合作用,还可以影响其他生理过程,进而影响植物对温度变化的耐受能力。杨柳科植物由于在个体形态及生理特征上的差异导致对温度变化产生不同的响应过程。Xu 等^[41]通过对青杨幼苗增温处理发现,温度升高 2 °C 和 4 °C 时雌株根、茎和叶生物量明显增加,而雄株则在温度升高 4 °C 时其生物量明显增加,并且在升温条件下雌株生物量积累高于雄株。正常条件下,雌株和雄株的生物量积累没有明显的性别差异。然而,对于黑叶柳来说,增温对雌株的叶片生长具有更明显的促进作用,尽管雌雄株之间的差异并不显著,但雌株的叶面积超出雄株叶面积 20% 以上^[35],且雌株和雄株的生物量积累也与性别相关^[37]。青杨在增温条件下气体交换速率增加且雌株的光合作用效率往往高于雌株,而北极柳(*S. arctica*)雌株在净同化作用在干旱与升温的共同作用下升高,雄株的则下降。湿润条件下,当温度升高时雌株净同化作用受到抑制^[42]。此外,植物激素 ABA 通过调控生物胁迫的信号传导途径,在植物的胁迫应答中具有重要的作用^[43]。当温度升高 2 °C 时,青杨雌株中 ABA 含量显著降低,雄株中 ABA 含量则显著增加;当温度增加 4 °C 时,ABA 含量在雌株和雄株中均显著增加。除在温度升高 2 °C 条件下的雄株外,雌雄株中 MDA 含量在增温条件下含量降低,并且雄株中的 MDA 含量高于雌株^[44]。黑叶柳在增温条件下绿原酸仅在雌株中含量增加,并且雌株中水杨酸和酚类物质有上升的趋势,而雄株中的黄酮类和单宁类物质则呈现上升的趋势^[35]。

当温度降低时,雌雄植物在形态和生理方面产生不同的响应。Zhang 等^[45]通过对青杨幼苗低温处

理,发现低温胁迫可以明显抑制雌雄植株的生长及光合作用速率,提高细胞中 H_2O_2 含量。低温对植物的膜系统产生明显的破坏作用导致雌雄株叶绿体大量积累脂质小球。相对于雄株,雌株叶绿体降解更加严重,淀粉积累增加明显。此外,雌株中 POD 活性降低,膜脂过氧化产物和电导率升高;而雄株中叶绿素、可溶性糖、SOD 和 POD 活性显著高于雌株。为进一步研究不同性别个体对低温的差异响应,Zhang 等^[46]利用双向凝胶电泳技术对雌雄青杨对低温胁迫的分子响应机制进行探索。研究发现低温胁迫下,性别特异性蛋白多是参与碳水化合物与能量代谢过程、蛋白质合成与分解代谢、次级代谢等过程的蛋白。雌雄植物的 PS I 和 PS II 均受到了影响,细胞中质体蓝素和色素蛋白表达丰度降低严重阻碍了雌株光合电子传递,而雄株中光合电子效率则处于较高水平。另外,大多与植物防御和胁迫相关的蛋白在青杨雄株中具有较高的表达量。例如,相对于雌株,吡哆醇生物合成蛋白(PdxS)在雄株中具有较高的表达,它是吡哆醛-5-磷酸(PLP)合成过程中的重要因子,在氧化应激防御中起到重要作用。普遍胁迫蛋白(universal stress protein, USP)和 PHI-类谷胱甘肽转移酶(phi class glutathione transferase, GST)仅在低温胁迫下的雄株中表达丰度增加。巨噬细胞移动抑制因子(macrophage migration inhibitory factor, MMIF)在雌株和雄株中都表达丰度增加。除了一些小分子热激蛋白,大部分热激蛋白也在雄株中表达丰度增加。

雌雄植物在应对温度变化具有不同的代谢产物积累策略,或许与性别特异性基因表达有关。相比于杨属植物雄株,增温对雌株生长具有一定的促进作用,低温则对雌株生长具有更强的抑制作用;而对柳属植物来说,温度增加对雌株生长具有一定的促进作用。杨柳科植物在温度增加或降低的过程中,由于不同性别的耐受能力的不同,使得其数量发生变化,引起性别偏倚。研究发现温度升高显著提高雌性青杨叶片氮含量,在一定程度上促进了雌性植株生长,有利于其地上部分生物量增加,而雌株分配较多的生物量到地下部分^[41],增温可能导致了性别特异性资源分配模式。前人研究发现,增温可以延长植物的生长期^[47-48],当温度升高 4 °C 时,杨树雌株具有较长的生长期,凋亡时间晚于雄株。当温度降低时,雄株与雌株相比具有较高的氮同化能力,多数游离氨基酸(Ser, Gly, Arg, Pro, Met, Leu)的含

量显著增加,并且伴随着硝酸还原酶(NR)与还原型谷胱甘肽(GSH)活性显著提高^[46]。研究发现,一些雌雄异株植物,雌株往往生长于低海拔地区(具有较长生长季的地区),通过延长生长季满足其物质需求,而雄株生长于高海拔地区(生长季短的区域)^[49]。Delph^[50]等和 Korpelainen 等^[51]的研究中发现,相对于雄株赫柏(*Hebe subalpina*)和酸模(*Rumex acetosa*),雌株在开花前期的营养生长阶段会将较多的资源分配到茎叶生长上。由于雌雄植物在生殖投资中具有明显差异,增温下性别特异性资源分配方式可能源于雌株需要将更多的资源分配到地上部分以加速繁殖,而雄株则会分配较多的资源用于防御应答。在低温条件下,青杨雄株比雌株具有更好的耐受能力,使其能够广泛分布于高海拔地区。而 Hulitine 等认为,增温会使得雌性植株在生长条件良好的地区的优势度降低,雄性植株在环境条件差的地区的优势度增加^[52]。

4 杨柳科植物对降水变化的性别响应差异

伴随温度变化,区域环境中降水格局往往会发生改变,这些变化也会引起雌雄异株植物在形态和生理上的不同响应。研究发现干旱对青杨雌株的生长具有更显著的抑制作用^[53],雄株的叶片面积和叶片数量显著高于雌株^[54]。Zhang 等^[55]研究青杨雌雄植株对正常条件(100%田间持水量)、中度干旱胁迫(50%田间持水量)和重度干旱胁迫(25%田间持水量)等处理的响应差异,发现在重度胁迫下,雄株净光合速率下降 54%,而雌株下降 78%,植物的光合作用都受到了显著影响。同时,干旱条件下,雄株水分利用效率显著增加且高于雌株,而在正常供水条件下,雌雄株间水分利用效率则无明显差异^[44]。此外,雄株中参与植物渗透性调节的可溶性蛋白及脯氨酸含量及清除过氧化物酶类活性均显著高于雌株,雌株中积累了大量的脂质小球并且具有较高含量的 MDA 和 ABA^[44]。在 Dawson 等^[56]对北极柳的研究中发现,干旱条件下雄株的叶面积大小显著高于湿润生境,且能保持一定的气孔导度,从而比雌株具有较高的光合作用效率。然而,雌株在湿润地区的生长状况则强于干旱地区生长的雌株,在加拿大德文岛上随着水分含量逐渐减少,北极柳的性别比例从明显偏雌变为明显偏雄。这也表明,雄

性植物与雌性植物对于干旱和湿润地区有不同的生理适应机制。北极柳雌株在湿润地区往往能维持较高的气体交换速率,而在干旱条件下雌株迅速关闭气孔且具有较强的敏感性。雄株在干旱条件下,叶片具有较高膨压能够进行有效的渗透调节^[56]。有研究认为,雌株植物选择生长条件良好的地区源于大量的资源物质需求,而雄性植物在干旱环境下有利于提高花粉传播效率^[25]。然而,北极柳对当地降雪量的变化性别间的响应差异不明显^[57]。在干旱条件下,可能由于杨柳科植物性别间的不同生存策略及适应能力,使得性别比例失衡,其更深层次的机制仍需要进一步探讨。

在分子层面上,青杨雌雄植株对水分变化响应具有性别间差异。通过40天的干旱处理,利用双向电泳凝胶技术鉴定的超过50%的性别差异性蛋白属于叶绿体蛋白,参与卡尔文循环和电子传递等过程。雌雄植物的二氧化碳固定、磷酸丙糖代谢、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBisCo)再生等过程在干旱条件下,具有一定的性别差异。例如:相比于雌株,雄株中RuBisCo亚基碎片、磷酸甘油酸激酶(PGK1)及RuBisCo亚基结合蛋白含量较高,果糖-1,6-二磷酸酶,磷酸核酮糖激酶则含量较低,然而,在正常供水的条件下,雌雄株之间的差异并不明显^[58]。此外,细胞内催化甘氨酸水解生成二氧化碳的相关蛋白在雄性植物中表达丰度增加,在雌性植物中则表达丰度下降。当植物体内水分减少时,气孔关闭使得胞间二氧化碳浓度下降,较强的光呼吸作用则可以在一定程度上维持光合作用速率和光合电子传递速率^[50, 51]。干旱条件下,雄株较高的光合作用速率可能源于较高的胞间二氧化碳,光合系统之间有效的电子传递效率,较为完整的叶绿体结构等。此外,鉴定得到与胁迫相关的蛋白在青杨雄株中表达丰度高于雌株。例如,抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶、USP及与抗病性相关的蛋白(pathogenesis-related protein 1, PR)只在雄株中鉴定得到。植物处于极端温度或者其他非生物胁迫的条件下,小分子热激蛋白含量往往会增加。小分子热激蛋白在干旱胁迫下的雌雄株中均表达丰度增加可能是杨树对于干旱胁迫的重要生理响应。此外,干旱胁迫可以显著改变滇杨(*P. yunnanensis*)雌雄植株基因表达水平。雄株干旱胁迫下差异表达基因数(5539)是雌株干旱胁迫下差异表达基因数(1034)的5倍。干旱胁迫显著影响雌雄植株脱落酸合成、

光合作用和氧自由基清除酶系统等基因表达,不同性别间这些基因在表达水平和模式上存在显著的差异。雌株能够较快改变基因表达水平以应对胁迫伤害,而雄株则需要更长的调控时间^[59]。

雌雄植物水分利用效率的差异与种群有效性比(OSR)具有一定的关联。在偏雌种群中,雌株具有较高的水分利用效率(较低的种群有效性比),如果雄株具有较高的水分利用效率,则种群中雄株数量较多(较高的种群有效性比)。性别间水分利用效率可以促使在干旱或者湿润地区的有效性比发生变化,反过来通过影响花粉传播及结实率影响种群的数量。如果水分缺乏,湿润地区以雌性为主的种群会演变成雄株为主的种群。种群结构的变化使得某些区域中森林生态系统的结构发生改变。杨属雌株偏向于在良好生境中选择高的干物质积累速率以确立竞争优势,而雄株则偏向于在胁迫生境中改善资源获取能力和提高内在机能。性别间的竞争对雌雄植株实际的营养生态位产生影响,使雌雄植株在不同生境中的空间分异发生变化,进而影响杨属种群结构与动态^[60]。

5 结语

杨柳科雌雄植株在形态和生理上的性别差异及对环境变化不同的响应,导致其性别比例失衡,进而对种群数量和结构产生影响^[5]。杨树的雄株在过量UV-B辐射、干旱和低温等环境下具有较强的适应和调节能力,而增温更有助于雌株的生物积累,促进繁殖。对于柳树来说,UV-B辐射未引起明显的性别间响应差异;柳树雌雄株对温度和水分变化具有不同的响应策略,雌株在一定程度上具有生存优势。青藏高原东南缘的海螺沟地区,杨属植物随海拔增加性别比例向雄性偏倚,而柳属植物则向雌性偏倚^[61]。目前关于环境变化条件下杨柳科性别差异的研究方法多为人工控制实验,时间跨度较小,而植物的性别比例与其年龄有一定关系。在5~15年生的树木中,雄株比例约为49%;而在超过30年的树木中,雄性比例则会明显增加。由于多年生木本雌性植株长期将资源优先分配于生殖过程,可能会导致在胁迫条件下雌株受到较强的选择压,种群中死亡的树木或者临近死亡的树木也多为雌性。因此,增加杨柳科性别差异响应规律研究的时间尺度,可能会为探讨雌雄植物的分布与演化差异的机制提

供新的视角。另外,杨属植物与柳属植物性别之间对环境变化具有不同的响应方式及性别偏倚现象。近几十年来,对杨属植物胁迫环境下的性别差异响应分别在形态特征、生理特征及分子机制等层面展开研究,而对于柳属的研究大多局限于形态生理变化方面。因此,仍需要进一步探索杨柳科植物对环境变化的差异响应机制,探索不同性别比例偏倚产生的原因,揭示雌雄异株植物的演变规律,从而预测陆地生态系统森林结构的演变趋势和方向。

参考文献 (References)

- [1] 丁托娅. 世界杨柳科植物的起源、分化和地理分布[J]. 云南植物研究, 1995, (03): 277 – 290 [DING Tuoya. Origin, divergence and geographical distribution of Salicaceae [J]. Acta Botanica Yunnanica. 1995, (03): 277 – 290]
- [2] 杨丹丹, 罗辑, 余佳, 唐荣贵. 贡嘎山海螺沟冰川退缩区原生演替序列植被生物量动态[J]. 生态环境学报, 2015, 24(11): 1843 – 1850 [YANG Dandan, LUO Ji, SHE Jia, et al. Dynamics of Vegetation Biomass Along the Chronosequence in Hailuoguo Glacier Retreated Area, Mt. Gongga [J]. Ecology and Environmental Sciences. 2015, 24(11): 1843 – 1850]
- [3] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed [J]. Ecology, 2008, 89(2): 371 – 379.
- [4] DUDLEY L S. Ecological correlates of secondary sexual dimorphism in *Salix glauca* (Salicaceae) [J]. American Journal of Botany, 2006, 93(12): 1775 – 1783.
- [5] LEI Y, CHEN K, JIANG H, et al. Contrasting responses in the growth and energy utilization properties of sympatric *Populus* and *Salix* to different altitudes: implications for sexual dimorphism in Salicaceae [J]. Physiologia Plantarum, 2017, 159(1): 30 – 41.
- [6] RENNER S S, RICKLEFS R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants [J]. American Journal of Botany, 1995: 596 – 606.
- [7] MITCHELL C H, DIGGLE P K. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions [J]. American Journal of Botany, 2005, 92(7): 1068 – 1076.
- [8] AKAGI T, HENRY I M, TAO R, et al. A Y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons [J]. Science, 2014, 346(6209): 646 – 650.
- [9] TUSKAN G A, DI FAZIO S, FAIVRE-RAMPANT P, et al. The obscure events contributing to the evolution of an incipient sex chromosome in *Populus*: a retrospective working hypothesis [J]. Tree Genetics & Genomes, 2012, 8(3): 559 – 571.
- [10] ISLAM-FARIDI M N, NELSON C D, DI FAZIO S P, et al. Cytogenetic analysis of *Populus trichocarpa*-ribosomal DNA, telomere repeat sequence, and marker-selected BACs [J]. Cytogenetic and Genome Research, 2009, 125(1): 74 – 80.
- [11] PETO F H. Cytology of poplar species and natural hybrids [J]. Canadian Journal of Research, 1938, 16(11): 445 – 455.
- [12] VAN D C. Zytologische Studien in der Gattung *Populus* L [J]. Genetica, 1940, 22(1): 131 – 182.
- [13] VAN BUIJTENEN J P, EINSPAHR D W. Note on the presence of sex chromosomes in *Populus tremuloides* [J]. Botanical Gazette, 1959, 121(1): 60 – 61.
- [14] ALSTRÖM-RAPAPORT C, LASCOUX M, GULLBERG U. Sex determination and sex ratio in the dioecious shrub *Salix viminalis* L [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 94(3 – 4): 493 – 497.
- [15] SEMERIKOV V, LAGERCRANTZ U, TSAROUHAS V, et al. Genetic mapping of sex-linked markers in *Salix viminalis* L [J]. Heredity, 2003, 91(3): 293 – 299.
- [16] TUSKAN G A, DI FAZIO S, FAIVRE-RAMPANT P, et al. The obscure events contributing to the evolution of an incipient sex chromosome in *Populus*: a retrospective working hypothesis [J]. Tree Genetics & Genomes, 2012, 8(3): 559 – 571.
- [17] YIN T, DI FAZIO S P, GUNTER L E, et al. Genome structure and emerging evidence of an incipient sex chromosome in *Populus* [J]. Genome Research, 2008, 18(3): 422 – 430.
- [18] HOU J, YE N, ZHANG D, et al. Different autosomes evolved into sex chromosomes in the sister genera of *Salix* and *Populus* [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 9076.
- [19] PUCHOLT P, RÖNNBERG-WÄSTLJUNG A C, BERLIN S. Single locus sex determination and female heterogamety in the basket willow (*Salix viminalis* L.) [J]. Heredity, 2015, 114(6): 575 – 583.
- [20] JANOUŠEK B, ŠIROKY J, VYSKOT B. Epigenetic control of sexual phenotype in a dioecious plant, *Melandrium album* [J]. Molecular and General Genetics MGG, 1996, 250(4): 483 – 490.
- [21] MITCHELL C H, DIGGLE P K. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions [J]. American Journal of Botany, 2005, 92(7): 1068 – 1076.
- [22] MING R, BENDAHDANE A, RENNER S S. Sex chromosomes in land plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2011, 62: 485 – 514.
- [23] LLOYD D G. Selection of combined versus separate sexes in seed plants [J]. The American Naturalist, 1982, 120: 571 – 585.
- [24] RICHARDS A J. Plant Breeding Systems [M]. London: George Allen and Unwin, 1986: 67 – 71.
- [25] GEBER M A, Dawson T E, DELPH L F. Gender and sexual dimorphism in flowering plants [M]. 1999.
- [26] BARRETT S C H, HOUGH J. Sexual dimorphism in flowering plants [J]. Journal of experimental botany, 2013, 64(1): 67 – 82.
- [27] FISHER R A. The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition [M]. Oxford University Press, 1930.
- [28] BARRETT S C H, YAKIMOWSKI S B, Field D L, et al. Ecological genetics of sex ratios in plant populations [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B:

- Biological Sciences, 2010, **365**(1552): 2549–2557.
- [29] FIELD D L, PICKUP M, BARRETT S C H. Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants [J]. *Evolution*, 2013, **67**(3): 661–672.
- [30] OBESO J R. The costs of reproduction in plants [J]. *New Phytologist*, 2002, **155**(3): 321–348.
- [31] WANG H, MATSUSHITA M, TOMARU N, et al. Sex change in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Pentaphylacaceae) [J]. *Ecology and Evolution*, 2017, **7**: 2340–2345.
- [32] NANAMI S, KAWAGUCHI H, YAMAKURA T. Sex change towards female in dying *Acer rufrinerve* trees [J]. *Annals of Botany*, 2004, **93**(6): 733–740.
- [33] SCHLESSMAN M A. Size, gender, and sex change in dwarf ginseng, *Panax trifolium* (Araliaceae) [J]. *Oecologia*, 1991, **87**(4): 588–595.
- [34] XU X, ZHAO H, ZHANG X, et al. Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiology*, 2010, **30**: 1489–1498.
- [35] RANDRIAMANANA T R, NISSINEN K, MOILANEN J, et al. Long-term UV-B and temperature enhancements suggest that females of *Salix myrsinifolia* plants are more tolerant to UV-B than males [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, **109**: 296–305.
- [36] NYBAKKEN L, HÖRKKÄ R, JULKUNEN-TIITTO R. Combined enhancements of temperature and UVB influence growth and phenolics in clones of the sexually dimorphic *Salix myrsinifolia* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, **145**(4): 551–564.
- [37] ZHANG Y, FENG L, JIANG H, et al. Different proteome profiles between male and female *Populus cathayana* exposed to UV-B radiation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 320.
- [38] FENG L, JIANG H, ZHANG Y, et al. Sexual differences in defensive and protective mechanisms of *Populus cathayana* exposed to high UV-B radiation and low soil nutrient status [J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, **151**(4): 434–445.
- [39] TANI T, SOBAJIMA H, OKADA K, et al. Identification of the OsOPR7 gene encoding 12-oxophytodienoate reductase involved in the biosynthesis of jasmonic acid in rice [J]. *Planta*, 2008, **227**(3): 517.
- [40] PICKERING C M. Sex-specific differences in floral display and resource allocation in Australian alpine dioecious *Aciphylla glacialis* (Apiaceae) [J]. *Australian Journal of Botany*, 2000, **48**(1): 81–91.
- [41] XU X, PENG G, WU C, et al. Global warming induces female cuttings of *Populus cathayana* to allocate more biomass, C and N to aboveground organs than do male cuttings [J]. *Australian Journal of Botany*, 2010, **58**(7): 519–526.
- [42] JONES M H, MACDONALD S E, HENRY G H R. Sex- and habitat-specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change [J]. *Oikos*, 1999: 129–138.
- [43] LEI Y, KORPELAINEN H, LI C. Physiological and biochemical responses to high Mn concentrations in two contrasting *Populus cathayana* populations [J]. *Chemosphere*, 2007, **68**(4): 686–694.
- [44] XU X, YANG F A N, XIAO X, et al. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, **31**(6): 850–860.
- [45] ZHANG S, JIANG H, PENG S, et al. Sex-related differences in morphological, physiological, and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to chilling [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**(2): 675–686.
- [46] ZHANG S, FENG L, JIANG H, et al. Biochemical and proteomic analyses reveal that *Populus cathayana* males and females have different metabolic activities under chilling stress [J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, **11**(12): 5815–5826.
- [47] MATSUMOTO K, OHTA T, IRASAWA M, et al. Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan [J]. *Global Change Biology*, 2003, **9**(11): 1634–1642.
- [48] LINDERHOLM H W. Growing season changes in the last century [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **137**(1): 1–14.
- [49] LI C, XU G, ZANG R, et al. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient [J]. *Tree Physiology*, 2007, **27**(3): 399–406.
- [50] DELPH L F. Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina* [J]. *Ecology*, 1990, **71**(4): 1342–1351.
- [51] KORPELAINEN H. Patterns of resource allocation in male and female plants of *Rumex acetosa* and *R. acetosella* [J]. *Oecologia*, 1992, **89**(1): 133–139.
- [52] HULTINE K R, BURTTCH K G, EHLENGER J R. Gender specific patterns of carbon uptake and water use in a dominant riparian tree species exposed to a warming climate [J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(11): 3390–3405.
- [53] CHEN L, ZHANG S, ZHAO H, et al. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, **33**(10): 1767–1778.
- [54] XU X, PENG G, WU C, et al. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**(11): 1751.
- [55] ZHANG S, CHEN L, DUAN B, et al. *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress [J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, **275**: 68–78.
- [56] DAWSON T E, BLISS L C. Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: the physiological basis for habitat partitioning between the sexes [J]. *Oecologia*, 1989, **79**(3): 332–343.
- [57] SCHMIDT N M, BAITTINGER C, KOLLMANN J, et al. Consistent dendrochronological response of the dioecious *Salix arctica* to variation in local snow precipitation across gender and vegetation types [J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2010, **42**(4): 471–475.

- [58] ZHANG S, CHEN F, PENG S, et al. Comparative physiological, ultrastructural and proteomic analyses reveal sexual differences in the responses of *Populus cathayana* under drought stress [J]. *Proteomics*, 2010, **10**(14): 2661–2677.
- [59] PENG S, JIANG H, ZHANG S, et al. Transcriptional profiling reveals sexual differences of the leaf transcriptomes in response to drought stress in *Populus yunnanensis*[J]. *Tree Physiology*, 2012, **32**(12): 1541–1555.
- [60] CHEN J, DONG T, DUAN B, et al. Sexual competition and N supply interactively affect the dimorphism and competitiveness of opposite sexes in *Populus cathayana* [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, **38**(7): 1285–1298.
- [61] LEI Y, CHEN K, JIANG H, et al. Contrasting responses in the growth and energy utilization properties of sympatric *Populus* and *Salix* to different altitudes; implications for sexual dimorphism in Salicaceae[J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, **159**(1): 30–41.

Sex-Related Responses to Environmental Changes in Salicaceae

SONG Haifeng^{1, 2}, ZHANG Sheng¹

(1. Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Most of Salicaceae plants are dioecious and play important roles in the stability of terrestrial ecosystems structure and function. Males and females of Salicaceae plants always have different growth characteristics and reproductive strategies, which lead to different responses to environment changes. This paper discussed the influence of UV-B radiation, temperature and precipitation changes on male and female woody plants. Results showed that males of *Populus* had resistance to environmental changes on the morphological characteristics, physiological characteristics and molecular mechanisms. However, researches on sexual difference of *Salix* were not sufficient. Warming could be benefit to the female growth of *Salix*, but excess UV-B radiation had no sex-specific effect on males and females. Sex-specific response of Salicaceae to environmental changes might have impact on sex ratio, further altering population structure and dynamic characteristics. In the future, the sexual adaptation mechanism of Salicaceae to environmental changes still need to be further explored to provide some insights for the research of terrestrial ecosystem responses to environmental change.

Key words: Salicaceae; UV-B radiation; temperature; precipitation; sexual differences