

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180425

雌雄异株植物鼠李生殖分配与生殖耗费补偿机制

黄云浩¹ 辛本花² 王娟¹

(1. 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083; 2. 吉林省蛟河林业实验区管理局, 吉林 蛟河 132517)

摘要:【目的】检验鼠李个体大小对其生殖分配的影响, 比较相同径级雌雄鼠李生殖分配的差异, 探讨鼠李可能存在的生殖耗费补偿机制, 对今后雌雄异株植物生理生态学方面的研究提供论据支撑。【方法】在鼠李的花期和果期选择当年进行繁殖活动且生长状况与立地条件类似的植株作为调查样本, 对每株鼠李的性别、叶生物量、花生物量(花期)、果生物量(果期雌株)进行了调查, 通过 Li-6400 便携式光合作用测定仪比较不同性别鼠李叶片的光合能力。【结果】(1) 大径级鼠李的生殖生物量与营养生物量均显著大于小径级鼠李($P < 0.05$)。(2) 相同径级鼠李雌株的生殖生物量均显著高于雄株($P < 0.05$), 雌雄鼠李的营养生物量没有显著差异($P > 0.05$)。(3) 当光强处于 $500 \sim 2\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 鼠李雌株单位叶面积的光合速率大于雄株。【结论】研究区域内鼠李的个体大小对其生殖分配有显著影响, 这是不同个体可利用资源总量不同造成的。鼠李雌株相较于雄株, 并没有因较高的生殖耗费而缩减对营养生长的投入。鼠李雌株通过光合作用获得了更多的可利用资源来满足其生殖和营养生长过程需要, 这种较强的光合能力是雌株在较高繁殖压力下进化出的一种生殖耗费补偿机制。

关键词: 鼠李; 生殖分配; 雌雄异株; 补偿机制; 光合作用

中图分类号: S718.45 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2019)11-0031-06

引文格式: 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 Yunhao, Xin Benhua, Wang Juan. Reproductive allocation and compensation mechanism for reproductive costs of dioecious shrub *Rhamnus davurica* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(11): 31-36.

Reproductive allocation and compensation mechanism for reproductive costs of dioecious shrub *Rhamnus davurica*

Huang Yunhao¹ Xin Benhua² Wang Juan¹

(1. Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Administration Bureau for Jiaohe Forestry Experimental Area, Jiaohe 132517, Jilin, China)

Abstract: [Objective] The trade-offs between reproductive and vegetative processes have an important role in the life-history theory. Dioecious species afford an excellent opportunity to detect the trade-offs in resource allocation. [Method] This research selected the dioecious shrub *Rhamnus davurica* to examine trade-offs between reproduction and vegetative growth, and determine whether females reduce vegetative growth with the higher reproductive allocation. If female hadn't showed less vegetative growth than male, whether compensation mechanism led to that or not. The investigated *R. davurica* was divided into 4 groups based on genders and DBH. The differences of reproductive allocation between genders were compared by ANOVA and multiple comparisons. We did photosynthetic experiment of *R. davurica* on early June 2012 using LI-6400 portable photosynthesis system. [Result] The main results were showed as: diameter level was positively correlated with reproductive biomass and foliage biomass ($P < 0.05$). In the same diameter

收稿日期: 2018-12-20 修回日期: 2019-07-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31600480)。

第一作者: 黄云浩。主要研究方向: 生殖生态学。Email: 365741419@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 王娟, 副教授。主要研究方向: 生殖生态学。Email: 297031335@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

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

level, the reproductive biomass (including flower and fruit biomass) was significantly different between genders ($P < 0.05$), but there was no significant difference between genders regarding the foliage biomass ($P > 0.05$). Photosynthetic capacity and the estimated light photosynthetic curves were different between the male and female. [Conclusion] We conclude that the relationship between vegetative growth and reproductive growth does not agree with trade-off theory, this is a result of difference in the total available resources, *R.davurica* in large diameter-class has more total available resources. Although in the same diameter level, females do not show less vegetative growth than males. It is due to their higher photosynthetic efficiency and carbon fixation capacity. This higher photosynthetic capacity is a compensatory mechanism for females whith higher reproductive pressure.

Key words: *Rhamnus davurica*; reproductive allocation; dioecy; compensation mechanism; photosynthesis

植物生活史是指植物从出生到死亡所经历各个阶段,研究植物生活史具有重要的生态学和进化意义^[1]。生物在生活史过程中,需要为营养生长、生殖等不同生活史性状分配资源,由于生物从外界环境获取的可利用资源总量是有限的,如果植物增加分配到一种生活史性状中的资源量,就必然会相应减少自身投入到另一生活史性状的资源量,即在植物不同生活史性状之间存在着“此消彼长”的权衡关系^[2],这种权衡关系是植物生活史理论的核心内容^[3]。相关研究发现了植物生殖与营养生长之间的负相关关系^[4-6]。在树木中种子产量和当年材积生长量之间经常表现为负相关的关系^[4]。另有研究发现,限制植物的生殖行为会促进植物的营养生长^[6],甚至会促进叶面积生长^[7]。然而在自然条件下,植物营养生长与生殖生长之间的权衡关系并不总能被检测到,一个可能的原因是,植物种群内个体可以根据个体大小的不同而产生适应性表型可塑反应^[8],个体较大的植物往往能从环境中获得更多的可利用资源,这样就既可以负担较高的生殖投资,又可以在生长、存活等方面投入更多资源^[8]。

植物中的雌雄异株是雌雄性别功能在个体水平上分离的一种性系统^[8]。自然界中雌雄异株植物大约只占有被子植物种类的6%^[9],雌雄异株植物不同性别的植株在生殖功能上存在着显著差异,雄性植株的生殖活动只需要生产雄花,雌性植株的生殖活动则需要生产雌花和果实。由于生产雌花与果实需要的资源量远远大于只生产雄花需要的资源量,因此相对于雄株,雌株在生殖功能上分配了更多资源^[10-11]。当植物从外界获得的资源受到限制时,雌株会缩减营养生长所需要的资源^[12],推迟开花的时间或者降低开花的频率^[11],甚至会有较高的死亡率^[13]。然而并非所有雌性植株都通过降低营养生长等方式来弥补雌株较高的生殖代价。有研究发现,在部分雌雄异株植物中,尽管雌株用于生殖过程的资源远远超过雄株,却仍表现出了与雄株相当甚至

更高的营养生长^[14-15]。一个重要的可能原因是,雌株由于担负着较高的繁殖压力,在进化过程中,提高了自身从环境中获取资源的能力,进而发展出了对较高生殖耗费的补偿机制^[16]。各种各样的补偿机制影响了雌雄异株植物不同性别可利用资源的总量,进而掩盖了生殖资源的权衡关系^[17-19]。Mandy等^[20]在研究雌雄异株植物角齿藓(*Ceratodon purpureus*)时发现,雌性的光合能力更强,因此雌性植物可以将更多的资源投入到生殖和化学防御上。朱燕艳等^[21]在研究雄全异株植物白牛槭(*Acer mandshuricum*)时发现,两性植株(功能等同于雌株)在较高繁殖压力下,整个生长机体更加具有系统性,并以此来补偿生殖过程中消耗的养分。

本文以雌雄异株植物鼠李为研究对象进行生殖权衡与生殖耗费补偿机制方面的研究,主要拟解决以下3个问题:(1)鼠李植株的个体大小是否对其生殖分配有显著影响;(2)同径级鼠李的生殖分配是否具有性别差异;(3)生殖耗费较高的鼠李雌株是否具有有一定的生殖耗费补偿机制。以期为进一步认识雌雄异株植物的生活史进化理论提供依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河林业实验管理局,调查区地理范围为43°57'36"~43°57'54"N、127°43'37"~127°44'09"E,海拔高度为459~517 m。属于受季风影响的温带大陆性山地气候,年均气温为3.8℃,最热月7月日均温21.7℃,最冷月1月日均温-18.6℃,年均降水量为695.9 mm。土壤为暗棕色森林土壤,土层厚度20~100 cm。该区域属长白山系张广才岭西南坡余脉,植被类型为天然针阔混交林,主要树种包括:色木槭(*Acer mono*)、白桦(*Betula platyphylla*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、鱼鳞云

杉(*Picea jezoensis*)、春榆(*Ulmus japonica*)、山荆子(*Malus baccata*)、白牛槭、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、稠李(*Padus racemosa*)、枫桦(*Betula costata*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、怀槐(*Maackia amurensis*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查取样方法

研究对象鼠李为典型雌雄异株小乔木, 2010 年建立 660 m × 320 m 监测样地, 调查样地中所有胸径 ≥ 1 cm 的鼠李植株胸径, 并挂牌定位。在 2010—2012 年, 连续 3 年对样地内的鼠李进行生殖生物量和营养生物量的调查, 调查期间仅选择有繁殖活动的植株作为样本, 根据植株的生长情况和枝条的着生情况, 在每个样本植株的不同方位标记 5~10 个树枝挂签标记。在盛花期统计样株标记树枝的花数、叶数, 并统计每株样株的树枝总数。用数显卡尺测量样株的胸径。果实膨大期进行样株标记树枝果数的调查。每株样株在非调查枝上进行花、果、叶样本的采集, 其中采集花样本 20 朵, 果样本 20 个, 叶样本 20 片, 在 75 ℃ 的烘箱中放置 48 h 以获取样本生物量。

1.2.2 鼠李生殖与营养生物量计算

通过样株标记树枝花、果、叶的数量和每株样株树枝的总数调查数据, 可计算出每株样株花、果和叶片的总数。用万分位天平对所有烘干样本称质量, 得到每株样株花、果和叶片的单体生物量。通过每株样株花、果、叶片总数和其单体生物量数据, 可计算出每株样株不同器官的生物量。雌株的生殖生物量用花生物量和果生物量之和表示, 雄株的生殖生物量用花生物量表示, 植株的营养生物量均用叶生物量来表示。由于样地内每年进行繁殖活动的鼠李植株树较少, 因此将 3 年的调查数据整合后进行分析。调查与实验时间均为 2010—2012 年。

1.2.3 鼠李雌雄树种光合能力比较

为了测量不同性别鼠李叶片光合能力的差异, 在 6 月初鼠李进入花期时挑选晴天, 每天 08:00—11:00, 在样地选取大小、立地条件以及林下光照条件基本相似的鼠李雌雄植株各 3 株, 每株测定 3 片不同方向着生的叶子为样本, 使用 Li-6400 光合

仪(Li-Cor, Inc, USA)测定每个样本叶片单位叶面积在 16 个不同光照条件下(0、10、20、50、70、90、100、150、200、500、800、1 000、1 200、1 500、1 800、2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)的光合速率。由于从弱光环境转移到强光环境时, 植物的光合速率需要经过一个诱导过程才能逐渐达到强光条件下的稳态水平^[22], 故先将待测定的鼠李叶片在 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光照条件下诱导 60 min, 待诱导过程结束后, 再对叶片进行光合速率的测定。从光强 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 开始, 以 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 为幅度不断提高光强, 当叶片光合速率不再随光强的增高而增加时, 再依次递减至 16 个要测定光合速率的光照强度。在每个测定光强下停留 3 min 后记录光合速率值。测定过程中, 使用 Li-6400 光合仪控制叶室温度、 CO_2 浓度与光照强度。

1.3 数据分析

将调查的鼠李植株按胸径大小分为小径级(1.00~3.99 cm)与大径级(4.00~6.99 cm)两个径级组, 利用方差分析分别检验不同个体大小鼠李生殖生物量与营养生物量的差异。利用方差分析和多重比较检验不同径级雌雄植株各组分生物量的差异。为了满足方差分析数据服从正态分布假设的要求, 进行方差分析前将数据进行了对数转换。利用双曲线模型, 结合非线性回归计算光响应曲线的相关参数并绘制出拟合图形。

数据计算通过 R3.4.2 完成, 其中数据包“agricolae”用于多重比较计算。

2 结果与分析

2.1 个体大小对生殖分配的影响

个体大小不同的鼠李植株营养生物量和生殖生物量差异显著($P < 0.05$, 表 1、图 1)。大径级鼠李的生殖生物量平均值大于小径级鼠李, 大径级鼠李的生殖生物量平均值是小径级鼠李的 1.60 倍。大径级鼠李的营养生物量平均值大于小径级鼠李, 大径级鼠李的营养生物量平均值是小径级鼠李的 1.37 倍(表 1、图 1)。

2.2 不同性别鼠李的生殖分配

雌株平均胸径为(5.13 ± 0.31)cm, 雄株平均胸径为(4.04 ± 0.16)cm, 均值比较结果表明, 雌株的胸径

表 1 个体大小对生殖生物量和营养生物量的方差分析

Tab. 1 Results of ANOVA examining the effect of tree size on the reproductive biomass and vegetative biomass

项目 Item	生殖生物量 Reproductive biomass		营养生物量 Vegetative biomass	
	F	P	F	P
个体大小 Individual size	10.17	0.001 92**	6.349	0.013 4*
残差 Residuals	2.89		0.753	

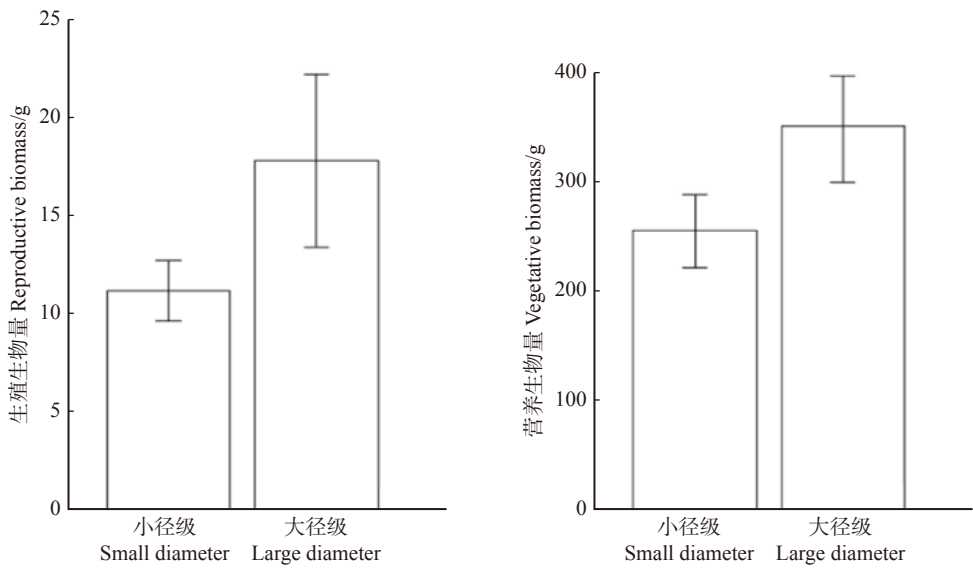


图 1 不同个体大小植株的生殖生物量与营养生物量

Fig. 1 Reproductive biomass and vegetative biomass of sample tree for different diameter levels

显著大于雄株($P < 0.01$)。为避免个体大小对生殖分配的影响,将调查的样本植株分为小径级(1.00 ~ 3.99 cm)与大径级(4.00 ~ 6.99 cm)两个径级组。均值比较结果表明,相同径级组内不同性别鼠李的胸径大小没有显著差异($P > 0.05$)。

鼠李的生殖生物量分别在大、小两个径级上均显示性别间差异显著($P < 0.05$),鼠李雌株生殖生物量分别在大、小两个径级上均显著大于雄株(表 2)。花生物量和营养生物量在两个径级上的性别间差异均不显著($P > 0.05$,表 2)。

表 2 不同个体大小的雌雄植株各组分生物量

Tab. 2 Biomass of different compoents and reproductive ratio of sample tree for different genders and tree size				
项目 Item	小径级雌株 Small diameter female plant	小径级雄树 Small diameter male plant	大径级雌株 Large diameter female plant	大径级雄树 Large diameter male plant
胸径 DBH/cm	3.39 ± 0.14 ^b	3.17 ± 0.10 ^b	4.90 ± 0.20 ^a	5.16 ± 0.18 ^a
花生物量 Flower biomass/g	2.10 ± 0.50 ^a	4.38 ± 1.55 ^a	5.82 ± 2.07 ^a	4.66 ± 1.07 ^a
生殖生物量 Reproductive biomass/g	23.86 ± 9.16 ^a	4.38 ± 1.55 ^b	41.18 ± 16.26 ^a	4.66 ± 1.07 ^b
营养生物量 Vegetative biomass/g	264.72 ± 72.51 ^a	279.74 ± 42.46 ^a	407.46 ± 109.55 ^a	318.35 ± 51.88 ^a

注:数据为平均值 ± 标准误,同一行字母不同者表示差异显著($P < 0.05$)。Notes: valules are mean ± SE, data followed by different letters within a row differ significantly ($P < 0.05$).

2.3 鼠李雌雄叶片的光合速率对比

鼠李雌株和雄株叶片的净光合速率曲线具有明显的不同(图 2)。当光强小于 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,雌

株和雄株单位面积叶片的净光合速率差异并不大但当光强处于 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 至 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,雌株单位面积叶片的净光合速率大于雄株。雌株在光饱和点处的平均净光合速率达到了 9.97 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,而雄株在光饱和点处的平均光合速率只有 8.20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,雌株的平均暗呼吸速率为 0.55 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,而雄株则达到了 1.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。这意味着在较高光强下,单位面积的雌株叶片相比雄株,拥有更强的光合能力。

3 讨 论

在自然界的植物种群中,不同植物个体生长的微生境差异往往会导致植物个体大小的差异,而个体大小又和植物总的光合能力呈现出正相关。因

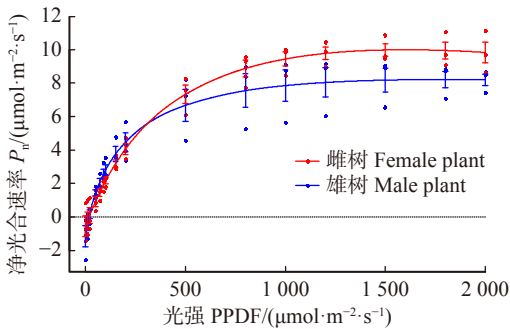


图 2 鼠李雌雄植株叶片光响应曲线

Fig. 2 Differences of net photosynthesis rate between two sexes

此, 在自然种群内, 不同植物个体所拥有可利用资源总量往往是不相等的^[8]。本文通过调查分析不同径级大小鼠李生殖分配状况发现, 大径级鼠李的生殖生物量与营养生物量均显著大于小径级鼠李, 这说明本研究调查的鼠李种群中, 大径级鼠李在可利用资源总量上要高于小径级鼠李。这可能是植物总的光合能力与其个体大小呈现出正相关^[8], 此外植物根系的生物量往往也与其个体大小正相关^[23], 而根系是植物吸收养分的主要器官, 大径级植物的根系更利于其对土壤中营养元素的吸收。因此较于小径级鼠李, 大径级鼠李拥有较多可利用资源量, 能够同时在生殖和营养生长上投入较多资源。

雌雄异株植物普遍在生长过程中存在性别间的显著差异^[24], 这种差异甚至可以使同种植物不同性别的植株在环境中占据不同生态位^[25]。雌雄异株植物不同性别植株在营养生长、生殖以及生理性状上存在的差异往往被解释为雌株相较雄株在生殖活动中投入了更多资源量的结果^[6]。一般认为雌雄异株植物中, 雌株往往在生殖活动中投入了比雄株更多的资源^[26-28], 例如 Rocheleau 等^[27]在研究一种岩高兰科 (Empetraceae) 植物时发现, 雌性在生殖活动中投入的资源要远远大于雄性。本文在对雌雄异株树种鼠李的研究中也发现, 相同径级鼠李雌株的生殖生物量均显著大于雄株。这是由于鼠李雌株不仅需要在盛花期生产大量的雌花, 还需要在果实膨大期为果实供应充足的养分以完成种子生长, 所需要的资源量远远大于仅生产雄花的鼠李雄株。雌株由于分配了更多资源用于生殖活动, 很可能因此降低自身的营养生长^[26]。一些研究结果也表明, 雄株的营养生长要高于雌株, 例如, 关于水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)^[29] 和欧洲紫杉 (*Taxus baccata*)^[30] 的研究均发现, 雄株的营养生长均高于雌株。然而在本文的研究中, 尽管鼠李雌株在生殖活动中消耗了比雄株更多的生物量, 相同径级鼠李雄株的营养生物量并没有显著高于雌株。综上所述, 鼠李雌株虽然在开花结实时消耗了大量生物量, 但仍然维持了与雄株相当的营养生长量。这也与一些学者的研究结果相同^[31-32], 可能是由于雌株的生殖耗费补偿机制影响了其可利用资源的总量^[16], 进而掩盖了不同性别间的生殖权衡关系。

有学者认为雌株的生殖耗费补偿机制可能与其光合能力有关^[19]。如果雌株的光合能力要强于雄株, 那么相较于雄株, 雌株就拥有更多的光合产物, 这样雌株既可以担负较高的生殖压力, 又可以在营养生长等方面投入更多的资源。植物叶片的净光合速率是反映光合能力的一项指标, 叶片的净光合

速率越高, 光合能力就越强。一些研究已经发现, 雌雄异株植物不同性别叶片的光合能力会有所差异^[20,33-35], 例如, Obeso 等^[34]在比较一种冬青科 (Aquifoliaceae) 植物 (*Ilex aquifolium*) 时发现, 雌株非结果枝上的叶片在低光条件下的光合能力要高于雄株。Dawson 等^[35]在研究栲叶槭 (*Acer negundo*) 时发现, 在一定浓度的大气 CO₂ 条件下, 雌株叶片的光合能力要强于雄株。Gehring 等^[36]在研究白花蝇子草 (*Silene latifolia*) 时发现, 雄株的暗呼吸速率大约是结果的雌株的两倍, 并据此认为光合能力在不同性别植株间的差异可能是生殖活动导致的结果^[40]。本文通过对鼠李雌株与雄株叶片在不同光照强度下净光合速率的测定发现, 在较低光强下, 雌株和雄株叶片的净光合速率差异并不显著。在光强处于 500 ~ 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间时, 鼠李雌株叶片有较高的净光合速率。这表明鼠李雌株叶片的光合能力强于雄株。这种较强的光合能力作为鼠李雌株的一种生殖耗费补偿机制弥补了雌株自身较高的生殖耗费^[34], 是鼠李雌株在较强的繁殖压力下做出的适应环境的表现, 也是本研究未能检测到鼠李生殖权衡关系具有性别差异的原因之一。

参 考 文 献

- [1] Vandepitte K, Honnay O, De Meyer T, et al. Patterns of sex ratio variation and genetic diversity in the dioecious forest perennial *Mercurialis perennis* [J]. *Plant Ecology*, 2010, 206(1): 105-114.
- [2] Zhang D Y, Jiang X H. Size-dependent resource allocation and sex allocation in herbaceous perennial plants [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15: 74-83.
- [3] Obeso J R. The costs of reproduction in plants [J]. *New Phytologist*, 2002, 155: 321-348.
- [4] Silvertown J, Dodd M. The demographic cost of reproduction and its consequences in balsamfir (*Abies balsamea*) [J]. *American Naturalist*, 1999, 154: 321-332.
- [5] Liu F, Chen J M, Wang Q F. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2009, 277: 61-65.
- [6] Teitel Z, Pickup M, Field D L. The dynamics of resource allocation and costs of reproduction in a sexually dimorphic, wind-pollinated dioecious plant [J]. *Plant Biology*, 2016, 18: 98-103.
- [7] Hartemink N, Jongejans E, De Kroon H. Flexible life history responses to flower and rosette bud removal in three perennial herbs [J]. *Oikos*, 2004, 105: 159-167.
- [8] 张大勇, 白伟宁, 任文伟, 等. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
Zhang D Y, Bai W N, Ren W W, et al. Plant life-history evolution and reproductive ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004.
- [9] Renner S S, Ricklefs R E. Dioecy and its correlates in the

- flowering plants[J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82: 596–606.
- [10] Lloyd D G, Webb C J. Secondary sex characters in plants[J]. *Botanical Review*, 1977, 43: 177–216.
- [11] Cipollini M L, Whigham D F. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1994, 81: 65–75.
- [12] Bañuelos M J, Obeso J R. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction[J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, 6: 397–413.
- [13] Ueno N, Kanno H, Seiwa K. Sexual differences in shoot and leaf dynamics in the dioecious tree, *Salix sachalinensis*[J]. *Canadian Journal of Botany*, 2006, 84: 1852–1859.
- [14] Ehrlén J, Van Groenendael J. Storage and the delayed costs of reproduction in the understorey perennial *lathyrus vernus*[J]. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 237–246.
- [15] Sakai A K, Burris T A. Growth in male and female aspen clones: a twenty-five-year longitudinal study[J]. *Ecology*, 1985, 66: 1921–1927.
- [16] Bazzaz F A, Ackerly D D, Reekie E G. Reproductive allocation in plants[M]. New York: CABI Publishing, 2000.
- [17] Fox J F, Stevens G C. Costs of reproduction in a willow-experimental responses vs natural variation[J]. *Ecology*, 1991, 72: 1013–1023.
- [18] Delph L F, Knapczyk F N, Taylor D R. Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silene latifolia*[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15: 1011–1020.
- [19] Tozawa M, Ueno N, Seiwa K. Compensatory mechanisms for reproductive costs in the dioecious tree *Salix integra*[J]. *Botany*, 2009, 87: 315–323.
- [20] Mandy L S, Todd N R, Sarah M E. Sex-specific morphological and physiological differences in the moss *Ceratodon purpureus* (Dicranales)[J]. *Annals of Botany*, 2017, 120: 845–854.
- [21] 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.
- [22] Prinsley R T, Leegood R C. Factors affecting photosynthetic induction in spinach leaves[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1986, 849: 244–253.
- [23] Shiba A, Kudo G, Notes A. Size-dependent sex allocation and reproductive investment in a gynodioecious shrub[J]. *Aob Plants*, 2016, 9: 89.
- [24] Barradas M C D, Zunzunegui M, Collantes M. Gender-related traits in the dioecious shrub *Empetrum rubrum* in two plant communities in the Magellanic Steppe[J]. *Acta Oecologica*, 2014, 60(10): 40–48.
- [25] Hesse E, Pannell J R. Sexual dimorphism in a dioecious population of the wind-pollinated herb *Mercurialis annua*: the interactive effects of resource availability and competition[J]. *Annals of Botany*, 2011, 107: 1039–1045.
- [26] Cornelissen T, Stiling P. Sex-biased herbivory: a meta-analysis of the effects of gender on plant-herbivore interactions[J]. *Oikos*, 2005, 111(3): 488–500.
- [27] Rocheleau A F, Houle G. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Corema conradii*(Empetraceae)[J]. *American Journal of Botany*, 2001, 88: 659–666.
- [28] Leigh A, Cosgrove M J, Nicotra A B. Reproductive allocation in a gender dimorphic shrub: anomalous females investment in *Gynatrix pulchella*[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6): 1261–1271.
- [29] Zhang C Y, Zhao X H, Gao L S, et al. Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate forest[J]. *Annals of Forest Science*, 2009, 66(8): 812.
- [30] Cedro A, Iszkuło G. Do females differ from males of European yew (*Taxus baccata* L.) in dendrochronological analysis?[J]. *Tree-Ring Research*, 2011, 67: 3–11.
- [31] Rovere A E, Aizen M A, Kitzberger T. Growth and climatic response of male and female trees of *Ausrocedrus chilensis*, a dioecious conifer from the temperate forests of southern south America[J]. *Ecoscience*, 2003, 195: 203.
- [32] Popp J W, Reinartz J A. Sexual dimorphism in biomass allocation and clonal growth of *Xanthoxylum americanum*[J]. *American Journal of Botany*, 1988, 75: 1732–1741.
- [33] Correia O, Barradas M. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus*[J]. *Plant Ecology*, 2000, 149: 131–142.
- [34] Obeso J R, Alvarez-Santullano M. Sex ratio, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 1602–1608.
- [35] Dawson T E, Ehleringer J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in box elder, *Acer negundo*[J]. *Ecology*, 1993, 74: 798–815.
- [36] Gehring J L, Monson R K. Sexual differences in gas exchange and response to environmental stress in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1994, 81: 166–174.

(责任编辑 赵 勃
责任编委 赵秀海)