

气候变化对雌雄异株植物影响的研究进展*

陈小梅^{1***} 危晖² 林媚珍¹

(¹广州大学地理科学学院, 广州 510006; ²中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要 雌雄异株植物作为陆地生态系统的重要组成部分, 在维持生态系统结构和功能稳定性方面发挥着关键作用。但是, 由于雌雄异株植物的不同性别植株在形态特征、生理特征和资源分配等方面均存在明显差异, 至今对全球气候变化背景下雌雄植物的性别差异响应机制的认识仍十分有限。本文综述了全球变暖、降水变化和大气 CO₂浓度升高等主要气候因子变化对雌雄异株植物的影响, 探讨了雌雄异株植物对气候变化响应的性别差异, 提出了未来雌雄异株植物与气候变化关系研究的重点, 以期为揭示陆地生态系统结构和功能稳定性对气候变化的响应机制提供参考依据。

关键词 全球气候变化; 雌雄异株植物; 性别差异响应; 生态系统稳定性

中图分类号 Q14 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)11-3144-06

Responses of dioecious plants to climate change: A review on the potential mechanisms. CHEN Xiao-mei^{1***}, WEI Hui², LIN Mei-zhen¹ (¹School of Geographical Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China; ²South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(11): 3144–3149.

Abstract: Dioecious plants represent an important part of the terrestrial plants and play a relevant role in regulating the ecosystem structure and function. The female and male plants differ significantly from each other in their morphological and physiological characteristics, as well as in their resource allocation strategies. However, their sex-specific responses to climate changes and the potential mechanisms are still less studied up to date. In this paper, we reviewed the sex-specific responses of dioecious plants to climate changes, including global warming, precipitation change, and elevated atmospheric CO₂ concentration. Based on literature analysis, we also discussed the mechanisms of such sex-specific responses of dioecious plants to climate changes. Finally, the potentially important study fields for dioecious plants in the context of global climate changes were presented. The review is expected to make a scientific contribution to understanding the stability of structure and function of ecosystems, especially for those ecosystems dominated by dioecious plants, under global change.

Key words: global climate change; dioecious plant; sex-specific response; ecosystem stability.

植物的性别分异出现于距今约 2500 万年前(邓传良等, 2009)。统计表明, 被子植物 13500 个属中有 959 个属(约 7%)具有雌雄异株现象, 240000 个种中有 14620 种是雌雄异株植物(6%) (Renner & Ricklefs, 1995)。特别是在热带和乔木比例较高的地区, 雌雄异株植物的比例高达 14% ~ 35% (Bawa, 1980; Geber *et al.*, 1999; Matallana *et al.*, 2005)。雌雄异株植物作为陆地生态系统的重要组成部分,

在维持生态系统群落结构和功能稳定性方面发挥着关键作用(赵亚洲等, 2010; 龙茹等, 2011)。

近几十年来, 气候变化特别是大气 CO₂浓度升高、气温上升和降水格局改变等对陆地生态系统稳定性的影响引起了广泛关注, 国内外已经开展了一些关于雌雄异株植物对气候变化响应的研究(Housard *et al.*, 1992; Wang & Griffin, 2003; Tognetti, 2012; Álvarez-Cansino *et al.*, 2013; Hultine *et al.*, 2013)。由于雌雄异株植物不同性别植株在个体存活率、形态特征、生理特征、物候周期以及资源分配方面均存在明显差异(郑兴峰和陈惠萍, 1998; 尹春

* 国家自然科学基金项目(41301055)和广州大学新苗计划项目(CXM1-1407)资助。

** 通讯作者 E-mail: xmchen@scib.ac.cn

收稿日期: 2014-04-04 接受日期: 2014-06-18

英和李春阳,2007),关于雌雄异株植物对主要气候因子变化的响应及其机制仍不清晰(胥晓等,2007; Rozas *et al.*, 2009)。特别是在一些雌雄异株植物占优势(如杨树和槭树)的生态系统,若缺乏关于雌雄个体对气候变化的差异响应认识,也不利于正确评估全球气候变化背景下陆地生态系统的稳定性和服务功能。本文综述了全球变暖、降水格局改变和大气CO₂浓度升高气候因子变化对雌雄异株植物影响的研究进展,探讨了雌雄异株植物不同性别个体对气候变化响应差异及其潜在机理,以期为揭示陆地生态系统群落结构和功能稳定性对气候变化响应机制提供参考依据。

1 雌雄异株植物的分化机制

植株的性别分异出现于约2500万年前(邓传良等,2009),远交优势、资源分配限制和环境塑造是目前被较为广泛接受的雌雄异株分化的机制(Bawa, 1980; Geber *et al.*, 1999; Sánchez-Vilas *et al.*, 2012)。因为雌雄异株有利于维持植物种群内的基因流,避免种内近交衰退和防止居群分化(Bawa, 1980; Renner & Ricklefs, 1995; 朱红艳等,2005),植物性别分离现象曾一直被认为是远交优势选择的结果。同时,在严峻的自然条件下,雌雄异株能保证植物将更多的资源集中用于维持最重要的功能,降低植物因为各部分资源分配不足而降低物种生存和繁殖能力,产生灭绝风险(Cox, 1981; Geber *et al.*, 1999)。

在过去几十年中,大量关于雌雄异株现象和不同性别个体之间的生理、形态和生态学特征的关系研究发现:雌雄异株现象与许多群落特征(如传粉、雌雄同体植株数量以及新鲜果实和种子量等)密切相关(Bawa, 1980; Renner & Ricklefs, 1995; Geber *et al.*, 1999)。这种相关性说明雌雄异株的出现,不仅仅与远交机制的进化优势相关,也可能是系统内各种生物和非生物因子共同作用、相互平衡的结果(Bawa, 1980; Cox, 1981)。雌性和雄性植株在繁殖生物学方面起着完全不同的作用(Bawa, 1980; Meagher, 1984),两者在资源需求和分配方面也存在较大的差异(Freeman *et al.*, 1976; Delph *et al.*, 2005; Sánchez-Vilas *et al.*, 2012)。而这些不同的资源需求反过来又会产生选择压力,使植物雌雄分异加剧(Bawa, 1980; Sánchez-Vilas *et al.*, 2012),这一资源分配限制假说也被大多数系统进化学家认为是植物

雌雄分异的主要原因之一。

雌雄异株物种在不同生境中能调节自身生长和繁殖策略,所以雌雄异株物种也可能来源于雌雄同株物种个体对不同环境条件的适应(Renner & Ricklefs, 1995; Geber *et al.*, 1999; Delph, 2003)。例如,在一些非常恶劣的环境中,由于营养的限制,植株无法同时维持雌雄2种性系统正常运行,可能会集中投资其中一种更具优势或者更为需要的性系统,舍弃或者降低对另一种系统的资源投资,导致雌雄异株(Geber *et al.*, 1999; Sánchez-Vilas *et al.*, 2012)。而且环境变化会影响植物的传粉生物学过程和雌雄植株之间的远交繁殖成功率,进而影响雌雄异株的发展(Geber *et al.*, 1999; Delph, 2003)。

综合来说,远交优势、资源分配限制和环境塑造是雌雄异株的主要机制,但并不能将其分化简单地归于其中某一种机制,雌雄异株可能是多种机制共同作用的结果。由于不同性别植株在形态特征、生理特征和资源分配等方面都存在明显差异,在全球变化背景下,雌雄异株植物对全球变暖、降水格局改变和大气CO₂浓度升高的差异响应也成为研究热点。

2 气候变化对雌雄异株植物的影响

2.1 全球变暖的影响

持续的观测表明,全球气温正在逐渐升高,雌雄异株植物不同性别植株对全球变暖的响应机理尚无统一结论(Jones *et al.*, 1999; Xu *et al.*, 2008; Tognetti, 2012)。青杨(*Populus cathayana*)广泛分布于中国中部、北部和西南地区,是一种典型的雌雄异株植物(Xu *et al.*, 2008)。研究表明,温度升高能明显改变青杨的生理特征、繁殖与资源分配策略,而这些改变在青杨雌雄植株之间并不一致(Xu *et al.*, 2008, 2010; Zhao *et al.*, 2012)。例如,Xu等(2008)通过一个为期4个月的培养实验发现,升温能明显增加青杨的个体增长速率和光合合成速率,降低其水分利用效率、丙二醛和脱落酸含量。在水分充足的情况下,升温导致雌性植株将更多的资源用于个体生长(Xu *et al.*, 2008, 2010),且水分利用效率、丙二醛和脱落酸含量降低的程度明显低于雄性植株(Xu *et al.*, 2008)。Jones等(1999)在加拿大高纬度地区使用小型开顶箱增温培养北极柳(*Salix arctica*),3年的观测结果表明,雌性北极柳植株的净同化效率明显高于雄性植株,并且不同性别植株净同

化效率受到不同的环境因子控制。Hultine 等(2013)认为,温度升高可能会导致一些雌性个体在资源丰富生境中的优势地位逐渐消失,而雄性个体在资源相对贫乏的生境中的优势度则相对提高。

不同性别植株对全球变暖的响应方向和程度可能还依赖于其所处的环境状况。Jones 等(1999)在对北极柳的研究中发现,在干旱和湿润两种生境中生长的雌雄北极柳个体的净同化效率对实验增温的响应方向完全相反:在干旱环境中,变暖明显增加雌性个体的净同化效率但降低雄性个体的净同化效率;在湿润环境中,变暖会显著抑制雌性植株的净同化效率,提高雄性个体的净同化效率。雌雄异株植物对全球变暖的性别差异响应因环境而异,一方面与环境因子的交互作用有关(Jones et al., 1999; Tognetti, 2012; Zhao et al., 2012),另一方面也可能是因为雌雄植株对环境因子变化的适应策略不同(Stark & Mcletchie, 2006; Li et al., 2007)。

综上所述,全球变暖对雌雄异株植物不同性别个体的影响不同,其差异主要体现在个体净同化效率、水分利用效率、气孔导度、环境胁迫的耐受性及资源分配比例等生理指标上,同时其性别差异响应还受到其他环境因子的影响。

2.2 降水变化的影响

伴随全球气温的升高,区域和全球降水格局也在发生变化(IPCC, 2007),这些变化也可能影响雌雄异株植物的生理形态特征及其分布格局。Wolfe 和 Shmida(1997)对以色列一种沙漠灌木浆果木犀草(*Ochradenus baccatus*)在不同纬度上生长的24个群落的调查发现,降雨量的减少导致群落中能产生果实的雄性个体数下降,雌性个体数增加。Álvarez-Cansino 等(2013)在伊比利亚半岛不同纬度梯度上的岩帚兰属植物 *Corema album* 的调查表明,随着降雨量的增加,植物冠层尺寸和光合层高度的性别二态性指数均呈现降低的趋势。而 Schmidt 等(2010)发现,北极柳雌雄个体生长速率对降雪量改变的响应程度并无显著差异。这些不一致的结果表明不同的雌雄异株植物对降水变化的响应存在差异。

雌雄异株植物不同性别个体对水分胁迫的耐受性和响应程度也存在差异(Zhang et al., 2010; Yang et al., 2011; Han et al., 2013)。Zimmerman 和 Lechowicz(1982)对小酸模(*Rumex acetosella*)的研究表明,干旱会导致雌雄植株生长速率显著下降,而雄性植株具有更高的抗旱性能。Xu 等(2008)对青杨的

水分控制实验表明,干旱处理(30%田间持水量)会改变青杨一系列的生理生化指标,并且部分指标在雌雄植株之间的变化程度不同,如干旱对雌性青杨植株光合能力的限制强度要大于雄性植株。杨鹏和胥晓(2012)研究发现,淹水胁迫抑制青杨雌雄幼苗的生长和部分生理过程,青杨雄株表现出更强的抗逆性。雌性个体对水分胁迫的敏感性大于雄性个体,这一推断也受到其他研究结果的支持(Zhang et al., 2010; Yang et al., 2011; Han et al., 2013)。此外,雌雄异株植物个体对水分状态的差异响应,也有可能受到其他因子(如林分年龄)的影响(Houssard et al., 1992; Rozas et al., 2009)。

2.3 大气 CO₂浓度升高的影响

自工业革命以来,大气 CO₂浓度增加了约 100 ppm,并且在未来一定时期内仍将处于增加趋势(IPCC, 2007)。在当前大气 CO₂浓度水平下,雌雄异株植物不同性别个体的净同化速率呈现无差异、雌性大于雄性和雄性大于雌性 3 种状态(Jones et al., 1999; Wang & Griffin, 2003; 胥晓等, 2007; Zhao et al., 2012; Li et al., 2013)。不同性别植株间的净同化速率对大气 CO₂浓度升高的响应不一致,可能会逐渐改变生态系统的种群结构(例如,从雌性占优势的种群转为雄性占优势的种群),种群结构的偏移会进一步造成种群功能的变化(Wang & Curtis, 2001),进而影响整个生态系统的物质和能量循环。

同时,大气 CO₂浓度升高对不同性别植株个体的其他生理和形态的影响也有差异。Zhao 等(2012)对青杨幼叶的研究表明,雌性植株叶片干重和比叶面积均高于雄性植株,当提高大气 CO₂浓度时,雌雄个体间叶片干重的差值变大,而比叶面积则变为雄性植株高于雌性,但这种影响在成熟叶片上表现并不明显。Wang 和 Curtis(2001)发现,在高 N 环境下,雄性颤杨(*Populus tremuloides*)在夜间的暗呼吸速率高于雌性植株,但在 CO₂浓度升高的背景下,两者之间的优劣关系发生转变,即雌性植株高于雄性植株,而这一现象在低 N 环境下未观察到,表明其他环境因子也会影响植株对 CO₂浓度升高的响应。Zhao 等(2011)研究也表明,青杨雌性个体对 CO₂浓度升高和 N 沉降的响应比雄性个体更为敏感,其生长和光合能力会受到更大的抑制。C-N 耦合作用在植物生长中起重要作用,N 沉降导致的生态系统内营养元素动态变化(Chen et al., 2011; Montesinos et al., 2012),也可能是不同性别植株对

大气 CO₂浓度升高响应不一致的原因 (Zhao et al. , 2011)。

以前的研究表明,提高大气 CO₂浓度可以增加陆地生态系统的植被生物量 (Curtis & Wang, 1998; Ainsworth & Long, 2005)。然而,雌雄异株植物不同性别植株对其响应方向是否一致,响应程度有没有差异,仍然是亟待解决的问题 (Wang & Curtis, 2001; Wang & Griffin, 2003),这些不确定性将影响我们准确评估大气 CO₂浓度升高背景下陆地生态系统群落结构和功能的稳定性。

3 雌雄异株植物对气候变化的性别差异响应机理

对于一些雌雄异株植物而言,两性个体对环境压力的差异响应极有可能是其不同资源分配策略造成 (Dawson & Bliss, 1989; Geber et al. , 1999)。例如,相比于雌性植株,小酸模的雄性个体将更多生物量分配到根,这样的资源分配有利于雄性个体在水分胁迫的环境中更好地生长 (Zimmerman & Lechowicz, 1982)。Han 等 (2013) 通过观察青杨两性个体不同器官对干旱胁迫的响应发现,嫁接雄性青杨根系可以增加雌性植株对水分胁迫的耐受性,雄性个体根系干重显著高于对应的雌性个体;另外,他们还发现,雄性个体的根系具有更高的水势,两者间水势差异表明雄性植株具有更好的水分吸收能力,这也是雄性植株具有更高水分胁迫耐受性的原因之一。同样,雌雄异株植物资源分配策略的不同也可能是雌雄植株对温度或者 CO₂浓度升高差异响应的潜在机理 (Jones et al. , 1999; Zhao et al. , 2012)。

鉴于许多性别差异出现在植物花期之前 (尹春英和李春阳,2007),两性个体间资源分配差异显然不是两者对气候变化响应不一致的唯一原因 (Wang & Curtis, 2001),两性个体间不同的生理特征和细胞防御机制也可能是其差异响应的潜在原因 (Correia & Diaz Barradas, 2000; Yang et al. , 2011)。以颤杨为例,雄性颤杨有更高的气孔导度和一些更有利固定 CO₂的生理特征 (如雄性个体叶片二磷酸核酮糖羧化酶 Rubisco 具有更高的最大 CO₂固定速率)。在大气 CO₂浓度升高的背景下,雄性颤杨个体一方面因为更高的气孔导度能更有利 CO₂进入叶片;另一方面,由于叶片 Rubisco 具有更强的 CO₂固定能力,雄性个体可能不会受到 Rubisco 合成速率的限制,对大气 CO₂浓度升高的响应更强烈 (Wang & Curtis, 2001)。类似这些生理特征的差异可能也是

导致雌雄异株植物对温度升高和降水变化响应差异的原因。例如,Correia 和 Diaz Barradas (2000) 观察到在较好的环境条件下 (水热供应充足),乳香黄连木 (*Pistacia lentiscus*) 雌雄植株叶片具有相似的光合特征,但是在自然环境下 (水分胁迫),雌性植株具有更低的气孔导度和光合速率。因此,在温度升高或者降水改变导致湿度变化时,雌性个体可能会更大程度地以降低 CO₂ 固定为代价,减少水分散失 (Xu et al. , 2008)。此外,其他因素如种群密度、雌雄植株间不同的形态特征和分子结构也可能导致其对气候变化响应的差异 (郑兴峰和陈慧萍,1998)。

4 结语

雌雄异株植物是陆地生态系统的重要组成部分,由于漫长的基因选择和环境塑造,两性个体出现分化。当前主要集中于不同植物的性别鉴定和性别比例研究,期望探明其性别决定的原因和分化机制,从而揭示植物进化的奥秘和性染色体的演化过程。在当前气候变化背景下,关于雌雄异株植物对全球变暖、降水格局改变和大气 CO₂浓度升高等气候因子的响应研究仍然有限,其响应机制仍不清楚。今后工作应该加强以下几方面研究:(1) 关于气候变化背景下,雌雄异株植物种群性比、空间分布等群落结构特征研究。由于不同性别植株对气候变化的响应存在差异,种群结构会随之变化,进而影响整个生态系统的物质和能量循环,破坏生态系统稳定性,而国内外关于群落结构层次方面的研究仍然有限。(2) 需要开展更多长期的野外控制实验,研究特定环境中雌雄异株植物性别差异响应的驱动机制。(3) 多种环境因子的耦合作用研究,探索多个环境因子耦合 (如碳-氮-水) 作用下,雌雄异株植物形态特征、生理特征和资源分配等变化趋势。(4) 由于研究所选取的物种和生境不同,雌雄异株植物对气候变化响应研究结论不一致:究竟是生境,亦或是物种本身生理特征决定其响应规律? 因此,未来研究需要更深入探索不同生境下同一物种雌雄植株,以及同一生境下不同物种雌雄植株对气候变化的响应规律。

参考文献

- 邓传良, 贾彦彦, 张淮超, 等. 2009. 雌雄异株植物性染色体演化研究进展. 安徽农业科学, 37(27): 12917–12920.

- 龙 茹, 尚 策, 曲 上, 等. 2011. 大叶杨群落植物性系统多样性的分布格局. 北京林业大学学报, **33**(5): 34–41.
- 胥 晓, 杨 帆, 尹春英, 等. 2007. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. 应用生态学报, **18**(11): 2626–2631.
- 杨 鹏, 胥 晓. 2012. 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性及生长的影响. 植物生态学报, **36**(1): 81–87.
- 尹春英, 李春阳. 2007. 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究进展与展望. 应用与环境生物学报, **13**(3): 419–425.
- 赵亚洲, 辛雅芬, 马钦彦, 等. 2010. 雌雄异株树种黄连木种群性比及空间分布. 生态学杂志, **29**(6): 1087–1093.
- 郑兴峰, 陈惠萍. 1998. 三种阔叶树雌雄异株木材结构的比较. 云南植物研究, **20**(4): 424–428.
- 朱红艳, 康 明, 叶其刚, 等. 2005. 雌雄异株稀有植物金花木(*Eurycorymbus caraleriei*)自然居群的等位酶遗传多样性研究. 武汉植物学研究, **23**(4): 310–318.
- Ainsworth EA, Long SP. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, **165**: 351–372.
- Álvarez-Cansino L, Zunzunegui M, Diaz Barradas MC, et al. 2013. Effects of temperature and rainfall variation on population structure and sexual dimorphism across the geographical range of a dioecious species. *Population Ecology*, **55**: 135–146.
- Bawa KS. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 15–39.
- Chen LH, Han Y, Jiang H, et al. 2011. Nitrogen nutrient status induces sexual differences in responses to cadmium in *Populus yunnanensis*. *Journal of Experimental Botany*, **62**: 5037–5050.
- Correia O, Diaz Barradas MC. 2000. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L. *Plant Ecology*, **149**: 131–142.
- Cox PA. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *The American Naturalist*, **117**: 295–307.
- Curtis PS, Wang XZ. 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, **113**: 299–313.
- Dawson TE, Bliss LC. 1989. Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: The physiological basis for habitat partitioning between the sexes. *Oecologia*, **79**: 332–343.
- Delph LF. 2003. Sexual dimorphism in gender plasticity and its consequences for breeding system evolution. *Evolution & Development*, **5**: 34–39.
- Delph LF, Gehring JL, Michele Arntz A, et al. 2005. Genetic correlations with floral display lead to sexual dimorphism in the cost of reproduction. *The American Naturalist*, **166**: S31–S41.
- Freeman DC, Klikoff LG, Harper KT. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, **193**: 597–599.
- Geber MA, Dawson TE, Delph LF. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants. New York: Springer-Verlag.
- Han Y, Wang YH, Jiang H, et al. 2013. Reciprocal grafting separates the roles of the root and shoot in sex-related drought responses in *Populus cathayana* males and females. *Plant, Cell and Environment*, **36**: 356–364.
- Houssard C, Escarré J, Vartanian N. 1992. Water stress effects on successional populations of the dioecious herb, *Rumex acetosella* L. *New Phytologist*, **120**: 551–559.
- Hultine KR, Burch KG, Ehleringer JR. 2013. Gender specific patterns of carbon uptake and water use in a dominant riparian tree species exposed to a warming climate. *Global Change Biology*, **19**: 3390–3405.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jones MH, Macdonald SE, Henry GHR. 1999. Sex- and habitat-specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change. *Oikos*, **87**: 129–138.
- Li CY, Xu G, Zang RG, et al. 2007. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, **27**: 399–406.
- Li L, Zhang YB, Luo JX, et al. 2013. Sex-specific responses of *Populus yunnanensis* exposed to elevated CO₂ and salinity. *Physiologia Plantarum*, **147**: 477–488.
- Matallana G, Wendt T, Araujo DSD, et al. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany*, **92**: 1513–1519.
- Meagher TR. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **71**: 254–264.
- Montesinos D, Villar-Salvador P, García-Fayos P, et al. 2012. Genders in *Juniperus thurifera* have different functional responses to variations in nutrient availability. *New Phytologist*, **193**: 705–712.
- Renner SS, Ricklefs RE. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, **82**: 596–606.
- Rozas V, DeSoto L, Olano JM. 2009. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist*, **182**: 687–697.
- Sánchez-Vilas J, Bermúdez R, Retuerto R. 2012. Soil water content and patterns of allocation to below- and above-ground biomass in the sexes of the subdioecious plant *Honckenya peploides*. *Annals of Botany*, **110**: 839–848.
- Schmidt NM, Baittinger C, Kollmann J, et al. 2010. Consistent dendrochronological response of the dioecious *Salix arctica* to variation in local snow precipitation across gender and vegetation types. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **42**: 471–475.

- Stark LR, McLetchie DN. 2006. Gender-specific heat-shock tolerance of hydrated leaves in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Physiologia Plantarum*, **126**: 187–195.
- Tognetti R. 2012. Adaptation to climate change of dioecious plants: Does gender balance matter? *Tree Physiology*, **32**: 1321–1324.
- Wang XZ, Curtis PS. 2001. Gender-specific responses of *Populus tremuloides* to atmospheric CO₂ enrichment. *New Phytologist*, **150**: 675–684.
- Wang XZ, Griffin KL. 2003. Sex-specific physiological and growth responses to elevated atmospheric CO₂ in *Silene latifolia* Poiret. *Global Change Biology*, **9**: 612–618.
- Wolfe LM, Shmida A. 1997. The ecology of sex expression in a Gynodioecious Israeli desert shrub (*Ochradenus baccatus*). *Ecology*, **78**: 101–110.
- Xu X, Peng GQ, Wu CC, et al. 2010. Global warming induces female cuttings of *Populus cathayana* to allocate more biomass C and N to aboveground organs than do male cuttings. *Australian Journal of Botany*, **58**: 519–526.
- Xu X, Yang F, Xiao XW, et al. 2008. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell and Environment*, **31**: 850–860.
- Yang F, Wang Y, Wang J, et al. 2011. Different eco-physiological responses between male and female *Populus deltoides* clones to waterlogging stress. *Forest Ecology and Management*, **262**: 1963–1971.
- Zhang S, Chen FG, Peng SM, et al. 2010. Comparative physiological, ultrastructural and proteomic analyses reveal sexual differences in the responses of *Populus cathayana* under drought stress. *Proteomics*, **10**: 2661–2677.
- Zhao HX, Xu X, Zhang YB, et al. 2011. Nitrogen deposition limits photosynthetic response to elevated CO₂ differentially in a dioecious species. *Oecologia*, **165**: 41–54.
- Zhao HX, Li YP, Zhang XL, et al. 2012. Sex-related and stage-dependent source-to-sink transition in *Populus cathayana* grown at elevated CO₂ and elevated temperature. *Tree Physiology*, **32**: 1325–1338.
- Zimmerman JK, Lechowicz MJ. 1982. Responses to moisture stress in male and female plants of *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae). *Oecologia*, **53**: 305–309.

作者简介 陈小梅,女,1985年生,博士,讲师,研究方向为全球变化与陆地生态系统,发表论文8篇。E-mail: xmchen@scib.ac.cn

责任编辑 王伟