

DOI: 10.20103/j.stxb.202207262135

张碧嘉, 于森, 徐晴, 王泽锦, 樊大勇, 杨宝祥, 袁启华, 张新娜, 徐程扬. 性别和发育阶段对绒毛白蜡光合特征及叶功能性状的影响. 生态学报, 2024, 44(1): 295-305.

Zhang B J, Yu M, Xu Q, Wang Z J, Fan D Y, Yang B X, Yuan Q H, Zhang X N, Xu C Y. Effects of gender and development stages on photosynthetic characteristics and leaf functional traits of *Fraxinus velutina* Torr. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 295-305.

性别和发育阶段对绒毛白蜡光合特征及叶功能性状的影响

张碧嘉¹, 于森¹, 徐晴¹, 王泽锦¹, 樊大勇¹, 杨宝祥², 袁启华³, 张新娜^{1,*}, 徐程扬¹

1 北京林业大学 森林培育与保护教育部重点实验室, 干旱半干旱地区森林培育及生态系统研究国家林草局重点实验室, 城市林业研究中心, 北京 100083

2 北京市西山试验林场管理处, 北京 100095

3 永定河休闲森林公园管理处, 北京 100010

摘要:雌雄异株植物资源分配模式上往往表现出显著的性别二态性,但在叶片光合及功能性状上是否有差异目前仍未有定论,且与发育阶段的关系尚不明确。阐明上述问题,能够进一步了解雌雄异株植物的生理生态特征,并为理解性别对性二态植物生长发育的影响机制提供理论依据。以雌雄异株绒毛白蜡(*Fraxinus velutina* Torr.)为研究对象,针对不同发育阶段不同性别植株进行光合特征及叶功能性状测定,采用双因素方差分析了不同发育阶段下雌雄植株光合能力及叶功能性状的性别间差异,采用 Pearson 检验了雌雄植株各叶功能性状之间的相关性,并采用标准化主轴分析(Standardized major axis regression, SMA)分析不同性别植株净光合速率与叶功能性状的相关性。结果表明性别和发育阶段显著影响植物个体的光合能力和叶功能性状。总体而言,雄树在坐果期和果实成熟期均表现出更强的净光合速率(P_n)、更高的比叶面积(SLA)、叶绿素含量(Chl)和叶氮含量(LNC);而雌树在果实膨大期表现出更强 P_n 、SLA 和 Chl。雌雄性别内 P_n 与 SLA、Chl 和 LNC 间均呈显著正相关($P<0.05$),雄树的 SLA vs. P_n 的斜率大于雌树($P<0.05$);Chl vs. P_n 的关系在性别间不显著($P>0.05$);雄树的 LNC vs. P_n 的斜率大于雌树($P<0.05$)。SMA 结果表明雄树的光能利用效率和光合氮素利用效率高于雌树,雌树将更多的生物量和氮素用于非光合作用过程,但两者的光吸收率并无差异。结果表明绒毛白蜡雌雄个体的生活史策略不同,在不同发育阶段中的光合特征及叶功能性状上存在显著的性别二态性。

关键词:雌雄异株;绒毛白蜡;光合能力;发育阶段;叶功能性状

Effects of gender and development stages on photosynthetic characteristics and leaf functional traits of *Fraxinus velutina* Torr

ZHANG Bijia¹, YU Miao¹, XU Qing¹, WANG Zejin¹, FAN Dayong¹, YANG Baoxiang², YUAN Qihua³, ZHANG Xinna^{1,*}, XU Chengyang¹

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem of State Forestry and Grassland Administration, Research Center for Urban Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Beijing Xishan Experimental Forest Farm Management Office Hot Spring Germplasm Resources Station, Beijing 100095, China

3 Yongding River Leisure Forest Park Management Office, Beijing 100010, China

Abstract: The resource allocation patterns of dioecious plants often show significant gender dimorphism. but whether there

基金项目:国家自然科学基金项目(32271832);国家重点研发计划项目(2021YFE0193200-3)

收稿日期:2022-07-26; **网络出版日期:**2023-09-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangxinna0513@163.com

are differences in leaf photosynthetic and leaf functional traits between dioecious plants is still uncertain, as well as the relationship with development stages is not clear. Clarifying the above-mentioned problems can further understand the physiological and ecological characteristics of dioecious plants, and provide a theoretical basis for understanding the influence mechanism of gender effects on the growth and development of sexual dimorphic plants. In our research, the photosynthetic characteristics and leaf functional traits between gender in dioecious species *Fraxinus velutina* Torr. were measured at three different development stages (Fruit setting stage, Fast-growing stage, and Fruit ripening stage). A two-way ANOVA was used to analyze the gender differences in photosynthetic capacity and leaf functional traits of male and female plants among different development stages. Pearson was used to test the correlation between leaf functional traits of male and female plants, and a standardized major axis regression (SMA) was used to understand the correlation between net photosynthetic rate and leaf functional traits of different gender plants. The results showed that gender and development stages significantly affected the photosynthetic capacity and leaf functional traits in *F. velutina* Torr. Generally speaking, compared with female trees, male ones showed higher net photosynthetic rate (P_n), specific leaf area (SLA), chlorophyll content (Chl) and leaf nitrogen content (LNC) at fruit setting stage and fruit ripening stage, and lower P_n , SLA, and Chl in the fruit growing stage. There was a significant positive correlation between P_n and SLA, Chl and LNC in male and female ($P < 0.05$), and the slope of SLA vs. P_n was higher in male trees than female trees ($P < 0.05$). The relationship between Chl vs. P_n was not significant between the genders ($P > 0.05$) and the slope of LNC vs. P_n of male trees was higher than that of female trees ($P < 0.05$). The results of SMA model indicated that the light energy utilization efficiency and photosynthetic nitrogen utilization efficiency were higher in male trees than those in female trees, and female trees would use more biomass and nitrogen for non-photosynthetic processes, but no significant differences were found in light absorption rate between genders. The results of this study showed that the life history strategies of male and female individuals of *F. velutina* Torr. were different, and there existed significant sex dimorphism in photosynthetic traits and leaf functional traits at three different development stages.

Key Words: dioecious plant; *Fraxinus velutina* Torr.; photosynthetic capacity; development stage; leaf functional traits

叶片功能性状能够显著影响生态功能,并反映植被对环境的响应和适应对策。Wright 等^[1]提出的叶经济型谱中包括了净光合速率(P_n)、比叶面积(SLA)、叶氮含量(LNC)等六类叶片功能性状。研究发现植物叶经济型谱由快速投资-回收到低速投资-回收维度变化,反映了植物对环境适应的不同对策^[2-4]。叶经济型谱在预测全球变化下生态系统结构和功能的变化^[5-6]、恢复生态学^[7]、入侵生态学^[8-9]等各个生态学研究领域均有重要的研究价值。对于叶经济型谱的进一步研究表明,气候^[3,10]、种间及种内关系^[11-12]、基因变异^[13]、环境胁迫^[14-15]均显著影响叶经济型谱,反映在两两性状关系之间的斜率、截距和位移上。

然而,目前很少研究性别分化对叶经济型谱的影响。事实上,雌雄异株植物对维持物种多样性具有重要意义,是陆地生态系统必不可少的组成部分。相关研究表明,雌雄异株植物生殖资源分配策略是否存在性别间差异尚无统一认识,绝大多数研究认为,雌性植株往往在繁殖过程中投入更多的资源,进而导致不同性别个体在叶片大小^[16]、光合性能^[17]、气孔导度和水分利用效率^[18]等叶片功能性状上存在遗传差异。但不同研究结果也不尽相同,以光合能力和气孔导度为例,部分研究表明,雌性植株净光合速率普遍高于雄性,同时表现出更高的气孔导度^[17,19-20],但也有研究发现雄性植株具有更高净光合速率和水分利用效率^[18-19],这可能与不同的发育阶段相关。有研究表明,植物叶片化学元素在不同的发育阶段存在差异^[21-22],养分在不同发育阶段具有的不同分配方式,主要是满足不同生长期对植物养分的需求。

雌雄异株植物绒毛白蜡(*Fraxinus velutina* Torr.)具有适应性强、耐盐碱、耐水涝等优良特性,是盐碱地的重要绿化树种^[23]。已有研究发现绒毛白蜡树种存在明显的性别分化,主要表现在叶片矿质元素含量等方面,已经成为影响林分健康及其生态功能发挥的关键问题^[24]。光合能力、叶功能性状与树体的生长发育密切相关,在不同季节动态,植物对光需求量和资源分配存在性别间差异,探究性二态植物的光合特征及其叶功能性状的关系,对造林树种选择及树木精准管护具有重要意义。本研究以雌雄异株绒毛白蜡为研究对象,在不同

繁殖活动时期对不同性别植株的光合特征和叶功能性状进行测定,旨在回答以下问题:(1)不同发育阶段绒毛白蜡的光合能力是否存在差异?(2)不同发育阶段绒毛白蜡叶功能性状是否存在性别间差异?(3)净光合速率与叶功能性状间的关系是否存在性别间差异?

1 材料与方法

1.1 采样方法

试验地点位于北京市海淀区温泉苗圃(40°3'N, 116°10'E),在样地中标记9年生不同性别绒毛白蜡31株,其中雄树22株,雌树9株,雄树树高为(7.4±0.6)m、胸径为(13.4±1.1)cm,雌树树高为(7.3±0.4)m、胸径为(13.5±1.1)cm,雌雄样本植株树高、胸径无显著差异($T=27.32, P=0.15$),生长状况良好。于2021年5月至10月进行采集,将整样本植株树枝条进一步划分为一级枝、二级枝和三级枝(图1)。每一个样本植株选择南向生长状况一致、健康无病虫害的二级枝3—5个,用标签进行标记。将发育阶段划分为坐果期(5—6月)、果实膨大期(8月)和果实成熟期(10月)3个时期,在每个发育阶段,选择晴朗无风的天气,在上午9:00—11:00期间采集标记好的三级枝的叶片进行生理指标的测定。

1.2 生理指标测定方法

1.2.1 光合指标测定

在天气晴朗的上午9:00—11:00点,对每个发育阶段的31株绒毛白蜡,采用高枝剪剪取所标记的三级枝(2—3枝),即刻放入装满清水的水桶中,随后于水下剪去1/2长度枝条以防木质部栓塞导致的光合能力下降。预实验表明,在 $1200\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 饱和光强下2个小时光合速率、气孔导度没有下降,说明并未出现木质部栓塞现象。采用Li-6400便捷式光合测定仪(Li-Cor, Lincoln, NE, USA),选取苗木上的第5—6片(从顶部向下数)向阳完整功能叶片进行光合作用的测定,测定最新展开叶的净光合速率(P_n),测定时设置光强为 $1200\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相对空气湿度30%—50%,叶室温度为25℃,CO₂浓度为(400±5)μmol/mol。当在此条件下达到稳态气体交换速率时,记录净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾(Tr)和细胞间CO₂浓度(C_i)。瞬时水分利用效率(WUE_i)为净光合速率与蒸腾速率之比。

CO₂响应曲线的测定,保持光强和叶室温度条件不变,CO₂浓度分别设置为400、300、200、150、100、50、400、400、600、800、1200、2000μmol/mol,每个浓度下稳定4—6min,稳定后记录数据。根据Long和Bernacchi模型^[25]计算Rubisco的最大羧化速率($V_{c\max}$)和最大电子传递速率($J_{\max}$)。

1.2.2 叶面积、叶干重测定

光合测定结束后,将部分最新完全展开叶取下带回实验室,利用Epson数字化扫描仪以及Win RHIZO图像分析软件测量叶面积(LA, cm²)。将叶片样品置于105℃下杀青30min,后在80℃下烘干至恒重(至少72h),称量叶干重(LB, g)。比叶面积(SLA, cm²/g)为叶面积与叶干重比值,比叶重(LMA, g/cm²)为叶干重与叶面积之比。

1.2.3 叶绿素含量测定

将光合测定结束后的叶片,采用乙醇丙酮混合液提取法进行测定^[26]。避开主脉将新鲜叶片剪成1—2mm宽的细条后混匀,准确称取0.1g于15mL离心管中并加入10mL乙醇:丙酮=1:1的提取液,将装有样品的离心管放置于黑暗环境中直到叶片完全变为白色。将提取液倒入比色皿中,分别在波长663、645nm下使用岛津

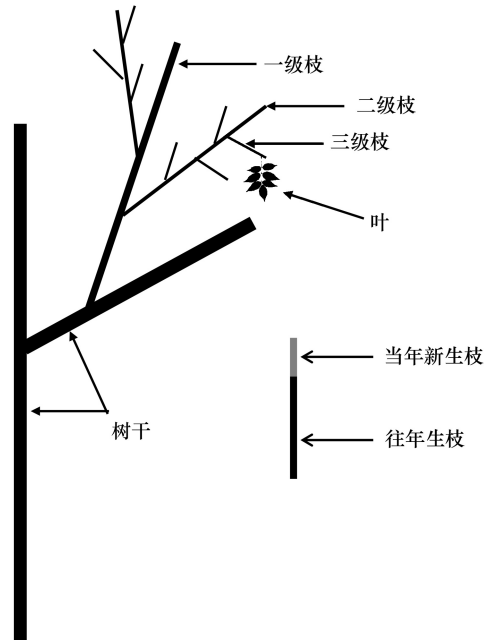


图1 枝条分级示意图

Fig.1 Branch classification schematic

UV-2600 紫外可见分光光度计测定吸光值。每个样品重复测定 3 次。计算公式如下:

叶绿素 a 含量:
$$\text{Chla}(\text{mg/g}) = \frac{(12.7 \times \text{OD}_{663} - 2.69 \times \text{OD}_{645}) \times 10}{1000 \times M} \tag{1}$$

叶绿素 b 含量:
$$\text{Chlb}(\text{mg/g}) = \frac{(22.9 \times \text{OD}_{645} - 4.68 \times \text{OD}_{663}) \times 10}{1000 \times M} \tag{2}$$

叶绿素总量:
$$\text{Chl}(\text{mg/g}) = \text{Chla} + \text{Chlb} \tag{3}$$

其中, M 为称取的叶片质量(g)。

1.2.4 叶片全氮含量测定

将完全烘干的叶片样本用研磨仪将叶片粉碎,过 100 目筛(孔径为 0.147mm),称取叶片 5mg,采用“动态闪烧—色谱分离(改进杜马斯燃烧法),使用元素分析仪(FLASH2000 CHNS/O)测定样品全氮含量(LNC,mg/g)^[27]。

1.3 数据分析

本研究数据采用双因素方差分析研究性别与发育阶段对光合特征、叶功能性状的影响,采用 Pearson 分析净光合速率与叶功能性状间的两两相关性。并针对净光合速率与叶功能性状间关系采用标准化主轴估计(Standardized major axis regression, SMA)分析。本研究涉及的所有数据均采用 Excel 2016 进行数据整理,使用 R 4.1.2 软件进行计算,其中“smatr”程序包用于 SMA 计算^[28],使用 Origin 2022 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同发育阶段雌雄个体的光合能力

绒毛白蜡的光合能力在不同发育阶段存在显著差异,在坐果期,光合能力偏低,在果实膨大期光合能力增强,而在果实成熟期下降,其总体趋势为先上升后下降。对于不同性别植株而言,在坐果期与果实成熟期,雄树的光合能力高于雌树,而在果实膨大期,雌树的光合能力偏高于雄树(图 2)。

由表 1、表 2 可知,果实膨大期的净光速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)、瞬时水分利用效率(WUE_i)显著高于坐果期与果实成熟期。坐果期与果实成熟期,绒毛白蜡雌树的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 Tr 、 WUE_i 、最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})显著高于雌树,但在果实膨大期,绒毛白蜡雌树的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 Tr 、 WUE_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} 显著高于雄树。绒毛白蜡雌雄个体的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 Tr 、 WUE_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} 在发育阶段间均存在显著差异($P < 0.05$),但雌雄之间的 P_n 、 C_i 、 Tr 、 WUE_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} 性别间无显著差异($P > 0.05$)。

表 1 不同发育阶段绒毛白蜡雌雄个体光合特征参数

Table 1 Photosynthetic characteristic parameters of male and female plants of *F. velutina* at different development stages

光合性状指标 Photosynthetic trait indicators	坐果期 Fruit setting stage		果实膨大期 Fast-growing stage		果实成熟期 Fruit ripening stage	
	雄树 Males	雌树 Females	雄树 Males	雌树 Females	雄树 Males	雌树 Females
$P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	5.67±1.82	3.21±1.41	7.89±2.95	8.13±0.71	5.37±2.23	5.13±2.11
$G_s/(\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	0.06±0.02	0.03±0.01	0.12±0.09	0.13±0.07	0.07±0.06	0.06±0.06
$C_i/(\mu\text{mol/mol})$	211.96±22.98	204.00±21.59	295.88±39.58	348.71±45.73	261.45±28.8	248.82±21.12
$Tr/(\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	0.81±0.24	0.51±0.23	1.09±0.34	1.13±0.43	0.91±0.49	0.90±0.28
$\text{WUE}_i/(\mu\text{mol/mm})$	7.16±1.75	6.55±1.39	7.18±1.69	8.51±3.93	5.42±1.27	5.29±1.52
$V_{\text{cmax}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	38.73±4.2	37.33±17.08	28.84±8.46	30.42±4.96	24.89±6.51	23.89±6.98
$J_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	69.61±7.53	56.82±16.18	62.87±11.75	71.61±10.22	53.11±6.28	43.48±6.06

P_n :净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s :气孔导度 Stomatal conductance; C_i :胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration; Tr :蒸腾速率 Transpiration rate; WUE_i :瞬时水分利用效率 Instantaneous water use efficiency; V_{cmax} :最大羧化效率 Maximum carboxylation rate; J_{max} :最大电子传递速率 Maximum electron transfer rate;数据均为测定的平均值±标准误(Mean±SE)

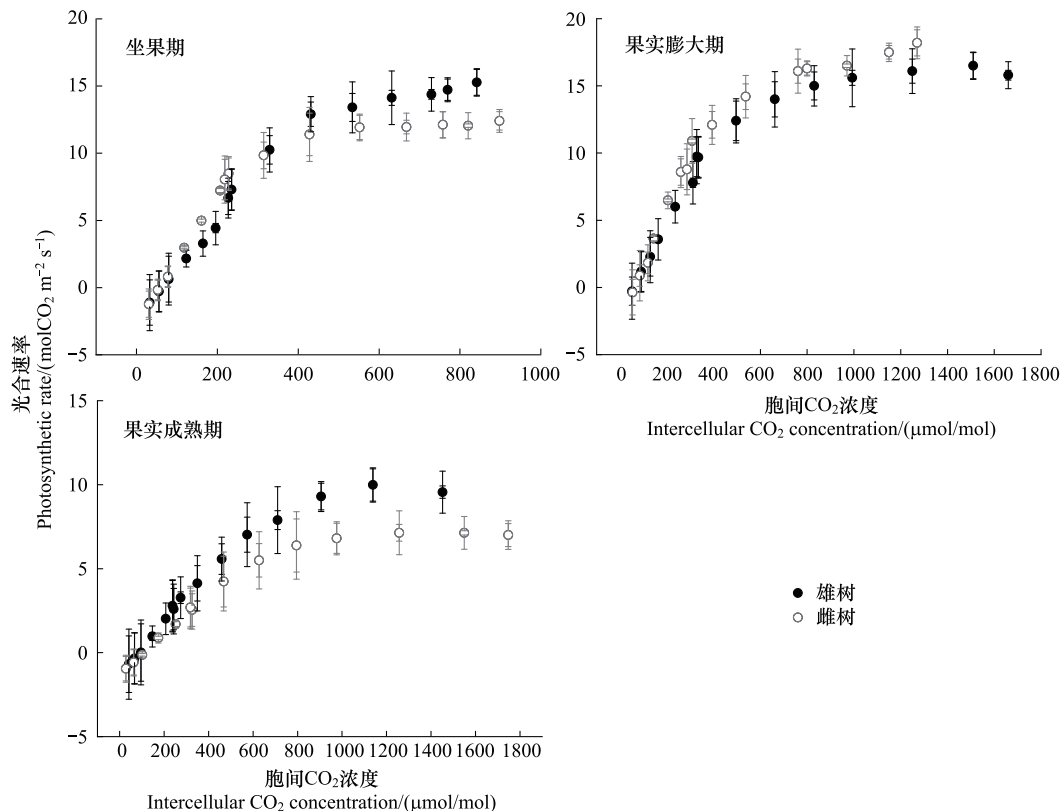
图2 绒毛白蜡雌雄植物在不同发育阶段的 CO₂响应曲线Fig.2 CO₂ response curves of male and female plants of *Fraxinus velutina* Torr. at different development stages

表2 不同发育阶段绒毛白蜡雌雄个体光合特征的双因素方差分析

Table 2 Results of two factor ANOVA on photosynthetic characteristics of male and female individuals of *F. velutina* at different development stages

变异来源 Source	$P_n/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$G_s/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$C_i/$ ($\mu\text{mol/mol}$)	$Tr/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$WUE_i/$ ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	$V_{\text{cmax}}/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$J_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
	F	F	F	F	F	F	F
性别 Gender	1.87 ^{ns}	4.61 *	1.01 ^{ns}	0.80 ^{ns}	0.10 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.83 ^{ns}
发育阶段 Development stages	10.73 ***	10.76 ***	42.85 ***	5.24 **	4.36 *	6.30 **	9.95 ***
性别×发育阶段 Gender×Development stages	1.68 ^{ns}	1.37 ^{ns}	4.60 *	0.96 ^{ns}	0.81 ^{ns}	0.12 ^{ns}	3.57 *

* , $P<0.05$; ** , $P<0.01$; *** , $P<0.001$; ns, $P>0.05$

2.2 不同发育阶段叶功能性状的性别间差异

如图3所示,雄树的叶干重(LB)和叶面积(LA)均大于雌树,且LB和LA在性别与时期均显著差异,不同发育阶段叶绿素含量(Chl)和叶片氮含量(LNC)存在显著差异,而比叶面积(SLA)和比叶重(LMA)在性别与时期差异均不显著。雄树的Chl在坐果期和果实成熟期大于雌树,且时期差异显著,雄树的LNC在坐果期和果实成熟期高于雌树,且在性别与时期均显著差异。

表3显示,雄树的 P_n 与LB、LA、Chl、LNC呈显著正相关($P<0.01$);LB与LA、Chl呈极显著正相关($P<0.001$),与SLA则呈显著负相关($P<0.001$);LA与SLA、Chl、LNC呈显著正相关($P<0.05$)。雌树的 P_n 与LB、LA、SLA、Chl、LNC呈显著正相关($P<0.05$);LB与LA呈显著正相关($P<0.01$),与SLA则呈显著负相关($P<0.01$);LA与SLA、Chl、LNC呈显著正相关($P<0.01$),Chl与LNC呈显著正相关($P<0.05$)。其他各性状之间

无显著相关性($P>0.05$)。

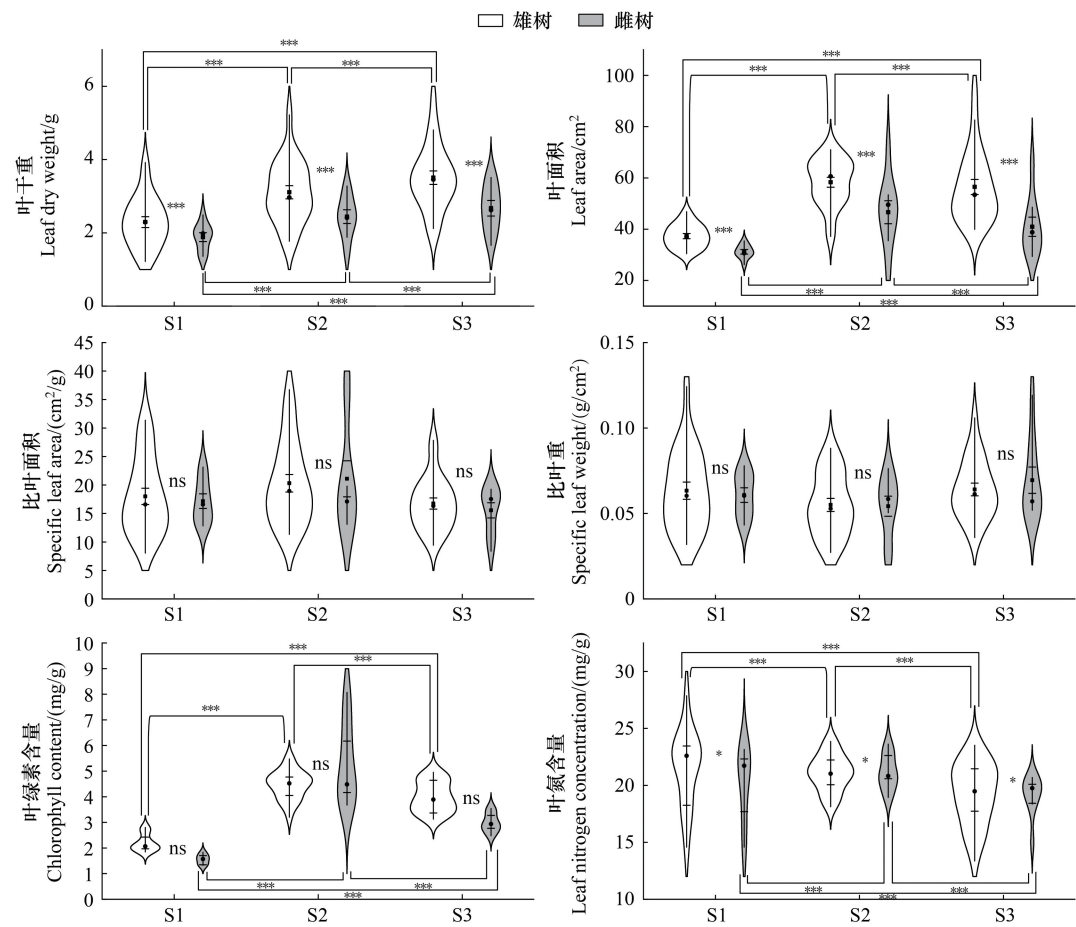


图3 不同发育阶段绒毛白蜡叶片生长指标

Fig.3 Leaf growth indexes of *F. velutina* at different development stages

S1:坐果期 Fruit setting stage.;S2:果实膨大期 Fast-growing stage;S3:果实成熟期 Fruit ripening stage;性别与时间差异显著($P<0.05^*$, $P<0.001^{***}$, $P>0.05^{ns}$)

表3 绒毛白蜡雌雄个体净光合速率与叶功能性状间的 Pearson 相关性($n=31$)

Table 3 Pearson correlation between male and female leaf functional traits of *F. velutina*

性别 Gender	指标 Index	净光合速率 <i>P_n</i>	叶干重 LB	叶面积 LA	比叶面积 SLA	叶绿素含量 Chl	叶片氮含量 LNC
雄树 Males	净光合速率 <i>P_n</i>	1					
	叶干重 LB	0.614 ***	1				
	叶面积 LA	0.992 ***	0.624 ***	1			
	比叶面积 SLA	0.331	-0.495 **	0.314 *	1		
	叶绿素含量 Chl	0.538 **	0.626 ***	0.558 **	-0.186	1	
	叶氮含量 LNC	0.496 **	0.245	0.523 **	0.260	0.085	1
	净光合速率 <i>P_n</i>	1					
雌树 Females	叶干重 LB	0.612 **	1				
	叶面积 LA	0.994 ***	0.590 **	1			
	比叶面积 SLA	0.604 **	-0.245 **	0.628 ***	1		
	叶绿素含量 Chl	0.748 ***	0.354	0.784 ***	0.534 *	1	
	叶氮含量 LNC	0.609 **	0.091	0.603 **	0.642 **	0.456 *	1
	净光合速率 <i>P_n</i>	1					
	叶干重 LB	0.612 **	1				

LB:叶干重 Leaf biomass; LA:叶面积 Leaf area; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LMA:比叶重 Specific leaf weight; Chl:叶绿素含量 Leaf chlorophyll content; LNC:叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$

2.3 净光合速率与叶功能性状间的性别分析

SMA 结果显示(表 4), P_n 在叶功能性状间的标准化主轴斜率存在性别间差异, 雄树的 LB 斜率显著于雌树且大于 1.0 ($P<0.001$), LA、SLA、LNC 的斜率大于雌树且小于 1.0 ($P<0.05$), 雌树的 Chl 斜率显著于雄树且大于 1.0 ($P<0.05$)。

图 4 显示, 绒毛白蜡雌雄个体的 P_n 与 LB、LA、SLA、Chl 和 LNC 均呈显著正相关 ($P<0.05$)。结果表明随着净光合速率的增强, LB、LA、SLA、Chl、LNC 含量在增大, 其中雄树的 LB、LA、SLA、LNC 斜率大于雌树, 说明雄树随着净光合速率增强的 LB、LA、SLA、LNC 增长速度大于雌树; 雌树的 Chl 斜率大于雄树, 雌树随着净光合速率增强的 Chl 增长速度大于雄树。

表 4 不同性别植株净光合速率与叶功能性状间 SMA 回归结果

Table 4 Summary of standardized major axis (SMA) regression results for the components examined in both genders

组分 Components	叶功能性状 Leaf functional traits	截距 Intercept	95%置信区间		斜率 Slope	95%置信区间		R^2	P
			95%CI			95%CI			
			最小值 Lower	最大值 Upper		最小值 Lower	最大值 Upper		
雄树	LB	-0.15	-0.28	0.01	1.99 ***	1.39	1.87	0.19	$P<0.05$
Males	LA	0.26	0.25	0.27	0.35 ***	0.31	0.39	0.92	$P<0.05$
	SLA	0.14	0.11	0.18	0.44 ***	0.30	0.64	0.15	$P<0.05$
	Chl	-0.14	-0.22	-0.06	1.30	0.91	1.86	0.24	$P<0.05$
	LNC	0.14	0.13	0.15	0.16 ***	0.11	0.22	0.23	$P<0.05$
雌树	LB	-0.24	-0.36	-0.12	1.34	0.98	1.83	0.58	$P<0.001$
Females	LA	0.26	0.25	0.27	0.26 ***	0.23	0.29	0.94	$P<0.001$
	SLA	0.15	0.12	0.18	0.24 ***	0.16	0.38	0.21	$P<0.05$
	Chl	-0.11	-0.25	0.03	1.52 *	1.10	2.10	0.56	$P<0.05$
	LNC	0.13	0.12	0.14	0.10 ***	0.07	0.15	0.40	$P<0.05$

* 表示斜率显著偏离 1; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$; CI: 置信区间 Confidence Interval

3 讨论

研究表明不同发育期对雄树和雌树光合和叶片功能性状有显著影响。尽管交互作用对于大多数光合和性状参数影响不显著, 但坐果期, 雌树的光合能力显著高于雄树。进一步分析其不同发育阶段雌雄株的光合生理和特征后发现, 雄树在坐果期和果实成熟期具有更高的 P_n 、 G_s 、 WUE_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} , 这与多数前人研究结果一致^[29-31], 雌树在果实膨大期的 P_n 、 G_s 、 WUE_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} 均大于雄树, 这与马文宝等^[32]在连香树的研究结果一致。在坐果期间, 雄树 P_n 、 G_s 、 Tr 高于雌树, 可能是因为雌树刚进行结实, 将大部分资源用于繁殖过程, 较少资源用于叶的光合作用过程, 进而导致其光合能力低于雄树^[33-34]。进入果实膨大期, 雌树 P_n 、 G_s 、 Tr 高于雄树, 表明雌树在果实成熟过程中, 果实充当碳和营养汇的角色, 发育中果实的强大碳汇增加了相邻叶片的光合速率, 类似的发现在其他树种中也有研究表明^[17, 20, 35-36]。而在果实成熟期, 雌雄植株的 P_n 均下降, 但雄树的 P_n 仍大于雌树, 可能是雄树的气孔导度高于雌树而导致的, 有研究指出净光合速率的降低是因为气孔导度的下降导致的 CO_2 供应减少^[37]。按相对生长理论的碳经济模型^[38], 相对生长速率是净同化速率 (NAR) 和叶面积比 (LAR) 的乘积。而 LAR 是比叶面积 (SLA) 和叶生物量比 (LMR) 的乘积, NAR 的主要贡献者是光合速率 (P_n)。就整个发育阶段而言, 雄树和雌树在 P_n 和 SLA 上均差异不显著 (表 2, 图 3)。因此宋爱云等人所观察到的雌树长势较弱, 抗逆性能较差^[24]的原因, 可能与 LMR 等生物量分配模式相关。 P_n 在性别间差异不显著也体现在 V_{cmax} 和 J_{max} 上, 两者共同决定了 P_n ^[39-40]。就整个发育阶段而言雄树的 G_s 大于雌树 (表 1), 暗示雄树对蒸腾水分散失的整体控制能力要低于雌树。两性之间 WUE_i 无显著差异, 出现这种矛盾结果的原因可能是瞬时水分利用效率不能反映长期水分利用效率^[20, 41], 因此需要用稳定性碳同位素等研究方法进一步研

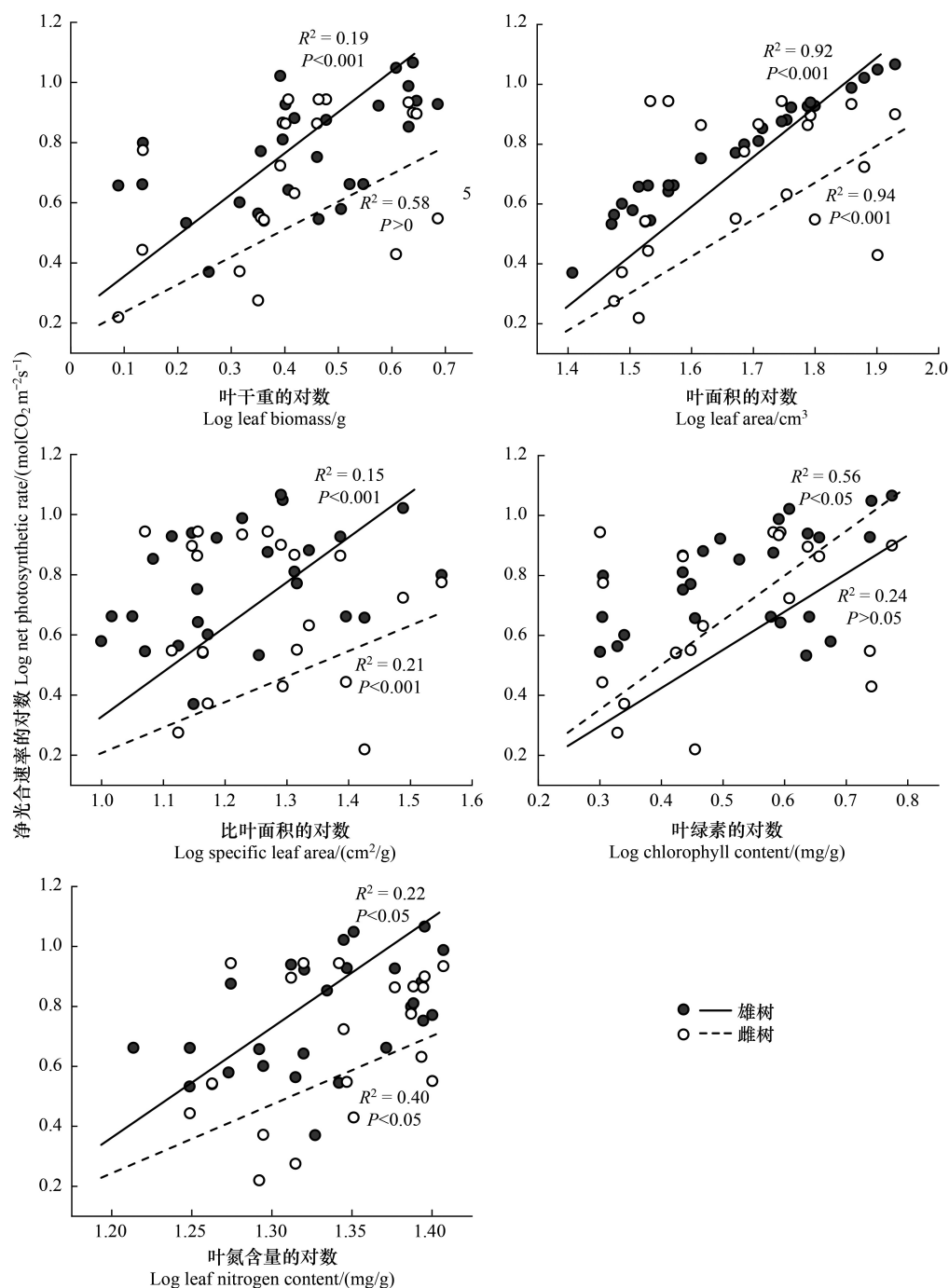


图4 绒毛白蜡叶片净光合速率(P_n)与叶功能性状之间的关系

Fig.4 Correlation between net photosynthetic rate (P_n) and leaf functional traits of *F. velutina* leaves

究。有研究表明生长速率高的树种水分利用效率低^[42]。

Cui 等人发现^[43], 柳枝稷 (*Panicum virgatum* L.) 在不同生育期的光合能力因叶片结构和生理调节而不同。雌雄异株植物的雌雄个体的光合能力明显因叶功能性状受到发育期的调节而不同, 这表明随着生长发育阶段不同, 叶功能性状会发生变化, 雌雄植株对环境因子的响应也会发生变化^[31,44]。在不同生长发育阶段, 绒毛白蜡雌雄个体在叶功能性状上差异显著, 雄树在坐果期和果实成熟期的 LB、LA、Chl、LNC 含量显著高于雌树 (图3), 雄树表现出更强的光合能力是因为雄树具有更大的叶片进行光资源的捕获^[18], 此外, LNC 在一定程度上能够直接影响植物的光合能力^[45]; 雌树则在果实膨大期的 Chl、LNC 含量高于雄树 (图3), 进而导致雌树

在该发育阶段具有较强的生长和光合能力,可能是雌树在结果期增加更多的碳进而表现出更大的光合能力^[46],可被认为是一种补偿更高生殖投资的机制^[33]。可见,随着发育阶段不同,绒毛白蜡植物体内功能性物质会发生变化并存在差异。雌雄异株植物受性选择的影响,为满足生殖的特定需求具有不同的适应策略,造成性二态植物之间生理生态性状出现差异^[19]。

叶功能性状与植物生物量及其对资源的获取和利用密切相关^[47],且叶功能性状与光合作用之间的关联性是植物长期适应环境的结果。研究 SMA 结果发现(图 4),LB、LA、SLA 与 P_n 呈显著正相关($P<0.05$),这与多数研究结果一致^[48-49],进一步而言,本研究结果表明在叶功能性状与 P_n 之间关系上,雄树和雌树之间出现一定差异。有研究认为,SLA 反映了物种的截光能力^[50](单位资源投资的截光面积),因此 SLA vs. P_n 的关系表明了其光能利用效率,也就是单位质量的光合速率^[51]。雄树在 SLA vs. P_n 上其斜率高于雌树,说明雄树的光能利用率高于雌树。叶绿素作为植物重要的光合色素,一定浓度范围内直接决定了植物光吸收能力和光合作用能力^[52]。研究发现,雌树与雄树的 Chl vs. P_n 呈显著正相关(图 4),但斜率两者之间差异不大,说明在光吸收率上并无性别间差异($P>0.05$)。氮是植物生长的重要元素,叶片中氮含量常与叶片的光合速率呈正相关^[53-54],两者间的关系反映了光合氮素利用效率^[55]。绒毛白蜡雌雄树的 LNC vs. P_n 呈显著正相关($P<0.05$),雄树的斜率大于雌树(图 4),斜率越大植物单位叶片含氮量的光合速率越高,这表明雄树比雌树具有更高的光合氮素利用效率,显然,雄树与雌树在生物量和氮素分配上模式并不一致,雄树的光能利用效率和光合氮素利用效率高于雌树,表明雌树将更多的生物量和氮素用于非光合作用过程,这可能与其在生长-防御-繁殖的权衡关系调节相关。

不同环境中植物功能性状的差异,反映了植物个体获取环境资源的方式有所不同,因此植物采取的生活史策略会存在差异^[56]。绒毛白蜡雌雄个体在光合特征与叶功能性状上存在差异,在不同发育阶段雌雄个体间差异显著,可能是绒毛白蜡雌雄个体在不同发育阶段的生活史策略存在差异,进而导致在不同发育阶段表现出不同的光合特征与叶功能性状差异。

4 结论

综上所述,绒毛白蜡雌雄个体在不同发育阶段的光合特征和叶功能性状存在差异,是由于两者的生活史策略不一样所导致的。在坐果期和果实成熟期,雄树表现出更高的生长和光合能力,可能是雄树具有较大的叶片,能够获取较多的光合资源用于生长,雌树则在果实膨大期表现出更高的光合能力,这可能有利于补偿雌树的生殖投入,从而维持其生长和生存能力。本文揭示了不同发育阶段下性别对绒毛白蜡光合特征和叶功能性状的影响,为进一步理解性别对性二态植物生长发育的影响机制提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [2] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *The New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [3] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [4] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, Van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [5] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.

- [6] Heberling J M, Fridley J D. Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21 (12): 1137-1146.
- [7] Niinemets U. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *The New Phytologist*, 2015, 205(1): 79-96.
- [8] Leishman M R, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 635-643.
- [9] Ordóñez A, Olff H. Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 648-658.
- [10] Gutiérrez-Girón A, Gavilán R. Plant functional strategies and environmental constraints in Mediterranean high mountain grasslands in central Spain. *Plant Ecology & Diversity*, 2013, 6(3/4): 435-446.
- [11] Grady K C, Laughlin D C, Ferrier S M, Kolb T E, Hart S C, Allan G J, Whitham T G. Conservative leaf economic traits correlate with fast growth of genotypes of a foundation riparian species near the thermal maximum extent of its geographic range. *Functional Ecology*, 2013, 27(2): 428-438.
- [12] Pellissier L, Ndiribe C, Dubuis A, Pradervand J N, Salamin N, Guisan A, Rasmann S. Turnover of plant lineages shapes herbivore phylogenetic beta diversity along ecological gradients. *Ecology Letters*, 2013, 16(5): 600-608.
- [13] Haselhorst M S H, Edwards C E, Rubin M J, Weinig C. Genetic architecture of life history traits and environment-specific trade-offs. *Molecular Ecology*, 2011, 20(19): 4042-4058.
- [14] Abrahamson W G. Leaf traits and leaf life spans of two xeric-adapted palmettos. *American Journal of Botany*, 2007, 94(8): 1297-1308.
- [15] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [16] Ashman T L. The limits on sexual dimorphism in vegetative traits in a gynodioecious plant. *The American Naturalist*, 2005, 166(S4): S5-S16.
- [17] Dawson T E, Ward J K, Ehleringer J R. Temporal scaling of physiological responses from gas exchange to tree rings: a gender-specific study of *Acer negundo* (Boxelder) growing under different conditions. *Functional Ecology*, 2004, 18(2): 212-222.
- [18] Correia O, Diaz Barradas M C. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L.. *Plant Ecology*, 2000, 149(2): 131-142.
- [19] Korgiopolou C, Bresta P, Nikolopoulos D, Karabourniotis G. Sex-specific structural and functional leaf traits and Sun - shade acclimation in the dioecious tree *Pistacia vera* (Anacardiaceae). *Functional Plant Biology*, 2019, 46(7): 649.
- [20] Montesinos D, Villar-Salvador P, García-Fayos P, Verdú M. Genders in *Juniperus thurifera* have different functional responses to variations in nutrient availability. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 705-712.
- [21] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [22] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C: N: P 化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 2013, 37 (4): 317-325.
- [23] 万晓, 刘秀梅, 王华田, 王录, 王迎, 仲凤维. 高矿化度灌溉水磁化处理对绒毛白蜡生理特性及生长的影响. *林业科学*, 2016, 52(2): 120-126.
- [24] 宋爱云, 董林水, 陈纪香, 彭玲, 刘京涛, 夏江宝, 陈印平. 绒毛白蜡雌雄株不同器官矿质元素季节动态的比较. *林业科学*, 2019, 55 (10): 162-170.
- [25] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(392): 2393-2401.
- [26] 舒展, 张晓素, 陈娟, 陈根云, 许大全. 叶绿素含量测定的简化. *植物生理学通讯*, 2010, 46(4): 399-402.
- [27] 朱芸, 雷国良, 林燕语, 陈秀玲. 元素分析仪-同位素质谱测定全氮含量的方法研究. *福建师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 29(1): 58-62, 114.
- [28] Warton D I, Duursma R A, Falster D S, Taskinen S. Smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 257-259.
- [29] Wang X Z, Curtis P S. Gender-specific responses of *Populus tremuloides* to atmospheric CO₂ enrichment. *New Phytologist*, 2001, 150(3): 675-684.
- [30] Ward J K, Dawson T E, Ehleringer J R. Responses of *Acer negundo* genders to interannual differences in water availability determined from carbon isotope ratios of tree ring cellulose. *Tree Physiology*, 2002, 22(5): 339-346.
- [31] 刘芸, 钟章成, 王小雪, 谢君, 杨文英. 栎类雌雄植株的光合作用和蒸腾作用特性. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 644-650.
- [32] 马文宝, 廖成云, 姬慧娟, 陈雪, 董廷发. 濒危连香树种种群性比和雌雄株功能性状的差异. *生态学报*, 2019, 38(8): 2414-2419.
- [33] Obeso J R. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 321-348.

- [34] Buckley N E, Avila-Sakar G. Reproduction, growth, and defense trade-offs vary with gender and reproductive allocation in *Ilex glabra* (Aquifoliaceae). *American Journal of Botany*, 2013, 100(2): 357-364.
- [35] Bazzaz F A, Ackerly D D, Reekie E G. Reproductive allocation in plants. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. UK: CABI Publishing, 2000; 1-29.
- [36] McDowell S C L, McDowell N G, Marshall J D, Hultine K. Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Var. *glauca*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 2000, 87(4): 539-546.
- [37] 简敏菲, 张乖乖, 史雅甜, 余厚平, 陈奕奇. 土壤镉、铅及其复合污染胁迫对丁香蓼(*Ludwigia prostrata*) 生长和光合荧光特性的影响. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(5): 837-844.
- [38] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 2004, 34: 283-362.
- [39] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [40] 叶子飘, 于冯, 安婷, 王复标, 康华靖. 植物气孔导度对 CO₂ 响应模型的构建. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 420-428.
- [41] Farquhar G D. On the nature of carbon isotope discrimination in C₄ species. *Functional Plant Biology*, 1983, 10(2): 205.
- [42] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [43] Cui X, Cen H F, Guan C, Tian D Y, Liu H Y, Zhang Y W. Photosynthesis capacity diversified by leaf structural and physiological regulation between upland and lowland switchgrass in different growth stages. *Functional Plant Biology*, 2020, 47(1): 38.
- [44] Nicotra A B, Chazdon R L, Montgomery R A. Sexes show contrasting patterns of leaf and crown carbon gain in a dioecious rainforest shrub. *American Journal of Botany*, 2003, 90(3): 347-355.
- [45] Hou W F, Tränkner M, Lu J W, Yan J Y, Huang S Y, Ren T, Cong R, Li X K. Interactive effects of nitrogen and potassium on photosynthesis and photosynthetic nitrogen allocation of rice leaves. *BMC plant biology*, 2019, 19(1): 1-13.
- [46] Laporte M M, Delph L F. Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia*, 1996, 106(1): 63-72.
- [47] Zirbel C R, Bassett T, Grman E, Brudvig L A. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(4): 1070-1079.
- [48] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [49] 刘福德, 王中生, 张明, 王文进, 安树青, 郑建伟, 杨文杰, 张世挺. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系. *生态学报*, 2007, 27(11): 4651-4661.
- [50] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 1993, 96(2): 169-178.
- [51] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 2004, 117(6): 481-494.
- [52] 袁小康, 周广胜, 王秋玲, 何奇瑾. 不同灌溉量夏玉米叶绿素含量的高光谱特征及其反演. *生态学报*, 2021, 41(2): 543-552.
- [53] 赖帅彬, 徐升, 简春霞, 陈志飞, 周俊杰, 杨全, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区退耕草地群落优势种叶片光合生理对氮磷添加的响应. *生态学报*, 2021, 41(13): 5454-5464.
- [54] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [55] Reich P B, Walters M B, Kloeppel B D, Ellsworth D S. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 1995, 104(1): 24-30.
- [56] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 徐德宇, 樊海东, 陈海燕, 谭斌, 刘立斌, 叶铎, 倪健. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715-729.