

DOI: 10.20103/j.stxb.202401240216

王艺彤, 郭汉麟, 廖丹, 雷晶晶, 王映霓, 张春雨, 王娟. 雌雄异株植物髭脉槭繁殖成本变化的性别差异响应. 生态学报, 2025, 45(5): 2436-2448.

Wang Y T, Guo H L, Liao D, Lei J J, Wang Y N, Zhang C Y, Wang J. Gender difference response to the change of reproductive cost of dioecious plant *Acer barbinerve* Maxim.. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2436-2448.

雌雄异株植物髭脉槭繁殖成本变化的性别差异响应

王艺彤¹, 郭汉麟³, 廖 丹¹, 雷晶晶¹, 王映霓¹, 张春雨², 王 娟^{1,*}

1 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

2 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083

3 国家林业和草原局 产业发展规划院, 北京 100010

摘要: 繁殖成本不同, 导致雌雄异株两性植物的资源分配机制不同, 这种性别差异会导致其生长和繁殖过程变化, 改变繁殖成本正是深入了解雌雄异株植物资源分配性别差异响应的有效途径。以吉林蛟河天然针阔混交林样地内雌雄异株植物髭脉槭为研究对象, 以营养器官叶片和新生枝性状及参与繁殖过程的铜、钼、硼、铁、锰作为衡量髭脉槭的量化指标, 探究不同生长阶段和不同繁殖成本变化下雌雄异株植物髭脉槭的性别差异和差异可塑性。研究样地内选取髭脉槭雌雄植株各 60 株, 将其分为三组: 所有植株不进行任何处理 (CK 组), 所有植株在花蕾初期去除整株的所有花蕾 (RB 组), 所有植株在开花末期去除整株的所有花朵 (RF 组)。在开花期和结果期分别采集不同处理组中髭脉槭的叶片和新生枝作为样本, 运用双因素方差分析检验不同繁殖成本下雌雄髭脉槭差异显著性。结果表明: 改变繁殖成本对比叶面积和叶片生物量影响不显著, 对开花期与结果期髭脉槭的新生枝生物量及长度、叶片 Cu、Mo、B、Fe、Mn 含量影响均显著并产生性别差异响应。开花期, CK 组雌株新生枝生物量显著低于雄株, 新生枝长度显著大于雄株, RF 组中雄株叶片 Cu、Mo 含量显著高于雌株, 雌株叶片 B、Fe、Mn 含量显著高于雄株, 对照 CK 组与 RB 组中雌雄株叶片 Cu、Mo、B、Fe、Mn 含量无显著差异。结果期, RB 组雌株新生枝生物量显著低于雄株, RB、RF 组雌株新生枝长度显著大于雄株, 对照 CK 组中雌株叶片 Cu、Mo 含量显著高于雄株, 雄株叶片 B、Fe、Mn 含量显著高于雌株, RB 组与 RF 组中雌雄叶片 Cu、Mo、B、Fe、Mn 含量无显著差异。在不同的生长阶段, 改变繁殖成本对髭脉槭新生枝生物量和长度以及叶片微量元素 Cu、Mo、B、Fe、Mn 的含量均有显著影响, 且表现出性别差异。性别和繁殖行为对植物叶片和新生枝性状的调控可能是一种适应性反应, 以满足不同生殖阶段的需求。这些发现支持了差异可塑性假说, 即植物在面临不同环境和繁殖条件时, 通过调整资源分配和元素吸收来适应和优化繁殖策略。研究结果有助于深入理解雌雄异株植物在资源分配与适应性进化中的重要机制, 为相关植物繁殖策略的研究提供了新的视角。

关键词: 性别差异; 雌雄异株; 繁殖成本; 髭脉槭

Gender difference response to the change of reproductive cost of dioecious plant *Acer barbinerve* Maxim.

WANG Yitong¹, GUO Hanlin³, LIAO Dan¹, LEI Jingjing¹, WANG Yingni¹, ZHANG Chunyu², WANG Juan^{1,*}

1 Beijing Key Laboratory of Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 National Forestry and Grassland Administration Industrial Development Planning Institute, Beijing 100010, China

Abstract: Different reproductive costs lead to different resource allocation mechanisms of dioecious plants, and this gender difference will lead to changes in the process of growth and reproduction. Changing reproductive costs is an effective way to further understand the response to gender differences in resource allocation of dioecious plants. This study focuses on the

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目 (2023YFF1304001-01)

收稿日期: 2024-01-24; **网络出版日期:** 2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjuan@bjfu.edu.cn

dioecious plant *A. barbinerve* within the mixed coniferous and broad-leaved forest ecosystem in Jiaohe, Jilin Province. The characters of leaves and new branches of vegetative organs and copper, molybdenum, boron, iron and manganese involved in reproduction were used as quantitative indexes to explore the sex difference and plasticity of dioecious plant *A. barbinerve* under different growth stages and different reproductive costs. A total of 60 *A. barbinerve* plants, both male and female, were selected across the sample plots and categorized into three groups. All the plants in the CK group were not treated at all, all the plants in the RB group removed all the buds of the whole plant at the early bud stage, and all the plants in the RF group removed all the flowers of the whole plant at the end of flowering. Samples of leaves and new branches from *A. barbinerve* across various treatment groups were collected during flowering and fruiting stages, and two-way ANOVA was conducted to assess significant sex-based differences in *A. barbinerve* under varying reproductive costs. The results showed that changing the reproduction cost had no significant effect on specific leaf area and leaf biomass, but had significant effects on the biomass and length of new branches and the contents of Cu, Mo, B, Fe and Mn in leaves of *A. barbinerve* at flowering and fruiting stages, and produced a sex-differentiated response. During the flowering stage, female plants in the CK group had significantly less biomass in new branches compared to males, yet these branches were significantly longer. The contents of Cu and Mo in leaves of male plants in RF group were significantly higher than those of female plants, and the contents of B, Fe and Mn in leaves of female plants were significantly higher than those of male plants. There was no significant difference in the contents of Cu, Mo, B, Fe and Mn between male and female plants in control CK group and RB group. During the fruiting period, the biomass of new branches of female plants in RB group was significantly lower than that of male plants, the length of new branches of female plants in RB and RF groups was significantly longer than that of male plants, the contents of Cu and Mo in leaves of female plants in control CK group were significantly higher than those of male plants, and the contents of B, Fe and Mn in leaves of male plants were significantly higher than those of female plants. There was no significant difference in the contents of Cu, Mo, B, Fe and Mn between female and male leaves in RB group and only RF group. In different growth stages, the change of reproduction cost had significant effects on the biomass and length of new branches and the contents of trace elements Cu, Mo, B, Fe and Mn in leaves, and showed gender differences. The regulation of sex and reproductive behavior on the traits of plant leaves and new branches may be an adaptive response to accommodate the requirements of different reproductive stages. These findings support the differential plasticity hypothesis that plants adapt and optimize reproductive strategies by adjusting resource allocation and element absorption in the face of different environments and reproductive conditions. The results help us to deeply understand the important mechanisms of resource allocation and adaptive evolution in dioecious plants, and provide a new perspective for the study of related plant reproductive strategies.

Key Words: sex difference; dioecious plant; reproductive cost; *A. barbinerve*

多数开花植物都具有雌雄两种性别,其不同的资源需求会导致各方面的性别差异^[1-2],这种性别差异在许多植物中普遍存在,并在植物的繁殖策略和适应性进化中起着重要作用^[3-4]。雌雄异株植物作为典型代表,具备雌雄分离的性系统,只占被子植物的4%—6%^[5-7]。在雌雄异株植物中,性别差异不仅体现在繁殖器官的形态和功能上,还可以在植物其他部位的性状和特征上产生差异^[8-10]。这种差异可能是雌雄最大化其适应性的结果,意味着形成针对性别的不同资源获取策略^[11]。

过去的研究对植物的雌雄间差异进行了广泛关注,并提出了差异可塑性假说(Differential plasticity hypothesis)来解释其成因:性别差异的产生源于植物个体针对不同环境条件下繁殖成本所作出的适应性反应^[12]。根据差异可塑性假说,雄性和雌性对单一或多种环境因素的可塑性反应存在差异,性别差异会随着环境梯度的变化而呈现不同程度的变化^[13-14],在压力更大的环境中,例如在更高的海拔或更干燥的地方,性别比变得更加偏向于雄性^[15-16];在水分胁迫下,雄性个体具有更高的水分利用效率和抗旱能力^[17]。差异可塑

性假说提供了重要框架,用于解释植物在面临不同环境和繁殖条件时,通过调整资源分配和元素吸收来适应并优化繁殖策略的能力^[18]。与资源获取有关的性状通常表现出功能上的可塑性,植物在低营养土壤上会增加根生物量的分配,在低光子通量密度下拥有相对于生物量更大的叶面积^[19–20]。这些具体的调整可以在功能上部分补偿在资源限制下发生的植物总生长和生物量的减少。这种调控可能是为满足不同生殖阶段的需求,如雌株在开花和结果过程中需要大量养分来支持花芽的发育和果实的形成^[11,21],雄株侧重于积累养分以备未来的繁殖活动^[22–23]。差异可塑性假说为理解植物性别差异的适应性特征与优化繁殖策略提供了重要的解释框架。

表征植物生长的不同指标对性别差异的响应不同。基于对雌雄异株植物性别差异的研究,进一步探究植物不同生长指标的差异有助于全面理解植物性别发育和适应性进化的机制。部分雌雄异株植株在生物量方面存在显著差异,雌株在开花早期分配更多的生物量用于生长,成年雌株比成年雄株更大^[24–25]。比叶面积(specific leaf area, SLA)即叶的单面面积与其干重之比,能够反映植物在不同生境下资源获取能力^[26]。比叶面积与新生枝生长状况随种群的变化而有不同的性别差异^[27–29]。植物叶片中的微量元素含量在调控植物生长发育和繁殖过程中起着重要作用。铜除了参与辅助酶的合成,还参与种皮和胚的形成,适量浓度的铜能增加植物果实生物量^[30–31];钼参与构成植物酶系统,即固氮酶和硝酸还原酶^[32–34];硼在花粉萌发和花粉管生长中具有调节作用,低含量硼抑制小孢子发生和花粉管生长,降低雄性可育性^[35–37];铁与花药中线粒体功能相关基因的丰度相关,维持花药中线粒体蛋白功能,花药缺铁影响依赖铁的蛋白质功能,导致绒毡层功能和花粉发育受到损害^[38–39];缺锰植株产生的花粉粒数量低、体积小,花药发育迟缓,缺锰显著降低花粉粒的体外萌发^[40–41]。不同性别的雌雄异株植物对微量元素的吸收和利用具有差异性,这与其不同的生殖需求和生理特征有关^[42–43],强调了通过对植物不同器官性状的研究,深入了解植物性别发育、适应性进化的重要性。

本文以雌雄异株小乔木髭脉槭为研究对象(*A. barbinerve*),通过野外控制实验人为控制繁殖成本,即去除雌雄异株植株开花前的整株花芽、开花后结果前的整株花朵来控制植株的繁殖活动进而抑制或者消除繁殖成本^[44],在一个生长季内,观察和比较处理前后不同性别的比叶面积与叶片生物量、新生枝生物量与长度以及叶片铜、钼、硼、铁和锰元素含量,检测雌雄植株不同生长阶段和不同繁殖成本下植物营养器官特征,探究雌雄异株髭脉槭的性别差异以及差异可塑性,基于差异可塑性假说,提出以下科学问题:1)雌雄异株植物繁殖成本变化对营养器官特征的影响是否具有性别差异?2)繁殖成本的变化是否会影响叶片中有关繁殖活动的微量矿质元素分配?通过深入研究植物的性别差异和营养器官特征的关系,有望帮助揭示植物繁殖策略和适应性进化的重要机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于长白山系张广才岭西南坡余脉尾部地区(图1),海拔约460—520 m,温带大陆性季风气候,年均降水量700—800 mm,集中在6—8月,为天然针阔混交林,上层优势种为红松(*Pinus koraiensis* Siebold et Zuccarini)、蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)、黄檗(*Phellodendron amurense* Rupr.)、胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)等高大乔木,中下层为五角槭(*Acer pictum* subsp. *Mono* (Maxim.) H. Ohashi)、髭脉槭等槭属类植物。

1.2 研究对象与方法

所研究对象髭脉槭为种双子叶植物纲、槭树科、槭属类生物,落叶乔木,多分枝,高5—12 m。开花期为4—5月,花为单性黄绿色,雌雄异株,雄花呈密伞花序,雌花呈总状花序,结果期为7—8月,翅果淡绿色或黄绿色,一簇为5—7枚,小坚果球形,翅长圆形,张开成钝角(图2)。

研究区为42 hm²(500 m×840 m)的固定样地,样地内所有胸径≥1 cm的树已挂牌标记,随机选取雌雄各60株大小差异不显著的髭脉槭个体。将雌雄植株均匀分为CK、RB、RF三组做对照试验:CK组的所有植株不

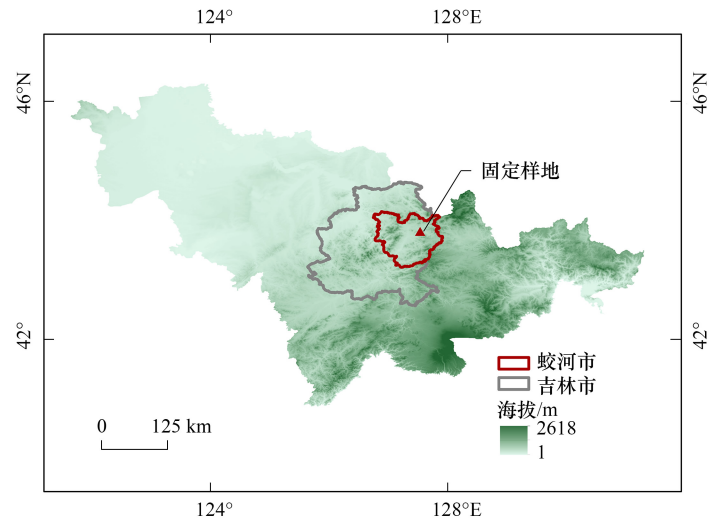


图 1 蛟河市在吉林省的位置及固定样地在蛟河市的位置

Fig.1 The location of Jiaohe City in Jilin Province and the location of the fixed sample plot in Jiaohe City

进行任何处理, RB 组的所有植株在花蕾初期去除整株的所有花蕾, RF 组的所有植株在开花末期去除整株的所有花朵。于 2021 年 5 月、7 月在每株样树不同方位标记 5—10 个可以代表植株所有二级枝条平均水平的二级枝条, 统计枝条上所有叶片与新生枝条数量以及整个植株的二级枝条数量。在非挂签的枝条上随机摘取发育良好的成熟叶片 5 片作为测量植株比叶面积的扫描叶、20 片作为测量植株叶片生物量与养分含量的测量叶以及 5 条完整的新生枝。比叶面积用叶面积批量处理软件(南京大学开发, dullduck 版权所有, 尚未公开发布)分辨率 100dpi 下计算叶面积, 叶面积与干重之比即为比叶面积。用游标卡尺测量新生枝长度。将测量叶与新生枝在 65 ℃ 下烘干至恒重, 用万分之一天平称量干质量, 计算植株水平的叶片及新生枝生物量(植株水平的叶片(新生枝)生物量=标记二级枝叶片(新生枝)生物量×植株二级枝数量), 后用研钵将烘干后的叶片磨成细粉、台式压片机压成薄片, 装入塑封袋并写好标签, 用激光高光谱元素分析仪(J200 Tandam LA-LIBS Instrument Applied Spectra, Inc., California)分析叶片中铜、钼、硼、铁、锰元素含量。



图 2 髭脉槭花朵和果实

Fig.2 Flowers and fruit of *A. barbinerve*

1.3 数据分析

将性别与处理方法作为影响因子, 对 2021 年开花期、结果期的所测各指标进行 ANOVA 方差分析和 Duncan 多重比较检验, 分别比较在不同生长期与不同繁殖成本下雌雄植株比叶面积、叶片生物量、新生枝生物量及长度、叶片各微量元素含量的差异, 以获得不同繁殖成本下雌雄异株植物髭脉槭的性别差异规律。数据处理与绘图均在 R.4.4.2 中完成^[45]。

2 结果与分析

2.1 繁殖成本变化对营养器官的影响

2.1.1 雌雄植株比叶面积和叶片生物量

由不同生长阶段的髭脉槭比叶面积和叶片生物量分析(表 1;图 3)显示,性别对开花期髭脉槭比叶面积和叶片生物量与结果期髭脉槭比叶面积和叶片生物量影响均不显著($P>0.05$)。

对于叶片比叶面积,开花期,CK 组、RF 组雌性植株的比叶面积大于雄株而 RB 组中雌株比叶面积小于雄株,但雌雄间差异都不显著($P>0.05$);结果期,CK 组雌性植株的比叶面积大于雄株而 RB、RF 组中雌株比叶面积小于雄株,但雌雄间差异都不显著($P>0.05$)。对于叶片生物量,在开花期,CK 组、RF 组雌株叶片的生物量都有低于雄株叶片的趋势, RB 组雌株叶片的生物量略高于雄株叶片,但雌雄间差异都不显著($P>0.05$);结果期,CK、RB 组中雌株叶片生物量都有高于雄株叶片的趋势, RF 组雌株叶片的生物量略低于雄株叶片,但雌雄间差异都不显著($P>0.05$)。

表 1 髭脉槭表征性别差异指标分析

Table 1 Analysis of sex difference indexes of *A. barbinerve*

指标 Element	因子 Factor	开花期 Flowering period		结果期 Fruiting period	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
SLA	G	0.379	0.541	2.231	0.143
	T	11.188	0.001 ***	3.752	0.033 *
	G×T	2.984	0.060	2.399	0.104
LB	G	0.837	0.367	0.838	0.366
	T	4.653	0.016 *	0.272	0.764
	G×T	0.369	0.694	1.181	0.319
NBB	G	6.662	0.014 *	4.575	0.040 *
	T	0.745	0.482	0.328	0.722
	G×T	3.077	0.059	0.756	0.477
NBL	G	8.490	0.004 **	7.633	0.007 **
	T	5.215	0.007 **	0.119	0.888
	G×T	2.311	0.105	0.172	0.843
Cu	G	13.728	0.001 ***	6.629	0.012 *
	T	0.630	0.535	0.128	0.880
	G×T	0.354	0.703	1.504	0.228
Mo	G	11.448	0.001 **	5.381	0.023 *
	T	0.770	0.466	0.271	0.763
	G×T	0.209	0.812	1.022	0.364
B	G	8.785	0.004 **	7.574	0.007 **
	T	0.059	0.943	0.248	0.781
	G×T	0.568	0.569	1.127	0.329
Fe	G	15.597	0.001 ***	8.917	0.004 **
	T	0.016	0.984	0.152	0.859
	G×T	0.464	0.630	0.735	0.482
Mn	G	11.062	0.001 **	10.331	0.002 **
	T	0.272	0.762	0.134	0.875
	G×T	0.801	0.452	0.664	0.517

SLA:比叶面积;LB:叶片生物量;NBB:新生枝生物量;NBL:新生枝长度;Cu:铜;Mo:钼;B:硼;Fe:铁;Mn:锰;G:性别;T:处理;G×T:性别与处理交互; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

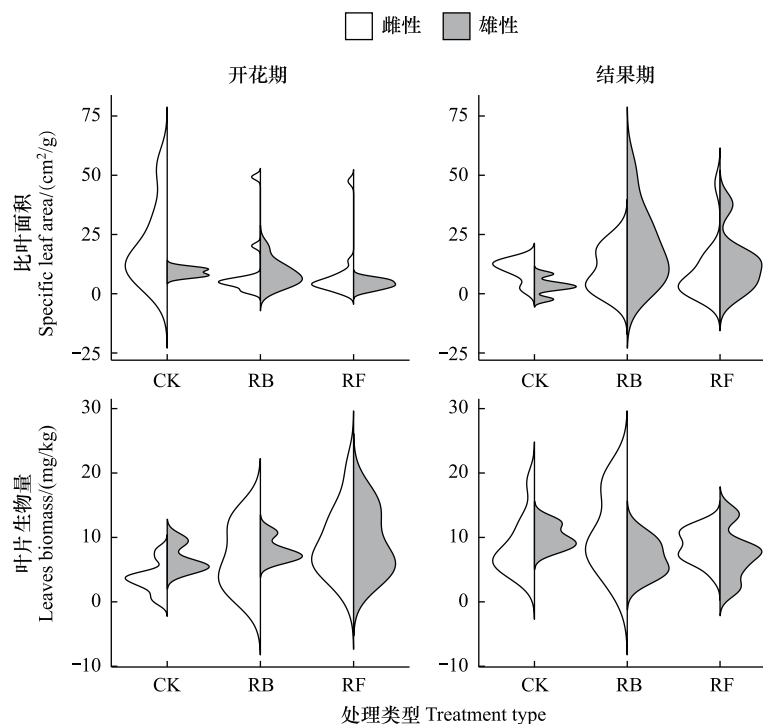


图3 不同处理方式下髭脉槭比叶面积及叶片生物量

Fig.3 The specific leaf area and leaf biomass of *A. barbinerve* in different treatments

CK:所有植株不进行任何处理;RB:所有植株在花蕾初期去除整株的所有花蕾;RF:所有植株在开花末期去除整株的所有花朵

2.1.2 雌雄植株新生枝生物量和长度

由不同生长阶段的髭脉槭新生枝生物量和长度分析(表1;图4)显示,性别对开花期髭脉槭CK组的新生枝生物量、CK组的新生枝长度影响显著($P < 0.05$),对结果期RB组新生枝生物量影响不显著($P < 0.05$),对RB、RF组新生枝长度影响显著($P < 0.05$)。

对于新生枝生物量,在开花期,CK组中雌株的新生枝生物量显著低于雄株($P < 0.05$);结果期,三个处理组的雌株新生枝生物量都有低于雄株的趋势,仅RB组雌株生物量显著低于雄株($P < 0.05$)。对于新生枝长度,开花期,CK组中雌株的新生枝长度显著高于雄株的新生枝长度($P < 0.05$);结果期,三个处理组中雌株新生枝长度都高于雄株,且RB、RF组雌株的新生枝长度显著高于雄株($P < 0.05$)。

2.2 繁殖成本变化对繁殖相关叶片微量矿质元素的影响

2.2.1 雌雄植株叶片铜、钼元素含量

由不同生长阶段的髭脉槭叶片Cu、Mo含量分析(表1;图5)显示,性别对开花期髭脉槭RF组的叶片Cu、Mo含量与结果期髭脉槭CK组的叶片Cu、Mo含量影响均显著($P < 0.05$)。

对于叶片Cu含量,在开花期,三个处理组雌株的含量都有低于雄株叶片的趋势,其中RF组中雌株的叶片Cu含量显著低于雄株($P < 0.05$);结果期,三个处理组的雌株叶片Cu含量都有高于雄株叶片的趋势,只有CK组中雌株的叶片Cu含量显著高于雄株($P < 0.05$)。对于叶片Mo含量,开花期,三个处理组中雌株叶片Mo含量都低于雄株,其中RF组中雌株的叶片Mo含量显著低于雄株($P < 0.05$);结果期,三个处理组中雌株叶片Mo含量都高于雄株,仅CK组雌株的叶片Mo含量显著高于雄株($P < 0.05$)。

2.2.2 雌雄植株叶片硼、铁、锰元素含量

由不同生长阶段的髭脉槭叶片B、Fe、Mn含量分析(表1;图6)显示,性别对开花期髭脉槭RF组的叶片B、Fe、Mn含量与结果期髭脉槭CK组的叶片B、Fe、Mn含量影响均显著($P < 0.05$)。

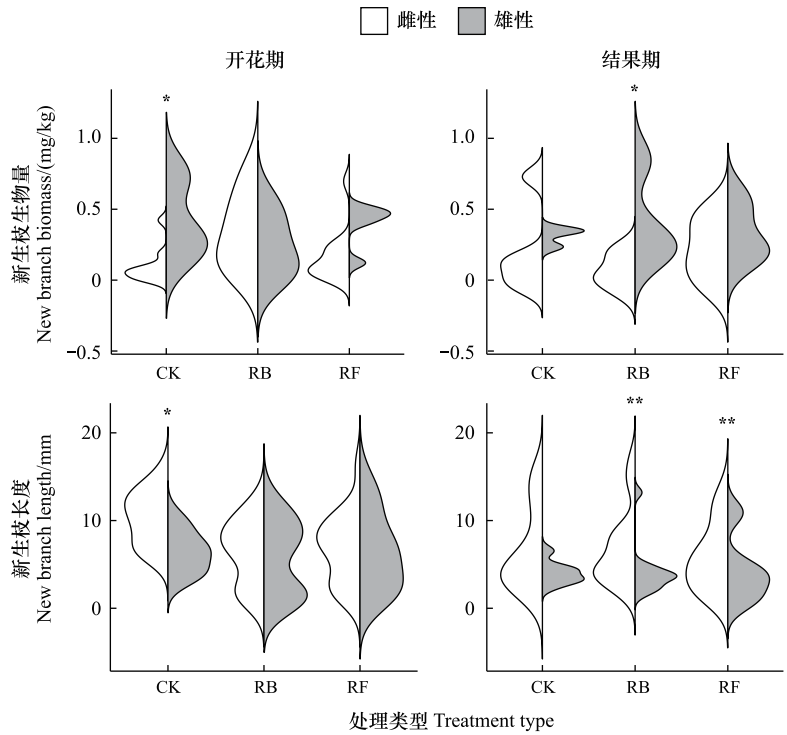


图 4 不同处理方式下髭脉槭新生枝生物量及长度

Fig.4 Biomass and length of new shoots of *A. barbinerve* in different treatments

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

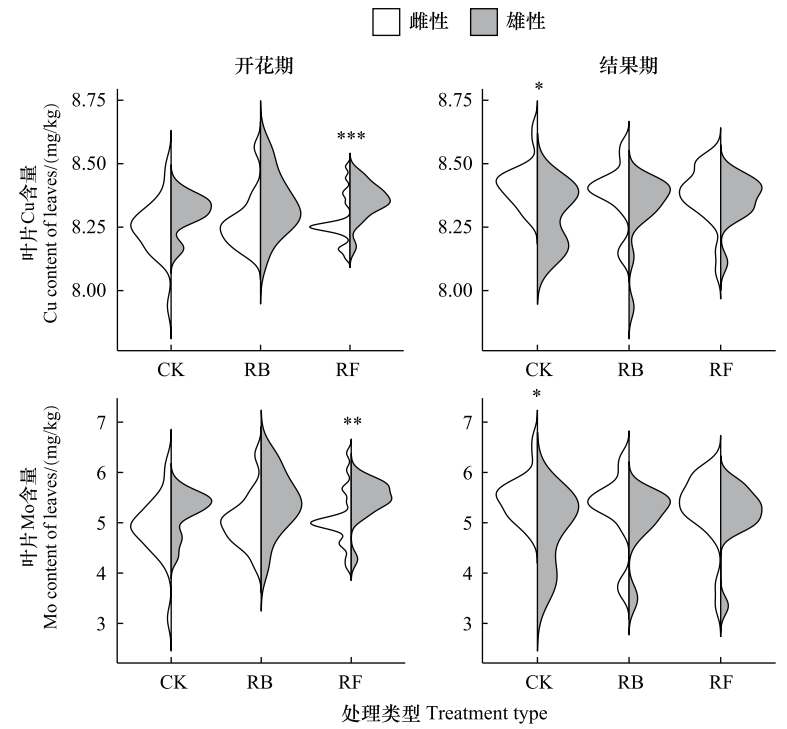


图 5 不同处理方式下髭脉槭叶片 Cu、Mo 含量

Fig.5 Contents of Cu and Mo in *A. barbinerve* leaves under different treatment methods

对于叶片 B 含量,在开花期,三个处理组雌株的叶片 B 含量都有高于雄株的趋势,其中 RF 组中雌株的叶片 B 含量显著高于雄株($P<0.05$);结果期,三个处理组的雌株叶片 B 含量都有低于雄株的趋势,只有 CK 组中雌株的叶片 B 含量显著低于雄株($P<0.05$)。对于叶片 Fe 含量,三个处理组雌株叶片的含量都有高于雄株的趋势,RF 组中雌株的叶片 Fe 含量显著高于雄株($P<0.05$);结果期,三个处理组的雌株叶片 Fe 含量都有低于雄株叶片的趋势,只有 CK 组中雌株的叶片 Fe 含量显著低于雄株($P<0.05$)。对于叶片 Mn 含量,在开花期,三个处理组雌株的叶片 Mn 含量都有高于雄株的趋势,其中 RF 组中雌株的叶片 Mn 含量显著高于雄株($P<0.05$);结果期,三个处理组的雌株叶片 Mn 含量都有低于雄株的趋势,只有 CK 组中雌株的叶片 Mn 含量显著低于雄株($P<0.05$)。

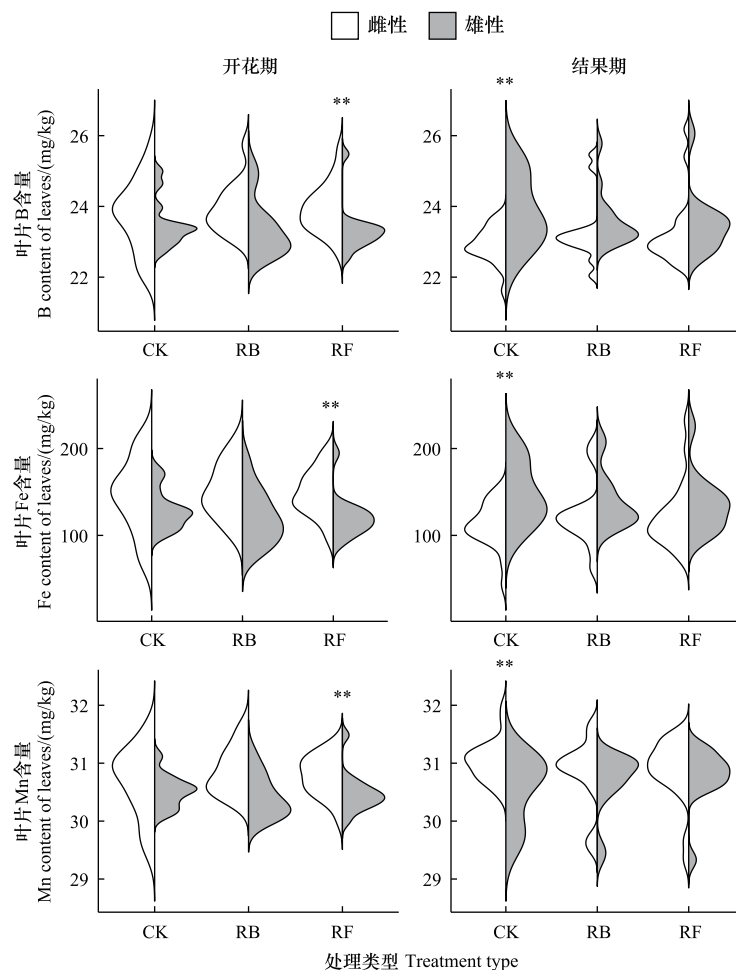


图 6 不同处理方式下髭脉槭叶片 B、Fe、Mn 含量

Fig.6 Contents of B, Fe and Mn in *A. barbinerve* leaves under different treatment methods

3 讨论

3.1 繁殖成本变化对营养器官的影响

3.1.1 比叶面积和叶片生物量性别差异

作为自然选择的对象,叶片大小和生物量能够发挥适应性作用,雌雄异株植物中,叶片大小和生物量因性别而不同^[29],本研究通过控制髭脉槭的繁殖成本,分析了植株在开花期和结果期的比叶面积和叶片生物量,探讨了性别对这两个性状的影响。结果表明,性别对髭脉槭的比叶面积和叶片生物量均未产生显著影响($P>0.05$),推测髭脉槭雌株存在一定的补偿机制^[46—47]。王娟等在对雌雄异株植物鼠李(*Rhamnus davurica* Pall.)

的研究中发现,鼠李植株水平上不存在叶片生物量的性别差异,在开花期前期保持较高的营养生长补偿开花期的高营养生长^[48];朱栗琼等对雌雄异株罗汉松(*Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Sweet)成熟叶片形态差异观察发现,雌性罗汉松在其叶片结构上出现利于光合的结构特征用来补偿高繁殖投资^[49]。本研究中,开花期,CK组和RF组的雌株叶片生物量略低于雄株,RB组的雌株叶片生物量略高于雄株,即雄株需要更高的繁殖成本来应对更多的开花需求。结果期,CK组和RB组的雌株叶片生物量略高于雄株,RF组的雌株叶片生物量略低于雄株,由于不再产生结果的成本,雌株叶片积累了更多的生物量。雌雄异株 *Corema conradii* (Torr.) Torr. ex Loudon 雄性仅承担开花的成本,开花时雄性投入的繁殖成本较多,但考虑到结果,雌性投入的成本在结果期更高^[50]。比叶面积的结果显示,对照组中,两个生长阶段的雌株比叶面积都高于雄株,对应了雌株的高资源投入。同样,雌雄异株沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)、青杨(*Populus cathayana* Rehder)、葎草(*Humulus scandens* (Lour.) Merr.)的雌株比叶面积都要大于雄株^[51–52]。当资源相对较丰富时,性别之间的比叶面积与叶片生物量差异减小^[53],尽管存在补偿机制,较小的变化趋势仍可为差异可塑性假说提供依据。

3.1.2 新生枝生物量和长度性别差异

雌雄异株植物会在开花、结果和新生枝生长之间的资源平衡上表现出性别间差异响应,这种响应在不同生长阶段尤为显著^[28,54]。本研究通过控制髭脉槭的繁殖成本,分析了植株在开花期和结果期的新生枝生物量和长度,揭示了雌雄植株在资源分配上的差异。开花期,CK组雌株的新生枝生物量显著低于雄株,新生枝长度显著高于雄株,表明雌株新生枝生长量较大,但单个新生枝生物量较小,可能反映了雄株在开花期需要更多的资源分配给花蕾的产生,从而导致新生枝的生长量减少。这种性别差异在不同处理组中受到繁殖成本变化的影响。类似地,在其他植物如波尔多树(*Peumus boldus* Molina)、*Lithraea caustica* (Molina) Hook. & Arn.和 *Laretia acaulis* (Cav.) Gillies & Hook.雄株和雌株在资源分配上存在差异,雄株枝条的生物量值较高,开花的枝条不生长或生长较少^[55]。在结果期,髭脉槭雌株的新生枝生物量仍显示出比雄株更小的趋势,这种差异只在RB组中显著。这可能表明在结果期,性别对资源分配的影响更加突出,导致RB组雌株新生枝生物量受到抑制。相较之下,雌株新生枝长度显示出比雄株更长的趋势,特别是在RB和RF组中,去除结果成本后雌株表现出更快的生长。雌雄异株山桐子(*Idesia polycarpa* maxim.)雌株的枝条展开长度、直径和产叶量均高于雄株^[56]。以上结果表明性别对植物的资源分配和生长策略产生了重要影响,性别差异在不同生长阶段和不同处理组中表现出不同的生长模式,这种差异可能受到繁殖成本和资源可用性等因素的调节,再次为差异可塑性假说提供理论依据。研究有助于更好地理解植物性别差异对其生长和繁殖策略的影响,以及这些差异如何受到生长阶段变化的影响。

3.2 繁殖成本变化对繁殖相关叶片微量矿质元素的影响

3.2.1 叶片铜、钼元素含量性别差异

微量元素如Cu和Mo在植物的生长繁殖和代谢过程中扮演重要角色,它们在植物体内的含量极低,却在维护植物的正常生理功能方面无法替代^[57–59]。本研究通过控制髭脉槭的繁殖成本,分析了性别对开花期和结果期髭脉槭叶片中Cu、Mo元素含量的影响。结果显示,性别对髭脉槭叶片中Cu、Mo元素的含量都有显著影响,即髭脉槭对Cu、Mo元素的分配具有性别差异。这种差异可能源于植物对Cu、Mo的吸收、转运和利用方式不同。先前的研究也发现了类似的性别差异。雌性白花蝇子草(*Silene latifolia* (Rafin) Godron et Gren.)在叶片和根系中积累了比雄性更多的Cu元素^[60];Shankhe等在对落花生(*Arachis hypogaea* L.)的田间试验中得出Mo利用率随着开花期和结果期的进行而显著增加,从而增加果实产量^[61]。本研究开花期,只有RF组中雄株叶片Cu、Mo含量显著高于雌株,CK组与RB组中雌雄株叶片Cu、Mo含量无显著差异,性别和繁殖成本共同影响了髭脉槭叶片Cu、Mo元素含量。开花期,雌株需要大量的能量和养分来支持开花以及为结果储备资源,RF组雌株不再结果,不再大量分配Cu、Mo元素至叶片,导致叶片中Cu、Mo元素含量显著低于雄株。在不进行繁殖成本干预的条件下,CK组中雌雄株叶片的Cu、Mo含量差异不大,与RF组形成对比,完全阻止繁殖活动后,雌株无需再向繁殖器官投入更多资源,因此雌雄植株间Cu、Mo元素含量差异不显著。在结果

期,只有 CK 组中雌株叶片的 Cu、Mo 含量显著高于雄株。这可能是因为在此阶段,雌株通过积累这些元素为果实发育提供必要的营养支持。Cu 和 Mo 在果实发育过程中起着重要作用,对于果实的质量和种子的营养含量至关重要^[62]。因此,雌株通过较高的 Cu、Mo 含量来满足果实发育的需求。另一可能的解释是,雌株总繁殖成本高于雄株,需要在结果期储备更多资源,以支持未来的生长和繁殖。综上所述,髭脉槭在不同生长阶段中表现出针对雌性功能的元素分配策略,在不同的繁殖阶段,雌株可能通过调节 Cu 和 Mo 的含量来适应其不同的繁殖需求,这种差异化的元素分配策略为差异可塑性假说提供了理论依据。

3.2.2 叶片硼、铁、锰元素含量性别差异

除 Cu 和 Mo 外,B、Fe、Mn 元素在植物的生长发育与繁殖代谢活动中同样起关键作用^[63–65]。通过控制髭脉槭的繁殖成本,分析了性别对开花期和结果期髭脉槭叶片中 B、Fe、Mn 元素含量的影响。结果显示,性别对髭脉槭叶片中 B、Fe、Mn 元素的含量同样具有显著影响。这与其他研究者在不同物种中的发现相一致:张琦等发现雌雄异株植物东北鼠李(*Rhamnus schneideri* var. *Manshurica* (Nakai) Nakai)雌雄植株营养成分的二型性表达程度不同,雌株叶片的 B 含量受生殖活动的影响,结果年限越多,雌株叶片 B 含量的性别差异越明显^[66];Fujita 等发现了一种快速鉴别雌雄异株菠菜(*Spinacia oleracea* L.)性别的方法,即菠菜叶片中,雄株的 Fe 含量要更高^[67];Xia 等发现雌雄异株植物胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)对于干旱的生理调节表现出明显的性别差异,在干旱条件下,雄株叶片 Mn 浓度显著提升^[68]。在本研究的开花期,仅 RF 组中雌株叶片的 B、Fe、Mn 含量显著高于雄株叶片,因为雄株在开花期将更多的资源分配给花导致叶片中 B、Fe、Mn 元素含量显著低于雌株,而摘除了全部的雄花导致叶片不再过多积累养分使检测的 B、Fe、Mn 含量偏低,这也合理解释了对 CK 组中雌雄株叶片元素含量差异不大的现象。这些结果表明,繁殖成本的改变会导致髭脉槭叶片元素含量的性别差异,这与杨鹏等在青杨研究中发现的雌雄叶片矿质元素含量和分配在不同繁殖成本条件下存在显著性别差异的结论一致^[69]。RB 组中雌雄叶片 B、Fe、Mn 含量无显著差异,显然是雌雄植株均不产生开花的成本所造成的。在结果期,只有 CK 组中雄株叶片的 B、Fe、Mn 含量显著高于雌株叶片,因为雄性个体在结果期中不直接参与繁殖活动,但它叶片中积累这些元素,以备将来的繁殖活动。综上,实验结果支持了差异可塑性假说,体现为髭脉槭在不同繁殖阶段对 B、Fe、Mn 元素分配存在差异,这种差异可能与雄株在开花期和结果期的繁殖成本有关,即髭脉槭具有针对雄性功能的元素分配策略。未来的研究可以探究 B、Fe、Mn 元素在髭脉槭繁殖过程中的具体作用机制,并验证这种元素分配策略在其他植物物种中的普遍性。

4 结论

在不同的生长阶段,改变繁殖成本对比叶面积和叶片生物量影响不显著,对髭脉槭新生枝生物量与长度以及叶片微量元素 Cu、Mo、B、Fe、Mn 的含量有显著影响,并产生性别差异性响应。开花期,CK 组雌株新生枝生物量显著低于雄株,新生枝长度显著大于雄株,结实期,RB 组雌株新生枝生物量显著低于雄株,RB、RF 组雌株新生枝长度显著大于雄株。开花期,RF 组中雄株叶片 Cu、Mo 含量显著高于雌株,雌株叶片 B、Fe、Mn 含量显著高于雄株;结果期,CK 组中雌株叶片 Cu、Mo 含量显著高于雄株,雄株叶片 B、Fe、Mn 含量显著高于雌株。

髭脉槭雌株在整个生长期维持着更高的生长资源投入,导致雌雄植株在不同的生长阶段表现出了叶片矿质营养元素含量的性别二态性。这种差异可能是性别间繁殖成本和生殖投资的结果,即在不同的繁殖阶段,雌株可能通过调节自身来适应其不同的繁殖需求。这些发现支持了差异可塑性假说,即植物在面临不同环境和繁殖条件时,通过调整资源分配和元素吸收来适应和优化繁殖策略。性别和繁殖行为对植物营养器官性状的调控可能是一种适应性反应,以满足不同生殖阶段的需求。本文结果不仅为理解雌雄异株植物的资源分配机制提供了新的视角,也为未来在不同植物物种中验证此类假设提供研究基础。

参考文献 (References):

- [1] Delph L F, Herlihy C R. Sexual, fecundity, and viability selection on flower size and number in a sexually dimorphic plant. *Evolution*, 2012, 66(4):

- 1154-1166.
- [2] Barrett S C H, Hough J. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(1): 67-82.
- [3] 袁川, 谭露, 徐亮, 童鑫, 游章强, 陈艳. 地果花粉供应格局成因和适生区分析. *生态学报*, 2021, 41(6): 2384-2397.
- [4] 胥晓, 杨帆, 尹春英, 李春阳. 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*, 2007, 18(11): 2626-2631.
- [5] Renner S S, Ricklefs R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 1995, 82(5): 596.
- [6] Charlesworth D. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity*, 2002, 88(2): 94-101.
- [7] Varga S, Soulsbury C D. Environmental stressors affect sex ratios in sexually dimorphic plant sexual systems. *Plant Biology*, 2020, 22(5): 890-898.
- [8] Webb C J, Lloyd D G, Delph L F. Gender dimorphism in indigenous New Zealand seed plants. *New Zealand Journal of Botany*, 1999, 37(1): 119-130.
- [9] Delph L F, Ashman T L. Trait selection in flowering plants: how does sexual selection contribute? *Integrative and Comparative Biology*, 2006, 46(4): 465-472.
- [10] Ashman T L, Penet L. Direct and indirect effects of a sex-biased antagonist on male and female fertility: consequences for reproductive trait evolution in a gender-dimorphic plant. *The American Naturalist*, 2007, 169(5): 595-608.
- [11] Tonnabel J, David P, Pannell J R. Sex-specific strategies of resource allocation in response to competition for light in a dioecious plant. *Oecologia*, 2017, 185(4): 675-686.
- [12] Hu Y W, Xie Y J, Zhu F, Wang C B, Lei C L. Variation in sexual size dimorphism among populations: testing the differential-plasticity hypothesis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2010, 137(2): 204-209.
- [13] Hedrick A V, Temeles E J. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 1989, 4(5): 136-138.
- [14] Delph L F, Bell D L. A test of the differential-plasticity hypothesis for variation in the degree of sexual dimorphism in *Silene latifolia*. *Evolutionary Ecology Research*, 2008, 10(1): 61-75.
- [15] Bürlü S, Pannell J R, Tonnabel J. Environmental variation in sex ratios and sexual dimorphism in three wind-pollinated dioecious plant species. *Oikos*, 2022, 2022(6): e08651.
- [16] 王志峰, 胥晓, 李霄峰, 杨鹏, 袁新利. 青杨雌雄群体沿海拔梯度的分布特征. *生态学报*, 2011, 31(23): 82-89.
- [17] Xu X, Yang F, Yin C Y, Li C Y. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(11): 2626-2631.
- [18] 代远萌, 李满乐, 徐铭泽, 田赞, 赵洪贤, 高圣杰, 郝少荣, 刘鹏, 贾昕, 查天山. 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状特征. *植物生态学报*, 2022, 46(11): 1376-1387.
- [19] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(12): 537-542.
- [20] 杨力, 王满堂, 陈晓萍, 孙俊, 钟全林, 程栋梁. 亚热带常绿林不同冠层小枝叶面积-叶生物量关系研究. *生态学报*, 2020, 40(21): 7745-7754.
- [21] Rana S, Jemim R S, Li Z, Geng X D, Wang Y M, Cai Q F, Liu Z. Study of the pattern of reproductive allocation and fruit development in young dioecious trees of *Idesia polycarpa* Maxim. *South African Journal of Botany*, 2022, 146: 472-480.
- [22] Gross K L, Soule J D. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (miller) krause. *American Journal of Botany*, 1981, 68(6): 801.
- [23] Liu M, Korpelainen H, Li C Y. Sexual differences and sex ratios of dioecious plants under stressful environments. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(5): 920-933.
- [24] Rabska M, Giertych M J, Nowak K, Pers-Kamczyc E, Iszkuło G. Consequences of the reproductive effort of dioecious *Taxus baccata* L. females in a generative bud removal experiment-important role of nitrogen in female reproduction. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(22): 14225.
- [25] 孙晓伟, 王兴昌, 孙慧珍, 全先奎, 杨青杰. 雌雄异株树种山杨、水曲柳和东北红豆杉光合特性对比. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2023, 47(1): 129-135.
- [26] 徐海东, 查美琴, 成向荣, 汤胜, 周恒发, 虞木奎. 林下引入耐阴树种功能性状特征及其与生长的关系. *生态学报*, 2020, 40(19): 6948-6957.
- [27] Delph L F. Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe Subalpina*. *Ecology*, 1990, 71(4): 1342-1351.
- [28] Ueno N, Kanno H, Seiwa K. Sexual differences in shoot and leaf dynamics in the dioecious tree *Salix sachalinensis*. *Canadian Journal of Botany*, 2006, 84(12): 1852-1859.
- [29] Rabska M, Warwick N W M, Iszkuło G, Gross C L. Intersexual differences in leaf size and shape in dioecious *Adriana tomentosa*. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(1): 67-83.

- [30] Ribeiro N D, Maziero S M, Prigol M, Nogueira C W, Rosa D P, Della Flora Possobom M T. Mineral concentrations in the embryo and seed coat of common bean cultivars. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2012, 26(1/2): 89-95.
- [31] Zhao X Q, Chen Y, Li H S, Lu J Y. Influence of seed coating with copper, iron and zinc nanoparticles on growth and yield of tomato. *IET Nanobiotechnology*, 2021, 15(8): 674-679.
- [32] Evans H J. Role of molybdenum in plant nutrition. *Soil Science*, 1956, 81(3): 199-208.
- [33] Agarwala S C, Sharma C P, Farooq S, Chatterjee C. Effect of molybdenum deficiency on the growth and metabolism of corn plants raised in sand culture. *Canadian Journal of Botany*, 1978, 56(16): 1905-1908.
- [34] Gupta U C, Lipsett J. Molybdenum in Soils, Plants, and Animals. *Advances in Agronomy*, 1981: 73-115.
- [35] Dell B, Huang L B. Physiological response of plants to low boron. *Plant and Soil*, 1997, 193(1): 103-120.
- [36] Wang Q L, Lu L D, Wu X Q, Li Y Q, Lin J X. Boron influences pollen germination and pollen tube growth in *Picea meyeri*. *Tree Physiology*, 2003, 23(5): 345-351.
- [37] Sharafi Y, Raina M. Effect of boron on pollen attributes in different cultivars of *Malus domestica* L. *National Academy Science Letters*, 2021, 44(3): 189-194.
- [38] Fahad S, Ihsan M Z, Khaliq A, Daur I, Saud S, Alzamanan S, Nasim W, Abdullah M, Khan I A, Wu C, Wang D P, Huang J L. Consequences of high temperature under changing climate optima for rice pollen characteristics-concepts and perspectives. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2018, 64(11): 1473-1488.
- [39] Huang T H, Suen D F. Iron insufficiency in floral buds impairs pollen development by disrupting tapetum function. *The Plant Journal*, 2021, 108(1): 244-267.
- [40] Loo T L, Hwang T C. Growth stimulation by manganese sulphate, indole-3-acetic acid and colchicine in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*, 1944, 31(6): 356.
- [41] Sharma C P, Sharma P N, Chatterjee C, Agarwala S C. Manganese deficiency in maize affects pollen viability. *Plant and Soil*, 1991, 138(1): 139-142.
- [42] Manjesh G N, Hima Bindu K, Mallikarjuna Gowda A P, Chinapolaiah A, Halesh G K. Elemental composition in male and female genotypes of betel vine (*Piper betle* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2020, 9(6): 1144-1146.
- [43] Nava V, Albergamo A, Bartolomeo G, Rando R, Litrenta F, Vecchio G L, Giorgianni M C, Cicero N. Monitoring cannabinoids and the safety of the trace element profile of light *Cannabis sativa* L. from different varieties and geographical origin. *Toxics*, 2022, 10(12): 758.
- [44] Teitel Z, Pickup M, Field D L, Barrett S C H. The dynamics of resource allocation and costs of reproduction in a sexually dimorphic, wind-pollinated dioecious plant. *Plant Biology*, 2016, 18(1): 98-103.
- [45] Allen M, Poggiali D, Whitaker K, Marshall T R, van Langen J, Kievit R A. Raincloud plots: a multi-platform tool for robust data visualization. *Wellcome Open Research*, 2021, 4: 63.
- [46] Tozawa M, Ueno N, Seiwa K. Compensatory mechanisms for reproductive costs in the dioecious tree *Salix integra*. *Botany*, 2009, 87(3): 315-323.
- [47] 赵海艳, 宋子龙, 徐萌, 黄云浩, 张新娜, 王娟. 雌雄异株植物簇毛槭繁殖代价延迟效应研究. *北京林业大学学报*, 2019, 41(8): 84-93.
- [48] 王娟, 张春雨, 赵秀海, 邹璐, 姜庆彪, 丁胜建. 雌雄异株植物鼠李的生殖分配. *生态学报*, 2011, 31(21): 6371-6377.
- [49] 朱栗琼, 邓冬丽, 招礼军, 黎军, 李国花. 罗汉松雌雄株叶形态结构的比较研究. *西北植物学报*, 2019, 39(12): 2179-2186.
- [50] Rocheleau A F, Houle G. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Corema conradii* (Empetraceae). *American Journal of Botany*, 2001, 88(4): 659-666.
- [51] Li C Y, Xu G, Zang R G, Korpelainen H, Berninger F. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 2007, 27(3): 399-406.
- [52] Xu X, Yang F, Xiao X W, Zhang S, Korpelainen H, Li C Y. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(6): 850-860.
- [53] Wallace C S, Rundel P W. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia*, 1979, 44(1): 34-39.
- [54] Banuelos M J, Obeso J R. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, 6(3): 397-413.
- [55] Hoffmann A J, Alliende M C. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia*, 1984, 61(1): 109-114.
- [56] Rana S, Liu Z. Study on the pattern of vegetative growth in young dioecious trees of *Idesia polycarpa* maxim. *Trees*, 2021, 35(1): 69-80.
- [57] Römheld V, Marschner H. Function of micronutrients in plants. *Micronutrients in Agriculture*, 2018: 297-328.
- [58] Dordas C. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2008, 28(1):

33-46.

- [59] Prasad R, Shivay Y, Kumar D. Interactions of zinc with other nutrients in soils and plants. *Indian Journal of Fertilisers*, 2016, 12(5): 16-26.
- [60] S  nchez Vilas J, Campoy J G, Retuerto R. Sex and heavy metals: Study of sexual dimorphism in response to soil pollution. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 126: 68-75.
- [61] Shankhe G M, Naphade P S, Ravankar H N, Sarap P A, Hadole S S. Effect of boron and molybdenum on their uptake and yield of groundnut. *Agricultural Science Digest*, 2004, 24(1): 51-53.
- [62] 曹艺洁, 史智勇, 玉苏甫·阿不力提甫, 艾沙江·买买提. 库尔勒香梨粗皮果矿质元素和氨基酸的含量分析. *新疆农业科学*, 2023, 60(2): 407-415.
- [63] Hassan S M, Rafique S, Mehboob T, Hassan S K, Ibrahim A, Hassan H, Majeed A, Naeem N. Important role of micronutrients: an updated review. *Lahore Garrison University Journal of Life Sciences*, 2020, 3(1): 31-39.
- [64] Arif N, Yadav V, Singh S, Singh S, Ahmad P, Mishra R K, Sharma S, Tripathi D K, Dubey N K, Chauhan D K. Influence of high and low levels of plant-beneficial heavy metal ions on plant growth and development. *Frontiers in Environmental Science*, 2016, 4: 69.
- [65] Arif Y, Singh P, Siddiqui H, Naaz R, Hayat S. Transition metal homeostasis and its role in plant growth and development. Cham: Springer International Publishing, 2021: 159-178.
- [66] 张琦, 叶尔江·拜克吐尔汉, 王娟. 雌雄异株树种东北鼠李营养资源需求性别二态性. *植物生态学报*, 2023, 47(12): 1708-1717.
- [67] Fujita N, Ayukawa Y, Fuke M, Teraoka T, Watanabe K, Arie T, Komatsu K. Rapid sex identification method of spinach (*Spinacia oleracea* L.) in the vegetative stage using loop-mediated isothermal amplification. *Planta*, 2017, 245(1): 221-226.
- [68] Xia Z C, He Y, Zhu Z D, Korpelainen H, Li C Y. Covariations and trade-offs of phosphorus (P) acquisition strategies in dioecious *Populus euphratica* as affected by soil water availability. *Functional Ecology*, 2022, 36(12): 3188-3199.
- [69] 杨鹏, 胥晓. 青杨雌雄幼苗对主要矿质元素的吸收与分配差异. *植物研究*, 2011, 31(2): 188-192.