

雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异

何梅^{1a,1b,2}, 孟明^{1a,1b}, 施大伟^{1a,1b}, 王涛^{1a,1b}, 李圆^{1a,1b}, 谢寅峰^{1a,1b,①}

(1. 南京林业大学: a. 南方现代林业协同创新中心, b. 生物与环境学院, 江苏南京 210037; 2. 江西省林业科学院, 江西南昌 330032)

摘要: 依据大量的文献,从生长和生殖、生理和代谢以及遗传和分子生物学特性等方面对干旱胁迫条件下雌雄异株植物的性别差异特征及抗性差异进行了总结和分析;在此基础上,提出了进一步研究的方向。结果表明:由于雌雄异株植物的雌株和雄株间存在不同的繁殖消耗、生存策略以及适应进化特征,因而,在干旱胁迫条件下雌株和雄株的形态结构和生长特性、生殖分配、生理生化特征(包括光合特性、水分利用效率、保护酶系统与渗透调节物质水平等)以及分子生物学特征(包括核酸序列、同工酶谱和蛋白质组学特性等)也均具有不同的变化趋势,且因植物种类、习性(草本或木本)和生长阶段的不同而异。总体上看,在干旱胁迫条件下,多数雌雄异株种类的雄株具有更佳的生长特性、更高的光合速率和水分利用效率,细胞中保护酶活性和渗透调节物质含量也较高,因而,对干旱环境的抗性及其适应性也强于雌株。根据上述分析结果,认为今后应从种群水平和分子水平开展雌雄异株植物在干旱胁迫条件下性别差异特征的相关研究。

关键词: 干旱胁迫; 雌雄异株植物; 性别差异; 生理生态特性; 生殖分配; 遗传变异

中图分类号: Q945.6; Q945.78 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2015)01-0099-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.01.14

On gender difference of dioecious plant in response to drought stress HE Mei^{1a,1b,2}, MENG Ming^{1a,1b}, SHI Dawei^{1a,1b}, WANG Tao^{1a,1b}, LI Yuan^{1a,1b}, XIE Yinfeng^{1a,1b,①} (1. Nanjing Forestry University: a. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, b. College of Biology and Environment, Nanjing 210037, China; 2. Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330032, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2015, 24(1): 99-106

Abstract: Based on a large number of literatures, gender difference characteristics and resistance difference of dioecious plant under drought stress were summarized and analyzed from characteristics of growth and reproduction, physiology and metabolism, heredity and molecular biology, etc. On this basis, the further research directions were put forward. The result shows that due to different reproductive consumption, survival strategy and adaptive evolution characteristics existed between female plant and male plant of dioecious plant, so there are different changing trends in morphological structure and growth characteristics, reproductive allocation, physiological and biochemical characteristics (including photosynthesis characteristics, water use efficiency, protective enzyme system and osmotic adjustment substance level, etc) and molecular biology characteristics (including nucleotide sequence, isozyme pattern and proteomics characteristics, etc.) between female plant and male plant under drought stress condition, and these changing trends vary with species, habit (herb or woody plant) and growth stage of plant. In general, male plants of the majority of dioecious plants under drought stress possess better growth characteristics, higher photosynthetic rate and water use efficiency, higher protective enzyme activity and osmotic adjustment substance content in cell as well, so their resistance and adaptability to drought environment are stronger than those of female plants. Based on above-mentioned analysis results, related research on gender difference characteristics of dioecious plant under drought stress should be conducted in population level and molecular level in future.

收稿日期: 2014-04-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31300572); 江苏省普通高校学术学位研究生科研创新计划(KYZZ-0248); 国家级大学生创新创业训练计划项目(201310298005); 江苏省大学生实践创新训练计划(201310298005Z); 江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)

作者简介: 何梅(1986—),女,山东青岛人,博士研究生,主要从事植物胁迫及植物蛋白质组学方面的研究。

①通信作者 E-mail: xxyff@njfu.edu.cn

Key words: drought stress; dioecious plant; gender difference; physiological and ecological characteristics; reproductive allocation; genetic variation

雌雄异株植物是指雌花和雄花分别位于不同植株上的单性花植物种类,也是陆地生态系统的重要组成部分^[1]。雌雄异株植物种类丰富,据调查,其种类数约占被子植物总种数的4%~10%^[2-3]。Renner等^[4]的调查显示:在全世界的240 000种被子植物中雌雄异株植物有14 620种,隶属于959属,常见种类包括银杏(*Ginkgo biloba* Linn.)、青杨(*Populus cathayana* Rehd.)、杨梅[*Myrica rubra* (Lour.) Sieb. et Zucc.]、沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)、石刁柏(*Asparagus officinalis* Linn.)和菠菜(*Spinacia oleracea* Linn.)等。由于长期的适应性进化和雌雄性别的分株表达,雌雄异株植物在各种胁迫条件下维持种群稳定性的能力比较弱。在长期的演化过程中,雌雄异株植物在生长特性、生理生化特征、资源分配、生殖格局和基因表达特性等方面具有一定的性别差异,这些差异是现代雌雄异株植物研究的热点之一^[5-13]。

干旱是限制植物生长的重要非生物因素。干旱胁迫条件下植物体内的生理生化指标变化明显,生理系统和代谢过程紊乱,严重时甚至导致植物细胞的死亡^[14]。随着温室效应的加剧,干旱已成为全球性的环境问题之一,并有越来越严重的趋势,对全球植物的生长和发育危害较大,因而,近年来有关干旱胁迫对植物生理生态特性影响的研究日趋增多。由于雌雄异株植物的生殖消耗不同,干旱胁迫条件下雌雄异株植物间的生理生态特性变化必然也存在差异^[5],但目前针对干旱胁迫对雌雄异株植物生理生态特性影响差异的研究尚不多见。

作者在查阅大量文献的基础上,分析了干旱条件下雌雄异株植物在生长特性、生殖分配和性别比例、生理生化以及分子生物学等方面的性别差异及其不同的适应机制及适应策略,以期对干旱胁迫条件下雌雄异株植物性别差异的深入研究提供理论依据。

1 干旱胁迫条件下雌雄异株植物生长特性的差异分析

植物通过水分供应进行光合作用和干物质积累,其积累量的差异直接反映在植株的株高、茎粗、叶面

积和产量形成的动态变化等方面^[15]。干旱胁迫条件下,雌雄异株植物生长特性的变化存在明显的性别差异。Li等^[16]的研究结果表明:干旱胁迫条件下沙棘雄株和雌株的生长均受到影响,且雄株和雌株的生长特性有一定差异,雄株的干物质积累、碳同位素成分、根冠比和株高等特性指标明显高于雌株,而雌株的比叶面积则低于雄株;但在水分适宜的条件下沙棘雄株和雌株间的这些生长特性并没有差异,说明干旱胁迫诱导了沙棘雄株和雌株生长特性的性别差异。Dawson等^[17]的研究结果表明:在干旱条件下,桤叶槭(*Acer negundo* Linn.)雄株的平均叶面积明显增大,且叶片能保持较高的组织膨压,更利于桤叶槭雄株的生长。Retuerto等^[18]的研究结果显示:在相同的干旱条件下,枸骨叶冬青(*Ilex aquifolium* Linn.)雌株的相对直径生长率比雄株更高,但差异并不显著。段婧等^[19]对处于营养生长期的葎草[*Humulus scandens* (Lour.) Merr.]的生长特性进行了研究,结果显示干旱胁迫对葎草的根冠比有极显著影响,但同一干旱胁迫条件下其雌株和雄株的根冠比无明显差异;而刘金平等^[20]的研究结果则显示在干旱条件下葎草雄株的单株叶总面积、茎分枝数、茎长度、根长度、根体积及生物量等生长性状显著低于雌株,这主要是因为葎草的雄株采取了缩小植株体型这一生存策略应对干旱胁迫的影响。高丽等^[21]对中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi)叶片的表皮特征和解剖结构特征进行对比研究后认为:在干旱环境下,中国沙棘的雌株和雄株叶片均存在旱化现象,但雌株和雄株的叶片表皮形态特征存在较大差异,雌株的旱化程度大于雄株,雌株的表皮毛密度和气孔纵径明显大于雄株;从叶片解剖结构上看,雌株叶片的厚度、上表皮厚度、下表皮厚度以及侧脉维管束鞘厚度比雄株更小,而雌株的下表皮毛厚度和密度、栅栏组织与海绵组织的比值则比雄株更大,叶片的这些解剖结构变化的外在表现即为中国沙棘雌株的叶片更大更肥厚。

干旱胁迫条件下,雌雄异株植物的细胞超微结构也会有不同的变化和响应,其性别差异也较为显著。Zhang等^[22]的研究结果表明:干旱胁迫能够破坏青杨雌性植株和雄性植株细胞内叶绿体、线粒体和细胞膜结构的完整性,但雄性植株细胞内的线粒体和叶绿体

结构较雌性植株完整,雄性植株细胞内的基粒片层数和淀粉粒数多于雌性植株细胞,因而雄性植株较雌性植株具有更强的光合能力和淀粉合成能力,并且青杨雄性植株的细胞壁也厚于雌性植株。

另外, Han 等^[23]通过交互嫁接的方式研究了青杨雌雄植株的根和芽在干旱环境下的生长表现,并分析了干旱条件下其雌雄植株的生长适应性,结果显示青杨雄株的根对干旱胁迫具有更强的抵抗力,而雌株的芽生长状况更好。据此推测,在干旱条件下可以根据青杨雌雄植株各自的适应性,通过交互嫁接的方法提高青杨雌株的抗旱性。

由以上分析结果可见:在干旱胁迫条件下,雌雄异株植物的雄株和雌株的生长特性、解剖结构以及细胞结构均表现出一定的差异,但这种差异因植物种类、习性、生长阶段以及干旱胁迫程度的不同而异。

2 干旱胁迫条件下雌雄异株植物生殖分配及性别比例分析

雌雄异株植物的性别差异使植株能够满足其生殖所需的能量,因此雌雄异株植物被认为是更加进化的类群^[24]。但由于雌雄异株植物对外部环境因子的变化更加敏感,因而其生殖格局与特定的小环境因子密切相关^[25]。理论上,植物种群的性别比例应该等于或接近 1:1,但对野生葎草种群的相关调查结果^[26]显示:其雄株数量占种群的 0.00% ~ 46.15%,并且生境越恶劣雄株所占比例越低,说明葎草的雄株对胁迫环境的敏感性高于雌株而其应对胁迫环境的能力则低于雌株,因而,环境胁迫对野生葎草的雌株和雄株的生殖分配产生了影响。Espírito-Santo 等^[27]的研究结果表明:在干旱胁迫条件下,酒神菊树(*Baccharis dracunculifolia* DC.)雌株的生殖投入明显高于其雄株,以此保证在干旱环境中其后代的繁衍和种群数量的稳定。Dawson 等^[17]通过对干旱生境中桉叶桉的研究,认为干旱环境中雄性植株的花粉数量往往高于湿润环境,以此保证其后代繁衍。据此可知,干旱环境下,雌雄异株植物的雌株和雄株的生殖分配均较高,其中雌株的生殖投入更大;同时,相对于适宜的湿润环境,雄株的生殖投入比例也会增大,从而实现资源的合理分配并有效应对干旱环境,使植物在较短的时间内能顺利完成生殖过程。

雌雄异株植物的性别比例会随环境干扰程度的不同而不同^[28]。Freeman 等^[29]通过对犹他州北部 5 种不同属的雌雄异株植物的跟踪调查,发现干旱区域内雄株的比例大于雌株,而湿润环境下则雌株的数量更多。Dawson 等^[17]的调查结果同样显示:虽然雌雄异株植物桉叶桉雄株与雌株的总体性别比接近 1,但在容易干旱的区域,其性别比显著偏雄性(雄株与雌株的数量比为 1.62),而在偏潮湿的生境中则显著偏雌性(雄株与雌株的数量比为 0.65)。由此可见,雌雄异株植物的常见性别比模式为在适宜环境下偏雌性、而在干旱胁迫条件下偏雄性,说明雄株对于干旱的适应能力强于雌株。

3 干旱胁迫条件下雌雄异株植物生理生化特性的差异分析

植物体内的水分状况与其生理活动密切相关,因此生长环境的干旱程度直接影响植物体内的生理生化过程和一系列信号的传导,并最终体现在植物的形态建成和生长发育的差异上^[30]。干旱胁迫条件下雌雄异株植物生理生化指标的差异主要包括光合特性、水分利用效率(WUE)、抗氧化防御系统及渗透调节能力等方面。

3.1 光合特性的性别差异

Correia 等^[31]的研究结果表明:在适宜环境条件下,黄连木属(*Pistacia* Linn.)植物 *Pistacia lentiscus* Linn. 的雌雄个体间的光合生理指标大体相同,但在干旱胁迫条件下,其雄株具有更高的有效量子产量、CO₂同化速率和气孔导度(Gs),显示其雌株和雄株之间光合生理指标存在明显的性别差异。Dawson 等^[17]对桉叶桉雌株和雄株的一系列光合特性进行了比较,发现无论是在自然干旱还是人工干旱条件下,其雌雄个体之间的光合特性均有显著差异,表现在雄性植株的气孔导度、蒸腾速率(Tr)和胞内 CO₂浓度更低,气孔敏感度更强。Dawson 等^[32]对北极柳(*Salix arctica* Pall.)的相关研究结果也显示:在干旱条件下北极柳雄性植株能维持较高的组织膨压和气孔导度,保证气孔畅通,从而促进光合作用的完成。Li 等^[16]的研究结果表明,在干旱情况下,沙棘种群内雌性植株和雄性植株的净光合速率(Pn)和蒸腾速率等指标均存在差异,雄性植株通过提高气孔导度以及 CO₂同

化速率以维持较高的光合速率,而在水分条件较好的情况下这些指标在雌性植株和雄性植株间没有明显差异,这与 Correia 等^[31]的研究结果基本一致。

对不同性别青杨植株光合能力的比较结果表明:在干旱胁迫条件下,与青杨雌株相比,青杨雄株具有更高的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度(Ci)和光饱和速率(P_{max})等光合生理特性,说明干旱胁迫对青杨雌株光合能力的抑制作用大于雄株^[12]。Zhang 等^[13]的进一步研究结果也表明:干旱胁迫条件下,青杨雄株具有更高的净光合速率,更大的电子传递速率(J_{max})、羧化速率(CE)和光化学淬灭系数(q_p)。

高丽等^[33]对不同土壤水分条件下中国沙棘雌株和雄株的光合作用及蒸腾作用进行了比较,结果显示:在干旱条件下,中国沙棘的雌株和雄株均表现出光合速率下降的趋势,但雄株的光合速率下降幅度更大,雌株仍能保持较高的光合速率,对干旱胁迫具有更强的适应性,这可能与中国沙棘雌株具有较高的渗透调节物质含量、相对稳定的保护酶系统和相对较低的膜脂过氧化物含量有关。刘瑞香等^[34]认为:物种的遗传变异是适应环境变化的基础,多样性越丰富的物种对环境的适应性越强。Obeso 等^[35]的比较结果表明:在干旱条件下,枸骨叶冬青的雄株较雌株具有更低的气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度,这主要是因为枸骨叶冬青雄株的气孔敏感性更高,在受到干旱胁迫时气孔关闭速率更快。

从以上分析结果可以看出:在干旱胁迫条件下,雌雄异株植物的雌株和雄株均能通过降低蒸腾速率、提高光合速率来适应逆境;与雌雄同株的植物相比,导致雌雄异株植物雌株和雄株光合特性差异的影响因素更多,除环境因子的影响外,还与雌株和雄株本身的形态结构、遗传多样性、气孔敏感度以及植物种类等因素密切相关。

3.2 水分利用效率的性别差异

水分利用效率是指示植物水分生理特性的重要指标^[36]。水分利用效率越高,植物对水资源利用越充分,植物应对干旱胁迫的能力就越强。Dawson 等^[17]的研究结果表明:在干旱条件下,桉叶桉雄株的水分利用效率比雌株更高。Ward 等^[37]对干旱年份中同种植物雌株和雄株水分利用特性的分析结果同样证明了这一观点,即雄株通过降低气孔导度和蒸腾速率减少水分蒸发,从而更有效的利用体内水分;而

雌株则需要消耗大量水分来满足生殖需要,水分利用效率低于雄株。Li 等^[16]对不同沙棘种群内的雌株和雄株进行干旱处理,结果显示雄株能更有效地利用体内水分抵抗干旱,减轻干旱胁迫对机体的伤害,这一结论同时被 Freeman 等^[38]证实。此外,重度干旱条件下枸骨叶冬青雄株的水分利用效率明显高于雌株^[18];田间和人工模拟的干旱环境下,枸骨叶冬青雄株均比同等条件下的雌株具有更高的瞬时水分利用效率和长期水分利用效率^[35]。干旱胁迫条件下,酒神菊树雄株的水分利用效率明显高于雌株^[27]。这些研究结果均表明在雌雄异株木本植物中雄株的水分利用效率更高。

除上述木本植物外,也有实验证明干旱胁迫条件下草本植物雄株的水分利用效率更高、适应性更强。如李德颖^[39]对野牛草[*Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.]进行干旱处理,通过压力室法和电导法测定野牛草雌株和雄株在干旱胁迫高峰时水势和电导率等指标的差异,均表明其雄株比雌株具有更强的保水能力和更高的水分利用效率。

以上分析结果均表明:在干旱条件下,雌雄异株植物的雄株比雌株具有更高的水分利用效率和更强的保水能力,从而显示出雄株具有更强的抵抗干旱胁迫的能力。

3.3 抗氧化防御系统及渗透调节能力的性别差异

在干旱条件下,植物体内产生的活性氧自由基(ROS)对植物的细胞膜及蛋白质等有不同程度的破坏作用,进而改变细胞膜透性、影响植物的正常生长和发育。植物体内存在的保护酶(包括超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化物酶等)系统能形成不同的保护机制,用于消除植物体内产生的过多自由基,有效降低干旱对植物造成的负面影响。渗透调节是通过植物体内一些小分子兼容性物质(如脯氨酸和可溶性糖等)的积累降低细胞渗透势、维持细胞膨压,从而保护植物免受干旱引起的脱水伤害、提高植物的抗旱性。

在干旱条件下,滇杨(*Populus yunnanensis* Dode)雌株的生长抑制现象更明显、活性氧积累水平更高,并出现膜脂过氧化水平提高、渗透调节能力和抗坏血酸-谷胱甘肽循环酶活性降低等现象,因而,Chen 等^[40]认为滇杨雌株对干旱胁迫的敏感性比雄株更高、遭受的负面影响更大。Zhang 等^[13]对干旱胁迫条件下青杨雌株和雄株保护机制的差异进行了比较,认

为相对于青杨雌株,其雄株的可溶性蛋白质和脯氨酸含量以及超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶、过氧化物酶和多酚氧化酶的活性均更高,其细胞膜和叶绿体受到的负面影响也较小。张胜^[41]¹⁶⁻²¹的研究结果也表明:干旱能显著诱导青杨体内游离脯氨酸含量的增加,并且雄株的膜脂过氧化程度比雌株低、总蛋白质含量和游离脯氨酸含量比雌株高;无论是在中度干旱还是重度干旱条件下,除过氧化氢酶活性外,青杨雄株的抗氧化酶活性均高于雌株。段婧等^[19]的实验结果证明:不同程度干旱胁迫条件下,营养生长期葎草雌株和雄株的生理指标有不同幅度的变化,其中,在轻度和中度干旱胁迫条件下,雄株的过氧化物酶活性以及丙二醛(MDA)含量、游离脯氨酸含量、叶绿素含量和可溶性糖含量均高于雌株;而在重度干旱胁迫条件下,雄株的MDA含量、叶绿素含量和可溶性糖含量则均低于雌株,说明葎草雄株对于旱环境的敏感性更高,而雌株对于旱环境的适应性更强,具有明显的抗旱潜力。

上述分析结果表明:对多数雌雄异株植物而言,尽管干旱胁迫造成其细胞膜受损,但雄株受损程度明显低于雌株,说明雄株对于旱的耐性强于雌株,这与雄株具有较强的抗氧化酶活性、能有效保护其自身免受自由基的伤害有关;但在干旱胁迫超过一定程度时,某些种类雌株的抗旱能力强于雄株,表现在细胞内的渗透调节物质含量增加,说明这些种类雌株的抗旱潜力更大、对于旱胁迫具有更强的耐受能力。

4 干旱胁迫条件下雌雄异株植物分子生物学特性的差异分析

近些年,随着分子生物学理论和技术的进一步发展,许多研究者在分子水平上对于旱胁迫条件下植物的响应特性进行了研究,获得并鉴定出一些与植物响应干旱有关的基因、代谢通路和相关蛋白质等^[42-45]。研究表明:为适应干旱胁迫环境,植物细胞感知干旱信号并进一步传导,以调节某些特定基因的表达并产生新的蛋白质,从而引起植物形态结构、生理和代谢等多方面的变化。其中部分研究者针对雌雄异株植物在干旱胁迫环境中遗传及分子水平响应的性别差异进行了相关研究。

张胜等^[41]³⁹⁻⁵⁰的研究结果表明:在干旱胁迫条件

下,雌雄异株植物的蛋白质水平存在显著的、复杂的性别差异。蛋白质组学研究结果^[13]显示:采用双向电泳(2-DE)方法从干旱胁迫环境下青杨的雌株和雄株中检测到563个差异蛋白质位点,其中与干旱胁迫相关的位点有64个,与植株对于旱胁迫响应的性别差异有关的位点有44个。干旱胁迫条件下雌株和雄株间的差异蛋白质明显增多,主要包括与光合作用相关的蛋白质、平衡蛋白质和应激蛋白质等功能性蛋白质,这些蛋白质可以提升植株在干旱环境中的生理优势、增强其抗旱性,并且干旱胁迫条件下这些蛋白质的表达量在不同性别植株中表现出相同的变化模式。另外,干旱胁迫条件下雌株和雄株的同工酶谱带也因干旱影响和性别差异而产生特异表达,但雌株和雄株间的变化模式存在差异,其中性别特异性条带可以准确用于性别鉴定。

Hughes等^[46]的研究结果表明:在不同程度的干旱条件下,黑杨〔*Populus nigra* subsp. *betulifolia* (Pursh) W. Wettst.〕雌株和雄株的性别间遗传变异很小;高丽^[47]采用ISSR分子标记研究了中国沙棘水分适应性的遗传差异,认为其雌株的遗传多样性更丰富,这也是其雌株对于旱环境有较强适应性的原因之一。Peng等^[48]采用Illumina-Solexa测序平台测定了来自正常条件下和干旱胁迫条件下的滇杨雌株和雄株叶片的转录组序列,从中确认了22 235个转录点,其中在干旱胁迫条件下有6 039个差异表达基因,且大多数(5 539个)差异表达基因存在于雄性植株中,占差异表达基因总数的92%;这些差异表达基因涉及糖、蛋白质、核酸和脂类等生物大分子代谢,光合作用以及活性氧清除酶系统等方面;同时,荧光定量PCR检测结果表明,在选出的15种基因中,雌株的差异表达基因在干旱胁迫条件下的上调幅度更大。

综上所述,干旱胁迫条件下雌雄异株植物的雌株和雄株的遗传多样性存在差异,包括基因和蛋白质水平的差异,其中,干旱胁迫条件下雌株和雄株间多种调节性和功能性蛋白质的表达特性存在显著的性别差异,对这种差异的研究也将成为雌雄异株植物分子生物学研究的重点之一。

5 结语和展望

雌雄异株植物是陆地生态系统的重要组成部分之一^[49],早在1877年Darwin^[50]就提出了“生殖差异

会导致性别特化和资源需求不同”的观点,从那时起有不少学者对此进行了大量研究,但主要针对雌雄异株植物的性别分化和优树选择方法等方面进行相关研究,而有关雌雄异株植物对胁迫环境响应的性别差异研究始于20世纪80年代末^[51]。大量的研究结果^[52-55]表明:在干旱胁迫条件下,雌雄异株植物在生理表现、形态变化及遗传基因等方面均存在性别差异。这些差异可引起雌雄异株植物种群内性别比例的变化,最终导致该种群的生态系统结构、组成和稳定性等方面的变化。

通过以上分析可知:干旱条件下,雌株和雄株之间的生长及生理生态特性确实存在显著的性别差异,其中,大多数雌雄异株植物(如沙棘、桉叶槭、葎草、青杨、北极柳、滇杨和野牛草等)的雄株具有更优的生长特性,并能通过维持较高的光合速率贮存能量、通过降低蒸腾速率和提高水分利用效率减少水分散失,同时,雄株体内的抗氧化酶活性及各类渗透调节物质含量均较高,可以有效缓解干旱对植株生长及代谢的影响。但由于不同种类的雌雄异株植物在形态结构和遗传多样性等方面存在差异,加之环境影响因子的不同,还有部分雌雄异株植物(如枸骨叶冬青、中国沙棘和酒神菊树等)的雌株对干旱胁迫表现出更强的抗性。

目前,也有许多研究者运用分子生物学手段从分子水平上对雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异进行了研究,表明干旱胁迫条件下,雌株和雄株的基因表达和蛋白质组学特征均存在性别差异,尽管对这些差异的研究还比较少,但这将成为雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异及揭示其差异机制的研究热点之一。从现有的研究结果看,相对于雌株,大多数雌雄异株植物的雄株对干旱胁迫具有更高的抗性和适应性。

近年来,国内外研究者对干旱胁迫条件下雌雄异株植物性别差异的研究逐步深入,但涉及的物种数量较少,且多数研究仅停留在对植物形态结构的比较方面,而对其生理生态特征的性别差异尚未有深入研究。中国植物资源丰富,雌雄异株植物数量多,由于结构特点和遗传特性等方面存在差异,不同的植物种类在遭受干旱胁迫时性别差异的表现也有所不同。因此,一方面需有目的地选择有经济、观赏等价值的雌雄异株种类进行生理、生态及抗性差异的研究,全面系统地比较不同雌雄异株植物间存在的性别差异,

找出它们的抗旱性规律,并对其性别差异机制及物种间的抗性差异机制进行深入探讨;另一方面,应在分子水平上运用蛋白质组学、基因工程和分子标记等技术,综合分析雌雄异株植物在基因和蛋白质表达方面对干旱胁迫响应的性别差异特征。

目前有关雌雄异株植物响应干旱胁迫的蛋白质组学研究也取得了一定的成果^[56-58],但这些研究涉及的对象主要集中在雌雄异株植物的雄性或雌性单一性别个体,很少涉及雌雄异株植物两性植株性别间蛋白质组学的差异。随着生物信息学的发展以及分析技术的不断改进,蛋白质组学已经成为研究植物与胁迫环境间相互关系的重要工具之一^[59-60],已经从一些植物中发现了与干旱胁迫响应有关的蛋白质,但对干旱胁迫下雌雄异株植物基因表达和蛋白质组学特征的差异研究相对较少,未能深入揭示雌雄异株植物对干旱胁迫响应性别差异的遗传机制。因而,今后应深入研究雌雄异株植物差异蛋白表达及其差异机制,为研究植物体细胞中的大分子物质在干旱胁迫响应中的作用提供重要线索。此外,目前的取样和研究范围大多集中于雌雄异株植物的个体差异,而有关干旱胁迫对雌雄异株植物种群的整体结构、动态变化及生态系统的影响尚未见研究报道。

因此,未来可从基因和蛋白质等分子水平以及种群发展和变化等宏观水平对干旱胁迫下雌雄异株植物的性别差异进行研究,寻找影响雌株和雄株间抗旱性差异的相关因素,并研究其性别差异机制,以期为干旱条件下雌雄异株植物的资源保护、品种改良、栽培种植及生态系统可持续发展奠定研究基础。

参考文献:

- [1] 胥晓,杨帆,尹春英,等.雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展[J].应用生态学报,2007,18(11):2626-2631.
- [2] LLOYD D G. Selection of combined versus separate sexes in seed plants[J]. The American Naturalist, 1982, 120: 571-585.
- [3] RICHARDS A J. Plant Breeding Systems[M]. London: George Allen and Unwin, 1986: 67-71.
- [4] RENNER S S, RICKLEFS R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants[J]. American Journal of Botany, 1995, 82: 596-606.
- [5] OBESO J R. The costs of reproduction in plants[J]. New Phytologist, 2002, 155: 321-348.
- [6] CASE A L, ASHMAN T L. Sex-specific physiology and its implications for the cost of reproduction[M]//REEKIE E G, BAZZAZ F A. Reproductive Allocation in Plants. New York: Academic Press,

- 2005: 129–157.
- [7] IGLESIAS M C, BELL G. The small-scale spatial distribution of male and female plants[J]. *Oecologia*, 1989, 80: 229–235.
- [8] JING S W, COLEY P D. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*[J]. *Oikos*, 1990, 58: 369–377.
- [9] JIN J, JIANG H, YU S, et al. Sex-linked photosynthetic physiologic research and the evolutionary ecological analysis in living fossil plant, *Ginkgo biloba* L.[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28: 1128–1136.
- [10] SHI D W, WEI X D, CHEN G X, et al. Changes in photosynthetic characteristics and antioxidative protection in male and female ginkgo during natural senescence [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2012, 137: 349–360.
- [11] 曹全, 江洪, 曾波, 等. 孑遗植物银杏(*Ginkgo biloba* L.)雌雄株水分生理特征初步研究[J]. *安徽农业科学*, 2009, 37(18): 8732–8735.
- [12] XU X, PENG G, WU C, et al. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28: 1751–1759.
- [13] ZHANG S, CHEN L, DUAN B, et al. *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 275: 68–78.
- [14] CHAVES M M, MAROCO J P, PEREIRA J S. Understanding plant response to drought from genes to the whole plant [J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 239–264.
- [15] 赖杭桂, 李瑞梅, 符少萍, 等. 盐胁迫对植物形态结构影响的研究进展[J]. *广东农业科学*, 2011, 38(12): 55–57.
- [16] LI C, REN J, LUO J, et al. Sex-specific physiological and growth responses to water stress in *Hippophae rhamnoides* L. populations [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2004, 26: 123–129.
- [17] DAWSON T E, EHLERINGER J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*[J]. *Ecology*, 1993, 74(3): 798–815.
- [18] RETUERTO R, LEMA B F, ROILOA S R, et al. Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium* [J]. *Functional Ecology*, 2000, 14: 529–537.
- [19] 段婧, 刘金平. 营养生长期葎草对干旱胁迫应对机理的性别差异分析[J]. *湖北农业科学*, 2013, 52(13): 3078–3082.
- [20] 刘金平, 段婧. 营养生长期雌雄葎草表观性状对水分胁迫响应的性别差异[J]. *草业学报*, 2013, 22(2): 243–249.
- [21] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株叶片形态结构及生理生化特征[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2201–2208.
- [22] ZHANG S, CHEN F, PENG S, et al. Comparative physiological, ultrastructural and proteomic analyses reveal sexual differences in the responses of *Populus cathayana* under drought stress [J]. *Proteomics*, 2010, 10: 2661–2677.
- [23] HAN Y, WANG Y, JIANG H, et al. Reciprocal grafting separates the roles of the root and shoot in sex-related drought responses in *Populus cathayana* males and females [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36: 356–364.
- [24] BARRETT S C H. Gender variation in *Vurnbea dioica* (Liliaceae) and the evolutionary analysis [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 1992, 5(3): 423–444.
- [25] ROECKNER E. Past, present and future levels of greenhouse gases in the atmosphere and model projections of related climatic changes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1992, 43: 1097–1109.
- [26] 刘金平, 吴蕾. 野生葎草开花习性及其影响开花生态因子分析[J]. *草业与畜牧*, 2009(11): 6–8.
- [27] ESPÍRITO-SANTO M M, MADEIRA B G, NEVES F S, et al. Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub[J]. *Annals of Botany*, 2003, 91: 13–19.
- [28] BERTILLER M B, SAIN C L, CARRERA A L. Effect of fine-scale spatial variation of soil nitrogen on the performance of the sexes of *Poa ligularis* in patchy ecosystems of northern Patagonia [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2002, 163: 419–425.
- [29] FREEMAN D C, KLIKOFF L G, HARPER K T. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants[J]. *Science*, 1976, 193: 597–599.
- [30] PEI Z M, MURATA Y, BENNING G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells[J]. *Nature*, 2000, 406: 731–734.
- [31] CORREIA O, DIAZ BARRADAS M C. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L.[J]. *Plant Ecology*, 2000, 149: 131–142.
- [32] DAWSON T E, BLISS L C. Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: the physiological basis for habitat partitioning between the sexes [J]. *Oecologia*, 1989, 79: 332–343.
- [33] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. *生态学报*, 2009, 29(11): 6025–6034.
- [34] 刘瑞香, 杨劼, 高丽. 中国沙棘和俄罗斯沙棘的 ISSR 分析[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(4): 671–677.
- [35] OBESO J R, RETUERTO R. Sexual dimorphism in holly *Ilex aquifolium*: cost of reproduction, sexual selection or physiological differentiation[J]. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2002, 75: 67–77.
- [36] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 植物水分利用效率研究方法综述[J]. *中国沙漠*, 2009, 29(5): 853–858.
- [37] 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[J]. *Tree Physiology*, 2002, 22: 339–346.
- [38] FREEMAN D C, McARTHUR E D. A comparison of twig water stress between males and females of six species of desert shrubs [J]. *Forest Science*, 1982, 28: 304–308.
- [39] 李德颖. 野牛草雌雄单性植株对水分胁迫反应的差异[J]. *园艺学报*, 1996, 23(1): 62–66.
- [40] CHEN L, ZHANG S, ZHAO H, et al. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis* [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2010, 33: 1767–1778.
- [41] 张 胜. 青杨(*Populus cathayana* Rehd.)雌雄植株对锈病和干旱胁迫的生理响应及差异蛋白质组比较[D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2009.
- [42] SALEKDEH G H, SIOPONGCO J, WADE L J, et al. A proteomic approach to analyzing drought- and salt-responsiveness in rice[J]. *Field Crops Research*, 2002, 76: 199–219.
- [43] SALEKDEH G H, SIOPONGCO J, WADE L J, et al. Proteomic analysis of rice leaves during drought stress and recovery [J]. *Proteomics*, 2002, 2: 1131–1145.
- [44] VINCENT D, LAPIERRE C, POLLET B, et al. Water deficits affect caffeate *O*-methyltransferase, lignification, and related enzymes in maize leaves. A proteomic investigation [J]. *Plant Physiology*, 2005, 137: 949–960.
- [45] VINCENT D, ERGÜL A, BOHLMAN M C, et al. Proteomic analysis reveals differences between *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon and their responses to water deficit and salinity [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 1873–1892.
- [46] HUGHES F M R, BARSOUM N, RICHARDS K S, et al. The response of male and female black poplar [*Populus nigra* L. subspecies *betulifolia* (Pursh) W. Wettst.] cuttings to different water table depths and sediment types: implications for flow management and river corridor biodiversity [J]. *Hydrological Processes*, 2000, 14: 3075–3098.
- [47] 高 丽. 中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*)雌雄株的水分生态适应性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学生命科学学院, 2006: 78–80.
- [48] PENG S, JIANG H, ZHANG S, et al. Transcriptional profiling reveals sexual differences of the leaf transcriptomes in response to drought stress in *Populus yunnanensis*[J]. *Tree Physiology*, 2012, 32: 1541–1555.
- [49] 赵宝玉, 郜春丽, 翁殊斐. 华南地区雌雄异株植物资源及其园林应用[J]. *湖南林业科技*, 2013, 40(1): 41–44.
- [50] DARWIN C. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*[M]. London: John Murray, 1877: 178–180.
- [51] SAKAI A K, WELLER S G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches [M] // GEBER M A, DAWSON T E, DELPH L F. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin: Springer, 1999: 1–31.
- [52] XIAO X, YANG F, ZHANG S, et al. Physiological and proteomic responses of two contrasting *Populus cathayana* populations to drought stress[J]. *Physiologia Plantarum*, 2009, 136: 150–168.
- [53] CORREIA O, DIAZ BARRADAS M C. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L.[J]. *Plant Ecology*, 2000, 149: 131–142.
- [54] THOMAS S C, LAFRANKIE J V. Sex, size and inter-year variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest[J]. *Ecology*, 1993, 74: 1529–1537.
- [55] CHEN F, CHEN L, ZHAO H, et al. Sex-specific responses and tolerances of *Populus cathayana* to salinity [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 140: 163–173.
- [56] ALI G M, KOMATSU S. Proteomic analysis of rice leaf sheath during drought stress[J]. *Journal of Proteome Research*, 2006, 5: 396–403.
- [57] HAJHEIDARI M, ABDOLLAHIAN-NOGHABI M, ASKARI H, et al. Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress[J]. *Proteomics*, 2005, 5: 950–960.
- [58] JORGE I, NAVARRO R M, LENZ C, et al. Variation in the holm oak leaf proteome at different plant developmental stages, between provenances and in response to drought stress [J]. *Proteomics*, 2006, 6: S207–S214.
- [59] HEAZLEWOOD J L, HOWELL K A, WHELAN J, et al. Towards an analysis of the rice mitochondrial proteome [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132: 230–242.
- [60] JAILLON O, AURY J M, NOEL B, et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla[J]. *Nature*, 2007, 449: 463–467.

(责任编辑: 张明霞)