



干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗生长和生理特性的影响

马少薇¹,刘果厚^{1*},王 蕾¹,兰 庆¹,胥 晓^{1,2}

(1 内蒙古农业大学 草原与资源环境学院,呼和浩特 010019;2 西华师范大学 生命科学学院,四川南充 637002)

摘要:以黄柳雌雄扦插苗为试验材料,通过称重控水法研究干旱胁迫下其生长和生理特性,以揭示黄柳雌雄植株对干旱胁迫的生理适应性及抗逆能力差异。结果显示:(1)在对照处理下,黄柳雌雄扦插苗在株高、基径、总叶片数、单叶面积、茎干重、根干重、光合色素含量(除叶绿素 a)、气体交换、叶绿素荧光、叶片相对含水量(RWC)、丙二醛(MDA)含量、脯氨酸含量和可溶性糖含量等方面均没有显著的性别差异。(2)干旱胁迫显著降低了黄柳雌雄扦插苗的生长和光合作用,扰乱了其渗透调节功能和抗氧化酶系统;与雄株相比,雌株具有较高的株高、总叶片数、单叶面积、茎干重、根干重、总叶绿素含量、净光合速率(P_n)、PS II 最大化学效率(F_v/F_m)、PS II 有效光量子产量($\Phi_{PS\ II}$)和叶片 RWC,以及较低的非光化学淬灭系数(qN)、MDA 含量、脯氨酸含量和可溶性糖含量;且雌株叶干重、叶绿素 a 含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性始终大于雄株。研究表明,干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗的生长和生理特性均具有严重的抑制作用,且雌雄株之间的响应存在显著的性别差异;雌株通过维持较高的光合作用以保证植株的生长,从而表现出比雄株更强的抗旱性,这也是其天然种群性比偏雌的重要原因之一。

关键词:干旱胁迫;黄柳;雌雄异株;植株生长;生理特性

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Effect of Drought Stress on Growth and Physiological Characteristics of Male and Female *Salix gordejevii* Cuttings

MA Shaowei¹, LIU Guohou^{1*}, WANG Lei¹, LAN Qing¹, XU Xiao^{1,2}

(1 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 2 College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China)

Abstract: Using male and female *Salix gordejevii* cuttings as experimental materials, we studied the growth and physiological characteristics under drought stress by weighing control soil moisture content to reveal sexual differences of physiological adaptability and resistance. The results showed that: (1) no significant differences were detected in plant height, basal diameter, total leaf number, leaf area, stem dry weight, root dry weight, photosynthetic pigment contents (except chlorophyll a), gas exchange, chlorophyll fluorescence, relative water content (RWC), malondialdehyde (MDA) content, proline content and soluble sugar content in both sexes. (2) Drought significantly reduced plant growth and photosynthesis, and seriously disrupted osmotic regulation function and antioxidant enzyme system between the sexes. Fe-

收稿日期:2019-03-29;修改稿收到日期:2019-06-02

基金项目:内蒙古自治区科学技术应用项目(20131902);内蒙古自治区科技创新引导奖励基金(20121607)

作者简介:马少薇(1992—),女,在读博士研究生,主要研究方向为植物多样性保护与利用。E-mail:mashaowei1992@163.com

*通信作者:刘果厚,教授,博士生导师,主要从事植物多样性保护和荒漠化植被恢复与重建研究。E-mail:guohouliu@163.com

males exhibited significantly higher plant height, total leaf number, leaf area, stem dry weight, root dry weight, total chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), maximum efficiency of PS II (F_v/F_m), effective quantum yield of PS II (Φ_{PSII}) and RWC, and lower non-photochemical quenching coefficient (qN), MDA content, proline content and soluble sugar content than those of males. Meanwhile, leaf dry weight, chlorophyll a content, superoxide dismutase (SOD) activity and peroxidase (POD) activity of females were always higher than that of males. The results indicated that drought inhibited growth and physiological characteristics more in males than in females of *S. gordejevii*. Females possess greater drought resistance than males with higher photosynthesis maintaining plant growth under drought stress, which is one of the important reasons in determining female-biased sex ratio in the long-term.

Key words: drought stress; *Salix gordejevii*; dioecious; plant growth; physiological characteristic

雌雄异株植物尽管在 24 万种被子植物中仅占 6%(约 14 620 种),但其所属科的数量却占被子植物门总科数的 40%,是地球陆地生态系统不可或缺的组成部分^[1]。自 1877 年 Darwin 发现雌雄植株的生殖差异将导致性别特化且对资源的需求也有所不同以来^[2],雌雄异株植物的性别差异就逐渐吸引了人们的注意。杨柳科(Salicaceae)植物多为雌雄异株,主要分布在寒温带、温带和亚热带地区,是植被恢复和演替的先锋树种^[3]。近年来,随着气候变化和环境污染的加剧,陆地生态系统的稳定性受到影响,杨柳科植物的雌雄植株在生长、生理以及对环境变化的适应性等方面都表现出了明显的性别差异^[4-5]。其中,杨属(*Populus*)植物雄株在生长、生理生化过程以及分子机制等方面均表现出了较强的抗逆性^[6],研究学者认为这是由于雌株为孕育果实和种子会在生殖方面投资较多的资源,因而更易受到环境胁迫的影响。如干旱胁迫下,青杨(*P. cathayana*)雄株的光合作用、渗透调节功能和抗氧化酶活性较强,而雌株的生长发育和生理过程更易受到负面影响^[7-8];铝胁迫对青杨雌株可溶性蛋白含量、抗氧化酶活性、叶绿素含量和光合速率的抑制程度较高,其抗逆性较差^[9];低温胁迫下,青杨雄株比雌株具有较高的硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性以及较高的谷胱甘肽、丝氨酸、精氨酸、亮氨酸、甘氨酸、脯氨酸和蛋氨酸含量^[10]。然而,柳属(*Salix*)作为与杨属亲缘关系最近的属,其雌雄植株对环境胁迫的响应差异却出现了与杨属相反的结果,如 Randriamanana 等研究发现增强 UV-B 辐射下 *S. myrsinifolia* 雌株比雄株的耐受力更强^[11];Jiang 等研究表明康定柳(*S. paraplesia*)雌株在土壤养分匮乏下具有更强的生长和防御能力^[12]。但就目前已有的文献来看,针对环境胁迫下柳属植物性别响应差异方面的研究远不如杨属植物研究全面,且二者雌雄植株在环境胁迫下表现出的不同适应性的

原因也尚不明确。

黄柳(*Salix gordejevii* Y. L. Chang et Skv.)是杨柳科柳属的旱中生灌木,具有生长迅速、耐干旱、耐沙埋和抗风蚀等特性,是流动、半固定沙丘的建群种或优势种,甚至可以在沙地上形成纯群落^[13-14],目前已作为京津风沙源治理区首选推广的生物沙障之一^[15],在改善沙区生态环境、逆转荒漠化过程中起着不可替代的作用。根据已有文献来看, Yang 等^[16]、崔秀萍等^[17] 和张国盛等^[18]先后对不同干旱胁迫程度下黄柳的光合、生理变化进行了系统研究,但从性别角度揭示其抗旱性差异的研究尚未见报道。同时,浑善达克沙地地处中国北方干旱、半干旱地区,降水量少且沙尘暴天气频繁,在前期研究中我们发现浑善达克沙地黄柳种群性比显著偏雌性^[19],我们推测这可能与雌雄植株对环境胁迫的响应差异有关。因此,本研究以黄柳扦插苗为试验材料,探讨干旱胁迫对雌雄植株生长、光合作用、膜脂过氧化程度、渗透调节物质含量以及抗氧化酶活性等方面的影响,以期揭示雌雄植株的抗旱性差异以及与种群性比间的关系。该研究结果不仅可以为探究该类植物对环境的适应机制提供参考,还可为黄柳在植被恢复治理中的性别选择提供理论依据,这对其种群建成和生态学效应最大化发挥具有重要的实践意义。

1 材料和方法

1.1 试验设计

2018 年 4 月下旬,从浑善达克沙地按照黄柳灌丛性别采集 2~3 年生枝条,制备成长度约为 15 cm、直径约为 1 cm 的插穗,插穗基部斜切,确保切口平滑,不劈裂;顶部平切,位于节上 1 cm 左右。在内蒙古农业大学试验地取 0~20 cm 表层土壤作为黄柳扦插苗的生长基质,经消毒处理后灌装于直径和深度均为 25 cm 的花盆中,根据插穗性别分别进

行扦插,每盆 1 株,插后培土,使插穗和土壤紧密接触,定期浇水和除草。待插穗成活并稳定生长 60 d 后,选取外部形态和长势基本一致且健壮、无病虫害的扦插苗 80 株(雌雄各 40 株)进行干旱胁迫。试验采用 2 因素完全随机设计,性别因素包括雌株、雄株,水分梯度因素包括 70% 和 30% 田间持水量 2 个水平,共组成 4 个处理组合;其中雌雄各 20 株生长于 70% 田间持水量的土壤中(对照),其余雌雄扦插苗生长在 30% 田间持水量的土壤中(中度干旱)。整个试验在内蒙古农业大学试验地进行,干旱处理持续 60 d,期间采用称重法补充损失的水分,为了防止自然降雨的影响,搭建临时挡雨棚,使土壤含水量维持在试验规定的范围内。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 生长和生物量 待试验结束后随机选取每个处理下雌雄扦插苗各 3 株,测量和调查每株扦插苗的株高、基径和叶片数量,并选取植株中上部的 10 片叶片进行叶面积测量,计算平均单叶面积。随后,将根、茎、叶分别收获,用清水洗净,置于 70 °C 的烘箱中烘干 48 h 至恒重,称量根干重、茎干重和叶干重。

1.2.2 气体交换和叶绿素荧光参数 在各处理中随机选取 5 株扦插苗,其第 4 片完全展开的叶片用于测定气体交换参数和叶绿素荧光参数。采用便携式光合测定系统 Li-Cor 6400 测定叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r),测定时间为晴天上午的 9:00~11:30,测定时,叶室温度设置为 26 °C,光照强度控制为 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度控制为 30% 左右,CO₂ 浓度控制为(380 ± 10) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。采用便携式叶绿素荧光测定系统 Li-Cor 6400 测定叶片 PSⅡ 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ 有效光量子产量($\Phi_{PS\text{ II}}$)、光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(qN),参照 Brugnoli 等^[20]的方法,在测定前将叶片暗处理 30 min。

1.2.3 生理指标 从各处理中随机选取 3 株扦插苗,其第 4 片完全展开的叶片用于测定生理指标。光合色素含量的测定采用李合生的方法^[21];叶片相对含水量(RWC)的测定采用 Weatherley 的方法^[22];丙二醛含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法^[23];脯氨酸含量的测定采用茚三酮法^[24];可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法^[25]。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)法^[26];过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木

酚法^[27]。

1.3 数据分析

采用 SPSS 20.0 进行数据统计分析。单因素方差分析(one-way ANOVA)的 Duncan 多重比较检验用于比较各组间的平均值,双因素方差分析(two-way ANOVA)用于计算性别、处理以及二者交互作用的显著性,其显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗的生长和生物量差异

如表 1 所示,干旱胁迫显著抑制了黄柳扦插苗的生长和生物量积累。与对照相比,雌雄扦插苗的株高、基径、总叶片数、单叶面积、叶干重、茎干重和根干重在干旱胁迫下均显著降低,且干旱胁迫导致雌雄扦插苗在生长和生物量积累方面出现了明显的性别差异。雌雄扦插苗的株高、总叶片数、单叶面积、茎干重和根干重在对照处理下无显著差异,但在干旱胁迫下均表现为雌株显著高于雄株;干旱处理前后,雌雄扦插苗的基径均无显著差异;叶干重则始终表现为雌株显著大于雄株,且雌株叶干重受干旱胁迫影响程度小于雄株,雌雄株降幅分别为 38.15%、54.26%。此外,扦插苗的株高、叶干重和茎干重还受到性别和处理间交互作用的显著影响($P<0.05$)。

2.2 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗光合色素含量的差异

干旱胁迫显著降低了黄柳雌雄扦插苗叶片的叶绿素 a 含量和总叶绿素含量,而对叶绿素 b 含量和类胡萝卜素含量的影响较小(表 2)。其中,处理前后,雌雄间叶绿素 b 含量和类胡萝卜素含量没有显著的性别差异,叶绿素 a 含量则始终表现为雌株大于雄株,且干旱胁迫对雄株叶绿素 a 含量的抑制程度大于雌株,雌雄株降幅分别为 13.91%、19.57%;同时,雌雄间总叶绿素含量在对照处理下差异不显著,而干旱胁迫导致雌雄扦插苗叶片总叶绿素含量出现显著的性别差异,雌株显著高于雄株。此外,扦插苗的光合色素含量不受性别与处理间交互作用的显著影响。

2.3 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗气体交换和叶绿素荧光参数的差异

首先,干旱胁迫显著降低了黄柳扦插苗的 P_n 、 G_s 和 T_r ,且导致雌雄扦插苗在 P_n 方面出现了显著的性别差异(表 3)。在对照处理下,雌雄扦插苗的 P_n 、

表 1 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗生长和生物量干重的影响

Table 1 Growth and dry biomass of male and female *S. gordjevii* cuttings under drought stress

处理 Treatment	性别 Sex	株高 Plant height/cm	基径 Basal diameter/mm	总叶片数 Total leaf number	单叶面积 Single leaf area/mm ²	叶干重 Leaf dry weight/g	茎干重 Stem dry weight/g	根干重 Root dry weight/g
对照 Control	雌株 Females	73.67±1.76a	4.47±0.09a	246.00±5.29a	249.63±7.70a	3.25±0.07a	3.42±0.08a	1.99±0.04a
	雄株 Males	70.33±0.88a	4.29±0.30a	222.33±6.36ab	228.30±8.85a	2.82±0.06b	3.34±0.04a	1.90±0.06a
干旱 Drought	雌株 Females	63.00±0.58b	3.28±0.17b	196.67±7.36b	167.38±6.25b	2.01±0.05c	2.71±0.04b	1.63±0.02b
	雄株 Males	52.00±1.15c	3.50±0.11b	159.00±18.56c	134.90±10.93c	1.29±0.01d	2.32±0.06c	1.43±0.03c

注:测定值以平均值±标准误差表示,同列测定值不同字母表示不同处理间同一性状在0.05水平下差异显著(Duncan多重比较检验)。下同
Note: Values are means ± SE. Different letters in the same column indicate statistically significant differences between treatments at 0.05 level according to Duncan's multiple rang test. The same as below

表 2 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗光合色素含量的影响

Table 2 Photosynthetic pigment contents of male and female *S. gordjevii* cuttings under drought stress

处理 Treatment	性别 Sex	叶绿素 a Chlorophyll a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b Chlorophyll b/(mg·g ⁻¹)	总叶绿素 Total chlorophyll/(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 Carotenoid/(mg·g ⁻¹)
对照 Control	雌株 Females	1.51±0.04a	0.76±0.06a	2.27±0.08a	0.26±0.02a
	雄株 Males	1.38±0.03b	0.70±0.04ab	2.07±0.07ab	0.23±0.02ab
干旱 Drought	雌株 Females	1.30±0.02b	0.68±0.04ab	1.98±0.07b	0.25±0.01ab
	雄株 Males	1.11±0.06c	0.57±0.06b	1.68±0.12c	0.20±0.01b

表 3 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗气体交换特征的影响

Table 3 Gas exchange of male and female *S. gordjevii* cuttings under drought stress

处理 Treatment	性别 Sex	净光合速率 P_n /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	气孔导度 G_s /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	胞间CO ₂ 浓度 C_i /(μmol·mol ⁻¹)	蒸腾速率 T_r /(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
对照 Control	雌株 Females	13.03±1.19a	0.25±0.04a	312.49±27.44a	4.08±0.64a
	雄株 Males	11.06±0.16a	0.23±0.03ab	320.56±10.51a	3.76±0.50a
干旱 Drought	雌株 Females	8.08±0.32b	0.15±0.03ab	314.80±11.79a	2.57±0.48ab
	雄株 Males	4.76±0.55c	0.12±0.04b	299.32±3.64a	1.21±0.20b

G_s 、 C_i 和 T_r 均无显著的性别差异,但在干旱胁迫下雌株的 P_n 显著高于雄株,其余特征性别差异仍不显著。此外,扦插苗的气体交换特征不受性别与处理间交互作用的显著影响。

其次,如图 1 所示,干旱胁迫对黄柳扦插苗的叶绿素荧光参数也具有显著影响。与对照相比,干旱胁迫显著降低了扦插苗的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qP ,同时升高了 qN 。在对照处理下,雌雄扦插苗间的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qN 差异不显著,而干旱胁迫导致这些参数表现出显著的性别差异,具体表现为雌株的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 显著高于雄株, qN 显著低于雄株;雌雄扦插苗的 qP 在处理前后均没有显著的性别差异。此外,扦插苗的叶绿素荧光参数不受性别与处理间交互作用的显著影响。

2.4 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗叶片相对含水量和丙二醛含量的差异

图 2 显示,干旱胁迫显著影响了黄柳扦插苗叶片相对含水量(RWC)和丙二醛(MDA含量)。与对照相比,干旱胁迫下扦插苗叶片 RWC 有所降低,其 MDA 含量却有所升高,且干旱胁迫导致雌雄扦插苗间叶片 RWC 和 MDA 含量出现了显著的性别差异。在对照处理中,两性间的叶片 RWC 和 MDA 含量差异不显著;但在干旱胁迫下,雄株的叶片

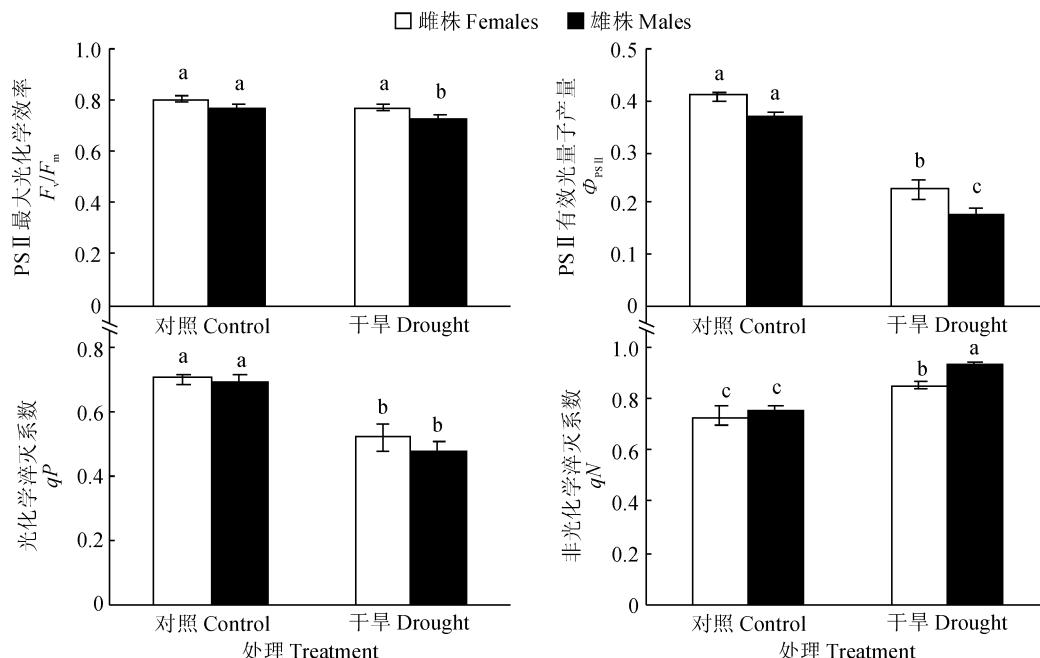
RWC 显著降低 12.71%,MDA 含量显著升高 30.65%,而雌株的叶片 RWC 和 MDA 含量与对照相比变化不显著。此外,扦插苗的叶片 RWC 和 MDA 含量不受性别与处理间交互作用的显著影响。

2.5 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗渗透调节物质含量的差异

干旱胁迫显著促进了黄柳扦插苗脯氨酸含量和可溶性糖含量的增加,且导致雌雄扦插苗在脯氨酸含量和可溶性糖含量上出现了显著的性别差异(图 3)。在对照处理中,雌雄扦插苗间的叶片脯氨酸和可溶性糖含量差异不显著;受干旱胁迫的影响,雄株叶片脯氨酸含量和可溶性糖含量分别上升 72.73% 和 41.57%,增幅均明显大于雌株的 18.67% 和 14.47%。此外,扦插苗的脯氨酸含量和可溶性糖含量均受性别与处理间交互作用的显著影响。

2.6 干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗抗氧化酶活性的差异

如图 4 所示,干旱处理前后,黄柳雌雄扦插苗间叶片 SOD 和 POD 活力均存在显著的性别差异,且表现为雌株的抗氧化酶活力显著高于雄株。与对照相比,干旱胁迫显著促进了雌雄扦插苗叶片 SOD 和 POD 活力,雌株增幅分别为 76.47% 和 72.14%,雄株增幅分别为 62.54% 和 117.15%,从而进一步增



测定值以平均值±标准误差表示,各柱上不同字母表示处理(材料)间在 0.05 水平存在显著差异(Duncan 多重比较检验)。下同

图 1 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗叶绿素荧光参数的影响

Values are means ± SE. Different letters above bars indicate statistically significant differences between treatments (materials) at 0.05 level according to Duncan's multiple rang test. The same as below

Fig. 1 Chlorophyll fluorescence parameters of male and female *S. gordejevii* cuttings under drought stress

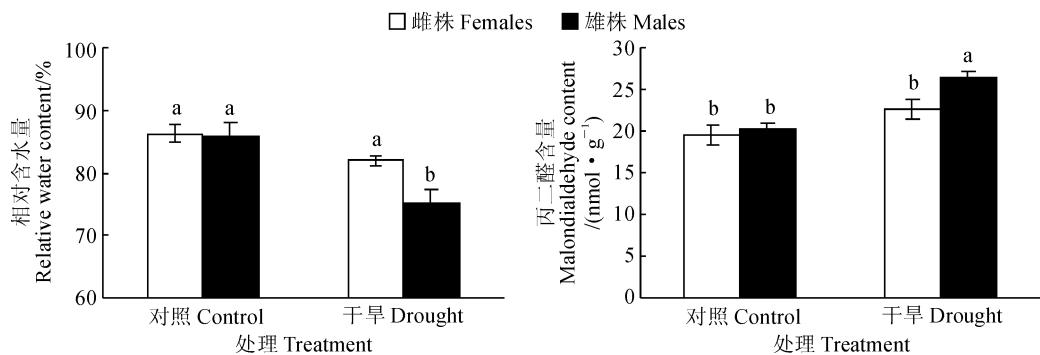


图 2 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗叶片相对含水量和丙二醛含量的影响

Fig. 2 Relative water content and malondialdehyde content of male and female *S. gordejevii* cuttings under drought stress

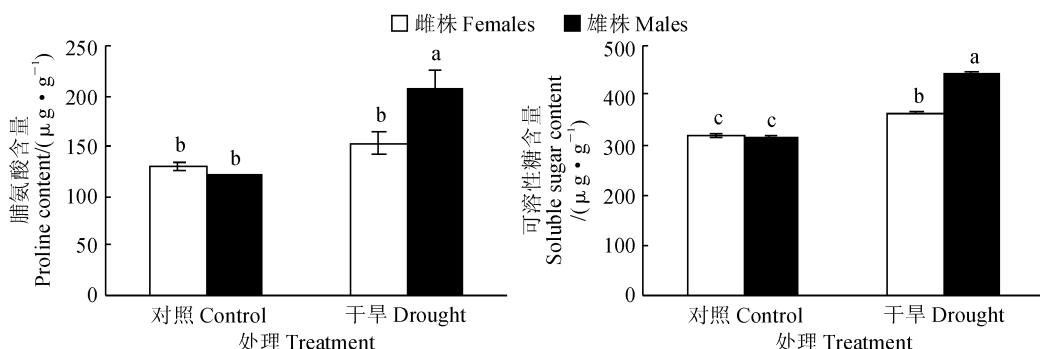


图 3 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗渗透调节物质含量的影响

Fig. 3 Osmotic adjustment substance contents of male and female *S. gordejevii* cuttings under drought stress

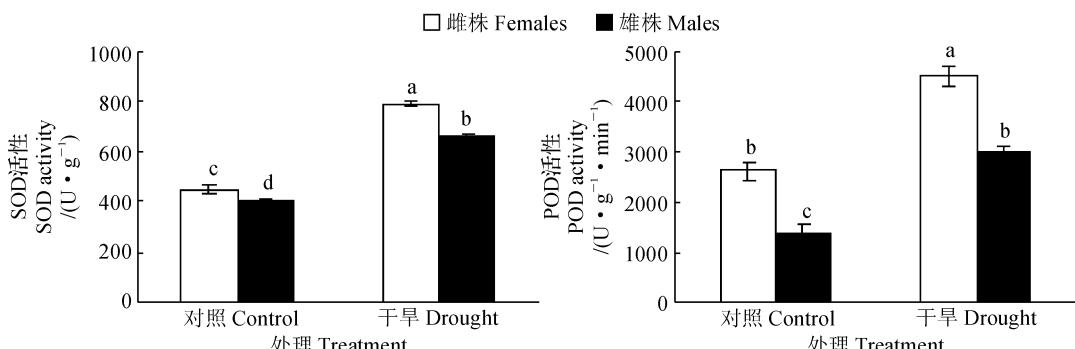


图 4 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Antioxidant enzyme activities of male and female *S. gordejevii* cuttings under drought stress

加了雌雄间 SOD 和 POD 活性的差距。此外,扦插苗 SOD 活性受性别与处理间交互作用的显著影响。

3 讨 论

众多研究表明,干旱胁迫会严重地抑制植物生长和生物量积累,通常会表现出叶片生长缓慢、叶面积明显减小、成熟叶片脱落等现象,造成光合能力下降,最终导致生物量积累大大受限^[28]。与上述结果一致,本研究也发现干旱胁迫使黄柳雌雄扦插苗的

株高、基径、总叶片数、单叶面积、叶干重、茎干重和根干重显著降低。此外,与雄株相比,黄柳雌株具有较高的株高、总叶片数、单叶面积、茎干重和根干重,且在干旱处理前后雌株的叶干重均显著高于雄株,说明干旱胁迫不仅显著抑制了黄柳扦插苗的生长和生物量积累,而且对雄株的抑制程度更大。生长和生物量积累是评价植物生长发育的 2 个重要指标,这些性状的减少通常意味着生理功能的累积效应受到破坏或抑制^[29]。

正如所预测的,干旱胁迫下黄柳雌雄扦插苗叶片的叶绿素 a 含量和总叶绿素含量与对照相比显著降低,说明干旱胁迫显著抑制了其叶片捕获和转化光能的能力,且对雄株的抑制程度大于雌株。光合色素在植物光合作用中主要参与吸收、传递光能或引起原初光化学反应,其含量的高低直接决定着植物光合作用的大小^[30]。与干旱胁迫下光合色素含量降低现象一致的是,黄柳雌雄扦插苗的 P_n 与对照相比显著降低,且雄株的 P_n 显著低于雌株。同时,雌雄扦插苗的 G_s 均显著下降,而 C_i 没有明显变化,表明光合器官同化 CO_2 的功能下降,即非气孔因素导致的光合作用显著降低^[31]。另外,尽管黄柳雌雄扦插苗 T_r 在干旱处理前后均没有显著的性别差异,但干旱胁迫下雄株的 T_r 与对照相比显著降低,雌株则没有显著变化,说明雄株对干旱环境更加敏感,需要通过减少水分蒸腾以提高用水效率,从而适应水分短缺的环境,而雌株的耐旱性更强。

叶绿素荧光可以反映植物在环境胁迫下光合作用的大小,是植物 PS II 光化学效率的重要参数,其中 F_v/F_m 是体现植物受环境胁迫影响程度的重要指标,胁迫条件下该参数明显下降^[32]。本研究发现,干旱胁迫使黄柳雄株的 F_v/F_m 显著降低,雌株的 F_v/F_m 变化不显著,说明雄株 PS II 反应中心的光能转换效率受干旱胁迫影响显著降低,而雌株受干旱胁迫的影响较小。同时,在干旱胁迫下,黄柳雌雄扦插苗的 $\Phi_{\text{PS II}}$ 和 qP 与对照相比均显著降低,且雄株的 $\Phi_{\text{PS II}}$ 显著低于雌株,又说明干旱胁迫导致雄株叶片受到的光抑制程度大于雌株,且降低了雌雄叶片 PS II 反应中心的开放程度,部分扦插苗叶片的 PS II 反应中心可能遭到光破坏;另外,黄柳雌雄扦插苗的 qN 与对照相比显著增加,且雄株的增加程度显著大于雌株,说明雄株不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分较多,干旱胁迫对雄株叶片光合结构的伤害较为严重。黄柳雌雄扦插苗叶绿素荧光参数的变化也间接地证实了上述本研究中净光合速率降低的原因是由非气孔因素所致。

环境胁迫下(如干旱、高温、盐碱等),植物的渗透调节和抗氧化酶系统等会做出一系列的调整和改变以维持生长,在水分匮乏的环境下,植株叶片 RWC 会降低,脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质含量会增加以维持细胞膨压,防止水分流失,但也意味着植物严重缺水^[8];同时,植物细胞内自由基产生和清除的平衡被打乱,自由基累积加剧了细胞的膜脂过氧化,其产物 MDA 含量常作为衡量植物抗旱能

力大小的指标,SOD 和 POD 作为清除自由基的重要抗氧化酶,其活性的高低也反映了植物的抗氧化能力^[33]。本研究发现,在干旱胁迫下,黄柳雌株叶片 RWC 显著高于雄株,脯氨酸含量和可溶性糖含量显著低于雄株,且叶片 RWC 和脯氨酸含量与对照相比变化不显著,说明雌株叶片保水能力较强,对水分短缺不敏感;同时,雌株叶片 MDA 含量与对照相比变化不显著,雄株叶片 MDA 含量则显著高于对照,加之 SOD 活性和 POD 活性在处理前后始终表现为雌株高于雄株,又说明在干旱胁迫下雌株的抗氧化能力较强,受到的氧化损伤和膜质过氧化水平较低。此外,由于植物体内水分和生物膜可以维持细胞的内部环境和稳定代谢^[34-35],因此上述本研究中黄柳雌雄扦插苗光合作用的降低还与其细胞缺水和膜质过氧化有关。

综上所述,干旱胁迫影响了黄柳雌雄扦插苗的生长、光合色素含量、气体交换、叶绿素荧光、叶片相对含水量、渗透调节功能、抗氧化酶活性以及膜脂过氧化水平等,且雌株在生长和生理特性方面均表现出比雄株更强的抗旱能力,这一结果支持了前人的研究理论^[11-12],即在环境胁迫下,柳属植物雌株比雄株具有更强的生长和抵抗能力。然而,这却与杨属植物雌雄植株在环境胁迫下的适应能力大小趋势刚好相反,根据前人研究结果来看,尽管柳属和杨属是杨柳科亲缘关系最近的 2 个属,但在二者性别决定基因的 XV 染色体(柳属)和 XIX 染色体(杨属)之间并没有发现染色体重排的证据,说明柳属和杨属的性别决定位点很可能不具有共同的起源,因此分别进化^[36]。另一方面,Lei 等^[37]研究表明高海拔地区的冬瓜杨(*P. purdomii*)和低海拔地区的大叶柳(*S. magnifica*)在相对繁殖投资(以生物量和化学计量元素等表示)方面均表现为雌株高于雄株,而高海拔地区的大叶柳雌雄植株的相对繁殖投资却相同,说明柳属植物雌株不符合由于繁殖成本较高导致在环境胁迫中适应能力相对较差的传统理论。同时,研究表明柳属植物雌株为满足繁殖的资源需求不但没有减弱对营养生长的资源投入,反而还增强了其营养器官的生长和光合作用,这被认为是柳属植物雌株存在的额外补偿机制,这些补偿机制既满足了繁殖的资源需求,又增强了对环境胁迫的抵抗能力^[12,37-38]。同样,本研究也发现在干旱胁迫下,黄柳雌株比雄株具有更高的单叶面积、叶干重、总叶片数、叶绿素含量和净光合速率等。雌株承担着繁育后代的重任,其稳健的适应性有利于整个物种的

繁衍和发展,这也是在长期进化中黄柳种群性别偏雌的重要原因。因此,在黄柳固沙造林中,可适当地

多选育些雌株来提高整体成活率,以保证其种群建成和生态效益的最大化发挥。

参考文献:

- [1] RENNER S S, RICKLEFS R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants[J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82(5): 596-606.
- [2] DARWIN C. The different forms of flowers on plants of the same species[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1877.
- [3] 丁托娅. 世界杨柳科植物的起源、分化和地理分布[J]. 云南植物研究, 1995, 17(3): 277-290.
- DING T Y. Origin, divergence and geographical distribution of Salicaceae[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1995, 17(3): 277-290.
- [4] 宋海凤, 张 胜. 杨柳科植物随环境变化的性别响应差异[J]. 山地学报, 2017, 35(5): 645-652.
- SONG H F, ZHANG S. Sex-Related responses to environmental changes in Salicaceae[J]. *Mountain Research*, 2017, 35(5): 645-652.
- [5] 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, 2015, 18(11): 2 626-2 631.
- XU X, YANG F, YIN C Y, et al. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 18(11): 2 626-2 631.
- [6] MELNIKOVA N V, BORKHERT E V, SNEZHKOVA A V, et al. Sex-specific response to stress in *Populus*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1 827.
- [7] XU X, PENG G Q, WU C C, et al. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(11): 1 751-1 759.
- [8] ZHANG S, CHEN L H, DUAN B L, et al. *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 275: 68-78.
- [9] 李俊钰, 胥 晓, 杨 鹏, 等. 铅胁迫对青杨雌雄幼苗生理生态特征的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(1): 45-50.
- LI J Y, XU X, YANG P, et al. Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(1): 45-50.
- [10] ZHANG S, FENG L, JIANG H, et al. Biochemical and proteomic analyses reveal that *Populus cathayana* males and females have different metabolic activities under chilling stress [J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, 11: 5 815-5 826.
- [11] RANDRIAMANANA T R, NISSINEN K, MOILANEN J, et al. Long-term UV-B and temperature enhancements suggest that females of *Salix myrsinifolia* plants are more tolerant to UV-B than males [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 109: 296-305.
- [12] JIANG H, ZHANG S, LEI Y, et al. Alternative growth and defensive strategies reveal potential and gender specific trade-offs in dioecious plants *Salix paraplesia* to nutrient availability[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1 064.
- [13] 刘冠志, 刘果厚, 兰 庆, 等. 黄柳与小红柳导管分子形态特征及其生态适应性比较研究[J]. 西北植物学报, 2016, 36(2): 316-322.
- LIU G Z, LIU G H, LAN Q, et al. Comparative study on morphological characteristics and ecological adaptability of vessel elements of *Salix gordejevii* and *S. microstachya* var. *bordensis*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, 36(2): 316-322.
- [14] 马少薇, 董建芳, 刘果厚. 内蒙古地区黄柳遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(8): 175-180.
- MA S W, DONG J F, LIU G H. RAPD analysis of genetic diversity of *Salix gordejevii* in Inner Mongolia[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, 31(8): 175-180.
- [15] 张瑞麟. 浑善达克沙地黄柳活沙障的设置及防风固沙作用研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.
- [16] YANG J D, ZHAO H L, ZHANG T H. Heat and drought tolerance of two willow species, *Salix gordejevii* and *Salix babylonica*: a comparative study [J]. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2004, 52(4): 301-306.
- [17] 崔秀萍, 刘果厚. 黄柳叶片对水分亏缺的生理响应[J]. 干旱区资源与环境, 2009, 23(3): 181-187.
- CUI X P, LIU G H. Physiological response of *Salix gordejevii* leaves under the conditions of water deficiency [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2009, 23(3): 181-187.
- [18] 张国盛, 郝 蕾, 闫子娟, 等. 6 种树种叶片叶绿素荧光动力学参数对土壤水分变化的响应[J]. 生态学杂志, 2017, 36(11): 87-93.
- ZHANG G S, HAO L, YAN Z J, et al. The responses of chlorophyll fluorescence kinetics parameters of six tree species to soil moisture changes[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(11): 87-93.

- [19] 马少薇, 刘果厚, 刘利红, 等. 浑善达克沙地黄柳种群性比及空间分布[J]. 生态学报, 2018, 38(21): 7 708-7 717.
- MA S W, LIU G H, LIU L H, et al. Sex ratio and spatial distribution of *Salix gordejevii* in Hunshandake Sandy Land [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(21): 7 708-7 717.
- [20] BRUGNOLI E, BJORKMAN O. Chloroplast movements in leaves: influence on chlorophyll fluorescence and measurements of light-induced absorbance changes related to ΔpH and zeaxanthin formation [J]. *Photosynthesis Research*, 1992, 32: 23-35.
- [21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [22] WEATHERLEY P E. Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurement of water deficit in leaves[J]. *New Phytologist*, 1950, 49: 81-97.
- [23] HODGES D M, DELONG J M, FORNEY C F, et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J]. *Planta*, 1999, 207: 604-611.
- [24] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies[J]. *Plant and Soil*, 1973, 39: 205-207.
- [25] EBELL L F. Variation in total soluble sugars of conifer tissues with method of analysis[J]. *Phytochemistry*, 1969, 8: 227-233.
- [26] BEAUCHAMP C, FRIDOVICH I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels [J]. *Analytical Biochemistry*, 1971, 44: 276-287.
- [27] CHANCE B, MAEHLY A C. Assay of catalase and peroxidases[J]. *Methods in Enzymology*, 1995, 2: 764-775.
- [28] 李芳兰, 包维楷, 吴 宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5 406-5 416.
- LI F L, BAO W K, WU N. Morphological and physiological responses of current *Sophora davidii* seedlings to drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10): 5 406-5 416.
- [29] XU X, ZHAO H, ZHANG X, et al. Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana*[J]. *Tree Physiology*, 2010, 30: 1 489-1 498.
- [30] 陈梦华, 秦 芳, 刘 刚, 等. 桑树雌雄幼苗抗氧化酶系统和光合色素对UV-B辐射的响应差异[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2014, 35(4): 327-332.
- CHEN M H, QIN F, LIU G, et al. Various responses of antioxidant enzyme system and photosynthetic pigments in male and female mulberry (*Morus alba* L.) seedlings to UV-B radiation[J]. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, 2014, 35(4): 327-332.
- [31] 许大全, 张玉忠, 张荣锐. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- XU D Q, ZHANG Y Z, ZHANG R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants[J]. *Plant Physiological Communications*, 1992, 28(4): 237-243.
- [32] ROHACEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13-29.
- [33] 杨 鹏, 胥 晓. 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性和生长的影响[J]. 植物生态学报, 2012, 36(1): 81-87.
- YANG P, XU X. Effects of waterlogging stress on the growth and physiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 81-87.
- [34] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [35] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 5: 373-399.
- [36] PUCHOLT P, RONNBERG-WASTLJUNG A-C, BERLIN S. Single locus sex determination and female heterogamety in the basket willow (*Salix viminalis* L.)[J]. *Heredity*, 2015, 114: 575-583.
- [37] LEI Y, JIANG Y, CHEN K, et al. Reproductive investments driven by sex and altitude in sympatric *Populus* and *Salix* trees[J]. *Tree Physiology*, 2017, 37: 1 503-1 514.
- [38] TOZAWA M, UENO N, SEIWA K. Compensatory mechanisms for reproductive costs in the dioecious tree *Salix integra*[J]. *Botany*, 2009, 87: 315-323.

(编辑:裴阿卫)