

环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异及竞争关系*

陈娟^{1,2**} 李春阳²

¹绵阳师范学院 绵阳 621000

²中国科学院成都山地灾害与环境研究所 成都 610041

摘要 雌雄异株植物是陆地生态系统的重要组成部分之一,对物种多样性的保护和维持生态系统的稳定性有着积极的作用。当前,由于人类干扰加剧导致的环境恶化严重影响了植物个体、种群、群落和生态系统的结构和功能。本文综述了国内外关于干旱、养分缺乏、重金属、盐胁迫以及全球气候变化等环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异,性别竞争与促进作用,性别竞争下雌雄异株植物识别和适应机制,性别竞争与性别空间分异以及环境胁迫对性别竞争的影响等的研究进展。多数研究显示雌雄植株对环境胁迫表现出显著的性别响应差异,雄株对环境胁迫有更好的耐受性和适应能力。但是,雌雄性别竞争关系的研究还相对不足,环境胁迫下雌雄竞争规律及机制还无定论。未来应该加强多种环境胁迫交互下雌雄异株植物性别响应差异及性别竞争关系的研究。参90

关键词 雌雄异株;环境胁迫;性别差异;抗逆能力;性别竞争;性别空间分异

CLC Q945.78

Sex-specific responses to environmental stresses and sexual competition of dioecious plants*

CHEN Juan^{1,2**} & LI Chunyang²

¹Mianyang Normal University, Mianyang, 621000, China

²Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu, 610041, China

Abstract Dioecious plants play an important role in maintaining terrestrial ecosystem stability and biodiversity conservation. So far, environmental degradations caused by human disturbance seriously affect the structures and functions of plant individual, population, community and ecological system. This article summarizes recent study progress on sex-related response differences of dioecious plants under environmental stresses including drought, nutrient deficiency, heavy metal, salt and climate change. Moreover, the interaction of sexual competition and facilitation, the mechanisms of discrimination and adaptation strategy under sexual competition, the interaction of sexual competition and sexual spatial segregation, as well as the effect of environmental stress on sexual competition in dioecious plants are also summarized in the paper. Currently, many studies indicate that males possess better resistant and adaptive abilities than females under environmental stresses. However, the sexual competition of dioecious plants and the effect of competition on the eco-physiological responses to environmental stress have been rarely studied. The rules and mechanisms of sexual competitions under environmental stresses have not been determined. Finally, the research prospect and focus of dioecious plants are also discussed. The research on sex-related differences and competition of dioecious plants under multi-environmental stresses should be intensified in the future.

Keywords dioecious plant; environmental stress; sexual difference; resistant abilities; sexual competition; sexual spatial segregation

雌雄异株植物有14 620种,分布在被子植物的959个属^[1],是陆地生态系统的重要组成部分之一,对物种多样性

的保护和维持生态系统稳定性具有积极的作用。在高等植物中,雌雄植株面临不同的环境选择压力是引起性二态的原因之一。这些选择引起了雌雄异株在形态、生理、生活史和表型上的差异^[2-4]。从现有文献来看,雌雄异株植物研究主要集中在形态差异^[5]、性别比例、性别分化^[6]、生殖分配^[7]、生态适应和对环境胁迫的响应^[8-9]等方面。当前,人类活动强烈干扰所致的环境恶化严重影响着植物个体、种群、群落和生态系统的结构和功能。阐明环境胁迫下雌雄异株植物敏感性和抗

收稿日期 Received: 2014-06-05 接受日期 Accepted: 2014-07-23

*国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2012CB416901)和国家自然科学基金重点项目(30930075)资助 Supported by the National Key Basic Research Program of China (2012CB416901), and the Key Program of the National Natural Science Foundation of China (30930075)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: chenjuan@cib.ac.cn)

逆能力对雌雄异株植物的保护、开发和利用有着重要意义。竞争是塑造植物形态、生活史以及群落或生态系统结构与动态的主要动力之一^[10]。性别竞争关系研究有助于阐明雌雄异株植物对环境的响应机制、适应策略及种群的动态变化。本文综述了国内外关于干旱、养分缺乏、重金属、盐胁迫以及全球气候变化等环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异,性别竞争与促进作用,性别竞争下雌雄异株植物识别和适应机制,性别竞争与性别空间分异以及环境胁迫对性别竞争的影响等的研究进展。在此基础上指出雌雄异株植物的研究前景和未来值得关注的研究重点,以期对雌雄异株植物生理生态学研究、物种保护和农林业生产实践提供参考。

1 环境胁迫下雌雄异株植物的性别响应差异

在环境胁迫下雌雄性别间表现出的生理差异是雌雄遗传特性、生理特化、环境因子以及雌雄生殖成本差异共同作用的结果^[4-5]。近年来的研究已揭示了雌雄异株植物在干旱、养分、重金属污染、盐以及全球气候变化等环境胁迫下的性别响应差异。

1.1 雌雄异株植物对干旱胁迫的响应

从现有的研究结果来看,在水分胁迫下,雌雄个体的形态生长、生物量积累与分配、光合能力和水分利用效率等生理生态响应参数呈现显著差异。Dawson和Ehleringer (1993)发现复叶槭 (*Acer negundo*) 雄株保持着较低的气孔导度、净光合速率、蒸腾速率、CO₂同化速率、碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 以及较高的瞬时用水效率,雄株气孔对土壤水分含量和叶片膨压的变化更为敏感^[2]。干旱胁迫下,中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*) 和俄罗斯沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 的雌株积累了更多的叶片脯氨酸和可溶性糖,内源激素的变化均反映雌株更适应干旱,而雄株对土壤水分变化更敏感^[11-12]。水分缺乏下葎草 (*Humulus scandens*) 雄株的总生物量显著低于雌株^[13]。Soldaat等 (2000) 对黄雪轮 (*Silene otites*) 的田间调查和盆栽控制实验均发现性别比例变化与夏末土壤水分亏缺天数显著正相关,干旱下雄株的死亡率显著高于雌株^[14]。但另一些研究显示雄株对干旱胁迫有更好的耐受能力。酒神菊树 (*Baccharis dracunculifolia*) 的雌株对干旱更为敏感,死亡率有明显增加^[15]。水分胁迫下野牛草 (*Buchloe dactyloides*) 雌雄植株叶片水势和电解质外渗率的变化表明雄株比雌株具有更强的保水能力^[16]。此外,也有研究表明雌雄植株在水分充足时,性别间在净光合速率、呼吸速率、气孔导度、瞬时和长期用水效率等指标上都较为相似^[17-18]。这说明雌雄植株性别间对干旱胁迫的敏感性和耐受性有明显的物种间差异,对水分胁迫的性别响应差异说明雌雄植株用水策略上可能存在不同。在干旱条件下,枸骨叶冬青 (*Ilex aquifolium*) 雄株维持着更高的 $\delta^{13}\text{C}$,表明有更高的长期用水效率^[3]。Ward等 (2002) 用年轮纤维素 $\delta^{13}\text{C}$ 来衡量复叶槭雌雄植株用水策略,结果表明干旱年份时雌雄植株生长和生理响应相似,但在湿润年份时,雌株表现出耗水型用水策略和较高的生长速度^[19]。Xu等对青杨 (*Populus cathayana*) 雌雄植株的研究显示,干旱下,雌株在生长、光合参数、用水

效率和抗氧化酶等方面均受到更多的负面影响,而雄株采取了节水型用水策略,显示了比雌株更高的水分利用效率^[17, 20]。雌雄异株植物的用水效率差异还与它们生殖分配差异有关,半干旱环境中塔序豆腐柴 (*Maireana pyramidata*) 雌株的生殖分配是雄株的9倍,雌株在结果期瞬时光效率明显低于雄株^[21]。近年来的研究提供了干旱胁迫下雌雄异株植物细胞超微结构、同工酶和蛋白组上的性别响应差异的证据。干旱下青杨雄株有更好的自我保护机制,更多的渗透调节物质和更有效的抗氧化保护酶系统去缓解干旱诱导的活性氧自由基积累,而雌株的线粒体、叶绿体和细胞壁结构则受到更显著的损伤。在同工酶谱带上,雌雄间表现出不同的变化模式。干旱胁迫下雌雄间检测到的差异蛋白明显增多,主要为参与氧化还原平衡、抗胁迫、光合作用、能量代谢和氨基酸代谢的功能性蛋白^[22]。通过转录组分析发现滇杨 (*Populus yunnanensis*) 雄株对干旱有更好的叶转录组重塑能力,参与激素合成,光合能力和抗氧化酶系统的基因在雄株中有更多的转录^[23]。基因转录水平的性别差异更进一步证实了雌雄异株植物在自然生境中对水分响应的性二态性。

1.2 雌雄异株植物对养分胁迫的响应

土壤养分水平的不同可能导致雌雄异株植物生长、性比和空间分布上的差异。*Poa ligularis*在氮缺乏的小生境中雄株占优势,而在氮丰富的小生境中雌株更为常见^[24]。在低水平资源环境下,性比常呈现雄性偏倚,研究认为这是由于雌株的生殖成本更高,因而有比雄株更高的营养和碳需求^[7, 18]。无论是在氮亏缺还是磷亏缺下,青杨雄株有较雌株更高的光合速率和养分利用效率。特别是在氮素缺乏下,雄株比雌株有更高的谷氨酸脱氢酶和抗氧化酶活性及较完整的细胞器超微结构。磷缺乏下的雄株比雌株有较高的硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和酸性磷酸酶活性,而较低的叶片N:P比和光合系统II破坏程度,表明氮和磷亏缺对雌株造成的伤害程度大于雄株,且雌雄植株对营养缺乏有不同的适应对策^[25]。雌雄异株植物对不同养分元素及水平的适应能力及机制的研究,有助于阐明雌雄生长和发育特征,解释特定生境下的居群结构、性比及空间分布变化。但目前氮磷及其他大量和微量元素、不同氮、磷等元素比例变化对雌雄异株植物影响的研究还很少。

1.3 雌雄异株植物对重金属胁迫的响应

由于采矿、冶炼等工业活动导致的重金属污染日益严重。研究发现重金属胁迫显著影响了雌雄异株植物的生长和生理过程,且雌雄表现出明显的性别响应差异。研究显示,在单独镉胁迫下,虽然滇杨雄株叶片镉含量更高,但雌株积累了更多的非蛋白巯基和游离氨基酸,表现出更强的脱毒能力和渗透调节能力,而镉胁迫下雌株光合机构受损更严重,光合色素含量下降幅度大,硝酸还原酶和超氧化物歧化酶被显著抑制,活性氧积累和膜脂过氧化水平较高,细胞超微结构受损更严重。氮沉降减缓了镉对滇杨的毒害作用,交互处理减小了性别间的镉敏感性差异^[26]。铝胁迫下青杨雌雄幼苗的气孔导度、抗氧化保护酶活性和生物量等均高于雌株^[27]。Han等 (2013) 的研究发现叶面喷洒铝、叶面喷洒铅和干旱组合以及土壤添加铅和干旱组合处理明显影响了青杨雌雄植株的干物质积累、气体交换参数以及细胞超微结构,干旱增

加了雌雄植株对铅的敏感性,雌株受到更多的不利影响^[28]。雌雄异株植物对重金属耐受和适应能力的研究,有助于针对性地进行雌雄异株植物的保护和开发利用。但在重金属污染研究中,目前关注的雌雄异株植物种类较少,且多种重金属因子、重金属和其他有机污染物的复合效应考虑较少。

1.4 雌雄异株植物对盐胁迫的响应

土壤盐胁迫显著影响了雌雄异株植物的种群结构及性比变化。Bram和Quinn(2000)发现苋麻(*Amaranthus cannabinus*)淡水种群花期性别比例没有偏离1:1,而盐渍地种群由刚开始的偏雄到后期的偏雌,开花时间上有更高的生理可塑性^[29]。不同盐分水平生境下的雌雄异株植物的内在生理特征也表现出不同。Medina-Gavilan等(2008)的研究显示盐渍地区雌雄异株植物窄叶火棘(*Phillyrea angustifolia*)雌株叶片比非盐渍地区雄株叶片脯氨酸含量更高^[30]。雌雄植株表现了对土壤盐胁迫的性别响应差异。与雄株相比,盐胁迫下银杏(*Ginkgo biloba*)雌株有更高的光合速率、内在水分利用效率和抗氧化酶活性,而有较低的蒸腾速率以减少水分散失^[31]。盐胁迫对青杨雌株生长以及光合的负面影响更大,雌株叶片和茎中的Na⁺和Cl⁻积累量更高,透射电镜观察显示雌株叶绿体类囊体肿胀,线粒体易降解;而青杨雄株限制了根部Na⁺向茎的转运,表现出对盐胁迫更强的抵抗力^[32-33]。此外,盐胁迫与其他环境胁迫因子的复合常呈现与单一胁迫不同的效应。滇杨在干旱和盐胁迫交互下,雌雄植株的生理生化指标表现出比单一胁迫下更多的差异。雌株对干旱、盐胁迫及交互处理更敏感,表现为更大的光合抑制效应和更明显的超微结构损伤^[5]。Li等(2013)的研究发现滇杨雌株在盐胁迫下受到更多的抑制,而CO₂浓度升高降低了盐胁迫下雌雄性别间的光合和生长差异^[34]。

1.5 雌雄异株植物对全球气候变化的响应

大气CO₂浓度增加和温度的升高已成为气候变化过程中的热点问题,是影响植物生长的关键因素^[35]。雌雄异株植物对全球气候变化的响应表现了显著的性别差异。研究显示,北极柳(*Salix arctica*)雌株的净同化作用受增温和CO₂浓度升高交互作用的影响,但雌株仅受CO₂浓度升高的影响,增温的影响不显著^[36]。Wang等的研究表明,CO₂浓度升高将明显促进雌雄异株植物叉枝蝇子草(*Silene latifolia*)的光合作用生殖生长,得到更多碳分配,雌株增加更为明显^[37]。黄朝朝等(2014)采用树轮生态学的研究方法,对小五台山天然青杨种群的雌雄植株近30年的树轮生长特性及其与气候的相关性进行了分析。结果表示,当地气温不断升高下,雌株的年轮最大密度和晚材平均密度均高于雄株,但雌雄植株的径向生长无显著差异。雌雄异株植物在树木年轮生长方面对全球气候变暖可能具有不同的响应机制,雌株更侧重于密度生长^[38]。大气CO₂浓度升高均提高了青杨雌雄植株的光合能力,且升温增强了CO₂浓度升高对生长的促进效应。升温 and CO₂浓度升高交互处理导致雌株有比雌株更快的光合产物源—库调节上的应答响应^[39]。此外,气候变化与其他环境胁迫的复合处理也不同程度地影响了雌雄植株。青杨雌株的株高、基径、叶面积、总叶片数、干物质积累和比叶面积等在升温下有比雄株更多的增长,但是升温 and 干旱的交互更显著地抑制了雌株生长和光合能力^[17]。与雄株相比,在升高的CO₂和土壤氮

沉降交互处理下,青杨雌株更敏感,在生长和光合方面遭受到更大的负面效应^[40]。

1.6 雌雄异株植物对其它环境胁迫的响应

随着人类活动干扰和全球气候变化,植物遭受的环境胁迫种类及程度日益增多。研究发现雌雄异株植物对冷害、UV-B辐射、病害以及淹水等环境胁迫均有明显的性别响应差异,雌株常表现出较雌株更好的耐受能力和防御机制。Li等(2005)对中国沙棘冷驯化和耐冻性形成的研究中发现,雄性植株对低温的反应都比雌性植株更强烈,具有更早的抗寒形成和更高的耐冻性^[41]。青杨雌株具有更好的叶绿体结构和更完整的膜结构,表现出对冷害胁迫更好的耐受性^[42]。青杨雌株有更有有效的抗氧化系统和更高的花青素含量去缓解UV-B胁迫^[43]。张胜等(2010)的研究显示,青杨雌株更易感染锈病,有更明显的细胞膜的伤害和光合系统II的破坏,而雌株对锈病有更有有效的活性氧自由基清除系统;雌雄植株间在同工酶上也显示出不同的表达模式^[44]。在淹水胁迫下,青杨雌株具有比雌株更高的气孔导度、胞间CO₂浓度、蒸腾速率、不定根数和株高;雌株通过维持更高的光合能力和增加不定根来维持植株的生长,表现出更强的抗逆性^[45]。与雌株相比,淹水胁迫下的美洲黑杨(*Populus deltoides*)雌株的比叶面积、叶绿素含量和净光合速率降低更少,而有更高的相对含水量、水分利用效率、过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性以及脯氨酸含量,表明雌株有更好的细胞防御机制^[46]。与单一胁迫相比,多种环境胁迫因子复合可能具有叠加、协同或者拮抗作用,但目前多种胁迫因子的交互对雌雄异株植物的影响的研究还相对不足。

2 环境胁迫下雌雄异株植物的性别竞争关系

2.1 性别竞争与促进作用

物种间的相互关系包括种间和种内关系(Interspecific and intra-specific interaction)。竞争是生物个体或种群之间争夺资源而产生的相互阻碍或制约的负作用,而促进(Facilitation)则表现为共存的个体或种群间的相互协作和有益的正作用^[47-48]。植物间的相互作用对个体或种群是负面影响(Negative effect)还是正效应(Positive effect),取决于竞争和促进作用的强度和二者间的平衡。已有研究发现,在低生产力的生态系统中存在相邻物种间的有益作用,当生境中可供获取的资源较低时,植物将提高资源利用率从而降低物种间的竞争强度^[49]。竞争主导了生物进化,在一定范围和水平上竞争的结果有利于植物形态、生理特征及生活史适应策略的进化^[10]。雌雄异株植物的性别竞争指单一性别内的个体和不同性别间的个体争夺共有资源所形成的关系,包括性内竞争(Intra-sexual competition)与性间竞争(Inter-sexual competition)。雌雄植株间对光、水分和养分的竞争和适应策略,可能影响雌雄个体对环境因子响应的性二态性和适合度,从而改变种群结构、空间分布和演变动态^[49]。竞争关系是种群和群落生态学研究中的核心和热点问题^[48, 50]。因此,现有的性别关系的研究多关注雌雄植株的竞争能力和性别竞争强度,而对促进作用的探讨不多。共存的雌雄植株的竞

争与促进的互作关系对于分析种群、群落和生态系统的结构和功能尤为重要,未来应该将两者结合起来,共同阐明雌雄异株植物对环境胁迫的适应特征。

2.2 性别竞争下雌雄异株植物的识别和适应机制

植物进化了复杂的机制去识别相邻植物。在竞争中,植物通过组织间的机械接触和对邻近植物根的化学信号的响应,改变个体水分、营养和光获取能力。植物所接收的远红外/红外(Far-red/red, FR/R)的比率可能在相邻植物的相互关系中起了关键的作用^[51]。植物感知较高的FR/R比率作为即将受到的竞争的信号因子,从而调节光合产物在根、茎和叶中的分配。豚草(*Ambrosia dumosa*)的根在面临不同基因型的根的竞争时,生长明显受到抑制^[52-53]。由于自我识别^[54-55]和亲属关系^[56],相似基因型中根的竞争可能被弱化^[53, 56]。Mercer和Eppley的研究(2014)显示雌雄异株植物盐草(*Distichlis spicata*)的性内竞争强度低于性间竞争,*D. spicata*能够识别亲属和不同性别的植株。当*D. spicata*与来源于同一母体的亲属共生时有更多的侧根数和根长,说明亲属识别在竞争中有重要作用^[57]。性别竞争下雌雄间的通讯和识别机制研究将有助于阐明雌雄植株竞争与促进等互作关系,但关键过程及信号分子仍需深入研究。

相邻植物间的竞争分为地上部对光的竞争和地下部对水分和养分的竞争。竞争状态下植物的生长、形态及生理生化适应等特征不是地上和地下竞争结果的简单叠加,而是呈现了更复杂的效应^[58]。植物为避免遮荫所作的形态改变是对光竞争的适应和生存策略^[59]。由于植物对养分的吸收和积累依赖于光合作用提供能量,因而地上部对光的竞争间接影响到地下根系竞争。植物通过根形态的塑性改变或者增加根茎比去有效地捕获土壤中的养分资源^[58]。研究发现,与性内竞争相比,*D. spicata*在性间竞争下有更高的根茎比,说明性别竞争模式影响到雌雄植株根系对资源的捕获能力^[60]。Herrera(1988)观察到*Osyris quadripartite*的竞争干扰是不对称的,雄株与相邻的雌株竞争时其生长受到更大的抑制^[61]。但Hawkins等(2009)的研究发现*Lindera melissifolia*的雌株与雄株有相似的生长表现和竞争能力^[62]。水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)雌株的生长速率被雌性竞争者所抑制,但不受相邻的雄株影响,而雄株的生长速率被相邻的雌株竞争者所抑制,但不受相邻的雌株影响。性内竞争导致了茎生长差异,而对相邻植株敏感性的性别差异可能是导致雌雄植株不同生长模式的重要因子之一^[63-64]。性内和性间竞争均影响了山靛(*Mercurialis annua*)雄株地上部分的生长,而对雌株无明显影响,性内竞争中的雄株生长受到显著抑制^[65]。可见,雌雄植株对性别竞争的适应呈现明显的物种间差异,不同的资源需求特征相应影响了雌雄个体的竞争力。研究发现某些雌雄异株植物的雄株比雌株生长更快,个体更大^[66-67]。但也有研究指出尽管雌株有更多的生殖分配,却显示出更多的营养生长和更高的竞争能力^[68-69],但这与特定的环境条件有关^[70]。现有的研究多关注性别竞争下雌雄异株植物的生长和形态适应^[70-71],而在生理生化过程如光合、同化和代谢等的适应特征的研究很少。

2.3 性别竞争与性别空间分异

研究发现多种雌雄异株植物有沿环境梯度的性别空间

分异(Sexual spatial segregation, SSS)现象^[72-74]。在湿润和养分充足的生境中,雌雄异株植物性比偏雌性,而在干旱和贫瘠的生境中偏雄性^[75-76],雌性偏倚的生境的资源条件常优于雄性偏倚的生境。性别空间分异增大了雌雄性别间的空间距离和繁殖成本。但是,性别空间分异提高了雌雄植株的适合度,补偿了繁殖成本的投入,因此可看作雌雄异株植物对特定生境的适应策略。两性间不同的生殖投入、特定生境下不同的死亡率和资源利用特征差异等可能是导致性别空间分异的原因。性别空间分异反映了雌雄异株植物种群水平上的性别竞争结果。Grant和Mitton(1979)认为在土壤湿度梯度上不同性别植株的空间分异是最优化雌性种子生产和雄性花粉散布的一种策略,同时也使性别间的种内竞争最小化^[77]。Rogers和Eppley(2012)研究了*D. spicata*沿磷元素梯度的性别空间分异,结果表明性别竞争显著影响了性别空间分异^[60]。由于不同性别在资源需求、资源捕获和分配上的差异性引起的生态位分化可能导致雌雄植株在生境上的空间分异,而这将潜在的缓解雌株和雄株间的性别竞争^[24, 70, 78]。生态位分化假说认为雌雄植物占据了不同的生态位是由于性间竞争大于性内竞争。而特异性假说则认为雌雄植株由于繁殖功能上的差异可能引起雌雄个体对不同生境的特化,从而得到不同的资源^[60]。性别空间分异反映了雌雄植株对不同环境资源的响应和竞争能力,性别响应差异可能导致雌雄占据不同的生态位^[79],但少有研究关注环境胁迫下性别竞争如何影响雌雄个体实际的营养生态位^[70]。

2.4 环境胁迫对性别竞争的影响

植物间的竞争关系需要考虑特定的环境胁迫类型和程度^[80-82]。最大生长率理论认为营养器官具有最大生长速率的物种将是竞争的优胜者,而最小资源需求理论认为对资源有最小需求的物种更具竞争力,更能在竞争中占据优势地位^[50, 83]。Deborah和Ariel(1997)年提出资源动态两阶段假说,认为资源丰富时,物种间的竞争倾向最大生长率理论,而资源贫乏时,最小资源需求理论更有助于阐释物种间的竞争结果^[84]。在小麦(*Triticum aestivum*)和燕麦(*Avena lama*)的竞争研究中,增强UV-B辐射通过改变芽的形状间接改变了物种间的竞争平衡关系^[85],导致了两个物种间叶面积相对比例的变化,植株冠层上的这些变化改变了光的接受能力和光合作用。Bertiller等(2002)的研究显示,性别间和性别内竞争影响着*Poa ligularis*两种性别的繁殖产出;而性别竞争的强度变化又与生境斑块微环境相关^[24]。环境胁迫梯度假说(Stress gradient hypothesis, SGH)指出环境胁迫下植物间常表现出正的相互关系^[83, 86]。在胁迫生境下,植物的生存和竞争能力下降,当与胁迫耐受型的竞争者共存时,可呈现一定范围的正效应^[87-88]。研究发现性别竞争显著影响了青杨雌雄植株对水分胁迫响应的性别差异。水分充足下,青杨雌株在性间竞争中有更大的竞争优势,但干旱和性内竞争交互对雌株有更多的负面影响。在干旱下,性间竞争中的青杨雌株有比性内竞争中更多的生物量、更高的光合能力和用水效率,说明雌株的节水型用水策略可能改善了共存雌株的水分条件^[88]。可见,外界环境因子显著影响了雌雄植株间的性别竞争关系。竞争导致物种改变其形态、生理及生活史特征以提高适合度,在长期的演变过程中,这些特征被固定下来成为该物种的适应

性进化特征. 许多雌雄异株植物在形态、生殖和防御分配上的差异可能是对相邻植物间竞争的长期适应进化的结果, 相邻植株的性别将影响个体的适合度^[89-90]. 雌雄异株植物对环境胁迫响应存在性别差异, 性别竞争也将在一定程度上主导雌雄异株植物的进化和对未来恶化环境的适应, 但目前环境胁迫下雌雄异株植物竞争关系的研究少有涉及^[61-62, 71]. 性别竞争和环境胁迫交互对雌雄异株植物生长和内在生理生化过程影响的研究也还很少. 性别竞争关系及其变化规律和机制尚不清楚, 需要进一步的深入研究.

3 环境胁迫背景下雌雄异株植物未来研究的内容和方向

雌雄异株植物对环境胁迫响应存在显著的性别差异, 但是目前许多研究多未考虑性别内和性别间竞争关系. 性别竞争模式是否影响了雌雄异株植物的性别响应差异和两性间在资源利用生态位的分化? 性别竞争结果是互利还是偏利? 环境胁迫是否改变雌雄性别内和性别间竞争强度? 这些问题尚有待进一步阐明, 并且相关研究具有补充和完善前人研究工作的重要意义. 在日益严重的环境胁迫背景下, 结合国内外雌雄异株植物研究的现状, 未来应继续加强雌雄异株植物对多种环境胁迫交互的响应与适应行为研究, 并且在此基础上深入进行性别竞争关系的研究. 值得进一步关注的研究内容和方向有:

(1) 在全球气候变化背景下, 开展雌雄异株植物竞争关系的研究. 探讨雌雄植株在竞争互作中是如何应对升温和大气CO₂浓度升高, 雌雄个体的竞争力及性别互作关系的演变趋势, 以更好地预测未来全球气候变化对雌雄异株植物种群的可能影响.

(2) 开展多个环境胁迫因子的交互下, 雌雄性别差异和竞争关系的研究. 植物面临的环境常是多种生态因子共同构成, 单一胁迫与复合胁迫常呈现不一样的影响. 因此应根据植物可能面临的复合胁迫生境进行多因子的交互研究.

(3) 由于野外自然生境和室内盆栽控制实验的条件存在一定的差异, 应将两种研究方法结合起来, 相互验证. 调查野外自然生境的雌雄异株植物种群的幼苗和成年植株的生长和繁殖、个体竞争力和空间分异特征, 开展野外控制实验, 并结合室内模拟控制实验, 确定影响种群生存的关键环境因子及调控机制.

(4) 开展环境胁迫和竞争条件下, 雌雄异株植物性别间识别和相互作用途径的研究, 如探讨地下竞争中根系间的识别机制和空间分布特征, 根系分泌物的化学信号作用, 竞争环境下菌根的作用; 探讨地上竞争中雌雄性别识别及感知的信号分子, 如植株体内某些挥发物的变化及作用等.

(5) 拓展多种研究手段和技术, 如利用同位素示踪技术开展雌雄植株对营养元素的竞争研究, 利用根箱和微根管等方法定期观测根系的生长与空间分布特征, 建立竞争条件下根系生长响应模块和预测模型.

(6) 开展多种雌雄异株植物对环境胁迫响应和性别竞争关系的研究, 建立相应的数据库, 促进更大尺度上的雌雄异株植物对环境因子的响应和竞争模型研究, 以更好地预测

雌雄异株植物的种群结构及演变趋势, 确立其在生态系统稳定和物种进化中的作用和地位.

参考文献 [References]

- 1 Renner SS, Ricklefs RE. Dioecy and its correlates in the flowering plants [J]. *Am J Bot*, 1995, **82**: 596-606
- 2 Dawson TE, Ehleringer JR. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in Boxelder, *Acer Negundo* [J]. *Ecology*, 1993, **74**: 798-815
- 3 Retuerto R, Lema BF, Roiloa SR, Obeso JR. Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium* [J]. *Funct Ecol*, 2000, **14**: 529-537
- 4 Li CY, Ren J, Luo JX, Lu RS. Sex-specific physiological and growth responses to water stress in *Hippophae rhamnoides* L. populations [J]. *Acta Physiol Plant*, 2004, **26**: 123-129
- 5 Li CY, Xu G, Zang RG, Korpelainen H, Berninger F. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient [J]. *Tree Physiol*, 2007, **27**: 399-406
- 6 尹春英, 李春阳. 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望[J]. *应用与环境生物学报*, 2007, **13** (3): 419-425 [Yin CY, Li CY. Gender differences of dioecious plants related sex ratio: recent advances and future prospects [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (3): 419-425]
- 7 Cepeda-Cornejo V, Dirzo R. Sex-related differences in reproductive allocation, growth, defence and herbivory in three dioecious neotropical palms [J]. *PLoS ONE*, 2010, **5**: e9824
- 8 Chen LH, Zhang S, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, **33**: 1767-1778
- 9 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[J]. *应用生态学报*, 2007, **18** (11): 2626-2631 [Xu X, Yang F, Yin CY, Li CY. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (11): 2626-2631]
- 10 王德利, 高莹. 竞争进化与协同进化[J]. *生态学杂志*, 2005, **24** (10): 1182-1186 [Wang DL, Gao Y. Competitive evolution and coevolution [J]. *Chin J Ecol*, 2005, **24** (10): 1182-1186]
- 11 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 [Gao L, Yang J, Liu RX. Effects of soil moisture levels on photosynthesis, transpiration, and moisture use efficiency of female and male plants of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (11): 6025-6034]
- 12 刘瑞香, 杨劼, 高丽. 中国沙棘和俄罗斯沙棘叶片在不同土壤水分条件下脯氨酸、可溶性糖及内源激素含量的变化[J]. *水土保持学报*, 2005, **19** (3): 148-169 [Liu RX, Yang J, Gao L. Changes in contents of proline, soluble saccharin and endogenous hormone in leaves of Chinese seabuckthorn and Russian seabuckthorn under different soil water content [J]. *J Soil Water Conserv*, 2005, **19** (3): 148-169]

- 13 刘金平, 段婧. 营养生长期雌雄蕈草表现性状对水分胁迫响应的性别差异[J]. 草业学报, 2013, **22** (2): 243-249 [Liu JP, Duan J. *Humulus scandens* gender differences in response to water stress in the vegetative growth stage [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2013, **22** (2): 243-249]
- 14 Soldaat LL, Lorenz H, Trefflich A. The effect of drought stress on the sex ratio variation of *Silene otites* [J]. *Folia Geobot*, 2000, **35**: 203-210
- 15 Espirito-Santo MM, Madeira BG, Neves FS, Faria ML, Fagundes M, Fernandes GW. Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub [J]. *Ann Bot*, 2003, **91**: 13-19
- 16 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 [Li DY. Different response to water deficit in male and female plants of Buffalo grass [J]. *Acta Hort Sin*, 1996, **23** (1): 62-66]
- 17 Xu X, Yang F, Xiao XW, Zhang S, Korpelainen H, Li CY. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures [J]. *Plant Cell Environ*, 2008a, **31**: 850-860
- 18 Correia O, Barradas MCD. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L. [J]. *Plant Ecol*, 2000, **149**: 131-142
- 19 Ward JK, Dawson TE, Ehleringer JR. Responses of *Acer negundo* genders to interannual differences in water availability determined from carbon isotope ratios of tree ring cellulose [J]. *Tree Physiol*, 2002, **22**: 339-346
- 20 Xu X, Peng GQ, Wu CC, Korpelainen H, Li CY. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiol*, 2008b, **28**: 1751-1759
- 21 Leigh A, Nicotra AB. Sexual dimorphism in reproductive allocation and water use efficiency in *Maireana pyramidata* (Chenopodiaceae), a dioecious, semi-arid shrub [J]. *Aust J Bot*, 2003, **51**: 509-514
- 22 Zhang S, Chen LH, Duan BL, Korpelainen H, Li CY. *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress [J]. *For Ecol Manage*, 2012, **275**: 68-78
- 23 Peng SM, Jiang H, Zhang S, Chen LH, Li XG, Korpelainen H, Li CY. Transcriptional profiling reveals sexual differences of the leaf transcriptomes in response to drought stress in *Populus yunnanensis* [J]. *Tree Physiol*, 2012, **32**: 1541-1555
- 24 Bertiller MB, Sain CL, Bisigato AJ, Coronato FR, Aries JO, Graff P. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness [J]. *Biodivers Conserv*, 2002, **11**: 69-84
- 25 Zhang S, Jiang H, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY. Sexually different physiological responses of *Populus cathayana* to nitrogen and phosphorus deficiencies [J]. *Tree Physiol*, 2014, **34** (4): 343-354
- 26 Chen LH, Han Y, Jiang H, Korpelainen H, Li CY. Nitrogen nutrient status induces sexual differences in responses to cadmium in *Populus yunnanensis* [J]. *J Exp Bot*, 2011, **62** (14): 5037-5050
- 27 李俊钰, 胥晓, 杨鹏, 王碧霞, 王志峰, 李霄峰. 铝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 JY, Xu X, Yang P, Wang BX, Wang ZF, Li XF. Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (1): 45-50]
- 28 Han Y, Wang L, Zhang XL, Korpelainen H, Li CY. Sexual differences in photosynthetic activity, ultrastructure and phytoremediation potential of *Populus cathayana* exposed to lead and drought [J]. *Tree Physiol*, 2013, **33**: 1043-1050
- 29 Bram MR, Quinn JA. Sex expression, sex-specific traits, and the effects of salinity on growth and reproduction of *Amaranthus cannabinus* (Amaranthaceae), a dioecious annual [J]. *Am J Bot*, 2000, **87**: 1609-1618
- 30 Medina-Gavilán JL, Bartual A, Ojeda F. Sex-related differences in leaf traits in an androdioecious shrub under contrasting levels of soil salinity [J]. *Plant Soil*, 2008, **310**: 235-243
- 31 蒋雪梅, 胡进耀, 戚文华, 陈光登, 胥晓. 银杏幼苗雌雄株对盐胁迫响应的差别[J]. 云南植物研究, 2009, **31** (5): 447-453 [Jiang XM, Hu JY, Qi WH, Chen GD, Xu X. Different physiological responses of male and female *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) seedlings to salt stress [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2009, **31** (5): 447-453]
- 32 Chen FG, Chen LH, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY. Sex-specific responses and tolerances of *Populus cathayana* to salinity [J]. *Physiol Plantarum*, 2010, **140**: 163-173
- 33 Chen FG, Zhang S, Jiang H, Ma WJ, Korpelainen H, Li CY. Comparative proteomics analysis of salt response reveals sex-related photosynthetic inhibition by salinity in *Populus cathayana* cuttings [J]. *J Proteome Res*, 2011, **10**: 3944-3958
- 34 Li L, Zhang YB, Luo JX, Korpelainen H, Li CY. Sex-specific responses of *Populus yunnanensis* exposed to elevated CO₂ and salinity [J]. *Physiol Plantarum*, 2013, **147**: 477-488
- 35 Leakey ADB, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DRE. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE [J]. *J Exp Bot*, 2009, **60**: 2859-2876
- 36 Jones MH, Macdonald SE, Henry GHR. Sex and habitat specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change [J]. *Oikos*, 1999, **87**: 129-138
- 37 Wang XZ, Griffin KL. Sex-specific physiological and growth responses to elevated atmospheric CO₂ in *Silene latifolia* Poir [J]. *Global Change Biol*, 2003, **9**: 612-618
- 38 黄科朝, 胥晓, 李霄峰, 贺俊东, 杨延霞, 郇慧慧. 小五台山青杨雌雄植株树轮生长特性及其对气候变化的响应差异[J]. 植物生态学报, 2014, **38** (3): 270-280 [Huang KC, Xu X, Li XF, Huo JD, Yang YX, Huan HH. Gender-specific characteristics of tree-ring growth and differential responses to climate change in the dioecious tree *Populus cathayana* in Xiaowutai Mountains, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38** (3): 270-280]
- 39 Zhao HX, Li YP, Zhang XL, Korpelainen H, Li CY. Sex-related and stage-dependent source-to-sink transition in *Populus cathayana* grown at elevated CO₂ and elevated temperature [J]. *Tree Physiol*, 2012, **32**: 1325-1333
- 40 Zhao HX, Xu X, Zhang YB, Korpelainen H, Li CY. Nitrogen deposition limits photosynthetic response to elevated CO₂ differentially in a dioecious species [J]. *Oecologia*, 2011, **165**: 41-54

- 41 Li CY, Yang Y, Junttila O, Palva ET. Sexual differences in cold acclimation and freezing tolerance development in sea buck thorn (*Hippophae rhamnoides* L.) ecotypes [J]. *Plant Sci*, 2005, **168**: 1365-1370
- 42 Zhang S, Jiang H, Peng SM, Korpelainen H, Li CY. Sex-related differences in morphological, physiological, and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to chilling [J]. *J Exp Bot*, 2011, **62**: 675-686
- 43 Xu X, Zhao HX, Zhang XL, Hanninen H, Korpelainen H, Li CY. Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiol*, 2010, **30**: 1489-1498
- 44 Zhang S, Lu S, Xu X, Korpelainen H, Li CY. Changes in antioxidant enzyme activities and isozyme profiles in leaves of male and female *Populus cathayana* infected with *Melampsora larici-populina* [J]. *Tree Physiol*, 2010, **30**: 116-128
- 45 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]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, **36** (1): 81-87]
- 46 Yang F, Wang Y, Wang J, Deng WQ, Liao L, Li M. Different eco-physiological responses between male and female *Populus deltoides* clones to waterlogging stress [J]. *For Ecol Manage*, 2011, **262**: 1963-1971
- 47 Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielborger K, Travis JMJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire FI, Quiroz CL, Saccone P, Schiffers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future [J]. *J Ecol*, 2008, **96**: 18-34
- 48 Cahill JF. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species [J]. *J Ecol*, 2003, **91**: 532-540
- 49 Tilman D. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1988
- 50 Grace JB, Tilman D. *Perspectives on Plant Competition* [M]. California: Academic Press, 1990
- 51 Ballare CL, Scopel AL, Sanchez RA. Far-red radiation reflected from adjacent leaves—an early signal of competition in plant canopies [J]. *Science*, 1990, **247**: 329-332
- 52 Mahall BE, Callaway RM. Root communication among desert shrubs [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, **88**: 874-876
- 53 Mahall BE, Callaway RM. Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae) [J]. *Am J Bot*, 1996, **83**: 93-98
- 54 Falik O, Reides P, Gersani M, Novoplansky A. Self/non-self discrimination in roots [J]. *J Ecol*, 2003, **91**: 525-531
- 55 Gruntman M, Novoplansky A. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**: 3863-3867
- 56 Biedrzycki ML, Bais HP. Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved [J]. *J Exp Bot*, 2010, **61**: 4123-4128
- 57 Mercer CA, Eppley SM. Kin and sex recognition in a dioecious grass [J]. *Plant Ecol*, 2014, DOI 10.1007/s11258-014-0336-9
- 58 陈伟, 薛立. 根系间的相互作用——竞争与互利[J]. 生态学报, 2004, **24**: 1243-1251 [Chen W, Xu L. Root interactions: competition and facilitation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2004, **24**: 1243-1251]
- 59 Regnier EE, Harrison SK. Compensatory responses of common cocklebur (*Xanthium Strumarium*) and velvetleaf (*Abutilon-Theophrasti*) to partial shading [J]. *Weed Sci*, 1993, **41**: 541-547
- 60 Rogers SR, Eppley SM. Testing the interaction between inter-sexual competition and phosphorus availability in a dioecious grass [J]. *Botany*, 2012, **90**: 704-710
- 61 Herrera, CM. Plant size, spacing patterns, and host-plant selection in *Osyris quadripartita*, a hemiparasitic dioecious shrub [J]. *J Ecol*, 1988, **76**: 995-1006
- 62 Hawkins TS, Schiff NM, Leininger TD, Gardiner ES, Devall MS, Hamel PB, Wilson AD, Connor KF. Growth and intraspecific competitive abilities of the dioecious *Lindera melissifolia* (Lauraceae) in varied flooding regimes [J]. *J Torrey Bot Soc*, 2009, **136**: 91-101
- 63 Zhang CY, Zhao XH, Gao LS, Gadow K. Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate forest [J]. *Ann For Sci*, 2009, **812**: 1-9
- 64 Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T. Sex ratio and gender-dependent neighboring effects in *Podocarpus nagi*, a dioecious tree [J]. *Plant Ecol*, 2005, **177**: 209-222
- 65 Sa' nchez-Vilas J, Turner A, Pannell JR. Sexual dimorphism in intra- and interspecific competitive ability of the dioecious herb *Mercurialis annua* [J]. *Plant Biol*, 2011, **13**: 218-222
- 66 Jing SW, Coley PD. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo* [J]. *Oikos*, 1990, **58**: 369-377
- 67 Cipollini ML, Whigham DF. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae) [J]. *Am J Bot*, 1994, **81**: 65-75
- 68 Onyekwelu SS, Harper JL. Sex-ratio and niche differentiation in spinach (*Spinacia oleracea* L.) [J]. *Nature*, 1979, **282**: 609-611
- 69 Bullock SH. Effects of sex, size and substrate on growth and mortality of trees in tropical wet forest [J]. *Oecologia*, 1992, **91**: 52-55
- 70 Eppley SM. Females make tough neighbours: sex-specific competitive effects in seedlings of a dioecious grass [J]. *Oecologia*, 2006, **146**: 549-554
- 71 Nicotra AB. Sexually dimorphic growth in the dioecious tropical shrub, *Siparuna grandiflora* [J]. *Funct Ecol*, 1999, **13**: 322-331
- 72 Iglesias MC, Bell G. The small-scale spatial distribution of male and female plants [J]. *Oecologia*, 1989, **80**: 229-235
- 73 Korpelainen H. Sex ratio variation and spatial segregation of the sexes in populations of *Rumex acetosa* and *R. acetosella* (Polygonaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 1991, **174**: 183-195
- 74 Bertiller MB, Sain CL, Bisigato AJ, Coronato FR, Ares JO, Graff P. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness [J]. *Biodivers Conserv*, 2002, **11**: 69-84

- 75 Dawson TE, Bliss LC. 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
- 76 Correia O, Barradas MCD. Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L. [J]. *Plant Ecol*, 2000, **149**: 131-142
- 77 Grant MC, Mitton JB. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. [J]. *Evolution*, 1979, **33**: 914-918
- 78 Bierzychudek P, Eckhart V. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants [J]. *Am Nat*, 1988, **132**: 34-43
- 79 Dudley LS. Ecological correlates of secondary sexual dimorphism in *Salix glauca* (Salicaceae) [J]. *Am J Bot*, 2006, **93**: 1775-1783
- 80 Michalet R. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? [J]. *New Phytol*, 2006, **169**: 3-6
- 81 Soliveres S, Garcia-Palacios P, Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Escudero A, Valladares F. Temporal dynamics of herbivory and water availability interactively modulate the outcome of a grass-shrub interaction in a semi-arid ecosystem [J]. *Oikos*, 2011, **120**: 710-719
- 82 Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities [J]. *J Ecol*, 2009, **97**: 199-205
- 83 Tilman D. Resource Competition and Community Structure [M]. Princeton: Princeton University Press, 1982
- 84 Deborah G, Ariel N. The relative importance of competition on unproductive environments [J]. *J Ecol*, 1997, **85**: 409-418
- 85 Ryel RJ, Barnes PW, Beyschlag W, Caldwell MM, Flint SD. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. 1. model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies [J]. *Oecologia*, 1990, **82**: 304-310
- 86 Callaway RM, Walker L. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in a plant community [J]. *Ecology*, 1997, **78**: 1958-1965
- 87 Liancourt P, Callaway RM, Michalet R. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions [J]. *Ecology*, 2005, **86**: 1611-1618
- 88 Chen J, Duan BL, Wang ML, Korpelainen H, Li CY. Intra- and intersexual competition of *Populus cathayana* under different watering regimes [J]. *Funct Ecol*, 2014, **28**: 124-136
- 89 Lloyd DG, Webb CJ. Secondary sex characters in plants [J]. *Bot Rev*, 1997, **43**: 177-216
- 90 Vasiliauskas SA, Aarssen LW. Sex ratio and neighbor effects in mono-specific stands of *Juniperus virginiana* [J]. *Ecology*, 1992, **73**: 622-632