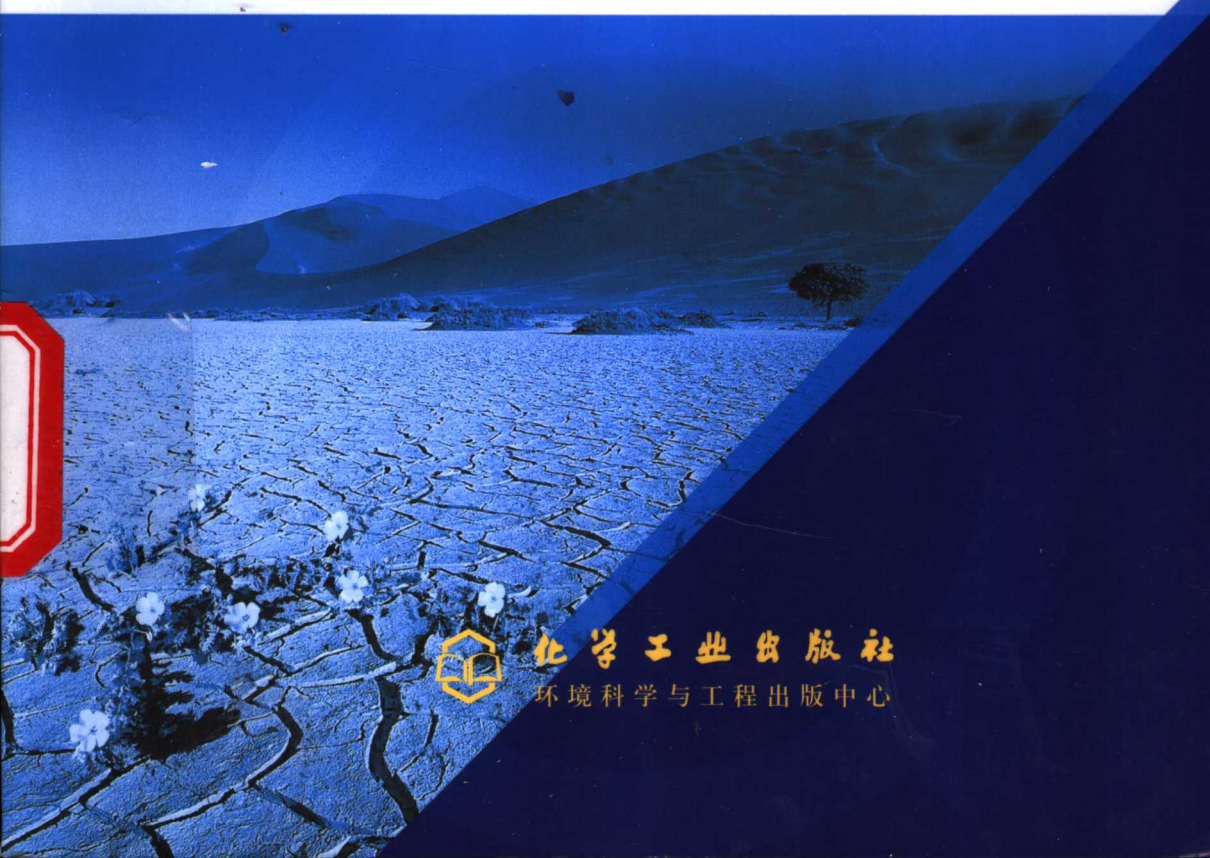




生态学热点研究丛书

植物逆境 生理生态学

赵福庚 何龙飞 罗庆云 编著



化学工业出版社

环境科学与工程出版中心

生态学热点研究丛书

植物逆境生理生态学

赵福庚 何龙飞 罗庆云 编著



化学工业出版社
环境科学与工程出版中心

· 北京 ·

(京) 新登字 039 号

图书在版编目(CIP)数据

植物逆境生理生态学/赵福庚, 何龙飞, 罗庆云编
著. 北京: 化学工业出版社, 2004. 4
(生态学热点研究丛书)
ISBN 7-5025-5480-7

I. 植… II. ①赵…②何…③罗… III. ①植物生
理学②植物生态学 IV. Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 033189 号

生态学热点研究丛书

植物逆境生理生态学

赵福庚 何龙飞 罗庆云 编著

责任编辑: 夏叶清 曾照华

责任校对: 李 林

封面设计: 蒋艳君

*

化学工业出版社 出版发行
环境科学与工程出版中心

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

发行电话: (010)64982530

[http:// www. cip. com. cn](http://www.cip.com.cn)

*

新华书店北京发行所经销

北京兴顺印刷厂印装

开本 720mm×1000mm 1/16 印张 15½ 字数 262 千字

2004 年 6 月第 1 版 2004 年 6 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-5480-7/X·451

定 价: 28.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

前 言

不是任何环境条件下都可以孕育生命的。生命是适宜环境的产物，当环境质量发生不良变化时，生命也就相应受到影响，甚至难以生存，历史上一些古老文明的衰亡就与环境的退化有密切关系。工业革命后，人类创造出高度的物质文明，与此同时，也给自己的生存环境带来了巨大危害。从整体上看，地球生态环境正在向着不利于生命生存和发展的趋势变化，比如由于人类大量使用氟氯烃等一类制冷剂、清洁剂等，造成臭氧层破坏，导致紫外线辐射增强；温室效应导致全球性气温上升，整个种植业面临高温挑战；厄尔尼诺现象和拉尼娜现象造成大气环流异常，使世界上许多地方发生诸如冷夏、暖冬、干旱、暴雨等异常气候；人类的活动使大量的工业、农业和生活废弃物排入土壤和水中，使土壤和水受到污染等，据统计，地球上比较适宜于栽种作物的土地已不足10%，大部分土地处于干旱、盐渍、沼泽、冷土等逆境中。我国有近 $4.65 \times 10^6 \text{ km}^2$ ，即占国土面积48%的土地处于不良环境条件下，并有继续扩大的趋势。因此，研究植物对不良环境条件的响应及抗逆机制的科学就显得尤为重要。植物逆境生理生态学就是研究恶劣的环境因子（包括生物因子和非生物因子）对植物生命活动的影响以及植物对它们的抗御能力及反馈机理的学科。影响植物生长发育的不良环境因子有很多，可以分为物理因子、化学因子和生物因子，由于篇幅有限，本书重点介绍生物因子包括植物与植物之间、食草动物和昆虫、病原微生物，非生物因子包括强光和紫外线、高盐浓度、金属铝、热胁迫等逆境条件下植物体的生理生态适应性及反馈机制，此外还介绍了在植物抗逆性中起到重要作用的生理活性物质多胺的生理生态功能。

本书汇集了有关植物逆境生理生态学方面的国内外最新研究成果，内容丰富，图文并茂，有着一定的系统性和可读性；编者均长期从事植物逆境生理生态学的研究，对该领域的研究成果有着自己独特的认识，对不同的观点和结论进行了归纳和总结，相信本书可以成为从事植物逆境生理生态学研究的一本优秀参考书。本书为钦佩教授统筹编写的《生态学热点研究丛书》中的一本，主要由赵福庚执笔编写并统稿和润色。第一章、第二章、第三章、第四章、第五章、第九章由赵福庚编写；第六章由赵福庚，罗庆云编写；第七章由

何龙飞（广西大学）编写；第八章由罗庆云（南京农业大学）编写。

特别感谢钦佩教授在本书的编写过程中给予的支持和关注，感谢课题组的所有成员为本书编写工作提供的便利与帮助。由于作者水平和编写时间所限，该书存在许多不尽如意之处，敬请读者批评指正。

赵福庚

2004年3月20日

于南京大学生命科学学院

丛书前言

由于人类活动加剧与全球气候变化的交织作用，导致地球表面各类生态系统大幅度退化，如森林锐减、沙漠扩展、湿地干涸、海平面上升等等。由此引起全球范围内生物多样性的急剧下降，生态系统高价值功能的丧失，灾害不断，疾病肆虐，人类深深感受到生命支持系统的紊乱与恶变对自身健康与安全的威胁。

面对种种挑战，人类愈发瞩目于链接生命支持系统与人类本身的生态学的进步与发展，期望从这门科学中寻求遏制退化、根治痼疾的理论、路线、策略与方法。生态学不负众望，在环境的胁迫和呼唤中得到旷世的发展。尤其是近半个世纪来，生态学的分支与交叉领域不断应运而生，热点研究此消彼长。

科技的进步与社会的发展使全球一体化与多样性并存，越来越多的点、面问题发生连锁反应，最终在全球范围爆发；而许多全球变化又引发了形形色色的区域性反应。因此，许多学科的视角都聚焦在全球变化与区域响应，生态学科也十分重视这一宏观研究方向。从空间序列与时间序列上探讨全球变化所引起的地域反应特征是本书《全球变化与区域响应》专著的主要内容。

面对生态系统的严重退化，其恢复、修复与重建为众人所关注。生态系统恢复的重点主要是恢复其功能，有关生态恢复原理与模式的研究炙手可热。本丛书的《恢复生态学》涉及的主要内容有：基于群落演替理论的亚热带常绿阔叶林的生态恢复；植物种群更新与温带针阔混交林生态恢复；基于流域管理的湿地生态恢复；土壤改良与采矿废弃地的生态修复；物种分子改造与盐土农业建设；温带落叶林生态恢复的景观生态学原理；山地生态系统的生态恢复过程等。

保护生物学与保育生态学研究的重点是生物多样性的保护。生物多样性下降宏观的内容包含着物种多样性的下降，生境数量的下降和生境变迁；微观的内容则指遗传多样性的下降。其后果直接危害地球生命支持系统，最终危害人类自己。本丛书的《生物多样性及其保护生物学》将应对这一变化现状，从生物多样性的概念入手，介绍生物多样性的价值、动态变化、多样性的现状以及生物多样性的保护。

信息技术的发展使生态学的触角从定点到区域的尺度转换中游刃有余，推

动了信息生态学和景观生态学的快速发展。本丛书的《信息农业生态学》在阐明信息生态学的基本理论和技术之后，重点介绍了信息生态学在精确农业和高光谱农业方面的应用与延伸，对农业现代化有很好的指导与示范作用。

《景观生态学》主要从景观的组成、结构、功能、动态、评价、规划、管理、保护等方面系统地介绍了景观生态学的基本原理、研究方法、相关技术及其应用，以及目前该领域的最新成果，尤其在生态规划与设计、景观保护与生态伦理方面有独到的阐述与新意。

世界大约 1/3 以上的城市人口居住在距离海滨 60km 以内的范围。海滨生态系统是海陆两相的过渡带，具有活跃的物流、能流和高生产力；但是，自然因子急剧的梯度变化和脉冲式的强劲输入使该系统处于脆弱状态；人为干扰给该系统带来的危害更大。本丛书的《海滨系统生态学》介绍了海滨生态系统的特征、类型、进化及其对全球变化的响应，强调了海滨生态系统的保护与管理，展示了海滨生态系统的利用前景，明确了其可持续发展的方向。

可持续发展战略的重要操作手段是向自然投资。其中涉及有关生态经济学的理论和方法在本丛书的《生态经济学》中给予充分的阐述和介绍。书中的大量案例分析将使读者从深入浅出中获益不菲。

生态产业是利用生态经济学原理和产业生态学理论组织起来的基于生态系统承载能力、具有高效的经济过程及和谐的生态功能的网络型、进化型产业。本丛书的《生态产业与产业生态学》将食物链理论与方法应用于生态产业研究，从新的角度透视了产业生态学和生态产业的设计原则和基本类型，为可持续发展提供了具体手段，颇有新意。

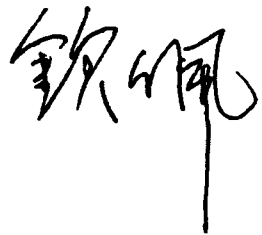
环境胁迫给生物带来压力，也造就了物种的逆境生理过程。本丛书的《植物逆境生理生态学》是从个体水平研究植物在极端环境条件包括生物逆境和非生物逆境下体内生理生化变化、适应性及其反馈机制的专著。首先从不同层次上概述植物与环境的相互关系，环境生态学分析与生态适应性，然后分别就影响植物的环境因素，包括生物因素，指植物之间、动物及病原微生物的影响；非生物因素，重点介绍光损害作用、盐逆境、重金属铝毒害，以及热胁迫下高等植物体内发生的一系列应激反应机理，此外还介绍了在植物抗逆性中起到重要作用的生理活性物质多胺的生理生态功能。

微生物功能群在不同的生态系统中发挥着重要功能，对系统的稳定与发展起着不可替代的作用。本丛书的《微生物生态学》在阐述了研究理论与方法后，着重介绍了微生物在不同生态系统中的功效，对许多应用领域具有很高的参考价值。如微生物在能源开发、清洁生产中的作用；在石油开采、石油和煤炭脱硫、生物制浆、可降解塑料生产中的作用；在环境保护、环境修复与环境

治理中的作用；在矿产形成及生物冶金中的作用；以及微生物生态学在农业、医学、水生生物学中的应用。

生态学的发展从宏观尺度上面向景观、区域和全球化方向；微观尺度则深入到分子生物学领域的基因层面，发展成交叉学科分子生态学。本丛书的《植物分子生态学》以崭新的面貌论述了植物分子生态学的基本理论、研究方法，反映了国内外的研究进展。从个体识别、个体间遗传关系到个体行为；从物种遗传多样性、物种保护到生态遗传学，从重组生物的生态安全性到植物分子生态学今后的发展前景，在分子水平、个体水平、群体水平和生态系统水平的不同层次上对植物分子生态学有较为完整的认识。

本系列丛书是作者在百忙之中完成的。夜空之中，远处有几点荧荧之光，或许是星星，或许就是我们的作者仍在伏案写作，为了核实一个数据，廓清一个观点，熬通宵是常事。为此，我感谢我的同事们——丛书的作者呕心沥血为读者呈上尽量完好的科学文字的敬业精神！同时，也要对读者说一句：本系列丛书是生态学热点研究丛书，而并非生态学的全套分支学科系列丛书，如果由于丛书总体框架设计之缺憾给读者选择参考带来不便，本人表示致歉；而每本书由于编撰匆忙所造成内容的疏漏与不足，我则代表作者表示歉意，并请读者不吝赐教。



2004年4月18日

序

生态学是研究生物与环境关系的一门科学。自从生物在地球上出现就与环境有着紧密的联系。人们在长期的生产和生活实践中，早已注意到这种关系，并自觉或不自觉地运用这种规律来指导自己的行动。尽管朴素的生态学思想早在公元前 2000 年就已见诸于古希腊和中国的著作和古歌谣中，但是只是到了 20 世纪的中叶，随着生产的需要和生物学、地理学的发展，生态学 (Ecology) 才作为一门研究生物与环境相互关系的科学登上历史的舞台。生态学是一门多源和多分支的学科。生态学发展的初期在学科上分化为植物群落学、动物生态学，并结合生产部门的特点形成了一系列分支学科。这些学科有的冠以生态学的名称，有的甚至没有用生态学的名称，然而它们却实实在在地进行着生态学的工作，并成为农学、林学、畜牧和渔业的应用基础。

生态学的发展进一步加深了生物与生物间以及生物与环境间认识的深度，并将其提高到整体性和系统性的高度。在 20 世纪 30~40 年代，在生态学界和地理学界几乎是不约而同地提出了一系列的学说和术语来表达这种相互作用的整体。其中，Tansley (1935 年) 提出的生态系统 (Ecosystem) 概念得到了广泛的接受。这一概念的应用和发展不仅把生态学推向系统研究的新高度，同时也为认识和解决当代的环境问题进行了理论准备。而 Linderman (1942 年) 对于营养动力学的贡献为生态学的研究提供了定量化的途径与手段，使生态学脱离了其起源的多种学科而建立起自己的理论和方法体系。20 世纪 50 年代以来，Odum (1953 年, 1993 年) 进一步发展了生态系统的概念并极大地丰富了生态学的内容，使其发展成为一门新的学科分支，即系统生态学。虽然生态学在 20 世纪中叶以前，在理论和实践中都进行了大量工作，但直到 20 世纪中叶，生态学仍是生物科学中的一门不受人们注意的学科，甚至对这一学科的存在有着一些争议。

20 世纪 60 年代以后，世界上人口、资源与环境等全球性问题日益激化，这些当今社会所面临的重大问题，无法用传统的线性思维方式来解决，而生态学的系统研究理论及其所固有的非线性思维方法正是这一危机的解毒剂。生态学在投身解决社会问题的过程中，逐渐摆脱了其产生时的狭隘的学科局限和传统的研究范围，生态学已不再像一度被人们所指责的那样，是一门“不食人间

烟火的”、只会说“*No*”的、“批判的学科”。它不仅在理论和方法方面，而且在研究对象的范畴、规模和尺度方面都有了新的发展，生态学已经引入注目地成熟起来。它已经从一门描述性的学科发展成为一门崭新的、结构完整的、量化的学科，并向预测性科学扩展。运用生态学的基础理论、定量的测定方法、建模技术以及系统分析等方法来解决自然界和社会面临的迫切问题，以崭新的面貌出现在现代科学的舞台，展现出蓬勃的生机。在解决当前社会问题时，生态学的作用不单纯是作为一个学科参与其过程的探索，并寻求解决方案，其作用还在于它为科学和社会之间架起了一座桥梁。在此过程中生态学也得到了长足的发展，超越了作为其起源的生物学范畴而成为研究生物、环境、资源及人类相互作用的基础和应用基础科学。尽管目前对生态学范围的界定和学科体系方面还存在着一些争议，但这是一个发展中科学的必然具有的特点，丝毫不能否定生态学过去和现在所起的其他学科难于比拟的作用和人们对这一学科未来发展的信心。

在科学自身发展和社会需求的背景下，当前生态学呈现出一系列新的特点，突出的表现在：生态学研究内容的重新定位和研究对象的不断拓宽；学科之间相互融汇与新分支学科的不断产生；从研究结构发展到研究功能和过程；从局部孤立的研究向整体网络化研究发展；研究方法的现代化、定量化和信息化。

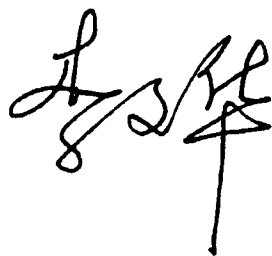
我国生态学发展的历史较短，与国际生态学的总体发展水平还有较大差距。另一方面，我国又是一个发展中国家，短期中对科学的投入还不能有大幅度增加，因此在一段时期内只能实行有限目标。根据国际生态学的发展趋势，从我国国情和生态学实际研究水平和条件出发，选择与发展我国经济，保护生态环境有最密切关系的，并且在一段时期可做出明显成绩并进入国际先进行列的领域和课题为重点，集中研究优势，逐渐形成具有我国特色的生态学，并造就一批进入国际先进行列的生态学研究的杰出人才。

为此，应该着重注意下面几个方面：进一步加强生态学人才的培养和生态实验手段的建设；组织动员各部门、各系统的通力合作；提高全民族、全社会的生态意识，增强决策和管理人员的生态认识；生态学研究必须以为社会建设服务作为指导思想，紧密结合我国生态环境实际，使之成为经济建设决策的好参谋，真正转化为生产力；加强生态学研究和教育的协调，发挥学会作用，加强国际国内学术交流；积极发挥国家自然科学基金支持生态学应用基础与基础研究课题的作用。

基于上述，有理由认为只要我们能立足中国、放眼全球；进一步发展中观尺度的成果，加强向宏观和微观水平的开拓；注意基础理论和研究方法的创

新、研究手段的改善以及对传统经验的总结和提高；瞄准学科的国际前沿，加强对交叉学科的研究，就一定有可能逐步与国际接轨，并建立起具有中国特色的生态学，为我国经济建设和社会发展做出应有的贡献。

我很高兴地看到南京大学钦佩教授组织南京大学和南京师范大学的生态学家，特别是教学科研第一线的中青年学术骨干编写出版“生态学热点研究丛书”。这套丛书聚焦了生态学热点研究领域，不仅跟踪了学科前沿的发展动态，而且还凝聚了作者多年来教学中的积淀和长期积累的科研成果。丛书的出版适应了当代生态学发展的需要，对于综合性大学、师范院校、农林院校有关专业本科生、研究生及教师具有重要的参考价值，亦可作为有关管理部门和科技工作者的参考书。丛书的出版也为我国生态学的发展做出了重要贡献，作为中国生态学会的理事长，我向丛书的主编、作者以及化学工业出版社表示衷心的祝贺与真诚的感谢。

A handwritten signature in black ink, appearing to read '李俊' (Li Jun), written in a cursive style.

2004年2月6日于北京

《生态学热点研究丛书》编委会名单

主编 钦 佩

编委 李建龙 刘茂松 钦 佩 阮成江

孙书存 唐建荣 田兴军 杨达源

杨家兴 赵福康 周文宗

目 录

第一章 概论	1
一、关于植物逆境生理生态学.....	1
二、植物逆境的概念及种类.....	1
三、植物抗逆性的概念.....	3
四、当前植物逆境生理生态学领域研究热点.....	4
五、植物细胞的逆境应答与信号转导总论.....	5
六、研究植物逆境生理生态的意义.....	7
第二章 高等植物之间的化感作用	9
第一节 化感作用概述及研究方法	9
一、化感作用的概念.....	9
二、化感作用的研究方法.....	10
三、影响化感作用的因素.....	13
四、植物化感作用在全球气候变化条件下的研究方向.....	14
第二节 高等植物体内的化感物质	15
一、酚类.....	15
二、萜类.....	19
三、糖和糖苷类.....	22
四、生物碱和非蛋白氨基酸.....	22
五、其他化感物质.....	23
第三节 化感物质的作用机制	24
一、影响细胞膜的透性.....	25
二、影响细胞分裂、伸长和根尖的细微结构.....	25
三、影响矿质离子的吸收.....	25
四、影响呼吸作用.....	26
五、影响光合作用.....	26
六、影响蛋白质合成, 改变核酸的代谢.....	26
七、影响植物激素的活性.....	27
八、抑制或刺激某些酶的活性.....	27

第四节	环境胁迫下植物的化感作用	27
一、	环境胁迫对植物化感作用的影响	28
二、	环境胁迫对植物化感物质的诱导机理	30
三、	环境胁迫下的信号传递	32
第五节	化感作用在农林业生产中的应用	33
一、	化感作用与农业	33
二、	化感作用在林业中的研究进展及应用前景	36
第三章	植物毒素及其生态意义	40
第一节	非蛋白质氨基酸及其生态意义	41
一、	碱性非蛋白质氨基酸	41
二、	酸性非蛋白质氨基酸	44
三、	芳香和杂环非蛋白质氨基酸	44
四、	含硒氨酸	49
五、	具神经毒性氨基酸	50
六、	非蛋白质氨基酸的生态意义	52
第二节	生氰糖苷及其生态意义	53
一、	生氰作用和生氰糖苷	54
二、	生氰糖苷的多态现象和生态意义	56
第三节	生物碱及其生态意义	57
一、	几种常见的植物生物碱	58
二、	生物碱的生态意义	62
第四节	蛋白质毒素及其生态意义	63
一、	相思子毒素	63
二、	蓖麻毒素	64
三、	蛋白酶抑制剂	64
四、	植物凝聚素	66
第五节	不含氮毒素及其生态意义	67
一、	苷类化合物	67
二、	萜类化合物	70
三、	酚类化合物	71
第六节	植物毒素的致毒机理及动物的解毒方式	73
一、	致毒机理	73
二、	解毒作用	75
三、	储毒	76

第四章 植物与病原菌之间的生理生态关系	78
第一节 致病毒素和植物抗毒素	79
一、致病毒素 (pathotoxin)	79
二、植物抗毒素	86
第二节 病原菌侵染植物的过程及对寄主植物的影响	93
一、侵染过程	94
二、植物抗病性的类型	94
三、病害对植物的生理生态影响	95
四、植物抗病机理	98
第三节 植物与病原菌互作和抗病性的分子机制	99
一、抗病相关基因	99
二、病原菌致病相关基因	101
三、植物病原菌激发子及与受体的识别机制	102
四、植物抗病反应的信号传导	104
五、抗毒素基因工程	106
第五章 光损害作用与植物的防护	107
第一节 太阳辐射对植物的损害	107
一、太阳辐射与辐射光谱	107
二、光抑制	108
三、紫外线辐射的损害作用	110
第二节 植物对光损害作用的防御及对局部辐射状况的适应	121
一、植物对高强度可见光的防护	122
二、植物对紫外线伤害的防护	127
三、植物对局部辐射状况的适应	130
第三节 紫外线辐射对 CHS 基因表达的调节及信号传导	133
一、苯基苯乙烯酮合酶 (chalconesynthase, CHS)	133
二、紫外光对 CHS 表达的调节	133
三、紫外光诱导 CHS 表达的信号传导途径	134
第六章 植物盐胁迫响应及耐盐的分子机制	137
第一节 植物与盐胁迫	137
一、盐碱土与土壤盐渍化	137
二、盐生植物及其系统演变	138
三、植物的盐害	140
第二节 植物耐盐的分子机理	143

一、植株形态上的盐适应	143
二、细胞的渗透调节	143
三、拒盐机理	145
四、盐分的外排和细胞内区隔化	146
五、调控钾离子运输系统	146
六、调控水通道蛋白	147
七、改变光合作途径	147
八、活性氧的清除	148
第三节 盐胁迫信号的传导途径	148
一、渗透胁迫信号传导途径	148
二、SOS 信号传导途径	150
第七章 铝毒害及植物的耐铝机制	154
第一节 铝对植物的毒害作用	154
一、铝毒害症状	154
二、铝的吸收、转运和信号传递	155
三、铝毒害机理的研究进展	158
第二节 植物的抗铝机制	166
一、外部机制	166
二、内在机制	168
三、植物耐铝性的遗传基础与分子生物学	171
第三节 缓解铝毒害的措施及研究展望	172
一、缓解植物铝毒害的措施	172
二、存在的问题和展望	173
第八章 植物热激反应及其信号转导途径	175
第一节 植物的热胁迫	175
一、高温逆境与植物外观形态及生长发育的关系	175
二、耐热性与细胞膜系统稳定性及植物器官结构、超微结构的 关系	176
三、高温对蛋白质代谢与保护酶系统的影响	177
四、与植物耐热性相关的其他物质	177
五、高温对光合、呼吸及蒸腾作用的影响	178
第二节 植物的热激蛋白家族	179
一、HSPs 的分类和定位	179
二、热激反应的特点	179

三、热激蛋白的功能·····	180
第三节 热激反应的信号转导·····	184
一、热激信号转导途径上游的 Ca^{2+} -CaM 信号系统·····	184
二、信号转导途径下游的热激基因表达·····	187
第九章 高等植物多胺和脯氨酸代谢及其与植物抗逆性的关系·····	193
第一节 游离态多胺代谢及其与植物抗逆性的关系·····	193
一、游离态多胺合成代谢及其与植物抗逆性的关系·····	193
二、游离态多胺降解代谢及其与抗逆性的关系·····	197
三、游离态多胺与植物耐盐性的关系·····	198
四、游离态多胺作用的分子机理·····	199
第二节 结合态和稀有多胺代谢及其与植物抗逆性的关系·····	201
一、结合态多胺代谢及其与植物抗逆性的关系·····	201
二、稀有多胺代谢及其与植物抗逆性的关系·····	205
三、多胺生物碱的合成代谢·····	206
四、膜结合多胺的鉴定及其与植物抗盐性的关系·····	207
第三节 脯氨酸代谢及其对植物抗逆性的影响·····	209
一、胁迫条件下脯氨酸合成代谢及相关酶调节·····	209
二、胁迫条件下 Pro 降解代谢及相关酶调节·····	215
三、Pro 与多胺代谢的相互关系·····	216
参考文献·····	218