

民族生态学丛书



中国民族地区 植物抗逆分子生态学

周宜君 等 编著



科学出版社

民族生态学丛书

中国民族地区植物抗逆 分子生态学

周宜君等 编著

本书由国家自然科学基金项目(31370356,31070361)、中央民族大学“985”工程(MUC98504)及一流学科项目(YLDX01013)、“高等院校学科创新引智计划”(B08044)、中央高校基本科研业务费专项资金(0910KYZY43)资助出版

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是《民族生态学丛书》之一。以中国民族地区植物抗逆分子生态学研究为出发点,全书内容主要包括:中国民族地区自然环境特点,植物分子生态学基本理论和植物适应逆境的研究进展,分子生态学研究相关分子生物学技术;在此基础上,选择了三种典型的植物(耐盐草本植物——盐芥、荒漠常绿灌木——沙冬青、荒漠河岸乔木——胡杨),以不同类型植物适应环境的形态、生理代谢特征为基础,总结了近年来以三种植物为材料开展的分子生态学方面的研究工作成果。

本书适于从事生物学、生态学、林学等学科的教师、研究生以及有关科研人员阅读参考。

图书在版编目(CIP)数据

中国民族地区植物抗逆分子生态学 / 周宜君等编著. —北京:科学出版社, 2015

(民族生态学丛书)

ISBN 978-7-03-042973-5

I. ①中… II. ①周… III. ①民族地区-作物育种-抗逆品种-研究-中国
IV. ①S332

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 310148 号

责任编辑:马 俊 / 责任校对:刘亚琦

责任印制:赵德静 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015 年 1 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2015 年 1 月第一次印刷 印张:14 1/2 插页:3

字数:272 000

定价:88.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

丛书学术指导委员会

主 任

李文华

(中国科学院地理科学与资源研究所)

委 员

裴盛基 (中国科学院昆明植物研究所)

陈 理 (中央民族大学)

马克平 (中国科学院植物研究所)

刘世荣 (中国林业科学研究院)

宋 敏 (中国农业科学院农业资源与农业区划研究所)

蒋志刚 (中国科学院动物研究所)

黄璐琦 (中国中医科学院中药研究所)

欧阳志云(中国科学院生态环境研究中心)

杨庆文 (中国农业科学院作物科学研究所)

闵庆文 (中国科学院地理科学与资源研究所)

丛书编写委员会

主 编

冯金朝 薛达元 龙春林

编 委

夏建新	周宜君	王俊丽	孟秀祥	刘 颖
郭 沫	张淑萍	云妙英	覃筱燕	徐世英
吴燕红	王文蜀	唐 丽	彭 羽	薛 塋
韦善君	高 飞	石 莎	徐小静	刘 越

本书编著者

周宜君

高 飞 徐小静 李 巍 孙洪波 韦善君

从 书 序

民族生态学是研究民族群体在其居住的自然环境及社会-文化环境中保障生命的传统特点,民族利用自然环境的特点和合理利用自然资源的传统,以及民族生态系统形成和发挥作用规律的学科。民族生态学研究具有重要的意义,可为我国民族地区的生态环境保护和经济社会发展提供理论基础和科学依据。

我国有 55 个少数民族,在长期的生产和生活实践中,各少数民族积累了丰富的生态保护经验,形成了绚丽多姿的民族生态文化和传统生态知识,包含着与大自然和谐相处的纯朴生态观。许多少数民族至今依然保留着特殊的自然环境和特色传统文化,使其居住地区长期保持生态平衡,为我国生态安全与环境保护做出了特殊的贡献。

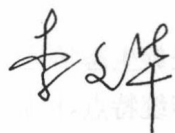
我国少数民族地区蕴藏着极为丰富的生物多样性和各类自然资源,包括生物资源、土地资源、气候资源、矿产资源、水利资源、旅游资源等。民族地区自然资源的开发利用,特别是生物资源的开发利用,对于促进民族地区经济社会发展,提高少数民族的生活水平具有重要意义。在开发利用自然资源的同时,需要处理好资源开发利用和生态保护的关系,以保障民族地区生态环境与经济社会的可持续发展。

《民族生态学丛书》是近年来中央民族大学通过“211”工程重点学科项目“中国民族地区生态环境重点学科”、“985”工程项目“中国民族地区生态环境治理与保护研究”、国家科技支撑计划项目“生物多样性对气候变化的响应”及国家自然科学基金项目、国家民委重点科研项目、中央民族大学自主科研项目等,长期开展我国少数民族地区人、生态环境与社会发展等综合研究的结果。

《民族生态学丛书》的主要内容包括我国少数民族地区的自然环境、生物多样性、生物资源利用、生态保护、生态建设、生态文化、可持续发展等。其中民族地区生态保护包括民族地区生物多样性保护、生物遗传资源保护与生态系统保护等;民族地区生态建设包括民族地区生态恢复、生态工程与生态规划等;民族地区生态文化包括少数民族文化多样性、传统知识、生态文化保护等;民族地区可持续发展包括民族地区自然资源、自然灾害、环境保护、环境卫生、人口与可持续发展等。

《民族生态学丛书》的出版对于阐明民族生态学基本观点,形成民族生态学的基本理论框架,促进民族生态学的学科发展具有重要的学术价值;对于探讨现代生

态学研究的新领域,形成生态学学科发展新的生长点——生态学和民族学的交叉学科具有促进作用;同时,也可以为少数民族培养人才,为少数民族地区生态环境保护与可持续发展服务,为国家西部开发和边疆稳定发展提供科学依据。



中国工程院院士

2012年1月15日

前 言

分子生态学作为生态学的一个分支学科,其研究重点在于阐释生命系统与环境系统相互作用的生态机理和分子机理,利用分子生物学的技术和方法从分子水平解析生态学现象,同时将生态学的理论与思维运用于分子生物学研究以解析分子活动的特征,体现了学科交叉的特点。

在自然界中,生命系统与环境系统相互作用,信息的传递和积累发挥了重要的作用。通过信息的传递,表现出以自我调节为特征的生态适应;通过信息的积累,表现出以有序化和组织程度提高为特点的生态进化。现今自然界中存在的多样性的生物物种正是通过适应各种环境和不断进化而生存下来的。不同物种在应对各种环境中的生态适应特点可以在形态、生理代谢、行为特征等不同方面展现。就物种而言,可以显示出不同的表型特点,呈现出趋同或趋异进化的特征,但从遗传学角度来说,各种性状的表现与基因应答环境的表达调控密切相关。

基因的表达调控可以在复制、激活、转录、转录后调控、翻译和翻译后修饰等多个水平上进行,在生物的生命进程中,不同的生长发育阶段,同一套基因组信息有序地选择性表达,这种表达方式体现了对环境的长期适应与进化。此外,当生物处在干旱、高盐、低温等不良环境时,胁迫信号引起基因表达的变化,在逆境下能够生存的生物可以通过适时调控基因的表达以适应环境,而若超过了其调控阈值则不能在逆境下生存。研究生物在不同发育阶段或不同环境下的基因表达调控特征,不仅可以从分子水平上解析生物适应环境的分子机理,而且可以为物种进化提供依据。因此,生物适应环境的分子机理或分子水平上的生态适应是分子生态学的重要研究内容之一。

与动物不同,植物营固着生活,且需依赖光合作用合成自身所需的有机物质,其生长与生态环境因子密切相关,不同环境下的植物物种显示出不同的生理代谢和形态特征。由于生物的生态适应和进化信息储存在基因组中,因此获取基因组信息可以有助于研究植物逆境生态适应的分子机理。目前植物逆境生态适应的研究主要以完成基因组测序、遗传背景清楚的模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为主。由于拟南芥属于十字花科的草本植物,且不能耐受逆境,因此以拟南芥为材料深入揭示植物逆境生态适应的分子机理存在一定的局限性。

现代分子生物学技术的发展促进了分子生物学研究的深入,低成本、高通量测序平台的出现为非模式植物研究,特别是灌木、乔木的抗逆机理的研究提供了条件,而蛋白质组学分析技术平台的建立与发展为定性、定量分析不同发育阶段蛋白

质的变化特点提供了可能。

我国是一个多民族国家,少数民族区域自治的地域约占国土面积的 64%,民族地区多处于我国生态敏感区和重要生态功能区。按地形类型划分,汉族主要分布于平原和丘陵地区,少数民族主要分布于山地、高原和盆地。包括内蒙古温带草原地区和西北温带暖温带荒漠地区的西北干旱区占全国面积的 27.3%,青藏高原区占全国面积的 26.7%。在这些地区生存的植物物种不仅在维系当地生态环境、经济发展中发挥重要作用,而且是探讨植物逆境生态适应的分子机理的良好材料。

本书以中国民族地区植物抗逆分子生态学研究为出发点,首先介绍了中国民族地区的自然环境特点,总结了植物分子生态学的基本理论和植物适应逆境的研究进展;其次介绍了分子生态学——生态适应研究领域的相关分子生物学技术,在此基础上,选择了 3 种典型的植物(耐盐草本植物——盐芥、荒漠常绿灌木——沙冬青、荒漠河岸乔木——胡杨)作为研究对象,以不同类型植物适应环境的形态、生理代谢特征为基础,重点介绍了近年来以 3 种植物为材料开展的分子生态学方面的研究工作,其中有我们课题组的研究结果,也有同行的研究结果。将其汇总,不仅是对于自己研究工作的阶段性总结,也可为同行开展相关研究提供帮助。

参加本书撰写的人员主要是课题组的全体成员,即周宜君、高飞、徐小静、孙洪波、韦善君、李崑。在撰写过程中,大家反复商议,确定了写作框架和内容。

由于本书是研究综述,引用了相关人员的研究成果,所引用的数据和图表在各章后都有参考文献列出。

本书可供从事生物学、生态学、林学等学科的教学和科研人员参考。由于时间仓促,书中不足之处在所难免,恳请读者指正。

周宜君

2014 年 6 月于北京

目 录

丛书序

前言

第一章 中国民族地区自然环境特点	1
一、中国少数民族人口与分布特点	1
二、中国民族地区的自然环境	1
(一) 地形地貌	3
(二) 气候	8
(三) 河流水系	12
三、中国民族地区的生物多样性保护	13
参考文献	15
第二章 植物分子生态学基本理论	16
一、生态学的基本内涵	16
(一) 生态学的概念与研究对象	16
(二) 生态学的发展与相关分支学科	18
二、分子生态学的基本内涵	19
三、生态因子及作用	21
(一) 生态因子的作用特征	22
(二) 生态因子的生态作用及生物适应	23
四、逆境和逆境植物	26
(一) 逆境与胁迫	26
(二) 逆境植物及对胁迫的适应	29
五、植物应答逆境胁迫的分子机制研究	30
(一) 与抗逆相关基因功能研究	31
(二) 与抗逆相关的信号转导途径	35
(三) 植物适应逆境的研究层次和技术	40
参考文献	43
第三章 植物抗逆分子生态学研究技术	47
一、分子标记技术	47
(一) SSR	48
(二) SNP	49

(三) EST 与 EST-SSR	50
(四) SRAP(SBAP)与 TRAP	51
(五) DNA barcode	51
二、DNA 测序技术	52
(一) 第一代测序技术	52
(二) 第二代测序技术	53
三、基因表达分析技术	55
(一) 低通量基因表达分析技术	55
(二) 高通量基因表达分析技术	58
四、基因克隆技术	60
(一) 同源序列克隆技术	61
(二) 图位克隆技术	61
(三) 转座子标签技术	62
(四) 电子克隆	62
(五) 差异表达基因的克隆技术	63
五、植物转基因技术	67
(一) Ti 质粒载体转化法	67
(二) 基因枪转化法	68
六、植物基因敲除和基因敲减	68
(一) 植物基因敲除技术	68
(二) RNA 干扰(RNAi)技术	69
七、蛋白质组学技术	70
(一) 双向电泳技术	71
(二) 定量蛋白质组学分析技术	73
八、蛋白质互作技术	77
(一) 酵母双杂交技术	77
(二) 双分子荧光互补	80
(三) 荧光共振能量转移	81
参考文献	82
第四章 耐盐草本植物——盐芥的分子生态学	84
一、盐芥的分布及遗传学特性	84
二、盐芥适应逆境的生理生化特征	88
(一) 盐胁迫下的离子转运	89
(二) 盐胁迫下的渗透调节物质	90
(三) 盐胁迫下的保护酶系统	91

(四) 盐胁迫下的光合作用	94
(五) 盐胁迫下的内源激素变化	96
(六) 盐芥中其他物质的合成	98
三、盐芥适应逆境的分子水平特征	100
(一) 盐芥基因组文库构建和基因组测序	100
(二) 盐芥抗逆基因表达研究	102
(三) 盐芥抗逆基因克隆与功能研究	105
(四) 盐芥抗逆蛋白质组学研究	115
(五) 盐芥应答盐胁迫的代谢组学研究	127
(六) 盐芥 miRNA 研究	128
参考文献	131
第五章 荒漠常绿灌木——沙冬青的分子生态学	138
一、沙冬青分布及遗传学特性	138
(一) 沙冬青属植物的种类与分布	138
(二) 沙冬青适应逆境的生物学特征	139
二、沙冬青适应逆境的生理生态特征	143
(一) 水分生理特征	143
(二) 渗透调节物质	143
(三) 保护酶系统	145
(四) 光合响应特点	147
(五) 抗冻蛋白分离	148
三、沙冬青适应逆境的分子水平特征	149
(一) 沙冬青 cDNA 文库的构建	149
(二) 沙冬青抗逆基因克隆和功能研究	163
(三) 沙冬青抗逆蛋白质组学研究	166
(四) 沙冬青 miRNA 研究	173
四、沙冬青种质资源的价值与保护	183
(一) 生态价值	183
(二) 经济价值	184
(三) 科学研究价值	185
(四) 沙冬青种质资源的保护生物学研究	185
参考文献	186
第六章 荒漠河岸乔木——胡杨的分子生态学	191
一、胡杨的分布及遗传学特性	191
(一) 胡杨的形态特征与分布	191

(二) 胡杨适应逆境的生物学特征	193
(三) 胡杨的遗传学特性	196
二、胡杨适应逆境的生理生态特征	198
(一) 盐胁迫下的离子转运	198
(二) 水分生理特征	201
(三) 渗透调节物质	202
(四) 保护酶系统	204
(五) 光合响应特点	204
三、胡杨适应逆境的分子水平特征	205
(一) 胡杨基因组文库的构建	206
(二) 胡杨抗逆基因表达研究	208
(三) 胡杨抗逆基因克隆与功能研究	211
(四) 胡杨抗逆蛋白质组学研究	212
(五) 胡杨 miRNA 研究	213
参考文献	213

图版

第一章 中国民族地区自然环境特点

一、中国少数民族人口与分布特点

中国是一个拥有 56 个民族的国家,居住在约 960 万 km^2 的土地上。根据中华人民共和国国家统计局《2005 年全国 1% 人口抽样调查主要数据公报》(统计 31 个省、自治区、直辖市和现役军人总数,未包括香港、澳门、台湾人口数)中的相关数据,全国总人口为 130 628 万人,其中汉族人口为 118 295 万人,约占总人口的 90.56%;55 个少数民族人口为 12 333 万人,约占总人口的 9.44%。少数民族中人口最多的是壮族,有 1500 多万人,人口在 400 万以上的少数民族还有满族、回族、苗族、维吾尔族、彝族、土家族、蒙古族和藏族等。

在中国,汉族的分布遍及全国,但主要集中在东部、中部和沿海地区;55 个少数民族主要分布在西南、西北、东北和边疆地区,而内蒙古、新疆、西藏、广西、宁夏 5 个自治区和 30 个自治州、120 个自治县(旗)、1200 多个民族乡是少数民族聚居的地方。据统计显示,内蒙古、新疆、西藏、广西、宁夏 5 个自治区和云南、贵州、青海等 3 省的少数民族人口约有 6000 万。西藏的少数民族人口占全自治区人口的 95%,新疆的少数民族人口占全自治区人口的 60%,而广西、云南、贵州的少数民族人口超过 1000 万人。中国陆地边境线全长 2.2 万 km ,其中有 1.9 万 km 以上在少数民族地区,民族自治地方 113 个,总人口 2200 万,其中少数民族人口 1100 多万,约占边境地区总人口的 50%。总之,中国的少数民族具有分布广、大杂居、小聚居、相互交错居住的特点。

根据中国少数民族分布情况,广义上将五大民族自治区(内蒙古自治区、广西壮族自治区、宁夏回族自治区、新疆维吾尔自治区、西藏自治区)和 5 个多民族省份(贵州、云南、青海、甘肃和四川)所组成的地区称为中国民族地区;而狭义上将少数民族聚集地区——中国行政区划的民族自治区、自治州、自治县统称为中国民族地区。尽管少数民族人口总数不到全国总人口的 10%,但居住的面积约占全国总面积的 64%。

二、中国民族地区的自然环境

中国民族地区位于东亚大陆,地势分布特点表现为:西部为高原,中部为盆地,东部为平原,即西高东低,呈阶梯状逐级下降,大致呈三级阶梯状分布。地势分布

的差异呈现不同的气候特征。第一级阶梯海拔大多在 4000m 以上,因地势高,有些地方终年积雪不化,素有“世界屋脊”之称的青藏高原即位于第一级阶梯;第二级阶梯平均海拔为 1000~2000m,分布着大型的盆地和高原,以云贵高原和四川盆地为代表;第三级阶梯海拔多在 500m 以下,分布着广阔的平原,间有丘陵和低山。

在 2008 年颁布的《全国生态功能区划》(中华人民共和国环境保护部,中国科学院,2008 年第 35 号)中,按照我国的气候和地貌等条件,将我国的生态系统分为 3 个生态大区,即东部季风生态大区、西北干旱生态大区和青藏高原生态大区,在此基础上根据《生态功能区划暂行规程》,将我国生态功能区划分为 3 个等级:根据生态系统的自然属性和具有主导服务功能类型确定一级区(共 3 类 31 个区);根据生态功能的重要性划分生态功能二级区(共 9 类 67 个区);根据生态系统与生态功能的空间分异特征、地形差异、土地利用的组合划分生态功能三级区(共 261 个)。在中国生态系统与生态功能区划数据库中,根据我国的地貌、水热组合、植被特征等自然条件将全国划分为 3 个生态大区(东部季风生态大区、西北干旱生态大区和青藏高原生态大区)(图 1-1)、50 个生态区、206 个生态亚区、1434 个生态功能区。东部季风生态大区约占全国面积的 46%,包括东北湿润、半湿润温带地区,华北湿润、半湿润暖温带地区,华中、华南湿润亚热带地区,华南湿润热带地区;西北干旱生态大区占全国面积的 27.3%,包括内蒙古温带草原地区和西北温带暖温带荒漠地区;青藏高原生态大区占全国面积的 26.7%。谢高地等(2012)采用生态大区—生态地区—生态区三级区划系统,根据气候、地形地貌、生态系统特点等特征的定

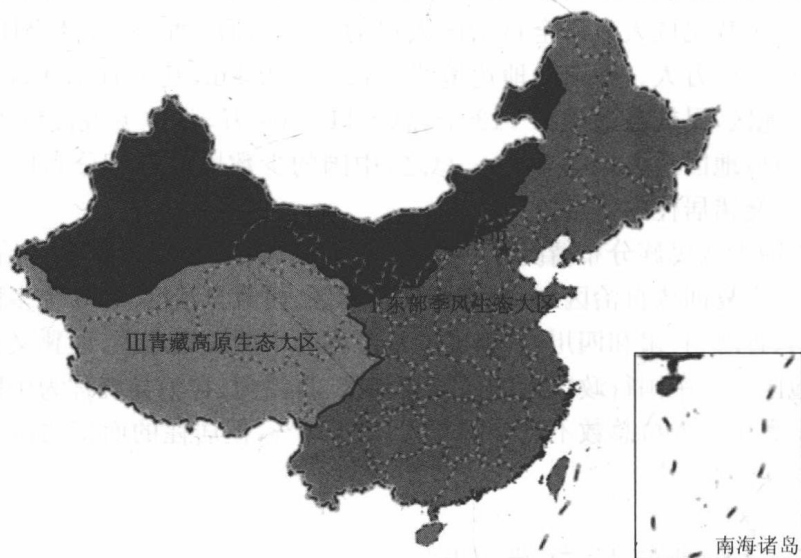


图 1-1 中国生态大区示意图(引自中国生态系统与生态功能区划数据库 [DB/OL][http://www.ecosystem.csdb.cn/wwj/wmap2d.jsp? frame=ecoplan2d.jsp&srs=epsg:900913](http://www.ecosystem.csdb.cn/wwj/wmap2d.jsp?frame=ecoplan2d.jsp&srs=epsg:900913))

量与定性指标,采用自上而下逐级划分,将全国划分成 4 个生态大区(东北部湿润半湿润生态大区、北部干旱半干旱生态大区、南部湿润生态大区和青藏高原生态大区)、11 个生态地区和 63 个生态区。按地形类型划分,汉族主要分布于平原和丘陵地区,而少数民族主要分布于山地、高原和盆地。

(一) 地形地貌

根据我国的地形地貌特点,除了有三级阶梯的分类外,通常还有四大高原(青藏高原、内蒙古高原、黄土高原和云贵高原)、四大盆地(塔里木盆地、准噶尔盆地、柴达木盆地和四川盆地)和三大平原(东北平原、华北平原和长江中下游平原),其中四大高原和四大盆地主要位于民族地区。根据中国民族地区的地形地貌特点,又将其分为 4 类:高原地区、干旱沙漠地区、石山地区和草原地区。

1. 高原地区

位于中国西部和北部的四大高原主要分布在民族地区。四大高原的地形地貌特点见表 1-1。从表中可以看出,四大高原具有不同的地形地貌特征。

表 1-1 中国的四大高原及地形特点

名称	位置	地形特征
青藏高原	位于我国西南部,主要包括青海省、西藏自治区全部和四川省西部地区	面积为 230 万 km^2 ,为我国的第一大高原,占全国总面积的 1/4;地势高,平均海拔超过 4000m;有雪山和冰川分布,湖泊为许多大河源头;高原面起伏和缓
内蒙古高原	位于我国北部,西起甘肃省边境和祁连山麓,东到大兴安岭,包括内蒙古自治区大部分和甘肃省、宁夏回族自治区、河北省等部分地区	面积为 100 万 km^2 ,为我国的第二大高原;东西长 2000km,海拔 1000~1500m,东西差异明显,地面开阔
黄土高原	北起内蒙古高原南缘,南到秦岭,西起祁连山脉东端,东到太行山脉,包括山西全省和陕西省、甘肃省和宁夏回族自治区等的一部分	面积为 40 万 km^2 ,海拔 800~2500m;高原上覆盖黄土,分布广、厚度大,是世界上最大的黄土分布区;地势起伏不平,水土流失严重,无数沟壑纵横
云贵高原	云南省东部和贵州省大部	面积为 36 万 km^2 ,海拔 1000~2000m;为山地型高原,地势崎岖不平,具有许多峡谷,高原面不完整,小盆地多;具有典型喀斯特地形特点

青藏高原,位于北纬 $25^{\circ}\sim 40^{\circ}$,东经 $74^{\circ}\sim 104^{\circ}$,是亚洲中部的一个高原地区,是世界上最高的高原,平均海拔在 4000m 以上,有“世界屋脊”和“第三极”之称。其边界向东是横断山脉,向南和向西是喜马拉雅山脉,向北是昆仑山脉。包括中国