

第一章 假说和研究方法

1 生态生理学的含义

植物生态生理学是一门力求阐明各种生态现象生理机制的实验科学。换言之，生态生理学家或生理生态学家强调控制植物的生长、生殖、生存、丰度和地理地形分布等生态问题，因为这些过程受到植物及其物理的、化学的和生物的环境之间互作的影响。这些生态生理学模式和机制有助于人们理解植物的特定特性及其进化遗传的功能。

虽然生态生理学家强调的问题来自较高层次的学科（生态学，农艺学）综合，而生态生理的解释往往要求在较低层次的学科综合（生理学、生物化学、生物物理学、分子生物学）上的直观（机械）理解。因此，生态学必须既懂生态问题，又了解生物物理、生物化学和分子生物学的原理与方法。生态生理学家直面的问题来自最广义的“生态”，包括来自农业、园艺、森林和环境科学的一些问题。回答这样一些问题往往需要生态生理学的方法。

虽然生态生理学在其强调的生态问题上，与植物生理学泾渭分明，但在方法学上两者非常相似。光合作用、同化物运输过程或植物激素代谢的一些特定环节，可以根据它们各自的特点进行研究，也可以从生态生理的观点去讨论。从其本身的发展可以进行生态生理学研究（如深入了解生态生理学），但它亦有众多的应用领域，往往与农业、环境问题和自然保护有关，并由此得益。因此，现代生态生理学家需要很好地掌握植物生命活动的分子理论，也要知道植物整体在环境中的功能。

2 生态生理学的根基

前已述及，植物生态生理学旨在阐明植物生存、分布、丰度及其与其它生物互作的机理。为什么物种生长在特定的场所？植物如何应答特定的环境而成功地生存？为什么植物在另一些环境下不能生存？这些问题最初是描述植物分布的地理学家提出来的。他们观察到不同的环境有其相关联的植物形态分布，因而认为，形态差异对于解释植物的分布是非常重要的。因此，懂气象的地理学家能预测某地占优势地位的植物类型。例如，许多沙漠植物的叶片小而厚，这样在炎热的环境中减少受热和过热的危险，而遮荫植物的叶片往往大而薄，使受光达到最大。这些形态观察可为研究不同物理环境下植物的生理特性提供动力。

虽然生态生理学家最初关注的是对非生物环境的生理反应（如钙质土与酸性土；干旱和淹水），但从生理生态学的研究中，对植物与植物之间、植物与动物及微生物之间的生理互作有了

较好的了解。由此可见，生态生理学是每一个生态学家学术成长的必要因素。

促进生态生理学发展的另一个动力来自农业与生理学。时至今日，即使是工业化国家，由于干旱、土壤贫瘠和其它环境胁迫，农业生产仅实现其最大潜力的 25% 左右。农业研究的主要目标一直是培育环境不敏感型作物，使之能抵御不良天气，或能在不适环境种植。正是由于这一原因，农艺学家和生理学家一直在研究植物对环境胁迫的反应和抗性的机制。一些植物可在极端贫瘠、干旱或盐碱环境中生长，这激发了生理学家的好奇心：植物在这些逆境下生存的机制是什么？

生态生理学研究植物对环境的生理反应。作为生态学和生理学之间一个尚未开拓的界面，生态生理学发展迅速。生态学提出了问题，而生理学提供了明确机制的工具。测定植物微环境、水分关系以及碳交换模式等技术，已成为生态生理学研究中的常用工具。随着时间的推移，这些研究越来越深入地从植物整体到生化和分子水平上解析了生理适应性的机制。例如，植物生长最初是从植物生物量的变化上着手研究的。测定叶片气体交换的便携式设备的开发成功，使生态学家能够测定单张叶片碳获得与损失的速率。生长分析可以对根和叶片的碳和养分分配以及各个组织的生产和死亡速率进行分析。这些过程有助于更全面地了解不同环境下植物生长的差异。对植物水分关系和矿质营养的研究，可深入阐明碳交换和组织转换的控制机理。最近，在不同环境下光合作用和呼吸作用的生化基础方面，特别是在光合和呼吸关键蛋白质差异的分子基础方面，取得了不少研究进展。这种生态生理学的主体研究，成功地揭示了植物生长与环境之间的关系。

3 生理生态学和生物的分布

虽然陆地植物有 270000 种之多，但经过一系列的淘汰作用，在特定地区绝大部分种被消除，仅留下其中很小的一部分（图 1-1）。在一个特定的植物群落中，有许多种在历史上就不曾有过，能在不同的地区演化，从未在研究的区域出现过。例如，南美热带高山和非洲热带高山虽然环境条件相似，但相同的植物种很少；而俄罗斯东部和阿拉斯加的植物种组成非常接近，这是因为 2 万至 10 万年前更新世冰川降低海平面时，物种通过连接两地的大陆架发生了大迁移的结果。

进入异地的植物种，其中不少缺乏在特定环境下生存的相应生理特性。例如，捕鲸船和其它航船抵达一些岛屿时，带去了许多相同类型的杂草种子到挪威的斯瓦尔巴特群岛和北阿拉斯加的 Barrow。但是，在这些北极之地与出航港口之间，目前未发现相同的异源杂草种。物理环

境显然淘汰了许多缺乏可在北极生长、生存和繁殖的生理特性的植物种。

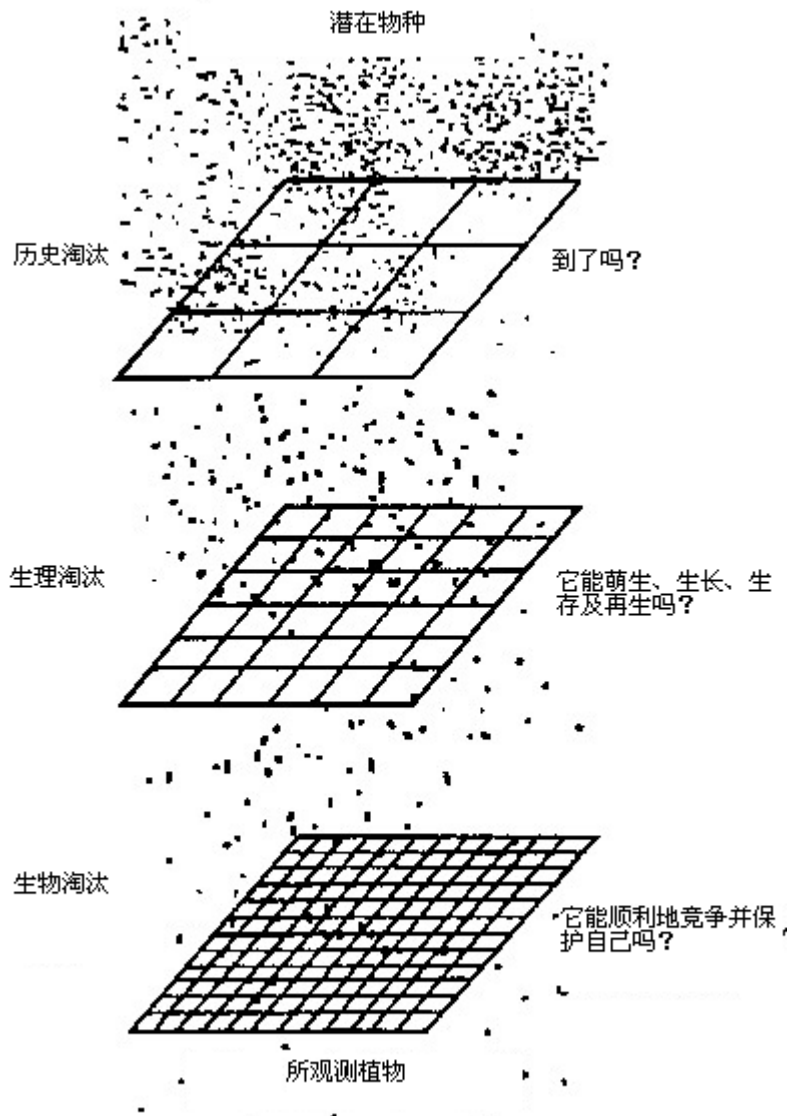


图1. 决定特定地点物种成分的历史、生理、生物淘汰过程

生物互作行使着另一道淘汰作用，它消除了到达且能在这一物理环境上生存的许多植物种。从历史上看，欧洲板栗病毒引入北美消除了美洲栗，它曾经是美洲东部森林主要树种。另一方面，当某一植物种引至新的地方，如无原产地那样有限制其分布的病害和食草生物，那么这种植物会成为侵袭种，如澳大利亚的仙人掌、欧洲的黄花、北美的金雀儿（*Cytisus*）以及南非的阿拉伯树胶。由于生物互作，一个物种的实际分布（现实生境是由生态幅决定的）要比它能够生长和生殖的条件范围（基础生态是由生理幅决定的）小。

历史的、生理的以及生物学的淘汰处于不断变化之中，且它们彼此间相互作用。人为和自

然的介入、种的绝灭和突发事件（如火山爆发和洪水等）使存在于某一地区的物种库发生变化。气候变化、土壤风化和物种的引进与绝灭都会改变物理与生物环境。那些在新的环境下能生长和生殖的物种，或演化进程中使生理过程渐趋适应生长环境的那些物种，可以生存下来。由于上述淘汰作用，特定地区的现有物种就是那些抵达并能生存的物种。因此，不能这样认为，某一地区的物种在这些条件下表现最佳。事实上，受控环境下的一些研究已经表明，由于生物互作阻碍大多数物种在最有利的环境栖息(图 1-2，因此，最常见的现象是特定物种处于大多数生理过程属于亚最适的环境条件。

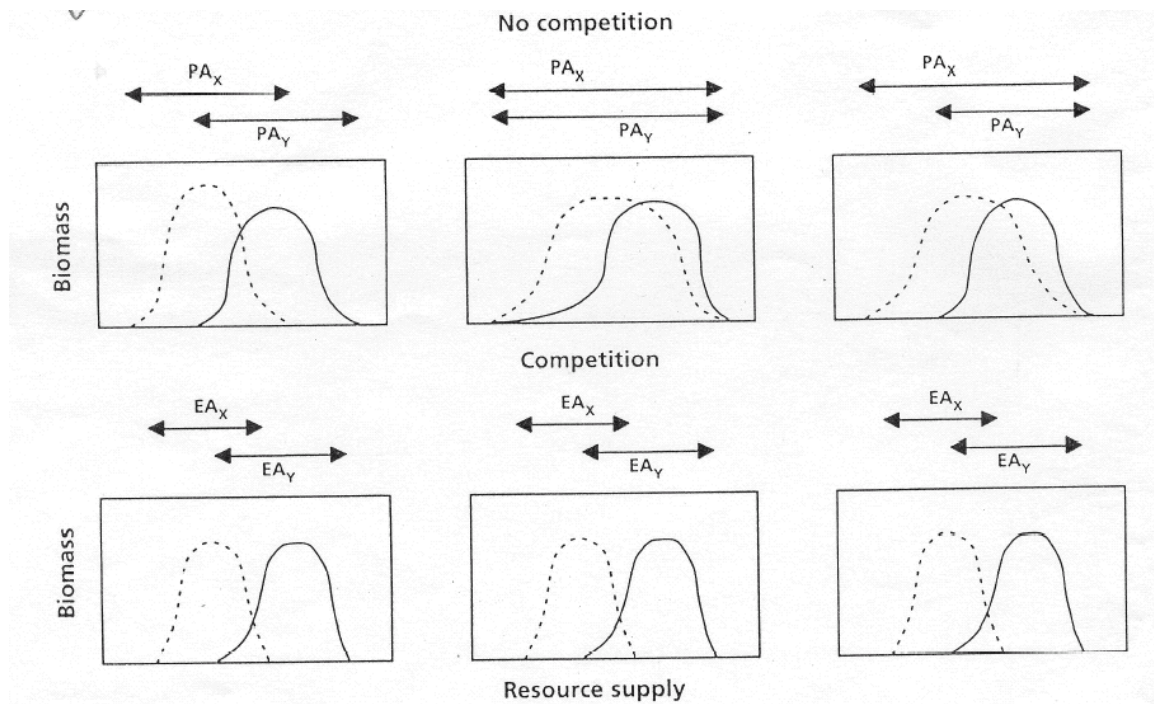


图 1-2 资源供应对两种假设种(x ,y)生物量生产的影响。在缺少竞争的条件下（上图），两个种 x,y 的生理幅（分别为 PA_x , PA_y ）定义为它们各自可以生长的条件范围；在有竞争的条件下（下图），两植物种生长的条件（生态幅 EA_x 和 EA_y ）范围变小，受到其它种的竞争。种分布的特定模式（见下图）源于那些最大生物量（下图左）、资源反应曲线形状（下图中）和生理幅（下图右）存在着差异的物种。

4. 植物对环境反应的时间尺度

逆境是指降低一些生理过程（如生长或光合作用）速率的生物或非生物因素。逆境种类包括缺氮、重金属、高盐分和遮荫。植物对逆境的直接反应是生长减少。植物可以通过许多机制补偿逆境的不良影响，这些机制在不同的时间发生作用，与逆境的性质和受影响的生理过程有关(图 1-3。这些补偿反应可使植物在不时遭遇生长逆境的状态下仍保持相对稳定的生理过程。

植物能在逆境环境下成功地生长，它们必定要有一定程度的逆境抗性。抗逆性的机制在物种间差异很大，可以从逆境躲避至逆境耐性。

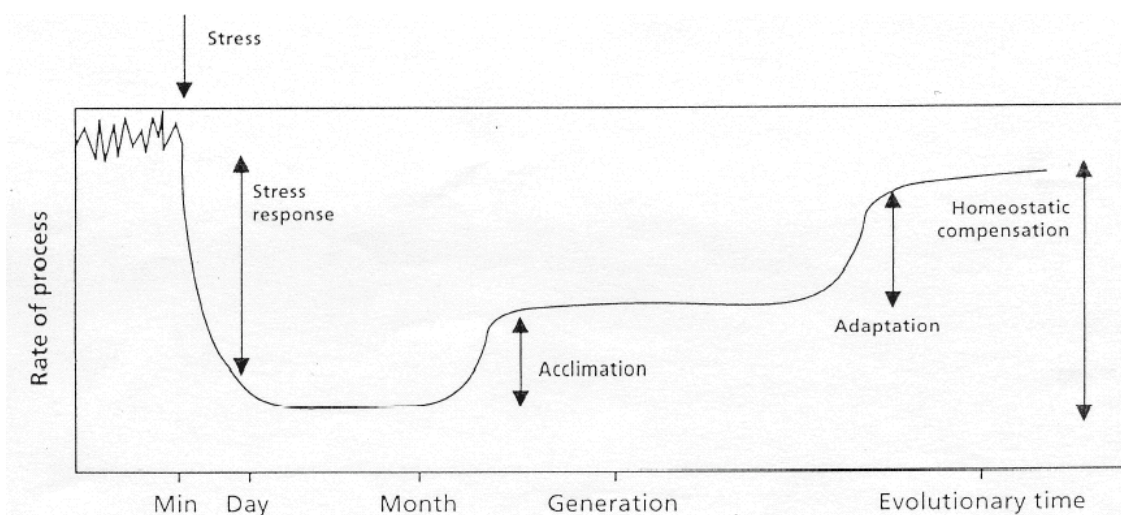


图 1-3 植物对环境胁迫反应的历程。对环境胁迫害的中度反应是生理活性的降低。通过驯化，各个种补偿这种胁迫，使活性回复至原初水平。在长期的进化过程中，植物群体适应了环境胁迫，使生理活性进一步提高，超过非胁迫环境下未驯化的植物种。驯化和适应过程中发生的活性增加是自然群体中可以观察到的活性，代表着对环境胁迫的总稳态补偿。

不同的生理过程对逆境的敏感性存在着差异。要考虑的最主要的过程可能是生长与生殖，因为它们体现了逆境对各个生理过程的综合效应。但是，为了理解植物的反应机制，还必须从更细的尺度上考虑各个过程的反应，至少应该考虑三种植物逆境反应的时间尺度。

(1) 逆境反应是一种逆境对植物某一过程的快速破坏效应，一般在几秒至几天的时间范围内发生，期间表现为某一过程的反应速率（值）下降。

(2) 驯化是植物个体在形态和生理上的调整，以补偿逆境引起的生长减慢。这种体内平衡调整是通过新的化学组成，如酶的活性或合成上的改变实现的。这些生化变化随后产生一系列效应，可在其它水平上观察到，如特定生理过程（如光合作用）的速度或环境敏感性、植物整体生长速度和器官或植株形态等方面的变化。对逆境的驯化总是在个体发育期间发生，一般是几天或几周。对生长在不同环境下遗传上相似的植物的比较，可以明确这种驯化。我们可以区分驯化（对某一逆境，如低温的体内平衡反应）和驯化作用（在复杂环境条件下对多个环境因子变化的平衡反应）。

(3) 适应是一种进化反应，它是群体内遗传变化的结果，这种变化使形态与生理上补

补偿逆境引起的生长减少，其反应的生理机制往往与驯化相似，因为两者都要求生化组分在活性或合成上的变化，从而引起各个生理过程、生长速率和形态上的变化。但是，正如定义上所明确的，适应与驯化的不同之处在于，它要求群体有遗传上的变化，因此一般需要几个世代。比较生长在同一环境下遗传组成不同的植物，可以进行适应性研究。

并非所有群体内的遗传差异都反映适应性。在到达某一被研究的场所前，植物的祖先种或群体遗传上可能就有区别，这样它们在遗传上存在着差异。进化生物学家经常批评生态生理学家推崇过分乐观的法则，即认为，既然一个种在特定环境下表现出一定的特性，那么这些特性必定是有益的，应该是在该环境下自然选择的结果。

但至少还有其它两个过程，使特定的特性与一定的环境相关联。

(1) 在历史长河的某一时期，到达某一地区的祖先种或群体已经预先适应了。在非常不同的环境条件下，发生了对这些特性的自然选择。例如，目前在欧洲和北美混合落叶林中占主导地位的一些树种，与 10 万年前更新世时期的差异很大的一些种和环境有一定有关系。现在也有这些树种，是因为它们在过去的某一时期迁移至类似的地方（历史过滤），可在现有的环境条件下生长和生殖（生理过滤），群落中竞争胜过其它潜在物种，这样成功地抵御了过去及现在的各种食草生物和病原菌的为害（生物过滤）。

(2) 一旦物种到达一个特定的地理位置，它们的分布就要受到地理类型的微调，在这些地理类型中，各个种倾向于栖息在与其它植物竞争最有效和最能防护自己不受天敌为害的那些环境。

5. 推理方法和实验方法

生理、生态特性和环境条件之间相关的一些资料是许多生态生理研究的原始材料。一些非洲高山的植物，虽然它们的系统发育史与南美及新几内亚热带高山的植物完全不同，但在形态和生理上两者惊人地相似。西班牙西部、智利、澳大利亚和美国内陆地区的灌木在形态和生理上极相似，这表明这些地区不同的植物区系对类似的环境发生了趋同性进化。例如，这些地区普遍长有常绿灌木。这些灌木的叶片小而厚，在内陆典型的炎热、干燥期间水分缺乏的条件下，仍能进行光合作用；所有内陆地区的灌木在叶片凋落时仍能保持养分，这在贫乏土壤上是一种重要的特性。这些植物火灾后能再吐新芽，而火灾在这些地区很普遍。但是，这些特性与环境之间相关的资料并没有说明对这些条件及其它因素的适应性，如祖先区系的前适应以及祖先种

进入适宜场所的生态筛分的相对重要性。另外，田间条件下测定的特性可以反映环境胁迫的程度与类型、逆境反应中群体的遗传差异和个体对逆境的驯化等综合效应。这样，田间条件下生理与环境之间相关的资料，能为提出具有重大意义的生态生理假说奠定基础，不过这些假说很少通过互补的方法，如生长试验和系统发育分析进行验证的。

生长试验可以将个体驯化的效应和群体内遗传差异的效应区分开来。测定生长在不同环境下的遗传上相似的植物可明确驯化。例如，已有试验表明，低温下生长的植物通常要比高温下生长的植物有较低的最适光合作用温度。已经知道，来自环境条件相似的北极和低纬度地区的植物在遗传组成上存在着差异。北极植物的光合作用最适温度一般低于低纬度地区的植物。这样，许多北极植物由于适应和驯化了当地的环境条件，光合速率与相应的低纬度地区植物相近。受控环境试验是对田间观察的重要补充。另一方面，田间观察和试验为解释实验室试验的意义提供了强有力的证据。

驯化和适应反映了植物在许多特性上发生了复杂的变化，这给评价特定性状变化的重要性造成了困难。生态模拟和特定性状的分子修饰是揭示特定性状生态意义的两种方法。生态模拟的范围可以从简单的经验关系（如光合作用的温度反应）到含有多种间接效应的复杂数学模型，如糖积累对光合作用的负反馈，植物氮素状况和叶面积的变化。这些模型的共同点是假设存在着与特定性状相关联的成本和得益，即任何一个特性均不能保证植物在各种环境下均表现最佳。也就是假设不同植物之间为什么有如此多的生理差异。利用这些模型旨在鉴定这样的条件，即特定性状有最佳的表现或能比较特性不同的植物的表现。有关盈亏问题在本书中将反复再阐述。

回答优化问题的第二种方法实验性更强，它在近期才应用，这就是对编码性状的基因进行分子修饰。这方面，人们能揭示光合能力、特定激素敏感性或遮荫反应变化的原因。这一分子方法要比生态生理研究更为精细。比较生态生理研究中，在不同的环境中除要研究的性状外，尽可能选择相似的植物，并种在同一环境中。例如，对来自肥沃和贫乏土壤的草本植物研究表明，较大的叶面积可促进植物在肥沃土壤上生长，但这一优点在养分缺乏的条件下不能发挥。通过修饰单个基因的分子，在不改变其它生物学特性的基础上，可以评价某一特性的生理和生态原因。

6. 生态生理学的新方向

植物生态生理学对生物学具有多个潜在重要的新贡献。不断呈指数增长的人口对食物和纤

维需求日益增加。目前，最好的农田几乎已经全部用于生产，且由于城市的扩展而在减少。因此，鉴定能在生产和非生产地区粮食和纤维产量达到最高的性状或相应的条件，越来越显得迫切。培育水分和养分不足条件下能有效生长的品种在一些发展中国家尤为重要，这些地区往往缺乏经济和运输资源支持高度集约的农业生产。虽然分子生物学和传统育种技术为培育具有综合优良性状的品种提供了工具，但生态生理学或许是更适合决定改变这些特性的成本、利益和后果的一个领域，因为所有植物均是与复杂的环境互作的。

以往的生态生理研究阐述了植物种间许多重要生理过程的差异，也阐明了植物能在特定环境下生存的种种机制。然而，这些生理过程对遮荫土壤、去除植物或土壤微生物本来有效的养分、水分从土壤向大气运输导致土壤干燥并使大气湿润等，都会有很大的影响。以上植物效应可能很大，从而有助于人们在更大的规模水平上，如群落、生态系统和气象过程上了解作用机理。例如，种组成上有差异的不同森林在生产力和养分循环速率上会有很大的差异。模拟模型表明，种间在气孔传导和扎根深度上的差异会显著影响地区和大陆层面上的气候，这与人类活动大大地改变了全球主要地区的物种组成是一样的。因此理解群落、生态系统和全球过程的生态基础是很有必要的。

7. 本书的结构

本书前几章将介绍碳代谢和运输的初期过程。在介绍光合作用的一些生化和生理反应之后，将讨论植物种间光合作用特性的差异，并把这些特性与植物的自然生长习性连接起来。要讨论盈亏问题，如在光合作用机制中高水分利用率和高氮利用率的问题。接着，本书将分析呼吸作用过程中的碳素利用情况，阐述不同的种和环境中的植物碳平衡的意义。此后，将讨论光合产物从生产处至各种库运输的种间差异。攀缘植物的韧皮部运输系统也涉及到运输能力和运输安全的盈亏问题。在接着一章关于植物水分关系的讨论中，同样要遇到盈亏问题。此后，将讨论植物能量平衡和辐射及温度效应。在介绍单叶和植物水平上的光合作用、水分利用和能量平衡后，将在整个冠层水平上讨论这些过程，旨在说明由于周边叶片的影响，冠层水平上的这些过程决非单叶水平上的累加。再下一章则讨论植物的矿质营养和植物对付营养缺乏和金属浓度达毒害程度的土壤的各种对策。以上各章强调的内容有助于我们分析一些生态问题，也为理解以后几章的内容奠定了基础。

此后几章将介绍生长和分配模式、生活史特性和植物个体与其它生物、相邻植物、食草动

物和病原菌、食肉植物作为捕获物的动物、寄主植物以及共生微生物之间的互作。这几章是以前面几章的信息为基础的。

最后两章介绍影响不同环境下植物组成的生态生理特性以及植物在生态系统与全球过程中的作用。这两章的许多主题将从现在所处不同的角度加以强调。

全书利用“箱体”的形式解释了一些特殊问题，以避免繁冗。这些“箱体”是专为那些希望更深入地了解各章介绍的内容而设的。文后的索引有助于很快地核对本书及有关植物生理生态学的文献所引用的许多术语的意义。每章均列出许多相关的参考文献，可以引导读者获得相关的文献。