



中国科学院研究生院教材

Textbooks of Graduate University of Chinese Academy of Sciences

植物生理 与分子生物学 (第三版)

■ 主编 陈晓亚 汤章城

**Plant Physiology and
Molecular Biology (3rd Edition)**



高等教育出版社
Higher Education Press



中国科学院研究生院教材

Textbooks of Graduate University of Chinese Academy of Sciences

植物生理 与分子生物学 (第三版)

■ 主编 陈晓亚 汤章城



Plant Physiology and Molecular Biology (3rd Edition)



高等教育出版社
Higher Education Press

内容提要

基因组学、功能基因组学、蛋白质组学、代谢组学和生物信息学等的出现和发展推动着植物生理学的发展,本书第三版旨在反映植物生理与分子生物学领域的最新进展。全书分七篇二十八章,涉及基因组和功能基因组、细胞全能性、细胞工程和分子遗传操作;植物生理过程的原理及其分子生物学基础,如光合作用、营养和水分生理、呼吸、代谢、生长发育、信号与信号转导等;植物与环境与分子生态学,包括植物对非生物环境和生物环境的应答机制等。本书突出了当前该学科发展的总趋势,即生理功能与基因组学和分子遗传学的结合,与生态学特别是分子生态学的结合。本书既是研究生教材,又对科学研究工作有参考价值,主要阅读对象是生命科学、农业科学和环境科学等相关领域的教师、研究生和科研人员。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理与分子生物学/陈晓亚,汤章城主编. —三版.

北京:高等教育出版社,2007.6

ISBN 978-7-04-020882-5

I. 植... II. ①陈... ②汤... III. ①植物生理学-研究生-教材 ②植物学:分子生物学-研究生-教材 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 047618 号

策划编辑 李冰祥 责任编辑 张晓晶 封面设计 王凌波 责任绘图 朱 静
版式设计 王 莹 责任校对 王 超 责任印制 尤 静

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
印 刷	化学工业出版社印刷厂		http://www.landaco.com.cn
开 本	787×1092 1/16	畅想教育	http://www.widedu.com
印 张	46	版 次	1992 年 10 月第 1 版
字 数	940 000		2007 年 6 月第 3 版
		印 次	2007 年 6 月第 1 次印刷
		定 价	75.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 20882-00

总 序

在中国科学院研究生院和高等教育出版社的共同努力下，凝聚着中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血和汗水的中国科学院研究生院教材面世了。这套教材的出版，将对丰富我院研究生教育资源、提高研究生教育质量、培养更多高素质的科技人才起到积极的推动作用。

作为科技国家队，中国科学院肩负着面向国家战略需求，面向世界科学前沿，为国家作出基础性、战略性和前瞻性的重大科技创新贡献和培养高级科技人才的使命。中国科学院研究生教育是我国高等教育的重要组成部分，在新的历史时期，中国科学院研究生教育不仅要为我院知识创新工程提供人力资源保障，还担负着落实科教兴国战略和人才强国战略，为创新型国家建设培养一大批高素质人才的重要使命。

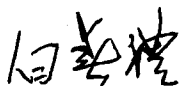
集成中国科学院的教学资源、科技资源和智力资源，中国科学院研究生院坚持教育与科研紧密结合的“两段式”培养模式，在突出科学教育和创新能力培养的同时，重视全面素质教育，倡导文理交融、理工结合，培养的研究生具有宽厚扎实的基础知识、敏锐的科学探索意识、活跃的思维和唯实、求真、协力、创新的良好素质。

研究生教材建设是研究生教育中重要的基础性工作。由一批活跃在科学前沿，同时又具有丰富教学经验的科学家编写的中国科

学院研究生院教材,适合在校研究生学习使用,也可作为高校教师和专业研究人员的参考书。这套研究生教材内容力求科学性、系统性、基础性和前沿性的统一,使学习者不仅能获得比较系统的科学基础知识,也能体会蕴于其中的科学精神、科学思想、科学方法,为进入科学研究的学术殿堂奠定良好的基础;优秀教材不但是体现教学内容和教学方法的知识载体、开展教学的基本条件和手段,也是深化教学改革、提高教育质量、促进科学教育与人文教育结合的重要保证。

“十年树木,百年树人”。我相信,经过若干年的努力,中国科学院研究生院一定能建设起多学科、多类型、多品种、多层次配套的研究生教材体系,为我国研究生教育百花园增添一枝新的奇葩,为我国高级科技人才的培养作出新的贡献。

中国科学院 常务副院长
中国科学院研究生院 院长
中国科学院 院士



二〇〇六年二月二十八日

《植物生理与分子生物学(第三版)》编委会

主 编 陈晓亚 汤章城

编 委 韩 斌 卫志明 黄 海 徐春和 薛红卫 文啟光
黄勇平 蔡伟明 周兆康 王 晴

第三版序

《植物生理与分子生物学》主要是为从事植物生理和植物分子生物学及相关领域工作的研究生提供的一本教材，同时也可作为有关研究和教学人员的重要参考书。自1996年本书第二版发行以来，随着拟南芥和水稻等植物基因组和功能基因组研究的进展，植物生命科学的各分支学科迅猛发展。这可从国际上一本重要刊物《植物生理学年评》的名称和内容的变化上看到。它自1988年起改名为《植物生理和植物分子生物学年评》，2002年起又改名为《植物生物学年评》。显然，这与此学科所牵涉的领域越来越多有关，并且和正在兴起的“整合植物生物学”相一致，都是要把分子生物学、植物生理学、生物化学和生物物理学等学科有机地结合起来，了解植物的分子、细胞、组织、器官和整体水平的结构与功能及其和环境因素(包括生物和非生物)的相互作用。

本书的第三版正是结合近几年来上述这些变化而重新修订编写的，力求既能反映植物生理与分子生物学的最新成就，又需扼要地展现其日益扩展的全貌，并在目录编排和作者的变动上体现了教材的扩展和与时俱进。教材范围和内容虽然扩大与纳新了，可是植物生理与分子生物学仍是其核心。因此，它的书名继续沿用原来的，国际上也常有应用原名或称它们为功能植物生物学或植物生命科学的。

面对当前世界上食物供应还难以适应人口增长的需求、矿产资源和化石燃料正在逐渐趋向耗竭，以及自然环境继续被破坏和污染等情况，人类面临着严峻的挑战，如何做到经济和社会的可持续发展已成为人们非常关心的问题。植物的生命活动在全球生态系统中既是最重要的生产者，能提供各种基础食物、多种多样的可再生资源和能源，并且还是改善人类生存环境最重要的基础。因此，了解与这些生命活动密切相关的植物生理和植物分子生物学的重要性愈来愈明显。希望本书第三版的发行能满足读者的需要。

在本书第三版修订前，我国著名的植物生理学家，作为本书第一版的主编，第二版的主编之一的余叔文先生已在2003年过世，他为本书前两版的编辑出版做出了十分重要的贡献，希望本书第三版的问世也作为我们对余叔文先生的深切怀念。

沈允钢 许智宏

2006年5月1日

目 录

第一篇 分子与细胞生物学基础

第1章	植物基因组	韩 斌(3)
第2章	植物遗传与功能基因	林鸿宣 晁代印(28)
第3章	植物蛋白质组学	孙卫宁(50)
第4章	叶绿体的分子生物学	何奕昆 吴相钰 赵进东(68)
第5章	细胞全能性和细胞工程	卫志明(98)

第二篇 光 合 作 用

第6章	原初光反应和氧的释放	徐春和(137)
第7章	光合电子传递	米华玲(159)
第8章	光合磷酸化	魏家绵(183)
第9章	光合作用效率及其调节	许大全(206)

第三篇 营养与水分

第10章	营养元素吸收与运输	李文学 米国华 张福锁(225)
第11章	生物固氮的遗传调节	俞冠翹(250)
第12章	植物水分运输与水孔蛋白	苏维埃 余 歆(273)

第四篇 呼吸与代谢

第13章	呼吸作用	梁 峥 梁厚果(295)
第14章	糖代谢与种子发育	阮勇凌(313)
第15章	植物次生代谢	陈晓亚 卢 山(329)
第16章	植物代谢组学	陈晓亚 杨 超(357)

第五篇 生 长 发 育

第17章	高等植物光控发育的分子基础	杨洪全(375)
------	---------------------	----------

II 目 录

第 18 章	叶形态建成的控制	黄 海	(398)
第 19 章	激素的生物合成	薛红卫 文敬光	(412)

第六篇 植物信号与信号转导

第 20 章	植物细胞信号感受和转导	宋纯鹏 周 云	(449)
第 21 章	植物 G 蛋白信号转导	黄继荣	(478)
第 22 章	激素的作用与信号传导	文敬光 薛红卫	(499)

第七篇 植物与环境

第 23 章	植物耐盐性及其遗传转化	张洪霞	(533)
第 24 章	植物对重金属胁迫的响应和适应性	何玉科	(552)
第 25 章	植物对重力和微重力的响应	蔡伟明	(568)
第 26 章	植物抗病的分子生理	何祖华	(586)
第 27 章	植物对昆虫的防御	彭金英 黄勇平	(617)
第 28 章	植物生理学中的数学模型	王天铎 于 强	(642)

汉英(拉)名词对照	(668)
英(拉)汉名词对照	(695)

第一篇

分子与细胞生物学基础

植物基因组

韩 斌

内容提要：本章主要介绍植物基因组研究的基本方法和基因组数据的注释分析手段。模式植物拟南芥和水稻基因组序列的测定及分析是植物基因组研究的里程碑性的成果。基因组序列的测定主要依赖于以克隆为基础的精细物理图谱的构建，同时高通量的 DNA 自动分析仪和计算机分析系统的应用使得植物基因组序列测定能够顺利完成。对基因组序列的解读主要通过计算机预测分析和实验分析。

目 录

- | | |
|--------------------------------|-----------------------------|
| 1 什么是基因组 | shotgun strategy) |
| 1.1 基因组的概念 | 3.3 水稻(粳稻)第 4 号染色体的测序 |
| 1.2 基因组研究方法 | 4 基因组序列的解读 |
| 1.3 植物基因组 | 4.1 基因组注释概述 |
| 2 基因组作图 | 4.2 核苷酸水平上的分析 |
| 2.1 遗传学方法进行的基因组作图 | 4.3 蛋白质水平上的分析 |
| 2.2 物理图方法进行的基因组作图 | 4.4 代谢调控过程层次的序列分析 |
| 3 基因组测序 | 4.5 水稻(粳稻)第 4 号染色体序列分析的一些结果 |
| 3.1 克隆步移法(BAC-by-BAC strategy) | 4.6 功能基因组学研究 |
| 3.2 全基因组鸟枪法(whole genome | |

植物基因组的研究内容包括结构基因组研究、功能基因组研究以及基因组研究成果的应用。主要研究目标包括：以模式植物物种拟南芥和水稻为主的基因组测序，开展主要农作物和经济植物的结构基因组研究，开展以植物产量基因为重点的功能基因组研究，进行植物基因组学研究工具的开发，植物基因组数据库和研究资源的开发与应用，开展植物基因组知识和研究成果的培训与推广等。

1 什么是基因组

1.1 基因组的概念

基因组(genome)是指细胞或生物体中一套完整的单倍体遗传物质。在 20 世纪 80 年代前后,几项关键技术的发展和成功运用使得全基因组序列测定成为可能,比如 Sanger 的双脱氧测序、脉冲凝胶电泳分离大片段 DNA、DNA 的体外重组和 PCR 技术等,基因组学(genomics)应运而生。“基因组学”这个概念最早由 Thomas Roderick 在 1986 年提出(Hieter 和 Boguski,1997),内容包括基因组作图、测序与分析。现在的基因组学概念有所发展,可以分为结构基因组学和功能基因组学。结构基因组学是功能基因组学的基础,主要包括遗传图、物理图的绘制和基因组序列测定三个方面的内容,其最终目标是建立高密度的遗传图、高分辨率的物理图和转录图,最终完成全基因组序列测定和注解。功能基因组学研究是利用结构基因组提供的信息,在基因组或系统水平上全面分析基因的功能,使生物学研究从对单一基因或蛋白质研究转向对多个基因或蛋白质同时进行系统研究,是在基因组静态(碱基序列)清楚后转入对基因组动态(生物学功能)的研究。功能基因组学的任务是进行基因组功能注释(genome annotation),了解基因的功能,掌握基因的产物及其在生命活动中的作用,从基因组的整体水平上来理解基因的功能与进化。

全基因组测序工作可以追溯到 1982 年,当时 Sanger 及其同事采用随机测序战略成功测定了λ噬菌体基因组的全序列。到 1995 年,有不少病毒和细胞器基因组被测定,这些基因组通常在 300 kb 以内,所用战略都是基于物理图的测序。至今已完成并发表的基因组有:140 个以上的病毒基因组、50 个以上的细胞器基因组、123 个细菌基因组(包括 16 种古细菌和 107 种真细菌)、11 种真核生物基因组等(根据 NCBI 的统计),而正在进行的基因组测序工作更多。表 1-1 简要回顾了基因组研究历史上的一些重大事件。

表 1-1 基因组研究大事年表

年 份	事 件
1865	Mendel 提出遗传因子概念,并总结出“孟德尔定律”
1944	确立 DNA 是遗传物质
1953	Watson 与 Crick 发现了 DNA 的双螺旋结构
1977	Maxam 和 Gilbert 提出了 DNA 的化学法测序, Sanger 提出了 DNA 的双脱氧测序法
1980	David Botstein 等人提出了绘制人类全基因组遗传图的设想

续表

年 份	事 件
1982	Akiyoshi Wada 提出了制造自动测序仪的建议
1984	Sanger 完成了 Epstein - Barr 病毒的全基因组测序(约 170 kb)
1986	Dulbecco 提议进行人类全基因组测序, CIT 制造了世界上第一台自动测序仪
1987	Burke 开发出了 YAC 克隆载体, 使得插入片段增大了 10 倍; ABI 开始制造第一代基于荧光标记的自动测序仪
1989	Olson 等人提出了基于 STS 的作图新战略
1990	开发出了毛细管电泳系统, 人类基因组计划(HGP)启动, Lipman 等人发表了序列联配的 BLAST 算法
1991	Craig Vente 提出了 EST 的概念, 日本启动水稻基因组计划(RGP), Uberbacher 开发出了第一套基因预测软件 GRAIL
1992	Simon 等人开发出了 BAC 克隆载体系统
1995	Amersham 开发出了更高效的测序染料和热稳定的聚合酶, TIGR 发表了流感嗜血杆菌 <i>H. influenzae</i> 全基因组序列(约 1.8 Mb)
1996	Affymetrix 开发出商用 DNA 芯片系统, 酿酒酵母 <i>S. cerevisiae</i> 的全基因组数据发表
1997	大肠杆菌 <i>E. coli</i> 的全基因组数据发表(约 5 Mb), MegaBACE 测序仪诞生
1998	Green 等人发表了解读测序数据的 Phred - Phrap 算法, PE 制造出 Prism 3 700 毛细管测序仪, 秀丽隐杆线虫 <i>C. elegans</i> 的全基因组数据发表
1999	人类的第 22 号染色体数据发表
2000	Celera 完成了果蝇 <i>D. melanogaster</i> 的全基因组随机测序(约 120 Mb), 人类的第 21 号染色体数据发表, 第一个高等模式植物: 拟南芥 <i>A. thaliana</i> 的基因组数据发表(约 125 Mb)
2001	人类基因组框架图数据在 Nature 和 Science 上同时发表
2002	水稻基因组框架图及第 1 号、第 4 号染色体序列数据发表
2003	老鼠 <i>M. musculus</i> 的全基因组数据发表, 人类基因组序列完成图发表
2004	原鸡基因组序列草图完成
2005	水稻基因组序列完成图发表

1.2 基因组研究方法

基因组的研究方法可以用图 1-1 的流程来简要概括。

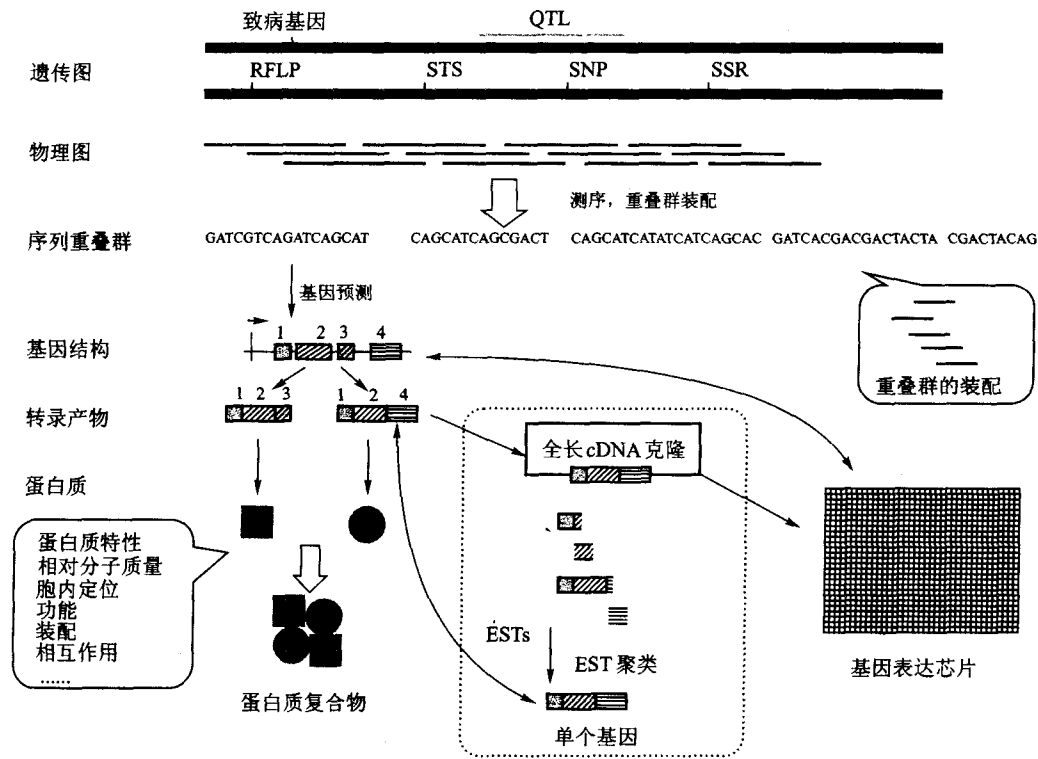


图 1-1 基因组、基因、转录组和蛋白质组

1.3 植物基因组

植物基因组研究与其他真核生物和人类基因组研究有很大的不同。首先，不同植物的基因组大小即使在亲缘关系非常近的种类之间差别都很大(表 1-2)；其次，很多植物是异源多倍体，即便是二倍体植物中有些种类也存在较为广泛的体细胞内多倍化(endopolyploidy)现象(Calbraith 等,1983)；再次，植物和其他光合生物中还有位于叶绿体中的基因组。近来，水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组研究为代表的植物基因组研究取得了很大进展，在此基础上，已经在植物基因组的组织结构和基因组进化等方面得到了有重要价值的结论；植物基因组物理作图和序列测定的研究集中于拟南芥和水稻上；植物比较基因组作图证实许多近缘植物甚至整个植物界的部分染色体区段或整个基因组中都存在着广泛的基因共线性，使得我们可以利用同源性对各种植物的基因组结构进行研究、分析和利用(刘晓松,2003)。

水稻，属禾本科，稻属，是主要的谷类作物，也是世界上最主要的粮食作物之一，全球有超过一半的人口以水稻为主食。在谷类作物中，由 12 条染色体组成的水

稻,其基因组最小,只有约4亿个碱基对。由于它的基因组相对较小、有成熟的遗传转化系统和高密度的遗传与物理图资源等,水稻被国际上广泛选为用作研究禾本科生理、发育、遗传与进化、基因组测序及功能基因组研究的模式作物。1998年,由日本、美国、中国和法国等国家参与的水稻基因组测序国际合作计划(IRGSP)正式实施,以测定亚洲栽培稻梗稻日本晴的全基因组序列为目标。

表 1-2 各种禾谷类作物的基因组大小(Arumugunathan 和 Earle,1991)

植物拉丁名	常用名	单倍体基因组大小/Mb
<i>Oryza sativa</i>	水稻	390
<i>Sorghum bicolor</i>	高粱	748.772
<i>Triticum aestivum</i>	小麦	15 966
<i>Saccharum robustum</i>	甘蔗	3 151
<i>Zea mays</i>	玉米	2 292~2 716
<i>Avena sativa</i>	燕麦	11 315
<i>Hordeum vulgare</i>	大麦	4 873

2 基因组作图

基因组作图作为基因组项目的重要组成部分,对于基因组结构、基因组进化的研究和基于图谱的基因克隆与分析,无疑是非常重要的。一般而言,基因组作图主要包括遗传作图和物理作图两部分内容,现在则更多地认为是包括遗传作图、物理作图、细胞遗传学作图和表达作图在内的整合图谱。

2.1 遗传学方法进行的基因组作图

遗传图,即通过亲本的杂交,分析后代的基因间重组率,并用重组率来表示两个基因之间距离的线性连锁图谱(Oliver 和 Ward,1985)。每条染色体组成一个连锁群,所有染色体的连锁群组成的图谱即构成基因组遗传图。重组率代表了基因位点之间的相对距离,并不代表它们之间的精确物理距离。在遗传作图中,人们把一个作图单位定义为1厘摩(cM),1 cM等于1%的重组率。距离的大小受到基因所在染色体区段的性质和所选择的杂交亲本类型的影响,还受到杂交障碍和杂交不育的影响。在染色体的不同区段相同的重组率代表的实际物理距离往往会不一致,有时相差可能会很大。遗传作图无论在理论上还是在实践中都有很重要的意义。遗传作图提供了基因在

染色体上的坐标,为基因的定位克隆提供了较为精确的位置,遗传作图上的分子坐标也为物理图中重叠群的定位提供了可能,它是物理图的基础。

2.1.1 分子标记

绘制基因组遗传图,首先需要许多分子标记,即所谓的坐标点。在染色体上存在的大量的等位基因是这些分子标记的主要来源。在DNA水平上,两个基因间一个碱基的差异就足以形成等位基因。在很多情况下,这一个碱基的差异可以造成基因表达产物的重大差别,从而导致不同性状的发生。然而,也存在着另外一种情况,就是即便基因间存在着多个碱基的差别,但它们或者对基因表达产物没有影响,或者对表型没有影响。我们称这些基因为潜在的等位基因。早期人们在遗传作图中,是无法利用这些分子标记的,大多数的分子标记主要是形态特征方面的内容和同工酶标记。很长时间内,遗传作图进展相对较慢,随着限制性片段长度多态性(RFLP)技术的建立与应用(Botstein等,1980),人们就可以利用这些潜在的等位基因作为分子标记,用于遗传作图中,这样,就大大促进了遗传作图的发展。

限制性片段长度多态性(RFLP)标记区别于传统的分子标记的优点是,它能直接发现同源染色体上核苷酸的碱基序列的差异,而且与基因表达无关。RFLP标记数量多,受环境和遗传背景影响较小,在发育过程中稳定,通常以简单的孟德尔模式遗传,且等位基因常常呈现共显性。限制性片段长度多态性是由于核酸序列的不同,而造成DNA限制性酶切片段之间产生等位基因差异的结果。

近年来,用于遗传图绘制的分子标记还有随机扩增多态性DNA(RAPD),随机扩增长度多态性(AFLP),单核苷酸多态性(SNP)和简单序列重复(SSR)等。RAPD和AFLP标记不仅可以直接用于遗传作图,而且可以将这些标记转为RFLP标记间接用于遗传作图。单核苷酸多态性是广泛存在于基因组中的一类DNA序列变异,其频率为1%或更高。它是由单个碱基的转换或颠换引起的点突变,稳定而可靠,并通常以二等位基因的形式出现。作为新一代分子标记,SNP在生物学诸多领域具有广阔的应用前景。简单序列重复是指重复单位小于6碱基的串联重复顺序,在人类基因组连锁图绘制中被广泛使用。近年来,其在植物基因组的遗传图绘制中也得到了越来越广泛的使用。

在水稻遗传图作图中,还有一类广泛使用的分子标记,即锚标标记(anchor probe)。这些标记可以在不同的谷类作物中用于遗传定位,它们一般具有三个特点:在不同谷类作物中,大都呈现单拷贝;在不同谷类作物中,与基因组DNA都有明显的杂交阳性;在不同谷类作物中,在基因组中的覆盖大体相当(McCouch,1998)。

这些锚标标记一般来源于多个谷类作物,包括水稻、玉米、大麦、小麦和高粱等。锚标标记在遗传作图中的广泛使用,为不同禾谷类作物的比较基因组作图提供了同一尺度与坐标,同时,可以利用水稻的遗传图来定位其他谷类作物的基因克隆与分析。