

南京林业大学
研究生课程系列教材

植物生物学专题

SPECIAL TOPICS IN PLANT BIOLOGY

方炎明 丁雨龙○主编



中国林业出版社
China Forestry Publishing House

南京林业大学研究生课程系列教材

植物生物学专题

方炎明 丁雨龙 主编



中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物生物学专题/方炎明, 丁雨龙主编. —北京: 中国林业出版社, 2016.11

南京林业大学研究生课程系列教材

ISBN 978-7-5038-8733-8

I. ①植… II. ①方… ②丁… III. ①植物学 - 研究生 - 教材 IV. ①Q94

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 239507 号

国家林业局生态文明教材及林业高校教材建设项目

中国林业出版社·教育出版分社

策划、责任编辑: 康红梅

电 话: (010)83143551 传 真: (010)83143516

出版发行 中国林业出版社(100009 北京市西城区德内大街刘海胡同 7 号)

E-mail:jiaocaipublic@163.com 电话: (010)83143500

<http://lycb.forestry.gov.cn>

经 销 新华书店

印 刷 中国农业出版社印刷厂

版 次 2016 年 11 月第 1 版

印 次 2016 年 11 月第 1 次印刷

开 本 850mm×1168mm 1/16

印 张 29.25 彩插 8

字 数 712 千字

定 价 68.00 元

未经许可, 不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有 侵权必究

南京林业大学研究生课程系列教材编委会

顾 问：王明麻 张齐生

主任委员：曹福亮

副主任委员：张金池 杨 平

委员（按姓氏笔画为序）：

王 飞 王 浩 王良桂 王国聘

王元纲 方升佐 方炎明 叶建仁

朱丽珺 关惠元 杨 平 张金池

周定国 郑加强 赵茂程 俞元春

曹福亮 康红梅 彭方仁

秘书：曾丽萍

《植物生物学专题》编写人员

主 编：方炎明 丁雨龙

副 主 编：王贤荣 尹增芳 谢寅峰 郑琰燚

编写人员：方炎明 丁雨龙 张 强 尹增芳

李文凤 施大伟 陈 颖 张开梅

苑兆和 林树燕 何开跃 陈 林

李雪霞 段一凡 伊贤贵 王贤荣

汤庚国 许晓岗 魏 强 陈 昕

序

进入新世纪以来，我国研究生教育规模迅速扩大。2000 年全国研究生招生规模不到 13 万人，而 2016 年全国研究生招生数超过 58 万人，15 年间扩大了好几倍。与此同时，研究生教育的培养模式也发生了重大变革：由原来单一的全日制研究生培养模式，改为学术型和专业型两种培养模式。研究教育规模扩张与培养模式改革不仅备受社会关注，而且也向研究生教育工作者提出了新的挑战。

高校研究生规模扩张带来的挑战是生源多样化。读理学专业的研究生，可能是文学、工学或管理学学士，可能是推荐免试大学生、“专转本”学生或专科生；可能来自综合性大学、也可能来自师范院校或农林院校，这对研究生课程教学和因材施教都提出了很高的要求。学术型和专业型分类培养模式，对研究生教育工作者也提出了挑战。专业硕士学制两年，偏重专业训练，注重职业发展导向；学术硕士学制 3 年，偏重学术研究，注重学术发展导向。在教育实践中，研究生教育工作者难免存在理念上的偏差和误区。例如：重学术型，轻专业型，即认为优秀学生选择学术发展道路，一般学生选择专业发展道路；或者认为学术型研究生培养要求高，专业型研究生培养要求低。研究生规模扩张和培养模式改革还带来了其他的一些挑战。例如，基础训练与创新能力培养之间如何求得平衡？理论知识传承与实践能力培养如何求得平衡？这些都是值得研究生教育工作者认真思考的问题，也确实需要在教育实践中加以解决。

《植物生物学专题》作为“南京林业大学研究生系列教材”之一，其主要意图是为农林院校植物学专业研究生提供一本可供选择的教材。但确切地讲，应该是一本教学参考书，当然也不仅限于植物学专业研究生使用。为了编好这本教材，编者基于对上述挑战的冷静思考，对教材的内容和形式进行了精心设计。

该教材的特点之一是“经典与前沿平衡”。“经典”即基础训练，“前沿”即创新能力培养。基础训练，是通过具有一定关联的知识专题，引导研究生适量阅读经典学术著作，以夯实自身的基础知识和基础理论。按照永恒主义教学论，“真理是普遍的，不依赖于空间、时间和人”（永恒主义教学论的推崇者赫钦斯在芝加哥大学的

教育实践，为该大学走向世界一流奠定了良好基础）。然而，“经典”只是研究生培养内容的一部分，“经典”只有与“前沿”结合，才是完整的研究生培养体系和过程。创新能力培养，则是通过专题的介绍，引导学生了解最新知识，从而贴近前沿科学问题，提升创新意识和学术潜质。

“系统性与个性化兼顾”是该教材的另一个特点。所谓“系统性”，即按“细胞、组织、器官”“营养与代谢”“生长与发育”“植物与环境”“遗传与变异”和“系统与分类”6个“篇”来限定学科范围和方向；所谓“个性化”，即在“篇”的范围内，“章”体现教材编写者和使用者的个性化。而且“章”的编写者考虑了自身的学术专长和研究特色。教材主讲教师和学习者可以根据自身学术背景来对专题进行选择，按照因材施教原则，帮助不同的学生选择探究不同的科学问题。

编写一本研究生教材很不容易。该编写团队从内容和编排形式方面进行了有益的尝试和大胆的实践，期待《植物生物学专题》在研究生培养中发挥作用，期望该教材不断完善、精益求精。

中国工程院院士
曹福亮

2016年9月1日

前　　言

“植物生物学”是植物类学科(或专业)研究生的必修课程之一。植物生物学其实就是植物学，也称为植物科学。按照教科书〈Stern's Introductory Plant Biology〉(第12版)，研究植物的学问称为植物学(botany)。“botany”一词来自3个希腊单词“*botanikos*(植物学的)”“*botane*(植物或本草)”和“*boskein*(养活)”，以及法语单词“*botanique*(植物学的)”。植物学的原初兴趣是实用主义的，中心内容在于植物的利用价值：食用、纤维、燃料和药用；植物学的最终追求是理想主义的，中心兴趣在于植物的生长、发育和繁衍。植物学作为一门学科具有鲜明特点：第一，注重观察、记录、整理和分类科学事实；第二，讲究实验、观察、验证、归纳推理等科学过程；第三，崇尚质疑、假说、验证、理论创新等科学方法。作为一门完整的学科，植物学包含若干分支学科或相关学科，如植物解剖学(plant anatomy)、植物生理学(plant physiology)、植物分类学(plant taxonomy)、植物系统学(plant systematics)、植物地理学(plant geography)、植物生态学(plant ecology)、植物形态学(plant morphology)、遗传学(genetics)、细胞生物学(cell biology)、经济植物学(economic botany)和民族植物学(ethnobotany)。随着分子生物学的兴起，其方法已经渗透到植物生物学的诸多领域，产生了一些新的研究方向或领域，如植物分子生理学、植物分子系统学、植物分子生态学、植物分子遗传学、植物分子细胞生物学。另一方面，分子生物学方法也架起了不同学科之间交叉的桥梁，促进了系统与进化、发育与遗传、遗传与生态、生态与进化之间交叉学科的发展。

出版一本研究生教科书，对于编写者来说是一项艰巨的任务。原因有两点：第一，在一个植物生物学发展突飞猛进的时代，由于知识疆界和科学视野的局限，编写者很难跟上学科发展的步伐、接近学科发展的前沿；第二，在一个植物生物学发展突飞猛进的时代，知识的更新很快，现在的前沿科学问题和热点研究领域，5年后就不再是“前沿”或“热点”。尽管有这样那样的顾虑，编写者还是希望通过主观努力、通过学习借鉴、通过组建团队来编好这本教科书。本教材不是按本科教材那样追求体系完整、结构严密，而是采用模块的思路，按综述或进展类文章的体例去编写，尽量发挥整个学科的力量完成一本有特色的研究生教材。本教材力图呈现以下“四个体现”：①体现经典，精选教材主要内容、提供术语和图表信息，体现植物

生物学的基本知识、基础理论和科学方法；②体现创新，重点介绍研究进展，体现植物生物学相关领域的前沿和热点科学问题；③体现能力训练，着力推介新技术、新方法、新书目和新文献，引导和训练研究生的科学实验和外语应用能力。④体现研究特色，重点展示编写者自身学术专长和研究成果，体现南京林业大学植物学研究团队的研究特色。

本教材主编为方炎明、丁雨龙，副主编为王贤荣、尹增芳、谢寅峰、郑琰燚。各篇章的编写者分别为(按篇章顺序)：第一篇，细胞、组织、器官，由张强、尹增芳、方炎明编写；第二篇营养与代谢，由李文凤、施大伟、尹增芳、陈颖、张开梅编写；第三篇生长与发育，由苑兆和、丁雨龙、林树燕、方炎明编写；第四篇，植物与环境，由张强、何开跃、方炎明、谢寅峰编写；第五篇，遗传与变异，由陈林、方炎明、李雪霞、王贤荣、段一凡编写；第六篇，系统与分类，由方炎明、王贤荣、伊贤贵、汤庚国、许晓岗、丁雨龙、魏强、陈昕编写。林树燕和张强负责教材编写过程中的具体事务，并参与统稿工作。郑琰燚及南京林业大学期刊部的田亚玲、刘昌来负责教材初稿的编辑工作。

最后，感谢南京林业大学研究生院将《植物生物学专题》列入“南京林业大学研究生系列教材”计划，并提供资助；也感谢为教材付出智慧和辛劳的所有单位和个人。由于编写者知识、信息、能力和精力所限，教材中瑕疵和错误在所难免，敬请读者批评指正。

编 者
2016年8月15日

目 录

序 前 言

第一篇 细胞、组织、器官

专题 1 流式细胞术在植物细胞生物学研究中的应用	(2)
1.1 流式细胞术基本原理	(2)
1.2 流式细胞术的应用	(3)
1.2.1 DNA 含量测定与基因组大小分析	(3)
1.2.2 倍体分析	(6)
1.2.3 细胞周期分析	(8)
1.2.4 次生代谢产物分析	(10)
1.2.5 染色体分析与分选	(10)
专题 2 管状分子分化离体培养系统的建立及影响因素	(15)
2.1 管状分子分化的离体培养模式系统	(16)
2.2 管状分子分化中的影响因素	(19)
2.2.1 植物激素	(20)
2.2.2 木质形成素	(21)
2.2.3 Ca^{2+}	(21)
2.2.4 渗透压	(21)
2.2.5 起始细胞密度	(22)
2.2.6 pH	(22)
2.3 展望	(23)
专题 3 石斛形态发生与植株再生	(27)
3.1 种子萌发与幼苗形成	(27)
3.2 拟原球茎与植株再生	(29)
3.3 体胚发生的组织学与细胞学特征	(31)
3.4 体胚发生的生化与分子基础	(33)
3.5 影响体胚发生的因子	(33)
3.6 体胚发生相关技术	(35)

专题 4 栎树繁殖生物技术进展	(42)
4.1 试管快繁技术	(42)
4.1.1 外植体选择	(42)
4.1.2 消毒技术	(43)
4.1.3 培养基	(43)
4.1.4 试管快繁成功的树种	(43)
4.2 体细胞胚胎发生技术	(43)
4.2.1 体细胞胚诱导的外植体	(43)
4.2.2 体细胞胚发生的途径	(45)
4.2.3 体细胞胚成熟与同步化	(46)
4.2.4 体细胞胚萌发	(47)
4.3 小孢子胚胎发生及双单倍体胚胎培养技术	(47)
4.4 体胚遗传转化技术	(48)
4.5 遗传稳定性检测技术	(48)
4.6 人工种子技术	(49)

第二篇 营养与代谢

专题 5 植物矿质营养	(56)
5.1 前言	(56)
5.2 植物矿质元素的生理功能	(57)
5.3 矿质营养的吸收和运输	(58)
5.4 矿质营养的基因组学研究	(59)
5.5 培育高效利用养分和富集营养元素的优良品种	(60)
5.6 植物营养研究的机遇和挑战	(61)
专题 6 木本植物光合作用	(63)
6.1 木本植物叶绿体的结构和成分	(64)
6.1.1 叶绿体的结构	(64)
6.1.2 叶绿体的成分	(64)
6.2 木本植物光合作用机制	(67)
6.2.1 原初反应	(67)
6.2.2 电子传递	(67)
6.2.3 光合磷酸化	(68)
6.2.4 碳同化	(70)
6.2.5 光合产物	(72)
6.3 影响木本植物光合作用的因素	(73)
6.3.1 种与基因差异	(73)
6.3.2 光合速率的日变化	(75)
6.3.3 季节变化	(76)

6.3.4 光强	(77)
6.3.5 温度	(80)
6.3.6 二氧化碳	(81)
6.3.7 水分供给	(82)
6.3.8 矿质营养	(84)
6.3.9 叶龄、植物年龄	(86)
专题7 植物维管组织形态建成的分子调控机制	(88)
7.1 维管组织发育的模式植物	(88)
7.2 维管组织形态建成的分子调控	(89)
7.2.1 植物激素	(89)
7.2.2 CLE 肽	(92)
7.2.3 <i>HD-ZIP III</i> 家族, KANADI	(94)
7.2.4 NAC、MYB 转录因子	(94)
7.2.5 Xylogen	(95)
7.2.6 其他调控因子	(95)
7.3 展望	(95)
专题8 植物次生物质代谢及其调控	(102)
8.1 植物次生物质代谢	(102)
8.1.1 初生代谢(物)及次生代谢(物)	(102)
8.1.2 次生代谢物的分类	(103)
8.1.3 次生代谢物的特点	(107)
8.1.4 植物次生代谢物合成的前体及途径	(108)
8.2 次生代谢物的代谢调控	(113)
8.2.1 环境调控	(113)
8.2.2 基因工程代谢调控	(114)
8.2.3 细胞代谢工程调控	(119)
8.3 问题与展望	(124)
专题9 蕨类植物配子体发育与生理生态研究进展	(134)
9.1 蕨类配子体发育研究新进展	(134)
9.1.1 国内研究动态	(134)
9.1.2 国外研究动态	(135)
9.2 蕨类配子体生理生态研究新进展	(136)
9.2.1 光合与呼吸作用	(136)
9.2.2 蕨类植物配子体对土壤逆境的响应	(136)
9.2.3 蕨类植物配子体对气候变化的响应	(137)
9.2.4 蕨类植物配子体对化感物质的响应	(137)
9.3 小结	(138)

第三篇 生长与发育

专题 10 石榴发育(开花生果)生物学研究进展	(144)
10.1 石榴的生殖发育活动	(145)
10.2 石榴生长周期中的关键生殖活动	(146)
10.2.1 开花诱导和花器官形成	(146)
10.2.2 花的结构和授粉活动	(147)
10.2.3 石榴雄性两性同株和花型	(148)
10.2.4 花活力	(150)
10.2.5 花可育性	(151)
10.2.6 石榴籽发育	(151)
10.2.7 果实大小相关的特性	(152)
10.3 结语	(153)
专题 11 竹秆发育生物学研究进展	(155)
11.1 引言	(155)
11.2 竹秆的形态建成	(156)
11.2.1 莖芽分化	(156)
11.2.2 竹秆的初生增粗生长	(158)
11.2.3 竹秆的高生长	(158)
11.2.4 竹节的发育	(160)
11.2.5 竹秆的成熟生长	(161)
11.2.6 竹秆的异形生长	(162)
11.3 竹秆个体发育研究展望	(163)
11.3.1 肋状分生组织	(163)
11.3.2 居间分生组织活动格局	(163)
11.3.3 纤维细胞次生增厚的机理	(164)
11.3.4 基本组织中的长细胞与短细胞	(164)
11.3.5 竹秆发育的分子生物学研究	(164)
专题 12 竹类植物生殖生物学研究进展	(168)
12.1 竹类开花生物学特性研究现状	(169)
12.1.1 竹类植物开花周期及开花习性	(169)
12.1.2 花序及花器构造	(171)
12.1.3 花粉萌发力	(171)
12.2 竹类植物胚胎学研究现状	(173)
12.3 竹类植物的遗传改良研究进展	(175)
12.3.1 杂交育种	(175)
12.3.2 人工诱导开花	(176)
12.4 竹类植物开花分子生物学研究进展	(176)

12.5	竹子开花假说	(177)
12.6	开花竹林的更新	(179)
12.6.1	有性更新	(179)
12.6.2	无性复壮	(179)
12.7	展望	(180)
专题 13 有花植物的显花、传粉与繁育系统		(184)
13.1	显花系统	(185)
13.1.1	显花系统的类型划分	(185)
13.1.2	显花系统的变异格局	(187)
13.1.3	显花系统的生态关联	(188)
13.2	传粉系统	(189)
13.2.1	传粉系统的类型划分	(189)
13.2.2	传粉系统的变异格局	(189)
13.2.3	传粉系统的生态关联	(190)
13.3	繁育系统	(191)
13.3.1	繁育系统的类型划分	(191)
13.3.2	繁育系统的变异格局	(191)
13.3.3	繁育系统的生态关联	(193)
13.4	展望	(193)
13.4.1	揭示植物生殖生态功能多样性	(193)
13.4.2	更新植物生殖生态功能多样性理论	(193)
13.4.3	革新植物生殖生态学研究方法和技术	(194)
专题 14 植物形态学与树冠结构模型		(200)
14.1	植物形态学	(200)
14.2	植物形态科学的研究的重要历史人物	(201)
14.2.1	歌德	(201)
14.2.2	霍麦斯特尔	(202)
14.2.3	格贝尔	(202)
14.2.4	德若欧	(203)
14.3	树冠结构分析的形态学基础与标准	(203)
14.4	23 种树冠结构模型	(204)
14.4.1	郝一桐模型 (Holttum model)	(204)
14.4.2	寇纳尔模型 (Corner model)	(205)
14.4.3	汤林森模型 (Tomlinson model)	(205)
14.4.4	莫古礼模型 (McClure model)	(205)
14.4.5	李文伯模型 (Leeuwenberg model)	(205)
14.4.6	柯里巴模型 (Koribia model)	(206)
14.4.7	邱一德模型 (Schouten model)	(206)
14.4.8	钱伯伦模型 (Chamberlain model)	(206)

14. 4. 9	浦儒伍模型 (Provost model)	(206)
14. 4. 10	诺泽冉模型 (Nozeran model)	(207)
14. 4. 11	张佩格模型 (Champagnat model)	(207)
14. 4. 12	德若欧模型 (Troll model)	(207)
14. 4. 13	芒金诺模型 (Mangenot model)	(207)
14. 4. 14	司开荣模型 (Scarrone model)	(207)
14. 4. 15	斯通讷模型 (Stone model)	(208)
14. 4. 16	费格玲模型 (Fagerlind model)	(208)
14. 4. 17	裴迪特模型 (Petit model)	(208)
14. 4. 18	敖立宾模型 (Aubreille model)	(208)
14. 4. 19	艾棣孟模型 (Attims model)	(209)
14. 4. 20	饶武和模型 (Rauh model)	(209)
14. 4. 21	柔克石模型 (Roux model)	(209)
14. 4. 22	吉欧客模型 (Cook model)	(209)
14. 4. 23	马萨尔模型 (Massart model)	(210)
14. 5	树冠结构模型鉴定与分类	(210)
14. 5. 1	树冠结构模型的 3 个梯度	(210)
14. 5. 2	温带植物树冠结构模型	(212)
14. 5. 3	树冠结构的人为分类	(212)

第四篇 植物与环境

专题 15	质子泵及转运蛋白与植物耐盐性	(216)
15. 1	质膜 H ⁺ -ATPase	(217)
15. 1. 1	质膜 H ⁺ -ATPase 的结构	(217)
15. 1. 2	质膜 H ⁺ -ATPase 的调控	(218)
15. 1. 3	质膜 H ⁺ -ATPase 与 NaCl 胁迫	(220)
15. 2	液泡膜 H ⁺ -ATPase	(221)
15. 2. 1	液泡膜 H ⁺ -ATPase 的结构	(221)
15. 2. 2	液泡膜 H ⁺ -ATPase 的调控	(221)
15. 2. 3	液泡膜 H ⁺ -ATPase 与 NaCl 胁迫	(222)
15. 3	转运蛋白与植物耐盐性	(224)
15. 3. 1	Na ⁺ 外排	(224)
15. 3. 2	Na ⁺ 区隔化	(225)
专题 16	植物化感作用	(229)
16. 1	植物化感作用的基本概念	(229)
16. 2	植物化感物质	(230)
16. 2. 1	化感物质的作用特点	(230)
16. 2. 2	化感物质的收集方法	(231)

16.2.3	化感物质的生物测定方法	(232)
16.2.4	化感物质的分类	(233)
16.2.5	高等植物中的一些重要的化感物质	(234)
16.3	化感物质的释放途径	(240)
16.3.1	雨雾淋溶和挥发	(240)
16.3.2	根系分泌和植物残株(凋落物)分解	(241)
16.3.3	种子萌发和花粉传播	(243)
16.4	化感物质的转化和迁移	(245)
16.5	化感物质的作用机制	(247)
16.5.1	对受体植物细胞和细胞器的影响	(247)
16.5.2	对植物的光合作用和呼吸作用的影响	(248)
16.5.3	对种子萌发和幼苗生长的影响	(251)
16.5.4	对植物营养、水分吸收、酶活性和各项生理指标的影响	(252)
16.5.5	对激素代谢的影响	(253)
16.5.6	对基因表达和蛋白质合成的影响	(254)
16.6	结语	(256)
专题 17	苔藓监测空气重金属污染的原理、方法与应用	(259)
17.1	基本原理	(259)
17.1.1	苔藓植物的基本特征	(259)
17.1.2	苔藓植物的营养生理	(260)
17.1.3	苔藓植物监测空气重金属污染的基本原理	(262)
17.2	监测技术	(263)
17.2.1	苔藓群落法	(263)
17.2.2	活藓监测法	(264)
17.2.3	藓袋法	(264)
17.2.4	监测材料	(265)
17.2.5	化学分析方法	(265)
17.2.6	统计分析与制图	(265)
17.3	评价指标	(266)
17.3.1	大气净度指数分析	(266)
17.3.2	空气质量值分析	(266)
17.3.3	相对累积因子分析	(267)
17.3.4	污染因子分析	(267)
17.3.5	富集因子分析	(268)
17.3.6	沉降速率分析	(269)
17.4	技术应用	(270)
17.4.1	地区性监测实践	(271)
17.4.2	不同国家的监测实践	(272)
17.5	结语	(272)

专题 18 重金属对植物的毒害及硅的缓解作用	(278)
18.1 重金属对植物的毒害作用及其机制	(279)
18.1.1 对植物生长发育的影响	(279)
18.1.2 对生理代谢的影响	(280)
18.1.3 对 DNA 及遗传损伤的影响	(285)
18.2 硅对植物重金属毒害的缓解作用	(286)
18.2.1 硅对植物重金属毒害的缓解效应	(286)
18.2.2 硅对植物重金属毒害的缓解机理	(287)
18.3 总结与展望	(289)

第五篇 遗传与变异

专题 19 分子标记方法及其在遗传多样性研究中的应用	(296)
19.1 遗传多样性概述	(296)
19.1.1 遗传多样性的含义	(296)
19.1.2 遗传多样性的研究方法	(297)
19.2 分子标记概述	(299)
19.2.1 分子标记的特点	(299)
19.2.2 分子标记的类型及原理	(299)
19.3 分子标记在遗传多样性研究中的应用	(304)
专题 20 栎属及其近缘属植物的分子亲缘地理	(308)
20.1 溯祖理论是亲缘地理学的基石	(308)
20.1.1 术语与概念	(308)
20.1.2 溯祖过程	(309)
20.2 亲缘地理学途径是植物物种进化历史研究的利器	(311)
20.2.1 科学问题	(311)
20.2.2 分子途径	(312)
20.3 亲缘地理学方法在栎属及近缘属植物中的应用	(316)
20.3.1 研究进展	(316)
20.3.2 发现	(317)
20.4 亲缘地理学的未来发展	(319)
20.4.1 亲缘地理学的发展趋势	(319)
20.4.2 中国植物亲缘地理学的发展趋势	(319)
专题 21 珍稀濒危木本植物的遗传结构	(325)
21.1 群体遗传学与遗传结构的概念	(325)
21.2 遗传标记在群体遗传结构研究中的应用	(326)
21.3 群体遗传结构研究的取样策略	(327)
21.4 遗传结构的衡量参数	(327)
21.5 植物的物种特性与遗传变异	(328)