

·学术争鸣·

DOI:10.16605/j.cnki.1007-7847.2020.03.0147

**编者按** 植物学是生物学基础研究领域的重要学科之一,其系统、全面的理论知识介绍,对于人们深入认识、理解和掌握植物的起源、发育历程、生长机制及其应用价值等具有重要意义。《植物学》课程是生物教学的基础必修内容之一,但国内《植物学》系列教材中的各种理论知识和固有结论是否真如我们所想的那样科学、严谨,是“金标准”呢?为此,本刊专门开设“学术争鸣”栏目,特邀湖南师范大学植物学教学与研究领域的专家——黎维平教授,对国内植物学教材中可能存在的问题进行系统阐述和解析,并将其与实际教学相联系,一方面,可为相关领域的基础研究厘清思路,推动植物学基础研究的创新性发展;另一方面,可引导批判性思维教育在植物学教学中的应用,促进青年一代科研工作者科学思维、发散思维、科研精神的培养。本文是该栏目的开篇之作,对国内植物学教材中普遍提及的“花粉管的产生,使受精作用摆脱了水的限制”提出质疑,且看作者如何抽丝剥茧,逐一论证,反驳现有结论,并将其与批判性思维教学有机结合。欢迎同行专家就有关学术问题提出不同意见,展开充满自由平等气氛的、健康的学术争论。

## 种子植物受精摆脱水束缚应归因于花粉管的起源吗? ——植物学教材质疑(一)

黎维平

(湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081)

**摘要:** 几乎所有中文植物学教材都把花粉管当成是种子植物对受精摆脱水束缚的适应特征,并得出花粉受精使种子植物更适应于陆生生活的结论。但是,某些灭绝的(种子蕨和科得荻植物)和一些现存的(银杏和苏铁)裸子植物行游动受精,需要特别指出的是其受精并不需要液态水。种子蕨和科得荻植物不形成花粉管,银杏和苏铁的花粉管是吸器而无输送精子的功能。其实,正是小孢子在小孢子囊中的原位发育导致植物演化出花粉和传粉,花粉的形成及其传播才使受精真正摆脱了水的限制。澄清花粉管的功能可作为植物学批判性教学的案例,以促进学生们科学精神和科学思维的发展。

**关键词:** 花粉管;小孢子;原位发育;受精摆脱水束缚;批判性教学案例

中图分类号: Q949.4

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2021)01-0089-06

## Should Fertilization Independent of Water in Spermatophyte Be Attributed to the Origin of Pollen Tube? Questioning Botany Textbooks ( I )

LI Wei-ping

(College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

**Abstract:** Almost all Chinese textbooks of botany have regarded spermatophyte pollen tubes as a key structure for the fertilization independent of water, and concluded that siphonogamy makes seed plants adapt to terrestrial habitats more successfully. In fact, however, certain extinct (pteridosperms and cordaitaleans) and extant (*Ginkgo* and the cycads) gymnosperms were/are zooidogamous and it is especially noteworthy that they did/do not require the liquid water for their fertilization. Pteridosperms and cordaitaleans had not developed

收稿日期: 2020-03-20; 修回日期: 2020-05-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370265); 湖南省生态学重点学科建设项目(0713); 湖南省生物发育工程与新产品研发协同创新中心资助项目(20134486); “作物不育分子机制与资源创新”湖南省重点实验室资助项目(2016TP1011)

作者简介: 黎维平(1959—), 男, 湖北荆州人, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事菊科紫菀族系统分类研究, E-mail: lwp@hunnu.edu.cn.

the capacity to produce pollen tubes, while in *Ginkgo* and the cycads the pollen tube serves as a haustorial organ and does not transfer sperms to the archegonium. It is germination *in situ* of the microspores within the microsporangium that led to evolutionary formation of pollen and pollination that makes sperms reach ovules without help of any water. The re-understanding of pollen tube function is suggested as a critical teaching case of botany to promote students' scientific spirit and thinking.

**Key words:** pollen tube; microspore; germination *in situ*; fertilization independent of water; critical teaching case

(*Life Science Research*, 2021, 25(1): 089~094)

陆生植物的起源是植物演化的里程碑。植物由水生到陆生的过程中, 营养器官对陆生的适应主要表现在以下几个方面: 1) 体表具角质层和气孔, 以保水和气体交换; 2) 根系和管胞形成, 以利于水分的吸收和运输; 3) 生殖器官(精子器和颈卵器)具多细胞的保护组织, 以适应相对干燥的大气环境。但是, 作为最早成功登陆的植物, 苔藓和蕨类未能解决有性生殖需要水的问题, 这是它们对陆生生活适应最突出的不足之处。原始蕨类植物进一步演化成为种子植物, 终于使植物有性生殖摆脱了水的束缚, 这对于植物更加适应陆生生活具有重大意义。那么, 种子植物演化出什么特征才实现有性生殖不再受水的限制?

## 1 中文植物学教材一致认为, 花粉管的形成克服了有性生殖对水的依赖

在论述裸子植物特征时, 各种植物学教材<sup>[1-22]</sup>都有类似的表述: 花粉管的产生, 使受精作用摆脱了水的限制, 对植物适应陆地生活具有重大意义。2011年全国中学生生物学联赛B卷112题, 将“由于花粉管的产生, 种子植物的受精作用彻底摆脱了水的限制”作为正确说法的标准选项。而外文教材大多未直接涉及此问题。至于为什么有了花粉管, 受精就摆脱了水的束缚而适应陆生生活, 各教材均未加以解释。大概认为这是不言而喻的, 花粉管的产生就是对有性生殖不受水限制的适应。这真的是理所当然的吗?

## 2 花粉管与有性生殖摆脱水的束缚无关

受精不依赖于水和具有花粉管是绝大多数种子植物的共有特征, 它们是否同时出现, 有无因果关系, 尚未见专题探讨。种子植物有性生殖通常可分成花粉和胚囊形成、传粉、花粉萌发、花粉管的定向生长和受精等过程, 并被分别加以广泛而深入的研究。在植物演化历史上, 有性生殖过

程中到底是哪个阶段的转变使种子植物受精摆脱了水的限制?

### 2.1 限制有性生殖的水是指哪里的水?

苔藓和蕨类虽然在形态结构和生活史特征上都有巨大区别, 但二者有一点是共同的, 那就是二者的配子体通常都是独立生活的。配子体独立生活带来了陆生生活极为不利的后果, 即配子体生殖器官精子器和颈卵器分别产生的生殖细胞精子和卵细胞的结合必须依赖环境中的水。精子器中的精子释放到周围环境的水中, 在颈卵器释放的向化性物质的诱导下, 精子借助鞭毛游至颈卵器, 并进入成熟的颈卵器, 最后和卵细胞结合成受精卵。所以, 苔藓和蕨类植物的有性生殖离不开水——环境中的水, 水影响受精作用也就影响了苔藓和蕨类植物的分布。总之, 苔藓和蕨类植物受精需水, 且是环境中的水, 非植物体内的水。

### 2.2 原始裸子植物无输送精子的花粉管, 其有性生殖却不依赖水

裸子植物的花粉有3种类型: 1) 不形成花粉管的原花粉或前花粉(prepollen); 2) 产生的花粉管为吸器(haustorium)的花粉; 3) 能发育出具输送精子功能的花粉管的花粉。前二者具游动精子(antherozoid or spermatozoid), 其精子在胚珠内游至卵细胞旁, 进而完成受精作用。此谓游动受精(zoidogamy or zooidogamy)<sup>[23]</sup>或非粉管受精(non-siphonogamy)<sup>[24]</sup>, 不同于依靠花粉管运送精子的粉管受精(siphonogamy)。

原始种子植物的小孢子原位(孢壁内)发育, 原花粉便演化出来。原花粉见于已灭绝的化石植物种子蕨(pteridosperms)和科得荻(科达)植物(cordaitinae)。其花粉不形成花粉管, 直接自萌发孔释放两个具鞭毛的精子<sup>[23]</sup>, 精子游向颈卵器, 与卵细胞结合。

苏铁纲和银杏纲是现存裸子植物中最为原始的两个类群, 位于裸子植物系统树的基部<sup>[25]</sup>, 其共

同的原始特征是精子有鞭毛,为运动精子。精子成熟时,在与发出吸器方向相反的一端,花粉破裂,精子随花粉中的液体一起释放出来,游向颈卵器口。两个精子通过颈卵器的颈,在颈卵器液体介质中依靠鞭毛游向卵细胞,最终精核与卵核结合,形成合子<sup>[10, 22-23]</sup>。苏铁纲和银杏纲植物的受精属于游动受精,即具多数鞭毛的游动精子通过自身在液体中的运动而接近卵细胞,进而受精。苏铁纲和银杏纲植物虽然也有花粉管,但其与管受精植物的花粉管在形态结构和功能上显著不同。苏铁纲和银杏纲植物的花粉管呈分枝状,以扩大表面积,类似于广义的传递细胞,被称为吸器(haustorium)(图 1)<sup>[22]</sup>。此吸器是胚珠花粉室中的花粉粒萌发沟形成凸起,向珠心组织而非颈卵器延伸,并形成分枝,扩大表面积,从珠心吸取营养<sup>[10, 22-23]</sup>。吸器不是输送精子至颈卵器的结构。

国内植物学教材介绍苏铁纲和银杏纲时,提到二者精子均具多数鞭毛,并将其当作原始特征。但是,教材通常不提及花粉管具吸器功能而非运输精子作用,以至于笔者曾误将精子的鞭毛理解为痕迹器官而非精子游动受精之必需。

游动受精不仅见于现存的苏铁纲和银杏纲植物,也存在于灭绝了的原始裸子植物,如种子蕨和科得获植物,它们的精子都释放在植物体内,有性生殖完全摆脱了外界水的束缚。因此,可以推导出这样的结论:种子蕨、科得获、苏铁和银杏均尚未发展出输送精子的花粉管,但是它们的有性生殖都摆脱了外界水环境限制,这些成功与花粉管无关;这些裸子植物具有花粉以及传粉才导致有性生殖不再借助外界的水;后期花粉管由吸器变为运送精子的结构是对受精过程的进一步完善,如同颈卵器在一些裸子植物和所有被子植物中的消失。

裸子植物的第三类花粉出现在松柏纲、红豆杉纲和买麻藤纲,它们的花粉演化出两个密切相关的性状:花粉管和精子无鞭毛。花粉萌发形成花粉管,将无鞭毛精子送至卵细胞附近,行粉管受精。这些裸子植物是在原始裸子植物受精已摆脱水束缚的基础上,进一步完善受精过程,即花粉萌发出花粉管,使受精过程更为通畅,效率更高。可以推断在花粉管演化的初期,管内的精子仍有鞭毛;这个过渡阶段之后,游动精子的鞭毛因失

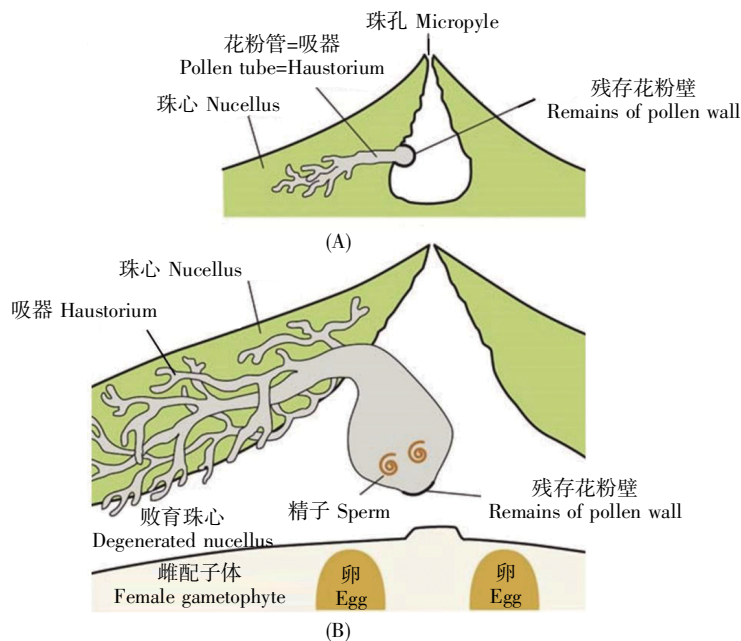


图 1 银杏雄配子体的发育(改自文献[22])

(A) 银杏雄配子体的发育早期。花粉管顶端生长形成吸器,吸器伸入珠心细胞间隙;(B) 银杏雄配子体的发育后期。花粉管基部扩大成囊状结构,囊内含 2 具鞭毛的精子。随后,花粉管破裂,释放出 2 精子,精子游向卵细胞(雌配子体的颈卵器中)。

Fig.1 Development of the microgametophyte of *Ginkgo biloba* (modified from reference [22])

(A) Early in its development, the pollen tube grows by tip growth and begins to form what will become a highly branched haustorial structure. The pollen tube in *Ginkgo* grows intercellularly in the nucellus; (B) Late in development, the basal end of the pollen tube enlarges into a saclike structure that contains two multiflagellated sperm. Subsequently, the basal end of the pollen tube ruptures, releasing the two sperm, which then swim to the eggs contained in the archegonia of the megagametophyte.

去存在价值,被自然选择淘汰,不动精子产生。

Evert 等<sup>[22]</sup>在教材同一段落中,先说花粉管“确保种子植物受精不再依赖于外界的水”;又说,考虑到银杏和苏铁类的花粉管只行吸器功能,花粉管输送不动精子是后来为另一用途而演化出来的变异。虽然上下文有矛盾,但是 Evert 和 Eichhorn 也意识到受精需水的环境压力并非推动花粉管受精形成的动力。

### 2.3 被子植物的花粉管是对雌蕊形成的适应

一般认为,被子植物起源于种子蕨<sup>[13]</sup>,而种子蕨无花粉管,行游动受精。由此推测,被子植物的花粉管受精是衍征。除苏铁纲和银杏纲外,现存裸子植物均有花粉管受精。可见,裸子植物也经历了从游动受精到花粉管受精的过渡。裸子植物和被子植物的花粉管受精是平行进化而来,即花粉管受精在裸子植物和被子植物中各自独立起源<sup>[26]</sup>。

前文显示,花粉管形成没有使受精摆脱水束缚的适应意义。那么,被子植物产生花粉管的生物学意义是什么呢?被子植物形成的一个关键步骤是大孢子叶转变成心皮,将胚珠包被而演化出雌蕊。心皮卷折缝合(可能是在甲虫啃食胚珠的选择压力下,植物产生的保护性适应),使胚珠不再裸露,雌蕊出现,这带来了一个问题,即花粉无法直达胚珠,运动精子不能游至胚囊。可以想象,心皮闭合的必要前提条件是花粉管形成。花粉管将精子从心皮上部表面(柱头)输送到胚珠,最后到达卵细胞附近。由此推断,被子植物产生花粉管是对雌蕊形成的适应,而受精摆脱水的束缚是早已解决了的问题,因为在花粉管行使输送精子功能之前,受精早已经不依赖外界地表水供精子游向雌配子体。

## 3 小孢子原位发育引发的花粉形成和传粉是实现无水受精的关键性演化

从蕨类演化到裸子植物,由孢子植物转变为种子植物,标志性的变化是种子的出现,而演化的一个关键节点则是孢子不再被释放而是原位发育。孢子原位发育形成的配子体由自养变为异养;配子体异养不仅使之得到孢子体的保护,更重要的是必然促进其结构简化。异养导致雌配子体体积变得如此之小,简化到只含有几个细胞,并被经小孢子壁改建的 2 层壁包被,于是花粉形成。花粉粒小为风媒或虫媒创造了条件,从而精子随花粉到达胚珠,无需游过去,使有性生殖真

正摆脱了环境中水的限制。Henry<sup>[27]</sup>也指出,花粉的出现使受精不再依赖于水(the advent of pollen eliminates dependency on water for fertilization)。Hackenberg 等<sup>[28]</sup>认为花粉的出现是种子植物对陆生适应的里程碑。大、小孢子都原位发育,由大孢子发育成的雌配子体虽然也高度退化,但体积远大于小孢子发育成的雄配子体,如裸子植物的雌配子体通常具有几个生殖器官——颈卵器,而雄配子体则无生殖器官——精子器。雄配子体与雌配子体体积大小差异悬殊,显然与雄配子体减轻体重以适应传粉有关。Singh 等<sup>[29]</sup>指出,低等植物的精子拥有鞭毛,而精子的鞭毛在种子植物的消失是传粉导致的。但实际上,传粉并未使原始裸子植物的精子失去鞭毛,精子鞭毛的消失是具运输功能的花粉管形成后才成为必然的。

小孢子原位发育开启了裸子植物一系列特征变化。首先,也是最重要的,小孢子原位发育使传粉成为可能和必然。一方面,如上文所述,小孢子原位发育使雄配子体变得如此之轻而成为花粉,可以被风或动物传播;另一方面,原位发育使得精子远离其他同种植物的卵细胞,传粉成为必不可少。化石证据显示,花粉和胚珠在约三亿七千万年前(古生代泥盆纪)的前裸子植物(progymnosperms)中就已出现<sup>[30]</sup>,这意味着在前裸子植物中,受精摆脱水的束缚可能已经完成。当然,前裸子植物花粉形成及传播传粉还远不清楚,有待进一步研究。对于真正的裸子植物,无论是没有花粉管的种子蕨和科得蕨,还是具吸器而不具运送精子结构的苏铁和银杏,以及靠花粉管输送精子的其他种子植物,传粉才是其受精摆脱水束缚的真正途径。被子植物更是发展出多样化的传粉方式,并形成与之相适应的特征,这些生殖代价都包含着受精摆脱水束缚的初始意义。其次,与风媒配套的适应特征是花粉壁的形成,利于在传播过程中保护雄配子体。孢子植物的孢子和种子植物的花粉有时合称为孢粉,二者是植物生活史中很不同的结构,但它们均适应于大气传播,形成了一些相似的特征,如趋同演化形成的以孢粉素为主要成分的保护性外壁。第三,风媒传粉后的适应,最明显的是传粉滴形成。传粉滴的功能是捕捉花粉并运送花粉至花粉室。此外,种子传播是种子植物对大孢子原位发育而不传播所带来的问题的创新性适应,也是比孢子传播更优越的植物传播策略。

花粉形成和传播使种子植物受精摆脱水束缚

的观点,在个别教材中得到部分表达。Evert 等<sup>[22]</sup>指出,“传粉和花粉管的形成使精子不靠水即可抵达卵细胞(pollination and pollen tube formation eliminate the need for water for the sperm to reach the egg)”。其对花粉管作用的理解有问题,但明确提出传粉与受精摆脱水束缚相关,这值得注意。吴相钰等<sup>[12]</sup>认为,裸子植物有性生殖“受精过程不再需要以水为媒介”,是因为“出现了花粉和花粉管”和“以浪费大量小孢子和雄配子体为代价”,笔者不同意其关于花粉管作用的观点,但肯定吴相钰等对花粉形成和传播在有性生殖摆脱水束缚中起到关键作用的论述。

#### 4 教学案例:粉管受精是对陆生的适应吗?

“大学教育的价值,不在于学习很多事实,而在于训练大脑会思考”,爱因斯坦此言所倡导的正是我国高等教育最为薄弱之处。长期以来,我国教育着重于老师传授知识,学生获取知识。批判性思维(critical thinking)教育在世界范围的大学教育中普遍受到重视,批判性教学在植物学教学中也值得提倡。植物学批判性教学,要注重培养学生的质疑能力,破除中小学教育养成的习惯,即把教材的结论当成金科玉律,当成考试标准答案的依据,无条件地接受权威的观点;要引导学生科学思维,大胆地提出自己的意见,独立地构建自己的假设。

在讲授裸子植物特征一节中,可先提出问题:粉管受精是对陆生的适应吗?中学学到的知识让同学们异口同声地回答:“是”。然后老师列出中外教材的论述,进一步支持此观点。接着,老师话锋一转,问大家:“这个结论及其依据可靠吗?”

老师让同学们回忆苔藓和蕨类植物受精为什么不能摆脱水的束缚。大家通过对苔藓、蕨类和裸子植物的有性生殖进行比较,可得出初步结论:传粉才是使受精摆脱水束缚的新途径。那么如何才能实现风媒传粉呢?同学们可推理出雄配子体体积小得以借助风力传播;传播过程中其靠花粉壁保护而不至失水和受机械损伤,进而推导出孢子不传播而原位发育和雄配子体营寄生生活的必要性。

老师还可引导学生奇思妙想,提出解决受精需水问题的其他方案,比如:1) 释放小孢子而大孢子原位发育,小孢子靠风力传播至胚珠后在花粉室中发育;2) 大孢子或雌配子体被传播而将卵细胞送至雄配子体的精子器开口处,由传粉滴带

入。前一方案未被自然选择下来,也许有其偶然性或尚未知晓的必然性。许多精子要和许多卵细胞受精,而精子器接受大孢子或雌配子体的能力受限,这使得后一假设显然行不通。

老师进一步提出原花粉、吸器和花粉管的概念及其在种子植物中的分布,结合系统树,引导同学们分析花粉管的二元起源及其在裸子植物和被子植物中的不同适应意义。

最后提出两个问题,请同学们课外在《植物学》课程的微信群或 QQ 群中讨论,要求人人发言,老师也作为平等的一员而非权威、“裁判”参与其中。

1) “花粉管使受精摆脱水束缚”这个错误的结论,为什么长期广泛流行于植物学教材和网络科普文章之中?其原因值得追究,可以众说纷纭,不必有统一认识。围绕此例,大家反思我国教育,理解面对权威而进行独立思考的重要性。

2) 请从科学精神的角度,讨论如下事例。

一论文<sup>[10]</sup>未提及“花粉管是陆生植物适应缺水生活环境演化出的新生殖结构”这一命题,也没说过“花粉管使种子植物受精摆脱水束缚”之类的话,却在网上([https://www.sohu.com/a/148033086\\_732029](https://www.sohu.com/a/148033086_732029))推介该文时宣称,“这个成果首次为‘花粉管是陆生植物适应缺水生活环境演化出的新生殖结构’提供了生物学证据,解决了那个困扰了植物学家们几十年的基础生物学问题。”

#### 参考文献(References):

- [1] 中山大学生物系,南京大学生物系. 植物学(系统、分类部分)[M]. 北京: 高等教育出版社(Biology Department, Sun Yat-sen University, Biology Department, Nanjing University. Botany (Systematics and Classification)[M]. Beijing: Higher Education Press), 1978: 164.
- [2] 吴国芳,冯志坚,马炜梁,等. 植物学(下册)[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(WU Guo-fang, FENG Zhi-jian, MA Wei-liang, et al. Botany (vol. 2)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 1992: 172.
- [3] 傅承新,丁炳扬. 植物学[M]. 杭州: 浙江大学出版社(FU Cheng-xin, DING Bing-yang. Botany[M]. Hangzhou: Zhejiang University Press), 2002: 259.
- [4] 杨继. 植物生物学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(YANG Ji. Plant Biology[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2007: 86.
- [5] 曲波,张春宇. 植物学[M]. 北京: 高等教育出版社(QU Bo, ZHANG Chun-yu. Botany[M]. Beijing: Higher Education Press), 2011: 268.
- [6] 李春奇,罗丽娟. 植物学[M]. 北京: 化学工业出版社(LI Chun-qi, LUO Li-juan. Botany[M]. Beijing: Chemical Industry Press), 2012: 219.
- [7] 李杨汉. 植物学[M]. 3版. 上海: 上海科学技术出版社(LI Yang-han. Botany[M]. 3rd ed. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press), 2013: 269.

- [8] 赵建成. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Jian-cheng. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2013: 201.
- [9] 王建书. 植物学[M]. 2 版. 北京: 中国农业科学技术出版社(WANG Jian-shu. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press), 2013: 225.
- [10] 叶创兴, 朱念德, 廖文波, 等. 植物学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(YE Chuang-xing, ZHU Nian-de, LIAO Wen-bo, *et al.* Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2014: 240.
- [11] 张宪省. 植物学[M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社(ZHANG Xian-sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press), 2014: 197.
- [12] 吴相钰, 陈守良, 葛明德. 陈阅增普通生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社(WU Xiang-yu, CHEN Shou-liang, GE Ming-de. Chen Yuezheng General Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2014: 400-401.
- [13] 马炜梁. 植物学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(MA Wei-liang. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2015: 187.
- [14] 王文和, 关雪莲. 植物学[M]. 北京: 中国林业出版社(WANG Wen-he, GUAN Xue-lian. Botany[M]. Beijing: China Forestry Press), 2015: 256.
- [15] 周云龙, 刘全儒. 植物生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社(ZHOU Yun-long, LIU Quan-ru. Plant Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2016: 320.
- [16] 贺学礼. 植物学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社(HE Xue-li. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2016: 202.
- [17] 杨世杰, 汪矛, 张志翔. 植物生物学[M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社(YANG Shi-jie, WANG Mao, ZHANG Zhi-xiang. Plant Biology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 257.
- [18] 朱诚. 植物学[M]. 北京: 北京师范大学出版社(ZHU Cheng. Botany[M]. Beijing: Beijing Normal University Press), 2017: 326.
- [19] 强胜. 植物学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(QIANG Sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 249.
- [20] 金银根. 植物学[M]. 3 版. 北京: 科学出版社(JIN Yin-gen. Botany[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press), 2018: 65.
- [21] SPICHTER R E, SAVOLAINEN V, FIGEAT M, *et al.* Systematic Botany of Flowering Plants: A New Phylogenetic Approach to Angiosperms of the Temperate and Tropical Regions[M]. Enfield, NH: Science Publishers, 2004: 58.
- [22] EVERT R F, EICHHORN S E. Raven Biology of Plants[M]. 8th ed. New York: W.H.Freeman and Company, 2013: 436-437, 455-456.
- [23] POORT R J, VISSCHER H, DILCHER D L. Zoidogamy in fossil gymnosperms: the centenary of a concept, with special reference to prepollen of late Paleozoic conifers[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 1996, 93(21): 11713-11717.
- [24] JOHRI B M. Haustorial role of pollen tubes[J]. Annals of Botany, 1992, 70: 471-475.
- [25] WU C S, CHAW S M, HUANG Y Y. Chloroplast phylogenomics indicates that *Ginkgo biloba* is sister to cycads[J]. Genome Biology and Evolution, 2013, 5(1): 243-254.
- [26] SIMPSON M G. Plant Systematics[M]. 2nd ed. Burlington: Academic Press, 2010: 136.
- [27] HENRY R J. Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants[M]. Trowbridge: Cromwell Press, 2005: 27.
- [28] HACKENBERG D, TWELL D. The evolution and patterning of male gametophyte development[J]. Current Topics in Developmental Biology, 2019, 131: 257-298.
- [29] SINGH V, PANDE P C, JAIN D K. A Textbook of Botany: Diversity of Systematics of Seed Plants[M]. Meerut: Rastogi Publications, 2009: 8.
- [30] BERG L R. Introductory Botany: Plants, People, and the Environment[M]. 2nd ed. Belmont: Thomson Learning Academic Resource Center, 2008: 478.
- [31] ZHANG J, HUANG Q, ZHONG S, *et al.* Sperm cells are passive cargo of the pollen tube in plant fertilization[J]. Nature Plants, 2017, 3: 17079.

## (上接第 63 页)

- [50] HÄCKEL S, ZOLFAGHAR M, DU J, *et al.* Fibrin-hyaluronic acid hydrogel (RegenoGel) with fibroblast growth factor-18 for *in vitro* 3D culture of human and bovine nucleus pulposus cells[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20): 5036.
- [51] SHENG B, YUAN Y, LIU X, *et al.* Protective effect of estrogen against intervertebral disc degeneration is attenuated by miR-221 through targeting estrogen receptor alpha[J]. Acta Biochimica et Biophysica Sinica, 2018, 50(4): 345-354.
- [52] RUIZ-FERNÁNDEZ C, FRANCISCO V, PINO J, *et al.* Molecular relationships among obesity, inflammation and intervertebral disc degeneration: are adipokines the common link?[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(8): 2030.
- [53] FENG C, YANG M, ZHANG Y, *et al.* Cyclic mechanical tension reinforces DNA damage and activates the p53-p21-Rb pathway to induce premature senescence of nucleus pulposus cells[J]. International Journal of Molecular Medicine, 2018, 41(6): 3316-3326.
- [54] LIANG Q Q, CUI X J, XI Z J, *et al.* Prolonged upright posture induces degenerative changes in intervertebral discs of rat cervical spine[J]. Spine, 2011, 36(1): E14-E19.
- [55] AO X, WANG L, SHAO Y, *et al.* Development and characterization of a novel bipedal standing mouse model of intervertebral disc and facet joint degeneration[J]. Clinical Orthopaedics and Related Research, 2019, 477(6): 1492-1504.
- [56] CAVALLI G, HEARD E. Advances in epigenetics link genetics to the environment and disease[J]. Nature, 2019, 571(7766): 489-499.
- [57] IKUNO A, AKEDA K, TAKEBAYASHI S I, *et al.* Genome-wide analysis of DNA methylation profile identifies differentially methylated loci associated with human intervertebral disc degeneration[J]. PLoS One, 2019, 14(9): e222188.
- [58] YANG Q, GUO X P, CHENG Y L, *et al.* MicroRNA-143-5p targeting eEF2 gene mediates intervertebral disc degeneration through the AMPK signaling pathway[J]. Arthritis Research & Therapy, 2019, 21: 97.