

## 魏江春 院士

苏俄科学院生物科学副博士 (=Ph.D.) 及生物科学博士、中国科学院大学荣誉讲席教授、中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室研究员、中国科学院院士，中国科学院中国孢子植物志编辑委员会主编，《菌物学报》编辑委员会顾问。主要从事地衣生物多样性、系统性及其物种与基因资源生物学研究。



## 中国地衣学现状综述

魏江春<sup>1, 2</sup>✉

① 中国科学院大学 北京 100094

② 中国科学院微生物研究所 北京 100101

**摘要:** 本文对中国地衣学在多样性、系统性及其物种与基因资源生物学研究方面进行了综述。文中强调了多样性和系统性研究在自然界地衣资源与研究开发之间的桥梁作用。论述了地衣结皮固沙、固碳及其基因资源在沙漠生物地毯工程中的意义。揭开了不产次生代谢产物的地衣秘密及其破解途径。

**关键词:** 中国地衣学，多样性，系统性，物种与基因，资源生物学

## A review on the present situation of lichenology in China

WEI Jiang-Chun<sup>1, 2</sup>✉① *The University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100094, China*② *The Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

**Abstract:** A short review of the lichenology in China is given by the present paper. A concept about the lichen systematic biology with three systems of storage and retrieval as a bridge between biodiversity in the nature and exploration of lichen resources is emphasized. The significance of lichen species and genes in desert biological carpet engineering is discussed. The secret that lichen doesn't produce secondary metabolites is uncovered, and a new way to solve it has been found.

**Key words:** lichenology in China, biodiversity, systematic biology, species and genes, resource biology

中国地衣研究史曾被分为林奈前的本草时期、林奈后的传统时期和现代时期 3 个阶段。林奈后传统时期的中国地衣学研究主要以外国地衣学家为

主。作为真菌学组成部分，我国真菌学奠基人、中国科学院应用真菌学研究所戴芳澜所长曾派人出国留学，从而填补了我国地衣学这一空白学科。

✉ Corresponding author. E-mail: weijc2004@126.com

Received: 2018-06-08, accepted: 2018-06-11

## 1 多样性

自从中国科学院中国孢子植物志编辑委员会于1973年成立以来,尤其是恢复研究生制度以来,我国地衣学科研发团队日益扩大,由70年代的3所科研机构 and 1所大学增至现在的7所机构和14所大学。其中地衣学研究人员由4人增至现在的40人,其中具有博士学位的33人。他们正在从事《中国地衣志》的编前研究和在研究基础上的编辑工作。按计划将于第一个一百年的2021年时完成《中国地衣志》27卷册的编研任务。随后将在《中国地衣志》的基础上以继续扩大内容和修订为主与以美国为首的国际组织合作进行英文版《Lichen flora of China》的编研。上述进展表明,现代时期的中国地衣学研究是以中国地衣学家为主。即将出版的“*The Enumeration of Lichenized Fungi in China*”(《中国地衣型真菌综览》)收录了3085种,分隶于真菌界的444属,98科,27目,9纲,2门。其中地衣型真菌418属,3050种,比1991年出版的“*An Enumeration of Lichens in China*”(《中国地衣综览》)232属1766种增加了212属1319种,包括子囊菌415属,3041种;担子菌3属9种。此外,以星号“\*”为标记的地衣外生真菌共26属,35种,包括子囊菌23属,31种;担子菌3属,4种。它们广布于中国下列各省、市和自治区:北京、黑龙江、吉林、辽宁、天津、内蒙古、新疆、宁夏、青海、甘肃、陕西、西藏、四川、重庆、贵州、云南、山西、河北、山东、河南、安徽、江苏、上海、湖北、湖南、江西、浙江、福建、台湾、广西、海南、广东和香港。至于分布在澳门的地衣,迄今尚未见报道(Wei 2018)。

由表型和基因型相似的若干生物个体组成居群;由一至若干居群组成生物种。每一个生物种都是一个独特的基因库。然而,基因本身在生物个体之外是没有生存价值的(张玉静 2000)。因此,物种多样性亦即基因库多样性。而生态系统多样性则是生物物种多样性亦即基因库多样性的生存摇篮。简言之,生物多样性是指生存于地球生物圈内生态系统多样性中的生物物种多样性。

地衣是地球生物圈内生态系统中稳定的地衣型真菌与相应藻类或蓝细菌的胞外共生群落。所谓地衣型真菌,是指那些只能与相应的藻类或蓝细菌共生时才能存活于自然界的真菌。每一个共生群落都是由一种地衣型真菌作为建群种和一种相应的藻类或蓝细菌作为伴生种所组成;个别物种还伴有衣瘦蓝细菌;该共生群落中有时还伴有生长在地衣外表的外生真菌,生长在地衣体内的内生真菌;有时还有附生在地衣体外的其他地衣作为偶见种。虽然地衣是一群地衣型真菌与相应藻类或蓝细菌稳定的胞外共生群落,但是,其中作为建群种的地衣型真菌的学名才是地衣的学名,它在生物圈中的系统地位便属于真菌界。因此,辨别地衣的种系是以其地衣型真菌的属性为依据。问题在于辨认地衣属性时,共生群落中其他成员的属性如何排除?通常共生群落中作为伴生种的稳定藻类和蓝细菌,包括衣瘦蓝细菌也被作为地衣的属性予以认可;至于外生真菌和附生地衣则容易被排除,困难在于内生真菌的排除,内生真菌也产生次生代谢产物。而次生代谢产物长久以来一直是地衣种系辨别的重要属性之一。这样一来,内生真菌的次生代谢产物有可能被当作地衣型真菌的属性之一。

地球生物圈内真菌与维管束植物之比按6:1估计(Hawksworth 1991),中国已知维管束植物按3万种计,至少有18万种真菌;其中只有和相应的藻类或蓝细菌共生才能在自然界存活的地衣型真菌占真菌界的20%(Kirk *et al.* 2008),中国至少应有地衣型真菌3.6万种。中国已知地衣型真菌种数仅占估计种数的8.5%,尚有91.5%的物种有待调查研究和认识(Wei 2018)。

## 2 系统性

根据达尔文的共祖学说,地球生物圈的所有生物均来自一个共同祖先(Darwin 1872)。因此,不同等级和分支系统的后代,各自均具有一定的共同祖征(sympleiomorphy),这些全部后代被称为单系类群(monophyletic group),是趋异演化(divergent evolution)中分化的结果;其中的部分

后代被称为并系类群 (paraphyletic group)。在趋异演化中分化的后代,除了保留其祖先的共同祖征之外,会衍生出不同的后代新特征,即所谓衍征。具有共同衍征 (synapomorphy) 而不具有共同祖征的后代则被称为复系类群 (polyphyletic group),是趋同演化 (convergent evolution) 的结果。

地衣型真菌分类学的首要任务就在于对地球生物圈内丰富多样而貌似杂乱无章又不断演化中的物种多样性,通过表型与基因型相结合的共祖共衍系统学分析,按照亲缘关系将其梳理成种、属、科、目、纲、门、界的有序等级分类系统。这些等级分类系统作为信息存取系统,连同物种原型标本存取系统以及菌、藻活体培养物存取系统(魏江春 2010)的三大存取系统,在自然界地衣生物多样性与生物资源研发之间发挥着不可缺少的桥梁作用 (Zhang & Wei 2017)。

地衣系统学由 20 世纪及以前的表型研究阶段进入 21 世纪的基因型研究阶段。后者以单基因或多基因片段的软件处理所得到的聚类分析结果为根据进行地衣的系统学研究。在石耳科 Umbilicariaceae 的表型系统学研究中,以石耳型子囊顶器结构和脐叶状地衣体为共同祖征,以疱脐叶衣体及单孢子囊为共同衍征划出疱脐衣属 *Lasallia*; 在同一共同祖征下,以非疱脐叶衣体及八孢子囊为共同衍征划出石耳属 *Umbilicaria* (魏江春 1966)。这一 *Lasallia-Umbilicaria* 表型系统得到 rDNA 多型性分析的验证(魏江春和牛永春 1994)。

近年来,根据 rDNA-ITS-5.8S 序列聚类分析,典型的石耳属成员卡诺里石耳 *Umbilicaria caroliniana* Tuck. 被组合为疱脐衣属的卡诺里疱脐衣 *Lasallia caroliniana* (Davydov et al. 2010)。根据多基因片段(3 个 rRNA 编码基因和 2 个蛋白质编码基因)的聚类分析导致石耳科内的石耳属 *Umbilicaria* 成为并系类群,疱脐衣属 *Lasallia* 连同部分石耳属成员成为复系类群 (Miadlikowska et al. 2014)。

通过表型基因型共祖共衍系统学分析结果导致石耳科的石耳属及疱脐衣属分别回归单系类群 (monophyletic group),在对属间物种边缘现象的

表基共祖共衍系统学分析中发现并创立了边缘种的概念,从而导致卡诺里疱脐衣 *Lasallia caroliniana* (Tuck.) Davydov, Peršoh & Rambold 回归石耳属的卡诺里石耳 *Umbilicaria caroliniana* Tuck. 的研究结果 (Zhang & Wei 2017)。

### 3 演化生物学

从现代海洋、湖泊与溪流中广泛存在的短暂而松散和长期而稳定的菌藻共生的类地衣现象,生长在潮间带或两栖地带岩石表面的壳状地衣,直到分布于地球陆地各自然带的两万多种地衣,犹如展现在我们面前的一幅由类地衣到地衣的演化趋势图。在水陆变迁中,类地衣菌藻共生的生命支撑系统度过了干旱难关,起到了子囊菌由水生登陆的桥梁作用 (魏江春 1983)。

在这一漫长的演化历程中,菌藻共生这一生命支撑系统在子囊菌由水生登陆的历程中起到了桥梁作用。陆生后的菌藻共生子囊菌继续保持其共生状态的生命支撑系统并通过不断繁殖和对不同生长环境的适应,形成现在的地衣。其他登陆后的菌藻共生系统由于生长环境优越而导致部分菌藻共生系统解体,脱藻后的子囊菌则逐步适应寄生或腐生生活,从而形成当今的陆生子囊菌。这一假说,有待今后科学实验的验证。

### 4 资源生物学

#### 4.1 沙漠生物地毯工程

**4.1.1 物种资源:** 沙尘暴 (sand & duststorm) 是由湍流风或狂风侵入干旱半干旱荒漠地区将大量地面沙尘吹入空中所形成的风暴 (Moore 1975); 其中的湍流风或狂风是迄今人类尚无法控制的自然现象,但是,通过对地面沙尘进行覆盖以截断沙尘灾源实现沙尘暴的防治是人类可以控制的。由于“陆地植物从沙土中所吸收的水分通过根茎叶的运输和蒸腾作用,95%–99%均散失体外,仅 1%–5% 的水分用于植物自身代谢活动,而用于构成植物体成分的水分只有 1% (周云龙 2011)”。因此,在干旱半干旱荒漠地区的人工植树造林类同于给沙漠

插入大量抽水机 (Yang & Wei 2014)。

在腾格里沙漠东南部的沙坡头地区在人工植被建立后的第 40 (1996) 年, 地衣为优势的微型生物结皮覆盖率由 0% 达 90%, 且厚度达 11mm, 从而取代了人工植被 (李守中 2005)。这是干旱半干旱荒漠地区“物竞天择, 适者生存”的生动实例。

顺应自然规律, 在干旱半干旱荒漠地带以干旱荒漠地区自然形成的地衣为优势的地毯式微型生物结皮为“模版”, 通过现代生物技术途径予以“复制”, 为沙漠铺上微型生物结皮式的“地毯”为主的“沙漠生物地毯工程”曾被提出 (魏江春 2005)。

石果衣 *Endocarpon pusillum* Hedwig 是我国西部半干旱沙漠地区微型生物结皮的优势地衣物种, 通过对石果衣的野外和实验室内光合作用的研究, 确定影响其光合活性的因素并估算其年固碳总量。结果表明: 光强和温度在一定范围内与石果衣净光合速率呈正相关; 水分对石果衣的光合影响显著, 其光合作用主要在白天降雨后进行。石果衣的年固碳总量约为  $3.885\text{g m}^{-2}\text{year}^{-1}$ , 若将中国境内的沙漠都铺上石果衣结皮, 则沙漠的年固碳量可增至  $3.143 \times 10^9\text{kg C year}^{-1}$  (Ding *et al.* 2013)。

对于分离自荒漠地衣石果衣中的共生菌、藻在

干燥和饥饿胁迫下的存活能力进行实验分析发现, 其共生藻柯氏复球藻 *Diplosphaera chodatii* Bialsuknia 仅能存活 2 个月, 而共生菌却能存活长达 7 个月 (Zhang & Wei 2011)。

**4.1.2 基因资源:** 为了探明石果衣真菌的耐干旱基因资源, 石果衣真菌全基因组 (图 1: Wang *et al.* 2014) 及转录组 (Wang *et al.* 2015) 曾被测序和分析。结果表明, 石果衣真菌基因组中含有大量抗旱基因。

石果衣真菌硫氧还蛋白 (EpTrx) 可以对 20% PEG 模拟的干旱胁迫产生明显的响应, 在毕赤酵母中过表达后, 可以增加酵母对 NaCl、山梨醇、甲萘醌的抗性。EpTrx 的 31 位 Cys 对于维持蛋白的分子伴侣活性非常重要。结合前人的实验结果推测 Cys31 对石果衣抗逆也起到重要作用 (Li & Wei 2016)。

多蛋白桥联因子 (Multiprotein-bridging factor 1:MBF1) 是一种转录共激活子, 是一种调控下游基因转录的调控因子。从石果衣真菌中发现了对生长环境具有抗性的石果衣真菌多蛋白桥联因子 Epmbf1 (图 2)。它既不同于已知的其他地衣型真菌的 mbf1, 也不同于非地衣型真菌的 mbf1, 更不同于植物、动物以及古细菌中的 mbf1 的独特多蛋白桥联因子 (Wang *et al.* 2017)。

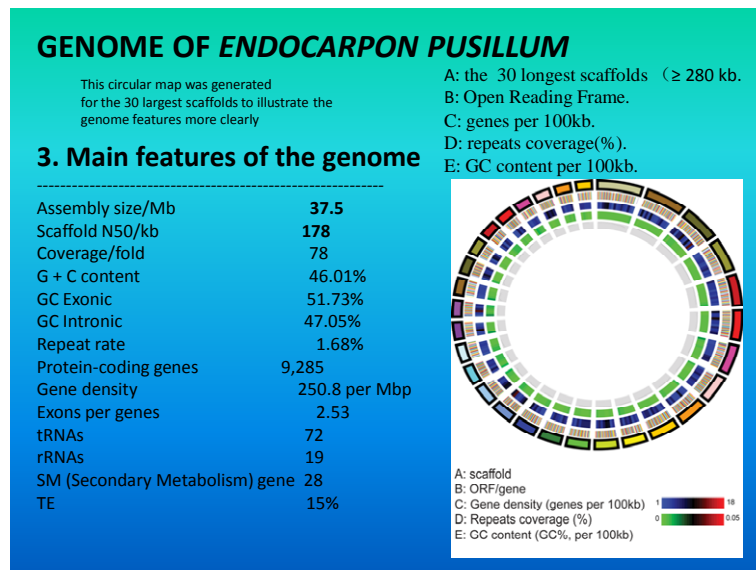


图 1 石果衣真菌基因组

Fig. 1 Genome of *Endocarpon pusillum* Hedwig.

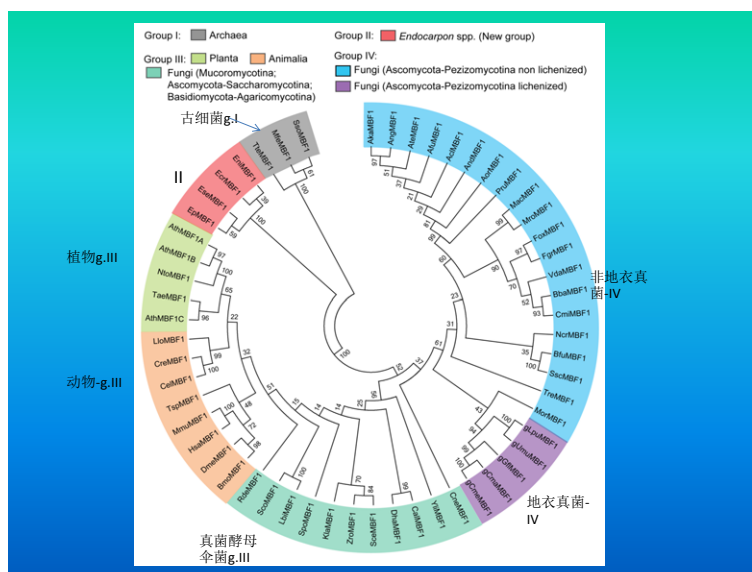


图 2 石果衣真菌多蛋白桥联因子（左上部 II 组，粉红色部分，Wang et al. 2017）

Fig. 2 Epmbf1 (Left upper part, group II, a new group, Wang et al. 2017).

石果衣真菌膜联蛋白 (*Epann*) 基因在酵母和拟南芥中表达初步研究结果表明:

(1) *Epann* 参与多种逆境胁迫的响应，异源表达 *Epann* 能够提高酿酒酵母对高温、过氧化氢和氯化钠的抵抗能力。

(2) *Epann* 定位于细胞质，高温时会发生明显的聚集；具有钙离子依赖的磷脂结合特性。

(3) 过表达 *Epann* 降低酵母细胞内的 ROS 含量，提高 CAT 活性，同时发现 *Epann* 具有过氧化物酶活性和分子伴侣活性，提高多种抗逆基因在高温胁迫时的表达水平。

(4) 过表达 *Epann* 能够提高拟南芥对过氧化氢和干旱的抵抗能力 (Zhang et al. 2017)。

#### 4.2 次级代谢产物

本实验室从不产生任何次级代谢产物的石果衣真菌全基因组中却发现了 14 个聚酮合成酶 (polyketide synthetase, PKS) 基因和 2 个非核糖体肽合成酶 (non-ribosomal peptide synthetase, NRPS) 基因 (Wang et al. 2014)。这一结果表明，这些基因一直处于沉默状态。通过激活培养途径以激活石果衣真菌基因组中沉默的聚酮合成酶 (PKS)

基因和非核糖体肽合成酶 (NRPS) 基因等，以获得其中的次级代谢产物是可行的。结果表明，通过激活培养条件：1. SA: 半固体半液体培养基 (糊精、麦芽糖)，2. PDB: 液体培养基 (蔗糖)，3. 大米培养基: 固体培养基 (淀粉)。通过激活培养后从中分离鉴定了 17 个次级代谢产物，包括 5 个生物碱类化合物 (1, 4, 6, 9, 10)，4 个萘醌类化合物 (2, 3, 5, 16)，3 个二苯酮类化合物 (7, 8, 12)，3 个萜类化合物 (13, 14, 15) 和 2 个单环芳香化合物 (11, 17)。其中石果衣菌素 A-E (1, 2, 4, 9, 16) 为新结构化合物。Endocarpin F (14) 为已知的化合物，CAS 识别号为 1217870-26-2。

此外，从其共生藻柯氏复球藻中分离出 3 个脱镁叶绿酸类化合物。化合物 18 具有中等的 DPPH 自由基清除活性，进一步试验确定化合物的 IC<sub>50</sub> 为 (69.77±0.10) μmol/L。脱镁叶绿素甲酯酸 b (18) 待发表 (Liu et al. to be published)。

受到石果衣真菌全基因组中存在沉默 PKS 基因的启发，推测不产生次生代谢产物的小囊盘衣 *Sarcogyne parviascifera* Jiao-Hong Wang & J.C. Wei 真菌中也可能存有沉默的相关基因，从而通过改变

小囊盘衣真菌的培养条件,从不产生次生代谢产物的小囊盘衣真菌中分离得到 10 种次生代谢产物,其中 8 种为新结构的色原酮类产物 sarcosciols A-H (王娇红等 2017)。

一方面,作为菌藻共生这一生命支撑系统的地衣在对低温、干旱、辐射、重金属等的抗性方面当属陆生生物之冠。它在结皮固沙、固碳,及其抗逆基因在草皮植物中的表达,对于沙漠生物地毯工程的实施均具有重要意义。另一方面,由于地衣型真菌中相关基因处于沉默状态,导致不同地衣不产或少产相应的次生代谢产物。通过不同激活培养途径,激活相关沉默基因,必将打开不产或少产次生代谢产物的地衣型真菌资源宝库,以开辟地衣型真菌活性物质筛选的现代工业化新途径成为可能。

#### [REFERENCES]

- Darwin C, 1872. The origin of Species. 6th ed. John Murras, Albermarie Street W, Edinburgh Press, London. 1-703
- Davydov EA, Peršoh De, Rambold G, 2010. The systematic position of *Lasallia caroliniana* (Tuck.) Davydov, Peršoh & Rambold comb. nova and considerations on the generic concept of *Lasallia* (Umbilicariaceae, Ascomycota). *Mycological Progress*, 9: 261-266
- Ding LP, Zhou QM, Wei JC, 2013. Estimation of *Endocarpon pusillum* Hedwig carbon budget in the Tengger Desert based on its photosynthetic rate. *Science China Life Sciences*, 56(9): 848-855
- Hawksworth DL, 1991. The fungal demotion of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95(6): 641-655
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA, 2008. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 10th ed. CABI Europe, UK. 1-771
- Li H, Wei JC, 2016. Functional analyses of thioredoxin from the desert fungus, *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *Scientific Reports*, 6: 27184: 1-10, doi: 10.1038/srep27184
- Li SZ, 2005. 50 years of research and control of desert in China. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese)
- Liu RD, Jiang SH, Li EW, Wei JC, 2018. A preliminary study on the secondary metabolites from the mycobiont and phycobiont of lichen *Endocarpon pusillum* Hedwig. *Mycosystema*, 37(2): 246-255
- Liu RD, Jiang SH, Cheng XM, Li EW, Wei JC. Diversity of Secondary Metabolites from Cultured Lichen Fungus *Endocarpon pusillum* Hedw. (Verrucariaceae, Verrucariales, Eurotiomycetes, Ascomycota)(to be published)
- Miadlikowska J, Kauff F, Högnabba F, Oliver JC, Molnár K, Fraker E, Gaya E, Hafellner J, Hofstetter V, Gueidan C, Otálora MAG, Hodkinson B, Kukwa M, Lücking R, Björk C, Sipman HJM, Burgaz AR, Thell A, Passo A, Myllys L, Goward T, Fernández-Brime S, Hestmark G, Lendemer J, Lumbsch HT, Schmull M, Schoch C, Sérusiaux E, Maddison DR, Arnold AE, Lutzoni F, Stenroos S, 2014. A multigene phylogenetic synthesis for the class Lecanoromycetes (Ascomycota): 1 307 fungi representing 1 139 infrageneric taxa, 317 genera and 66 families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79: 132-168
- Wang YY, Liu B, Zhang XY, Zhou QM, Zhang T, Li H, Yu YF, Zhang XL, Hao XY, Wang M, Wang L, Wei JC, 2014. Genome characteristics reveal the impact of lichenization on lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *BMC Genomics*, 15: 34
- Wang YY, Zhang XY, Zhou QM, Zhang XL, Wei JC, 2015. Comparative transcriptome analysis of the lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* elucidates its drought adaptation mechanisms. *Science China Life Sciences*, 58(1): 89-100
- Wang YY, Wei XL, Huang JP, Wei JC, 2017. Modification and functional adaptation of the MBF1 gene family in the lichenized fungus *Endocarpon pusillum* under environmental stress. *Scientific Reports*, 7: 16333, doi:10.1038/s41598-017-16716-4
- Wang JH, Li EW, Wei JC, 2017. A preliminary study of the isoprenylated chromones from lichenized fungus *Sarcogyne parviascifera* J.H. Wang & J.C. Wei. *Mycosystema*, 36(4): 492-502 (in Chinese)
- Wei JC, 1966. A new subgenus of *Lasallia* Merat emend. Wei (Veji). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 11(1): 1-10 (in Chinese)
- Wei JC, 1983. The species concept in lichens and the theory

- of evolution. Science Press, Beijing. 169-170 (in Chinese)
- Wei JC, Niu YC, 1994. RFLP-analysis of DNA in the Umbilicariaceae and its significance in systematics. 8-12 (in Chinese)
- Wei JC, 1991. An enumeration of lichens in China. International Academic Publishers, Beijing. 1-278
- Wei JC, 2005. Desert biological carpet engineering – a new way to control the arid desert. *Arid Zone Research*, 22(3): 287-288 (in Chinese)
- Wei JC, 2010. The biodiversity of pan-fungi and the sustainable development of humanbeings. *Bulletin of Chinese Academy of Science*, 25(6): 645-650 (in Chinese)
- Wei JC, 2018. The enumeration of lichenized fungi in China (revised edition). China Forestry Publishing House, Beijing. 1-543 (in press)
- Yang J, Wei JC, 2014. Desert lichens in Shapotou region of Tengger Desert and bio-carpet engineering. *Mycosystema*, 33(5): 1025-1035
- Zhang T, Wei JC, 2011. Survival analyses of symbionts isolated from *Endocarpon pusillum* Hedwig to desiccation and starvation stress. *Science China Life Sciences*, 54(5): 480-489
- Zhang Y, Wei JC, 2017. Researches on the generic classification based on symplesiomorphy of genotype and phynotype in the family Umbilicariaceae (Ascomycota). *Mycosystema*, 36(8): 1089-1103
- Zhang YL, Li H, Wang YY, Wei JC, 2017. The calcium-binding protein EpANN from the lichenized fungus *Endocarpon pusillum* enhances stress tolerance in yeast and plants. *Fungal Genetics and Biology*, 108: 36-43
- Zhou YL, 2011. Plant biology. 3rd ed. Higher Education Press, Beijing. 1-567 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 李守中, 2005. 中国沙漠研究与治理50年. 北京: 海洋出版社.
- Moore WG, 1975. 地理学辞典. 刘伉 (译). 北京: 商务印书馆.
- 王娇红, 李二伟, 魏江春, 2017. 小囊网盘衣真菌新色原酮类次级代谢产物的初步研究. 菌物学报, 36(4): 492-502
- 魏江春, 1966. 胞脐衣属的一新亚属. 植物分类学报, 11(1): 1-10
- 魏江春, 1983. 地衣的物种概念与进化论. 进化论选集. 北京: 科学出版社. 169-170
- 魏江春, 2005. 沙漠生物地毯工程—干旱沙漠治理的新途径. 干旱区研究, 22(3): 287-288
- 魏江春, 2010. 菌物生物多样性与人类可持续发展. 中国科学院院刊, 25(6): 645-650
- 魏江春, 牛永春, 1994. 石耳科rDNA多型性分析及其系统学意义. 中国科学院真菌地衣系统学开放实验室年报, 8-12
- 周云龙主编, 2011. 植物生物学. 第3版. 北京: 高等教育出版社. 1-567

(本文责编: 王敏)