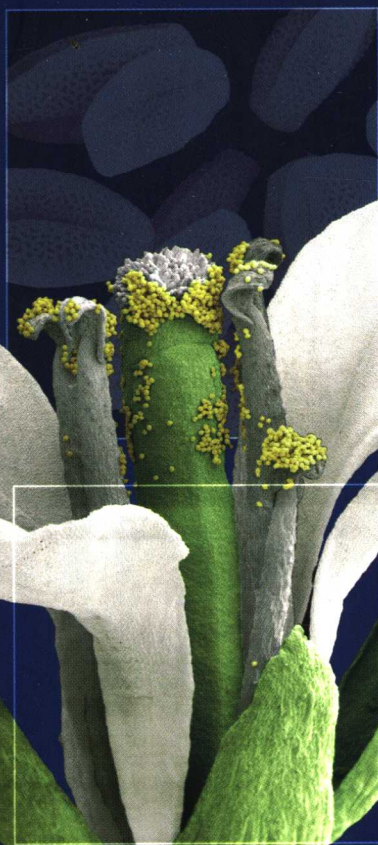
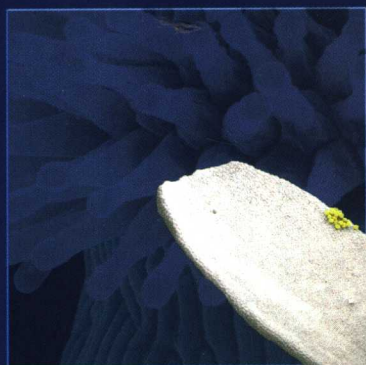


模式生物丛书

拟南芥

A.thaliana

曹仪植 主编



9.748.3
9



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

模式生物丛书

拟 南 芥

曹仪植 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

图书在版编目(CIP)数据

拟南芥/曹仪植主编. —北京:高等教育出版社,
2004.6

(模式生物丛书)

ISBN 7-04-014589-8

I. 拟... II. 曹... III. 拟南芥 IV. Q949.748.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 026848 号

策划编辑 吴雪梅

责任编辑 田 军 封面设计 王凌波

责任绘图 朱 静

版式设计 马静如

责任校对 张 颖 俞声佳

责任印制 陈伟光

出版发行 高等教育出版社

购书热线 010-64054588

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 010-82028899

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

开 本 787×960 1/16

版 次 2004 年 6 月第 1 版

印 张 15.25

印 次 2004 年 6 月第 1 次印刷

字 数 280 000

定 价 24.00 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

前 言

有一些植物是人们十分熟悉的,例如水稻、小麦、玉米、大豆、松柏树和杨树等等,但近年来一种名不见经传,又无明显经济价值的小个子植物——拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)一跃而成为大名鼎鼎的明星,成为生物学家关注的焦点,尤其是分子生物学家、遗传学家和发育生物学家的宠儿,并冠以“模式植物(model plant)”的美名。人们不禁要问,它是谁?为什么“顷刻”之间得宠?对此问题的回答还得从模式两字说起。

所谓模式生物(model organism)是指生物的一个物种(species),它在人们研究生命现象的过程中长期、反复的被作为研究材料,并且,从这个物种的研究中得出的许多生命活动规律往往代表了许多物种共同的规律。于是人们在对该物种的形态、解剖、生理、生化、细胞及遗传进行全面分析和归纳的基础上,把它作为典范,将对其研究中得出的规律,推演到相关的生物物种中,从而加快了对其他各种生物研究的步伐。为了说明模式生物的重要性,让我们来回顾一下模式生物的形成历史。

模式生物中最熟知的物种之一是果蝇,人们可能会奇怪,为什么一些遗传学的规律均来自对果蝇的研究?这是因为对遗传学家来说,果蝇是十分理想的遗传学研究的材料,其优点可归纳为以下几方面:个体容易培养,一般在一个小试剂瓶中可培养成千个果蝇,只需喂饲十分廉价的食物;在室温中只需两周左右就可完成生活周期,且一对交配后的果蝇可繁殖出几百个后代;容易对其进行实验操作,操作前将其麻醉,复苏后又可继续用以繁殖;雌雄很易鉴别,可在显微镜下,甚至有时用肉眼进行区分,这十分有利于遗传分析;果蝇幼虫唾液腺细胞中有巨大染色体,十分方便进行染色体鉴别与分析;容易采用各种途径取得遗传变异体。并且为了方便可靠起见,也可以从个人实验室或专门的果蝇资源中心索取。总之,果蝇具有许多独特的优点,正因为这样,在20世纪30年代,摩尔根及其学生利用果蝇作为研究材料,取得了遗传学开创性的、里程碑式的研究成果,从果蝇研究取得的大量信息极大地推动了整个生物界遗传学研究,可见,模式生物在生命科学研究中起着重要作用。

作为模式生物必须具备的基本条件,从许多已有的模式生物中大致可归纳以下几点:必须容易培养,成本低廉,随时获取以供实验研究,繁殖周期短,并能在短时间内产生大量的后代;满足研究分析的需求;十分方便地取得种内的遗传

变异体;已经过长期研究取得该物种的丰富背景信息。

大多数物种不一定具备所有以上要求。例如人类本身是否可作为一个模式生物物种?人类显然不具有作为模式生物所需要的一些特点:人具有相对长的繁殖时间,所生育的后代十分有限,而且不能依实验目的进行选择交配。由于与模式生物的要求相距甚远,因此在20世纪80年代以前人类遗传学处在相对落后的状况。然而,近年来对于人类遗传学的研究产生了戏剧性的变化,由于分子生物学发展的突飞猛进,DNA分析技术的日臻完善,人类基因组序列的测定完成,使对人类的研究突破了传统研究手段的局限,人成为新的一个模式生物进入生命科学研究的史册。

此外,常用的模式生物还有大肠杆菌(*Escherichia coli*)、啤酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)、粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)、小鼠(*Mus musculus domesticus*)、玉米(*Zea mays*)、拟南芥和水稻(*Oryza sativa*)等。

栖居于哺乳动物肠道中的大肠杆菌是模式细菌,是作为实验材料使用最广泛的一种细菌,例如DNA如何复制以及外源DNA转化等分子生物学理论和方法均来自对大肠杆菌的研究,许多研究还利用大肠杆菌突变体进行。链孢霉属的粗糙脉孢菌是生物化学研究的重要模式生物。1941年Beadle和Tatum分离出一系列粗糙脉孢菌的生化突变株,从而确定了一系列生化途径以及了解突变是怎样影响这些生化途径的。它的研究使遗传学与生物化学紧密结合起来,研究成果不仅极大地丰富了微生物学本身,而且也推动了分子遗传学的发展。微生物的另一模式生物代表是啤酒酵母,它是研究得最为详尽的真核微生物,它不仅具有个体大、易培养、典型的真核细胞结构等特点,而且作为实验材料具有十分方便的可操作性,这些特点使其成为进行原核基因和真核基因表达研究的理想的模式生物。在分子生物学研究中还制备了模拟的酵母人工染色体和细菌人工染色体,从而使大片段DNA克隆得以实现。

除了以上一些模式微生物外,一些真核生物也作为模式生物得到广泛深入的研究。高等植物中的玉米是用作遗传分析的典型材料,生物界家喻户晓的Barbara McClintock有关转座因子的理论就是将玉米作为研究材料,从而成为了分子遗传学发展史上的重要里程碑。近来,我国科学家完成了籼稻的精细基因组测序,一些其他国家相继完成粳稻的测序工作。随着水稻基因组测序完成,作为世界上主要粮食作物的水稻也成为模式植物。通过禾本科植物共线性分析一定会推动粮食作物的研究进程。哺乳动物中的实验小鼠是大家熟知的模式动物,据对鼠基因组(25亿碱基对)初步分析表明,99%的鼠基因均能在人体中找到相对应的基因。它作为模式动物涉及的研究范围很广,仅就其个体及其细胞作为实验材料,就提供了有关癌症和免疫遗传基础的珍贵实验结果。

笼统地说,以上多种模式生物在生物科学研究的舞台上已展现多年,而最不

为大家所知的“模特”就数模式植物——拟南芥了。人们不禁要问,它之所以成为生物科学研究舞台上的新星具备了什么样的超凡“资质”?我们不妨一一列举如下:

1. 拟南芥植株很小,所占空间也很少,成熟个体一般为 15 cm 高,最高可长至 30~40 cm 高。大量的植株可以栽培在一块很小的地方,可大批量在温室中培养,也可在培养皿中生长。这对植物科学研究来说,取材十分方便,生长条件十分易于控制,从而排除因环境变化而导致实验结果的偏离。

2. 拟南芥生活周期很短,它从种子萌发,经生长发育,再形成种子,完成一个生活周期只需 6~8 周时间,且生长无明显季节性。因此,与玉米模式系统不同,它可在一年中繁殖许多代,这十分有利于快速的遗传分析。

3. 每株拟南芥可产生上万粒种子,这为子代性状分析提供了足够的群体,也可容易地扩增变异株的种子库。再加上它的种子十分小,使它成为理想的诱变实验材料。

4. 拟南芥是典型的自交繁殖植物,开花后一般为自体受精,因此在人工诱变后可在子二代中直接筛选变异株的纯合子。根据遗传分析需要,在实验室条件下也可进行受控制的异花授粉,很易完成人工杂交。

5. 经人工诱变或天然群体筛选可产生十分理想的拟南芥突变株。目前已通过化学、物理和分子生物学手段取得了数量庞大的突变体种子库,研究人员可容易地从网站上查询订购。

6. 拟南芥为二倍体,其单倍体染色体数为 5,而模式植物玉米是多倍体,这使拟南芥更易作为研究材料。拟南芥可更为直接地鉴定隐性性状,而不致发生基因剂量效应(dosage effect)导致的复杂性。

7. 拟南芥核基因组是目前已知高等植物中最小的。至 2000 年底公布的 5 条染色体测序结果全长为 1×10^8 bp 左右,而相对玉米为 6.6×10^9 bp,小麦为 1.6×10^{10} bp,水稻为 4.5×10^8 bp,豌豆为 4.5×10^9 bp。除了拟南芥是核基因组最早被全序列测定之外,它的线粒体基因组和叶绿体基因组已早于核基因组完成了全序列测定。由于拟南芥全部三个基因组全序列的测定完成,使其成为被子植物中第一个完成全部基因组测定的植物,这为遗传和分子生物学研究奠定了坚实的基础,也使其成为名副其实的模式植物。

8. 近年来,许多实验室将注意力投向拟南芥,做了大量的基础研究,从而取得了十分丰富的有关拟南芥的基础信息,例如遗传图谱和物理图谱的详细信息,人工诱变取得的大量突变体,已有成熟可操作的转化导入 DNA 的方法等,使拟南芥研究成果为其他植物的相关研究提供了十分丰富的信息。

回顾拟南芥研究历史,它最早被欧洲学者 Laibach(1943 年)选为模式遗传生物,以后被美国学者 Redei(1970 年)详细研究,1980 年公布了它的遗传图谱,

1987 年召开了专门有关拟南芥研究的国际会议,但真正把拟南芥作为首选模式植物,是进入 20 世纪 90 年代后,植物学家、遗传学家和分子生物学家开始投入大量财力、物力,专注于拟南芥的研究。总的说来,主要是利用拟南芥作遗传学和分子生物学研究,而发育的分子生物学研究成果是其最引人注目之处。如果说目前水稻是单子叶植物耀眼的模式植物的话,那么拟南芥是与之相媲美的双子叶模式植物。

本书共分 11 章,主要是面向初步涉足拟南芥研究的研究工作者和广大从事植物科学研究的师生,介绍拟南芥最基础的生物学背景资料和基本实验手段。由于拟南芥涉及生物学研究的各个方面,我们不可能详细介绍其每个领域,只是着重于拟南芥被作为模式植物所研究出的最重要成果,即发育分子生物学的进展。依章节顺序来说,分为三个部分:第一部分为拟南芥生物学基本信息,包括形态、细胞、遗传、生化和基因组;第二部分对拟南芥作为模式植物得到的分子遗传学成果作典型实例剖析,包括激素与基因表达调控,光信号传导及光形态建成,花发育和同源异形基因表达;第三部分主要介绍拟南芥研究中两个十分重要的实验手段,即组织培养和 DNA 转化,拟南芥诱变与突变体筛选。书末列出两个附录,附录一介绍拟南芥基本培养方法,附录二介绍如何索取拟南芥信息资源。希望读者读了本书后,对拟南芥为何作为模式植物,以及如何利用拟南芥开展与之相关的研究有所了解和帮助。

以拟南芥作为实验材料进行遗传学、生理学和分子生物学研究在我国开展历史还不长,我院近年来虽然用拟南芥作材料开展了分子生物学、遗传学和细胞生物学研究,但毕竟取得的经验有限,仍然需要不断进取。可喜的是我院一些从事过拟南芥工作的青年教师也参加到本书的编写工作中,使本书的内容增添了实践性、前沿性。当然同时也会显出经验不足,故编写中错误和不足之处实属难免,衷心地希望得到读者的批评和指正。

兰州大学生命科学学院

曹仪植

2002 年 12 月

目 录

前言	(i)
1 拟南芥属植物的种类分布及其演化关系	(1)
1.1 十字花科的概况	(1)
1.2 拟南芥属(<i>Arabidopsis</i> (L.) Heynh.) 的种类与分布	(3)
2 拟南芥形态建成	(10)
2.1 果实和种子形态建成	(10)
2.2 拟南芥根的形态建成	(16)
2.3 茎的结构及形态建成	(20)
2.4 叶的形态建成	(25)
2.5 花的形态建成	(28)
3 拟南芥遗传分析	(32)
3.1 分离分析	(33)
3.2 连锁遗传分析与染色体作图	(35)
3.3 拟南芥细胞遗传学分析	(40)
4 拟南芥基因组	(45)
4.1 拟南芥核基因组构成	(46)
4.2 拟南芥叶绿体基因组	(55)
4.3 拟南芥线粒体基因组	(59)
4.4 遗传信息在基因组之间的流动	(65)
4.5 拟南芥基因组与水稻基因组比较	(66)
5 拟南芥的代谢途径	(69)
5.1 氨基酸合成	(69)
5.2 核苷酸合成	(75)
5.3 维生素	(76)
5.4 甘油酯	(77)
5.5 淀粉	(81)

5.6 拟南芥的次生代谢	(85)
6 细胞骨架、细胞壁和表皮蜡	(95)
6.1 细胞骨架	(95)
6.2 植物细胞壁的结构、合成与功能	(108)
6.3 表皮蜡和 <i>eceriferum</i> 突变体	(117)
7 组织培养和基因转化	(120)
7.1 引言	(120)
7.2 拟南芥组织培养	(122)
7.3 拟南芥基因转化	(127)
7.4 拟南芥组织培养和转化的应用	(134)
8 拟南芥诱变与突变体筛选	(136)
8.1 化学诱变法	(137)
8.2 T-DNA 介导的诱变	(141)
8.3 转座子介导的诱变	(149)
8.4 如何通过表型来筛选突变体	(155)
9 光信号传导及光形态建成	(157)
9.1 拟南芥的光受体系统	(157)
9.2 光信号传递途径	(160)
9.3 光调节基因的转录水平调控	(164)
9.4 光敏色素基因的转录调控	(166)
10 成花诱导和花的发育	(171)
10.1 成花诱导	(171)
10.2 花的发育	(179)
10.3 拟南芥开花相关基因与水稻基因组分析结果相比较	(184)
11 植物激素作用的分子机制	(187)
11.1 乙烯	(188)
11.2 细胞分裂素	(193)
11.3 ABA	(196)
11.4 赤霉素(GA)	(199)

附录一 拟南芥栽培和种子贮存	(203)
附录二 拟南芥研究中的生物信息学 Web 资源和工具	(209)
参考文献	(232)

1

拟南芥属植物的种类分布及其 演化关系

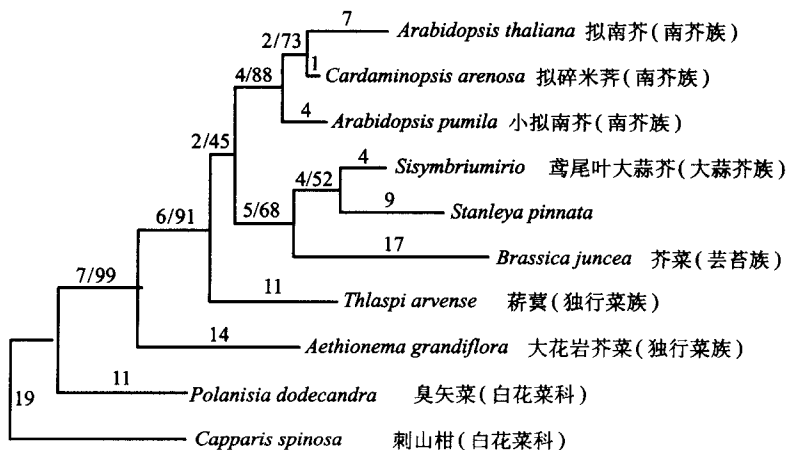
众所周知,中国是世界上被子植物物种多样性最丰富的国家之一。一般认为植物界中的被子植物在地球上的出现是白垩纪或更早些时候,到第三纪时被子植物已逐渐发展为世界上占优势的类群。据统计世界上现有被子植物 544 科(按 Hutchinson 系统),12 500 属,225 000 种。中国被子植物的多样性位居世界第三,约有 291 科,3 169 属和 24 357 种,仅次于地处热带的巴西和马来西亚。现今,被子植物占据着生物圈的大部分空间,是世界森林植被的主要组成成分,其生物多样性的变化对全球环境变化及生态平衡具有举足轻重的作用,与人类生存息息相关。

20 世纪 80 年代以来,分子生物学发展的突飞猛进大大促进了植物进化生物学、植物分子系统学和生物多样性的研究。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)已成为有花植物研究的模式材料,被称为植物“果蝇”。对拟南芥研究取得的知识将对作物和其他植物起到重要作用。并且对未来在属、种、种群水平上研究进化过程也显得十分重要。为了有效利用对模式植物——拟南芥的研究成果,有必要对其系统发育关系有所了解。本章就拟南芥,拟南芥属(*Arabidopsis*)及其在十字花科(*Brassicaceae*)中的系统发育地位做一介绍,为拟南芥植物的个体发育研究及其他方面的研究奠定基础。

1.1 十字花科的概况

从被子植物系统演化的角度讲,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)是被子植物中的一个植物种,属于拟南芥属(*Arabidopsis*),十字花科(*Brassicaceae*, *Cruciferae*),白花菜目(*Capparales*),双子叶植物纲(*Dicotyledoneae*),被子植物门(*Angiosperms*)。

giospermae) 和植物界(Plantae)。全世界大约有十字花科植物 340 属, 3 350 种, 是北半球温带地区最广泛分布的种、属。特别集中分布在西南亚和中亚(约 900 种, 530 种为本地区特有种)以及地中海地区的一些国家(约 630 种, 290 种为本地区种), 北极、北美西部和南美的高山也有分布。中国有 102 属, 412 种, 其中 8 属 115 种为中国特有, 广泛分布在全国各地, 以西南、西北、东北高山及丘陵地带为多。



经典形态分类学(主要依果实和种子形态)的研究表明,十字花科起源于广义白花菜目,近期的分子生物学研究证实了经典形态分类学的研究结果。图 1.1 是基于分析编码叶绿体核酮糖 1,5 - 二磷酸羧化酶大亚基基因(*rbcL*)的结果,而建立的具有代表性的 10 种十字花科植物的分子系统树。图 1.1 示十字花科和白花菜科植物叶绿体 *rbcL* 基因 1 347 bp 长度区域核苷酸序列的最大简约性分析(maximum parsimony analysis)。图中每个分支上前一数值标示出推测的核苷酸变化数,后一数值表示所有分支对两个或两个以上分类单位的 100 个重复中的自展分析值(boot strap value)得知十字花科是单系起源,并且与同属于白花菜目的白花菜科(Capparaceae)亲缘关系最近。

1.2 拟南芥属(*Arabidopsis* (L.) Heynh.) 的种类与分布

1.2.1 拟南芥属的来源和主要特征

双名法(bionomial system)的创立人,瑞典分类学大师林奈(Carolus Linnaeus, 1707—1778)在其巨著《植物种志》(Species Plantarum, 1753)中列出了南芥属(*Arabis* L.)和大蒜芥属(*Sisymbrium* L.)两个属,而现在知道拟南芥属(*Arabidopsis* (DC.) Heynh.)中的一些植物分散在这两个属,甚至碎米荠属(*Cardamine* L.)之中。1842 年,德国植物分类学家 G. Heynhhold 把南芥属和大蒜芥属的一些种类分离出来,另立新属拟南芥(*Arabidopsis* (L.) Heynh.),学名为 *Arabidopsis*,它是由 *Arabi*(南芥) + *opsis*(希腊语“相似”)组成,意思是与南芥属相似,故名拟南芥属。*Arabidopsis* (L.) Heynh. 的中文译名曾经还有“鼠耳芥”属,但目前越来越多的人倾向使用拟南芥。该属与南芥属的不同之处在于:拟南芥属植物其长角果呈圆筒状;种子中含有水溶性黏状物质,遇水发黏;种子子叶背倚胚根。南芥属植物的长角果呈扁形;种子遇水不黏;子叶缘倚胚根。大蒜芥属不同于拟南芥属和南芥属的特点是叶片具有裂片,花瓣黄色。依据以上特征可将拟南芥属从南芥属和大蒜芥属中分离出来。

拟南芥属植物主要特征为一年、二年或多年生草本;无毛或有混杂的单毛与分支毛,萼片斜向上展开,近相等;花瓣白色、淡紫色或淡黄色;雄蕊 6 枚,花丝无齿,花药长圆形或卵形;侧蜜腺为环形或半环形(*A. thaliana* 和 *A. yadongensis* 为半球形),中蜜腺为网状(有些种为两个突起),常与侧蜜腺汇合;雌蕊子房无柄(除 *A. toxaphylla* 有短柄),花柱短而粗,柱头扁头状,很少近 2 裂;长角果近圆筒状,开裂;果瓣有 1 中脉和网状侧脉,隔膜有光泽;种子每室 1 行或 2 行,种子卵

状,近光滑,棕色,遇水有胶黏物质产生;子叶宽长圆形,背倚胚根。

1.2.2 世界拟南芥属的种类与分布

十字花科植物的分类主要依据花、果实和种子的形态。一方面,研究者使用的材料(蜡叶标本)往往要么是花,要么是(未成熟)果实,很难得到花果和种子等较为理想的研究材料。另一方面,十字花科植物本身虽然具有明显区别于其他被子植物科(family)的特征,但在科之下,各个特征在同一个属(genus)中的进化不完全同步。因此,十字花科植物一些种在属一级的位置容易出现波动,拟南芥属植物的系统地位研究同样缺乏较为可信的结论。根据各种资料记载,世界拟南芥属植物有33种(包括亚种和变种)(见表1.1)。随着对拟南芥属及其近缘属植物分子系统学的深入研究,该属的种类和数目会产生变化。

表 1.1 世界拟南芥属植物的种类与分布

植物名(俗名)	学名(拉丁名)	地理分布
大夏拟南芥	<i>Arabidopsis bactriana</i>	中亚
短茎拟南芥	<i>A. brevicaulis</i>	巴基斯坦
囊叶拟南芥	<i>A. bursifolia</i>	西伯利亚北部
	<i>A. drassiana</i>	克什米尔
糖芥状拟南芥	<i>A. erysimoides</i>	沙特阿拉伯
	<i>A. esepata</i>	阿富汗
合萼拟南芥	<i>A. gamosepala</i>	阿富汗
喜马拉雅拟南芥	<i>A. himalaica</i> (Edgew.) O. E. Schulz	中国,喜马拉雅山西部,巴基斯坦
叶芽拟南芥	<i>A. halleri</i> ssp. <i>gemmifera</i> (Matsumura) O' Kane et Al-Shehbaz	朝鲜,日本,中国东北
	<i>A. kneuckeri</i>	埃及
	<i>A. korshinskyi</i>	中亚
毛果拟南芥	<i>A. lasiocarpa</i>	喜马拉雅山西部,巴基斯坦
琴叶拟南芥	<i>A. lyrata</i> ssp. <i>kamchatica</i> (Fischer ex DC.) O' Kane et Al-Shehbaz	朝鲜,日本,西伯利亚,北美北部,中国东北
柔毛拟南芥	<i>A. mollissima</i>	阿富汗,中亚,中国,喜马拉雅山西部,巴基斯坦
粗根拟南芥	<i>A. monachorum</i> O. E. Schulz	中国西部
	<i>A. ovczinnikovii</i>	中亚
幼小拟南芥	<i>A. parvula</i>	俄罗斯东南部,中亚,土耳其
小拟南芥	<i>A. pumila</i> N. Busch	阿富汗,中国,伊朗,巴基斯坦,俄罗斯东部,中亚,南亚和西亚

植物名(俗名)	学名(拉丁名)	地理分布
高山拟南芥	<i>A. pumila</i> var. <i>alpine</i> (Korsh) O. E. Schulz	中国西部(帕米尔)
策勒拟南芥	<i>A. qaranica</i> Z. X. An	中国西部(新疆策勒县)
	<i>A. russelliana</i>	巴基斯坦
	<i>A. sarbalica</i>	克什米尔
直立拟南芥	<i>A. stricta</i> (Camb.) N. Busch	中国, 印度, 喜马拉雅山西部, 尼泊尔, 阿富汗, 中亚, 巴基斯坦, 俄罗斯东部
	<i>A. suecica</i>	北欧
裂叶拟南芥	<i>A. taraxacifolia</i>	巴基斯坦
拟南芥	<i>A. thaliana</i> (L.) Heynh.	欧亚, 北非, 北美
西藏拟南芥	<i>A. tibetica</i> (Hook. f. et Thoms) Y. C. Lan	中国, 喜马拉雅山, 克什米尔, 巴基斯坦
弓叶拟南芥	<i>A. toxophylla</i> (M. Beih) N. Busch	阿富汗, 中亚, 俄罗斯西部, 中国新疆
毛果拟南芥	<i>A. trichocarpa</i> R. F. Huang	中国西部(青海互助县加定乡)
	<i>A. tschuktschorum</i>	远东
托穆尔拟南芥	<i>A. tuemurica</i>	中国西部(新疆温宿县托穆尔峰)
卵叶拟南芥	<i>A. wallichii</i> (Hook. f. et Thoms) N. Busch	阿富汗, 中亚, 喜马拉雅山西部, 伊朗, 巴基斯坦, 中国西藏
亚东拟南芥	<i>A. yagodensis</i> K. C. Kuan et Z. X. An	中国西部

从表 1.1 可以看出, 该属植物的绝大多数分布在中亚、喜马拉雅山临近地区, 以及中国西部, 以干旱和高寒的极端环境为其主要生活环境。这些地区可能是该属植物多样性的起源和分布中心。

1.2.3 拟南芥属的系统地位

为了验证一个科内不同属间的系统地位, 人们采用了科下分类单位族(tribe)的概念, 族的地位高于属(genus)。传统的形态学分类研究表明, 拟南芥属(*Arabidopsis*)属于十字花科大蒜芥族(Sisymbreinae)。近来, 有人选择了十字花科不同族、不同属的 100 多种植物, 采用分子生物学方法对其进行了叶绿体 DNA 限制性位点多态性分析(图 1.2), 该系统树是取自 345 个可变异的限制性内切酶位点进行简约分析得到的自展分析共有区系统树。结果发现一些种、属

和族的范围界定与经典形态学的分类结果存在很大分歧。DNA 相似性分析显示拟南芥(*Arabidopsis*)与南芥族(*Arabideae*)的关系更为接近,与大蒜芥族的关系很远。当然,经典形态学分类结果也支持了分子生物学的研究结果,例如经典分类的一个显著形态特征就是南芥族植物有分支毛,而大蒜芥族、芸苔族(*Brassicaceae*)和独行菜族(*Lepidieae*)植物为单毛。图 1.1 和图 1.2 的 DNA 数据表明,琴叶南芥(*Arabis lyrata*)和 *Cardaminopsis arenosa* 与拟南芥(*A. thaliana*)的亲缘

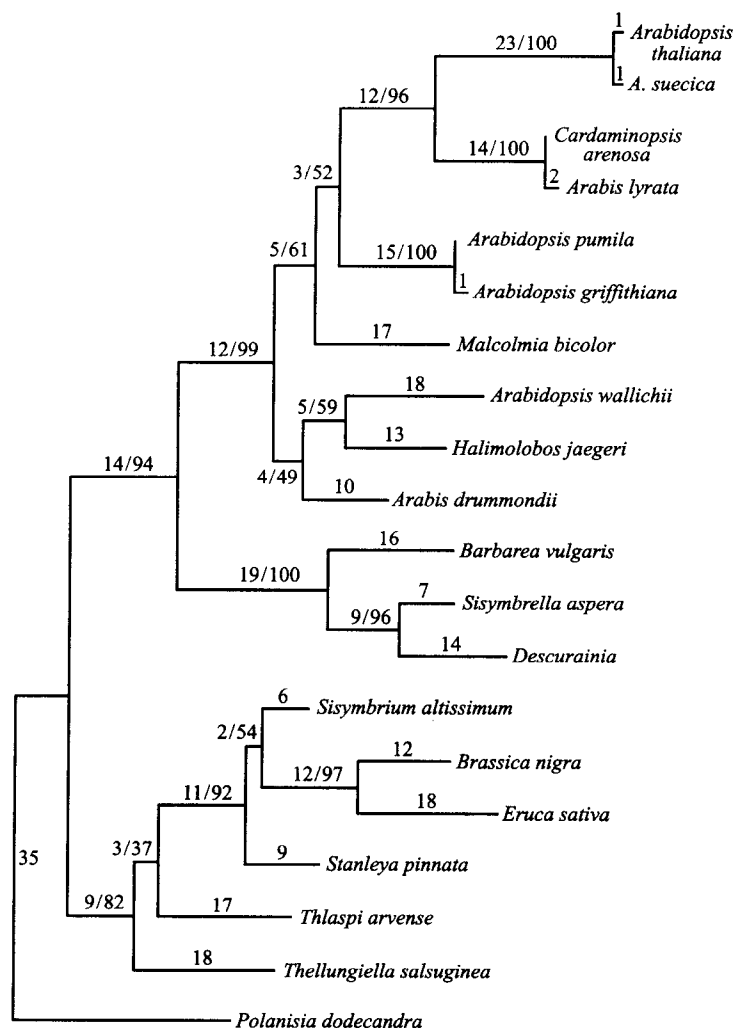


图 1.2 基于叶绿体 DNA 限制性内切酶图谱所建立的一些十字花科植物的分子系统树

每个分支上一数字为限制性内切酶位点改变数,后一数字表示所有分支对两个或两个以上分类单位的 100 个重复中的自展分析值

关系非常近,甚至超过了拟南芥属的其他种类,说明对于拟南芥属的形态学分类地位的界定可能是人为的。虽然 *Thellungiella salsuginea* 的形态特征与拟南芥属相近,因而有人把它放在拟南芥属中,但 DNA 的数据表明两者相距很远。由此看来,与拟南芥属植物在分子遗传学研究方面的成就相比,拟南芥属植物的系统地位、拟南芥属内植物种类的确定,甚至十字花科内族间、属间植物的系统演化关系远远落后,今后需要结合形态学和分子生物学的证据进行长期研究。

1.2.4 中国拟南芥属植物的种质资源

我国拟南芥属植物的种类和数量有不同的报道。综合各种资料,估计中国有拟南芥属植物 15 种,1 个变种(表 1.2)。在西北、西南都有分布,其中西藏较多,有 10 个种,新疆 5 种 1 变种,云南 4 种,其他地区的分布较少。亚东拟南芥(*A. yadongensis*)、毛果拟南芥(*A. trichocarpa*)、托穆尔拟南芥(*A. tuemurica*)和策勒拟南芥(*A. qaranica*)是中国特有种,这为进一步进行拟南芥植物的系统分类、种质资源开发和保护研究均提供了有利的种质资源。

表 1.2 中国拟南芥属植物的分布

中文名	学名	西北				西南			东北	华东	中南
		甘 肃	青 海	新 疆	陕 西	云 南	西 藏	四 川			
叶芽拟南芥	<i>A. halleri</i> ssp. <i>gemmifera</i>								√		
喜马拉雅拟南芥	<i>A. himalaica</i>					√	√	√			
琴叶拟南芥	<i>A. lyrata</i> ssp. <i>kamchatica</i>								√		
柔毛拟南芥	<i>A. mollissima</i>	√	√		√	√	√	√	√		
粗根拟南芥	<i>A. monachorum</i>			√			√				
小拟南芥	<i>A. pumila</i>	√		√		√	√				
高山拟南芥	<i>A. pumila</i> var. <i>alpina</i>			√							
策勒拟南芥	<i>A. qaranica</i> *			√							
直立拟南芥	<i>A. stricta</i>						√	√			
拟南芥	<i>A. thaliana</i>			√	√	√	√			√	√
西藏拟南芥	<i>A. tibetica</i>						√				
弓叶拟南芥	<i>A. toxophylla</i>						√				
毛果拟南芥	<i>A. trichocarpa</i> *		√								
托穆尔拟南芥	<i>A. tuemurica</i> *			√							
卵叶拟南芥	<i>A. wallichii</i>						√				
亚东拟南芥	<i>A. yadongensis</i> *						√				
合计		2	2	6	2	4	10	3	3	1	1

注:※为中国特有种。