

云南真藓和细叶真藓的核糖体 DNA ITS 序列分析

汪琛颖^{1,2}, 李利博¹, 赵建成^{1*}

(1. 河北师范大学 生命科学学院, 石家庄 050016; 2. 郑州师范学院 生命科学系, 郑州 450044)

摘要: 从形态特征和地理分布特征比较分析云南真藓和细叶真藓的区别, 通过对核糖体 DNA 的内转录间隔区序列分析研究, 对二者进行分子水平鉴定。对包括真藓属及相关属的 6 种植物的 ITS 序列进行扩增和测序, 使用 DNAMAN 和 MEGA3.0 软件对获得的 ITS 序列数据进行分析。结果表明, 云南真藓和细叶真藓的 ITS-1 和 ITS-2 区在序列长度, G+C 含量上均存在差异。UPGMA 法聚类分析表明, 这种差异发生在种级水平。研究结果表明, 云南真藓和细叶真藓应视为独立的两个种。

关键词: 细叶真藓; 云南真藓; ITS 序列; 序列分析

中图分类号: Q944.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)01-0025-06

ITS sequences analysis of nuclear ribosomal DNA of *Bryum yuennanense* and *B. capillare*

WANG Chen-Ying^{1,2}, LI Li-Bo¹, ZHAO Jian-Cheng^{1*}

(1. College of Life Science, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050016, China; 2. Department of Life Science, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou 450044, China)

Abstract: Morphological characteristics and ecological distributions of *Bryum yuennanense* and *B. capillare* were analyzed in this study. Molecular identifications were done by the analysis of *Bryum yuennanense* and *B. capillare* ITS region of the six species in the related genus were amplified and sequenced. The sequences data were analyzed by DNAMAN and MEGA3.0. The results showed that the length of sequences and content of G+C of ITS-1 and ITS-2 were different between *B. yuennanense* and *B. capillare*. Phylogenetic tree based on ITS sequences data was conducted by UPGMA method, which showed some variations at the level of species. *B. yuennanense* and *B. capillare* should be assigned as two different taxa.

Key words: *Bryum capillare*; *Bryum yuennanense*; ITS sequence; sequence analysis

真藓属 (*Bryum*) 隶属于藓纲 (Musci) 真藓目 (Euryales) 真藓科 (Bryaceae), 是藓类中较大的属之一。此属中的各类群存在大量的形态学变化, 所以分类标准较难确定 (陈邦杰, 1963)。细叶真藓 (*Bryum capillare*) 是 Hedwig 早在 1801 年在 "Species Muscorum Frodosorum" 中确立的种。云南真藓 (*Bryum yuennanense*) 是 Brotherus 于 1924 年根据云南丽江所采标本所确立的种。细叶真藓广泛分

布于世界各地, 由于形态学变异频繁, 异名甚多, 记录有 67 个异名, *Bryum yuennanense* 即为其中异名之一 (Gangulee, 1980)。何小兰在吴鹏程主编的 "横断山区苔藓志" 中也指出, 细叶真藓随生境的变化其形态变异很大, 异名也包括 *B. yuennanense*。黎兴江等 (2002, 2006) 对 *B. yuennanense* 作为 *B. capillare* 的异名提出异议。他们根据模式标本及采集到的标本对比, 发现前者形态完全不同于后者, 故恢复

收稿日期: 2010-06-15 修回日期: 2010-10-20

基金项目: 国家自然科学基金 (31070184); 河北省自然科学基金 (C2008000158) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31070184); the Natural Science Foundation of Hebei Province (C2008000158)]

作者简介: 汪琛颖 (1968-), 女, 河南南阳市人, 博士, 副教授, 主要从事苔藓植物分子系统发育研究, (E-mail) okwcy@yahoo.com.cn.

* 通讯作者: 赵建成 (1956), 男, 教授, 博士生导师, 研究领域为植物学、植物生态学, (E-mail) zhaojiancheng@mail.hebtu.edu.cn.

其原名, *B. yuennanense* 的新拟名为云南真藓。

近年来,分子生物学的方法特别是基于 DNA 序列数据分析方法越来越多地被用于苔藓植物的系统发育学研究(Cox & Hedderson, 1999; Pedersen & Hedenäs, 2003, 2007)。由于核核糖体 DNA (nrDNA)的内转录间隔区(internal transcribe spacer, ITS)两个间隔区的获得和解释都相对容易,序列短、两端均连接高度保守区、拷贝多、一致进化快和长度保守等特性均有助于它们的 PCR 扩增、测序和排序。这些序列能提供足够的潜在信息变异来有效地解决系统发育关系(Baldwin, 1992),而且国内有张会(2003)及车未艾(2006)等应用 ITS 序列数据分析羽藓科和广义平藓科系统学研究的成功事例。但对真藓属植物的 ITS 序列分析尚未见文献报道。

本文试图通过分析 ITS 序列,对比同源性,为云南真藓和细叶真藓的分类和鉴定提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

为比较云南真藓和细叶真藓的差异范围,选取 4 种真藓属植物、1 种银藓属植物和 1 种丝瓜藓属植物为研究材料,采用陈邦杰(1963)的属级分类系统(表 1)。凭证标本保存于河北师范大学生命科学学院植物标本室(HBNU)。

1.2 形态特征观察

在体视显微镜下进行解剖观察,对植物体形态特征进行观察和分析,在显微绘图仪下进行绘图。

表 1 标本 Genbank 登录号及来源

Table 1 Species sequenced in this study with GenBank accession numbers and the source of voucher specimens

种类 Species	GenBank 登录号 No.	凭证标本 Voucher specimens
银藓 <i>Anomobryum filiforme</i>	EU878195	云南泸水县高黎贡山, Li L.B. 20072925
真藓 <i>Bryum argenteum</i>	EU878208	河北平泉县马架子山, Zhao J.C. 20050031
云南真藓 <i>B. yuennanense</i>	EU878211	云南福贡县匹河, Li L.B. 20073475
<i>B. amblyodon</i>	EU878227	河北辽河源自然保护区龙母洞, Cao N. 20050085
细叶真藓 <i>B. capillare</i>	EU878223	河北平泉县辽河源保护区, Cao N. 20050219
小丝瓜藓 <i>Pohlia crudoides</i>	EU878198	新疆乌鲁木齐市南山小渠子林场, Zhao J.C. 070809

1.3 总 DNA 的提取、PCR 扩增及 DNA 测序

称取上述材料各约 20 mg 置于研钵中,加少量磷酸吡哆醛(PVP)粉末,加入液氮充分碾磨。其总 DNA 用 Plant Genomic DNA Kit 试剂盒(Tiangen Biotech, 北京)进行提取。使用 NanoDrop ND-1000 (NanoDrop Technologies, 美国)紫外分光光度计测 DNA 浓度与纯度,以备用于 PCR 扩增的模板。ITS1-5.8S-ITS2 区的扩增采用巢式 PCR 法,第一轮扩增使用的外侧引物参照 Shaw(2000)描述的 BMBC-R 和 LS4-R, PCR 反应物总体积为 25 μ L, 其中 10 \times Taq Plus buffer (200 mmol/L Tris-HCl pH8.4, 200 mmol/L KCl, 100 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 15 mmol/L MgCl_2 , 其它成分) 2.5 μ L; 10 mmol/L dNTP Mix 0.5 μ L; 25 mmol/L MgCl_2 1 μ L; 2.5 U/ μ L Taq plus DNA polymerase (Tiangen Biotech, 北京) 0.5 μ L; 10 μ mol/L BMBC-R 和 LS4-R 引物各 1.25 μ L; 模板 21 ng, 补足水份。另设一不加 DNA 模板的阴性对照。扩增反应在 5331 Mastercycler gradient PCR 仪 (Eppendorf Biotech, 德国)上进行, PCR 扩增程序为: 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 2 min;

94 $^{\circ}\text{C}$, 1 min, 50 $^{\circ}\text{C}$, 1 min, 72 $^{\circ}\text{C}$, 1 min, 共 35 个循环; 最后 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 7 min, 4 $^{\circ}\text{C}$ 保存。扩增结果经 1.2% 琼脂糖凝胶电泳检测成功后, 取 0.5 μ L 扩增产物作为后续 PCR 扩增模板, 扩增引物为 ITS1 和 ITS4 (Shaw, 2000)。PCR 反应物其它成份同上, 总体积为 50 μ L。PCR 扩增产物经加有 GoldviewTM (北京赛百盛基因技术有限公司)的 1.2% 琼脂糖凝胶电泳后, 在紫外透射仪下观察, 切割目的条带, 用 UNIQ-10 pillar purification kit (上海生工生物工程公司)进行纯化。纯化产物送上海英骏生物公司使用 ABI-3730XL DNA 测序仪进行双向序列测定。

1.4 序列处理与排列

将上述获得的序列采用 Pubmed 工具的 BLAST 检验, 排除有外源污染的序列存在。利用 Omega 2.0 (Searby, 2000) 软件和一对引物 ITS1 和 ITS4 确定 ITS 范围、正反向测得序列的拼接, 最终获得 ITS 序列。数据提交 GenBank, 获得 GenBank 登录号(表 1)。运用 DNAMAN 6.0.3.48 软件 (www.lynnon.com) 对样品的 ITS 序列进行同源性分析。用 MEGA ver3.1 (Kumar 等, 2004) 计算 ITS

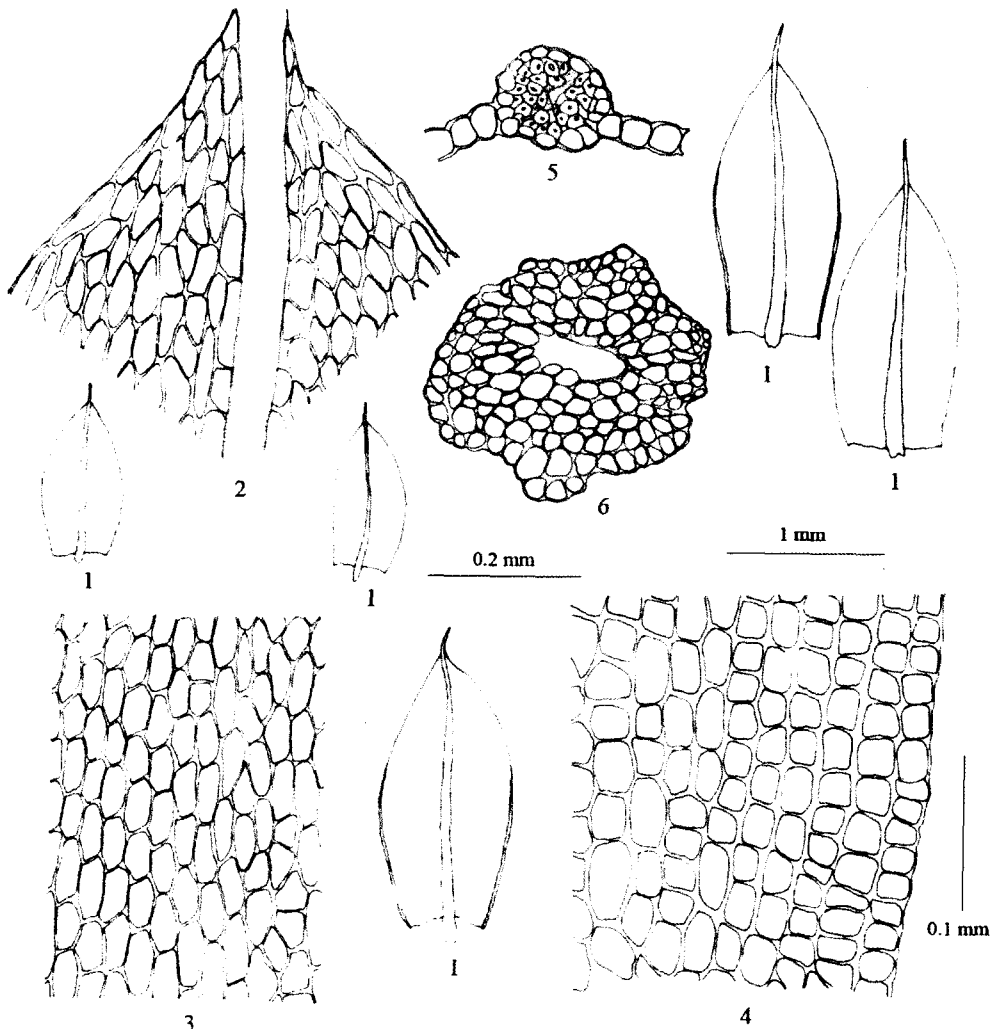


图 1 云南真藓 1. 叶片; 2. 叶尖细胞; 3. 叶中部细胞; 4. 叶基部细胞; 5. 叶横切; 6. 茎横切
(李利博 20073475. 比例尺: 1. 1 mm; 2-5. 0.1 mm; 6. 0.2 mm)

Fig. 1 *Bryum yuennanense* 1. Leaves; 2. Leaf apices cells; 3. Midleaf cells; 4. Basal leaf cells; 5. Transverse section of leaf; 6. Transverse section of stem (Li LB. 20073475. Scale bar: 1 mm for 1; 0.1 mm for 2-5; 0.2 mm for 6)

序列的碱基组成、GC 含量及根据非加权成对平均数 (UPGMA) 法构建聚类树系图, 并通过自举分析 (bootstrap) 作置信度检测, 自举数据集为 1 000 次。

2 结果和分析

2.1 形态特征比较分析及其地理分布特征

由于云南真藓未见孢子体, 对云南真藓和细叶真藓配子体的形态学特征进行对比研究, 发现两者具有一些共同的特征, 其中叶尖渐尖, 叶基无下延, 叶中部细胞壁薄以及中肋贯顶突出呈短芒状。其差异性表现在, 云南真藓叶形为长圆形、卵圆状披针形或心形, 长宽比为 3 : 1; 无分化边缘; 叶细胞相对较

小, 叶中部细胞的长宽比约为 2 : 1 (图 1)。而细叶真藓叶形为倒卵形、卵圆形或舌形, 长宽比为 2.5 : 1; 边缘不明显分化呈 1~2 列线形薄壁细胞; 叶细胞相对较大, 叶中部细胞的长宽比约为 3 : 1 (图 2)。

从地理分布特征来看, 两个种的分布区域也存在一定的差异。细叶真藓为世界广布种, 在中国几乎遍及各个省区, 而云南真藓目前在世界上仅中国有分布的记录, 主要分布于云南、四川、西藏一带, 个别地区如安徽、浙江也有分布记录 (黎兴江等, 2006)。

2.2 目的片段 18S-26S rDNA 及其 ITS 片段的扩增

以云南真藓为例, 图 3 示 ITS 区巢式 PCR 扩增结果, 第一轮 PCR 扩增产物片段大小约 1 500 bp,

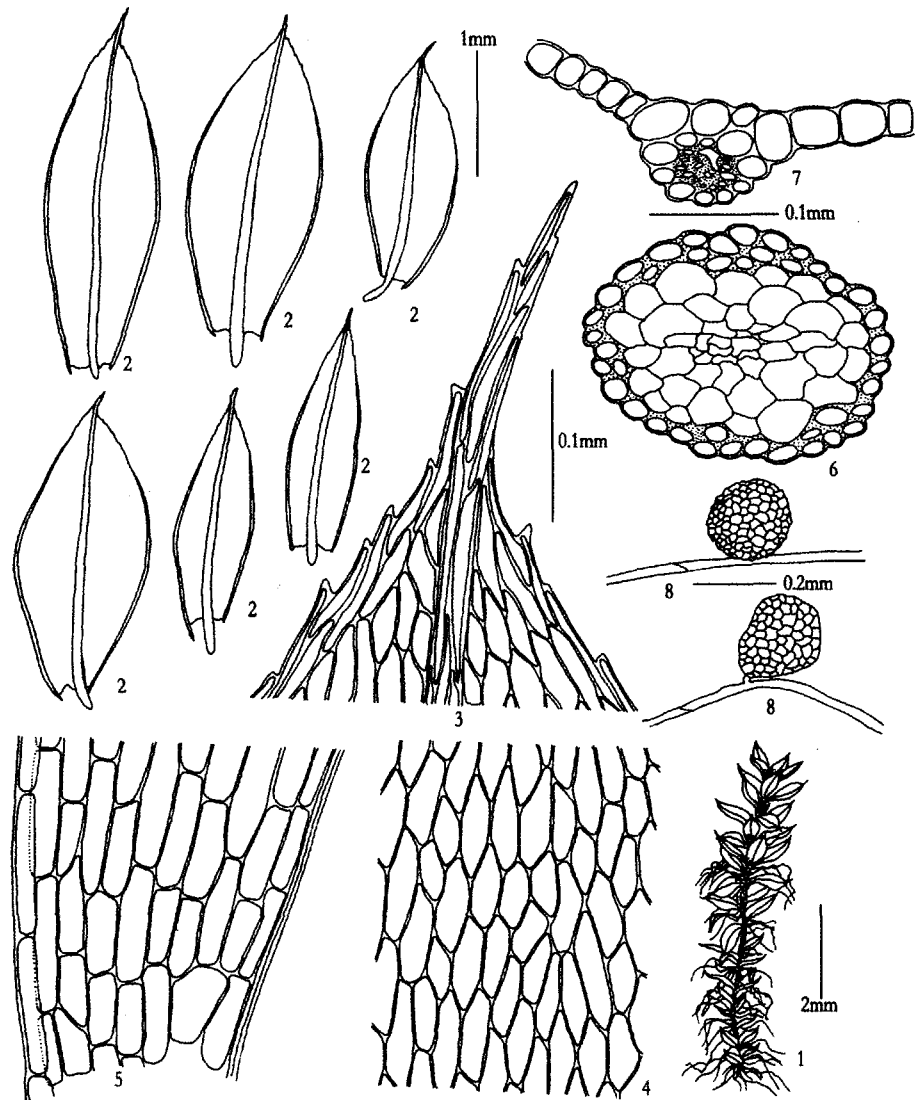


图 2 细叶真藓 1. 植物体; 2. 叶片; 3. 叶尖细胞; 4. 叶中部细胞; 5. 叶基部细胞; 6. 茎横切; 7. 叶横切; 8. 芽胞 (曹娜 20050219)
 Fig. 2 *Bryum capillare* 1. Plant; 2. Leaves; 3. Leaf apices cells; 4. Midleaf cells; 5. Basal leaf cells; 6. Transverse section of stem;
 7. Transverse section of leaf; 8. Gemmaes. (Scale bar; 2 mm for 1; 1 mm for 2; 0.1 mm for 3-5; 0.1 mm for 6-7; 0.2 mm for 8.)

第二轮 PCR 扩增产物片段大小约 1 000 bp。

2.3 ITS 序列长度及分析比较

云南真藓、细叶真藓、真藓、银藓、小丝瓜藓和 *Bryum amblyodon* 的 ITS 序列的总长度分别为 936、1 041、970、1 006、1 100、1 029 bp。均包括部分 18S rDNA 区, ITS 区 (ITS-1 + 5.8S rDNA + ITS-2) 和部分 26S rDNA 区。其 ITS 分布情况见表 2, 同源性比较见表 3。

从表 2、表 3 可见, 在六种样品的 ITS 区中, 5.8S rDNA 区的长度一致, 均为 152 bp, 且 5.8S rDNA 区同源性最高, 在云南真藓和细叶真藓间达 100%。但 ITS-1 和 ITS-2 的同源性在属、种之间表

现出多态性。在 ITS-1 区, 云南真藓与真藓属植物真藓及 *B. amblyodon* 的同源性分别为 38.68% 和 35.40%, 均大于与细叶真藓之间的同源性 (34.31%), 与丝瓜藓属植物小丝瓜藓的同源性为 18.42%, 与银藓属植物银藓的同源性为 37.23%。在 ITS-2 区, 云南真藓与真藓及 *B. amblyodon* 的同源性分别为 54.77% 和 51.26%, 大于与细叶真藓之间的同源性 (50.50%), 与银藓及小丝瓜藓的同源性分别为 40.45% 和 48.24%。而细叶真藓与 *B. amblyodon* 及银藓在 ITS-1 的同源性分别为 48.18% 和 41.61%, 均高于与云南真藓间的同源性。同样情况也存在于 ITS-2 区, 细叶真藓与 *B. amblyodon* 及银藓

在 ITS-2 的同源性分别为 62.81% 和 60.05%。

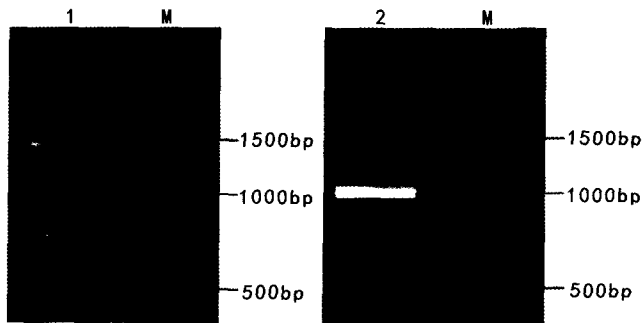


图 3 样品云南真藓外侧引物 BMBC-R 和 LS4-R PCR 扩增及内侧引物 ITS1 和 ITS4 PCR 扩增产物电泳图(M:100 bp 标准分子量标记)

Fig. 3 PCR amplification of rDNA ITS in *Bryum yuenmanense* (Lane 1 PCR product amplified by primers BMBC-R and LS4-R; Lane 2 PCR product amplified by primers ITS1 and ITS4; Lane M, 100bp DNA ladder)

表 2 六种样品的 ITS 分布长度比较

Table 2 Comparisons of the rDNA ITS length variation among these six species

种类 Species	ITS	ITS-1	5.8S	ITS-2
云南真藓	889	473	152	264
真藓	923	515	152	256
细叶真藓	994	548	152	297
银藓	959	527	152	279
小丝瓜藓	1053	532	152	369
<i>Bryum amblyodon</i>	982	523	152	307

2.4 G+C 含量

对六种样品的 ITS 区 G+C 含量的计算(表 4)可以看出,云南真藓与细叶真藓,真藓及小丝瓜藓的 G+C 含量在 5.8S rDNA 区一致,均为 50.65%。在 ITS-1 及 ITS-2 区,各种样品的 G+C 各不相同,表现出不同种的特异性。云南真藓与细叶真藓在 ITS 区 G+C 含量上的差异(1.06%)大于其与真藓间的差异(0.47%)。

2.5 云南真藓与细叶真藓 ITS 区碱基序列差异

云南真藓与细叶真藓 ITS 序列间存在 105 个变异位点,其中 ITS-1 区内有 76 个位点变异,ITS-2 区内有 29 个位点差异,而在 5.8S 区两者序列一致(图 4)。

2.6 聚类分析

由于 ITS-1 和 ITS-2 片段长度有限,各自提供的信息量并不十分充足,所以将两个片段及 5.8S 片段合并,利用 MEGA ver3.1 软件的 UPGMA 法,

Bootstrap 重复 1 000 次的自举一致树如图 5。

从图 5 可见,由云南真藓和真藓组成一个弱支持的分支(自举值为 53)与细叶真藓和 *B. amblyodon* 组成的分支构成姊妹群。说明云南真藓与真藓的关系较与细叶真藓更近。

表 3 六种样品的 ITS 同源性比较
Table 3 Comparisons of the rDNA ITS homologies among these species

种类 Species	ITS-1 spacer (%)	5.8S (%)	ITS-2 spacer (%)
云南真藓与真藓	38.68	100	54.77
云南真藓与细叶真藓	34.31	100	50.50
云南真藓与银藓	37.23	100	48.24
云南真藓与小丝瓜藓	18.42	98.03	40.45
云南真藓与 <i>Bryum amblyodon</i>	35.40	98.68	51.26
真藓与细叶真藓	39.23	100	51.51
真藓与银藓	41.79	100	47.99
真藓与小丝瓜藓	20.80	98.03	40.70
真藓与 <i>B. amblyodon</i>	39.78	98.68	52.01
细叶真藓与银藓	41.61	100	60.05
细叶真藓与小丝瓜藓	22.63	98.03	44.47
细叶真藓与 <i>B. amblyodon</i>	48.18	98.68	62.81
银藓与小丝瓜藓	21.90	98.03	43.47
银藓与 <i>B. amblyodon</i>	41.61	98.68	57.54
小丝瓜藓与 <i>B. amblyodon</i>	37.59	98.03	45.48

表 4 六种样品 ITS 区 G+C 含量分布情况

Table 4 Comparisons of the G+C content among these six species

种类 Species	ITS (%)	ITS-1 (%)	5.8S (%)	ITS-2 (%)
云南真藓	58.29	58.35	50.65	60.98
真藓	57.82	59.03	50.65	61.33
细叶真藓	58.88	59.86	50.65	61.28
银藓	59.97	60.15	51.31	61.29
小丝瓜藓	58.40	59.96	50.66	59.08
<i>Bryum amblyodon</i>	57.37	57.93	49.35	60.59

3 讨论

在核糖体基因多基因家族的成员中,除裸子植物外,ITS 区在植物核基因组中是高度重复的,所以比起多数低拷贝的核基因位点来说,这样多的拷贝数很容易通过 PCR 扩增。因为苔藓植物材料难以持续、快速、稳定地得到,其生长缓慢,对环境条件有特殊要求,人们虽然早在自然界中采集到它们,但目前尚难以在实验室中大量、长期培养,所以在分子系统学研究中经常要用到陈旧的材料及蜡叶标本材料,但这并不影响 ITS 序列的获得(Baldwin 等,

<i>B. capillare</i>	--CACACACA	AACGCAAA	CCAAACCAA	ACTTGGTGG	GCCTCGTGG	GGCCGACCT	CTTCGGGGC	GGCGCTGCC
<i>B. yuennanense</i>	CA.....AGGT.GCT.CTGGAT.A
<i>B. capillare</i>	GGGTGACC	ITCCAGCGT	CTACCTTCT	TACCTTCTG	AGCTGCCCT	CGGGTCTGC	TGCTGCTGT	TGGGTGCC
<i>B. yuennanense</i>	T.AGA.TA	T.T.ACCT	AT.AAAAA
<i>B. capillare</i>	CCTCGTAGT	CCITCGGGAC	TTGGGCTGC	TCCTCCTCT	CAAGGCTGCA	TTAGCTCCT	CTGCTGGCC	CCCCGGGGC
<i>B. yuennanense</i>	T..GGGGGGGG
<i>B. capillare</i>	GAATCTGGC	GGCGGCTGCT	CGCTTAGGC	CGAATCCACT	T-GCGCTCAC	GGACTGAAT	CCGGGATAG	TACCCCGGG
<i>B. yuennanense</i>TTTAGGGG
<i>B. capillare</i>	CTTGGAGTG	TACCGCGGA	GGCTAGGGAG	GGTTCAGCG	CCCAAGTTC	TCCGAAACT	TCAATGTGT	TCCGACCCA
<i>B. yuennanense</i>	.GGGGGGGGG
<i>B. capillare</i>	GTGTAGTAG	TCCTCGGGT	GTGAAGCCC	GATGCAATT	TTTTTCTAA	GTCCACAA	ACTTGAGCC	CTTATTTGA
<i>B. yuennanense</i>	---CCCGACAGAGGAG
<i>B. capillare</i>	CCCGGGAGT	TTGGGCCAC	TTCTCGGGA	GTGGGCTCG	ACAGGAGTG	AATCTAA	TCTAACTAG	AACAATCTC
<i>B. yuennanense</i>	...A	CGAT.A	CCAGTAATC.C
<i>B. capillare</i>	AGCAACGGAT	ATCTTGGCTC	TTGCAACGAT	GAAGAAGCGA	GCAAAATGCC	ATACCTAGTG	TGAATGCGAG	AATTCGGGA
<i>B. yuennanense</i>
<i>B. capillare</i>	ATCATCGAGT	TTTTGACGC	AAGTTGCGCC	CGAGGCTGT	CCGAGGGCAT	TTCCCTAGA	GCCTCACCCG	GGCCCCCAC
<i>B. yuennanense</i>
<i>B. capillare</i>	CAGACTCCCT	TGG--CGAG	TTTTGAGTG	AACTGGCCCT	CCCGGAGTGC	TAACTACTGG	GGTCCGCTGA	AATGAGGGA
<i>B. yuennanense</i>	..CC	CAAGTT..GA	G.CTAAG
<i>B. capillare</i>	ATTTGGCCGC	CGTGGCATCA	CTTGGCCC-G	CGATCAGGGT	CGGATTTGCA	ACTCCACGA	CACTTGGTGT	CGTGGACTT
<i>B. yuennanense</i>CTG
<i>B. capillare</i>	GGTCTTCCA	AGTCCGGGC	TCCCGGTGAG	CCCAGTCCG	TGC--GAGTT	CCACAGCAGG	CTA--CCTT	TAT-ACTTGG
<i>B. yuennanense</i>	A--AACGCGARCCC
<i>B. capillare</i>	GGCCTTCCAC	TCGTGAGGGT	GGAGGCGACC	GTRACGA-AG	AGGTACCGCA	TCA
<i>B. yuennanense</i>	...AG.A.ACC	CCGG

图 4 云南真藓与细叶真藓 ITS 序列间的变异位点(一致=·;插入/缺失=—)
 Fig. 4 The map of variable sites of ITS sequence between *B. yuennanens* and *B. capillare* (“·” means Identical; “—” means Indel)

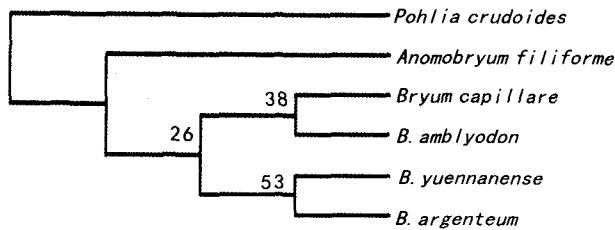


图 5 根据 ITS 序列数据获得的 UPGMA 法 Bootstrap 一致树 (分支上的数字代表自展支持率)
 Fig. 5 Bootstrap consensus tree from the ITS data (Bootstrap support is shown above the branch)

1995)。另外,由于 ITS 区不加入成熟核糖体,所以受到的选择压力较小,进化速率较快。本研究通过对云南真藓和细叶真藓及相关的真藓科植物的 ITS 序列进行比对分析表明,ITS 区对属下种间水平分类鉴定上可以提供有价值的信息资料。

黎兴江等(2006)对云南真藓及细叶真藓形态学比较研究发现,云南真藓“植物体明显粗壮,叶在茎上密集排列,叶细胞明显小于细叶真藓,且叶边缘无明显的分化”。作者通过对两者配子体的形态观察

比较,也发现两者存在的差异。云南真藓及细叶真藓的 ITS 区的 ITS-1 及 ITS-2 序列比对结果显示,二者在 DNA 序列上存在种级水平的显著差异。根据上述形态学研究并结合 ITS 序列数据分析结果支持黎兴江等(2006)的观点,因此,云南真藓与细叶真藓应分别是两个独立的种。

参考文献:

陈邦杰. 1963. 中国藓类植物属志(上册)[M]. 北京:科学出版社:251-272
 黎兴江. 2002. 云南植物志(第 18 卷)[M]. 北京:科学出版社:445
 黎兴江,张大成,臧穆. 2006. 中国苔藓志(第 4 卷)[M]. 北京:科学出版社:1-111
 吴鹏程. 2000. 横断山区苔藓志[M]. 北京:科学出版社:402-404
 Baldwin BG. 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants; an example from the Compositae[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1:3-16
 Baldwin BG, Sanderson MJ, Proter JM, et al. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny[J]. *Annals Missouri Bot Garden*, 82:247-277
 Che WI(车未艾). 2006. Molecular phylogeny of Neckeraceae(S.L. Musci)inferred from nrDNA ITS sequence(基于细胞核核糖体
 (下转第 13 页 Continue on page 13)