北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

内蒙古林草过渡区欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组比较研究

宋晴 宿逸然 王铁梅 胥健 梁留喜 董昊野 邰塔拉

Comparative analyses on chloroplast genome between *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* in the forest-grass transition zone of Inner Mongolia, northern China

Song Qing, Su Yiran, Wang Tiemei, Xu Jian, Liang Liuxi, Dong Haoye, Tai Tala

引用本文:
宋晴, 宿逸然, 王铁梅, 胥健, 梁留喜, 董昊野, 邰塔拉. 内蒙古林草过渡区欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组比较研究[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(3):103–114. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220518
Song Qing, Su Yiran, Wang Tiemei, Xu Jian, Liang Liuxi, Dong Haoye, Tai Tala. Comparative analyses on chloroplast genome between *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* in the forest–grass transition zone of Inner Mongolia, northern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(3):103–114. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220518

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220518

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基因组选择研究进展及其在林木中的发展趋势

Advances in genomic selection and its development trend in forest

北京林业大学学报, 2020, 42(11): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200152

基于石榴全基因组序列的SSR标记开发及鉴定

Development and identification of SSR molecular markers based on whole genomic sequences of *Punica granatum*

北京林业大学学报, 2019, 41(8): 38–47. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190167

旱柳扩展蛋白基因家族与基因组分化

Expansin gene family in association with the genome differentiation of *Salix matsudana*

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 37–48. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200216

由8个DNA片段推断云南金钱槭的系统位置

Systematic position of *Dipteronia dyerana* inferred from eight gene regions

北京林业大学学报, 2017, 39(2): 24–29. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160127

基于全长转录组序列、核基因与叶绿体基因分析琼岛杨在杨属的亲缘关系

Genetic relationship of *Populus qiongdaoensis* in *Populus* based on full–length transcriptome sequences, nuclear genes and chloroplast genes

北京林业大学学报, 2021, 43(10): 28–37. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200286

气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响

Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai Mountain of northeastern China

北京林业大学学报, 2020, 42(2): 19–30. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190320

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220518

内蒙古林草过渡区欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组比较研究

宋 晴[1,2,3] 宿逸然[1,2,3] 王铁梅[1,2,3] 胥 健[2,4] 梁留喜[2,5] 董昊野[2,4] 邰塔拉[2,6]

（1. 北京林业大学草业与草原学院，北京 100083；2. 内蒙古科尔沁草原生态系统国家定位观测研究站，内蒙古 兴安盟 137400；3. 北京林业大学草地资源与生态研究中心，北京 100083；4. 内蒙古兴安盟林业和草原工作站，内蒙古 兴安盟 137400；5. 内蒙古科尔沁右翼前旗草原工作站，内蒙古 兴安盟 137400；6. 内蒙古科尔沁右翼前旗绿水种畜场繁育中心，内蒙古 兴安盟 137400）

摘要:【目的】我国是绣线菊属植物的现代分布和分化中心，欧亚绣线菊和土庄绣线菊是同域分布在内蒙古林草过渡区的两种绣线菊属植物，分析两个物种的叶绿体基因组差异可为鉴定同属植物亲缘关系提供依据。**【方法】**本研究采用二代测序技术，利用 Illumina Novaseq 6000 平台，通过组装、注释后得到两个物种完整的叶绿体全基因组序列，并利用生物信息学方法分析其序列结构并构建系统发育树。**【结果】**结果显示：欧亚绣线菊叶绿体序列全长为 155 916 bp，总 GC 含量为 36.72%，土庄绣线菊叶绿体序列全长为 155 942 bp，总 GC 含量为 36.76%。二者均注释得到 130 个基因，其中 111 个基因是独有的，包含 78 个蛋白质编码基因、29 个 tRNA 基因和 4 个 rRNA 基因。欧亚绣线菊和土庄绣线菊分别检测到 238 和 241 个简单重复序列，以 A 或 U 结尾的密码子偏好性大于以 G 或 C 结尾的密码子偏好性，基因组变异区域主要分布于非编码区域。二者编码亮氨酸的密码子含量最多，半胱氨酸密码子含量最低。系统发育树结果显示：欧亚绣线菊和土庄绣线菊构成姐妹类群，存在较近的亲缘关系，绣线菊属与鲜卑花属亲缘关系较近，呈姐妹类群关系。**【结论】**研究结果可为绣线菊属植物的系统发育、分类鉴定和资源开发利用等相关研究提供基础资料。

关键词：欧亚绣线菊；土庄绣线菊；叶绿体基因组；系统发育

中图分类号：Q943.2 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)03−0103−12

引文格式：宋晴，宿逸然，王铁梅，等. 内蒙古林草过渡区欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组比较研究［J］. 北京林业大学学报，2024，46(3)：103−114. Song Qing, Su Yiran, Wang Tiemei, et al. Comparative analyses on chloroplast genome between *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* in the forest-grass transition zone of Inner Mongolia, northern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(3): 103−114.

Comparative analyses on chloroplast genome between *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* in the forest-grass transition zone of Inner Mongolia, northern China

Song Qing[1,2,3] Su Yiran[1,2,3] Wang Tiemei[1,2,3] Xu Jian[2,4] Liang Liuxi[2,5]
Dong Haoye[2,4] Tai Tala[2,6]

(1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Horqin Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Xing'an League 137400, Inner Mongolia, China;
3. Research Center of Grassland Resources and Ecology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
4. Grassland Workstation, Xing'an League 137400, Inner Mongolia, China;
5. Grassland Workstation of Horqin Right Wing Front Banner, Xing'an League 137400, Inner Mongolia, China;
6. Lüshui Livestock Farm Breeding Center, Xing'an League 137400, Inner Mongolia, China)

Abstract: ［**Objective**］China is the modern distribution and differentiation center of *Spiraea* plants. *S. media* and *S. pubescens* are sympatric species of *Spiraea* distributed in the forest-grass transition zone of

收稿日期: 2022−12−22 **修回日期:** 2023−08−28

基金项目: 北京市大学生创新创业项目（S202210022163），国家林业和草原种质资源库（2005DKA21003）。

第一作者: 宋晴。主要研究方向：草地资源与生态。 Email: songqing13@163.com 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学草业与草原学院。

责任作者: 王铁梅，博士，副教授。主要研究方向：草地资源保护与利用。 Email: alfalfa@126.com 地址：同上。

本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

Inner Mongolia, northern China. Analysis of chloroplast genomic differences between the two species can provide a basis for identifying plant relatives in the same genus. [**Method**] In this study, the complete chloroplast genome sequences of the two species were obtained by assembly and annotation using second-generation sequencing technology and Illumina Novaseq 6000 platform, and the sequence structures were analyzed using bioinformatics methods to construct phylogenetic trees. [**Result**] The total length of chloroplast genome of *S. media* was 155 916 bp with 36.72% total GC content, and the total length of chloroplast genome of *S. pubescens* was 155 942 bp with 36.76% total GC content. Both were annotated to obtain 130 genes, 111 of which were unique, containing 78 protein-coding genes, 29 tRNA genes and 4 rRNA genes. *S. media* and *S. pubescens* detected 238 and 241 simple repeats, respectively, with codon preference ending in A or U over codon preference ending in G or C and the genomic variation regions were mainly distributed in non-coding regions. They were both with the largest number of codons encoding leucine and the least number of codons encoding cysteine. The phylogenetic tree showed that these two species formed a sister group, and had a relatively close relation. *Spiraea* and *Sibiraea* were closely related, showing a sister group relationship. [**Conclusion**] The results of the study can provide basic information for the phylogeny, taxonomic identification and resource development and utilization of *Spiraea.*

Key words: *Spiraea pubescens*; *Spiraea media*; chloroplast genome; phylogeny

绣线菊属(*Spiraea*)植物为蔷薇科绣线菊亚科多年生落叶灌木，全世界约有 100 余种，主要分布于北温带，我国约有 70 余种，主要分布在内蒙古、四川、甘肃等地区[1]。部分绣线菊属植物的叶片、种子和根部均可入药，研究表明，该属植物中含有的生物碱类、黄酮类等成分具有抗菌消炎、抗氧化、抗病毒等多种生物活性[2−4]。土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)广泛分布于内蒙古、黑龙江、新疆等地区，不仅是蒙医经验用药材，还是蒙古族传统的代茶植物，具有消肿、抗疲劳、保护肝脏等多种功效[5−6]。欧亚绣线菊(*Spiraea media*)分布范围与土庄绣线菊相似，近年来一些研究表明，欧亚绣线菊叶和花的提取物含有丰富的多酚物质，具有良好的抗氧化性[7]。

完整的叶绿体基因组 DNA(chloroplast genome DNA，cpDNA)最早从烟草(*Nicotiana tabacum*)[8]和地钱(*Marchantia polymorpha*)[9]中测得，通常为双链环状四分体分子，含有一个大单拷贝序列(long single copy，LSC)、一个小单拷贝序列(small simple copy，SSC)及 2 个反向重复序列(inverted repeats，IRs)。IRs 由 IRa 和 IRb 构成[10]，结构较为稳定，大小差异受反向重复区长度变异影响[11−12]。与核基因组比较，高等植物叶绿体基因组具有结构稳定、分子量小、母系遗传等特点[13−15]，被广泛应用于物种鉴定分类、系统进化发育、遗传多样性分析等研究中[16−20]。

绣线菊属植物在形态学水平上相似性较高，仅凭花序、花粉等形态和解剖学特征难以对其进行准确地分类和鉴定[21−22]。DNA 条形码是目前一种常用的物种鉴定方法，叶绿体基因 DNA 片段，如 *matK*、*rbcL*、*psbA* ~ *trnH*，是广泛应用的 DNA 条形码[23−24]，可以利用一个或几个片段快速、准确地识别物种，已成功应用于黄芪(*Astragalus membranaceus*)[23]、钩藤(*Uncaria rhynchophylla*)[24]、鸡血藤(*Spatholobus suberectus*)[25]等药材的鉴定。但受到杂交、辐射进化、多倍化等因素的影响，不少类群的分析结果仍有一定的局限性，因此，有学者提出将全叶绿体基因组序列即超级条形码用于近缘物种鉴定[26]，利用其母系遗传的特点获得更丰富的遗传信息和更高的物种分辨能力，这可以为绣线菊属植物的识别鉴定提供更加科学有效的手段。

本研究基于二代测序技术，对土庄绣线菊和欧亚绣线菊的完整叶绿体基因组序列进行组装、注释和分析，揭示其基本特征，讨论近缘物种的系统发育关系，以期为绣线菊属植物的种质资源鉴定、资源利用保护等方面提供数据。

1 材料与方法

1.1 材料

对位于内蒙古自治区科尔沁右翼前旗的内蒙古林草过渡区草原国家长期科研基地草原灌丛化固定样地(海拔 748 m，46°41′30″N，120°30′35″E)内的欧亚绣线菊(标本编号：20220801)和土庄绣线菊(标本编号：20220802)进行取样，选取无病虫害、生长状况良好的健康植株，采集 3 ~ 5 片新鲜嫩叶置于装有变色硅胶的密封袋中保存，用于叶绿体基因组测序。

同时从 NCBI 数据库中下载 15 个绣线菊亚科的其他物种、12 个与两种绣线菊同域分布的其他蔷薇科物种以及 1 个同域分布的桦木科物种的叶绿体基因组序列信息，构建系统发育树(表 1)。

表 1　28 种植物叶绿体基因组 GenBank 登录号

Tab. 1　GenBank accession No. of chloroplast genomes of 28 species

物种 Species	科 Family	亚科 Subfamily	属 Genus	登录号 Accession No.
—— *Spiraea insularis*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	MT412405.1
三裂绣线菊 *Spiraea trilobata*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	MW822176.1
绣球绣线菊 *Spiraea blumei*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	MN418904.1
蒙古绣线菊 *Spiraea mongolica*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	MT732945.1
珍珠绣线菊 *Spiraea thunbergii*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	ON357873.1
粉花绣线菊 *Spiraea japonica*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	绣线菊属 *Spiraea*	MZ981784.1
星毛珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	珍珠梅属 *Sorbaria*	MN026875.1
华北珍珠梅 *Sorbaria kirilowii*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	珍珠梅属 *Sorbaria*	MT528154.1
光叶珍珠梅 *Sorbaria arborea*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	珍珠梅属 *Sorbaria*	MN901450.1
窄叶鲜卑花 *Sibiraea angustata*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	鲜卑花属 *Sibiraea*	MT982125.1
—— *Aruncus aethusifolius*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	假升麻属 *Aruncus*	MZ882398.1
假升麻 *Aruncus dioicus* var. *kamtschaticus*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	假升麻属 *Aruncus*	MW115132.1
风箱果 *Physocarpus amurensis*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	风箱果属 *Physocarpus*	MK911770.1
白鹃梅 *Exochorda racemosa*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	白鹃梅属 *Exochorda*	OL449947.1
齿叶白鹃梅 *Exochorda serratifolia*	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊亚科 Spiraeoideae	白鹃梅属 *Exochorda*	MZ981786.1
北悬钩子 *Rubus arcticus*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	悬钩子属 *Rubus*	OL891648.1
库页悬钩子 *Rubus sachalinensis*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	悬钩子属 *Rubus*	MW085086.1
山刺玫 *Rosa davurica*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	蔷薇属 *Rosa*	MW381769.1
路边青 *Geum aleppicum*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	路边青属 *Geum*	OK509085.1
龙芽草 *Agrimonia pilosa*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	龙芽草属 *Agrimonia*	MT040192.1
地榆 *Sanguisorba officinalis*	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇亚科 Rosoideae	地榆属 *Sanguisorba*	MF678801.1
全缘栒子 *Cotoneaster integerrimus*	蔷薇科 Rosaceae	苹果亚科 Maloideae	栒子属 *Cotoneaster*	MZ475328.1
黑果栒子 *Cotoneaster melanocarpus*	蔷薇科 Rosaceae	苹果亚科 Maloideae	栒子属 *Cotoneaster*	MK561977.1
山荆子 *Malus baccata*	蔷薇科 Rosaceae	苹果亚科 Maloideae	苹果属 *Malus*	KX499859.1
花红 *Malus asiatica*	蔷薇科 Rosaceae	苹果亚科 Maloideae	苹果属 *Malus*	MW115593.1
花楸树 *Sorbus aucuparia* subsp. *pohuashanensis*	蔷薇科 Rosaceae	苹果亚科 Maloideae	花楸属 *Sorbus*	ON478195.1
金露梅 *Dasiphora fruticosa*	蔷薇科 Rosaceae	夹竹桃亚科 Apocynaceae	金露梅属 *Dasiphora*	MF683841.1
虎榛子 *Ostryopsis davidiana*	桦木科 Betulaceae		虎榛子属 *Ostryopsis*	MG386376.1

注：“——”表示在电子版《中国植物志》上查询不到该物种的中文名。下同。Notes: “——” represents that the Chinese name of the species cannot be queried in the electronic *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. The same below.

1.2　研究方法

1.2.1　叶绿体全基因组的 DNA 提取与测序

从两种绣线菊叶片中提取 DNA，利用 Illumina Novaseq 6000 平台对提取的 DNA 进行双端（PE）测序。叶绿体基因组 DNA 的提取与测序均由南京集思慧远生物科技有限公司完成。

1.2.2　叶绿体基因组的组装、注释和提交

利用 fastp 软件对原始数据进行过滤，去除低质量 reads 后获得有效数据。利用 SPAdes v3.10.1 进行组装，kmer 分别使用 55、87、121，组装不依赖参考基因组。使用 SSPACE 和 Gapfillerr 获得支架（scaffolds）并填充缺口（gaps）。选择蔷薇科绣线菊属植物珍珠绣线菊（*Spiraea thunbergii*，NC_064734）的叶绿体基因组序列作为参考序列进行组装后的质控。使用 prodigal v2.6.3 注释叶绿体的蛋白质编码基因（protein-coding genes，CDS），使用 hmmer v3.1b2 软件预测 rRNA，使用 aragorn v1.2.38 预测 tRNA。根据 NCBI 上已经公布的近缘物种，提取其基因序列，然后使用 blast v2.6 比对组装的序列，检查并去除冗余、错误的注释确定多外显子边界，获得最终的注释。将注释完成的序列提交到 GenBank 数据库，获得土庄绣线菊和欧亚绣线菊的登录号，分别为 OP649568 和 OP649569，最后使用 OGDRAW 制作叶绿体基因组图谱。

1.2.3　叶绿体基因组的简单重复序列和密码子偏好性分析

使用 vmatch v2.3.0 软件进行正向、反向、回文和互补 4 种类型的散在重复序列的检测，其中最小长度（minimum length）设为 30 bp，海明距离（hamming distance）设为 3。使用 MISA 软件分析简单重复序列（simple repeats，SSR），参数设置为：1 ~ 8（单碱基重复 8 次及以上），2 ~ 5，3 ~ 3，4 ~ 3，5 ~ 3，6 ~ 3。使用自行编写 Perl 的脚本计算同义密码子相对使用度（relative synonymous codon usage，RSCU）。

1.2.4 叶绿体基因组序列比较分析

利用软件 IRscope 对 2 种绣线菊及其同属 6 个物种叶绿体基因组的 4 个区域(LSC ~ IRb、IRb ~ SSC、SSC ~ IRa 和 IRa ~ LSC)的边界信息进行分析，观察 IR 边界扩张与收缩的现象。使用 mVISTA 在线工具对叶绿体基因组进行可视化对比分析，模式采用 shuffle ~ LAGAN。使用 DNAsp5 软件分析叶绿体基因组的核苷酸多样性。

1.2.5 叶绿体基因组的系统发育分析

选取已发表的蔷薇科和桦木科共 30 个叶绿体基因组序列(包含本研究新测得的 2 种绣线菊叶绿体基因组序列)，进行系统发育树构建，利用 MAFFT 软件对物种叶绿体基因组进行多序列比对，将比对好的数据用 RAxML v8.2.10 软件，选用 GTRGAMMA 模型，rapid bootstrap 分析，bootstrap = 1 000，采用最大似然法构建系统发育树。

2 结果与分析

2.1 欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组结构与基本特征

测序得到的欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组均为双链环状 4 分区域结构，如图 1 所示，由

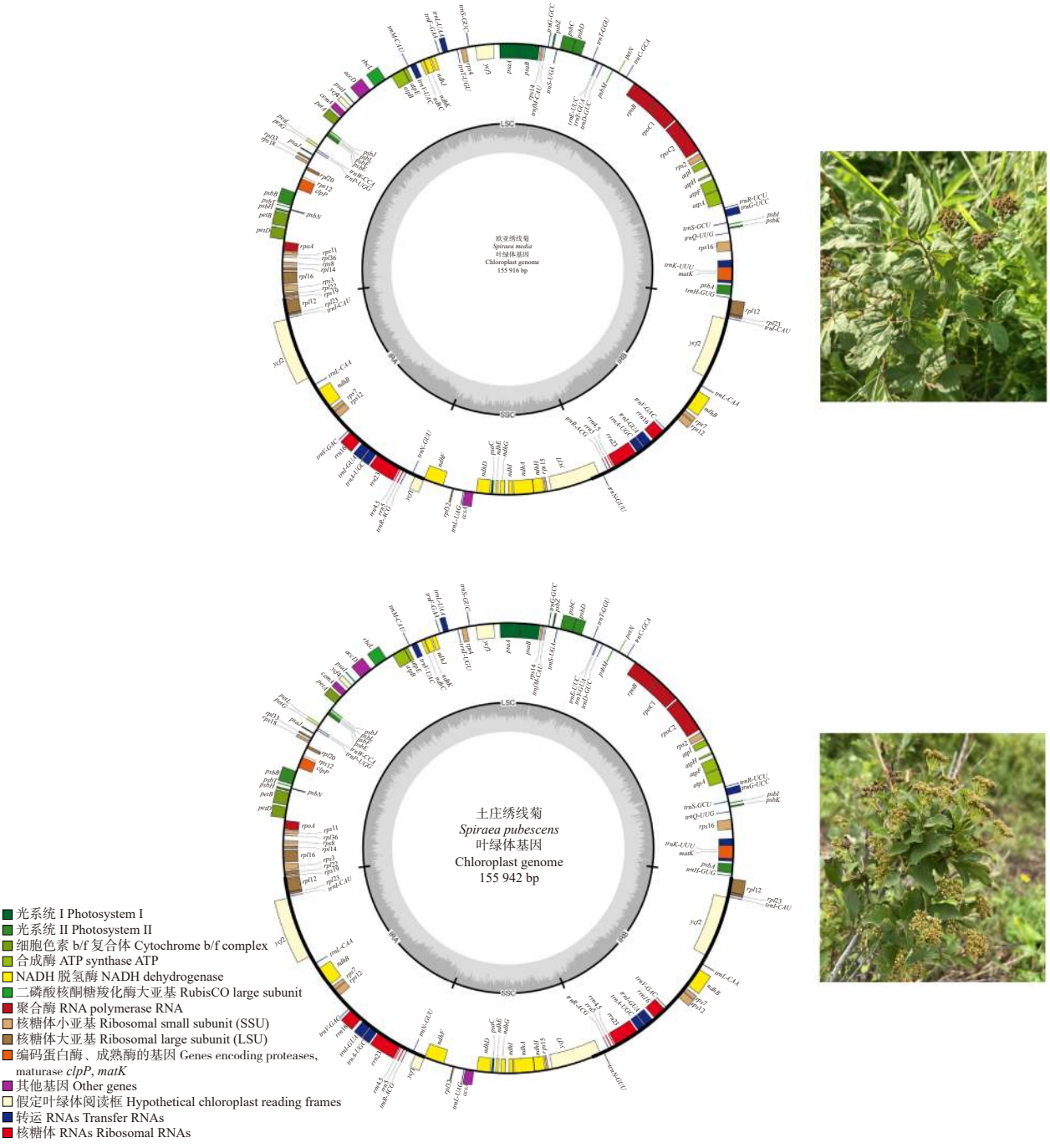


图 1 欧亚绣线菊、土庄绣线菊的叶绿体基因组图谱

Fig. 1 Gene map of *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* chloroplast genomes

1 个 LSC、1 个 SSC 和 1 对 IRs（IRA 和 IRB）组成。欧亚绣线菊叶绿体序列全长为 155 916 bp，LSC 长度为 84 390 bp，SSC 长度为 18 842 bp，IRs 长度为 26 342 bp，总 GC 含量为 36.72%；土庄绣线菊叶绿体序列全长为 155 942 bp，LSC 长度为 84 361 bp，SSC 长度为 18 895 bp，IRs 长度为 26 343 bp，总 GC 含量为 36.76%（表 2）。2 种绣线菊的 GC 含量均为 IRs > LSC > SSC，这是由于 IR 区含有较多的核糖体 RNA（rRNA）和转运 RNA（tRNA）。

本研究中 2 种绣线菊叶绿体基因组均注释得到 130 个基因，其中 111 个基因是独有的，包含 78 个 CDS、29 个 tRNA 基因和 4 个 rRNA 基因，未发现基因丢失和大片段缺失现象。表 3 显示：叶绿体中的基因有多种功能，3 种功能基因分别为自我复制相关基因、光合作用相关基因和其他基因。

除去 IRs 区重复基因，2 种绣线菊叶绿体基因中

表 2　欧亚绣线菊、土庄绣线菊叶绿体基因组碱基组成

Tab. 2　Base composition of chloroplast genome of *S. media* and *S. pubescens*

区域 Region	欧亚绣线菊 *S. media*						土庄绣线菊 *S. pubescens*					
	长度 Length/bp	A/%	T/%	G/%	C/%	GC/%	长度 Length/bp	A/%	T/%	G/%	C/%	GC/%
大单拷贝序列 LSC	84 390	31.98	33.46	16.85	17.72	34.57	84 361	31.94	33.45	16.88	17.73	34.61
小单拷贝序列 SSC	18 842	34.78	34.99	14.29	15.94	30.23	18 895	34.71	34.92	14.33	16.03	30.36
反向重复序列b IRb	26 342	28.79	28.72	22.01	20.49	42.50	26 343	28.77	28.72	22.02	20.48	42.50
反向重复序列a IRa	26 342	28.72	28.78	20.49	22.01	42.50	26 343	28.72	28.77	20.48	22.02	42.50
总量 Total	155 916	31.23	32.05	18.03	18.70	36.72	155 942	31.20	32.04	18.05	18.72	36.76

表 3　欧亚绣线菊、土庄绣线菊叶绿体基因组注释信息

Tab. 3　Annotation information of the chloroplast genome of *S. media* and *S. pubescens*

基因功能 Gene function	基因分组 Gene group	基因名称 Gene name
自我复制 Self-replication	核糖体蛋白大亚基 Proteins of large ribosomal subunit	*rpl*14, *rpl*16*, *rpl*2*(2), *rpl*20, *rpl*22, *rpl*23(2), *rpl*32, *rpl*33, *rpl*36
	核糖体蛋白小亚基 Proteins of small ribosomal subunit	*rps*11, *rps*12**(2), *rps*14, *rps*15, *rps*16*, *rps*18, *rps*19, *rps*2, *rps*3, *rps*4, *rps*7(2), *rps*8
	RNA聚合酶 RNA polymerase	*rpoA*, *rpoB*, *rpoC*1*, *rpoC*2
	核糖体RNA Ribosomal RNAs	*rrn*16(2), *rrn*23(2), *rrn*4.5(2), *rrn*5(2)
	转运RNA Transfer RNAs	*trnA* ~ *UGC**(2), *trnC* ~ *GCA*, *trnD* ~ *GUC*, *trnE* ~ *UUC*, *trnF* ~ *GAA*, *trnG* ~ *GCC*, *trnG* ~ *UCC**, *trnH* ~ *GUG*, *trnI* ~ *CAU*(2), *trnI* ~ *GAU**(2), *trnK* ~ *UUU**, *trnL* ~ *CAA*(2), *trnL* ~ *UAA**, *trnL* ~ *UAG*, *trnM* ~ *CAU*, *trnN* ~ *GUU*(2), *trnP* ~ *UGG*, *trnQ* ~ *UUG*, *trnR* ~ *ACG*(2), *trnR* ~ *UCU*, *trnS* ~ *GCU*(2), *trnS* ~ *UGA*, *trnT* ~ *GGU*, *trnT* ~ *UGU*, *trnV* ~ *GAC*(2), *trnV* ~ *UAC**, *trnW* ~ *CCA*, *trnY* ~ *GUA*, *trnfM* ~ *CAU*
光合作用 Photosynthesis	光合系统Ⅰ Photosystem Ⅰ	*psaA*, *psaB*, *psaC*, *psaI*, *psaJ*
	光合系统Ⅱ Photosystem Ⅱ	*psbA*, *psbB*, *psbC*, *psbD*, *psbE*, *psbF*, *psbH*, *psbI*, *psbJ*, *psbK*, *psbL*, *psbM*, *psbN*, *psbT*, *psbZ*
	NADH 脱氢酶亚基 Subunits of NADH dehydrogenase	*ndhA**, *ndhB**(2), *ndhC*, *ndhD*, *ndhE*, *ndhF*, *ndhG*, *ndhH*, *ndhI*, *ndhJ*, *ndhK*
	细胞色素b/f复合体 Cytochrome b/f complex	*petA*, *petB**, *petD**, *petG*, *petL*, *petN*
	ATP 合酶亚基 Subunits of ATP synthase	*atpA*, *atpB*, *atpE*, *atpF**, *atpH*, *atpI*
	二磷酸核酮糖羧化酶大亚基 Large subunit of rubisco	*rbcL*
其他基因 Other genes	成熟酶 Maturase	*matK*
	蛋白酶 Protease	*clpP**
	胞膜蛋白基因 Envelope membrane protein	*cemA*
	乙酰CoA羧化酶 Acetyl CoA carboxylase	*accD*
	C 型细胞色素合成基因 C type cytochrome synthesis gene	*ccsA*
未知功能基因 Genes of unknown function	保守的假定开放阅读框架 Conserved hypothetical chloroplast open reading frame	*ycf*1(2), *ycf*2(2), *ycf*3**, *ycf*4

注：*表示一个内含子；**表示两个内含子；(2)表示两次拷贝。Notes: * means one intron; ** means two introns; (2) means two copies.

均有内含子存在，11 个 CDS 基因（*atpF*、*clpP*、*ndhA*、*ndhB*、*petB*、*petD*、*rpl*16、*rpl*2、*rpoC*1、*rps*12、*rps*16）和 6 个 tRNA 基因（*trnA* ~ *UGC*、*trnG* ~ *UCC*、*trnI* ~ *GAU*、*trnK* ~ *UUU*、*trnL* ~ *UAA*、*trnV* ~ *UAC*）含有 1 个内含子，1 个 CDS 基因（*ycf*3）含有 2 个内含子。

2.2 欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组的重复序列分析

经检测，发现欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组都包含正向重复（F 型）、反向重复（R 型）、回文重复（P 型）以及互补重复（C 型）4 种类型（表 4）。两种绣线菊叶绿体基因组中，大多数重复序列的长度都在 30 ~ 39 bp 之间。欧亚绣线菊叶绿体基因组鉴定到 45 个长度在 30 ~ 50 bp 之间的重复序列，包括 15 个正向重复（14 个 30 ~ 39 bp，1 个 40 ~ 49 bp）、24 个回文重复（20 个 30 ~ 39 bp，3 个 40 ~ 49 bp，1 个 50 ~ 59 bp）、5 个反向重复（30 ~ 39 bp）和 1 个互补重复（30 ~ 39 bp）；土庄绣线菊叶绿体基因组共鉴定到 42 个长重复序列，包括 15 个正向重复（14 个 30 ~ 39 bp，1 个 40 ~ 49 bp）、23 个回文重复（19 个 30 ~ 39 bp，3 个 40 ~ 49 bp，1 个 50 ~ 59 bp）、3 个反向重复（30 ~ 39 bp）和 1 个互补重复（30 ~ 39 bp）。

简单重复序列分析表明，欧亚绣线菊叶绿体基因组上有 238 个 SSR 位点，包含 158 个单核苷酸、5 个二核苷酸、70 个三核苷酸和 8 个四核苷酸。土庄绣线菊叶绿体基因组包含 241 个 SSR 基因位点，包含 154 个单核苷酸、6 个二核苷酸、68 个三核苷酸、10 个四核苷酸（表 5）。两种绣线菊的 SSR 在基因间隔区、蛋白编码区均有分布，此外，大多数的 SSR 片段位于 LSC 区域，其次是 IR 和 SSC 区域，二者均以单核苷酸和三核苷酸重复为主，A 或 T 单核苷酸重复次数最多。

2.3 欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组密码子偏好性分析

密码子的偏好性体现了同义密码子使用的不平等性，不同物种的基因组同义密码子使用率差异很大，使用频率高的密码子是“偏好密码子”。当 RSCU > 1 时，表示该密码子使用频率较高。欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组中均有 85 个蛋白编码基因，分别有 26 514 和 26 519 个密码子，二者密码子使用模式相似。如图 2 所示，两种绣线菊的 CDS 中，编码亮氨酸（Leucine，Leu）的密码子含量最多，半胱氨酸（Cysteine，Cys）密码子含量最低，其中甲硫氨酸（Methionine，Met）和色氨酸（Tryptophan，Trp）仅有 1 个密码子编译。最常用的同义密码子是编码异亮氨酸（Isoleucine，Ile）的 AUU，使用最少的是编码半胱氨酸的 UGC。RSCU > 1 的密码子共 31 种，其中 29 种以 A 或 U 结尾，这与 SSR 分析结果一致。表明两种绣线菊叶绿体基因组对 A 或 U 结尾的密码子偏好性高于 G 或 C 结尾的密码子。

2.4 8 种绣线菊属植物叶绿体基因组边界分析

叶绿体基因组为环形结构，IR 与 LSC 和 SSC 存在 4 个边界，即 JLB（LSC-IRb）、JSB（IRb-SSC）、JSA（SSC-IRa）和 JLA（IRa-LSC）。本研究比较了土庄绣线菊、欧亚绣线菊及其 6 种同属近缘物种的边界差异情况，各物种边界所处位置基本相似（图 3）。JLB（LSC ~ IRb）较为保守，均位于 *rps*19 基因编码区内。分化主要集中在 JSB（IRb-SSC），土庄绣线菊、绣球绣线菊、三裂绣线菊位 *ycf*1 基因和 *ndhF* 基因的重叠区，重叠长度为 15 bp，11 bp 位于 IRb 区域，欧亚绣线菊、*Spiraea insulais*、蒙古绣线菊、粉花绣线菊、珍珠绣线菊位于 *ycf*1 基因的编码区内，其中欧亚绣线菊、珍珠绣线菊的 *ndhF* 基因边界与 JSB 重叠；JSA（SSC-IRa）均位于 *ycf*1 基因内侧，*ycf*1 基因有 4 561 ~ 4 573 bp 位于 SSC 区域内；JLA（IRa-LSC）均位于 *rpl*2 基因和 *trnH* 基因之间的非编码区，并更靠近 *trnH* 基因。

2.5 8 种绣线菊属叶绿体基因组序列变异分析

为了解叶绿体基因组序列的差异程度，本研究

表 4 两种绣线菊叶绿体基因组重复序列

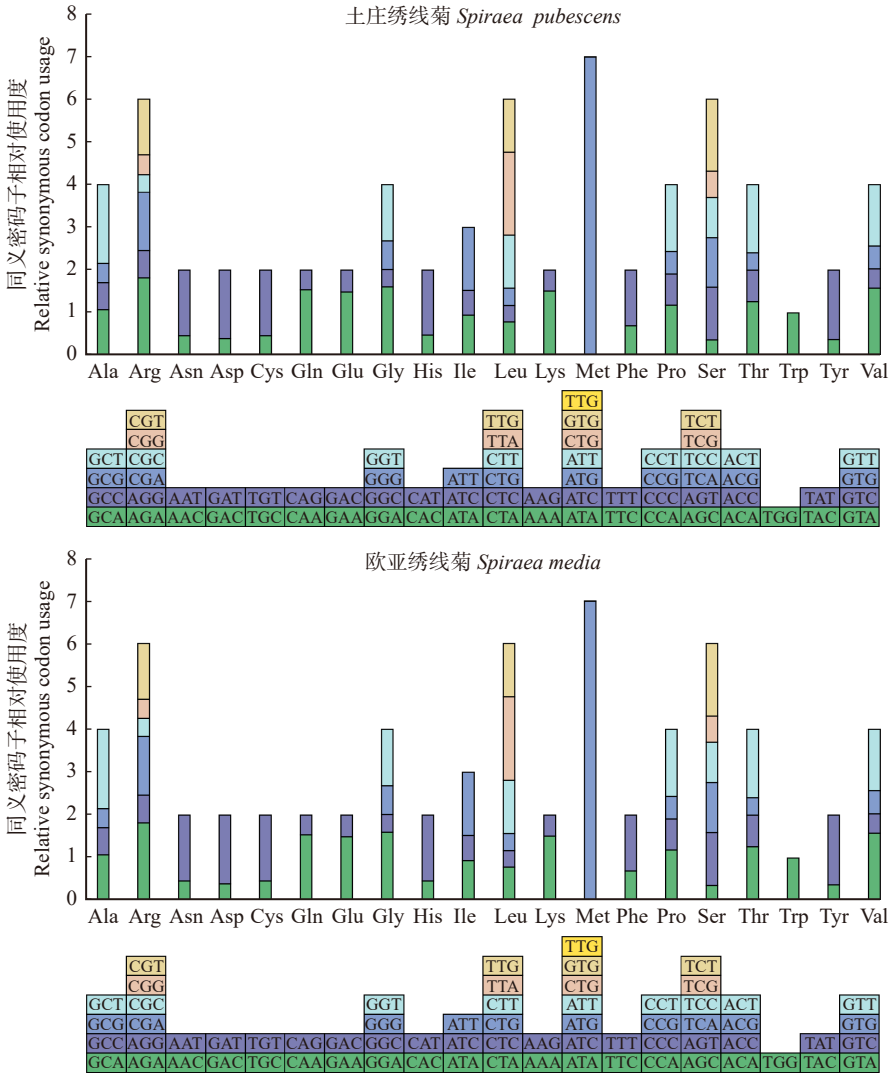
Tab. 4 Repeat sequences in the chloroplast genome of the two *Spiraea* species

物种 Species	正向重复 Forward repeat	回文重复 Palindrome repeat	反向重复 Reverse repeat	互补重复 Complement repeat	合计 Total
欧亚绣线菊 *Spiraea media*	15	24	5	1	45
土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	15	23	3	1	42

表 5 两种绣线菊叶绿体基因组中 SSR 类型及数量

Tab. 5 Types and amounts of SSRs in the chloroplast genome of the two *Spiraea* species

物种 Species	单核苷酸 Mononucleotide	二核苷酸 Dinucleotide	三核苷酸 Trinucleotide	四核苷酸 Tetranucleotide	合计 Total
欧亚绣线菊 *Spiraea media*	158	5	70	8	238
土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	154	6	68	10	241



下面方块代表编码每种氨基酸的所有密码子；上面柱子的高度表示同义密码子相对使用度的总和。 The bottom square represents all the codons encoding each amino acid; and the height of the upper column represents the sum of the relative synonymous codon usage values of all the codons.

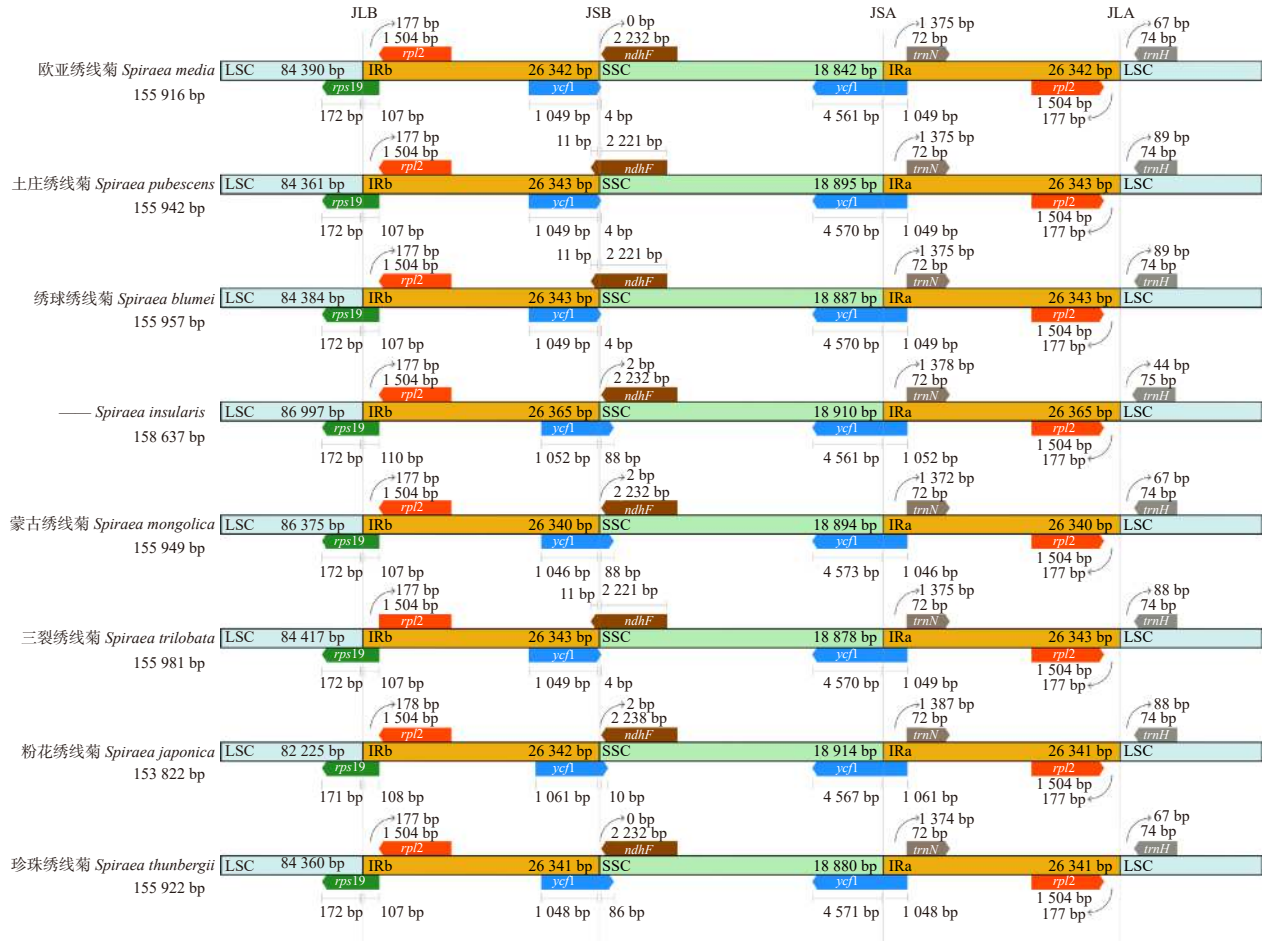
图 2　叶绿体基因组 CDS 密码子及其 RSCU 值

Fig. 2　Codons of chloroplast genome and their RSCU values

通过 mVISTA 软件对 8 个绣线菊属的叶绿体基因组进行了比对分析(图 4)。结果表明：绣线菊属植物叶绿体基因组较为保守，变异主要发生在基因间隔区。其中，LSC 区变异程度最高，IRs 区变异程度最小，保守性较高；*ycf*1、*ndhF*、*rpoC*2、*matK* 等基因的编码区域具有较明显的差异。使用 DnaSP6 软件对 8 种绣线菊属植物叶绿体基因组高变异位点进行筛选分析(图 5)。结果表明，8 种绣线菊的平均核苷酸多样性值为 0.001 56，其中 SSC 区核苷酸多样性值最大，平均为 0.003 104，整体变异性较高，IR 区核苷酸多样性值最低，平均为 0.000 227，且显著低于其他两个区域，整体较为保守。此外还筛选出 1 个高变异位点(核苷酸多样性值 > 0.006)，为 LSC 区的 *rpl*22，4 个较高变异位点(核苷酸多样性值 > 0.006)，分别为 LSC 区的 *psaI*、*rpl*16、*rpl*14 和 SSC 区的 *ycf*1。

2.6　绣线菊属系统发育树

基于 MAFFT 软件对叶绿体基因序列进行多重比对，采用最大似然法(maximum likelihood，ML)建立系统发育树(图 6)，结果显示，系统发育树的节点置信度均大于 85%，可信度较高。29 个蔷薇科物种聚在同一大支，金露梅属(*Dasiphora*)、蔷薇属(*Rosa*)、地榆属(*Sanguisorba*)、龙牙草属(*Agrimonia*)、悬钩子属(*Rubus*)、路边青属(*Geum*)位于发育树基部，是蔷薇科中较早分化出来的类群。绣线菊属与鲜卑花属(*Sibiraea*)亲缘关系较近，呈姐妹类群关系。8 种绣线菊聚为一个分支，在这一分支中，粉花绣线菊(*S. japonica*)最先分化，与其他绣线菊亲缘关系较远；土庄绣线菊、绣球绣线菊(*S. blumei*)和三裂绣线菊(*S. trilobata*)聚为一支，隶属于



JLB(LSC-IRb)、JSB (IRb-SSC)、JSA(SSC-IRa)和 JLA(IRa-LSC)为 IR 与 LSC 和 SSC 的 4 个边界。JLB (LSC-IRb), JSB (IRb-SSC), JSA (SSC-IRa) and JLA (IRa-LSC) are the four boundaries of IR with LSC and SSC.

图 3 绣线菊属 8 个物种 IR 边界比较变化情况

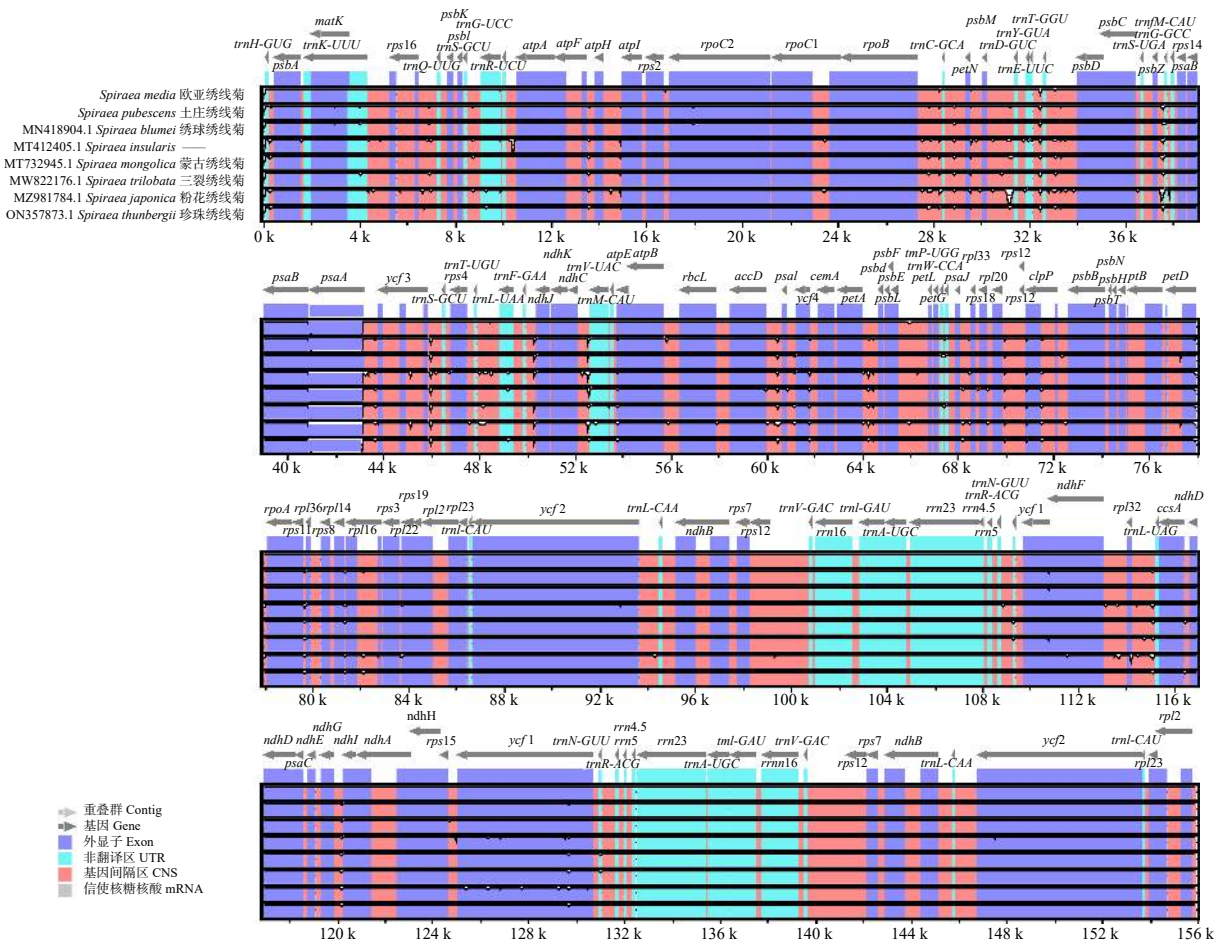
Fig. 3 Chloroplast genome boundary analysis of eight species from genus *Spiraea*

长伞花序组三裂系，三者存在很近的亲缘关系；欧亚绣线菊、蒙古绣线菊(*S. mongolica*)和珍珠绣线菊聚为一支，分别隶属于长伞花序组欧亚系、长伞花序组尖芽系、短伞花序组李叶系；这两个分支又与 *Spiraea insularis* 互为姐妹类群，聚为一个单系分支，亲缘关系较近。

3 讨 论

被子植物的叶绿体基因组全长在 120 000 ~ 170 000 bp 之间，本研究中土庄绣线菊、欧亚绣线菊的叶绿体基因组长度为 155 916 ~ 155 924 bp，均为典型的、高度保守的四分区域结构，含有 78 个蛋白编码基因，具有明显的 A 或 T 偏好性，这与绣线菊属其他物种的叶绿体基因组研究结果相似[27−28]。密码子的使用偏好性在生物体内普遍存在，这是由同义密码子使用不均衡造成的，是真核生物和原核生物基因表达的一个基本特征[29−30]，研究密码子的偏好性对了解物种的进化关系、基因的表达水平等方面具有重要意义。两种绣线菊编码亮氨酸(Leu)的密码子含量最多，半胱氨酸(Cys)密码子含量最低，且偏向于以 A 或 U 碱基结尾的密码子。有研究表明这种碱基偏好性与叶绿体各分区的变异程度相关联，GC 含量与序列的变异程度呈负相关[31−32]，与本研究的结果相符，从 8 种绣线菊属植物的边界分析和核苷酸多样性分析结果可以发现，IR 区域 GC 含量最高，相对较为保守，变异程度明显低于其他两个区域，这有助于维持基因功能的稳定性[33]。IR 区域相对两个单拷贝区域基因变异率较低，但其边界普遍存在收缩和扩张的现象，这是造成基因组序列差异的主要原因[34]。本文对 8 种绣线菊的叶绿体基因组边界分析发现，各物种边界除 JSB(IRb ~ SSC)存在一定差异，其余边界均较为保守，不存在大规模的基因倒位或重排，这说明绣线菊属植物在叶绿体进化上相对保守。

SSR 标记，即微卫星标记，普遍存在于真核生物的基因组中，具有较高的多态性和稳定性，又因操作简单和共显性的特点被广泛应用于遗传多样性分析、亲缘关系分析等领域[35−36]。通过对土庄绣线菊



UTR. 非翻译区；CNS. 基因间隔区。UTR, untranslated region; CNS, intergenic region.

图 4　绣线菊属 8 个物种叶绿体基因组 mVISTA 序列分析

Fig. 4　Analysis of mVISTA sequences in chloroplast genomes of 8 species in genus *Spiraea*

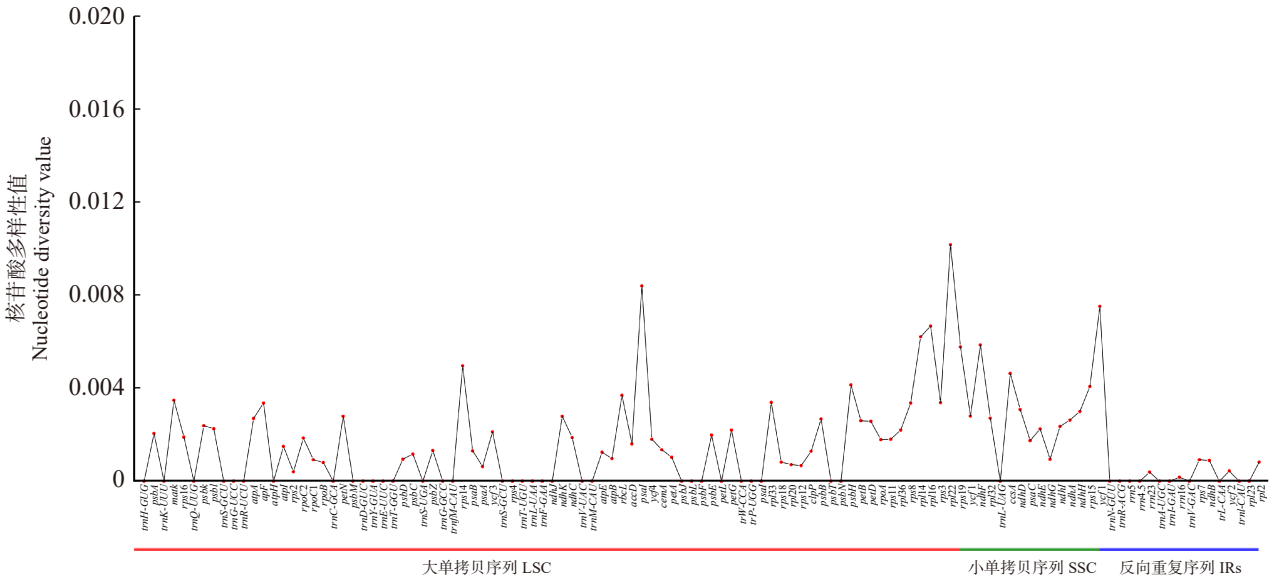


图 5　叶绿体基因组的核苷酸多样性值

Fig. 5　Nucleotide diversity value of chloroplast genome

和欧亚绣线菊的 SSR 位点检测可以看到，欧亚绣线菊的 SSR 位点略低于土庄绣线菊，二者均以单核苷酸 SSR 为主，这与大多数蔷薇科植物一致[37−39]。碱基重复类型主要为 A 或 T，二核苷酸、三核苷酸 SSR 的重复碱基也以 A、T 为主，具有明显偏好性，说明叶绿体基因组序列中的 SSR 主要由多聚的 A 或 T 组成[40]。此外，mVISTA 和 DNAsp 软件分析结果表明，绣线菊属植物存在一些变异率较高的基因位

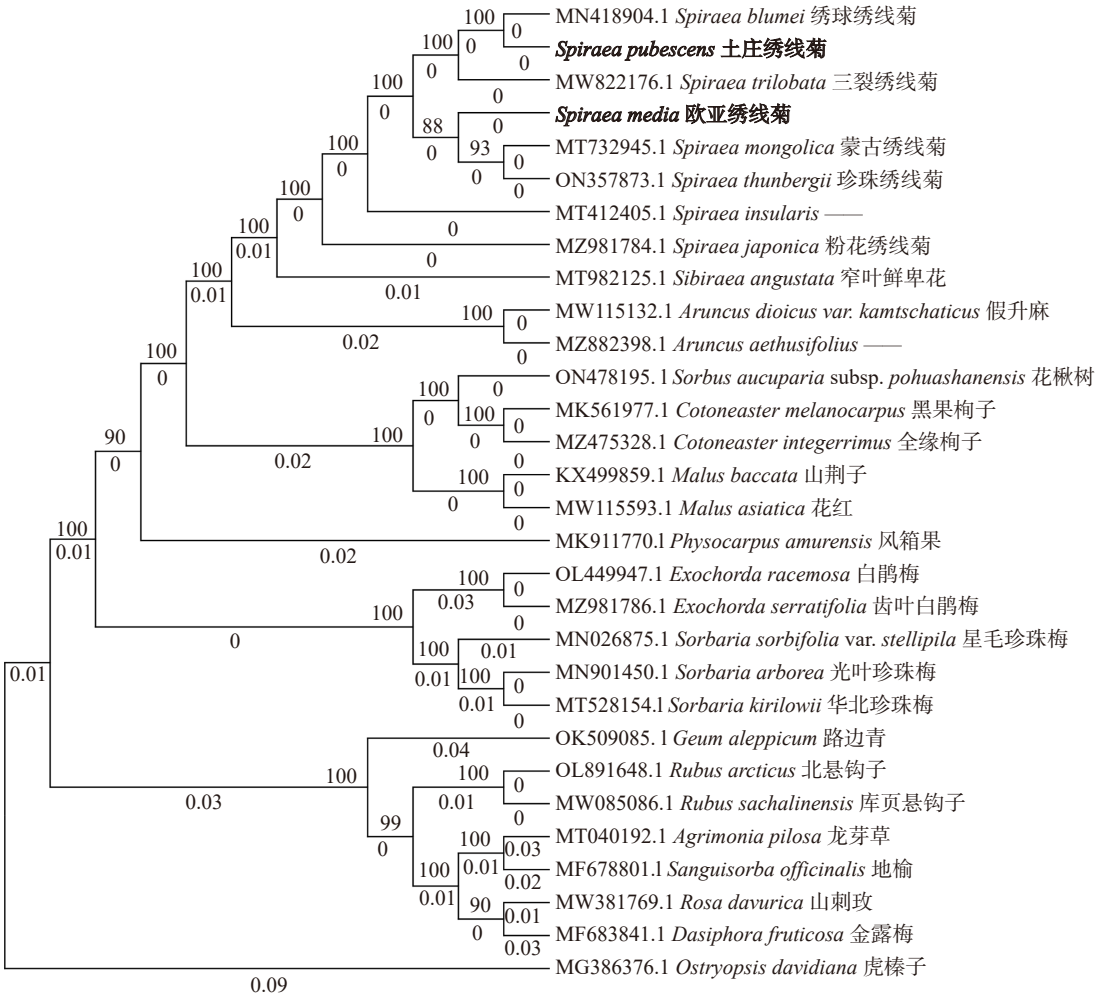


图 6 基于 30 个物种叶绿体基因组序列构建的系统发育树

Fig. 6 A phylogenetic tree constructed based on chloroplast genome sequences of 30 species

点，如 *ycf*1、*ndhF*、*rpoC*2、*matK*、*atpA* ~ *atpF*、*rps*15 ~ *ycf*1 等，主要发生在 LSC 和 SSC 区域，这些高变异率位点能够作为 DNA 条形码在欧亚绣线菊、土庄绣线菊以及绣线菊属植物的鉴定和系统发育关系研究方面起作用。

部分绣线菊属植物形态特征较为相似，亲缘关系复杂[41]，对于近缘种，DNA 片段分辨率较低不能够有效地进行区分，因此有必要在叶绿体基因组水平上进行比较研究[42]。与 DNA 片段相比，超级条形码利用叶绿体基因全长序列，能够更加准确地鉴定物种。随着测序技术的成熟，利用叶绿体全基因组序列进行分析的方法已被广泛应用，越来越多的绣线菊属植物叶绿体全基因组序列被测得，这为基于叶绿体全基因组序列研究绣线菊属植物亲缘关系提供了基础。

4 结 论

本研究获得了同域分布在内蒙古林草过渡区的两种绣线菊属植物欧亚绣线菊和土庄绣线菊的叶绿体全基因组序列，并以桦木科的虎榛子作为外类群，将两种绣线菊与其余 28 种绣线菊属植物的叶绿体全基因组序列结合构建了 ML 系统发育树。结果显示：绣线菊属中间亲缘关系支持率较高，土庄绣线菊与绣球绣线菊、三裂绣线菊聚为一支，存在很近的亲缘关系，与形态学分类结果相同；长伞花序组的欧亚绣线菊、蒙古绣线菊和短伞花序组的珍珠绣线菊聚为一支，与形态学分类结果不尽相同，为绣线菊属植物的系统发育提供了研究信息，并为土庄绣线菊等草原经济植物资源的鉴定提供了分子依据。

参 考 文 献

［1］ 俞德浚. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1974.
Yu D J. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1974.

［2］ El-Ansari M A, Abdel-Latif R R, Baczek K, et al. A new dimeric flavonol glucoside and other flavonoids from the cytotoxic methanolic extract of the flowers of *Filipendula vulgaris* collected in Poland[J]. Chemistry of Natural Compounds, 2022, 58(3): 433−437.

［3］ 阿娟, 燕玲, 邢燕红, 等. 土庄绣线菊化学成分的分析及综合评价 [J]. 干旱区资源与环境, 2011, 25(4): 155−160.
A J, Yan L, Xing Y H, et al. Analysis and comprehensive evaluation of chemical composition of *Spiraea pubescens*[J].

Journal of Arid Land Resources and Environment, 2011, 25(4): 155−160.

[4] 姚争争, 李斌, 杜文鹏, 等. 绣线菊属植物化学成分及生物活性研究进展 [J]. 中药材, 2016, 39(4): 934−941.
Yao Z Z, Li B, Du W P, et al. Research progress on chemical constituents and biological activities of *Spiraea*[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2016, 39(4): 934−941.

[5] 刘红微, 赵丽芹, 张田田, 等. 土庄绣线菊水浸液对小鼠急性酒精肝损伤保护作用的研究 [J]. 中国畜牧兽医, 2012, 39(4): 166−169.
Liu H W, Zhao L Q, Zhang T T, et al. Protection effect of *Spiraea pubescens* against acute alcohol-induced liver injury in mice[J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2012, 39(4): 166−169.

[6] 杨洋, 李珍, 杜之平, 等. 土庄绣线菊茶多酚抗氧化活性作用研究 [J]. 中国药事, 2020, 34(3): 342−348.
Yang Y, Li Z, Du Z P, et al. On antioxidant activity of tea polyphenols from *Spiraea pubescens* Turcz[J]. Chinese Pharmaceutical Affairs, 2020, 34(3): 342−348.

[7] Shirshova T I, Bezmaternykh K V, Beshlei I V, et al. Antioxidant properties of extracts of leaves and inflorescences of *Spiraea media* Franz Schmidt from the *Flora of Komi Republic*[J]. Pharmaceutical Chemistry Journal, 2020, 54(6): 622−625.

[8] Shinozaki K, Ohme M, Tanaka M, et al. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 1986, 4(3): 111−148.

[9] Ohyama K, Fukuzawa H, Kohchi T, et al. Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA[J]. Nature, 1986, 322: 572−574.

[10] 张韵洁, 李德铢. 叶绿体系统发育基因组学的研究进展 [J]. 植物分类与资源学报, 2011, 33(4): 365−375.
Zhang Y J, Li D Z. Advances in phylogenomic based on complete chloroplast genomes[J]. Plant Diversity and Resources, 2011, 33(4): 365−375.

[11] Sun C Q, Chen F D, Teng N J, et al. Comparative analysis of the complete chloroplast genome of seven *Nymphaea* species[J]. Aquatic Botany, 2021, 170: 103353.

[12] Wang R J, Cheng C L, Chang C C, et al. Dynamics and evolution of the inverted repeat-large single copy junctions in the chloroplast genomes of monocots[J]. BMC Evolutionary Biology, 2008, 8: 36.

[13] Tang D F, Lin Y, Wei F, et al. Characteristics and comparative analysis of *Mesona chinensis* Benth chloroplast genome reveals DNA barcode regions for species identification[J]. Functional & Integrative Genomics, 2022, 22(4): 467−479.

[14] Doreen T, Alina P, Alexander M, et al. Genomic profiling: The strengths and limitations of chloroplast genome-based plant variety authentication[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(49): 14323−14333.

[15] Kim H S, Shukhertei A, Yang J Y, et al. Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Potentilla gageodoensis* (Rosaceae), endemic to the continental islands of Korea[J]. Mitochondrial DNA Part B Resources, 2022, 7(4): 678−680.

[16] Badr A, El-Sherif N, Aly S, et al. Genetic diversity among selected *Medicago sativa* cultivars using inter-retrotransposon-amplified polymorphism, chloroplast DNA barcodes and morpho-agronomic trait analyses[J]. Plants, 2020, 9(8): 995.

[17] Guimin C, Anton S, Olha L, et al. Biodiversity of duckweed (Lennoaceae) in water reservoirs of Ukraine and China assessed by chloroplast DNA barcoding[J]. Plants, 2022, 11(11): 1468.

[18] Linh N N, Hang P L B, Hue H T T, et al. Species discrimination of novel chloroplast DNA barcodes and their application for identification of *Panax* (Aralioideae, Araliaceae)[J]. PhytoKeys, 2022, 188: 1−18.

[19] Enan M R, Ahmed A. Cultivar-level phylogeny using chloroplast DNA barcode *psbK-psbI* spacers for identification of Emirati date palm (*Phoenix dactylifera* L.) varieties[J]. Genetics and Molecular Research, 2016, 15(3): gmr. 15038470.

[20] Tehmina A, Rasheda J, Steve A, et al. Exploring *Parthenium* weed biotypes by chloroplast DNA barcode analysis[J]. Planta Daninha, 2020, 38: e020191623.

[21] Lenka Z D, Markéta P, Roman B. Phylogeny and infrageneric delimitation in *Spiraea* (Rosaceae) inferred from AFLP markers and a comparison with morphology[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2017, 185(4): 525−541.

[22] Yu S X, Gadagkar S R, Potter D, et al. Phylogeny of *Spiraea* (Rosaceae) based on plastid and nuclear molecular data: implications for morphological character evolution and systematics[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2018, 34: 109−119.

[23] 常晶茹, 姚萱航, 张雪薇, 等. 黄芪属植物 DNA 条形码与聚类分析的研究 [J]. 中草药, 2022, 53(22): 7201−7206.
Chang J R, Yao X H, Zhang X W, et al. DNA barcoding sequences and cluster analysis of 10 species of *Astragalus*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2022, 53(22): 7201−7206.

[24] Girma G, Spillane C, Gedil M. DNA barcoding of the main cultivated yams and selected wild species in the genus *Dioscorea*[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2016, 54(3): 228−237.

[25] 熊瑶, 金晨, 王晓云, 等. 鸡血藤及其混伪品的 DNA 条形码分子鉴定研究 [J]. 中草药, 2020, 51(12): 3274−3283.
Xiong Y, Jin C, Wang X Y, et al. Molecular identification of *Spatholobi caulis* and its adulterants based on DNA barcoding[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2020, 51(12): 3274−3283.

[26] 李德铢, 曾春霞. 植物 DNA 条形码研究展望 [J]. 生物多样性, 2015, 23(3): 297−298.
Li D Z, Zeng C X. Prospects for plant DNA barcoding[J]. Biodiversity Science, 2015, 23(3): 297−298.

[27] Yang J Y, Kang G, Pak J, et al. Characterization and comparison of two complete plastomes of Rosaceae species (*Potentilla dickinsii* var. *glabrata* and *Spiraea insularis*) endemic to Ulleung Island, Korea[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(14): 4933.

[28] Yan J M, Yu P G, Ye Z, et al. The complete chloroplast genome of *Spiraea mongolica* Maxim[J]. Mitochondrial DNA Part B Resources, 2021, 6(5): 1614−1616.

[29] Sharp P M, Cowe E. Synonymous codon usage in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Yeast, 1991, 7(7): 657−678.

[30] Lyu X L, Liu Y. Nonoptimal codon usage is critical for protein structure and function of the master general amino acid control regulator CPC-1[J]. mBio, 2020, 11(5): e02605−20.

[31] Mukhopadhyay P, Basak S, Ghosh T C. Nature of selective constraints on synonymous codon usage of rice differs in GC-poor and GC-rich genes[J]. Gene, 2007, 400(1): 71−81.

[32] 李卓蔚, 邱迁, 郎佳琪, 等. 尖刀唇石斛和翅梗石斛叶绿体全基因组分析 [J]. 中草药, 2022, 53(16): 5159−5169.
Li Z Y, Qiu Q, Lang J Q, et al. Sequence analysis of complete chloroplast genome of *Dendrobium heterocarpum* and *Dendrobium trigonopus* [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2022, 53(16): 5159−5169.

[33] 贾守宁, 李海月, 范红忠, 等. 藏药材毛果婆婆纳的叶绿体全基因组特征及其系统发育分析 [J/OL]. 分子植物育种, 2023 [2023−11−06]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221017.1549.019.html.
Jia S N, Li H Y, Fan H Z, et al. The complete chloroplast genome and phylogeny of *Veronica eriogyne*, a medicinal material[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2023[2023−11−06]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221017.1549.019.html.

[34] Heilersig H J B, Loonen A, Bergervoet M, et al. Post-transcriptional gene silencing of GBSSI in potato: effects of size and sequence of the inverted repeats[J]. Plant Molecular Biology, 2006, 60(5): 647−662.

[35] Lin B, Liu C, Tang J R, et al. Genetic diversity analysis of *Camellia fascicularis* H. T. Chang based on SSR markers[J]. Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants, 2022, 31: 100404.

[36] Saitwal Y S, Musmade A M, Kale A A, et al. Characterization of *Annona* genotypes by ISSR and SSR markers[J]. Bhartiya Krishi Anusandhan Patrika, 2022, 37(1): 43−49.

[37] Zhu Y A, Wang S Y, Xie J J, et al. The complete chloroplast genome of *Rubus ellipticus* var. *obcordatus*, an edible and medicinal dual-purpose plant[J]. Mitochondrial DNA Part B Resources, 2022, 7(2): 406−408.

[38] Jeon J, Kim S. Comparative analysis of the complete chloroplast genome sequences of three closely related east-Asian wild roses (*Rosa* sect. *Synstylae*; Rosaceae)[J]. Genes, 2019, 10(1): 23.

[39] Li W Q, Lu Y Z, Xie X M, et al. Development of chloroplast genomic resources for *Pyrus hopeiensis* (Rosaceae)[J]. Conservation Genetics Resources, 2018, 10(3): 511−513.

[40] 施晓静, 张颖敏, 陈威, 等. 滇西乌头叶绿体全基因组及系统发育分析 [J/OL]. 分子植物育种, 2023. [2023−11−06]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220713.1129.002.html.
Shi X J, Zhang Y M, Chen W, et al. The complete chloroplast genome and phylogenetic analysis of *Aconitum bulleyanum* (Ranunculaceae)[J]. Molecular Plant Breeding, 2023[2023−11−06]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220713.1129.002.html.

[41] 王久利, 高庆波, 付鹏程, 等. 青藏高原及其毗邻山区蒙古绣线菊谱系地理学研究 [J]. 西北植物学报, 2014, 34(10): 1981−1991.
Wang J L, Gao Q B, Fu P C, et al. Phylogeography of *Spiraea mongolica* (Rosaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent highlands[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(10): 1981−1991.

[42] 褚振州, 古丽巴哈尔·依斯拉木, 屈泽众, 等. 同域分布 3 种木蓼属植物的叶绿体基因组比较研究 [J]. 植物学报, 2022, 58(3): 417−432.
Chu Z Z, Gulibahaer·Yisilamu, Qu Z Z, et al. Comparative chloroplast genome analyses among three sympatric species of *Polygonum*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2022, 58(3): 417−432.

（责任编辑 范 娟 李雅文
责任编委 赵秀海）