

蒿属植物叶绿体基因组特征及进化

刘 潮,吕雁秋,施枝丽,毛 蓉,韩利红*

(曲靖师范学院 生物资源与食品工程学院,云南省高校特色果酒技术创新与应用工程研究中心,云南 曲靖 655011)

摘 要:蒿属植物具有重要的药用和经济价值,开展蒿属物种叶绿体基因组研究,为我国蒿属植物的分类鉴定和资源利用提供借鉴。基于 29 个蒿属物种叶绿体基因组序列,采用 REPuter、MISA、DNASP 和 IQ-TREE 等生物信息学软件,比较叶绿体基因组特征、序列重复和结构变异,并对蒿属物种系统发育进行分析。结果表明,蒿属叶绿体基因组均由大单拷贝(LSC)区、小单拷贝(SSC)区和 1 对反向重复(IRs)区构成,基因组序列长度 150 858~151 318 bp,GC 含量相近。所有蒿属叶绿体基因组均注释到 114 个 unique 基因,包含 80 个蛋白编码基因、30 个 tRNA 基因和 4 个 rRNA 基因。蒿属叶绿体基因组长重复序列主要由正向重复和回文重复构成,长度 30~49 bp。简单重复序列(SSR)主要由 A/T 碱基构成,其中单碱基重复最多,其次为四碱基重复。RSCU(相对同义密码子使用度)值大于 1 的 30 个高频密码子中,13 个以 A 结尾,16 个以 T 结尾。蒿属植物叶绿体基因组结构高度相似,未检测到基因重排或倒置事件。检测到 11 个核苷酸变异值 $P_i > 0.007$ 的高变区,其中 8 个位于 LSC 区,3 个位于 SSC 区,单拷贝区核苷酸多态性高于 IR 区。系统发育分析显示,蒿属物种分为 4 个聚类组,分支结构支持了植物的蒿亚属和龙蒿亚属分类。蒿属物种叶绿体基因组结构保守,鉴定的重复序列和核苷酸多态性区域可用作蒿属物种分类鉴定和遗传多样性研究的分子标记,为后续蒿属物种群体遗传学研究和资源开发利用提供科学依据。

关键词:蒿属;叶绿体基因组;重复;核苷酸变异;系统发育

中图分类号:S567.2

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2023)03-0078-09

Characteristics of Chloroplast Genomes and Phylogenetic Analysis of *Artemisia* Species

LIU Chao, LÜ Yan-qiu, SHI Zhi-li, MAO Rong, HAN Li-hong*

(College of Biological Resource and Food Engineering, Yunnan Engineering Research Center of Fruit Wine,
Qujing Normal University, Qujing 655011, Yunnan, China)

Abstract: *Artemisia* species have important medicinal and economic values. The research on the chloroplast genome will provide references for the classification, identification and resource utilization of *Artemisia* species in China. Based on the chloroplast genome sequences of 29 *Artemisia* species, the characteristics, repeats and structural variation of chloroplast genome were compared by using bioinformatics software such as REPuter, MISA and DNASP. The phylogeny of *Artemisia* species was analyzed by IQ-TREE. The results showed that chloroplast genomes of *Artemisia* species were composed of a large single copy (LSC) region, a small single copy (SSC) region and a pair of inverted repeats (IRs), and the length ranges of 29 chloroplast genomes were from 150 858 bp to 151 318 bp with similar GC content. All *Artemisia* chloroplast genomes were annotated with 114 unique genes, including 80 protein coding genes, 30 tRNA genes and four rRNA genes. The long repeats of *Artemisia* chloroplast genomes were mainly composed of forward repeats and palindromic repeats, and the length of repeats was mainly from 30 bp to 49 bp. SSR was

收稿日期:2022-03-21 修回日期:2022-04-27

基金项目:国家自然科学基金(32060710,32100010)。

第一作者:刘 潮,博士,副教授。研究方向:植物系统发育与进化。E-mail:liuchao_80@163.com

*通信作者:韩利红,博士,副教授。研究方向:真菌系统发育与进化。E-mail:hanlihong9527@126.com

mainly composed of A/T bases, in which mononucleotide repeats were the most, followed by tetranucleotide repeats. Among the 30 high frequency codons with RSCU value greater than 1, 13 codons ended with A and 16 codons ended with T. Chloroplast genome structures of *Artemisia* species were highly similar, and no gene rearrangement or inversion events were detected. Eleven nucleotide variation hotspots with $P_i > 0.007$ were detected, including eight in LSC region and three in SSC region. The nucleotide polymorphisms in single copy regions were higher than those in IR regions. Phylogenetic analysis demonstrated that *Artemisia* species were divided into four clades, and the branching structure supported the classification of subgenera *Artemisia* and *Dracunculus*. The chloroplast genome structure of *Artemisia* species is conservative, and the identified repeats and nucleotide polymorphism hotspots can be used as molecular markers for the classification, identification and the study of genetic diversity of *Artemisia* species. The study provides a scientific basis for the population genetics research, resource development and utilization of *Artemisia* species.

Key words: *Artemisia*; chloroplast genome; repeat; nucleotide variation; phylogeny

蒿属(*Artemisia*)是菊科最大的属之一,包含大约 500 个物种,多为 1、2 年生或多年生草本植物或灌木,主要分布在欧洲、亚洲和北美的温带地区^[1]。蒿属植物中的黄花蒿(*A. annua*)、中亚苦蒿(*A. absinthium*)和艾(*A. argyi*)等被用作观赏、医药和工业原料等,具有重要的经济和药用价值^[2-3]。蒿属植物富含黄酮类、萜类、皂甙和多酚等次生代谢物,在治疗月经不调、伤寒、癫痫、疟疾、消化不良、支气管炎、肾脏疾病以及 COVID-19 感染等方面具有重要作用^[3-4],其重要成分 Argabin 是一种倍半萜内酯,被用作 NLRP3 炎症小体抑制剂,通过抑制法尼基(farnesyl)转移酶而激活 RAS 原癌基因,对不同的肿瘤细胞系均具有明显的抑制作用^[3]。黄花蒿是传统的中药材,叶子上有大量的腺毛和 T 形毛状体,合成和储存了大量萜烯类物质,以保护植物免受昆虫、病原体和食草动物的侵害,青蒿素就是从黄花蒿中分离出来的一种倍半萜内酯类过氧化物,用于预防和治疗疟疾和癌症^[3,5]。Fu 等^[5]使用 35S 强启动子过表达法尼基二磷酸合酶基因和广藿香醇合酶基因,提高了广藿香醇的产率,具腺毛的黄花蒿是萜烯类化合物生物合成的优质载体。Kaushal 等^[6]通过优化黄花蒿叶绿体基因组转化,实现青蒿素生物合成途径的非糖基化蛋白质的表达。除此之外,蒿属植物次生代谢物质还具有抗菌和抗虫活性,被广泛用于农业病虫害的生物防治^[7]。蒿属植物资源研究,可为蒿属植物的分类鉴定和资源利用提供基础。

作为二代 DNA 条形码,叶绿体基因组因母系遗传和进化保守等特征,被广泛用于特定植物类群的系统发育关系研究,是高等植物分类鉴定的理想工具^[8]。大部分被子植物叶绿体基因组长度为 120~160 kb,为四分体结构的环形双链 DNA 分子,由 1 对反向重复(inverted repeats, IRa 和 IRb)区将大单拷贝(large single copy, LSC)区和小单拷

贝(small single copy, SSC)区分开^[9-11]。叶绿体基因组的重复序列和多态性位点可作为物种鉴定的分子标记,用于系统发育和群体遗传学研究^[9-12]。Kim 等^[9]和 Shahzadi 等^[10]分别对部分蒿属物种叶绿体基因组结构特征和进化关系进行了研究。本研究在前人研究的基础上,进一步增加了最新公布的叶绿体基因组数据,基于 29 个蒿属物种叶绿体基因组序列,针对蒿属物种资源亲缘关系和遗传多样性展开分析,为我国蒿属药用资源的遗传多样性和系统发育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 数据获取

从 NCBI(美国国家生物技术信息中心)GenBank 数据库中检索并下载 27 个蒿属物种叶绿体基因组信息(表 1)。搜索 NCBI 的 SRA(Sequence Read Archive)数据库,下载喀什蒿(*A. kaschgari-ca*)和龙蒿(*A. dracunculus*)基因组高通量测序数据,使用 GetOrganelle 软件组装获得完整叶绿体基因组序列,使用 Geneious 软件进行注释。

1.2 方法

1.2.1 叶绿体基因组特征分析 使用 REPuter 软件确定叶绿体基因组四分体长度和边界,并检测互补(complementary, C)、正向(forward, F)、反向(reverse, R)和回文(palindromic, P)4 种序列重复类型和数量,设置最小重复长度 30 bp, Hamming 距离为 3。使用 MISA-web 软件分析简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)类型和数量,设置最小重复次数阈值为单核苷酸 10、二核苷酸 5、三核苷酸 4、四核苷酸、五核苷酸和六核苷酸均为 3。使用 Mega 软件统计碱基 GC 含量和编码蛋白氨基酸构成等信息。使用 EMBOSS 网站(<http://emboss.toulouse.inra.fr/>)的 cusp 程序分析叶绿体蛋白编

码基因相对同义密码子使用度(relative synonymous codon usage,RSCU)。

1.2.2 叶绿体基因组变异分析 使用 Geneious 软件进行叶绿体基因组共线性分析。使用 MAFFT 软件进行叶绿体基因组序列比对,在 BioEdit 软件中进行手工校对,使用 DnaSP 软件计算叶绿体基因组序列核苷酸多态性(P_i),设置搜索窗口长度 600 bp,步长 200 bp,使用 R 程序绘图。

1.2.3 系统发育分析 利用 29 个蒿属物种叶绿体基因组序列,以菊科物种匙叶紫菀(*Aster spathulifolius*)和翅果假吐金菊(*Solidasessilis*)为外类群,使用 IQ-TREE 软件基于最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发育树,建树模型为 TVM+F+R6,步长值为 1 000。

2 结果与分析

2.1 叶绿体基因组特征

蒿属叶绿体基因组均具有典型的四分体结构,

由 2 个 IRs 区(24 894~24 985 bp)将 LSC 区(82 622~83 061 bp)和 SSC 区(18 268~18 423 bp)分开,形成一个长度介于 150 858(庵闾)~151 318 bp(白莲蒿)的环形分子(表 1)。基因组鸟嘌呤和胞嘧啶(GC)含量略有不同,介于 37.40%~37.51%,IR 区的 GC 含量(42.99%~43.11%)高于 LSC 区(35.48%~35.62%)和 SSC 区(35.54%~35.57%)。所有蒿属叶绿体基因组均编码 114 个 unique 基因,其中包含 80 个蛋白编码基因(protein coding gene,PCG)、30 个 tRNA 基因和 4 个 rRNA 基因。

2.2 基因组序列重复

从 29 个蒿属物种叶绿体基因组中共检测到 1 131 个长重复序列(>30 bp),多数物种含有的长重复序列类型和数目接近,其中中亚苦蒿中数量最多,为 46 个,而茵陈蒿、雷琼牡蒿、牡蒿和庵闾的数量较少,均为 36 个。蒿属叶绿体基因组长重复序列主要为正向重复和回文重复,平均数目分别为 20 和

表 1 蒿属物种叶绿体基因组信息

Table 1 Statistics of chloroplast genomes of *Artemisia* species

物种	登录号	长度/bp				GC 含量(%)			
		基因组	LSC	SSC	IR	基因组	LSC	SSC	IR
中亚苦蒿(<i>A. absinthium</i>)	MK188885	151 193	82 982	18 423	24 894	37.40	35.48	30.79	43.06
黄花蒿(<i>A. annua</i>)	KY085890	150 952	82 772	18 268	24 956	37.48	35.57	30.82	43.08
艾(<i>A. argyi</i>)	KM386991	151 192	82 928	18 344	24 960	37.46	35.54	30.87	43.08
银叶蒿(<i>A. argyrophylla</i>)	MF034022	151 189	82 927	18 344	24 959	37.46	35.54	30.87	43.08
茵陈蒿(<i>A. capillaris</i>)	KU736963	151 056	82 821	18 309	24 963	37.46	35.56	30.72	43.08
青蒿(<i>A. carui folia</i>)	MG951483	151 091	82 830	18 343	24 959	37.45	35.54	30.82	43.05
龙蒿(<i>A. dracunculus</i>)	SRR8208350	151 042	82 811	18 313	24 959	37.48	35.57	30.79	43.09
灰莲蒿(<i>A. freyniana</i> f. <i>discolor</i>)	MG951487	151 275	82 965	18 340	24 985	37.45	35.53	30.85	43.05
冷蒿(<i>A. frigida</i>)	JX293720	151 076	82 740	18 392	24 972	37.48	35.58	30.83	43.06
滨艾(<i>A. fukudo</i>)	MK569048	151 021	82 761	18 348	24 956	37.46	35.56	30.73	43.07
华北米蒿(<i>A. giraldii</i>)	OK128342	151 072	82 838	18 316	24 959	37.47	35.56	30.78	43.09
白莲蒿(<i>A. gmelinii</i>)	KU736962	151 318	83 061	18 335	24 961	37.42	35.49	30.83	43.06
雷琼牡蒿(<i>A. hallaisanensis</i>)	MG951490	151 015	82 823	18 286	24 953	37.48	35.57	30.75	43.11
牡蒿(<i>A. japonica</i>)	MG951491	151 080	82 844	18 310	24 963	37.46	35.56	30.70	43.08
喀什蒿(<i>A. kaschgarica</i>)	SRR17224952	151 091	82 808	18 345	24 969	37.44	35.54	30.67	43.06
庵闾(<i>A. keiskeana</i>)	MG951492	150 858	82 622	18 340	24 948	37.51	35.62	30.84	43.08
白苞蒿(<i>A. lactiflora</i>)	MW411453	151 159	82 897	18 344	24 959	37.47	35.55	30.89	43.07
矮蒿(<i>A. lancea</i>)	MG951486	151 112	82 878	18 318	24 958	37.49	35.57	30.90	43.09
驱蛔蒿(<i>A. maritima</i>)	MK532038	151 061	82 801	18 344	24 958	37.45	35.56	30.70	43.06
山地蒿(<i>A. montana</i>)	MG951493	151 150	82 891	18 341	24 959	37.47	35.56	30.87	43.08
矮滨蒿(<i>A. nakaii</i>)	MG951494	151 020	82 760	18 348	24 956	37.45	35.56	30.73	43.07
黑沙蒿(<i>A. ordosica</i>)	MN932370	151 209	82 980	18 303	24 963	37.44	35.54	30.87	42.99
魁蒿(<i>A. princeps</i>)	MG951495	151 193	82 932	18 343	24 959	37.46	35.54	30.87	43.07
红足蒿(<i>A. rubripes</i>)	MG951496	151 133	82 874	18 341	24 959	37.48	35.56	30.89	43.08
猪毛蒿(<i>A. scoparia</i>)	MN385624	151 060	82 834	18 282	24 972	37.45	35.56	30.75	43.05
萎蒿(<i>A. selengensis</i>)	MG951497	151 255	82 942	18 385	24 964	37.46	35.55	30.79	43.09
大籽蒿(<i>A. sieversiana</i>)	MG951499	150 910	82 710	18 300	24 950	37.46	35.56	30.80	43.06
宽叶山蒿(<i>A. stolonifera</i>)	MG951500	151 144	82 878	18 346	24 960	37.47	35.55	30.88	43.08
甘青蒿(<i>A. tangutica</i>)	MT701043	151 140	82 885	18 336	24 960	37.47	35.55	30.89	43.08

0.011 5,平均值为 0.002 4,其中 LSC 区、SSC 区和 IR 区 P_i 平均值分别为 0.003 0、0.004 7 和 0.000 7。检测到 11 个 $P_i > 0.007$ 的高变区,多数位于基因间隔区,其中 8 个位于 LSC 区(*trnH-psbA*、*rps16-trnQ*、*trnC-petN*、*atpI-atpH*、*trnT-psbD*、*ndhC-trnV*、*accD* 和 *rpl16 intron*),3 个位于 SSC 区(*ndhF-rpl32*、*rpl32-trnL* 和 *ycf1*),IR 区最高的多态性位点 P_i 值为 0.004 5,表明 SSC 区和 LSC 区核苷酸多态性高于 IR 区。

2.5 系统发育分析

基于叶绿体基因组序列,使用 IQ-TREE 软件应用最大似然法构建 29 个蒿属物种系统发育树(图 7)。结果显示,蒿属物种主要归为 4 个聚类组,分别为聚类组 I、II、III 和 IV。蒿亚属(Subgen. *Artemisia*)的 22 个物种分布在聚类组 I、III 和 IV 中。龙蒿亚属(Subgen. *Dracunculus*)的 7 个物种构成聚类组 II。聚类组 I 和聚类组 II (除黑沙蒿外)所有物种叶绿体基因组均小于 151 100 bp,聚类组 III (除大籽

蒿和冷蒿外)和聚类组 IV 所有物种叶绿体基因组均大于 151 100 bp。以翅果假吐金菊为参照的遗传距离分析显示,聚类组 II 多数物种遗传距离数值较大,聚类组 IV 多数物种遗传距离数值偏小。

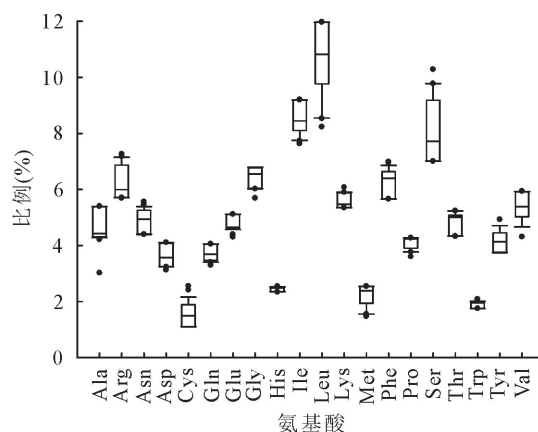


图 3 蒿属物种叶绿体基因组氨基酸组成

Fig. 3 Amino acid composition of chloroplast genome of *Artemisia* species

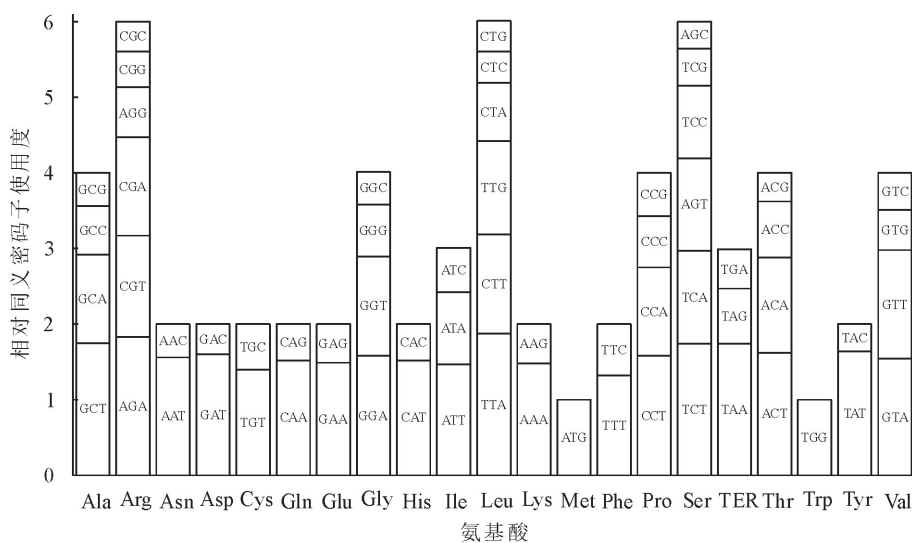


图 4 蒿属物种叶绿体基因密码子偏好性分析

Fig. 4 Codon usage analysis of chloroplast genes in *Artemisia* species

3 结论与讨论

比较叶绿体基因组分析获得的遗传多样性和变异信息,为高等植物分子系统发育研究提供了材料,叶绿体基因组成为植物物种鉴定和进化研究的重要工具。前人对部分蒿属物种 ITS 和叶绿体基因组进行了研究^[9-10,13-14],基于叶绿体基因组数据的条形码分子标记,对蒿属物种的准确鉴定和遗传多样性研究具有重要的应用价值。本研究中,利用 29 个蒿属物种叶绿体基因组数据,对重复序列、密码子使用偏性、基因组变异和蒿属系统发育关系进行研究,并筛选遗传多样性和进化生物学研究的潜在分子标记。

密码子使用偏性受突变和选择等多种因素影响,是物种长期进化的结果,会进一步影响基因表达和物种对环境的适应性^[15]。蒿属物种叶绿体基因组密码子使用性与其他被子植物物种类似^[16-19],基因组 AT 含量较高,偏好使用 A/T 结尾的密码子,菊科物种叶绿体基因组密码子偏性在进化过程中,同时受到自然选择和碱基突变的影响,其中自然选择发挥了主要作用^[15]。

长重复序列广泛存在于植物叶绿体基因组中,从进化角度来看,物种间长重复序列的差异是自然选择和环境适应性进化的结果,由于这些区域具有高度的多态性,容易发生基因重排,从而导致基因组

大小和结构的改变。蒿属叶绿体基因组含有较高比例的正向重复和回文重复,含有极少的反向重复,几乎不含有互补重复,该结果与十字花科等其他大部

分被子植物物种类似^[20],而与柳科物种有较明显的差异^[21]。物种间长重复序列数量和位置的差异,可能反映了其进化水平和地位^[22]。SSR也称为微卫

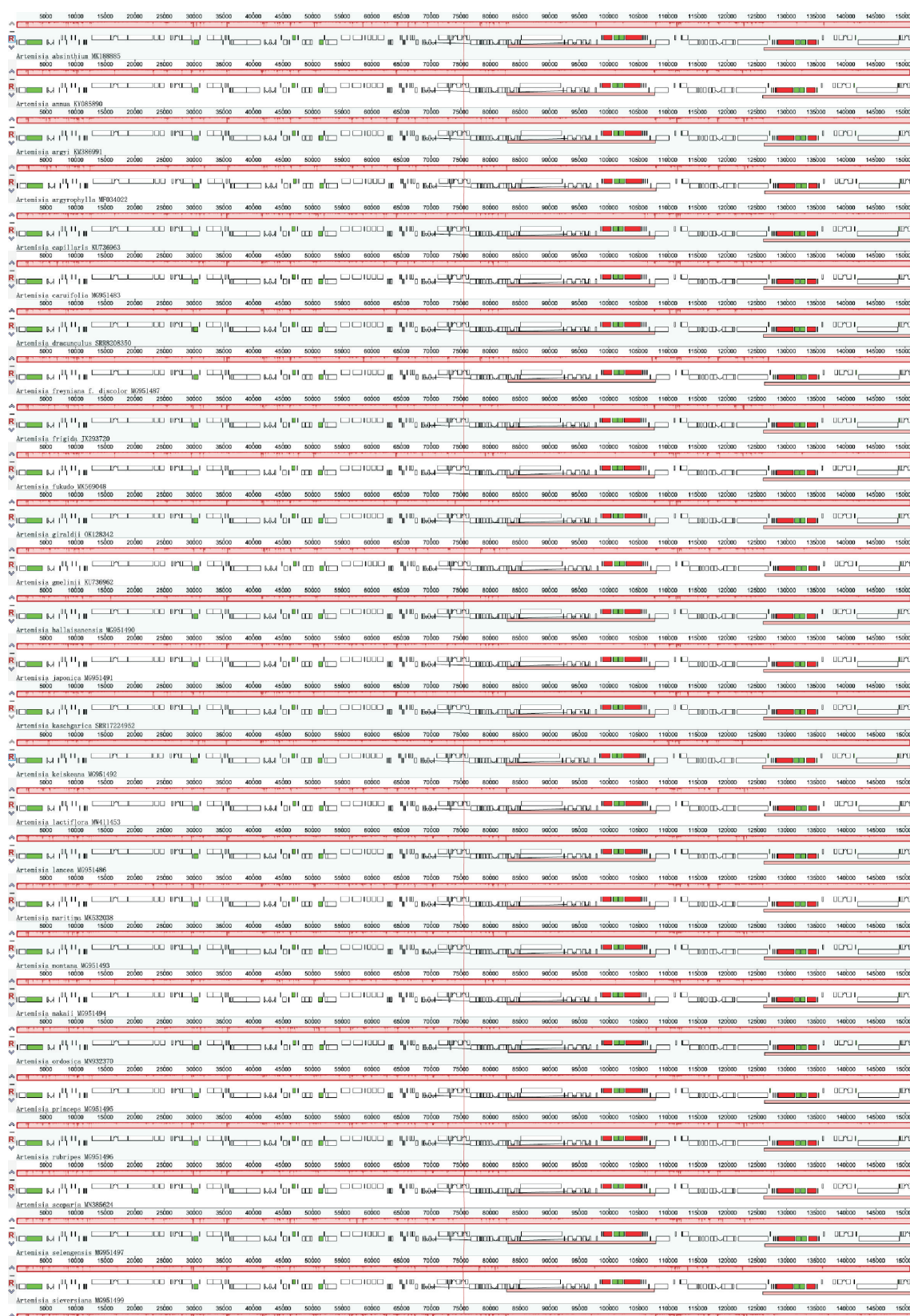


图5 蒿属物种叶绿体基因组结构比对

Fig. 5 Alignment of chloroplast genomes structure of *Artemisia* species

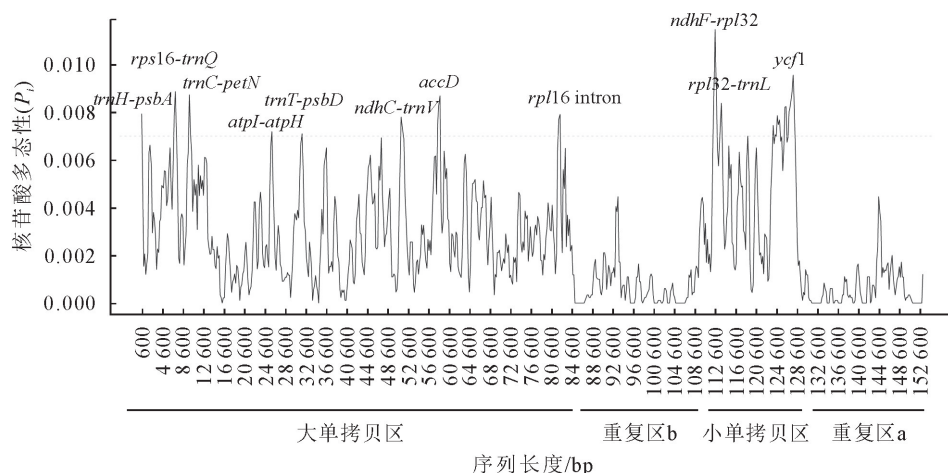
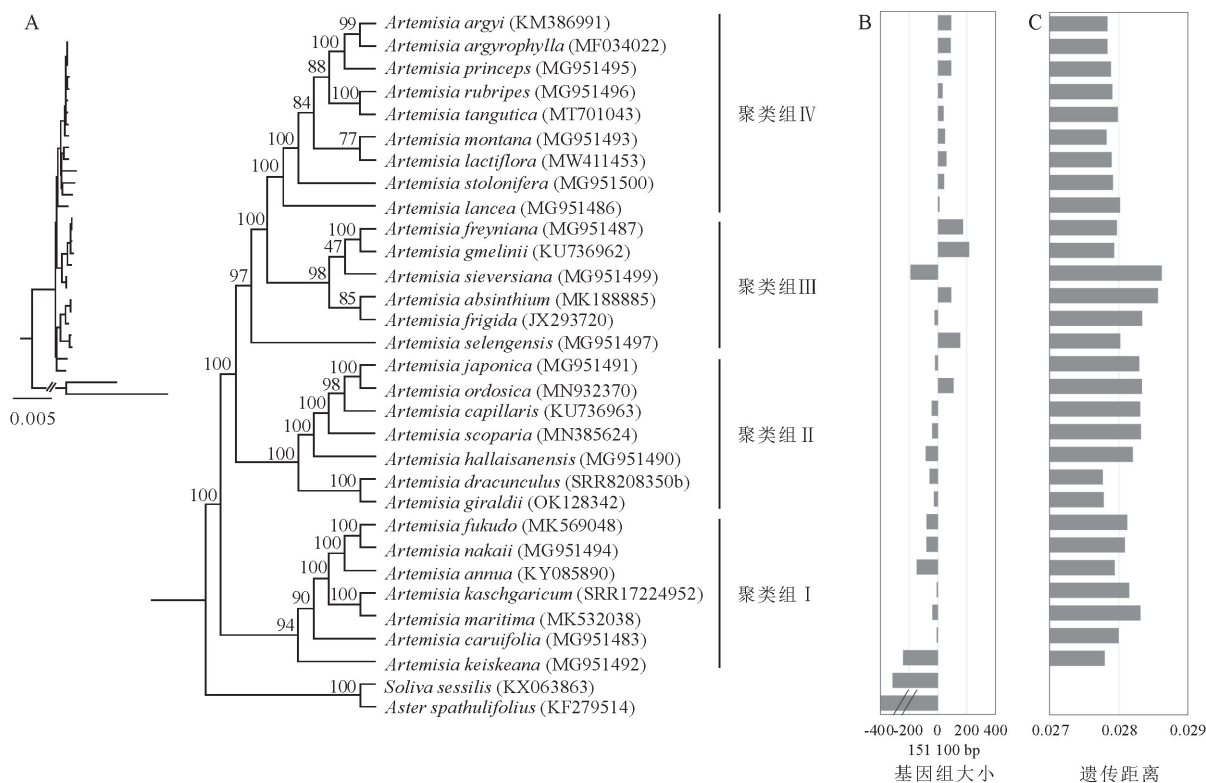


图 6 蒿属物种叶绿体基因组序列核苷酸多态性

Fig. 6 The nucleotide diversity (Pi) of chloroplast genome sequence of *Artemisia* species



注: A. 系统发育树; B. 基因组大小; C. 物种系统发育树。

图 7 基于叶绿体基因组序列构建的蒿属物种系统发育树

Fig. 7 Phylogenetic tree of *Artemisia* species based on chloroplast genome sequences

星 DNA, 是由 1~6 个核苷酸重复单元组成的串联重复序列, 由于具有多态性高、含量丰富、共显性遗传等特点, 被广泛作为植物群体遗传学和生物地理学研究的分子标记^[10,13,23-24]。蒿属物种叶绿体基因组中 SSR 主要由单核苷酸、二核苷酸、三核苷酸和四核苷酸重复构成, 与其他植物物种类似^[23-25], 大多由 A/T 碱基重复构成, 单核苷酸是最丰富的重复类型, SSR 类型和分布的保守性可能在不同蒿属物种的遗传多样性和进化中发挥作用。本研究鉴定的

重复序列将有助于蒿属物种的鉴定和群体遗传学研究。

基于叶绿体基因组序列的共线性比对显示, 29 个蒿属物种之间存在单一局部共线区, 基因组中的基因数目和顺序一致, 未检测到基因重组或重排事件, 这与之前的研究结果一致^[26]。叶绿体基因组序列高变区可作为植物物种鉴定和系统发育研究的分子标记。蒿属物种叶绿体基因组间单拷贝区大小差异和核苷酸变异均大于 IR 区, 本研究鉴定的 11 个

$P_i > 0.007$ 的核苷酸高变区中,8个位于基因间区(*trnH-psbA*、*rps16-trnQ*、*trnC-petN*、*atpI-atpH*、*trnT-psbD*、*ndhC-trnV*、*ndhF-rpl32* 和 *rpl32-trnL*);2个位于基因 *accD* 和 *ycf1* 上;1个位于基因 *ypl16* 内含子区;8个位于 LSC 区;3个位于 SSC 区,该结果与前人研究结果基本一致^[9]。叶绿体 *accD* 和 *ycf1* 对植物环境适应性和叶片发育至关重要,其核苷酸序列的多态性反映了植物对不同环境的适应^[9]。这些多态性区域可被用来开发强力的分子标记,用于蒿属物种的分类鉴定和遗传多样性研究。

利用完整的叶绿体基因组序列进行植物系统发育分析,被证明是鉴别物种和构建系统发育关系的有效方法^[8,27]。系统发育分析显示,29个蒿属物种聚类成支持率较高的4个分支。分支结构与植物的亚属分类一致^[9],聚类组Ⅰ和Ⅱ分别代表蒿亚属和龙蒿亚属早期分类群,而聚类组Ⅲ和Ⅳ则可能由聚类组Ⅰ的蒿亚属物种进一步分化而来。基因组大小也在不同分支间有较明显的区分,较进化的聚类组Ⅲ和Ⅳ物种叶绿体基因组更大,这可能在一定程度上反映了物种的进化程度。研究认为,由于相同的地理分布导致艾、银叶蒿、魁蒿以及滨艾、矮滨蒿之间可能存在种间杂交^[9],对于这些物种,仅依靠叶绿体基因组数据可能导致系统发育分析不够准确,今后的研究中有必要增加核基因组分子标记,以提供更可靠的系统发育信息^[28]。

参考文献:

- [1] BORA K S, SHARMA A. The genus *Artemisia*: a comprehensive review[J]. *Pharmaceutical Biology*, 2011, 49(1): 101-109.
- [2] HUSSAIN A. The genus *Artemisia* (Asteraceae): a review on its ethnomedicinal prominence and taxonomy with emphasis on foliar anatomy, morphology, and molecular phylogeny[J]. *Proceedings of the Pakistan Academy of Sciences: B. Life and Environmental Sciences*, 2020, 57(1): 1-28.
- [3] BISHT D, KUMAR D, KUMAR D, *et al.* Phytochemistry and pharmacological activity of the genus *Artemisia* [J]. *Archives of Pharmacal Research*, 2021, 44(5): 439-474.
- [4] UR RASHID M, ALAMZEB M, ALI S, *et al.* The chemistry and pharmacology of alkaloids and allied nitrogen compounds from *Artemisia* species: a review[J]. *Phytotherapy Research*, 2019, 33(10): 2661-2684.
- [5] FU X, ZHANG F, MA Y, *et al.* High-level patchoulol biosynthesis in *Artemisia annua* L [J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 8: 1590.
- [6] KAUSHAL C, ABDIN M Z, KUMAR S. Chloroplast genome transformation of medicinal plant *Artemisia annua* [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(11): 2155.
- [7] SHARIFIAN I, HASHEMI S M, DARVISHZADEH A. Fungant toxicity of essential oil of mugwort (*Artemisia vulgaris* L.) against three major stored product beetles[J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2013, 46(4): 445-450.
- [8] JIN L, LIU J J, XIAO T W, *et al.* Plastome - based phylogeny improves community phylogenetics of subtropical forests in China[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2022, 22(1): 319-333.
- [9] KIM G B, LIM C E, KIM J S, *et al.* Comparative chloroplast genome analysis of *Artemisia* (Asteraceae) in east Asia: insights into evolutionary divergence and phylogenomic implications[J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 1-17.
- [10] SHAHZADI I, ABDULLA H, MEHMOOD F, *et al.* Chloroplast genome sequences of *Artemisia maritima* and *Artemisia absinthium*: comparative analyses, mutational hotspots in genus *Artemisia* and phylogeny in family Asteraceae[J]. *Genomics*, 2020, 112(2): 1454-1463.
- [11] 刘潮, 韩利红, 代小波, 等. 辣椒属叶绿体基因组特征及进化[J]. *热带作物学报*, 2022, 43(3): 447-454.
LIU C, HAN L H, DAI X B, *et al.* Characteristics and phylogenetics of the complete chloroplast genomes of *Capsicum* species[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, 43(3): 447-454. (in Chinese)
- [12] 张立, 程永琴, 姜在民, 等. 中国山茶科植物区系及叶绿体基因组结构进化分析[J]. *西北林学院学报*, 2020, 35(5): 47-53.
ZHANG L, CHENG Y Q, JIANG Z M, *et al.* Structure and phylogeny of chloroplast genomes and spermatophyte flora in Chinese Theaceae[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, 35(5): 47-53. (in Chinese)
- [13] IRAM S, HAYAT M Q, TAHIR M, *et al.* Chloroplast genome sequence of *Artemisia scoparia*: comparative analyses and screening of mutational hotspots[J]. *Plants (Basel)*, 2019, 8(11): 476.
- [14] VALLÈS J, TORRELL M, GARNATJE T, *et al.* The genus *Artemisia* and its allies: phylogeny of the subtribe *Artemisiinae* (Asteraceae, Anthemideae) based on nucleotide sequences of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS)[J]. *Plant Biology*, 2003, 5(3): 274-284.
- [15] NIE X, DENG P, FENG K, *et al.* Comparative analysis of codon usage patterns in chloroplast genomes of the Asteraceae family[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2014, 32(4): 828-840.
- [16] NIE L, CUI Y, CHEN X, *et al.* Complete chloroplast genome sequence of the medicinal plant *Arctium lappa* [J]. *Genome*, 2020, 63(1): 53-60.
- [17] 屈亚亚, 辛静, 冯发玉, 等. 香花枇杷质体基因组序列密码子偏好性分析[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(4): 138-144, 158.
QU Y Y, XIN J, FENG F Y, *et al.* Codon usage bias in chloroplast genome of *Eriobotrya fragrans* Champ. ex Benth[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(4): 138-144, 158. (in Chinese)
- [18] 梁湘兰, 郭松. 苦马豆叶绿体基因组密码子偏好性分析[J]. *西北林学院学报*, 2022, 37(2): 121-126.
LIANG X L, GUO S. Codon usage bias in the chloroplast genome of *Sphaerophysa salsula* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, 37(2): 121-126. (in Chinese)
- [19] 毛立彦, 黄秋伟, 龙凌云, 等. 7种睡莲属植物叶绿体基因组

- 码子偏好性分析[J]. 西北林学院学报, 2022, 37(2): 98-107.
- MAO L Y, HUANG Q W, LONG L Y, *et al.* Comparative analysis of codon usage bias in chloroplast genomes of seven *Nymphaea* species[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(2): 98-107. (in Chinese)
- [20] ZHU B, QIAN F, HOU Y, *et al.* Complete chloroplast genome features and phylogenetic analysis of *Eruca sativa* (Brassicaceae)[J]. PloS One, 2021, 16(3): e0248556.
- [21] ZHOU J, ZHANG S, WANG J, *et al.* Chloroplast genomes in *Populus* (Salicaceae): comparisons from an intensively sampled genus reveal dynamic patterns of evolution[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 9471.
- [22] YAN J, LI J, YU L, *et al.* Comparative chloroplast genomes of *Prunus* subgenus *Cerasus* (Rosaceae): insights into sequence variations and phylogenetic relationships[J]. Tree Genetics & Genomes, 2021, 17(6): 50.
- [23] 刘潮, 唐利洲, 韩利红. 四川山胡椒叶绿体基因组特征及山胡椒属系统发育[J]. 林业科学, 2021, 57(12): 167-174.
- LIU C, TANG L Z, HAN L H. Characterization of the chloroplast genome of *Lindera setchuensis* and phylogenetics of the genus *Lindera*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(12): 167-174. (in Chinese)
- [24] LIU C, CHEN H, TANG L, *et al.* Plastid genome evolution of a monophyletic group in the subtribe Lauriineae (Laureae, Lauraceae)[J]. Plant Diversity, 2022, 44(4): 377-388.
- [25] HAN C, DING R, ZONG X, *et al.* Structural characterization of *Platanthera ussuriensis* chloroplast genome and comparative analyses with other species of Orchidaceae[J]. BMC Genomics, 2022, 23(1): 1-13.
- [26] MENG D, XIAOMEI Z, WENZHEN K, *et al.* Detecting useful genetic markers and reconstructing the phylogeny of an important medicinal resource plant, *Artemisia selengensis*, based on chloroplast genomics[J]. PloS One, 2019, 14(2): 0211340.
- [27] YU J, FU J, FANG Y, *et al.* Complete chloroplast genomes of *Rubus* species (Rosaceae) and comparative analysis within the genus[J]. BMC Genomics, 2022, 23(1): 1-14.
- [28] DONG S S, WANG Y L, XIA N H, *et al.* Plastid and nuclear phylogenomic incongruences and biogeographic implications of *Magnolia* s. l. (Magnoliaceae)[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2021, 161(8): 107171.

(上接第 30 页)

- [21] 耿胜莲. 不同土壤水分下黑果枸杞生理特点分析[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(9): 6-10.
- GENG S L. Physio characteristics of *Lycium ruthenicum* under different soil water conditions[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2012, 27(9): 6-10. (in Chinese)
- [22] 马彦军, 张莹花, 张荣梅, 等. 不同种源黑果枸杞抗盐性比较[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(9): 1640-1646.
- MA Y J, ZHANG Y H, ZHANG R M, *et al.* Salt resistance comparative study of *Lycium ruthenicum* from different provenances[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(6): 83-88. (in Chinese)
- [23] 胡婵娟, 郭雷. 植被恢复的生态效应研究进展[J]. 生态环境学报, 2012, 21(9): 1640-1646.
- HU C J, GUO L. Advances in the research of ecological effects of vegetation restoration[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(9): 1640-1646. (in Chinese)
- [24] 李昌龙, 王继和, 孙坤, 等. 民勤连古城自然保护区群落结构和物种多样性特征分析[J]. 西北植物学报, 2006, 26(11): 2338-2344.
- LI C L, WANG J H, SUN K, *et al.* Community structure and species diversity in liangucheng nature reserve of Minqin County[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(11): 2338-2344. (in Chinese)
- [25] 谭勇, 潘伯荣, 段士民, 等. 中国沙拐枣属天然群落特征及其物种多样性研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(5): 1049-1055.
- TAN Y, PAN B R, DUAN S M, *et al.* Characteristics of *Calligonum* L. community and species diversity in China[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(5): 1049-1055. (in Chinese)
- [26] 李得禄, 张芝萍, 唐卫东, 等. 不同生境条件下黑果枸杞种群生殖配置特征[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(1): 144-149.
- LI D L, ZHANG Z P, TANG W D, *et al.* Reproductive allocation characteristics of *Lycium barbarum* population in different habitats[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(1): 144-149. (in Chinese)