



丹参及其近缘物种的叶绿体基因组分析

杨瑾冬, 房振西, 聂成洋, 陈瑞兵, 李卿, 张磊

Analysis of chloroplast genomes from *Salvia miltiorrhiza* and its congeneric species

YANG Jindong, FANG Zhenxi, NIE Chengyang, CHEN Ruibing, LI Qing, ZHANG Lei

在线阅读 View online: <http://yxsj.smmu.edu.cn/cn/article/doi/10.12206/j.issn.2097-2024.202504023>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

丹参FBXL基因家族的鉴定和表达模式分析

Identification and expression pattern analysis of FBXL gene family in *Salvia miltiorrhiza*

药学实践与服务. 2024, 42(11): 461–470 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202407034

活血化瘀法治疗血管性痴呆的研究进展

Research progress on the treatment of vascular dementia by promoting blood circulation and removing blood stasis

药学实践与服务. 2025, 43(4): 151–155, 173 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202408045

丹参白术方“异病同治”冠心病、血管性痴呆、特发性膜性肾病的网络药理学作用机制研究

Network pharmacological mechanism of Danshen Baizhu prescription on the treatment of coronary heart disease, vascular dementia and idiopathic membranous nephropathy

药学实践与服务. 2025, 43(3): 143–150 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202312027

20212023年某院药品不良反应的特点分析

Analysis of characteristics of adverse drug reactions in a hospital from 2021 to 2023

药学实践与服务. 2025, 43(4): 200–204 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202404041

耐碳青霉烯类肺炎克雷伯菌及大肠埃希菌临床分离株耐药性及耐药基因分析

Analysis of resistance situation and resistance genes of clinical isolates of carbapenem-resistant *Klebsiella pneumoniae* and *Escherichia coli*

药学实践与服务. 2024, 42(10): 439–444 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202309059

花椒生物碱富集纯化工艺优化及其成分分析

Optimization of purification process and component analysis of alkaloids from *Zanthoxylum bungeanum* Maxim

药学实践与服务. 2025, 43(2): 75–81 DOI: 10.12206/j.issn.2097-2024.202404066



关注微信公众号，获得更多资讯信息

· 论著 ·

丹参及其近缘物种的叶绿体基因组分析

杨瑾冬¹, 房振西², 聂成洋¹, 陈瑞兵¹, 李卿³, 张磊¹(1. 海军军医大学药学系, 上海 200433; 2. 上海市第一人民医院嘉定分院药剂科, 上海 201821; 3. 海军军医大学第二附属医院药剂科, 上海 200003)

[摘要] 丹参为唇形科鼠尾草属植物, 是中医临床治疗心脑血管疾病的常用药物之一。叶绿体是植物细胞中由双层膜构成的含有叶绿素并能进行光合作用的一类细胞器。叶绿体基因组的结构信息, 是实现外援基因精准导入、插入位点选择和叶绿体基因组改造的基础。该研究对丹参及其同属共 76 种植物的 125 个叶绿体基因组进行了全面分析和比较, 包括序列特征、密码子偏好性、简单重复序列(SSR)、叶绿体基因组边界收缩扩张及系统进化分析, 为后续该属植物的叶绿体基因工程、遗传多样性分析、分子育种及物种鉴定等研究提供了理论依据。

[关键词] 丹参; 鼠尾草; 叶绿体基因组; 密码子偏好性; 系统进化

[文章编号] 2097-2024(2025)06-0275-08

[DOI] [10.12206/j.issn.2097-2024.202504023](https://doi.org/10.12206/j.issn.2097-2024.202504023)

Analysis of chloroplast genomes from *Salvia miltiorrhiza* and its congeneric species

YANG Jindong¹, FANG Zhenxi², NIE Chengyang¹, CHEN Ruibing¹, LI Qing³, ZHANG Lei¹(1. School of Pharmacy, Naval Medical University, Shanghai 200433, China; 2. Department of Pharmacy, Shanghai General Hospital Jiading Branch, Shanghai 201821, China; 3. Department of Pharmacy, the Second Affiliated Hospital of Naval Medical University, Shanghai 200003, China)

[Abstract] *Salvia miltiorrhiza* Bunge (Lamiaceae) is a medicinal plant widely used in Traditional Chinese Medicine for treating cardiovascular and cerebrovascular diseases. Chloroplasts are double-membrane-bound, chlorophyll-containing organelles and responsible for photosynthesis in plant cells. The structural information of chloroplast genomes serves as the foundation for precise exogenous gene insertion, site selection, and chloroplast genome modification. In this study, a comprehensive analysis and comparison of 125 chloroplast genomes from *S. miltiorrhiza* and 76 congeneric species were conducted, focusing on sequence characteristics, codon usage bias, simple sequence repeats (SSRs), contraction/expansion of chloroplast genome boundaries, and phylogenetic relationships, which could provide a theoretical foundation for advancing chloroplast genetic engineering, genetic diversity analysis, molecular breeding, and species identification within the *Salvia* genus.

[Key words] *Salvia miltiorrhiza* Bunge; *Salvia*; chloroplast genome; sequence characterization; phylogenetic analysis

叶绿体是植物体中具有独立遗传特性的一种细胞器, 由于它具有基因组结构简单和母系遗传等特点, 引起了广泛关注^[1,2]。典型植物叶绿体基因组为双链环状结构, 大小通常介于 100~250 kb 之间^[3]。在陆地植物中, 该基因组呈现高度保守性特征, 其结构通常包含两个约 25 kb 的反向重复序列 (IR 区), 以及被 IR 区分隔的小单拷贝区 (SSC, 18~20 kb) 和大单拷贝区 (LSC, 81~90 kb)。基因组内一般编码 120~130 个基因, 主要涉及光合作

用、遗传信息转录与翻译等核心生物学功能^[4]。尽管叶绿体基因组信息量远低于核基因组, 但其稳定性和保守性使其成为解析植物系统进化关系、物种分类鉴定及遗传转化研究的重要分子标记, 尤其在药用植物资源开发中已展现出广泛应用价值^[5]。

丹参(*Salvia miltiorrhiza* Bunge)是中医临床治疗心脑血管疾病的常用药物之一, 具有活血调经、凉血消痈和清心安神的作用, 既是一种常用大宗中药材, 也是一味妇科良药, 有“一味丹参、功同四物”的美誉。丹参为唇形科鼠尾草属植物, 鼠尾草属约有 1 000 种植物, 主要分布于中美洲、南美洲、亚洲西南部、地中海以及东亚地区。东亚地区约有 100 种鼠尾草属植物, 其中 83 种为中国特有。通过检索叶绿体基因组综合数据库(CGIR, <https://ngdc.cncb.ac.cn/cgir/>)和美国国家生物技术信息中心

[基金项目] 国家自然科学基金面上项目(32070327); 国家重点研发计划(2023YFC3504800, 2022YFC3501700)

[作者简介] 杨瑾冬, 硕士研究生, Tel: 15021581373, Email: 609151314@qq.com

[通信作者] 李卿, 副主任药师, 研究方向: 药用植物次生代谢调控, Email: qli@smmu.edu.cn; 张磊, 教授, 博士生导师, 研究方向: 中药资源与生物技术, Email: zhanglei@smmu.edu.cn

(NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), 截止 2023 年 10 月, 共有 76 种鼠尾草属植物公布了 125 个叶绿体基因组, 包括丹参及其他 21 种药用植物。通过对已公开发表的所有鼠尾草属植物的叶绿体基因组进行整理和系统分析, 发现已公布的鼠尾草属植物叶绿体基因组存在序列碱基缺失、模糊、起始位点不准确等问题。这些问题可能对该属植物的后续研究带来影响。

本研究对 125 个鼠尾草属植物的叶绿体基因组重新进行了注释分析以确保注释结果的统一性和准确性。通过对鼠尾草属植物叶绿体基因组的密码子偏好性进行分析, 为叶绿体基因结构分析等提供支持。

1 材料与方法

1.1 数据获得

检索 CGIR 和 NCBI, 对已公布的鼠尾草属叶绿体基因组信息进行收集整理, 通过 TBtools 软件批量下载鼠尾草属叶绿体基因组序列。

1.2 信息统计

通过使用基因局部比对工具 BLAST v2.12.0^[6] 进行叶绿体基因组的反向重复区域(IR 区)寻找, 同时进行大单拷贝区(LSC)和小单拷贝区(SSC)的长度计算。

1.3 注释分析

在 Linux 操作系统中安装叶绿体注释工具 CPGAVAS2 命令行版^[7], 对收集整理的 125 个鼠尾草属叶绿体基因组进行重新注释, 并用注释校正工具 Apollo v1.11.8 软件^[8] 对注释结果进行手动校正处理。

1.4 密码子偏好性分析

对注释得到的 125 个鼠尾草属叶绿体基因组的编码序列(CDS)进行提取并去除长度<300 bp(长度<300 bp 的基因不适合进行有效密码子计算)和重复的 CDS 序列, 然后使用 CodonW 1.4.2 对叶绿体编码基因的同义密码子相对使用度(RSCU)进行计算和分析, 选择默认参数。

1.5 简单重复序列分析

在 GitHub(<https://github.com/>) 中找到并下载 Misa.pl 脚本和配置文件 Misa.isi, 并对 Misa.isi 中的参数进行设置: 单核苷酸重复≥8 次, 双核苷酸重复≥4 次, 3 核苷酸重复≥4 次, 4、5、6 核苷酸重复≥3 次, 两个简单重复序列(SSR)之间的序列长度设置为 0。在 Liunx 操作系统中上传 Misa.pl 脚本, 并在同一目录下添加 Misa.isi, 然后用 \$ misa.pl

filename 命令对 125 个鼠尾草属叶绿体基因组进行 SSR 分析。

1.6 IR 边界收缩扩张分析

从 GitHub 中下载叶绿体边界区域分析软件 IRscope 的源代码 IRscope V 0.1.R, 用 Rstudio 打开并安装相应的安装包, 随后运行 IRscope V0.1.R 完成 IRscope 的本地化。分批上传鼠尾草属植物叶绿体基因组注释分析中所得的 gb 文件, 完成对 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组 IR 边界的收缩与扩张分析。

1.7 鼠尾草属植物 mVISA 叶绿体全基因组分析

编写 python 脚本, 在 Liunx 服务器上将鼠尾草属植物叶绿体基因组注释所得 gb 文件转化为 GBF_MVISTA_ANNOTATION 文件用于 mVISA 数据提交。利用在线软件 mVISTA(<https://genome.lbl.gov/vista/mvista/submit.shtml>)^[9] 以药用植物丹参(*Salvia miltiorrhiza* Bge.)叶绿体基因组为参照对 125 个鼠尾草属植物进行全基因组分析。

1.8 鼠尾草属植物系统进化分析

将鼠尾草属植物叶绿体基因组注释得到的 gb 文件经修改上传到 PhyloSuite v1.2.2 软件中, 提取 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组和羽叶枝子花(*Dracocephalum palmatum* Stephan ex Willd.)以及罗勒(*Ocimum basilicum* L.)两个外类群的全部 CDS 序列, 手动删除多拷贝和非共有基因。对筛选所得的共有蛋白质编码序列, 进行多重序列比对和优化。然后使用 IQtree v2.0.6^[10] 基于最适核苷酸替换模型进行自引导 1 000 次重复的最大似然法(ML)分析, 并利用在线网站 iTOL 对 ML 树进行可视化。

2 结果

2.1 信息统计及其基本结构特征

鼠尾草属植物叶绿体基因组表现出典型的环状四分体结构, 具有高度相似的基因顺序和基因组结构。基因组大小范围从 150 604 bp(*Salvia splendens*, OM617847)到 156 047 bp(*Salvia splendens*, OP645384)不等(图 1)。LSC 区域长度在 79 550 ~ 84 102 bp 之间, SSC 区域长度在 15 015 ~ 19 037 bp 之间, 且这两个区域被两个 IR 区域(24 975 ~ 30 741 bp)隔开。此外, 鼠尾草属植物叶绿体基因组总 GC% 含量差异较小, GC% 含量最小的为 37.83% (*Salvia splendens*, OP645384), 最大的为 38.13% (*Salvia castanea f. castanea*, MT634150)。

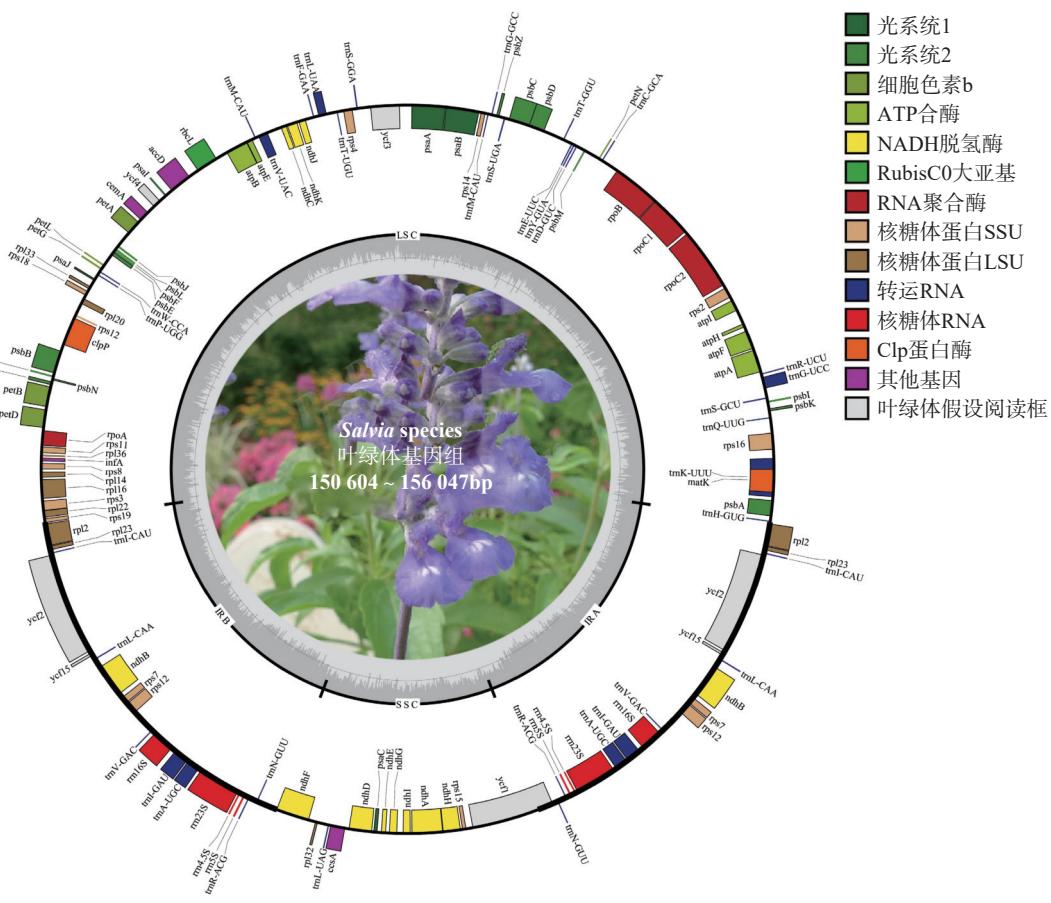


图1 鼠尾草属植物叶绿体基因组示意图

注: 彩色图例表示不同功能的基因分组情况, 外圆圈黑色粗线表示反向重复序列区域(IRa 和 IRb)的范围, 它们将基因组分为小单拷贝区域(SSC)和大单拷贝区域(LSC); 圆圈内侧的基因顺时针转录, 圆圈外侧的基因逆时针转录; 深灰色的内圈对应GC含量, 浅灰色对应AT含量。

此外, 对鼠尾草属植物叶绿体基因组公布年份、每年公布基因组数目、累积公布基因组数目等信息进行统计, 结果如图2所示。2012–2018年间, 鼠尾草属植物叶绿体基因组信息研究进展缓慢, 但自2018年以来, 大量叶绿体基因组数据被组装并释放。



图2 鼠尾草属植物叶绿体基因组公布年份和累计公布数目统计

注: 其中2014年、2016年未查询到相关数据。

2.2 注释

鼠尾草属植物叶绿体基因按照功能可分为3大类, 包括自我复制基因、光合作用基因和其他

基因。这些基因中共有17个基因含有内含子, 其中9个蛋白质编码基因和6个tRNA基因包含1个内含子, 2个基因(*ycf3*, *clpP*)包含2个内含子。

此外, 在鼠尾草属植物叶绿体基因组的注释分析过程中, 发现部分鼠尾草属植物存在tRNA和CDS基因缺失现象。*Salvia sonchifolia*(MN062355、MW752201和NC_064054)植物的叶绿体基因组缺少Salvia deserta(MT156378)缺少Salvia sp. HW-2020(MT634149)缺少Salvia japonica(NC_035233)缺少Salvia nanchuanensis(NC_058851)缺少Salvia chienii(OK094518)缺少Salvia leucantha(MT156367)和*Salvia splendens*(OP645384)存在Salvia grandifolia(MT156379)存在

2.3 密码子偏好性分析

密码子偏好性是生物体进化的重要特征, 对基

因表达和功能产生影响^[11]。鼠尾草属植物叶绿体基因组编码蛋白质的密码子数量在 20 334 个 (*Salvia leucantha*, MT156367) 到 23 373 个 (*Salvia filicifolia*, MZ677489) 之间, 共有 21 种氨基酸和 64 种密码子(图 3、图 4)。在这些密码子中, 编码

亮氨酸(Leu)的密码子数量占比最多, 为整个鼠尾草属植物叶绿体基因组的 10.63%; 其次是异亮氨酸(Ile)和丝氨酸(Ser), 分别占比 8.52% 和 7.65%; 半胱氨酸是占比最少的氨基酸, 所占比例只有 1.11%(终止密码子除外)。

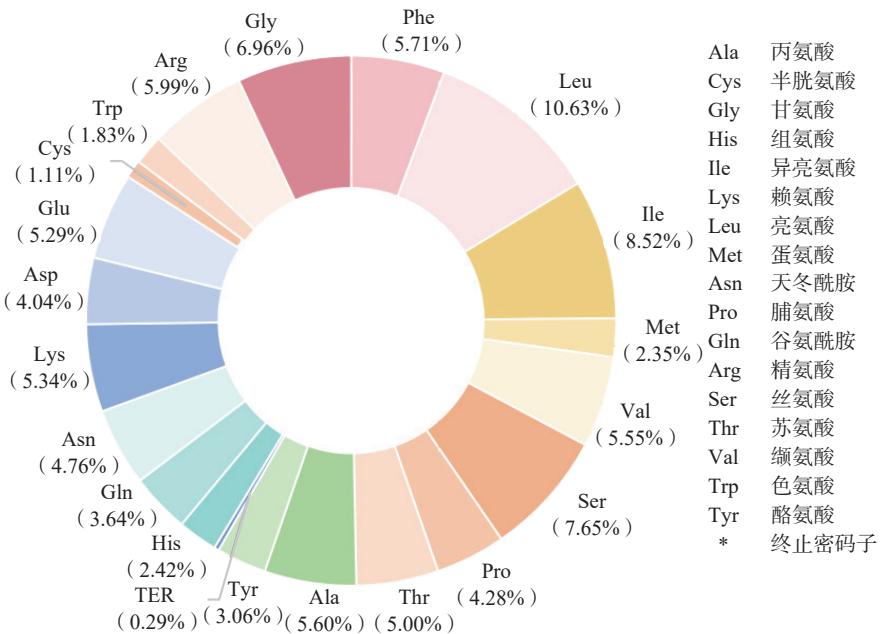


图 3 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组中所有蛋白质编码基因中 21 个氨基酸和终止密码子的密码子含量

同义密码子相对使用度(RSCU)分析表明(图 4), 除 *Salvia japonica*(NC_035233)外, 其他鼠尾草属植物叶绿体基因组的 RSCU 表现出高度的相似性, 在氨基酸中密码子大多以 A/U 碱基结尾, 表现出明显的 A/U 偏好性。且 UUA 编码的亮氨酸整体为使用频率即 RSCU 最高的密码子, 而 AGC 编码的丝氨酸为 RSCU 最低的密码子。

2.4 SSR 分析

在 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组中, SSR 的数量从 149 个(*Salvia rosmarinus*, OM691672) 到 183 个 (*Salvia mekongensis*, NC_053380; *Salvia splendens*, OP645384) 不等(图 5)。其中最常见的 SSR 类型是单核苷酸重复序列(占总 SSR 数量的 76.24%), 其次是双核苷酸重复序列(占总 SSR 数量的 19.11%)、4 核苷酸重复序列(占总 SSR 数量的 4.27%)和 5 核苷酸重复序列(占总 SSR 数量的 0.19%); 3 核苷酸重复序列所占比例最少(仅占总 SSR 数量的 0.05%)。

2.5 结构分析

使用 mVISTA 软件以药用植物丹参叶绿体基因组为参考序列对 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组进行可视化分析表明, 除了基因组的大小和基因定位略有变化外, 基因的排列顺序和方向高度保

守, 并且没有观察到基因重排现象。此外, 本研究发现编码区相对于非编码区更加保守, 反向重复区比单拷贝区更保守。各基因位于 *trnQ-UUG-psbK*、*trnD-GUC-psbM*、*psaA-ycf3*、*cemA-ycf4* 和 *trnL-UAF-rpl32* 等的基因间隔区即非编码区, 表现出较大的差异。在编码区中, *matK*、*accD*、*ndhF* 和 *ycf1* 基因序列相似度较低。本研究还发现, *S. glabrescens* 和 *S. chanryoenica* 植物中的 *ndhK* 基因及附近部分基因与药用植物丹参存在明显的变异, *S. prewalskii*、*S. sp.HW-2020* 和 *S. digitaloides* 植物中的 *ndhB* 基因及附近部分基因和 *S. nanchuanensis* 植物中的 *rpl23* 基因及附近部分基因也发生了类似情况。

2.6 鼠尾草属植物系统进化分析

为了探究鼠尾草属植物的种间进化关系, 本研究对整理的 125 个鼠尾草属植物进行了系统发育分析。以唇形科青兰属植物羽叶枝子花 (*Dracocephalum palmatum*) 和唇形科罗勒属植物罗勒 (*Ocimum basilicum*) 作为外类群, 通过最大似然法, 以叶绿体全基因组共有基因构建系统进化树, 采用 IQtree 筛选出的最优 TVM+F+I+G4 核苷酸替换模型。结果显示(图 6), 125 个鼠尾草属植物主要被分为 6 个进化分支, 用不同颜色进行区分, 药用植物丹参被聚类到 Clade VI 分支且与长冠鼠尾

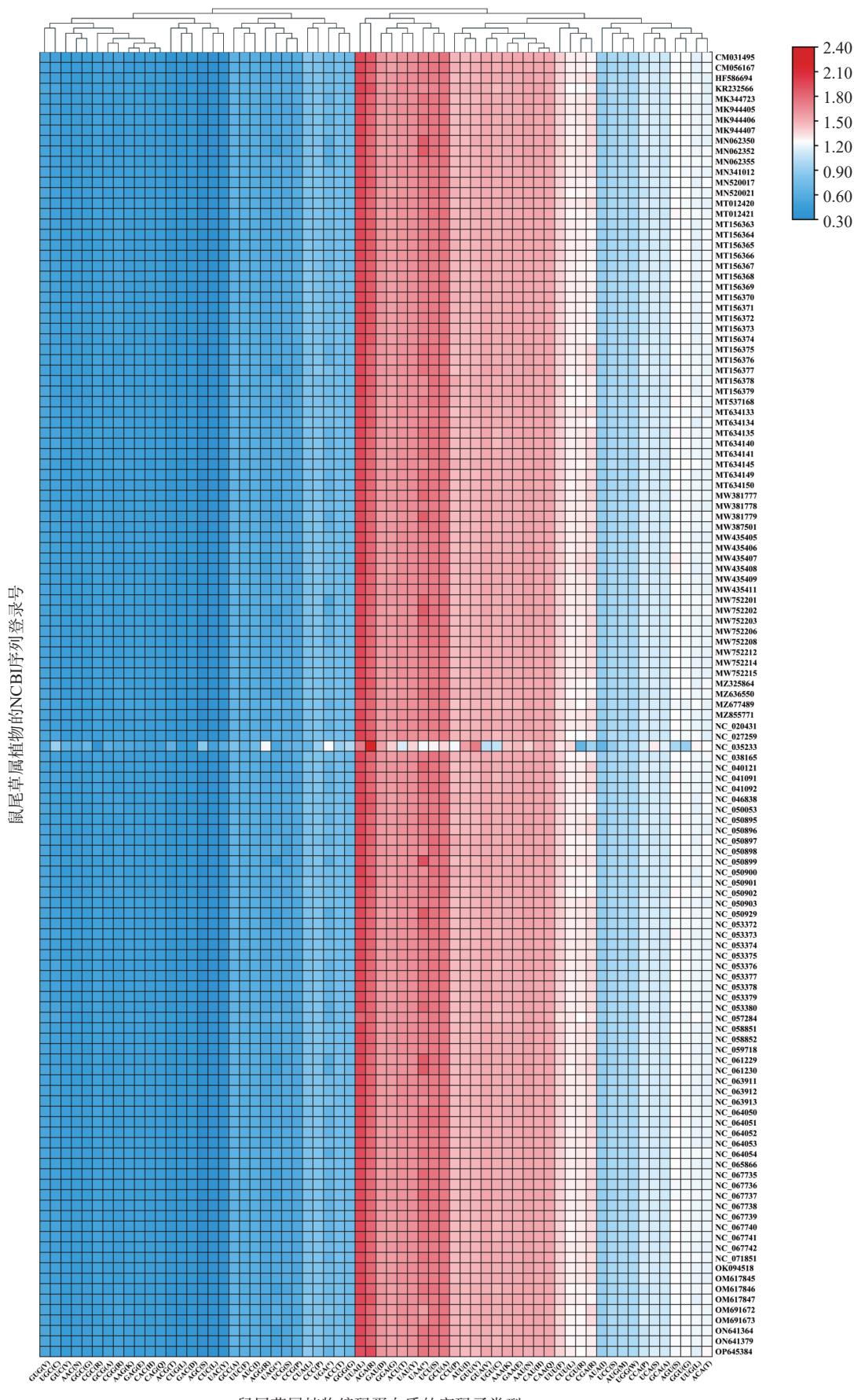


图 4 125 个鼠尾草属植物叶绿体基因组相对同义密码子使用 (RSCU) 值的热图分析

注：红色值越高表示 RSCU 值越高，蓝色值越小。

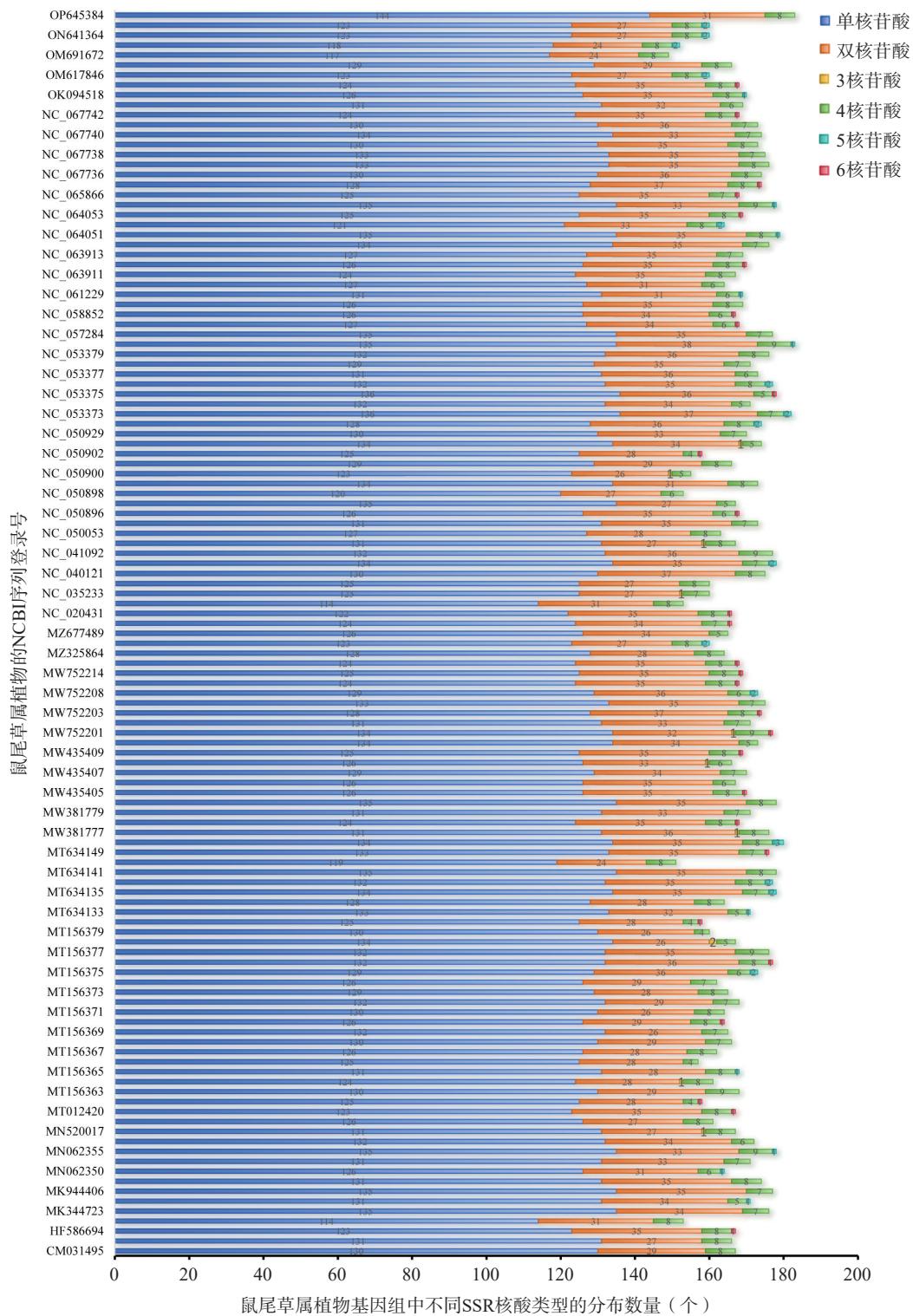


图5 125个鼠尾草属植物叶绿体基因组中SSR不同核酸类型数量分布图

草(*Salvia plectranthoides*)亲缘关系最近。此外,进化树分支中的同一物种不同个体大都聚类到一起,但也出现了同一物种不同个体被分开的情况。

3 讨论

自第1条完整的烟草叶绿体基因组公布以来^[12],叶绿体基因组研究得到了广泛关注,大量叶绿体基

因组被公布^[13]。叶绿体基因组的获得为植物亲缘关系鉴定和叶绿体转化技术研究提供了有力支撑^[14]。叶绿体基因组的结构信息是实现外援基因精准导入,插入位点选择和叶绿体基因组改造的基础。叶绿体基因组数据匮乏是阻碍叶绿体代谢工程研究的一个主要限制。长期以来,一直认为叶绿体基因组序列是高度保守的。然而,只有约50%的叶绿

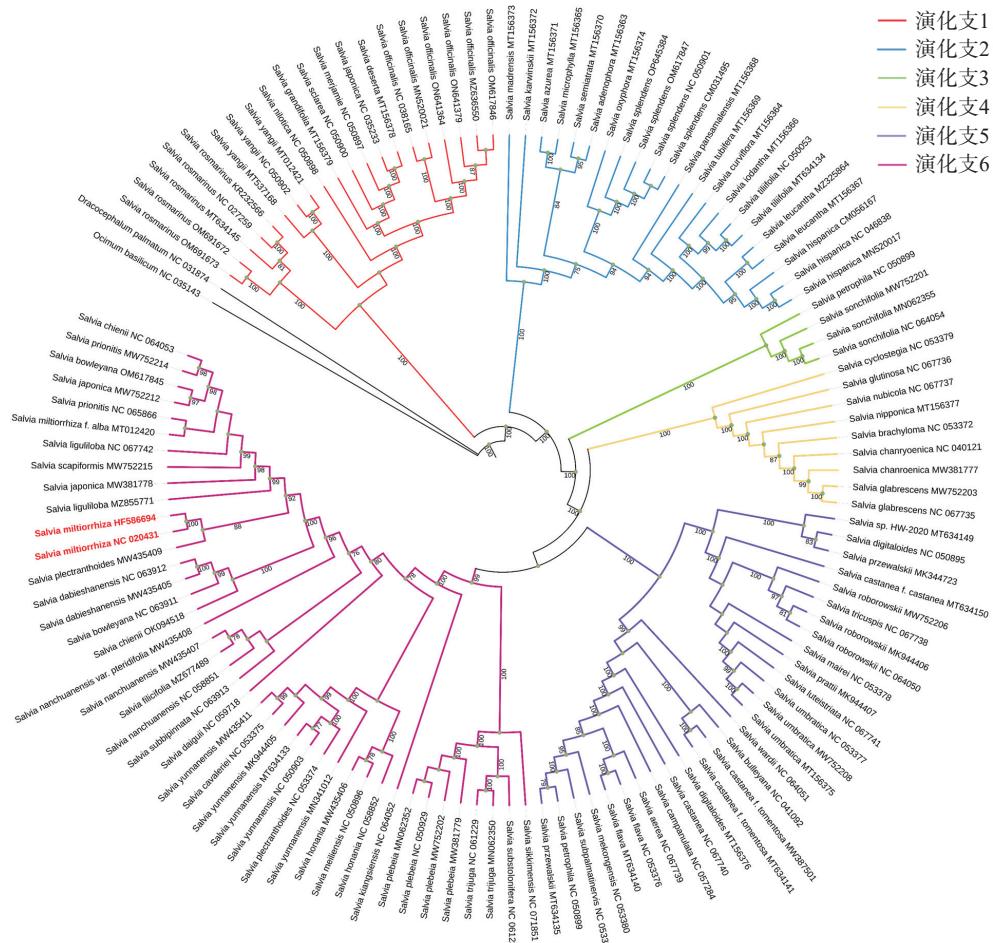


图 6 125 个鼠尾草属植物的系统进化树 (ML)

体基因组含有高度保守的编码序列, 对外源基因整合至关重要或含有调控序列的基因间序列并不保守^[15], 如单子叶植物中没有保守的间隔区^[16], 双子叶植物茄科物种中, 多于 150 个基因间序列中只有 4 个是保守的。据报道, 在表达盒的外源侧翼序列中的一个核苷酸取代也可能导致同源重组(HR)机制介导的整合频率的显著降低^[17]。因此, 了解叶绿体基因组在结构和序列方面的多样性, 对于开发有效的基因代谢工程系统至关重要。

本研究通过重新注释分析 125 个鼠尾草属植物的叶绿体基因组, 确保了注释结果的统一性和准确性, 为该物种后续的叶绿体基因组相关分析工作提供了支持。鼠尾草属植物叶绿体基因组的密码子偏好性分析、SSR 分析、叶绿体基因组结构的比较分析均表现出高度的相似性, 这或与叶绿体基因组结构和编码区序列的高度保守有关。

此外, 在鼠尾草属植物叶绿体基因组的注释分析过程中发现, 部分鼠尾草属植物的叶绿体基因组出现了基因缺失现象。禾本科 *Bromus vulgaris* 植物的叶绿体基因组也存在基因缺失现象, 缺少了部分 tRNA 基因^[18]。tRNA 基因缺失可能是由种间差

异造成的, 也可能是由于叶绿体基因组组装注释中出现的错误造成的^[12], 还需进一步探究。在叶绿体基因组中, 有些基因由于缺乏开放阅读框架而被注释为假基因, 如 *ycf* 基因。鼠李科(Rhamnaceae)植物叶绿体基因组中缺失了 *ycf15* 基因^[19], 本研究中 *Salvia grandifolia* 也缺失了 *ycf15* 基因, 这可能与假基因有关。

在鼠尾草属植物叶绿体基因组结构的比较分析中发现, *ndhF* 基因的序列相似度较低, 属于高可变区。对于 *Salvia splendens* 和 *Salvia splendens* 植物中 *ndhF* 基因的缺失或与其位于高可变区有关。

125 个(76 种)鼠尾草属植物进化树分析表明, 其主要被分为 6 个进化分支。结合已发表鼠尾草亚属分类^[20]对进化树分支与亚属关系进行探究, 发现位于 Clade I 的 *Salvia yangii* 和 *Salvia rosmarinus* 分别属于 *Perovskia* 亚属和 *Rosmarinus* 亚属, 在前人的研究中^[20]被分为 PR 分支, 而这 2 个鼠尾草属植物在进化树分支上均可进一步划分而独立于 Clade I 分支, 亦可将其看成 PR 分支。此外, 位于 Clade I 分支的鼠尾草属植物均属于 *Sclarea*、*Salvia*、*Heterosiphace* 亚属, 这与利用鼠

尾草属植物全基因组所建进化树分支亚属种类保持一致^[20]。Clade II 分支的鼠尾草属植物均属于 *Calosphace* 亚属, 这一结果从侧面印证了此进化树关系分支的准确性。在前人研究的进化树分支中^[20], 进化树只分了4支, 分别为 PR 分支、Clade I 分支、Clade II 分支和 Clade IV 分支。PR 分支、Clade I 分支和 Clade II 分支同本研究进化树分支高度一致, Clade IV 分支均属于 *Glutinaria* 亚属^[19]。本研究 Clade IV 分支、Clade V 分支和 Clade VI 分支大多也同样为 *Glutinaria* 亚属, 与 Clade IV 分支^[20]基本一致。此外, 本研究还发现 *Salvia* 亚属在 Clade I 、Clade III 和 Clade IV 中均有分布, 此现象还需进一步分析。

叶绿体基因组作为植物基因组学的关键组成部分, 在揭示叶绿体 DNA 的结构与起源、植物分子标记、分子育种以及遗传转化和叶绿体基因工程等方面具有重要科研价值。本研究对丹参及其同属共 76 种植物的 125 个叶绿体基因组进行了全面分析和比较, 包括序列特征、密码子偏好性、SSR、叶绿体基因组边界收缩扩张及系统进化分析, 提高了对丹参及其同属共 76 种植物叶绿体基因组的认知, 为后续该属植物的叶绿体基因工程、遗传多样性分析、分子育种及物种鉴定等研究奠定了基础。

【参考文献】

- [1] FUENTES P, ARMAREGO-MARRIOTT T, BOCK R. Plastid transformation and its application in metabolic engineering[J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2018, 49: 10-15.
- [2] CORRIVEAU J L, COLEMAN A W. Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species[J]. *American J Botany*, 1988, 75(10): 1443-1458.
- [3] BHARADWAJ R, KUMAR SR, SATHISHKUMAR R. Green biotechnology: a brief update on plastid genome engineering[J]. *Adv Plant Transgenics Methods Appl*, 2019, 20: 79-100.
- [4] RODRÍGUEZ-EZPELETA N, BRINKMANN H, BUREY S C, et al. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae, and glaucophytes[J]. *Curr Biol*, 2005, 15(14): 1325-1330.
- [5] ZHOU J G, CHEN X L, CUI Y X, et al. Molecular structure and phylogenetic analyses of complete chloroplast genomes of two *Aristolochia* medicinal species[J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18(9): 1839.
- [6] ALTSCHUL S F, GISH W, MILLER W, et al. Basic local alignment search tool[J]. *J Mol Biol*, 1990, 215(3): 403-410.
- [7] SHI L C, CHEN H M, JIANG M, et al. CPGAVAS2, an integrated plastome sequence annotator and analyzer[J]. *Nucleic Acids Res*, 2019, 47(W1): W65-W73.
- [8] DUNN N A, UNNI D R, DIESH C, et al. Apollo: democratizing genome annotation[J]. *PLoS Comput Biol*, 2019, 15(2): e1006790.
- [9] FRAZER K A, PACHTER L, POLIAKOV A, et al. VISTA: computational tools for comparative genomics[J]. *Nucleic Acids Res*, 2004, 32(Web Server issue): W273-W279.
- [10] NGUYEN L T, SCHMIDT H A, VON HAESLER A, et al. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies[J]. *Mol Biol Evol*, 2015, 32(1): 268-274.
- [11] XIONG B, WANG T, HUANG S J, et al. Analysis of Codon usage bias in xyloglucan endotransglycosylase(XET)genes[J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(7): 6108.
- [12] SHINOZAKI K, OHME M, TANAKA M, et al. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression[J]. *EMBO J*, 1986, 5(9): 2043-2049.
- [13] ZHU T, ZHANG L, CHEN W, et al. Analysis of chloroplast genomes in 1 342 plants[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2017, 36(10): 4323-4333.
- [14] HE Y, HAN L, LIU Y, et al. Complete sequence analysis of chloroplast genome of salvia japonica[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, 37(4): 572-578.
- [15] DANIELL H, LEE S B, GREVICH J, et al. Complete chloroplast genome sequences of *Solanum bulbocastanum*, *Solanum lycopersicum* and comparative analyses with other Solanaceae genomes[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(8): 1503-1518.
- [16] SASKI C, LEE S B, FJELLHEIM S, et al. Complete chloroplast genome sequences of *Hordeum vulgare*, *Sorghum bicolor* and *Agrostis stolonifera*, and comparative analyses with other grass genomes[J]. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(4): 571-590.
- [17] DANIELL H, LIN C S, YU M, et al. Chloroplast genomes: diversity, evolution, and applications in genetic engineering[J]. *Genome Biol*, 2016, 17(1): 134.
- [18] REN J, TIAN J, JIANG H, et al. Comparative and phylogenetic analysis based on the chloroplast genome of *Coleanthus subtilis* (tratt.) seidel, a protected rare species of monotypic genus[J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 828467.
- [19] WANICHTHANARAK K, NOOKAEW I, PASOOKHUSH P, et al. Revisiting chloroplast genomic landscape and annotation towards comparative chloroplast genomes of Rhamnaceae[J]. *BMC Plant Biol*, 2023, 23(1): 59.
- [20] HU J D, QIU S, WANG F Y, et al. Functional divergence of CYP76AKs shapes the chemodiversity of abietane-type diterpenoids in genus *Salvia*[J]. *Nat Commun*, 2023, 14(1): 4696.

〔收稿日期〕 2025-04-01 〔修回日期〕 2025-04-20

〔本文编辑〕 崔俐俊