

• 农业生物技术 •

长柄扁桃叶绿体基因组比较

段春燕¹, 张凯², 段义忠²

1 河南科技大学 农学院, 河南 洛阳 471003

2 榆林学院 生命科学学院, 陕西 榆林 719000

段春燕, 张凯, 段义忠. 长柄扁桃叶绿体基因组比较. 生物工程学报, 2020, 36(12): 2850–2859.

Duan CY, Zhang K, Duan YZ. Comparison of complete chloroplast genome sequences of *Amygdalus pedunculata* Pall.. Chin J Biotech, 2020, 36(12): 2850–2859.

摘要: 蔷薇科桃属植物长柄扁桃 *Amygdalus pedunculata* Pall. 是我国重点发展的 12 种木本油料作物之一。将自然生长在陕西省榆林市毛乌素沙地的长柄扁桃进行高通量测序、组装得到了 GenBank 登录号为 MG602257 的长柄扁桃叶绿体基因组。与 NCBI 中其他两个长柄扁桃叶绿体基因组 (MG869261 和 KY101153) 进行序列比对发现: 长柄扁桃叶绿体基因组均呈现典型的 4 分区域结构; 基因组序列 GC 含量均是 36.8%; 总长度 MG602257 < MG869261 < KY101153, 分别为 157 851 bp、157 873 bp 和 157 948 bp; 3 个叶绿体基因组存在 149 个突变位点, 包括 93 次替换事件、56 次插入缺失事件、无小倒位事件。长柄扁桃叶绿体基因组密码子数目和 RSCU 值偏性分析具有极高的相似性。3 个长柄扁桃叶绿体基因组在 JLB/JSB/JSA/JLA 四个边界有相同的基因类型和排列顺序, 但在 LSC/IRa 边界 JSA 中, *ndhF* 基因在 MG602257 和 MG869261 中的总长度相同, 而在 KY101153 中总长度增加 9 bp; *ycf1* 基因横跨 IRb/SSC 边界区, 基因长度在 MG602257、MG869261 和 KY101153 中分别为 5 657、5 588、5 684 bp, 是造成全叶绿体基因长度差异的因素之一。基于全叶绿体基因组序列构建的系统发育进化树显示, 3 个长柄扁桃序列和一个榆叶梅序列聚在同一分支, 说明榆叶梅和长柄扁桃亲缘关系较近。研究结果为长柄扁桃的叶绿体转基因工程、种质资源开发应用提供了基础实验数据。

关键词: 长柄扁桃, 蔷薇科, 叶绿体基因组, 密码子, 高通量测序

Received: April 6, 2020; **Accepted:** July 28, 2020

Supported by: National Natural Science Foundation of China (Nos. 21675125, 41601059), Fund of the Henan University of Science and Technology (No. 13660001).

Corresponding authors: Chunyan Duan. Tel/Fax: +86-379-64282340; E-mail: dchy@haust.edu.cn

Yizhong Duan. E-mail: 1445262292@qq.com

国家自然科学基金 (Nos. 21675125, 41601059), 河南科技大学学科提升振兴 A 计划项目 (No. 13660001) 资助。

Comparison of complete chloroplast genome sequences of *Amygdalus pedunculata* Pall.

Chunyan Duan¹, Kay Zhang², and Yizhong Duan²

¹ Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, Henan, China

² College of Life Sciences, Yulin University, Yulin 719000, Shaanxi, China

Abstract: *Amygdalus pedunculata* Pall. is one of the 12 important woody oil crops in China. In this study, we determined the complete chloroplast genome sequence of *A. pedunculata* Pall. (MG602257) from Mu Us desert in Yulin city, Shaanxi province, China. The plastome was 157 851 bp with 36.8% GC content. Comparisons among the plastomes of MG602257 and other two MG869261 and KY101153 from Genbank of NCBI showed that the total length of these chloroplast genomes was MG602257 < MG869261 < KY101153, the GC contents of these genomes were same, and 149 mutation events including 93 substitutions and 56 indels were accurately located. The codon numbers and RSCU values among the three were similar. They shared the same genes at the four boundaries of the LSC, SSC, IRa, and IRb regions. The lengths of *ndhF* at the LSC/IRa boundary in MG602257 and MG869261 were same while adjusting 9 bp in KY101153. The length of *ycf1* gene at the SSC/IRb boundary in MG602257, MG869261 and KY101153 was 5 657, 5 588 and 5 684 bp, respectively, which was the one of the reasons for the size difference among the three plastomes. Phylogenetic analyses based on 13 complete plastomes of Rosaceae species confirmed close relationships between *A. trilob* and *A. pedunculata*.

Keywords: *Amygdalus pedunculata*, Rosaceae, chloroplast genome, codon, high throughput sequencing

长柄扁桃 *Amygdalus pedunculata*, 中文名野樱桃、毛樱桃, 多年生灌木, 耐寒抗旱, 为蔷薇科李亚科桃属扁桃亚属植物, 主要分布于中国西北部与毛乌素沙地, 是生产生物柴油、活性炭、高品质食用油、蛋白粉、甘油、苦杏仁苷等产品的重要原料和我国重点发展的 12 种木本油料作物之一; 长柄扁桃油是我国新资源食品原料^[1-4]。长柄扁桃属于重点保护植物、濒危植物^[5-8]和药食同源植物^[9-10]。研究发现长柄扁桃种仁含有苦杏仁苷^[11]和多种不饱和脂肪酸^[12]。苦杏仁苷具有抑制肿瘤和炎症、组织器官纤维化等多种药理功能^[13]。不饱和脂肪酸可缓解动脉粥样硬化并有降低血脂作用^[14-15]。长柄扁桃生态效用显著, 具有防风固沙稳定荒漠地区脆弱生态系统的作用^[2-3,6,16]。研究长柄扁桃叶绿体基因组和系统地位对保护和开发应用濒危植物有重要的学术价值。植物是生产者, 叶绿体为光合作用场所, 主要存在于植物绿色部位^[17]。叶绿体基因组中有光合作用、能量代谢、同化

或未知等多种类型基因^[18-20]。叶绿体基因组是研究高等植物物种形成、种质资源遗传多样性和基因工程技术等方面理论基础和实验材料。长柄扁桃属于蔷薇科桃属 *Amygdalus*, 近缘植物的叶绿体基因组多有报道^[21-28]。人参 *Panax ginseng*^[29]、丹参 *Salvia miltiorrhiza*^[30] 叶绿体基因组已被成功组装。叶绿体基因组序列在揭示物种形成起源、物种之间亲缘关系方面始终具有重要价值^[31-33]。长柄扁桃是濒危保护植物、优良木本油料植物、药食同源植物和园林观赏植物, 具有十分重要的经济价值和应用价值。本研究以原料植物长柄扁桃为材料, 通过二代测序, 取得其叶绿体基因 NCBI 登录号 MG602257^[28]。从叶绿体基因序列结构特征、密码子组成分析和 IR/SC 边界等方面对长柄扁桃的叶绿体基因组进行对比分析, 基于全叶绿体基因组数据构建进化树, 以期为濒危物种长柄扁桃叶绿体基因工程、分子遗传变异、种质资源开发提供一定理论基础和实验依据。

1 材料与方法

1.1 长柄扁桃叶绿体基因高通量测序

试验材料为毛乌素沙地自然分布区的长柄扁桃野生生长植株。采集长柄扁桃新鲜幼嫩叶片，于 Illumina 平台建库高通量测序，在 NCBI 网站 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 注册得到 *A. pedunculata* 叶绿体基因序列登录号。

1.2 长柄扁桃叶绿体基因组学分析

运用 MEGA5.5^[34]、BioEdit^[35]、Geneious^[36]、Mafft7.037^[37]、IRscope (<https://irscope.shinyapps.io/irapp/>) 和 CodonW1.4.2 软件^[38-40]对 NCBI 中长柄扁桃叶绿体基因组序列特征进行分析。

1.3 长柄扁桃叶绿体基因组系统发育分析

采用 MEGA5.5 与 Geneious 软件，以 Kimura-2 为参数基于 1 000 次 Bootstrap value 构建邻接法 (Neighbor-joining, NJ) 系统进化树。

2 结果与分析

2.1 长柄扁桃高能测序基因序列注册情况

本次高通量测序获得注册号 MG602257，与 NCBI 中登录号 NC_037850 为同一序列。

2.2 长柄扁桃叶绿体基因组学分析

2.2.1 叶绿体基因组基本特征与边界情况

将 MG602257、KY101153、MG869261^[27]长柄扁桃叶绿体基因组结构与序列情况进行分析对比 (图 1-2 与表 1)。从图 1 中可观察到，长柄扁桃的叶绿体基因组呈现典型的 4 分区域结构，即大单拷贝 LSC、SSC 以及两个大小相同反向重复区 IR。3 条长柄扁桃叶绿体基因基本特征信息见表 1。长柄扁桃叶绿体基因组总长度 MG602257<

MG869261<KY101153，分别为 157 851 bp、157 873 bp 和 157 948 bp。叶绿体基因 4 分区域结构中 SSC 与 IR 长度较 LSC 长度小，LSC 长度往往最大。长柄扁桃叶绿体基因组 LSC 长度 MG602257<MG869261<KY101153，分别为 86 052 bp、86 074 bp 和 86 144 bp。SSC 长度变化差异不大，MG602257=MG869261<KY101153，分别为 19 029 bp、19 029 bp 和 19 056 bp。IRa 与 IRb 长度相同，长柄扁桃叶绿体基因组 IRa 长度 MG602257 与 MG869261 相同，但均大于总长度第一的 KY101153，分别为 26 385 bp、26 385 bp 和 26 374 bp。长柄扁桃叶绿体基因总长度序列差 22-97 bp，在 LSC 区长度变化最大，IR 区长度变化最小，3 个叶绿体基因组中 SSC 区与 IR 区长度相对稳定；长柄扁桃的序列 A/T/C/G 含量以及 AT 含量数值相同；编码的基因数目 129-131 个，外显子数目和 tRNA、rRNA 基因数目在 MG602257、MG869261 和 KY101153 无差异。从长柄扁桃现有 3 条叶绿体基因组长度变化分析来看，其总长度变化规律与分区变化规律无相关性。LSC 区变化相对更多，但 SSC 区与 IR 区长度保守，在 MG602257 与 MG869261 两个叶绿体基因组中两个区域长度均相同。

长柄扁桃 3 个叶绿体基因组的 IR/SSC 区的边界如图 2 所示。长柄扁桃在 IR 区边界处情况具有相同点，即 MG602257、MG869261 和 KY101153 在 JLB/JSB/JSA/JLA 四个边界有相同的基因类型和排列顺序，分别为 LSC/IRb 的 *rpl22*、*rps19* 和 *rpl2*，LSC/IRa 的 *rpl2*、*rps19* 和 *trnH*，IRb/SSC 的 *ycf1*，SSC/IRa 的 *ndhF*。长柄扁桃 *rps19* 基因横跨 IRb/LSC 边界区，*rps19* 基因在 MG602257、

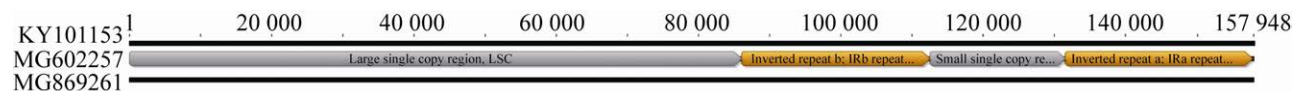


图 1 长柄扁桃的叶绿体基因组 4 分区域结构

Fig. 1 Four segments in the chloroplast genomes of *A. pedunculata*.

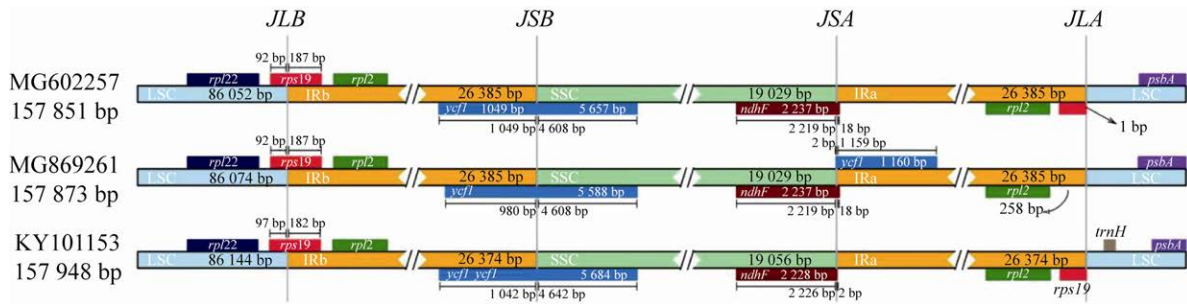


图 2 长柄扁桃的叶绿体基因组 LSC 和 SSC、IR 边界比对

Fig. 2 Comparison of the junction between IR, LSC, SSC of the chloroplast genomes from *A. pedunculata*.

表 1 长柄扁桃叶绿体基因组特征比较

Table 1 Comparison of chloroplast genome features in *A. pedunculata*

Genome feature	Name of the species <i>A. pedunculata</i>			Difference
Accession number	KY101153	MG602257	MG869261	—
Genome (bp)	157 948	157 851	157 873	22–97
LSC length (bp)	86 144	86 052	86 074	22–92
SSC length (bp)	19 056	19 029	19 029	0–27
IR length (bp)	26 374	26 385	26 385	0–11
A content (%)	31.1	31.1	31.1	0
G content (%)	18.0	18.0	18.0	0
T content (%)	32.1	32.1	32.1	0
C content (%)	18.8	18.8	18.8	0
Overall GC content (%)	36.8	36.8	36.8	0
AT content (%)	63.2	63.2	63.24	0
Number of CDS (Number of protein-coding genes)	85	84	86	1–2
Number of exons	32	32	32	0
Number of genes	130	129	131	1–2
Number of rRNAs genes	8	8	8	0
Number of tRNAs genes	37	37	37	0

MG869261 和 KY101153 总长 279 bp, 长度相同; MG602257 和 MG869261 的 *rps19* 基因均在 JLB 区进入 IRb 区的长度为 187 bp; 而在 KY101153 中, *rps19* 基因进入 IRb 区的长度为 182 bp; 即 *rps19* 基因在 MG602257 与 KY101153 中, 表现不同; *rps19* 基因在 IR 区占据比例较 LSC 区多, *rps19* 基因长度总差值在 3 个叶绿体基因组为 0, 但在 IRa 区中扩张差值有 5 bp。长柄扁桃 *ycf1* 基因在 MG602257、MG869261 和 KY101153 横跨 IRb/SSC 边界区, *ycf1* 基因长度不同, 总长分别为 5 657、5 588、5 684 bp; *ycf1* 基因长度大小与总叶绿体

基因组总长变化趋向相同, 可能具有正相关性。在 LSC/IRa 边界 JSA 中, *ndhF* 基因在 MG602257、MG869261 中总长度相同均为 2 237 bp, 表现相同, 均扩张到 IRa 区 18 bp; *ndhF* 基因在 KY101153 总长度小一些, 为 2 228 bp, 扩张到 IRa 区 2 bp。总体上, MG602257 与 MG869261 在边界基因相似性大于 KY101153。

2.2.2 叶绿体基因组突变情况

核苷酸替换情况和插入缺失在物种进化历程中有十分重要的影响, 是分子变化和演化的基础。对长柄扁桃叶绿体基因组的 3 个序列突变情况进

行分析 (图 3-5), 共检测到 149 个突变位点, 其中 93 次为替换事件, 56 次为插入缺失事件, 未发现序列中有小倒位事件。如图 3 所示, 替换事件发生的主要区域在 LSC 区的基因间隔区, 占总体数目 42%, 为 39 次; 其次是 SSC 区的蛋白编码区, 为 13 次。在 SC 区中总共发生了 82 次, 占 88.2%, IR 区中发生替换 11 次, 占 11.8%。说明 SC 区较 IR 区易发生序列变化, IR 区较 SC 区保守。KY101153 序列中有 89 次替换事件, 发生次数远大于 MG869261, 因此, 在长柄扁桃 3 个序列中, MG869261 可能与 MG602257 较 KY101153 有更高同源性。图中显示转换较颠换发生次数多。KY101153 序列中转换发生 53 次, 比颠换多了 17 次。在 SSC 区中 CDS 发现 13 次替换事件, 其中转换发生 9 次, 为颠换发现次数的 2.25 倍, 说明长柄扁桃叶绿体序列中, 转换较颠换发生机率较大。

长柄扁桃 3 个序列中插入缺失情况不同。如图 4 所示, KY101153、MG869261 与 MG602257 发生次数分别为 44、5、7, 对应百分比分别为 79%、9%、12%。KY101153 中 Indels 发生在序列的 LSC 区、SSC 区和 IR 区; MG869261 与 MG602257

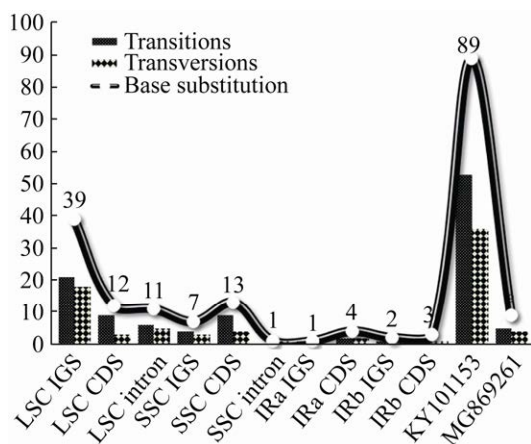


图 3 长柄扁桃的叶绿体基因组替换情况

Fig. 3 The total numbers of substitutions in the chloroplast genomes of *A. pedunculata*. IGS: intergenic spacer; Intron: intron region; CDS: protein coding region.

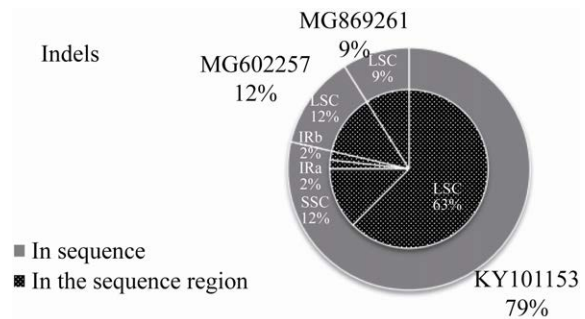


图 4 长柄扁桃的叶绿体基因组不同序列插入缺失事件分布情况

Fig. 4 The distribution of indels in the chloroplast genomes of *A. pedunculata*.

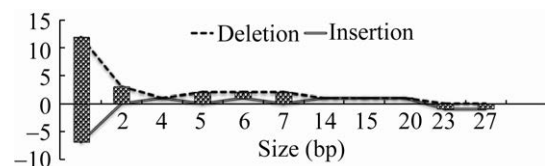


图 5 长柄扁桃的叶绿体基因组插入缺失类型与数目

Fig. 5 Types and numbers of indels in the chloroplast genomes of *A. pedunculata*.

全部分布在 LSC 区。Indels 主要发生在序列的 LSC 区, 发生次数为 47, 达到 84%。图 5 显示了长柄扁桃的叶绿体基因组插入缺失类型与数目。共有 11 种类型, 即 1、2、3、4、5、6、7、14、15、20、23、27 bp。由图 4 可以看到, 1 bp 为主要类型, 其中插入发生数目为 12 个, 缺失发生数目为 19 个。14 bp 至 23 bp 类型则发生数目均只有 1 次。

2.2.3 叶绿体基因组密码子组成

通过 Mega5.5、CodonW 软件对长柄扁桃叶绿体基因组的密码子组成进行分析。RSCU>1, 说明该密码子的使用频率较高; RSCU=1, 该密码子无使用偏好性^[40]。结果表明 (图 6-7), MG602257 序列中有 52 617 个密码子, UUU 编码苯丙氨酸, 有 2 344 个, 是数目最多的密码子; CGC 编码精氨酸, 有 262 个, 是数目最少的密码子; 编码亮氨酸的密码子数目最多, 达到 5 135 个, 占全部密码子总量的 9.76%; 编码色氨酸的密码子有 691 个,

数目最少, 仅占总量 1.31%。MG602257 密码子 RSCU>1 的类型有 31 个, 其中以 A/T 碱基结尾的有 26 个, 占总数目的 83.87%, 表明编码长柄扁桃的密码子偏向以 A/T 结尾。KY101153 共有 52 649 个密码子, 在所有密码子中, UUU 最多, 有 2 293 个; 而 CGC 最少, 只有 255 个; UAA 是最常用的终止密码子, 其数量为 1 381 个, 高于 UAG (789 个) 和 UGA (1 005 个)。MG869261 共有 52 624 个密码子, 在所有密码子中, 同样是 UUU 数目最多, 有 2 319 个; 而 CGC 类型的密码子最少, 只有 255 个; UAA 数目为 1 415, 高于 UGA 和 UAG 的数量。长柄扁桃 3 个叶绿体序

列的密码子使用情况在图 6 与图 7 折线图中有相似的变化弯曲, 显示出高度保守性。

2.3 系统发育

长柄扁桃和同属物种榆叶梅是多倍体植物, 分类地位一直有争议^[41-44]。在分子系统学中, 高等植物叶绿体基因是研究植物分类中可依赖的材料。为阐明长柄扁桃在扁桃亚属上的系统进化位置 and 与近缘种的亲缘关系, 本研究选取 NCBI 中全部已有的长柄扁桃叶绿体基因组, 加上已公布的共 9 个物种的 13 条叶绿体基因组序列为研究对象构建进化树。选取的植物物种叶绿体基因组具体情况如表 2 所示。以 MEGA5.5 和 Geneious 软

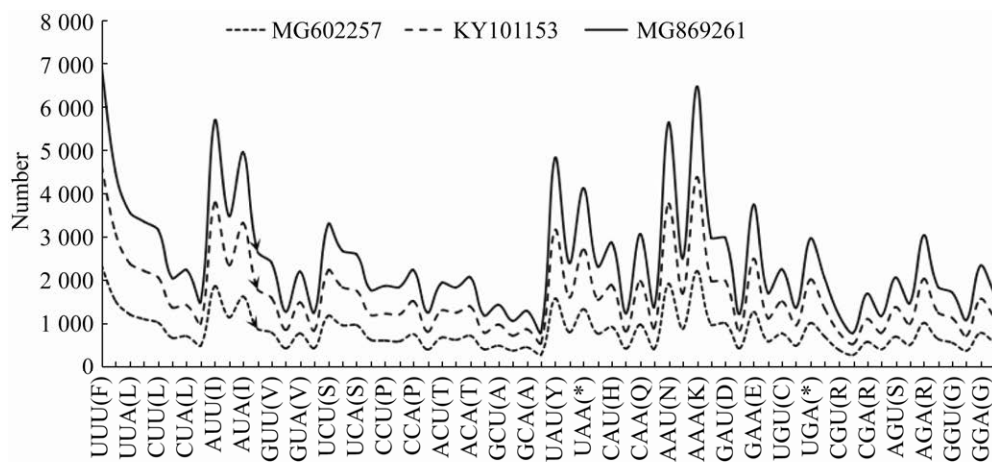


图 6 长柄扁桃叶绿体基因组密码子的数目对比

Fig. 6 The codon usage numbers of the chloroplast genomes of *A. pedunculata*.

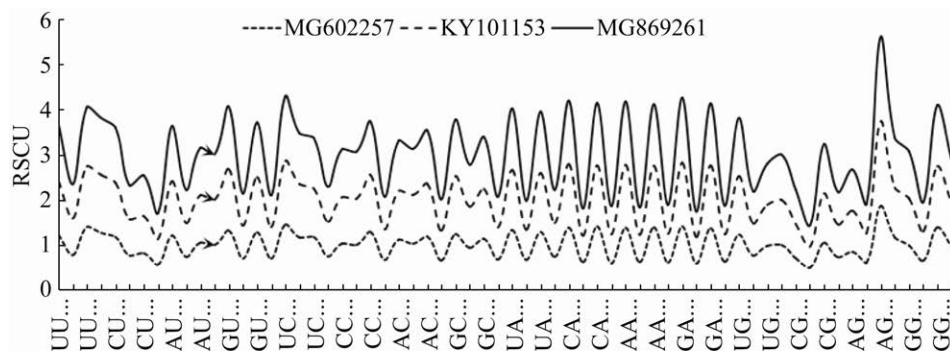


图 7 长柄扁桃叶绿体基因组密码子的 RSCU 值对比

Fig. 7 The relative synonymous codon usage of the chloroplast genomes of *A. pedunculata*. RSCU: relative synonymous codon usage.

件构建 NJ 进化树如图 8 所示。图 8 中结果显示长柄扁桃 MG602257、MG869261 和 KY101153 三条序列聚为一支，KY101153 与榆叶梅聚为一小支，显示长柄扁桃和榆叶梅亲缘关系相近，研究结果与董山平等学者结论一致^[4,41-44]。

表 2 长柄扁桃系统发育分析所选物种和序列 NCBI 登陆号

Table 2 Chloroplast genomes in present study

Family	Genus	Species	Accession number	
Rosaceae	<i>Amygdalus</i>	<i>Amygdalus pedunculata</i>	MG602257	
		<i>Amygdalus pedunculata</i>	MG869261	
		<i>Amygdalus pedunculata</i>	KY101153	
		<i>Amygdalus mongolica</i>	KY073235	
		<i>Amygdalus triloba</i>	KY101155	
		<i>Amygdalus dulcis</i>	MH727486	
		<i>cul. Zhipi</i>		
		<i>Amygdalus tenella</i>	NC_044965	
		<i>Amygdalus mira</i>	MK798147	
		<i>Amygdalus mira</i>	KX889393	
		<i>Amygdalus kansuensis</i>	KF990036	
		<i>Amygdalus davidiana</i>	MK798145	
		<i>Amygdalus davidiana</i>	MH460864	
		<i>Cerasus</i>	<i>Cerasus yedoensis</i>	KU985054

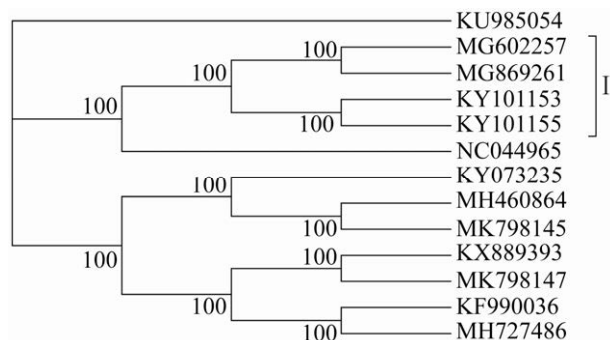


图 8 基于叶绿体全基因组的长柄扁桃 NJ 系统发育树
Fig. 8 The NJ phylogenetic tree was constructed based on the chloroplast genomes in NCBI. Numbers above branches are bootstrap support and only values larger than 80% were shown.

3 讨论

长柄扁桃是濒危的重点规划发展的木本油料植物，是生产生物柴油和高档食用油及医药原料来源物种，具有十分重要的开发价值。本研究通过二代高通量测序技术得到了 NCBI 登录号为 MG602257 的长柄扁桃叶绿体全基因序列。运用生物信息学方法，对 NCBI 中长柄扁桃所有的叶绿体基因组进行结构、序列特征和 IR/SC 区的边界情况对比分析。基于长柄扁桃全部叶绿体基因序列，构建 NJ 系统进化树。研究发现长柄扁桃 MG602257 叶绿体基因组全长 157 851 bp，分为经典 4 个区域（1 个 LSC、2 个 IR 和 1 个 SSC），3 个长柄扁桃叶绿体序列长度相差最少在 22 bp，最长达 97 bp。IR 与 SSC 序列长度变化较少。长柄扁桃所有叶绿体基因组注释基因类型中，外显子数目相同，均为 32 个。3 个长柄扁桃叶绿体序列中 SC 区较 IR 区易发生序列变化，IR 区较 SC 区保守。替换事件发生为 93 次，主要区域在 LSC 区的基因间隔区，占总体数目 42%；其次是 SSC 区的蛋白编码区，为 13 次。在 SC 区中总共发生了 82 次，占 88.2%。高等植物叶绿体基因组可独立构建可信的植物系统发育进化树。本研究构建的系统发育树显示长柄扁桃与榆叶梅物种亲缘关系较近。由于当前关于长柄扁桃以及其近缘种的叶绿体全基因组数据十分有限，因此，需要获得更多相关叶绿体基因组序列才能后续更细致深入研究。长柄扁桃是濒危物种，同时是优良的生产原料物种，应加强对其生物多样性和遗传多样性的保护。本次研究为长柄扁桃物种保护、系统演化、叶绿体基因工程和种质资源开发应用方面提供相关实验数据和理论依据。

REFERENCES

- [1] Lu CR, Li HY, Li C, et al. Chemical composition and radical scavenging activity of *Amygdalus pedunculata* Pall. leaves' essential oil. Food Chem

- Toxicol, 2018, 119: 368–374.
- [2] Li C, Yang JZ, Yao L, et al. Characterisation, physicochemical and functional properties of protein isolates from *Amygdalus pedunculata* Pall. seeds. Food Chem, 2020, 311: 125888.
- [3] Chu JM, Xu XQ, Zhang YL. Production and properties of biodiesel produced from *Amygdalus pedunculata* Pall. Bioresour Technol, 2013, 134: 374–376.
- [4] Qiu R, Cheng ZP, Wang ZL. Studies on genetic relationship and evolutionary path of Subgenus *Amygdalus* in China. Acta Horticult Sin, 2012, 39(2): 205–214 (in Chinese).
邱蓉, 程中平, 王章利. 中国扁桃亚属植物亲缘关系及其演化途径研究. 园艺学报, 2012, 39(2): 205–214.
- [5] Fu LG, Jin JM. China plant red data book, vol. 1: rare and endangered plants. Beijing: Science Press, 1991 (in Chinese).
傅立国, 金鉴明. 中国植物红皮书: 稀有濒危植物 (第一册). 北京: 科学出版社, 1991.
- [6] Huang LM, Shao MA, Pei YL, et al. Review on biological characteristics and abiotic stress tolerance mechanisms and applications of *Amygdalus pedunculata*. Soils, 2019, 51(2): 217–223 (in Chinese).
黄来明, 邵明安, 裴艳武, 等. 沙地濒危植物长柄扁桃生物学特性与抗逆性及应用综述. 土壤, 2019, 51(2): 217–223.
- [7] Zhao YZ. Rare and endangered plants in Inner Mongolia. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1992 (in Chinese).
赵一之. 内蒙古珍稀濒危植物图谱. 北京: 中国农业科技出版社, 1992.
- [8] Li DW, Dang KL, Wen ZM, et al. Research of rare and endangered plants of seed plant flora in loess plateau. Acta Bot Boreal Occident Sin, 2004, 24(12): 2321–2328 (in Chinese).
李登武, 党坤良, 温仲明, 等. 黄土高原地区种子植物区系中的珍稀濒危植物研究. 西北植物学报, 2004, 24(12): 2321–2328.
- [9] Liu XJ, Zhang YQ, Li J. Research of bencaological study and chemical constituents of Pruni semen. J Liaoning Univ Tradit Chin Med, 2017, 19(12): 100–103 (in Chinese).
刘星劫, 张永清, 李佳. 中药郁李仁本草考证及化学成分研究. 辽宁中医药大学学报, 2017, 19(12): 100–103.
- [10] Liu WL, Zheng Q, Zhang KN, et al. Advances in safety evaluation of medicinal and edible Chinese materia medica of wood, fruit and herb categories. Chin Tradit Herbal Drugs, 2019, 50(10): 2505–2512 (in Chinese).
刘吴玲, 郑琴, 张科楠, 等. 木部类、果部类和草部类药食同源中药安全性评价研究进展. 中草药, 2019, 50(10): 2505–2512.
- [11] Zhang P, Shen YH, Wang XL, et al. Determination of amygdalin in *Amygdalus pedunculatus* Pall. by high performance liquid chromatography. Chin J Anal Lab, 2007, 26(10): 80–83 (in Chinese).
张萍, 申烨华, 王晓玲, 等. 高效液相色谱法测定长柄扁桃仁中的苦杏仁甙. 分析实验室, 2007, 26(10): 80–83.
- [12] Li C, Li GP, Chen Q, et al. Fatty acid composition analysis of the seed oil of *Amygdalus pedunculatus* Pall. China Oils Fats, 2010, 35(4): 77–79 (in Chinese).
李聪, 李国平, 陈俏, 等. 长柄扁桃油脂脂肪酸成分分析. 中国油脂, 2010, 35(4): 77–79.
- [13] Deng JG, Li CY, Wang HL, et al. Amygdalin mediates relieved atherosclerosis in apolipoprotein E deficient mice through the induction of regulatory T cells. Biochem Biophys Res Commun, 2011, 411(3): 523–529.
- [14] Zhang JX, Zhang LJ, Wang LB, et al. Effect of *Tenebrio molitor* oil on blood lipid and antioxidant function in hyperlipidemic mice. Food Sci, 2011, 32(5): 263–266 (in Chinese).
张建新, 张立佳, 王临宾, 等. 黄粉虫油对高脂血症小鼠血脂水平及抗氧化能力的影响. 食品科学, 2011, 32(5): 263–266.
- [15] Zhao YW, Qiu NX, Gao X, et al. Preventive and therapeutical effect of Apple seed oil on experimental hyperlipidemia in rats. J Fourth Milit Med Univ, 2008, 29(6): 556–558 (in Chinese).
赵雁武, 仇农学, 高霞, 等. 苹果籽油对实验性高脂血症大鼠的防治作用. 第四军医大学学报, 2008, 29(6): 556–558.
- [16] Wang W, Wang HL, Xiao XZ, et al. Wild almond (*Amygdalus pedunculata* Pall.) as potential nutritional resource for the future: studies on its chemical composition and nutritional value. J Food

- Meas Charact, 2018, 13: 250–258.
- [17] Daniell H, Lin CS, Yu M, et al. Chloroplast genomes: Diversity, evolution, and applications in genetic engineering. *Genome Biol*, 2016, 17: 134.
- [18] Bobik K, Burch-Smith TM. Chloroplast signaling within, between and beyond cells. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 781.
- [19] Smith DR. Evolution: In chloroplast genomes, anything goes. *Current Biol*, 2017, 27(24): R1305–R1307.
- [20] Zoschke R, Bock R. Chloroplast translation: Structural and functional organization, operational control, and regulation. *Plant Cell*, 2018, 30(4): 745–770.
- [21] Duan CY, Shen YH, Zhao GF. Complete chloroplast genome characteristics of *Prunus triloba* Lindl. *Mitochondr DNA Part B Resour*, 2020, 5(1): 504–505.
- [22] Feng Y, Liu T, Wang XY, et al. Characterization of the complete chloroplast genome of the Chinese cherry *Prunus pseudocerasus* (Rosaceae). *Conservat Genet Resour*, 2018, 10(1): 85–88.
- [23] Cho MS, Cho CH, Kim SY, et al. Complete chloroplast genome of *Prunus yedoensis* Matsum. (Rosaceae), wild and endemic flowering cherry on Jeju Island, Korea. *Mitochondr DNA Part A*, 2016, 27(5): 3652–3654.
- [24] Chen T, Wang Y, Wang L, et al. The complete chloroplast genome of Tomentosa cherry *Prunus tomentosa* (Prunoideae, Rosaceae). *Mitochondr DNA Part B Resour*, 2018, 3(2): 672–673.
- [25] Cho MS, Yang JY, Kim SC. Complete chloroplast genome of Ulleung Island endemic flowering cherry, *Prunus takesimensis* (Rosaceae), in Korea. *Mitochondr DNA Part B Resour*, 2018, 3(1): 274–275.
- [26] Liu J, Ni SB, Zheng C, et al. Complete Genome of tropical and sub-tropical fruit tree *Syzygium samarangense* (Myrtaceae). *Mitochondr DNA Part B Resour*, 2018, 3(2): 890–891.
- [27] Wang W, Wang HL, Xiao XZ, et al. Characterization of the complete chloroplast genome of longstalk almond (*Prunus pedunculata* (Pall.) Maxim.), an important sand-fixation shrub plant endemic to northern China. *Conservation Genet Resour*, 2019, 11(4): 419–421.
- [28] Duan YZ, Shen YH, Kang FR, et al. Characterization of the complete chloroplast genomes of the endangered shrub species *Prunus mongolica* and *Prunus pedunculata* (Rosales: rosaceae). *Conservation Genet Resour*, 2019, 11(3): 249–252.
- [29] Zhao YB, Yin JL, Guo HY, et al. The complete chloroplast genome provides insight into the evolution and polymorphism of *Panax ginseng*. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 696.
- [30] Curci PL, de Paola D, Danzi D, et al. Complete chloroplast genome of the multifunctional crop globe artichoke and comparison with other Asteraceae. *PLoS ONE*, 2015, 10(3): e0120589.
- [31] Xing SC, Liu CJ. Progress in chloroplast genome analysis. *Progr Biochem Biophys*, 2008, 35(1): 21–28 (in Chinese).
邢少辰, Liu CJ. 叶绿体基因组研究进展. *生物化学与生物物理进展*, 2008, 35(1): 21–28.
- [32] Zuo RH, Jiang P, Sun CB, et al. Analysis of the chloroplast genome characteristics of *Rhus chinensis* by *de novo* sequencing. *Chin J Biotech*, 2020, 36(4): 772–781 (in Chinese).
左瑞华, 蒋平, 孙传伯, 等. 基于全基因组从头测序技术盐肤木叶绿体基因组的测序分析. *生物工程学报*, 2020, 36(4): 772–781.
- [33] Su T, Zhan YG, Han M, et al. Chloroplast genetic engineering: A new approach in plant biotechnology. *Chin J Biotech*, 2005, 21(4): 674–680 (in Chinese).
苏涛, 詹亚光, 韩梅, 等. 叶绿体基因工程: 一种植物生物技术的新方法. *生物工程学报*, 2005, 21(4): 674–680.
- [34] Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol*, 2016, 33(7): 1870–1874.
- [35] Tippmann HF. Analysis for free: comparing programs for sequence analysis. *Briefings Bioinf*, 2004, 5(1): 82–87.
- [36] Kearse M, Moir R, Wilson A, et al. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 2012, 28(12): 1647–1649.
- [37] Katoh K, Misawa K, Kuma Ke, et al. MAFFT: a

- novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Res*, 2002, 30(14): 3059–3066.
- [38] Peden JF. Analysis of codon usage[D]. Nottingham: University of Nottingham, 1999.
- [39] Sharp PM, Li WH. The codon Adaptation Index—a measure of directional synonymous codon usage bias, and its potential applications. *Nucleic Acids Res*, 1987, 15(3): 1281–1295.
- [40] Sharp PM, Tuohy TMF, Mosurski KR. Codon usage in yeast: cluster analysis clearly differentiates highly and lowly expressed genes. *Nucleic Acids Res*, 1986, 14(13): 5125–5143.
- [41] Dong SP. Phylogeny research of *Prunus triloba* and related species based on Chromosome karyotype and Single-copy nuclear gene DNA sequences[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015 (in Chinese).
董山平. 基于染色体核型和单拷贝核基因 DNA 序列的榆叶梅及其近缘种系统学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [42] Dong SP, Luo L, Zhong JQ, et al. Analysis of karyotypes of *Prunus triloba* and four related Species. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2015, 35(3): 608–613 (in Chinese).
董山平, 罗乐, 钟军珺, 等. 榆叶梅及其部分近缘种的染色体核型分析. *西北植物学报*, 2015, 35(3): 608–613.
- [43] Yazbek M, Oh SH. Peaches and almonds: Phylogeny of *Prunus* subg. *Amygdalus* (Rosaceae) based on DNA sequences and morphology. *Plant Syst Evol*, 2013, 299(8): 1403–1418.
- [44] Zhang QJ. Studies on *P. tomentosa* genetic diversity and relationships with relative species in *Prunus*[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2007 (in Chinese).
张琪静. 毛樱桃资源遗传多样性及与李属近缘种亲缘关系的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2007.

(本文责编 郝丽芳)