

• 药材与资源 •

枣属植物叶绿体基因组结构与系统发育的关系

李雪香¹, 马晓君¹, 唐小寒¹, 王信宏¹, 张玉才², 束靖¹

1. 山东农业工程学院, 山东 济南 250100

2. 齐河县中医院, 山东 德州 251100

摘要:目的 研究枣属 *Ziziphus* Mill. 16 种植物叶绿体基因组特征、结构变异、系统发育、序列多态性和选择压力, 为枣属植物的系统发育、分子鉴定及药用植物资源保护等研究提供理论依据。方法 基于已发表的枣属植物叶绿体基因组序列, 利用生物信息学方法对其叶绿体基因组进行分析。结果 16 个物种叶绿体基因组大小在 160 920~162 162 bp, 共注释基因数量为 122~133 个, 包括 78~85 个蛋白编码基因、8 个 rRNA 基因和 36~43 个 tRNA 基因。四分区分析发现, 一个反向重复区 b (inverted repeat b, IRb)/小单拷贝区 (small single copy, SSC) 边界存在明显差异。串联重复和单核苷酸重复含量最丰富。共线性分析未检测到基因重排, 其叶绿体基因组高度保守。基于叶绿体基因组的系统发育分析表明, 枣属植物分为 6 个主要分支。对枣属植物叶绿体基因组进行核苷酸多态性分析, 发现高变区主要分布在大单拷贝区 (large single copy, LSC) 和 SSC 区域。选择压力分析发现 16 种枣属植物共有的蛋白质编码基因 (coding sequences, CDS) 中除了 *ccsA*、*ndhA* 基因受到正选择, 其余氨基酸序列高度保守。结论 解析了枣属植物叶绿体基因组结构和特征, 探究了枣属植物种间亲缘关系, 为枣属物种鉴定、资源保护和开发及系统进化提供理论依据。

关键词: 枣属植物; 叶绿体; 基因; 系统发育; 进化

中图分类号: R286.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)18-6732-08

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.18.022

Relationship between chloroplast genome structure and phylogeny of *Ziziphus* plantsLI Xuexiang¹, MA Xiaojun¹, TANG Xiaohan¹, WANG Xinhong¹, ZHANG Yucan², SHU Jing¹

1. Shandong Agriculture and Engineering University, Jinan 250100, China

2. Qihe Hospital of Traditional Chinese Medicine, Dezhou 251100, China

Abstract: Objective The study aims to investigate the chloroplast genome characteristics, structural variations, phylogeny, sequence polymorphism, and selective pressures of 16 species within the genus *Ziziphus*, providing a theoretical basis for research on the phylogeny, molecular identification, and conservation of medicinal plant resources within the genus. **Methods** This study analyzed the chloroplast genomes of species within the genus *Ziziphus* using bioinformatics methods, based on the published chloroplast genome sequences of these species. **Results** The chloroplast genomes ranged in size from 160 920 to 162 162 bp, with a total of 122 to 133 annotated genes, including 78 to 85 protein-coding genes, 8 rRNA genes, and 36 to 43 tRNA genes. Quadripartite analysis revealed significant differences at the inverted repeat b (IRb)/small single copy (SSC) boundaries. Tandem and single nucleotide repeats were the most abundant. Collinearity analysis did not detect any gene rearrangements, indicating that the chloroplast genomes are highly conserved. Phylogenetic analysis based on chloroplast genomes showed that *Ziziphus* plants are divided into six major clades. Nucleotide polymorphism analysis of the chloroplast genomes of *Ziziphus* plants revealed that highly variable regions are mainly distributed in the large single copy (LSC) and SSC regions. Selection pressure analysis found that among the common protein-coding genes (CDS) of the 16 *Ziziphus* species, only the *ccsA* and *ndhA* genes were under positive selection, while the remaining amino acid sequences were highly conserved. **Conclusion** This study elucidates the structure and characteristics of chloroplast genomes in the genus *Ziziphus* and explores the interspecific

收稿日期: 2025-03-03

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2019YFD1000102); 山东省科技型中小企业创新能力提升工程项目 (2023TSGC0281); 济南市农业科技攻关项目 (GG202402); 山东省中医药科技项目 (M2023049)

作者简介: 李雪香 (1997—), 女, 广东云浮人, 助教, 硕士研究生, 研究方向为中药资源与开发。E-mail: lixuexianglife@163.com

*通信作者: 束靖 (1979—), 女, 山东淄博人, 教授, 从事药用植物分子育种研究。E-mail: shujing79@163.com

relationships among *Ziziphus* plants, providing a theoretical basis for species identification, resource conservation, exploitation, and phylogenetic evolution.

Key words: *Ziziphus*; chloroplast; gene; phylogeny; evolve

枣属 *Ziziphus* Mill. 是鼠李科 (Rhamnaceae) 58 属中极具经济价值的 1 个属^[1], 在我国分布有 12 种, 3 变种^[2]。其中枣 *Ziziphus jujuba* Mill. 是我国“五果”之一, 含有糖类、有机酸、维生素等。枣的干燥成熟果实入药称大枣, 其味甘、性温, 具补中益气, 养血安神之功效, 《素问·脏器法时论》中有言: “五果为助。”表明了枣较高的养生价值^[3]。酸枣 *Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow. Fam. 种子为我国传统大宗药材酸枣仁。酸枣仁被广泛应用于临床, 具有养心补肝, 宁心安神, 敛汗, 生津等功效。在“健康中国”国家战略背景下, 枣属植物作为药食同源中药材正在进入市场需求快速发展阶段, 在药品、化妆品和食品等领域开发前景广阔^[4]。

枣属植物种类较多^[5], 其种间分类尤其是枣和酸枣的分类, 是一个长期争议的问题。果形、果实

风味、叶片等表型性状的相似性导致靠传统的鉴别方法难以准确鉴定和区分^[1]枣属植物, 为枣属的研发利用和资源保护造成了困难。叶绿体基因组结构和序列相对保守, 在分子标记开发、遗传育种、物种鉴定及系统进化研究等方面具有重要作用^[6-7]。本试验基于已发表的 16 种鼠李科枣属植物及其栽培种叶绿体基因组序列, 利用生物信息学方法对其叶绿体基因组的特征、基因数量与长度、结构变异、重复序列、基因重排、系统发育、序列多态性和选择压力进行分析, 为枣属植物的系统发育、分子鉴定提供理论依据。

1 材料

在 Genbank 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/organelle/>) 下载已发表的 16 个鼠李科枣属植物的叶绿体基因组序列信息, 收集其物种名称、GenBank 登录号等 (表 1)。

表 1 16 种枣属植物叶绿体基因组注释信息
Table 1 Annotated information on chloroplast genomes of 16 *Ziziphus* plants

编号	物种	拉丁名	基因库	基因组	LSC/bp	SSC/bp	IR/bp	tRNA	rRNA	蛋白编码基因	总基因数
1	毛果枣	<i>Z. attopensis</i>	NC_057063.1	161 342	89 035	19 421	26 443	37	8	84	129
2	哈杰尔枣	<i>Z. hajarensis</i>	MZ475300.1	162 162	89 567	19 597	26 499	36	8	81	125
3	印度枣	<i>Z. incurva</i>	NC_050251.1	160 920	88 778	19 188	26 477	37	8	84	129
4	枣	<i>Z. jujuba</i>	NC_030299.1	161 466	89 120	19 348	26 499	36	8	85	133
5	枣栽培种Bokjo	<i>Z. jujuba cultivar Bokjo</i>	MT919946.1	161 714	89 323	19 361	26 515	37	8	83	129
6	冬枣	<i>Z. jujuba cultivar Dongzao</i>	MF781071.1	161 493	89 179	19 356	26 479	37	8	85	132
7	蜜罐枣	<i>Z. jujuba cultivar honey jar</i>	OP537226.1	161 818	89 427	19 361	26 515	36	8	78	122
8	枣栽培种ILBON	<i>Z. jujuba cultivar ILBON</i>	MW381781.1	161 373	89 059	19 362	26 479	37	8	84	129
9	枣栽培种SANJO	<i>Z. jujuba cultivar SANJO</i>	MW381776.1	161 664	89 308	19 362	26 497	37	8	84	129
10	山西梨枣	<i>Z. jujuba cultivar Shanxi li</i>	OP537227.1	161 717	89 326	19 361	26 515	43	8	81	132
11	酸枣	<i>Z. jujuba</i> var. <i>spinosa</i>	MW160433.1	161 606	89 292	19 356	26 479	37	8	85	130
12	酸枣 (陕西)	<i>Z. jujuba</i> var. <i>spinosa</i> voucher Suanzao	KX266830.1	161 211	88 897	19 356	26 479	37	8	85	130
13	骏枣	<i>Z. jujuba</i> voucher Junzao	KX266829.1	161 215	88 974	19 369	26 436	37	8	85	130
14	大果枣	<i>Z. mairei</i>	NC_069299	161 546	89 252	19 374	26 460	37	8	83	128
15	滇刺枣	<i>Z. mauritiana</i>	NC_037151.1	161 543	89 081	19 346	26 558	37	8	84	130
16	圣刺枣	<i>Z. spina-christi</i>	NC_037152.1	161 615	89 161	19 338	26 558	37	8	84	130

2 方法

2.1 叶绿体基因组注释

利用在线网站 CPGAVAS2^[8] (<http://47.96.249.172:16019/analyzer/home>) 进行叶绿体基因组的注释。Excel 统计叶绿体基因组长度、基因数量、四分

区长度等信息。

2.2 叶绿体基因组比较

通过 IRSCOPE^[9] (<https://irscope.shinyapps.io/irapp/>) 对叶绿体基因组四分区进行可视化。以毛果枣叶绿体基因组作为参考序列, 通过在线网站

mVISTA^[10] (<http://genome.lbl.gov/vista/mvista/submit.shtml>) 中的 Shuffle-Lagan 模式进行全基因组比较; 利用 Mauve 软件^[11]对叶绿体基因组进行全局比对, 并进行共线性分析。

2.3 SSR 与重复序列分析

通过在线分析网站 REPuter^[12] (<https://bibiserv.cebitec.uni-bielefeld.de/reputer/>) 查找散在重复序列和回文重复序列, 参数设置为: 汉明距离 3, 最大计算重复次数 90, 最小重复单元长度 30。串联序列通过 TRF^[13] (Tandem Repeats Finder) (<http://tandem.bu.edu/trf/trf.html>) 查找, 使用默认参数。简单重复序列 (simple sequence repeats, SSRs) 通过 MISA^[14] 网站 (<https://webblast.ipk-gatersleben.de/misa/>) 查找, 重复次数阈值设置为: 单核苷酸 10、二核苷酸 5、三核苷酸 4、四核苷酸 3、五核苷酸 3、六核苷酸 3。

2.4 构建系统发育树

本研究中 16 个物种的叶绿体基因组长度和四分区长度差异不大, 选择叶绿体全基因组数据进行分析, 通过最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建系统发育树。使用 MAFFT^[15] 软件对叶绿体基因组进行多序列比对, 通过 MEGA^[16] 获得最佳替代模型并构建 ML 系统发育树, bootstrap 次数为 1 000 次。

2.5 序列多态性分析

使用 MAFFT 进行多序列比对^[15], 将比对结果导入 DNAsp^[17], 计算叶绿体基因组序列的核苷酸多态性 (Pi), 参数设置为 window length 600, step size 200。

2.6 选择压力分析

通过集思慧远云平台 (<http://112.86.217.82:9929/#/>) 对 16 个枣属叶绿体基因组中共享的 CDS 进行选择压力分析。以毛果枣为参考序列, 使用 $K_aK_s_Calculator2$ ^[18] 计算非同义替换 (non-synonymous substitution rate, K_a)、同义替换 (synonymous substitutions rate, K_s) 值, K_a/K_s 计算模型为 MLWL, 计算 ω 值 ($\omega=K_a/K_s$) 探索 CDS 在不同物种之间的变化。

3 结果与分析

3.1 叶绿体基因组结构特征

对叶绿体基因组注释信息 (表 1) 对比发现, 本研究中 16 个物种的叶绿体基因组总长度差距不大, 最长哈杰尔枣长度为 162 162 bp, 最短的印度

枣长度为 160 920 bp, 相差约 1.24 kb。叶绿体基因组包括一对反向重复区 (inverted repeats, IR)、大单拷贝区 (large single copy, LSC) 和小单拷贝区 (small single copy, SSC)。本研究中 LSC 区长度在 88 778~89 567 bp, 最长的为哈杰尔枣, 最短的是印度枣, 相差 789 bp; SSC 区长度在 19 188~19 597 bp, 最长的为哈杰尔枣, 最短的是印度枣, 相差 409 bp; 2 个 IR 区域等长, 在 26 436~26 558 bp, 最长的为滇刺枣, 最短的是骏枣, 相差 122 bp。

3.2 基因数量

16 个鼠李科枣属植物的叶绿体基因总数在 122~133 (表 1), 其中 5 个物种的基因数量为 129, 5 个物种的基因数量为 130, 占大多数。rRNA 编码基因数目稳定, 全部为 8 个; tRNA 数大多数为 37, 有 3 个物种含有 36 个 tRNA, 只有 1 个物种含有 43 个 tRNA; 蛋白质编码基因数量在 78~85, 其中 14 个物种含有 83 个 (表 1), 可见基因总数差异主要是由蛋白编码基因差异引起的。

3.3 四分区边界分析

叶绿体四分区边界为 LSC/IRb、IRb/SSC、SSC/IRa、IRa/LSC。通过分析各边界叶绿体基因的分布状况, 可以分析枣叶绿体在进化过程中 IR 区收缩与扩张现象。如图 1 可以得知, LSC/IRb 边界位于 *rps19* 和 *rpl2* 基因内, 由于 IR 区域的收缩和扩张, 有 1 个物种的 *rps19* 全部位于 LSC 区域; 12 个物种的 *rps19* 在边界几乎均匀分布; 其余 2 个物种的 *rps19* 有 62 bp 位于 LSC 区域, 217 bp 进入 IRb 区域。IRb/SSC 边界处 *ycf1*、*ndhF* 基因分布存在较大差异, 有 4 个物种的 *ycf1* 全部位于 IRb 区内; 7 个物种的 *ycf1* 大部分位于 IRb 区, 7~18 bp 进入 SSC 区域; 毛果枣、哈杰尔枣、印度枣、蜜罐枣和山西梨枣的 *ycf1* 基因丢失; 所有物种 *ndhF* 均位于 SSC 区内。SSC/IRa 边界处 *ycf1* 长度与分布大致相似, 大多数为 4 592~4 627 bp 位于 SSC 区, 1 127~1 137 bp 位于 IRa 区; 只有枣的 *ycf1* 长度较短且位于 SSC 区的长度发生变化, 有 21 bp 位于 SSC, 1 134 bp 进入 IRa 区。IRa/LSC 边界位于 *rpl2* 和 *trnH* 之间, 只有枣的 IRa/LSC 边界位于 *rps19* 和 *trnH* 之间。

3.4 重复序列及 SSR 分析

在枣属 16 个物种中共发现 2 720 个重复序列, 包括 19.71% 散在重复、20.81% 回文重复和 59.49% 串联重复 (图 2-A)。单个物种的重复序列数目在 146~

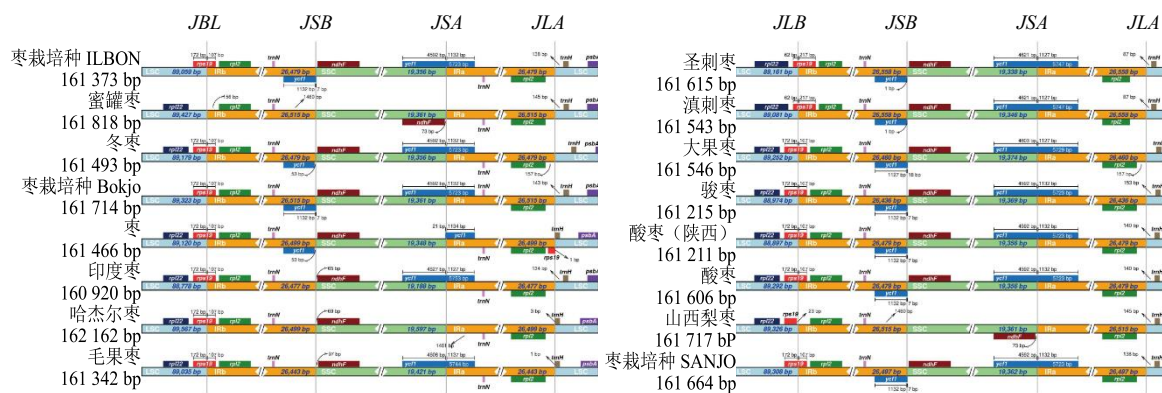


图 1 16 个枣属植物叶绿体基因组四分区边界比较

Fig. 1 Comparison of LSC, SSC, and IR border regions among 16 *Ziziphus* plants chloroplast genomes

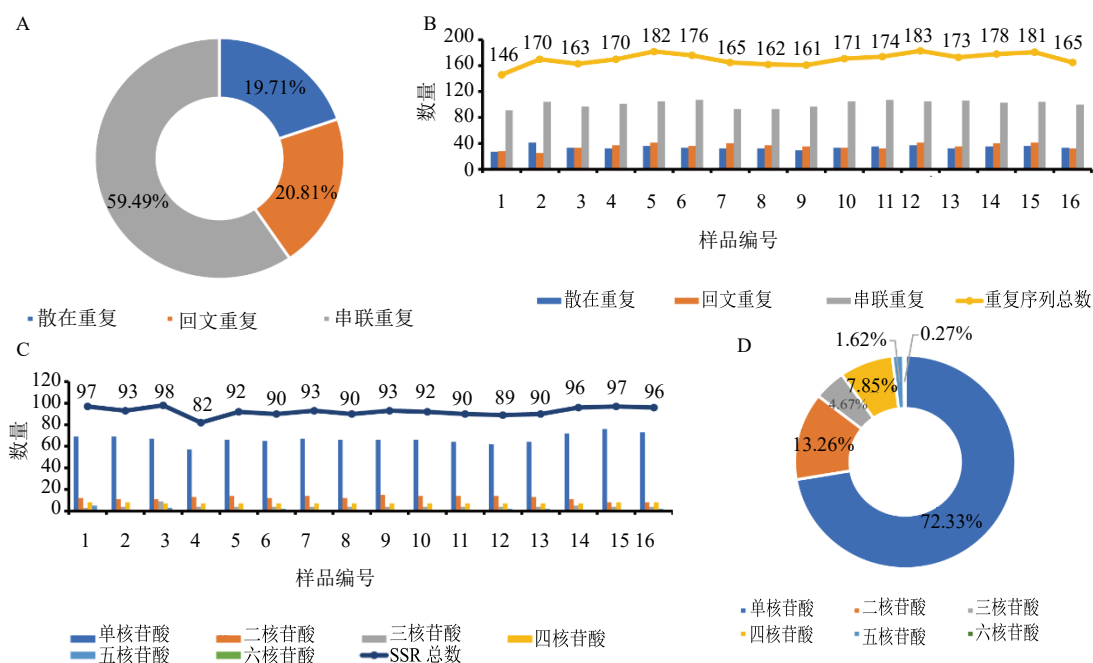


图 2 16 种枣属植物叶绿体基因组的重复序列的分析

Fig. 2 Analysis of repeat sequences in 16 *Ziziphus* species chloroplast genomes

183 (图 2-B), 其中毛果枣数目最少, 酸枣 (陕西) 最多。SSR 共发现 1 478 个。其中单核苷酸数目最多, 占 72.33% (1 069 个), 二核苷酸占 13.26% (196 个), 三核苷酸占 4.67% (69 个), 四核苷酸占 7.85% (116 个), 五核苷酸占 1.62% (24 个), 仅有 4 个物种含有 1 个六核苷酸 (图 2-D)。16 个物种中, SSR 总数大多在 89~98 (图 2-C), 但枣仅含有 82 个。单核苷酸数为 58~76; 二核苷酸数为 8~15; 三核苷酸数为 3~9; 四核苷酸数为 7~8; 五核苷酸数目为 0~5, 其中 2 种枣属植物不含五核苷酸重复。

3.5 叶绿体基因组水平对比和共线性分析

全基因组比对结果表明 (图 3), 整个叶绿体基因组高度保守, 且 IR 比单拷贝区更保守, 非编码区的突变频率比编码区高。rpoC2、ycf1、ycf2 基因的编码区比其他基因的编码区更具可变性。共线性分析结果显示没有检测到大片断基因重排现象 (图 4), 也表明枣属的 16 个物种相对保守。

3.6 系统发育树分析

使用 ML 法对 16 种鼠李科枣属植物的叶绿体全基因组序列进行系统发育树分析, 最佳替代模型为 GTR+G+I。进化树各节点分支分辨率高

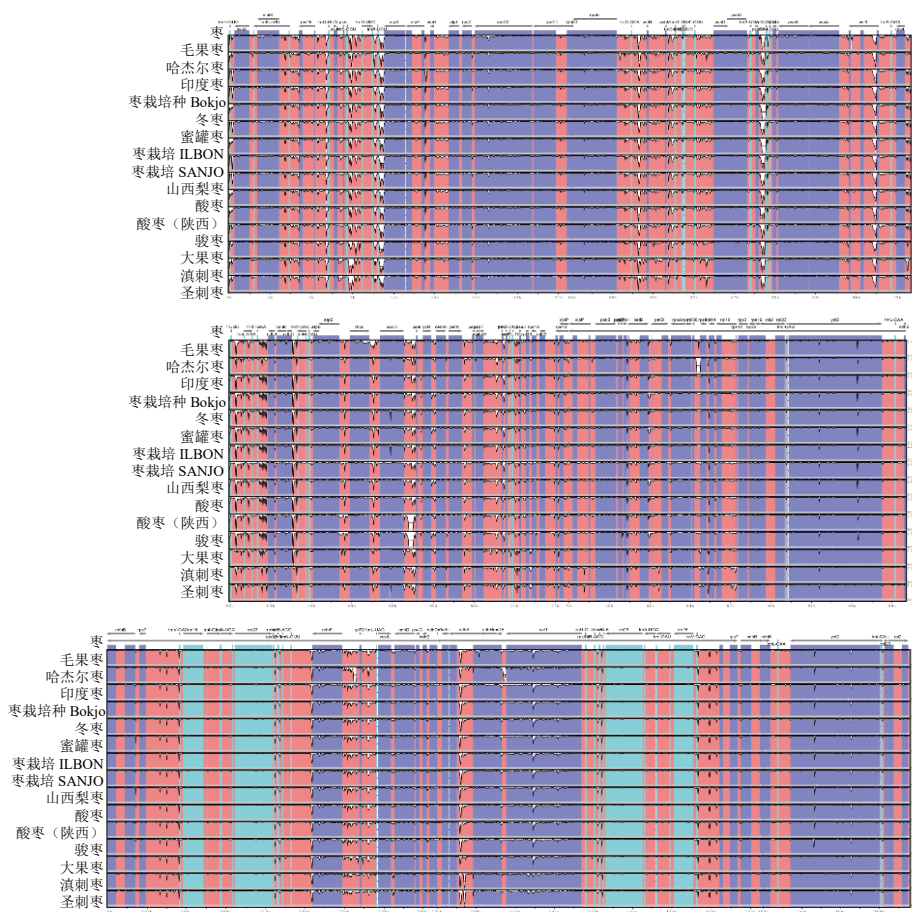


图 3 16 种枣属植物叶绿体基因组比对

Fig. 3 Comparison of chloroplast genomes of 16 *Ziziphus* species chloroplast genomes

图 4 16 种枣属植物叶绿体基因组共线性分析

Fig. 4 Covariance analysis of chloroplast genomes of 16 *Ziziphus* species

(图 5)，蜜罐枣和山西梨枣位于进化树基部，属于较早分化的类群；枣栽培种 Bokjo 是单独的一支，与其他物种为姐妹类群；枣和枣栽培种

SANJO 各为一支；酸枣、冬枣、枣栽培种 ILBON、酸枣（陕西）、骏枣聚为一支；其余 6 种枣聚类为一支。

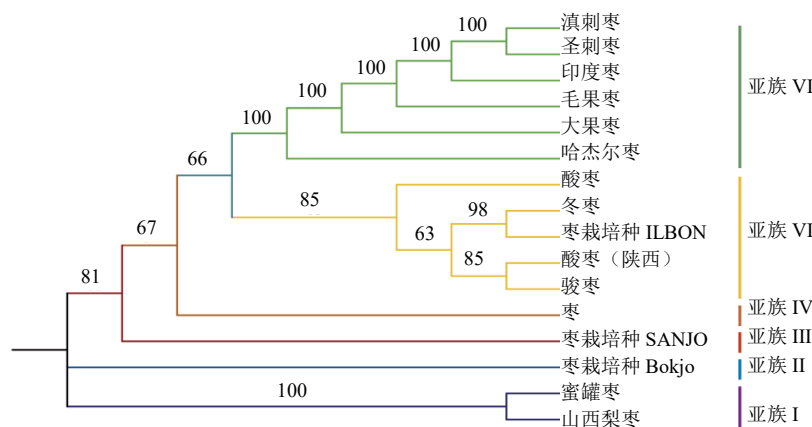


图 5 基于叶绿体全基因组序列构建的 ML 树

Fig. 5 Phylogenetic relationships of 16 *Ziziphus* species inferred from maximum likelihood

3.7 序列多态性分析

共检测到 772 个核苷酸多态性位点，核苷酸多态性范围为 0~0.158 72 (图 6)，平均值为 0.015 596 6，*ndhA-ndhH*、*rps12*、*rrn23* 和 *ycf1-trnN-GUU* 等基因

或基因间隔区具有较高的变异，它们的核苷酸多态性均大于 0.12，其中 *ndhA-ndhH* 的多态性最高，为 0.130 3，*rps12* 次之，为 0.128 6，*rrn23* 和 *ycf1-trnN-GUU* 的多态性分别为 0.122 6 和 0.122 5。

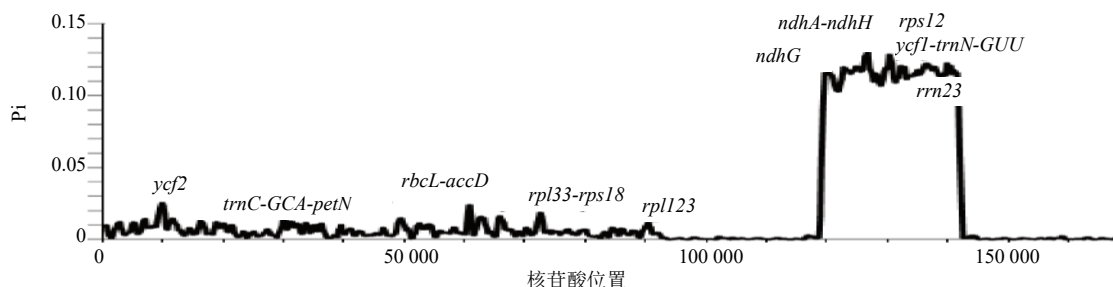


图 6 16 种枣属植物叶绿体基因组滑动窗口分析

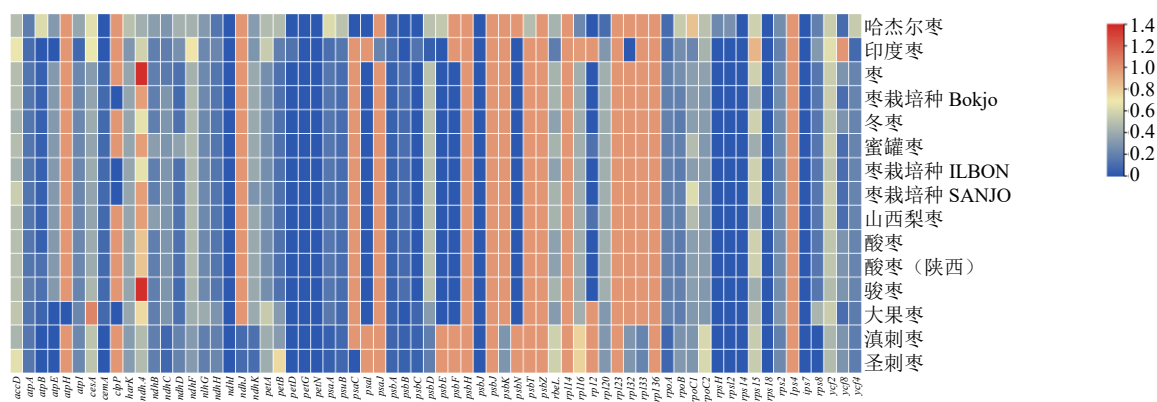
Fig. 6 Sliding window analysis of chloroplast genome of 16 *Ziziphus* species

3.8 选择压力分析

基因在选择压力下的进化趋势可以通过计算 ω 值 ($\omega = K_a/K_s$) 进行分析。通常认为，当 $\omega = 1$ 时，基因不受自然选择，即表现为中性进化；当 $\omega > 1$ 时，基因受自然选择作用，即有正选择效应；当 $\omega < 1$ 时，基因受到负选择。大部分叶绿体基因具有较低的 ω ，这表明这 16 种枣属植物的氨基酸序列很保守 (图 7)。在枣属植物中 K_a/K_s 大于 1 的基因是 *ccsA*、*ndhA*；其中 *ccsA* 基因仅在大果枣中大于 1；*ndhA* 基因在枣和骏枣表现出最大的正选择效应。这些基因在进化过程中受到强烈正选择，对于深化研究物种的进化有着非常重要的意义。

4 讨论

枣属 16 个物种叶绿体基因组大小的差异较小，介于 160 920~162 162 bp，基因数量在 122~133 个。叶绿体基因组中基因的数量和含量在大多数被子物质体基因组的范围内^[19]，这表明枣属植物在叶绿体基因组层面具有较高的保守性^[20]。然而，基因数量的差异，特别是蛋白质编码基因和 tRNA 编码基因的差异，为枣属植物的遗传多样性提供了基础，这种基因数量的差异可能与物种的适应性和进化历史有关^[21]。四分区边界分析显示，IRb/SSC 边界存在明显的差异，特别是在 *ycf1* 和 *ndhF* 基因的分布上。这种差异反映了枣属植物在叶绿体基因组

图 7 16 种枣属植物叶绿体基因组共有 CDS 的 ω 值Fig. 7 The ω value of shared CDS in chloroplast genome of 16 *Ziziphus* species

进化过程中 IR 区的收缩与扩张现象, 为理解叶绿体基因组的动态变化提供了重要线索^[22]。重复序列分析发现, 串联重复和单核苷酸重复在枣属植物叶绿体基因组中最为丰富, 这与早期研究一致^[23]。这些重复序列不仅增加了基因组的复杂性, 还可能参与基因组的重组和进化^[24]。SSR 作为分子标记, 在遗传育种和物种鉴定中具有重要价值, 尤其是在难以通过表型特征区分枣属植物的情况下^[25]。共线性分析未检测到基因重排现象, 进一步证实了枣属植物叶绿体基因组的高度保守性。这种保守性为基于叶绿体基因组的系统发育分析提供了可靠的基础^[22]。

系统发育分析将枣属植物分为 6 个主要分支, 揭示了它们之间的亲缘关系和进化历程。这对于理解枣属植物的分类、分布和演化具有重要意义^[26]。特别是, 一些栽培种的聚类模式反映了它们在育种过程中的遗传背景和亲本关系^[27]。序列多态性分析发现, 高变区主要分布在 LSC 和 SSC 区域, 这些区域可能是枣属植物在进化过程中受到较强选择压力的区域。*ndhA-ndhH*、*rps12*、*rrn23* 和 *ycf1-trnN-GUU* 等基因或基因间隔区具有较高的变异, 这些区域可以作为分子标记用于枣属植物的遗传多样性和品种鉴定^[28]。选择压力分析表明, *ccsA* 和 *ndhA* 基因在枣属植物中受到正选择。这些基因编码细胞色素 C 合成蛋白^[29]和叶绿体 NADH 脱氢酶^[30], 它们的进化影响能量转化, 了解这些基因的功能和调控机制, 有助于揭示枣属植物的进化机制和适应性策略^[31]。

综上所述, 本研究通过生物信息学方法对已发表的枣属植物叶绿体基因组序列进行分析, 揭示了

其变异程度和系统发育关系。分析结果表明, 枣属植物叶绿体基因组保守性高, 但基因数量有差异, IR 区有收缩扩张现象, 重复序列的复杂性, 为遗传多样性提供基础。系统发育分析揭示了 16 种枣属植物间的亲缘关系, 高变区可作分子标记, 另外, 影响能量转化的 *ccsA* 和 *ndhA* 基因受正选择, 为枣属植物的系统发育、分子鉴定和遗传变异提供了重要的理论依据^[32]。未来的研究可以进一步探讨枣属植物叶绿体基因组的功能基因和调控机制, 以及其在遗传育种和物种保护中的应用潜力。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 李晓兰, 丁雯, 段慧竹, 等. 分子鉴定技术在枣属植物中的应用进展 [J]. 中华中医药杂志, 2022, 37(2): 955-958.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第二十卷, 第一分册) [M]. 北京: 科学出版社, 1982: 131-136.
- [3] 郭盛, 严辉, 钱大玮, 等. 枣属药用植物资源产业化过程副产物及废弃物的资源价值发现与循环利用策略构建 [J]. 南京中医药大学学报, 2019, 35(5): 579-584.
- [4] 束靖, 王信宏, 马晓君. 酸枣产业生产现状及发展趋势 [J]. 落叶果树, 2023, 55(6): 8-12.
- [5] 刘冬芝. 济南大酸枣与枣和酸枣亲缘关系的研究 [D]. 济南: 山东师范大学, 2010.
- [6] Li H T, Yi T S, Gao L M, *et al.* Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap [J]. *Nat Plants*, 2019, 5(5): 461-470.
- [7] Nie Y, Foster C S P, Zhu T Q, *et al.* Accounting for uncertainty in the evolutionary timescale of green plants through clock-partitioning and fossil calibration strategies [J]. *Syst Biol*, 2020, 69(1): 1-16.

- [8] 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.
- [9] Amiryousefi A, Hyvönen J, Pocai P. IRscope: An online program to visualize the junction sites of chloroplast genomes [J]. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): 3030-3031.
- [10] Frazer K A, Pachter L, Poliakov A, *et al.* VISTA: Computational tools for comparative genomics [J]. *Nucleic Acids Res*, 2004, 32: W273-W279.
- [11] Darling A C E, Mau B, Blattner F R, *et al.* Mauve: Multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements [J]. *Genome Res*, 2004, 14(7): 1394-1403.
- [12] Kurtz S, Choudhuri J V, Ohlebusch E, *et al.* REPuter: The manifold applications of repeat analysis on a genomic scale [J]. *Nucleic Acids Res*, 2001, 29(22): 4633-4642.
- [13] Benson G. Tandem repeats finder: A program to analyze DNA sequences [J]. *Nucleic Acids Res*, 1999, 27(2): 573-580.
- [14] Beier S, Thiel T, Münch T, *et al.* MISA-web: A web server for microsatellite prediction [J]. *Bioinformatics*, 2017, 33(16): 2583-2585.
- [15] Katoh K, Misawa K, Kuma K I, *et al.* MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform [J]. *Nucleic Acids Res*, 2002, 30(14): 3059-3066.
- [16] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. *Mol Biol Evol*, 2021, 38(7): 3022-3027.
- [17] Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio J C, *et al.* DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Mol Biol Evol*, 2017, 34(12): 3299-3302.
- [18] Wang D P, Zhang Y B, Zhang Z, *et al.* KaKs_Calculator 2.0: A toolkit incorporating gamma-series methods and sliding window strategies [J]. *Genomics Proteomics Bioinformatics*, 2010, 8(1): 77-80.
- [19] Jansen R K, Cai Z Q, Raubeson L A, *et al.* Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(49): 19369-19374.
- [20] Zhang Y P, Hu G L, Mao W T, *et al.* Chloroplast genome sequence of the wild *Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* from North China [J]. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2021, 6(2): 666-667.
- [21] 李世鹏, 陈叶, 郭明欣, 等. 86 份酸枣种质资源筛选和遗传多样性分析 [J]. 安徽农业科学, 2019, 47(11): 51-55.
- [22] Yang M, Zhang S F, Li B, *et al.* Comparative analysis of 326 chloroplast genomes in Chinese jujube (*Ziziphus jujuba*): Structural variations, horizontal gene transfer events, and evolutionary patterns impacting its domestication from wild jujube [J]. *J Syst Evol*, 2024, 62(6): 1069-1084.
- [23] Shanker A. Identification of microsatellites in chloroplast genome of *Anthoceros formosae* [J]. *Arch Bryol*, 2013, 191: 1-6.
- [24] Sonah H, Deshmukh R K, Sharma A, *et al.* Genome-wide distribution and organization of microsatellites in plants: An insight into marker development in *Brachypodium* [J]. *PLoS One*, 2011, 6(6): e21298.
- [25] Huang J, Chen R H, Li X G. Comparative analysis of the complete chloroplast genome of four known *Ziziphus* species [J]. *Genes*, 2017, 8(12): 340.
- [26] Zhang S F, Li B, Han L, *et al.* Sequencing the chloroplast genome of a jujube genotype (*Ziziphus jujuba* Mill. 'Fengmiguang') uncovered a 101 bp insertion in the large-single copy region [J]. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2023, 8(7): 726-730.
- [27] Hu G L, Wu Y, Guo C J, *et al.* Haplotype analysis of chloroplast genomes for jujube breeding [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 841767.
- [28] Kim M, Park J H, Gil J, *et al.* The complete chloroplast genome of *Ziziphus jujuba* cv. Bokjo (Rhamnaceae) [J]. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2022, 7(10): 1805-1806.
- [29] Xie Z, Merchant S. The plastid-encoded *ccsA* gene is required for heme attachment to chloroplast c-type cytochromes [J]. *J Biol Chem*, 1996, 271(9): 4632-4639.
- [30] Casano L M, Zapata J M, Martín M, *et al.* Chlororespiration and poisoning of cyclic electron transport. Plastoquinone as electron transporter between thylakoid NADH dehydrogenase and peroxidase [J]. *J Biol Chem*, 2000, 275(2): 942-948.
- [31] 王博, 高磊, 苏应娟, 等. 基于叶绿体基因组全序列分析真叶植物叶绿体基因的适应性进化 [J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2012, 51(3): 108-11.
- [32] Huang J, Yang X T, Zhang C M, *et al.* Development of chloroplast microsatellite markers and analysis of chloroplast diversity in Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* mill.) and wild jujube (*Ziziphus acidofujuba* mill.) [J]. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0134519.

[责任编辑 时圣明]