

叶绿体基因组及其在樟科植物系统发育研究中的应用

刘天付^{1,2}, 辛培尧^{1,2}

(1. 西南林业大学, 云南 昆明 650224; 2. 国家林业和草原局西南风景园林工程技术研究中心, 云南 昆明 650224)

摘要: 樟科植物是被子植物中一个较大的木本植物类群, 也是一个较为古老的类群, 集轻工业、食用、药用、药用、观价值赏于一身, 在我国林业史和园林史上占有重要地位。植物的系统发育研究可在阐明物种之间亲缘关系的同时, 挖掘它们的共同祖先以及它们在进化过程中的分化和演化路径, 揭示生物种群和物种的多样性及其时空分布。在概述樟科植物和叶绿体基因组的基础上, 分析了利用叶绿体基因组对樟科植物进行系统发育研究的相关进展, 以期为樟科植物的相关研究提供参考。

关键词: 叶绿体基因组; 樟科; 系统发育

中图分类号: Q75; Q949

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2024)03-0197-06

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2024.03.001

Chloroplast Genome and Its Application in Phylogenetic Studies of Lauraceae

LIU Tianfu^{1,2}, XIN Peiyao^{1,2}

(1. Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650224, China; 2. Southwest Landscape Architecture Engineering Technology Research Centre of National Forestry and Grassland Administration, Kunming Yunnan 650224, China)

Abstract: Lauraceae is a large group of woody plants in Angiosperms, which is a relatively ancient group and is integrated with light industry, food, materials, medicine and ornamental, and occupies an important position in the history of forestry and landscape architecture in China. Phylogenetic studies of plants can clarify the relationship between species, excavate their common ancestors and their differentiation and evolution paths in the evolutionary process, and reveal the diversity of biological populations and species, as well as their distribution in geography and time. Based on the overview of the chloroplast genome and the chloroplast genome of Lauraceae, the advances on phylogenetic research of Lauraceae plants is reviewed in this paper, in order to provide theoretical guidance for the related studies of Lauraceae plants.

Key words: Chloroplast genome; Lauraceae; Phylogeny

樟科(Lauraceae)是被子植物基部的一个木本植物较大类群, 大多为乔木或灌木, 全世界约有60属3500种, 占木兰类植物的1/3^[1-2]。樟科植物也是一个较为古老的类群, 其化石通常可以在各种类型的岩石中找到, 如沉积岩、化石树脂(琥珀), 甚至是煤矿中都可以发现。这些化石可以追溯到白垩纪中期^[3]。樟科植物的化石包括叶子、花朵、果实和木材, 通过对这些化石的研究认为樟科植物起源于约1亿万年前的劳亚古陆的中纬度区域^[1]。

系统发育学利用综合的方法, 包括形态学特征、分子序列数据、生态学特性和其他生物学信息, 来构建和解析物种间的演化关系。通过这些多元化的数据源, 系统发育学家能够更准确地重建物种的演化历史, 并绘制出反映这些关系的系统发育树。这些系统发育树不仅揭示了物种间的亲缘关系, 还展示了它们的共同祖先, 并且阐明了物种在进化过程中的分化和演化路径。通过这些树状图, 可以追踪特定物种或类群在地质时间

收稿日期: 2023-12-25

基金项目: 云南省重大科技计划专项(202302AE090018)。

作者简介: 刘天付(1986—), 男, 云南禄劝人, 高级工程师, 主要从事森林植物资源评价, 森林资产评估等工作。Email: 979308886@qq.com。

通信作者: 辛培尧(1975—), 男, 甘肃临洮人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事森林植物遗传育种及分子生物学方面的研究工作。Email: xpytyx@163.com。

尺度上的演化历程, 以及它们如何响应不同的环境压力和生态变迁。系统发育学还可揭示生物种群和物种的多样性, 以及它们在时空上的分布^[4]。尽管目前已有利用各种基因组手段对樟科植物系统发育研究的相关报道, 但相比逐渐明了的樟科各亚科之间或属与属之间的亲缘关系, 其部分物种的分布和地理变迁方面的问题仍有待系统研究。植物叶绿体基因组序列通常具有单亲遗传的特性, 这意味着它们大多数情况下仅从母本传递, 几乎不存在基因重组的问题。此外, 叶绿体基因组相对较小且结构稳定, 使得其测序和组装过程相对简单易行。这些特点使叶绿体基因组成为研究植物系统发育、进化和遗传学的重要工具^[5]。我们在对叶绿体基因组的相关研究进行概述的基础上, 对叶绿体基因组在樟科植物系统发育相关研究中的相关应用进行了综述, 以期对樟科植物遗传多样性的后续研究提供参考。

1 植物叶绿体基因组

1.1 植物叶绿体基因组的发现和遗传形式

众所周知, 叶绿体负责植物进行光合作用, 将光能转化为化学能。叶绿体 DNA 最早于 1959 年 Stocking 等科学家通过生化实验发现。1962 年 Ris 和 Plaut 通过电子显微镜观测衣藻 (*Chlamydomonas*) 时确认, 其中存在 DNA 纤丝, 这是叶绿体含有自主遗传物质的重要证据。其实早在 19 世纪初, 德国科学家 Baur 和 Correns 就发现紫茉莉 (*Mirabilis jalapa*) 和天竺葵 (*Pelargonium hortorum*) 的花色与叶色遗传并不符合孟德尔遗传定律, 并且认为这种遗传和叶绿体有关。目前的研究认为, 叶绿体基因组有母系遗传、父系遗传和双亲遗传 3 种方式。对不同进化地位植物类群叶绿体基因组的遗传方式研究表明, 最原始的遗传模式可能是双亲遗传^[6]。大部分被子植物叶绿体基因为母系遗传, 但也有一些植物的叶绿体基因为父系遗传, 如裸子植物中的乳杉属 (*Gnetum*) 和落叶松属 (*Larix*) 等植物^[7-8]。双亲遗传的现象则较为罕见, 在被子植物中约有 14%。

1.2 植物叶绿体基因组特征

叶绿体基因组比较小, 长度一般为 107~218 kb, 其长度的变化一般是 IR 区的收缩和扩张导致^[9]。目前已知的叶绿体基因组长度最大的为被子植物

中牻牛儿苗科 (*Geraniaceae*) 的天竺葵, 由于天竺葵的 IR 区发生了明显的扩张, 75 kb 的 IR 区长度使得总序列长度达到 217 942 bp (NC_008454)^[10]。叶绿体基因组结构相对简单, 一般为共价闭合双链的环状结构, 在细胞中的存在形式为多拷贝^[11]。叶绿体基因组按照区域划分, 一般可分为 1 个大单拷贝区 (LSC)、1 个小单拷贝区 (SSC) 和 2 个相同序列的反向重复区 (IRa & IRb)^[12]。也有极少数植物有其他的多环状结构, 如 D 环构型和套索状构型^[13]。叶绿体基因组一般有 110~130 个基因具有编码功能, 按照基因功能的不同大致可以分为四类: 第一类与光合作用相关; 第二类与叶绿体基因表达相关; 第三类与叶绿体中生物合成相关; 第四类则是生物合成与开放阅读编码区的基因^[7, 12]。植物叶绿体基因组序列的优点主要表现在以下几个方面, 一是叶绿体基因组小、拷贝数多, 全基因组序列更容易获得; 二是 cpDNA 核苷酸置换率适中, 有较大的应用价值; 三是 cpDNA 一般为单亲遗传, 不存在基因重组等问题, 易于测序和组装; 四是 cpDNA 具有一定的保守性, 用于扩增叶绿体片段的引物是可以通用的; 五是非编码区的 cpDNA 能够提供足够多的信息位点^[5]。这些特征决定了其在植物遗传学研究中必将得到广泛应用。

叶绿体基因组具有核酸突变率适中、高度保守、遗传信息丰富、共线性良好等优点, 被称为超级条形码^[14-15], 广泛应用于植物系统发育研究。系统发育, 也叫系统发生, 是与个体发育相对而言的, 它是指某一个类群的形成和发展过程, 其着重于生物的分类、进化和物种之间的亲缘关系 (起源和演化)^[4]。达尔文曾在《物种起源》中指出, 生物起源于共同的一个祖先, 树枝和分支则代表了不同的物种, 而这些物种通过进化演化出不同的形态和特征则形成一棵“生命之树”。并且无论是目前生存的还是在地球上已经灭迹的生物, 在这棵树上都有属于他们的位置^[16-17]。达尔文“生命之树”强调了生物之间的亲缘关系和共同祖先的概念, 这成了后来系统发育学的基础, 帮助学者理解和描述不同物种之间的演化历史和关系。这个概念也强调了进化是一个分支和分化的过程, 解释了为什么不同物种拥有共同的特征, 以及为什么它们之间存在着相似性和差异性。

系统发育基因组学是一门综合了分子生物学、遗传学、基因组学和系统发育学的研究个体间、群体间或物种间分类和进化关系的学科, 其通常利用核基因组、线粒体基因组及叶绿体基因组数据来进行基因组比较分析、生物多样性、演化基因组学、系统发育重建、物种分类和鉴定相关研究。尽管不同物种其生命的表现形式多种多样, 但由于各种进化历史, 它们之间会存在着一种近或远的联系。正确认知和构建物种与物种之间的亲缘关系, 是进行系统发育学研究的主要前提之一, 其他生物学学科也可以基于此展开相关研究。如何通过构建系统发育树, 将不同物种之间的进化关系以及亲缘及关系清楚地表现出来, 是系统发育的研究热点, 也是阐明生物类群的起源和扩散、各性状的演化和成种机制的基础问题^[5]。

1.3 叶绿体基因组在植物系统发育中的应用

自 1986 年首次报道烟草(*Nicotiana tabacum*)和地钱(*Marchantia polymorpha*)的叶绿体基因组全序列以来, 叶绿体基因组开始广泛应用于分子进化及系统发育研究。同时, 随着 DNA 测序技术的快速发展以及生物信息学分析技术日益成熟, 植物叶绿体基因组的测序、拼接、组装及注释等一系列研究不断深入, 近年来, 测序并成功组装、注释出来的植物叶绿体基因组序列数量迅速增加^[18]。蒋明等^[19]以药用植物锈毛钝果寄生(*Taxillus levinei*)为材料, 在高通量测序、组装的基础上, 明确了叶绿体基因组的结构、序列特征和系统发育关系。王孟豪等^[20]分别对楸木属(*Aralia*)和羽叶参属(*Pentapanax*)各 2 个物种进行叶绿体基因组测序、组装和注释, 并进行结构分析, 结果显示楸木属和羽叶参属植物的叶绿体基因组序列比较保守, 且系统发育分析结果支持羽叶参属置入楸木属内部以及楸木属的各个种成单系。刘畅等^[21]研究了勾儿茶属(*Berchemia*)药用植物多叶勾儿茶(*B. polyphylla*)及变种光枝勾儿茶(*B. polyphylla* var. *leioclada*)叶绿体基因组组成及结构特征, 结果显示, 勾儿茶属叶绿体基因组具有较高的保守性, 系统发育树显示勾儿茶属与鼠李属(*Rhamnus*)及翼核果属(*Ventilago*)有较近的亲缘关系, 且多叶勾儿茶和光枝勾儿茶互为姊妹类群。为解决红枝卷柏(*Selaginella sanguinolenta*)复合群的分类学问题, 相关科研人

员基于整个分布区多个体样品的叶绿体和核基因的谱系分析, 整合形态性状研究和地理分布等证据, 将广义红枝卷柏划分为红枝卷柏、细枝卷柏和喜马拉雅卷柏 3 个物种, 且证明了钱叶卷柏(*S. nummularifolia*)、鹿角卷柏(*S. rossii*)、萨彦卷柏(*S. sajanensis*)的物种地位^[22]。南京林业大学樱花研究团队对樱亚属(*Prunus*)的系统进化、起源地和分布模式提出了洞见。利用高通量测序技术和现有公开数据, 对 36 个代表性樱亚属植物样本的叶绿体基因组进行了深入分析, 数据覆盖了 2 个组的 12 个系, 并据此建立了系统发育树, 支持分为 5 个支系处理。研究推断, 樱亚属源自中亚, 其先祖具备显著的抗旱特性。樱亚属的第 1 次扩散事件经历了“Out-of-QTP”, 穿越白令陆桥至北美, 随后在中新世晚期到上新世期间重新扩散至欧洲, 并在上新世初期确立了其初步的分布格局^[13, 23-24]。Jin 等^[25]使用 426 个单拷贝核基因和 78 个叶绿体编码基因, 重建了红果树属(*Stranvaesia*)及其近缘属的系统发育关系。结果表明, 先前定义的红果树属并不是 1 个单系, 其包含的 3 个物种与来自石楠属(*Photinia*)的 1 个物种(*P. lasiogyna*)形成了同一分支。结合系统发育网络和多倍化分析, 发现红果树属是异源多倍体起源, 而 *S. bodinieri* 是该过程的杂交亲本之一。此外, 叶绿体基因组的一些基本特征: 基因含量、基因组大小、基因顺序、基因丢失情况、核苷酸组成以及密码子使用的偏性等也可提供一些传统分子系统发育所需要的重要信息^[4, 26-27]。

2 樟科植物概述

我国分布的樟科植物约有 500 种, 包括山胡椒(*L. glauca*)、肉桂树(*Cinnamomum verum*)、无根藤(*Cassytha filiformis*)、滇润楠(*Machilus yunnanensis* L.)及檬果樟(*Caryodaphnopsis tonkinensis*)等植物, 其大多数集中分布在长江流域以南^[28], 分布较北的仅有不多的一些落叶种类, 其中三桠乌药(*L. obtusiloba*)分布地北达辽宁省南部。樟科植物具有一系列共同的特征, 其树皮通常具芳香; 木材坚硬细致, 大多为黄色; 叶片为整叶或羽状复叶, 常绿且芳香, 通常革质, 有时为膜质或纸质; 花序有限(聚伞类花序), 或为圆锥状、总状(无根藤属)或小头状, 或为假伞形花序, 花朵小而不显眼。果为浆果或核果, 最小的直径仅 5 mm,

如山鸡椒(*Litsea cubeba*); 最大的直径达 15 cm 或以上, 如鳄梨(*P. americana*)。外果皮肉质、薄或厚(鳄梨属 *Persea* 的一些种的中果皮可食), 有时由增大的花被筒所包藏, 有时着生于一裸柄上, 有时基部有坚硬而紧抱于果的花被片, 有时基部或大部分陷于果托中, 有时基部有一扁平的盘状体。若有果托时, 花被可能多少宿存而不变形, 或花被片基部宿存或雄蕊基部宿存, 因而造成果托边缘为双缘的, 果托边缘或为全缘或为波状或具齿裂^[2]。

樟科植物树形优美、树冠浓密、香气宜人, 对环境适应性强, 集轻工业、食用、材用、要用、观赏价值于一身, 在我国林业史和园林史上占有重要地位^[29-30]。如肉桂树是一种香料植物, 肉桂皮被用于烹饪和香料制品中, 因其独特的风味而备受欢迎。樟树(*Camphora officinarum*)、黄樟(*C. porrectum*)的樟脑和樟油, 是轻工和医药的重要原料。樟木的木材坚硬且具有天然的香气, 用于制作家具和器皿。月桂(*Laurus nobilis*)叶有助于缓解消化问题和关节炎, 肉桂具有抗菌、抗炎和血糖控制的作用。乌药(*Lindera aggregata*)、山胡椒(*L. glauca*)、三桠乌药(*L. obtusiloba*)的化学成分包括生物碱、黄酮、萜类、内酯等, 具有抗病毒、抗炎镇痛、抗肿瘤等广泛的药理活性, 因此被广泛应用于传统医学中^[31]。此外, 樟科植物在生态系统中也具有重要作用, 它们的乔木和灌木为野生动植物提供了食物和栖息地。一些樟科植物的果实则是许多动物的重要食物来源之一, 一些樟科植物与蚂蚁之间还存在共生关系, 这有助于它们的种子传播和生存^[32]。此外, 樟科植物还有助于维持土壤稳定性和水文循环, 有助于减少水土流失。

3 基于叶绿体基因组的樟科植物系统发育研究

目前, NCBI 数据库(National Center for Biotechnology Information, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)已公布 300 多个樟科植物叶绿体全基因组序列。2010 年, 有学者收集新樟属(*Neocinnamomum*)5 个物种及相关类群 15 个物种共计 22 个样, 利用 ITS、trnK 和 psbA-trnH3 个片段序列进行分子系统学分析, 同时结合比较生物地理学、形态学等方面的证据资料, 发现新樟属为单系类群^[33]。樟科鳄梨属群植物的分类学及系统演化关系也一直存在疑问, 其热带、亚热带亚洲-美洲间断分布格局的

成因更缺乏深入细致的研究。因此, 李郎等^[34]开展了鳄梨属全面而深入的系统发育重建和生物地理学研究工作, 确定鳄梨属群为一个单系类群, 属群内润楠属(*Machilus*)和楠属(*Phoebe*)各为一单系类群, 油丹属(*Alseodaphne*)、鳄梨属和莲桂属(*Dehaasia*)为复系类群, *Apollonias* 属与鳄梨属、赛楠属(*Nothaphoebe*)与油丹属关系密切。有学者以锈毛润楠(*M. balansae*)和滇润楠为实验材料, 用 138 对引物对其叶绿体基因组进行全覆盖测序, 研究结果揭示了叶绿体基因片段在种、属级别上对樟科系统进行研究缺乏分辨力的主要原因, 这为后续樟科植物的系统学研究提供了有效参考, 同时也明晰了该科中的其他一些较大属(如润楠属)存在种与种之间遗传变异小的事实^[35]。另有学者以樟科中的檬果樟属(*Caryodaphnopsis*)为研究对象, 通过系统发育重建和分子钟推测, 同时结合形态学、古植物学、古气候学和古地质学等多学科证据进行综合分析, 对该类群植物的系统发育和生物地理学问题开展深入研究, 认为檬果樟属起源于白垩纪晚期(~96.8 Ma)的劳亚古陆, 且檬果樟属在始新世中期(~48.0 Ma)经历了一次重要的分化, 其现今热带环太平洋间断分布格局的形成与始新世第一次全球大降温事件(~50.0--~48.0 Ma)密切相关^[36]。

此外, Song 等^[37]以分布于我国南方的峨眉楠(*P. omeiensis*)和紫楠(*P. sheareri*)为材料, 对其进行了叶绿体基因组全覆盖测序, 研究结果厘清了 12 种国内楠属植物之间亲缘关系的远近, 且再次证实了樟科植物叶绿体基因组是存在不同种间遗传变异小的事实。由于山胡椒属的物种界定是否合适尚存争议, 尤其是山胡椒属、木姜子属(*Litsea*)和月桂属(*Laurus*)等的系统关系还不明确。Zhao 等^[38]利用 32 种樟科植物的叶绿体基因组探讨了山胡椒属植物与其他 10 属植物的系统关系, 结果表明山胡椒属为复系类群, 提示山胡椒属所处的属群需要分类修订。此后, Tian 等^[39]基于叶绿体基因组重建包含 49 种樟科植物的系统发育树, 支持了月桂族, 樟族和鳄梨族的系统地位, 并发现山胡椒属、香面叶属和木姜子属具有较近的亲缘关系。Li 等^[40]基于叶绿体全基因组构建琼楠属及其相关属的系统发育树, 结果包括 2 个分支: 第 1 个分支是土楠属和澳大利亚琼楠属类群, 第 2 个分支包括非

洲琼楠属类群, 亚洲琼楠属类群, 油果樟属孔药楠属和新热带琼楠属类群。Xiao 等^[41]基于叶绿体基因组重建了樟科月桂族的系统发育关系, 结果表明月桂族和樟族是鳄梨族(Perseeae)的姊妹群黄肉楠属(*Actinodaphne*)、山胡椒属和木姜子属为复系。在最近发表的文献中, Xiao 等^[42]采集了樟科 4 个属的 37 个物种, 调查东亚亚热带常绿阔叶林(EBLFs)的历史演化, 结果显示樟科由 6 个主要分支组成, 并于中新世早期开始在东亚亚热带 EBLFs 定居, 且在中新世晚期两次加快樟科物种的多样化速度。

4 小结与展望

樟科植物叶绿体基因组数据的广泛可用性为研究学者们提供了宝贵的资源。这些数据在全球各大基因组数据库中极易获取, 为科研学者分析樟科植物的系统发育和进化提供了便利。目前, 关于樟科植物各亚科间或不同属之间亲缘关系的研究已取得显著进展, 但在生物地理学和历史生态学方面的研究仍有所不足。未来也应重点探究樟科部分物种的分布变迁、物种多样性形成机制, 以及这些物种与环境变化之间的相互作用。这些研究将对深入理解樟科植物的进化历史、物种形成、扩散模式具有重要的科学意义。探究物种多样性的形成机制不仅有助于解释樟科植物的物种丰富性, 还可揭示关于生物适应和生态系统功能的重要信息。此外, 对樟科植物与环境变化之间相互作用的研究, 将有助于预测气候变化和其他环境压力对这一植物群落的影响。研究内容可能包括长期的生态监测、生态系统模型构建, 以及基于叶绿体基因组数据的宏基因组学分析。

综上所述, 尽管目前对樟科植物的基因组学研究已取得一定成果, 但在生物地理学和历史生态学方面仍有大量工作需要开展。通过这些研究, 不仅可以深入了解樟科植物的生物学特性, 还可为生物多样性保护和生态系统管理提供科学依据。

参考文献:

[1] 黄红慧, 李景照. 地质时期樟科植物化石及其系统演化意义[J]. 广西植物, 2018, 38(2): 210–219.
 [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 31 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1982.
 [3] CHANDERBALI A S, RENNER W S S. Phylogeny and historical biogeography of lauraceae: evidence from the

chloroplast and nuclear genomes[J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2001, 88(1): 104–134.
 [4] 王 杰, 贺文闯, 向坤莉, 等. 基因组时代的植物系统发育研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(1): 227–236.
 [5] 张韵洁, 李德铎. 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.
 [6] BIRKY C W. Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: mechanisms and evolution[J]. *P Natl Acad Sci USA*, 1995, 92(25): 11331–11338.
 [7] 樊守金, 郭秀秀. 植物叶绿体基因组研究及应用进展[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2022, 37(1): 22–31.
 [8] 崔彬彬, 李 云. 高等植物细胞质遗传的研究进展[J]. 河北林果研究, 2006(1): 24–28; 32.
 [9] 朱婷婷, 张 磊, 陈万生, 等. 1 342 个植物叶绿体基因组分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2017, 36(10): 4323–4333.
 [10] CHUMLEY T W, PALMER J D, MOWER J P, et al. The complete chloroplast genome sequence of *Pelargonium xhortorum*: organization and evolution of the largest and most highly rearranged chloroplast genome of land plants[J]. *Mol Biol Evol*, 2006, 23(11): 2175–2190.
 [11] JANSEN R K, RAUBESON L A, BOORE J L, et al. Methods for obtaining and analyzing whole chloroplast genome sequences[J]. *Methods in Enzymology*, 2005, 395: 348–384.
 [12] 林楚航, 韩俊艳, 闫小玲. 叶绿体基因组的应用及前景展望[J/OL]. 分子植物育种, 1–7(2023–07–03) [2023–11–13]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230703.1048.002.html>.
 [13] SONG Y F, ZHANG C, IDREES M, et al. Molecular phylogenetics and biogeography reveal the origin of cherries (*Prunus subg. Cerasus*, Rosaceae) [J/OL]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2023: boad060.(2023–10–31) [2023–12–16]. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad060>.
 [14] KANE N, SVEINSSON S, DEMPEWOLF H, et al. Ultra-barcoding in cacao (*Theobroma spp.*; *Malvaceae*) using whole chloroplast genomes and nuclear ribosomal DNA[J]. *American Journal of Botany*, 2012, 99: 320–329.
 [15] LUO Y, MA P F, LI H T, et al. Plastid phylogenomic analyses resolve tofieldiaceae as the root of the early diverging monocot order alismatales[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2016, 8: 932–945.
 [16] HODGE J. Darwin's book: on the origin of species[J]. *Science & Education*, 2013, 22(9): 2267–2294.
 [17] 王 伟, 刘 阳. 植物生命之树重建的现状、问题和

- 对策建议[J]. 生物多样性, 2020, 28(2): 176–188.
- [18] DAISIE I, HUANG, CHARLES A, et al. Whole plastome sequencing reveals deep plastid divergence and cytonuclear discordance between closely related balsam poplars, *Populus balsamifera* and *P. trichocarpa* (Salicaceae)[J]. *New Phytologist*, 2014, 204(3): 693–703.
- [19] 蒋明, 王军峰, 吴丹, 等. 锈毛钝果寄生叶绿体基因组的序列特征和系统发育分析[J]. *中草药*, 2023, 54(10): 3273–3280.
- [20] 王孟豪, 冉航, 刘艳艳, 等. 槲木属及其近缘类群叶绿体基因组比较与系统发育分析[J]. *植物科学学报*, 2023, 41(2): 149–158.
- [21] 刘畅, 曾宪法, 杨小英, 等. 多叶勾儿茶叶叶绿体基因组比较分析及系统发育研究[J]. *中草药*, 2023, 54(8): 2558–2565.
- [22] ZHANG M H, ZHANG X C, SHALIMOV A P, et al. Integrative species delimitation of the *Selaginella sanguinolenta* (Selaginellaceae) group with description of a new species, *S. baodongii*[J]. *Taxon*, 2023, 72(6): 1228–1243.
- [23] LI M, SONG Y F, SYLVESTER S P, et al. Comparative analysis of the complete plastid genomes in *Prunus subgenus Cerasus* (Rosaceae): Molecular structures and phylogenetic relationships. *PLoS One*. 2022, 17(4): e0266535.
- [24] FU C L, XIE C P, IDREES M, et al. The species richness–environment relationship for cherries (*Prunus subgenus Cerasus*) across the Northern Hemisphere [J]. *Forests*, 2023, 14(2): 193.
- [25] JIN Z T, RICHARD G J, MA D K, et al. Nightmare or delight: Taxonomic circumscription meets reticulate evolution in the phylogenomic era[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2023: 189: e107914.
- [26] 辛雅萱, 董章宏, 瞿绍宏, 等. 杜梨叶绿体基因组密码子偏好性分析[J]. *河北农业大学学报*, 2020, 43(6): 51–59.
- [27] 屈亚亚, 辛静, 冯发玉, 等. 香花枇杷质体基因组序列密码子偏性分析[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(4): 138–144; 158.
- [28] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第31卷[M]. 北京: 科学出版社, 2016.
- [29] 张智奇, 张建军, 周音, 等. 樟科树种资源的开发利用[J]. *上海农业学报*, 2004(4): 70–74.
- [30] 江明艳, 陈其兵, 潘远志. 我国樟科植物的园林应用前景[J]. *西南园艺*, 2004(3): 16–18, 23.
- [31] 张朝凤, 王峥涛. 山胡椒属药用植物的研究进展[J]. *沈阳药科大学学报*, 2000(3): 230–234.
- [32] GIBERNAU M, ORIVEL J, DEJEAN A, et al. Ant–plant mutualisms in the canopy of an Amazonian rainforest: the presence of an ant increases reproductive success in an ant–pollinated herb[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 675–686.
- [33] WANG Z, LI J, CONRAN J G, et al. Phylogeny of the southeast Asian endemic genus *Neocinnamomum* H. Liu (Lauraceae)[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2010, 290: 173–184.
- [34] LI L, LI J, ROHWER J G, et al. Molecular phylogenetic analysis of the *Persea* group (Lauraceae) and its biogeographic implications on the evolution of tropical and subtropical Amphi Pacific disjunctions [J]. *American journal of botany*, 2011, 98(9): 1520–1536.
- [35] SONG Y, DONG W P, LIU B, et al. Corlett RT. Comparative analysis of complete chloroplast genome sequences of two tropical trees *Machilus yunnanensis* and *Machilus balansae* in the family Lauraceae. *Front Plant Sci*. 2015(25)6: 662.
- [36] LI L, MADRIÑÁN S, LI J. Phylogeny and biogeography of *Caryodaphnopsis* (Lauraceae) inferred from low–copy nuclear gene and ITS sequences [J]. *Taxon*, 2016, 65(3): 433–443.
- [37] SONG Y, YAO X, TAN Y, et al. Comparative analysis of complete chloroplast genome sequences of two subtropical trees, *Phoebe sheareri* and *Phoebe omeiensis* (Lauraceae)[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2017, 13: 1–10.
- [38] ZHAO M L, SONG Y, NI J, et al. Comparative chloroplast genomics and phylogenetics of nine *Lindera* species (Lauraceae)[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 8844.
- [39] TIAN X, YE J, SONG Y. Plastome sequences help to improve the systematic position of trinerved *Lindera* species in the family Lauraceae[J]. *Peer J*, 2019, 7: 1–17.
- [40] LI H W, LIU B, CHARLES C D, et al. Plastome phylogenomics, systematics, and divergence time estimation of the *Beilschmiedia* group (Lauraceae)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2020, 151: e106901.
- [41] XIAO T W, XU Y, JIN L, et al. Conflicting phylogenetic signals in plastomes of the tribe Laureae (Lauraceae) [J]. *Peer J*, 2020, 8: e10155.
- [42] XIAO T W, YAN H F, GE X J. Plastid phylogenomics of tribe Perseeae (Lauraceae) yields insights into the evolution of East Asian subtropical evergreen broad–leaved forests[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 1–15.