广西植物 Guihaia Apr. 2026, 46(4): 586-600 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202512031

张晟, 史斌斌, 刘青, 等, 2026. 贵州九种猕猴桃属植物叶绿体基因组特征及比较分析 [J]. 广西植物, 46(4): 586-600.

ZHANG S, SHI B B, LIU Q, et al., 2026. Chloroplast genome characteristics and comparative analysis of nine *Actinidia* species in Guizhou [J]. Guihaia, 46(4): 586-600.

贵州九种猕猴桃属植物叶绿体基因组特征及比较分析

张 晟[1], 史斌斌[1], 刘 青[1], 仲伟敏[1], 齐 勇[1], 唐冬梅[1*], 周 嘉[1,2*]

(1. 贵州省果树科学研究所, 贵阳 550006; 2. 贵州省特色园艺作物分子育种全省重点实验室, 贵阳 550006)

摘 要: 为明确猕猴桃属植物叶绿体基因组特征与系统发育关系,该文以贵州地区葛枣、革叶、京梨等 9 种猕猴桃为研究对象,基于二代测序数据开展叶绿体基因组组装、注释和比较基因组学分析,系统解析了其基因组特征与系统发育关系。结果表明:(1)9 种猕猴桃属植物的叶绿体基因组均为双链环状分子,呈典型的四分体环状结构,序列全长为 155 660~156 770 bp,总 GC 含量为 37.21%~37.33%,基因组大小相似度较高。(2)除黄毛与条叶猕猴桃仅注释到 129 个基因以外,其他猕猴桃均注释得到 130 个基因,包括 83 个蛋白质编码基因、39 个 tRNA 基因与 8 个 rRNA 基因。(3)密码子使用偏好性相近,第三位碱基以 A/U 结尾为主;共鉴定出 491 个 SSR 位点,涵盖单核苷酸至六核苷酸 6 种重复类型。(4)比较基因组分析显示,大单拷贝(LSC)与小单拷贝(SSC)区序列变异高于反向重复(IR)区,非编码区变异较编码区更显著,共识别出 9 个突变基因片段,包括 *rps*16-*trnQ-UUG*、*ndhC-trnV-UAC* 和 *rbcL-accD* 等基因间隔区与基因区段。(5)系统发育树分为 4 支,葛枣猕猴桃遗传距离较远,中华与美味猕猴桃聚为一支,京梨、革叶、条叶和黄毛猕猴桃聚集为一支,阔叶与毛花猕猴桃亲缘关系最近。该研究为贵州省猕猴桃种质资源的鉴定与保护提供了叶绿体基因组层面的重要依据,也为该属植物的分类、系统进化及分子鉴定研究积累了关键数据基础与理论基础。

关键词: 猕猴桃属, 叶绿体基因组, 简单序列重复, 序列比对, 系统发育

中图分类号: Q943 **文献标识码**: A **文章编号**: 1000-3142(2026)04-0586-15

Chloroplast genome characteristics and comparative analysis of nine *Actinidia* species in Guizhou

ZHANG Sheng[1], SHI Binbin[1], LIU Qing[1], ZHONG Weimin[1], QI Yong[1], TANG Dongmei[1*], ZHOU Jia[1,2*]

(1. *Guizhou Institute of Pomology Sciences*, Guiyang 550006, China; 2. *Guizhou Key Laboratory of Molecular Breeding for Characteristic Horticultural Crops*, Guiyang 550006, China)

收稿日期: 2026-03-08 **接受日期**: 2026-03-24

基金项目: 黔科合支撑项目([2023]一般 045); 黔科合重大专项([2024]026); 黔科合平台项目(ZSYS[2025]027); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-26); 黔科合基础项目(ZK[2023]一般 167)。

第一作者: 张晟(1998—),硕士,研究实习员,主要从事猕猴桃遗传育种研究,(E-mail)690817988@qq.com。

* **通信作者**: 唐冬梅,研究员,博士,主要从事猕猴桃遗传育种与栽培技术研究,(E-mail)89368775@qq.com; 周嘉,硕士,助理研究员,主要从事猕猴桃遗传育种研究,(E-mail)zhoujia4301@qq.com。

Abstract: To elucidate the chloroplast genomic characteristics and phylogenetic relationships within the genus *Actinidia*, nine species distributed in Guizhou Province, including *A. polygama*, *A. rubricaulis* var. *coriacea*, and *A. callosa* var. *henryi*, were selected in this study. Based on next-generation sequencing data, we performed chloroplast genome assembly, annotation, and comparative genomic analysis to systematically investigate their genomic characteristics and phylogenetic relationships. The results were as follows: (1) The chloroplast genomes of all nine *Actinidia* species were double-stranded circular molecules with a typical quadripartite structure. Their full lengths ranged from 155 660 to 156 770 bp, and the overall GC content varied from 37.21% to 37.33%, indicating high similarity in genome size. (2) A total of 130 genes were annotated in most species, including 83 protein-coding genes, 39 tRNA genes, and 8 rRNA genes, except that 129 genes were annotated in *A. fulvicoma* and *A. fortunatii*. (3) Codon usage bias was similar among species, with a preference for A/U at the third codon position. A total of 491 simple sequence repeat (SSR) loci were identified, encompassing six repeat types ranging from mononucleotide to hexanucleotide. (4) Comparative genomic analysis revealed that sequence variation was higher in the large single copy (LSC) and small single copy (SSC) regions than in the inverted repeat (IR) region, and that non-coding regions exhibited more pronounced variation than coding regions. Nine divergent gene fragments were identified, including intergenic spacers such as *rps*16-*trnQ-UUG*, *ndhC*-*trnV-UAC*, and the *rbcL*-*accD* region. (5) Phylogenetic analysis resolved the nine species into four clades: *A. polygama* was phylogenetically distant from the others; *A. chinensis* and *A. chinensis* var. *deliciosa* clustered together; *A. callosa* var. *henryi*, *A. rubricaulis* var. *coriacea*, *A. fortunatii*, and *A. fulvicoma* formed a distinct clade; and *A. latifolia* showed the closest relationship with *A. eriantha*. This study provides an important basis at the chloroplast genome level for the identification and conservation of kiwifruit germplasm resources in Guizhou Province, and also accumulates key data and a theoretical basis for the taxonomy, phylogeny and molecular identification of this genus.

Key words: *Actinidia*, chloroplast genome, simple sequence repeats, sequence alignment, phylogeny

猕猴桃为猕猴桃科(Actinidiaceae)猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)多年生藤本植物,驯化历史仅百余年。全球的猕猴桃属植物约有 54 个种和 21 个变种(Li et al., 2007),自然分布在以中国为中心,南起赤道、北至寒温带(北纬 50°)的亚洲东部地区(黄宏文等,2013)。贵州省地处中国西南,其复杂的地貌与多样的小气候为野生猕猴桃提供了丰富的生境。野生猕猴桃常见于山坡杂木林、溪边灌丛及林缘路旁等地,这也使贵州成为我国野生猕猴桃资源的重要分布区之一(刘磊等,2015)。我国丰富的猕猴桃资源为系统开展进化研究与遗传育种工作提供了宝贵的材料(Liu et al., 2010),这使当下仅以中华猕猴桃(*A. chinensis*)、美味猕猴桃(*A. chinensis* var. *deliciosa*)等少数种类为主要的商业化栽培格局更加丰富(Mai et al., 2022)。然而,该属植物种间杂交频繁且广泛(Li et al., 2014),染色体倍性变异复杂(Shi et al., 2010),仅凭外观形态和生理特征难以准确鉴定,给分类学研究带来了较大困难。因此,有必要提供更多的基因组资源,以探索猕猴桃属内的系统发育关系(Zhang et al., 2025)。在此背景下,利用贵州省内丰富的野生资源开展系统比较与进化分析,对厘清猕猴桃属植物的分类关系、促进省内种质资源的科学保护与可持续利用具有重要意义。

叶绿体是植物光合作用的关键细胞器,不仅参与淀粉、脂肪酸、色素和氨基酸的生物合成,也是代谢与能量转换的重要场所。其基因组通常为环状双链 DNA 结构,具有相对保守的组成、单亲遗传模式以及丰富的变异位点,因此被广泛用于植物系统发育重建、物种鉴定和遗传多样性分析等研究中(Nock et al., 2011; Shi et al., 2023)。近年来,随着测序技术的发展,猕猴桃叶绿体基因组研究取得了一系列重要进展。目前,已陆续报道了中华(Yao et al., 2015b)、山梨(Kim et al., 2018)、长叶(Qi et al., 2021)、阔叶(Yang et al., 2021)、毛花(Yao et al., 2022)、狗枣(Qiu et al., 2021)等猕猴桃物种的完整叶绿体基因组,为揭示该属植物的遗传背景与进化关系提供了重要依据。基于叶绿体基因组的系统发育分析表明,美味猕猴桃、中华猕猴桃、黑蕊猕猴桃和硬齿猕猴桃亲缘关系较近(Liu et al., 2022)。然而,目前针对贵州地区野生猕猴桃资源的叶绿体基因组研究仍

相对有限,缺乏对多种野生资源的系统性比较与进化分析且猕猴桃属内某些近缘种的分类地位长期存在争议(黄宏文等,2013),其亲缘关系尚未经叶绿体基因组数据得以澄清。贵州作为多种野生猕猴桃的分布中心,这些物种的遗传背景和进化历史仍不清楚。

基于上述背景,本研究以贵州地区的9种猕猴桃属植物为材料,采用高通量测序与生物信息学分析方法,通过对叶绿体基因组进行组装、注释、比较与系统发育重建,探究以下问题:(1)明确贵州9种猕猴桃的叶绿体基因组结构特征;(2)分析不同物种间叶绿体基因组的特征差异,发现可用于猕猴桃属物种鉴定的潜在分子标记;(3)基于叶绿体基因组序列构建系统发育树,以阐明该地区猕猴桃属植物的亲缘关系。

1 材料与方法

1.1 材料

美味、中华和革叶等9种猕猴桃的幼嫩叶片均为贵州省内野外采集或基地保存的猕猴桃野生资源,共22个样本,所有样本的物种鉴定信息及详细采集地点见表1。叶片经纯水清洗擦干后,放置于冻存管内进行液氮速冻,后置于-80 ℃超低温冰箱中保存。

1.2 基因组 DNA 提取与测序

采用改良 CTAB 法(陈昆松等,2004)提取猕猴桃叶片全基因组 DNA,按照 Illumina 标准流程制备测序文库,文库质检合格后利用 Illumina 高通量测序平台进行双末端测序;利用 Fastp 软件对原始测序数据进行质控过滤,获得高质量测序数据(Li et al., 2009)。

1.3 序列组装和注释

利用 GetOrganelle 软件进行叶绿体基因组初步组装。以中华猕猴桃(NC_026690.1)的叶绿体基因组序列作为参考,通过 CPStools 工具对所得的数据进行校正(Huang et al., 2024),采用 CPGAVAS2 注释叶绿体基因组。使用在线细胞器基因组绘图软件(https://irscope.shinyapps.io/Chloroplot/)绘制9种猕猴桃属植物叶绿体基因组物理图谱。

1.4 简单重复序列分析

利用 MISA 在线软件(https://webblast.ipk-gatersleben.de/misa/)对叶绿体基因组进行简单重复系列(smiple sequence repeat,SSR)位点分析,设置单核苷酸至六核苷酸的最少重复性数目分别为10、5、4、3、3、3,两个 SSR 之间的距离≥100 bp。

1.5 密码子偏好性分析

提取叶绿体基因组的编码序列(coding sequence,CDS),去除重复序列、小于 300 bp 的序列和非 ATG 起始的序列进行密码子偏好性分析,最终保留 50 条 CDS 进行后续分析。参考 CodonW 软件的分析流程,使用自定义 Python 脚本计算相对同义密码子使用度(relative synonymous codon usage,RSCU)。

1.6 叶绿体基因组比较分析

使用在线网站 IRscope(https://irscope.shinyapps.io/irapp/)绘制9种猕猴桃属植物叶绿体基因组中大单拷贝(large single copy,LSC)区、小单拷贝(small single copy,SSC)区和反向重复(inverted repeat,IR)区的区域边界进行差异分析(Amiryousefi et al., 2018)。利用 mVISTA 程序(https://genome.lbl.gov/vista/index.shtml)将这些物种的叶绿体基因组与中华猕猴桃(GenBank ID:NC_026690.1)的叶绿体基因组序列进行比对(Frazer et al., 2004)。用 MAFFTv7 对叶绿体基因组序列进行比对,并利用 DnaSP(version 6.12.03)进行滑动窗口分析检测核苷酸多态性。

1.7 系统发育分析

从 NCBI 上下载已报道的中华(NC_026690.1)、美味(NC_026691.1)、革叶(OM949903.1)、葛枣(NC_031186.1)、京梨(OM949886.1)、条叶(OM949932.1)、阔叶(OM949887.1)和毛花(OM949893.1)猕猴桃,以及外类群绵毛藤山柳(*Clematovlethra acandens* subsp. *hemsleyi* KX345299.1)的叶绿体基因组序列与9种猕猴桃属植物(共22个样本)构建系统发育树。用 MAFFT(https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/)进行多重序列比较(Oliveira et al., 2022),使用 IQtree2 建树,使用在线工具 iTOL(https://itol.embl.de)美化系统发育树。

2 结果与分析

2.1 叶绿体基因组结构与特征

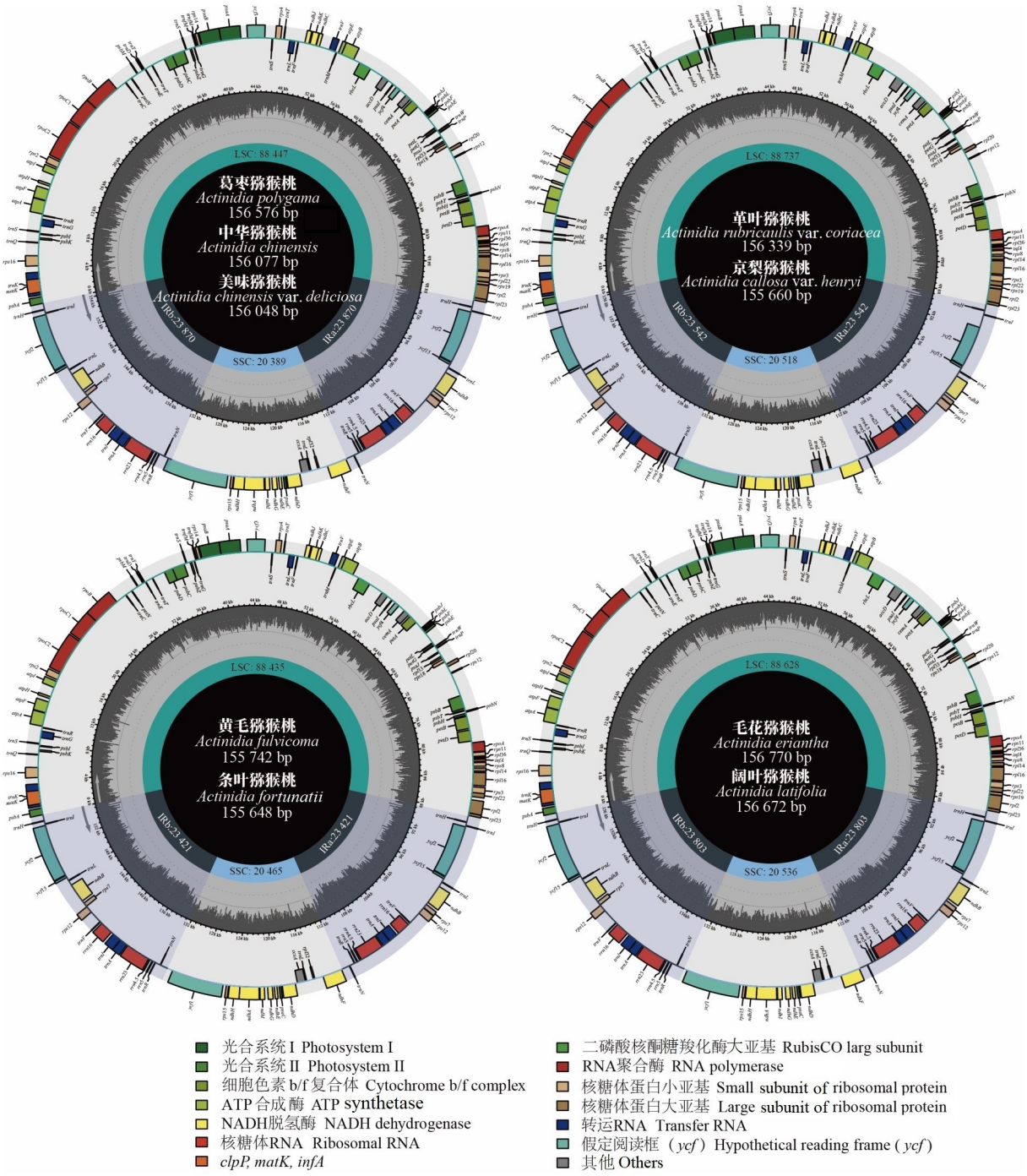
葛枣、中华、美味、革叶、京梨、黄毛、条叶、阔

表 1　猕猴桃属植物样品采集信息

Table 1　Sampling information of *Actinidia* species

编号 No.	种类 Species	采样地点 Sampling location	海拔 Altitude (m)
AcD2318	美味猕猴桃 *A. chinensis* var. *deliciosa*	贵阳市修文县久长街道 Jiuchang Subdistrict, Xiuwen County, Guiyang City	1 233
AcD2344	美味猕猴桃 *A. chinensis* var. *deliciosa*	遵义市桐梓县黄莲乡 Huanglian Township, Tongzi County, Zunyi City	1 644
AcD2349	中华猕猴桃 *A. chinensis*	黔东南苗族侗族自治州黎平县肇兴镇 Zhaoxing Town, Liping County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	573
AcD2429	中华猕猴桃 *A. chinensis*	黔东南苗族侗族自治州榕江县古州镇 Guzhou Town, Rongjiang County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	640
AcD2341	革叶猕猴桃 *A. rubricaulis* var. *coriacea*	遵义市绥阳县宽阔镇 Kuankuo Town, Suiyang County, Zunyi City	1 393
AcD2342	葛枣猕猴桃 *A. polygama*	遵义市正安县桴焉镇 Fuyan Town, Zheng'an County, Zunyi City	1 468
AcD2426	京梨猕猴桃 *A. callosa* var. *henryi*	黔南布衣族苗族自治州贵定县云雾镇 Yunwu Town, Guiding County, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	1 195
AcD2433	条叶猕猴桃 *A. fortunatii*	黔东南苗族侗族自治州锦屏县平秋镇 Pingqiu Town, Jinping County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	786
AcD2363	黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*	黔南布衣族苗族自治州贵定县云雾镇 Yunwu Town, Guiding County, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	1 195
AcD2404	黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*	黔南布衣族苗族自治州都匀市沙包堡街道 Shabaopu Subdistrict, Duyun City, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	1 069
AcD2420	黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*	黔南布衣族苗族自治州荔波县佳荣镇 Jiarong Town, Libo County, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	811
AcD2435	黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*	铜仁市玉屏侗族自治县新店镇 Xindian Town, Yuping Dong Autonomous County, Tongren City	620
AcD2415	阔叶猕猴桃 *A. latifolia*	黔南布衣族苗族自治州都匀市归兰乡 Guilan Township, Duyun City, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	856
AcD2422	阔叶猕猴桃 *A. latifolia*	黔南布衣族苗族自治州荔波县佳荣镇 Jiarong Town, Libo County, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	900
AcD2434	阔叶猕猴桃 *A. latifolia*	黔东南苗族侗族自治州锦屏县彦洞乡 Yandong Township, Jinping County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	719
AcD2373	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔东南苗族侗族自治州三穗县瓦寨镇 Wazhai Town, Sansui County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	784
AcD2403	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔南布衣族苗族自治州都匀市沙包堡街道 Shabaopu Subdistrict, Duyun City, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	1 069
AcD2424	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔南布衣族苗族自治州惠水县岗度镇 Gangdu Town, Huishui County, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture	1 095
AcD2430	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔东南苗族侗族自治州从江县往洞镇 Wangdong Town, Congjiang County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	813
AcD2432	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔东南苗族侗族自治州锦屏县三江镇 Sanjiang Town, Jinping County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	515
AcD2436	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	黔东南苗族侗族自治州天柱县高酿镇 Gaoniang Town, Tianzhu County, Qiandongnan Miao and Dong Autonomous Prefecture	431
AcD2437	毛花猕猴桃 *A. eriantha*	铜仁市玉屏侗族自治县新店镇 Xindian Town, Yuping Dong Autonomous County, Tongren City	633

叶和毛花猕猴桃叶绿体基因组长度为 155 660~156 770 bp,其中毛花基因组最大,京梨最小。各基因组均呈典型的四分体环状结构,由 1 个大单拷贝(LSC)区、2 个反向重复(IR)区与 1 个小单拷贝(SSC)区组成,其长度范围分别为 88 737~88 149 bp、23 870~23 325 bp 和 20 331~20 577 bp(图 1)。



图中不同颜色代表基因的功能分类。环外基因沿逆时针方向转录,环内基因沿顺时针方向转录。内圈深灰色区域表示叶绿体基因组的 GC 含量分布。

Different colors indicate functional categories of genes. Genes outside the circle are transcribed counterclockwise, and those inside are transcribed clockwise. The dark gray inner ring shows the GC content of the chloroplast genome.

图 1 9 种猕猴桃属植物的叶绿体基因组图谱

Fig. 1 Chloroplast genome maps of nine *Actinidia* species

这 9 种猕猴桃叶绿体基因组的总体 GC 含量为 37.21%~37.33%，其中条叶、京梨与黄毛猕猴桃的 GC 含量相对较高；LSC 区 GC 含量为 35.45%~35.56%，IR 区为 43.05%~43.43%，SSC 区为 31.09%~31.17%（表 2）。整体而言，这些物种间叶绿体基因组长度差异较小，结构相对保守。

基因注释结果（表 2）显示，葛枣、中华、美味、革叶、京梨、阔叶和毛花猕猴桃均注释到 130 个基因，其中蛋白质编码基因 83 个、tRNA 基因 39 个、rRNA 基因 8 个，而黄毛和条叶猕猴桃因缺失 *rps*19 基因而仅注释到 129 个基因。在 IR 区，*ndhB*、*rps*12、*rps*7、*ycf*15、*ycf*2 5 个蛋白质编码基因，8 个 tRNA 基因以及 4 个 rRNA 基因均出现 1 次重复。此外，*atpF*、*ndhA*、*ndhB* 等 15 个基因各含有 1 个内含子，*rps*12、*ycf*3 和 *ycf*1 则各含有 2 个内含子（表 3）。

2.2 叶绿体基因组密码子偏好性分析

9 种猕猴桃属植物的叶绿体基因组共包含 61 个密码子（终止密码子除外），编码 20 种氨基酸（图 2）。其中，亮氨酸（Leu）的密码子数量最多（CUA、CUC、CUG、CUU、UUA、UUG，共 6 种），而甲硫氨酸（Met）与色氨酸（Trp）均仅对应 1 个密码子。除 Met（AUG）和 Trp（UGG）以外，其余氨基酸的密码子均表现出一定的使用偏好。在 29 个相对同义密码子使用度大于 1 的高频密码子中，仅 1 个以 G/C 结尾。整体上，不同猕猴桃物种间的密码子使用偏好高度一致，均明显倾向于以 A/U 结尾的密码子。

2.3 简单重复序列（SSR）分析

这 9 种猕猴桃属植物的叶绿体基因组中共鉴定出 491 个 SSR 位点，按重复单元长度可分为单核苷酸（315 个，占 64.15%）、二核苷酸（43 个，占 8.76%）、三核苷酸（38 个，占 7.74%）、四核苷酸（66 个，占 13.44%）、五核苷酸（27 个，占 5.50%）和六核苷酸（2 个，占 0.41%）。其中，单核苷酸重复所占比例最高，其次为四核苷酸重复（图 3：A）。各物种的 SSR 数量分别为葛枣猕猴桃 53 个、中华猕猴桃 54 个、美味猕猴桃 51 个、革叶猕猴桃 54 个、京梨猕猴桃 51 个、黄毛猕猴桃 50 个、条叶猕猴桃 57 个、阔叶猕猴桃 59 个和毛花猕猴桃 62 个。在检测到的 SSR 类型中，A/T 的数量最多（301 个），AT/AT（43 个）、AAT/ATT（35 个）、AAAG/CTTT（30 个）和 AAAT/ATTT（27 个）的数量在 20 个以上，为优势重复单元，同时表明猕猴桃属植物叶绿体 SSR 具有明显的 A/T 碱基偏好性。此外，不同物种中也存在特有的 SSR 类型，如 AGG/CCT 仅出现于中华和美味猕猴桃中，AAG/CTT 仅存在于毛花猕猴桃中，AATT/AATT 为葛枣猕猴桃特有，而 AATAT/ATATT 则仅出现于条叶猕猴桃中（图 3：B）。

2.4 叶绿体基因组比较分析

以已报道的中华猕猴桃（GenBank ID：NC_026690.1）注释序列作为参考序列，运用在线工具 mVISTA 分析得到 9 种猕猴桃属植物的叶绿体基因组比对结果（图 4）。结果显示，相较于 IR 区，9 种猕猴桃属植物在 LSC 区和 SSC 区表现出更高的序列差异性，非编码区的差异较编码区更显著，如 *rps*16-*trnQ-UUG*、*ndhC*-*trnV-UAC*、*rbcL*-*accD*、*rps*12-*psbB*、*rps*7-*trnV-GAC*。同时，在差异较大的区域内，每个物种具有不同特征。总体而言，美味猕猴桃、葛枣猕猴桃、毛花猕猴桃、中华猕猴桃和阔叶猕猴桃的序列同源性更高。

对 9 种猕猴桃属植物叶绿体基因组边界进行的比较分析表明，其边界区域的基因组成相对保守，但基因与边界的距离存在种间差异（图 5）。其中，IRa/LSC 边界最为保守，所有物种的 *psbA* 基因均位于此处且与边界的距离恒为 2 bp。*rpl*23 基因位于 LSC 区内，距离 LSC/IRb 边界 99~111 bp；*ndhF* 基因位于 SSC 区内，距离 IRb/SSC边界 21~137 bp。*ycf*1 基因在 SSC/IRa 边界的分布模式存在种间差异：在中华、京梨、葛枣、革叶和美味猕猴桃中，*ycf*1 编码区跨越该边界，其 6 632~6 753 bp 位于 SSC 区，另有 291~407 bp 延伸至 IRa 区；而在黄毛、阔叶、条叶和毛花猕猴桃中，*ycf*1 基因完全位于 SSC 区内，与边界相距 368~611 bp。

2.5 叶绿体基因组序列的核苷酸多样性

通过 DnaSP 计算分析 9 种猕猴桃属植物叶绿体间的核苷酸多样性值（P_i），得出编码区域的 P_i 值范围为 0~0.051 1（图 6），高变异的位点主要集中在 LSC 区，其次是 SSC 区。在编码区内，*psbB* 基因的核苷酸多态性指数最高（P_i=0.051 1），其次是 *psbE-psbF-psbL*，这两个区域的核苷酸多样性值显著高于其他区域。此外，还有 6 个核苷酸多样性较高（P_i>0.013 9）的基因区域，*trnL-UAA*、*trnV-UAC*、*trnR-UCU*、*trnF-GAA* 和 *psbM* 位于编码区，*rps*16-

表 2 9 种猕猴桃属叶绿体基因组特征分析

Table 2 Characteristics analysis of the chloroplast genomes from nine *Actinidia* species

指标 Index	葛枣猕猴桃 *A. polygama*	美味猕猴桃 *A. chinensis* var. *deliciosa*	中华猕猴桃 *A. chinensis*	京梨猕猴桃 *A. callosa* var. *henryi*	革叶猕猴桃 *A. rubricaulis* var. *coriacea*	条叶猕猴桃 *A. fortunatii*	黄毛猕猴桃 *A. fulvicoma*	阔叶猕猴桃 *A. latifolia*	毛花猕猴桃 *A. eriantha*
基因组大小 Genome size(bp)	156 576	156 048	156 077	155 660	156 339	155 648	155 742	156 672	156 770
大单拷贝区长度 Length of LSC region (bp)	88 447	88 149	88 174	88 433	88 737	88 316	88 435	88 546	88 628
反向重复区长度 Length of IRs region (bp)	23 870	23 542	23 784	23 325	23 542	23 431	23 421	23 794	23 803
小单拷贝区长度 Length of SSC region (bp)	20 389	20 331	20 335	20 577	20 518	20 470	20 465	20 538	20 536
总 GC 含量 Total GC content (%)	37.24	37.22	37.22	37.32	37.24	37.33	37.32	37.21	37.21
大单拷贝区 GC 含量 GC content of LSC region (%)	35.51	35.46	35.46	35.52	35.47	35.56	35.55	35.45	35.45
反向重复区 GC 含量 GC content of IRs region (%)	43.05	43.09	43.08	43.43	43.25	43.36	43.36	43.11	43.12
小单拷贝区 GC 含量 GC content of SSC region (%)	31.17	31.14	31.15	31.17	31.14	31.17	31.17	31.09	31.09
总基因数量 Total number of genes	130	130	130	130	130	129	129	130	130
蛋白编码基因数量 Number of protein coding genes	83	83	83	83	83	82	82	83	83
tRNA 数量 Number of tRNAs	39	39	39	39	39	39	39	39	39
rRNA 数量 Number of rRNAs	8	8	8	8	8	8	8	8	8

trnQ-UUG 位于基因间隔区。这些核苷酸高度变异区可作为猕猴桃属植物的候选 DNA 条码,有潜力被开发成为物种鉴定的高效特异性分子标记。

2.6 叶绿体基因组系统发育分析

为明确贵州猕猴桃属植物间的亲缘关系,本研究基于叶绿体全基因组序列,结合已报道的中华、美味、革叶和葛枣等猕猴桃叶绿体基因组,以绵毛藤山柳为外类群,对 9 种猕猴桃属植物(共计 22 个样本)进行了系统发育分析。结果(图 7)显示,除外类群以外,22 个猕猴桃样本可分为 4 个主要分支,同一物种的不同个体均聚为单系群,并且与已报道的叶绿体基因组聚在一起。其中,葛枣猕猴桃与其他物种遗传距离较远,形成独立分支;中华与美味猕猴桃聚为一个支系;京梨、革叶、条叶和黄毛猕猴桃共同构成一个分支;阔叶与毛花猕猴桃亲缘关系最近,聚为一支。

3 讨论与结论

本研究对贵州省 9 种猕猴桃属植物叶绿体基因组进行了测序和全序列比对分析。葛枣、中华、美味、革叶、京梨、黄毛、条叶、阔叶和毛花猕猴桃的叶绿体基因组大小范围为 155 660~156 770 bp,叶绿体基因组的长度因物种而异,已有研究证实其主要受 IR 区的扩张/收缩、单拷贝区长度的变异、基因间隔区及重复序列的扩增等因素影响(Zheng et al., 2017;Turudić et al., 2023)。此外,基因丢失、假基因化及寄生生活型也可导致基因组显著缩减(Turudić et al., 2023)。尽管如此,这些物种在基因组成、基因排列顺序及 GC 含量等方面表现出高度相似性,与已报道的中华(Yao et al., 2015b)、山梨(Kim et al., 2018)、狗枣(Qiu et al., 2021)、阔叶(Yang et al., 2021)和毛花猕猴桃

表 3　9 种猕猴桃属叶绿体基因组基因类型

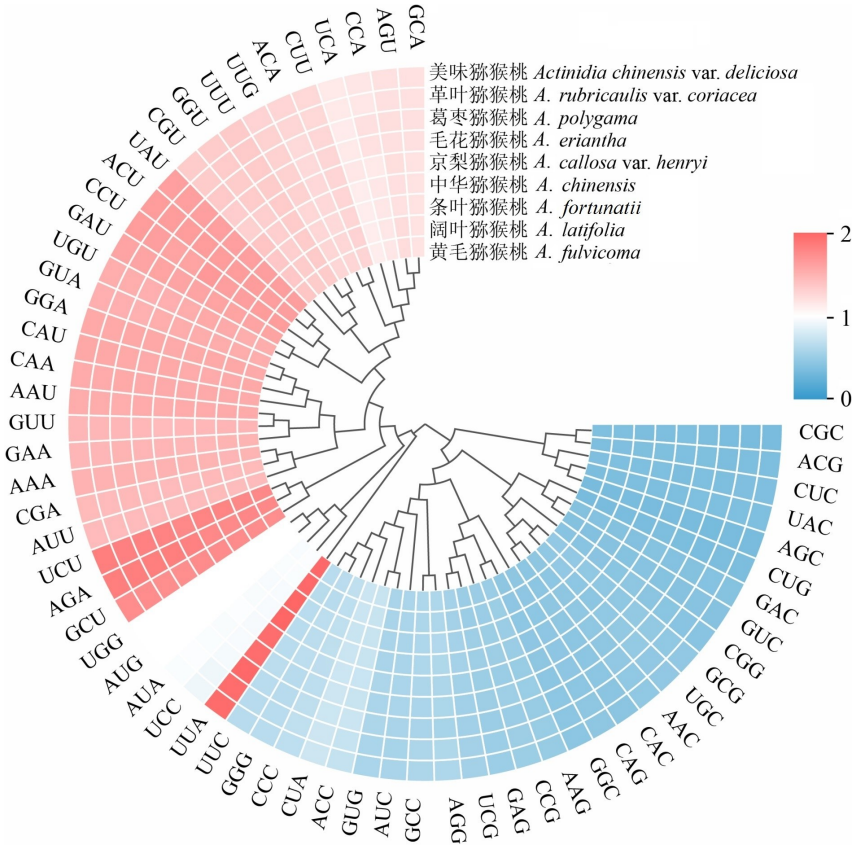
Table 3　Gene types in the chloroplast genome of nine *Actinidia* species

基因类别 Gene category	基因类群 Gene group	基因名称 Gene name
光合作用基因 Photosynthesis genes	ATP 合成酶 ATP synthetase	*atpA*, *atpB*, *atpE*, *atpF* *, *atpH*, *atpI*
	光合系统Ⅱ Photosystem II	*psbA*, *psbB*, *psbC*, *psbD*, *psbE*, *psbF*, *psbH*, *psbI*, *psbJ*, *psbK*, *psbL*, *psbM*, *psbN*, *psbT*, *psbZ*, *ycf*3 * *
	NADH 脱氢酶 NADH dehydrogenase	*ndhA* *, *ndhB* *(×2), *ndhC*, *ndhD*, *ndhE*, *ndhF*, *ndhG*, *ndhH*, *ndhI*, *ndhJ*, *ndhK*
	细胞色素 b/f 复合物 Cytochrome b/f complex	*petA*, *petB* *, *petD* *, *petG*, *petL*, *petN*
	光合系统 Ⅰ Photosystem II	*psaA*, *psaB*, *psaC*, *psaI*, *psaJ*
	二磷酸核酮糖羧化酶大亚基 RubisCO large subunit	*rbcL*
自我复制基因 Self replication genes	核糖体 RNA Ribosomal RNA	*rrn*16*S*(×2), *rrn*23*S*(×2), *rrn*4.5*S*(×2), *rrn*5*S*(×2)
	转运 RNA 基因 Transfer RNA	*trnK-UUU* *, *trnQ-UUG*, *trnS-GCU*, *trnG-UCC* *, *trnR-UCU*, *trnC-GCA*, *trnD-GUC*, *trnY-GUA*, *trnE-UUC*, *trnT-GGU*, *trnS-UGA*, *trnG-GCC*, *trnfM-CAU*, *trnfM-CAU*, *trnS-GGA*, *trnT-UGU*, *trnL-UAA* *, *trnF-GAA*, *trnV-UAC* *, *trnM-CAU*, *trnW-CCA*, *trnP-UGG*, *trnH-GUG*(×2), *trnI-CAU*(×2), *trnL-CAA*(×2), *trnV-GAC*(×2), *trnI-GAU* *(×2), *trnA-UGC* *(×2), *trnR-ACG*(×2), *trnN-GUU*(×2), *trnL-UAG*
	核糖体蛋白大亚基 Large subunit of ribosomal protein	*rpl*14, *rpl*16 *, *rpl*2 *, *rpl*20, *rpl*22, *rpl*23, *rpl*32, *rpl*33, *rpl*36
	核糖体蛋白小亚基 Small subunit of ribosomal protein	*rps*12 * *(×2), *rps*14, *rps*15, *rps*16 *, *rps*18, *rps*19[Ac_D2433, Ac_D_2435], *rps*2, *rps*3, *rps*4, *rps*7(×2), *rps*8
	RNA 聚合酶 RNA polymerase	*rpoA*, *rpoB*, *rpoC*1 *, *rpoC*2
其他基因 Other genes	乙酰辅酶 A 羧化酶亚基 Acetyl-CoA carboxylase subunit	*accD*
	C 型细胞色素合成 C-type cytochrome synthesis	*ccsA*
	包膜蛋白 Envelop membrane protein	*cemA*
	翻译起始因子 Translational initiation factor	*infA*
	成熟酶 Maturase	*matK*
未知功能基因 Unknown function genes	假定阅读框（*ycf*） Hypothetical reading frame（*ycf*）	*ycf*1 **, *ycf*15(×2), *ycf*2(×2), *ycf*4

注：* 表示含有 1 个内含子；** 表示含有 2 个内含子；(×2)表示位于 IRs 区的重复基因；[ ]为该基因在某些物种中不存在。

Note: * indicates one introns; ** indicates two introns; (×2) indicates duplicated genes located in the IRs region; [ ] indicates that the gene is absent in some species.

(Tang et al., 2019a)也相似，反映了猕猴桃属叶绿体基因组在进化过程中的整体保守性。本研究中，9 种猕猴桃均未检测到 *clpP* 基因。*clpP* 基因的缺失在猕猴桃属中可能是一个普遍事件，近期对猕猴桃属多个种的比较基因组研究也证实了这一点(Wang et al., 2016)。该基因编码蛋白酶水解亚基，其缺失推测是由于功能已转移至核基因组，这一现象在被子植物叶绿体进化中并不罕见，可能与基因的亚细胞定位重排有关。相比之下，*infA* 基因在本研究所有物种中均保留，但 Lin 等(2025)报道该基因在安息香猕猴桃和浙江猕猴桃中发生缺失。这种谱系特异性的基因丢失现象表



蓝色表示 RSCU 值较低,白色表示 RSCU 值中等,红色表示 RSCU 值较高。
Blue indicates lower RSCU value, white indicates medium RSCU value, and red indicates higher RSCU value.

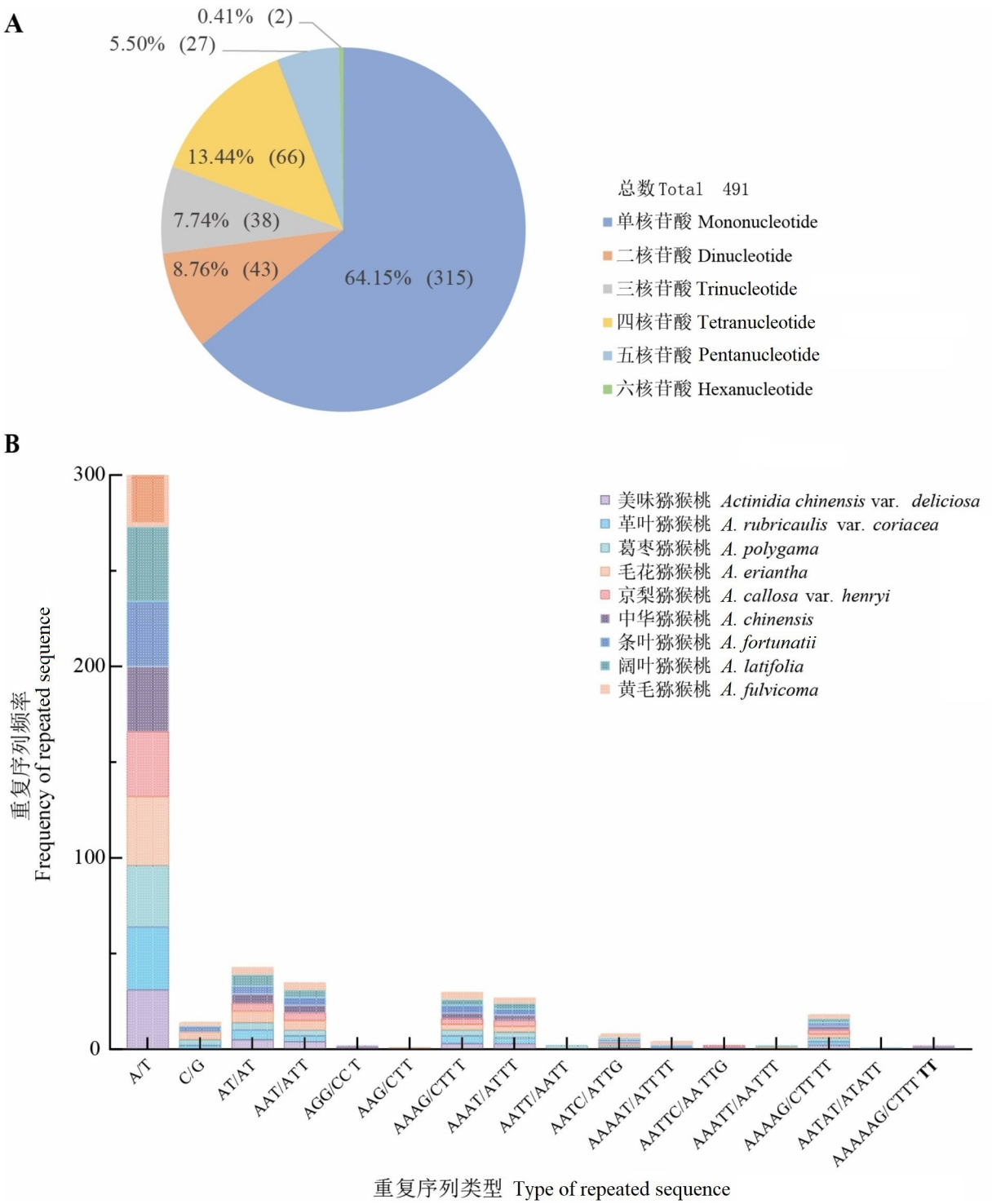
图 2 9 种猕猴桃属植物共有蛋白编码基因密码子分布热图

Fig. 2 Heatmap plot of codon distribution of all shared protein-coding genes in the chloroplast genomes of nine *Actinidia* species

明,叶绿体基因组的演化并非完全保守,不同支系可能经历不同的选择压力。猕猴桃属不同物种间的密码子使用的偏好性高度一致,均倾向于使用以 A/U 结尾的密码子,这一趋势在其他被子植物中也很明显(Zhou et al., 2022)。

简单重复序列(SSR)在叶绿体基因组中广泛分布,因其在 DNA 复制中易发生滑动错配而积累多态性,因此常被用作系统进化与群体遗传研究中的重要分子标记(Jansen et al., 2011; Yang et al., 2012; Li et al., 2020)。在本研究涉及的物种中,中华和美味猕猴桃分别检测到 54 个和 51 个 SSR 位点,均包含从单核苷酸到六核苷酸的 6 种重复类型;而革叶、京梨、黄毛、条叶、阔叶和毛花猕猴桃中虽分别检测到 54 个、51 个、50 个、57 个、59 个和 62 个 SSR,但这些物种均未发现六核苷酸重复类型。绝大多数 SSR 富含 A/T 碱基,与多数被子植物叶绿体基因组中以 PolyA/T 为主的重复模式相符(Nie et al., 2012),富含 AT 的基序为 DNA 复制滑动提供了结构基础(Wolfson et al., 1991),其在叶绿体基因组中的广泛存在,可能继承自其原核内共生祖先的保守序列特征(Brázda et al., 2018)。此外,部分 SSR 类型表现出物种特异性。例如,AGG/CCT 仅存在于中华和美味猕猴桃中,AAG/CTT为毛花猕猴桃特有,AATT/AATT 仅出现于葛枣猕猴桃,而 AATAT/ATATT 则特异分布于条叶猕猴桃,这些特异 SSR 位点为开发可用于物种鉴别的猕猴桃属专用分子标记提供潜在的分子基础。

植物叶绿体基因组序列中的高变区可为物种鉴定提供充分的遗传信息(Li et al., 2018),是潜

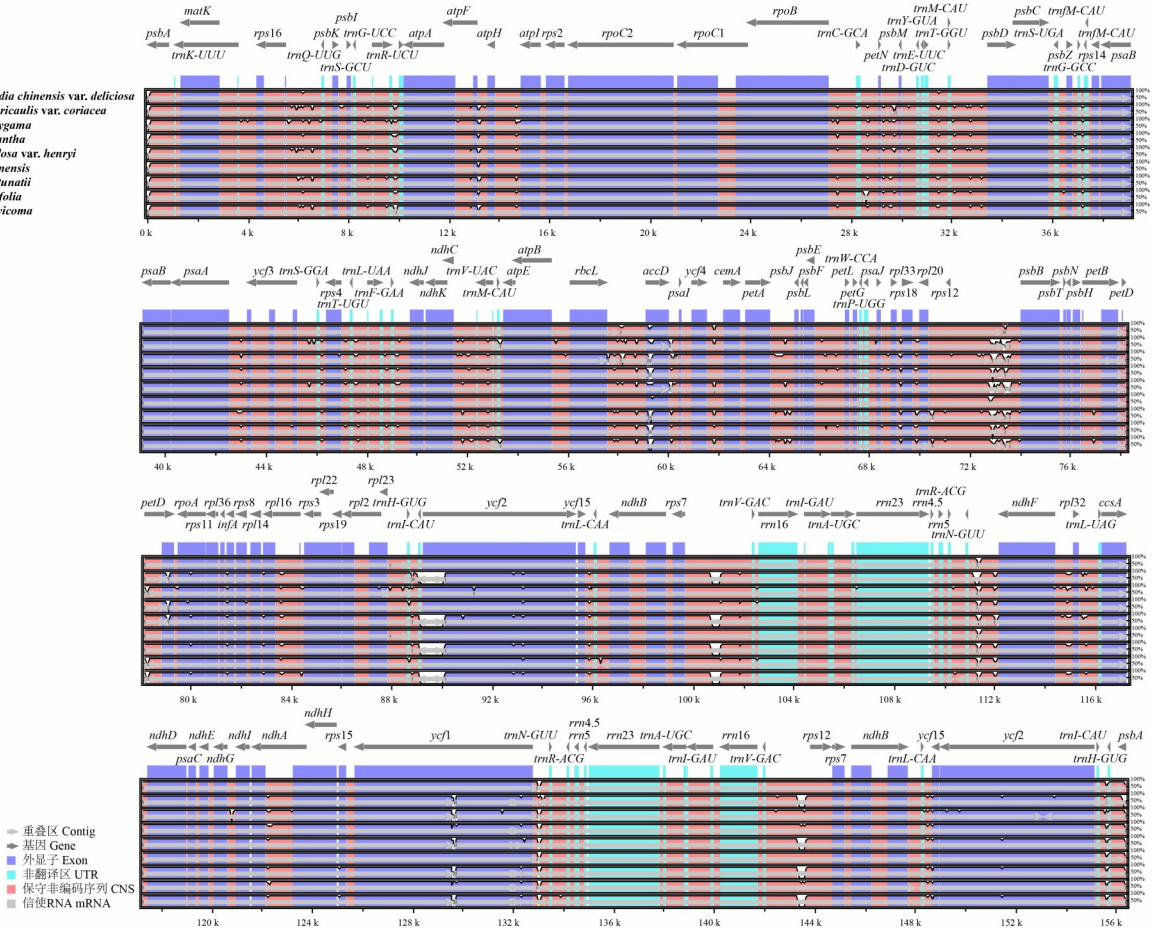


A. 单核苷酸、二核苷酸、三核苷酸、四核苷酸、五核苷酸和六核苷酸重复序列的数量和所占比例；**B**. SSR 单元分类数。

A. Number and proportion of mononucleotide, dinucleotide, trinucleotide, tetranucleotide, pentanucleotide and hexanucleotide SSRs; **B**. Number of classified SSR units.

图 3　9 种猕猴桃属植物叶绿体基因组的简单重复序列分析

Fig. 3　Analysis of SSRs in the chloroplast genomes of nine *Actinidia* species



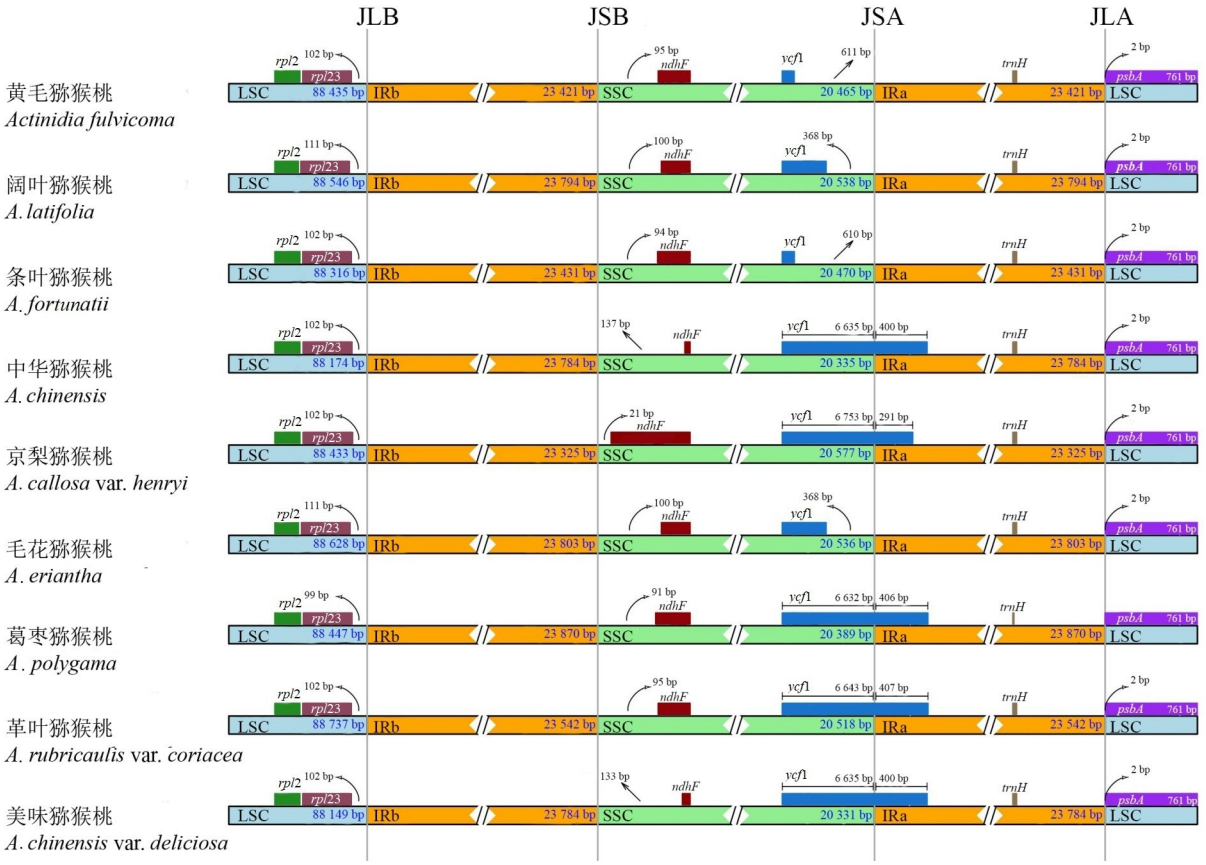
灰色箭头表示基因方向;纵轴表示相似性百分比(50% ~ 100%)。

Grey arrows indicate gene orientation; vertical axis indicates percentage of similarity (50% - 100%).

图 4 9 种猕猴桃属植物叶绿体基因组的比较分析

Fig. 4 Comparative analysis of the chloroplast genomes of nine *Actinidia* species

在的理想系统发育标记。以往研究多利用 *matK*、*psbC-trnS*、*rbcL* 和 *trnL-trnF* 等分子片段探讨猕猴桃属的系统发育关系(Chat et al., 2004)。基于 mVISTA 对贵州省 9 种猕猴桃属植物完整叶绿体基因组的比较分析,本研究共识别出 9 个突变基因片段(*rps*16-*trnQ-UUG*、*ndhC-trnV-UAC*、*rbcL-accD*、*rps*12-*psbB*、*trnI-CAU-ycf*2、*trnN-GUU-ndhF*、*rps*7-*trnV-GAC*、*ycf*1-*trnN-GUU* 和 *trnH-GUG-psbA*),其中,*rps*16-*trnQ-UUG* 和 *ndhC-trnV-UAC* 区域此前已在猕猴桃系统发育研究中得到应用(Tang et al., 2019b)。此外,本研究亦发现,*ycf*2 和 *accD* 基因存在显著序列变异,与 Lin 等(2025)的报道一致。核苷酸多样性分析进一步表明,部分区域具有较高的 P_i 值,提示其作为系统发育标记的潜力。叶绿体基因组的 IR 区通常最为保守,其边界的收缩或扩张可导致邻近基因拷贝数变化或假基因形成(胡康等,2024)。本研究中,9 个猕猴桃物种的 IR 区长度相近,表明 IR/LSC 与 IR/SSC 边界在属内可能较为保守。值得注意的是,中华、京梨、葛枣、革叶和美味猕猴桃的 *ycf*1 基因编码区跨越边界延伸至 IRa 区,该现象亦见于大百合属、金缕梅科及其他多种植物(Lu et al., 2017; Wang et al., 2022)。综上,本研究在猕猴桃叶绿体基因组中发掘出多个高变异位点,进一步扩充了该属系统发育研究的标记资源。未来仍需结合更大规模样本,验证这些区域在物种鉴别与系统



JLB、JSB、JSA 和 JLA 分别表示 LSC/IRb、IRb/SSC、SSC/IRa 和 IRa/LSC 的连接位点。
JLB, JSB, JSA and JLA indicate the junction sites of LSC/IRb, IRb/SSC, SSC/IRa and IRa/LSC, respectively.

图 5　9 种猕猴桃属植物叶绿体基因组 IR/SC 边界分析

Fig. 5　Comparison of the borders of IR/SC in the chloroplast genomes of nine *Actinidia* species

发育重建中的实际应用价值。

猕猴桃属植物因普遍存在种间杂交与基因渐渗，其分类体系长期面临较大挑战（Yao et al., 2015a）。本研究旨在利用叶绿体基因组探讨猕猴桃属内的系统发育关系，结果显示 9 种猕猴桃属植物可划分为 4 个主要分支。同一物种的不同个体在系统发育树上均聚于同一位置，支持此前物种划分的可靠性。其中，葛枣猕猴桃与其他物种遗传距离较远，中华与美味猕猴桃聚为一支，京梨、革叶、条叶和黄毛猕猴桃共同聚为一个分支，而阔叶与毛花猕猴桃则表现出更近的亲缘关系，这与前人的报道基本一致（He et al., 2025），同时也与基于多个分子标记（Chat et al., 2004；Li et al., 2009；Tang et al., 2019b）构建的系统发育关系基本一致。前人研究表明，猕猴桃叶绿体 DNA 主要呈现父系遗传模式，约占种间与种内杂交的 75%（Li et al., 2013），这为系统发育重建提供了丰富的信息位点（Cipriani et al., 1995）。本研究中，阔叶猕猴桃与毛花猕猴桃在叶绿体基因组系统发育树上聚为一支，表明二者具有高度相似的叶绿体单倍型。然而，前人基于形态性状和核基因标记的研究却显示二者差异显著（黄宏文等，2013）。这种叶绿体基因组与核基因组的系统发育冲突，在植物中往往是杂交起源或谱系分选不完全的重要指征。考虑到猕猴桃属中叶绿体主要为父系遗传（Li et al., 2013），我们推测：阔叶猕猴桃可能作为父本参与了毛花猕猴桃的起源，导致后者继承了前者的叶绿体基因组，而核基因组则保留了更多分化特征。这一假说有待后续基于核基因组多位点标记的群体遗传学分析进一步验证。此外，黄毛和毛花猕猴桃的部分样本在系统发育树上并未完全聚集成单一分支，表明种内存

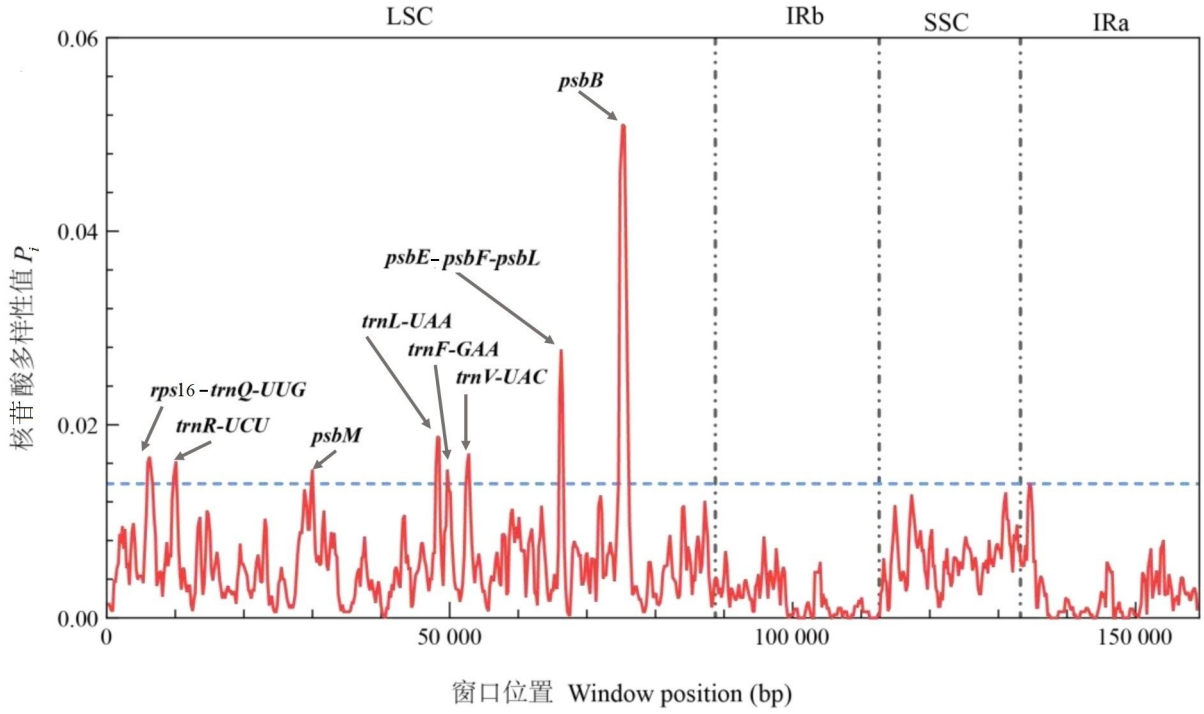
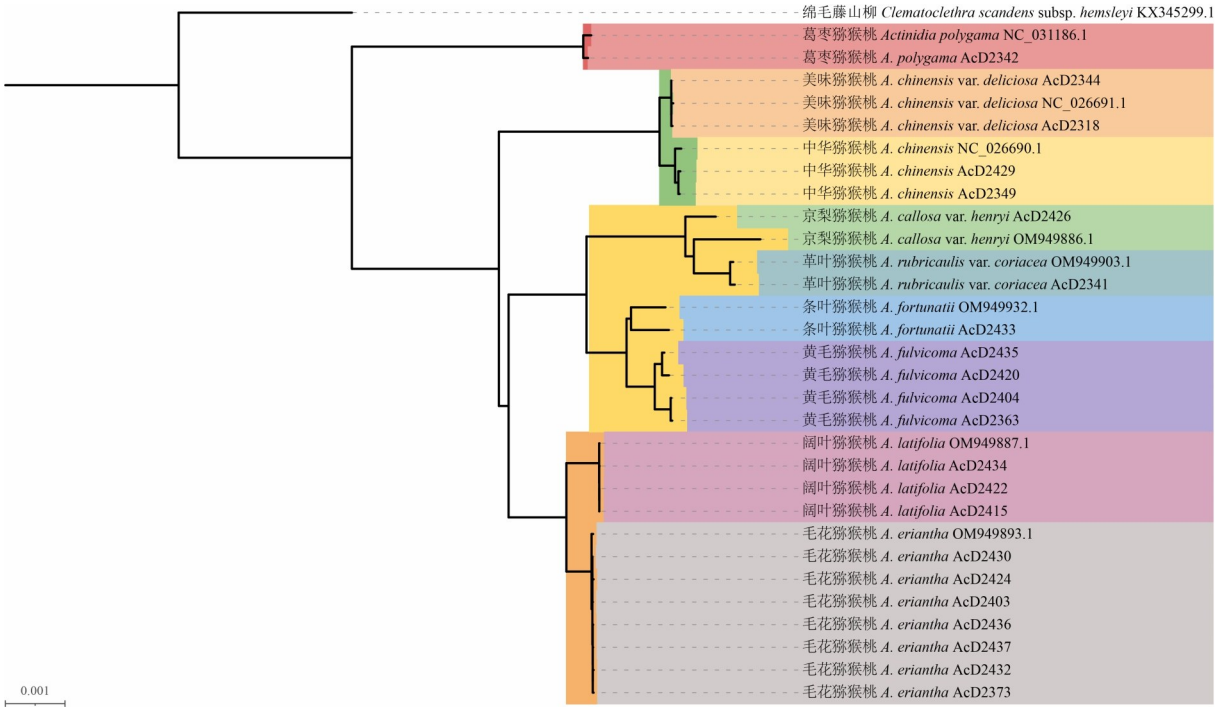


图 6 猕猴桃属植物叶绿体基因组核苷酸变异的滑动窗口分析

Fig. 6 Sliding window analysis of nucleotide variability among the chloroplast genomes of *Actinidia* species



相同底色表示同一物种的单系群,不同分支颜色用于区分主要谱系。

The same background color indicates monophyletic groups of the same species, while different branch colors are used to distinguish major lineages.

图 7 基于叶绿体基因组构建猕猴桃属 22 种植物的系统进化树

Fig. 7 Phylogenetic tree of 22 *Actinidia* species based on chloroplast genomes

在一定的遗传分化。这种分化可能与样本采集地的地理隔离或生境异质性有关，提示在今后的系统发育研究中，需进一步结合地理分布与群体遗传学方法进行综合分析，以更全面地阐释猕猴桃属植物的物种形成与扩散历史。

参考文献：

AMIRYOUSEFI A, HYVÖNEN J, POCZAI P, 2018. IRscope: An online program to visualize the junction sites of chloroplast genomes [J]. Bioinformatics, 34(17): 3030-3031.

BRÁZDA V, LÝSEK J, BARTAS M, et al., 2018. Complex analyses of short inverted repeats in all sequenced chloroplast DNAs [J]. BioMed Research International: 1-10.

CHAT J, JÁUREGUI B, PETIT R, et al., 2004. Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies [J]. American Journal of Botany, 91(5): 736-747.

CHEN K S, LI F, XU C J, et al., 2004. An efficient macro-method of genomic DNA isolation from *Actinidia chinensis* leaves [J]. Hereditas (Beijing), 26(4): 529-531. [陈昆松, 李方, 徐昌杰, 等, 2004. 改良 CTAB 法用于多年生植物组织基因组 DNA 的大量提取 [J]. 遗传, 26(4): 529-531.]

CIPRIANI G, TESTOLIN R, MORGANTE M, 1995. Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia* revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments [J]. Molecular and General Genetics, 247(6): 693-697.

FRAZER K A, PACHTER L, POLIAKOV A, et al., 2004. VISTA: Computational tools for comparative genomics [J]. Nucleic Acids Research, 32 (Web Server Issue): W273-W279.

HE X, YANG Y, ZHANG X, et al., 2025. Comparative chloroplast genomics of *Actinidia deliciosa* cultivars: Insights into positive selection and population evolution [J]. International Journal of Molecular Sciences, 26(9): 4387.

HUANG H W, ZHONG C H, JIANG Z W, et al., 2013. *Actinidia*: taxonomy, resources, domestication, cultivation [M]. Beijing: Science Press: 2-3, 10-12, 30-31. [黄宏文, 钟彩虹, 姜正旺, 等, 2013. 猕猴桃属 分类 资源 驯化 栽培 [M]. 北京: 科学出版社: 2-3, 10-12, 30-31.]

HUANG L, YU H, WANG Z, et al., 2024. CPStools: A package for analyzing chloroplast genome sequences [J]. iMetaOmics, 1: e25.

HU K, YU L P, GU W, et al., 2024. Comparative analysis of chloroplast genomes from *Rubus poliophyllus* and *Rubus yunanicus* [J]. Current Biotechnology, 14(2): 237-247. [胡康, 于丽平, 谷薇, 等, 2024. 毛叶悬钩子和云南悬钩子叶绿体基因组比较分析 [J]. 生物技术进展, 14(2): 237-247.]

JANSEN R K, SASKI C, LEE S B, et al., 2011. Complete plastid genome sequences of three rosids (*Castanea*, *Prunus*, *Theobroma*): evidence for at least two independent transfers of *rpl*22 to the nucleus [J]. Molecular Biology and Evolution, 28(1): 835-847.

KIM S C, LEE J W, BAEK S H, et al., 2018. The complete chloroplast genome sequence of *Actinidia rufa* (Actinidiaceae) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 3(2): 564-565.

LI D W, HUANG H W, JIANG Z W, et al., 2014. Genetic diversity in kiwifruit polyploid complexes: insights into cultivar evaluation, conservation, and utilization [J]. Tree Genetics & Genomes, 10(5): 1451-1463.

LI D W, LIU Y F, ZHONG C H, et al., 2013. Maternal inheritance of mitochondrial genomes and complex inheritance of chloroplast genomes in *Actinidia* Lind.: evidences from interspecific crosses [J]. Molecular Genetics and Genomics, 288(3/4): 101-110.

LI H, DURBIN R, 2009. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform [J]. Bioinformatics, 25(14): 1754-1760.

LI J Q, LI X W, SOEJARTO D D, 2007. Actinidiaceae [M]// WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. Flora of China. Vol. 12. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 334-360.

LI J, HUANG H W, SANG T, 2009. Molecular phylogeny and infrageneric classification of *Actinidia* (Actinidiaceae) [J]. Systematic Botany, 27(2): 408-415.

LI W, LIU Y, YANG Y, et al., 2018. Interspecific chloroplast genome sequence diversity and genomic resources in *Diospyros* [J]. BMC Plant Biology, 18(1): 210.

LI B, LIN F R, HUANG P, et al., 2020. Development of nuclear SSR and chloroplast genome markers in diverse *Liriodendron chinense* germplasm based on low-coverage whole genome sequencing [J]. Biological Research, 53: 21.

LIN Q, HU S, WU Z, et al., 2025. Comparative chloroplast genomics provides insights into the phylogenetic relationships and evolutionary history for *Actinidia* species [J]. Scientific Reports, 15(1): 1-13.

LIU L, LI Z Z, LIU C Y, et al., 2015. Investigation on wild kiwifruit germplasm resources in the eastern part of Guizhou Province [J]. Chinese Wild Plant Resources, 34(4): 55-58. [刘磊, 李作洲, 刘春燕, 等, 2015. 贵州东部地区猕猴桃野生种质资源调查 [J]. 中国野生植物资源, 34(4): 55-58.]

LIU X, SUN C, LI M Z, et al., 2022. The complete chloroplast genome sequence of *Actinidia chinensis* Planch. 'Hongyang', a typical red core pulp in China [J]. Mitochondrial DNA Part B, 7(3): 593-595.

LIU Y, LIU Y, HUANG H W, 2010. Genetic variation and

natural hybridization among sympatric *Actinidia* species and the implications for introgression breeding of kiwifruit [J]. Tree Genetics & Genomes, 6(6): 801-813.

LU R S, LI P, QIU Y X, 2017. The complete chloroplast genomes of three *Cardiocrinum* (Liliaceae) species: Comparative genomic and phylogenetic analyses [J]. Frontiers in Plant Science, 7: 2054.

MAI Y H, LIU L, WANG J, et al., 2022. Ultrasound-assisted extraction, identification, and quantification of antioxidants from 'Jinfeng' kiwifruit [J]. Foods, 11(6): 827.

NIE X J, LV S Z, ZHANG Y X, et al., 2012. Complete chloroplast genome sequence of a major invasive species, crofton weed (*Ageratina adenophora*) [J]. PLoS ONE, 7(5): e36869.

NOCK C J, WATERS D L E, EDWARDS M A, et al., 2011. Chloroplast genome sequences from total DNA for plant identification [J]. Plant Biotechnology Journal, 9(3): 328-333.

OLIVEIRA L P, NASCIMENTO L C S, SANTOS F S, et al., 2022. First report of an asymptomatic *Leishmania* (*Viannia*) *shawi* infection using a nasal swab in Amazon, Brazil [J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 19(10): 6346.

QI X Q, XIE X D, YANG M J, et al., 2021. Characterization of the complete chloroplast genome of *Actinidia hemsleyana* [J]. Mitochondrial DNA Part B, 6(12): 3259-3260.

QIU D P, TANG P, YAO X H, 2021. Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Actinidia kolomikta* [J]. Mitochondrial DNA Part B, 6(3): 1129-1130.

SHI T, HUANG H W, BARKER M S, 2010. Ancient genome duplications during the evolution of kiwifruit (*Actinidia*) and related Ericales [J]. Annals of Botany, 106(3): 497-504.

SHI W, SONG W, LIU J, et al., 2023. Comparative chloroplast genome analysis of *Citrus* (Rutaceae) species: Insights into genomic characterization, phylogenetic relationships, and discrimination of subgenera [J]. Scientia Horticulturae, 313: 111909.

TANG P, SHEN R N, HE R W, et al., 2019a. The complete chloroplast genome sequence of *Actinidia eriantha* [J]. Mitochondrial DNA Part B, 4(2): 2114-2115.

TANG P, XU Q, SHEN R, et al., 2019b. Phylogenetic relationship in *Actinidia* (Actinidiaceae) based on four noncoding chloroplast DNA sequences [J]. Plant Systematics and Evolution, 305(9): 787-796.

TURUDIĆ A, LIBER Z, GRDIŠA M, et al., 2023. Variation in chloroplast genome size: Biological phenomena and technological artifacts [J]. Plants (Basel), 12(2): 254.

WANG N, CHEN S F, XIE L, et al., 2022. The complete chloroplast genomes of three Hamamelidaceae species: Comparative and phylogenetic analyses [J]. Ecology and Evolution, 12(1): e8637.

WANG W, CHEN S Y, ZHANG X, 2016. Chloroplast genome evolution in Actinidiaceae: *clpP* loss, heterogenous divergence and phylogenomic practice [J]. PLoS ONE, 11(9): e0162324.

WOLFSON R, HIGGINS K G, SEARS B B, 1991. Evidence for replication slippage in the evolution of *Oenothera* chloroplast DNA [J]. Molecular Biology and Evolution, 8(6): 709-720.

YANG A H, ZHANG J J, TIAN H, et al., 2012. Characterization of 39 novel EST-SSR markers for *Liriodendron tulipifera* and cross-species amplification in *L. chinense* (Magnoliaceae) [J]. American Journal of Botany, 99(12): e460-e464.

YANG A, HU M, LIU T, et al., 2021. Characterization and phylogenetic analysis of the complete chloroplast genome of *Actinidia latifolia* (Actinidiaceae) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 6(2): 672-673.

YAO X H, LIU L, YAN M K, et al., 2015a. Exon primed intron-crossing (EPIC) markers reveal natural hybridization and introgression in *Actinidia* (Actinidiaceae) with sympatric distribution [J]. Systematic Botany, 40(1): 246-255.

YAO X H, TANG P, LI Z, et al., 2015b. The first complete chloroplast genome sequences in Actinidiaceae: Genome structure and comparative analysis [J]. PLoS ONE, 10(6): e0129347.

YAO X H, WANG S B, WANG Z P, et al., 2022. The genome sequencing and comparative analysis of a wild kiwifruit *Actinidia eriantha* [J]. Molecular Horticulture, 2: 13.

ZHANG Q, WU L, JIANG Q, et al., 2025. The complete chloroplast genome sequence and phylogenetic analysis of *Actinidia suberifolia* C. Y. Wu (Actinidiaceae) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 10(6): 465-469.

ZHENG X M, WANG J R, FENG L, et al., 2017. Inferring the evolutionary mechanism of the chloroplast genome size by comparing whole-chloroplast genome sequences in seed plants [J]. Scientific Reports, 7(1): 1555.

ZHOU Z Y, WANG J, PU T T, et al., 2022. Comparative analysis of medicinal plant *Isodon rubescens* and its common adulterants based on chloroplast genome sequencing [J]. Frontiers in Plant Science, 13: 1036277.

（责任编辑 李 莉 王登惠）