

广西植物

Guihaia

ISSN 1000-3142, CN 45-1134/Q

《广西植物》网络首发论文

题目: 锦葵科 *Malvatheca* 分支的质体基因组演化及系统发育分析
作者: 雷翰霖, 黎若竹, 蔡杰, 杨俊波, 张志荣, 李德铎, 郁文彬
网络首发日期: 2025-06-12
引用格式: 雷翰霖, 黎若竹, 蔡杰, 杨俊波, 张志荣, 李德铎, 郁文彬. 锦葵科 *Malvatheca* 分支的质体基因组演化及系统发育分析[J/OL]. 广西植物.
<https://link.cnki.net/urlid/45.1134.Q.20250612.0858.002>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

DOI:10.11931/guihaia.gxzw202504008

锦葵科 *Malvatheca* 分支的质体基因组演化及系统发育分析

雷翰霖^{1,2,5}, 黎若竹¹, 蔡杰³, 杨俊波³, 张志荣³, 李德铎³, 郁文彬^{1,2,4*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 综合保护中心和云南省热带雨林与亚洲象保护重点实验室, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园 云南省热带珍贵用材树种保护与利用国际联合实验室, 云南 勐腊 666303; 3. 中国科学院昆明植物研究所 中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 4. 中国科学院东南亚生物多样性研究中心, 云南 勐腊 666303; 5. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要：广义锦葵科 (*Malvaceae s.l.*) *Malvatheca* 分支 (含锦葵亚科和木棉亚科) 具有重要经济和生态价值, 但其内部系统发育关系存在争议, 特别是绵绒树族、轻木族和南瓜榄族的系统位置。目前, *Malvatheca* 分支的质体基因组多样性演化还缺乏较为全面的研究。该研究整合了 *Malvatheca* 分支 8 族 38 属 142 种的质体全基因组数据, 包括新组装 77 个质体基因组, 开展了质体基因组比较及系统发育分析。结果表明: (1) *Malvatheca* 分支的质体基因组大小变化范围为 156 701~163 741 bp, 其变化主要受反向重复(IR)区长度与重复序列的数量影响。(2)通过分析 IR 和 SC 区域边界基因的差异确定了 4 种 IR 边界类型, 其中类型 IIIa 被推断为 *Malvatheca* 分支的祖先结构类型, 相似的 IR 区收缩和扩张事件在该分支演化过程中独立发生多次。(3)锦葵亚科和木棉亚科分别检测到 8 个高变区, 其中 *trnS^{GCU}-trnG^{UCC}*、*petA-psbJ*、*ndhD-ccsA* 及 *ycf1* 为 2 个亚科共有高变区。此外, *trnS^{GCU}-trnG^{UCC}*、*ycf1* 及常用分子标记 *ndhF* 在 2 个亚科中均表现出较强的系统发育分辨力。(4)基于质体全基因组矩阵 (WGM) 和编码序列矩阵 (CDS) 的系统发育拓扑结构基本一致, 为 *Malvatheca* 分支提供了可靠的系统发育框架。结果显示 *Malvatheca* 分支早期演化形成 4 个分支, 其中绵绒树族为最早分化类群, 随后为轻木族, 锦葵亚科与木棉亚科互为姐妹。此外, 猴面包树族、木棉族、木槿属和黄花稔属均非单系, 这些类群的组成和分类学处理仍需进一步研究。该研究利用迄今为止取样最广泛的质体基因组数据集, 揭示了 *Malvatheca* 分支内部的主要系统发育关系, 并为理解该分支质体基因组特征与演化提供了新的见解。

关键词：*Malvatheca* 分支, 系统发育, 质体基因组, 木棉亚科, 锦葵亚科, 锦葵科

中图分类号: Q949

文献标识码: A

Plastome evolution and phylogenetic relationship of the

基金项目：云南省基金项目 (202201AT070232); 科技基础性工作专项 (2021FY100200); 海南省重点研发计划项目 (ZDYF2023RDYL01); 海南国家公园研究院资助项目 (KY-24ZK02); 兴滇人才创新团队 (202405AS350019); 中国科学院重大科技基础设施开放研究项目 (2017-LSF-GBOWS-02)。

第一作者：雷翰霖, 硕士研究生, 研究方向为分子系统与演化, (E-mail) leihanlin@xtbg.ac.cn。

***通信作者：**郁文彬, 博士, 研究员, 研究方向为植物系统演化, (E-mail) yuwenbin@xtbg.ac.cn

Malvatheca clade (Malvaceae)

LEI Hanlin^{1, 2, 5}, LI Ruozhu¹, CAI Jie³, YANG Junbo³,

ZHANG Zhirong³, LI Dezhu³, YU Wenbin^{1, 2, 4*}

(1. *Center for Integrative Conservation and Yunnan Key Laboratory for the Conservation of Tropical Rainforests and Asian Elephants, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China*; 2. *Yunnan International Joint Laboratory for the Conservation and Utilization of Tropical Timber Tree Species, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China*; 3. *The Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*; 4. *Southeast Asia Biodiversity Research Institute, Chinese Academy of Science, Mengla 666303, Yunnan, China*; 5. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: The Malvatheca clade (encompassing Malvoideae and Bombacoideae within Malvaceae *s.l.*) possesses significant economic and ecological importance. However, the phylogenetic relationships within this clade have remained controversial, particularly concerning the phylogenetic placement of Fremontodendreae, Ochromeae and Matisieae. Moreover, comprehensive analyses of plastome structural variations and evolution within this clade remain poorly investigated. To resolve these research gaps, this study incorporated the plastomes from 142 species representing 8 tribes and 38 genera of the Malvatheca clade, including 77 plastomes newly de novo assembled. We performed comparative genomic and phylogenetic analyses using the plastome datasets yielding the following key findings: (1) The plastome size in the Malvatheca clade exhibit variation ranging from 156 701 bp to 163 741 bp, primarily attributed to differential lengths in the reverse repetition (IR) region and varying numbers of repetitive sequences. (2) Four IR boundary types were identified through analysis of gene variation at IR/SC junctions. The Type IIIa is inferred as the ancestral structure of the plastome within the Malvatheca clade, with identical IR expansion/contraction events evolving convergently multiple times during its diversification. (3) Eight highly variable regions were detected in both Malvoideae and Bombacoideae, with *trnS^{GCU}-trnG^{UCC}*, *petA-psbJ*, *ndhD-ccsA* and *ycf1* being common to both clades. Notably, *trnS^{GCU}-trnG^{UCC}*, *ycf1* and the commonly used molecular markers *ndhF* exhibited robust phylogenetic resolution. (4) The topologies inferred from both the WGM and CDS datasets are largely identical and well-resolved. The Malvatheca clade was divided into four lineages, with Fremontodendreae as the earliest divergent group, followed by Ochromeae, then Bombacoideae *s.l.* and Malvoideae formed as sister group. Additionally, our results revealed non-monophyly in tribes Adansonieae and Bombaceae, as well as the genera *Sida* and *Hibiscus*. This study clarifies critical phylogenetic relationships within the Malvatheca clade while providing new perspectives on the plastome characteristics and evolution through comparative analyses the most extensively sampled plastome dataset currently available for this clade.

Key words: Malvatheca clade, phylogeny, plastome, Bombacoideae, Malvoideae, Malvaceae

分子系统学研究建立了广义锦葵科 (*Malvaceae sensu lato*) 的系统框架, 包含了传统的木棉科 (*Bombacaceae*)、梧桐科 (*Sterculiaceae*) 及椴树科 (*Tiliaceae*) (Alverson et al., 1999; Bayer et al., 1999)。广义锦葵科内 9 个主要分支现已划分为 9 个亚科, 并得到了广泛的认可 (Stevens, 2001)。值得注意的是, 系统发育分析揭示锦葵亚科 (*Malvoideae*) 和木棉亚科 (*Bombacoideae*) 构成一个高度支持分支, 被命名为 *Malvatheca* 分支。该分支整合了传统分类学中的锦葵科与木棉科 (*Bombacaceae*) 核心类群 (Baum et al., 1998), 拥有很多具有重要的经济价值和生态意义物种, 一直备受关注。整体上, 锦葵亚科作为一个全球广布的类群, 包括约 78 属超过 1 800 种 (Stevens, 2001), 多为灌木或草本, 其成员如棉 (*Gossypium hirsutum* L.)、秋葵 [*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench] 是重要的经济作物, 而木槿属 (*Hibiscus* L.) 物种是全球广泛栽培的观赏植物。相较之下, 木棉亚科约含 17 属 164 种, 多为热带森林中冠层优势物种, 典型代表包括具有生态指示意义的木棉 (*Bombax ceiba* L.), 以及具有独特储水结构的猴面包树 (*Adansonia digitata* L.)。

Malvatheca 分支的分类组成与单系性毋庸置疑, 并且已得到广泛分子系统学研究的确证 (Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004; Richardson et al., 2015; Hernández-Gutiérrez & Magallón, 2019)。形态学层面, 单室花药 (monotheical anther) 是传统锦葵科和木棉科类群的共近裔特征 (van Heel 1966; Judd & Manchester 1997; Bayer & Kubitzki, 2003), 现也被认为是 *Malvatheca* 分支的诊断鉴别特征 (Baum et al., 2004)。但值得注意的是, 该分支内部系统发育拓扑结构存在显著分歧, 主要体现在锦葵亚科与木棉亚科的界限划定, 以及基部类群的归属问题 (Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004; Nyffeler et al., 2005; Carvalho-Sobrinho & Queiroz, 2011)。传统分类中隶属于梧桐科的绵绒树族 (*Fremontodendreae*) 呈现特殊的系统定位: 早期研究支持其位于锦葵亚科的基部 (Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004), 亦有证据表明其应归入木棉亚科 (Bayer et al., 1999; Bayer & Kubitzki, 2003)。轻木族 (*Ochromeae*) 的位置一直难以确定, 不同研究分别将其置于木棉亚科 (Bayer et al., 1999)、锦葵亚科 (Duarte et al., 2011) 或作为 *Malvatheca* 分支的早期独立支系 (Baum et al., 2004)。南瓜榄族 (*Matisieae*) 虽曾被划归木棉亚科 (Bayer & Kubitzki, 2003), 但系统发育持续支持其与锦葵亚科形成姊妹群关系 (Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004; Hernández-Gutiérrez & Magallón, 2019)。Carvalho-Sobrinho 等 (2016) 通过核糖体 ITS 与质体片段的联合矩阵分析明确将绵绒树族与轻木族排除在木棉亚科之外, 同时结合形态学证据将木棉亚科细分为 3 个族。Hernández-Gutiérrez 和 Magallón (2019) 基于 8 个基因片段开展的系统发育结果显示绵绒树族与轻木族互为姐妹关系, 并与木棉亚科聚在一起, 但支持率较低。

早期分子系统发育研究受限于单个或几个基因片段的系统发育信息位点不足, 导致难以

解析 *Malvatheca* 分支内部早期演化分支关系。系统发育框架的缺失不仅制约了对 *Malvatheca* 分支的系统分类学研究，更导致难以开展关键形态性状演化与生物地理重建。因此，采用高通量测序技术获取多基因矩阵已成为解决该类群深层系统发育关系的必然选择。当前，利用质体基因组重建了锦葵科亚科之间的系统发育关系（Cvetković et al., 2021; Wang et al., 2021; Wu et al., 2023），而 *Malvatheca* 分支的取样较少，分支内部的关系未太多涉及。在核基因数据方面，Hernández-Gutiérrez 等（2022）基于 268 个核基因进行的系统发育分析结果表明，绵绒树族与轻木族分别形成独立的支系，依次位于 *Malvatheca* 分支的基部。随后 Colli-Silva 等（2025）通过被子植物 353 探针获得的 309 个核基因，在锦葵目（*Malvales*）尺度上重建了高支持率的系统发育框架，其研究不仅证实绵绒树族是 *Malvatheca* 分支其他类群的姐妹群，还将南瓜榄族提升为 *Matisioideae* 亚科。尽管上述研究极大提升了分支内部关系的解析度，但由于取样比较少，若干关键科学问题仍需进一步探究。

近年来随着高通量测序技术发展和成本降低，利用浅层基因组测序获取质体基因组数据已成为植物系统发育研究的常规手段（陈丽琼等，2025）。质体基因组因其高度结构保守，高拷贝数特性及适中的进化速率，可精准反映母系遗传谱系（Ravi et al., 2008），在解析植物系统发育关键问题中展现出独特优势（Moore et al., 2007; Gitzendanner et al., 2018; Li et al., 2021）。同时，质体基因组的结构多样化（如反向重复区的扩张或收缩）可能与适应性演化相关（Wu et al., 2024），还被证实携带类群特异性系统发育信号（王银环，2017; Chen et al., 2024）。当前反向重复区（reverse repetition, IR）/单拷贝区（single copy, SC）边界变化已有在 *Malvatheca* 分支的质体基因组有报道，但由于以往研究样品较少，其质体基因组的结构演化规律仍未明晰（Wang et al., 2021; Wu et al., 2023）。本研究通过扩大 *Malvatheca* 分支的类群取样覆盖度，整合质体全基因组结构比较与系统发育分析，旨在：（1）揭示 *Malvatheca* 分支的质体基因组的结构演化模式；（2）系统解析锦葵亚科、木棉亚科的类群组成，澄清该分支内争议类群系统位置。

1 材料与方法

1.1 研究材料和二代高通量测序

本研究中锦葵科 *Malvatheca* 分支物种数据由以下 3 部分组成：（1）从野外或植物园活体采集新鲜叶片，经硅胶干燥处理后进行 DNA 提取、测序和数据组装；（2）从 NCBI 的 SRA 数据库（<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>）和国家生物信息中心（<https://www.cncb.ac.cn/>）下载已发表的测序原始数据和组装；（3）从数据库 NCBI 的 GenBank 数据库和国家生物信息中心获取已发表的完整质体基因组序列。本研究共整合 *Malvatheca* 分支 135 个完整质体基因组（其中 77 个为本研究新组装）和 8 个部分组装基因组[均至少包含大单拷贝（large single copy, LSC）区、小单拷贝（small single copy, SSC）区及反向重复（inverted repeat, IR）区]，涵盖该分支 8 个族 38 属 142 种（含轻木 2 份）。*Malvatheca* 分支的族和属的划分和名称主要参照 Baum 等（2004）、Stevens（2001）及多识植物（<https://duocet.ibiodiversity.net>），

凭证信息详见补充材料附表 1 (Lei et al., 2025)。

新采集 DNA 材料采用改良的 CTAB 法 (十六烷基三甲基溴化铵) 提取高质量总 DNA (Doyle & Doyle, 1987)。利用超声波破碎仪将 DNA 片段化 350 bp 左右, 随经末端修复、接头连接和标签索引后构建文库 (双端测序, 读长为 150 bp)。DNA 提取和文库构建在中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库完成, 测序工作由天津诺禾致源公司 (NovaSeq 6000 平台) 完成, 每个样本平均获得 4~5 Gb 原始数据。

1.2 质体基因组数据组装与注释

新测样品数据和 NCBI-SRA 的测序数据利用 GetOrganelle 软件包 (Jin et al., 2020) 进行 *de novo* 组装。使用 Bandage 0.8.1 软件 (Wick et al., 2015) 可视化检查输出结果的成环完整性; 对未自动成环的序列进行手动移除异质性 contigs, 然后完成的质体基因组或质体基因序列。质体基因组注释在 Geseq 平台 (Tillich et al., 2017) 上完成, 以 *Abelmoschus rhodopetalus* F.Muell. (NC_053354) 为参考基因组, 注释结果进一步利用 Geneious Prime 2023.2.1 (Kearse et al., 2012) 结合开放阅读框 (open reading frames) 进行手动校正, 并统计基因组及各结构区域 (LSC/SSC/IR) 的大小、GC 含量及基因数量等基本参数。

1.3 质体基因组系统发育分析

质体基因组系统发育分析包括了 *Malvatheca* 分支 143 个样本和 5 个其他亚科的物种, 分部构建质体全基因组 (whole genome, WGM) 和蛋白质编码区 (protein coding sequence, CDS) 2 个数据集, 并采用最大似然法 (maximum likelihood, ML) 和贝叶斯推断 (Bayesian inference, BI) 进行系统发育重建。为消除重复序列干扰, WGM 数据集仅保留 1 个 IR 区, CDS 数据集的所有基因只有 1 个拷贝。WGM 数据集使用 MAFFT 7.49 (Katoh et al., 2002) 进行多序列比对 (参数设置默认)。比对结果使用软件 trimAl 1.4 (Capella-Gutiérrez et al., 2009) 进行矩阵缺失数据修剪 (参数: -gt 0.4, 即剔除空位缺失覆盖率 $\geq 60\%$ 的位点), 修剪后矩阵在 Geneious 中进行可视化校验和人工校正。注释的 CDS 使用 GetOrganelle 软件包中的 Python 脚本 “get_annotated_regions_from_gb.py” (<https://github.com/Kinggerm/PersonalUtilities>) 进行提取提取 CDS, 各基因单独使用 MAFFT 比对后, 经 trimAl 修剪后并 “concatenate_fasta.py” 将串联成超级矩阵。

最大似然树构建使用 RAxML 8.2.10 (Stamatakis, 2014), 模型选择 GTRGAMMA 并执行 1 000 次自展迭代以评估各个分枝节点支持率 (bootstrap, BS)。贝叶斯推论使用 MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al., 2012), 最佳替代模型由 jModelTest 2.1.3 (Darriba et al., 2012) 基于贝叶斯信息准则 (Bayesian information criterion, BIC) 确定。设置四条马尔科夫-蒙特卡洛链 (Markov Chain Monte Carlo, MCMC) 分别运行 1 000 万代, 每 1 000 代采样一次, 舍弃前 25% 样本后生成 50% 多数规则一致性树并计算每个节点的后验概率 (posterior probability, PP)。系统发育树使用 FigTree 1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) 进行可视化, 并采用 TVBOT 在线工具 (Xi e et al., 2023) 进行拓扑结构优化与图形渲染。

1.4 质体基因组特征和比较分析

使用 REPuter (Kurtz et al., 2001) 检测 *Malvatheca* 分支物种的质体基因组中四类散在重复序列 (dispersed repeat sequence, DRS), 包括正向 (forward)、反向 (reverse)、互补 (complementary) 和回文 (palindromic) 重复类群。参数设置为 Minimum Repeat Size=30、Hamming Distance=3、Maximum Computed Repeats=5 000, 即设定最小重复长度为 30 bp, 允许最大碱基差异数量为 3 个, 最大重复计算数量为 5 000 个。简单重复序列 (simple sequence repeats, SSR) Misa-Web 2.1 在线工具 (Beier et al., 2017) 识别, 参数设置为重复单元/最低重复次数=1/10、2/5、3/4、4/3、5/3、6/3, 即单核苷酸 (mononucleotide) 重复次数 ≥ 10 、二核苷酸 (dinucleotide) 重复次数 ≥ 5 、三核苷酸 (trinucleotide) ≥ 4 、四至六核苷酸 (tetranucleotide, pentanucleotide, hexanucleotide) 重复次数 ≥ 3 。

基于 Kruskal-Wallis (K-W) 非参数检验, 利用 R 语言 ggplot2 包分别对 *Malvatheca* 分支各族的基因组特征[基因组大小、LSC/IR 区长度、基因间隔区 (intergenic space, IGS) 长度, 以及 DRS/SSR 数量]进行组间差异显著性分析, 并通过局部加权回归模型评估基因组大小与各特征的相关性, 并绘制箱线图与散点图。

使用 DNAsp 6.12.03 (Rozas et al., 2017) 分别计算锦葵亚科与木棉亚科 (包括轻木属 (*Ochroma* Sw.) 和绵绒树属 (*Fremontodendron* Coville)) 质体基因组的核苷酸多态性 (nucleotide diversity, π), 参数设置滑动窗口长度 (window length)=600 bp, 步长 (step sizes)=200 bp, 即每间隔 200 bp 计算一次长度为 600 bp 序列进行 π 值计算。通过 R 语言 ggplot2 包绘制 π 值分布曲线, 筛选锦葵亚科 ($\pi=0.037$) 与木棉亚科 ($\pi=0.017$) 的高变区段 (hypervariable regions), 利用 Geneious 定位提取目标区段序列。为评估高变区片段的系统发育解析潜力, 同步纳入以往锦葵科系统发育研究中常用 6 个片段 (*atpB*、*ndhF*、*rbcL*、*matK*、*trnH^{GUG}-psbA* 及 *trnL^{UAA}-trnF^{GAA}*) 进行分析比较。所有基因片段经 MAFFT 进行多序列比对后, 采用 RAxML 构建最大似然树, 以支持率高于 90 且能有效区分主要分支作为判定基因片段具有系统发育解析潜力的标准。

利用 IRscpo 在线工具 (Amiryousefi et al., 2018) 解析 *Malvatheca* 分支质体基因组 IR/SC 边界动态, 根据边界基因差异将 IR 结构划分为 4 种类型。使用 δ 检验 (Borges et al., 2019) 评估 IR 类型表型性状的系统发育信号强度, 并基于 R 软件包 phytools 的相等替换率模型 (equal-rates model, ER) (Schluter et al., 1997) 进行祖先性状重建。

2 结果与分析

2.1 质体基因组基本特征

本研究新组装的 *Malvatheca* 分支 77 个质体基因组均呈现典型四分体结构, 即由大单拷贝 (LSC) 区、小单拷贝 (SSC) 区及 2 个反向重复 (IR) 区组成。质体基因组大小变异在 156 701~163 741 bp 之间, 其中 LSC 区长度 86 817~90 500 bp、SSC 区 18 647~22 478 bp、IR

区 24 170~18 162 bp。不同分类群比较显示,锦葵亚科基因组大小变异为 156 701~163 741 bp,木棉亚科为 157 688~160 664 bp,轻木属为 161 305~161 375 bp,绵绒树属为 160 409~160 831 bp (附表 2, Lei et al., 2025)。Malvatheca 分支物种质体基因组的基因含量、基因次序及 GC 含量上呈现高度保守性,即含有 112 个不重复基因 (78 个蛋白编码基因、4 个 tRNA 基因和 30 个 rRNA 基因), GC 含量整体为 36.50%~37.40% (LSC 区 34.10%~35.40%、SSC 区 30.80%~32.50%、IR 区 41.90%~43.10%)。重复序列分析显示: 77 个新组装的质体基因组共鉴定出 7 272 个简单重复序列 (SSR), 其中单核苷酸重复占主导 (4 982 个, 68.54%), 二核苷酸 (1 062 个, 14.61%) 和四核苷酸 (613 个, 8.43%) 次之; 同时检测到 5 512 个散在重复序列 (DRS), 以正向重复 (2 551 个, 46.28%) 和回文重复 (2 109 个, 38.26%) 为主要类型 (图 1)。

Kruskal-Wallis 检验表明, Malvatheca 分支各族的质体基因组大小, IR/LSC 区长度, 及 SSR/DRS 数量上存在显著性差异 ($P < 0.01$), 但 IGS 长度无统计学差异 ($P = 0.49$)。木槿族 (Hibisceae) 在质体基因组大小, IR/LSC 区长度, 及 SSR/DRS 数量等指标均高于 Malvatheca 分支的平均值, 而锦葵族 (Malveae) 呈现相反趋势 (附图 1, Lei et al., 2025)。相关性分析表明, Malvatheca 分支物种的质体基因组大小与 IR 区长度 ($r = 0.82$), LSC 区长度 ($r = 0.69$) 及 SSR 数量 ($r = 0.34$) 和 DRS 数量 ($r = 0.67$) 呈显著正相关 ($P < 0.01$), 但与 IGS 长度无明显相关性 ($r = -0.076$, $P = 0.48$)。

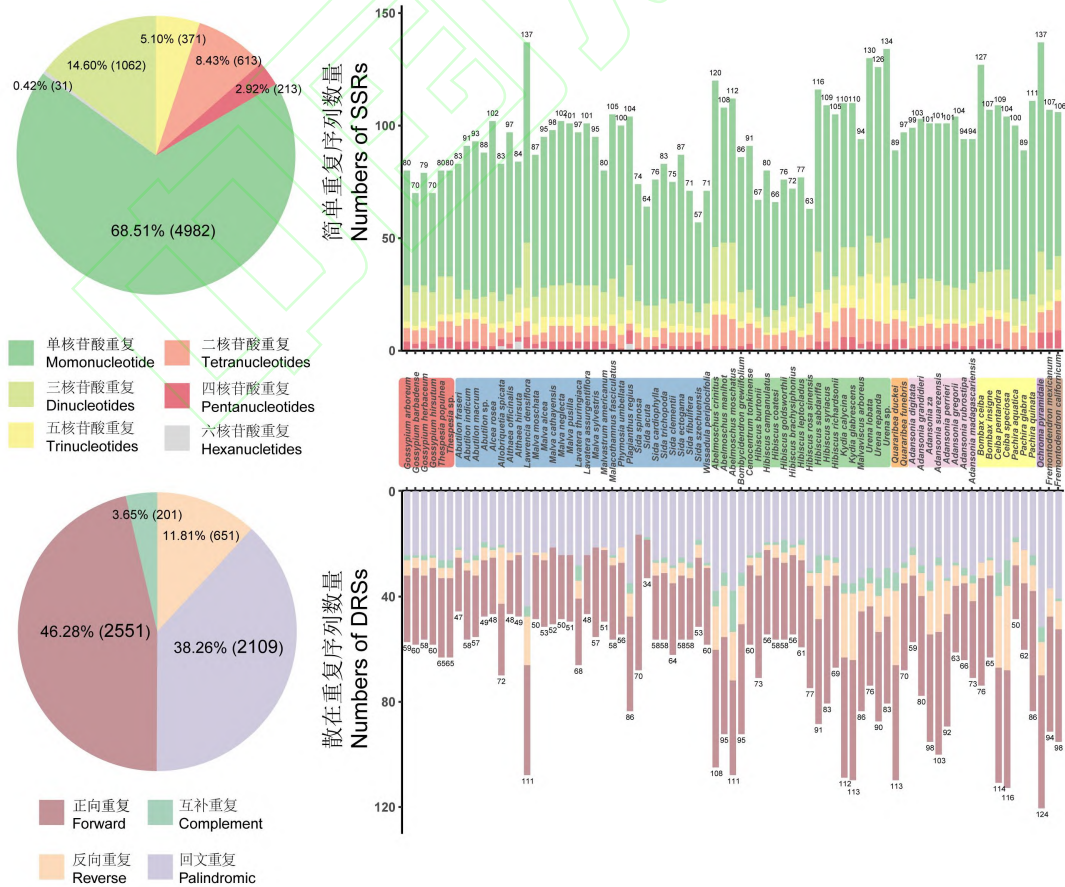


图 1 77 个新组装的 Malvatheca 分支物种质体基因组中的简单重复序列、散在重复序列各类

数量及比例

Fig. 1 The number and percentage of SRR and DRS of 77 newly assembled complete plastomes from the *Malvatheca* clade

2.2 质体基因组系统发育分析

WGM 数据集矩阵长度为 125 555 bp, 包含 19 063 个变异位点 (其中 11 095 个简约信号位点); CDS 数据集矩阵长度为 68 174 bp, 包含 9 880 个变异位点 (其中 6 250 个简约信号位点)。2 个数据集构建的最大似然树 (ML) 和贝叶斯推断树 (BI) 的拓扑结构高度一致, 仅部分分支节点支持率略有差异 (图 2)。系统发育分析强烈支持 *Malvatheca* 分支为 1 个单系群 (BS/PP_{WGM} = 100/1.00; BS/PP_{CDS} = 100/1.00), 内部包含 4 个主要谱系分支: 最早分化的是绵绒树属 [代表绵绒树族 (*Fremontodendreae*)], 紧随的是轻木属 [代表轻木族 (*Ochroleae*)], 随后是木棉亚科和锦葵亚科构成姐妹群 (附图 2 和附图 3, Lei et al., 2025)。

在 4 个分支关系中, 绵绒树族作为轻木族及木棉亚科与锦葵亚科的姐妹群得到较好的支持 (BS/PP_{WGM} = 64/0.99; BS/PP_{CDS} = 97/0.99), 木棉亚科与锦葵亚科的姐妹关系得到强烈支持 (BS/PP_{WGM} = 91/1.00; BS/PP_{CDS} = 97/1.00)。木棉亚科内部系统发育显示, 猴面包树族 (*Adansoniaceae*) 与木棉族 (*Bombaceae*) 均呈并系状态, 即猴面包树属 (*Adansonia* L.) 与同属猴面包族的硕人树属 (*Catostemma* Benth.) 未聚在一起, 而与木棉族的吉贝属 (*Ceiba* Mill.)、篱木棉属 (*Pochota* Ram. Goyena) 及瓜栗属 (*Pachira* Aubl.) 构成强烈支持的分支 (BS/PP_{WGM} = 100/1.00; BS/PP_{CDS} = 99/1.00)。锦葵亚科分成 4 个单系族, 即南瓜榄族 (*Matisiaceae*)、锦葵族、棉族 (*Gossypieae*) 和木槿族均获完全支持 (BS/PP_{WGM} = 100/1.00; BS/PP_{CDS} = 100/1.00)。在 4 个族的关系中, 南瓜榄族获完全支持最早分化的族 (BS/PP_{WGM} = 100/1.00; BS/PP_{CDS} = 100/1.00), 紧随其后分化出木槿族, 随后锦葵族与棉族构建姐妹关系获得一定的支持 (BS/PP_{WGM} = 80/1.00; BS/PP_{CDS} = 58/0.95)。锦葵族内 3 个 (锦葵亚族 *Malvinae*、缎带木群 *Plagianthus* Alliance、苘麻亚族 *Abutilinae*) 的单系性均获完全支持 (BS/PP_{WGM} = 100/1.00; BS/PP_{CDS} = 100/1.00), 但三者之间的关系存在数据冲突: WGM 数据集支持锦葵亚族与缎带木群互为姐妹 (BS/PP_{WGM} = 83/1.00), 而 CDS 数据集则显示锦葵亚族与苘麻亚族形成弱支持姐妹群 (BS/PP_{CDS} = 46/0.71)。木槿族中的木槿属呈多系, 除基部 9 种属于狭义木槿属, 其余 10 种嵌套在秋葵属 (*Abelmoschus* L.)、梵天花属 (*Urena* L.)、悬铃花属 (*Malvaviscus* Fabr.) 的分支中。锦葵族的黄花稔属 (*Sida* L.) 分成 2 个谱系, 7 个种构成一分支与环角苘属 (*Allobriquetia* Bovini) 关系较近 (BS/PP_{WGM} = 84/1.00, BS/PP_{CDS} = 50/0.99), 而另外 4 种为狭义黄花稔属, 作为隔蒴苘属 (*Wissadula* Medik.)、苘麻属 (*Abutilon* Mill.) 及金铃花属 (*Callianthe* Donnell) 分支的姐妹群 (BS/PP_{WGM} = 96/1.00; BS/PP_{CDS} = 63/0.99)。

2.3 质体基因组高变区筛选与评估

在木棉亚科植物的质体基因组中,共鉴定出 8 个高变异区,即 *trnH*^{GUG}-*psbA*、*accD*-*psaI*、*ndhD*-*ccsA*、*petA*-*psbJ*、*trnL*^{UAG}-*rpl32*-*ndhF*、*trnK*^{UUU}-*rps16*、*trnS*^{GCU}-*trnG*^{UCC} 和 *ycf1* (附图 4, Lei et al., 2025)。8 个质体基因组高变区域的 π 值均大于 0.017, 其中 *trnK*^{GUG}-*rps16* 最高 ($\pi = 0.034$) (表 1)。锦葵亚科质体基因组也检测到 8 个高变异区, 即 *ndhF*、*atpB*-*rbcL*、*ndhD*-*ccsA*、*petA*-*psbJ*、*rpl36*-*rps8*、*trnS*^{GCU}-*trnG*^{UCC}、*trnK*^{UUU}/*matK* 与 *ycf1*, 其 π 值均大于 0.037, 其中 *ycf1* 最高 ($\pi = 0.048$)。Malvatheca 分支的 2 个亚科中, *trnS*^{GCU}-*trnG*^{UCC}、*petA*-*psbJ*、*ndhD*-*ccsA* 及 *ycf1* 均被识别为共有的高变区 (表 2)。为评估高变区的系统发育解析潜力, 本研究将上述所有区域与 6 个常用的 DNA 片段的矩阵分别构建最大似然树。系统发育分析比较结果表明, 常用的 DNA 片段 *matK* 与 *ndhF* 数据能较好地解析 2 个亚科的主要分支和分支内物种关系, 而 *atpB*、*rbcL* 相对较弱 (附图 5 和附图 6, Lei et al., 2025)。本研究鉴定的高变区中, *ycf1*、*trnK*^{UUU}-*rps16*、*trnS*^{GCU}-*trnG*^{UCC} 及 *trnL*^{UAG}-*rpl32*-*ndhF* 能很好地解析木棉亚科主要分支关系, 尤其 *ycf1* 表现最佳, 可明确解析 4 个属关系并支持率较高。在锦葵亚科中, 所有高变区片段均能稳定支持锦葵科、木槿族与棉族分支及物种关系。

表 1 木棉亚科常见的质体 DNA 分子片段和高变区矩阵信息及系统发育分辨率

Table 1 Characteristics of the matrix of commonly used plastid DNA markers and highly variable regions in Bombacoideae

序列 Sequence	π 值 π value	矩阵长度 Matrix length (bp)	变异位点数量(占比) Number of variable sites (percentage, %)	有效位点数量(占比) Number of effective sites (percentage, %)	主要分支支持率 Bootstrap of major clades			
					木棉属 <i>Bombax</i>	吉贝属 <i>Ceiba</i>	瓜栗属 <i>Pachira</i>	猴面包树属 <i>Adansonia</i>
<i>atpB</i>	0.003	1 497	17(1.14)	6(0.40)	—	—	—	—
<i>matK</i>	0.014	1 515	86(5.68)	46(3.04)	100	87	100	99
<i>ndhF</i>	0.017	2 221	72(3.24)	34(1.53)	100	99	83	100
<i>rbcL</i>	0.009	1 503	43(2.86)	33(2.20)	99	—	66	62
<i>trnH</i> ^{GUG} - <i>psbA</i> *	0.017	1 781	76(4.27)	43(2.41)	99	95	—	81
<i>trnL</i> ^{UAA} - <i>trnF</i> ^{GAA}	0.013	1 209	57(4.71)	29(2.40)	99	89	92	97
<i>accD-psaI</i> *	0.017	2 474	93(3.76)	58(2.34)	100	—		53
<i>ndhD-ccsA</i> *	0.018	2 870	126(4.39)	63(2.20)	100	—	97	—
<i>petA-psbJ</i> *	0.019	2 262	87(3.85)	52(2.30)	99	99	—	97
<i>trnL</i> ^{UAG} - <i>rpl32-ndhF</i> *	0.019	5 455	203(3.72)	110(2.02)	100	100	98	100
<i>trnK</i> ^{UUU} - <i>rps16</i> *	0.034	4 952	313(6.32)	145(2.93)	100	100	100	100
<i>trnS</i> ^{GCU} - <i>trnG</i> ^{UCC} *	0.021	1 981	114(5.75)	34(1.72)	100	97	97	100
<i>ycf1</i> *	0.017	5 730	213(3.72)	108(1.88)	100	100	100	100

注：*标注的片段为本研究检测得到的突变热区。下同。

Note: The mutation hotspot regions this study detected are marked by *. The same below.

表 2 锦葵亚科常见的质体 DNA 分子片段和高变区矩阵信息及系统发育分辨率

Table 2 Characteristics of the matrix of commonly used plastid DNA markers and highly variable regions in Malvoideae

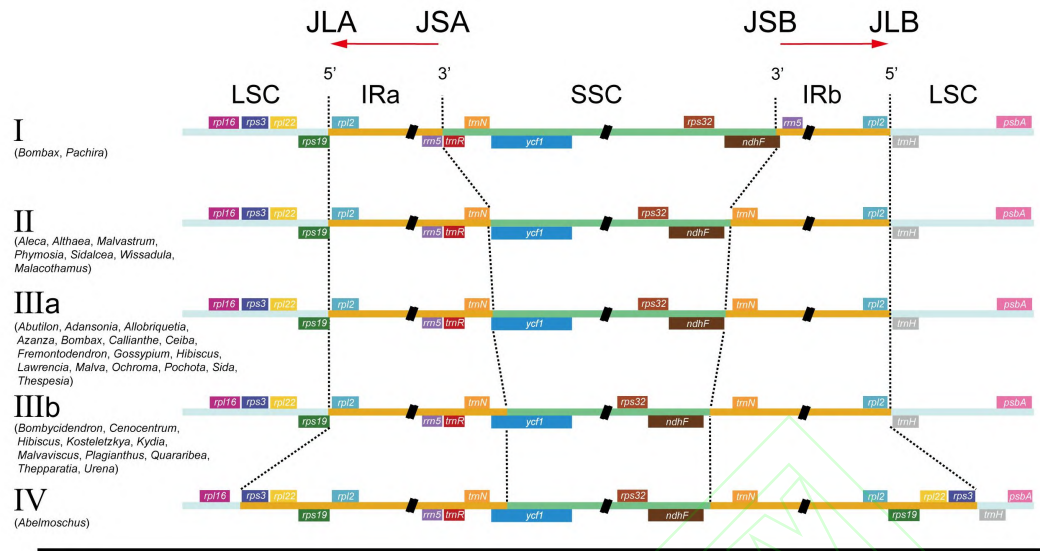
序列 Sequence	π 值 π value	矩阵长度 Matrix length (bp)	变异位点数量(占比) Number of variable sites (percentage, %)	有效位点数量(占比) Number of effective sites (percentage, %)	主要分支支持率 Bootstrap of major clades		
					木槿族 Hibisceae	锦葵族 Malveae	棉族 Gossypieae
<i>atpB</i>	0.024	1 531	176(11.50)	124(8.10)	82	97	100
<i>matK</i>	0.036	1 636	409(25.00)	276(16.87)	100	100	100
<i>ndhF</i> *	0.040	2 265	422(18.63)	299(13.20)	100	95	100
<i>rbcL</i>	0.020	1 495	210(14.05)	160(10.70)	100	100	96
<i>trnH</i> ^{GUG} - <i>psbA</i>	0.020	2 454	110(4.48)	84(3.42)	73	73	100
<i>trnL</i> ^{UAA} - <i>trnF</i> ^{GAA}	0.025	1 828	164(8.97)	107(5.85)	100	100	100
<i>atpB-rbcL</i> *	0.039	5 263	525(9.98)	381(7.24)	100	100	100
<i>ndhD-ccsA</i> *	0.038	3 108	500(16.09)	377(12.13)	100	100	100
<i>petA-psbJ</i> *	0.039	3 171	306(9.65)	214(6.75)	100	100	100
<i>rpl36-rps8</i> *	0.037	1 140	225(19.74)	152(13.33)	99	100	100
<i>trnS</i> ^{CCU} - <i>trnG</i> ^{UCC} *	0.038	3 211	287(8.94)	200(6.23)	100	100	100
<i>trnK</i> ^{UUU} / <i>matK</i> *	0.036	3 190	620(19.44)	422(13.23)	100	100	100
<i>ycf1</i> *	0.048	6 433	1 582(24.59)	1 128(17.53)	100	100	100

2.4 IR 区边界比较与祖先性状重建

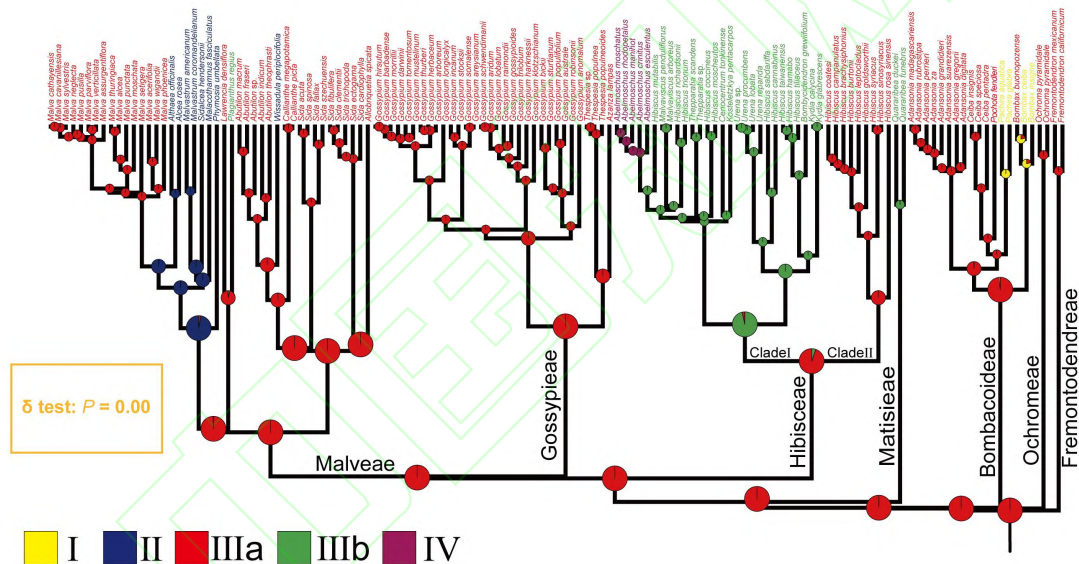
根据 IR/SC 区的边界基因的差异, 将 *Malvatheca* 分支物种的质体基因组分为 4 种类型 (图 3)。类型 I [包括木棉属及瓜栗属 (*Pachira* Aubl.)]: 呈现 IR 收缩特征, 即 IRa/SSC 边界位于 *rrn5-trnR^{ACG}* 之间, IRb/SSC 位于 *ndhF*。类型 II [包括隔蒴苘属、蜀葵属 (*Alcea* L.)、药葵属 (*Althaea* L.)、赛葵属 (*Malvastrum* A. Gray)、椴葵属 (*Sidalcea* A. Gray) 及艳木葵属 (*Phymosia* Desv. ex Ham.)]: IR 轻微收缩, *ycf1* 基因完全位于 SSC 区内, IRa/SSC 边界位于 *trnN^{GUU}-ycf1* 之间。类型 III (*Malvatheca* 分支物种质体基因组中主要类型): IRa/LSC 边界位于 *rps19*, IRa/SSC 边界位于 *ycf1*, IRb/SSC 边界位于 *ndhF-trnN^{GUU}*, IRb/LSC 边界为 *rpl2-trnH^{GUG}*。根据 *ycf1* 基因 5'端 IR 区覆盖长度进一步划分 2 个亚型: 类型 IIIa 的 IR 区的 *ycf1* 基因约 100 bp, 分布于 17 个属中发现 (包括早期演化 2 个分支绵绒树属及轻木属); 类型 IIIb 的 IR 区的 *ycf1* 基因约 1 000 bp, 分布于 11 个属 [集中在木槿族 (*Hibisceae*) 及锦葵亚科基部瓜榄属 (*Quararibea* Aubl.)]。类型 IV (秋葵属特异性结构): IR/SSC 边界同类型 IIIb 一致, 但 IRa 区向 LSC 方向扩张约 1 800 bp, IRa/LSC 边界位于 *rpl16*。

祖先性状重建分析表明, *Malvatheca* 分支物种最常见的质体基因组结构类型 IIIa 最有可能是祖先类型 (图 3)。整合系统发育关系重建演化分析揭示 IR 区扩张/收缩事件存在趋同演化现象: 类型 I 在瓜栗属及木棉独立演化 3 次, 是 IRa 区发生了收缩; 类型 II 在 *Wissadula periplocifolia* 和锦葵亚族独立收缩 2 次; 类型 IIIb 是 IRa 区向 SSC 区分别在瓜榄属、木槿族的支系 I 及低地缎带木 [*Plagianthus regius* (Poit.) Hochr., 锦葵族] 发生了 2 次独立的轻微延伸; 类型 IV 是秋葵属在类型 IIIb 基础上 IRa 向 LSC 延伸了 1 次。 δ 检验证实 IR 类型具有强烈的系统发育信号 ($P = 0.00$)。

A



B



A. 4 种 Malvatheca 质体基因组 IR 区边界类型；B. 祖先 IR 类型重建及系统发育信号检测。

A. Four IR boundary types of Malvatheca plastome; B. Ancestral IR type reconstruction and phylogenetic signal test.

图 3 Malvatheca 分支物种质体基因组的 IR 边界类型及祖先状态重建

Fig. 3 IR boundary types and ancestral state reconstruction of plastomes in the Malvatheca clade

3 讨论与结论

3.1 质体基因组多样性

本研究系统地解析了锦葵科 *Malvatheca* 分支物种质体基因组特征和演化式样，揭示了该分支物种的基因组兼具高度保守性与动态变异性的双重特征。*Malvatheca* 分支物种质体基因组为典型四分体结构，并且基因含量、基因排列顺序及 GC 含量都表现出高度保守。质体基因组的简单重复序列（SSR）以单核苷酸重复为主（68.54%），散在重复序列（DRS）则以正向重复（46.28%）与回文重复（38.26%）两种类型为主，其特征与前期研究结果基本一致（Wu et al., 2018; Wang et al., 2021; Wu et al., 2023）。值得注意的是，散在重复序列可能通过介导同源重组影响基因组重排（Yengkhom et al., 2019），其分布特征或可解释部分类群基因排列的变异现象。

Malvatheca 分支物种的质体基因组大小呈现 156 701~163 741 bp 的种间变异，主要受 IR 区长度（ $r = 0.82$ ）、LSC 区长度（ $r = 0.69$ ）及 DRS 数量（ $r = 0.67$ ）等因素的协同调控。该发现验证了前人关于 IR 区动态（Weng et al., 2017）与重复序列积累（Wang et al., 2023）共同驱动基因组大小变异的假说，而基因丢失、IGS 长度不是主要因素（Zheng et al., 2017）。在 *Malvatheca* 分支中 IR 区通过边界扩张/收缩改变基因拷贝数（如 *ycf1* 部分重复），成为影响质体基因组大小的核心因素。研究还发现，木槿族的基因组显著大于分支平均水平，可能与其频繁的 IR 扩张事件相关。

通过 δ 检验（ $\delta = 0.94$, $P < 0.001$ ），本研究证实 IR 边界类型具有显著的系统发育保守性。尽管鉴定的 4 种质体基因 IR 边界类型（I-IV）均已被报道（Li et al., 2020; Wang et al., 2021; Kwon et al., 2023; Wu et al., 2023），但我们基于全面取样的祖先状态重建首次揭示类型 IIIa 为 *Malvatheca* 分支物种质体基因的祖先类型且广泛存在于该分支的物种中，包括早期分化的绵绒树属与轻木属。整合系统发育树的演化分析显示，IR 收缩（类型 I、II）与扩张（类型 IIIb）事件在瓜栗属（*Pachira*）、木棉属（*Bombax*）及木槿族等类群中发生多次独立演化，暗示 *Malvatheca* 分支存在复杂的质体基因组重塑历史。值得注意的是，虽然 IR 边界类型在统计学上显示出强烈的系统发育信号，但其趋同演化历史限制了其作为单一分子鉴定特征的应用价值，现仅类型 IV 是秋葵属的特有类型。

核苷酸多态性分析在锦葵亚科（ $\pi \geq 0.037$ ）与木棉亚科（ $\pi \geq 0.017$ ）各鉴定出 8 个高变区，均位于单拷贝区（LSC/SSC），这与 IR 区低核苷酸替代速率的普遍规律相符（Zhu et al., 2016）。其中，*ycf1*、*trnS^{GCU}-trnG^{UCC}*、*petA-psbJ*、*ndhD-ccsA* 4 个 DNA 片段为跨亚科的共有高变区，特别是 *ycf1* 超变基因在棉属（Wu et al., 2018）、秋葵属（Kwon et al., 2023）、木槿属（Li et al., 2020）等类群中展现出来良好的物种鉴定和系统发育解析潜力。通过与常用 DNA 分子片段比较分析表明，常用 DNA 片段在 2 个亚科水平的变异位点、简约信息位点的数量和比例与突变区片段相比并不占优，拥有较高简约信息位点比例的 DNA 片段具有更好的系统发育解析和物种区分力。在 6 个常用的 DNA 片段中，*atpB* 和 *rbcL* 在 2 个亚

科系统关系解析均较差，这与先前的研究结果一致（Nyffeler et al., 2005），而 *ndhF* 和 *matK* 表现优异。木棉亚科 8 个高变区 *ycf1* 与 *trnK^{UUU}-rps16* 的系统发育解析力最优，能区分所有的属且具较高支持率，同时 *trnS^{GCU}-trnG^{UCC}* 和 *trnL^{UAG}-rpl32-ndhF* 也表现良好。锦葵亚科所有 8 个高变区片段均能识别出锦葵族、木槿族及棉族。这些新筛选的高变区为 *Malvatheca* 分支物种浅层系统发育重建提供了新型分子工具包。

3.2 锦葵科 *Malvatheca* 分支系统发育关系

Malvatheca 分支是锦葵科物种多样性最丰富的分支，依然还有一些属的系统位置和属内分类存在诸多问题未解决。本研究通过整合该分支 8 族 38 属 142 种的质体全基因组数据，基于质体全基因组（WGM）和蛋白质编码基因（CDS）超级矩阵，采用最大似然法（ML）与贝叶斯推断（BI）确认了 4 个核心分支，即绵绒树族、轻木族、木棉亚科与锦葵亚科，并且明确绵绒树族为最早分化的类群，随后为轻木族，而狭义木棉亚科与锦葵亚科（包括南瓜榄族）互为姐妹群。本研究结果与最新核基因组系统发育结果（Hernández-Gutiérrez et al., 2022; Colli-Silva et al., 2025）形成多组学互证，为构建 *Malvatheca* 分支稳定系统发育框架奠定基础。值得一提的是，本研究首次将系统位置不明确的绵绒树族、轻木族及南瓜榄族进行了质体系统发育基因组学分析。

轻木族 *Ochroleae* Horan. (1847) 和绵绒树族 *Fremontodendreae* Airy Shaw (1965) 在以往的研究也被关注（Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004; Colli-Silva et al., 2025），两者的分类学地位在本研究得到进一步的确定。轻木族传统上属于木棉科，其位置在不同的分析中于木棉亚科（Bayer et al., 1999）与锦葵亚科（Duarte et al., 2011）中转移，或为 *Malvatheca* 分支的最早的 1 个演化分支（Baum et al., 2004）。在传统分类系统中，绵绒树族曾被归于传统梧桐科（Hutchinson, 1967）或木棉科（Bentham & Hooker, 1867），甚至作为单独的科（Gray, 1887）。随后的分子系统发育研究将其归入 *Malvatheca* 分支，但其系统位置一直不明确（Alverson et al., 1999; Bayer et al., 1999）。Baum 等(2004)推测绵绒树族可能为 *Malvatheca* 分支中其他成员的姐妹，因为其 *matK* 缺少 1 个其他所有成员共享的插入序列，这一推测在我们的质体基因组及近期的核基因组系统发育分析（Hernandez-Gutierrez et al., 2022; Colli-Silva et al., 2025）中得到了证实。

南瓜榄族被认为是传统木棉科成员，当前的分子系统发育分析支持该族是锦葵亚科最早分化的成员（Alverson et al., 1999; Baum et al., 2004; Hernández-Gutiérrez & Magallón, 2019; Hernández-Gutiérrez et al., 2022）。近期 Colli-Silva 等（2025）在对锦葵目进行分类修订时将南瓜榄族提升为南瓜榄亚科（*Matisioideae*），主要依据是具散孔沟和刺状表面纹饰的花粉是锦葵亚科的共衍征，而南瓜榄族的花粉 3 孔沟、圆形和网状表面纹饰且是高大乔木，与锦葵亚科明显不同。由于 Colli-Silva 等（2025）的研究未包括轻木族成员且绵绒树族的位置也未确定，所以建立南瓜榄亚科后使得整个 *Malvatheca* 分支将需进一步划分出更多的亚科。在地理分布上，绵绒树族、轻木族、木棉亚科及锦葵亚科的早期分支南瓜榄族的物种多样性

均位于热带美洲，因此，绵绒树族可能是热带美洲起源与演化，其他几个类群的起源中心可能也是热带美洲（Baum et al., 2004; Hernández-Langford et al., 2020）。

木棉亚科的单系性（BS/PP_{WGM}=100/1.00; BS/PP_{CDS}=100/1.00）及其与锦葵亚科的姐妹关系（BS/PP_{WGM}=91/1.00; BS/PP_{CDS}=97/1.00）获得良好支持，与以往研究结果一致（Cvetković et al., 2021; Colli-Silva et al., 2025）。核糖体 DNA 数据支持木棉亚科分为 3 个主要分支（Duarte et al., 2011; Carvalho-Sobrinho et al., 2016; Hernández-Gutiérrez & Magallón, 2019）。基于内果皮起源和结构特征，Carvalho-Sobrinho 等（2016）将其划分为山鹑树族（Bernoullicae）、木棉族（Bombaceae）和猴面包树族（Adansonieae），最新的核基因系统发育基因组分析进一步支持 3 个族的划分（Colli-Silva et al., 2025）。然而，基于质体基因的系统发育分析表明猴面包树属与瓜栗属及吉贝属关系紧密（Baum et al., 2004; Cvetković et al., 2021; Wu et al., 2023），本研究新增加硕人树属样品后结果保持不变。核基因组数据与质体证据的系统发育冲突，可能是源于杂交渐渗与不完全谱系分选（Hernández-Gutiérrez et al., 2022），需通过扩大取样开展核-质联合分析以解析争议。

本研究完全支持狭义锦葵亚科，以及棉族、锦葵族、木槿族 3 个族的单系性（BS/PP_{WGM}=100/1.00; BS/PP_{CDS}=100/1.00），与以往研究结果一致（Baum et al., 2004; Colli-Silva et al., 2025）。然而，由于棉族与锦葵族的姐妹关系不是非常稳健（BS/PP_{WGM}=80/1.00; BS/PP_{CDS}=58/0.95），所以 3 个族的关系还存在一些不确定性。研究结果支持将翅果麻族（Kydieae）归并到木槿族（Pfeil & Crisp, 2005）。此外，锦葵族内部 3 个分支关系在 WGM 和 CDS 系统发育分析关系不稳定，WGM 数据支持缎带木群与锦葵族为姐妹关系（BS/PP_{WGM}=83/1.00），而 CDS 数据支持苘麻亚族和锦葵族聚在一起（BS/PP_{CDS}=46/0.71）。另外，Tate 等（2005）基于核糖体 ITS 序列的系统发育分析将缎带木群归于苘麻亚族。此外，木槿属的多系特征（嵌套于秋葵属等类群）及黄花稔属的分化现象（Pejhanmehr, 2022; Hanes et al., 2024），仍是锦葵科系统学研究的核心难点，亟待通过扩大类群取样与多学科整合研究予以解决。

致谢 本研究得到了中国西南野生生物种质资源库大科学工程项目、国家重要野生植物种质资源库、中国科学院西双版纳热带植物园园林园艺中心，以及科技信息中心超算平台的支持；中国科学院植物研究所刘冰博士、中国科学院西双版纳热带植物林露湘博士、自然资源部第三海洋研究所刘珉璐博士等为本研究提供材料，在此一并致谢。

参考文献:

- ALVERSON WS, WHITLOCK BA, NYFFELER R, et al., 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data [J]. American Journal of Botany, 86(10): 1474-1486.
- AMIRYOUSEFI A, HYVÖNEN J, POZAI P, 2018. IRscope: an online program to visualize the junction sites of chloroplast genomes [J]. Bioinformatics, 34(17): 3030-3031.
- BAUM DA, ALVERSON WS, NYFFELER R, 1998. A durian by any other name: taxonomy and nomenclature of the core Malvales [J]. Harvard Papers in Botany: 315-330.

- BAUM DA, DEWITT SMITH S, YEN A, et al., 2004. Phylogenetic relationships of Malvaceae (Bombacoideae and Malvoideae; Malvaceae *sensu lato*) as inferred from plastid DNA sequences [J]. American Journal of Botany, 91(11): 1863-1871.
- BAYER C, FAY MF, DE BRUIJN AY, et al., 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 129(4): 267-303.
- BAYER C, KUBITZKI K, 2003. Malvaceae[M]//Flowering plants dicotyledons. Berlin: Springer: 225-311
- BEIER S, THIEL T, MÜNCH T, et al., 2017. MISA-web: A web server for microsatellite prediction [J]. Bioinformatics, 33(16): 2583-2585.
- BENTHAM G, HOOKER JD, 1867. Genera plantarum ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita [M]. London: Reeve.
- BORGES R, MACHADO J P, GOMES C, et al., 2019. Measuring phylogenetic signal between categorical traits and phylogenies [J]. Bioinformatics, 35(11): 1862-1869.
- CAPELLA-GUTIÉRREZ S, SILLA-MARTÍNEZ JM, GABALDÓN T, 2009. trimAl: A tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses [J]. Bioinformatics, 25(15): 1972-1973.
- CARVALHO-SOBRINHO JG, ALVERSON WS, ALCANTARA S, et al., 2016. Revisiting the phylogeny of Bombacoideae (Malvaceae): Novel relationships, morphologically cohesive clades, and a new tribal classification based on multilocus phylogenetic analyses [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 101: 56-74.
- CARVALHO-SOBRINHO JG, QUEIROZ LP, 2011. Morphological cladistic analysis of *Pseudobombax* Dugand (Malvaceae, Bombacoideae) and allied genera [J]. Brazilian Journal of Botany, 34: 197-209.
- CHEN LQ, LI RZ, LI X, et al., 2025. Plastome diversity of vascular plants and its acquisition and applications: A review [J]. Guihaia, 45(3): 466-482. [陈丽琼, 张志荣, 杨俊波, 等, 2025. 质体系统发育基因组解析旋花科系统发育关系 [J]. 广西植物, 45(3): 466-482]
- CHEN LQ, LI X, YAO X, et al., 2024. Variations and reduction of plastome are associated with the evolution of parasitism in Convolvulaceae [J]. Plant Molecular Biology, 114(3): 40.
- CVETKOVIĆ T, ARECES-BERAZAIN F, HINSINGER DD, et al., 2021. Phylogenomics resolves deep subfamilial relationships in Malvaceae *s.l.* [J]. Genes Genomes Genet, 11(7): jkab136.
- COLLI-SILVA M, PÉREZ-ESCOBAR OA, FERREIRA CDM, et al., 2025. Taxonomy in the light of incongruence: An updated classification of Malvales and Malvaceae based on phylogenomic data [J]. Taxon, 74(2): 361-385.
- DARRIBA D, TABOADA GL, DOALLO R, et al., 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing [J]. Nature Methods, 9(8): 772.
- DUARTE MC, ESTEVES GL, SALATINO MLF, et al. 2011. Phylogenetic analyses of *Eriotheca*

- and related genera (Bombacoideae, Malvaceae) [J]. *Systematic Botany*, 36(3): 690-701.
- DOYLE JJ, DOYLE JL, 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue [J]. *Phytochemistry*, 19(1): 11-15.
- GITZENDANNER MA, SOLTIS PS, WONG GK, et al., 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history [J]. *American Journal of Botany*, 105(3): 291-301.
- GRAY A, 1887. Revision of some polypetalous genera and orders [J] *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 22: 303-305.
- HANES MM, BLANCHARD OJ, VALENCIA-D J, et al., 2024. Phylogenetic relationships within tribe Hibisceae (Malvaceae) reveal complex patterns of polyphyly in *Hibiscus* and *Pavonia* [J]. *Systematic Botany*, 49(1): 77-116.
- HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ R, MAGALLON S, 2019. The timing of Malvales evolution: Incorporating its extensive fossil record to inform about lineage diversification [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 140: 106606.
- HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ R, VAN DEN BERG C, GRANADOS MENDOZA C, et al., 2022. Localized phylogenetic discordance among nuclear loci due to incomplete lineage sorting and introgression in the family of cotton and cacao (Malvaceae) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 13: 850521.
- HERNÁNDEZ-LANGFORD DG, SIQUEIROS-DELGADO ME, RUÍZ-SÁNCHEZ E, 2020. Nuclear phylogeography of the temperate tree species *Chiranthodendron pentadactylon* (Malvaceae): Quaternary relicts in Mesoamerican cloud forests [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 20: 1-14.
- HUTCHINSON J, 1967. The genera of flowering plants: Dicotylédones, Vol. 2[M]. London: Clarendon Press.
- JIN JJ, YU WB, YANG JB, et al., 2020. GetOrganelle: A fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes [J]. *Genome Biology*, 21: 241.
- JUDD WS, MANCHESTER SR, 1997. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological, and chemical characters [J]. *Brittonia*, 49: 384-405.
- KATOH K, MISAWA K, KUMA K, et al., 2002. MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform [J]. *Nucleic Acids Research*, 30(14): 3059-3066.
- KEARSE M, MOIR R, WILSON A, et al., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data [J]. *Bioinformatics*, 28(12): 1647-1649.
- KWON SH, KWON HY, CHOI YI, et al., 2023. Comprehensive analysis of chloroplast genome of *Hibiscus sinosyriacus*: Evolutionary studies in related species and genera [J]. *Forests*, 14(11): 2221.

- KURTZ S, CHOUDHURI J V, OHLEBUSCH E, et al., 2001. REPuter: The manifold applications of repeat analysis on a genomic scale [J]. *Nucleic Acids Research*, 29(22): 4633-4642.
- LEI HL, LI RZ, CAI J, et al., 2025. Supplementary Files for “Plastome evolution and phylogenetic relationship of the Malvatheca clade (Malvaceae)” [EB/OL]. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.29265104.v4>.
- LI J, YE G, LIU H, et al., 2020. Complete chloroplast genomes of three important species, *Abelmoschus moschatus*, *A. manihot* and *A. sagittifolius*: Genome structures, mutational hotspots, comparative and phylogenetic analysis in Malvaceae [J]. *PLoS ONE*, 15(11): e0242591.
- LI HT, LUO Y, GAN L, et al., 2021. Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families [J]. *BMC Biology*, 19: 1-13.
- MOORE MJ, BELL CD, SOLTIS PS, et al., 2007. Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(49): 19363-19368.
- NYFFELER R, BAYER C, ALVERSON WS, et al., 2005. Phylogenetic analysis of the Malvadendrina clade (Malvaceae s.l.) based on plastid DNA sequences [J]. *Organisms Diversity & Evolution*, 5(2): 109-123.
- PEJHANMEHR M, 2022. Phylogenetic affinities among *Sida* species and allied genera (Malvaceae: Malveae), and examination of *Sida fallax* within the Hawaiian Islands and throughout the Pacific [D]. Manoa: University of Hawai.
- PFEIL BE, CRISP MD, 2005. What to do with *Hibiscus*? A proposed nomenclatural resolution for a large and well known genus of Malvaceae and comments on paraphyly [J]. *Australian Systematic Botany*, 18(1): 49-60.
- RAVI V, KHURANA J P, TYAGI A K, et al., 2008. An update on chloroplast genomes [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 271: 101-122.
- RICHARDSON JE, WHITLOCK BA, MEEROW AW, et al., 2015. The age of chocolate: a diversification history of *Theobroma* and Malvaceae [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 120.
- RONQUIST F, TESLENKO M, VAN DER MARK P, et al., 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space [J]. *Systematic Biology*, 61(3): 539-542.
- ROZAS J, FERRER-MATA A, SÁNCHEZ-DELBARRIO JC, et al., 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12): 3299-3302.
- SCHLUTER D, PRICE T, MOOERS A Ø, et al., 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation [J]. *Evolution*, 51(6): 1699-1711.
- STAMATAKIS A, 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies [J]. *Bioinformatics*, 30(9): 1312-1313.

- STEVENS PF, 2001. Angiosperm phylogeny website, Version 14[EB/OL]. (2017-07) (and more or less continuously updated since)[2025-04-01]. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/>.
- TILLICH M, LEHWARK P, PELLIZZER T, et al., 2017. GeSeq — versatile and accurate annotation of organelle genomes [J]. *Nucleic Acids Research*, 45(W1): W6-W11.
- VAN HEEL W, 1966. Morphology of the androecium in Malvales [J]. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 13(2): 177-394.
- WANG JH, MOORE MJ, WANG H, et al., 2021. Plastome evolution and phylogenetic relationships among Malvaceae subfamilies [J]. *Gene*, 765: 145103.
- WANG YH, 2017. Plastid phylogenomics of Fabaceae [D]. Kunming: Yunnan University. [王银环, 2017. 豆科的叶绿体系统发育基因组学[D]. 昆明: 云南大学.]
- WENG ML, RUHLMAN TA, JANSEN RK, 2017. Expansion of inverted repeat does not decrease substitution rates in *Pelargonium* plastid genomes[J]. *New Phytologist*, 214(2): 842-851.
- WICK RR, SCHULTZ MB, ZOBEL J, et al., 2015. Bandage: interactive visualization of *de novo* genome assemblies [J]. *Bioinformatics*, 31(20): 3350-3352.
- WU H, LI DZ, MA PF, 2024. Unprecedented variation pattern of plastid genomes and the potential role in adaptive evolution in Poales [J]. *BMC Biology*, 22(1): 97.
- WU M, HE L, MA G, et al., 2023. The complete chloroplast genome of *Diplodiscus trichospermus* and phylogenetic position of Brownlowioideae within Malvaceae [J]. *BMC Genomics*, 24(1): 571.
- WU Y, LIU F, YANG DG, et al., 2018. Comparative chloroplast genomics of *Gossypium* species: insights into repeat sequence variations and phylogeny [J]. *Frontiers in Plant Science*, 9: 376.
- XIE J, CHEN Y, CAI G, et al., 2023. Tree Visualization By One Table (tvBOT): A web application for visualizing, modifying and annotating phylogenetic trees [J]. *Nucleic Acids Research*, 51(W1): W587-W592.
- YENGKHOM S, UDDIN A, CHAKRABORTY S, 2019. Deciphering codon usage patterns and evolutionary forces in chloroplast genes of *Camellia sinensis* var. *assamica* and *Camellia sinensis* var. *sinensis* in comparison to *Camellia pubicosta* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 18(12): 2771-2785.
- ZHENG XM, JUNRUI W, LI F, 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.
- ZHU A, GUO W, GUPTA S, et al., 2016. Evolutionary dynamics of the plastid inverted repeat: the effects of expansion, contraction, and loss on substitution rates [J]. *New Phytologist*, 209(4): 1747-1756.