

引用格式: 倪明阳, 朱媛媛, 付宁宁, 等. 闽楠 *PHT* 基因家族鉴定及在低磷胁迫下的表达分析[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(X): 1-10. NI Mingyang, ZHU Yuanyuan, FU Ningning, et al. Identification of *PHT* gene family and expression analysis under low phosphorus stress in *Phoebe bournei*[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2026, 43(X): 1-10.

闽楠 *PHT* 基因家族鉴定及在低磷胁迫下的表达分析

倪明阳, 朱媛媛, 付宁宁, 王立, 刘延, 童再康, 张俊红

(浙江农林大学 全省林木育种重点实验室, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】闽楠 *Phoebe bournei* 是中国南方重要的珍贵树种, 其人工林生产力受低磷胁迫制约。本研究旨在全基因组范围鉴定闽楠 *PHT* 基因家族, 分析其在低磷胁迫下的表达模式, 筛选受低磷胁迫诱导的主要 *PHT* 成员, 为开发磷高效利用标记基因及选育、创制耐低磷种质提供科学依据。【方法】基于闽楠全基因组数据, 利用生物信息学方法鉴定 *PHT* 基因家族成员, 分析其理化性质、系统发育、染色体定位及顺式作用元件; 通过低磷胁迫处理不同家系闽楠幼苗, 结合实时定量 PCR (RT-qPCR) 技术检测 *PHT* 表达模式。【结果】从全基因组范围鉴定出 48 个闽楠 *PHT* 基因, 不均匀分布于 12 条染色体 (如 LG02 染色体含 11 个), 分为 PHT1~PHT5 共 5 个亚家族, 其中 PHT3 亚家族成员数量最多 (24 个)。顺式作用元件分析显示: *PHT* 基因启动子区富含激素 (40.6%) 和胁迫响应元件 (20.6%), 其中茉莉酸甲酯 (304 个) 和脱落酸响应元件 (248 个) 占比最高。低磷胁迫下, *PHT* 基因呈家系和组织特异性表达, 如 *PbPHT3.7* 在低磷胁迫的“靖安”家系根系中表达上调 11 倍, “宜丰”家系中 *PbPHT5.1* 上调 4 倍; 茎叶中 *PbPHT3.21* 等表达模式在家系间显著分化。【结论】从闽楠基因组鉴定出 48 个 *PHT* 基因, 并筛选到低磷胁迫特异诱导表达的候选基因, 为闽楠磷高效品种选育提供了关键靶基因, 并为樟科 Lauraceae 植物磷信号网络解析提供了新视角。图 6 表 1 参 32

关键词: 闽楠; *PHT* 基因家族; 表达模式; 低磷胁迫

中图分类号: S722.3 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2026)00-0001-10

Identification of *PHT* gene family and expression analysis under low phosphorus stress in *Phoebe bournei*

NI Mingyang, ZHU Yuanyuan, FU Ningning, WANG Li, LIU Yan, TONG Zaikang, ZHANG Junhong

(Zhejiang Key Laboratory of Forest Genetics and Breeding, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] *Phoebe bournei* is a valuable tree species in southern regions of China, yet its plantation productivity is often constrained by low-phosphorus stress. This study aims to systematically characterize the *P. bournei* *PHT* gene family and elucidate its regulatory mechanisms under low phosphorus stress, providing a molecular basis for genetic improvement of phosphorus efficiency in *P. bournei*. [Method] Based on the whole-genome data of *P. bournei*, bioinformatics methods were employed to identify *PHT* family members, analyze their physicochemical properties, phylogenetic relationships, chromosomal localization, and *cis*-acting elements. Low phosphorus stress was applied to seedlings of different families, and reverse transcription real-time quantitative PCR (RT-qPCR) was utilized to detect expression patterns of key genes. [Result] A total of 48 *PbPHT* genes were identified, which distributed unevenly on 12 chromosomes, with 11 genes clustered on the LG02 chromosome. It classified into 5 subfamilies (PHT1–PHT5), with PHT3 being the largest subfamily (24 members). *Cis*-element analysis revealed enrichment of hormone-responsive (40.6%) and

收稿日期: 2025-05-29; 修回日期: 2025-06-14

基金项目: 江西省重点研发计划项目 (20252BCF320003); 国家级大学生创新创业训练计划 (202210341061)

作者简介: 倪明阳 (ORCID: 0009-0007-3637-4652), 从事珍贵树种分子生物学研究。E-mail: nimingyang05@163.com。通信作者: 张俊红 (ORCID: 0000-0003-4967-894X), 教授, 博士, 从事珍贵树种遗传改良研究。E-mail: zhangjunhong@zafu.edu.cn

stress-responsive elements (20.6%) in promoter regions of *PHT* genes, predominantly methyl jasmonate- (304) and abscisic acid (ABA)-responsive elements (248). Under low phosphorus stress, *PHT* gene expression exhibited family- and tissue-specific patterns. In roots, the expression level of *PbPHT3.7* in the “Jing’an” family increased 11-fold, and expression level of *PbPHT5.1* in the “Yifeng” family increased 4-fold. The expression divergence of *PbPHT3.21* in stems and leaves was observed across families. [Conclusion] The *P. bournei* *PHT* family collaboratively regulates low phosphorus stress adaptation through *cis*-element diversity and family-specific expression patterns. This study identifies key candidate genes for breeding phosphorus-efficient *P. bournei* cultivars, and also offers new insights into phosphorus signaling networks in Lauraceae plants. [Ch, 6 fig. 1 tab. 32 ref.]

Key words: *Phoebe bournei*; *PHT* gene family; expression patterns; low-phosphorus stress

磷(P)是植物生长发育不可或缺的必需矿物质营养,不仅作为核酸、磷脂和腺苷三磷酸(ATP)的组成成分参与遗传信息传递与能量代谢^[1],还在光合磷酸化、糖类转运及逆境信号传导中发挥关键作用^[2]。磷在土壤中具有高流动性和强有机物结合性,但溶解性低,这使得其可利用浓度被限制在约 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[3]。全球约30%的耕地土壤有效磷浓度低于 $5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,中国南方红壤区磷固定率高达70%~90%,严重制约农林生态系统生产力^[4]。为适应低磷胁迫,植物进化出由磷酸盐转运蛋白(PHT)介导的复杂调控网络,通过根际酸化、菌根共生及磷转运体激活等多层次机制提高磷获取效率^[5]。目前,*PHT*基因家族在拟南芥 *Arabidopsis thaliana*^[6]、水稻 *Oryza sativa*^[7]、玉米 *Zea mays*^[8] 和毛果杨 *Populus trichocarpa*^[9] 等模式植物中被系统解析。植物 *PHT* 家族通常被分为个不同亚家族,分别为 PHT1~PHT5^[10]。植物 PHT1 亚家族属于无机磷酸盐/氢离子(Pi/H^+)共转运蛋白家族,不仅负责将磷从衰老组织再分配至活跃发育组织,同时维持植物与丛枝菌根(AM)间的磷吸收和共生关系^[11]。PHT2、PHT3 和 PHT4 定位于细胞质和质体、线粒体和高尔基膜之间进行能量代谢,PHT5 家族在液泡中介导磷的储存和适应功能^[12]。PHT1 亚家族是植物 *PHT* 蛋白家族中受到最广泛关注 and 深入研究的一类,包含 12 个跨膜结构域(TM),这些结构域被 TM6 和 TM7 间的大亲水环分成 2 个组^[13]。在拟南芥和水稻中分别鉴定出 9、13 个 *PHT1* 基因^[6-7]。*PHT1* 通过感知细胞膜内外 H^+ 含量梯度差异,参与从土壤到植物细胞的无机磷酸盐获取。YE 等^[14] 研究发现:*OsPHT1;4* 在水稻根表皮细胞中特异性表达,过表达 *OsPHT1;4* 能够诱导不同无机磷酸盐水平下植物体内无机磷酸盐含量增加。杨少辉等^[15] 研究表明:低磷胁迫诱导 *ThPHT1;8* 在盐芥 *Thellungiella salsuginea* 根部表达,其转基因拟南芥幼苗无机磷酸盐和总磷含量显著提高。

闽楠 *Phoebe bournei* 为樟科 Lauraceae 楠属 *Phoebe* 常绿乔木,是中国南方珍贵树种,木材呈金黄色,有金丝,纹理细腻,气味芳香,具有千年不腐特性,且干燥时不易变形,是高档家具和古建筑修复的不可替代材料^[16]。天然闽楠林主要分布于福建、江西、湖南、浙江、广西等省份,这些区域土壤 pH 通常较低(pH 为 4.5~5.5),活性铝含量高,导致磷元素易被固定形成难溶性磷酸盐^[17]。前期调查显示:闽楠人工林土壤有效磷质量分数常低于 $3\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,仅为杉木 *Cunninghamia lanceolata* 林的 1/3^[18],但闽楠仍能维持较高生长速率,表明其可能已进化出磷高效吸收和利用的策略。然而,目前关于闽楠抗逆机制的研究多集中于干旱响应^[19] 和高温响应^[20],对磷胁迫适应的分子机制,尤其是 *PHT* 基因家族的系统研究尚未见报道。

近年来,林木基因组学研究取得突破性进展,闽楠全基因组测序的完成为其抗逆基因挖掘提供了重要契机^[21]。本研究基于闽楠染色体级基因组数据,对 *PHT* 基因家族进行了全基因组鉴定与系统分析,包括蛋白理化性质、系统发育进化、基因结构、保守基序、染色体定位、启动子顺式元件及种内共线性关系,并结合低磷胁迫下的表达模式筛选耐低磷的关键候选基因,以为闽楠磷高效利用的遗传改良及樟科树种抗逆育种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 闽楠 *PHT* 基因家族鉴定及蛋白质理化性质分析

从拟南芥信息资源数据库(TAIR)下载拟南芥 *PHT* 基因家族蛋白质序列,利用 TBtools 软件进行

Blast 序列比对, 获取闽楠 *PHT* 基因家族候选序列^[22]。利用美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 的 CD-Search 功能和简单模块化结构研究工具 (SMART) 数据库预测所得候选序列保守结构域, 去除无典型保守结构域的序列, 最终确定闽楠 *PHT* 基因家族成员。利用 ExPASy 的 ProtParam 工具进行蛋白质氨基酸数量、分子量、理论等电点等理化性质分析。

1.2 闽楠 *PHT* 基因结构和保守基序分析

基于闽楠 *PTH* 基因注释 (GFF) 文件, 通过 GSDS 2.0 在线网站分析闽楠 *PHT* 基因结构。根据闽楠 *PHT* 基因编码序列 (CDS) 和基因组序列, 利用在线工具 MEME Suite, 并设置 Motifs 数量为 10, 分析闽楠 *PHT* 保守基序。

1.3 闽楠 *PHT* 系统发育进化树构建

根据拟南芥和闽楠 *PHT* 蛋白序列, 使用 MEGA 软件, 采用邻近法 (NJ) 并重复 1 000 次 (Bootstrap 为 1 000), 构建系统发育进化树。利用在线工具 ITOL 对进化树进行分组注释和美化。

1.4 闽楠 *PHT* 染色体定位分析

基于闽楠 *PHT* (*PbPHT*) 基因组文件和基因注释 (GFF) 文件, 采用 TBtools 软件的 Gene Location Visualize from GTF/GFF 工具绘制 *PbPHT* 基因在染色体上的位置。

1.5 闽楠 *PHT* 启动子顺式作用元件分析

使用 TBtools 软件提取 *PbPHT* 基因序列转录起始位点上游 2 000 bp 序列, 使用 PlantCARE 在线网站对 *PbPHT* 启动子顺式作用元件进行预测与分析^[23]。

1.6 闽楠幼苗低磷胁迫处理

选取长势一致的 2 个家系 (分别为“靖安”和“宜丰”) 1 年生闽楠幼苗进行低磷胁迫处理, 对照组和处理组各 20 株。栽植方式为沙培, 对照组 (ck) 采用全营养液, 低磷胁迫组 (LP) 采用不含磷的营养液 (其余营养因子均相同), 每 3 d 浇 1 次营养液。处理 90 d 后, 分根、茎、叶取样, 液氮速冻后, 放置 -80 °C 超低温冰箱保存。

1.7 闽楠 *PHTs* 基因在低磷胁迫下的表达模式分析

采用 RNA 植物多糖多酚提取试剂盒 (TIANGEN, 北京) 对闽楠幼苗根 (R)、茎 (S)、叶 (L) 分别提取 RNA, 茎和叶 RNA 等量混合后用于后续实验。使用 Prime Script TMRT reagent Kit (Perfect Real Time) 试剂盒 (Takara, 北京) 反转录合成 cDNA。利用在线引物设计软件 Primer3 以 *PbPHTs* 基因编码序列 (CDS) 为模板设计特异性引物, 用于实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 实验。使用 CFX96™ Real-Time PCR 检测系统 (Bio-Rad, 美国)。RT-qPCR 反应体系配制: SYBR Green 5.0 μL, 上下游引物 (10 μmol·L⁻¹) 各 0.2 μL, 模板 0.8 μL, ddH₂O 3.8 μL。反应程序为: 95 °C 预变性 3 min, 95 °C 5 s, 60 °C 30 s, 重复 40 个循环。*PbEF1α* 作为内参基因, 按照 2^{-ΔΔCt} 法计算目的基因相对表达量。利用 SPSS 软件进行差异显著性 *t* 检验分析, 利用 GraphPad Prism 绘图。

2 结果与分析

2.1 闽楠 *PHT* 基因家族成员鉴定

利用 TBtools 对闽楠基因组进行 Blast 得到 48 个 *PHT* 基因家族成员, 这些成员都包含 7~13 个跨膜结构域 (TMD), 都属于 MFS 家族。在 5 个亚家族中, PHT1 亚家族包含 11 个成员, PHT2 包含 3 个成员, PHT3 包含 24 个成员, PHT4 包含 7 个成员, PHT5 包含 3 个成员。

2.2 闽楠 *PHT* 蛋白质理化性质分析

PbPHT 蛋白分子量为 30 459.27 Da (*PbPHT3.17*)~183 230.14 Da (*PbPHT1.10*), 编码的氨基酸个数在 294 (*PbPHT3.8*)~1 616 (*PbPHT1.10*), 理论等电点介于 5.24~10.42, 其中只有 *PbPHT1.1*、*PbPHT1.9*、*PbPHT5.1*、*PbPHT5.2* 和 *PbPHT5.3* 是酸性蛋白; 大多数成员不稳定系数小于 40, 为稳定蛋白; 少数成员总平均亲水性小于 0, 为亲水性蛋白 (表 1)。

2.3 闽楠 *PHT* 基因结构和保守基序分析

由图 1 可见: 闽楠 *PHT* 基因有 1~12 个外显子。保守基序和结构域分析表明: 闽楠 *PHT* 成员没有完全统一的基序, 但是各亚家族内部表现出较好的一致性。除了 PHT1 亚家族 *PbPHT1.3* 和 *PbPHT1.8*、

表 1 闽楠 *PHT* 基因家族成员基本信息

Table 1 Basic information of *PHT* gene family members in *P. bournei*

基因亚家族	基因名称	氨基酸个数	分子量/Da	理论等电点	不稳定系数	总平均亲水性(疏水性值)	基因亚家族	基因名称	氨基酸个数	分子量/Da	理论等电点	不稳定系数	总平均亲水性(疏水性值)
PbPHT1	<i>PbPHT1.1</i>	507	54 765.73	5.24	39.28	0.545	PbPHT3	<i>PbPHT3.11</i>	358	39 645.54	8.75	36.80	-0.091
	<i>PbPHT1.2</i>	530	58 479.04	8.93	33.88	0.315		<i>PbPHT3.12</i>	319	35 300.06	9.55	43.06	0.089
	<i>PbPHT1.3</i>	537	59 193.72	8.89	35.11	0.237		<i>PbPHT3.13</i>	334	36 558.13	9.22	42.31	0.176
	<i>PbPHT1.4</i>	502	55 614.00	8.67	34.11	0.223		<i>PbPHT3.14</i>	307	32 921.16	9.61	26.56	0.187
	<i>PbPHT1.5</i>	517	57 636.40	8.23	31.45	0.392		<i>PbPHT3.15</i>	320	35 397.16	9.45	34.67	0.048
	<i>PbPHT1.6</i>	518	57 496.88	8.64	40.07	0.298		<i>PbPHT3.16</i>	324	36 565.27	10.02	34.93	-0.167
	<i>PbPHT1.7</i>	539	59 846.77	8.71	33.07	0.280		<i>PbPHT3.17</i>	297	30 459.27	9.30	28.97	0.194
	<i>PbPHT1.8</i>	540	58 915.49	8.70	29.74	0.339		<i>PbPHT3.18</i>	371	39 530.93	9.31	38.18	0.175
	<i>PbPHT1.9</i>	518	56 223.84	5.63	40.43	0.480		<i>PbPHT3.19</i>	356	38 492.35	9.67	40.40	0.031
	<i>PbPHT1.10</i>	1 616	183 230.14	8.19	41.99	-0.205		<i>PbPHT3.20</i>	331	36 539.20	9.44	43.61	-0.034
PbPHT2	<i>PbPHT2.1</i>	563	58 858.67	9.25	37.54	0.591	<i>PbPHT3.21</i>	357	38 616.78	9.50	28.79	0.059	
	<i>PbPHT2.2</i>	575	60 303.32	9.33	32.08	0.558	<i>PbPHT3.22</i>	309	33 535.18	9.75	28.70	0.127	
	<i>PbPHT2.3</i>	600	66 144.24	8.63	39.25	0.312	<i>PbPHT3.23</i>	830	91 273.52	8.84	47.18	-0.256	
PbPHT3	<i>PbPHT3.1</i>	852	93 137.34	8.97	32.01	0.025	<i>PbPHT3.24</i>	512	54 414.49	9.56	45.15	-0.056	
	<i>PbPHT3.2</i>	305	32 965.29	9.65	38.93	0.160	<i>PbPHT4.1</i>	523	57 210.16	9.62	28.75	0.436	
	<i>PbPHT3.3</i>	375	40 068.61	9.23	40.17	0.156	<i>PbPHT4.2</i>	518	56 338.01	10.42	44.45	0.404	
	<i>PbPHT3.4</i>	377	40 224.75	9.17	40.17	0.151	<i>PbPHT4.3</i>	447	48 404.23	9.40	31.46	0.643	
	<i>PbPHT3.5</i>	509	56 637.27	6.16	32.06	-0.111	<i>PbPHT4.4</i>	558	61 176.23	9.01	47.73	0.303	
	<i>PbPHT3.6</i>	323	35 219.36	10.01	39.00	-0.048	<i>PbPHT4.5</i>	543	59 672.97	8.07	95.17	0.301	
	<i>PbPHT3.7</i>	328	35 570.73	8.64	36.53	-0.048	<i>PbPHT4.6</i>	597	66 446.46	9.31	43.72	0.221	
	<i>PbPHT3.8</i>	294	30 501.51	9.40	32.82	0.243	<i>PbPHT4.7</i>	444	48 173.82	9.46	39.81	0.671	
	<i>PbPHT3.9</i>	304	32 616.12	9.60	37.30	0.217	<i>PbPHT5.1</i>	698	78 009.36	5.90	39.10	0.202	
	<i>PbPHT3.10</i>	394	43 729.81	9.63	43.75	-0.194	<i>PbPHT5.2</i>	698	78 280.51	5.44	45.68	0.187	
							<i>PbPHT5.3</i>	697	77 812.15	6.13	40.47	0.185	

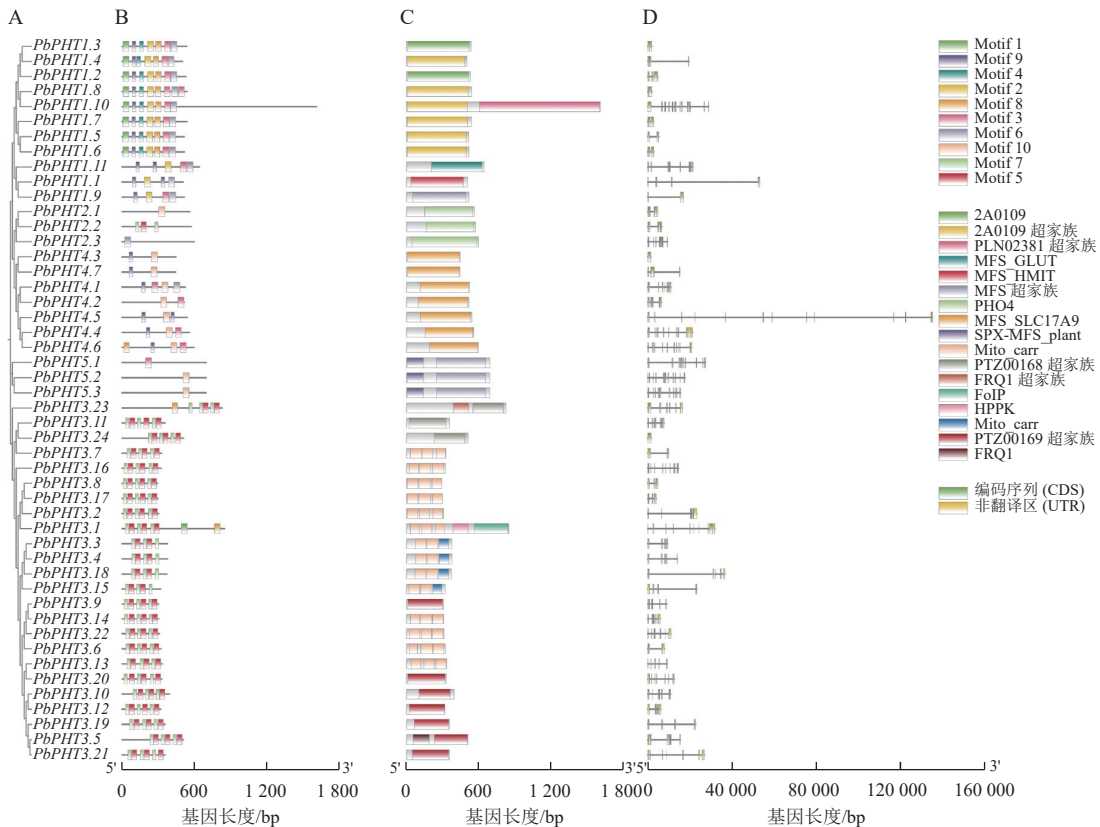


图 1 闽楠 *PHT* 家族成员基因结构、保守基序和保守结构域联合分析

Figure 1 Integrated analysis of gene structure, conserved motifs, and conserved domains of the *PHT* gene family in *P. bournei*

PHT3 亚家族 *PbPHT3.24*、PHT4 亚家族 *PbPHT4.3* 外，其余基因均具有内含子。例如，PHT1 亚家族中 8 个成员具有 Motif 1、Motif 2、Motif 3、Motif 4、Motif 6、Motif 8 和 Motif 9；PHT3 亚家族成员都具有 Motif 5 和 Motif 7；PHT4 亚家族中 6 个成员都具有 Motif 9 和 Motif 10。

2.4 闽楠 PHT 系统进化树构建

利用拟南芥、毛果杨和闽楠共 112 条 PHT 蛋白序列，采用邻近法构建系统进化树。图 2 表明：112 个 PHT 蛋白质可分为 PHT1、PHT2、PHT3、PHT4 和 PHT5 共 5 个亚家族，*PbPHTs* 蛋白在各亚家族中分布不均匀，在 PHT2 亚家族仅有 2 个 *PbPHTs* 蛋白，而在 PHT3 亚家族中，则有 24 个成员。

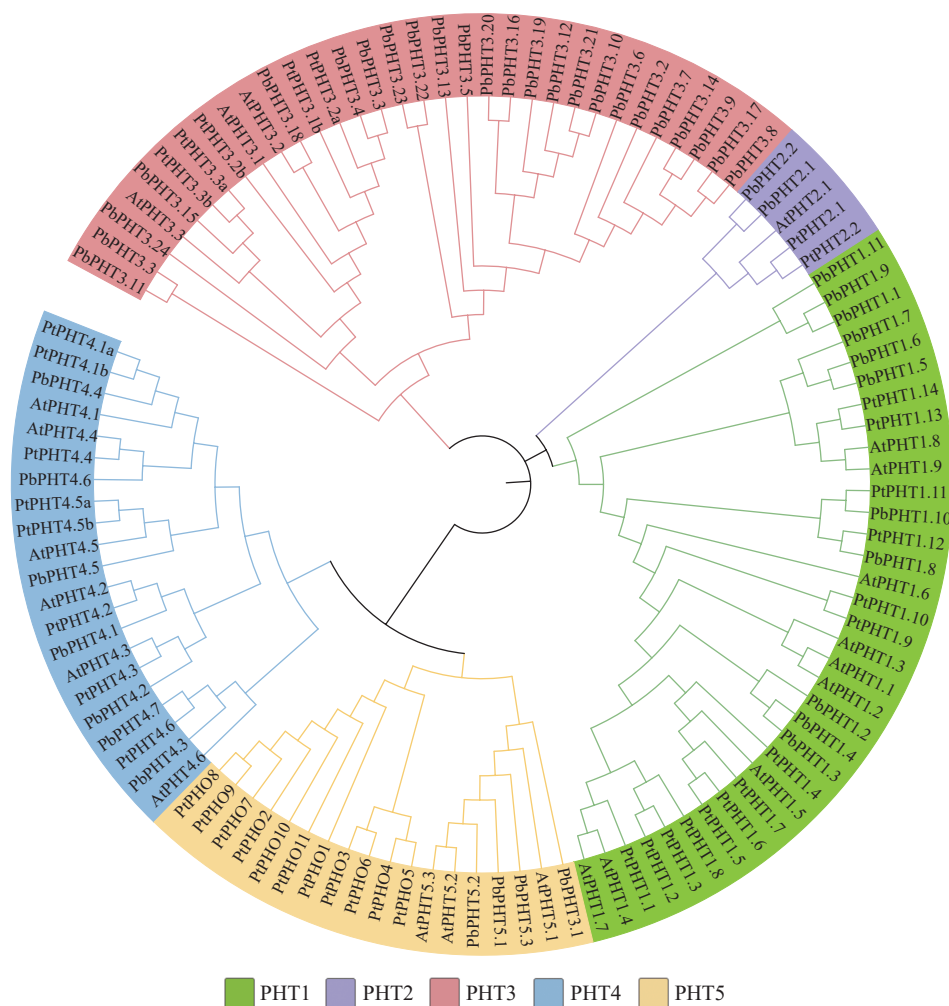


图 2 闽楠 PHT 蛋白系统进化树

Figure 2 Phylogenetic tree of PHT proteins in *P. bournei*

2.5 闽楠 PHT 基因的染色体定位分析

图 3 表明：闽楠 *PHT* 基因不均匀分布在 12 条染色体上，第 4、5、6、7 条染色体上各有 2 个 *PHT* 基因，第 8、9、12 条染色体各有 4 个 *PHT* 基因，第 1 条染色体有 8 个 *PHT* 基因，第 2 条染色体有 11 个 *PHT* 基因，第 3 条染色体有 5 个 *PHT* 基因，第 10 条染色体有 1 个 *PHT* 基因，第 11 条染色体有 3 个 *PHT* 基因。

2.6 闽楠 PHT 顺式作用元件分析

图 4 显示：不同 *PHT* 基因在顺式作用元件的种类和数量上存在明显差异，整体分为生长发育、激素响应、光响应和胁迫响应四大类相关元件。在闽楠 *PHT* 基因启动子区域检测到 2 677 个顺式作用元件，其中激素响应元件数量最多，为 1 087 个，占比为 40.6%，其次为光响应元件 703 个，胁迫响应元件 550 个，生长发育相关元件 337 个。激素响应元件中，茉莉酸甲酯响应元件 (TGACG-motif 与 CGTCA-motif) 最多，为 304 个；ABA 响应元件 (ABRE、ABRE3a、ABRE4) 共 248 个，其中 *PbPHT1.9*

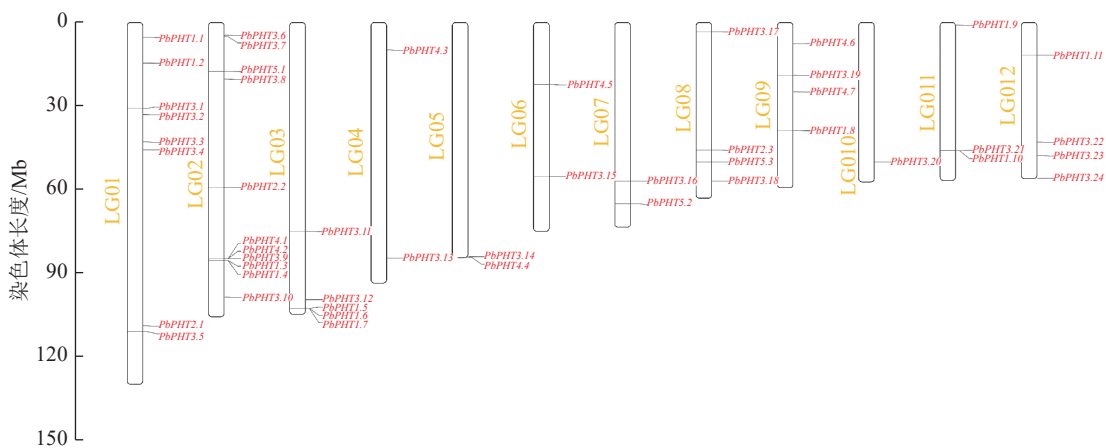


图3 *PbPHT* 基因在 12 条染色体上的定位

Figure 3 Chromosomal localization of *PbPHT* genes on 12 chromosomes

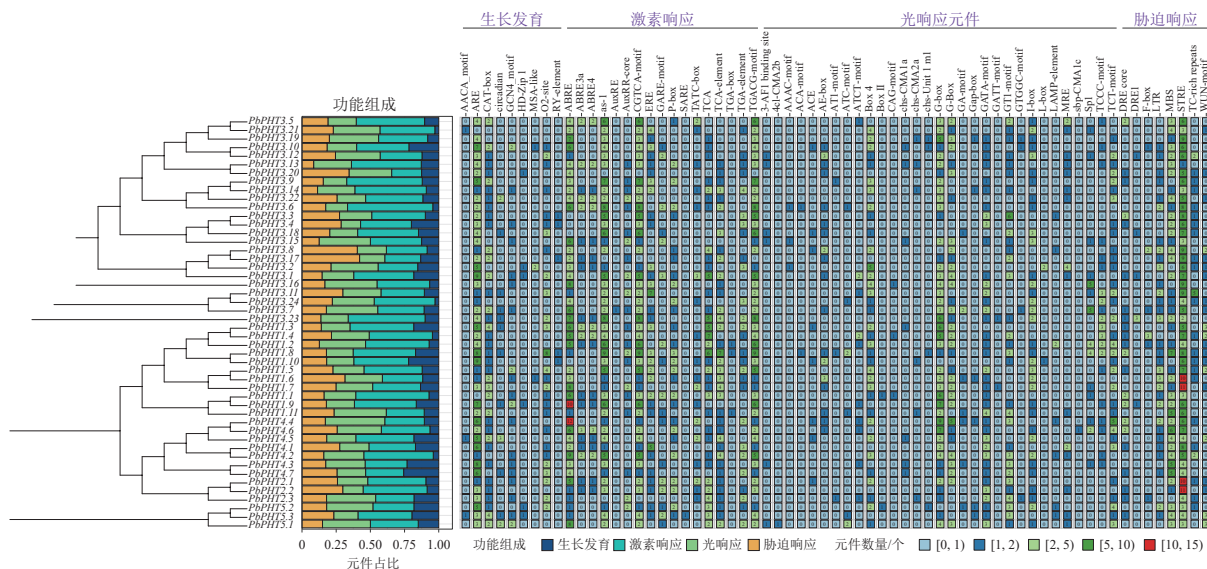


图4 *PbPHTs* 启动子顺式作用元件分析

Figure 4 Analysis of *cis*-regulatory elements in the promoter regions of *PbPHTs*

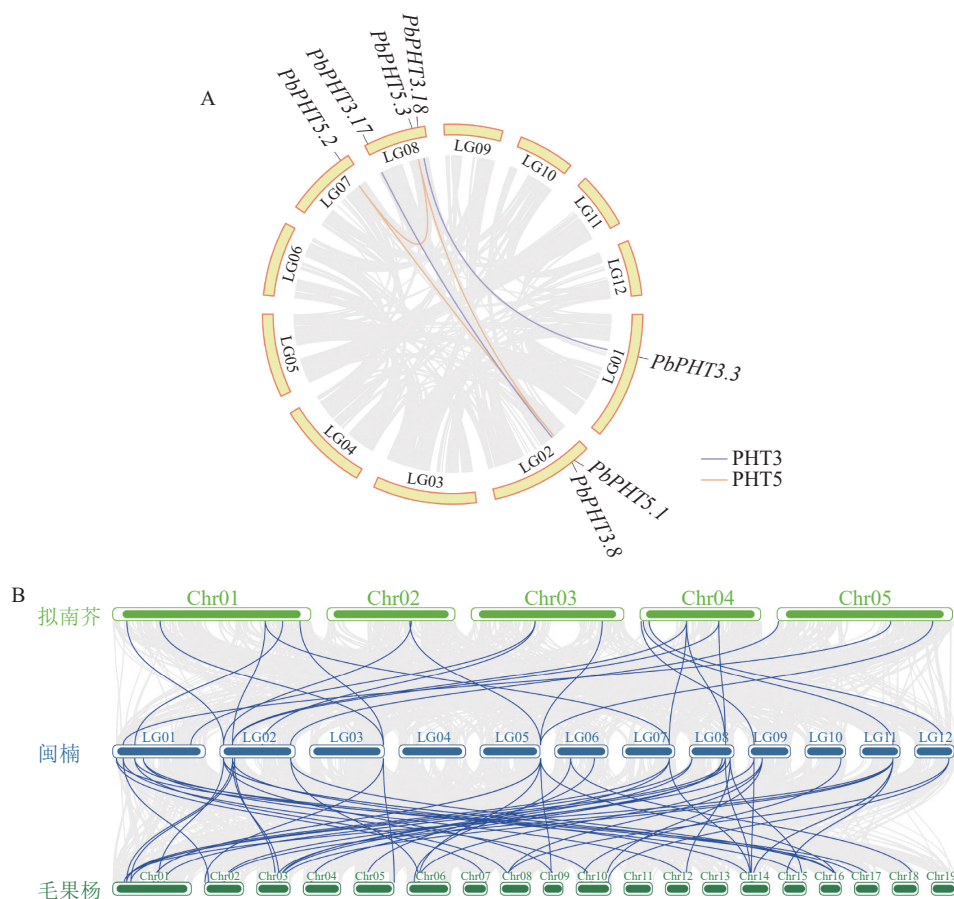
与 *PbPHT4.4* 均含有超过 10 个的 ABA 响应元件。胁迫响应元件方面，所有 *PbPHTs* 基因启动子均检测到 3 个以上胁迫响应元件 (STRE)，其中 *PbPHT1.6*、*PbPHT1.7*、*PbPHT2.1* 和 *PbPHT1.2* 的 STRE 数量均超过 10 个。

2.7 闽楠 *PHT* 种内、种间共线性分析

种内共线性分析 (图 5A) 结果表明：在 *PbPHTs* 成员中存在 5 对片段重复基因，其中在 PHT3 亚家族内发现了 2 对重复基因对 (即 *PbPHT3.3* 与 *PbPHT3.18*，*PbPHT3.8* 与 *PbPHT3.17*)，而在 PHT5 亚家族中，*PbPHT5.1*、*PbPHT5.2* 和 *PbPHT5.3* 互为片段重复。此外，还鉴定出 4 对串联重复基因，分别是 *PbPHT1.3* 和 *PbPHT1.4*、*PbPHT1.5* 和 *PbPHT1.6*、*PbPHT1.6* 和 *PbPHT1.7*、*PbPHT4.1* 和 *PbPHT4.2*，这些重复基因主要分布在 LG02 和 LG03 染色体上。通过与拟南芥、毛果杨 *PHT* 的种间共线性分析结果 (图 5B) 表明：闽楠-拟南芥存在 22 对共线性基因，闽楠-毛果杨存在 52 对共线性基因。

2.8 闽楠 *PHTs* 基因在低磷胁迫下的表达模式分析

利用 RT-qPCR 测定了 6 个 *PHTs* 基因在低磷胁迫处理下的表达模式，结果表明 *PbPHTs* 在 2 个不同家系闽楠幼苗根中诱导表达，而在茎叶中呈不同表达模式 (图 6)。例如，在“靖安”幼苗根中，*PbPHT3.7* 表达水平上调倍数最大，表达量为 ck 的 11 倍。在“宜丰”幼苗根中，*PbPHT5.1* 表达水平上调倍数最大，表达量为 ck 的 4 倍。在茎叶部，*PbPHT4.4*、*PbPHT5.1*、*PbPHT3.23* 在“靖安”和“宜丰”中都下调表达；而 *PbPHT3.21*、*PbPHT3.7*、*PbPHT3.17* 在“靖安”中下调表达，而在“宜丰”中上调表达。

图 5 *PbPHTs* 种内 (A) 和种间 (B) 共线性分析Figure 5 Intraspecific (A) and interspecific (B) collinearity analysis of *PbPHTs*

3 讨论

本研究通过全基因组水平鉴定出闽楠 48 个 *PHT* 家族成员，涵盖 PHT1~PHT5 共 5 个亚家族，成员数目及分布展现出明显的亚家族特异性^[24]。其中，PHT3 亚家族拥有 24 个成员，显著多于其他亚家族，其多拷贝串联重复现象类似于盐芥中 *PHT1;3* 的扩增模式^[13]。PHT1 亚家族中 11 个成员的数量与典型模式植物相近，为闽楠根系对外源无机磷酸盐高效吸收提供了基础^[25]。蛋白理化性质分析显示：除少数成员为酸性或亲水性蛋白外，大多数 PHT 蛋白具有良好的稳定性和中性至碱性等电点，这与它们需要在不同细胞环境中灵活响应氢离子 (H^+) 梯度相一致；类似研究在毛竹 *Phyllostachys edulis* PHT1 家族中也观察到了相同的理化特性分布^[26]。基因结构和保守基序分析进一步揭示：亚家族内部尽管存在基序保守性，但不同亚家族间的结构多样性表明：它们在进化过程中经历了功能分化并获得了新功能，这一点亦与毛竹和茶树 *Camellia sinensis* 等 PHT 家族研究结果相符^[26-27]，也与其他高等木本植物中磷转运蛋白基因家族的进化特点相符，表明闽楠为了适应低磷环境，PHT 家族发生了基因扩增和功能分化^[28]。

此外，闽楠 *PHT* 基因在染色体上的不均匀分布及其顺式作用元件谱的多样性，为深入理解其调控网络提供了重要线索。染色体定位显示：*PHT* 基因集中在第 1~3 条染色体上，且在 LG02、LG03 上存在多对串联重复和片段重复基因对，暗示局部基因扩增是家族扩张的重要驱动力。顺式作用元件分析发现：MYCS、PIBS 等菌根诱导元件以及 ABA、STRE 等胁迫响应元件在不同 *PHT* 启动子中高度富集，可能使特定成员在低磷胁迫和菌根共生条件下迅速调节表达^[29]。

在低磷胁迫条件下，闽楠不同家系 *PHT* 基因的表达具有显著的基因型依赖性，表明其响应磷缺乏的调控网络十分复杂。以“靖安”家系为例，根系中 *PbPHT3.7* 表达量较对照上调 11.2 倍，表明该基因可能通过增强质膜质子泵 (H^+ -ATPase) 活性促进根际磷吸收；而“宜丰”家系液泡膜定位的 *PbPHT5.1* 表达量上调 4.1 倍，暗示其通过调控液泡磷库的动态平衡参与磷再利用过程。此外，茎叶组织中 *PHT* 基因的表达模式存在显著家系异质性，如 *PbPHT3.21*、*PbPHT3.7* 及 *PbPHT3.17* 在“靖安”家系

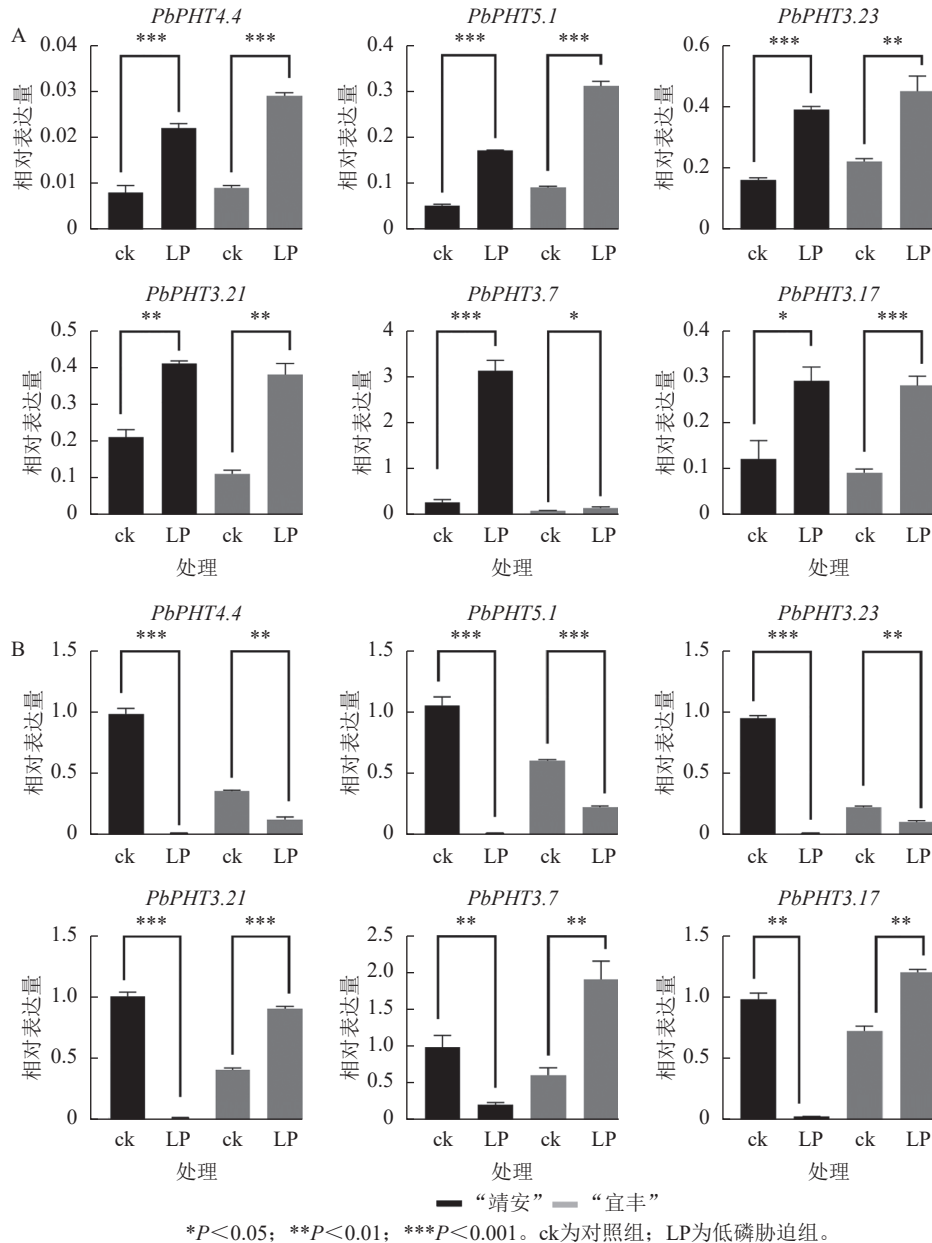


图6 低磷胁迫处理下闽楠 *PHTs* 基因在根 (A) 和茎叶 (B) 中的表达模式

Figure 6 Expression patterns of *PHTs* genes in roots (A) and stems/leaves (B) of *P. bournei* under low phosphorus stress

中下调表达,而在“宜丰”家系中上调1.8~2.5倍,表明这些基因可能通过调控韧皮部磷装载效率介导家系特异性的磷分配策略^[30]。这与棉花 *Gossypium hirsutum* *PHT* 基因表达的组织特异性和基因型依赖性相吻合^[31],进一步印证了 *PHT* 家族在植物磷稳态调控中的核心作用。其中“宜丰”家系能更有效维持叶片与根系的无机磷酸盐动态平衡,其根系在胁迫21 d后无机磷酸盐含量显著下降^[32]。

4 结论

鉴定了48个闽楠 *PHT* 成员,分为 *PHT1*~*PHT5* 共5个亚家族,其中 *PHT3* 成员最多(24个),基因扩增与串联重复现象显著。顺式作用元件分析表明:*PHT* 启动子区富含茉莉酸甲酯(304个)和ABA响应元件(248个),暗示其通过激素信号与逆境响应协同调控磷吸收。低磷胁迫下, *PHT* 基因表达呈显著家系依赖性,筛选出 *PbPHT3.7* 和 *PbPHT5.1* 等关键候选基因,为耐低磷品种选育提供了靶点。

5 参考文献

[1] HU Dandan, CUI Ruifan, WANG Ke, *et al.* The Myb73-GDPD2-GA2ox1 transcriptional regulatory module confers

- phosphate deficiency tolerance in soybean[J]. *The Plant Cell*, 2024, **36**(6): 2176–2200. DOI: [10.1093/plcell/koae041](https://doi.org/10.1093/plcell/koae041).
- [2] MA Bin, ZHANG You, FAN Yanfei, *et al.* Genetic improvement of phosphate-limited photosynthesis for high yield in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, **121**(34): e2404199121. DOI: [10.1073/pnas.2404199121](https://doi.org/10.1073/pnas.2404199121).
- [3] XIANG Chao, REN Jie, ZHAO Xiuqin, *et al.* Genetic dissection of low phosphorus tolerance related traits using selected introgression lines in rice[J]. *Rice Science*, 2015, **22**(6): 264–274. DOI: [10.1016/j.rsci.2015.05.020](https://doi.org/10.1016/j.rsci.2015.05.020).
- [4] 彭铁双. 磷添加对闽楠人工幼林土壤养分元素及微生物的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2022. PENG Tieshuang. *Effects of Phosphorus Addition on Soil Nutrient Elements and Microorganisms in Young Phoebe bournei Plantations*[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2022. DOI:[10.27662/d.cnki.gznlc.2022.000410](https://doi.org/10.27662/d.cnki.gznlc.2022.000410).
- [5] 王春昱. 马尾松 miR156-SPL 调控模块在低磷胁迫下的功能研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023. WANG Chunyu. *Functional Study of the miR156-SPL Regulatory Module in Pinus massoniana under Low Phosphorus Stress*[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023. DOI:[10.27047/d.cnki.ggudu.2023.002694](https://doi.org/10.27047/d.cnki.ggudu.2023.002694).
- [6] OKUMURA S. Phosphate transporter gene family of *Arabidopsis thaliana*[J]. *DNA Research*, 1998, **5**(5): 261–269. DOI: [10.1093/dnares/5.5.261](https://doi.org/10.1093/dnares/5.5.261).
- [7] LIU Fang, CHANG Xiaojian, YE Ying, *et al.* Comprehensive sequence and whole-life-cycle expression profile analysis of the phosphate transporter gene family in rice[J]. *Molecular Plant*, 2011, **4**(6): 1105–1122. DOI: [10.1093/mp/ssr058](https://doi.org/10.1093/mp/ssr058).
- [8] WANG Yueli, LI Ronglan, GUO Yuanhao, *et al.* Genome-wide identification and expression analysis of the phosphate transporter gene family in *Zea mays* under phosphorus stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, **26**(4): 1445. DOI: [10.3390/ijms26041445](https://doi.org/10.3390/ijms26041445).
- [9] ZHANG Chunxia, MENG Sen, LI Mingjun, *et al.* Genomic identification and expression analysis of the phosphate transporter gene family in poplar[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 1398. DOI: [10.3389/fpls.2016.01398](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01398).
- [10] AHMAD I, RAWOOF A, ISLAM K, *et al.* Identification and expression analysis of phosphate transporter genes and metabolites in response to phosphate stress in *Capsicum annum*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, **190**: 104597. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2021.104597](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104597).
- [11] LI Yu, WANG Xue, ZHANG Hao, *et al.* Molecular identification of the *phosphate transporter family 1 (PHT1)* genes and their expression profiles in response to phosphorus deprivation and other abiotic stresses in *Brassica napus*[J]. *PLoS One*, 2019, **14**(7): e0220374. DOI: [10.1371/journal.pone.0220374](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220374).
- [12] MURUGAN N, PALANISAMY V, CHANNAPPA M, *et al.* Genome-wide in silico identification, structural analysis, promoter analysis, and expression profiling of *PHT* gene family in sugarcane root under salinity stress[J]. *Sustainability*, 2022, **14**(23): 15893. DOI: [10.3390/su142315893](https://doi.org/10.3390/su142315893).
- [13] 邓美菊, 王飞, 毛传澡. 植物磷酸盐转运体及其分子调控机制[J]. *植物生理学报*, 2017, **53**(3): 377–387. DENG Meiju, WANG Fei, MAO Chuanzao. Plant phosphate transporters and its molecular regulation mechanism[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, **53**(3): 377–387. DOI: [10.13592/j.cnki.ppj.2017.0003](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2017.0003).
- [14] YE Ying, YUAN Jing, CHANG Xiaojian, *et al.* The phosphate transporter gene *OsPht1;4* is involved in phosphate homeostasis in rice[J]. *PLoS One*, 2015, **10**(5): e0126186. DOI: [10.1371/journal.pone.0126186](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126186).
- [15] 杨少辉, 李爽, 寇莹莹, 等. 盐芥 *ThPHT1;8* 基因的克隆和功能分析[J]. *天津大学学报*, 2018, **51**(4): 380–388. YANG Shaohui, LI Shuang, KOU Yingying, *et al.* Cloning and function analysis of *ThPHT1;8* gene in *Thellungiella salsuginea*[J]. *Journal of Tianjin University*, 2018, **51**(4): 380–388. DOI: [10.11784/tdxbz201704023](https://doi.org/10.11784/tdxbz201704023).
- [16] WANG Li, WANG Qiguang, FU Ningning, *et al.* Cyanidin-3-*O*-glucoside contributes to leaf color change by regulating two *bHLH* transcription factors in *Phoebe bournei*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, **24**(4): 3829. DOI: [10.3390/ijms24043829](https://doi.org/10.3390/ijms24043829).
- [17] 韦如萍, 胡德活, 晏姝, 等. 不同供磷浓度对杉木苗根系和盆栽土壤的影响[J]. *华南农业大学学报*, 2016, **37**(6): 77–83. WEI Ruping, HU Dehuo, YAN Shu, *et al.* Effect of phosphorus concentration on *Cunninghamia lanceolata* seedling roots and potting soil[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2016, **37**(6): 77–83. DOI: [10.7671/j.issn.1001-411X.2016.06.012](https://doi.org/10.7671/j.issn.1001-411X.2016.06.012).
- [18] 吴文景, 梅辉坚, 许静静, 等. 供磷水平及方式对杉木幼苗根系生长和磷利用效率的影响[J]. *生态学报*, 2020, **40**(6): 2010–2018. WU Wenjing, MEI Huijian, XU Jingjing, *et al.* Effects of phosphorus supply levels and methods on root growth

- and phosphorus use efficiency of Chinese fir seedling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(6): 2010–2018. DOI: [10.5846/stxb201811152470](https://doi.org/10.5846/stxb201811152470).
- [19] YANG Xiaoqing, ZHANG Keai, NVSVROT T, *et al.* Phosphate (Pi) stress-responsive transcription factors *PdeWRKY6* and *PdeWRKY65* regulate the expression of *PdePHT1;9* to modulate tissue Pi concentration in poplar[J]. *The Plant Journal*, 2022, **111**(6): 1753–1767. DOI: [10.1111/tpj.15922](https://doi.org/10.1111/tpj.15922).
- [20] 余海霞, 汤行昊, 刘南, 等. 控水与补水条件下连续热浪对闽楠光合特性和生长速率的影响[J]. *生态学报*, 2023, **43**(8): 3224–3235. YU Haixia, TANG Xinghao, LIU Nan, *et al.* Influences of multiple successive heat waves combined with water control and supplement on photosynthetic characteristics and growth rate of *Phoebe bournei* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(8): 3224–3235. DOI: [10.5846/stxb202201190183](https://doi.org/10.5846/stxb202201190183).
- [21] HAN Xiao, ZHANG Junhong, HAN Shuang, *et al.* The chromosome-scale genome of *Phoebe bournei* reveals contrasting fates of terpene synthase (TPS)-a and TPS-b subfamilies[J]. *Plant Communications*, 2022, **3**(6): 100410. DOI: [10.1016/j.xplc.2022.100410](https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100410).
- [22] CHEN Chengjie, WU Ya, LI Jiawei, *et al.* TBtools-II: a “one for all, all for one” bioinformatics platform for biological big-data mining[J]. *Molecular Plant*, 2023, **16**(11): 1733–1742. DOI: [10.1016/j.molp.2023.09.010](https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.09.010).
- [23] ROMBAUTS S, DEHAIS P, VAN MONTAGU M, *et al.* PlantCARE, a plant *cis*-acting regulatory element database[J]. *Nucleic Acids Research*, 1999, **27**(1): 295–296. DOI: [10.1093/nar/27.1.295](https://doi.org/10.1093/nar/27.1.295).
- [24] LÜ Sulian, WANG D, JIANG Ping, *et al.* Variation of *PHT* families adapts salt cress to phosphate limitation under salinity[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, **44**(5): 1549–1564. DOI: [10.1111/pce.14027](https://doi.org/10.1111/pce.14027).
- [25] 刘朝柱, 艾雯妍, 文思颖, 等. 水稻磷转运蛋白 Pht1 家族研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, **29**(9): 1725–1737. LIU Chaozhu, AI Wenyan, WEN Siying, *et al.* Research progress on phosphate transporter Pht1 family in rice[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2023, **29**(9): 1725–1737. DOI: [10.11674/zwyf.2022705](https://doi.org/10.11674/zwyf.2022705).
- [26] 王绍良, 张雯宇, 高志民, 等. 毛竹磷转运蛋白 I 家族基因鉴定及表达模式[J]. *浙江农林大学学报*, 2022, **39**(3): 486–494. WANG Shaoliang, ZHANG Wenyu, GAO Zhimin, *et al.* Identification and expression pattern of phosphorus transporter I family genes of *Phyllostachys edulis*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2022, **39**(3): 486–494. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20210471](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20210471).
- [27] 郭丽娜, 郝心愿, 王璐, 等. 茶树 *CsPHT1;3* 基因特性及其对硒的响应研究[J]. *茶叶科学*, 2023, **43**(2): 173–182. GUO Lina, HAO Xinyuan, WANG Lu, *et al.* Study on the characteristics of *CsPHT1;3* and its response to selenium in tea plants[J]. *Journal of Tea Science*, 2023, **43**(2): 173–182. DOI: [10.13305/j.cnki.jts.2023.02.003](https://doi.org/10.13305/j.cnki.jts.2023.02.003).
- [28] 董旭, 王雪, 石磊, 等. 植物磷转运子 PHT1 家族研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, **23**(3): 799–810. DONG Xu, WANG Xue, SHI Lei, *et al.* Advances in plant PHT1 phosphate transporter family research[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, **23**(3): 799–810. DOI: [10.11674/zwyf.16224](https://doi.org/10.11674/zwyf.16224).
- [29] JIA Hongfang, REN Hongyan, GU Mian, *et al.* The phosphate transporter gene *OsPht1;8* is involved in phosphate homeostasis in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, **156**(3): 1164–1175. DOI: [10.1104/pp.111.175240](https://doi.org/10.1104/pp.111.175240).
- [30] 周梦岩, 何冬梅, 李亚超, 等. 紫色酸性磷酸酶在植物响应低磷胁迫中的作用研究进展[J]. *分子植物育种*, 2021, **19**(11): 3763–3770. ZHOU Mengyan, HE Dongmei, LI Yachao, *et al.* Research progress of the role of purple acid phosphatase in plant response to low phosphorus stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, **19**(11): 3763–3770. DOI: [10.13271/j.mpb.019.003763](https://doi.org/10.13271/j.mpb.019.003763).
- [31] 孙森, 李鹏程, 郑苍松, 等. 低磷胁迫对不同基因型棉花苗期根系形态及生理特性的影响[J]. *棉花学报*, 2018, **30**(1): 45–52. SUN Miao, LI Pengcheng, ZHENG Cangsong, *et al.* Effects of low phosphorus stress on root morphology and physiological characteristics of different cotton genotypes at the seedling stage[J]. *Cotton Science*, 2018, **30**(1): 45–52. DOI: [10.11963/1002-7807.smdhl.20180103](https://doi.org/10.11963/1002-7807.smdhl.20180103).
- [32] 张漪曼, 路龙俊, 张毓婷, 等. 闽楠紫色酸性磷酸酶基因 (*PAPs*) 家族分析及 3 个 *PAPs* 在低磷胁迫下的功能[J]. *林业科学*, 2025, **61**(5): 146–160. ZHANG Yiman, LU Longjun, ZHANG Yuting, *et al.* Analysis of purple acid phosphatases genes (*PAPs*) family in *Phoebe bournei* and the functions of three *PAPs* under low phosphorus stress[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2025, **61**(5): 146–160. DOI: [10.11707/j.1001-7488.LYKX20240323](https://doi.org/10.11707/j.1001-7488.LYKX20240323).