

DOI: 10.13324/j.cnki.jfcf.202505002

# 福建山樱花 *PEBP* 基因家族鉴定 及 *FT* 基因功能预测

余燕华, 傅成杰, 陈剑勇, 周显臻

(福建林业职业技术学院林学系, 福建南平 353000)

**摘要:** 为探明蔷薇科植物早花性状的遗传基础及开花调控机制, 以东亚特有的早花观赏树种福建山樱花为研究对象, 采用全基因组比对、系统发育分析、保守基序与顺式作用元件分析、加权基因共表达网络分析等方法对其 *PEBP* 基因家族进行系统研究。结果表明, 福建山樱花 *PEBP* 基因家族在成员组成和基序结构上与近缘物种高度保守, 且枝-位点模型未检测到正选择信号, 推测其家族成员未发生明显功能分化。表达分析结果显示, *PcamFT* 基因在花组织中特异性高表达, 其启动子区域富含 G-box 光响应元件, 缺失 AE-box 和 GT1 等负调控元件, 提示该基因易受光周期调控。共表达网络分析鉴定出 33 个表达模块, 其中模块 25 与花组织高度相关, *PcamFT* 基因正属于该模块, 并与 *API1*、*SEP3*、*AGL1* 等关键开花调控因子共表达。蛋白互作网络预测进一步显示, *PcamFT* 基因可能通过与这些 MADS-box 因子形成转录复合体, 参与花分生组织的身份确立及花器官发育。

**关键词:** 福建山樱花; *PEBP* 基因家族; *FT* 基因; 早花性状; 花期调控

**中图分类号:** Q945.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 2096-0018(2025)06-0664-09



开放科学标识码  
(OSID 码)

## Identification of the *PEBP* gene family and functional prediction of *FT* gene in *Prunus campanulata*

YU Yanhua, FU Chengjie, CHEN Jianyong, ZHOU Xianzhen

(Department of Forestry, Fujian Forestry Vocational and Technical College, Nanping, Fujian 353000, China)

**Abstract:** To elucidate the genetic basis of early flowering and the molecular mechanisms underlying floral regulation in plants of Rosaceae, this study selected *Prunus campanulata*, an early-flowering ornamental plant endemic to East Asia, as the target species. Genome-wide comparison, phylogenetic analysis, conserved motif and *cis*-acting element prediction, weighted gene co-expression network analysis (WGCNA) were employed to characterize the *PEBP* gene family and its role in floral induction. The results revealed that the member composition and motif structure of the *PEBP* gene family in *P. campanulata* were highly conserved compared with those in related species, and no significant positive selection was detected based on branch-site models, indicating a lack of functional divergence among family members. Expression profiling showed that *PcamFT* gene exhibited high tissue-specific expression in floral organs. Promoter analysis indicated an enrichment of light-responsive G-box elements and the absence of AE-box and GT1 repressive elements, suggesting its transcriptional regulation may be highly responsive to photoperiodic signals. WGCNA identified 33 co-expression modules, among which the module 25 showed the strongest positive correlation with floral tissue. *PcamFT* gene was assigned to this module and was co-expressed with several core MADS-box floral regulators, including *API1*, *SEP3*, and *AGL1*. Protein-protein interaction analysis indicated that *PcamFT* gene may interact with these transcription factors to form regulatory complexes that promoted floral meristem identity establishment and organ differentiation.

**Key words:** *Prunus campanulata*; *PEBP* gene family; *FT* gene; early flowering trait; regulation of flowering time

开花时间的精准调控是植物应对环境变化、实现生殖成功的重要策略, 不仅直接影响物种的生态适应性, 还为农业性状的改良提供了重要潜力<sup>[1-2]</sup>。磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (phosphatidyl ethanolamine-binding proteins, PEBP) 高度保守, 广泛参与植物从营养生长向生殖生长的转变及器官形态建成<sup>[3]</sup>, 主要分为 3 个功能分支, 分别与开花位点 *T* (*FT*)、终花基因 1 (*TFL1*)、*FT* 与 *TFL1* 母源基因 (*MFT*) 的形

收稿日期: 2025-05-09 修回日期: 2025-07-27

基金项目: 南平市自然科学基金项目“福建山樱花良种选育技术研究”(N2021J015)。

第一作者简介: 余燕华(1984-), 女, 副教授, 从事种苗繁育研究。Email: yuyanhua@fjlzy.com。

通信作者: 周显臻(1992-), 男, 讲师, 从事生物信息学研究。Email: zxz92322@nwafu.edu.cn。

成和表达有关。*FT* 基因是成花信号通路的核心元件, 能整合光周期、春化、植物年龄及自主发育等多种信号, 驱动茎尖分生组织向花分生组织的转化, 从而启动开花进程<sup>[4]</sup>。已有研究<sup>[5-7]</sup>在多种蔷薇科 (*Rosaceae*) 植物中解析了 *PEBP* 基因家族的进化特征与功能分化, 并证实 *FT* 基因在花芽分化和开花调控中发挥关键的正向调节作用, 但福建山樱花 (*Prunus campanulata*) *PEBP* 基因家族的成员组成、表达特征及其参与开花调控的机制尚缺乏系统研究。

福建山樱花是东亚特有的早花观赏树种, 其花期普遍早于同属其他物种 14~28 d, 是探索蔷薇科植物开花时间调控及其适应性进化机制的理想模型<sup>[8]</sup>。尽管其早花性状具有重要的生态和园艺价值, 但目前其形成机制尚未被充分阐明<sup>[9]</sup>, 制约了其在分子育种与花期精准调控等方面的实际应用潜力。基因家族的扩张、编码序列的多态性以及启动子区顺式作用元件的变异, 是驱动基因功能多样化与表达调控重塑、进而影响植物关键性状进化的重要机制<sup>[10-12]</sup>。因此, 系统解析福建山樱花 *PEBP* 基因家族的基因组特征与表达调控模式, 对于揭示这些特征与其早花表型形成之间的密切关系至关重要。

本研究以福建山樱花为研究对象, 系统鉴定其 *PEBP* 基因家族成员, 并结合蔷薇科 8 个代表物种的 *PEBP* 基因家族数据, 综合开展系统发育分析、保守基序与结构特征比对、启动子区顺式调控元件预测、选择压力分析及共表达网络构建等研究工作, 重点探究福建山樱花 *PEBP* 基因家族是否通过序列变异实现了功能分化, 其关键成员 *FT* 基因的启动子区顺式元件组成是否存在特异性变异, *FT* 基因如何与其他基因形成调控网络协同驱动开花过程。本研究旨在揭示福建山樱花早花表型的分子基础, 以期对蔷薇科植物花期调控机制研究提供新见解, 并为其花期改良与分子育种提供理论依据与基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 *PEBP* 基因家族成员鉴定

在蔷薇科基因组数据库 (genome database for rosaceae, GDR) 中获取 9 种参试植物 [福建山樱花 (*Pcam*)、山桃 (*P. davidiana*, *Pda*)、扁桃 (*P. dulcis*, *Prudu*)、新疆桃 (*P. ferganensis*, *Pfe*)、杏 (*P. armeniaca*, *PARG*)、光核桃 (*P. mira*, *Pmi*)、甘肃桃 (*P. kansuensis*, *Pka*)、欧洲甜樱桃 (*P. avium*, *Pav*) 和桃 (*P. persica*, *Pp*)] 的全部编码蛋白的氨基酸序列、编码序列 (coding dna sequence, CDS) 以及基因组结构注释文件 (GFF3 格式), 参试植物数据来源如表 1 所示。从蛋白质家族 (protein families, Pfam) 数据库 (<http://pfam.xfam.org>) 中获得 *PEBP* 基因的典型结构域特征文件 (编号 PF01161), 通过 HMMER 3.0 软件<sup>[13]</sup> 隐马尔可夫模型 (hidden Markov model, HMM) 算法筛选出参试植物 *PEBP* 的蛋白序列。为进一步确定预测的 *PEBP* 基因家族成员, 通过 Pfam 数据库检测所有候选蛋白所含的结构域, 去除不含 *PEBP* 保守结构域的蛋白序列。

表 1 参试植物数据来源

Table 1 Data sources of tested plants

参试植物 Tested plant	数据库 Database	网址 Web address
福建山樱花 <i>Pcam</i>	<i>Prunus campanulata</i> Genome v1.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/17650653">https://www.rosaceae.org/Analysis/17650653</a>
山桃 <i>Pda</i>	<i>Prunus davidiana</i> Whole Genome v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/11857924">https://www.rosaceae.org/Analysis/11857924</a>
扁桃 <i>Prudu</i>	<i>Prunus dulcis</i> Lauranne Genome v1.0	<a href="https://www.rosaceae.org/species/prunus/prunus_dulsis/lauranne/genome_v1.0">https://www.rosaceae.org/species/prunus/prunus_dulsis/lauranne/genome_v1.0</a>
新疆桃 <i>Pfe</i>	<i>Prunus ferganensis</i> Whole Genome v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/12080705">https://www.rosaceae.org/Analysis/12080705</a>
杏 <i>PARG</i>	<i>Prunus armeniaca</i> Genome v1.0	<a href="https://www.rosaceae.org/species/prunus_armeniaca/genome_v1.0">https://www.rosaceae.org/species/prunus_armeniaca/genome_v1.0</a>
光核桃 <i>Pmi</i>	<i>Prunus mira</i> Whole Genome v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/12080707">https://www.rosaceae.org/Analysis/12080707</a>
甘肃桃 <i>Pka</i>	<i>Prunus kansuensis</i> Whole Genome v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/12080706">https://www.rosaceae.org/Analysis/12080706</a>
欧洲甜樱桃 <i>Pav</i>	<i>Prunus avium</i> Tieton Genome v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/Analysis/9262820">https://www.rosaceae.org/Analysis/9262820</a>
桃 <i>Pp</i>	<i>Prunus persica</i> Whole Genome Assembly v2.0	<a href="https://www.rosaceae.org/species/prunus_persica/genome_v2.0.a1">https://www.rosaceae.org/species/prunus_persica/genome_v2.0.a1</a>

### 1.2 *PEBP* 蛋白序列比对和系统发育分析

利用 Mafft 程序对上一步获得的 *PEBP* 蛋白序列进行比对<sup>[14]</sup>, 之后用 Gblock 程序提取序列中的保守区域。将比对好的序列, 利用 ModelTest-NG 程序选择最佳模型构建系统发育树<sup>[15]</sup>。最终, 利用 RAxML-NG 程序, 以 “JTTDCMut+G4” 为替换模型, 构建最大似然法 (maximum likelihood, ML) 系统发

育树, Bootstrap 值设置为 1 000。

### 1.3 蛋白保守基序与基因启动子区顺式作用元件预测

将所筛选到的 9 种参试植物的 *PEBP* 基因对应的蛋白序列提交到在线分析工具 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>), 对蛋白序列中含有的保守基序(motif)类型和排列进行分析。氨基酸序列检索设置最大基序数值为 10, 其他参数选择默认参数。从参试植物基因组序列中提取 *PEBP* 基因家族成员转录起始位点上游 2 000 bp 的序列, 选用 PlantCARE 在线工具 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 分析启动子区的顺式作用元件。

### 1.4 福建山樱花 *PEBP* 基因家族选择压力分析

采用 PAML 4.9 软件<sup>[16]</sup>通过 Branch-site 模型进行选择压力分析, 将 *PEBP* 基因家族各亚群的祖先枝设为前景枝以分析该亚群分化形成时是否受到选择压力的影响; 将亚群中福建山樱花的序列设为前景枝, 则可分析福建山樱花在演化过程中是否受到选择压力的影响。分析时选用 Model A (Model = 2, NSsites = 2) 作为备择假设模型, 选用 Null Model A (Model = 2, NSsites = 2, fix\_omega = 1, omega = 1) 作为零假设模型, 最后通过计算两两嵌套模型  $2\Delta L$  似然值之间卡方值的显著情况来判断备择假设模型和零假设模型间的差异性。

### 1.5 福建山樱花基因表达数据获取与表达模式聚类分析

福建山樱花根、叶、花、叶柄和茎的转录组测序数据下载自美国国家生物信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)的 SRA 数据库(编号 SRR23365082~SRR23365096)。转录组数据分析流程如下: 使用 FastQC 软件对 FASTQ 文件进行质量评估, 识别并去除低质量的序列、接头序列以及污染序列; 利用 HISAT2 软件比对工具将高质量的测序读段比对到福建山樱花参考基因组上, 使用 Feature Counts 工具根据基因注释文件计算每个基因的读数数目, 生成基因表达量矩阵<sup>[17]</sup>。*PEBP* 基因家族成员在各时间点的平均表达量经过  $\log_2$  转换后用于绘制可视化热图。应用 R 包 WGCNA(v1.70) 程序分析基因表达数据<sup>[18]</sup>。

### 1.6 候选基因组织特异性表达分析

为分析候选基因的组织表达模式, 选择在植物组织中广泛存在且稳定表达的肌动蛋白基因 *ACTIN* 作为内参基因, 于 2025 年 2 月分别采集福建山樱花的根、叶、花、叶柄和茎组织进行检测, 每个样品设置 3 个生物学重复。以花组织为对照, 采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算候选基因在各组织中的相对表达量。实时荧光定量-聚合酶链式反应(real-time fluorescent quantitative-polymerase chain reaction, RT-qPCR)使用 SYBR Select Master Mix (Applied Biosystems, Madrid, CA, USA) 试剂盒, 在 ABI PRISM 7500 FAST Sequence Detection System (Applied Biosystems, Madrid, CA, USA) 平台上进行。反应体系总量为 20  $\mu\text{L}$ , 包括 1  $\mu\text{L}$  模板 cDNA、10  $\mu\text{L}$  SYBR Select Master Mix、1  $\mu\text{L}$  上游引物、1  $\mu\text{L}$  下游引物, 其余体积用无 RNA 酶的超纯水补足。PCR 扩增程序如下: 50  $^{\circ}\text{C}$  预变性 2 min, 95  $^{\circ}\text{C}$  变性 2 min; 接着进行 40 个循环, 每个循环包括 95  $^{\circ}\text{C}$  3 s 和 60  $^{\circ}\text{C}$  30 s。

## 2 结果与分析

### 2.1 福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员鉴定及亚群划分

通过比对分析, 从福建山樱花基因组中共鉴定出 5 个 *PEBP* 家族基因, 其基因号分别为 Pcam\_evm.TU.ctg19.136、Pcam\_evm.TU.ctg16.728、Pcam\_evm.TU.ctg4.1327、Pcam\_evm.TU.ctg10.616 和 Pcam\_evm.TU.ctg18.304。利用从 9 种参试植物中鉴定到的 42 条 *PEBP* 基因对应的蛋白序列构建系统进化树(图 1), 根据桃中已报道的 5 条 *PEBP* 基因序列(*PpTFL1*, *PpFT*, *PpMFT*, *PpBFT*, *PpCEN*), *PEBP* 基因家族可分为 5 个亚群<sup>[19]</sup>。根据系统发育分析结果, 可确定 Pcam\_evm.TU.ctg19.136、Pcam\_evm.TU.ctg 16.728、Pcam\_evm.TU.ctg4.1327、Pcam\_evm.TU.ctg10.616、Pcam\_evm.TU.ctg18.304 对应的基因分别为 *PcamMFT*、*PcamFT*、*PcamBFT*、*PcamTFL1*、*PcamCEN*。

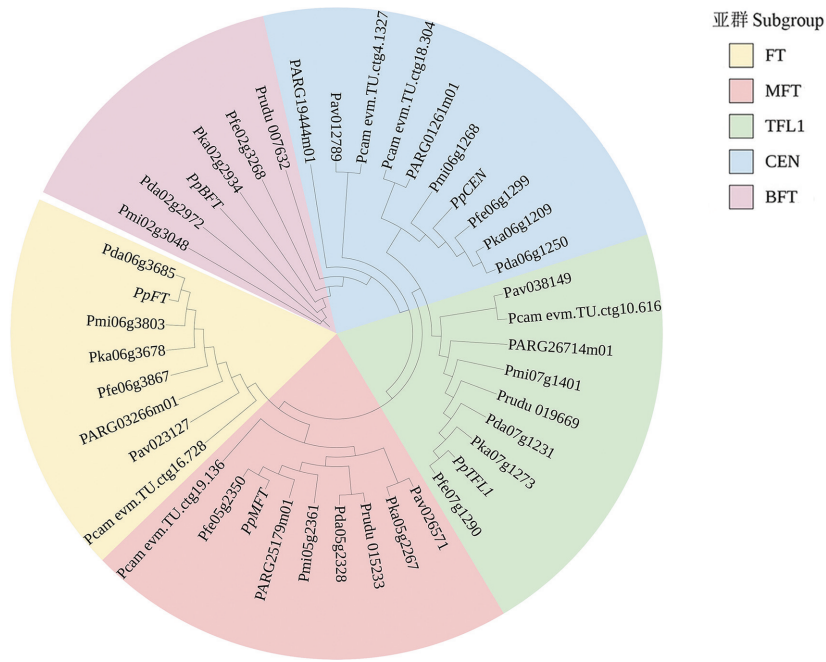


图 1 9 种参试植物 *PEBP* 基因家族的系统进化树分析  
Figure 1 Phylogenetic tree of *PEBP* gene family members in 9 tested plants

### 2.2 福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员的功能分化

将从 9 种参试植物中鉴定到的 42 条 *PEBP* 基因对应的蛋白序列进行保守基序分析, 设定共有 10 种基序类型存在于家族成员中, 结果如图 2 所示。福建山樱花 *PEBP* 基因家族 5 个成员与其所属亚群的其余序列在基序类型上不存在差别。通过枝-位点模型分析后发现, 福建山樱花 *PEBP* 基因家族 5 个成员相比于亚群中的其余序列, 均未能检测到显著的正选择压力信号。根据正选择压力分析结果能判断福建山樱花 *PEBP* 基因家族 5 个成员与其所属亚群的其余序列相比是否出现功能分化, 保守基序分析和正选择压力分析结果均支持福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员与其直系同源基因之间未出现功能分化。

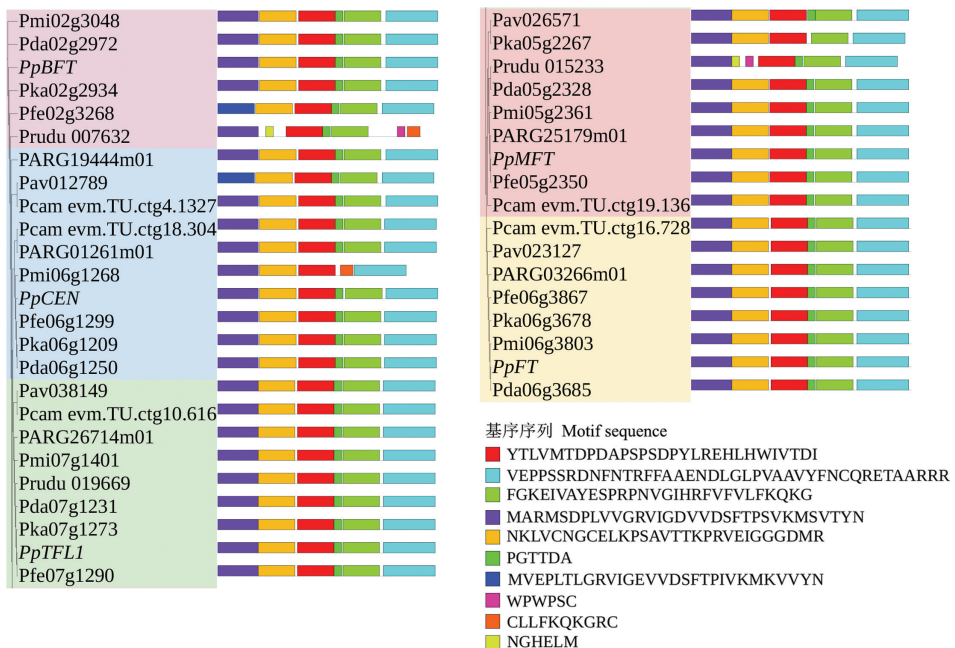


图 2 9 种参试植物 *PEBP* 基因家族成员的保守基序  
Figure 2 Conserved motifs of *PEBP* gene family members in 9 tested plants

### 2.3 福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员的表达模式与调控元件

为进一步了解福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员的功能，对其在不同组织部位的表达情况进行分析，结果(图 3)表明，只有属于 FT 亚群的 *PcamFT* 基因在花中有较高表达，其余 4 个 *PEBP* 基因在花中几乎没有表达。

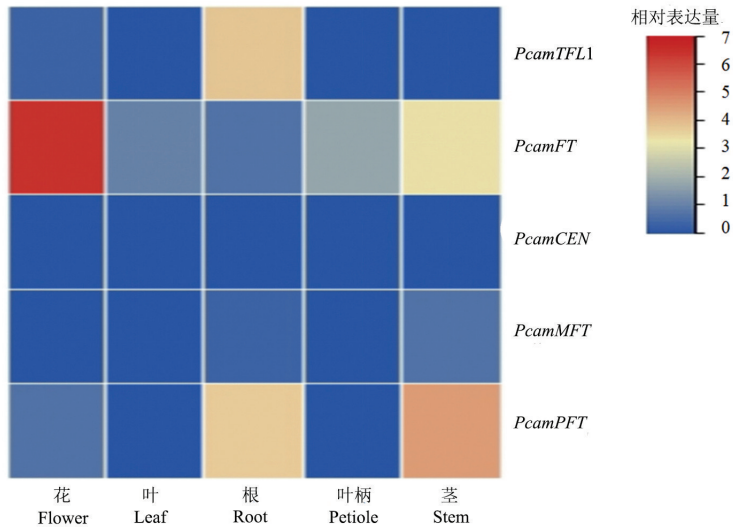


图 3 福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员在不同组织中的相对表达量

Figure 3 Relative expression levels of *PEBP* gene family members in different tissues of *P. campanulata*

参试植物扁桃缺失 *FT* 基因，其余 8 个参试植物的顺式作用元件的类型和拷贝数如表 2 所示。对于光响应元件，各参试植物的 *FT* 基因在数量上有较大差异，只有 TCT-motif 数在所有 *FT* 基因中相近；福建山樱花的 G-box 元件比其他参试植物多，但是其 AE-box 和 GT1-motif 则缺失。关于激素响应元件，所有 *FT* 基因启动子中均包含乙烯响应转录因子和脱落酸响应元件 (abscisic acid-responsive element, ABRE) 和赤霉素响应元件 P-box，但只有欧洲甜樱桃中存在赤霉素响应元件基序 (gibberellin-responsive element motif, GARE-motif)。对于应激响应元件，低温响应元件 (low-temperature responsive element, LTR) 仅存在于欧洲甜樱桃的 *FT* 基因启动子中，与响应胁迫反应的 WRKY 转录因子的结合位 W-box 在 8 个 *FT* 基因启动子区域中均有检测到。此外，所有参试植物的 *FT* 基因启动子中都存在髓母细胞瘤转录因子 (*v-myb* avian myeloblastosis viral oncogene homolog, MYB)、髓细胞瘤转录因子 (myelocytomatosis transcription factor, MYC) 的结合位点。在 *FT* 基因的启动子区域中，8 个 *FT* 基因中鉴定出 5~7 个基本元件即 CCAAT-box。

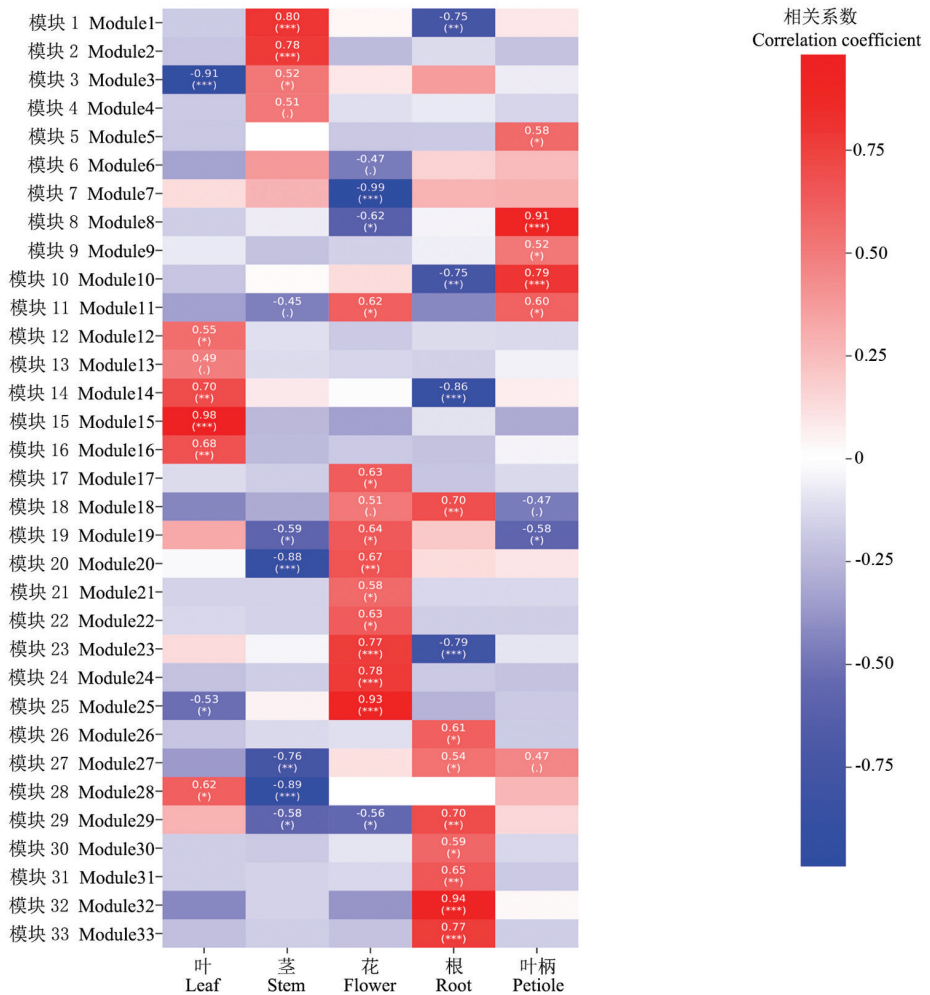
表 2 参试植物 *FT* 基因的顺式作用元件类型及数量

Table 2 Types and copy numbers of cis-acting elements in *FT* genes of tested plants

参试植物 Tested plant	光响应元件 Light-responsive element				激素响应元件 Plant hormone-responsive element			应激响应元件 Stress-responsive element		转录因子结合元件 Transcription factor-binding element		基本元件 Basic promoter element
	G-box	AE-box	GT1-motif	TCT-motif	ABRE	GARE-motif	P-box	LRT	W-box	MYB	MYC	CCAAT-box
福建山樱花 <i>Pcam</i>	3	0	0	3	3	0	1	0	1	2	3	5
新疆桃 <i>Pfe</i>	1	1	2	3	1	0	1	0	1	6	2	5
光核桃 <i>Pmi</i>	1	1	2	3	1	0	1	0	1	7	1	7
山桃 <i>Pda</i>	1	1	3	3	1	0	1	0	1	5	2	6
甘肃桃 <i>Pka</i>	1	1	3	3	1	0	1	0	1	7	2	7
欧洲甜樱桃 <i>Pav</i>	1	0	1	3	1	1	1	1	1	5	3	7
桃 <i>Pp</i>	1	1	2	3	1	0	1	0	1	5	1	6
杏 <i>PARG</i>	1	0	2	4	2	0	1	0	1	6	2	6

### 2.4 福建山樱花 *FT* 基因的互作预测

利用福建山樱花各组织中的基因表达量数据, 进行加权共表达网络分析, 寻找能与 *FT* 基因互作的基因, 结果鉴定出 33 个具有不同表达模式的模块。为了进一步探索这些模块与组织特异性性状之间的潜在关联性, 对模块特征值与不同组织类型进行相关性分析, 结果(图 4)表明, 有 10 个模块与花组织的形成呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 其中, 模块 25 与花组织形成的相关性最强。



注: \* 表示  $P < 0.05$ ; \*\* 表示  $P < 0.01$ ; \*\*\* 表示  $P < 0.001$ 。Note: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

图 4 福建山樱花基因表达模块-性状关联分析

Figure 4 Module-trait associations of *P. campanulata* genes

模块 25 基因的京都基因和基因组数据库富集分析结果如图 5 所示, 模块 25 的基因在 04131 膜运输、04144 内吞、00020 柠檬酸循环(TCA cycle)、04031 GTP 结合蛋白以及 00040 戊糖-葡萄糖醛酸相互转化等通路中显著富集。由于 *FT* 基因正属于模块 25, 进一步鉴定了该模块中与 *PcamFT* 基因关联度最高的前 50 个基因, 发现包含多个开花相关基因。在 string 数据库中以拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 蛋白序列及其互作关系为基础, 预测这些基因的互作关系, 以 *FT* 基因作为互作网络中的核心基因, 发现其与拟南芥 *AGAMOUS* 基因 1 号 (*AGL1*)、花瓣 1 基因 (*AP1*) 以及花萼 3 基因 (*SEP3*) 可能存在互作关系。此外, 虽然 E2F 靶基因 1 (*ETG1*)、胚胎发育缺陷基因 2813 号 (*EMB2813*) 和 DNA 聚合酶  $\delta$  4 号亚基 (*POLD4*) 之间存在互作关系, 但与 *FT* 基因均无互作关系(图 6)。

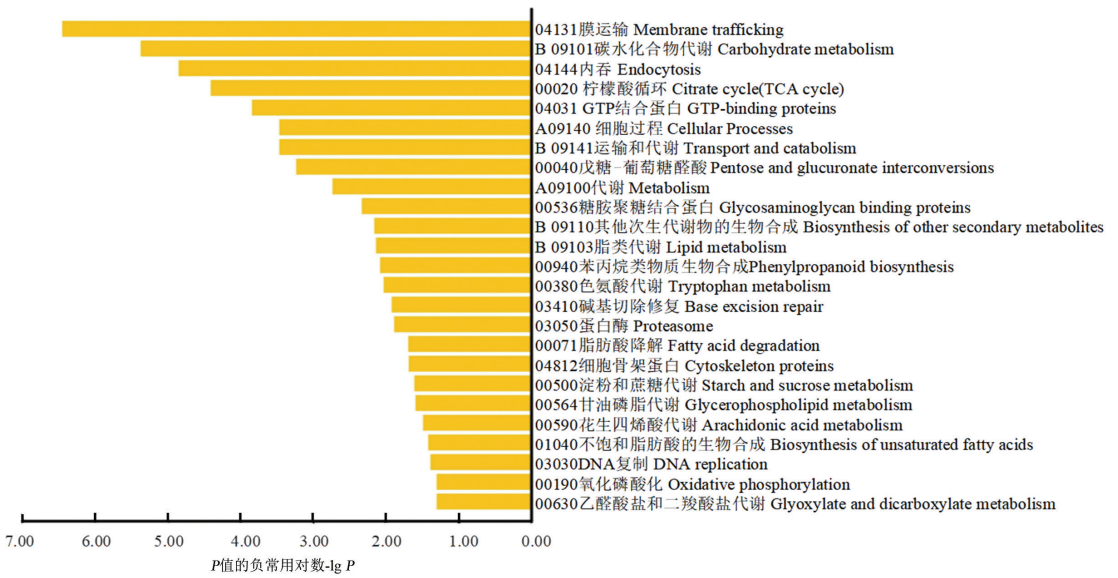
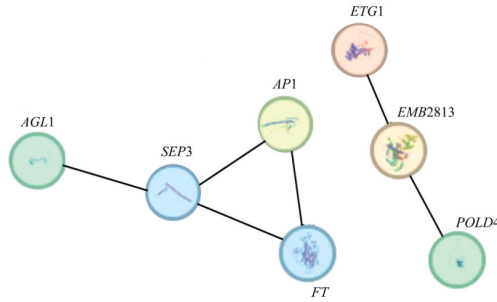


图 5 模块 25 基因的京都基因和基因组数据库富集分析

Figure 5 Kyoto Encyclopedia of genes and genomes enrichment analysis of genes in the module 25



注：黑线表明存在互作关系。Note: black lines indicate the existence of interactions.

图 6 福建山樱花 FT 基因的互作基因预测

Figure 6 Interactions with FT genes in P. campanulata

### 2.5 候选基因组织表达分析

AGL1、AP1、SEP3 基因与 FT 基因在福建山樱花中表现出高度相似的表达模式，均在花组织中相对表达量最高，而在根、叶、叶柄和茎等营养器官中的相对表达量较低(图 7)。COL5 基因是与光周期响应相关的重要调控因子<sup>[20]</sup>，但其表达趋势与 FT 基因不同，其在叶、叶柄和茎的相对表达量较高，在根中的相对表达量最低，而在花中的相对表达量较低。这一结果与共表达网络预测一致，支持 FT 基因可能与 AGL1、AP1 和 SEP3 基因在花发育中存在功能协同，而与 COL5 基因之间则可能缺乏直接的互作关联。为解析 PcamFT 与共表达基因(AP1、SEP3)的调控关系，分析了 PcamAP1 和 PcamSEP3 的启动子区(转录起始位点上游 2 000 bp)，结果显示：PcamAP1 启动子含 2 个 G-box 元件(CACGTG，位置-707/-1 215)，但是 PcamSEP3 启动子没有 G-box 元件的存在。

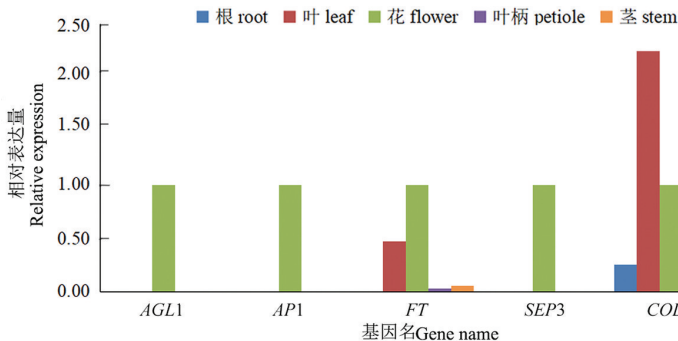


图 7 与福建山樱花 FT 基因互作的候选基因在不同组织中的相对表达量

Figure 7 Relative expression levels of candidate genes interacting with FT in different tissues of P. campanulata

### 3 讨论与结论

保守的基序组成与排列模式通常预示相似的功能, 而正选择压力是驱动蛋白功能分化的重要力量<sup>[21-22]</sup>, 福建山樱花 *PEBP* 基因家族在成员组成、基序保守性及选择压力上与参试的近缘物种无显著差异, 这说明福建山樱花 *PEBP* 基因家族成员与近缘物种直系同源基因间未发生功能分化。*PEBP* 基因家族中 *FT* 基因编码蛋白是开花素的主要成分之一, 能促进植物的生殖生长, 而其他成员(如 *TFL1*)通常抑制开花<sup>[23]</sup>。异源超量表达蔷薇科物种的 *FT* 同源基因可导致转基因植物早花, 而超量表达 *TFL1* 基因则导致晚花<sup>[24]</sup>。本研究中, 福建山樱花 *FT* 基因在花中的高表达提示其在局部组织(如花原基)中的快速积累, 可能加速了花器官分化的进程。同时, 其他 *PEBP* 基因家族成员在花中表达的普遍缺失, 可能共同促成了其早花表型。

植物开花的早晚由成花素 *FT* 的表达水平直接决定, 而成花素 *FT* 的表达水平则直接由 *FT* 基因的转录水平决定<sup>[25]</sup>。本研究发现, 福建山樱花 *FT* 基因启动子区展现出独特的顺式作用元件组成: 富含光响应核心元件 G-box, 却缺失了抑制性元件 AE-box 和 GT1-motif。G-box 是光周期信号通路的核心元件, 可与光响应转录因子(如 HY5、PIFs)结合, 正向调控 *FT* 基因表达<sup>[26]</sup>。因此, *PcamFT* 启动子区 G-box 数量的显著增加, 可能增强其对光信号的敏感性, 使其在较短的日照条件下即可激活开花程序。与此同时, AE-box(参与光响应负调控)和 GT1(与逆境信号偶联)的缺失可能进一步解除对 *FT* 基因的转录抑制。这种“增强激活”与“削弱抑制”的双重作用, 很可能使 *PcamFT* 基因在较低强度光照或较短时间的光周期诱导下即可达到表达阈值, 从而成为福建山樱花早花的关键调控因素之一。

虽然植物开花整合子基因(*FT*、*SOC1* 和 *LFY*)的功能保守, 但是开花时间调控机制存在物种特异性<sup>[27-29]</sup>。本研究通过共表达网络预测并结合 RT-qPCR 验证, 发现 *PcamFT* 基因与 MADS-box 家族成员 *AGL1*、*AP1* 和 *SEP3* 在花组织中呈现高度同步的表达模式, 这强烈提示它们在花的发育过程中存在功能协同。*FT* 蛋白在叶片维管束中合成后, 运输至茎顶端分生组织, 与 bZIP 类转录因子开花基因 *D(FD)* 蛋白结合形成异源二聚体复合物(*FT-FD*)。该复合物通过 *FD* 蛋白的 DNA 结合结构域识别并结合下游基因(如花分生组织特性基因 *AP1* 等)启动子区的 G-box 元件, 从而激活开花相关基因的表达。*AP1* 基因可以促进花形成相关分生组织标记基因 *LFY* 基因的表达<sup>[30]</sup>, 而 *LFY* 基因又可直接激活 *FD* 基因表达<sup>[31]</sup>, 这种相互激活表达放大了开花信号, 保证开花相关基因的高水平表达水平。*AGL1* 作为 MADS-box 转录因子家族成员, 通常参与花分生组织维持与花被发育<sup>[32]</sup>。本研究中 *AGL1* 与 *FT* 基因的共表达及同步高表达模式, 可能暗示其通过物理互动或遗传上位性调控 *FT* 基因的局部活性, 但具体机制需进一步验证。

本研究首次在全基因组水平系统鉴定了福建山樱花 *PEBP* 基因家族, 揭示其在成员组成、保守基序和选择压力方面与近缘物种高度保守, 功能未发生显著分化。福建山樱花 *PEBP* 基因家族核心成花素基因(*PcamFT*)在花组织中呈现特异性高表达, 其启动子区发生显著变异——富集光响应 G-box 元件并缺失 AE-box 和 GT1-motif 抑制元件, 这可能是其对光周期信号敏感度增高、响应提前进而促成早花的重要分子基础; 进一步通过共表达网络分析及 RT-qPCR 验证, 揭示 *PcamFT* 与 *AP1*、*SEP3*、*AGL1* 等 MADS-box 核心开花调控因子在花发育过程中高度协同表达, 提示它们可能通过形成转录复合体或参与正反馈网络协同驱动花分生组织身份确立与器官分化。本研究系统阐明了福建山樱花 *FT* 基因的表达特征、独特的转录调控机制及其与关键开花因子的协同网络, 为深入解析其早花分子机制及蔷薇科植物花期分子设计育种提供了重要理论基础与候选基因资源。

### 参考文献

- [1] 杨小凤, 李小蒙, 廖万金. 植物开花时间的遗传调控通路研究进展[J]. 生物多样性, 2021, 29(6): 825-842.
- [2] KARDAILSKY I, SHUKLA V K, AHN J H, et al. Activation tagging of the floral inducer *FT* [J]. Science, 1999, 286(5 446): 1 962-1 965.
- [3] 李永光, 任辉, 张英杰, 等. 十字花科植物 *PEBP* 基因家族的分子进化[J]. 生物多样性, 2022, 30(6): 21 545.
- [4] BÖHLENIUS H, HUANG T, CHARBONNEL-CAMPAA L, et al. *CO/FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees[J]. Science, 2006, 312(5 776): 1 040-1 043.
- [5] 吴水涵, 宋炎峰, 李蒙, 等. 染井吉野樱 *PEBP* 基因家族鉴定及生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2023, 21(7):

2 152–2 160.

- [6] 王云梦, 宋贺云, 刘娟, 等. *FT* 和 *TFL1* 基因调控植物开花的分子机理[J]. 植物生理学报, 2022, 58(1): 77–90.
- [7] 贾晓凤, 白艳红, 蒲高斌, 等. 忍冬 *Flowering Locus T* 基因家族鉴定及在开花进程中的表达分析[J]. 山东农业科学, 2025, 57(3): 10–18.
- [8] 吕月良, 陈樟, 施季森. 福建山樱花研究现状、开发前景与育种策略[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2006, 30(1): 115–118.
- [9] 陈雅静. 福建山樱花花期生物学特性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [10] ZHOU X Z, LI Z Y, CHEN K Y, *et al.* The expansion of oligopeptide transporters in *Melampsora larici-populina* may reflect its adaptation to a phytoparasitic lifestyle[J]. *Gene*, 2024, 920: 148–506.
- [11] GOYAL P, DEVI R, VERMA B, *et al.* WRKY transcription factors: evolution, regulation, and functional diversity in plants[J]. *Protoplasma*, 2023, 260(2): 331–348.
- [12] CARROLL S B. Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution[J]. *Cell*, 2008, 134(1): 25–36.
- [13] EDDY S R. Accelerated profile HMM searches[J]. *PLoS Computational Biology*, 2011, 7(10): e1002195.
- [14] KATO K, STANDLEY D M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30(4): 772–780.
- [15] DARRIBA D, POSADA D, KOZLOV A M, *et al.* ModelTest-NG: a new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2020, 37(1): 291–294.
- [16] YANG Z H. PAML 4: Phylogenetic analysis by maximum likelihood[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2007, 24(8): 1586–1591.
- [17] LIAO Y, SMYTH G K, SHI W. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features[J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(7): 923–930.
- [18] LANGFELDER P, HORVATH S. WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis[J]. *BMC Bioinformatics*, 2008, 9(1): 559.
- [19] 谭彬, 魏鹏程, 栗焕楠, 等. 桃 PEBP 基因家族全基因组鉴定及桃 *TFL1* 基因功能分析[J]. 果树学报, 2020, 37(10): 1443–1454.
- [20] HASSIDIM M, HARIR Y, YAKIR E, *et al.* Over-expression of *CONSTANS-LIKE5* can induce flowering in short-day grown *Arabidopsis*[J]. *Planta*, 2009, 230(3): 481–491.
- [21] SHIU S H, BYRNES J K, PAN R S, *et al.* Role of positive selection in the retention of duplicate genes in mammalian genomes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(7): 2232–2236.
- [22] BEISSWANGER S, STEPHAN W. Evidence that strong positive selection drives neofunctionalization in the tandemly duplicated *polyhomeotic* genes in *Drosophila* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(14): 5447–5452.
- [23] 闫小玲, 郝琴, 申孜, 等. 毛竹 *PheFT1* 基因的表达、蛋白互作及生物学功能分析[J]. 林业科学, 2025, 61(4): 140–152.
- [24] 王桢. 蔷薇科和矮牵牛开花基因 *FT/TFL1* 和 *SOC1* 功能的保守性与分化性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [25] 宋春晖, 李晓朋, 杨梓健, 等. 成花素基因 *FT* 调控植物开花和发育的研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2025, 55(7): 1332–1346.
- [26] 杨达, 范梓晗, 杨静莉. 植物光敏色素作用因子调控植物下胚轴伸长的研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2025, 56(2): 179–188.
- [27] 陈丽婷, 阎媛媛. 陆地棉开花整合子调控机制解析[J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(6): 11–21.
- [28] 林方惠, 辛立海, 刘铭, 等. 参薯 *FT* 基因上游调控因子筛选及互作验证[J/OL]. 分子植物育种, 2023, 1(1): 1–13[2025-07-25]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231114.1331.002>.
- [29] 王猛. 栽培油莎豆开花调控基因 *FT* 的功能解析和雄性发育的细胞基础[D]. 郑州: 河南大学, 2024.
- [30] TAN M J, YE J M, TURNER N, *et al.* Antidiabetic activities of triterpenoids isolated from bitter melon associated with activation of the AMPK pathway[J]. *Chemistry & Biology*, 2008, 15(3): 263–273.
- [31] ISELI T J, TURNER N, ZENG X Y, *et al.* Activation of AMPK by bitter melon triterpenoids involves CaMKK $\beta$ [J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62309.
- [32] 何财林, 卢晶, 郭会会, 等. 藜麦 *MADS-box* 基因家族的全基因组鉴定和表达分析[J]. 生物技术通报, 2025, 41(1): 157–172.