生物技术通报
·综述与专论· BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2022, 38(2):184-194

植物磷稳态的调控机制

刘潮 褚洪龙 吴丽芳 唐利洲 韩利红
（曲靖师范学院生物资源与食品工程学院 云南省高校云贵高原动植物多样性及生态适应性进化重点实验室 云南省高校特色果酒技术创新与应用工程研究中心，曲靖 655011）

摘 要： 磷是植物必需的重要营养元素之一，是生物大分子的重要组成部分，在植物生命过程中发挥着不可或缺的作用。维持体内磷稳态对于植物的生长发育和环境应答至关重要。多种信号分子参与调控植物对磷的吸收和转运。植物维持磷稳态主要包括土壤磷的活化、磷的吸收、转运、存储和再利用等过程，涉及磷胁迫响应、转录因子调节、miRNA 调节、菌根共生、细胞器间转移等磷调节机制。未来的磷营养机制研究需要跨学科知识的融合，由模式植物研究转向栽培作物。全面总结了植物细胞磷吸收和转运的核心分子及其作用机制的研究进展，旨在为作物品种改良和遗传育种提供重要借鉴。

关键词： 磷稳态；低磷胁迫；菌根真菌；转录因子；miRNA
DOI：10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-0472

Regulation Mechanism of Phosphate Homeostasis in Plants

LIU Chao CHU Hong-long WU Li-fang TANG Li-zhou HAN Li-hong
(*College of Biological Resource and Food Engineering*, *Key Laboratory of Yunnan Province Universities of the Diversity and Ecological Adaptive Evolution for Animals and Plants on Yungui Plateau*, *Yunnan Engineering Research Center of Fruit Wine*, *Qujing Normal University*, *Qujing* 655011)

Abstract: Phosphorus is one of the essential plant macronutrient, which is an important component of life macromolecules, and plays an indispensable role in the process of plant life cycle. Maintaining phosphate homeostasis is critical for plant growth and environmental response. Phosphate homeostasis uptake and transport in plants involves multiple signaling molecules. The process of plant maintaining phosphate homeostasis mainly includes the activation of soil phosphate homeostasis, the uptake and transportation of phosphate homeostasis, the allocation and remobilization of phosphate in plants. It involves phosphate homeostasis mechanisms such as response to low phosphate homeostasis stress, transcription factor regulation, miRNA regulation, mycorrhizal symbiosis, inter organelle transfer regulation and so on. The research of phosphate homeostasis nutrition mechanism in the future needs the integration of interdisciplinary knowledge, from model plant research to commercial crops. In this paper, we summarized the latest research progress on the core molecules and their mechanisms of uptake and transport of phosphate in plant cells,aiming to provide an important reference for crop engineering and breeding strategies.

Key words: phosphate homeostasis；low phosphate homeostasis stress；mycorrhizal fungi；transcription factor；miRNA

矿质元素直接参与细胞的生长发育和新陈代谢等基本生命过程，是真核生物生长和代谢所必需的重要成分。磷（phosphorus，P）是植物必需的三大元素之一，维持细胞磷稳态对植物的生长和产量至关重要，磷素营养一直是植物营养学研究的热点问题之一。植物以 $H_2PO_4^-$ 和 HPO_4^{2-} 的磷酸根离子（inorganic phosphate，Pi）形式从土壤中获取磷，而土壤磷主要以有机磷和无机磷的形式存在，大部分

收稿日期：2021-04-12
基金项目：国家自然科学基金项目（32060710，31860057），云南省地方本科高校基础研究联合专项（2018FH001-006，202001BA070001-002，202001BA070001-017）
作者简介：刘潮，男，博士，副教授，研究方向：植物逆境生物学；E-mail：liuchao_80@163.com
通讯作者：韩利红，女，博士，副教授，研究方向：真菌系统发育与进化；E-mail：hanlihong9527@126.com

磷酸根离子被土壤固相吸附或与土壤中的阳离子形成难溶的磷酸盐，植物实际可利用的无机磷严重不足。全世界 30% 以上作物的生长受到磷的限制，土壤缺磷是限制作物产量和品质的重要因素[1]。传统农业需要施用大量磷肥，在提高作物产量的同时，也带来了肥料利用率低和环境污染等一系列问题，导致部分农田土壤富磷，培育合理而高效利用磷素的高产优质农作物是农业可持续发展的重要内容。由于磷矿石属于不可再生资源，未来几十年内将面临枯竭，提高植物对磷的利用效率成为现代农业面临的主要问题之一[1]。随着生物信息学和现代分子生物学技术的发展，人们对植物磷素的吸收和转运、维持磷内稳态平衡的分子机制有了越来越深刻的理解，这在基础研究和农业生产上均具有重要的意义。本文对植物磷稳态的调控机制进行综述，旨在为深入理解植物磷营养的吸收、转运和内稳态调控机制，以及通过遗传工程提高作物磷吸收及利用效率提供借鉴。

1　植物的磷稳态

磷是核酸、磷脂和 ATP 等生命大分子的重要组成成分，在植物光合作用、呼吸作用和能量转换等重要生命过程中发挥了不可或缺的作用[2]。适当的细胞磷浓度是维持植物生理生化反应所必需的，能提高作物的抗寒、抗旱和抗病等能力。缺磷直接影响植物体中核蛋白的形成和细胞的分裂、增殖，抑制主根生长，促进侧根和根毛伸长，但根系总长度保持稳定[3]。低磷条件下，植物产生一系列适应性反应，通过改变根系结构、分泌酸性磷酸酶、诱导与菌根真菌共生、增强外部磷的获取和内部磷的循环与再利用来维持磷的动态平衡[2]。营养生长阶段，磷素主要集中在幼芽和根尖，而生殖生长阶段，磷素通过再利用转移到种子或者果实中。前人通过正向或反向遗传学、功能缺失突变体或过表达的转基因植物等鉴定了多个参与植物细胞磷稳态调节的基因。磷胁迫响应因子 PHR（phosphate starvation response）和磷转运载体 PHT（phosphate transporter）构成了植物磷信号通路中的关键调节模块，在维持不同细胞器间的磷稳态中起重要作用（图 1）。进化过程中，为维持磷稳态，植物在转录、转录后和翻译后水平上形成了复杂的响应土壤磷含量变化、磷信号传感和级联的分子机制，用以调控根系结构、有机酸分泌、低磷适应相关基因表达、菌根形成等[1, 4]。许多转录因子、miRNAs 和磷转运体参与磷信号通路，其活性受糖和植物激素信号调控。高盐、干旱、低温和病原等环境胁迫显著影响植物对养分的吸收和利用，低磷胁迫信号与环境应激信号通路间可能存在互作关系[5]。提高磷效率可以通过提高植物对磷的获取效率和利用效率来实现。因此，揭示植物响应磷含量和调节磷平衡的分子机制不仅具有重要的生物学意义，还将为开发“磷高效”农作物和农业可持续发展奠定理论基础。

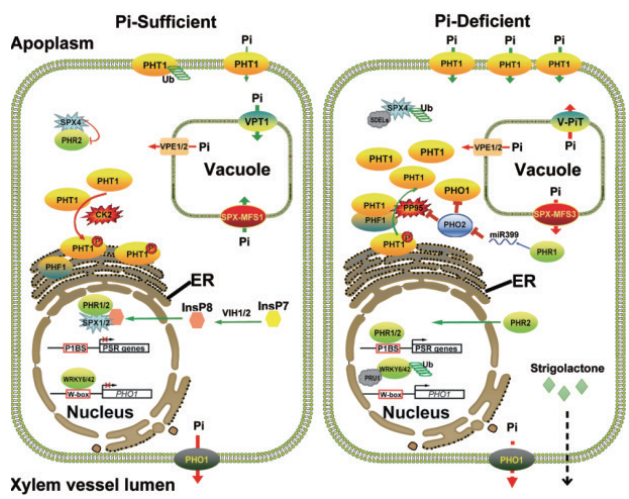

图 1　植物细胞磷稳态调控的核心分子[6-8]

Fig. 1　Core elements involved in cellular-level phosphorus homeostasis[6-8]

2　土壤磷的活化

根系是植物吸收磷的主要器官，根系释放的有机阴离子对磷吸收有重要作用，柠檬酸循环产生的低分子量有机酸（如柠檬酸、苹果酸和丙二酸和草酸等）通过与无机磷和有机磷竞争吸附位点或配体促进矿物溶解，提高土壤磷的有效性[9]。水稻（*Oryza sativa*）分泌酸性磷酸酶 OsPAP10c 至土壤环境中，提高了水稻根系表面磷酸酶活性，利用其自身启动子提高 *OsPAP10c* 表达，显著促进水稻生长和单株产量[10]。低磷胁迫下，植物通过增加根系分泌物、侧根和根毛长度与密度，改变根的形态和结构，诱

导磷饥饿响应基因表达，从而提高植物磷的吸收能力[2]。转录组和代谢组数据显示，低磷胁迫 4 周后，燕麦（*Avena sativa*）根系柠檬酸和苹果酸分泌增加，48 个与有机阴离子生物合成和外排有关的基因持续上调表达[11]。在缺磷条件下，耐低磷模式植物白羽扇豆（*Lupinus albus*）产生大量紧密排列的丛生根，通过一氧化氮（nitric oxide，NO）的积累增加根系磷吸收表面积，同时大量分泌质子、有机酸和酸性磷酸酶，从而增加土壤中磷的有效性[12]。不同磷响应模式基因型的大豆（*Glycine max*）根系蛋白质组学比较研究发现多个具丰度差异的蛋白质，包含多个参与羧酸合成的酶，如苹果酸脱氢酶和异柠檬酸脱氢酶等[13]。针对这些酶的合成调控相关基因的深入研究对于了解有机酸的产生和释放机制具有重要指导意义。

3 植物磷吸收的调控机制

植物缺磷引起根系外部形态结构改变，包括侧根、根毛密度和长度的增加[1]。植物进化出应对缺磷的一系列适应性反应称为磷饥饿反应（phosphate starvation response，PSR）。低磷信号通过触发木质部细胞中生长素的增加，诱导 TMO5/LHW（target of monopteros 5/lonesome highway）二聚体引发的维管细胞中细胞分裂素的生物合成，改变表皮细胞生长，增加根毛密度，提高拟南芥的磷获取[14]。在缺磷条件下，白羽扇豆可能通过 *LaABCG36s* 和 *LaABCG37s* 参与的生长素调控，促进了丛生根的形成，提高了植物对低磷的耐受性[12]。

转录因子调控是 PSR 的重要组成部分。PHRs 是一类含 MYB-CC 结构域的磷素正调控转录因子，其功能受磷素负调控因子 SPX4 抑制[15]。植物磷吸收很大程度上依赖于质膜定位的 PHT1，其由质膜磷酸转运蛋白家族基因 *PHT1* 编码，受多个基因在不同水平上的调控，PHR1 是控制磷吸收和分配、花青素积累和碳代谢的关键转录激活剂[4]。PHR1 由 MYB 转录因子家族 DNA 结合蛋白基因所编码，通过结合 P1BS 元件，启动下游包括 *PHT1* 在内的多个 PSR 基因表达[16-20]。水稻中 *OsPHR1*–*OsPHR4* 均响应磷胁迫信号，并冗余调控了低磷诱导基因的表达，*OsPHR2* 和 *OsPHR4* 过表达均导致转基因水稻的茎尖磷积累增加，且 *OsPHR2* 的过表达也会促进根伸长和根毛增殖，而 *OsPHR4* 主要在维管组织中表达，且贯穿整个生长发育周期[21-22]。水稻磷转运蛋白 OsPHT1；3 和 OsPHT1；8 介导了极低磷浓度条件下磷的吸收、转运和再利用，MYCS（mycorrhiza transcription factor binding sequence）和 P1BS（PHR1 specific binding sequence，GnATATnC）是植物菌根诱导 PHT 基因启动子中必需的调控元件，*IPS1*（induced by phosphate starvation 1）基因通过介导级联信号调节 *PHT1s* 和 *PHO1* 的表达，调控植物根系的活动和磷从地下到地上的运输[21]。磷充足时，几乎检测不到 *IPS1*（induction by phosphate starvation 1）的表达，但低磷条件会诱导 *IPS1* 的高度表达[23]。拟南芥中 9 个 *PHT1* 基因受低磷诱导表达，*Pht1*；*1* 和 *Pht1*；*4* 双突变体对磷的吸收能力比野生型降低了 75%[24]。

microRNA（miRNA）是一类 20–24 个核苷酸的内源非编码小 RNA，多以单拷贝、多拷贝或基因簇的形式存在于基因组中，通过干扰转录或翻译介导靶基因的下调表达，在细胞内发挥重要调节作用。一些 miRNAs 可响应低磷胁迫信号，并被运输到不同器官中，通过调节磷吸收相关基因的表达来增强对磷的吸收，响应植物对磷的应答反应[25]。miR399 和 miR827 受 PHR1 正调控，miR399 通过靶向 *PHO2* 提高 *PHT1* 表达，系统调节磷稳态[26-27]。玉米中 miR399 特异性受低磷胁迫诱导上调表达，miR399 过表达的转基因玉米植株成熟叶片边缘出现磷中毒表型，miR399-PHO2 调控通路保守的存在于玉米、拟南芥、水稻中[27]。长链非编码 RNA（PILNCR1）可与 PHO2 竞争性结合 miR399，在玉米磷信号调控中发挥平衡作用[27]。在许多植物物种中，miR399 基因家族的表达与菌根定殖呈负相关[28]。低磷胁迫下，Hvu-miR399 调控其靶基因 *HvPHO2* 下调表达，并释放出磷转运蛋白 PHO1 和 PHT1s，促进磷酸盐的吸收和转运[29]。miR393 通过调节生长素受体在细胞水平上负调控丛枝菌根的发育[30]。除此之外，多个 miRNA 家族成员参与了植物对磷稳态的调节，如 miR169、miR395、miR778 等在调控植物磷的吸收和转运中发挥作用[25, 31]。

多数陆生植物通过与丛枝菌根真菌（arbuscular

mycorrhizal fungi，AMF）共生，在根皮层细胞中分化出丛枝，以增加矿质养分（尤其磷素）的获取[32]，共生植物通过感受磷营养状况控制共生菌根的发生和发展[33]。这一过程由复杂的信号网络进行调控，包括植物激素、microRNAs 和多肽分子[34]。低磷胁迫强烈诱导了独脚金内酯（strigolactone，SL）的生物合成，SL 刺激番茄（*Solanum lycopersicum*）根系分泌丛枝菌根分支因子，促进了 AMF 与植物的共生[35]（图 1）。ABCG 类蛋白 PDR1（pleiotropic drug resistance 1）驱动了矮牵牛（*Petunia hybrida*）SL 向根际的运输，*PDR1* 过表达植株加强 SL 合成和 AMF 菌丝分支，促进侧根形成、根毛伸长和菌根形成，显著提高了低磷条件下的磷吸收和植物生物量[36]。首个被克隆的高亲和磷酸盐转运体是源自酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）的 *PHO84*[37]，而菌根真菌 PHO84 型 H^+/Pi 共转运体参与了外生菌根共生界面中磷的卸载[38]。植物与 AMF 的互作存在物种差异性，7 种 AMF 分别接种蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula*）和番茄，发现在 AMF 定殖、植物营养吸收和生长、植物磷吸收相关基因表达水平均存在明显差异[33]。蒺藜苜蓿的菌根共生必需转录调节因子 IPD3（interacting protein of does not make infections 3）和 IPD3L 促进菌丝在植物根系内部的生长，在高磷环境下具有稳定信号传递的功能[39]。

根瘤是豆科植物生物固氮的主要场所，在植物氮磷平衡调节过程中发挥重要作用。研究发现，大豆根瘤中 GmPHR 和 GmPHT1 之间存在复杂的网络调控关系，高表达 *GmPHT1*；*11* 增强了磷的积累和固氮酶活性，二者在共同维持根瘤磷动态平衡中发挥作用[40]。miR2111 作为茎尖－根部转运信号，通过抑制结瘤的负调因子 TML（too much love），活化根部细胞分裂素感知因子 LHK1（lotus histidine kinase 1）和自动调节的茎尖因子 HAR1（hypernodulation aberrant root formation 1），促进根瘤菌的侵染[41]。

植物磷稳态受到多种植物激素的调节作用。根尖通过感受环境 PO_4^{3-} 浓度，调节根系生长和对磷的响应，生长素（auxin）、脱落酸（abscisic acid，ABA）、赤霉素（gibberellin，GA）、细胞分裂素（cytokinins，CK）和乙烯（ethylene）等植物激素参与其中[42]。低磷条件下，水稻根系生长素 IAA 浓度增加，促进膨胀素（expansin）基因表达，增加根系的长度和表面积[43]。ABA 通过抑制低磷诱导的果胶甲基酯酶活性和磷酸转运蛋白基因 *OsPT6* 表达，降低果胶含量，负调控根和地上部可溶性磷的含量，从而减少细胞壁磷的再利用及其向地上部的转运[44]。GA 在番茄幼苗的磷饥饿反应起双重作用，促进了根系初生根的生长，抑制了幼苗中花青素积累及其相关基因的表达[45]。玉米素（zeatin）是重要的细胞分裂素，在植物根/茎生长平衡中发挥重要作用，拟南芥通过增加顺式玉米素（cis-zeatin，cZ）/反式玉米素（trans-zeatin，tZ）的比例对低磷胁迫信号做出响应，cZ 通过促进根和根毛的伸长，提高根系从周围环境中吸收磷的能力[46]。低磷条件下，NO 的积累诱导乙烯合成，乙烯通过提高果胶含量显著提高根系可溶性磷含量[47]。生长素、细胞分裂素和乙烯促进了植物磷的吸收和转运，而脱落酸和赤霉素在植物磷利用中发挥负调控作用。

4 植物磷转运的调控机制

肌醇多磷酸盐（inositol pyrophosphate，InsP）作为磷信号分子广泛存在于所有真核细胞中，可被受体 SPX 蛋白感知，在人类、真菌和植物的生长发育、能量代谢和抗逆等多个生命过程中有重要作用，受到越来越多的重视[48-50]。研究发现，InsPs 在植物的磷响应过程中发挥负调控作用，其通过结合含有 SPX 结构域的磷酸盐转运蛋白、信号蛋白和多聚磷酸酶，靶向植物特有的 PHR 螺旋卷曲 CC（coiled-coil）结构域，调节植物的低磷胁迫反应，调控磷的吸收、转运和存储[49-50]。磷充足时，二磷酸钠五磷酸激酶 VIH1 和 VIH2 促进 InsP7 合成为 InsP8，后者直接结合磷受体 SPX1，促进 SPX1 和 PHR1 的相互作用，从而抑制 PHR1 对低磷响应基因的激活[7]。磷缺乏时，InsP8 含量降低，SPX1 不能和 PHR1 结合，PHR1 结合到 P1BS 位点，激活低磷响应基因的表达，启动低磷胁迫应答[7]（图 1）。

低磷信号通路主要由 PHR1 和相关转录因子构成，这些转录因子通过调控下游基因表达，主要控制低磷响应过程，如磷的转运、细胞膜重建、根冠比调整及光合作用抑制等[48]。PHR-PHT1 构成

一个跨物种的保守调控模块，在维持植物磷稳态中起重要作用[40，48]。植物中 *PHR1* 组成性表达，受 SPX 结构域蛋白（SPX1、SPX2 和 SPX4）负调控，而 SPX 结构域蛋白通过识别 InsP 感受低磷信号[48]。*AtSPX1* 和 *AtSPX3* 在植物对低磷胁迫的适应中发挥积极作用，*AtSPX3* 负调控 *AtSPX1* 对磷饥饿的反应[51]。正常条件下，SPX 在 InsPs 的作用下，结合并抑制 PHR1 和花青素合成相关蛋白 PAP1（production anthocyanin pigments 1）对下游基因的调控，低磷条件下，由于缺少 InsPs，PHR1 和 PAP1 被 SPX 释放，PHR1 结合到低磷响应基因的启动子上，直接诱导 *PHT1* 和 *PHF1*（phosphate transporter traffic facilitator 1，定位于内质网，调节 PHT1s 由内质网向胞质的转运）的表达，从而激活了 *PAP1* 和二氢黄酮还原酶基因 *DFR*（dihydroflavonol 4-reductase）等的表达，促进磷的吸收、分配和再利用[8，20，52]。磷充足条件下，SPX4 是地上部 PHR1 依赖性和非依赖性 PSR 反应的负调节因子，其功能丧失导致地上部磷的过度积累[15]，SPX4 蛋白通过结合 PHR2 抑制其进入细胞核，阻碍 PHR2 对下游基因的调控，从而抑制磷信号通路的启动[53]。SPX4 的稳定性同时受到泛素 E3 连接酶 SDELs、PHR2 和多聚磷酸肌醇（IPs）的调控，富磷条件下含量较高的 IPs 介导 SPX4 与 PHR2 形成稳定复合体 SPX4-IPs-PHR2[49]，导致 SDELs 不能有效识别 SPX4，从而阻碍了 SPX4 的泛素化修饰，SPX4 得以稳定存在，PSR 处于静息状态。低磷条件下，SPX4-IPs-PHRs 复合体解聚，SDELs 能有效识别并泛素化修饰游离的 SPX4 蛋白，促进其降解，PHR2 进入细胞核启动下游磷信号基因表达[54]。拟南芥根中，*PHR1* 能响应生长素信号，受生长素应答因子 ARF7 和 ARF19 的直接调控[55]。*OsPHR1-OsPHR3* 通过识别启动子中 P1BS 顺式元件调控 *OsPHR4* 的表达[22]。研究发现，大多数植物 miR827 靶向 *PHT5*，而十字花科（Brassicaceae）和醉蝶花科（Cleomaceae）植物 miR827 靶向 *NLA*（*Arabidopsis* nitrogen limitation adaptation）[56]，抑制靶基因表达，而 NLA 和 PHT5 均为 SPX 结构域蛋白，NLA 具有 E3 泛素连接酶活性，可降低 AtPT2、OsPT2 和 OsPT8 的积累[57-58]，PHT5 作为液泡磷转运蛋白介导磷的贮存和再分配[59]。miR399 调控了多个磷响应和磷转运靶基因，这些基因主要参与植物磷代谢、应激响应、基因表达调控等多项进程[60]。OsWRKY21 和 OsWRKY108 蛋白通过 W-box 顺式作用元件诱导 *OsPHT1*；*1* 的持续表达[61]。除此之外，其他家族的转录因子，如 AP2/ERF（ERF070）[62]、bHLH（bHLH32）[63]、ZAT（ZAT6）[64]等在调节低磷胁迫适应的不同时空形态的生理学和分子反应中起关键作用。这些研究表明不同家族转录因子参与调节磷稳态的信号传感和级联反应，并构成了复杂的调控网络。

植物通过磷酸盐转运体调控无机磷在不同的细胞、不同的组织之间的转移分配，以此满足植物生长发育对磷素的需求。拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）磷酸盐转运蛋白基因 *PHO1*（*PHOSPHATE1*）主要在根的维管细胞中表达，PHO1 蛋白包含亲水 N 端的 SPX（SYG1/Pho81/XPR1）三重结构域和疏水 C 端六次跨膜的 EXS 结构域，可将无机磷装载到根的木质部中，主要参与磷从根部通过木质部向地上部的运输，受 *PHO2* 负调控[65-66]。磷充足条件下，转录因子 WRKY6 和 WRKY42 直接负调控磷根冠转运关键基因 *PHO1* 的表达，抑制根冠磷转运[67-69]。低磷胁迫下，磷酸盐响应的 E3 泛素连接酶 1（PRU1）泛素化 WRKY6，解除 WRKY6 对 PHO1 的抑制作用，促进磷根冠转运[67]。小立碗藓（*Physcomitrella patens*）中多个 *AtPHO1* 同源基因受低磷胁迫诱导上调表达，表明苔藓植物与高等植物在磷信号通路中有相似的调控机制[70]。拟南芥和水稻 SULTR 磷转运蛋白（SULTR-like phosphorus distribution transporter，SPDT）均定位于质膜上，在植物磷的组织分配和转运中起作用[71-72]。mRNAs 作为信号源，在植物组织间长距离移动，应答低磷胁迫信号，调控低磷胁迫相关基因表达和其它相关反应[48]。长期低磷胁迫的拟南芥中，90 个转录本表现为受磷胁迫诱导的迁移，mRNA 的迁移率受环境条件（磷饥饿）的影响[73]。在自交系和野生玉米根系中，类胡萝卜素裂解酶基因 *ZmCCD10a* 受低磷诱导显著上调表达，体外实验表明 ZmPHR1；1 和 ZmPHR1；2 可直接结合 *ZmCCD10a* 启动子，拟南芥 *ZmCCD10a* 过表达株系优先向地上部分配磷，从而增强其低磷耐受能力[74]。

不同细胞器间的磷转运在植物磷稳态中发挥重要作用。液泡是植物体内的重要磷库，磷在液泡中的临时存储对维持磷稳态有重要作用[6]（图1）。研究表明，液泡磷酸转运体（vacuolar phosphate transporter，VPT）家族成员VPT1（PHT5；1）和VPT3负责磷在液泡中的存储、隔离和分配，保障生殖阶段磷向生殖器官的有序流动，在植物生殖发育中起重要作用[75]。水稻PHT5同源物OsSPX-MFS1、OsSPX-MFS2和OsSPX-MFS3定位于液泡膜上，其中OsSPX-MFS1介导磷向液泡的流入，而OsSPX-MFS3介导磷向胞质的流入[76]。水稻液泡磷外流转运蛋白OsVPE1和OsVPE2，由质膜甘油-3-磷酸转运蛋白进化而来，在液泡磷的外运过程中发挥作用[77]。拟南芥*pht5*；*1*突变体中积累的磷低于野生植株，液泡和细胞质的磷浓度较低，而PHT5的过表达导致液泡中磷大量积累[59]。PP2C型蛋白磷酸酶OsPP95通过调控水稻PHT的磷酸化水平，影响其从内质网向质膜的转运及植物体内磷稳态[8]。酪蛋白激酶OsCK2通过磷酸化PHT1s，抑制水稻中PHT1s由内质网到质膜的转运，而OsPP95与OsPT2和OsPT8相互作用，在Ser-517处使OsPT8去磷酸化，促进了OsPT2和OsPT8从内质网到质膜的转运，导致磷的积累。OsPP95和CK2拮抗调控PHT1的磷酸化状态，影响PHT1从内质网向质膜的转运，进而调控植株的磷平衡[8]（图1）。磷属于可再利用元素，在叶片衰老过程中，储存在老叶中的磷元素会被重新转移到新生叶片或果实中。水稻中酸性磷酸酶基因*OsPAP26*在缺磷或叶片衰老过程中上调表达，其在磷从衰老叶片到新生叶片的再利用中发挥作用[78]。

营养元素的平衡对作物产量和品质的形成至关重要。植物体内存在氮磷平衡的调控和信号途径互作关系，使植物保持氮磷平衡的吸收和利用。根系磷饥饿诱导（phosphate starvation induced，PSI）基因及PSR反应受到氮素有效性的控制，小麦（*Triticum aestivum*）、水稻等作物缺氮时PSR会主动关闭[79]。AtNLA介导硝酸盐转运蛋白AtNRT1.7和AtPHT1s的降解，调节NO_3^-从源到库的再分配，参与了氮磷吸收利用的拮抗互作调节[57, 80]。水稻通过NRT1.1B-SPX4-NLP3 / PHR2级联整合了植物中氮和磷的信号传导网络。在硝酸盐存在情况下，NRT1.1B通过招募E3泛素连接酶NBIP1，介导SPX4的泛素化降解，从而释放PHR2，激活下游磷吸收利用相关基因，SPX4降解的同时促进了氮信号核心转录因子NLP3从细胞质向细胞核中的穿梭，进而激活硝酸盐应答反应，实现了氮磷营养平衡的分子机制[81-82]。PHO2在氮信号与PSR反应中起“调节器”作用，参与PSR的E2结合酶PHO2表达水平受到氮有效性的调节，PHO2又是NRT1.1的正调节因子，植物氮磷信号间存在复杂性与连通性特点[79]。高氮条件下，PHR2激活硝酸盐诱导高表达基因*HINGE*（*highly induced by nitrate gene*）转录，HINGE蛋白通过与SPX蛋白结合，释放PHR2，增强磷响应基因的表达[81]。研究也发现，拟南芥和玉米（*Zea mays*）中的磷酸盐诱导的GARP型转录抑制子NIGT（nitrate-inducible GARP-type transcriptional repressor）既诱导磷转运相关基因的表达，又抑制氮转运相关基因的转录，调节植物的氮磷平衡[83]。此外，水稻二磷酸腺苷葡萄糖焦磷酸化酶基因*OsAGP*受低磷和低氮信号诱导，在植物“碳－氮－磷”养分协同中发挥作用[84]。目前，人们对植物体中磷与其他营养元素的互作调节知之甚少。外源高钾浓度抑制拟南芥对磷的吸收，从而诱导PSR并上调磷吸收相关基因的表达[85]，钾的施用降低了磷的有效性[86]。miR169s和miR399s等与氮磷饥饿相关的miRNAs也受到钾缺乏的调控[31]。

5　结语

土壤缺磷限制了作物的产量，了解低磷土壤条件下植物维持磷稳态的机制，对于确保全球粮食安全至关重要。近年来，植物磷吸收、运输和代谢的分子机制研究取得了巨大进展，成为研究最为深入的营养信号通路之一[1, 6]（图1）。植物磷稳态的维持是通过多种生理过程的协调来实现的，包括根际磷的吸收、木质部的装载、器官间的分配和再利用，涉及多种组织和器官间的信号交流和物质能量转换。植物根系在有效磷的活化和吸收中发挥决定性作用，因此，在利用基因工程进行作物育种过程中，应重视植物根系性状及分泌物与低磷胁迫响应能力的关系，全面揭示植物磷稳态的调控机制，为作物高产育种和农业可持续发展奠定理论基础。

重要磷信号相关调控因子间的作用网络已逐步被揭示，如 PHR-PHT1[40]、PRU1-WRKY6-PHO1[67-68] 和 miR399-PHO2[28] 等的调控系统。CRISPR/ Cas9 系统作为一种精确且高效的基因编辑技术，因具有特异性和易操作性，为快速而系统地建立基因敲除系、调控因子组合的工程化提供了极大便利，被广泛应用于疾病治疗和作物育种研究。该技术在植物磷稳态调控中具有较大应用潜力，大量与植物磷稳态相关的调控因子已被鉴定和验证，通过基因工程手段对这些分子进行组合研究具有广阔的应用前景和价值[18]。

虽然对植物磷稳态机制的研究已取得大量进展[25, 87-88]，但仍有一些问题有待解决；低磷胁迫诱导有机酸分泌的分子机制尚不清楚；营养元素信号通路间的互作关系还不明确；miRNA 除了直接调控相关基因表达外，也通过表观遗传的方式响应低磷胁迫，虽然鉴定并验证了一些低磷胁迫相关的 miRNA，但这些 miRNA 对其靶基因的调控机制还需更深入的研究。此外，小干扰 RNA、长链非编码 RNA 等小分子 RNA 在调控植物磷稳态中的作用仍有待进一步研究[32]。今后研究面临的一个挑战是建立局部信号与远程感知与转换的信号网络，尽快将模式植物的研究成果转化到栽培作物中进行验证，这对于作物品种改良和遗传育种具有重要的指导价值。在环境友好型农业和不可再生资源有限的情况下，植物磷稳态已成为植物营养研究的热点方向，具有重要的理论和实践应用价值。

参考文献

[1] Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL. Phosphorus acquisition and use : critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource [J]. New Phytol, 2003, 157 (3): 423-447.

[2] Raghothama K, Karthikeyan A. Phosphate acquisition [J]. Plant and Soil, 2005, 274 (1-2): 37.

[3] Williamson LC, Ribrioux SPCP, Fitter AH, et al. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2001, 126 (2): 875-882.

[4] Lin WY, Lin SI, Chiou TJ. Molecular regulators of phosphate homeostasis in plants [J]. J Exp Bot, 2009, 60 (5): 1427-1438.

[5] Baek D, Chun HJ, Yun DJ, et al. Cross-talk between phosphate starvation and other environmental stress signaling pathways in plants [J]. Mol Cells, 2017, 40 (10): 697-705.

[6] Ham BK, Chen J, Yan Y, et al. Insights into plant phosphate sensing and signaling [J]. Curr Opin Biotechnol, 2018, 49 : 1-9.

[7] Dong JS, Ma GJ, Sui LQ, et al. Inositol pyrophosphate InsP8 Acts as an intracellular phosphate signal in *Arabidopsis* [J]. Mol Plant, 2019, 12 (11): 1463-1473.

[8] Yang ZL, Yang J, Wang Y, et al. PROTEIN PHOSPHATASE95 regulates phosphate homeostasis by affecting phosphate transporter trafficking in rice [J]. Plant Cell, 2020, 32 (3): 740-757.

[9] Wang YL, Lambers H. Root-released organic anions in response to low phosphorus availability : recent progress, challenges and future perspectives [J]. Plant Soil, 2020, 447 (1/2): 135-156.

[10] Deng S, Lu L, Li J, et al. Purple acid phosphatase 10c encodes a major acid phosphatase that regulates plant growth under phosphate-deficient conditions in rice [J]. J Exp Bot, 2020, 71 (14): 4321-4332.

[11] Wang Y, Lysøe E, Armarego-Marriott T, et al. Transcriptome and metabolome analyses provide insights into root and root-released organic anion responses to phosphorus deficiency in oat [J]. J Exp Bot, 2018, 69 (15): 3759-3771.

[12] Xu W, Zhang Q, Yuan W, et al. The genome evolution and low-phosphorus adaptation in white lupin [J]. Nat Commun, 2020, 11 (1): 1069.

[13] Vengavasi K, Pandey R, Abraham G, et al. Comparative analysis of soybean root proteome reveals molecular basis of differential carboxylate efflux under low phosphorus stress [J]. Genes, 2017, 8 (12): 341.

[14] Wendrich JR, Yang BJ, Vandamme N, et al. Vascular transcription factors guide plant epidermal responses to limiting phosphate conditions [J]. Science, 2020, 370 (6518): eaay4970. DOI : 10. 1126/science. aay4970.

[15] Osorio MB, Ng S, Berkowitz O, et al. SPX4 Acts on PHR1-dependent and -independent regulation of shoot phosphorus status in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2019, 181 (1): 332-352.

[16] Jia H, Ren H, Gu M, et al. The phosphate transporter gene OsPht1 ; 8 is involved in phosphate homeostasis in rice [J]. Plant Physiol, 2011, 156 (3): 1164-1175.

[17] Chang MX, Gu M, Xia YW, et al. OsPHT1 ; 3 mediates uptake, translocation, and remobilization of phosphate under extremely low

phosphate regimes [J]. Plant Physiol, 2019, 179 (2): 656-670.

[18] Jyoti A, Kaushik S, Srivastava VK, et al. The potential application of genome editing by using CRISPR/Cas9, and its engineered and ortholog variants for studying the transcription factors involved in the maintenance of phosphate homeostasis in model plants [J]. Semin Cell Dev Biol, 2019, 96: 77-90.

[19] Xu L, Wang F, Li R, et al. OsCYCP4s coordinate phosphate starvation signaling with cell cycle progression in rice [J]. J Integr Plant Biol, 2020, 62 (7): 1017-1033.

[20] Rubio V, Linhares F, Solano R, et al. A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae [J]. Genes Dev, 2001, 15 (16): 2122-2133.

[21] Zhou J, Jiao F, Wu Z, et al. OsPHR2 is involved in phosphate-starvation signaling and excessive phosphate accumulation in shoots of plants [J]. Plant Physiol, 2008, 146 (4): 1673-1686.

[22] Ruan W, Guo M, Wu P, et al. Phosphate starvation induced OsPHR4 mediates Pi-signaling and homeostasis in rice [J]. Plant Mol Biol, 2017, 93 (3): 327-340.

[23] Martín AC, del Pozo JC, Iglesias J, et al. Influence of cytokinins on the expression of phosphate starvation responsive genes in *Arabidopsis* [J]. Plant J, 2000, 24 (5): 559-567.

[24] Shin H, Shin HS, Dewbre GR, et al. Phosphate transport in *Arabidopsis*: Pht1; 1 and Pht1; 4 play a major role in phosphate acquisition from both low- and high-phosphate environments [J]. Plant J, 2004, 39 (4): 629-642.

[25] 潘晓阳，张文睿，王丹，等. 植物 miRNA 在调节低磷胁迫响应中的作用 [J]. 植物遗传资源学报，2020, 21 (3): 517-524.
Pan XY, Zhang WR, Wang D, et al. The roles of plant MicroRNA in regulating the response to low phosphorus stress [J]. J Plant Genet Resour, 2020, 21 (3): 517-524.

[26] Bari R, Datt Pant B, Stitt M, et al. PHO2, microRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants [J]. Plant Physiol, 2006, 141 (3): 988-999.

[27] Du Q, Wang K, Zou C, et al. The *PILNCR1*-miR399 regulatory module is important for low phosphate tolerance in maize [J]. Plant Physiol, 2018, 177 (4): 1743-1753.

[28] Branscheid A, Sieh D, Pant BD, et al. Expression pattern suggests a role of MiR399 in the regulation of the cellular response to local Pi increase during arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2010, 23 (7): 915-926.

[29] Hackenberg M, Shi BJ, Gustafson P, et al. Characterization of phosphorus-regulated miR399 and miR827 and their isomirs in barley under phosphorus-sufficient and phosphorus-deficient conditions [J]. BMC Plant Biol, 2013, 13: 214.

[30] Etemadi M, Gutjahr C, Couzigou JM, et al. Auxin perception is required for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Plant Physiol, 2014, 166 (1): 281-292.

[31] Zhu ZX, Li D, Cong L, et al. Identification of microRNAs involved in crosstalk between nitrogen, phosphorus and potassium under multiple nutrient deficiency in *Sorghum* [J]. Crop J, 2021, 9 (2): 465-475.

[32] Ezawa T, Saito K. How do arbuscular mycorrhizal fungi handle phosphate? New insight into fine-tuning of phosphate metabolism [J]. New Phytol, 2018, 220 (4): 1116-1121.

[33] Burleigh SH, Cavagnaro T, Jakobsen I. Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition [J]. J Exp Bot, 2002, 53 (374): 1593-1601.

[34] Müller LM, Harrison MJ. Phytohormones, miRNAs, and peptide signals integrate plant phosphorus status with arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Curr Opin Plant Biol, 2019, 50: 132-139.

[35] López-Ráez JA, Charnikhova T, Gómez-Roldán V, et al. Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation [J]. New Phytol, 2008, 178 (4): 863-874.

[36] Liu G, Pfeifer J, de Brito Francisco R, et al. Changes in the allocation of endogenous strigolactone improve plant biomass production on phosphate-poor soils [J]. New Phytol, 2018, 217 (2): 784-798.

[37] Bun-Ya M, Nishimura M, Harashima S, et al. The PHO84 gene of *Saccharomyces cerevisiae* encodes an inorganic phosphate transporter [J]. Mol Cell Biol, 1991, 11 (6): 3229-3238.

[38] Becquer A, Trap J, Irshad U, et al. From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association [J]. Front Plant Sci, 2014, 5: 548.

[39] Lindsay PL, Williams BN, MacLean A, et al. A phosphate-dependent requirement for transcription factors IPD3 and IPD3L during arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Medicago*

truncatula [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2019, 32 (10): 1277-1290.

[40] Lu MY, Cheng ZY, Zhang XM, et al. Spatial divergence of *PHR-PHT1* modules maintains phosphorus homeostasis in soybean nodules [J]. Plant Physiol, 2020, 184 (1): 236-250.

[41] Tsikou D, Yan Z, Holt DB, et al. Systemic control of legume susceptibility to rhizobial infection by a mobile microRNA [J]. Science, 2018, 362 (6411): 233-236.

[42] Oldroyd GE, Leyser O. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment [J]. Science, 2020, 368 (6486)

[43] Ding Y, Wang ZG, Mo SR, et al. Mechanism of low phosphorus inducing the main root lengthening of rice [J]. J Plant Growth Regul, 2021, 40 (3): 1032-1043.

[44] Fang Zhu X, Sheng Zhao X, Wu Q, et al. Abscisic acid is involved in root cell wall phosphorus remobilization independent of nitric oxide and ethylene in rice (*Oryza sativa*) [J]. Ann Bot, 2018, 121 (7): 1361-1368.

[45] Zhang Y, Zhou Y, Chen S, et al. Gibberellins play dual roles in response to phosphate starvation of tomato seedlings, negatively in shoots but positively in roots [J]. J Plant Physiol, 2019, 234/235: 145-153.

[46] Silva-Navas J, Conesa CM, Saez A, et al. Role of *Cis*-Zeatin in root responses to phosphate starvation[J]. New Phytol, 2019, 224(1): 242-257.

[47] Zhu XF, Zhu CQ, Wang C, et al. Nitric oxide Acts upstream of ethylene in cell wall phosphorus reutilization in phosphorus-deficient rice [J]. J Exp Bot, 2017, 68 (3): 753-760.

[48] Puga MI, Rojas-Triana M, de Lorenzo L, et al. Novel signals in the regulation of Pi starvation responses in plants: facts and promises [J]. Curr Opin Plant Biol, 2017, 39: 40-49.

[49] Wild R, Gerasimaite R, Jung JY, et al. Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains [J]. Science, 2016, 352 (6288): 986-990.

[50] Ried MK, Wild R, Zhu J, et al. Inositol pyrophosphates promote the interaction of SPX domains with the coiled-coil motif of PHR transcription factors to regulate plant phosphate homeostasis [J]. Nat Commun, 2021, 12 (1): 384.

[51] Duan K, Yi KK, Dang L, et al. Characterization of a sub-family of *Arabidopsis* genes with the SPX domain reveals their diverse functions in plant tolerance to phosphorus starvation [J]. Plant J, 2008, 54 (6): 965-975.

[52] He Y, Zhang X, Li L, et al. SPX4 interacts with both PHR1 and PAP1 to regulate critical steps in phosphorus-status-dependent anthocyanin biosynthesis [J]. New Phytol, 2021, 230 (1): 205-217.

[53] Lv Q, Zhong Y, Wang Y, et al. SPX4 negatively regulates phosphate signaling and homeostasis through its interaction with PHR2 in rice [J]. Plant Cell, 2014, 26 (4): 1586-1597.

[54] Ruan W, Guo M, Wang X, et al. Two RING-finger ubiquitin E3 ligases regulate the degradation of SPX4, an internal phosphate sensor, for phosphate homeostasis and signaling in rice [J]. Mol Plant, 2019, 12 (8): 1060-1074.

[55] Huang KL, Ma GJ, Zhang ML, et al. The ARF_7 and ARF19 transcription factors positively regulate *PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1* in *Arabidopsis* roots [J]. Plant Physiol, 2018, 178 (1): 413-427.

[56] Lin WY, Lin YY, Chiang SF, et al. Evolution of microRNA827 targeting in the plant kingdom [J]. New Phytol, 2018, 217 (4): 1712-1725.

[57] Park BS, Seo JS, Chua NH. NITROGEN LIMITATION ADAPTATION recruits PHOSPHATE2 to target the phosphate transporter PT2 for degradation during the regulation of *Arabidopsis* phosphate homeostasis [J]. Plant Cell, 2014, 26 (1): 454-464.

[58] Yue W, Ying Y, Wang C, et al. OsNLA1, a RING-type ubiquitin ligase, maintains phosphate homeostasis in *Oryza sativa* via degradation of phosphate transporters [J]. Plant J, 2017, 90 (6): 1040-1051.

[59] Liu TY, Huang TK, Yang SY, et al. Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage [J]. Nat Commun, 2016, 7: 11095.

[60] 刘潮, 褚洪龙, 韩利红, 等. 植物 miR399 家族分子特征及靶基因功能分析 [J]. 华北农学报, 2019, 34 (2): 1-7.
Liu C, Chu HL, Han LH, et al. Molecular characterization and target gene prediction of plant miR399 family [J]. Acta Agric Boreali Sin, 2019, 34 (2): 1-7.

[61] Zhang J, Gu M, Liang R, et al. OsWRKY21 and OsWRKY108 function redundantly to promote phosphate accumulation through maintaining the constitutive expression of OsPHT1; 1 under phosphate-replete conditions [J]. New Phytol, 2021, 229 (3): 1598-1614.

[62] Ramaiah M, Jain A, Raghothama KG. Ethylene Response Factor070 regulates root development and phosphate starvation-mediated responses [J]. Plant Physiol, 2014, 164 (3): 1484-1498.

[63] Chen ZH, Nimmo GA, Jenkins GI, et al. BHLH32 modulates several biochemical and morphological processes that respond to Pi starvation in *Arabidopsis* [J]. Biochem J, 2007, 405 (1): 191-198.

[64] Devaiah BN, Nagarajan VK, Raghothama KG. Phosphate homeostasis and root development in *Arabidopsis* are synchronized by the zinc finger transcription factor ZAT6 [J]. Plant Physiol, 2007, 145 (1): 147-159.

[65] Hamburger D, Rezzonico E, MacDonald-Comber Petétot J, et al. Identification and characterization of the *Arabidopsis* PHO_1 gene involved in phosphate loading to the xylem [J]. Plant Cell, 2002, 14 (4): 889-902.

[66] Wang Y, Ribot C, Rezzonico E, et al. Structure and expression profile of the *Arabidopsis* PHO_1 gene family indicates a broad role in inorganic phosphate homeostasis [J]. Plant Physiol, 2004, 135 (1): 400-411.

[67] Ye Q, Wang H, Su T, et al. The ubiquitin E3 ligase PRU1 regulates $WRKY_6$ degradation to modulate phosphate homeostasis in response to low-pi stress in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2018, 30 (5): 1062-1076.

[68] Chen YF, Li LQ, Xu Q, et al. The $WRKY_6$ transcription factor modulates PHOSPHATE1 expression in response to low Pi stress in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21 (11): 3554-3566.

[69] Su T, Xu Q, Zhang FC, et al. WRKY42 modulates phosphate homeostasis through regulating phosphate translocation and acquisition in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2015, 167 (4): 1579-1591.

[70] Wang Y, Secco D, Poirier Y. Characterization of the PHO_1 gene family and the responses to phosphate deficiency of *Physcomitrella patens* [J]. Plant Physiol, 2008, 146 (2): 646-656.

[71] Ding GD, Lei GJ, Yamaji N, et al. Vascular cambium-localized AtSPDT mediates xylem-to-phloem transfer of phosphorus for its preferential distribution in *Arabidopsis*[J]. Mol Plant, 2020, 13(1): 99-111.

[72] Yamaji N, Takemoto Y, Miyaji T, et al. Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node [J]. Nature, 2017, 541 (7635): 92-95.

[73] Thieme CJ, Rojas-Triana M, Stecyk E, et al. Endogenous *Arabidopsis* messenger RNAs transported to distant tissues [J]. Nat Plants, 2015, 1 (4): 15025.

[74] Zhong Y, Pan X, Wang R, et al. *ZmCCD10a* encodes a distinct type of carotenoid cleavage dioxygenase and enhances plant tolerance to low phosphate [J]. Plant Physiol, 2020, 184 (1): 374-392.

[75] Luan M, Zhao F, Han X, et al. Vacuolar phosphate transporters contribute to systemic phosphate homeostasis vital for reproductive development in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2019, 179 (2): 640-655.

[76] Wang C, Yue W, Ying Y, et al. Rice SPX-major facility Superfamily3, a vacuolar phosphate efflux transporter, is involved in maintaining phosphate homeostasis in rice [J]. Plant Physiol, 2015, 169 (4): 2822-2831.

[77] Xu L, Zhao H, Wan R, et al. Identification of vacuolar phosphate efflux transporters in land plants [J]. Nat Plants, 2019, 5 (1): 84-94.

[78] Gao W, Lu L, Qiu W, et al. OsPAP26 encodes a major purple acid phosphatase and regulates phosphate remobilization in rice [J]. Plant Cell Physiol, 2017, 58 (5): 885-892.

[79] Medici A, Szponarski W, Dangeville P, et al. Identification of molecular integrators shows that nitrogen actively controls the phosphate starvation response in plants [J]. Plant Cell, 2019, 31 (5): 1171-1184.

[80] Liu W, Sun Q, Wang K, et al. Nitrogen Limitation Adaptation (NLA) is involved in source-to-sink remobilization of nitrate by mediating the degradation of NRT1. 7 in *Arabidopsis* [J]. New Phytol, 2017, 214 (2): 734-744.

[81] Zhang ZH, Li Z, Wang W, et al. Modulation of nitrate-induced phosphate response by the MYB transcription factor RLI1/HINGE1 in the nucleus [J]. Mol Plant, 2021, 14 (3): 517-529.

[82] Hu B, Jiang Z, Wang W, et al. Nitrate-NRT1. 1B-SPX4 cascade integrates nitrogen and phosphorus signalling networks in plants [J]. Nat Plants, 2019, 5 (4): 401-413.

[83] Wang X, Wang HF, Chen Y, et al. The transcription factor NIGT1. 2 modulates both phosphate uptake and nitrate influx during phosphate starvation in *Arabidopsis* and maize [J]. Plant Cell, 2020, 32 (11): 3519-3534.

[84] Meng Q, Zhang W, Hu X, et al. Two ADP-glucose pyrophosphorylase subunits, OsAGPL1 and OsAGPS1, modulate

phosphorus homeostasis in rice [J]. Plant J, 2020, 104(5): 1269-1284.

[85] Ródenas R, Martínez V, Nieves-Cordones M, et al. High external K+ concentrations impair pi nutrition, induce the phosphate starvation response, and reduce arsenic toxicity in *Arabidopsis* plants [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(9): 2237.

[86] Meyer G, Bell MJ, Doolette CL, et al. Plant-available phosphorus in highly concentrated fertilizer bands: effects of soil type, phosphorus form, and coapplied potassium [J]. J Agric Food Chem, 2020, 68(29): 7571-7580.

[87] 徐壮, 王婉瑕, 徐磊, 等. 水稻磷素吸收与转运分子机制研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(5): 1378-1385.
Xu Z, Wang WX, Xu L, et al. Research progress in molecular mechanism of rice phosphorus uptake and translocation [J]. J Plant Nutr Fertil, 2018, 24(5): 1378-1385.

[88] 孙传范, 肖凯, 韩胜芳, 等. 植物吸收和转运磷素的分子机理研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2011, 13(2): 17-24.
Sun CF, Xiao K, Han SF, et al. Advances in the molecular mechanism of phosphorus uptake and transportation in plants [J]. J Agric Sci Technol, 2011, 13(2): 17-24.

(责任编辑 狄艳红)