

水稻磷素吸收与转运分子机制研究进展

徐 壮¹, 王婉瑕¹, 徐 磊², 易可可^{2*}

(1 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004; 2 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘要: 磷素是植物体内重要的大量元素之一, 其含量约占植物干重的 0.2%。由于磷元素作为许多重要生物大分子的关键组分, 且参与植物体内许多的生理生化反应, 因此植物的生长和发育都离不开磷元素。植物在长期的进化过程中, 形成了一套高效地吸收和利用磷素的分子调控机制。本文将重点阐述水稻中无机磷从土壤吸收进根系再转运到地上部并进行分配的分子机制, 并对今后的水稻磷素吸收和转运的研究重点进行展望。水稻根系主要通过定位在细胞膜上的磷酸盐转运体 (Phosphate Transporter1, PHT1) 吸收土壤中无机磷。当无机磷被吸收进入根系细胞内部后, 通过质外体和共质体两种养分的运输途径, 将其运输到根中维管束, 并通过 PHO1 将无机磷由根系加载到地上部。然后水稻根据其地上部不同组织器官对无机磷的需求进行分配, 而多余的无机磷将储存在液泡内, 维持细胞内无机磷的平衡。目前对磷酸盐转运体吸收磷素的分子机制研究较为清楚, 但对于磷素在植物体内的储存、分配和再利用过程的机制还研究较少。液泡作为水稻无机磷储存的主要部位, 对于维持细胞内无机磷的平衡尤其重要; 节是水稻营养元素 (包括磷素) 在地上部进行分配的重要部位。但目前对于定位于液泡膜上和节上的磷酸盐转运体的机制研究较少。因此, 未来挖掘与解析水稻体内负责磷素储存、分配和再利用的磷酸盐转运体及其作用机制, 能为培育磷高效利用的水稻提供新的依据。

关键词: 水稻; 无机磷; 磷酸盐转运体; 吸收与转运; 节; 液泡

Research progress in molecular mechanism of rice phosphorus uptake and translocation

XU Zhuang¹, WANG Wan-xia¹, XU Lei², YI Ke-ke^{2*}

(1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China;

2 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Phosphorus (P) is one of the major elements in plants, which account for nearly 0.2% of plant dry weight. P is crucial for plant's growth and development because it is a key component of many important biological macromolecules and involves in many physiological and biochemical processes in plants. During the long-term course of evolution, a set of molecular regulation mechanisms have been formed for the efficient uptake and utilization of phosphorus in plants. This article summarized the molecular mechanism of root phosphate (Pi) uptake from soil, the translocation/redistribution of Pi in shoot, and give a prospection for future research efforts in Pi uptake and translocation in rice. Rice plants absorb Pi from soil through root system, which mainly relies on the PHT1Pi transporter located on the plasma membrane. After Pi is taken up into the plant cells, it is translocated into vascular bundles through apoplast and symplastic nutrient transport pathways, then is uploaded into xylem by the PHO1 to deliver to the shoot. Pi can also be redistributed between different tissues and organs according to their own demands. During these processes, excess Pi will be stored in the vacuoles, maintaining the cellular Pi homeostasis. Nowadays, the molecular mechanism of Pi uptake by Pi transporters is relatively clear. However, there are few studies on the mechanism of Pi storage, distribution and remobilization in plants. Vacuoles, as the main Pi storage part, play important roles for Pi homeostasis in rice

收稿日期: 2018-02-11 接受日期: 2018-04-23

基金项目: 国家重点研发专项 (2017YFD0200204); 国家自然科学基金项目 (31772386) 资助。

联系方式: 徐壮 E-mail: 13349888237@163.com; * 通信作者 易可可 E-mail: yikeke@caas.cn

cells. The node is an important part for nutrient distribution, contributing to the Pi distribution in rice plant. However, only a few studies have been conducted on the mechanisms of Pi transporters located on the vacuole membrane and the node cells. Therefore, efforts should be focused on the identification and functional analysis of Pi transporters responsible for Pi storage, distribution and remobilization, which will provide new basis for breeding high Pi efficient rice varieties in future.

Key words: rice; inorganic phosphate; inorganic phosphate transporter; uptake and translocation; node; vacuole

磷是植物所需的必需营养元素^[1], 是植物体内许多代谢物和大分子物质(例如 ATP、核酸和磷脂)的组分, 并且在能量传递、信号传导、光合作用和呼吸作用等方面起着重要作用^[2]。植物主要吸收利用无机磷, 尽管土壤中总磷的含量很高, 但是可供植物根系吸收的无机磷严重缺乏^[3-5]。相对于氮素在土壤中通过大量流动和扩散来移动, 磷素在土壤中只能通过扩散而移动。由于磷素易与土壤中的阳离子螯合形成难溶性化合物, 阻碍其在土壤中的移动, 故而难以被植物有效吸收^[6-8]。

植物在长期的进化过程中, 形成了一套高效地吸收利用磷素的分子调控机制。植物能够选择性地细胞中积累磷素和其他的营养元素, 磷素透过细胞膜和细胞内膜的选择性吸收过程依赖于细胞膜定位的转运体蛋白。磷素在植物细胞、组织、器官中的分布需要经过短距离和长距离的转运过程, 这个过程对于植物整个生命活动非常重要^[9]。目前对磷酸盐转运体吸收磷素的分子机制研究较为清楚, 但对于磷素在植物体内的储存、分配和再利用过程的机制还研究较少。

本文将综述水稻中磷素吸收及转运的过程以及其中涉及的相关分子机制, 并对今后的磷素吸收和转运的研究重点进行展望。

1 植物根系无机磷的吸收

植物主要通过根系从土壤溶液中吸收无机磷。因为无机磷在土壤中的含量一般不超过 10 $\mu\text{mol/L}$, 大部分的磷素以有机磷的形式储存在土壤中, 需要被水解为无机磷才能被植物所利用。在缺磷条件下, 植物根系能分泌酸性磷酸酶来水解土壤中的有机磷, 以缓解植物的磷饥饿情况, 早期在对拟南芥的研究中发现, 紫色酸性磷酸酶 (PAP) 家族成员 AtPAP12 和 AtPAP26 能被分泌到根系表面, 而且在缺磷条件下这两个基因被诱导表达, 从而将外界的有机磷水解为无机磷供植物吸收利用^[10]。随后, 在水稻中的研究发现, 紫色酸性磷酸酶 10c (*OsPAP10c*) 也是一类分泌蛋白, 该基因主要在根系表皮和外皮

层细胞中表达, 并且受缺磷条件诱导。*OsPAP10c* 增强表达后导致根际酸性磷酸酶活力升高, 增强了水稻对外界有机磷的水解作用^[11]。

有研究表明高等植物对无机磷吸收的最适 pH 在 5.0~6.0, 而该 pH 条件下无机磷大多以磷酸二氢根的形式存在。在正常生理条件下, 由于无机磷在细胞质中的含量高于细胞膜外溶液中无机磷的含量, 因此植物透过细胞质膜将土壤溶液中的无机磷吸收进体内的过程需要克服细胞膜内外的离子浓度差。植物吸收的无机磷主要以磷酸二氢根的形式进入细胞膜, 由于在这个转运过程中会很快消除细胞质膜上电位的极性, 因此无机磷是以一种氢离子/磷酸二氢根离子的协同转运模式跨过细胞质膜进入植物细胞内^[12]。

酵母中的 PHO84 是第一个被克隆的高亲和磷酸盐转运体, 通过氨基酸序列相似性比对分析, 在拟南芥中发现了与酵母 *PHO84* 同源的磷酸盐转运体基因家族, 该家族编码的蛋白可以回复酵母 *pho84* 突变体^[13-14]。在拟南芥中, *PHT1* 家族有 9 个成员, 分别命名为 *AtPHT1;1-AtPHT1;9*。AtPHT1;1 和 AtPHT1;4 都是高亲和的磷酸盐转运体, 在低磷和高磷的条件下都能参与磷的吸收, 并且表达都受到缺磷的诱导^[15]。AtPHT1;8 和 AtPHT1;9 是两个高亲和的磷酸盐转运体, 在缺磷条件下参与根系从外界吸收无机磷^[16]。

PHT1 家族在水稻中有 13 个成员, 分别命名为 *OsPHT1;1-OsPHT1;13*。已报道的水稻 *PHT1* 家族成员都定位于细胞质膜, 目前研究发现该磷酸盐转运体家族的部分成员参与了外界无机磷的吸收过程, 但不同的成员之间, 其表达模式及具体功能有所不同。*OsPHT1;1* 和 *OsPHT1;8* 的表达不受外界无机磷水平的影响, 其在地上部和根部都呈现组成型表达。这两个基因都具有高亲和的无机磷吸收能力, 介导 μmol 级别磷的吸收, 但 *OsPHT1;8* 比 *OsPHT1;1* 的亲合力更高, *OsPHT1;8* 的磷吸收的 K_m 值为 27 μmol , 而 *OsPHT1;1* 的磷吸收 K_m 值是 177 μmol 。*OsPHT1;1* 和 *OsPHT1;8* 增强表达会显著增加植株的无机磷含量, 而基因功能缺失会造成植株的无机磷含量下降^[17-18]。

OsPHT1;6 是高亲和的磷酸盐转运体, 在正常供磷条件下根里面基本上没有表达, 叶片中表达也很弱, 但在缺磷条件下, *OsPHT1;6* 的表达被强烈诱导, 在表皮细胞、主根、侧根、外皮层细胞、中柱细胞都有表达, 反映其可能在无机磷的吸收和从根到地上部的长距离转运中都起到作用^[19]。*OsPHT1;4* 是一个高亲和的转运体, 在无机磷充分的条件下, 其主要在根和剑叶中表达, 而在缺磷后根和地上部的表达量都增加, 该基因增强植株的地上部和根里无机磷含量明显升高, 相对应的基因缺陷型植株的地上部和根里的无机磷含量显著下降, 这些都表明 *OsPHT1;4* 可能参与到了无机磷的吸收和转运过程中, 同时 *OsPHT1;4* 在水稻胚胎的发育过程中也起到关键作用^[20-21]。*OsPHT1;9* 和 *OsPHT1;10* 都是高亲和的磷酸盐转运体, 其表达受到缺磷诱导。这两个基因的组织表达模式一致, 在无机磷充分的条件下主要在根表皮、根毛、侧根中表达, 在叶片没有表达, 而在缺磷的条件下根和叶片中的表达都显著增强。在 *OsPHT1;9* 和 *OsPHT1;10* 各自的单基因干涉的株系中, 无论是在加磷还是缺磷条件下都没有显著地降低无机磷的吸收, 而在这两个基因的双干涉株系中, 无机磷的含量显著减少, 说明 *OsPHT1;9* 和 *OsPHT1;10* 在无机磷的吸收过程中存在功能冗余^[22]。*OsPHT1;11* 和 *OsPHT1;13* 参与丛植菌根共生过程, 并受菌根诱导表达, 且是 *OsPHT1;11* 负责吸收菌根里的无机磷, 而 *OsPHT1;13* 不参与磷的吸收, 主要作为指导共生发育过程中的信号^[23]。

这些磷酸盐转运体在不同的外界磷素供应条件下发挥磷酸盐吸收的重要功能。外界磷素状况不仅影响 PHT1 转运体的转录水平, 还能对其在翻译后水平上进行调控来协调植物磷酸盐吸收的能力。研究发现 PHT1 蛋白从内质网输出到质膜的运输的过程中需要伴侣蛋白 PHF1 ((PHOSPHATE TRANSPORTER TRAFFIC FACILITATOR1) 的帮助^[24]。*PHF1* 编码一个定位于内质网的蛋白, 在拟南芥和水稻中该基因功能缺失都导致植株内无机磷含量下降, 而增强表达后植株内无机磷含量增加^[25]。*OsPHF1* 能够帮助拟南芥中磷酸盐转运体 *AtPHT1;1* 和水稻中高亲和磷酸盐转运体 *OsPHT1;8* 及低亲和磷酸盐转运体 *OsPHT1;2* 从内质网 (ER) 的输出, 从而正确地定位到细胞质膜, *PHF1* 突变将导致高亲和磷酸盐转运体 *OsPHT1;8* 及低亲和磷酸盐转运体 *OsPHT1;2* 滞留在内质网^[26]。*PHT1* 的输出过程受到磷酸化的调控, 水稻中酪蛋白激酶 (CK2) 能在无机磷充分的情况下磷酸化 *OsPHT1;8*

的 517 位的丝氨酸, 使得 *OsPHT1;8* 无法与 *OsPHF1* 互作, 最终导致 *OsPHT1;8* 滞留在内质网, 从而减少了植株对无机磷的吸收。相反的, 在缺磷的条件下 *OsCK2* 蛋白被降解, 从而使未磷酸化的 *OsPHT1;8* 在 *OsPHF1* 的帮助下从内质网输出到细胞质膜上, 促进无机磷的吸收^[27]。

2 植物体内无机磷的转运

无机磷被吸收到细胞内后, 植物细胞内部的磷酸盐转运体负责将无机磷运输到不同的亚细胞器并调控不同亚细胞器与细胞质之间的无机磷交换, 以满足各亚细胞器的正常代谢活动。同时, 植物通过体内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^[12]。

2.1 植物细胞内的无机磷的转运

在细胞内, 无机磷转运体第二家族 (*PHT2*) 定位于叶绿体膜上, 负责将 Pi 吸收进叶绿体中。在拟南芥中该家族成员 *PHT2;1* 功能缺失导致叶片无机磷含量减少, 植株矮小, 且改变了磷饥饿响应基因的表达^[28-29]。水稻中与 *AtPHT2;1* 同源的基因 *OsPHT2;1* 在叶片表达强烈, 而在根中的表达较弱。*OsPHT2;1* 在低磷条件下在叶片中的表达被诱导, 且光照强度能调控 *OsPHT2;1* 在叶片中的表达。超表达 *OsPHT2;1* 转基因植株的叶片磷含量增高, 提高了植株对磷的利用率^[30]。无机磷转运体第四家族 (*PHT4*) 中的 *PHT4;4* 定位于叶绿体的内膜, *PHT4;3* 和 *PHT4;5* 定位于韧皮部中的叶绿体, *PHT4;1* 定位于叶绿体的内膜和类囊体膜, 负责无机磷从类囊体到基质的转运^[31-33]。不同于叶绿体, 在线粒体中无机磷的输入依赖于 ATP 合成过程, 无机磷转运体 *PHT3* 是位于线粒体内膜的无机磷转运体, 该转运体能够帮助无机磷输入进线粒体^[34-37]。拟南芥中, 定位在高尔基体的无机磷转运体 *PHT4;6* 负责无机磷从高尔基体到细胞质的输出, 而无机磷转运体 *PHT4;2* 负责从质体中输出无机磷^[38]。

对植物细胞而言, 液泡是最主要的无机磷储存的细胞器, 大约有 95% 的无机磷储存在其中。当植物处于缺磷状态时其储存的无机磷可以迅速地从液泡中输出, 以维持细胞内部无机磷的平衡^[12, 39-40]。最近的研究发现 SPX-MFS 家族成员在植物液泡内无机磷平衡中发挥作用。拟南芥 SPX-MFS1 被称为 *PHT5;1* 或者液泡膜磷酸盐转运体 1 (*VPT1*), 其功能是将细

胞溶质的无机磷运输到液泡中。该基因超表达植株的液泡中积累更多的无机磷, 而功能缺失后植株液泡内无机磷含量降低^[41-42]。与拟南芥 SPX-MFS 蛋白类似, 水稻 SPX-MFS 蛋白同样定位于液泡膜上。水稻中 OsSPX-MFS1 能够回复拟南芥 *pht5;1* 突变体的表型, 因此水稻中的 SPX-MFS 家族的蛋白也可能作为一个无机磷从细胞质输入到液泡的转运体。SPX-MFS 家族另一个成员 OsSPX-MFS3 能够在蛙卵母细胞膜上异源表达, 介导无机磷的输入或输出, 但超表达 *OsSPX-MFS3* 转基因植株中液泡内的无机磷含量降低, 因此其可能作为一个从液泡输出无机磷的转运体, 但有待进一步的实验去证明^[43-44]。

2.2 无机磷从根系到地上部的转运

当无机磷从体外被吸收进体内之后, 依次通过植物根系的外皮层、皮层、内皮层, 最后进入植物根系的中柱。无机磷主要是通过质外体途径和共质体途径进行运输^[45]。当无机磷进入植物根系的中柱细胞之后, 由位于根系维管束木质部的 PHOSPHATE1 (PHO1) 负责将无机磷加载到木质部, 然后由木质部转运到地上部^[46]。

PHO1 属于 SPX-EXS 蛋白家族, 该类蛋白的氨基端包含 SPX 结构域 (根据酵母 G 蛋白 SYG1、酵母 PHO81 以及人类的 XPR1 而命名的), 羧基端包含 EXS (根据在酿酒酵母蛋白 ERD1、SYG1 及哺乳动物蛋白 XPR1 中发现的同源序列而命名) 结构域^[46]。拟南芥和水稻 *pho1* 突变体的植株生长受到抑制, 无机磷从根转运到地上部的过程受到阻碍, 导致地上部无机磷减少, 而根里的无机磷含量增高。拟南芥中的研究表明 *AtPHO1;1* 定位于高尔基体和反式高尔基体, 但在高磷情况下会有少量的 *AtPHO1;1* 定位到细胞质膜上, 增强表达 *AtPHO1;1* 能够促进细胞内无机磷的输出, 但其介导磷输出的机制还有待进一步研究。拟南芥中还存在 10 个与 *AtPHO1;1* 同源的基因, 被命名为 *AtPHO1;H1-H10*, 然而只有 *AtPHO1;H1* 能回复 *Atpho1* 突变体的表型, 说明它可能也参与无机磷的转运^[47]。水稻中与 *AtPHO1;1* 同源的基因有三个, 分别是 *OsPHO1;1*、*OsPHO1;2*、*OsPHO1;3*, 其中 *OsPHO1;2* 在无机磷加载到地上部的过程中起主要的功能^[48]。但与拟南芥不同的是, 水稻中所有的 *PHO1* 成员都存在天然反义转录本, 当无机磷缺乏时天然反义转录本水平上调, 从而促进 *PHO1* 蛋白的翻译, 从而增强对无机磷的转运^[49]。

PHT1 家族成员除了发挥磷酸盐吸收的重要功能

以外, 还参与了无机磷从根系到地上部的转运过程。在水稻中发现 *OsPHT1;2* 是低亲和的磷酸盐转运体, 在正常供磷条件下主要在叶片中表达。而在缺磷条件下在初生根和侧根及叶片中强烈表达, 该基因突变后的植株地上部的无机磷含量降低, 预示着 *OsPHT1;2* 可能在植株中参与无机磷从根到地上部的长距离运输。其他的磷酸盐转运体是否参与根到地上部的转运还有待进一步的试验来证明^[49]。

当无机磷从根系转运到地上部之后, 将被分配到植物不同的器官与组织中, 以满足它们各自生长发育的需求。

2.3 水稻地上部无机磷的分配

植物生长发育所需要的元素 (金属元素和非金属元素) 由根系从外界吸收进来后, 这些元素通过木质部被加载到地上部, 随后这些元素将被分配到植物不同的器官与组织中, 以满足植物自身生长发育的需求^[50]。

在禾本科植物中, 地上部中元素的分配主要在节中进行。禾本科植物如水稻和大麦中, 节是茎、叶片、腋芽的连接处。水稻的主分蘖中含有大概 15 个节, 节中含有发育非常成熟的维管束, 轴向划分为分散维管束 (diffuse vascular bundles, DVB)、运输维管束 (transit vascular bundles, TVB) 和大维管束 (enlarged vascular bundles, EVB), EVB 随后延伸到叶片维管束。大维管束被许多的分散维管束所包围, 在大维管束和分散维管束之间的是薄壁细胞层, 其特点是含有丰富的胞间连丝。节的这些特点是保证不同元素从大维管束到分散维管束的维管束内部转运过程的顺利进行, 而且不受到蒸腾速率的影响。为了完成维管束内部的转移, 将营养元素从大维管束转运到分散维管束, 至少需要以下三步来完成: 第一步, 将营养元素从木质部卸载并转移到大维管束; 第二步, 通过质外体或者共质体途径将营养元素穿过薄壁细胞层; 第三步, 营养元素被重新装载到分散维管束的木质部或韧皮部。大维管束负责将营养元素运输到剑叶等成熟的器官中, 而分散维管束负责将营养元素运输到新叶和穗等发育中的器官中^[50-51]。*OsLsi6* 作为水稻节中硅 (Si) 分配的转运体, 主要在节大维管束的木质部转运细胞和薄壁细胞中表达, 负责将硅从大维管束的木质部中卸载, 并优先分配到谷粒中^[52-53]; *OsFRDL1* 作为水稻节中柠檬酸盐的输出转运体, 主要在节的薄壁细胞层中表达, 负责将铁元素 (Fe) 以盐溶解形式优先分配到穗

中^[54]; OsHMA5 作为铜元素 (Cu) 的输出转运体, 主要在分散维管束的木质部区域表达, 负责铜元素的木质部转运, 以避免其在节中积累过度导致水稻中毒^[55]。

水稻的节参与无机磷在地上部的分配。最近报道发现了一个在水稻节中表达丰富的基因 *SPDT* (*SULTR-like phosphorus distribution transporter*), 该基因属于硫酸盐转运体家族的一员, 其表达受缺磷诱导, 而不受外界硫供给水平的影响。亚细胞定位分析表明 *SPDT* 蛋白定位于细胞质膜, 具有无机磷的吸收和转运能力。在正常无机磷的供给条件下, 突变体 *spdt* 与野生型的生长状态及地上部与根无机磷含量都没有明显的差异, 然而在突变体中无机磷含量的分布发生了改变, 与野生型相比较, 突变体中谷粒和新叶的无机磷含量显著下降, 而老叶和种子外壳中无机磷含量增加。*SPDT* 主要在节大维管束的木质部、分散维管束的木质部及两者间的薄壁细胞中表达, 是水稻节中磷素分配到谷粒的开关。*SPDT* 负责将磷素从木质部转运到韧皮部和从大维管束转运到分散维管束, 首先将磷素从大维管束的木质部卸载, 然后通过薄壁细胞组织转运到分散维管束的木质部, 再由分散维管束转运到韧皮部, 最后运输到新叶和穗中; 而 *spdt* 突变将导致磷素无法从大维管束的木质部卸载, 使得运输到新叶和穗的无机磷滞留在木质部, 老叶和种皮中的磷含量增加, 这些都说明 *SPDT* 的主要功能是将无机磷优先地分配到发育的新叶和谷粒中^[56]。未来继续发掘位于节的磷酸转运体, 将帮助我们进一步了解磷素在水稻地上部的分配过程。

水稻中大概有 60%~85% 的总磷最终被转运到种子里, 在水稻的种子中大部分的磷最终以植酸 (肌醇六磷酸) 的形式储存。植酸不仅影响稻米的营养品质, 而且无法被人体直接吸收利用, 最终大部分的植酸被释放到环境中。因此, 降低水稻种子的总磷的积累和植酸的含量将有助于减少磷肥的施用, 同时缓解富营养化对环境的影响。在水稻中, *SPDT* 作为节中磷素分配到谷粒的开关, 该基因敲除突变体植株中磷含量并没有发生改变。相对于野生型而言, 突变体种子中总磷的含量减少, 而种皮中的磷含量增加; 同时种子中植酸的含量减少, 但这并没有影响种子的正常萌发和早期的生长发育。这些结果为我们揭示了水稻中种子磷分配过程的分子机制, 未来继续发掘位于节的磷酸盐转运体, 将帮助我们进一步了解磷素在水稻地上部的分配过程^[56]。

在拟南芥中的研究发现 *PHO1* 在发育种子的合

点种皮 (chalazal seed coat, CZSC) 中有表达, 处于发育阶段的种子中种皮的磷含量在 *pho1* 突变体中是野生型的两倍, 种子磷含量在突变体中减少, 且以 CZSC 特异性启动子驱动 *PHO1* 表达能够回复 *pho1/pho1* 双突变体种子中磷的调运能力, 这些结果都说明 *AtPHO1;1* 可能参与介导磷从种皮向胚的转运过程。但在水稻中与 *AtPHO1;1* 同源的基因是否也有类似的功能, 仍有待进一步的研究去证明^[57]。

水稻中 *OsPHT1;8* 除了有磷酸盐吸收的功能以外, 还可能参与无机磷从穗到种子的转运。与野生型相比, *Osph1;8* 突变体的穗中磷含量增加, 而种子中的磷含量减少, 表明该基因突变后可能影响了磷从穗到种子的转运^[18]。*PHT1* 家族另一个成员 *OsPHT1;4* 除了参与磷酸盐的吸收和从根到地上部的转运以外, 还介导了籽粒期胚中磷的积累和种子中植酸的生物合成。*Osph1;4* 突变后影响了水稻穗的发育、籽粒的灌浆、结实率、千粒重, 以及胚的形成和种子的萌发, 这些结果都揭示了 *OsPHT1;4* 在磷酸盐的吸收和调运以及在穗和种子的发育中都起到重要作用^[21]。

叶片的衰老是叶片生长发育的最后一个阶段, 叶片的衰老实现了营养物质的再利用。在叶片衰亡之前, 储存在衰老叶片中的营养元素会被重新分配到正在生长的叶片和种子中。因此, 衰老叶片中的营养元素向正在生长发育的组织的转移和再利用对于植物的生长发育是非常重要的。但是, 目前对于老叶中磷素向新叶转移和再利用的机制还研究较少。水稻中一个紫色酸性磷酸酶 *OsPAP26* 在叶片衰老时表达被强烈诱导。*OsPAP26* 增强表达后显著提高了酸性磷酸酶的活力, 导致更多的有机磷被分解为无机磷; 与野生型相比增强表达转基因植株中衰老叶片的磷含量减少, 而发育中新叶的磷含量增加, 说明 *OsPAP26* 增强表达后促进了无机磷由衰老叶片往新叶中的转运^[58-59]。表 1 所示为水稻中参与磷吸收和储存、分配、再利用的基因。

3 展望

对植物细胞而言, 液泡是最主要储存无机磷的细胞器, 当植物处于缺磷状态时其储存的无机磷可以迅速地从液泡中输出, 以维持细胞内部无机磷的平衡。事实上, 正常生长的植物体内大于 90% 的无机磷储存在液泡中, 液泡受损将直接影响到植物对于无机磷的积累的能力。尽管液泡在植物无机磷的积累中非常重要, 但如何调控液泡中无机磷的输入

表 1 水稻中参与磷吸收和储存、分配、再利用的基因

Table 1 Genes involved in the Pi uptake, storage, redistribution and remobilization in rice

功能 Function	水稻基因 Rice genes
根对磷的吸收 P absorption by root	<i>OsPHT1;1, OsPHT1;4, OsPHT1;6, OsPHT1;8, OsPHT1;9, OsPHT1;10, OsPHT1;11</i>
调控磷从根到地上部的转运 Translocation of P from root to shoot	<i>OsPHO1;2</i>
参与节中磷的分配 Distribution of P in the nodes	<i>OsPHT1;2, OsSPDT</i>
调控液泡中磷的平衡 Homeostasis of P in vacuoles	<i>OsSPX-MFS1, OsSPX-MFS3</i>
向种子中转运磷 Translocation of P to seed	<i>OsPHT1;4; OsPHT1;8</i>
调控衰老叶片中磷的转运 Translocation of P in senescent leaf	<i>OsPAP26</i>

与输出以达到磷平衡的机制尚不清楚。目前在拟南芥中发现液泡膜定位的无机磷转运体蛋白 SPX-MFS1 (PHT5;1) 对于液泡中无机磷积累和积极应对外界环境中无机磷的改变起到关键作用, 但对水稻中 SPX-MFS 家族成员的功能研究还需要进一步的实验来验证, 同时寻找水稻液泡磷输出的转运体对于了解植物如何维持细胞内无机磷的平衡的机制尤其重要。

目前对磷酸盐转运体的研究主要集中在其对磷酸盐的吸收功能, 而对磷素在植物体内的储存、分配和再利用的分子机制还不清楚。节是重要的调控营养元素分配的器官, 但目前只有一个 SPDT 的功能被报道, 未来继续发掘位于节的磷酸盐转运体, 将帮助我们进一步了解磷素在水稻地上部的分配过程。通过对水稻中 *PHT1* 家族成员的表达模式分析, 发现其中 *OsPHT1;1*、*OsPHT1;2*、*OsPHT1;4*、*OsPHT1;8* 在地上部都有表达, 推测其除了负责吸收外界的无机磷以外, 还可能参与到了从根到地上部、地上部不同叶片、不同组织器官间的无机磷的调运。已知 *OsPAP26* 除了能促进水稻对外界有机磷的利用, 还参与无机磷从衰老叶片往新叶中的转运。水稻中衰老叶片可以将营养元素 (包括磷素) 重新调运到正在发育的组织器官中以满足植物正常生长的需求, 但这一过程的分子调控机制还不清楚, 且该过程中是否还有磷酸盐转运体的参与, 需要进一步的实验来证明。综上所述, 未来的研究重点在于解析水稻体内磷素分配和再利用的分子机制, 为培育磷高效利用的水稻等重要农作物提供新的依据。

参考文献:

[1] Bielecki R L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24(1): 225–252.

[2] Raghothama K G, Karthikeyan A S. Phosphate acquisition[J]. Plant

and soil, 2005, 274: 37–49.

- [3] Abel S, Ticconi C A, Delatorre C A. Phosphate sensing in higher plants[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 115(1): 1–8.
- [4] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology, 1999, 50(1–2): 665.
- [5] Holford I C R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants[J]. Soil Research, 1997, 35(2): 227–239.
- [6] Ticconi C A, Abel S. Short on phosphate: plant surveillance and countermeasures[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(11): 548–555.
- [7] Christine R, Marcel B. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants[J]. Planta, 2002, 216(1): 23–37.
- [8] Schachtman D P, Reid R J, Ayling S M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell[J]. Plant Physiology, 1998, 116(2): 447–453.
- [9] Furihata T, Suzuki M, Sakurai H. Kinetic Characterization of two phosphate-uptake systems with different affinities in suspension-cultured *catharanthus-roseus* protoplasts[J]. Plant and Cell Physiology, 1992, 33(8): 1151–1157.
- [10] Robinson W D, Park J, Tran H T, et al. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(18): 6531–6542.
- [11] Lu L, Qiu W, Gao W, et al. OsPAP10c, a novel secreted acid phosphatase in rice, plays an important role in the utilization of external organic phosphorus[J]. Plant Cell & Environment, 2016, 39(10): 2247–2259.
- [12] Versaw W K, Garcia L R. Intracellular transport and compartmentation of phosphate in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 39: 25–30.
- [13] Bun-Ya M, Nishimura M, Harashima S, et al. The *PHO84* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encodes an inorganic phosphate transporter[J]. Molecular & Cellular Biology, 1991, 11(6): 3229–3238.
- [14] Rausch C, Bucher M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants[J]. Planta, 2002, 216(1): 23–37.
- [15] Shin H, Shin H S, Dewbre G R, 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 Journal, 2004, 39(4): 629–642.
- [16] Remy E, Cabrito T R, Batista R A, et al. The Pht1;9 and Pht1;8

- transporters mediate inorganic phosphate acquisition by the *Arabidopsis thaliana* root during phosphorus starvation[J]. *New Phytologist*, 2012, 195(2): 356–371.
- [17] Sun S, Gu M, Cao Y, *et al.* A Constitutive expressed phosphate transporter, OsPht1;1, modulates phosphate uptake and translocation in phosphate-replete rice[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(4): 1571.
- [18] Jia H, Ren H, Gu M, *et al.* The phosphate transporter gene *OsPht1;8* is involved in phosphate homeostasis in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1164–1175.
- [19] Ai P, Sun S, Zhao J, *et al.* Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation[J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2009, 57(5): 798–809.
- [20] Ye Y, Yuan J, Chang X, *et al.* The phosphate transporter gene *OsPht1;4* is involved in phosphate homeostasis in rice[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126186.
- [21] Zhang F, Sun Y, Pei W, *et al.* Involvement of OsPht1;4 in phosphate acquisition and mobilization facilitates embryo development in rice[J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2015, 82(4): 556.
- [22] Wang X, Wang Y, Piñeros M A, *et al.* Phosphate transporters OsPHT1;9 and OsPHT1;10 are involved in phosphate uptake in rice[J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, 37(5): 1159–1170.
- [23] Yang S Y, Grønlund M, Jakobsen I, *et al.* Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the phosphate transporter1 gene family[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(10): 4236–4251.
- [24] González E, Solano R, Rubio V, *et al.* Phosphate transporter traffic facilitator1 is a plant-specific sec12-related protein that enables the endoplasmic reticulum exit of a high-affinity phosphate transporter in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3500–3512.
- [25] Chen J, Liu Y, Ni J, *et al.* OsPHF1 regulates the plasma membrane localization of low- and high-affinity inorganic phosphate transporters and determines inorganic phosphate uptake and translocation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(1): 269–278.
- [26] Bayle V, Nussaume L. *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporters exhibit multiple levels of posttranslational regulation[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(4): 1523–1535.
- [27] Chen J, Wang Y, Wang F, *et al.* The rice CK2 kinase regulates trafficking of phosphate transporters in response to phosphate levels[J]. *Plant Cell*, 2015, 27(3): 711–723.
- [28] Daram P, Brunner S, Rausch C, *et al.* *Pht2;1* encodes a low-affinity phosphate transporter from *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1999, 11(11): 2153–2166.
- [29] Versaw W K, Harrison M J. A chloroplast phosphate transporter, PHT2;1, influences allocation of phosphate within the plant and phosphate-starvation responses[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(8): 1751–1766.
- [30] 史书林, 王丹凤, 颜彦, 等. 水稻磷转运蛋白OsPHT2;1在提高磷素利用率方面的作用[J]. *中国水稻科学*, 2013, 27(5): 457–465.
- Shi S L, Wang D F, Yan Y, *et al.* Function of phosphate transporter OsPHT2;1 in improving phosphate utilization in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, 27(5): 457–465.
- [31] Guo B, Jin Y, Wussler C, *et al.* Functional analysis of the *Arabidopsis* PHT4 family of intracellular phosphate transporters[J]. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 889–898.
- [32] Guo B, Irigoyen S, Fowler T B, *et al.* Differential expression and phylogenetic analysis suggest specialization of plastid-localized members of the PHT4 phosphate transporter family for photosynthetic and heterotrophic tissues[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2008, 3(10): 784–790.
- [33] Karlsson P M, Herdean A, Adolfsen L, *et al.* The *Arabidopsis* thylakoid transporter PHT4;1 influences phosphate availability for ATP synthesis and plant growth[J]. *Plant Journal*, 2015, 84(1): 99–110.
- [34] Chika T, Kanako W, Tomonobu K, *et al.* Molecular and genetic characterization of the gene family encoding the voltage-dependent anion channel in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4773–4785.
- [35] Hamel P, Saint-Georges Y, Pinto B D, *et al.* Redundancy in the function of mitochondrial phosphate transport in *Saccharomyces cerevisiae*, and *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Microbiology*, 2004, 51(2): 307–317.
- [36] Takabatake R, Hata S, Taniguchi M, *et al.* Isolation and characterization of cDNAs encoding mitochondrial phosphate transporters in soybean, maize, rice, and *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 40(3): 479–486.
- [37] Jia F, Wan X, Zhu W, *et al.* Overexpression of mitochondrial phosphate transporter 3 severely hampers plant development through regulating mitochondrial function in *Arabidopsis*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(6): e0129717.
- [38] Hassler S, Lemke L, Jung B, *et al.* Lack of the Golgi phosphate transporter PHT4;6 causes strong developmental defects, constitutively activated disease resistance mechanisms and altered intracellular phosphate compartmentation in *Arabidopsis*[J]. *Plant Journal*, 2012, 72(5): 732–744.
- [39] Bucher M, Fabiańska I. Long-sought vacuolar phosphate transporters identified[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(6): 463–466.
- [40] Yang S Y, Huang T K, Kuo H F, *et al.* Role of vacuoles in phosphorus storage and remobilization[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(12): 3045–3055.
- [41] Liu J, Yang L, Luan M, *et al.* A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(47): 6571–6578.
- [42] Liu T Y, Huang T K, Yang S Y, *et al.* Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 11095.
- [43] 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 Physiology*, 2015, 169(4): 2822–2831.
- [44] Wang C, Huang W, Ying Y, *et al.* Functional characterization of the rice *SPX-MFS* family reveals a key role of *OsSPX-MFS1* in controlling phosphate homeostasis in leaves[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 139–148.
- [45] Barberon M, Geldner N. Radial transport of nutrients: the plant root

- as a polarized epithelium[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 528–537.
- [46] Hamburger D, Rezzonico E, Petétot M D, *et al.* Identification and characterization of the *Arabidopsis PHO1* gene involved in phosphate loading to the xylem[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(4): 889–902.
- [47] Wege S, Khan G A, Jung J Y, *et al.* The EXS domain of PHO1 participates in the response of shoots to phosphate deficiency via a root-to-shoot signal[J]. *Plant Physiology*, 2015, 170(1): 385–400.
- [48] Secco D, Baumann A, Poirier Y. Characterization of the rice *PHO1* gene family reveals a key role for *OsPHO1;2* in phosphate homeostasis and the evolution of a distinct clade in dicotyledons[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1693–1704.
- [49] Jabnourne M, Secco D, Lecampion C, *et al.* A rice cis-natural antisense RNA acts as a translational enhancer for its cognate mRNA and contributes to phosphate homeostasis and plant fitness[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(10): 4166–4182.
- [50] Yamaji N, Ma J F. Node-controlled allocation of mineral elements in Poaceae[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 18–24.
- [51] Yamaji, Naoki, M a, *et al.* The node, a hub for mineral nutrient distribution in graminaceous plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(9): 556–563.
- [52] Jian F M, Yamaji N. A transporter at the node responsible for intervascular transfer of silicon in rice[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2878–2883.
- [53] Ma J F, Yamaji N. A cooperative system of silicon transport in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(7): 435–442.
- [54] Yokosho K, Yamaji N, Ma J F. *OsFRDL₁* expressed in nodes is required for distribution of iron to grains in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(18): 5485–5494.
- [55] Deng F, Yamaji N, Xia J, *et al.* A member of the heavy metal P-Type ATPase *OshMA5* is involved in xylem loading of copper in rice[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(3): 1353–1362.
- [56] Yamaji N, Takemoto Y, Miyaji T, *et al.* Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node[J]. *Nature*, 2016, 541(7635): 92–95.
- [57] Vogiatzaki E, Baroux C, Jung J Y, *et al.* PHO1 exports phosphate from the chalazal seed coat to the embryo in developing *Arabidopsis* seeds[J]. *Current Biology* Cb, 2017, 27(19): 2893–2900.
- [58] Gao W, Lu L, Qiu W, *et al.* *OsPAP26* encodes a major purple acid phosphatase and regulates phosphate remobilization in rice[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2017, 58(5): 885–892.
- [59] Jeong K, Baten A, Waters D L E, *et al.* Phosphorus remobilization from rice flag leaves during grain filling: anRNA - seq study[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 15(1): 15–26.