

# 植物内部磷循环利用提高磷效率的研究进展

孙艳, 洪婉婷<sup>†</sup>, 韩阳, 徐梓楷, 程凌云\*

(中国农业大学资源与环境学院/植物与土壤相互作用教育部重点实验室, 北京 100193)

**摘要:** 【目的】磷素作为植物生长发育过程中必需的大量营养元素之一, 因其在土壤中的难移动性使得根系对磷的获取有限。植物为满足其生长对磷素的需求, 已经进化出一系列相应的机制提高对内部磷的再利用, 以减少磷肥投入, 保证产量的同时实现环境友好。本文以植物内部磷的高效利用为核心, 重点剖析植物有机磷库与无机磷库中磷素的活化再利用的途径, 综述释放出的无机磷在不同组织和器官中的转运过程, 并对今后深入研究磷再利用的有关方向作出展望。【主要进展】植物体内磷的存在形式主要包括无机磷和有机磷两种。植物吸收的多余无机磷会被暂时储存在液泡中, 并在植物缺磷时外流到胞质以满足植物对磷的需求, 位于液泡膜的磷酸盐转运蛋白负责无机磷在液泡和胞质之间的分配。存在于核酸和磷脂中的有机磷在磷缺乏时由酶类(核酸酶、磷脂酶和紫色酸性磷酸酶等)水解并释放无机磷以供植物生长需要。植物遭受低磷胁迫, 营养器官(老叶等)中活化的无机磷由多种磷酸盐转运蛋白转运到幼叶等新的生长中心被利用, 从而显著提高磷的再利用效率。磷转运蛋白(PHTs)通过调控磷向籽粒的运输降低了磷在禾谷类作物籽粒中的积累, 提高了磷利用效率, 同时降低环境风险。【展望】现阶段的研究较为详细地阐述了植物体内磷素再活化的生理分子机制, 但对磷转运功能蛋白参与特定磷转运过程的相关研究仍不够全面, 比如液泡磷能调控细胞磷稳态, 目前已鉴定得到的与其外排有关的转运蛋白极少, 其调控机制也有待深入探索。国内外关于PHT1、PHT2、PHT3和PHT4蛋白如何将磷素从源器官转运到库器官缺乏系统的研究。无机磷库和有机磷库中磷的利用对植物应对缺磷的贡献也鲜有报道。因此, 植物体内与磷再活化后转运利用相关的分子生物学调控机理还需进一步研究。

**关键词:** 缺磷胁迫; 无机磷; 有机磷; 磷转运; 磷循环再利用

## Targeting internal phosphorus re-utilization to improve plant phosphorus use efficiency

SUN Yan, HONG Wan-ting<sup>†</sup>, HAN Yang, XU Zi-kai, CHENG Ling-yun\*

(College of Resource and Environmental Sciences, China Agricultural University/Key laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, Beijing 100193, China)

**Abstract:** 【Objectives】Phosphorus (P) is an essential macronutrient element in the process of plant growth and development. Due to its low mobility in soil, the root system has limited access to phosphorus. To meet the demand of phosphorus for growth, plants have evolved a series of biological processes to maximize the re-use of internal phosphorus, reduce the P fertilizer input and P effluence in the aquatic ecosystem. This review summarizes recent advances in the understanding of mechanisms by which plant utilize the organic P pools and inorganic P pools. Further, the relevant molecular mechanisms involved in the transport of released inorganic P (Pi) in different tissues and organs are explored and an insight on how to further study the relevant directions of P utilization in the future is provided. 【Major advances】P in higher plants mainly includes Pi and organic P. The excess Pi absorbed by plants is temporarily stored in vacuoles and this part of Pi is released to cytoplasm under low-P stress to buffer the demand for Pi via phosphate transporter located in the tonoplast. Enzymes such as

收稿日期: 2021-05-07 接受日期: 2021-09-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31972496, 31572190)。

联系方式: 孙艳 E-mail: 17806273359@163.com; <sup>†</sup>洪婉婷为共同第一作者 E-mail: 15981979803@163.com

\* 通信作者 程凌云 E-mail: lycheng@cau.edu.cn

nuclease, phospholipase and purple acid phosphatase hydrolyze organophosphate such as nucleic acid, phospholipid and release Pi to facilitate its redistribution and utilization in plants. When plants suffer from low P stress, Pi is exported from vegetative organs (old leaves, etc.) and transported to growth centers such as young leaves for use via phosphate transporters, thereby significantly improving P re-use efficiency. Reducing the accumulation of P in grains and controlling grain P within a reasonable range through phosphate transporters is of great significance for improving grain PUE and alleviating eutrophication. 【 Prospects 】 Numerous studies have elaborated the mechanisms of P recycling and utilization in plants, but the involvement of phosphate transporters in specific P transport processes is still not clear. For example, vacuolar Pi can be re-used to meet P demand when plant suffer P deficiency. However, few transporters related to its efflux have been identified, and the relevant regulation factors need further exploration. Holistically exploring the role of PHT1, PHT2, PHT3 and PHT4 proteins on P from source to sink is pertinent. The contribution of Pi mobilized from vacuole and the Pi recycled from organophosphate to cope with phosphate deficiency needs to be quantified. Therefore, analyzing the biological regulatory mechanisms underlying the transportation and utilization of P in plants can provide a scientific basis for reducing P fertilizer input, improving P utilization efficiency and cultivating P-efficient crop varieties.

**Key words:** phosphorus deficiency stress; inorganic phosphorus; organic phosphorus; phosphorus transport; phosphorus recycling and re-use

磷不仅是核酸、磷脂、ATP 的重要组成成分, 还是能量传递、蛋白质活化等过程中的关键代谢调节因子<sup>[1]</sup>。农业生产上, 磷对作物产量的提高及作物优良品质的维持方面具有重要作用。土壤中的磷素主要以无机磷 (Pi) 的形式被植物吸收利用, 但由于土壤中 Pi 极易与有机、无机化合物结合或存在于微溶矿物中使其移动性差、扩散速率低, 从而大大降低了磷的生物有效性<sup>[2-3]</sup>。据报道, 在全球范围内约有 70% 的土壤受低磷胁迫的影响, 使磷素成为限制植物生长发育的重要因子<sup>[4-5]</sup>。为了满足人口不断增长对粮食产量的高需求, 磷肥的施用量呈现逐年增加的趋势, 目前全球对磷肥的需要量达到了约 5 亿 t, 且预计从现阶段到 2030 年, 磷肥的施用量年均增长 2 亿 t 左右<sup>[4,6-8]</sup>。White 等研究表明, 磷肥的当季利用率仅为 15%~30%<sup>[9]</sup>, 其余绝大部分则被土壤固定为缓效态或无效态磷<sup>[10]</sup>。磷的需求日益增加, 如果以过去 3 年间磷矿石供给速度估计剩余年数, 到 2040 年所有磷矿石供给都将耗尽<sup>[11]</sup>。因此, 提高植物对磷素高效吸收与利用的能力显得尤为重要。植物为应对低磷胁迫已经进化出一系列与生长发育或生理生化相关的机制以提高低磷浓度下养分的有效性。在低磷供应下, 植物可通过改善根系构型和分泌有机酸和磷酸酶活化周围土壤难溶性磷及有机磷以增强其对磷的吸收, 也可对贮存在植物体内的磷营养进行再活化、再转运和再利用等以实现磷的高效利用<sup>[12]</sup>。

因此, 许多科研工作者致力于研究根系从土壤中获取磷的能力 (即磷获取效率, PAE) 和植物对磷利用的能力 (磷利用效率, PUE), 以改善植物营养和保证粮食产量<sup>[13-14]</sup>。然而仅仅通过提高 PAE 来促使作物增产会加速农田土壤总磷的耗竭, 导致其它负面环境问题<sup>[13,15]</sup>, 这一措施不能满足农业生产的可持续发展。相比之下, 通过提高植物磷利用效率, 以较低的投入获得更高的产量, 应该引起我们的关注<sup>[13]</sup>。

本文将综述植物在应对磷胁迫时对其体内磷素的再活化利用及与磷转运相关的生物学机制, 以期进一步提高农业生产中磷利用效率并为培育耐低磷胁迫的磷高效优质作物品种、降低磷肥投入、减轻环境污染等提供必要的生物学理论和技术改良基础。

## 1 植物生长发育过程中磷的再活化分配

磷被吸收进入植物体内后, 全磷中约 15% 的磷以游离无机磷 (Pi) 的形式存在, 约有 85% (全磷含量中占比) 的磷转化为有机磷酸酯, 形成核酸、磷脂、低分子量的磷酸酯和磷酸化蛋白等有机磷库, 且其含量大小顺序为核糖核酸 (RNA) > 磷脂 > 磷酸酯 > 脱氧核糖核酸 (DNA)<sup>[13,16-18]</sup>。

一般情况下, 植物组织中 Pi 浓度能反映该植物体的外部 Pi 供应水平<sup>[13,19]</sup>。组织内的 Pi 存在于细胞质和液泡中。其中细胞质 Pi 库代谢活跃, 含量约为 P 0.1~0.8 mg/g(干重), 占细胞内总 Pi 的 15%, 且保

持在相当窄的范围内变动。而液泡 Pi 含量显著高于细胞质 Pi 含量, 可占细胞内 Pi 的 80%, 随环境磷变化波动较大<sup>[20-23]</sup>。

### 1.1 磷素营养在植物不同生育期的再分配利用

在植物营养生长阶段早期, 磷在光合作用及相关碳氮代谢方面发挥着重要作用, 此时高效吸收利用磷素有利于植物相对生长速率的提高<sup>[13,24]</sup>。施磷可加速作物营养生长, 促进植株体内光合产物的分配<sup>[25-26]</sup>, 从而进一步影响植株叶面积、根系吸收养分和水分的速率及根系碳周转<sup>[27-28]</sup>。

在植物营养生长阶段后期或当其遭受低磷胁迫时, 部分叶片发生衰老, 此时衰老叶片会产生较大的呼吸成本, 加上植株自身生长壮大后对光照的遮荫, 最终减少了光合产物的产量<sup>[13]</sup>。与此同时老叶中含磷生物大分子(核酸、磷脂等)会有序分解释放磷并从老叶迁移到其它器官, 在组织死亡之前, 磷被活化并重新运输到生长旺盛的库组织(尤其是发育中的种子和正在伸展生长的新叶)中, 从而显著提高老叶养分回收利用效率<sup>[29-30]</sup>。植物磷供应从由根系吸收为主转变为以回收衰老组织中迁移的磷为主的过程, 发生在营养生长后期或生殖生长早期阶段, 这一转变可能对整株植物的健康生长至关重要, 且当植物处于土壤养分缺乏的环境中时显得尤为关键<sup>[13,30]</sup>。衰老组织中有机、无机磷的回收利用不仅有利于提高植物磷利用效率, 同时可以防止老叶中的磷营养流失到周围环境中而造成损失。研究发现, 山龙眼科植物(*Hakea prostrata*)较耐磷匮乏环境, 其叶片对核酸、磷脂等的需求也随土壤磷含量的下降而降低, 并且成熟叶片中约 80% 的有机磷可被再活化利用<sup>[31-33]</sup>。而大豆(*Glycine max*)老叶有机磷的再活化程度相对较低, 磷回收率不到 50%<sup>[34]</sup>。在拟南芥研究中, 高达 78.4% 的有机、无机磷会从老叶中移出被再利用<sup>[35]</sup>。因此, 从营养生长阶段的中后期开始, 植物组织中磷从衰老器官转移到生长更活跃的器官成为植物继根系吸收之外磷来源的又一重要途径, 尤其在缺磷土壤中磷的再分配显得尤其重要<sup>[13,17]</sup>。

当植物进入生殖生长期, 衰老叶片中磷营养的回收利用成为幼叶、生殖器官和贮藏器官中磷的主要来源之一<sup>[17]</sup>。Masoni 等<sup>[36]</sup>研究表明, 小麦(*Triticum durum* L.) 叶片和秸秆中磷含量会随着其由开花期到成熟期的过渡而降低, 而穗中磷含量增加到初始值的 4 倍。另有研究发现, 油料作物胡麻在盛花至完熟期阶段的磷素积累量最大, 且籽粒中约有 35.14%~55.24% 的磷素是由叶片中的有机磷再活化转运而来

的<sup>[37]</sup>。Jeong 等<sup>[38]</sup>研究表明, 叶片在衰老过程中发生的磷转移损失可能不仅影响其进行光合作用, 还作用于籽粒灌浆过程中同化物有效性。对于水稻(*Oryza sativa* L.)而言, 磷主要在籽粒灌浆后期从叶片迁移到籽粒中, 这一过程与叶片衰老密切相关<sup>[39-41]</sup>。类似地, 在大豆(*Glycine max*)的灌浆期增加磷营养供给会延迟叶片衰老的同时收获更高的籽粒产量<sup>[42]</sup>。然而, 在甘蓝型油菜(*Brassica napus*)的籽粒灌浆期间增施磷素会降低生物量并减少籽粒产量<sup>[43]</sup>。Mazlouzi 等<sup>[44]</sup>研究发现, 低磷营养下生长的小麦(*Triticum durum* L.)籽粒中有 81% 的磷来源于体内磷的再活化利用, 而在高磷条件下这部分磷仅占籽粒磷的 65%; 缺磷胁迫下的小穗和叶片对磷再活化的贡献相对较大, 占比分别为 43.6% 和 34.6%, 但高磷营养下贡献相对较大的器官分别为叶片(32%)和茎(30.4%)。

### 1.2 籽粒中过量磷的输入

整体而言, 籽粒中磷含量过高会在降低作物品质的同时破坏农业生产过程中的磷素平衡。一方面, 磷被转移到正在发育的种子中以满足其进行正常细胞生理生化功能的需要, 且内部储存的磷可为幼苗的生长发育提供营养, 人们普遍认为种子磷储量越高越有利于幼苗生长<sup>[45]</sup>。然而籽粒中大量磷素存在会导致过多植酸的形成, 其在缺乏植酸酶的动物体内难以被吸收利用, 同时会造成多重抗营养效应, 使铁、钙、锌和镁等微量营养元素有效性降低<sup>[46-48]</sup>。这部分未被动物消化吸收的植酸磷排出体外后污染水土资源, 导致水体富营养化与土壤中有机磷富集, 不利于植物根系直接吸收土壤中的磷营养<sup>[49-51]</sup>。另一方面, 大约 60%~85% 的地上部磷储存在籽粒中, 这就意味着在作物收获的同时会从田间带走大部分磷素<sup>[40]</sup>。农业生产中会进行过量施磷以弥补土壤磷素的损失, 但这种做法通常会增加富磷土壤被侵蚀后使水体富营养化的风险<sup>[40]</sup>。由此可见, 这种不合理方式循环往复, 农田土壤中磷素平衡势必会受到极大破坏。因此, 为实现可持续农业生产, 将籽粒磷浓度降低到满足磷素需求的水平是重要途径。通过培育并种植籽粒含磷低的品种或解析调控籽粒含磷低的关键基因, 或许能够在一定程度上减少磷素在作物生长后期向籽粒的输入, 这也将成为降低籽粒中磷浓度的潜在措施。

## 2 磷在植物体内的储存与再利用

### 2.1 液泡 Pi 的再利用与细胞内磷稳态

植物获取的 Pi 首先在细胞质中积累直至达到稳定水平, 然后在液泡中累积。液泡被认为是最大的与磷储存和再活化相关的细胞器, 且液泡中磷酸盐含量约占细胞内总磷酸盐的 75%<sup>[21,52]</sup>。研究发现 Pi 在总磷含量中的占比相对于有机磷的占比变化较大, 这与 Pi 的有效性密切相关<sup>[13]</sup>。当外界磷供应充足时, 由于细胞质中代谢活跃的 Pi 水平受到严格控制, 多余的 Pi 将储存在液泡中。短期内缺磷时, 液泡 Pi 外流到胞质以满足细胞质 Pi 需求, 从而缓解细

胞缺磷状况<sup>[52-54]</sup>。可见, 液泡输出的 Pi 可能是植物细胞中 Pi 的缓冲器。液泡 Pi 的储存和输出能够维持细胞内 Pi 的稳态 (图 1), 同时满足外部 Pi 有效性的变化及植物体的代谢需求<sup>[52]</sup>。研究表明无论植物体内 Pi 状态如何, 细胞质的 Pi 水平都始终维持在一个恒定值<sup>[55]</sup>。当外部供应不同水平的磷浓度时, 豌豆 (*Pisum sativum* L.) 根尖液泡 Pi 的变化显著, 但根尖细胞质 Pi 的浓度稳定保持在 18 mmol/L<sup>[56]</sup>。当大豆 (*Glycine max* L.) 处于较高水平磷营养下, 自开花期

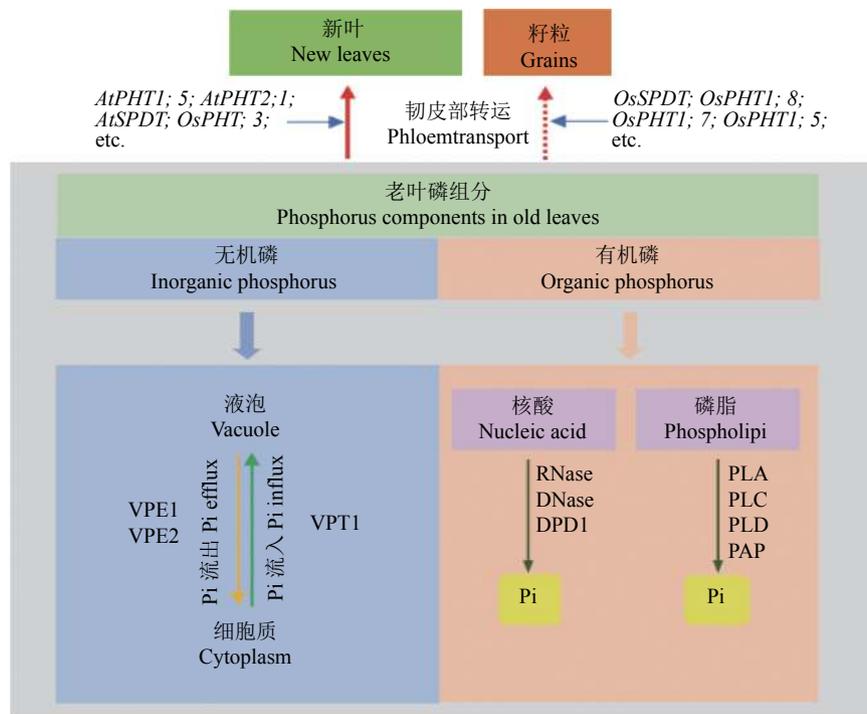


图 1 植物地上部磷素进行再活化与转运机制综合模式图

Fig. 1 A comprehensive model diagram of the mechanism of phosphorus reactivation and transport in plant shoot

[注 (Note): 老叶中的磷组分分为无机磷 (Pi) 和有机磷。液泡中储存的 Pi 再利用参与细胞磷稳态。细胞内过多的 Pi 通过液泡 Pi 流入转运体运入液泡中暂时储存 (绿色箭头)。缺磷时, 储存于液泡中的 Pi 通过液泡 Pi 外排转运体重新运输到细胞质, 缓解细胞质缺磷状况 (橙色箭头)。VPT1 是主要的液泡 Pi 内流转运体, VPE1 与 VPE2 是目前极少已鉴定的液泡 Pi 外排转运体。缺磷或叶衰老时, 老叶中的有机磷库作为磷源进行再活化。核酸通过核糖核酸酶 (RNase)、脱氧核糖核酸酶 (DNase) 与 DPD1 (降解细胞器 DNA 的脱氧核糖核酸外切酶) 等核酸酶降解并释放 Pi。磷脂被磷脂酶、PAP (紫色酸性磷酸酶)、磷脂酶 A (PLA)、磷脂酶 C (PLC)、磷脂酶 D (PLD) 等酶类水解释放 Pi。从老叶释放的 Pi 通过韧皮部运输到新叶与生殖器官如籽粒等新的生长中心进行再利用, 以满足植物生长对磷素的需求 (红色箭头; 虚线表示可能活化途径)。从老叶中转运 Pi 到新叶与籽粒的磷酸盐转运体主要是 PHT1 家族和 PHT2 家族的部分成员。The P components in old leaves are divided into inorganic P (Pi) and organic P. Pi stored in vacuoles is reused to participate in cellular P homeostasis. The excessive Pi in the cell is transferred to the vacuole through the vacuolar Pi influx transporter for temporary storage (indicated by green arrow). When P is deficient, the Pi stored in the vacuole is transported back to the cytoplasm through the vacuolar Pi efflux transporter to relieve the cytoplasmic P deficiency (indicated by orange arrow). VPT1 (vacuolar phosphate transporter 1) is the main vacuolar Pi influx transporter, and VPE1 (vacuolar phosphate efflux transporter 1) and VPE2 (vacuolar phosphate efflux transporter 2) are the few identified vacuolar Pi efflux transporters. When P is deficient or the leaves are senescent, the organic P pool in the old leaves is reactivated as a P source. Nucleic acid is degraded by RNase, DNase and DPD1 (deoxyribonuclease that degrades organelle DNA) and other nucleases to release Pi. Phospholipids are hydrolyzed by phospholipase, PAP (purple acid phosphatase) and other enzymes (PLA—Phosphatidase A), PLC—Phosphatidase C, PLD—Phosphatidase D) to release Pi. Pi released from the old leaves is transported through the phloem to new leaves and reproductive organs such as grains and developing roots and other new growth centers for re-use to meet the P requirements of plant growth (indicated by red arrow; dotted line indicates the possible precycling pathway). The phosphate transporters that transfer Pi from old leaves to new leaves and grains are mainly the PHT1 family and certain members of the PHT2 family.]

到鼓粒中期生长的过程中,液泡磷酸峰最先消失,表明液泡磷酸盐的再活化程度较细胞质大。在低磷营养处理下,液泡对细胞质 Pi 的缓冲作用会维持到生殖生长阶段的后期<sup>[57]</sup>。Lee 等<sup>[58]</sup>将玉米种子发芽 2 天后置于外源磷浓度为 0~0.5 mmol/L 范围内的培养基上生长,发现磷有效性的降低会显著影响液泡 Pi 含量,而细胞质中 Pi 占比则几乎没有差异。植物在体内细胞增大或分裂为两个子细胞的生长过程中,部分细胞质的 Pi 会被作为新细胞的结构材料而使用,然后细胞会从外部介质或者液泡中吸收 Pi 作为补偿,这一阶段 Pi 的代谢对胞质 Pi 水平的影响大于对总磷含量的影响<sup>[59]</sup>。

在细胞质中保持稳定的 Pi 水平对于维持细胞内磷稳态起着非常重要的作用。细胞质 Pi 的稳态主要是通过液泡与其之间进行 Pi 的膜转运和有机磷酸盐向无机磷酸盐的代谢转化而实现的<sup>[59]</sup>。大麦叶片的叶肉细胞有能力通过改变膜转运活性和/或消耗液泡中的 Pi 来维持细胞质 Pi 水平的恒定<sup>[54]</sup>。然而,有研究表明当植物由于摄取甘露糖或被磷酸化而引起其突然需求细胞质 Pi 时,此时即使存在大量液泡磷库,最终也会耗尽细胞质磷库<sup>[60-61]</sup>。综上所述,液泡 Pi 的储存与再利用对调节细胞内磷稳态起着关键作用,但是在植物应对极端情况时调节作用有限。

## 2.2 有机磷库中磷的释放

处于低磷胁迫条件下的植物,可以从不同的磷库中重新获取磷并再分配以保证植物的生长发育<sup>[13]</sup>。当液泡无机磷对胞质缺磷的缓冲不能满足植物的磷素需求时,有机磷便开始降解以实现磷的再利用。低磷胁迫下的植物体内 Pi 含量显著降低,组织中不同磷库的利用存在较大差异<sup>[13,62]</sup>。叶片衰老过程中,持续的磷匮乏耗尽液泡 Pi 库,且显著减少了细胞质 Pi 库,与此同时细胞内会诱导并分泌大量的水解酶以从有机磷库中释放 Pi<sup>[17]</sup>。核酸和磷脂等有机磷组分的活化对于 Pi 的再分配利用及植物的正常生长发育起着非常重要的作用(图 1),并且有机磷库在提高植物磷利用效率过程中涉及到复杂的生物学机制。

### 2.2.1 核酸—磷含量最丰富的有机磷库

核酸是植物体内最大的有机磷库,约有 50% 的有机磷储存于核酸,且其中约 80% 以核糖体 RNA (rRNA) 的形式存在<sup>[13,63-64]</sup>。供磷不足导致核糖体数量减少,从而影响蛋白质的合成,继而使植物生长缓慢。与磷供应充足的植株相比,低磷条件下生长的拟南芥地上部 RNA 含量减少了 90%,导致其生长受阻<sup>[65]</sup>。在植物叶片发育的过程中,rRNA 水平随着蛋白质需求量的

增强而增加,而成熟叶片中蛋白质需求量减少,rRNA 水平也随之下降<sup>[66-67]</sup>。由于 RNA 中磷的丰度很高,从 RNA 中回收磷能够有效提高植物磷利用效率。研究表明核酸酶 RNases 负责从 rRNA 中回收 Pi,番茄叶片中的 LX RNase (一种 RNase) 在其衰老后期会被诱导表达并参与 RNA 的分解代谢过程<sup>[68]</sup>。RNases 中发挥主要作用的是 T2 家族基因<sup>[69]</sup>,在拟南芥的研究中发现 T2 家族能受低磷胁迫和/或衰老而诱导表达<sup>[70]</sup>,其中 S-like RNases 在 Pi 的回收中发挥重要作用<sup>[69]</sup>。RNase 先通过 2',3'-环化核苷酸中间体 (cNMP) 将 RNA 分解为核苷一磷酸 (NMP)<sup>[71]</sup>。这种 cNMP 中间体随后被环状核苷酸磷酸二酯酶进一步分解代谢产生 NMP,继而作为紫色酸性磷酸酶 (PAP) 的底物进行酶促反应,释放 Pi 并将其运输到库组织中利用<sup>[72]</sup>。

虽然植物中 DNA 含量在总核酸中的占比远低于 RNA,但由核 DNA 与细胞器 DNA (orgDNA) 共同组成了细胞总 DNA,且两者均可发生降解以提高细胞 Pi 含量<sup>[73]</sup>。orgDNA 作为内在磷源存贮于细胞内,大量的细胞器基因构成了近半数的以核酸存贮的有机磷库。在植物成熟组织,特别是叶组织(内部叶绿体基因占比能够达到总 DNA 含量的 30%,且每个细胞的叶绿体基因组的拷贝量能够达到 1000 份)具有很大的拷贝数量<sup>[74]</sup>。据报道,双功能核酸酶 1 基因 *BFN1* 受叶片衰老的诱导表达量上调,继而降解单链 DNA 或 RNA<sup>[75-76]</sup>,释放出的 Pi 能够被转运到库组织中供植物生长发育所需。Takami 等<sup>[74]</sup>研究表明,在低磷胁迫下,拟南芥和白桦树中的叶绿体 DNA 会被脱氧核糖核酸外切酶 1 (DPD1) 降解,释放的 Pi 则从下位叶转移到上位叶以供新生器官发育所需。

综上所述,当植物处于低磷胁迫和/或其叶片在衰老过程中时,核酸是核酸磷再利用的主要贡献者,而细胞器 DNA 的含量虽少但在一定程度上起磷再活化作用,且释放的 Pi 对提高植物磷利用效率与整体磷素循环具有重要意义。

### 2.2.2 磷脂—参与低磷下的膜脂质重塑反应

磷脂是质膜、类囊体膜等生物膜的重要组成部分,同时也是植物体内的第二大有机磷库,这部分磷素约占成熟叶片总磷库的 25%<sup>[13]</sup>。植物在响应低磷胁迫时,叶片或根中的磷脂可以通过膜脂质重塑降低体内磷消耗,该过程的第一步反应是磷脂酶水解磷脂释放 Pi<sup>[77]</sup>。而不同磷脂酶通过不同的水解位点水解磷脂,可据此将其分为 4 大类:磷脂酶 A1 (PLA1)、磷脂酶 A2 (PLA2)、磷脂酶 C (PLC) 和磷脂酶 D (PLD)<sup>[78]</sup>。

除此之外, 有研究发现 PLC 的同工酶非特异性磷脂酶 C (NPC) 也参与调节低磷营养下的磷脂酶活性, 但拟南芥体内的 *NPC4* 在植株缺磷时表达量上调, 且 NPC4 功能的缺失显著降低了 PLC 的活性<sup>[79]</sup>。磷脂的降解主要通过 PLC 的直接途径、涉及 PAP 活性的 PLD 的间接途径, PLC 水解磷脂产生二酰甘油和磷酸化的头基, 而 PLD 水解磷脂产生磷脂酸, 其进一步通过 PAP 生成二酰甘油<sup>[78-82]</sup>。PLA 也可通过水解磷脂产生溶血磷脂与游离脂肪酸的间接途径释放<sup>[30]</sup>。通过磷脂酶水解磷脂产生的二酰甘油作为底物合成半乳糖脂和/或硫脂用于替代膜中磷脂, 这有利于维持生物膜的正常结构和功能, 而且释放的 Pi 被转移到更活跃的库组织 (如新叶、圆锥花序) 中<sup>[3,83]</sup>。植物细胞中含有大量的半乳脂类, 如单半乳糖甘油二酯 (MGDG) 和双半乳糖甘油二酯 (DGDG) 以及硫代异鼠李糖甘油二酯 (SQDG), 它们与磷脂酰甘油 (PG) 一起为类囊体膜的主要成分<sup>[84]</sup>。在低磷胁迫下, 叶绿体中的 PG 被 SQDG 代替, 质体外膜中的磷脂被 DGDG 取代<sup>[85-86]</sup>。缺磷时, 多年生黑麦草中编码 SQDG 的关键酶 UDP-硫代异鼠李糖合酶的基因表达量显著增加。同样地, 在拟南芥研究中发现缺磷情况下, SQDG 和 DGDG 水平均有所增加, 同时磷脂含量相应减少<sup>[87-88]</sup>。另外, Meike 等<sup>[89]</sup>研究发现, MGDG 也可作为 DGDG 等非含磷脂质的合成前体参与膜脂质重塑中。

磷脂水解的另一条重要途径是脂质酰基水解酶 (LAH) 水解磷脂产生甘油磷酸二酯 (GPD) 和游离脂肪酸链。甘油磷酸二酯磷酸二酯酶 (GPX-PDE) 将 GPD 进一步降解为 3-磷酸甘油 (G3P) 和相应的醇, 随后 G3P 可以通过酰基转移酶和紫色酸性磷酸酶 PAP 转化为二酰甘油和 Pi<sup>[90-91]</sup>。白羽扇豆中 *GPX-PDE1/2* 的表达受缺磷诱导, 且能在低磷胁迫下参与磷脂代谢并促进植株根毛的形成发育, 继而增强植株对低磷养分的适应性<sup>[92]</sup>。Mehra 等<sup>[93]</sup>在水稻研究中发现, *OsGPX-PDE2* 过表达植株通过脂质重塑和改善根系结构增加了幼苗中的 Pi 含量, 且与野生型相比, 超表达株系能增加生物量和丙酮酸 (PA) 含量。Cheng 等<sup>[91]</sup>在拟南芥研究中发现, GPX-PDE 有助于释放 G3P 中的 Pi 并维持细胞内的 Pi 稳态。Wang 等<sup>[94]</sup>研究表明 *ZmGPX-PDE1* 能够催化玉米中 GPD 的降解, 促进磷从老叶到新叶的循环, 同时发现 *ZmGPX-PDE1* 基因在叶片衰老过程中表达量上调。因此, 磷脂的水解及 GPX-PDE 对 GPD 的降解能够提高低磷营养下磷的再活化利用。

膜脂质重塑有利于磷脂中磷的回收, 维持生物膜的功能与完整性, 从而显著提高植物磷利用效率及其缺磷耐受性。Stigter 等<sup>[30]</sup>研究发现植物在缺磷与衰老时有许多相似的代谢及转录组变化, 许多低磷响应基因 (如半乳糖脂合成酶基因, 磷转运蛋白基因等) 的表达也可受衰老诱导上调。由此可见, 研究植物在这两种情况下磷脂代谢的相关性为进一步深入了解磷再利用的分子生物学机制提供了思路。

2.2.3 其它有机磷库 有机磷库中低分子量的磷酸酯和磷酸化蛋白也能在提高植物磷利用效率方面发挥一定的作用, 其中磷酸化蛋白主要参与调控并维持植物正常的生长发育<sup>[13]</sup>。植酸 (肌醇六磷酸) 是作物种子中磷素的主要储存形式, 占种子干重的 1%~4%, 其含磷量约占总磷量的 65%~80%<sup>[95-96]</sup>。植素是植酸的钙、镁盐或钾、镁盐, 属于磷脂类化合物。在种子萌发过程中, 植酸能被植酸酶水解并释放出 Pi 供给子叶发育和幼苗生长, 即储存在种子中的磷素得以重新利用<sup>[45,97]</sup>。种子中 Pi 的释放对其发育阶段生物膜的建成及淀粉代谢具有重要作用<sup>[98-100]</sup>。种子中 Pi 的消耗与其自身质量、幼苗发育需要量、土壤磷有效性等密切相关, 一旦种子 Pi 储量耗尽, 作物在持续快速生长阶段的磷需求就依赖于根系对土壤磷的吸收<sup>[13,17]</sup>。

植物紫色酸性磷酸酶 PAP 家族能有效水解磷酸酯并从中释放 Pi, 且其活性在酸性条件下最佳<sup>[101]</sup>。Stigter 等<sup>[30]</sup>在拟南芥中的研究发现, *AtPAP26* 在受磷饥饿和/或叶片衰老过程中发挥了关键作用, 拟南芥老叶中分泌的 *AtPAP26* 可能具有降解流出质膜的磷酸酯的功能以最大限度地回收 Pi。因此, 在低磷胁迫下, 植物体内各有机磷库能够有效维持植株整体的磷循环并尽可能保证其进行正常的生长发育。

### 3 磷再利用的转运机制

磷酸盐转运蛋白 (phosphate transporters, PHTs) 具有有效吸收和转运 Pi 的功能, 可根据介质中有效磷浓度的高低将其分为高亲和力转运系统和低亲和力转运系统, 而前者主要负责在低磷营养 (3~10 μmol/L) 下吸收 Pi<sup>[53,102-103]</sup>。根据 PHTs 的结构及其亚细胞定位的不同, 可以分成 PHT1、PHT2、PHT3 和 PHT4 亚家族<sup>[103]</sup>, 它们分别定位于质膜、叶绿体膜、线粒体膜和高尔基体膜上, 并在植物生长发育过程中发挥着各自的作用<sup>[104]</sup>。许多研究表明, 烟草 NtPHT1;1、NtPHT1;2, 拟南芥 AtPHT1;1、AtPHT1;4、AtPHT1;5、AtPHT1;8、AtPHT1;9 和番茄 LePT1、

LePT2 等均属于高亲和磷酸盐转运体<sup>[105-111]</sup>，而水稻 OsPHT1;2 与最近报道定位于叶绿体上的 OsPHT2;1 等均属于低亲和磷酸盐转运体<sup>[112-113]</sup>。

Pi 被转运到根表皮细胞后，进一步装载到木质部中向上转运并分配到地上部库组织中供植物利用<sup>[114]</sup>。在低磷胁迫下，储存于液泡以及衰老组织中的 Pi 需要通过一系列 PHTs (如 AtPHT1;5、OsPHT1;3) 的协助将其转运到细胞质和/或对磷有需求的库组织中而得以被再利用，继而满足植物生长发育对磷素的需求。

### 3.1 液泡与细胞质间的 Pi 转运机制

液泡 Pi 首先被转运至胞质中再利用以缓解植物缺磷的状况 (图 1)。已有研究发现了具有 N 端 SPX (SYG1/PHO81/XPR1) 结构域和 C 端主要协同转运蛋白超家族 (MFS) 结构域且定位于液泡上的液泡 Pi 转运蛋白 (VPTs)，又称 SPX-MFS 蛋白或 PHT5 家族，能介导 Pi 在液泡膜上转运<sup>[102,115]</sup>。MFS 是目前已知最大的膜转运蛋白超家族之一<sup>[116]</sup>，且植物 PHT1 家族属于 MFS 超家族<sup>[117-118]</sup>。目前在拟南芥研究中发现的 VPT 家族主要包括 VPT1 (PHT5;1)、VPT2 和 VPT3 成员，且它们均定位于液泡膜上<sup>[118]</sup>。通过膜片钳及 <sup>31</sup>P 核磁共振波谱分析，表明 VPT1 主要负责将细胞中多余的 Pi 转运并储存进液泡<sup>[102, 115]</sup>。一项研究发现，拟南芥中 VPT1 功能缺失会激活 VPT3，且 VPT3 缺失会降低 *vpt1* 突变体植株液泡的吸磷效率，推测 VPT3 在 Pi 从胞质向液泡转运过程中起着一定作用<sup>[119]</sup>。另有研究指出水稻 PHT5 的同源物 OsSPX-MFS1、OsSPX-MFS2 和 OsSPX-MFS3 也定位于液泡膜上<sup>[120]</sup>，其中除 *OsSPX-MFS2* 的表达受缺磷诱导外，*OsSPX-MFS1* 和 *OsSPX-MFS3* 的表达量均受到抑制<sup>[103]</sup>。但是，有研究发现水稻 OsSPX-MFS1 能够实现拟南芥 *pht5;1* 突变体的生长表型互补，由此推测 OsSPX-MFS1 可能具有由胞质向液泡运输 Pi 的功能<sup>[115]</sup>。而水稻 OsSPX-MFS3 能介导 Pi 流入非洲爪蟾卵母细胞，且 *OsSPX-MFS3* 超表达植株液泡中 Pi 水平降低，推测 OsSPX-MFS3 可能作为液泡 Pi 外排转运蛋白将 Pi 从液泡中运出<sup>[120]</sup>。与此相反，还有一项研究表明，OsSPX-MFS3 是水稻液泡 Pi 流入转运蛋白<sup>[53]</sup>。有研究者通过对液泡膜进行蛋白质组学分析得到一对甘油-3-磷酸转运蛋白 (GlpT，即 OsVPE1 和 OsVPE2)，并且发现它们在磷饥饿条件下生长的水稻根中丰度增加<sup>[53]</sup>。可能的解释是 GlpT 属于 MFS 蛋白家族且能促进 G3P 的摄取，同时其也作为一种反向转运蛋白，在将 G3P 摄入细胞质的同时促进 Pi 进

入周质，但是这一过程受 Pi 浓度梯度的控制<sup>[121]</sup>。通过进一步研究发现，在酵母和蛙卵细胞中异源表达 OsVPE1 和/或 OsVPE2 可将 Pi 运入细胞内，并且处于磷饥饿条件下的 *Osvpe1Osvpe2* 双突变体液泡中 Pi 含量较野生型高，同时过表达 *OsVPE1* 或 *OsVPE2* 降低了液泡中 Pi 含量，这表明 OsVPE 是液泡 Pi 外排转运蛋白<sup>[53]</sup>。

综上所述，VPT1 和 VPT3 可以将细胞中多余 Pi 转运到液泡中储存起来，其中前者的作用更为突出。目前有关液泡 Pi 外排转运蛋白的研究相对较少，其中 OsVPE 蛋白是已得到证实的液泡 Pi 外排转运蛋白，主要负责将液泡 Pi 转运入细胞质。液泡 Pi 流入转运蛋白与外排转运蛋白共同参与调控细胞磷稳态，有助于调节 Pi 分配周转及再利用效率，因此有待探索更多的液泡 Pi 转运蛋白及调控机制。

### 3.2 营养器官间的 Pi 转运机制

磷是植物体内易于移动的营养元素，其由源组织 (如衰老叶片) 到库器官 (如幼叶) 的迁移 (Pi 通过韧皮部有效回收磷营养) 是磷饥饿状态下植物的一种适应性策略 (图 1)<sup>[122]</sup>，可提高内部磷的再利用效率<sup>[123-124]</sup>。

磷酸盐转运蛋白 PHT1 家族不仅参与根系对土壤 Pi 的吸收与转运，且该家族某些成员还参与老叶中贮存 Pi 向库器官的迁移。有研究发现缺磷胁迫可以诱导 *PHT1;5* 在老叶、子叶及花的韧皮部细胞中表达<sup>[108]</sup>。拟南芥 *AtPHT1;5* 在衰老叶片维管束韧皮部中高度表达，并负责将 Pi 从老叶向正在发育的叶片中进行再转运<sup>[106]</sup>。另有研究发现大麦 *HvPHT1;6* 在缺磷的老叶韧皮部中的转录丰度也有所增加<sup>[125-126]</sup>。水稻 *OsPHT1;3* 能够在极度缺磷条件下高度表达并参与 Pi 的转运与再分配。当外界供磷浓度低于 5 μmol/L 时，OsPHT1;3 能参与磷素的吸收并具有将 Pi 从根系向地上部转运的活性，与此同时 OsPHT1;3 也能在基部节维管组织的韧皮部中特异表达，负责将 Pi 从老叶向新叶中转运<sup>[122]</sup>。Versaw 等<sup>[127]</sup>研究发现除 PHT1 家族成员具有在缺磷胁迫下对老叶贮存的 Pi 进行再转运的活性之外，PHT2 家族也参与其中。野生型拟南芥的幼叶与老叶中 Pi 含量比随着植株缺磷时间的延长而增加，而 *pht2;1* 突变体的幼叶和老叶中 Pi 含量基本保持不变，表明 AtPHT2;1 介导了缺磷胁迫下 Pi 从老叶到幼叶的再分配。另有研究表明水稻低亲和磷酸盐转运蛋白 OsPHT2;1 受低磷诱导表达，并参与了植株体内磷的再分配过程<sup>[128]</sup>。

### 3.3 营养器官与生殖器官间的 Pi 转运机制

植物生长过程中其体内的源库关系是动态变化的, 这主要取决于其生长速度、发育阶段及 Pi 有效性, 因此 Pi 在植物体内的迁移是一个相对复杂的过程<sup>[124,129-130]</sup>。植物在花芽分化后由营养生长转变为生殖生长阶段<sup>[131-132]</sup>, 此时生殖器官成为植物体内新的库, 大量磷素从营养器官中再活化并转运到生殖器官供植株所需。最近的研究发现低磷胁迫下生长的小麦在花后吸收的磷(约 72%) 转运到籽粒, 但这部分磷仅占籽粒磷的 19%, 其余大部分(81%) 来自营养器官(根、茎、叶)中磷的再活化<sup>[44]</sup>。

在发育早期的水稻叶片中会积累大量的 Pi, 并在发育后期将叶片中储存的 Pi 运输到穗部<sup>[132]</sup>。水稻 OsPHT1;8 属于高亲和磷酸盐转运蛋白, 主要负责在植株生长后期将 Pi 从营养器官转运到生殖器官。Jia 等<sup>[133]</sup>研究发现抑制 OsPHT1;8 活性的植株穗轴磷含量较野生型增加约 30%, 且未灌浆稻壳磷含量仅为野生型的 70% 左右, 同时其结实率降低, 推测 OsPHT1;8 可能参与了 Pi 从穗轴向籽粒转运。另有研究发现 OsPHT1;5 蛋白具有将磷素转运到种壳等部分生殖器官的功能, 但不足以改变籽粒中的磷含量, 此外, OsPHT1;7 也具有类似功能但其功能较 OsPHT1;5 更弱<sup>[134]</sup>。Yamaji 等<sup>[135]</sup>研究发现水稻的磷分配转运蛋白(SPDT)能够在节点处特异表达, 且 SPDT 发生突变会减少籽粒中的磷而增加叶片中的磷, 表明 OsSPDT 蛋白在水稻节点处具有将磷优先分配给籽粒的活性。Ding 等<sup>[136]</sup>研究表明, 拟南芥 AtSPDT 介导了磷从木质部经形成层向韧皮部的转运, 继而实现磷组织及器官的优先分配利用。AtSPDT 的表达量受缺磷诱导上调, 敲除 AtSPDT 的植株在低磷营养下降低了组织器官中的磷含量, 减少了磷向种子及新叶的迁移, 从而抑制了新生器官(如幼叶)的生长<sup>[136]</sup>。另有研究发现在低磷胁迫下, 番茄质子焦磷酸酶(AVP1D)具有促进磷从营养器官向生殖器官转运的活性, 并进一步调控果实的发育和成熟<sup>[134]</sup>。近期的研究表明 OsPHO1;2 能够介导水稻苗期根-茎组织间的 Pi 转运<sup>[37]</sup>, Ma 等<sup>[138]</sup>利用膜片钳技术首次直接证实 OsPHO1;2 具有 Pi 内流和外排转运活性且以外排活性为主。研究发现 Ospho1;2 突变体籽粒灌浆过程中胚乳细胞的 Pi 含量显著累积而总磷含量降低, 表明该蛋白能将 Pi 从胚乳细胞中释放出来(外排), 维持籽粒中 Pi 稳态并保证有机磷的正常合成<sup>[138]</sup>。综上, Pi 从营养器官向生殖器官转运显著提高了磷再利用效率, 有利于作物后期生长发育过程中磷素的积累, 对提高作物结实率与促进果实发育具有积极作用。

## 4 结论与展望

植物在应对缺磷胁迫和/或叶片发生衰老过程中, 体内各有机磷库与无机磷库中的磷素会被酶类水解活化, 并通过磷转运蛋白转运到需无机磷的新生组织及器官中再利用, 继而提高了植株磷的再利用效率并有效缓解植物缺磷的状况, 这一过程对维持植物正常生长发育与促进整体的磷循环发挥着重要作用。许多受缺磷诱导的基因也可受衰老诱导而发生上调, 比如植物在缺磷或衰老过程中均可发生膜脂质重塑反应。因此, 缺磷和衰老两种胁迫条件下磷的活化再利用有何区别有待于进一步探索。目前, PHT1 已被鉴定为可以将 Pi 从老叶转运到新叶中的主要磷酸盐转运蛋白家族, 且有研究发现定位于叶绿体上的 PHT2 家族成员(PHT2;1)也参与了老叶中磷的转运过程。但是关于 PHT1、PHT2、PHT3 和 PHT4 家族蛋白如何将磷素从源器官转运到库器官缺乏系统研究。综上所述, 需要深入探索植物体内磷素的再活化利用及与磷转移相关的分子生物学机制, 为提高磷的利用效率并培育出磷高效作物品种提供科学理论依据与技术支撑。

## 参考文献:

- [ 1 ] Cruz-Ramírez A, Oropeza-Aburto A, Razo-Hernández F, *et al.* Phospholipase DZ2 plays an important role in extraplastidic galactolipid biosynthesis and phosphate recycling in *Arabidopsis* roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.*, 2006, 103(17): 6765-6770.
- [ 2 ] 王昕, 李海港, 程凌云, 等. 磷与水分互作的根土界面效应及其高效利用机制研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(4): 1054-1064.  
Wang X, Li H G, Cheng L Y, *et al.* Advances of root-soil interface effect of phosphorus and water interaction and mechanisms of their efficient use[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(4): 1054-1064.
- [ 3 ] Datt P B, Asdrubal B, Pooja P, *et al.* The transcription factor *PHR1* regulates lipid remodeling and triacylglycerol accumulation in *Arabidopsis thaliana* during phosphorus starvation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(7): 1907-1918.
- [ 4 ] Cakmak I. Plant nutrition research: Priorities to meet human needs for food in sustainable ways[J]. *Plant and Soil*, 2002, 247(1): 3-24.
- [ 5 ] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review[J]. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 173-181.
- [ 6 ] Huang C Y, Shirley N, Genc Y, *et al.* Phosphate utilization efficiency correlates with expression of low-affinity phosphate transporters and noncoding RNA, IPS1, in Barley[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1217-1229.
- [ 7 ] Vance C P, Stone C U, Allan D L. Phosphorus acquisition and use:

- Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource [J]. *New Phytologist*, 2010, 157(3): 423–447.
- [ 8 ] Heuer S, Gaxiola R, Schilling R, *et al.* Improving phosphorus use efficiency - a complex trait with emerging opportunities[J]. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 2017, 90(5): 868–885.
- [ 9 ] White P J. Efficiency of soil and fertilizer phosphorus use: Reconciling changing concepts of soil phosphorus behaviour with agronomic information[J]. *Experimental Agriculture*, 2009, 45(1): 128.
- [ 10 ] 李廷亮, 谢英荷, 洪坚平, 等. 施磷水平对晋南旱地冬小麦产量及磷素利用的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(6): 658–665.  
Li T L, Xie Y H, Hong J P, *et al.* Effects of phosphorus application rates on winter wheat yield and phosphorus use efficiency in drylands of South Shanxi Province[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(6): 658–665.
- [ 11 ] Martin B, Tegan D, Richard H. Phosphorus use efficiency and fertilizers: Future opportunities for improvements[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2019, 6(4): 332–340.
- [ 12 ] Wang X, Shen J, Liao H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops?[J]. *Plant Science*, 2010, 179(4): 302–306.
- [ 13 ] Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, *et al.* Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants[J]. *New Phytologist*, 2012, 195(2): 306–320.
- [ 14 ] Lizbeth L D, Antonio L M, Isabel G S, *et al.* Phosphate nutrition: Improving low-phosphate tolerance in crops[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65(1): 95–123.
- [ 15 ] Childers D L, Corman J, Edwards M, *et al.* Sustainability challenges of phosphorus and food: Solutions from closing the human phosphorus cycle[J]. *BioScience*, 2011, 61(2): 117–124.
- [ 16 ] 徐壮, 王婉瑕, 徐磊, 易可可. 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 W X, Xu L, Yi K K. Research progress in molecular mechanism of rice phosphorus uptake and translocation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2018, 24(5): 1378–1385.
- [ 17 ] Smith A P, Fontenot E B, Zahraeifard S, *et al.* Molecular components that drive phosphorus-remobilisation during leaf senescence[M]. John Wiley & Sons, Inc., 2015.
- [ 18 ] 张俊伶. 植物营养学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2021.  
Zhang J L. Plant nutrition[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2021.
- [ 19 ] White P J, Hammond P J. The ecophysiology of plant-phosphorus interactions[M]. Springer, 2008.
- [ 20 ] Bielecki R L. Effect of phosphorus deficiency on levels of phosphorus compounds in spirodela[J]. *Plant Physiology*, 1968, 43(8): 1309–1316.
- [ 21 ] Bielecki R. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1973, 24(1): 225–252.
- [ 22 ] Mimura T, Sakano K, Shimmen T. Studies on the distribution, re-translocation and homeostasis of inorganic phosphate in barley leaves[J]. *Plant Cell and Environment*, 2010, 19(3): 311–320.
- [ 23 ] Rouached H, Stefanovic A, Secco D, *et al.* Uncoupling phosphate deficiency from its major effects on growth and transcriptome via *PHO1* expression in *Arabidopsis*[J]. *Plant Journal*, 2011, 65(4): 557–570.
- [ 24 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [ 25 ] Zheng H F, Chen L D, Yu X Y, *et al.* Phosphorus control as an effective strategy to adapt soybean to drought at the reproductive stage: Evidence from field experiments across northeast China[J]. *Soil Use and Management*, 2015, 31(1): 19–28.
- [ 26 ] Lacoite A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models[J]. *Annals of Forest Science*, 2000, 57(5): 521–533.
- [ 27 ] Jackson R B. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models[J]. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 470–483.
- [ 28 ] Malhi Y, Baker T R, Phillips O L, *et al.* The above-ground coarse wood productivity of 104 neotropical forest plots[J]. *Global Change Biology*, 2010, 10(5): 563–591.
- [ 29 ] Woo H R, Kim H J, Lim P O, *et al.* Leaf senescence: Systems and dynamics aspects[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70(1): 347–376.
- [ 30 ] Stigter K A, Plaxton W C. Molecular mechanisms of phosphorus metabolism and transport during leaf senescence[J]. *Plants*, 2015, 4(4): 773–798.
- [ 31 ] Denton M D, Veneklaas E J, Freimoser F M, *et al.* *Banksia* species (Proteaceae) from severely phosphorus-impovertised soils exhibit extreme efficiency in the use and re-mobilization of phosphorus[J]. *Plant Cell and Environment*, 2010, 30(12): 1557–1565.
- [ 32 ] Yan L, Zhang X, Han Z, *et al.* Responses of foliar phosphorus fractions to soil age are diverse along a 2Myr dune chronosequence[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1621–1633.
- [ 33 ] Lambers H, Finnegan P M, Jost R, *et al.* Phosphorus nutrition in Proteaceae and beyond[J]. *Nature Plants*, 2015, 1(8): 15109.
- [ 34 ] Crafts-Brandner S J. Phosphorus nutrition influence on leaf senescence in soybean[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(3): 1128–1132.
- [ 35 ] Himelblau E, Amasino R M. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(10): 1317–1323.
- [ 36 ] Masoni A, Ercoli L, Mariotti M, *et al.* Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type[J]. *European Journal of Agronomy*, 2006, 26(3): 179–186.
- [ 37 ] 吴兵, 高玉红, 李玥, 等. 旱地胡麻不同氮磷配施后磷素转运分配和磷肥的利用率[J]. *中国油料作物学报*, 2016, 38(5): 619–625.  
Wu B, Gao Y H, Li Y *et al.* Oil flax phosphorous transformation, distribution and utilization under nitrogen phosphorous combination on dry land[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, 38(5): 619–625.
- [ 38 ] Jeong K, Julia C, Waters D. Remobilisation of phosphorus fractions in rice flag leaves during grain filling: Implications for photosynthesis and grain yields[J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(11): e0187521.
- [ 39 ] Cécile J, Matthias W, Tobias K, *et al.* Phosphorus uptake,

- partitioning and redistribution during grain filling in rice[J]. *Annals of Botany*, 2016, 118(6): 1151–1162.
- [ 40 ] Wang F, Terry R, Kwanho J, *et al.* The knowns and unknowns of phosphorus loading into grains, and implications for phosphorus efficiency in cropping systems[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(5): 1221–1229.
- [ 41 ] Mondal W A, Choudhuri M A. Comparison of phosphorus mobilization during monocarpic senescence in rice cultivars with sequential and non-sequential leaf senescence[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 65(3): 221–227.
- [ 42 ] Grabau L J, Blevins D G, Minor H C. P nutrition during seed development leaf senescence, pod retention, and seed weight of soybean[J]. *Plant Physiology*, 1986, 82(4): 1008–1012.
- [ 43 ] Rose T J, Rengel Z, Ma Q, *et al.* Post-flowering supply of P, but not K, is required for maximum canola seed yields[J]. *European Journal of Agronomy*, 2007, 28(3): 371–379.
- [ 44 ] Mazlouzi M E, Morel C, Chesseron C, *et al.* Contribution of external and internal phosphorus sources to grain P loading in durum wheat (*Triticum durum* L. ) grown under contrasting P levels[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 870.
- [ 45 ] White P J, Veneklaas E J. Nature and nurture: The importance of seed phosphorus content[J]. *Plant and Soil*, 2012, 357(1–2): 1–8.
- [ 46 ] Bohn T, Davidsson L, Walczyk T, *et al.* Phytic acid added to white-wheat bread inhibits fractional apparent magnesium absorption in humans[J]. *American Journal of Clinical Nutrition*, 2004, 79(3): 418–423.
- [ 47 ] Shanmugam G. Characteristics of phytase enzyme and its role in animal nutrition[J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018, 7(3): 1006–1013.
- [ 48 ] Rosa-Sibakov N, Poutanen K, Micard V. How does wheat grain, bran and aleurone structure impact their nutritional and technological properties?[J]. *Trends in Food Science and Technology*, 2015, 41(2): 118–134.
- [ 49 ] Raboy V. Seeds for a better future: 'low phytate' grains help to overcome malnutrition and reduce pollution[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(10): 458–462.
- [ 50 ] Brinch-Pedersen H, Sørensen L D, Holm P B. Engineering crop plants: Getting a handle on phosphate[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(3): 118–125.
- [ 51 ] 刘旸. 利用CRISPR/Cas9技术编辑*OsIPK1*和*OsITPK6*培育低植酸水稻[D]. 浙江杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2019.  
Liu Y. CRISPR/Cas9-mediated editing of *OsIPK1* and *OsITPK6* for breeding low phytic acid rice[D]. Hangzhou, Zhejiang: MS Thesis of Zhejiang University, 2019.
- [ 52 ] Luan M, Lan W. Escape routes for vacuolar phosphate[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(1): 9–10.
- [ 53 ] Xu L, Zhao H, Wan R, *et al.* Identification of vacuolar phosphate efflux transporters in land plants[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(1): 84–94.
- [ 54 ] Mimura T, Dietz K J, Kaiser W, *et al.* Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves[J]. *Planta*, 1990, 180(2): 139–146.
- [ 55 ] Mimura T, Yin Z H, Wirth E, *et al.* Phosphate transport and apoplasmic phosphate homeostasis in barley leaves[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1992, 33(5): 563–568.
- [ 56 ] Lee R, Ratcliffe R. Phosphorus nutrition and the intracellular distribution of inorganic phosphate in pea root tips: A quantitative study using  $^{31}\text{P}$ -NMR[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1983, 34(9): 1222–1244.
- [ 57 ] Lauer M J, Blevins D G, Sierzputowska-Gracz H.  $^{31}\text{P}$ -nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L. ) as affected by phosphate nutrition[J]. *Plant Physiology*, 1989, 89(4): 1331–1336.
- [ 58 ] Lee R B, Ratcliffe R G. Nuclear magnetic resonance studies of the location and function of plant nutrients in vivo[J]. *Plant and Soil*, 1993, 155(1): 45–55.
- [ 59 ] Mimura T. Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cells[J]. *International Review of Cytology*, 1999, 191: 149–200.
- [ 60 ] Loughman B C, Ratcliffe R G, Schwabe J W. Galactose metabolism in *Zea mays* root tissues observed by  $^{31}\text{P}$ -NMR spectroscopy[J]. *Elsevier*, 1989, 59(1): 11–23.
- [ 61 ] Loughman B C, Ratcliffe R G, Southon T E. Observations on the cytoplasmic and vacuolar orthophosphate pools in leaf tissues using in vivo  $^{31}\text{P}$ -NMR spectroscopy[J]. *FEBS Letters*, 1989, 242(2): 279–284.
- [ 62 ] Lambers H, Finnegan P M, Laliberte E, *et al.* Phosphorus nutrition of proteaceae in severely phosphorus-impooverished soils: Are there lessons to be learned for future crops?[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1058–1066.
- [ 63 ] Raven J A. Protein turnover and plant RNA and phosphorus requirements in relation to nitrogen fixation[J]. *Plant Science*, 2012, 188–189: 25–35.
- [ 64 ] Kanda H, Kasukabe Y, Fujita H, *et al.* Effect of low root temperature on ribonucleic acid concentrations in figleaf gourd and cucumber roots differing in tolerance to chilling temperature[J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1994, 63(3): 611–618.
- [ 65 ] Hewitt M M, Carr J M, Williamson C L, *et al.* Effects of phosphate limitation on expression of genes involved in pyrimidine synthesis and salvaging in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43(2): 91–99.
- [ 66 ] Hensel L L, Grbic V, Baumgarten D A, *et al.* Developmental and age-related processes that influence the longevity and senescence of photosynthetic tissues in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 1993, 5(5): 553–564.
- [ 67 ] Suzuki Y, Kihara-Doi T, Kawazu T, *et al.* Differences in rubisco content and its synthesis in leaves at different positions in eucalyptus globulus seedlings[J]. *Plant Cell and Environment*, 2010, 33(12): 1314–1323.
- [ 68 ] Lers A, Khalchitski A, Lomaniec E, *et al.* Senescence-induced RNases in tomato[J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 36(3): 439–449.
- [ 69 ] Macintosh G C, Hillwig M S, Meyer A, *et al.* RNase T2 genes from rice and the evolution of secretory ribonucleases in plants[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2010, 283(4): 381–396.

- [ 70 ] Megel C, Hummel G, Lalande S, *et al.* Plant RNases T2, but not Dicer-like proteins, are major players of tRNA-derived fragments biogenesis[J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47(2): 941–952.
- [ 71 ] Hillwig M S, Contento A L, Meyer A, *et al.* RNS2, a conserved member of the RNase T2 family, is necessary for ribosomal RNA decay in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(6): 1093–1098.
- [ 72 ] Abel S, Nürnberger T, Ahner V, *et al.* Induction of an extracellular cyclic nucleotide phosphodiesterase as an accessory ribonucleolytic activity during phosphate starvation of cultured tomato cells[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(2): 543–552.
- [ 73 ] Rauwolf U, Golczyk H, Greiner S, *et al.* Variable amounts of DNA related to the size of chloroplasts III. Biochemical determinations of DNA amounts per organelle[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2010, 283(1): 35–47.
- [ 74 ] Takami T, Ohnishi N, Kurita Y, *et al.* Organelle DNA degradation contributes to the efficient use of phosphate in seed plants[J]. *Nature Plants*, 2018, 4(12): 1044–1055.
- [ 75 ] Pérez-Amador M A, Abler M L, Jay De Rocher E, *et al.* Identification of *BFNI*, a bifunctional nuclease induced during leaf and stem senescence in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(1): 169–180.
- [ 76 ] Matallana-Ramirez L P, Rauf M, Farage-Barhom S, *et al.* NAC transcription factor *ORE1* and senescence-induced *BIFUNCTIONAL NUCLEASE1 (BFNI)* constitute a regulatory cascade in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(5): 1438–1452.
- [ 77 ] 王悦, 符力, 冯固. 根际pH对玉米利用磷酸单酯和双酯盐的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 870–876.  
Wang Y, Fu L, Feng G. Effects of rhizosphere pH on utilization of P in phytin and lecithin by maize[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2014, 20(4): 870–876.
- [ 78 ] Hong Y, Zhao J, Guo L, *et al.* Plant phospholipases D and C and their diverse functions in stress responses[J]. *Progress in Lipid Research*, 2016, 62: 55–74.
- [ 79 ] Nakamura Y, Awai K, Masuda T, *et al.* A novel phosphatidylcholine-hydrolyzing phospholipase C induced by phosphate starvation in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(9): 7469–7476.
- [ 80 ] Nakamura Y. Phosphate starvation and membrane lipid remodeling in seed plants[J]. *Progress in Lipid Research*, 2013, 52(1): 43–50.
- [ 81 ] Frentzen M. Phosphatidylglycerol and sulfoquinovosyldiacylglycerol: Anionic membrane lipids and phosphate regulation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(3): 270–276.
- [ 82 ] Andersson M X, Larsson K E, Tjellström H, *et al.* Phosphate-limited oat[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(30): 27578–27586.
- [ 83 ] Dissanayaka D M S B, Plaxton W C, Lambers H, *et al.* Molecular mechanisms underpinning phosphorus-use efficiency in rice[J]. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41(7): 1483–1496.
- [ 84 ] Benning C. Mechanisms of lipid transport involved in organelle biogenesis in plant cells[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2009, (1): 71–91.
- [ 85 ] Essigmann B, Guler S, Narang R A, *et al.* Phosphate availability affects the thylakoid lipid composition and the expression of *SQD1*, a gene required for sulfolipid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(4): 1950–1955.
- [ 86 ] Hartel H, Dormann P, Benning C. DGD1-independent biosynthesis of extraplasmidic galactolipids after phosphate deprivation in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(19): 10649–10654.
- [ 87 ] Härtel H, Benning C. Can digalactosyldiacylglycerol substitute for phosphatidylcholine upon phosphate deprivation in leaves and roots of *Arabidopsis*?[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2000, 28(6): 729–732.
- [ 88 ] Li M Y, Welti R, Wang X M. Quantitative profiling of *Arabidopsis* polar glycerolipids in response to phosphorus starvation. Roles of phospholipases D $\zeta$ 1 and D $\zeta$ 2 in phosphatidylcholine hydrolysis and digalactosyldiacylglycerol accumulation in phosphorus-starved plants[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(2): 750–761.
- [ 89 ] Meike S, Peter D, Hlzl G. Membrane remodelling in phosphorus-deficient plants[J]. *Annual Plant Reviews Online*, 2015, 48: 237–263.
- [ 90 ] Ohshima N, Yamashita S, Takahashi N, *et al.* Escherichia coli cytosolic glycerophosphodiester phosphodiesterase (UgpQ) requires Mg $^{2+}$ , Co $^{2+}$ , or Mn $^{2+}$  for its enzyme activity[J]. *Journal of Bacteriology*, 2008, 190(4): 1219–1223.
- [ 91 ] Cheng Y, Zhou W, Sheery N, *et al.* Characterization of the *Arabidopsis* glycerophosphodiester phosphodiesterase (GDPD) family reveals a role of the plastid-localized AtGDPD1 in maintaining cellular phosphate homeostasis under phosphate starvation[J]. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 2011, 66(5): 781–795.
- [ 92 ] Cheng L, Bucciarelli B, Liu J, *et al.* White lupin cluster root acclimation to phosphorus deficiency and root hair development involve unique glycerophosphodiester phosphodiesterases[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1131–1148.
- [ 93 ] Mehra P, Pandey B K, Verma L, *et al.* A novel glycerophosphodiester phosphodiesterase improves phosphate deficiency tolerance in rice[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2019, 42(4): 1167–1179.
- [ 94 ] Wang J X, Pan W B, Nikiforov A, *et al.* Identification of two glycerophosphodiester phosphodiesterase genes in maize leaf phosphorus remobilization[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(1): 95–108.
- [ 95 ] Larkins B A, Vasil I K. Cellular and molecular biology of plant seed development[J]. *Cellular & Molecular Biology of Plant Seed Development*, 1997, 43(2): 238.
- [ 96 ] Lott J N A, Irene O, Victor R, *et al.* Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruits: A global estimate[J]. *Seed Science Research*, 2000, 10(1): 11–33.
- [ 97 ] Raboy V, Gerbasi P F, Young K A, *et al.* Origin and seed phenotype of maize low phytic acid 1-1 and low phytic acid 2-1[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124(1): 355–368.
- [ 98 ] Mukherji S, Dey B, Paul A K, *et al.* Changes in phosphorus fractions and phytase activity of rice seeds during germination[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 25(1): 94–97.

- [99] Beecroft P, Lott J N A. Changes in the element composition of globoids from *Cucurbita maxima* and *Cucurbita andreana* cotyledons during early seedling growth[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1996, 74(6): 838–847.
- [100] Wardlaw I F. The control of carbon partitioning in plants[J]. *New Phytologist*, 1990, 116(3): 341–381.
- [101] Plaxton W C, Tran H T. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1006–1015.
- [102] Liu J, Lei Y, 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): e6571–e6578.
- [103] 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 M J, Wang F, Mao C Z. Plant phosphate transporters and its molecular regulation mechanism[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(3): 377–387.
- [104] Rausch C, Bucher M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants[J]. *Planta*, 2002, 216(1): 23–37.
- [105] 王艳丽, 王京, 刘国顺, 等. 磷胁迫对烤烟高亲和磷转运蛋白基因表达及磷素吸收利用的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(7): 1403–1408.  
Wang Y L, Wang J, Liu G S, *et al.* Expression of high-affinity phosphate transporter genes, phosphorus absorption and utilization in flue-cured tobacco under deficient phosphorus stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(7): 1403–1408.
- [106] Nagarajan V K, Jain A, Poling M D, *et al.* *Arabidopsis* Pht1;5 mobilizes phosphate between source and sink organs and influences the interaction between phosphate homeostasis and ethylene signaling[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1149–1163.
- [107] Karthikeyan A S. Regulated expression of *Arabidopsis* phosphate transporters[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(1): 221–233.
- [108] Mudge S R, Rae A L, Diatloff E, *et al.* Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis*[J]. *Plant Journal*, 2010, 31(3): 341–353.
- [109] 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]. *The Plant Journal*, 2010, 39(4): 629–642.
- [110] 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.
- [111] 洪帅. 番茄磷转运蛋白基因 *LePT1* 和 *LePT2* 在水稻中的功能鉴定[D]. 江苏南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2011.  
Hong S. Functional identification of two tomato phosphater transporter genes *LePT1* and *LePT2* in rice[D]. Nanjing, Jiangsu: MS Thesis of Nanjing Agricultural University, 2011.
- [112] Ai P H, Sun S B, Zhao J N, *et al.* Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation[J]. *The Plant Journal*, 2009, 57(5): 798–809.
- [113] Liu X L, Wang L, Wang X W. Mutation of the chloroplast - localized phosphate transporter OsPHT2;1 reduces flavonoid accumulation and UV tolerance in rice[J]. *The Plant Journal*, 2020, 102(1): 53–67.
- [114] Poirier Y, Thoma S, Somerville C, *et al.* Mutant of *Arabidopsis* deficient in xylem loading of phosphate[J]. *Plant Physiology*, 1991, 97(3): 1087–1093.
- [115] Liu T Y, Huang T K, Yang S Y, *et al.* Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage[J]. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 11095.
- [116] Reddy V S, Shlykov M A, Castillo R, *et al.* The major facilitator superfamily (MFS) revisited[J]. *The FEBS Journal*, 2012, 279(11): 2022–2035.
- [117] 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 X, Wang X, Shi L, *et al.* Advances in plant PHT1 phosphate transporter family research[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(3): 799–810.
- [118] 梁明达. 拟南芥液泡磷酸转运体VPT家族基因的功能研究[D]. 江苏南京: 南京大学博士学位论文, 2019.  
Luan M D. Vacuolar phosphate transporter family members are essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*[D]. Nanjing, Jiangsu: PhD Dissertation of Nanjing University, 2019.
- [119] Luan M D, Zhao F G, Han X B, *et al.* Vacuolar phosphate transporters contribute to systemic phosphate homeostasis vital for reproductive development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(2): 640–655.
- [120] Wang C, Yue W, Ying Y, *et al.* Rice SPX-Major Facilitator Superfamily3, a vacuolar phosphate efflux transporter, is involved in maintaining phosphate homeostasis in rice[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(4): 2822–2831.
- [121] Huang Y, Lemieux M J, Song J, *et al.* Structure and mechanism of the Glycerol-3-Phosphate transporter from *Escherichia coli*[J]. *Science*, 2003, 301(5633): 616–620.
- [122] Chang M X, Gu M, Xia Y W, *et al.* *OsPHT1;3* mediates uptake, translocation, and remobilization of phosphate under extremely low phosphate regimes[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(2): 656–670.
- [123] Raghothama K G. Phosphate transport and signaling[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2000, 3(3): 182–187.
- [124] Bucher M, Rausch C, Daram P. Molecular and biochemical mechanisms of phosphorus uptake into plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, 164(2): 209–217.
- [125] Preuss C P, Huang C Y, Tyerman G S D. Channel-like characteristics of the low-affinity barley phosphate transporter PHT1;6 when expressed in *Xenopus oocytes*[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(3): 1431–1441.
- [126] Rae A L, Cybinski D H, Jarmey J M, *et al.* Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family[J]. *Plant Molecular Biology*, 2003, 53(1–2): 27–36.
- [127] Versaw W K, Harrison M J. A chloroplast phosphate transporter, PHT2;1, influences allocation of phosphate within the plant and phosphate-starvation responses[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1751–1766.

- [128] 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.
- [129] Ragothama K G. Phosphate acquisition[J]. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2005, 274: 37–49.
- [130] Miller A J, Shen Q, Xu G. Freeways in the plant: Transporters for N, P and S and their regulation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3): 284–290.
- [131] 郑炳松, 朱诚, 金松恒. 高级植物生理学[M]. 浙江杭州: 浙江大学出版社, 2011.  
Zheng B S, Zhu C, Jin S H. *Advanced plant physiology*[M]. Hangzhou, Zhejiang: Zhejiang University Press, 2011.
- [132] Marshner H. *Mineral nutrition of higher plants (Second Edition)*[M]. London, UK: Academic Press, 1995.
- [133] 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.
- [134] 张晓. 磷酸盐转运蛋白OsPT5/OsPT7与质子焦磷酸酶AVP1D影响植物磷素吸收转运和生长发育的机制研究[D]. 江苏南京: 南京农业大学博士学位论文, 2014.  
Zhang X. Characterization of the effect of phosphate transporters OsPT5/OsPT7 and proton-pyrophosphatase AVP1D on plant phosphate uptake and development[D]. Nanjing, Jiangsu: PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2014.
- [135] 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.
- [136] Ding G, Lei G J, Yamaji N, *et al.* Vascular cambium-localized AtSPDT mediates xylem-to-phloem transfer of phosphorus for its preferential distribution in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(1): 99–111.
- [137] 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.
- [138] Ma B, Zhang L, Gao Q F, *et al.* A plasma membrane transporter coordinates phosphate reallocation and grain filling in cereals[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53: 906–915.