

高等植物体中植酸合成、代谢及其生理作用

靳晓琳, 王新坤, 杨润强, 仲磊, 顾振新*

南京农业大学食品科技学院, 南京210095

摘要: 本文对植酸及其存在形式、代谢、调控及在高等植物内的生理作用作了介绍。

关键词: 高等植物; 植酸; 降解代谢; 生理作用

Biosynthesis, Metabolism and Physiological Roles of Phytic Acid in Higher Plants

JIN Xiao-Lin, WANG Xin-Kun, YANG Run-Qiang, ZHONG Lei, GU Zhen-Xin*

College of Food Science and Technology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: This article described the existing form, metabolism, regulation and the possible physiological roles of phytic acid in higher plant.

Key words: higher plants; phytic acid; degradation metabolism; physiological role

植酸, 即肌醇六磷酸(inositol-hexakisphosphate, IP₆)是自然界最丰富的肌醇磷酸, 通常螯合K⁺、Ca²⁺、Mn²⁺、Fe²⁺及Zn²⁺等矿质离子形成植酸盐。作为磷元素的贮备库(Raboy 1997), 植酸普遍存在于真核生物中, 在植物中则主要沉积于种子、块根和块茎等营养器官, 肌醇磷酸是其最主要的存在形式(Grases等2001)。植酸及其衍生物, 如5-焦磷酸-1,2,3,4,6-五磷酸肌醇(5-PP-IP₅)、5,6-双焦磷酸-1,2,3,4-四磷酸肌醇(5,6-bis-PP-IP₄)等既是磷元素的储存形式, 又具有生物活性作用(Raboy 2003)。植酸及其衍生物与细胞中信号转导与调控、能量转换、DNA修复以及RNA转运等有密切关系(Hanakahi等2002; York等1999), 同时还参与胞吞作用和囊泡运输的调控(Saiardi等2002)。

1 植酸及其存在形式

植酸由一个含6个酯化磷酸基团的六碳环构成, 含有12个可被取代的质子, 因而具有极强的电负性, 能够螯合蛋白、Ca²⁺、Mg²⁺、Zn²⁺和Fe²⁺等矿质元素, 形成植酸盐复合体, 其可溶程度取决于环境pH和阳离子种类。植酸盐位于种子贮藏蛋白小体中, 贮藏蛋白小体由贮藏蛋白和植酸盐沉积物组成, 且其分布具有组织特异性(Raboy 2003)。

成熟干燥的种子中植酸含量一般为1%, 种子中至少90%的磷元素是以植酸的形式存在(Raboy 1997)。谷物种子中约80%的植酸位于糊粉层, 占

糊粉层干重的20%, 而胚乳中含量极少。豆类种子中植酸含量为0.2%~0.9%, 其中90%存在于子叶的蛋白体(Schlemmer等2009)。Dorsch等(2003)测得大麦(*Hordeum vulgare*)成熟干种子中总磷量在4.0 mg左右, 其中75%以植酸形式, 12%以植酸降解以及衍生物形式存在。

2 植酸的生物合成与降解

2.1 植酸生物的合成

2.1.1 不依赖于磷脂酰途径(PLC-independent pathway) 在肌醇磷酸合酶(myo-inositol-1-phosphate-synthase, MIPS, EC5.5.1.4)的催化下, 将葡萄糖-6-磷酸转化为肌醇-3-磷酸, 然后通过连续磷酸化, 最终形成植酸。这一代谢途径最早是在盘基网柄菌(*Dictyostelium discoideum*)中发现, 包括一系列水溶性肌醇磷酸中间体, 通过Ins(3)P→Ins(3,6)P₂→Ins(3,4,6)P₃→Ins(1,3,4,6)P₄→Ins(1,3,4,5,6)P₅, 最终磷酸化生成植酸(Stephens和Irvine 1990)。

2.1.2 脂质依赖性途径(PLC-dependent pathway) 脂质依赖性途径(图1)是高等植物中的植酸合成的主要途径(Stevenson-Paulik等2002)。该途径中, 肌醇与脂类物质形成磷脂酰肌醇, 然后通过磷脂酶C(phospholipase C)催化磷酸化肌醇中间体Ins(4,5)P₂

收稿 2014-02-18 修定 2014-04-10

* 通讯作者(E-mail: guzx@njau.edu.cn; Tel: 025-84396293)。

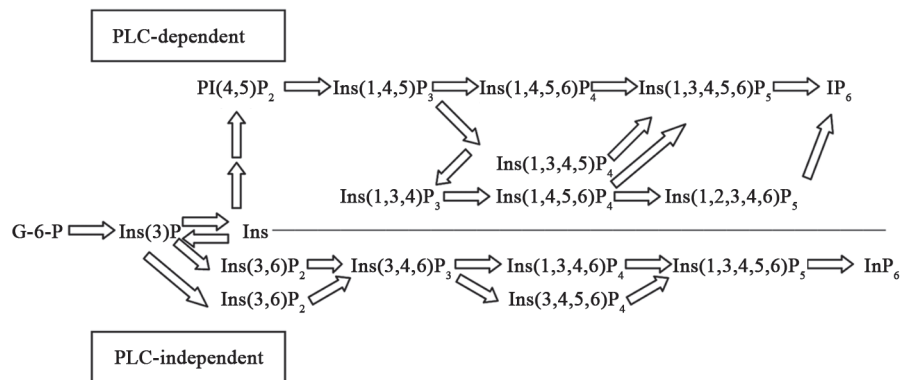


图1 植酸合成代谢的主要途径

Fig.1 The main pathway of phytic acid synthesis

根据Stevenson-Paulik等2002修改。

生成Ins(1,4,5)P₃,再经磷酸化生成植酸。酵母和哺乳动物中也存在脂质依赖性途径,酵母中Ins(1,4,5)P₃最先通过由酵母IPK2编码的6-/3-磷酸激酶催化的两步磷酸化,转化成Ins(1,3,4,5,6)P₅(York等1999),最终生成IP₆。

2.2 植酸的生物降解

肌醇环上的羟基在不同激酶催化下合成不同类型多磷酸肌醇,同时这些磷酸基团也可在特定的磷酸酶作用下去磷酸化,实现不同种类的肌醇多磷酸之间互转与调控(Clarke等2007)。植酸酶去磷酸化有特定位点去磷酸化和多位点去磷酸化两种类型。

2.2.1 特定位点去磷酸化 肌醇多磷酸磷酸酶,如肌醇多磷酸-1-磷酸酶(1PTase)、肌醇多磷酸-3-磷酸酶(3PTase)、肌醇多磷酸-4-磷酸酶(4PTase)和肌醇多磷酸-5-磷酸酶(5PTase)等只能催化特定位点的磷酸水解(Gillaspy 2010),如肌醇多磷酸-5磷酸酶(5PTases; EC3.1.3.56)只能催化包括Ins(1,4,5)P₃的多磷酸肌醇5位上的磷酸水解(Erneux等1998)。

2.2.2 多位点去磷酸化 多位点去磷酸化的植酸酶(1,2,3,4,5,6-肌醇六磷酸水解酶)属磷酸酶类,能够依次水解植酸的磷酸基团,生成低肌醇磷酸(InP₅、InP₄、InP₃、InP₂和InP₁)。羽扇豆(*Lupinus polyphyllus*)种子中LP11和LP12植酸酶水解植酸的终产物是InP₂,降解步骤依次是:InP₆→Ins(1,2,4,5,6)P₅→Ins(1,2,5,6)P₄→Ins(1,2,6)P₃→Ins(1,2)P₂→Ins(2)P₁。在蚕豆(*Vicia faba*)中植酸酶先将植酸水解生成Ins(1,2,3,5,6)P₅,再经去磷

酸化,最终生成Ins(1,2)P₂,在麦类、稻米中的水解亦是如此(Konietzny和Greiner 2002)。绿豆(*Vigna radiata*)中植酸酶水解植酸则有两条相互独立的途径:一条途径是InP₆→Ins(1,2,3,5,6)P₅→Ins(1,2,3,6)P₄→Ins(1,2,6)P₃→Ins(1,2)P₂→Ins(2)P₁,另一途径是先将植酸水解成Ins(1,2,3)P₃,最终生成Ins(2)P₁。两条途径的差异在于水解InP₃时的水解磷酸基团位置不同(Greiner等2002)。

小麦(*Triticum vulgare*)中至少存在两种类型的植酸酶:紫色酸性磷酸酶及肌醇多磷酸磷酸酶,其中基于酶动力学分析,由TaPAPhy_a和TaPAPhy_b基因编码的紫色酸性磷酸酶是其主要的植酸酶类型,TaPAPhy_a和TaPAPhy_b植酸酶在小麦种子发育和萌发过程中合成,在成熟小麦种子中TaPAPhy与糊粉层中蛋白储存小体中的植酸盐沉积物存在某种联系(Brejholt等2011)。

2.3 植酸酶的主要类型

植酸酶(40~70 kDa)类似一个单体酶,植物中已经确定植酸酶主要有酸性植酸酶和碱性植酸酶两种类型。其中,多数植酸酶属于酸性植酸酶,最适pH在4.5~6.0(Konietzny和Greiner 2002),能将植酸完全降解。只有少数属于碱性磷酸酶,最适pH为8.0,不能彻底水解植酸,最终水解产物为三磷酸肌醇。

2.3.1 紫色酸性磷酸酶 紫色酸性磷酸酶为金属磷酸酶家族的成员之一,有双金属核Fe³⁺-Me²⁺,其中Me²⁺可以是Zn²⁺或Mn²⁺。该酶含有一组特征性的与这些金属离子连接的7个氨基酸残基,构成活性

中心(Dionisio等2011)。紫色酸性磷酸酶在植物组织中广泛分布,且大多具有非特异性,在pH 4~7范围内可水解包括植酸、ATP和糖酯类等在内的磷酸酯类化合物(Olczak等2003)。

Hegeman和Grabau (2001)从发芽大豆(*Glycine max*)子叶中分离出具有植酸酶活性的紫色酸性磷酸酶(GmPHY),可水解植酸,释放无机磷,该酶可能在种子和花粉粒萌发过程中起作用。Zhang等(2008)发现拟南芥*AtPAP15*基因序列与大豆*GmPHY*之间同源性高达75%,推测*AtPAP15*基因为植酸酶基因,对其水解产物分析后进一步证实该酶具有植酸酶活性。同时,紫色酸性植酸酶可由根系细胞分泌到环境中,将土壤中植酸水解成磷酸,这有利于土壤中磷酸的活化、转运及植物体内再循环。Dionisio等(2011)通过Western blot杂交证实成熟小麦(*Triticum vulgare*)和大麦(*Hordeum vulgare*)体内存在相当数量的紫色酸性磷酸酶,而在成熟的玉米(*Zea mays*)和水稻(*Oryza sativa*)体内含量较低,通过构建毕赤酵母(*Pichia pastoris*)表达载体证实小麦、大麦、玉米以及水稻体内的紫色酸性磷酸酶具有相似的动力学性质。

2.3.2 组氨酸磷酸酶 目前已知的大部分植物植酸酶属于组氨酸磷酸酶,国际纯化学与应用化学联盟(IUPAC)定义的6-磷酸植酸酶和3-磷酸植酸酶均属于组氨酸磷酸酶,可将植酸完全水解,最适温度38~55℃,其动力学区间相对广泛: K_m 为30~300 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ (K_{cat}),催化常数范围43~704 S^{-1} ,特定酶活为43~636 $\text{U}\cdot\text{mg}^{-1}$ (蛋白)。组氨酸磷酸酶共有的催化活性位点由N-末端RHGXRXR配基和C-末端HD配基组成(Greiner等2002)。在水解植酸时,组氨酸磷酸酶的2个配基相互折叠,形成一个特异的活性中心,使植酸依次去磷酸化(Lei等2007)。

2.3.3 碱性植酸酶 迄今,发现的碱性磷酸酶为 β -螺旋植酸酶(β -propeller phytase, BPP),能水解肌醇环上的特定磷酸基团,具有强的底物特异性、被 Ca^{2+} 激活、不被氟抑制的生化特性, β -螺旋植酸酶对底物具有严格的特异性,从第5位O-P键上开始水解植酸,最终产物为三磷酸肌醇(Barrientos等1994)。香蒲(*Typha orientalis*)花粉和麝香百合(*Lilium longiflorum*)花粉中的植酸酶为碱性植酸酶,最适pH为8.0左右,具有催化特异性,在非离子型溶剂中可显著提高该酶提取率(Scott和Loewus 1986)。

尽管大多数植物种子中植酸酶属于酸性磷酸酶,然而植物体内可能同时存在酸性和碱性植酸酶(Scott 1991)。Scott和Loewus (1986)在萌发的百合花粉抽提液中检测到两类植酸酶,用TritonX-100作提取剂时,豌豆(*Pisum sativum*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)和9个品种菜豆(*Phaseolus vulgaris*)种子的提取液在pH 8.0时表现出植酸酶活性,且与pH 5.0时表现出的活性存在差异,推测碱性植酸酶和酸性植酸酶可能同时存在于植物中(Scott 1991)。

3 植酸代谢的调控

植酸及其代谢中间产物参与多种生理调节过程,具有重要的生物功能,同时植酸代谢是一个复杂过程,并与棉籽糖、ATP等多种化合物的代谢途径交叉,与植物抗逆性密切相关,同时与其他代谢息息相关(Zhawar等2011)。

3.1 激素调控

植物通过细胞膜上的接收载体结合包括Ins(1,4,5) P_3 在内的多种第二信使,以此感知和放大信号。激素通过调节植物的肌醇代谢而发挥作用。Flores和Smart (2000)等用脱落酸(ABA)处理紫萍时发现,在响应ABA处理的早期,编码肌醇-3-磷酸合酶的mRNA含量增加,2 d后,肌醇含量达到最大值,与此同时磷酸肌醇和植酸含量增加。

肌醇多磷酸-5-磷酸酶(5PTases; EC 3.1.3.56)以多磷酸肌醇或磷脂酸肌醇为底物,催化5'位上磷酸基团的水解。Gunesequera等(2007)利用T-DNA插入突变法获得拟南芥突变体*5PTase1*和*5PTase2*,发现突变体的种子在黑暗条件下萌发速度加快,对ABA敏感度增加,Ins(1,4,5) P_3 含量增加,而PtdIns(4)P和PtdIns(4,5) P_2 含量下降,*At5PTase1*和*At5PTase2*基因在萌发和幼苗生长期通过调节磷酸肌醇的代谢,调节Ins(1,4,5) P_3 含量,实现对植物生长的调控。Matsuno和Fujimura (2014)发现添加浓度范围在0~50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的ABA至水稻悬浮培养体系中可导致植酸积累,并且植酸积累水平随ABA浓度增加而增加,同时发现6个与植酸合成相关基因*RINO1*、*OsMIK*、*OsITPK4*、*OsITPK6*、*OsIPK1*以及*OsLPA1*在ABA处理时持续上调表达,这表明在种子形成阶段ABA能够促进植酸的合成。此外,有报道在ABA处理下会迅速生成 InP_6 ,并且具有更强的释放细胞内存储的 Ca^{2+} 能力(Lemtiri-Chlieh等2000, 2003)。

Fleet等(2009)从拟南芥突变体*5PTase1*、*5PTase2*和*5PTase11*对赤霉素(GA₃)合成抑制剂——多效唑(paclobutrazol, PAC)的响应超敏感这一事件中推断, Ins(1,4,5)P₃含量升高与GA信号转导降低之间存在某种联系。当施加PAC时, 由于传递GA₃的信号已受阻, 故这些突变体表现出超敏感, 推测升高的Ins(1,4,5)P₃可能拮抗GA信号。从其他ABA突变体得到的证据也支持了这一解释, 大多数拟南芥ABA-缺失突变体均对包括PAC在内的GA₃合成抑制剂敏感。为研究GA₃、磷脂酶C与肌醇信号之间的关系, Fleet等(2009)用³H标记大麦糊粉层的肌醇, 然后用GA₃处理, 发现30 s内磷脂酰肌醇含量迅速增加, 表明GA₃促进了磷脂酰磷酸肌醇或第二信使——磷酸肌醇的合成。磷脂酶C的抑制剂——新霉素可抑制GA₃诱导 α -淀粉酶在糊粉层和盾片组织中的表达及Ins(1,4,5)P₃的生成, 表明Ins(1,4,5)P₃是GA₃在糊粉层中发挥功能所必需。用GA₃对冬、春小麦浸种处理, 小麦芽中植酸酶和酸性磷酸酶活性显著提高(Centeno等2003), 这与他们之前在黑麦(*Secale cereale*)、大麦中的研究结果一致。Ashford和Jacobsen (1974)认为在脱壳黑麦的糊粉层中磷酸酶活性完全依赖于GA₃。用GA₃孵育大麦, 显著提高了糊粉层中酸性磷酸酶的活性(Katayama和Suzuki 1980)。然而用GA₃处理的发芽种子中植酸磷含量高于对照(Centeno等2003), 这可能是由于发芽种子对内源激素的响应接近饱和, 并且糊粉层逐渐丧失对外源GA₃的响应(Centeno等2003)。GA₃促进植酸降解的原因可能是消除了磷酸对植酸酶的抑制作用(Eastwood和Laidman 1971)。

3.2 酶活性调控

Centen等(2001)发现在黑麦和大麦发芽阶段, 植酸磷含量并不完全随植酸酶、酸性磷酸酶活性增加而降低。Bartnik和Szafrńska (1987)和Sandberg (1991)的研究也表明, 谷物发芽早期植酸酶活性增加不与植酸磷含量降低呈负相关。然而, Oloffs等(2000)观察到在黑麦和大麦发芽阶段, 在植酸酶活性增加的同时植酸磷含量降低。与此相反, Fretzdorff和Weipert (1986)观察到在黑麦种子萌发早期植酸酶活性并无变化, 但是植酸盐含量降低。这些实验结果的差异可能是由于谷物中存在植酸酶抑制剂、发芽阶段的温度与pH并不是植酸

酶作用的最适条件, 抑或增加的植酸酶活性未彻底降解植酸。Maiti等(1974)对绿豆植酸酶的研究发现, 甘油磷酸胆碱对该酶具有调节作用, 浓度低于30 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时有促进作用, 浓度过高时则起抑制作用($K_i=6\times 10^{-5}$), 硬脂酸甲酯、牛胆酸钠、月桂酸甲酯、甲基肉豆蔻对该酶活性有促进作用。

3.3 基因调控

在磷脂酰肌醇特异的信号转导途径中磷脂酰肌醇特异性磷脂酶C (PtdIns-PLC2)催化与膜结合的磷脂酰4,5-二磷酸肌醇水解, 产生具有第二信使作用的甘油二酯和Ins(1,4,5)P₃。油菜(*Brassica napus*)中*BnPtdIns-PLC2*基因持续过表达将加速植株从营养生长转入生殖生长, 同时植酸含量增加(Georgeos等2009)。MIPS是肌醇合成的关键酶, Tan等(2013)发现黄花苜蓿(*Medicago aleata*)中*MFMIPS*的转录受到冷害、脱水以及盐胁迫诱导, 将基因转入烟草中可提高MIPS活性, 同时增加细胞内肌醇、半乳糖醇及棉籽糖含量, 提高烟草抗冷害、干旱和盐胁迫能力。

4 植酸的生理作用

4.1 存储磷元素

植物在种子形成过程中积累植酸, 而在发芽过程中降解, 以此维持胞内新陈代谢(Strother1980)。植物种子中75%的磷以植酸盐形式存在(Brinch-Pedersen和Hatzack 2006)。Bianchetti和Sartirana (1967)发现无机磷酸盐抑制小麦胚中植酸酶的合成。Chang和Schwimmer (1977)对菜豆植酸酶的体外实验证明, 磷酸盐可竞争性地抑制植酸酶活性, 从而抑制植酸水解。可见, 种子发芽过程中无机磷与植酸相互作用, 以维持细胞磷稳态。

4.2 螯合金属离子

植酸螯合蛋白、Ca²⁺、Mg²⁺、Zn²⁺和Fe²⁺等矿质元素, 形成植酸盐复合体。植酸在拟南芥种子形成阶段, 以植酸盐形式在胚芽蛋白存储小体积积累K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺, 在粗内质网腔和液泡中分别积累Mn²⁺、Zn²⁺, 并在不同的发育时期, 胚芽中Mn²⁺、Zn²⁺发生转移。因此, Mn²⁺、Zn²⁺在子叶储存时间短于植酸(Otegui等2002)。种子形成过程中植酸存储与再分布的差异反映了其代谢过程对Mn²⁺、Zn²⁺的需求变化。这表明许多矿质元素在植物体内贮藏时, 植酸是作为螯合剂发挥作用的

(Raboy 2003)。

4.3 细胞信号转导

Ins(1,4,5)P₃和植酸代谢参与植物细胞中信号转导。Xiong等(2001)发现拟南芥*fery1*突变体对ABA胁迫超敏感,*fery1*基因编码多磷酸肌醇1-磷酸酶,可使Ins(1,4,5)P₃脱磷酸,下调其在细胞中含量。据报道,植酸是保卫细胞中K⁺通道的信号传导物质,ABA诱导保卫细胞产生植酸,在响应ABA时保卫细胞内的植酸含量水平在几分钟内骤然增加(Irvine和Schell 2001),植酸可能是在ABA信号转导途径中作为第二信使起作用。将微摩尔级的植酸通过电极导片注入马铃薯和蚕豆原生质体内,它能以依赖Ca²⁺的方式抑制K_{in}⁺通道,这体现了植酸在ABA信号转导中的重要作用(Lemtiri-Chlieh等2000)。已知生成InP₆的两条途径:脂质依赖性途径,其中PtdIns4P或磷脂酰肌醇(4,5)P₂可由PLC分别水解成InP₂或InP₃,然后通过2个肌醇磷酸盐激酶AtIpk2β和AtIpk1逐步磷酸化生成InP₆,二酰基甘油(DAG)则转化为磷脂酸(PA),它可作为信号分子,通过这一途径产生的InP₆通过释放胞内储存的Ca²⁺作为一种信号分子来响应外界环境变化(Valluru和van den Ende 2011),然而,InP₆也可通过从InP₃不依赖于磷脂酰途径由AtIpk2和AtIpk1逐步磷酸化为InP₆,此时生成InP₆被视为磷元素存储分子,同时在胁迫下可作为渗透保护剂发挥作用(Munnik和Vermeer 2010)。

5 展望

近些年来,对植物中植酸的合成、代谢及其各衍生物功能的研究取得了长足的进展,尤其是对拟南芥植酸相关基因功能的揭示,使人们认识到植酸作为信号分子可能通过分子互作,调控植物从细胞、组织、器官到个体生长发育以及环境应答的整个过程。尽管发芽有促进植酸水解的作用,但是此过程中植酸酶活性增加的机理还不十分明了,谷物中导致植酸酶活性增加的原因仍有争议。对肌醇多磷酸的功能及其作用机制和分子机理研究有待深入。此外,激素处理后植酸降解植物体内植酸代谢途径中关键酶作用方式及其相关基因的表达情形尚需探明。

参考文献

Ashford AE, Jacobsen JV (1974). Cytochemical localization of phos-

phatase in barley aleurone cells: the pathway of gibberellic-acid-induced enzyme release. *Planta*, 120 (1): 81~105

Barrientos L, Scott JJ, Murthy PP (1994). Specificity of hydrolysis of phytic acid by alkaline phytase from lily pollen. *Plant physiol*, 106 (4): 1489~1495

Bartnik M, Szafrńska I (1987). Changes in phytate content and phytase activity during the germination of some cereals. *J Cereal Sci*, 5 (1): 23~28

Bianchetti R, Sartirana ML (1967). The mechanism of the repression by inorganic phosphate of phytase synthesis in the germinating wheat embryo. *Biochim Biophys Acta*, 145 (2): 485~490

Breinholt SM, Dionisio G, Glitsoe V, Skov LK, Brinch-Pedersen H (2011). The degradation of phytate by microbial and wheat phytases is dependent on the phytate matrix and the phytase origin. *J Sci Food Agr*, 91 (8): 1398~1405

Brinch-Pedersen H, Hatzack F (2006). Analysis of phosphorus and phosphorylated compounds in the context of plant physiology and global phosphorus management: a review. *Curr Anal Chem*, 2 (4): 421~430

Centeno C, Viveros A, Brenes A, Canales R, Lozano A, Cuadra C (2001). Effect of several germination conditions on total P, phytate P, phytase, and acid phosphatase activities and inositol phosphate esters in rye and barley. *J Agr Food Chem*, 49 (7): 3208~3215

Centeno C, Viveros A, Brenes A, Lozano A, Cuadra C (2003). Effect of several germination conditions on total P, phytate P, phytase, acid phosphatase activities and inositol phosphate esters in spring and winter wheat. *J Agr Sci*, 141 (3-4): 313~321

Chang R, Schwimmer S (1977). Characterization of phytase of beans (*Phaseolus vulgaris*). *J Food Biochem*, 1 (1): 45~56

Clarke JH, Richardson JP, Hinchliffe KA, Irvine RF (2007). Type II PtdInsP kinases: location, regulation and function. *Biochem Soc Symp*, 74: 149~159

Dionisio G, Madsen CK, Holm PB, Welinder KG, Jørgensen M, Støger E, Brinch-Pedersen H (2011). Cloning and characterization of purple acid phosphatase phytases from wheat, barley, maize, and rice. *Plant Physiol*, 156 (3): 1087~1100

Dorsch JA, Cook A, Young KA, Anderson JM, Bauman AT, Volkmann CJ, Raboy V (2003). Seed phosphorus and inositol phosphate phenotype of barley low phytic acid genotypes. *Phytochemistry*, 62 (5): 691~706

Eastwood D, Laidman DL (1971). The mobilization of macronutrient elements in the germinating wheat grain. *Phytochemistry*, 10 (6): 1275~1284

Erneux C, Govaerts C, Communi D, Pesesse X (1998). The diversity and possible functions of the inositol polyphosphate 5-phosphatases. *BBA-Mol Cell Biol L*, 1436 (1): 185~199

Fleet CM, Ercetin ME, Gillaspay GE (2009). Inositol phosphate signaling and gibberellic acid. *Plant Signal Behav*, 4 (1): 73~74

Flores S, Smart CC (2000). Abscisic acid-induced changes in inositol metabolism in *Spirodela polyrrhiza*. *Planta*, 211 (6): 823~832

Fretzdorff B, Weipert D (1986). Phytic acid and cereals and cereal products. I: Phytic acid and phytase in rye and rye products. *Z Lebensm Unters Forsch*, 182 (4): 287~293

Georges F, Das S, Ray H, Bock C, Nokhrina K, Kolla VA, Keller W (2009). Over-expression of *Brassica napus* phosphatidylinositol-phospholipase C2 in canola induces significant changes in gene

- expression and phytohormone distribution patterns, enhances drought tolerance and promotes early flowering and maturation. *Plant Cell Environ*, 32 (12): 1664~1681
- Gillaspy GE (2010). Signaling and the polyphosphoinositide phosphatases from plants. In: Munnik T (ed). *Lipid Signaling in Plants*. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 16: 117~130
- Grases F, Simonet BM, Prieto RM, March JG (2001). Variation of InsP_4 , InsP_5 , and InsP_6 levels in tissues and biological fluids depending on dietary phytate. *J Nutr Biochem*, 12 (10): 595~601
- Greiner R, Larsson-Alminger M, Carlsson NG, Carlsson NG, Muzquiz M, Burbano C, Cuadrado C, Pedrosa MM, Goyoaga C (2002). Pathway of dephosphorylation of myo-inositol hexakisphosphate by phytases of legume seeds. *J Agr Food Chem*, 50 (23): 6865~6870
- Gunsekera B, Torabinejad J, Robinson J, Robinson J, Gillaspay GE (2007). Inositol polyphosphate 5-phosphatases 1 and 2 are required for regulating seedling growth. *Plant Physiol*, 143 (3): 1408~1417
- Hanakahi LA, West SC (2002). Specific interaction of IP6 with human Ku70/80, the DNA-binding subunit of DNA-PK. *EMBO J*, 21 (8): 2038~2044
- Hegeman CE, Grabau EA (2001). A novel phytase with sequence similarity to purple acid phosphatases is expressed in cotyledons of germinating soybean seedlings. *Plant Physiol*, 126 (4): 1598~1608
- Irvine RF, Schell MJ (2001). Back in the water: the return of the inositol phosphates. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2 (5): 327~338
- Katayama N, Suzuki H (1980). Possible effect of gibberellin on phytate degradation in germinating barley seeds. *Plant Cell Physiol*, 21 (1): 115~123
- Konietzny U, Greiner R (2002). Molecular and catalytic properties of phytate-degrading enzymes (phytases). *Int J Food Sci Tech*, 37 (7): 791~812
- Lei XG, Porres JM, Mullaney EJ, Brinch-Pedersen H (2007). Phytase: source, structure and application. In: Polaina J, MacCabe AP (eds). *Industrial Enzymes*. Netherlands: Springer Netherlands, 505~529
- Lemtiri-Chlieh F, MacRobbie EAC, Brearley CA (2000). Inositol hexakisphosphate is a physiological signal regulating the K^+ -inward rectifying conductance in guard cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (15): 8687~8692
- Lemtiri-Chlieh F, MacRobbie EAC, Webb AA, Mansion NF, Brownlee C, Skepper JN, Chen J, Prestwich GD, Brearley CA (2003). Inositol hexakisphosphate mobilizes an endomembrane store of calcein in guard cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (17): 10091~10095
- Maiti IB, Majumder AL, Biswas BB (1974). Purification and mode of action of phytase from *Phaseolus aureus*. *Phytochemistry*, 13 (7): 1047~1051
- Matsuno K, Fujimura T (2014). Induction of phytic acid synthesis by abscisic acid in suspension-cultured cells of rice. *Plant Sci*, 217-218: 152~157
- Munnik T, Vermeer JEM (2010). Osmotic stress-induced phosphoinositide and inositol phosphate signalling in plants. *Plant Cell Environ*, 33: 655~669
- Olczak M, Morawiecka B, Watorek W (2003). Plant purple acid phosphatases-genes, structures and biological function. *Acta Biochim Pol*, 50 (4): 1245~1256
- Oloffs K, Strobel E, Jeroch H (2000). Changes of phytate-phosphorus content and phytase activity in germinated feedstuffs. *Bodenkultur*, 51 (1): 41~48
- Otegui MS, Capp R, Staehelin LA (2002). Developing seeds of *Arabidopsis* store different minerals in two types of vacuoles and in the endoplasmic reticulum. *Plant Cell*, 14 (6): 1311~1327
- Raboy V (1997). Accumulation and storage of phosphate and minerals. In: Larkins BA, Vasil IK (eds). *Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development*. Netherlands: Springer Netherlands, 441~477
- Raboy V (2003). Molecules of Interest myo-Inositol-1, 2, 3, 4, 5, 6-hexakisphosphate. *Phytochemistry*, 64 (6): 1033~1043
- Saiardi A, Sciambi C, McCaffery JM, Wendland B, Snyder SH (2002). Inositol pyrophosphates regulate endocytic trafficking. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99 (22): 14206~14211
- Sandberg AS (1991). The effect of food processing on phytate hydrolysis and availability of iron and zinc. *Adv Exp Med Biol*, 289: 499~508
- Schlemmer U, Frolich W, Prieto RM, Grases F (2009). Phytate in foods and significance for humans: food sources, intake, processing, bioavailability, protective role and analysis. *Mol Nutr Food Res*, 53 (S2): S330~S375
- Scott JJ (1991). Alkaline phytase activity in nonionic detergent extracts of legume seeds. *Plant Physiol*, 95 (4): 1298~1301
- Scott JJ, Loewus FA (1986). A calcium-activated phytase from pollen of *Lilium longiflorum*. *Plant Physiol*, 82 (1): 333~335
- Stephens LR, Irvine RF (1990). Stepwise phosphorylation of myo-inositol leading to myo-inositol hexakisphosphate in *Dictyostelium*. *Nature*, 346 (6284): 580~583
- Stevenson-Paulik J, Odom AR, York JD (2002). Molecular and biochemical characterization of two plant inositol polyphosphate 6-/3-/5-kinases. *J Biol Chem*, 277 (45): 42711~42718
- Strother S (1980). Homeostasis in germinating seeds. *Ann Bot*, 45 (2): 217~218
- Tan J, Wang C, Xiang B, Han R, Guo Z (2013). Hydrogen peroxide and nitric oxide mediated cold-and dehydration-induced myo-inositol phosphate synthase that confers multiple resistances to abiotic stresses. *Plant Cell Environ*, 36 (2): 288~299
- Valluru R, van den Ende W (2011). Myo-inositol and beyond-Emerging networks under stress. *Plant Sci*, 181 (4): 387~400
- Xiong L, Lee B, Ishitani M, Lee H, Zhang C, Zhu JK (2001). FIER1 encoding an inositol polyphosphate 1-phosphatase is a negative regulator of abscisic acid and stress signaling in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 15 (15): 1971~1984
- York JD, Odom AR, Murphy R, Ives EB, Wente SR (1999). A phospholipase C-dependent inositol polyphosphate kinase pathway required for efficient messenger RNA export. *Science*, 285 (5424): 96~100
- Zhang W, Gruszewski HA, Chevone BI, Nessler CL (2008). An *Arabidopsis* purple acid phosphatase with phytase activity increases foliar ascorbate. *Plant Physiol*, 146 (2): 431~440
- Zhawar VK, Kaur N, Gupta AK (2011). Phytic acid and raffinose series oligosaccharides metabolism in developing chickpea seeds. *Physiol Mol Biol Plants*, 17 (4): 355~362