

植物磷酸盐转运体及其分子调控机制

邓美菊, 王飞, 毛传藻*

浙江大学生命科学学院植物所, 杭州310058

摘要: 磷是植物生长发育过程中不可缺少的大量元素之一。植物从土壤中摄取磷、磷在体内不同组织之间和亚细胞器之间的转移都需要一系列具有磷转移活性的转运体参与。近几年来, 随着分子生物学和功能基因组学技术的快速发展, 磷酸盐转运体的功能和分子调控机制的研究取得了巨大的进展。本文以模式植物拟南芥和水稻为主, 综述了植物磷酸盐转运体的种类, 详细介绍了各类植物磷酸盐转运体的功能和分子调控机制, 并且提出了进一步利用磷酸盐转运体改良作物磷吸收利用效率的途径, 以期改良作物磷吸收利用效率提供参考依据。

关键词: 磷酸盐转运体; 分子调控; SPX-EXS亚家族; SPX-MFS亚家族

磷是植物生长发育过程中不可或缺的大量营养元素之一(Raghothama 1999), 它是植物体内ATP、磷脂和核酸等许多代谢物和大分子的重要组成部分, 参与了基因表达、信号转导等大量的生物学途径(Liu等2015)。磷主要以正磷酸盐(Pi, 无机磷酸盐)的形式被植物体吸收利用。磷在土壤中迁移率低, 可利用率低, 而且由于自身的化学特性, 决定了其容易被土壤中的阳离子或有机化合物固定(Hirsch等2006)。正是这些原因使得大约70%的耕地中有效磷含量都低于植物营养生长和生殖生长所需要的最适浓度(Herrera-Estrella和Lopez-Arredondo 2016)。有效磷含量低也因此成为影响农作物生长和农业生产的限制因素。由于磷容易被土壤中的阳离子或有机化合物固定, 所以导致农作物种植过程中施用的磷肥利用率很低。根据2013年农业部发布的《中国三大粮食作物肥料利用率研究报告》, 我国水稻、玉米、小麦三大粮食作物磷肥当季平均利用率仅为24%。

为了应对土壤中有效磷含量低的情况, 植物已经进化出复杂的信号调控网络来适应低磷环境, 从环境中获取生长所需要的磷(Chiou和Lin 2011; Wu等2013)。植物对低磷环境的适应, 主要体现在活化土壤中的固定态磷和提高植物对磷的吸收能力两个方面。在低磷条件下, 高等植物根系会分泌活化酶、有机酸、质子等物质来直接或间接活化土壤中难溶性磷, 从而增加土壤中有效磷的含量。低磷条件下, 植物根系形态会发生变化, 根变细、变长, 长出更多的侧根、根毛等(Bates和Lynch 1996)。这些变化可以增加根系和土壤的接触表面积, 从而提高植物对磷的吸收。此外, 有些植物还可以和丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)共生,

由菌根活化土壤中的磷, 从而提高植物对磷的吸收(Bucher 2007; Smith等2011)。

无论是活化土壤中难溶性磷还是增加植物根系和土壤接触表面积, 或者是菌根的共生, 最终都需要通过植物根系及植物体内的磷转运系统来完成对磷的吸收。当磷进入根共质体后会被转运到附近的细胞或其他细胞器中, 其中液泡是细胞内磷的存储仓库, 当土壤中的磷含量高时, 液泡会存储过量吸收的磷, 防止植物磷中毒; 而当土壤中磷含量低时, 液泡会释放出存储的磷, 以让植物进行正常的生理生化过程(Gu等2016)。无论是植物通过根从土壤中吸收有效磷, 还是磷在不同组织器官之间甚至不同亚细胞组分间转移都需要具有磷转运活性的蛋白(本文统称磷转运体)参与(Gu等2016; Lopez-Arredondo等2014)。磷转运体是植物吸收磷的直接执行者, 在磷的吸收和转运过程中都起着重要的作用(Raghothama 1999)。自1991年从酵母中克隆到第一个编码高亲和磷转运蛋白的基因*PHO84*后(Bun-Ya等1991), 在高等植物如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)等中已克隆、鉴定了许多具有磷转运能力的基因。目前已报导的具有磷转运活性的蛋白主要是磷酸盐转运体(phosphate transporter, PHT)家族, 以及SPX结构域家族的一部分亚家族成员, 包括参与磷从根往地上部转运的SPX-EXS亚家族*PHO1* (phosphate 1)及其同源基因,

收稿 2017-01-09 修定 2017-02-24

资助 国家重点研发计划项目(2016YFD0100700)、转基因专项(2016ZX08001003-009)、国家自然科学基金项目(31572187)、思源基金。

* 通讯作者(E-mail: mcz@zju.edu.cn)。

以及参与液泡磷转运的SPX-MFS亚家族如VPT1 (vacuolar phosphate transporter 1)及OsSPX-MFS3等(Liu等2015, 2016; Wang等2015)。本文将对磷转运体相关基因及其分子调控机制进行详细综述, 以期作为作物磷高效分子育种提供参考依据。

1 植物磷酸盐转运体PHT家族

1.1 植物磷酸盐转运体PHT家族成员

PHT家族磷转运体是研究最清楚的一类磷转运体。根据介质中有效磷浓度的不同, 磷转运体可分为两大类: K_m 值在 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围的为低亲和力转运系统和 K_m 值在 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围的为高亲和力转运系统。低亲和系统又被称为组成型表达系统, 是在正常营养条件下吸收磷营养元素的系统; 高亲和系统是受磷营养缺乏专一性诱导的表达系统, 在低磷胁迫下对植物吸收低浓度磷元素起到重要的作用。已知的磷酸盐转运体PHT (水稻中也简称PT)氨基酸序列高度保守, 在不同植物种属之间同源性高达76% (Raghothama 1999)。根据磷酸盐转运体蛋白结构和亚细胞定位的不同, 这些磷酸盐转运体可以分为4个亚家族: PHT1、PHT2、PHT3和PHT4。

PHT1亚家族蛋白大多定位于细胞质膜上, 在磷酸盐转运体家族中占有关键地位。PHT1亚家族蛋白有12个跨膜结构域(Milton和Saier 2000), 被一个带电荷的亲水区分隔成2组, 每组6个跨膜结构域(Lagerstedt等2004), 即包含6个N端跨膜结构域和6个C端跨膜结构域, 中间由一个中央亲水环连接。PHT1家族磷转运蛋白在结构上属于MFS (major facility superfamily)超家族的第9分支(Pao和Saier 1998)。PHT1家族成员都属于 $\text{H}_2\text{PO}_4^-/\text{nH}^+$ 共运体, 即要利用质膜上的氢离子浓度梯度提供能量来驱动植物对磷的吸收。

迄今为止, 已经发现拟南芥基因组中有9个编码PHT1家族转运体的基因(*AtPHT1;1-9*)。其中*AtPHT1;1*、*AtPHT1;4*、*AtPHT1;5*、*AtPHT1;8*和*AtPHT1;9*这5个基因已经得到克隆报道, 而且已经明确基因功能(Karthikeyan 2002; Mudge等2002; Shin等2004; Nagarajan等2011; Remy等2012), 5个基因编码的转运体蛋白都属于高亲和磷转运蛋白而且显著受低磷诱导。*AtPHT1;1*和*AtPHT1;4*基因在拟南芥中的表达水平最高, 编码的蛋白主要位于拟

南芥根表皮和根毛细胞的质膜(Shin等2004)。研究表明在低磷条件下*AtPHT1;1*和*AtPHT1;4*基因突变体中磷的吸收比野生型减少了50%; 在高磷条件下, *AtPHT1;1*和*AtPHT1;4*基因突变体中磷的吸收比野生型减少了75% (Shin等2004)。这说明无论是在低磷还是高磷条件下*AtPHT1;1*和*AtPHT1;4*基因都对磷的吸收及磷从根到地上部分的转移中起重要的作用(Shin等2004)。*AtPHT1;8*和*AtPHT1;9*基因在根中表达量很高, 它们也有参与磷的吸收和转运的能力(Remy等2012)。缺磷时*AtPHT1;5*基因主要在老叶、子叶和花的韧皮部细胞还有中柱细胞特异性表达(Nagarajan等2011), 作用于将磷从根到地上部分的转运; 在高磷条件下, *AtPHT1;5*基因主要在地上部组织表达, 主要作用是将磷从地上部分转移到根。此外, *AtPHT1;5*基因还参与磷在源(较老的叶)和库器官(根和幼叶)的再分配(Nagarajan等2011)。

在水稻基因组中有13个编码PHT1家族转运体的基因(*OsPT1-13*), 其中除*OsPT3/5/7/12*之外的9个成员功能已经得到详细报道。*OsPT1*和*OsPT8*在根和叶中组成型表达, 在磷充足的培养条件下*OsPT1*在磷吸收和转运方面有重要的作用(Sun等2012)。*OsPT8*参与磷的吸收和平衡, 对水稻生长和发育都有重要作用(Jia等2011)。*OsPT2*、*OsPT6*、*OsPT9*和*OsPT10*的表达受缺磷诱导, *OsPT2*是一个低亲和磷酸盐转运体, 缺磷条件下在主根和侧根的中柱表达, 参与无机磷在植株内从地下部向地上部的转运(Ai等2009)。有研究表明, *OsPT2*还和硒的吸收有关, 缺磷时, 硒的吸收会增强(Zhang等2014)。缺磷时*OsPT6*在整个主根和侧根都有表达, 在植株磷的吸收和无机磷在植株内从地下部往地上部的转运中起重要的作用(Ai等2009)。缺磷时*OsPT9*和*OsPT10*在主根和根毛的表皮表达, 在侧根的所有细胞都有表达, 参与植株对外界磷的吸收(Wang等2014b)。*OsPT11*和*OsPT13*参与丛枝菌根真菌和水稻根共生, 但只有*OsPT11*在菌根吸收磷途径中发挥重要的功能(Yang等2012)。*OsPT4*主要在水稻根外皮层细胞的质膜表达, 参与水稻从外界吸收磷(Ye等2015)。

相比PHT1亚家族来说, PHT2/3/4亚家族研究较少。PHT2定位于质体, 至今拟南芥中确定的唯

一个的PHT2家族成员是AtPHT2;1。AtPHT2;1被证明和真菌、哺乳动物中的Na⁺/Pi转运体有很高的同源性。对AtPHT2;1-GFP融合蛋白的研究证明AtPHT2;1定位于叶绿体内膜(Versaw 2002)。和野生型相比, *Atph2;1*突变体向叶绿体内转运磷的量减少了20倍, 表明AtPHT2;1负责将Pi/H⁺共转运进叶绿体中, 影响磷在植物中的分配(Versaw 2002)。在水稻中*OsPHT2;1*是*AtPHT2;1*的同源基因, 在叶片强烈表达, 在根中表达较弱。*OsPHT2;1*功能和*AtPHT2;1*类似, 在叶片中的表达受低磷诱导并受光照调控。*OsPHT2;1*可能参与磷素在叶部的积累以及植株体内磷的再分配过程(史书林等2013)。

PHT3亚家族主要定位于线粒体中, 在酿酒酵母中已经发现了2个PHT3亚家族的成员: *MIR1*和*PIC2*基因。*MIR1*和*PIC2*基因定位于线粒体上, 属于磷酸盐转运体, 可以转运磷到线粒体中(Hamel等2004)。在拟南芥中PHT3亚家族基因也被称为MPT3 (mitochondrial phosphate transporter 3), 该家族有3个成员: *AtPHT3;1*、*AtPHT3;2*和*AtPHT3;3* (Poirier和Bucher 2002), 也被称为*AtMPT3;1*、*AtMPT3;2*和*AtMPT3;3* (Zhu等2012)。*AtPHT3;1*基因主要在拟南芥花的雄蕊中表达, *AtPHT3;2*基因主要在老叶片中表达, *AtPHT3;3*基因在拟南芥的维管组织、根、叶和幼苗的分生组织中都有表达(Zhu等2012)。已有研究证明AtPHT3;2和AtPHT3;3具有磷转运的功能(Hamel等2004)。对*AtPHT3;1*基因进行序列分析发现AtPHT3;1也含有转运磷的大多数关键残基, 推测AtPHT3;1也具有磷转运的功能(Zhu等2012)。但在水稻中关于PHT3功能的研究很少, 是否像酿酒酵母和拟南芥中的PHT3基因一样具有磷转运的功能还不清楚。

PHT4亚家族蛋白和溶质运载蛋白家族SLC17有很高的相似性(<http://www.gene.ucl.ac.uk/nomenclature>), 是依赖Na⁺的磷酸盐转运体。在拟南芥中PHT4家族有6个成员, 其中5个定位于质体膜, 只有AtPHT4;6定位于高尔基体膜。AtPHT4;1和AtPHT4;4定位于叶片的叶绿体中, AtPHT4;2定位于根的质体中, 而AtPHT4;3和AtPHT4;5存在于地上部分的质体中(Guo等2008a)。AtPHT4;1在酵母中可以作为依赖H⁺的高亲和磷酸盐转运体(Guo等2008a), 在大肠杆菌系统中可以作为Na⁺依赖的磷酸盐转

运体(Pavon等2008)。AtPHT4;2 (Irigoyen等2011)和AtPHT4;4 (Finazzi等2015)已被证明是H⁺或Na⁺依赖的磷酸盐转运体。已经明确AtPHT4;2在根的质体中参与磷酸盐的转运, 而且主要在根和花组织表达(Irigoyen等2011)。AtPHT4;4在叶绿体中表达, 其表达量受光诱导(Miyaji等2015)。最近的研究发现拟南芥中定位于高尔基体膜的AtPHT4;6通过调控细胞质基质中的磷平衡, 来抑制暗诱导的衰老过程(Hassler等2016)。

1.2 磷酸盐转运体PHT家族的分子调控

在植物磷酸盐转运体PHT家族中, PHT1亚家族成员占据着十分关键的地位, 大部分PHT1家族成员都会受缺磷诱导, 参与植物对磷的吸收和磷在植物体内转运的过程, 而且PHT1家族也是研究得最清楚的磷转运体。所以, 以下着重阐述植物中PHT1家族磷转运体的分子调控过程。

1.2.1 PHT1基因转录水平的调控

转录调控是基因表达的早期事件, 很大程度上是由转录因子调控的。转录因子通过结合到位于基因启动子区域的上游DNA序列(顺式作用元件)来调控基因表达(Castrillo等2011)。缺磷时大多数PHT1基因在根或地上部分的转录水平会升高(或者两者都升高)。PHT1基因的表达和几个保守的顺式作用元件序列有关联, 其中有P1BS (PHR1-binding sequence)、MBS (MYB-binding site)、W-box已被实验证明确实可以在缺磷条件下调控PHT1基因的表达(Bustos等2010; Chen等2009; Liu等2010; Baek等2013; Wang等2014a; Su等2015)。

在拟南芥中AtPHR1是含有一个MYB结构域和一个CC结构域的转录因子, 是磷信号中心调控因子(Bustos等2010; Guo等2015)。AtPHR1通过结合下游基因启动子上的缺磷响应元件P1BS (GNA-TATNC)而调控下游许多缺磷响应基因的转录激活。一些缺磷诱导的PHT1成员的启动子上就具有P1BS基序并且受PHR1调控(Rubio等2001)。*AtPHR1*在水稻中的同源基因是*OsPHR2*。*OsPHR2*是水稻磷信号的中心调控因子, 它也可以和下游基因启动子上的缺磷响应元件P1BS结合而调控下游基因的表达(Zhou等2008; Bustos等2010; Guo等2015)。研究结果已经证明, *OsPHR2*可以直接结合到水稻磷酸盐转运体*PT2*、*PT8*启动子的P1BS作

用元件上来调控它们的表达(Zhou等2008; Wang等2014c; Doerks等2002)。AtMYB2可以通过结合到存在于*miR399f*启动子上的保守序列MBS基序(TAACTG)来调控*miR399f*的表达(Baek等2013)。是否AtMYB2也能结合MBS基序调控PHT1的表达还有待进一步实验验证。

WRKY转录因子是另一类参与调控磷转运体的转录因子, 它主要的结合元件是W-box。拟南芥中有4个WRKY蛋白(AtWRKY75、AtWRKY6、AtWRKY42和AtWRKY45)已经报道参与磷饥饿响应。缺磷时, *AtWRKY75*和*AtWRKY45*的表达量会上调, *AtWRKY75*和*AtWRKY45*能直接结合*PHT1;1*的启动子, 正调控*PHT1;1*基因的表达(Su等2015; Devaiah等2007a)。AtWRKY42也能直接结合*PHT1;1*启动子的W-box基序, 正调控*PHT1;1*的表达(Su等2015)。AtWRKY6和AtWRKY42还能结合另一类磷转运体*PHO1*启动子的W-box基序来抑制*PHO1*表达。在缺磷条件下, AtWRKY6和AtWRKY42转录水平和蛋白水平都下调, 而且AtWRKY6/42不再结合*PHO1*启动子, 这时*PHO1*的转录会被激活(Su等2015; Chen等2009)。另外, 在砷(As) (V)处理时, WRKY6会响应As (V)信号表达量上调, 会和*PHT1;1*启动子区域的顺式元件ARE (As (V)抑制元件)结合, 来抑制*PHT1;1*基因的转录(Castrillo等2013)。

近几年, 利用缺磷条件下的转录组和遗传筛选等的研究发现核肌动蛋白相关蛋白ARP6、锌指转录因子ZAT6及组蛋白H2A.Z等都可能参与*PHT1*的表达调控(Smith等2010; Devaiah等2007b)。此外, PHT1成员除了响应磷饥饿信号外也响应其他的营养和及环境逆境。如: 在不同激素处理时, 水稻的11个PT基因有不同的表达, 支持了磷饥饿信号通路和激素信号通路有相互的交叉(Rubio等2009; Hammond和White 2008)。另外, 水稻中*OsPT5*在叶片和叶鞘的表达在12:00时比0:00高, 特别是在营养生长阶段(<http://ricexpro.dna.affrc.go.jp/>)。OsPT5的启动子区存在的6个光响应元件, 暗示它可能受光诱导。尽管研究表明还有其他的途径调控PHT基因的表达, 但响应这些刺激的转录因子和顺式作用元件仍有待进一步研究发现。

1.2.2 PHT1基因转录后和翻译水平的调控

伴随着小RNAs的发现及其作用机制的研究,

人们发现PHT1基因还在转录后和翻译水平受到调控。目前已发现有miRNA、siRNA和天然反向转录本(*cis-natural antisense transcripts*, NATs)参与磷饥饿信号调控。其中一部分直接或间接调控PHT1转录本的稳定。

在高通量测序的帮助下, 大量和磷饥饿信号有关的miRNAs得以明确(Pant等2009; Hsieh等2009)。在这些miRNAs中, *miR399*和*miR827*这两个保守的miRNAs家族被了解得最多。在磷充足条件下, 拟南芥中*miR399*超表达会增加磷积累, 一部分PHT1成员转录上调。根据预测*AtPHT1;7*是*ath-miR399s*的直接作用靶基因(Pant等2009), 但还没有经过实验证实。研究已表明*miR399*可以负调控*PHO2*的表达, 在翻译后水平调控*AtPHT1*丰度。而*IPS1*可以通过结合*miR399*序列抑制*miR399s*的活性。*miR827*在拟南芥负调控*PHO1*转录本的稳定, 在水稻中则调控*SPX-MFS*亚家族*OsSPX-MFS1*和*OsSPX-MFS2*转录本的稳定(Wang等2012; Lin等2010)。

1.2.3 PHT1翻译后水平的调控

最近的一些研究表明, 植物的PHT1家族成员还受到不同层次的翻译后水平的调控。这些调控会直接或间接影响PHT1的丰度和定位。

PHT1蛋白是膜结合蛋白。蛋白翻译完成后会先进入内质网(endoplasmic reticulum, ER), 在内质网进行正确的构象折叠和修饰, 然后从内质网运出, 经高尔基体到达质膜。PHF1在PHT1蛋白运输到质膜这一过程中发挥很重要的功能。Gonzalez等人(2005)通过遗传筛选的方法发现拟南芥中*PHF1*基因突变后, *AtPHT1;1*无法正确定位于质膜, 而是滞留于内质网中, 影响植物体对磷的吸收转运。说明PHT1蛋白从内质网向质膜转运过程受植物特有的辅助蛋白PHF1调控。*AtPHF1*基因受到缺磷诱导, 可以协助PHT1家族的3个成员*AtPHT1;1*、*AtPHT1;2*和*AtPHT1;4*从内质网离开输出到细胞质膜上(Nussaume等2011; Bayle等2011; Gonzalez等2005)。水稻的同源基因*OsPHF1*也得以克隆鉴定, *OsPHF1*在根、茎、叶、花中都有表达。和*AtPHF1*不同的是, *OsPHF1*于叶中在转录水平受磷饥饿诱导不明显, 而根和茎中, 转录水平上调明显(Chen等2011)。OsPHF1能帮助高亲和磷酸盐转运体

OsPT8和低亲和磷酸盐转运体OsPT2离开内质网。值得注意的是,无论是在拟南芥还是水稻中,在*phf1*突变体的质膜中仍然能够检测到中等水平的PHT1::GFP信号(Chen等2011; Gonzalez等2005)。这说明PHT1从内质网的离开有可能还受PHF1外的其他的蛋白介导。

Nuhse等人(2004)通过拟南芥膜蛋白磷酸化组学分析发现至少2个PHT1家族的转运体(AtPHT1;1和AtPHT1;4)会受到磷酸化修饰。Bayle等人(2011)进一步证明拟南芥中AtPHT1;1从内质网离开,依赖于C端丝氨酸残基的磷酸化,而且这种磷酸化的现象会受到外界供磷水平的调控。AtPHT1;1的磷酸化会阻止它离开内质网到质膜上去。而水稻中的研究进一步表明磷酸化的OsPT8不能和OsPHF1互作,从而不能输出到细胞质膜上。最近研究发现在高磷条件下OsPT8可以被CK2 α 3/ β 3全酶磷酸化,进而不能和OsPHF1互作,从而滞留在内质网上,降低了磷从细胞外向细胞内的转运。在低磷条件下,OsCK2 β 3脱磷酸化并降解,使得OsPT2和OsPT8磷酸化程度减弱,使其可以在OsPHF1的帮助下顺利从内质网输出,最终定位到质膜上,促进磷从细胞外向细胞内的转运(Chen等2015)。综上所述, PHT1从内质网到质膜的内膜运输过程受到PHF1和蛋白激酶CK2的协同调控。

另外, PHT1还受到泛素化修饰。拟南芥中研究表明, AtPHO2至少能和2个PHT1成员(AtPHT1;1及AtPHT1;4)在内膜相互作用, AtPHO2是泛素结合酶E2,可以直接介导PHT1成员的泛素化修饰,最终进入液泡水解途径降解(Huang等2013)。而Park等人(2014)的研究表明AtPHO2在体内和体外都有泛素结合酶E2的功能,可以和E3泛素连接酶AtNLA (nitrogen limitation adaptation)一起介导PHT1;4降解。然而AtPHO2和AtNLA分别定位在不同的亚细胞区室,它们在体内到底是如何相互作用还要进一步探究。最近,研究人员通过筛选*phr1*抑制子突变体,发现了细胞质基质定位的ESCRT-III的互作蛋白ALIX。ALIX突变会使得它不能和ESCRT-III复合体的组件SNF7.1和SNF7.2互作,从而使得PHT1;1不能形成多泡体(multivesicular body, MVB)以进入液泡降解,进而导致PHT1;1蛋白积累(Cardona-Lopez等2015)。

此外,已有研究表明植物PHT1含有N-糖基化所需要的保守基序NX (S/T) (Raghothama和Karthikeyan 2005)。然而,目前为止,支持N-糖基化参与PHT1调控的证据很少。是否植物中N-糖基化会影响PHT1或其他磷转运体的功能还需要我们进一步研究。

2 SPX结构域家族

含有SPX结构域的蛋白从被发现到如今已经有约20年。在许多高等真核生物中都发现含有这一保守结构域的蛋白,在植物中所有的SPX家族成员都参与磷的平衡。根据系统进化分析可将含有该结构域的蛋白分为4个亚家族。第一个亚家族只含有SPX结构域,被称为SPX亚家族,在植物中能够负调控磷饥饿信号(Wang等2009, 2014c; Liu等2010; Lv等2014; 史书林等2013)。第二个家族包含SPX结构域和EXS结构域,被称为SPX-EXS亚家族。各种证据表明, SPX-EXS亚家族参加磷从地下部往地上部的运输(Arpat等2012)。第三个家族是SPX-MFS亚家族,最新的研究证明SPX-MFS家族具有磷转运体功能,可以参与液泡与细胞质之间的磷转运(Wang等2015; Liu等2015)。第四个家族的蛋白在C端有一个RING结构域(Secco等2012),被称为SPX-RING亚家族。SPX-RING亚家族的蛋白NLA可以在磷充足条件下介导磷酸盐转运体的降解来调控植株体内磷平衡(Park等2014; Lin等2013)。

2.1 SPX-EXS亚家族的功能及其调控

研究表明SPX-EXS亚家族参与磷往地上部转运。AtPHO1是第一个克隆的成员,定位于根中柱细胞内膜系统,主要负责将磷酸盐运输到木质部,再往地上部转运(Hamburger 2002)。At*pho1*突变体植株地上部磷含量下降,根里积累, At*PHO1*突变抑制了磷运输到木质部导管的过程(Arpat等2012)。拟南芥的*PHO1*基因家族由11个基因构成,包括*PHO1*和它的10个同源基因*PHO1;H1~10*。

研究表明,拟南芥中WRKY6和WRKY42可以通过结合*PHO1*启动子处的W-box基序来抑制*PHO1*表达。磷饥饿条件下,WRKY6/42和*PHO1*启动子不再结合,这时*PHO1*的转录会被激活(Su等2015; Chen等2009)。另外, At*PHO1;H1*的转录水平也受到缺磷诱导,受到AtPHR1的调控(Stefanovic

等2007)。在蛋白水平, AtPHO1受到AtPHO2调控。磷充足条件下, AtPHO2 (泛素结合酶E2)与AtPHO1的SPX结构域互作, 促进AtPHO1蛋白泛素化降解(Liu等2012); 而缺磷胁迫下, AtPHO2被缺磷诱导的*miR399*降解, 使得AtPHO1蛋白积累(Aung等2006)。最近的研究表明, 拟南芥SPX-EXS家族的另一个成员*AtPHO1;H3*在锌缺乏的情况下, 表达被诱导, 可以抑制磷从根往地上部分的转移。*At-pho1;h3*突变体内的磷浓度在锌缺乏的情况下比锌正常的情况下高。推测在锌缺乏的情况下, *At-PHO1;H3*可能通过负调控AtPHO1的活性来抑制磷从根到地上部分的转移(Khan等2014)。具体详细的分子机制还需要进一步的研究证明。

水稻SPX-EXS亚家族包含*OsPHO1;1*、*OsPHO1;2*和*OsPHO1;3*三个基因。*OsPHO1;2*已经被证明和AtPHO1功能同源, 参与磷从根向地上部的转运(Secco等2010)。最新的研究表明, 同AtPHO1一样, *OsPHO1;2*可能受到*OsPHO2*调控, *PHO2-PHO1*调控途径在单子叶和双子叶植物内可能是保守的(Hu等2016)。*AtPHO1*和*OsPHO1;2*不同的是, *OsPHO1;2*存在天然反向转录本, Jabnune等(2013)的研究表明*OsPHO1;2*的天然反义转录本能促进PHO1蛋白的翻译, 而任美燕等(2014)的报道则认为*OsPHO1;2*的天然反义转录本抑制PHO1的转录本水平。*OsPHO1;2*的天然反义转录本究竟是如何起作用的还有待进一步研究确定。此外, *OsPHO1*是否也像*AtPHO1*一样受到WRKY转录因子的转录调控也有待证明。

2.2 SPX-MFS亚家族的功能及其调控

液泡是一个重要的细胞器, 可以作为磷在细胞内的储存室, 来维持细胞内的磷浓度稳定。当细胞质中的磷浓度低时, 磷可以从液泡中通过液泡膜上的磷酸盐转运体进入细胞质基质。负责液泡与胞质间磷交换的磷转运蛋白到底是什么一直是大家关注的问题。最近的研究取得了突破性进展, 发现SPX-MFS亚家族基因在液泡与细胞质之间的磷转运过程中起到重要的作用(Wang等2015; Liu等2016)。在拟南芥中, SPX-MFS家族的成员VPT1也称PHT5-1(Liu等2016)是一个液泡磷转运体, 负责将细胞中多余的磷转运到液泡中储存起来。水稻中有4个*OsSPX-MFSs*基因, 已经知道Os-

SPX-MFS1、*OsSPX-MFS2*和*OsSPX-MFS3*均定位于液泡膜。*OsSPX-MFS1*和*OsSPX-MFS3*的表达受缺磷抑制, *OsSPX-MFS2*表达则受缺磷诱导。最近的研究已经证明*OsSPX-MFS3*是一个低亲和的磷酸盐转运体, 能够介导磷酸盐从液泡转出进入细胞质中, 该基因也是最早报道的液泡磷转运体(Wang等2015)。另外, Liu等(2016)研究表明, 在酵母中*OsSPX-MFS1*具有将磷转运进液泡的活性, 这说明水稻的*OsSPX-MFS1*可能是将磷转运进入液泡的转运体。*OsSPX-MFS1*、*OsSPX-MFS2*和*OsSPX-MFS3*都定位于液泡膜, 当蛋白都去掉N端SPX结构的222个氨基酸时, MFS1(1~222)、MFS2(1~222)和MFS3(1~222)蛋白仍然准确定位于液泡膜, 说明C端或跨膜结构域足以使蛋白正确定位(Wang等2015)。*OsSPX-MFS1*和*OsSPX-MFS2*已经确定是磷饥饿诱导的*osa-miR827*的作用靶位点, 其表达受*miR827*调控(Lin等2010), 除此之外, 具体SPX-MFS基因是如何受调控的还有待进一步研究。

3 展望

植物生长需要大量的磷。但是在大多数土壤中有效磷浓度很低, 而且是不断变化的。为了应对自然存在的磷胁迫条件, 植物不仅要有很强的磷吸收和转运功能, 还需要复杂的机制来分配和再利用吸收的磷, 以应对土壤中有效磷的异质分布。这都需要磷酸盐转运体来执行相应的功能, 近年来, 植物磷酸盐转运体的功能及其调控分子机制的研究已经取得了很大的进展, 特别是模式植物拟南芥和水稻中已经有较系统的研究。目前已经克隆报道了许多磷转运体基因, 研究表明磷转运体会受到转录、转录后、翻译后水平等不同层次的调控, 从而使植物能够适应不同的磷浓度环境。

尽管近年来植物磷信号调控机制方面的研究进展迅速, 已经鉴定了磷转运体及其调控基因, 但如何更好地将这些基因运用于育种实践中还有待进一步研究。通过增强表达磷转运体来提高作物磷吸收水平和磷利用效率是最先进行的改良作物磷吸收效率的尝试。在水稻中人们已经尝试将不同的水稻磷转运体增强表达, 结果转基因植物都表现为提高磷吸收量, 但并没有能提高产量, 相反还在一定程度上抑制植株的生长, 表现出磷中毒

表型(Ai等2009; Jia等2011; 刘于等2015; Wang等2014b; Ye等2015; Zhang等2015)。说明直接增强表达磷转运体无法达到同时提高磷吸收和产量的目的。而最近的研究表明通过基因工程方法将OsPT8的517位丝氨酸残基脱磷酸化后转基因, 结果发现转基因苗中OsPT8蛋白更多是定位到细胞质膜上。转基因作物表现为提高低磷水培条件下的植株有效磷浓度和干物重, 且在田间试验中也表现出了显著的提高产量和生物量, 表现出良好的应用潜力(Chen等2015)。进一步研究发现增强表达*OsPHF1*能促进植物的磷吸收水平, 提高耐低磷能力。*PHF1*是磷转运体从内质网膜输出的辅助蛋白。将*OsPHF1*转到高产杂交稻亲本9311中, *OsPHF1*增强表达的9311转基因株系表现为在低磷条件下显著提高产量, 提高有效穗数(Wu等2013; Chen等2011)。以上结果说明通过改良磷转运体或其运输辅助蛋白来适度提高磷吸收水平以改进作物的磷吸收效率是可行。除通过基因工程方法来改良转运体外, 从已有的品种资源中挖掘这些基因的优良等位变异并运用于育种实践将是近期切实可行的方法。相关基因的研究将会进一步丰富养分资源高效与高产协同的分子育种的基因资源及理论基础(徐国华2016)。

目前我们对植物如何从土壤中吸收磷, 以及哪些基因参与了磷的吸收已经有了较好的了解, 但磷从土壤进入植物细胞后是如何在植物体内分配的, 磷在营养器官和生殖器官之间、在老叶和新叶之间是如何分配转运的, 哪些转运体参与了这些过程, 将是今后几年可能突破的地方。最新的研究结果表明, 磷转运体家族基因*SPDT*是一个节特异表达的基因, 参与磷在籽粒和叶片之间的分配(Yamaji等2017), 说明还有更多的磷吸收转运相关基因有待我们进一步研究发现。

参考文献

- Ai P, Sun S, Zhao J, Fan X, Xin W, Guo Q, Yu L, Shen Q, Wu P, Miller AJ, et al (2009). Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation. *Plant J*, 57: 798–809
- Arpat AB, Magliano P, Wege S, Rouached H, Stefanovic A, Poirier Y (2012). Functional expression of *PHO1* to the golgi and trans-golgi network and its role in export of inorganic phosphate. *Plant J*, 71: 479–491
- Aung K, Lin SI, Wu CC, Huang YT, Su CL, Chiou TJ (2006). *Pho2*, a phosphate overaccumulator, is caused by a nonsense mutation in a *microRNA399* target gene. *Plant Physiol*, 141: 1000–1011
- Baek D, Kim MC, Chun HJ, Kang S, Park HC, Shin G, Park J, Shen M, Hong H, Kim WY, et al (2013). Regulation of *miR399f* transcription by AtMYB2 affects phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 161: 362–373
- Bates TR, Lynch JP (1996). Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorous availability. *Plant Cell Environ*, 19: 529–538
- Bayle V, Arrighi JF, Creff A, Nespoulous C, Vialaret J, Rossignol M, Gonzalez E, Paz-Ares J, Nussaume L (2011). *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporters exhibit multiple levels of posttranslational regulation. *Plant Cell*, 23: 1523–1535
- Bucher M (2007). Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytol*, 173: 11–26
- Bun-Ya M, Nishimura M, Harashima S (1991). The *PHO84* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encodes an inorganic phosphate transporter. *Mol Cell Biol*, 11: 3229–3238
- Bustos R, Castrillo G, Linhares F, Puga MI, Rubio V, Perez-Perez J, Solano R, Leyva A, Paz-Ares J (2010). A central regulatory system largely controls transcriptional activation and repression responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 6: e1001102
- Cardona-Lopez X, Cuyas L, Marin E, Rajulu C, Irigoyen ML, Gil E, Puga MI, Bligny R, Nussaume L, Geldner N, et al (2015). ESCRT-III-associated protein ALIX mediates high-affinity phosphate transporter trafficking to maintain phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27: 2560–2581
- Castrillo G, Sanchez-Bermejo E, De Lorenzo L, Crevillen P, Fraile-Escanciano A, Tc M, Mouriz A, Catarecha P, Sobrino-Plata J, Olsson S, et al (2013). *WRKY6* transcription factor restricts arsenate uptake and transposon activation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 2944–2957
- Castrillo G, Turck F, Leveugle M, Lecharny A, Carbonero P, Coupland G, Paz-Ares J, Onate-Sanchez L (2011). Speeding *cis-trans* regulation discovery by phylogenomic analyses coupled with screenings of an arrayed library of *Arabidopsis* transcription factors. *PLoS One*, 6: e21524
- Chen J, Liu Y, Ni J, Wang Y, Bai Y, Shi J, Gan J, Wu Z, Wu P (2011). OsPHF1 regulates the plasma membrane localization of low- and high-affinity inorganic phosphate transporters and determines inorganic phosphate uptake and translocation in rice. *Plant Physiol*, 157: 269–278
- Chen J, Wang Y, Wang F, Yang J, Gao M, Li C, Liu Y, Liu Y, Yamaji N, Ma JF, et al (2015). The rice CK2 kinase regulates trafficking of phosphate transporters in response to phosphate levels. *Plant Cell*, 27: 711–723
- Chen YF, Li LQ, Xu Q, Kong YH, Wang H, Wu WH (2009). The *WRKY6* transcription factor modulates *phosphate1* expression in response to low Pi stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21: 3554–3566
- Chiou TJ, Lin SI (2011). Signaling network in sensing phosphate availability in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 62: 185–206

- Devaiah BN, Karthikeyan AS, Raghothama KG (2007a). *WRKY75* transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 1789–1801
- Devaiah BN, Nagarajan VK, Raghothama KG (2007b). Phosphate homeostasis and root development in *Arabidopsis* are synchronized by the zinc finger transcription factor *ZAT6*. *Plant Physiol*, 145: 147–159
- Doerks T, Copley RR, Schultz J, Ponting CP, Bork P (2002). Systematic identification of novel protein domain families associated with nuclear functions. *Genome Res*, 12: 47–56
- Finazzi G, Petroutsos D, Tomizioli M, Flori S, Sautron E, Villanova V, Rolland N, Seigneurin-Berny D (2015). Ions channels/transporters and chloroplast regulation. *Cell Calcium*, 58: 86–97
- Gonzalez E, Solano R, Rubio V, Leyva A, Paz-Ares J (2005). 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*. *Plant Cell*, 17: 3500–3512
- Gu M, Chen A, Sun S, Xu G (2016). Complex regulation of plant phosphate transporters and the gap between molecular mechanisms and practical application: what are missing? *Mol Plant*, 9 (3): 396–416
- Guo B, Irigoyen S, Fowler TB, Versaw WK (2008a). Differential expression and phylogenetic analysis suggest specialization of plastid-localized members of the PHT4 phosphate transporter family for photosynthetic and heterotrophic tissues. *Plant Signal Behav*, 3: 784–790
- Guo B, Jin Y, Wussler C, Blancaflor EB, Motes CM, Versaw WK (2008b). Functional analysis of the *Arabidopsis* PHT4 family of intracellular phosphate transporters. *New Phytol*, 177: 889–898
- Guo M, Ruan W, Li C, Huang F, Zeng M, Liu Y, Yu Y, Ding X, Wu Y, Wu Z, et al (2015). Integrative comparison of the role of the PHOSPHATE RESPONSE1 subfamily in phosphate signaling and homeostasis in rice. *Plant Physiol*, 168: 1762–1776
- Hamburger D (2002). Identification and characterization of the *Arabidopsis* *PHO1* gene involved in phosphate loading to the xylem. *Plant Cell*, 14: 889–902
- Hamel P, Saint-Georges Y, De Pinto B, Lachacinski N, Altamura N, Dujardin G (2004). Redundancy in the function of mitochondrial phosphate transport in *Saccharomyces cerevisiae* and *Arabidopsis thaliana*. *Mol Microbiol*, 51: 307–317
- Hammond JP, White PJ (2008). Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. *J Exp Bot*, 59: 93–109
- Hassler S, Jung B, Lemke L, Novak O, Strnad M, Martinoia E, Neuhäus HE (2016). Function of the golgi-located phosphate transporter PHT4;6 is critical for senescence-associated processes in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67: 4671–4684
- Herrera-Estrella L, Lopez-Arredondo D (2016). Phosphorus: the underrated element for feeding the world. *Trends Plant Sci*, 21: 461–463
- Hirsch J, Marin E, Floriani M, Chiarenza S, Richaud P, Nussaume L, Thibaud MC (2006). Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in *Arabidopsis* plants. *Biochimie*, 88: 1767–1771
- Hsieh LC, Lin SI, Shih AC, Chen JW, Lin WY, Tseng CY, Li WH, Chiou TJ (2009). Uncovering small RNA-mediated responses to phosphate deficiency in *Arabidopsis* by deep sequencing. *Plant Physiol*, 151: 2120–2132
- Hu H, Wang W, Zhu Z, Zhu J, Tan D, Zhou Z, Mao C, Chen X (2016). GIPS: a software guide to sequencing-based direct gene cloning in forward genetics studies. *Plant Physiol*, 170: 1929–1934
- Huang TK, Han CL, Lin SI, Chen YJ, Tsai YC, Chen YR, Chen JW, Lin WY, Chen PM, Liu TY, et al (2013). Identification of downstream components of ubiquitin-conjugating enzyme PHOSPHATE2 by quantitative membrane proteomics in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell*, 25: 4044–4060
- Irigoyen S, Karlsson PM, Kuruvilla J, Spetea C, Versaw WK (2011). The sink-specific plastidic phosphate transporter PHT4;2 influences starch accumulation and leaf size in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 157: 1765–1777
- Jabnoun M, Secco D, Lecampion C, Robaglia C, Shu Q, Poirier Y (2013). A rice *cis*-natural antisense RNA acts as a translational enhancer for its cognate mRNA and contributes to phosphate homeostasis and plant fitness. *Plant Cell*, 25: 4166–4182
- Jia H, Ren H, Gu M, Zhao J, Sun S, Zhang X, Chen J, Wu P, Xu G (2011). The phosphate transporter gene *OsPht1;8* is involved in phosphate homeostasis in rice. *Plant Physiol*, 156: 1164–1175
- Karthikeyan AS (2002). Regulated expression of *Arabidopsis* phosphate transporters. *Plant Physiol*, 130: 221–233
- Khan GA, Bouraine S, Wege S, Li Y, De Carbonnel M, Berthomieu P, Poirier Y, Rouached H (2014). Coordination between zinc and phosphate homeostasis involves the transcription factor PHR1, the phosphate exporter PHO1, and its homologue PHO1;H3 in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 65: 871–884
- Lagerstedt JO, Voss JC, Wieslander Å, Persson BL (2004). Structural modeling of dual-affinity purified Pho84 phosphate transporter. *FEBS Lett*, 578: 262–268
- Lin SI, Santi C, Jobet E, Lacut E, El Kholi N, Karlowski WM, Verdeil JL, Breiter JC, Perin C, Ko SS, et al (2010). Complex regulation of two target genes encoding SPX-MFS proteins by rice *miR827* in response to phosphate starvation. *Plant Cell Physiol*, 51: 2119–2131
- Lin WY, Huang TK, Chiou TJ (2013). Nitrogen limitation adaptation, a target of *microRNA827*, mediates degradation of plasma membrane-localized phosphate transporters to maintain phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 4061–4074
- Liu F, Wang Z, Ren H, Shen C, Li Y, Ling HQ, Wu C, Lian X, Wu P (2010). OsSPX1 suppresses the function of OsPHR2 in the regulation of expression of *OsPT2* and phosphate homeostasis in shoots of rice. *Plant J*, 62: 508–517
- Liu J, Yang L, Luan M, Wang Y, Zhang C, Zhang B, Shi J, Zhao FG, Lan W, Luan S (2015). A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: E6571–E6578
- Liu TY, Huang TK, Tseng CY, Lai YS, Lin SI, Lin WY, Chen JW, Chiou TJ (2012). PHO2-dependent degradation of PHO1 modulates phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24:

- 2168–2183
- Liu TY, Huang TK, Yang SY, Hong YT, Huang SM, Wang FN, Chiang SF, Tsai SY, Lu WC, Chiou TJ (2016). Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage. *Nat Commun*, 7: 11095
- Liu Y, Kong YZ, Liu HL, Mo XR (2015). The strategies on engineering improvement of phosphorus uptake efficiency in rice. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1235–1240 (in Chinese with English abstract) [刘于, 孔玉珠, 刘慧丽, 莫肖蓉(2015). 转基因改良水稻磷吸收效率的策略. *植物生理学报*, 51 (8): 1235–1240]
- Lopez-Arredondo DL, Leyva-Gonzalez MA, Gonzalez-Morales SI, Lopez-Bucio J, Herrera-Estrella L (2014). Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops. *Annu Rev Plant Biol*, 65: 95–123
- Lv Q, Zhong Y, Wang Y, Wang Z, Zhang L, Shi J, Wu Z, Liu Y, Mao C, Yi K, et al (2014). SPX4 negatively regulates phosphate signaling and homeostasis through its interaction with PHR2 in rice. *Plant Cell*, 26: 1586–1597
- Milton H, Saier J (2000). Families of transmembrane transporters selective for amino acids and their derivatives. *Microbiology*, 146: 1775–1795
- Miura K, Rus A, Sharkhuu A, Yokoi S, Karthikeyan AS, Raghothama KG, Baek D, Koo YD, Jin JB, Bressan RA, et al (2005). The *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 controls phosphate deficiency responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 7760–7765
- Mudge SR, Rae AL, Diatloff E, Smith FW (2002). Expression analysis suggests novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis*. *Plant J*, 31: 341–353
- Nagarajan VK, Jain A, Poling MD, Lewis AJ, Raghothama KG, Smith AP (2011). *Arabidopsis* Pht1;5 mobilizes phosphate between source and sink organs and influences the interaction between phosphate homeostasis and ethylene signaling. *Plant Physiol*, 156: 1149–1163
- Nuhse TS, Stensballe A, Jensen ON, Peck SC (2004). Phosphoproteomics of the *Arabidopsis* plasma membrane and a new phosphorylation site database. *Plant Cell*, 16: 2394–2405
- Nussaume L, Kanno S, Javot H, Marin E, Pochon N, Ayadi A, Nakanishi TM, Thibaud MC (2011). Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front Plant Sci*, 2 (83): 1–12
- Pant BD, Musialak-Lange M, Nuc P, May P, Buhtz A, Kehr J, Walther D, Scheible WR (2009). Identification of nutrient-responsive *Arabidopsis* and rapeseed microRNAs by comprehensive real-time polymerase chain reaction profiling and small RNA sequencing. *Plant Physiol*, 150: 1541–1555
- Pao SS, Paulsen IT, Saier MH (1998). Major facilitator superfamily. *Microbiol Mol Biol Rev*, 62: 1–34
- Park BS, Seo JS, Chua NH (2014). Nitrogen limitation adaptation recruits phosphate2 to target the phosphate transporter PT2 for degradation during the regulation of *Arabidopsis* phosphate homeostasis. *Plant Cell*, 26: 454–464
- Pavon LR, Lundh F, Lundin B, Mishra A, Persson BL, Spetea C (2008). *Arabidopsis* ANTR1 is a thylakoid Na⁺-dependent phosphate transporter: functional characterization in *Escherichia coli*. *J Biol Chem*, 283: 13520–13527
- Poirier Y, Bucher M (2002). Phosphate transport and homeostasis in *Arabidopsis*. *Arabidopsis book*, 1: e0024
- Raghothama KG (1999). Phosphate acquisition. *Annu Rev Plant Biol*, 50: 665–693
- Raghothama KG, Karthikeyan AS (2005). Phosphate acquisition. *Plant Soil*, 274: 37–49
- Remy E, Cabrito TR, Batista RA, Teixeira MC, Sa-Correia I, Duque P (2012). The Pht1;9 and Pht1;8 transporters mediate inorganic phosphate acquisition by the *Arabidopsis thaliana* root during phosphorus starvation. *New Phytol*, 195: 356–371
- Ren MY, Tan DY, Mao CZ, Wu ZC, Wu P (2014). Function analysis of *PHO1* antisense transcript. *Sci Sin Vitae*, 41 (4): 416–421 (in Chinese with English abstract) [任美燕, 谭德勇, 毛传藻, 吴忠长, 吴平(2014). *PHO1*反义转录本的功能研究. *中国科学: 生命科学*, 41 (4): 416–421]
- Rubio V, Bustos R, Irigoyen ML, Cardona-Lopez X, Rojas-Triana M, Paz-Ares J (2009). Plant hormones and nutrient signaling. *Plant Mol Biol*, 69: 361–373
- Rubio V, Linhares F, Solano R, Martin AC, Iglesias J, Leyva A, Paz-Ares J (2001). A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae. *Genes Dev*, 15: 2122–2133
- Secco D, Baumann A, Poirier Y (2010). 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. *Plant Physiol*, 152: 1693–1704
- Secco D, Wang C, Arpat BA, Wang Z, Poirier Y, Tyerman SD, Wu P, Shou H, Whelan J (2012). The emerging importance of the SPX domain-containing proteins in phosphate homeostasis. *New Phytol*, 193: 842–851
- Shi SL, Wang DF, Yan Y, Zhang F, Wang HD, Gu M, Sun SB, Xu GH (2013). Function of phosphate transporter OsPHT2;1 in improving phosphate utilization in rice. *Chin J Rice Sci*, 27 (5): 457–465 (in Chinese with English abstract) [史书林, 王丹凤, 颜彦, 张芳, 王化敦, 顾冕, 孙淑斌, 徐国华(2013). 水稻磷转运蛋白OsPHT2;1在提高磷素利用率方面的作用. *中国水稻科学*, 27 (5): 457–465]
- Shin H, Shin HS, Dewbre GR, Harrison MJ (2004). Phosphate transport in *Arabidopsis*: Pht1;1 and Pht1;4 play a major role in phosphate acquisition from both low- and high-phosphate environments. *Plant J*, 39: 629–642
- Smith AP, Jain A, Deal RB, Nagarajan VK, Poling MD, Raghothama KG, Meagher RB (2010). Histone H2A.Z regulates the expression of several classes of phosphate starvation response genes but not as a transcriptional activator. *Plant Physiol*, 152: 217–225
- Smith SE, Jakobsen I, Gronlund M, Smith FA (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in *Arbuscular mycorrhizal* roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol*, 156: 1050–1057
- Stefanovic A, Ribot C, Rouached H, Wang Y, Chong J, Belbahri L, Delessert S, Poirier Y (2007). Members of the *PHO1* gene family show limited functional redundancy in phosphate transfer to

- the shoot, and are regulated by phosphate deficiency via distinct pathways. *Plant J*, 50: 982–994
- Su T, Xu Q, Zhang FC, Chen Y, Li LQ, Wu WH, Chen YF (2015). WRKY42 modulates phosphate homeostasis through regulating phosphate translocation and acquisition in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 167: 1579–1591
- Sun S, Gu M, Cao Y, Huang X, Zhang X, Ai P, Zhao J, Fan X, Xu G (2012). A constitutive expressed phosphate transporter, OsPht1;1, modulates phosphate uptake and translocation in phosphate-replete rice. *Plant Physiol*, 159: 1571–1581
- Versaw WK (2002). A chloroplast phosphate transporter, PHT2;1, influences allocation of phosphate within the plant and phosphate-starvation responses. *Plant Cell*, 14 (8): 1751–1766
- Wang C, Huang W, Ying Y, Li S, Secco D, Tyerman S, Whelan J, Shou H (2012). Functional characterization of the rice SPX-MFS family reveals a key role of OsSPX-MFS1 in controlling phosphate homeostasis in leaves. *New Phytol*, 196: 139–148
- Wang C, Ying S, Huang H, Li K, Wu P, Shou H (2009). Involvement of OsSPX1 in phosphate homeostasis in rice. *Plant J*, 57: 895–904
- Wang C, Yue W, Ying Y, Wang S, Secco D, Liu Y, Whelan J, Tyerman SD, Shou H (2015). Rice SPX-major facility superfamily3, a vacuolar phosphate efflux transporter, is involved in maintaining phosphate homeostasis in rice. *Plant Physiol*, 169: 2822–2831
- Wang H, Xu Q, Kong YH, Chen Y, Duan JY, Wu WH, Chen YF (2014a). *Arabidopsis* WRKY45 transcription factor activates *PHOSPHATE TRANSPORTER1;1* expression in response to phosphate starvation. *Plant Physiol*, 164: 2020–2029
- Wang X, Wang Y, Pinos MA, Wang Z, Wang W, Li C, Wu Z, Kochian LV, Wu P (2014b). Phosphate transporters OsPHT1;9 and OsPHT1;10 are involved in phosphate uptake in rice. *Plant Cell Environ*, 37: 1159–1170
- Wang Z, Ruan W, Shi J, Zhang L, Xiang D, Yang C, Li C, Wu Z, Liu Y, Yu Y, et al (2014c). Rice SPX1 and SPX2 inhibit phosphate starvation responses through interacting with PHR2 in a phosphate-dependent manner. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 14953–14958
- Wu P, Shou H, Xu G, Lian X (2013). Improvement of phosphorus efficiency in rice on the basis of understanding phosphate signaling and homeostasis. *Curr Opin Plant Biol*, 16: 205–212
- Xu GH (2016). Study on the basis and application of increasing crop nutrient use efficiency. *Plant Physiol J*, 52 (12): 1761–1763 [徐国华(2016). 提高农作物养分利用效率的基础和应用研究. *植物生理学报*, 52 (12): 1761–1763]
- Yamaji N, Takemoto Y, Miyaji T, Mitani-Ueno N, Yoshida KT, Ma JF (2017). Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*, 541 (7635): 92–95
- Yang SY, Gronlund M, Jakobsen I, Grotemeyer MS, Rentsch D, Miyao A, Hirochika H, Kumar CS, Sundaresan V, Salamin N, et al (2012). Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the *phosphate transporter1* gene family. *Plant Cell*, 24 (10): 4236–4251
- Ye Y, Yuan J, Chang X, Yang M, Zhang L, Lu K, Lian X (2015). The phosphate transporter gene *OsPht1;4* is involved in phosphate homeostasis in rice. *PLoS One*, 10: e0126186
- Zhang L, Hu B, Li W, Che R, Deng K, Li H, Yu F, Ling H, Li Y, Chu C (2014). OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice. *New Phytol*, 201: 1183–1191
- Zhou J, Jiao F, Wu Z, Li Y, Wang X, He X, Zhong W, Wu P (2008). OsPHR2 is involved in phosphate-starvation signaling and excessive phosphate accumulation in shoots of plants. *Plant Physiol*, 146: 1673–1686
- Zhu W, Miao Q, Sun D, Yang G, Wu C, Huang J, Zheng CC (2012). The mitochondrial phosphate transporters modulate plant responses to salt stress via affecting ATP and gibberellin metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 7: e43530

Plant phosphate transporters and its molecular regulation mechanism

DENG Mei-Ju, WANG Fei, MAO Chuan-Zao*

Institute of Plant Biology, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Phosphate is one of the indispensable elements for plant growth and development. The uptake of phosphate from soils and translocation between organs and subcellular compartments require a series of phosphate transporters with phosphate transport activity. In recent years, with the rapid development of molecular biology and functional genomics technology, researchers have made great progress in clarifying the function of phosphate transporters and its molecular regulation mechanism. In this paper, focused on *Arabidopsis* and rice, we reviewed the recent progress on the discovery of phosphate transporters, their functions and molecular regulation mechanisms. It would provide reference for improving phosphorus absorption and utilization efficiency in crop breeding.

Key words: phosphate transporter; molecular regulation; SPX-EXS; SPX-MFS

Received 2017-01-09 Accepted 2017-02-24

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2016YFD0100700), the Ministry of Agriculture of China (Grant No. 2016ZX08001003-009), National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31572187) and Siyuan Foundation.

*Corresponding author (E-mail: mcz@zju.edu.cn).