

## 植物磷饥饿信号与激素信号相互作用

赖思晨<sup>1</sup>, 张扬<sup>3</sup>, 张云峰<sup>1,2,\*</sup>, 李玥<sup>1</sup>, 严胜柒<sup>1</sup>

云南师范大学<sup>1</sup>生命科学学院, <sup>2</sup>生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 昆明650092; <sup>3</sup>上海海洋大学海洋科学学院, 上海201306

**摘要:** 磷酸盐是植物生长、发育、繁殖不可缺少的因子。然而在自然和农业环境中, 植物可利用的磷酸盐极为低下, 从而提高植物对磷酸盐的利用率至关重要。本文结合近年来国内外的相关研究, 就缺磷环境下植物体内相应的信号分子及其相互作用机制进行了阐述。

**关键词:** 磷酸盐; 信号; SPX; 植物激素

## Phosphate Starvation Signaling and Its Cross-Talks with Phytohormones in Plants

LAI Si-Chen<sup>1</sup>, ZHANG Yang<sup>3</sup>, ZHANG Yun-Feng<sup>1,2,\*</sup>, LI Yue<sup>1</sup>, YAN Sheng-Qi<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Life Sciences, <sup>2</sup>The Ministry of Education for Engineering Research Center of Biological Energy Development and Utilization, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China; <sup>3</sup>College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** Phosphate (Pi) is an important factor to plant growth, development and productivity. The soluble Pi to plant in soil is extremely low because of biochemical fixation in both natural and agricultural ecosystems. Improving plant with efficient Pi utilization is an important breeding strategy for sustainable agriculture. In this paper, the recent research progress in Pi-starvation signaling and its cross-talks with phytohormones in plants is reviewed.

**Key words:** phosphate; signaling; SPX; phytohormones

无机磷酸盐是植物生长、发育的必需元素, 是植物的重要组成部分, 更是作物高产的关键因素。在大多数自然、农业生态系统中, 植物常面临可利用流动性磷极端低下的环境, 虽然通过加大施肥量可减缓作物缺磷症状, 但大多数作物只能吸收外界环境中低于40%的磷, 其余的则残留于环境中, 对环境造成污染, 同时也会大大提高作物产量成本, 并非长久之计(Kant等2011)。为适应环境的磷限制, 在长期演化过程中, 植物建立了一套维持其机体内部磷稳定的机制, 包括无机磷酸盐的获取、储存、再活化等。近年来, 随着基因芯片、蛋白组、代谢组相关技术的发展, 在植物感知土壤无机磷酸盐的有效性、磷调节相关信号的传递及磷缺乏条件下植物的磷代谢改变等方面的研究已取得很大的进展(Rouached等2010)。目前已克隆一系列与磷转运相关的基因, 例如*PHT1*、*PHT2*、*PHT3*和*PHT4*家族基因, 它们分别编码定位于质膜、叶绿体、线粒体和高尔基体的磷转运

体(Jia等2011)。拟南芥中还发现*PHO1*家族中的两个成员*PHO1*和*PHO1;HI*参与无机磷酸盐从根到芽的转运(Stefanovic等2007)。相对磷转运体, 磷饥饿调控基因表达的分子机制则研究不多, 仅有少数几个转录因子被鉴定, 包括*PHR1* (PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1)、*BHLH32*、*PTF1*、*WRKY75*、*ZAT6*、*MYB62* (Rouached等2010)。磷限制信号分子的发现, 同时也表明植物磷稳态的调控与其他营养元素、糖类、激素间存在复杂关系(Karthikeyan等2007; Lejay等2003; Lloyd和Zakhleniuk 2004; Rubio等2009)。弄清植物维持内稳态机制, 通过此机制提高植物磷的利用率, 不仅

收稿 2012-08-14 修定 2012-12-06

资助 国家自然科学基金(30660075和40861019)、云南科技厅社会发展科技计划基础研究面上项目(2009CD052)和云南省应用基础研究计划(2011FA016)。

\* 通讯作者 (E-mail: zhyunfeng001@yahoo.cn; Tel: 0871-59415993)。

可以改善作物产量和成本, 同时也可减少磷对环境的污染。本文结合近年来国内外的相关研究就植物磷饥饿应答过程中根尖对磷限制的感应, 磷酸盐转运体, SPX结构域蛋白质、micro-RNA等特异调控元件以及植物激素、糖类和铁与Pi-信号通路间的互作进行了阐述。

### 1 根尖对磷的感知及其在信号转导中的作用

表型变化是植物对磷限制最简单的适应机制, 其包括主根生长缓慢, 侧根生长加快和根毛长度、密度的增加(Desnos 2008)。这些变化均会导致根表面积增加, 从而提高植物对土壤表层低流动性无机磷酸盐的吸收。磷限制会减缓细胞的伸长, 降低根分生组织的细胞周期活性, 引发主根生长能力的下降(Jain等2009)。Sanchez-Calderon等(2006)利用遗传学手段构建拟南芥低磷不敏感突变体(*low-phosphorus insensitive, lpi*), 突变体在低磷介质中主根能正常生长。Reymond等(2006)在拟南芥中定位了3个与低磷根系生长应答有关的数量基因座, 分别是*LPR1 (LOW-PHOSPHATE ROOT 1)*、*LPR2 (LOW-PHOSPHATE ROOT 2)*和*LPR3 (LOW-PHOSPHATE ROOT 3)*。Svistoonoff等(2007)的实验显示*LPR1*和它的间接同源体*LPR2*均在根尖(包括根冠和分生组织)编码多铜氧化酶(multicopper oxidases, MCOs), 且根尖与低磷介质之间的物理接触是根系对缺磷信号感知的充分必要条件。植物中还存在另一个磷感应相关基因*PDR2 (PHOSPHATE DEFICIENCY RESPONSE 2)*, 可检验根系发育过程中磷酸盐敏感检验点, 监控环境中的磷酸盐水平, 维持和调整分生组织活性(Ticconi和Abel 2004)。最近的研究表明*PDR2*编码一个作用于内质网的P5型ATP酶, 其对*SCR (SCARECROW)*的表达是必需的, 而后者是磷限制条件下根结构及干细胞维持的重要调控者(Ticconi等2009)。这些研究都表明根尖在感知和应答磷限制中有重要作用。

另外在低磷培养基中补充亚磷酸盐, 可缓解植物缺磷, 刺激主根的生长, 表明亚磷酸盐可恢复根的分生组织活性(Ticconi和Abel 2004)。许多参与无机磷酸盐吸收、转运或信号转导的蛋白质, 并不能区分无机磷酸盐和亚磷酸盐, 因此亚磷酸盐不仅可干扰无机磷酸盐的信号途径, 而且可减

缓缺磷条件下植物在发育和分子方面的应答(Varadarajan等2002)。我们可利用亚磷酸盐更好的研究磷限制的感知及信号分子形成机制。

### 2 磷饥饿下根系表型变化的应答机制

缺磷条件下根系形态的改变是磷和其他营养元素相互作用的结果, 其中最主要的营养元素是铁(Svistoonoff等2007; Ward等2008)。虽然通常都单独研究缺磷、缺铁对植物生理的影响, 但对不同植物种类的研究也指出了两种元素间互作的遗传基础(Ward等2008; Zheng等2009)。比如拟南芥中, 缺磷会促进植株含铁量的升高, 同时根系结构也会明显改变。缺磷基质中, 植株主根的伸长程度会受到不同含量的铁的影响(Svistoonoff等2007; Ward等2008)。在低磷介质中, 铁含量的降低会恢复主根的伸长(Ward等2008)。Jain等(2009)在最近的研究中发现铁含量的改变和培养基中其他微量元素的变化均会导致缺磷条件下根系形态的重大变化。这些实验都显示了铁对磷限制下植物根系形态改变的重要性。因此, 从研究磷缺乏条件下磷与铁应答通路间的协调, 以控制植株根系形态的精确分子机制就显得非常有价值。总之, 基于现有的数据, 根表型不可能完全由植物中磷酸盐状态来决定, 在研究无机磷酸盐感应或调控根生长的信号转导机制中应充分考虑磷酸盐与其他离子稳态间可能存在的潜在联系。

许多研究表明磷缺乏导致根结构改变的同时, 也会改变植物激素的合成、分布和植物对激素的敏感性。目前有关植株磷状态与激素信号转导间分子水平的联系, 以及它们怎样协同影响根发育的机制尚不十分清楚。外源补充生长素所导致的根表型改变, 与磷缺乏非常相似, 都是抑制主根生长, 增强侧根生长及根毛的形成(Nacry等2005)。生长素可通过调控赤霉素(GA)介导的RGA、GAI蛋白来调节根的生长, 而这2种DELLA蛋白质均是生长抑制因子(Fu和Harberd 2003)。越来越多的研究证明GA参与了磷饥饿应答, 磷饥饿会导致GA生物活性水平下降和DELLA蛋白的积累。DELLA介导的信号通路仅仅作用于根磷缺乏应答的某些方面, 即主根生长的抑制和根毛的促进。磷缺乏时, 除生长素和GA外, 乙烯也刺激根毛的形成、侧根的生长和主根的伸长的减弱(Jiang等2007)。然

而,考虑到植物激素在彼此信号通路中的协同效应、相加效应和减弱效应的复杂性,完善根表型应答磷限制的过程仍需要进一步整合这些激素的相互作用。

### 3 磷酸盐转运体对磷酸盐的转运作用

磷酸盐转运体参与了植物从土壤中吸收磷以及在植物体内转运磷的过程。拟南芥的Pht1家族有9个成员,其中AtPht1;1和AtPht1;4对植株从高磷和低磷环境中吸收Pi起重要作用;水稻(*Oryza sativa*)的Pht1家族有13个成员,从OsPT1到OsPT13(Jia等2011)。OsPT2是低亲和磷酸盐转运体,但对磷的转运至关重要,OsPT2的过表达会导致水稻茎的Pi过度积累,引起磷中毒(Jia等2011)。OsPT8也是水稻的13个Pht1成员之一,Jia等(2011)通过融合GUS报告基因和OsPT8的假定启动子进行组织化学分析指出:OsPT8在根表皮、根茎交界处和叶中均高表达,说明OsPT8可能参与植株从土壤溶液中吸收Pi、Pi从根到茎的转运以及Pi在叶衰老期间的再分配。同时他们的研究还显示OsPT8过表达植株的根、茎、老叶和新叶Pi含量是野生型的2倍;相反,OsPT8表达抑制植株各部分的Pi吸收和含量与野生型相比均降低。这些研究结果说明OsPT8是高亲和Pi转运体,对从外界环境中获取Pi及体内Pi的转运都有重要作用。

磷酸盐转运体通行促进者(PHOSPHATE TRANSPORTER TRAFFIC FACILITATOR1, PHF1)可调控拟南芥高亲和无机磷酸盐转运体PHT1;1细胞质膜的定位。水稻中,OsPHF1可调节低亲和以及高亲和无机磷酸盐转运体的细胞膜定位。OsPHF1突变会导致低亲和无机磷酸盐转运体OsPT2和高亲和无机磷酸盐转运体OsPT8滞留于内质网膜,Pi积累减少(Chen等2011)。

### 4 含SPX域的蛋白质在磷酸盐信号转导中的作用

SPX域(Pfam PFO3105)源于酵母的Syg1、Pho81蛋白和人类的XPR1蛋白的第1个字母,其N端的180个残基具有同源性,许多真核蛋白都含有SPX域。酵母、植物中均有SPX域蛋白参与磷酸盐内稳态的维持,如拟南芥AtPHO1、AtPHO1;H1、AtSPX1、AtSPX3蛋白(Duan等2008; Hamburger等2002; Stefanovic等2007; Wang等2004),水稻OsSPX1和OsSPX3蛋白(Wang等2009a, 2009b)。

目前数据库中的大量数据表明,蛋白质结构中SPX域的组成是高度可变的(<http://pfam.sanger.ac.uk/family?acc=PF03105#tabview=tab1>)。首先,由于片段的嵌入或删除SPX域自身的序列常常发生变异(Barabote等2006; Wang等2004)。在拟南芥和小立碗藓(*Physcomitrella patens*)的PHO1家族成员中,发现SPX域被相对较大的片段分隔为三部分(Wang等2004; 2008);其次,尽管SPX域通常存在于蛋白质的N端,但也有文章报道,SPX域也存在于蛋白质的中间或者C端;第三,在许多SPX蛋白中,与SPX域相关的其他结构域是高度可变的(Rouached等2010)。SPX域组织的高度可变性暗示了它潜在的功能多样性,而更加值得注意的是这些蛋白与磷酸盐内稳态或者磷酸盐相关通路直接或间接的联系。

植物中几个SPX域蛋白已被鉴定(Duan等2008; Wang等2004, 2008, 2009b),并在拟南芥和水稻中阐述了SPX域蛋白对磷酸盐内稳态和信号转导的作用。拟南芥SPX域蛋白按分子结构可分为4类:第一种是几乎只包含SPX域的蛋白;第二种是除SPX域,在C端还含有一个EXS域的蛋白;第三种是除了SPX域,在C端还含有一个MFS域的蛋白;第四种是除了SPX域,在C端还含有一个锌指结构域蛋白(Duan等2008; Wang等2004)。拟南芥PHO1同系物是真核生物中唯一既含有SPX域,又含有EXS域的蛋白(Wang等2004)。根的PHO1基因在维管细胞中表达,它负责把无机磷酸盐转运到木质部(Hamburger等2002)。拟南芥基因组中有10个基因与PHO1高度同源,但只有最接近PHO1的相关基因PHO1;H1,在pho1突变体中能代替PHO1功能,使pho1突变体芽的无机磷酸盐含量恢复(Stefanovic等2007)。在多种组织(比如:保卫细胞,花粉粒)中,这些基因的表达方式,以及生长激素(比如:脱落酸)对它们的调控的相关资料,指出PHO1同系物还具有将无机磷酸盐转运到维管束以外的其他生物学功能(Ribot等2008a, b; Wang等2004)。

拟南芥SPX基因家族编码专一携带一个SPX域蛋白质(Duan等2008)。4个拟南芥基因AtSPX1到AtSPX4的表达受磷饥饿的调控,其中AtSPX1、AtSPX2、AtSPX3被磷饥饿诱导,AtSPX4被磷饥饿抑制(Duan等2008)。但所有成员的表达都受2个主



要的磷饥饿应答调控子(PHR1, SIZ1)控制(Miura等2005)。虽然*AtSPX*基因在无机磷酸盐相关的过程中可能有不一样的功能,但*AtSPX1*、*AtSPX2*和*AtSPX4*的T-DNA插入突变体,在磷充足或磷缺乏条件下都没有明显的表型差异(Duan等2008)。拟南芥*AtSPX3*的表达抑制会引起磷饥饿过敏性应答,说明*AtSPX3*对磷饥饿信号转导起负调控作用(Duan等2008)。从*AtSPX1*和*AtSPX2*的序列,表达和胞内定位的相似度来看,这2种基因的生物学功能可能是多余的(Wang等2009a)。Wang等(2009a)认为水稻的*OsSPX1*(*AtSPX1*的直系同源物)是磷饥饿应答的负反馈因子。*OsPT*是低亲和磷酸盐转运体,可将Pi从根转运到茎,*OsPHR2*通过生理相互作用正调控*OsPT2*,而*OsSPX1*可抑制*OsPHR2*对*OsPT2*的调控(Liu等2010)。从这些方面来看,*OsSPX1*的功能有点像拟南芥*AtSPX3*的功能,据此推测只含有一个SPX域的蛋白质可能普遍都有负调控子功能。

SPX域蛋白的亚细胞定位与其功能有关,*AtSPX*家族的大多数成员都定位于不同的细胞器,包括核和一些未知功能的膜泡状结构(Duan等2008)。将*S.cerevisiae* Pho90的SPX域移除并不影响它的质膜定位(Hurlimann等2009),因此很可能是其他的因素或域来决定SPX蛋白的定位。

最近的研究报道酵母Pho90的SPX域与Spl2相互作用可能成为一个周期蛋白依赖性激酶抑制剂,当磷限制时,可下调低亲和磷酸盐的转运,这表明SPX域可能有多种互作伴侣(Hurlimann等2009)。通过相似的生理互作,SPX域蛋白是否参与植物的磷信号途径还未可知。

## 5 miRNA和非编码RNAs在磷酸盐信号转导中的作用

microRNAs(miRNAs)是分子调控机制中常见的调控者,miRNAs参与了磷酸盐、铜和硫酸盐等不同营养的内稳态维持(Fuji等2005; Jones-Rhoades和Bartel 2004; Yamasaki等2007)。拟南芥中,磷饥饿可特异且强烈地诱导miRNA399、miRNA778、miRNA827和miRNA2111等miRNA分子(Fuji等2005; Hsieh等2009)。目前,在植物中阐述了miRNA399对无机磷酸盐内稳态的调控机制(Doerner 2008)。miRNA399是缺磷植物芽到根信号转导途

径的一个成分。miRNA399抑制*PHO2*的表达,从而提高根部磷吸收转运者(如*PHT1;8*和*PHT1;9*)的表达,最终导致从根获取以及运输到芽的磷增加。而*phr1*突变体缺磷,miRNA399的积累被明显抑制(Bari等2006)。除了miRNA399和*PHO2*控制*PHR1*下游,磷饥饿诱导(*IPS*)基因也参与这个特殊的磷信号转导网路(Doerner 2008)。拟南芥中,磷饥饿可诱导*IPS*基因家族中*At4*基因的突变,导致芽到根无机磷酸盐含量比率的改变(Shin等2006)。核糖调节子通过抑制*PHO2* mRNA的沉默复合子和miRNA399形成的复合体的活动,来调节*PHO2*的转录水平,从而影响*PHO2*-miRNA399的调节环,这对平衡无机磷酸盐的供求具有关键作用。许多植物中都含有拟南芥*IPS*和*PHO2*基因的同系物,水稻中*OsIPS1*和*OsIPS2*的表达也参与无机磷酸盐信号通路和内稳态的调节(Hou等2005)。近来发现,受磷饥饿专一调控的miRNA家族miRNA2111可作用于*At3g27150*(其编码含一个F盒的Kelch域蛋白)(Hsieh等2009)。但尽管磷饥饿能够增强*miRNA2111*的表达,而*At3g27150*只被适度诱导。*miRNA2111*在几个双子叶植物中都有保守性,这个家族对能在磷限制条件下存活的植物具有调节作用。

拟南芥中,miRNAs和非编码的RNAs的作用似乎并不被磷稳态信号通路的距离所限制,相反,它们还有可能参与其他营养物质内稳态的协调作用。如miRNA827可调节磷限制和硝酸盐限制信号通路之间的交互作用。氮和磷在植株体内有拮抗作用,且高氮对磷积累的抑制要高于高磷对氮积累的抑制,可能有两个原因:第一,大多数植物对氮的需求大于磷,所以氮的吸收可能优先于磷;第二,氮吸收系统没有负调控,因为氮的过度积累对植株没有毒害,且过量的氮会被储存于液泡中。*NLA*(*NITROGEN LIMITATION ADAPTATION*)基因参与低氮环境下的适应性反应。*nla*突变体会积累超过正常磷含量5倍的磷,导致磷中毒,植物早衰,*NLA*作为磷吸收的负调控者,可使植株避免因磷的过度积累而中毒。低磷环境下,*miR827*表达上调,与之形成鲜明对比的是*NLA*表达下调;*miR827*过表达植株中,*NLA*表达下调2/3;*miR827*突变植株中,*NLA*表达上调至2倍。表明*NLA*是miR827的靶目标,miR827可调控*NLA*的表达。

miR827和miR399分别调控*NLA*和*PHO2*, 高磷环境且*NLA*和*PHO2*高表达时, *miR827*和*miR399*的表达很低, 这有助于植物防止磷过量。低磷环境下, *miR827*和*miR399*表达的增加, 抑制*NLA*和*PHO2*的转录, 磷转运体也不再被抑制(Kant等2011)。

随着全基因组分析技术的到来, 维持植物离子内稳态的小调节RNA (smRNA)正在不断被发现(Franco-Zorrilla等2009; Hsieh等2009)。全基因组的调查发现与smRNA只应答磷饥饿不同的是, 当smRNA同时还需要应答其他营养胁迫时, *miRNA169*、*miRNA395*和*miRNA398*表达会被抑制(Hsieh等2009)。miRNA169的靶基因参与耐旱应答和氧化应激, N和S的缺乏会导致*miRNA169*表达下调。同样, miRNA398的靶基因编码Cu/Zn超氧化物歧化酶, 也参与氧化应激, 在N、K或Fe缺乏条件下会导致*miRNA398*表达下调。磷限制下mi-

RNA395的抑制可上调*APS4*和*SULTR2;1*的表达, 在磷缺乏条件下, 可增加硫酸盐的运输, 改善硫质生物合成的利用。总之, 全基因组调查的结果表明miRNAs参与了无机磷酸盐与不同营养物质内稳态路径的协调。反映出这些途径与碳同化, 氧化应激等代谢调节间可能存在的关系(Hsieh等2009)。

### 6 磷酸盐与糖类, 激素之间的交互作用

近年来, 对植物体中磷和糖交互作用的研究取得了很大的进展, Hammond和White (2008)发现缺磷时植物的淀粉和蔗糖水平会升高。蔗糖的供给似乎可以诱导一些高亲和磷酸盐转运体的表达, 以此来维持植物的磷稳态, 满足代谢要求(Lejay等2003), Lejay等(2008)还发现蔗糖供给会诱导*PHT1;4*和*PHT3;1*表达。甚至有报道认为芽产生并经韧皮部运输的蔗糖是植物磷饥饿应答的调控信号分子之一(Karthikeyan等2007)。pho3突变体缺

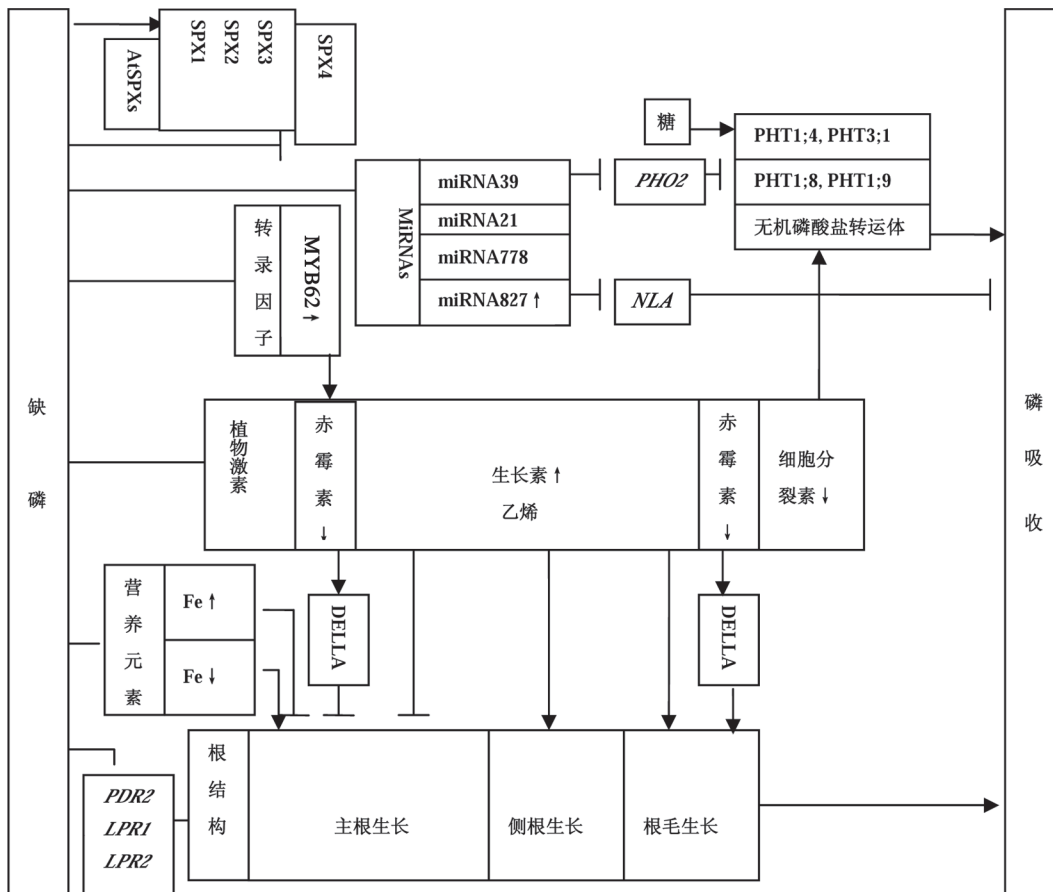


图1 磷缺乏下植物的相关信号分子及其相互作用

Fig.1 Relevant signal molecules and cross-talks of plants in phosphate starvation

图中实线代表缺磷、调节途径或信号分子之间的联系; “↓”代表促进作用; “⊥”代表抑制作用。

乏韧皮部中编码蔗糖转运体的*SUC2*基因, 因此韧皮部蔗糖在芽处积累, 导致磷饥饿应答的减弱(Lloyd和Zakhleniuk 2004)。另外, 外界供给蔗糖似乎会影响到磷饥饿诱导的几个关键基因, 如*IPS1*、*ACP5*、*PHT1*和*PHO1*家族成员的表达(Rouached等2010), 这些有力地证明了植物蔗糖信号通路和磷饥饿应答之间存在联系。

许多激素会影响磷饥饿和糖信号的相互交互作用(Rubio等2009)。磷饥饿会导致细胞分裂素含量的降低, 外界提供细胞分裂素会抑制与磷吸收有关的转运体的表达(Brenner等2005), 表明磷和细胞分裂素信号转导通路之间有交互作用。缺磷应答可诱导*MYB62* (R2R3型MYB转录因子)过表达, 导致几个磷饥饿诱导基因表达的下降。*MYB62*的过表达会改变根结构、磷吸收和酸性磷酸酶活性, 同时也会导致一些GA生物合成基因表达的下降, 芽出现GA缺乏时的表型, 表明磷饥饿应答和GA间存在关系(Devaiah等2009)。其他植物激素也参与植物缺磷应答, 如磷饥饿下, 生长素和乙烯可调节根的发育(Rubio等2009)。

## 7 结论

综上所述, 磷作为一种营养物质, 植物对其应答非常复杂, 主要取决于植物内磷状态的信号通路、光合同化、植物激素及其他营养物质(如铁)间的相互作用。尽管改善植物磷营养非常重要, 但目前, 这些因素间互作的生物学意义及其分子基础仍然缺乏研究。完全解决植物如何感知磷以及如何连接到转录机制, 从而形成明确完善的调控机制框架, 对通过生物技术和农艺策略控制内部磷的流量, 从而改善磷贫化土壤的作物产量非常重要。

## 参考文献

- Barabote RD, Tamang DG, Abeywardena SN, Fallah NS, Fu JYC, Lio JK, Morjpsseini P, Pezeshk R, Podell S, Salampey ML et al (2006). Extra domains in secondary transport carriers and channel proteins. *Biochim Biophys Acta*, 1758 (10): 1557~1579
- Bari R, Pant DP, Stitt M, Scheible WR (2006). *PHO2*, microRNA399 and *PHR1* define a phosphate signalling pathway in plants. *Plant Physiol*, 141 (3): 988~999
- Brenner WG, Romanov GA, Kollmer I, Burkle L, Schumling T (2005). Immediate-early and delayed cytokinin response genes of *Arabidopsis thaliana* identified by genome-wide expression profiling reveal novel cytokinin-sensitive processes and suggest cytokinin action through transcriptional cascades. *Plant J*, 44 (2): 314~333
- Chen JY, Liu Y, Ni J, Wang YF, Bai YH, Shi J, Gan J, Wu ZC, 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 (1): 269~278
- Desnos T (2008). Root branching responses to phosphate and nitrate. *Curr Opin Plant Biol*, 11 (1): 82~87
- Devaiah BN, Madhuvanthi R, Karthikeyan AS, Raghothama KG (2009). Phosphate starvation responses and gibberellic acid biosynthesis are regulated by the *MYB62* transcription factor in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2 (1): 43~58
- Doerner P (2008). Phosphate starvation signaling: a threesome controls systemic *Pi* homeostasis. *Curr Opin Plant Biol*, 11 (5): 536~540
- Duan K, Yi KK, Dang L, Huang HJ, Wu W, Wu P (2008). Characterization of a sub-family of *Arabidopsis* genes with the SPX domain reveals their diverse functions in plant tolerance to phosphorus starvation. *Plant J*, 54 (6): 965~975
- Franco-Zorrilla JM, del Toro FJ, Godoy M, Perez-Perez J, Lopez-Vidriero I, Oliveros JC, Garcia-Casado G, Llave C, Solano R (2009). Genome-wide identification of small RNA targets based on target enrichment and microarray hybridizations. *Plant J*, 59 (5): 840~850
- Fu XD, Harberd NP (2003). Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 421: 740~743
- Fuji H, Chiou TJ, Lin SI, Aung K, Zhu JK (2005). A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 15 (22): 2038~2043
- Hamburger D, Rezzonico E, Petetot JMDC, Somerville C, Poirier Y (2002). Identification and characterization of the *Arabidopsis PHO1* gene involved in phosphate loading to the xylem. *Plant Cell*, 14 (4): 889~902
- Hammond JP, White PJ (2008). Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. *J Exp Bot*, 59 (1): 93~109
- Hou XL, Wu P, Jiao FC, Jia QJ, Chen HM, Yu J, Song XW, Yi KK (2005). Regulation of the expression of *OsIPS1* and *OsIPS2* in rice via systemic and local *Pi* signalling and hormones. *Plant Cell Environ*, 28 (3): 353~364
- 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 (4): 2120~2132
- Hurlimann HC, Pinson B, Stadler-Waibel M, Zeeman SC, Freimoser FM (2009). The SPX domain of the yeast low-affinity phosphate transporter Pho90 regulates transport activity. *EMBO Rep*, 10: 1003~1008
- Jain A, Poling MD, Smith AP, Nagarajan VK, Lahner B, Meagher RB, Raghothama KG (2009). Variations in the composition of gelling agents affect morphophysiological and molecular responses to deficiencies of phosphate and other nutrients. *Plant Physiol*, 150 (2): 1033~1049
- Jia HF, Ren HY, Gu M, Zhao JN, Sun SB, Zhang X, Chen JY, Wu P, Xu GH (2011). The phosphate transporter gene *OsPht1;8* is involved in phosphate homeostasis in rice. *Plant Physiol*, 156 (3):



- 1164~1175
- Jiang CF, Gao XH, Liao LL, Harberd NP, Fu XD (2007). Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 145 (4): 1460~1470
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP (2004). Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA. *Mol Cell*, 14 (6): 787~799
- Kant S, Peng MS, Rothstein SJ (2011). Genetic regulation by NLA and microRNA827 for maintaining nitrate-dependent Phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 7 (3): 1~11
- Karthikeyan AS, Varadarajan DK, Jain A, Held MA, Carpita NC, Raghothama KG (2007). Phosphate starvation responses are mediated by sugar signaling in *Arabidopsis*. *Planta*, 225 (4): 907~918
- Lejay L, Gansel X, Cerezo M, Tillard P, Muller C, Krapp A, von Wiren N, Daniel-Vedele F, Gojon A (2003). Regulation of root ion transporters by photosynthesis: functional importance and relation with hexokinase. *Plant Cell*, 15 (9): 2218~2232
- Lejay L, Wirth J, Pervent M, Cross JMF, Tillard P, Gojon A (2008). Oxidative pentose phosphate pathway-dependent sugar sensing as a mechanism for regulation of root ion transporters by photosynthesis. *Plant Physiol*, 146 (4): 2036~2053
- Liu F, Wang ZY, Ren HY, Shen CJ, Li Y, Ling HQ, Wu CY, Lian XM, 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 (3): 508~517
- Lloyd JC, Zakhleniuk OV (2004). Responses of primary and secondary metabolism to sugar accumulation revealed by microarray expression analysis of the *Arabidopsis* mutant, *pho3*. *J Exp Bot*, 55 (400): 1221~1230
- Miura, K, Rus A, Sharkhuu A, Yokoi S, Karthikeyan AS, Raghothama KG, Beak 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 (21): 7760~7765
- Nacry P, Canivenc G, Muller B, Azmi A, van Onckelen H, Rossignol M, Doumas P (2005). A role for auxin redistribution in the responses of the root system architecture to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 138 (4): 2061~2074
- Reymond M, Svistoonoff S, Loudet O, Nussaume L, Desnos T (2006). Identification of QTL controlling root growth response to phosphate starvation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 29 (1): 115~125
- Ribot C, Wang Y, Poirier Y (2008a). Expression analyses of three members of the *ATPHO1* family reveal differential interactions between signaling pathways involved in phosphate deficiency and the response to auxin, cytokinin and abscisic acid. *Planta*, 227 (5): 1025~1036
- Ribot C, Zimmerli C, Farmer EE, Reymond P, Poirier Y (2008b). Induction of the *Arabidopsis PHO1;H10* gene by 12-oxo-phytyldienoic acid but not jasmonic acid via a CORONATINE INSENSITIVE1-dependent pathway. *Plant Physiol*, 147 (2): 696~706
- Rouached H, Arpat AB, Poirier Y (2010). Regulation of phosphate starvation responses in plants: signaling players and cross-talks. *Mol Plant*, 3 (2): 288~299
- 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 (4): 361~373
- Sanchez-Calderon L, Lopez-Bucio J, Chacon-Lopez A, Gutierrez-Ortega A, Hernandez-Abreu E, Herrera-Estrella L (2006). Characterization of *low phosphorus insensitive* mutants reveals a crosstalk between low phosphorus-induced determinate root development and the activation of genes involved in the adaptation of *Arabidopsis* to phosphorus deficiency. *Plant Physiol*, 140 (3): 879~889
- Shin H, Shin HS, Chen R, Harrison MJ (2006). Loss of *At4* function impacts phosphate distribution between the roots and the shoots during phosphate starvation. *Plant J*, 45 (5): 712~726
- 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 (6): 982~994
- Svistoonoff S, Creff A, Reymond M, Sigoillot-Claude C, Ricaud L, Blanchet A, Nussaume L, Desnos T (2007). Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture. *Nat Genet*, 39: 792~796
- Ticconi CA, Lucero RD, Sakhonwasee S, Adamson AW, Creff A, Nussaume L, Desnos T, Abel S (2009). ER-resident proteins PDR2 and LPR1 mediate the developmental response of root meristems to phosphate availability. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (33): 14174~14179
- Ticconi CA, Abel S (2004). Short on phosphate: plant surveillance and countermeasures. *Trends Plant Sci*, 9 (11): 548~555
- Varadarajan DK, Karthikeyan AS, Matilda PD, Raghothama KG (2002). Phosphite, an analogue of phosphate, suppresses the coordinated expression of genes under phosphate starvation. *Plant Physiol*, 129 (3): 1232~1240
- Wang C, Ying S, Huang HJ, Li K, Wu P, Shou HX (2009a). Involvement of OsSPX1 in phosphate homeostasis in rice. *Plant J*, 57 (5): 895~904
- Wang Y, Ribot C, Rezzonico E, Poirier Y (2004). Structure and expression profile of the *Arabidopsis PHO1* gene family indicates a broad role in inorganic phosphate homeostasis. *Plant Physiol*, 135 (1): 400~411
- Wang Y, Secco D, Poirier Y (2008). Characterization of the *PHO1* gene family and the responses to phosphate deficiency of *Physcomitrella patens*. *Plant Physiol*, 146 (2): 646~656
- Wang ZY, Hu H, Huang HJ, Duan K, Wu ZC, Wu P (2009b). Regulation of OsSPX1 and OsSPX3 on expression of *OsSPX* domain genes and Pi-starvation signaling in rice. *J Integr Plant Biol*, 51 (7): 663~674
- Ward JT, Lahner B, Yakubova E, Salt DE, Raghothama K G (2008). The effect of iron on the primary root elongation of *Arabidopsis* during phosphate deficiency. *Plant Physiol*, 147 (3): 1181~1191
- Yamasaki H, Abdel-Ghany SE, Cohu CM, Kobayashi Y, Shikanai T, Pilon M (2007). Regulation of copper homeostasis by microRNA in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 282 (22): 16369~16378
- Zheng LQ, Huang FL, Narsai R, Wu JJ, Giraud E, He F, Cheng LJ, Wang F, Wu P, Whelan J (2009). Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings. *Plant Physiol*, 151 (1): 262~274