

DOI: 10.13376/j.cblls/2015051

文章编号: 1004-0374(2015)03-0389-09



廖红, 国家杰出青年科学基金获得者, 教育部长江学者特聘教授, 植物营养学家。现任华南农业大学根系生物学研究中心主任, 兼任国际植物营养学会和国际酸性土壤学会理事。在国内外知名学术期刊发表论文 110 多篇, SCI 引用次数超过 1 400。出版专著 3 部, 拥有国家专利 9 项。曾获教育部霍英东教育基金会青年教师基金及青年教师教学二等奖, 2014 年获中国青年女科学家奖。该团队长期以来专注于作物根构型定量分析及三维重建、磷效率生理和遗传改良等研究。创建了一系列作物根构型定量分析和三维重建体系, 对大豆、菜豆核心种质磷效率进行了系统评价, 鉴定到一批磷高效基因型; 构建了基于田间试验数据的大豆磷效率遗传图谱, 定位到多个控制根构型和磷效率的 QTLs; 获得了一批对磷响应、根系特有的新基因, 创制了一批通过根系改良提高磷效率的大豆新材料。结合酸性土壤上作物生长的养分特性, 探索出南方大豆的最佳养分管理措施及栽培模式, 并应用于生产实践。

植物根系响应低磷胁迫的机理研究

梁翠月, 廖红*

(华南农业大学根系生物学研究中心, 广州 510642)

摘要: 磷是植物生长的必需营养元素之一。但大部分土壤中有效磷含量较低, 难以满足植物生长的需求。作物磷效率遗传改良是解决土壤磷供应不足的有效途径。根系是植物吸收矿质营养元素的主要器官, 其性状决定了植物对土壤磷的吸收利用效率。解析根系对低磷胁迫的响应机制是进行作物磷效率遗传改良的基础。主要介绍了近年来关于植物根系响应低磷胁迫机理的重要研究成果。

关键词: 低磷胁迫; 根系; 生理和分子机制

中图分类号: Q945.1 **文献标志码:** A

Molecular mechanisms underlying the responses of plant roots to low P stress

LIANG Cui-Yue, LIAO Hong*

(Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Phosphorus (P) is one of the essential nutrient elements for plant growth. P availability is often limited in most soils, and therefore is difficult to meet the demand for plant growth. It is an effective strategy to improve crop P efficiency through genetic modifications in order to solve the problems due to insufficient P supply from soils. Root is the main organ for nutrient uptake, and determines P acquisition and utilization efficiency in plants. To elucidate the underlying mechanisms of roots in response to low P stress is the base to improve crop P efficiency through genetic modifications. Here we summarize recent progresses in root responses to low P stress.

Key words: phosphorus deficiency; roots; physiological and molecular mechanisms

收稿日期: 2014-12-28

基金项目: 国家自然科学基金杰出青年基金项目(31025022)

*通信作者: E-mail: hliao@scau.edu.cn

磷是植物生长的必需营养元素之一,参与了植物的光合作用、呼吸代谢、能量转化、信号转导、生物大分子合成以及酶活性的调节等,在植物整个新陈代谢过程中扮演着十分重要的角色。然而,由于磷在土壤中易被有机物或铁、铝、钙等离子所固定,大部分土壤有效磷含量较低,难以满足植物生长的正常需求。特别是在耕作土壤中,有效磷缺乏是限制作物增产的重要因素^[1]。据报道,世界上至少有30%~40%的作物产量受到低磷胁迫的严重抑制^[2-3]。农业生产上,主要通过施用磷肥来解决土壤磷供应不足的问题。但是,施用的磷肥也容易被土壤固定为作物不易吸收的难溶性磷,难以完全解决作物对磷的需求。此外,磷肥的当季利用率较低,一般只有10%~20%。大部分磷肥由于不能被作物及时吸收利用而流失,导致水体富营养化,造成环境的污染^[4-5]。因此,要保持农业的可持续发展,最行之有效的方式就是结合作物磷效率的遗传改良和养分管理,提高作物对磷的吸收和利用效率^[6-7]。

作物磷效率的遗传改良,关键在于了解作物高效吸收利用磷的生理和分子机制。根系是植物吸收利用土壤磷的主要器官。因此,提高作物磷效率重点在于提高根系对磷的吸收利用。近年来,国内外在根系性状控制植物磷高效吸收利用的机理研究,包括调控根系形态构型获取有效磷、根系分泌物活化利用难溶磷的生理和分子机制、根际微生物互作以及磷信号网络等方面取得了一系列重要进展。

1 磷对植物根系形态构型的调控及其分子机理

植物根系只能直接吸收土壤溶液中的可溶磷。而可溶磷在土壤中主要以扩散的方式移动,其扩散系数特别低(10^{-8} ~ 10^{-11} cm²/s),移动速度很慢(每季只能移动1~2 cm);加上长期耕作施肥及有机残余物累积等因素,导致有效磷在大部分土壤中呈上高下低的空间分布趋势。因此,植物根系在磷有效性高的土壤中分布越多,就越有利于对磷的吸收。研究发现,植物能够通过感应土壤中磷的有效性和分布状况,来调控根系的形态构型。当外界磷有效性较低时,植物能够将更多的碳源分配到根系,促进根系生长,提高根冠比。在低磷条件下,大多数植物的侧根数、根毛数目和长度会明显增加,根系在表层土壤的分布增多,形成“伞状”根构型^[1]。一些特殊植物,如白羽扇豆(*Lupinus albus*)等,在低磷胁迫下会形成大量排根。上述根系形态构型的变化显著地增加了根系与土壤接触的表面积,从而增

加了植物对磷的吸收利用。

低磷对根形态构型的调控是一个十分复杂的过程。植物根系形态构型对低磷胁迫的响应主要由生长素、细胞分裂素、赤霉素等多种激素以及一系列基因的表达调控来实现^[8-9]。以模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为例,其主根、侧根和根毛的变化对低磷胁迫的响应不同,说明调控拟南芥主根、侧根和根毛生长的基因以及调控网络不尽相同。研究显示,低磷条件下,大部分拟南芥生态型的主根生长会受到明显的抑制^[10],而拟南芥两个突变体*lpi1*和*lpi2*的主根伸长却不受影响。进一步的研究发现,其主要原因在于低磷条件下*lpi1*和*lpi2*突变体能够维持根尖分生区细胞的分裂活性。因此认为,根尖分生区细胞分裂活性的降低是导致主根生长受低磷抑制的主要原因^[11-12]。除此以外,拟南芥主根的生长还受其他一系列基因的调控,其中包括*PDR2*、*LPR1*和*SIZ1*等^[8]。*PDR2*编码的P5型ATP酶和*LPR1*编码的多铜氧化酶能够在内质网互作,共同调控*SCR*基因的表达,维持根尖分生组织细胞在低磷条件下的活性^[13]。另外,*SIZ1*作为SUMO E3连接酶,主要通过PHL(PHR-LIKE)MYB转录因子的SUMO化来参与调控拟南芥主根的生长对低磷胁迫的响应^[14-15]。与抑制主根生长不同,低磷胁迫显著增加了拟南芥的侧根数和长度,揭示了低磷对主根和侧根生长的调控模式存在不同。研究表明,植物激素,尤其是生长素参与调控拟南芥侧根对低磷胁迫的响应。在低磷条件下,生长素受体*TIR1*基因的表达显著加强,导致AUX/IAA蛋白的降解,从而释放ARF7/19,促进侧根的生长发育^[8]。除了生长素外,其他激素,如乙烯也参与了低磷对侧根生长发育的调控^[16]。最近的研究显示,乙烯响应因子*AtERF070*的表达受到抑制后,拟南芥侧根数目和长度均明显增加,进一步说明乙烯信号途径参与调控侧根对低磷胁迫的响应^[17]。

与调控侧根生长发育的模式不同,低磷对拟南芥根毛分化和伸长的调控主要通过乙烯和赤霉素的信号途径。其中,乙烯信号途径主要参与了对根毛密度的调控。在低磷条件下,乙烯信号转导突变体*hsp*的根毛密度明显增加,表现出对低磷的超敏感性^[18]。而且,乙烯响应因子*AtERF070*的表达抑制显著增加了靠近主根根尖的根毛密度^[17]。与乙烯调控方式不同,赤霉素信号途径中的DELLA蛋白参与了低磷调控的根毛长度的增加,说明了赤霉素参与调控了根毛的伸长过程^[19]。除了受激素信号的调

控, 根毛的发育和生长还受一些转录因子(如 bHLH32、WRKY75 和 RSL4 等)和 ALFIN-LIKE6 的调控^[20-23]。其中, 转录因子 bHLH32 和 WRKY75 对根毛的数目起负调控作用。Chen 等^[20]的研究显示, 低磷处理下 *bhlh32* 突变体根毛的数量明显减少。bHLH32 可能通过与 TTG1 和 GL3 复合体的互作来调控根毛的数目。而 WRKY75 表达的抑制能够显著增加拟南芥根毛的数目^[21]。另外, ALFIN-LIKE6 和 RSL4 对低磷条件下根毛的伸长起正调控作用^[22-23]。研究显示, 低磷条件下 ALFIN-LIKE6 的突变能够导致根毛长度明显变短, 而 RSL4 的过量表达能够显著增加转基因拟南芥根毛的长度。这两个调控因子均通过调控根毛伸长相关基因的表达, 来调控根毛伸长对低磷胁迫的响应^[22-23]。但两者调控的下游基因又有所不同, ALFIN-LIKE6 主要调控了 *ETC1*、*NPC4*、*SQD2* 和 *PS2* 等基因的表达; 而 RSL4 则上调了 *ATEXPA7*、*ATEXP18*、*ATPRP3*、*MRH6* 和 *COW1* 等基因的表达^[22-23]。因此, 低磷对拟南芥根毛伸长的调控是一个由多个基因共同参与的复杂过程。虽然许多参与低磷调控拟南芥根毛生长发育的基因已被克隆, 但这些调控因子是否存在互作以及其具体的调控网络还有待进一步研究。

与低磷抑制拟南芥主根生长不同, 大部分作物, 如水稻 (*Oryza sativa*)、玉米 (*Zea mays*) 等的主根生长不仅不受低磷胁迫的抑制, 甚至有所增加^[22,24-27], 说明低磷对作物根系生长的调控网络比模式植物拟南芥更加复杂。最近的研究结果表明, 一系列基因, 包括转录因子、蛋白激酶和细胞扩张蛋白等, 均参与了调控作物根系生长对低磷胁迫的响应。参与低磷调控作物根系生长的转录因子主要包括 MYB 家族、bHLH 家族和 WRKY 家族等^[9]。在水稻中, MYB 转录因子家族成员 OsPHR2 是水稻磷信号网络中的重要调控因子。超量表达 *OsPHR2* 显著促进了水稻根系的生长, 揭示了 *OsPHR2* 参与调控水稻根系生长对低磷胁迫的响应^[28]。超量表达其他 MYB 转录因子成员, 如水稻 *OsMYB2P-1* 和 *OsMYB4P*、小麦 (*Triticum aestivum*) *TaPHR1* 等基因, 也能显著促进低磷条件下转基因植株根系的生长^[29-31]。另一类参与调控作物根系生长的转录因子属于 bHLH 家族的 PTF 成员。在水稻和玉米中分别超量表达 *OsPTF1* 和 *ZmPTF1*, 均能够显著促进转基因材料根系的生长^[32-33]。除了以上两类转录因子, WRKY 转录因子也参与了作物根系生长对低磷胁迫的响应。如在玉米中异源表达棉花 (*Gossypium barbadense*)

的 *GbWRKY1* 基因能够促进转基因材料侧根在低磷条件下的生长^[34]。除转录因子外, 一些下游基因以及激素信号调控途径基因也参与了作物根系对低磷胁迫的响应。最近的研究发现, 水稻生长素响应因子 *OsARF16* 的表达受到抑制后, 水稻的主根、侧根和根毛的生长对低磷胁迫不敏感, 说明 *OsARF16* 介导的生长素信号途径参与了水稻根系适应低磷胁迫的反应^[35]。另外, 水稻的蛋白激酶 *PSTOL1*、大豆 (*Glycine max*) 的细胞壁伸展蛋白 *GmEXPB2* 和白羽扇豆的 *LaGPX-PDE1/2* 等基因的超量表达均促进了转基因材料根系的生长^[36-38]。而水稻的 *OsLTNI* (*OsPHO2*) 对低磷条件下水稻根系的生长具有负调控作用, 即在低磷条件下, *OsLTNI* 的突变体主根和不定根长度较长^[39]。虽然对调控作物根系生长基因的克隆和功能分析方面已取得一定的进展, 但是, 对于这些基因的相互作用、调控途径及其上下游关系等还有待进一步的研究。

2 植物根系活化利用难溶性磷的机制

根系在土壤中合理的分布, 即理想根构型的建成, 为植物高效吸收土壤中的有效磷奠定了基础。但土壤中大部分磷主要以难溶性磷的形式存在。据估计, 土壤难溶性磷的 60%~80% 为难溶性无机磷, 主要包括铁磷、铝磷和钙磷等; 其余的 20%~40% 为难溶性有机磷, 主要包括植酸磷、磷脂和核酸磷等^[40-41]。一般而言, 植物无法直接吸收这部分磷源。难溶磷只有通过植物根系或根际微生物直接或间接活化, 释放出可溶性无机磷后, 植物才能吸收利用。而植物根系强化质子、有机酸和酸性磷酸酶的分泌是植物活化利用土壤难溶磷的重要途径。

2.1 植物根系有机酸合成和分泌的分子机制

在低磷胁迫下, 植物根系通过主动或被动的方式释放大量有机酸, 参与土壤难溶性无机磷的活化利用。虽然加强有机酸的分泌是植物适应低磷胁迫的普遍反应, 但不同植物分泌的有机酸在组成和分泌量上存在显著的差异。据报道, 在低磷条件下, 油菜 (*Brassica napus*)、菜豆 (*Phaseolus vulgaris*)、白羽扇豆和苜蓿 (*Medicago sativa*) 等植物根系的苹果酸和柠檬酸的分泌明显增加; 大豆中增加了根系苹果酸和草酸的分泌; 而小麦中主要增加了根系柠檬酸的分泌^[42-45]。一般而言, 根系分泌有机酸活化土壤难溶性无机磷的生理机制主要包括: 首先, 分泌到根际的有机酸阴离子可以与黏附在土壤颗粒中的磷酸盐进行交换, 从而释放无机磷酸根离子; 其次,

分泌的有机酸可以导致根际酸化,促进难溶性无机磷复合物的部分水解,释放无机磷酸根离子。此外,有机酸还可以螯合土壤的铁和铝等金属离子,从而释放被这些金属离子束缚的无机磷酸根离子,提高根际有效磷的浓度^[46-48]。

低磷胁迫通过调控参与有机酸合成和分泌的基因的表达,促进植物根系有机酸的合成与分泌。植物中编码有机酸转运子基因功能的解析,为研究植物根系分泌有机酸的分子机理奠定了基础。据报道,在低磷条件下,柑橘苹果酸转运子基因的表达会明显上调,说明苹果酸转运子可能参与了低磷胁迫下柑橘苹果酸的分泌^[49]。大麦的研究结果显示,苹果酸转运子基因的表达上调可以显著提高转基因材料根系苹果酸的分泌,从而提高酸性土壤中磷的活化和利用^[50]。这些研究说明提高有机酸转运子的表达是植物活化土壤难溶磷的重要机制之一。另外,在低磷条件下,植物体内会改变或增强有机酸合成途径关键酶的含量和活性,提高体内有机酸含量。转录组和蛋白质组的研究结果表明,在拟南芥、水稻、玉米和大豆等多种植物中,低磷胁迫能够增加参与有机酸合成的关键酶(如苹果酸脱氢酶和柠檬酸合成酶)的基因表达和蛋白质积累,说明在低磷条件下,植物可能通过加强有机酸的合成来促进有机酸的分泌^[51]。进一步的研究结果显示,在烟草(*Nicotiana tabacum*)和油菜中分别超量表达苹果酸脱氢酶和柠檬酸合成酶基因,不仅分别提高了转基因材料根系苹果酸和柠檬酸的合成,而且其分泌量也显著增加^[52-53]。这些结果说明了协同调控有机酸的合成和分泌是植物适应低磷胁迫的重要途径。

2.2 植物分泌酸性磷酸酶参与活化有机磷的机制

酸性磷酸酶是水解磷酸单酯键的水解酶类^[54]。虽然低磷胁迫提高根系酸性磷酸酶活性是植物的普遍反应,但是由于酸性磷酸酶组成复杂,所以明确酸性磷酸酶与植物磷效率的关系,需要对不同的基因或同工酶的功能分别进行研究^[55]。在酸性磷酸酶中,紫色酸性磷酸酶属于特殊的酸性磷酸酶类。据报道,在拟南芥和大豆基因组中,紫色酸性磷酸酶家族分别有29个和35个成员。而且,不同的紫色酸性磷酸酶成员对低磷胁迫的响应及其功能都存在明显的差异,进一步说明酸性磷酸酶与植物磷效率关系的复杂性^[56-57]。

虽然植物的紫色酸性磷酸酶由多个成员组成,但目前的研究显示仅有少数低磷加强表达的紫色酸性磷酸酶可以分泌到根表面,参与外源有机磷的活

化。编码这些分泌型紫色酸性磷酸酶的基因包括拟南芥的 *AtPAP10*、*AtPAP12* 和 *AtPAP26*, 菜豆的 *PvPAP1* 和 *PvPAP3*, 以及水稻的 *OsPAP10* 等^[29,55,58-60]。但这些紫色酸性磷酸酶对外源有机磷的活化能力不同。其中, *AtPAP10* 对 ADP 具有较高的水解能力,超量表达 *AtPAP10* 能显著提高转基因拟南芥对 ADP 的利用^[58]。但是,对 *AtPAP12* 和 *AtPAP26* 双突变体的分析结果显示,该突变体对葡萄糖-6-磷酸、DNA 和三磷酸甘油的水解能力明显低于野生型,说明 *AtPAP12* 和 *AtPAP26* 参与拟南芥活化利用外源葡萄糖-6-磷酸、DNA 和三磷酸甘油等有机磷^[60]。而 *PvPAP3* 对核酸磷和 ATP 的水解活性较高。超量表达 *PvPAP3* 能够显著提高转基因材料对核酸磷和 ATP 的活化利用能力^[55,59]。这些结果说明,不同的紫色酸性磷酸酶可能参与植物对不同外源有机磷的活化和利用。

虽然分泌的紫色酸性磷酸酶参与植物活化利用外源有机磷的报道较多,但磷信号网络如何调控这些紫色酸性磷酸酶的表达却鲜有报道。最近在水稻中的研究显示,*OsPAP10* 的表达主要受转录因子(如 *OsMYB2P-1*、*OsPHR2* 和 *OsARF12*) 和 SPX 蛋白的调控。超量表达 *OsMYB2P-1*、*OsSPX-MSF1* 和 *OsPHR2* 均显著提高转基因水稻 *OsPAP10* 的表达量,说明这些转录因子对 *OsPAP10* 具有正调控作用^[29,61-62]。其他调控因子,如 *OsARF12*、*OsSPX1*、*OsSPX3* 和 *OsSPX5* 等则通过间接或直接抑制 *OsPHR1* 的调控作用来抑制 *OsPAP10* 的表达,对 *OsPAP10* 的表达起负调控的作用^[63-65]。与水稻不同,菜豆中 *OsSPX1* 的同源基因 *PvSPX1* 超量表达后,明显提高了转基因材料中 *PvPAP3* 的表达水平,说明 *PvSPX1* 对 *PvPAP3* 的表达具有正调控作用^[66]。可见,不同物种对不同的紫色酸性磷酸酶基因具有不同的调控模式。除了转录水平的调控外,在番茄(*Lycopersicon esculintum*)中发现了紫色酸性磷酸酶在蛋白质水平上的调控作用。*Bozzo* 等^[67]发现,在磷酸根离子(Pi)或亚磷酸根离子(Phi)供应充足的条件下,番茄悬浮细胞丝氨酸蛋白酶的合成增加,导致受低磷诱导的分泌型酸性磷酸酶 *LeSAP1* 和 *LeSAP2* 的降解,从而降低了细胞分泌物中酸性磷酸酶的含量和活性。这说明通过复杂多样的调控网络对根系分泌的酸性磷酸酶进行调控,是植物充分利用土壤有机磷的重要机制。

3 低磷调控磷转运子的分子机制

磷转运蛋白 *Pht1* 家族是控制植物根系吸收和

转运磷的重要蛋白。目前,在拟南芥、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、小麦、番茄、水稻、大麦(*Hordeum vulgare*)、大豆、烟草、矮牵牛(*Petunia hybrida*)和苜蓿等物种中, *Pht1* 参与磷的吸收和转运的功能都有报道^[68-73]。表达模式分析表明,大多数 *Pht1* 家族的磷转运子基因在根系中都有表达。例如,在水稻和拟南芥的根系中分别检测到了10和8个 *Pht1* 家族成员的表达。其中,拟南芥的 *AtPHT1;1*、*AtPHT1;2* 和 *AtPHT1;4* 等 *Pht1* 家族成员在根表皮细胞和根毛细胞具有较高的表达量^[74],说明 *Pht1* 家族成员可能具有参与植物根系吸收和转运磷的功能。

表达模式分析表明, *Pht1* 家族成员基因表达水平的升高是植物适应低磷胁迫的普遍机制。在植物磷信号网络中,转录因子 *PHR1* 是调控 *Pht1* 家族成员转录水平的主要因子^[8-9]。例如,在拟南芥、水稻、玉米、油菜和菜豆等植物中超量表达 *PHR1* 或其同源基因,可以显著提高转基因材料部分 *Pht1* 家族成员的表达水平,说明 *PHR1* 对部分 *Pht1* 家族成员的转录具有正调控作用^[30,64,66,75-76]。*PHR1* 转录因子可以通过直接结合 *Pht1* 基因启动子中的 *PHR* 结合结构域(GNATATNC),调控 *Pht1* 基因的表达^[74]。另外, *PHR1* 也能通过与磷信号网络中其他重要因子的互作,间接调控 *Pht1* 基因的表达^[9]。例如,在低磷胁迫下,水稻 *OsPHR2* 正调控 *OsmiR399* 的表达,从而降低了 *OsmiR399* 目标基因 *E2* 泛素化连接酶 *OsPHO2* 的转录本,抑制其对 *Pht1* 家族成员的泛素化,促进了 *Pht1* 家族成员蛋白的积累^[8-9,62]。同时,在拟南芥和水稻中的研究发现, *PHR1* 蛋白还可以通过与磷信号网络中的调控因子 *SPX* 家族成员互作,调控 *Pht1* 基因的表达。例如,在磷充足的条件下,拟南芥 *SPX4* 与 *PHR1* 的互作阻止了 *PHR1* 进入细胞核,下游 *Pht1* 家族基因的表达因此受到抑制;而在磷缺乏的条件下, *SPX4* 通过 26S 蛋白酶体降解途径降解释放出 *PHR1*,使 *PHR1* 得以进入细胞核启动 *Pht1* 家族基因的表达^[77]。在水稻中尚未见与拟南芥 *SPX4* 相同作用机制的报道,但研究发现, *OsPHR2* 与 *OsSPX1* 和 *OsSPX2* 蛋白在细胞核内的互作直接阻止了 *OsPHR2* 与下游基因启动子中 *P1BS* 元件的结合,从而负调控了 *Pht1* 家族基因的表达^[78]。除了 *PHR1* 转录因子,其他转录因子也参与了对 *Pht1* 家族成员表达的调控,包括拟南芥的 *AtZAT6*、*AtMYB62*、*AtARP6*、*AtWRKY75* 和 *AtWRKY45* 等^[9,74]。在拟南芥中超量表达 *ZAT6*

和 *MYB62* 均抑制了转基因材料中 *AtPHT1;1* 和 *AtPHT1;4* 表达,说明 *AtZAT6* 和 *AtMYB62* 对 *AtPHT1;1* 和 *AtPHT1;4* 的表达具有负调控作用^[8];但是,超量表达 *AtWRKY75* 和 *AtWRKY45* 显著提高了转基因株系中 *AtPHT1;1* 的表达水平,说明 *AtWRKY75* 和 *AtWRKY45* 对 *AtPHT1;1* 的表达具有正调控作用^[9,79]。虽然为数不少的研究显示多种转录因子参与了磷转运蛋白 *Pht1* 家族成员的表达调控,但是这些转录因子对 *Pht1* 家族成员表达的调控是否存在交互作用还有待进一步研究。

低磷胁迫除了在转录水平调控 *Pht1* 家族成员的表达,还可以在蛋白质水平调控其在亚细胞结构中的定位。在拟南芥中的研究表明,受低磷上调表达的 *PHF1* 可以协助 *AtPHT1;1*、*AtPHT1;2* 和 *AtPHT1;4* 等磷转运子从内质网向细胞质膜的准确定位^[74]。在水稻中也发现类似的结果,即 *OsPHF1* 的突变导致水稻 *OsPT2* 和 *OsPT8* 滞留在内质网,无法定位到细胞质膜上。*OsPT2* 和 *OsPT8* 的错误定位显著降低了水稻对磷的吸收^[80]。因此,植物可以通过在转录水平和蛋白质水平协同调控磷转运子蛋白的表达,提高其对低磷胁迫的适应性。

4 根际微生物与根系互作参与提高植物磷效率的机制

在土壤中,植物根系能够与根际许多微生物(如菌根真菌和解磷细菌等)相互作用,共同调控植物对土壤磷的吸收和利用^[9,81-82]。

菌根真菌是一种广泛分布的联合共生体菌。除了少部分植物(如拟南芥)外,大部分陆生植物都能被菌根真菌感染形成共生体系。大量研究表明,形成植物-菌根真菌共生体系是植物适应低磷胁迫的主要机制之一^[81-83]。植物-菌根真菌共生体提高植物磷效率的主要机制包括:形成根外菌丝扩大对土壤磷的吸收面积、诱导表达磷转运子和促进共生植物对外源磷的活化等^[84]。

在植物-菌根真菌的共生体系中,菌根真菌会形成大量的根外菌丝。这些根外菌丝不仅能够延伸到植物根系磷的亏缺区以外,还能够进入非常微小的土壤颗粒间隙,提高植物对土壤磷的空间利用率^[84-87]。同时,菌根真菌可以通过调控自身根外菌丝的磷转运子基因(如 *GvPT*、*GiPT* 和 *GmPT* 等)以及宿主根系磷转运子基因的表达,促进对土壤磷的吸收和转运^[88-90]。研究表明,接种菌根真菌后,宿主植物的部分磷转运子基因,如水稻的 *OsPT11*、

番茄的 *LePT3* 和 *LePT4*、紫云英 (*Astragalus sinicu*) 的 *AsPT4* 以及玉米的 *ZmPHT1;6* 等的表达量均明显提高^[91-94]。其中, 水稻 *OsPTII* 的诱导表达几乎满足了磷由菌根向水稻根系的转运^[93], 说明受菌根信号调控的植物磷转运子在菌根真菌向植物转运磷的过程中起着关键的作用。另外, 有研究表明, 接种菌根真菌不仅可以诱导植物响应菌根真菌的磷转运子基因的表达, 而且可以抑制植物根系其他磷转运子基因的表达, 从而导致植物-菌根真菌共生体系中植物对外界磷的吸收更多地依赖于菌根磷的吸收途径^[95]。除了可以提高植物-菌根真菌共生体吸收磷的效率外, 接种菌根真菌还可以促进共生植物根系分泌有机酸和磷酸酶, 提高共生体对土壤难溶性磷酸盐的活化能力^[96-98]。例如, 孢囊丛枝菌根的侵染显著增加了玉米根际磷酸酶活性, 从而促进玉米对土壤有机磷的活化和利用^[96-97]。但其具体的分子调控机制还有待于进一步的研究。

在自然界中, 豆科植物可以与根瘤菌形成另外一种典型的共生体系——根瘤。最近的研究结果表明, 在豆科作物中, 接种根瘤菌不仅可以为植物提供氮素营养, 而且还可以提高豆科作物对外源磷的活化吸收能力^[99-100]。例如, 在大豆中, 接种根瘤菌后大豆根系能够分泌更多的 H^+ , 从而提高大豆植株对钙磷和铝磷等难溶性磷的活化吸收能力^[99]。但是, 接种根瘤菌如何调控共生体分泌质子的分子机制还有待进一步研究。

5 总结和展望

虽然现有的数据和理论还尚未能完全解释植物耐低磷胁迫的生理和分子机制, 但近年来, 国内外在磷信号受体调控和信号转导新机制等方面取得了突出的成绩, 并提出了新的学术观点和思路, 为揭示植物耐低磷机理提供了重要的理论依据。未来在理解植物耐低磷机理的基础上, 还需加强对作物磷效率的遗传改良工作, 使理论研究成果能够在农业生产中发挥实质性的作用。

[参 考 文 献]

- [1] Wang X, Yan X, Liao H. Genetic improvement for phosphorus efficiency in soybean: a radical approach. *Ann Bot*, 2010, 106: 215-22
- [2] Runge-Metzger A. Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global food security[M]// Tiessen B. ed. Phosphorus in the global environment: Transfers, cycles and management. New York: John Wiley and Sons, 1995: 27-42
- [3] Von Uexkull HR, Muter E. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil*, 1995, 171: 1-5
- [4] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997
- [5] Conley DJ, Paerl HW, Howarth RW, et al. Ecology. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science*, 2009, 323(5917): 1014-5
- [6] Shen J, Yuan L, Zhang J, et al. Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiol*, 2011, 156: 997-1005
- [7] Tian J, Wang X, Tong Y, et al. Bioengineering and management for efficient phosphorus utilization in crops and pastures. *Curr Opin Biotech*, 2012, 23: 866-71
- [8] Chiou TJ, Lin SI. Signaling network in sensing phosphate availability in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2011, 62: 185-206
- [9] Liang CY, Wang JX, Zhao J, et al. Control of phosphate homeostasis through gene regulation in crops. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21: 59-66
- [10] Chevalier F, Pata M, Nacry P, et al. Effects of phosphate availability on the root system architecture: large-scale analysis of the natural variation between *Arabidopsis* accessions. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 1839-50
- [11] Sánchez-Calderón L, López-Bucio J, Chacón-López A, et al. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 174-84
- [12] Sánchez-Calderón L, López-Bucio J, Chacón-López A, et al. 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*, 2006, 140: 879-89
- [13] Ticconi CA, Lucero RD, Sakhonwasee S, et al. ER-resident proteins PDR2 and LPR1 mediate the developmental response of root meristems to phosphate availability. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 14174-9
- [14] Bustos R, Castrillo G, Linhares F, et al. A central regulatory system largely transcriptional activation and repression responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2010, 6: 9
- [15] Miura K, Jin JB, Hasegawa PM. Sumoylation, a post-translational process in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10: 495-502
- [16] Roldan M, Dinh P, Leung S, et al. Ethylene and the responses of plants to phosphate deficiency. *AoB Plants*, 2013, DOI: 10.1093/aobpla/plt013
- [17] Ramaiah M, Jain A, Raghobama KG. *ETHYLENE RESPONSE FACTOR070* regulates root development and phosphatase starvation-mediated responses. *Plant Physiol*, 2014, 164(3): 1484-98
- [18] Lei M, Zhu C, Liu Y, et al. Ethylene signalling is involved in regulation of phosphate starvation-induced gene expression and production of acid phosphatases and anthocyanin in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2011, 189: 1084-95

- [19] Jiang C, Gao X, Liao L, et al. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 145: 1460-70
- [20] Chen ZH, Nimmo GA, Jenkins GI, et al. BHLH32 modulates several biochemical and morphological processes that respond to Pi starvation in *Arabidopsis*. *Biochem J*, 2007, 405: 191-8
- [21] Devaiah BN, Karthikeyan AS, Raghothama KG. WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 143: 1789-801
- [22] Yi K, Menand B, Bell E, et al. A basic helix-loop-helix transcription factor controls cell growth and size in root hairs. *Nat Genet*, 2010, 42: 264-7
- [23] Chandrika NN, Sundaravelpandian K, Yu SM, et al. ALFIN-LIKE 6 is involved in root hair elongation during phosphate deficiency in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2013, 198: 709-20
- [24] Narayanan A, Reddy BK. Effect of phosphorus deficiency on the form of plant root system[M]//Scaife A. ed. *Plant nutrition*. Vol. 2. Slough, UK: Commonwealth Agricultural Bureau, 1982: 412-7
- [25] Mollier A, Pellerin S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J Exp Bot*, 1999, 50: 487-97
- [26] Shimizu A, Yanagihara S, Kawasaki S, et al. Phosphorus deficiency-induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1361-8
- [27] Niu YF, Chai RS, Jin GL, et al. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Ann Bot*, 2013, 112(2): 391-408
- [28] Zhou J, Jiao F, Wu Z, et al. OsPHR2 is involved in phosphate-starvation signaling and excessive phosphate accumulation in shoots of plants. *Plant Physiol*, 2008, 146(4): 1673-86
- [29] Dai X, Wang Y, Yang A, et al. OsMYB2P-1, an R2R3 MYB transcription factor, is involved in the regulation of phosphate-starvation responses and root architecture in rice. *Plant Physiol*, 2012, 159: 169-83
- [30] Wang J, Sun J, Miao J, et al. A phosphate starvation response regulator Ta-PHR1 is involved in phosphate signalling and increases grain yield in wheat. *Ann Bot*, 2013, 111: 1139-53
- [31] Yang WT, Baek D, Yun D, et al. Overexpression of *OsMYB4P*, an R2R3-type MYB transcriptional activator, increases phosphate acquisition in rice. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 80: 259-67
- [32] Yi K, Wu Z, Zhou J, et al. OsPTF1, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice. *Plant Physiol*, 2005, 138: 2087-96
- [33] Li Z, Gao Q, Liu Y, et al. Overexpression of transcription factor *ZmPTF1* improves low phosphate tolerance of maize by regulating carbon metabolism and root growth. *Planta*, 2011, 233: 1129-43
- [34] Xu L, Jin L, Long L, et al. Overexpression of *GbWRKY1* positively regulates the Pi starvation response by alteration of auxin sensitivity in *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 2012, 31: 2177-88
- [35] Shen C, Wang S, Zhang S, et al. OsARF16, a transcription factor, is required for auxin and phosphate starvation response in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Environ*, 2013, 36: 607-20
- [36] Cheng L, Bucciarelli B, Liu J, et al. White lupin cluster root acclimation to phosphorus deficiency and root hair development involve unique glycerophosphodiester phosphodiesterase. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1131-48
- [37] Guo W, Zhao J, Li X, et al. A soybean β -expansin gene GmEXPB2 intrinsically involved in root system architecture responses to abiotic stresses. *Plant J*, 2011, 66: 541-52
- [38] Gamuyao R, Chin JH, Pariasca-Tanaka J, et al. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*, 2012, 488: 535-9
- [39] Hu B, Zhu C, Li F, et al. *LEAF TIP NECROSIS1* plays a pivotal role in the regulation of multiple phosphate starvation responses in rice. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1101-15
- [40] Sample EC, Soper RJ, Racz GJ. Reactions of phosphate fertilizers in soils. The role of phosphorus in agriculture-madison, Wis. (USA): American Society of Agronomy, 1980: 263-310
- [41] Sanyal SK, De Datta SK. Chemistry of phosphorus transformations in soil [M]//Advances in soil science. New York: Springer Verlag, 1991: 1-120
- [42] Hoffland E, Boogaard R, Nelemans J, et al. Biosynthesis and root exudation of citric and malic acids in phosphate-starved rape plants. *New Phytol*, 1992, 122(4): 675-80
- [43] Zhang FS, Ma J, Cao YP. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raghanus satiuvs* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. *Plant Soil*, 1997, 196(2): 261-4
- [44] Dong D, Peng X, Yan X. Organic acid exudation induced by phosphorus deficiency and/or aluminium toxicity in two contrasting soybean genotypes. *Physiol Plant*, 2004, 122(2): 190-9
- [45] Ryan PR, James RA, Weligama C, et al. Can citrate efflux from roots improve phosphorus uptake by plants? Testing the hypothesis with near-isogenic lines of wheat. *Physiol Plant*, 2014, 151: 230-42
- [46] 张福锁, 申建波. 根际微生态系统理论框架的初步构建. *中国农业科技导报*, 1999, 4: 15-20
- [47] 李春俭. 土壤与植物营养研究新动态: 第四卷[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001
- [48] 严小龙, 廖红, 年海. 根系生物学: 原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2007
- [49] Yang LT, Jiang HX, Qi YP, et al. Differential expression of genes involved in alternative glycolytic pathways, phosphorus scavenging and recycling in response to aluminum and phosphorus interactions in *Citrus* roots. *Mol Biol Rep*, 2012, 39: 6353-66
- [50] Delhaize E, Taylor P, Hocking PJ, et al. Transgenic barley (*Hordeum vulgare* L.) expressing the wheat aluminium

- resistance gene (*TaALMT1*) shows enhanced phosphorus nutrition and grain production when grown on an acid soil. *Plant Biotechnol J*, 2009, 7(5): 391-400
- [51] Liang CY, Tian J, Liao H. Proteomics dissection of plant responses to mineral nutrient deficiency. *Proteomics*, 2013, 13: 624-36
- [52] Lü J, Gao XR, Dong ZM, et al. Improved phosphorus acquisition by tobacco through transgenic expression of mitochondrial malate dehydrogenase from *Penicillium oxalicum*. *Plant Cell Rep*, 2012, 31(1): 49-56
- [53] Wang Y, Xu H, Kou JJ, et al. Dual effects of transgenic *Brassica napus* overexpressing CS gene on tolerances to aluminum toxicity and phosphorus deficiency. *Plant Soil*, 2013, 362: 231-46
- [54] Trana HT, Hurley BA, Plaxton WC. Feeding hungry plants: the role of purple acid phosphatases in phosphate nutrition. *Plant Sci*, 2010, 179: 14-27
- [55] Liang C, Tian J, Lam HM, et al. Biochemical and molecular characterization of PvPAP3, a novel purple acid phosphatase isolated from common bean enhancing extracellular ATP utilization. *Plant Physiol*, 2010, 152: 854-65
- [56] Zhu HF, Qian WQ, Lu XZ, et al. Expression patterns of purple acid phosphatase genes in arabidopsis organs and functional analysis of *AtPAP23* predominantly transcribed in flower. *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 581-94
- [57] Li C, Gui S, Yang T, et al. Identification of soybean purple acid phosphatase genes and their expression responses to phosphorus availability and symbiosis. *Ann Bot*, 2012, 109: 275-85
- [58] Wang L, Li Z, Qian W, et al. The Arabidopsis purple acid phosphatase AtPAP10 is predominantly associated with the root surface and plays an important role in plant tolerance to phosphate limitation. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1283-99
- [59] Liang C, Sun L, Yao Z, et al. Comparative analysis of *PvPAP* gene family and their functions in response to phosphorus deficiency in common bean. *PLoS ONE*, 2012, 7: e38106
- [60] Robinson WD, Park J, Tran HT, et al. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 2012, 63(18): 6531-42
- [61] Wang C, Huang W, Ying Y, et al. Functional characterization of the rice *SPX-MFS* family reveals a key role of *OsSPX-MFS1* in controlling phosphate homeostasis in leaves. *New Phytol*, 2012, 196: 139-48
- [62] Wu P, Shou H, Xu G, et al. Improvement of phosphorus efficiency in rice on the basis of understanding phosphate signaling and homeostasis. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16: 205-12
- [63] Liu F, Wang Z, Ren H, et al. OsSPX1 suppresses the function of OsPHR2 in the regulation of expression of OsPT2 and phosphate homeostasis in shoots of rice. *Plant J*, 2010, 62: 508-17
- [64] Shi J, Hu H, Zhang K, et al. The paralogous *SPX3* and *SPX5* genes redundantly modulate Pi homeostasis in rice. *J Exp Bot*, 2014, 65: 859-70
- [65] Wang S, Zhang S, Sun C, et al. Auxin response factor (OsARF12), a novel regulator for phosphate homeostasis in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2014, 201: 91-103
- [66] Yao ZF, Liang CY, Zhang Q, et al. SPX1 is an important component in the phosphorus signalling network of common bean regulating root growth and phosphorus homeostasis. *J Exp Bot*, 2014, 65: 3299-310
- [67] Bozzo GG, Singhb VK, Plaxton WC. Phosphate or phosphite addition promotes the proteolytic turnover of phosphate-starvation inducible tomato purple acid phosphatase isozymes. *FEBS Lett*, 2004, 573: 51-4
- [68] Leggewie G, Willmitzer L, Riesmeier JW. Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake-deficient yeast mutant: identification of phosphate transporters from higher plants. *Plant Cell*, 1997, 9(3): 381-92
- [69] Liu C, Muchhal US, Uthappa M, et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissues by phosphorus. *Plant Physiol*, 1998, 116(1): 91-9
- [70] Davies GE, Ying J, Xu Q, et al. Expression analysis of putative high-affinity phosphate transporters in Chinese winter wheats. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(10): 1325-39
- [71] Paszkowski U, Kroken S, Roux C, et al. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 13324-29
- [72] Rae AL, Cybinski DH, Jarney JM, et al. Characterization of two phosphate transporters from barley; evidence for diverse function and kinetic properties among members of the Pht1 family. *Plant Mol Biol*, 2003, 53(1-2): 27-36
- [73] Qin L, Zhao J, Tian J, et al. The high-affinity phosphate transporter GmPT5 regulates phosphate transport to nodules and nodulation in soybean. *Plant Physiol*, 2012, 159(4): 1634-43
- [74] Nussaume L, Kanno S, Javot H, et al. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front Plant Sci*, 2011, 2: 83
- [75] Ren F, Guo QQ, Chang LL, et al. *Brassica napus* PHR1 gene encoding a MYB-like protein functions in response to phosphate starvation. *PLoS ONE*, 2012, 7(8): e44005
- [76] Wang X, Bai J, Liu H, et al. Overexpression of a maize transcription factor *ZmPHR1* improves shoot inorganic phosphate content and growth of *Arabidopsis* under low-phosphate conditions. *Plant Mol Biol Rep*, 2013, 31: 665-77
- [77] Lv Q, Zhong Y, Wang Y, et al. SPX4 negatively regulates phosphate signaling and homeostasis through its interaction with PHR2 in rice. *Plant Cell*, 2014, 26(4): 1586-97
- [78] Wang Z, Ruan W, Shi J, et al. Rice SPX1 and SPX2 inhibit phosphate starvation responses through interacting with PHR2 in a phosphate-dependent manner. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(41): 14953-8
- [79] Wang H, Xu Q, Kong YH, et al. *Arabidopsis* WRKY45 transcription factor activates PHOSPHATE TRANSPORTER1; 1 expression in response to phosphate starvation. *Plant*

- Physiol, 2014, 164(4): 2020-9
- [80] Chen J, Liu Y, Ni J, et al. OsPHF1 regulates the plasma membrane localization of low- and high-affinity inorganic phosphate transporters and determines inorganic phosphate uptake and translocation in rice. *Plant Physiol*, 2011, 157(1): 269-78
- [81] Smith SE, Smith FA, Jakobsen I. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol*, 2003, 133: 16-20
- [82] Smith SE, Smith FA, Jakobsen I. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol*, 2004, 162: 511-24
- [83] Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal symbiosis*[M]. 2nd ed. San Diego: Academic, 1997
- [84] Bago B. Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 2000, 226: 263-74
- [85] Hattingsh MJ, Gray LE, Gerdemann JW. Uptake and translocation of P labeled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. *Soil Sci*, 1973, 116: 383-7
- [86] Rhodes LH, Gerdemann JW. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. *New Phytol*, 1975, 75: 555-61
- [87] Wang XR, Pan Q, Chen F, et al. Effects of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia on soybean growth as related to root architecture and availability of N and P. *Mycorrhiza*, 2011, 21: 173-81
- [88] Harrison MJ, van Buuren ML. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*, 1995, 378: 626-9
- [89] Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR, Harrison MJ. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Mol Plant Microbe Interact*, 2001, 14: 1140-8
- [90] Benedetto A, Magurno F, Bonfante P, et al. Expression profiles of a phosphate transporter gene (*GmosPT*) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 2005, 15: 620-7
- [91] Nagy R, Drissner D, Amrhein N, et al. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated. *New Phytol*, 2009, 181: 950-9
- [92] Gu M, Chen A, Dai X, et al. How does phosphate status influence the development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis? *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1300-4
- [93] Yang SY, Grønlund M, Jakobsen I, et al. Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 gene family. *Plant Cell*, 2012, 24: 4236-51
- [94] Willmann M, Gerlach N, Buer B, et al. Mycorrhizal phosphate uptake pathway in maize: vital for growth and cob development on nutrient poor agricultural and greenhouse soils. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 533
- [95] Burleigh SH, Harrison MJ. A novel gene whose expression in *Medicago truncatula* is suppressed in response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and to phosphate nutrition. *Plant Mol Biol*, 1997, 34: 199-208
- [96] Joner EJ, Ravnskov S, Jakobsen I. Arbuscular mycorrhizal phosphate transport under monoxenic conditions using radio-labelled inorganic and organic phosphate. *Biotechnol Lett*, 2000, 22: 1705-8
- [97] 宋勇春, 李晓林, 冯固. 泡囊丛枝(VA)菌根对玉米根际磷酸酶活性的影响. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 593-6
- [98] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review. *Plant Soil*, 2001, 237: 173-95
- [99] Qin L, Jiang H, Tian J, et al. Rhizobia enhance acquisition of phosphorus from different sources by soybean plants. *Plant Soil*, 2011, 349: 25-36
- [100] Ding X, Sui X, He X, et al. AM fungus can promote proton release and acidification in nodulesphere of soybean. *Mycorrhiza*, 2012, 22: 51-8