植物学通报 2005, **22** (1): 82~91
Chinese Bulletin of Botany

专 题 介 绍

植物磷营养高效的分子生物学研究进展①

周志高② 汪金舫 周健民

(中国科学院南京土壤研究所 南京 210008)

摘要 挖掘利用植物自身的磷高效营养遗传资源是农业可持续发展的关键。磷高效营养性状涉及根形态、根分泌物、膜与体内磷转运以及菌根等许多方面，表现为数量遗传性状及受多基因控制。近年来，许多高亲和磷转运子基因已被克隆, 磷向地上部转运和磷吸收负反馈调节的控制基因也被发现, 对于根系分泌有机酸和酸性磷酸酶的基因的控制也有了一定的了解, 但目前对于根毛、排根、根构型以及菌根的营养学意义性状的分子生物学研究进展缓慢。

关键词 磷高效营养, 磷营养性状, 基因, 数量性状座位(QTLs), 遗传改良

Current Advances in the Molecular Biology of High Efficient Phosphorus Nutrition in Plants

ZHOU Zhi-Gao② WANG Jin-Fang ZHOU Jian-Min

(*Institute of Soil Science, the Chinese Academy of Sciences,* Nanjing 210008)

Abstract Exploration and utilization of the genetic resources of high efficient phosphorus (P) nutrition in plants are the key to sustainable agricultural development. High efficiency of P nutrition in plants is closely related to root morphology, root exudates, P transport across plasmalemma, phosphorus translocation and symbiosis with microorganisms. These nutritional properties are genetically controlled by multi-genes and characterized by quantitative trait loci. In past years, many genes encoding high-affinity P transporters have been cloned; the genes regulating root-to-shoot P translocation and down-regulating P absorption have been identified. The genetic regulation of root exudation of organic acids and acid phosphatases has been moderately understood. Bacterial citric synthase has been successfully introduced into and overexpressed in plant cells. However, few advances have been made in the molecular biology of root hair, cluster roots, root architecture and mycorrhiza in relation to high efficient P nutrition.

Key words Phosphorus efficiency, P nutritional properties, Gene, QTLs, Genetic modification

磷是植物甚至所有生物的生命特征元素。磷在土壤中极易被土壤基质固定，活动性很弱，土壤磷肥力条件常常成为植物生长发育的主要限制因子。世界上绝大部分农业土壤缺磷，但缺磷主要是指土壤磷的有效性不高。实际上，土壤磷的储量并不低，土壤总

①国际原子能机构(IAEA)资助项目(Contract No. 7498)。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: phosphor@issas.ac.cn
收稿日期：2003-05-27 接受日期：2003-09-11 责任编辑：崔郁英,于昕

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

磷含量一般比有效磷高几十倍甚至几百倍，但大部分土壤磷处于固定态，一般难以被作物直接吸收利用。因此，缺磷实际上是因为作物自身对土壤磷的利用能力不足所致，称作土壤磷的“遗传学缺乏”，而非真正的“土壤学缺磷”(严小龙和张福锁，1997)。事实上，由于磷肥的利用率低而又不易损失，长期施用磷肥所残积的磷素已使目前许多农业土壤成为巨大的潜在磷库(鲁如坤，1998)。为了满足作物磷营养需要，传统方法是通过施用磷肥来维持所需的土壤磷供应水平，但这种解决方法不仅要面临磷资源不可再生的制约，不断累积的土壤磷素也大大增加了环境风险。因此，通过通过改变作物自身性状(遗传改良)来提高作物对土壤磷的利用能力就必然成为实现农业可持续发展的关键。深入研究植物高效吸收利用土壤磷素的分子生物学基础，挖掘利用植物乃至其他生物的高效磷营养基因资源，应用基因工程技术培育磷营养高效的新型作物品种，一直是一个全球性的重要课题与挑战(严小龙和张福锁，1997；Dunlop, 1999；Sinclair and Vadez, 2002)。不过，与植物磷营养效率有关的性状非常多，涉及的生理生化机制也非常复杂，目前有大量的研究在生理层次上探讨植物磷营养效率与根系形态、生理、生化以及共生特性的相互关系，旨在确立与植物磷高效营养密切相关的特定生理生化特征及其量化表征(Raghothama, 1999；樊明寿和张福锁，2001; Vance *et al.*，2003)，也只有在此基础上，才可能进一步开展植物磷高效营养的分子生物学研究。目前已在植物磷高效营养性状的遗传基因的识别、克隆及其表达方面取得了很大的进展(严小龙和张福锁，1997；吴平等，2001；Casson and Lindsey, 2003)，本文就这一方面的国内外研究进展作一简要论述。

1 植物磷营养效率定义与现实需要

养分效率是指植物从生长介质中吸收单位养分所产出的生物量或经济产量(有效收获部分的产出)。单位养分产量又可在两种条件下来描述: 1)生长介质的养分供应充足时，养分效率主要决定于植物的生物量或经济产量的遗传潜力；2) 养分供应不足时，养分效率决定于植物从介质中摄取养分的能力以及在体内相对低的养分浓度下保持正常代谢的能力。前者可用养分吸收总量来衡量；后者可用植物体内单位养分量生产的生物量或经济产量来表示，也常用维持正常生长所需的体内养分水平来衡量不同物种或品种之间的生理利用效率(严小龙和张福锁，1997)。鉴于化肥是来自不可再生的矿产资源以及化肥对环境的负面影响，通过施肥途径来获得和维持养分供应充足之条件从长远来看是不可持续的。通过秸杆还田以及其他废弃物的养分资源化还田，再加上必要的最低限度的化肥投入，在养分循环利用之基础上发展高产高效优质农业才是一种切实可行的可持续农业生产模式(Welch and Graham, 1999)。这种农业生产系统的土壤磷肥力特征主要表现为磷储量大而供应水平低。植物体内磷养分水平较低时将严重限制植物的生物量或经济产量，这主要是因为磷在植物体内具有广泛而重要的生理功能。这表明，一定的作物产量水平必须要在满足一定的磷营养条件下才能获得，尤其是对于高产的现代作物品种，充足的磷营养是作物高产的前提(Sinclair and Vadez, 2002)。由于磷在植物体内的流动与再分配能力很强，植物体内的磷再利用率一般都很高，可供改善的余地不大。因此，作物自身对土壤磷的活化能力(磷摄取能力)就必然成为可持续农业生产模式的关键条件，因而植物磷营养高效型通常是在第二种条件即低磷条件下评价，即磷营

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

养高效基因型是指它能在磷低于正常供应水平的生长介质中生产出高于标准基因型的生物量或经济产量(严小龙和张福锁，1997)。这样，植物对磷的摄取能力就成为植物磷高效基因型的基本特征，并成为作物磷营养性状遗传改良的主要方向。植物磷摄取能力的遗传差异很大，但不同植物的磷摄取高效机制也有所不同，主要涉及根形态、根分泌、膜转运、体内转运以及菌根等性状的适应性变化。这些高效机制有的是结构性的，即在植物生长发育中必然产生的，有的则是诱导性的，即需要经过低磷条件诱导才能产生，但这两类机制都要受遗传控制。随着植物磷高效营养基因的识别与克隆，尤其是基因表达及其调控机制的解读，使将来通过基因工程技术培育磷营养高效型作物新品种将成为可能(Dunlop, 1999；Hash *et al.*, 2002)。

2 高亲和磷转运子基因及其表达

根表或皮层细胞的质膜筑成了磷进入植物体内的第一道屏障，因而质膜对磷的吸收效率就必然成为植物磷营养性能的重要因子之一。近年，以模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为主要材料，对于植物质膜磷吸收转运的分子生物学研究取得了很大进展，许多高亲和磷转运子基因及其编码的转运蛋白(磷转运子)被识别、克隆和表达(Mulchhal *et al.*, 1996；Smith, *et al.*, 1999)，复杂的植物磷吸收转运过程及其调控系统也开始被解读(Smith, 2002)。

磷转运子属于共运子(cotransporter)，它的转运速率低于离子通道(ion channel)，一般为10^2~10^4 分子/秒(Chrispeels *et al.*, 1999)。可见，质膜上的磷转运子数量(可用V_{max}表示)及其对磷离子的亲和力(K_m)将对植物磷吸收效率产生很大的影响。*AtPT1*、*AtPT2* 是最早从拟南芥中分离的高亲和磷转运子基因(Munchal *et al.*, 1996；Smith *et al.*, 1997)，它们是从拟南芥根系磷胁迫诱导cDNA文库中筛选到的2个克隆基因，序列分析表明*AtPT1* cDNA的长度为1 754 bp，编码一个含524个氨基酸的多肽，分子量为57.6 kDa。*AtPT2* cDNA长度为1 897 bp，编码一个含 534 个氨基酸的多肽，分子量58.6 kDa。两者在编码区的核苷酸序列相似性为 70%，编码的氨基酸序列相似性则达78%，这表明 *AtPT1* 与 *AtPT2* 是同源基因。*AtPT1* 与 *AtPT2* 属小基因家族，低磷胁迫可诱导其在根中表达，两者的初级转录产物长度为 1.9 kb，但 *AtPT1* 的诱导表达强度比 *AtPT2* 高得多。*AtPT1* 和 *AtPT2* 编码的氨基酸序列与已识别的菌根真菌 *GVPT* 基因、酵母 *PHO84* 基因和链孢霉*PHO-5*基因所编码的氨基酸序列也有很高的相似性，分别为 43.3%、36.5% 和 37.1% (AtPT1)及 41.9%、37.0% 和 32.3% (AtPT2)，这表明它们可能是异种同源基因。实验表明，酵母突变体 *ns219*(缺失 *PHO84* 基因)导入 *AtPT1* 或 *AtPT2* 克隆后，在低磷条件下磷转运速率比突变体对照快 2.5 倍，说明 *AtPT1* 或 *AtPT2* 能补偿 *PHO84* 基因的功能。

PHT1 是从拟南芥cDNA文库中分离到的属于另一类植物高亲和磷转运子基因家族的成员。该基因编码含 524 个氨基酸的亚基，与其他高亲和磷转运子基因所编码氨基酸序列的相似性分别为 34%(PHO84)、34%(PHO-5)和43%(GVPT)。采用花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*)花叶病毒35S启动子与*PHT1*基因融合，通过基因枪转入到烟草(*Nicotiana tabacum* L.)细胞中，*PHT1* 在烟草悬浮细胞中得到高效表达，转基因细胞的磷吸收速率大大提高，随着介质中磷酸盐浓度的提高，转基因细胞的磷吸收速率下降，这表明*PHT1*是低磷胁迫诱导的高亲和磷转运子基因(Mitsukawa *et al.*,1997b)。以 *PHT1* 的保守序列设计探针，随后又从拟南芥cDNA文库中筛选到具有高度一致性的另 2 个基因：*PHT2* 及 *PHT3*。三者紧密连锁，位于拟南芥的 5 号染

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

色体上。*PHT2*、*PHT3* 与 *PHT1* 所编码氨基酸序列的一致性分别达到 98% 和 93%，但基因的上游调控序列没有一致性(Mitsukawa *et al.*, 1997a)。研究发现，*PHT2* 与 *PHT1* 可协同编码一种主要分布于拟南芥地上组织中的低亲和磷转运子(Daram *et al.*, 1999)。目前*PHT1*基因家族成员正在不断增加，现在已从其他许多高等植物上分离到同属于*PHT1*基因家族的成员，如番茄(*Lycopersicon esculentum*)(Daram *et al.*, 1998)、马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)(Leggewie *et al.*, 1997)、大麦(*Hordeum vulgare* L.)(Smith *et al.*, 1999)、白羽扇豆(*Lupinus albus* L. 'Ultra')(Liu *et al.*, 2001)等。一般认为，同一类磷转运子基因在不同生物种之间存在表明该基因族在生物进化过程中的高度保留特性，而单个植株中具有多种磷转运子基因可能与植物为适应不同外界条件或与植株不同部位的需要有关(Dunlop and Phung, 2002)。

*PHT1*基因家族成员所编码的磷转运子蛋白在氨基酸序列上都非常相似，一般具有 520~550 个氨基酸长度，分子量约为 58 kDa。每一种转运蛋白均具有数个高度疏水的跨膜区(MSDs)，每个跨膜区为由 17~25 个氨基酸所形成的螺旋体结构。一般推测这类磷转运蛋白有 12 个 MSDs，6 个一组在质膜上形成特定的跨膜构型，MSDs 之间则由高度亲水性氨基酸组成的"扣件"(loops)连接，并推测磷转运子的 C 端和 N 端以及其中央"扣件"位于质膜的细胞质一侧(Smith, 2002)。PHT1磷转运子的这种构型也为其他植物磷转运子家族如 AtPT 以及其他生物如真菌、酵母和哺乳动物的磷转运子所共有，这表明磷转运子蛋白构型在生物进化过程中被高度保留(Smith *et al.*, 1999; Chrispeels *et al.*, 1999)。质膜磷转运子的分子模型有很多，目前为大家所接受的一种分子模型认为，磷转运子是由MSDs螺旋体和loops扣件为基本元件组装而成的一个形似轮胎的中空环状体，磷离子和氢质子通过转运子的中间孔道从外部溶液以共运输方式进入细胞内，驱动力来自质子泵"压出"质子所形成的跨膜电化学势梯度(Smith，2002)。目前，关于植物磷转运子结构与功能的关系知之甚少，例如磷转运子的哪一种结构特征决定了它对磷离子的专一性亲和以及构象变化与离子释放的关系等许多问题有待进一步研究。

高亲和磷转运子基因资源的存在为植物磷吸收效率的遗传改良指明了方向，将来有望通过基因工程增强高亲和磷转运子在根系细胞膜上的表达，提高吸收表面上的磷转运子数量及其对磷离子的亲和力，从而改善作物的磷吸收性能。植物磷吸收性能的改良必须与磷向地上部转运性能及其他相关性能的改良配合起来，才能在整株水平上实现提高植物磷营养效率的目标(Dunlop and Phung, 2002)。

3 植物体内磷转运的基因控制

植物吸收的磷能否迅速向地上部转运也是植物磷营养能效的重要因子之一。Porrier 等(1991)通过EMS诱变剂处理拟南芥产生一个磷突变体 *pl9*，其 5 号染色体上的 *PHO1* 基因缺失。突变株叶片磷含量明显低于正常野生型的叶片磷含量，突变株地上部生长显著降低，同时显示出缺磷症状。在任何外界磷浓度下，虽然突变型的根部对磷吸收与野生型相同，但转移到茎中的磷量却显著得低，证明*PHO1*基因控制着根系吸收的磷向木质部卸载这一过程。把*PHO1*缺失突变体与野生型杂交，F_1 代中所有植株叶片磷含量与野生型相比，并无显著差异(33.1±1.1 μmol·g^{-1})，而 F_2 代的叶片磷含量则分化成两组，一组为低磷含量(11.7±1.1 μmol·g^{-1})，另一组为高磷含量(36.9±1.1 μmol·g^{-1})。低磷含量组植株生长受限制的表现与突变体相似。高磷含量组与低磷含量组植株数比率为 3:1(38:14)，表明突变是由*PHO1*位点隐性突变引起的。突变型及野

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

生型根系吸收等量的磷和硫，野生型转运了吸收磷的35%，突变型仅转运了吸收磷的0.9%，相差近40倍；而突变型的硫量转运与野生型比仅相差一倍左右，这说明*PHO1*基因功能具有一定的专一性。外界磷浓度在0.32~40 μmol·g^{-1}时，突变型与野生型根系具有相同的磷吸收率，但突变株转移到地上部的磷量仅是野生型的4%~10%; 在200~1 000 μmol·g^{-1}磷浓度时，突变株转移到地上部的磷量是野生型的65%~150%，表明通过提高外界磷浓度能够克服磷向木质部转运能力的缺失问题，提示*PHO1*是高亲和磷转运调控基因。

植物根系对磷的吸收速率受植物地上部磷营养水平的负反馈调节，在磷营养充足条件下，地上部的磷可通过韧皮部途径返回到根部，抑制磷的吸收(Dong *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 2000)。Delhaize 和 Randall(1995)通过EMS诱变得到一个拟南芥突变体(缺失*PHO2*基因)。在正常的土壤条件下，该突变体23天的幼苗叶片内磷含量是野生型的2倍；30天时，突变体植株显示出磷中度中毒症状(叶片边缘失绿)，35天时，中毒症状更明显(所有叶片失绿)。很明显，磷的负反馈调节功能缺失，表明*PHO2*是调节磷在地上部积累的基因。*PHO2*与*PHO1*一样也是一个隐性基因，同时在遗传上与*PHO1*是互补的。

一般认为*PHO1*基因编码的磷转运蛋白位于根木质部导管周围薄壁细胞的质膜上，而*PHO2*基因编码的磷转运蛋白位于叶的韧皮部，且尚未被分离到。目前，对于磷进入木质部和韧皮部的分子生物学仍需进一步研究。

4 有机酸分泌的基因控制

植物能够向根际环境中分泌各种有机和无机物质，分泌物的种类和数量因植物种类而异。根系分泌物改变了根际微域的物理、化学及生物条件，从而极大地影响了植物对环境的适应能力。就植物磷营养而言，植物根系分泌的有机酸对增强植物磷营养效能起着很大作用(Hinsinger, 2001)，但有机酸分泌并不是植物适应低磷环境的专一性反应，其他逆境条件下也能引起有机酸的分泌(Ryan *et al.*, 2001)。磷效率不同的植物或不同基因型在分泌有机酸的种类和数量上存在明显的差异，某些植物的磷营养效率与其有机酸分泌密切相关(严小龙和张福锁，1997；Rengel, 2002a)。

植物根系分泌有机酸到根际至少涉及3个过程：1) 信号产生与传递；2) 有机酸的生物合成；3) 有机酸通过膜转运子(阴离子通道)释放到根际。因此，根系分泌有机酸的基因控制也比较复杂，由于有机酸合成分泌的具体流程尚未完全清楚，也就无法区分各环节上的控制基因，限速环节及其控制基因也无从区分，因而目前一般把根系分泌有机酸性能看作是一数量遗传性状，通常采用QTLs技术来研究其分子遗传(Rengel，2002a)。

不同小麦(*Triticum aestivum* L.)细胞分泌苹果酸的差异主要决定于质膜上阴离子通道转运速率，而非取决于细胞内苹果酸合成速度，发现*ALT1*位点可能编码苹果酸通道或非专一性阴离子通道，但*ALT1*位点编码产物的功能目前尚未明确，低磷和高铝胁迫都能诱导其表达(Ryan *et al.*, 1995)。Larsen 等(1998)对5个耐铝拟南芥突变体系的研究表明，它能比野生型分泌出更多的柠檬酸、苹果酸或丙酮酸。QTLs分析表明，在这些突变体的一号染色体上定位到单个QTL位点，而且这些突变体的有机酸分泌不受铝诱导，表现为结构性表达特征。白羽扇豆(*Lupinus chamissonis* Eschsch.)常作为研究根系分泌有机酸的模式植物，它的排根细胞里积累的柠檬酸是通过质膜上的阴离子通道转运出来的，释放量主要也是受阴离子通道的调节，合成柠檬酸所需要的碳源主要来自非光合作用的碳固定途径，其中磷酸烯醇丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)是这一碳供应途径的限

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

速酶。PEPC 酶的基因已经被成功克隆，该基因在排根皮层细胞中表达，并在低磷条件下增强表达(Neumann *et al.*, 1999)。外源(细菌)柠檬酸合成酶基因也已被成功地转入烟草中，转基因植物细胞质中的柠檬酸积累量以及释放到根际的柠檬酸量都得到增强(de la Fuente *et al.*, 1997)。

目前关于有机酸基因调控的认识和研究还处于初始阶段，但进展迅速。大量研究正致力于识别和克隆有机酸分泌所涉及一系列过程的控制基因(组)，将来有望通过基因工程改造作物使其增强表达参与有机酸分泌过程中的一些限速酶，以提高根系有机酸分泌，改善植物对土壤磷的活化能力，这将是一个非常有应用潜力的作物磷营养遗传性状改良方向。

5 酸性磷酸酶分泌的基因控制

酸性磷酸酶(APase)普遍存在于植物体内，这类酶可催化分解磷酸单脂等含磷有机化合物并释放出无机磷(Pi)。植物也能分泌酸性磷酸酶到根际，以分解土壤有机磷并释放出无机磷离子供植物吸收利用，因而胞外酸性磷酸酶的分泌与植物磷营养效率也有一定的关系(Rengel, 2002a)。*LASAP1*是从白羽扇豆分离到的编码分泌性 APase 的基因，其长度为 2 187 bp，包含有一个 1 914 bp 长的编码框，编码由637个氨基酸残基组成的多肽，氨基酸序列与外泌 APase的序列一致(吴平等，2001)。番茄植株在低磷胁迫下可诱导分泌性APase酶的产生，并具有基因表达调节子和系列信号传递系统，植物体内可能存在着低磷胁迫诱导的基因以及与细菌和真菌相似的 PHO 调节子基因(Goldstein *et al.*, 1988)。在白羽扇豆上也同样发现存在类似基因，低磷胁迫能诱导其增强表达(Ozawa *et al.*, 1995; Wasaki *et al.*, 1997)。

低磷胁迫诱导的分泌性酸性磷酸酶APase是一种复杂的化合物，具有几种同工酶，常形成聚合体发挥作用。从低磷条件悬浮培养烟草细胞中分离到2个具有双脂酶活性的中性焦磷酸酶，它们的最适 pH 为 6.8，另外分离出1个随低磷诱导而活性增强的APase酶，这个酶具有广泛的作用底物，最适 pH 为 5.8(吴平等，2001)。在低磷胁迫条件下，从番茄悬浮培养细胞介质中分离出的APase也有两种同工酶，低分子量酶(MⅡ)和高分子量酶(MⅠ)。缺磷条件下MⅠ的活性使供磷增加为 1.3 倍，而 MⅡ为 2.4 倍，低磷诱导活性增加的主要是低分子量酶(MⅡ)。进一步作非变性 PAGE 电泳分离，出现 3 条带：MⅠ、MⅡ和 MⅢ，而进行变性 SDS-PAGE 电泳，发现 MⅠ、MⅡ和 MⅢ均具有一条 57 kDa 的带，在SDS溶液中将APase溶液煮沸使酶失活，但电泳色带位置不变，证明低磷胁迫诱导的分泌性 APase 存在两种同工酶，这两种酶一般以高分子量的聚合体存在(Goldstein *et al.*, 1988)。

虽然酸性磷酸酶基因资源对于作物磷营养性状的遗传改良提供了一个方向，但由于土壤中分解含磷有机物的微生物无处不在，因而对于这一种提高植物磷营养效率的遗传改良策略的实用性尚存在很大的争论。也许对于一些特定的土壤如有机土，植物自身分泌胞外酸性磷酸酶对植物磷营养具有重要的意义。

6 植物根系形态性状的遗传控制

根系对植物的磷营养效能起着决定性的作用。植物磷高效营养是根系生理层次上的行为，显然，这些生理活动都需在根系空间形态的基础上发生。由于磷在土壤中移动性很弱，根系形态学上的一些特征，如根毛、排根、根分枝、菌根及根系空间构型等就决定了植物根系对土壤磷的摄取范围，即磷的空间有效性，因而根系形态学性状对植物磷营养效率具有很大的影响(严小龙等，2000)。虽然根系形态的可塑性大，但根系形态的发生

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

与形成过程也要受遗传控制(Zhang and Forde, 1998)，研究根系形态学性状的遗传多样性及其基因控制，将为植物磷营养性状的分子遗传改良指出了又一个极具实用潜力的方向。

根构型是指同一根系中不同类型的根在生长介质中的空间造型和分布。很明显，这是在高级形态学层次上描述的一个宏观性状，它是一个综合属性，目前还没有合适的定量描述指标，因而研究这一综合属性的基因控制面临着较大的困难。廖红等(2000)对这一综合性状进行分解，采用更低形态层次上的可量化指标如表层基根数目、基根根长以及基根与主根夹角等来表征菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)的根构型，随之采用分子标记技术对菜豆根形态特征的数量性状座位(QTLs)进行了分子图谱定位，发现部分这些QTLs与控制菜豆田间磷吸收效率的QTLs连锁。从植物营养学角度来看，根构型主要是用来描述根系吸收位点或吸收面积的数量和空间分布特征，因而它与根的分枝状况即侧根(lateral roots)数目密切相关，而且研究表明它与植物磷营养效率密切相关(严小龙等，2000)。由于侧根数或分枝节点数这一属性可量化描述，因而对根系分枝性状的遗传多样性及其遗传控制研究将更为可行。Mikami 等(1999)从莨菪(*Hyoscyamus niger*)须根上克隆到*HR7*基因，它在转基因莨菪根系上的过量表达促进了侧根的形成和激增。应用拟南芥突变体技术，Fukaki 等(2002)从孤根型突变体分离到SLR/IAA14蛋白，它位于细胞核内，能抑制由生长素诱导的*BA-GUS*基因表达，从而抑制侧根的萌发，这表明SLR/IAA14蛋白是转录水平的抑制剂。侧根萌发是具体的器官形成活动，涉及到一系列的生理生化过程，其基因控制也很复杂。

对于植物磷营养效率而言，也许比根系构型更为重要的是植物的根毛特性。研究发现根际磷耗竭区半径近似等于根毛长度，根毛形成只需非常少的碳投资，但可极大地增加根的吸收面积，因而与植物磷营养效率关系密切(Gahoonia and Nielsen, 1998)。虽然根毛性状能极大地影响植物的磷摄取能力，但由于对根毛研究目前还存在一定的技术困难，因而植物根毛性状的遗传多样性及其与磷效率关系的研究进展缓慢。根毛的分子生物学研究多集中在根毛萌发过程的基因控制(Shi and Zhu, 2002)，而对于营养学意义的根毛性状，如根毛数量和长度的遗传多样性及其基因控制研究则较少。

排根是一种特殊的根形态，它是在局部根段上大量萌生次级侧根(tertiary lateral roots)所形成毛刷状根族(root cluster)。现已在豆科、山龙眼科、撵木科和杨梅科等植物上发现有排根发生，其中豆科的白羽扇豆成为研究排根的模式植物。排根形成能数倍地提高根系吸收表面积，同时排根的有机酸以及酸性磷酸酶分泌也大大增强，排根的磷吸收速率也加快，因而排根对植物磷素以及其他营养元素的营养效率都将产生很大的影响(Lamont, 2003)。Uhde-Stone等(2003)通过DNA微阵列分析缺磷条件下白羽扇豆排根的基因表达特征，发现涉及碳代谢、次生代谢、信号传导及磷摄取等许多基因呈现明显的差异表达。但目前对于排根形成的遗传基础及其基因调控机制研究不多，将来可望通过突变体技术定位到控制排根形成的基因或QTLs。

植物根系与微生物的共生结构如菌根也可以看成是根系形态的一个特征，它对一些植物的磷营养效率具有非常重要的影响，但它的分子调控机制更为复杂，本文仅涉及植物本身的生物学性状或生理机能，对菌根不作讨论，读者可参考有关文献了解这方面的进展(Rengel, 2002b)。

7 结语

现代分子生物技术在植物营养方面的研究和应用还不普遍。这一方面是因为分子生物

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

学家未能对植物营养的分子生物学给予足够的重视；另一方面是植物营养过程及其调控机制很复杂，人们对其生理生化特征也还不十分明确。就植物磷营养而言，由于植物磷高效营养机制涉及形态、生理生化以及生态(共生)等很多方面，某一营养性状往往是对涉及一系列复杂生理生化过程的某一表观特征的描述，这必然使得植物的某一磷高效营养性状常常表现为一数量性状，受多基因调控，植物磷营养性状的分子遗传标记图谱和植物在低磷胁迫条件下的基因表达的DNA微阵列分析(microarray)研究也表明了这一点(Wu, *et al*., 2003; Hammond *et al*., 2003)。显然，要在分子水平上来阐解涉及复杂生理过程的植物磷高效营养性状的基因控制机制是非常困难的。但另一方面，用于育种目的的分子遗传研究则可采用所谓的模糊或统计分子生物学技术，如DNA微阵列分析技术和分子遗传标记图谱技术，前者可以筛选识别出与某一磷高效营养性状密切相关的基因，后者则可应用于分子标记辅助选育(MAS)以有效地进行植物磷营养性状的遗传改良。随着植物基因文库的扩大，对单基因或基因功能组与某一植物磷高效营养性状相互关系研究的深入，不久将来对磷高效性状的基因定位、克隆及其表达必会取得突破和进展，从而为作物磷营养性状的遗传改良提供理论指导以及实用技术。

参 考 文 献

樊明寿, 张福锁 (2001) 植物磷吸收效率的生理基础. 生命科学，**13(3):** 129-131

鲁如坤 (1998) 土壤 - 植物营养原理与施肥. 北京：化学工业出版社，152-208

廖红, 严小龙 (2000) 低磷胁迫下菜豆根构型性状的QTL定位. 农业生物技术学报，**8(1):** 67-70

吴平, 印莉平, 张立平 (2001) 植物营养分子生理学. 北京：科学出版社，103-162

严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文 (2000) 植物根构型特性与磷吸收效率. 植物学通报，**17:** 511-519

严小龙, 张福锁 (1997) 植物营养遗传学. 北京：中国农业出版社，1-77

Casson SA, Lindsey K (2003) Genes and signaling in root development. *New Phytologist*, **158:** 11-38

Chrispeels MJ, Crawford NM, Schroeder JI (1999) Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells. *The Plant Cell*, **11:** 661-675

Clark GT, Dunlop J, Phung HT (2000) Phosphate absorption by *Arabidopsis thaliana*: interactions between phosphorus status and inhibition by arsenate. *Australian Journal of Plant Physiology*, **27:** 959-965

Daram P, Brunner S, Persson BL, Amrhein N, Bucher M (1998) Functional analysis and cell-specific expression of a phosphate transporter from tomato. *Planta*, **206:** 225-233

Daram P, Brunner S, Rausch C, Steiner C, Amrhein N, Bucher M (1999) pht2;1 encodes a low affinity phosphate transporter from *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, **11:** 2153-2166

de la Fuente JM, Ramirez-Rodriguez V, Cabrera-Ponce JL, Herrera-Estrella L (1997) Aluminum tolerance in transgenic plants by alternation of citrate synthesis. *Science*, **276:** 1566-1568

Delhaize E, Randall P (1995) Characterization of a phosphate-accumulator mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, **107:** 207-213

Dong B, Rengel Z, Delhaize E (1998) Uptake and translocation of phosphate by *pho2* mutant and wild-type seedlings of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, **205:** 251-

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

256

Dunlop J (1999) The physiology of phosphorus nutrition in plants — can we assemble the components into a practical model? In: Gissel-Nielsen G, Jensen A, eds. Plant Nutrition: Molecular Biology and Genetics. Kluwer, Netherland, pp. 371-377

Dunlop J, Phung T (2002) Transporter genes to enhance nutrient uptake: opportunities and challenges. *Plant and Soil*, **245:** 115-122

Fukaki H, Tameda S, Masuda H, Tasaka M (2002) Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the solitary-root/IAA14 gene of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, **29:** 153-168

Gahoonia TS, Nielsen NE (1998) Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (^{32}P) uptake from soil. *Plant and Soil*, **198:** 147-152

Goldstein AH, Baertlein DA, McDaniel RG (1988) Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*, Ⅰ: Excretion of acid phosphatase by tomato plants and suspension-cultured. *Plant Physiology*, **87:** 711-715

Hammond JP, Bennett MJ, Bowen HC, Broadley MR, Eastwood DC, May ST, Rahn C, Swarup R, Woolaway KE, White PJ (2003) Changes in gene expression in Arabidopsis shoots during phosphate starvation and the potential for developing smart plants. *Plant Physiology*, **132:** 578-596

Hash CT, Schaffert RE, Peacock JM (2002) Prospects for using conventional techniques and molecular biological tools to enhance performance of orphan crop plants on soils low in available phosphorus. *Plant and Soil*, **245:** 135-146

Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, **237:** 173-195

Lamont BB (2003) Structure, ecology and physiology of root clusters — a review. *Plant and Soil*, **248:** 1-19

Larsen PB, Degenhardt J, Tai CY, Stenzler LM, Howell SH, Kochian LV (1998) Aluminum-resistant *Arabidopsis* mutants that exhibit altered patterns of aluminum accumulation and organic acid release from roots. *Plant Physiology*, **117:** 9-18

Leggewie G, Willmitzer L, Reismeier JW (1997) Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake-deficient yeast mutant: identification of phosphate transporters from higher plants. *The Plant Cell*, **9:** 381-392

Liu J, Uhde-Stone C, Li A, Vance CP, Allan DL (2001) A phosphate transporter with enhanced expression in proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant and Soil*, **237:** 257-266

Mikami Y, Horiike G, Kuroyanagi M, Noguchi H, Shimizu M, Niwa Y, Kobayashi H (1999) Gene for a protein capable of enhancing lateral root formation. *FEBS Letters*, **451:** 45-50

Mitsukawa N, Okumura S, Shibata D (1997a) High-affinity phosphate transporter genes of *Arabidopsis thaliana*. In: Ando T, *et al.*, eds. Plant Nutrition — For sustainable Food Production and Environment. Kluwer, Netherland, pp. 187-190

Mitsukawa N, Okumura S, Shirano Y, Sato S, Kato T, Harashima S, Shibata D (1997b) Overexpression of an *Arabidopsis thaliana* high-affinity phosphate transporter gene in tobacco cultured cells enhances cell growth under phosphate-limited conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **94:** 7098-7102

Mulchhal US, Pardo JM, Raghothama KG (1996) Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **93:** 10519-10523

Neumann G, Massonneau A, Martinoia E, Romheld V

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096

(1999) Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin. *Planta*, **208:** 373-382

Ozawa K, Osaki M, Matsui H, Honma M, Tadano T (1995) Purification and properties of acid phoshpatase secreted from lupin roots under phosphorus-deficiency conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, **41:** 461-469

Porrier Y, Thoma S, Somerville C, Schiefelbein J (1991) A mutant of Arabidopsis deficient in xylem loading of phosphate. *Plant Physiology*, **97:** 1087-1093

Raghothama KG (1999) Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **50:** 665-693.

Rengel Z (2002a) Genetic control of root exudation. *Plant and Soil*, **245:** 59-70

Rengel Z (2002b) Breeding for better symbiosis. *Plant and Soil*, **245:** 147-162

Ryan PR, Delhaize E, Jones DL (2001) Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **52:** 527-560.

Ryan PR, Delhaize E, Randall PJ (1995) Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. *Planta*, **196:** 103-110

Shi H, Zhu JK (2002) SOS4, a pyridoxal kinase gene, is required for root hair development in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **129:** 585-593

Sinclair TR, Vadez V (2002) Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. *Plant and Soil*, **245:** 1-15

Smith FW (2002) The phosphate uptake mechanism. *Plant Soil*, **245:** 105-114

Smith FW, Cybinski D, Rae AL (1999) Regulation of expression of genes encoding phosphate transporters in barley roots. In: Gissel-Nielsen G, Jensen A eds. Plant Nutrition-Molecular biology and Genetics, Kluwer: Netherland, pp. 145-150

Smith FW, Ealing PM, Dong B, Delhaize E (1997) The cloning of two Arabidopsis genes belonging to a phosphate transporter familiy. *The Plant Journal*, **11:** 83-92

Uhde-Stone C, Zinn KE, Ramirez-Yanez M, Li A, Vance CP, Allan DL (2003) Nylon filter arrays reveal differential gene expression in Proteoid roots of white lupin in response to phosphorus deficiency. *Plant Phyiology*, **131:** 1064-1079

Vance CP, Uhde-Stone C and Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, **157:** 423-448

Wasaki J, Michiko A, Ozawa K, Omura M, Osaki M, Natsui H, Tadano T (1997) Properties secretory acid phosphatase from lupin roots under phosphorus-deficient conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, **43:** 981-986

Welch RM, Graham RD (1999) A new paradigm for world agriculture: meeting human needs, productive, sustainable, nutritious. *Field Crops Research*, **60:** 1-10

Wu P, Ma L, Hou X, Wang M, Wu Y, Liu F, Deng X (2003) Phosphate starvation triggers distinct alterations of genome expression in *Arabidopsis* roots and leaves. *Plant Physiology*, **132:** 1260-1271

Zhang H, Forde BG (1998) An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, **279:** 407-409

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-096