

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2021)01-0068-07

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2021.01.010

马铃薯响应磷胁迫机制及磷高效利用育种

王一凡¹, 杨江伟^{1,2}, 唐 勋^{1,2}, 晋 昕¹, 张 宁^{1,2}, 司怀军^{1,2*}

(1. 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070;

2. 甘肃省干旱生境作物学省部级重点实验室培育基地, 甘肃 兰州 730070)

摘 要: 无机磷是马铃薯生长和块茎发育必需的大量营养元素, 广泛参与了遗传物质和生物膜的构成、能量转化以及代谢调控等过程, 对马铃薯茎叶生长和块茎发育起着重要的作用。土壤的磷含量会明显影响马铃薯的发育, 且在不同遗传特性的马铃薯品种间存在磷效率差异。为了保证马铃薯的正常生长和产量的稳定, 磷肥在马铃薯种植业中被大量使用。然而, 磷肥的过量使用已对环境和人体健康造成了一定威胁, 随着中国对环境和食品安全标准的不断提高, 有效解决这一问题已迫在眉睫。因此, 充分利用马铃薯自身遗传特性来提高无机磷的利用率, 是保持块茎产量、节约种植成本和降低环境影响的有效方法。综述了国内外对马铃薯磷酸盐转运机制和响应磷胁迫生长的相关研究, 以期为进一步深入研究马铃薯无机磷转运机制和培育磷高效利用品种提供科学的指导策略。

关键词: 马铃薯; 生长发育; 调控机制; 磷转运; 磷胁迫; 育种策略

Mechanism of Potato Response to Phosphorus Stress and High-efficiency Phosphorus Breeding

WANG Yifan¹, YANG Jiangwei^{1,2}, TANG Xun^{1,2}, JIN Xin¹, ZHANG Ning^{1,2}, SI Huaijun^{1,2*}

(1. College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland Crop Science, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Inorganic phosphorus is an essential nutrient element for potato growth and tuber development. It is widely involved in the formation of genetic material and biofilm, energy transformation and metabolic regulation, playing an important role in the growth of potato stem, leaf and tuber. The phosphorus status of soil can obviously affect normal development of potato, and there are differences in phosphorus efficiency among potato varieties with different genetic characteristics. At present, phosphate fertilizer is widely used to ensure the normal growth and maintain the stability of potato yield. However, the excessive use of phosphate fertilizer has already contributed some potential threat to the environment and human health. With the continuous improvement of environmental and food safety standards in China, it is well urgent to effectively solve this problem. Therefore, making full use of potato genetic characteristics to improve the utilization rate of inorganic phosphorus is an effective method to maintain tuber yield, save planting cost and reduce environmental impact. Numerous related researches at home and abroad about the mechanism of potato phosphorus transport and response to low-phosphorus growth are reviewed, with a goal to providing scientific strategy for further

收稿日期: 2020-11-03

基金项目: 联合国粮食计划署(WFP)项目(WFPGSPP-1); 甘肃省现代农业马铃薯产业技术体系项目(GARS-03-P1)。

作者简介: 王一凡(1994-), 男, 硕士研究生, 主要从事马铃薯分子遗传研究。

*通信作者(Corresponding author): 司怀军, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种和分子生物学等方面研究, E-mail: hjsi@gsau.edu.cn。

researches on its transportation mechanism and breeding high-efficient phosphorus utilization varieties of potato.

Key Words: potato; growth and development; regulation mechanism; phosphorus transport; phosphorus stress; breeding strategy

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)营养全面, 可比效益高, 已成为中国种植业结构调整、农业增效和农民增收的第四大粮食作物, 其产业更是对部分地区的经济发展起到了重要的促进作用^[1]。在自然环境下, 马铃薯的生长和产量均会受到许多因素的限制, 其中土壤无机磷水平对马铃薯生长发育具有重要的影响^[2]。无机磷是遗传物质(DNA 和 RNA)、细胞结构和生物膜系统的重要组成部分, 广泛参与了植物生长过程中能量转移、信号传递、酶促反应调节、光合作用和呼吸反应等许多代谢反应过程, 因此土壤中磷水平的高低会严重影响到马铃薯的正常生长发育^[3,4]。大量数据表明, 全球约有一半的土地无机磷含量普遍较低, 而中国约 2/3 的耕地处于缺磷状态^[5,6]。

植物主要是通过磷酸盐(Pi 、 HPO_4^{2-} 、 H_2PO_4^-)的形式吸收土壤中磷营养, 相比于氮、钾等无机元素, 无机磷更容易被土壤中的阳离子和其他有机物固定形成流动性低、扩散能力差的难溶性固态磷, 故土壤中可供利用的有效态无机磷含量实际不高, 这一现状也是当前制约中国马铃薯产业发展的重要因素之一^[7,8]。目前, 全球马铃薯种植业主要通过施磷肥来提高耕地磷含量以缓解土壤缺磷状态, 保证马铃薯产量稳定, 但当季磷肥利用率普遍较低, 且过量使用已造成全球磷矿石资源日渐枯竭和农业磷污染, 也加重了土壤、水和大气环境营养富集化程度, 对生态安全和生命健康构成了潜在威胁^[9-11]。因此, 充分利用马铃薯自身遗传潜力挖掘磷酸盐生长相关的候选基因, 筛选和培育耐低磷的马铃薯品种, 是当前降低磷污染的有效措施之一。本文综述了马铃薯对磷营养吸收和利用的生理特性以及响应低磷生长的相关调控机制, 以期改良和培育磷高效利用的马铃薯品种提供理论依据。

1 磷效率在马铃薯品种间存在差异

磷效率是指植物对磷的吸收率和利用率^[12]。

磷的吸收率是单株植物对土壤中磷的吸收能力, 而磷的利用率是植物利用单位含量的无机磷通过代谢最终积累的干物质的量^[13]。研究发现, 植物在低磷条件下会通过提高磷效率来保证正常的生长, 同时磷效率也在不同物种或同一物种的不同品种间存在差异^[14]。目前, 磷高效基因型品种指的是磷营养供应不足时产生更多的生物量(产量)或某个基因型在一定磷养分供给条件下, 获得高产或高养分含量的能力^[15,16]。陈春霞等^[17]研究表明, 不同马铃薯品种组培幼苗存在磷效率指标(干重、鲜重、磷吸收量和利用效率)差异。Daoui 等^[18]则通过田间的磷胁迫试验发现, 无机磷对不同品种马铃薯的块茎产量具有明显的影响。故无机磷效率在不同基因型的马铃薯品种间存在吸收和利用水平的差异, 磷营养在马铃薯植株的干物质积累、根茎叶生长、组织磷积累和块茎发育等方面具有品种差异。

2 磷对马铃薯生长发育的影响

马铃薯块茎发育之前主要是地上主茎叶的生长和构建, 在发棵期后, 植株茎叶系统已建立完善, 积累的干物质会主要流向匍匐茎以促进结薯和块茎的生长^[19]。光合作用是马铃薯植株通过茎叶系统积累有机物的主要方式, 会影响到块茎的发育和最终品质。无机磷作为光合反应链中的重要元素, 参与了光合磷酸化反应的 ATP 合成^[20]。另外, 磷离子是叶绿体结构的重要成分, 影响着叶绿体的结构功能和光合效率, 是光合反应积累有机物的重要影响因子^[21]。研究表明, 磷酸盐能够维持叶绿体胞质 pH, 保证 ATP 合酶活性, 增强光饱和点, 降低 CO_2 补偿点, 提高光合同化物积累和参与电荷传递以及调节光合反应机制相关基因的表达^[22-24]。高聚林等^[25]通过研究马铃薯植株积累物的分配方式发现, 磷含量在马铃薯块茎发育过程中呈上升趋势, 块茎成熟后无机磷的含量远高于其他组织和器官。另外, 马铃薯整个生长过

程中干物质的积累量呈“S”形增长, 而叶茎和块茎中存在生长阶段积累量的差异^[26]。干物质积累是产量形成的重要基础, 其积累和合理分配是实现块茎正常发育和高产的保证。此外, 无机磷作为核酸、磷脂、蛋白质等的结构与功能成分, 充分地参与了生长过程中在分子和生理水平的生化反应和基因表达调控过程, 在维持马铃薯正常生长和响应环境变化的调节过程中发挥着重要作用^[27]。

3 磷对植株表型和代谢反应的影响

无机磷营养的作用体现在植物生长周期的各方面, 缺磷会对株型产生明显的影响, 在植物生长的中后期, 更会限制蛋白质的合成和修饰。此外, 缺磷症状不仅具有植物组织特异性, 还存在物种间的明显差异。研究发现, 玉米缺磷会出现秃顶、叶变紫红、穗短小、籽粒不饱满和幼苗生长迟缓等症状^[28]; 小麦穗会变小变少、茎基部和叶出现紫红色^[29]; 大豆叶会变尖变窄, 植株发育瘦小^[30]。马铃薯缺磷, 叶片会变皱, 呈深绿色, 植株矮小, 叶缘朝上卷曲和叶面积缩小。缺磷时间过长会对生长造成严重影响, 整个叶片呈紫红色且向内卷曲, 叶片数量减少, 根茎比缩小, 薯块内部甚至出现铁锈色痕迹, 侧根数量、根表面积和根冠比也明显降低^[31,32]。

无机磷也是细胞膜磷脂分子层的结构成分, 在维持膜的完整性和功能上具有重要作用。长时间缺磷会引起细胞膜脂的过氧化反应, 破坏膜结构的完整性, 造成细胞膜透性改变, 使内含物发生外渗^[33]。马铃薯缺磷会引起叶绿素含量的明显下降, 直接影响着叶绿素的合成和光合反应进程, 同时造成细胞内活性氧累积, 导致更多叶绿素分解^[34,35]。另外, 缺磷会对超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)等调节酶的表达产生影响, 长时间的磷胁迫会使酶活性逐渐降低^[36]。另外, 低磷同样影响了碳水化合物的转化和同化物的根茎组织间的运输, 使叶中糖过度积累而引起叶片皱缩和发黄以及根组织淀粉的积累^[37], 这些异常变化在玉米中同样被发现^[38]。长时间的磷胁迫对糖酵解、三羧酸循环和有机酸代谢通路均产生明显限制作

用, 通路中的部分酶, 如催化己糖磷酸化的尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸酶(UDP-glucose pyrophosphorylase, UGP)、焦磷酸酶(Pyrophosphatase, PPase)、磷酸果糖激酶(Phosphofructokinase, PFK)、参与缺氧诱导反应的己糖激酶(Hexokinase, HK)等均会出现表达量和生理活性的降低。

4 马铃薯磷胁迫响应机制的研究

4.1 马铃薯响应磷胁迫的形态学和生理机理

为适应低磷胁迫, 植物也在形态特征和代谢水平上进化出了有效的响应机制^[3,35]。当植物处于缺磷状态时, 根系的形态结构会在相关基因调控下发生改变, 主根会降低生长速度, 而侧根在总长度和密度方面均有明显的再生长, 以扩大根面积来提高对磷离子的吸收^[39]。研究发现, 马铃薯中与细胞生长相关的赤霉素、生长素等植物激素含量明显上升, 有效地促进了根分生组织的分裂和根的生长。此外, 光合产物在分配上也发生了与小麦等作物相似改变, 马铃薯中更多的同化物流向根以促进根系统的再发育^[40]。另外, 植株根冠比会减小, 部分老叶会自动凋亡, 将回收的磷输送至新的叶茎组织再利用以缓解缺磷症状^[41]。在生理水平上, 各种磷酸酶、磷脂酶、核酸酶等水解酶的合成和分泌量会低于正常水平, 以减少腺苷酸的使用, 实现有价值的磷回收来维持细胞环境的正常磷水平^[42]。马铃薯在短期磷胁迫下, 磷酸烯醇式丙酮酸羧化激酶(Phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPCK)、酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)、PPase等代谢酶的比活力会明显升高, 而糖酵解、三羧酸循环和有机酸代谢途径中一些关键酶[UGP、PFK、果糖-1,6-二磷酸酶(Fructose-1,6-bisphosphatase, FBPase)]、NADP依赖性甘油醛-3-磷酸脱氢酶(NADP-Glyceraldehyde-3-Phosphate Dehydrogenase, NADP-GAPDH)和苹果酸脱氢酶(Malate dehydrogenase, MDH)也表现出较高的比活力和表达量, 这可能是因为缺磷刺激了相关基因的转录和激酶蛋白的过量表达^[43]。另外, 研究发现, 拟南芥和水稻等植物根系的表皮和外皮层也能够通过分泌特异性水解酶(AtPAP12, AtPAP26和OsPAP10c)来提高对土壤固化磷的酶解, 促进

根的吸收, 但马铃薯相关水解酶的功能鉴定尚缺乏详细的研究^[44,45]。

4.2 马铃薯磷胁迫响应的分子机制

转录因子在调节植物生长发育方面起着重要作用, 其转录是植物调节体内磷稳态的主要步骤。目前, 在拟南芥和水稻等模式植物中, 已鉴定了大量响应磷胁迫的 MYB、WRKY、bHLH 和 bZIP 类转录因子^[46-49]。其中, 磷转录因子 (Phosphate transcription factor, PTF) 属于 bHLH 类转录因子家族, 能够在植物遭受磷含量不足时明显上调表达, 通过直接和间接的调节作用来缓解磷胁迫带来的生长限制。研究发现, 玉米 *ZmPTF1*, 水稻 *OsPTF1* 和大豆 *GmPTF1* 的超量表达均能够增强植物根冠的分蘖能力, 提高植株的干物质重和磷含量, 有效地缓解缺磷生长的不良症状, 提高植物的生存率^[48]。另外, 其他类型的转录因子 (*TaWRKY72b*、*StMYB44*) 也被相继发现, 他们能够通过各种方式调节低磷水平下植物的磷效率, 保证正常的生长^[50,51]。

磷转运体 (Phosphate transporter, PHT) 直接影响着植物对磷营养的吸收, 转运和再分配。目前, 已鉴定和研究了水稻、玉米、小麦、大豆、高粱等作物中 *PHTs* 基因的家族成员, 他们位于植物的各个组织和细胞器, 协同实现植物对磷营养的摄取和再分配^[52-56]。另外, 已也完整鉴定了马铃薯的 *PHTs* 家族成员, 其中, *StPHT1s* 成员主要参与了根和叶中磷酸盐的移动, 而 *StPHT3s* 只在磷胁迫诱导下会大量表达。此外, *PHTs* 基因的表达还与胁迫时间有关, 且在环境的磷水平状态和植物组织上存在表达的特异性, 能够在磷的获取和活化中具有多重作用^[57,58]。

植物在磷胁迫下, 部分次生代谢和应激反应相关的基因会发生表达改变。在拟南芥、水稻和玉米中发现, 细胞色素 P450 和过氧化物酶等编码基因也出现了异常表达, 他们通过影响代谢和光合反应等协助植物降低磷胁迫的不利影响^[59,60]。此外, 磷胁迫下马铃薯中一些调节糖脂和鞘脂合成的关键基因表达量也明显升高, 如糖基转移酶、1,2-二酰基甘油、3- β -半乳糖基转移酶、二酰基甘油合酶和核黄素激酶等, 这可能是由于糖脂和

鞘脂能在一定程度替代磷脂维持膜的结构和功能所致^[61]。

5 磷高效利用育种展望

马铃薯通过摄取土壤中的磷营养来保证正常的生长, 但土壤缺磷会对植株茎叶生长, 干物质积累和块茎发育造成不利影响, 严重时导致块茎产量和质量品质的降低^[4]。为了适应环境限制, 保持正常生长, 马铃薯也在分子和生理水平上进化出了复杂的调控机制来缓解环境胁迫带来的生长障碍。液泡是植物细胞中重要的储磷库, 能够在一定程度上进行组织内无机磷的转移, 维持细胞微环境中磷酸盐的平衡。*SPX-MFS* 作为调节液泡进行磷酸盐交换的关键控制基因, 在维持植物组织磷平衡中发挥着重要功能, 但目前对其在植物中具体的控制作用还研究尚少^[62,63]。另外, 丛植根菌是一类能够协助根组织细胞在磷胁迫条件下提高无机磷的吸收, 缓解植物缺磷生长的共生因子, 但对其协助马铃薯响应磷胁迫的具体机制尚不十分明确^[64]。Wang 等^[65]试验发现, 马铃薯适当的磷胁迫能够提高植株的抗干旱水平, 这可能是磷胁迫导致马铃薯植株形态特征和生理水平代谢改变引起的, Boussiba 等^[66]将植物某些方面适度缺失能够增强部分抗逆能力的现象认为是一种交叉适应。

磷转运体 (PHT) 作为磷酸盐吸收、转运和分配的关键协助蛋白, 广泛分布于植物各组织和细胞器中。磷转录因子 (PTF) 是调节植物适应低磷胁迫的前期调控因子, 能够与 PHT 在调整植物响应磷胁迫, 提高磷效率的过程中发挥着重要作用, 他们的功能也已在拟南芥、水稻等植物中被大量研究^[67,68]。因此, 应该对马铃薯 PHT 和 PTF 成员进行详细的鉴定和分析以研究其功能上的差异, 然后利用基因工程育种的方法提高关键调控基因在植株磷胁迫下的表达水平, 是缓解磷胁迫的有效手段。表观性状会受到一个或多个基因在转录、翻译等水平的多层次调控。此外, 使用 QTL 等基因标记技术对磷酸盐调节相关的基因进行染色体的准确定位, 以便研究基因连锁关系和遗传规律, 对育种规模和后代基因型进行预测, 提高育种效率。另外, 回交和单倍体技术也是培育稳定遗传

纯合基因型品种的有效方法^[69,70]。目前, 对水稻、小麦等作物的磷胁迫响应机制研究较多。因此, 该综述在参考国内外研究的基础上, 对马铃薯磷胁迫条件下, 相关调控机制进行了总结, 并为培育和筛选磷高效利用的马铃薯品种提供有效的育种策略。

【参 考 文 献】

- [1] 谢从华. 马铃薯产业的现状与发展 [J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2012(1): 1-4.
- [2] 陈磊, 王盛峰, 刘自飞, 等. 低磷条件下植物根系形态反应及其调控机制 [J]. 中国土壤与肥料, 2011(6): 1-12.
- [3] Theodorou M E, Plaxton W C. Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation [J]. Plant Physiology, 1993, 133(2): 339-344.
- [4] Grennan A K. Phosphate accumulation in plants: signaling [J]. Plant Physiology, 2008, 148(1): 3-5.
- [5] 刘建中, 李振声, 李继云. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性 [J]. 生态农业研究, 1994(1): 18-25.
- [6] 李继云, 刘秀娣, 周伟, 等. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究 [J]. 中国科学: B辑, 1995(1): 41-48.
- [7] Herrera-Estrella L, López-Arredondo D. Phosphorus: the underrated element for feeding the world [J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(6): 461-463.
- [8] Grant R F, Heaney D. Inorganic phosphorus transformation and transport in soils: mathematical modeling in ecosys [J]. Soil Science Society of America Journal, 1997, 61(3): 752-764.
- [9] 王继红, 刘景双, 于君宝, 等. 农田生态系统氮、磷肥的环境效应 [J]. 吉林农业大学学报, 2003(3): 327-331.
- [10] Pan X, Lin L, Huang Z, *et al.* Distribution characteristics and pollution risk evaluation of the nitrogen and phosphorus species in the sediments of lake Erhai, southwest China [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2019, 26(2): 22295-22304.
- [11] Cordell D, Drangert J O, White S. The story of phosphorus: global food security and food for thought [J]. Global Environmental Change, 2009, 19(2): 292-305.
- [12] Shenoy V V, Kalagudi G M. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping [J]. Biotechnology Advances, 2005, 23(7-8): 501-513.
- [13] 耿雷跃, 崔士友, 张丹, 等. 大豆磷效率QTL定位及互作分析 [J]. 大豆科学, 2007(4): 460-466.
- [14] 陈波浪, 盛建东, 蒋平安, 等. 不同基因型棉花磷效率特征及其根系形态的差异 [J]. 棉花学报, 2014, 26(6): 506-512.
- [15] 王艳, 李晓林, 张福锁. 不同基因型植物低磷胁迫适应机理的研究进展 [J]. 中国生态农业学报, 2000(4): 36-38.
- [16] 郭玉春. 不同基因型水稻对低磷胁迫的响应及其分子机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2005.
- [17] 陈春霞, 胡延玉, 倪苏, 等. 5个马铃薯品种组培幼苗的磷效率差异研究 [J]. 中国马铃薯, 2008, 22(6): 332-336.
- [18] Daoui K, Mrabet R, Benbouaza A, *et al.* Responsiveness of different potato (*Solanum tuberosum* L.) varieties to phosphorus fertilizer [J]. Procedia Engineering, 2014, 83: 344-347.
- [19] 吴静, 杨小华, 徐宝连, 等. 鲁西南地区早春马铃薯生长发育规律研究 [J]. 河南农业, 2018(10): 18-19.
- [20] Melandri A B, Fabbri E, Melandri B A. Energy transduction in photosynthetic bacteria. VIII. activation of the energy-transducing ATPase by inorganic phosphate [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1975, 376(1): 82-88.
- [21] 申俊江, 王国强. 叶绿体类囊体膜蛋白质磷酸酯酶 [J]. 植物生理学报, 1998(4): 241-245.
- [22] Viil J, Ivanova H, Prnik T. Light- and CO₂-saturated photosynthesis: enhancement by oxygen [J]. Photosynthesis Research, 2006, 88(3): 357.
- [23] Lauer M J, Pallardy S G, Blevins D G, *et al.* Whole leaf carbon exchange characteristics of phosphate deficient soybeans (*Glycine max* L.) [J]. Plant Physiology, 1989, 91(3): 848-854.
- [24] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀, 等. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 1997(3): 201-208.
- [25] 高聚林, 刘克礼, 张宝林, 等. 马铃薯干物质积累与分配规律的研究 [J]. 中国马铃薯, 2003, 17(4): 209-212.
- [26] Yang J R, Wang C S, Li J Q, *et al.* Accumulation and distribution of dry matter in potato [J]. Acta Agriculture Boreali-occidentalis Sinica, 2004, 13(3): 118.
- [27] Hammond J P, Broadley M R, Bowen H C, *et al.* Gene expression changes in phosphorus deficient potato (*Solanum tuberosum* L.) leaves and the potential for diagnostic gene expression markers [J]. PLoS ONE, 2011, 6(9): e24606.
- [28] 曹琬, 苗相伟, 时雯雯. 玉米耐低磷机制的研究进展与磷高效育种展望 [J]. 种子世界, 2015(4): 20-22.

- [29] 刘毅志, 杜维岩, 李新政. 小麦缺磷症状及磷肥的增产效果 [J]. 土壤肥料, 1978(1): 25–28.
- [30] 刘海旭, 吴俊江, 王金生, 等. 大豆耐低磷研究进展 [J]. 大豆科学, 2017, 36(4): 639–644.
- [31] Houghland G V C. The influence of phosphorus on the growth and physiology of the potato plant [J]. American Potato Journal, 1960, 37(4): 127–138.
- [32] 郝贵全. 马铃薯缺素症的田间表现 [J]. 现代农业, 2018(3): 38–40.
- [33] 刘厚诚, 邝炎华, 陈日远. 缺磷胁迫下长豇豆幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的变化 [J]. 园艺学报, 2003(2): 215–217.
- [34] 赵映琴, 刘玉汇, 王丽, 等. 低磷胁迫下马铃薯试管苗生长及生理指标变化研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(5): 183–187.
- [35] 杨乾, 杨宏羽, 刘玉汇, 等. 马铃薯适应低磷胁迫的生理生化效应 [J]. 分子植物育种, 2011, 9(2): 224–229.
- [36] 陈声奇, 陈爱珠, 周畅. 植物忍耐低磷胁迫机理的研究进展 [J]. 湖南农业科学, 2007(2): 43–46.
- [37] Hammond J P, White P J. Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(1): 93–109.
- [38] Calderon-Vazquez C, Ibarra-Laclette E, Caballero-Perez J, et al. Transcript profiling of *Zea mays* roots reveals gene responses to phosphate deficiency at the plant- and species-specific levels [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(9): 2479–2497.
- [39] 孙海国, 张福锁. 小麦根系生长对缺磷胁迫的反应 [J]. 植物学报, 2000, 42(9): 913–919.
- [40] Smalle J, Straeten D V D. Ethylene and vegetative development [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 100(3): 593–605.
- [41] Tran H T, Hurley B A, Plaxton W C. Feeding hungry plants: The role of purple acid phosphatases in phosphate nutrition [J]. Plant Science, 2010, 179(1–2): 14–27.
- [42] He J Z, Dorion S, Lacroix, et al. Sustained substrate cycles between hexose phosphates and free sugars in phosphate-deficient potato (*Solanum tuberosum*) cell cultures [J]. Planta, 2019, 149(5): 1319–1336.
- [43] Gregory A L, Hurley B A, Tran H T, et al. *In vivo* regulatory phosphorylation of the phosphoenolpyruvate carboxylase AtPPC1 in phosphate-starved *Arabidopsis thaliana* [J]. Biochemical Journal, 2009, 420(1): 57–65.
- [44] Robinson W D, Park J, Tran H T, et al. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(18): 6531–6542.
- [45] Lu L, Qiu W, Gao W, et al. OsPAP10c, a novel secreted acid phosphatase in rice, plays an important role in the utilization of external organic phosphorus [J]. Plant, Cell and Environment, 2016, 39(10): 2247–2259.
- [46] Devaiah B N, Madhuvanthi R, Karthikeyan A S, et al. Phosphate starvation responses and gibberellic acid biosynthesis are regulated by the MYB62 transcription factor in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2009, 2(1): 43–58.
- [47] Su T, Xu Q, Zhang F C, et al. WRKY42 modulates phosphate homeostasis through regulating phosphate translocation and acquisition in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2015, 167(4): 1579–1591.
- [48] Yi K, Wu Z, Zhou J, et al. OsPTF1, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice [J]. Plant Physiology, 2005, 138(4): 2087–2096.
- [49] Devaiah B N, Nagarajan V K, Raghothama K G. Phosphate homeostasis and root development in *Arabidopsis* are synchronized by the zinc finger transcription factor ZAT6 [J]. Plant Physiology, 2007, 145(1): 147–159.
- [50] 苗鸿鹰, 赵金峰, 李小娟, 等. 转录因子基因 *TaWRKY72b-1* 的克隆、表达及在烟草中表达对植株磷效率的影响 [J]. 作物学报, 2009, 35(11): 2029–2036.
- [51] Zhou X, Zha M, Huang J, et al. StMYB44 negatively regulates phosphate transport by suppressing expression of PHOSPHATE1 in potato [J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(5): 1265–1281.
- [52] Nussaume L, Kanno S, Javot H, et al. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters [J]. Frontiers in Plant Science, 2011, 2(83): 83.
- [53] Liu F, Xu Y, Jiang H, et al. Systematic identification, evolution and expression analysis of the *Zea mays* PHT1 gene family reveals several new members involved in root colonization by *Arbuscular mycorrhizal* fungi [J]. International Journal of Molecular Science, 2016, 17(6): E930.
- [54] Teng W, Zhao Y Y, Zhao X Q, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of PHT1 phosphate transporters in wheat [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 543.

- [55] Fan C, Wang X, Hu R B, *et al.* The pattern of *phosphate transporter 1* genes evolutionary divergence in *Glycine max* L. [J]. BMC Plant Biology, 2013, 13(1): 48.
- [56] Walder F, Brulé D, Koegel S, *et al.* Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the *Phl1* family in sorghum and flax [J]. New Phytologist, 2015, 205(4): 1632–1645.
- [57] Liu B, Zhao S, Wu X, *et al.* Identification and characterization of phosphate transporter genes in potato [J]. Journal of Biotechnology, 2017, 264: 17–28.
- [58] Guo B, Irigoyen S, Fowler T B, *et al.* Differential expression and phylogenetic analysis suggest specialization of plastid-localized members of the *PHT4* phosphate transporter family for photosynthetic and heterotrophic tissues [J]. Plant Signal and Behavior, 2008, 3(10): 784–790.
- [59] Misson J, Raghothama K G, Jain A, *et al.* A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2005, 102(33): 11934–11939.
- [60] Secco D, Jabnour M, Walker H, *et al.* Spatio-temporal transcript profiling of rice roots and shoots in response to phosphate starvation and recovery [J]. The Plant Cell, 2013, 25(11): 4285–4304.
- [61] Hartel H, Dormann P, Benning C. DGD1-independent biosynthesis of extraplastidic galactolipids after phosphate deprivation in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2000, 97(19): 10649–10654.
- [62] Wang C, Yue W, Ying Y, *et al.* Rice SPX-major facility superfamily3, a vacuolar phosphate efflux transporter, is involved in maintaining phosphate homeostasis in rice [J]. Plant Physiology, 2015, 169(4): 2822–2831.
- [63] Liu T Y, Huang T K, Yang S Y, *et al.* Identification of plant vacuolar transporters mediating phosphate storage [J]. Nature Communications, 2016, 7: 11095.
- [64] McArthur D, Knowles N R. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the response of potato to phosphorus deficiency [J]. Plant Physiology, 1993, 101(1): 147–160.
- [65] Wang X Y, Zhu T, Zou X, *et al.* Drought tolerance enhanced by phosphorus deficiency in potato plants [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(5): 875–883.
- [66] Boussiba S, Rikin A, Richmond A E. The role of abscisic acid in cross-adaptation of tobacco plants [J]. Plant Physiology, 1975, 56(2): 337–339.
- [67] Karlsson P M, Herdean A, Adolfsson L. The *Arabidopsis* thylakoid transporter *PHT4; 1* influences phosphate availability for ATP synthesis and plant growth [J]. The Plant Journal, 2015, 84(1): 99–110.
- [68] Jia H, Ren H, Gu M, *et al.* The Phosphate transporter gene *OsPhl1;8* is involved in phosphate homeostasis in rice [J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 1164–1175.
- [69] Sabu K K, Abdullah M Z, Lim L S, *et al.* Development and evaluation of advanced backcross families of rice for agronomically important traits [J]. Communications in Biometry and Crop Science, 2006, 1(2): 111–123.
- [70] 简银巧, 李广存, 段绍光, 等. 马铃薯双单倍体产生的研究进展 [C]//金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与美丽乡村. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2020: 175–179.