

## 植物中肌醇磷酸激酶研究进展

赵雪怡 杨明雨 李湘 司林菡 王南  
刘伟灿 董园园 李晓薇 王法微\*

(吉林农业大学生命科学学院, 长春 130118)

**摘要** 肌醇磷酸激酶家族在真核生物信号传导与代谢调控中占据核心地位, 在植物生长发育与环境适应中发挥关键作用。该家族包含肌醇多磷酸激酶(IPK2)、肌醇五磷酸2-激酶(IPK1)、肌醇1,3,4-三磷酸5/6-激酶(ITPK)及二磷酸肌醇五磷酸激酶(VIH)等成员, 通过协同催化肌醇六磷酸(InsP<sub>6</sub>)及其衍生物合成, 构建复杂的磷酸化网络。该文系统回顾了植物中肌醇磷酸激酶的分类特征、代谢途径及其在植物中的生物学功能, 重点阐述了其在介导植酸合成、磷信号传导及逆境响应中的核心作用。目前, 肌醇磷酸激酶研究已在代谢通路解析及关键信号分子功能鉴定等方面取得显著进展, 但在激酶底物选择性调控及信号网络分子机理层面仍存在认知空白, 同时, 缺乏用于动态示踪肌醇焦磷酸分布的高灵敏度原位检测技术。应用方面, 操纵肌醇磷酸代谢在改良种子植酸含量与磷利用效率中展现出潜力, 但实现精准调控仍是当前的研究瓶颈。未来研究需整合多组学、结构生物学及合成生物学等前沿技术, 深入解析其作用机制, 为培育高产、抗逆、磷高效利用的农作物品种提供理论支撑, 助力农业可持续发展与生态保护, 并为应对全球粮食安全挑战提供新理论依据与育种实践方案。

**关键词** 植物; 肌醇磷酸激酶; 信号传导; 逆境响应; 生长发育

中图分类号: Q943.2 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.06.002

## Research Progress on Inositol Phosphate Kinases in Plants

ZHAO Xueyi YANG Mingyu LI Xiang SI Linhan WANG Nan  
LIU Weican DONG Yuanyuan LI Xiaowei WANG Fawei\*

(College of Life Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118)

**Abstract** The inositol phosphate kinase family plays a central role in eukaryotic signaling and metabolic regulation, and critical functions in plant growth, development, and environmental adaptation. This family includes members such as inositol polyphosphate kinase (IPK2), inositol pentakisphosphate 2-kinase (IPK1), inositol 1, 3, 4-trisphosphate 5/6-kinase (ITPK), and diphosphoinositol pentakisphosphate kinase (VIH), which collaboratively catalyze the synthesis of inositol hexakisphosphate (InsP<sub>6</sub>) and its derivatives to establish complex phosphorylation networks. This paper systematically reviewed the classification characteristics, metabolic pathways, and biological functions of inositol phosphate kinases in plants, with a specific focus on their central roles in mediating phytic acid biosynthesis, phosphorus signaling, and stress responses. Significant progress has been made in elucidating metabolic pathways and identifying the functions of key signaling molecules. However, substantial knowledge gaps remained regarding the regulatory mechanisms of kinase substrate selectivity and the molecular basis of signaling networks. Additionally, there was a lack of highly sensitive *in situ* detection techniques for dynamically tracing the distribution of inositol pyrophosphates. In terms of applications, manipulating inositol phosphate metabolism showed potential for improving seed phytic acid content and phosphorus utilization efficiency, yet achieving precise regulation remained a current bottleneck. Future research should integrate cutting-edge technologies such as multi-omics, structural biology, and synthetic biology to further elucidate the underlying mechanisms. This will provide theoretical support for

基金项目: 吉林省科技发展计划项目中青年科技创新人才(团队)培育项目(20250601053RC)。

第一作者简介: 赵雪怡(2000—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物分子生物学研究。

\* 通信作者: E-mail: wangfawei@jlau.edu.cn.

收稿日期: 2025年4月10日。

developing crop varieties with high yield, stress resilience, and enhanced phosphorus use efficiency, thereby contributing to agricultural sustainability and ecological conservation, and offering new theoretical foundations and practical breeding strategies to address global food security challenges.

**Key words** plant; inositol phosphate kinases; signal transduction; stress responses; growth and development

在真核生物生命活动中,肌醇磷酸激酶家族扮演不可或缺的角色,其通过精确调控肌醇多磷酸的生物合成与代谢,深度参与细胞信号传导、物质代谢及生理过程调控等关键环节。肌醇多磷酸作为细胞内重要的信号分子,在DNA损伤修复、mRNA核质转运、染色质重构等核心生物学事件中发挥关键作用,与生物体的生长、发育及环境适应能力密切相关。

在植物研究相关领域,肌醇磷酸激酶功能研究具有重要的理论和实践意义。植物作为固着生物,长期面临复杂多变的环境,如盐渍、干旱、磷胁迫等非生物胁迫及病原菌侵染、昆虫取食等生物胁迫,这些因素对其生长发育和生存繁衍构成威胁。与此同时,植物自身的生长发育进程,如根系发育、生殖过程及激素信号传导等,也需要精细的调控机制。肌醇磷酸激酶家族通过参与植酸合成、磷稳态调控及植物对生物和非生物胁迫的响应,在植物环境适应和生长发育过程中发挥关键作用。

近年来,随着分子生物学、基因组学等技术的飞速发展,植物肌醇磷酸激酶领域的研究取得了显著进展,逐步揭示了其在植物生命活动中的作用机制。本文综述了植物肌醇磷酸激酶的分类特征、代谢途径及生物学功能,重点揭示了其在植酸合成、磷信号传导及逆境响应中的核心作用,并总结了当前在代谢通路与关键信号分子功能解析方面取得的重要进展。深入探究植物肌醇磷酸激酶的作用机制,不仅有助于揭示植物生长发育和环境适应的分子机制,还可为培育高产、抗逆、磷高效利用的农作物品种提供理论支持,对保障农业安全和农业可持续发展具有重要意义。

## 1 肌醇磷酸激酶家族的分类

在真核生物中,可溶性肌醇磷酸盐(inositol phosphates, IPs)生物合成主要依赖4个高度保守的激酶家族。肌醇磷酸激酶是真核生物中调控肌醇多磷酸代谢的核心酶类,通过磷酸化或焦磷酸化修饰肌醇环上的羟基,生成多样化的信号分子。根据催化机制、结构域特征及进化分布,该家族可

系统分为4类:肌醇多磷酸激酶(inositol polyphosphate kinase, IPK; PF03770)、肌醇五磷酸2-激酶(inositol pentakisphosphate 2-kinase, IPPK/IP5-2K/IPK1; PF06090)<sup>[1]</sup>、肌醇1,3,4-三磷酸5/6-激酶(inositol pentakisphosphate 2-kinase, ITPK; PF05770)<sup>[2]</sup>及二磷酸肌醇五磷酸激酶(diphosphoinositol pentakisphosphate kinase, PPIP5K/Vip/VIH),并已在Pfam数据库(<https://pfam.xfam.org/>)中完成系统注释。这些激酶在动植物中展现出显著的功能分化和进化适应性。

肌醇多磷酸激酶的研究最为深入,依据底物特异性和催化位点分为3个亚类:IP3-3激酶(I(1,4,5)P<sub>3</sub>-3 kinase, IP3-3K)、肌醇磷酸多激酶(inositol phosphate multikinase, IPMK/Arg82/IPK2)和肌醇六磷酸激酶(inositol hexakisphosphate kinase, IP6K/Kcs1)<sup>[3]</sup>。IP3-3K专一性催化I(1,4,5)P<sub>3</sub>的6位羟基磷酸化,生成I(1,4,5,6)P<sub>4</sub>,直接调控钙信号通路,广泛存在于后生动物中<sup>[4]</sup>。IPK2(如酵母Arg82和哺乳动物IPMK)具有广谱底物活性,可依次磷酸化肌醇三磷酸至六磷酸(InsP<sub>3</sub>~InsP<sub>6</sub>)<sup>[3]</sup>。IP6K则专一性催化InsP<sub>6</sub>的5位羟基焦磷酸化,生成高能信号分子InsP<sub>7</sub>,在能量代谢与磷酸稳态中起核心作用<sup>[5]</sup>。IPK家族在动物中显著扩增(如人类含7种IPK),而在真菌中仅保留基础成员<sup>[6]</sup>,反映了其对复杂信号网络的适应性需求。值得注意的是,植物基因组中缺乏IP3K与IP6K同源基因,暗示其代谢通路的独特性<sup>[3]</sup>。

IPK1专一性催化Ins(1,3,4,5,6)P<sub>5</sub>的2位羟基磷酸化,生成InsP<sub>6</sub>,被视为植酸合成的终末步骤<sup>[1]</sup>。尽管多数真核生物中IPK1为单拷贝(如人类和酵母),但在植物中呈现多拷贝化,以支持液泡中植酸的大量储存<sup>[7]</sup>。然而,部分寄生生物完全缺失IPK1,暗示其可能依赖宿主获取植酸或通过替代途径完成合成<sup>[8]</sup>。这一现象挑战了InsP<sub>6</sub>普遍存在于真核生物的固有认知,提示不同物种可能演化出差异化的磷酸代谢策略。

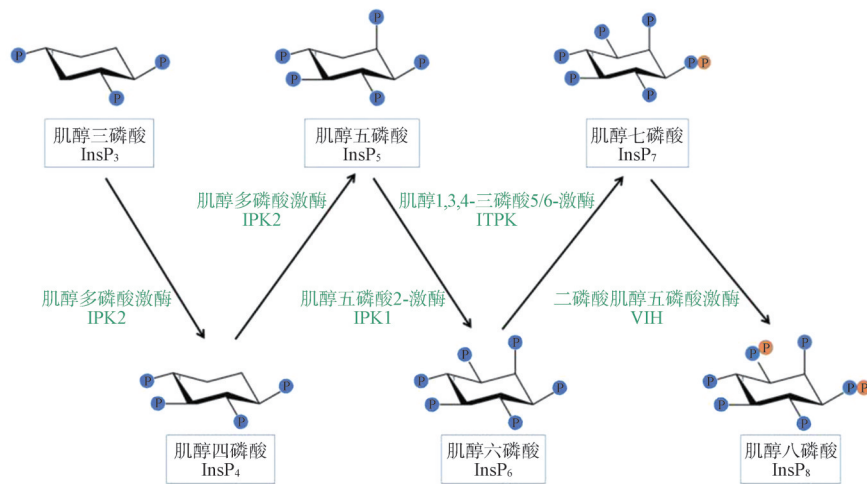
ITPK家族凭借底物混杂性,可参与多种肌醇磷酸代谢<sup>[9]</sup>。在植物中,ITPK家族经历了显著扩增,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)含4个成员(IT-

PK1~ITPK4), 水稻 (*Oryza sativa*) 则含 6 个成员<sup>[10]</sup>。系统发育分析显示, 植物 ITPK 分化为功能特化的亚群, 例如, 拟南芥 ITPK4 与水稻 ITPK6 构成独立分支, 可能承担独特的代谢功能<sup>[11]</sup>。值得注意的是, 植物 ITPK 部分成员 (如 ITPK1/2) 可催化  $\text{InsP}_6$  生成  $\text{InsP}_7$ , 弥补植物中 IP6K 的缺失。这种功能冗余与多样性暗示植物通过 ITPK 的进化创新, 构建了独特的肌醇焦磷酸合成途径。

VIH 家族以其独特的双功能结构域为标志, N 端激酶域催化  $\text{InsP}_7$  至  $\text{InsP}_8$  的焦磷酸化, 而 C 端磷酸酶域可能参与代谢反馈调控<sup>[12]</sup>。在动物中, 通过调控磷酸输出蛋白嗜性和嗜性逆转录病毒

受体 1 (xenotropic and polytropic retrovirus receptor 1, XPR1) 维持细胞内磷酸稳态<sup>[13]</sup>; 植物中的同源蛋白 (如 VIH 家族) 则整合茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 信号通路, 参与抗病响应<sup>[14]</sup>。尽管激酶域在真核生物中高度保守, 但其功能在动植物间显著分化。例如, 植物中 VIH 蛋白通过生成  $\text{InsP}_8$  调控磷饥饿响应, 而动物中 PPIP5K 则更多聚焦于能量代谢<sup>[15]</sup>。

植物中肌醇磷酸激酶家族 (包括 IPK2、IPK1、ITPK 和 VIH 等成员) 通过特异性催化肌醇分子不同位点的磷酸化或焦磷酸化, 构建了复杂的肌醇多磷酸代谢网络 (图 1)。



IPK2 催化  $\text{Ins}(1,4,5)\text{P}_3$  的 6 位羟基磷酸化生成  $\text{Ins}(1,4,5,6)\text{P}_4$ , 并进一步催化 3 位磷酸化生成  $\text{Ins}(1,3,4,5,6)\text{P}_5$ ; IPK1 催化  $\text{Ins}(1,3,4,5,6)\text{P}_5$  的 2 位羟基磷酸化生成  $\text{InsP}_6$ ; ITPK 进一步催化  $\text{InsP}_6$  生成  $\text{InsP}_7$ ; VIH 催化  $\text{InsP}_7$  至  $\text{InsP}_8$  的焦磷酸化。

IPK2 phosphorylates the 6-hydroxyl group of  $\text{Ins}(1,4,5)\text{P}_3$  to synthesize  $\text{Ins}(1,4,5,6)\text{P}_4$ , and subsequently catalyzes 3-hydroxyl phosphorylation to generate  $\text{Ins}(1,3,4,5,6)\text{P}_5$ ; IPK1 phosphorylates the 2-hydroxyl group of  $\text{Ins}(1,3,4,5,6)\text{P}_5$  to produce  $\text{InsP}_6$ ; ITPK further catalyzes  $\text{InsP}_6$  to synthesize  $\text{InsP}_7$ ; VIH mediates the pyrophosphorylation of  $\text{InsP}_7$  to  $\text{InsP}_8$ .

图 1 植物中肌醇磷酸激酶磷酸化网络

Fig.1 The phosphorylation network of inositol phosphate kinase in plant

## 2 肌醇磷酸代谢与植物调控机制

生物体充分利用肌醇的代谢稳定性和易合成特性, 不仅将其作为重要的渗透调节物质<sup>[16]</sup>, 更通过复杂的磷酸化修饰构建了庞大的信号分子家族, 包括脂质结合的肌醇磷酸和可溶性肌醇磷酸盐。值得注意的是, 当焦磷酸基团与肌醇环结合时 (如  $\text{InsP}_7$  和  $\text{InsP}_8$  等肌醇焦磷酸盐), 其信号网络的分子复杂性显著增加<sup>[17-18]</sup>。这些具有高极性和高能磷酸键的分子, 因在真核生物中广泛参与能量代谢调控、磷酸稳态维持及免疫应答等基础生

命过程<sup>[19-21]</sup>, 已成为 IPs 研究领域的核心对象。近年来, 研究者在多个蛋白质晶体结构中意外发现的 IPs 共结晶现象, 进一步印证了该信号网络的复杂程度<sup>[21]</sup>。研究者致力于开发新型分析方法, 以期实现不同 IPs 分子的精确示踪及其浓度分布的动态监测<sup>[22-25]</sup>。

IPK2 因其 3/6-激酶多功能性及广泛的底物适应性, 成为该家族中研究最深入的成员<sup>[3]</sup>。在真核生物的细胞信号传导网络中, IPK2 通过调控胞内肌醇多磷酸水平, 介导其在真核细胞中作为第二信使的生物学功能<sup>[26-28]</sup>; IPK2 在真核生物中具有

高度保守的催化功能,可将 $\text{InsP}_3$ 依次磷酸化为 $\text{InsP}_4$ 和 $\text{InsP}_5$ <sup>[29]</sup>,二者均为 $\text{InsP}_6$ 生物合成的关键前体。Zhan等<sup>[30]</sup>证实 $\text{AtIPK2}\alpha/\text{AtIPK2}\beta$ 在拟南芥花粉发育、花粉管导向及胚胎发生过程中具有功能冗余性。相关研究先后在盐芥(*Thellungiella halophila*)( $\text{ThIPK2}$ )<sup>[31]</sup>、大豆(*Glycine max*)( $\text{GmIPK2}$ )<sup>[32]</sup>及水稻( $\text{OsIPK2}$ )<sup>[33]</sup>等植物中陆续发现其直系同源基因。

IPK1作为植酸生物合成的关键酶,通过催化 $\text{InsP}_3$ 向 $\text{InsP}_6$ 转化完成代谢终末步骤<sup>[34-36]</sup>。利用基因组编辑技术靶向编辑该基因,已展现出开发低植酸作物的潜力<sup>[37]</sup>。

植物ITPKs家族最初在玉米(*Zea mays*)种子中被鉴定为参与 $\text{InsP}_6$ 合成的关键酶<sup>[38]</sup>。与动物相比,植物基因组编码更多ITPKs基因家族成员:水稻包含6个 $\text{OsITPKs}$ 基因<sup>[11,39]</sup>,拟南芥则包含4个基因家族成员( $\text{AtITPK1}\sim\text{AtITPK4}$ )<sup>[10,40]</sup>。系统发育分析表明,拟南芥 $\text{AtITPK4}$ 基因与水稻 $\text{OsITPK6}$ 基因及地钱(*Marchantia polymorpha*) $\text{MpITPK2}$ 基因聚为一独立进化分支,而高等植物ITPKs基因可进一步划分为两类<sup>[2]</sup>,提示其功能分化可能早于陆生植物演化。尽管植物缺乏后生动物IP6K同源基因<sup>[41]</sup>,但ITPKs基因的功能冗余与多样性为其提供了替代性 $\text{InsP}_7$ 合成途径。未来研究需结合体内代谢流分析,解析不同ITPK亚类在时空特异性代谢途径(如 $\text{InsP}_8$ 合成)中的分工<sup>[8,42]</sup>,这将为阐明植物肌醇磷酸信号网络的独特性提供关键线索。

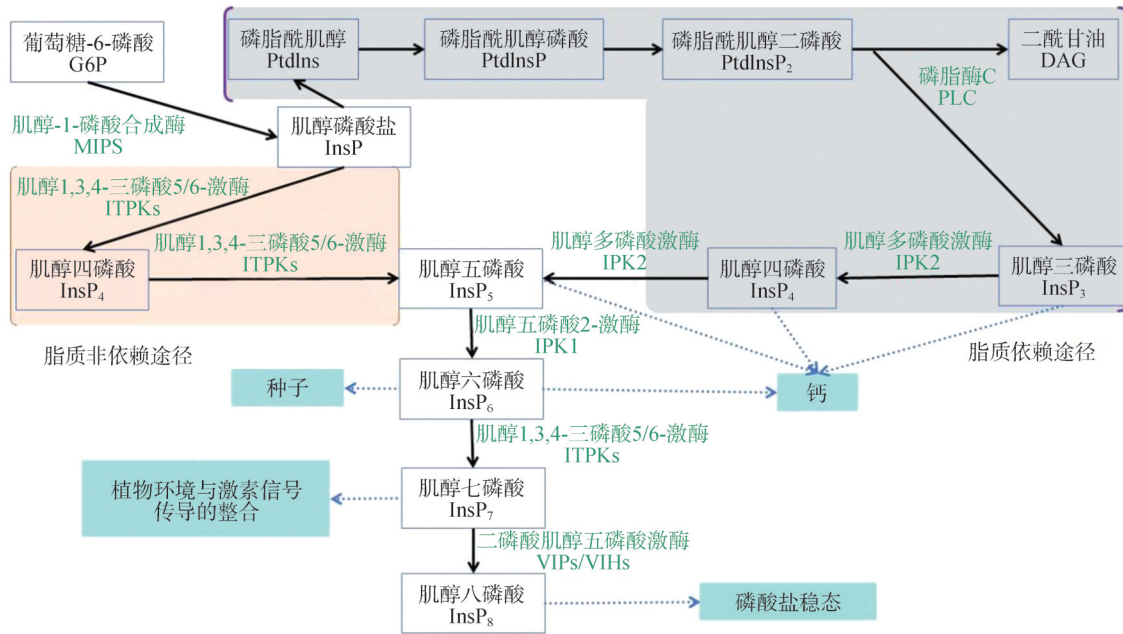
ITPK和VIH1/2在 $\text{InsP}_6$ 的生物合成过程中起协同作用,通过多步焦磷酸化反应生成肌醇焦磷酸(inositol pyrophosphates, PP- $\text{InsPs}$ )<sup>[14-15,43-45]</sup>。尽管早期研究通过生化分析推测马铃薯(*Solanum tuberosum*)<sup>[46]</sup>、大麦(*Hordeum vulgare*)<sup>[47]</sup>等植物存在高磷酸化 $\text{InsP}_6$ 异构体,但直至拟南芥 $\text{AtVIH}$ 基因的分子鉴定完成,才明确植物界普遍存在保守的焦磷酸激酶系统<sup>[48-50]</sup>。植物VIH蛋白具有独特的双功能结构域特征:N端含有ATP结合超家族结构域,C端则携带组氨酸磷酸酶催化模块<sup>[14-15,44,48]</sup>。功能研究<sup>[15]</sup>表明,VIH1/2通过与PP-IP5K类似的活性参与茉莉酸信号通路,介导植物病原防御反应,而催化生成的 $\text{InsP}_8$ 可特异性结合SPX结构域蛋白,进而调控PHR1转录因子的活性,实现对磷饥饿响应的精细调控。

肌醇磷酸激酶在植物中具有多种关键功能。

它通过催化 $\text{InsP}_6$ 合成,为植物生长和环境适应提供重要的分子基础。 $\text{InsP}_6$ 是一种关键的信号分子,广泛参与DNA损伤修复、mRNA核质转运、植物基础抗病性调控、染色质重构及程序性细胞凋亡等核心生物学过程<sup>[51-52]</sup>。此外, $\text{InsP}_6$ 还是肌醇焦磷酸 $\text{InsP}_7$ 和 $\text{InsP}_8$ 的前体分子,具有重要的商业应用价值<sup>[53-54]</sup>。在植物种子中, $\text{InsP}_6$ 作为磷储存的主要形式,为种子萌发期提供磷源、肌醇及矿物质<sup>[55]</sup>。然而,谷物中高含量的 $\text{InsP}_6$ 可能会螯合 $\text{Zn}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 等必需金属离子,降低这些微量元素的生物利用度,引发“隐性饥饿”等营养健康问题<sup>[56]</sup>。

肌醇磷酸激酶通过2条相互关联的途径合成 $\text{InsP}_6$ :脂质依赖性途径和非脂质依赖性途径<sup>[57]</sup>。 $\text{InsP}_6$ 的生物合成由3类特征性激酶(ITPK、IPK1、IPK2)协同催化,其磷酸化级联反应已通过遗传学证据系统阐释<sup>[58]</sup>。在脂质依赖性途径中,磷脂酶C水解磷脂酰肌醇磷酸形成 $\text{Ins}(1,4,5)\text{P}_3$ ,然后通过IPK2依次磷酸化为 $\text{InsP}_4$ 和 $\text{InsP}_5$ 。 $\text{IP}_3$ 是植物细胞内钙信号的重要调节因子<sup>[59]</sup>。在非脂质依赖性途径中,肌醇-3-磷酸合酶(D-myo-inositol 3-phosphate synthase, MIPS)催化葡萄糖-6-磷酸转化为 $\text{InsP}_3$ ,然后通过ITPK依次磷酸化形成 $\text{Ins}(1,4,5)\text{P}_3$ 、 $\text{Ins}(1,4,5,6)\text{P}_4$ 和 $\text{Ins}(1,3,4,5,6)\text{P}_5$ <sup>[60]</sup>。 $\text{InsP}_4$ 作为 $\text{InsP}_3$ 的磷酸化产物,可间接调节植物细胞内钙离子浓度, $\text{InsP}_3$ 、 $\text{InsP}_5$ 、 $\text{InsP}_6$ 等肌醇磷酸共同直接参与调节植物细胞内钙离子浓度<sup>[61]</sup>。ITPK催化 $\text{InsP}_6$ 焦磷酸化合成 $\text{InsP}_7$ ,VIH催化 $\text{InsP}_7$ 焦磷酸化合成 $\text{InsP}_8$ 。 $\text{InsP}_7$ 作为一种新型的G蛋白偶联受体(G protein-coupled receptor, GPCR)信使,能够响应环境信号和激素信号,调节植物生长发育和代谢过程<sup>[62]</sup>。 $\text{InsP}_8$ 是植物细胞内一种重要的信号分子,它通过与SPX1结合,调节植物磷信号调节因子PHR1活性,从而控制磷稳态平衡<sup>[44]</sup>,这一过程在植物磷稳态调控中具有重要作用(图2)。

植物肌醇磷酸激酶在植酸合成、磷稳态调控及植物应对生物和非生物胁迫过程中发挥关键作用。尽管目前在该领域已取得一定研究成果,但仍有许多问题亟待解决,如不同激酶在复杂代谢网络中的协同机制。未来研究需要综合运用多学科技术手段,深入剖析植物肌醇磷酸激酶作用机制,这将为利用肌醇磷酸激酶基因改良作物抗逆性提供优质候选基因。



InsP<sub>4</sub>作为InsP<sub>3</sub>磷酸化产物,可间接调节植物细胞内钙离子浓度,InsP<sub>3</sub>、InsP<sub>5</sub>、InsP<sub>6</sub>等肌醇磷酸共同直接参与调节植物细胞内钙离子浓度;InsP<sub>6</sub>还可以作为植酸储存在种子中;InsP<sub>7</sub>能够响应环境信号和激素信号,调节植物生长发育和代谢过程;InsP<sub>8</sub>调节植物磷信号调节因子PHR1活性,从而控制磷稳态平衡。

InsP<sub>4</sub>, as a phosphorylated product of InsP<sub>3</sub>, indirectly modulates cytosolic calcium ion concentration in plant cells. In contrast, InsP<sub>3</sub>, InsP<sub>5</sub>, and InsP<sub>6</sub> directly participate in the regulation of calcium ion dynamics. InsP<sub>6</sub> additionally serves as phytic acid, functioning as a major phosphorus reservoir in seeds. InsP<sub>7</sub> acts as a signaling hub, integrating environmental cues and hormonal signals to orchestrate plant developmental programs and metabolic adaptations. InsP<sub>8</sub> regulates the activity of the phosphate signaling mediator PHR1, thereby controlling phosphate homeostasis and nutrient allocation.

图2 植物中肌醇磷酸激酶作用机制

Fig.2 Mechanism of inositol phosphate kinase in plant

### 3 肌醇磷酸激酶在植物中的生物学功能

#### 3.1 肌醇磷酸激酶调控植物非生物胁迫响应

在盐胁迫研究领域,水稻肌醇磷酸激酶突变体 *osipk1* 表现出显著的耐盐特性<sup>[63]</sup>。深入研究发现,该突变体通过多重机制增强植物耐盐能力。在离子平衡调控方面, *OsIPK1* 突变影响液泡膜 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> 逆向转运蛋白活性和表达,促使更多的 Na<sup>+</sup> 区域化到液泡中,降低细胞质中 Na<sup>+</sup> 浓度,减轻离子毒害。在渗透调节方面,突变体中脯氨酸合成关键酶基因 *P5CS* 表达上调,脯氨酸积累量显著增加,同时可溶性糖代谢相关基因活性增强,促进蔗糖等可溶性糖合成与积累,从而降低细胞渗透势,维持细胞膨压<sup>[63]</sup>。研究<sup>[64]</sup>表明, *OsIPK1* 移码突变通过破坏磷稳态抑制籽粒淀粉合成,最终导致产量下降,凸显其功能复杂性。此外, *OsIPK1* 突变还激活抗氧化防御系统,超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶等抗氧化酶活性显著提高,有效

清除盐胁迫下产生的过量活性氧(reactive oxygen species, ROS),减少细胞膜脂过氧化损伤,保护细胞结构和功能的完整性。通过 RNAi 技术敲除水稻 *OsIPK1* 和小麦(*Triticum sativum*) *TaIPK1* 基因可显著降低种子植酸含量并提高铁、锌生物有效性<sup>[65-66]</sup>。在玉米中,锌指核酸酶介导的 *ZmIPK1* 沉默已成功实现,而小麦相关研究仍处于技术探索阶段<sup>[67]</sup>。IPK1 介导的代谢网络具有可逆性特征<sup>[68]</sup>,可能通过调节 ATP 动态平衡增强植物胁迫适应性。这表明 IPK1 不仅在植酸合成中发挥作用,还可能在植物应对逆境过程中扮演重要角色,为后续挖掘植物抗逆基因提供新的研究方向。

干旱胁迫下,拟南芥肌醇多磷酸激酶 IPK1 和 ITPK1 通过调节 ROS 稳态参与植物耐旱性调控<sup>[69]</sup>。当植物遭受干旱胁迫时,IPK1 和 ITPK1 能够激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)信号通路,进而调控下游抗氧化酶基因表达。研究<sup>[69]</sup>表明,在 IPK1 和 ITPK1

功能缺失的突变体中,干旱诱导的 ROS 积累显著增加,而抗氧化酶基因表达水平明显降低,导致植物对干旱胁迫的敏感性增强。进一步研究<sup>[69]</sup>发现,IPK1 和 ITPK1 还通过调节脱落酸(abscisic acid, ABA)信号通路影响植物耐旱性。它们能够促进 ABA 合成关键基因 *NCED* 表达,增加 ABA 合成量,进而诱导气孔关闭,减少水分散失,提高植物保水能力<sup>[69]</sup>。拟南芥 *atipk1* 突变体因  $\text{InsP}_8$  水平降低激活水杨酸信号通路<sup>[55]</sup>,而多药耐药蛋白突变引发的胞质  $\text{InsP}_8$  积累可提高抗旱性<sup>[70]</sup>。

磷胁迫是制约植物生长的重要环境因素。无机磷酸盐作为核酸、磷脂及 ATP 等生物大分子的结构组分<sup>[71]</sup>,其胞内稳态失衡(缺乏或过量)会导致细胞周期阻滞、生长抑制等表型<sup>[72]</sup>。肌醇焦磷酸  $\text{InsP}_8$  作为细胞内关键的磷信号分子,在植物磷稳态调控中发挥核心作用<sup>[44]</sup>。当植物面临磷缺乏时,细胞内  $\text{InsP}_8$  水平迅速升高,通过与转录因子 PHR1 结合,改变 PHR1 构象,增强其与下游靶基因启动子区域结合的能力,从而调节磷转运蛋白基因表达,促进植物对土壤中磷元素的吸收<sup>[15]</sup>。此外, *VIH2* 基因通过调节  $\text{InsP}_8$  合成,进一步调控 JA 依赖的防御反应<sup>[14]</sup>。在磷胁迫下, *VIH2*- $\text{InsP}_8$ -JA 信号通路的激活,不仅帮助植物优化磷代谢,还能增强其对病原菌抗性。具体而言,  $\text{InsP}_8$  能够促进 JA 合成关键酶 *AOC* 基因表达,增加 JA 合成,进而诱导防御相关基因表达,实现逆境响应与生长代谢协同调控。尽管现有研究<sup>[73]</sup>已揭示 *VIH* 在磷稳态平衡与逆境响应中的核心作用,但其在细胞周期调控、器官形态建成等基础生物学过程中的功能仍待解析。

除了上述胁迫,高温和低温胁迫对植物生长也有重要影响。目前,关于肌醇磷酸激酶在温度胁迫响应中的研究相对较少,但已有研究<sup>[73]</sup>表明,肌醇磷酸信号通路可能参与植物对温度胁迫的响应。在高温胁迫下,肌醇磷酸激酶可能通过调节细胞膜的流动性和稳定性,维持细胞正常生理功能。而在低温胁迫下,它们可能参与调控植物的冷响应基因表达,促进抗冻蛋白合成,提高植物抗寒性。

### 3.2 肌醇磷酸激酶调控植物生物胁迫响应

在应对生物胁迫方面,肌醇磷酸激酶参与植物免疫信号的复杂调控网络。拟南芥 *IPK1* 基因和 *ITPK1* 基因能够调节水杨酸(salicylic acid, SA)

依赖的免疫反应与磷饥饿反应之间的相互作用<sup>[69]</sup>。当病原菌入侵时,SA 信号通路被激活, *IPK1* 和 *ITPK1* 通过磷酸化修饰下游免疫相关蛋白,增强植物的基础防御反应。同时,通过调控磷代谢相关基因表达,确保植物在免疫过程中维持磷元素高效利用。研究<sup>[69]</sup>发现,在白粉病侵染过程中, *IPK1* 和 *ITPK1* 的协同作用促进病程相关蛋白表达,同时维持磷转运蛋白活性,使植物在抵御病菌的同时,避免因磷缺乏引发的生长抑制。

植物对昆虫取食的防御响应也与肌醇磷酸激酶密切相关。昆虫取食制造的机械损伤和口腔分泌物能够激活植物肌醇磷酸信号通路,进而调控茉莉酸和乙烯等激素合成<sup>[2]</sup>。 *ITPK1* 依赖的肌醇多磷酸通过调节生长素响应,影响植物细胞壁重塑和次生代谢产物合成,增强植物对昆虫的物理和化学防御能力<sup>[25]</sup>。具体来说,肌醇多磷酸能够调节生长素转运蛋白的定位和活性,改变生长素极性运输,从而影响细胞壁相关基因表达,促进细胞壁加厚和木质化,增强植物对昆虫取食的物理抗性<sup>[74]</sup>。同时,肌醇多磷酸还能通过调控次生代谢途径,促进植保素和蛋白酶抑制剂合成,提高植物化学防御能力。

### 3.3 肌醇磷酸激酶调控植物根系发育

水稻 *OsIPK2* 基因在根系发育中扮演多重角色, *OsIPK2* 基因参与磷的体内平衡和磷介导的根发育<sup>[75]</sup>。一方面, *OsIPK2* 通过与生长素信号关键抑制因子 *OsIAA11* 的直接相互作用,促进 *OsIAA11* 降解,释放生长素响应因子(auxin response factor, ARF)转录因子,激活侧根发育相关基因表达,从而调控侧根起始与伸长<sup>[76]</sup>。研究<sup>[75]</sup>表明,在 *OsIPK2* 基因过表达植株中,侧根数量显著增加,而在 *OsIPK2* 基因功能缺失的突变体中,侧根发育受到明显抑制。另一方面, *OsIPK2* 基因参与磷稳态调控,通过调节磷转运蛋白的活性和表达,影响根系对磷元素的吸收与分配<sup>[77]</sup>。在低磷条件下, *OsIPK2* 基因表达上调,促进根系向深层土壤生长,以增强其对磷的获取能力。

在拟南芥中, *AtIPK1* 基因和 *AtITPK1* 基因构成的代谢途径对维持磷稳态和根系发育至关重要<sup>[10]</sup>。这些激酶通过调控肌醇多磷酸合成,影响细胞内磷的储存与分配,进而调控根系生长模式。研究<sup>[10]</sup>发现, *atitpk1* 和 *atipk1* 突变体表现出根系发育异常,主根生长受抑制,侧根数量减少,表明它

们在根系形态建成中具有不可替代的作用。

根系根毛发育也受到肌醇磷酸激酶的调控。根毛是植物吸收水分和养分的重要结构,其生长发育受多种信号分子的精细调控。研究<sup>[78]</sup>发现,肌醇磷酸信号通路通过调节生长素和ROS的分布,影响根毛起始和伸长。在根毛起始阶段,肌醇多磷酸能够促进生长素在根毛起始位点积累,激活根毛起始相关基因表达;在根毛伸长阶段,肌醇磷酸激酶通过调节ROS稳态,维持根毛细胞极性生长。

### 3.4 肌醇磷酸激酶调控植物生殖发育

花粉发育和胚胎发生是植物生殖过程的关键环节,肌醇磷酸激酶在其中发挥重要作用。拟南芥 *AtIPK2 $\alpha$*  和 *AtIPK2 $\beta$*  酶活性对花粉发育、花粉管引导及胚胎发生至关重要<sup>[79]</sup>。这些激酶通过调控肌醇多磷酸代谢,影响花粉粒中淀粉和脂质的积累,确保花粉的正常萌发和花粉管的极性生长<sup>[79]</sup>。在花粉发育过程中,*AtIPK2 $\alpha$*  基因和 *AtIPK2 $\beta$*  基因参与调控糖代谢途径,促进淀粉和蔗糖的合成与积累,为花粉萌发和花粉管生长提供能量和物质基础。研究<sup>[79]</sup>表明,在 *AtIPK2 $\alpha$*  基因和 *AtIPK2 $\beta$*  基因功能缺失的突变体中,花粉粒淀粉含量显著降低,花粉萌发率和花粉管生长速度明显下降。遗传学证据<sup>[30,80]</sup>表明,*AtIPK2* 基因敲除导致种子  $\text{In-sP}_6$  水平下降35%并伴随磷积累,但其在幼苗阶段的磷吸收及稳态维持中未显示显著表型。

在胚胎发生过程中,*AtIPK2 $\alpha$*  基因和 *AtIPK2 $\beta$*  基因参与调控细胞分裂和分化相关基因表达,维持胚胎发育正常进程。它们通过调节生长素和细胞分裂素信号通路,影响胚胎细胞的极性建立和组织分化。例如,*AtIPK2 $\alpha$*  基因和 *AtIPK2 $\beta$*  基因能够调控生长素转运蛋白的表达和定位,影响生长素在胚胎中的分布,从而引导胚胎细胞的不对称分裂和器官原基的形成。*AtIPK2 $\alpha$*  基因和 *AtIPK2 $\beta$*  基因的功能缺失会导致花粉败育和胚胎致死,严重影响植物生殖能力<sup>[79]</sup>。

对小麦 *TaIPK1* 基因的深入分析发现,其3个同源基因(*TaIPK1.A/B/D*)在籽粒发育过程中呈现差异表达模式,*TaIPK1.A* 转录本在灌浆初期高表达,而 *TaIPK1.B/D* 在开花后21 d仍维持较高活性<sup>[81]</sup>。这种时空特异性表达提示精准调控 *TaIPK1* 基因可为麦粒植酸改良提供关键时间窗口。

除了花粉和胚胎发育,肌醇磷酸激酶还可能

参与植物受精过程。在受精过程中,花粉管与雌蕊的相互作用受多种信号分子调控,肌醇磷酸信号通路可能通过调节细胞外基质成分和细胞膜蛋白活性,影响花粉管的导向和识别。

### 3.5 肌醇磷酸激酶调控植物激素信号传导与生长

肌醇磷酸激酶与植物激素信号传导密切相关,共同调控植物生长发育进程。水稻 *IPK2* 被证实是赤霉素(gibberellin, GA)信号传导的重要参与者。*OsIPK2* 蛋白通过与GA信号通路关键蛋白相互作用,调节GA合成和信号转导相关基因表达,影响植物节间伸长和育性<sup>[82]</sup>。在GA处理下,*OsIPK2* 基因表达上调,激活GA信号通路,从而促进植物地上部伸长生长;而在 *OsIPK2* 基因功能缺失的突变体中,植物表现出矮化和育性降低的表型。进一步研究<sup>[82]</sup>发现,*OsIPK2* 蛋白与GA信号抑制因子 *SLR1* (slender rice 1) 相互作用,促进 *SLR1* 降解,释放GA信号通路下游转录因子,激活GA响应基因表达。

在生长素响应方面,ITPK1依赖的肌醇多磷酸能够调节拟南芥的生长素运输和信号转导<sup>[2]</sup>。肌醇多磷酸通过与生长素转运蛋白相互作用,影响生长素极性运输,进而调控植物向性生长和器官发育<sup>[2]</sup>。在根的向重力性反应中,ITPK1介导的肌醇多磷酸信号能够调节生长素在根冠中的分布,促使根向下生长<sup>[2]</sup>。同时,肌醇多磷酸还能通过调节生长素响应因子活性,影响生长素下游基因表达,参与植物顶端优势、侧枝发育等过程。

此外,肌醇磷酸激酶还参与乙烯、脱落酸等激素信号通路的调控。在乙烯信号通路中,肌醇磷酸信号可能通过调节乙烯受体活性和下游信号转导组件,影响植物果实成熟、叶片衰老等过程。在脱落酸信号通路中,肌醇磷酸激酶可能通过与ABA受体相互作用,调节ABA信号的感知和传递,影响植物种子休眠、萌发及逆境响应。

## 4 展望

植物肌醇磷酸激酶家族在生命活动中的核心作用虽已初步阐明,但其分子机制的复杂性与调控网络的时空特异性仍有待解析。未来需在分子机制、信号整合、作物改良及技术创新等多个维度展开深入探索。从分子层面看,激酶底物选择性、酶活调控及亚细胞定位的分子基础尚不明确。例

如,植物 *ITPK* 基因家族的功能冗余与分化机制、*VIH* 基因家族激酶与磷酸酶双功能结构域协同作用。同时,植物肌醇焦磷酸(如  $\text{InsP}_7/\text{InsP}_8$ ) 合成路径是否依赖新型焦磷酸化酶,其时空分布如何与胁迫响应偶联,仍需开发高灵敏度原位检测技术予以验证。这些研究将深化对激酶催化逻辑与代谢网络拓扑结构的理解。

在信号网络层面,肌醇多磷酸作为“代谢中枢分子”,与激素、离子稳态及 ROS 信号交叉对话机制亟待解析。例如,*VIH2-InsP<sub>8</sub>* 通过 *SPX-PHR1* 模块整合磷饥饿与茉莉酸介导植物抗病响应的途径及潜在机制。非经典肌醇磷酸(如  $\text{InsP}_4$ 、 $\text{InsP}_5$ ) 是否通过钙通道或转录因子调控逆境响应,肌醇磷酸信号是否通过影响组蛋白修饰或染色质重塑参与表观遗传调控,仍是值得探索的前沿领域。整合多组学数据(磷酸化蛋白质组、代谢组与表观基因组)与遗传互作研究,将揭示该信号系统在植物适应性与发育可塑性中的多维作用。

面向农业应用,肌醇磷酸激酶的调控潜力已初步显现,但实际应用仍面临挑战。通过组织特异性启动子或条件性基因编辑技术精准调控 *IPK1* 活性,可在降低种子植酸的同时避免产量损失;解析 *ITPK* 基因家族成员在盐、干旱胁迫中的功能分化,有助于设计多靶点抗逆模块。合成生物学手段可协同优化抗逆性状与环境适应广度。针对磷资源高效利用,阐明 *VIH-InsP<sub>8</sub>-SPX* 通路的物种特异性,通过增强磷吸收或促进菌根共生提升利用效率。这些策略需结合田间试验与生态适应性评估,平衡代谢工程与自然选择的动态关系。

总体而言,植物肌醇磷酸激酶研究正从单一基因功能解析迈向系统生物学与农业应用的交叉前沿,其进展将深化对植物信号转导与代谢调控的理论认知,为应对全球气候变化下粮食安全挑战提供创新解决方案。未来需加强跨学科合作,融合结构生物学及合成生物学等前沿技术,推动基础研究向可持续农业的实践转化,最终实现作物高产、抗逆与营养强化的协同提升。

## 参 考 文 献

- [1] GONZÁLEZ B, BAÑOS-SANZ J I, VILLATE M, *et al.* Inositol 1, 3, 4, 5, 6-pentakisphosphate 2-kinase is a distant IPK member with a singular inositide binding site for axial 2-OH recognition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(21):9608-9613.
- [2] LAHA N P, GIEHL R F H, RIEMER E, *et al.* Inositol (1, 3, 4) triphosphate 5/6 KINASE1-dependent inositol polyphosphates regulate auxin responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(4):2722-2738.
- [3] SHEARS S B, WANG H C. Inositol phosphate kinases: expanding the biological significance of the universal core of the protein kinase fold[J]. *Advances in Biological Regulation*, 2019, 71:118-127.
- [4] SCHELL M J. Inositol trisphosphate 3-kinases: focus on immune and neuronal signaling[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2010, 67(11):1755-1778.
- [5] LI X Y, GU C F, HOSTACHY S, *et al.* Control of XPR1-dependent cellular phosphate efflux by  $\text{InsP}_8$  is an exemplar for functionally-exclusive inositol pyrophosphate signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(7):3568-3574.
- [6] SAIARDI A, AZEVEDO C, DESFOUGÈRES Y, *et al.* Microbial inositol polyphosphate metabolic pathway as drug development target [J]. *Advances in Biological Regulation*, 2018, 67:74-83.
- [7] NAGY R, GROB H, WEDER B, *et al.* The *Arabidopsis* ATP-binding cassette protein AtMRP5/AtABCC5 is a high affinity inositol hexakisphosphate transporter involved in guard cell signaling and phytate storage[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284(48):33614-33622.
- [8] DESFOUGÈRES Y, WILSON M S C, LAHA D, *et al.* *ITPK1* mediates the lipid-independent synthesis of inositol phosphates controlled by metabolism [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(49):24551-24561.
- [9] MILLER G J, WILSON M P, MAJERUS P W, *et al.* Specificity determinants in inositol polyphosphate synthesis: crystal structure of inositol 1, 3, 4-trisphosphate 5/6-kinase[J]. *Molecular Cell*, 2005, 18(2):201-212.
- [10] KUO H F, HSU Y Y, LIN W C, *et al.* *Arabidopsis* inositol phosphate kinases IPK1 and ITPK1 constitute a metabolic pathway in maintaining phosphate homeostasis [J]. *The Plant Journal*, 2018, 95(4):613-630.
- [11] LAHA D, PARVIN N, HOFER A, *et al.* *Arabidopsis* ITPK1 and ITPK2 have an evolutionarily conserved phytic acid kinase activity [J]. *ACS Chemical Biology*, 2019, 14(10):2127-2133.
- [12] RANDALL T A, GU C F, LI X Y, *et al.* A two-way switch for inositol pyrophosphate signaling: evolutionary history and biological significance of a unique, bifunctional kinase/phosphatase [J]. *Advances in Biological Regulation*

- tion, 2020, 75: 100674.
- [13] WILSON M S, JESSEN H J, SAIARDI A. The inositol hexakisphosphate kinases IP6K1 and -2 regulate human cellular phosphate homeostasis, including XPR1-mediated phosphate export[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2019, 294(30): 11597-11608.
- [14] LAHA D, JOHNNEN P, AZEVEDO C, *et al.* VIH2 regulates the synthesis of inositol pyrophosphate InsP<sub>8</sub> and jasmonate-dependent defenses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(4): 1082-1097.
- [15] ZHU J S, LAU K, PUSCHMANN R, *et al.* Two bifunctional inositol pyrophosphate kinases/phosphatases control plant phosphate homeostasis [J]. *eLife*, 2019, 8: e43582.
- [16] LAHA D, PORTELA-TORRES P, DESFOUGÈRES Y, *et al.* Inositol phosphate kinases in the eukaryote landscape[J]. *Advances in Biological Regulation*, 2021, 79: 100782.
- [17] SHAH A, GANGULI S, SEN J, *et al.* Inositol pyrophosphates: energetic, omnipresent and versatile signalling molecules[J]. *Journal of the Indian Institute of Science*, 2017, 97(1): 23-40.
- [18] COUSO I, SMYTHERS A L, FORD M M, *et al.* Inositol polyphosphates and target of rapamycin kinase signalling govern photosystem II protein phosphorylation and photosynthetic function under light stress in *Chlamydomonas*[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(5): 2011-2025.
- [19] AZEVEDO C, SAIARDI A. Eukaryotic phosphate homeostasis: the inositol pyrophosphate perspective[J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2017, 42(3): 219-231.
- [20] LÓPEZ-SÁNCHEZ U, TURY S, NICOLAS G, *et al.* Interplay between primary familial brain calcification-associated SLC20A2 and XPR1 phosphate transporters requires inositol polyphosphates for control of cellular phosphate homeostasis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2020, 295(28): 9366-9378.
- [21] BLIND R D. Structural analyses of inositol phosphate second messengers bound to signaling effector proteins [J]. *Advances in Biological Regulation*, 2020, 75: 100667.
- [22] QIU D Y, WILSON M S, EISENBEIS V B, *et al.* Analysis of inositol phosphate metabolism by capillary electrophoresis electrospray ionization mass spectrometry [J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 6035.
- [23] KOMATSU H, TANABE K, NISHIMOTO S I. (13)C-labeled indolequinone-DTPA-Gd conjugate for NMR probing cytochrome P450 reductase-mediated one-electron reduction[J]. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 2011, 21(2): 790-793.
- [24] ITO M, FUJII N, WITTEWER C, *et al.* Hydrophilic interaction liquid chromatography-tandem mass spectrometry for the quantitative analysis of mammalian-derived inositol poly/pyrophosphates [J]. *Journal of Chromatography A*, 2018, 1573: 87-97.
- [25] WILSON M S C, BULLEY S J, PISANI F, *et al.* A novel method for the purification of inositol phosphates from biological samples reveals that no phytate is present in human plasma or urine [J]. *Open Biology*, 2015, 5(3): 150014.
- [26] SHEARS S B, BAUGHMAN B M, GU C F, *et al.* The significance of the 1-kinase/1-phosphatase activities of the PPIP5K family [J]. *Advances in Biological Regulation*, 2017, 63: 98-106.
- [27] KUO H F, CHANG T Y, CHIANG S F, *et al.* *Arabidopsis* inositol pentakisphosphate 2-kinase, AtIPK1, is required for growth and modulates phosphate homeostasis at the transcriptional level [J]. *The Plant Journal*, 2014, 80(3): 503-515.
- [28] PERERA I, SENEWEERA S, HIROTSU N. Manipulating the phytic acid content of rice grain toward improving micronutrient bioavailability [J]. *Rice*, 2018, 11: 4.
- [29] TAKAGI D, MIYAGI A, TAZOE Y, *et al.* Phosphorus toxicity disrupts rubisco activation and reactive oxygen species defence systems by phytic acid accumulation in leaves [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(9): 2033-2053.
- [30] ZHAN H D, ZHONG Y J, YANG Z G, *et al.* Enzyme activities of *Arabidopsis* inositol polyphosphate kinases AtIPK2 $\alpha$  and AtIPK2 $\beta$  are involved in pollen development, pollen tube guidance and embryogenesis [J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(5): 758-771.
- [31] ZHU J Q, ZHANG J T, TANG R J, *et al.* Molecular characterization of ThIPK2, an inositol polyphosphate kinase gene homolog from *Thellungiella halophila*, and its heterologous expression to improve abiotic stress tolerance in *Brassica napus* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2009, 136(4): 407-425.
- [32] STILES A R, QIAN X, SHEARS S B, *et al.* Metabolic and signaling properties of an *Itpk* gene family in *Glycine max*. *FEBS Letters*, 2008, 582(13): 1853-1858.
- [33] CHEN Y, HAN J M, WANG X Y, *et al.* *OsIPK2*, a rice inositol polyphosphate kinase gene, is involved in phosphate homeostasis and root development [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2023, 64(8): 893-905.
- [34] SONG J H, SHIN G, KIM H J, *et al.* Mutation of *GmIPK1* gene using CRISPR/Cas9 reduced phytic acid content in soybean seeds [J]. *International Journal of Molecular Sci-*

- ences, 2022, 23(18):10583.
- [35] STEPHENS L R, IRVINE R F. Stepwise phosphorylation of *myo*-inositol leading to *myo*-inositol hexakisphosphate in *Dictyostelium* [J]. *Nature*, 1990, 346(6284):580-583.
- [36] BREARLEY C A, HANKE D E. Metabolic evidence for the order of addition of individual phosphate esters in the *myo*-inositol moiety of inositol hexakisphosphate in the duckweed *Spirodela polyrhiza* L. [J]. *Biochemical Journal*, 1996, 314(1):227-233.
- [37] WAKEEL A, ARIF S, BASHIR M A, *et al.* Perspectives of folate biofortification of cereal grains [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2018, 41(19):2507-2524.
- [38] SHI J R, WANG H Y, WU Y S, *et al.* The maize low-phytic acid mutant *lpa2* is caused by mutation in an inositol phosphate kinase gene [J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(2):507-515.
- [39] JOSEFSEN L, BOHN L, SORENSEN M B, *et al.* Characterization of a multifunctional inositol phosphate kinase from rice and barley belonging to the ATP-grasp superfamily [J]. *Gene*, 2007, 397(1/2):114-125.
- [40] SWEETMAN D, STAVRIDOU I, JOHNSON S, *et al.* *Arabidopsis thaliana* inositol 1, 3, 4-trisphosphate 5/6-kinase 4 (AtITPK4) is an outlier to a family of ATP-grasp fold proteins from *Arabidopsis* [J]. *FEBS Letters*, 2007, 581(22):4165-4171.
- [41] SAIARDI A, ERDJUMENT-BROMAGE H, SNOWMAN A M, *et al.* Synthesis of diphosphoinositol pentakisphosphate by a newly identified family of higher inositol polyphosphate kinases [J]. *Current Biology*, 1999, 9(22):1323-1326.
- [42] FREED C, ADEPOJU O, GILLASPY G. Can inositol pyrophosphates inform strategies for developing low phytate crops? [J]. *Plants*, 2020, 9(1):115.
- [43] RIEMER E, QIU D Y, LAHA D, *et al.* ITPK1 is an InsP<sub>6</sub>/ADP phosphotransferase that controls phosphate signaling in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(11):1864-1880.
- [44] DONG J S, MA G J, SUI L Q, *et al.* Inositol pyrophosphate InsP<sub>8</sub> acts as an intracellular phosphate signal in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(11):1463-1473.
- [45] DESAI M, RANGARAJAN P, DONAHUE J L, *et al.* Two inositol hexakisphosphate kinases drive inositol pyrophosphate synthesis in plants [J]. *The Plant Journal*, 2014, 80(4):642-653.
- [46] LEMTIRI-CHLIEH F, MACROBBIE E A C, BREARLEY C A. Inositol hexakisphosphate is a physiological signal regulating the K<sup>+</sup>-inward rectifying conductance in guard cells [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(15):8687-8692.
- [47] DORSCH J A, COOK A, YOUNG K A, *et al.* Seed phosphorus and inositol phosphate phenotype of barley *low phytic acid* genotypes [J]. *Phytochemistry*, 2003, 62(5):691-706.
- [48] MULUGU S, BAI W L, FRIDY P C, *et al.* A conserved family of enzymes that phosphorylate inositol hexakisphosphate [J]. *Science*, 2007, 316(5821):106-109.
- [49] WILD R, GERASIMAITIS R, JUNG J Y, *et al.* Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains [J]. *Science*, 2016, 352(6288):986-990.
- [50] ZHU A Q, IBRAHIM J G, LOVE M I. Heavy-tailed prior distributions for sequence count data: removing the noise and preserving large differences [J]. *Bioinformatics*, 2019, 35(12):2084-2092.
- [51] NAGPAL L, HE S N, RAO F, *et al.* Inositol pyrophosphates as versatile metabolic messengers [J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2024, 93:317-338.
- [52] STEGER D J, HASWELL E S, MILLER A L, *et al.* Regulation of chromatin remodeling by inositol polyphosphates [J]. *Science*, 2003, 299(5603):114-116.
- [53] WILSON M S C, LIVERMORE T M, SAIARDI A. Inositol pyrophosphates: between signalling and metabolism [J]. *Biochemical Journal*, 2013, 452(3):369-379.
- [54] BLOOT A P M, KALSCHNE D L, AMARAL J A S, *et al.* A review of phytic acid sources, obtention, and applications [J]. *Food Reviews International*, 2023, 39(1):73-92.
- [55] SHAMSUDDIN A K, Bose S. IP<sub>6</sub> (inositol hexaphosphate) as a signaling molecule [J]. *Current Signal Transduction Therapy*, 2012, 7(3):289-304.
- [56] BROUNS F. Phytic acid and whole grains for health controversy [J]. *Nutrients*, 2022, 14(1):25.
- [57] XU L L, CUI M Q, XU C, *et al.* A clade of receptor-like cytoplasmic kinases and 14-3-3 proteins coordinate inositol hexaphosphate accumulation [J]. *Nature Communications*, 2024, 15:5107.
- [58] PERERA I, SENEWEERA S, HIROTSU N. Manipulating the phytic acid content of rice grain toward improving micronutrient bioavailability [J]. *Rice*, 2018, 11:4.
- [59] LIU H T, GAO F, CUI S J, *et al.* Primary evidence for involvement of IP<sub>3</sub> in heat-shock signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Cell Research*, 2006, 16(4):394-400.
- [60] WANG LN, CUI J, ZHANG N, *et al.* *OsIPK1* frameshift mutations disturb phosphorus homeostasis and impair starch synthesis during grain filling in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 2024, 114(5):91.

- [61] XIA H J, YANG G. Inositol 1,4,5-trisphosphate 3-kinases: functions and regulations[J]. *Cell Research*, 2005, 15(2): 83-91.
- [62] YADAV R, LIU G Z, RANA P, *et al.* Conservation of heat stress acclimation by the inositol polyphosphate multikinase, IPMK responsible for 4/6-InsP<sub>7</sub> production in land plants [EB/OL]. bioRxiv, (2023-11-18) [2025-03-30]. <https://doi.org/10.1101/2023.11.17.567642>.
- [63] JIANG M, LIU Y H, LI R Q, *et al.* An inositol 1,3,4,5,6-pentakisphosphate 2-kinase 1 mutant with a 33-nt deletion showed enhanced tolerance to salt and drought stress in rice[J]. *Plants*, 2021, 10(1): 23.
- [64] WANG W, XIE Y W, LIU L, *et al.* Genetic control of seed phytate accumulation and the development of low-phytate crops: a review and perspective [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70(11): 3375-3390.
- [65] ALI N, PAUL S, GAYEN D, *et al.* Development of low phytate rice by RNAi mediated seed-specific silencing of inositol 1,3,4,5,6-pentakisphosphate 2-kinase gene (*IPK1*) [J]. *PLoS One*, 2013, 8(7): e68161.
- [66] AGGARWAL S, KUMAR A, BHATI K K, *et al.* RNAi-mediated downregulation of inositol pentakisphosphate kinase (IPK1) in wheat grains decreases phytic acid levels and increases Fe and Zn accumulation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 259.
- [67] ZHANG Y, LIANG Z, ZONG Y, *et al.* Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12617.
- [68] WHITFIELD H, WHITE G, SPRIGG C, *et al.* An ATP-responsive metabolic cassette comprised of inositol tris/tetrakisphosphate kinase 1 (ITPK1) and inositol pentakisphosphate 2-kinase (IPK1) buffers diphosphoinositol phosphate levels [J]. *Biochemical Journal*, 2020, 477(14): 2621-2638.
- [69] GULABANI H, GOSWAMI K, WALIA Y, *et al.* *Arabidopsis* inositol polyphosphate kinases IPK1 and ITPK1 modulate crosstalk between SA-dependent immunity and phosphate-starvation responses [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(2): 347-363.
- [70] COLOMBO F, PAOLO D, COMINELLI E, *et al.* MRP transporters and low phytic acid mutants in major crops: main pleiotropic effects and future perspectives [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1301.
- [71] CHIU C H, PASZKOWSKI U. Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition [J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2019, 11(6): a034603.
- [72] POIRIER Y, JASKOŁOWSKI A, CLÚA J. Phosphate acquisition and metabolism in plants [J]. *Current Biology*, 2022, 32(12): R623-R629.
- [73] SHUKLA A, KAUR M, KANWAR S, *et al.* Wheat inositol pyrophosphate kinase TaVIH2-3B modulates cell-wall composition and drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. *BMC Biology*, 2021, 19(1): 261.
- [74] SONG L Z, WANG Y N, GUO Z A, *et al.* NCP2/RHD4/SAC7, SAC6 and SAC8 phosphoinositide phosphatases are required for PtdIns<sub>4</sub>P and PtdIns(4,5)P<sub>2</sub> homeostasis and *Arabidopsis* development [J]. *New Phytologist*, 2021, 231(2): 713-725.
- [75] YANG S L, FANG G N, ZHANG A P, *et al.* Rice *EARLY SENESCENCE 2*, encoding an inositol polyphosphate kinase, is involved in leaf senescence [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 393.
- [76] CHEN Y, YANG Q F, SANG S H, *et al.* Rice inositol polyphosphate kinase (OsIPK2) directly interacts with OsIAA11 to regulate lateral root formation [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2017, 58(11): 1891-1900.
- [77] CHEN Y, HAN J M, WANG X Y, *et al.* *OsIPK2*, a rice inositol polyphosphate kinase gene, is involved in phosphate homeostasis and root development [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2023, 64(8): 893-905.
- [78] AOYAMA T. Phospholipid signaling in root hair development [M]//Emons A M C, Ketelaar T, *et al.* Root hairs. *Plant Cell Monographs: Vol. 12*. Berlin: Springer, 2009: 171-189.
- [79] ZHAN H D, ZHONG Y J, YANG Z N, *et al.* Enzyme activities of *Arabidopsis* inositol polyphosphate kinases AtIPK2 $\alpha$  and AtIPK2 $\beta$  are involved in pollen development, pollen tube guidance and embryogenesis [J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(5): 758-771.
- [80] STEVENSON-PAULIK J, BASTIDAS R J, CHIOU S T, *et al.* Generation of phytate-free seeds in *Arabidopsis* through disruption of inositol polyphosphate kinases [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(35): 12612-12617.
- [81] IBRAHIM S, SALEEM B, REHMAN N, *et al.* CRISPR/Cas9 mediated disruption of *Inositol Pentakisphosphate 2-Kinase 1 (TaIPK1)* reduces phytic acid and improves iron and zinc accumulation in wheat grains [J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 37: 33-41.
- [82] CHEN Y, WEI Z Y, YANG Q F, *et al.* Rice inositol polyphosphate kinase gene (*OsIPK2*), a putative new player of gibberellic acid signaling, involves in modulation of shoot elongation and fertility [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2017, 131(3): 471-482.