

中国植物营养生物学研究重要进展和展望

施卫明¹, 李光杰¹, 艾超², 周卫²

(1 中国科学院南京土壤研究所 / 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 江苏南京 210008;
2 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘要: 植物营养生物学是重点研究植物活化、吸收、转运与利用养分的生理、分子及遗传机制的科学, 是支撑基于植物营养生理和分子遗传的农业养分高效新技术、新品种、新肥料可持续发展的重要基础学科之一。30 多年来, 中国植物营养生物学研究取得了显著进展, 尤其是近 5 年来, 中国植物营养生物学领域的科学家在国际综合性学术期刊及植物科学主流期刊发表的论文数量大幅增加, 在营养元素高效、营养逆境耐性、根际和根系分泌物等若干领域取得了重要成果。本文评述了近 5 年来中国科学家在植物营养生物学若干领域取得的重要研究进展, 以期追踪和报道当前中国植物营养生物学领域发展的前沿和热点, 并对存在的问题和未来的发展方向进行了探讨。

关键词: 基因; 营养元素高效; 营养逆境耐性; 根际; 根系分泌物

Important progress and prospects of plant nutritional biology in China

SHI Wei-ming¹, LI Guang-jie¹, AI Chao², ZHOU Wei²

(1 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences / State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Nanjing, Jiangsu 210008, China; 2 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: The major research areas in plant nutritional biology include the physiological, molecular, and genetic mechanisms driving nutrient remobilization, uptake, transportation, and utilization in plants. It is one of the fundamental disciplines based on nutrient physiology and molecular genetics for supporting the sustainable development of new technologies, varieties, and fertilizers. In the past three decades, significant advances have been recorded in plant nutritional biology in China. Notably, the past five years have witnessed a rapid increase in published articles in plant nutritional biology by Chinese scientists. These articles are published in comprehensive international and mainstream journals in plant science, documenting important achievements in nutrient element efficiency, nutritional stress tolerance, rhizosphere, and root exudates. Here, we reviewed plant nutritional biology progress in the last five years and discussed its future research and development directions.

Key words: gene; high efficiency of nutrient element; nutritional stress tolerance; rhizosphere; root exudates

植物营养学是研究植物对营养物质的活化、吸收、运输、转化和利用的规律, 及植物与外界环境之间物质与能量交换的科学^[1]。我国现在植物营养学科在发展中主要经历了几个研究方向的形成: 20 世纪 60 年代的肥料效应研究, 70 年代的土壤肥力学, 80 年代的营养生理与有机营养学, 90 年代的根际营

养与肥料学, 新世纪后开始的营养遗传与分子生物学、新型肥料与养分综合管理、营养生态学等^[1-4]。经过长期不断的积累和充实, 并且交叉融合其他学科的技术与理论, 植物营养学科已经发展成为包含多个研究范畴的综合性、支撑性的基础学科。植物营养生物学是重点研究植物活化、吸收、转运与利

收稿日期: 2022-09-05 接受日期: 2022-10-08

基金项目: 国家自然科学基金研究项目 (32030099, 31972990), 江苏省杰出青年基金项目 (BK20200050), 中国科学院青年创新促进会项目 (2020315)。

联系方式: 施卫明 E-mail: wmsi@issas.ac.cn

用养分的生理、分子及遗传机制的科学, 大致包括了植物营养学科中的基础门类: 植物根际营养学、植物营养生理学、植物营养遗传与分子生物学、植物营养生态学^[5-6]。植物营养生物学的研究成果主要是支撑基于营养生理和分子遗传的作物高产高效养分管理技术创新、养分高效或抗有害元素作物新品种的遗传改良、新型肥料产品的创制等^[7-8]。通过 30 多年的努力, 尤其是近 5 年来, 我国植物营养生物学科研究人员在营养元素高效、营养逆境耐性、根际和根系分泌物的研究领域, 取得了一批国际领先的研究成果。本文就近 5 年来取得的主要研究进展及成果进行简要综述, 并就存在的问题和未来的发展方向进行探讨。

1 我国植物营养生物学近 5 年主要研究进展及成果

从 2017 年 1 月 1 日至 2021 年 6 月 30 日, 在 Nature 和 Science 两个国际综合性学术期刊上, 我国植物营养生物学科学家发表论文 5 篇, 其他国家总计发文 3 篇, 我国学者已在国际该领域占有优势地位。截止统计日期前, 全球植物营养领域尚未在 Cell 期刊发文, 在 6 个植物学顶级期刊《Molecular Plant》、《Nature Plants》、《Nature Communications》、《The Plant Cell》、《New Phytologist》、《Plant Physiology》上发表的与植物营养生物学相关论文总计 398 篇, 其中 123 篇为中国学者发表, 55 篇由美国学者发表, 36 篇由日本学者发表, 我国学者的发文量约占总发文量的 31%, 已是该领域的主导群体(表 1)。

对同期 4 个植物学优秀级期刊《Journal of

Experimental Botany》、《The Plant Journal》、《Plant, Cell & Environment》、《Journal of Integrative Plant Biology》上发表的与植物营养生物学相关论文 (425 篇) 的统计分析显示, 中国科学家在这 4 个优秀级期刊上发表的论文数达到 157 篇, 约占这些期刊植物营养生物学领域总载文量的 37%。我国农业资源与环境学科的学者是植物营养生物学领域的优势力量, 其发文量占该领域中国学者顶级期刊发文量的 47%, 而中国植物营养生物学领域优秀级期刊总发文量的 54% 来自传统的植物营养与环境领域。

这些优秀论文的刊出也推出了一批具有国际影响力的传统植物营养生物学研究学者, 例如廖红、徐国华、申建波、郑绍建、沈仁芳、赵方杰、张文浩、童依平、徐芳森、施卫明、王勇、易可可、朱毅勇、袁力行、金崇伟、黄朝锋、石磊、毛传澡、李文学、杨建立、许卫锋、田江、郑录庆、宣伟、陈志长、阮文渊、李保海、张振华、艾超、丁忠杰等。为了帮助读者更好地了解我国植物营养生物学研究的最新前沿和热点, 展示我国植物营养生物学的重要成果, 笔者从近 5 年我国科学家在植物营养生物学领域发表的论文中遴选出部分重要进展, 并对相关进展进行系统评述。

2 营养元素高效的基因组定位及其调控机理

2.1 氮素营养

氮素营养是指植物生长发育进程中氮的吸收转化及利用。氮素是植物体内含量最大的矿质营养元素, 占植物干物质总重的 1% 以上, 是蛋白质、叶绿

表 1 2017 年 1 月—2021 年 6 月权威级期刊发表的植物营养生物学论文数量及各国所占比例

Table 1 The number and proportion of plant nutritional biology papers published in high-rank journals by scientists from various countries between January 2017 to June 2021

学科 Disciplines	文章数量 Paper number	所占比例 (%) Proportion
全球植物营养生物学科 Plant nutritional biology across the world	398	
美国植物营养生物学科 Plant nutritional biology in the U.S.A	55	14
日本植物营养生物学科 Plant nutritional biology in Japan	36	9
中国植物营养生物学科 Plant nutritional biology in China	123	31
中国传统农业资源与环境学科 Conventional agricultural resources and environment in China	58	15

注: 统计顶级期刊包括《Molecular Plant》、《Nature Plants》、《Nature Communications》、《The Plant Cell》、《New Phytologist》、《Plant Physiology》; 文章数量按篇计算, 当 1 篇文章属于多个国家, 相关国家分别计入 1 次并被算入占比。

Note: The mentioned authoritative journals include *Molecular Plant*, *Nature Plants*, *Nature Communications*, *The Plant Cell*, *New Phytologist*, and *Plant Physiology*; when a paper authors belong to more than one countries, each related country was added one paper.

素、激素等重要物质组分^[9-10]。“绿色革命”育成的半矮化作物品种矮秆、高产，但养分效率低、需肥量大，造成氮依赖的困境^[11-13]。傅向东研究组以水稻 NJ6 为轮回亲本与一个铵态氮 (NH_4^+) 高吸收率品系 NM73 杂交创建 BC1F2 群体，再通过 QTL 定位、图位克隆等技术获得了调控水稻氮素高效利用的重要基因 *GRF4*；*GRF4* 与 *GIF1* 复合体会结合包含 GCGG-motif 的启动子，从而激活下游氮素吸收 (如 *AMT1.1* 和 *AMT1.2*) 和氮素同化 (如 *GS1.2*、*GS2*、*NADH-GOGAT2*) 相关基因；而当 DELLA 蛋白积累时，会抑制 *GRF4* 与 *GIF1* 的结合，氮素的吸收和同化也会因此降低；*GRF4* 还同时促进碳同化相关基因的表达 (如 *OsLhca*、*OsTPS1*、*OsSWEET11* 等)，通过调节碳/氮平衡来提高水稻氮素利用效率^[14]。Nature 在同期“News and Views”栏目发表的题为“A new green revolution on the horizon”^[15]的专文评述指出，这项发现可望为“少投入、多产出”的绿色高产高效农作物培育提供有价值的新基因资源。储成才研究组分析了在 100 年间收集的全球不同地理区域 52 个国家 (地区)110 份早期水稻农家种，通过全基因组关联分析确定了 *OsTCP19* 启动子中的一个变体，该变体与水稻分蘖氮响应能力密切相关^[16]。*OsTCP19* 上游调控区 29-bp 核酸片段的缺失与否，是不同水稻品种分蘖氮响应差异的主要原因，而且 *OsTCP19* 等位基因的地理分布与土壤氮含量密切相关。该研究对未来培育施氮肥少而高产的水稻提供了新的线索。细胞膜质子泵又称为细胞膜质子 ATP 酶 (PM H^+ -ATPase, OSA)，它利用 ATP 水解产生的能量将氢离子 (H^+) 排出细胞，为细胞膜内外养分等物质的运输提供膜电位和质子驱动力^[17-18]。细胞膜质子 ATP 酶由众多亚基蛋白构成，是养分吸收的关键驱动力^[19]。能否通过改造 ATP 酶的关键亚基组成来同步提升养分吸收和光合作用效率？朱毅勇研究组和合作团队明确了过表达质子泵基因 *OSAI* 可以促进水稻对铵态氮 (NH_4^+) 的吸收同化。同时，由于质子泵还参与了气孔对光响应的信号传导^[20]，*OSAI* 基因的过表达也可以增大叶片气孔开度，增强叶片对 CO_2 的吸收来促进光合作用速率。田间验证显示，过表达 *OSAI* 基因的水稻产量大幅增加，氮素利用率以及其他养分 (如磷和钾) 的吸收也显著提升，推测这可能与促进碳氮代谢相关的重要基因的转录水平有关^[21]。这一研究为水稻养分高效利用提供了新的基因资源，也为减少因大量施肥造成的环境污染及减缓温室效应提供了新的思路。探索氮素调控开花的网络途径，对

阐明植物营养与环境的互作关系，以及培育适宜开花期的氮高效率品种具有重要意义^[22-24]。徐国华研究组通过对水稻花器官形成部位的转录组并结合遗传分析，发现水稻中的节律钟因子 *Nhd1* (*OsCCA1*) 可协同调控氮素介导的抽穗开花和氮素生理利用效率^[25]。研究认为，谷氨酰胺而不是 NH_4^+ 本身来激活水稻 *Nhd1*，从而正向调控开花基因 *Hd3a*，主导氮素介导的水稻开花时间，*Nhd1* 也会抑制 *OsFd-GOGAT*，从而对氮同化起到负反馈调节作用，而且 *Nhd1* 启动子的自然变异与氮介导的开花时间多样性有关。该研究揭示的 Gln-*Nhd1*-*Hd3a*/*Fd-GOGAT* 途径既为构建氮素调控水稻开花的网络通路奠定了遗传基础，也为培育生育期稳定的氮高效水稻品种提供了理论参考。硝态氮 (NO_3^-) 的吸收和同化也是影响水稻氮素利用效率的重要因素^[26-31]。钱前团队利用籼稻 9311 和粳稻日本晴杂交生成的重组自交系 (RIL) 群体，通过精细定位和图位克隆，发现了编码硝酸还原酶 (NR) 的 *OsNR2* 基因。点突变分析发现，位于 NAD(P)H 结合域的精氨酸 (籼型) 和色氨酸 (粳型) 的差异是籼稻硝酸还原酶活性高于粳稻的关键原因。将籼型和粳型 *OsNR2* 等位基因分别转入粳稻品种日本晴中，携带籼型 *OsNR2* 的转基因水稻 NR 活性更高，硝态氮吸收活性更强，地上部和穗部含氮量也更高^[32]。该研究为培育更高氮效率 (NUE) 水稻品种提供了新的基因资源，对水稻产量的持续提高和保障未来全球粮食安全具有重要意义。

改善氮的同化过程是提高作物产量和氮利用效率的有效途径之一^[33]。童依平研究组发现，小麦中的 ABF (ABRE-binding factor) 类亮氨酸拉链转录因子基因 *TabZIP60* 能够调控小麦的生长和氮素利用效率间的平衡关系^[34]。*TabZIP60* 蛋白能够结合到 *TaNADH - GOGAT - 3B* 基因启动子区的 ABRE 片段上，从而负调控其表达。*TabZIP60* 基因的表达会受到缺氮抑制，使 NADH 依赖的谷氨酸合成酶的活性增强，进而提高了小麦氮吸收和小穗数量。该研究揭示了 *TabZIP60* 和 *TaNADH - GOGAT* 基因的相互作用，以及它们共同调控小麦氮利用效率和产量的作用，为小麦氮效率和产量的提高提供了新的策略。利用氮效率相关基因组变异信息解析小麦氮素高效的分子机制，对于高产和高效小麦品种的分子设计具有重要意义^[35]。施卫明研究组与夏光敏团队发现，由 ABA-GE (ABA-葡萄糖脂) 快速转化产生的 ABA 会通过特异性激活根部 *TaNRT2* 的表达，从而提高小麦的氮吸收效率，可以作为硝态氮信号的“传

导器”^[36]。利用已发布的小麦全基因组信息, 发现根系特异 *TaNRT2/NAR* 的启动子区都存在 ABRE 元件, 进一步利用生化、遗传等方法, 明确了硝态氮诱导 ABA-GE 转化为 ABA 的分子机制。该研究揭示了 ABA 不仅能作为环境胁迫的信号发挥调控作用, 而且在养分吸收调控方面也起着一定作用, 为提高小麦氮素吸收能力提供了新的线索。凌宏清研究组和合作团队通过对氮高效小麦品种科农 9204^[37] 的全基因组测序和从头组装, 鉴定了一批与氮吸收和代谢相关的基因 (如 *NRT2* 家族、*GS1* 等), 并通过比较对照小麦品种京 411, 明确了科农 9204 氮应答的关键时期和相对应的氮代谢关键通路, 从全基因组水平解析了科农 9204 氮素高效的分子基础^[38]。该研究成果和相关数据为后续解析小麦氮高效的分子机制提供了新的线索, 也为培育氮高效的小麦新品种提供了有价值的基因组资源。王勇研究组和合作团队针对先前发现的硝态氮应答 CPSF30-L 长链蛋白研究^[39], 进一步发现 CPSF30-L 蛋白既具有 mRNA 上化学修饰 N6-甲基腺嘌呤 (m6A) 识别功能, 又参与 mRNA 3' 末端加工。CPSF30-L 蛋白通过识别 mRNA 上 m6A 的修饰来调控 mRNA 的 poly(A) 位点, 通过调控硝态氮应答途径相关基因的表达, 从而影响氮的吸收和同化过程^[40]。该研究阐明了 CPSF30-L 长链蛋白介导的 m6A 甲基化修饰, 影响氮素代谢的作用及其分子机理, 为作物品种的氮高效遗传改良提供了理论依据。

2.2 磷素营养

磷素营养是指磷在植物生长发育进程中的功能及其被植物吸收、同化及利用等过程。磷既是构成植物体内许多重要有机化合物的组成成分, 又能以多种方式参与植物体的生理生化过程, 对植物生长发育、新陈代谢和适应外界环境等方面起着重要的作用^[40-41]。当供磷充足时, 植物吸收的无机磷大部分会被储存在液泡中; 当供磷不足时, 液泡储存的无机磷会被释放出来供植物利用^[42-44]。但是对于液泡中的无机磷如何输出, 以及液泡对磷素在体内周转和再利用的调控分子机制仍不清楚。易可可研究组和合作团队利用蛋白质组学的方法筛选获得两个水稻液泡膜定位的、受缺磷诱导的磷转运蛋白 OsVPE1 和 OsVPE2^[45], 研究揭示了这些 VPE 蛋白是从一个古老的质膜甘油-3-磷酸酯转运体演化而来。该研究深化了对植物体内磷素平衡机制的认识, 同时可能在培育磷高效新品种上提供了有价值的基因资源。根系外部磷的吸收很大程度上依赖于质膜定位的磷

酸盐转运体蛋白 (PT)^[46], 然而是否有蛋白磷酸酶调控磷酸盐转运体蛋白去磷酸化并不清楚。毛传澡和杨健团队鉴定了一个水稻 PP2C 家族的蛋白磷酸酶 OsPP95^[47], OsPP95 会和蛋白激酶 OsCK2 拮抗调控 PT 的磷酸化状态, 影响 PT 从内质网向质膜的转运, 进一步研究发现 OsPHO2 可以与 OsPP95 相互作用来降解 OsPP95。该研究揭示的这种 PT 应答可变外部磷环境的可逆性磷酸化机制, 有利于作物品种的磷高效遗传改良。由于施入土壤中的肥料磷极易被固定, 土壤中磷的生物有效性通常是很低的, 如何活化土壤中被固定的磷素, 对植物生长有重要意义^[48-49]。郑绍建研究组发现, 低磷可促进铵态氮的吸收, 从而导致根际酸化, 这为根系 STOP1 蛋白的累积创造了必需的低 pH 条件, 进而激活了根系 *ALMT1* 基因介导的苹果酸分泌, 促进了磷酸铝和磷酸铁形态的磷素释放^[50]。同时, 为了防止铵的过度吸收而引起铵毒害, STOP1 蛋白会通过上调蛋白激酶 *CIPK23* 的基因表达, 从而磷酸化铵转运蛋白 AMT 来降低 AMT 转运活性。该研究发现了低磷促进铵态氮的吸收与有机酸分泌之间的偶联关系, 为更好地利用土壤中的难溶性磷提供了新的研究思路。

发掘自然变异体和位点有利于作物磷养分高效的遗传改良^[51]。过去对于作物自然变异的遗传基础研究主要关注了基因的转录水平和蛋白序列, 但是转录后水平的自然变异尚未有清晰的阐释。廖红和陈志长团队通过 GWAS 鉴定到一个大豆的 uORF 自然变异, 该变异会影响下游 GmPHF1 的蛋白含量和空间分布, 从而影响了磷转运蛋白 GmPT4 从内质网向细胞膜的转移过程, 最终形成了大豆群体之间的磷吸收效率的差异^[52]。该研究证实了大豆 uORF 的自然变异与表型变异之间的关联, 也显示了 SNP413 位点在耐低磷育种方面的潜在价值。豆科作物能够与土壤中的根瘤菌共生形成根瘤, 根瘤的形成不仅是具有固氮作用, 也是豆科作物适应缺磷环境的重要机制之一。但是, 目前关于根瘤适应缺磷的分子调控机制仍研究较少。田江研究组发现了大豆 SPX 家族的 *GmSPX5* 基因优先在根瘤中能受到低磷的诱导表达^[53], *GmSPX5* 与 GmNF-YC4 转录因子互作, 从而增强 GmNF-YC4 与 *GmASL6* 启动子的结合, 激活大豆根瘤中 *GmASL6* 表达, 从而促进磷素的吸收, 而且 *GmSPX5* 基因对大豆组织中的磷浓度无影响, 这也是与其它的 SPX 家族成员不同之处。该研究揭示了根瘤会通过 *GmASL6* 等介导天门冬酰胺代谢过程来适应低磷胁迫, 有助于进一步了解 SPX 基因家

族在豆科作物中的功能。白羽扇豆是成功进化为耐超低磷环境且能高效利用磷的“模式”植物^[54]，白羽扇豆之所以能高效利用磷，是因为它会响应低磷而产生排根。但白羽扇豆背后的低磷适应机制是什么？促进排根生长的基因是什么？这些问题尚需回答。许卫锋研究组和合作团队组装了白羽扇豆染色体水平的高质量基因组^[55]，发现了白羽扇豆经历了全基因组三倍化事件，导致了亚基因组优势现象；发现了生长素稳态调节关键基因家族 *LaABCG36s* 和 *LaABCG37s* 对于排根的形成非常重要。研究结果为作物磷高效的遗传改良提供了新思路，也对磷高效作物的筛选与培育提供了指导作用。

2.3 钾素营养

钾素营养是指植物对钾的吸收、运输及其在植物代谢中的作用。我国钾肥自给率不足 50%，并且我国农作物品种的养分吸收利用效率仍然处于较低水平。植物会利用位于细胞膜表面的钾离子通道进行钾离子吸收或者外排，从而维持体内钾平衡并实现生理功能调节^[56]。其中钾离子通道 AKT2 是植物 Shaker 家族的成员，具有弱电压依赖性，介导了钾离子的双向运输^[57]，但对于如何调控 AKT2 的活性来控制植物钾吸收鲜有报道。章文华研究组发现，磷脂酸 (PA) 可直接结合水稻 OsAKT2 并抑制其通道活性，OsAKT2 ANK 结构域中的两个相邻精氨酸残基是 PA 的结合位点，对 PA 抑制 OsAKT2 活性有重要作用。而且 PA 对 AKT2 的抑制作用在水稻和拟南芥中是保守的，但是另一个内向钾通道 KAT1 则对 PA 并不敏感^[58]。该研究揭示了磷脂酸与植物钾通道 AKT2 的直接作用关系，为研究磷脂信号介导的钾离子通道调节机制提供了新的线索。该文被《The Plant Journal》选为当期的 Research highlight 论文，并配发了评论文章强调了该研究的创新性和意义。进一步的，苏彦华研究组发现水稻 OsAKT2 蛋白 S4 结构域中独特的 K191 残基是调控 OsAKT2 介导钾离子内流的重要位点^[59]，将 OsAKT2 蛋白 191 号位上的 K 突变为 R，就能够恢复 OsAKT2 双向介导钾离子流的特性。拟南芥的 AtAKT2 蛋白是钾离子内外双流性蛋白，但是将其 191 位上的 R 反向突变为 K，会导致 AtAKT2 转变为类似于 OsAKT2 的钾离子内流蛋白。该研究揭示了水稻 OsAKT2 蛋白特殊的“向内”功能是由于其独特的 K191 残基的存在。除了 AKT2 基因外，当环境中的钾离子 (K^+) 低于 100 $\mu\text{mol/L}$ 时，高亲和力 K^+ 转运蛋白 HAK5 是根系吸收 K^+ 的主要参与者^[60]。龙雨研究组发现，拟南芥转录因子

MYB77 会调节低钾条件下的高亲和力 K^+ 吸收过程，MYB77 蛋白会直接结合 HAK5 基因的启动子区域，激活低钾条件下 HAK5 表达^[61]。该研究揭示了 MYB77 在增强 HAK5 基因表达应答低钾条件中的新作用，为增加植物对低钾环境的耐受性提供了一定的理论依据。除了调控钾通道来控制 K^+ 吸收过程外，植物如何感知土壤中钾的有效性仍然是未知的。王毅研究组和合作团队利用 K^+ 报告成像技术 GEPII 发现，植物缺钾后钾的浓度只在根尖干细胞的正上方的某些细胞内降低，将这些特殊细胞命名为“ K^+ -sensing niche (KSN)”^[62]。在 KSN 细胞内， K^+ 缺乏会快速诱导 Ca^{2+} 信号和 CIF 小肽积累，从而激活 SGN3-LKS4/SGN1 受体复合物调控的 ROS 信号，从而控制 K^+ 吸收。该研究创新性的利用活体成像技术，检测到了感知低钾的根系核心区域 KSN，突破了传统认知的离子感受器大多位于组织外层细胞的观点。

2.4 镁营养

镁营养是指植物中镁的生理生化功能，以及植物对镁的吸收、转运及利用过程。植物体内的镁含量占干重的 0.15%~0.35%，在营养生长期及生殖生长初期，光合作用旺盛，镁作为叶绿素的组成成分，主要富集于植物的光合器官中^[63-64]。但有关缺镁引起的叶片黄化和镁离子重新分配的分子机制尚不明确，镁是如何进入叶绿体的？又是如何调控光合作用的？这些亟待解决的问题至今仍缺乏深入研究。陈志长研究组通过对缺镁水稻叶片转录组分析，鉴定到了叶片中受缺镁影响最大的 *OsSGR* 基因^[65]，*OsSGR* 的活性与缺镁条件下叶绿体的降解和镁的再分配过程密切相关。在缺镁条件下，*OsSGR* 介导的叶绿素降解会将镁从中龄叶片向幼嫩叶片再分配，同时也保护了中龄叶片免遭光氧化的危害， H_2O_2 会通过反馈调节 *OsSGR* 的表达，达到叶绿素降解和中龄叶片相对较强的光合能力的双重精准控制。进一步的，陈志长研究组和马建锋团队发现了水稻叶绿体中镁的昼夜震荡规律，并且确定转运蛋白基因 *OsMGT3* 参与调控了叶绿体中镁的波动，从而影响光合过程中同化 CO_2 的能力^[66]。该研究揭示了增强叶绿体镁的输入可显著地提高水稻的光合效率，为作物光合作用的遗传改良提供了新的线索。

2.5 硼营养

硼是维持植物正常生长发育所必需的微量矿质元素。土壤有效硼的缺乏已成为许多地区农业生产

中重要的限制因子, 例如, 硼缺乏是油菜生长不良和产量下降的主要原因之一^[67]。过去对植物硼吸收和转运的分子机制已经有所阐释, 但植物是如何应答缺硼信号的, 尚不完全清楚。徐芳森团队发现缺硼通过抑制油菜素内酯 (BR) 合成基因 *BR6ox1* 和 *BR6ox2* 的表达来减少油菜素内酯的合成^[68]; 同时, 缺硼也诱导了乙烯转录因子 *ERF018* 基因的表达, 并通过作用于茉莉酸 (JA) 合成基因 *AOCs* 的启动子区域, 上调了它们的表达来合成更多的 JA, 从而共同参与了对根系生长的抑制作用^[69]。该研究首次从分子信号水平上, 阐述缺硼诱导激素信号调控植物生长的机制, 为作物硼营养的调控提供了重要的理论依据。除了根系对硼的信号应答和吸收外, 吸收进入体内的硼向生殖器官转运过程, 也是发挥硼营养作用的关键步骤, 但是体内硼向各个器官运输的分子机理尚不十分清楚。邵继锋研究组和马建锋团队发现, 分布在水稻维管束鞘细胞中的 *OsBOR1* 基因负责将硼从维管束鞘细胞中外排, 然后向分散维管束运输, 与 *OsNIP3:1* 在节上形成了一种向新生组织优先分配硼的系统。*OsBOR1* 蛋白质在外界硼浓度高时会迅速分解^[70]。该研究揭示了水稻 *OsNIP3:1-OsBOR1* 调控的硼精细分配分子机制。硼除了维持植物正常生长外, 还对某些土壤环境胁迫具有拮抗和缓解作用。喻敏研究组和合作团队发现, 硼可以促进由拟南芥生长素外排转运蛋白 PIN2 介导的生长素极性运输, 从而下调质膜 H^+ -ATPase 的活性, 使得根系表面 pH 升高, 以减少根尖区铝的积累^[71], 在豌豆上也发现了类似的研究结果。该研究为硼缓解铝毒害的作用机制提供了新的研究思路。

2.6 铁营养

铁是植物必需的一种微量元素, 尽管土壤中的铁含量丰富, 但受土壤理化特性的影响, 很多土壤中的铁主要以难溶性的三价化合物形式存在, 很难被植物吸收利用^[72]。为了适应这种生存环境, 植物在长期进化过程中形成了两种铁高效吸收机制, 即机理 I 和机理 II。NAC 家族是植物特异性大型转录因子家族^[73], 参与了“机理 II”植物体内的铁稳态调控。但 NAC 是否参与“机理 I”植物应答缺铁仍不清楚。李文学研究组发现, *NAC5* 转录因子在维持“机理 I”植物拟南芥体内铁稳态中发挥重要作用^[74]。缺铁会诱导拟南芥 *NAC5* 的表达, 而 miR164 可以在转录后水平促使 *NAC5* 上调, *NAC5* 蛋白继而会直接激活 *NFYA8* 的表达, 从而影响 *IRT1* 和 *FRO2* 的表达, 促进铁的吸收。该研究揭示了“miR164-NAC5-

NFYA8”路径在维持拟南芥铁稳态中的重要作用, 为深入理解“机理 I”植物的铁吸收机制提供了重要的线索。在“机理 I”植物拟南芥中, 茉莉酸 (JA) 作为负调控因子, 会抑制根部 *IRT1* 和 *FRO2* 的表达, 负调控铁的吸收, 但其分子机制一直不清楚。凌宏清团队鉴定到了 4 个与 FIT 互作的蛋白 bHLH018、bHLH019、bHLH020 和 bHLH025, 它们会促进 FIT 蛋白的降解, 而这 4 个基因的表达受 JA 诱导, 同时 JA 会在转录水平抑制 *FIT*、*bHLH38*、*bHLH39*、*bHLH100* 和 *bHLH101* 的表达, 最终导致 *IRT1* 和 *FRO2* 的表达水平降低^[75]。该研究阐明了茉莉酸信号通路影响铁吸收的调控网络分子机制, 新鉴定到了 4 个 FIT 互作蛋白, 扩展了对以 FIT 为核心的“机理 I”植物铁吸收调控网络的认识。除了根系对铁的吸收过程外, 吸收进入体内的铁, 如何在各器官间分配和转运也是发挥铁营养作用的关键步骤^[76]。郑绍建和丁忠杰团队鉴定到了控制体内铁向种子转载的 *INO* 基因^[77], 在拟南芥种子发育早期, *INO* 通过直接调控种皮中 *NRAMP1* 基因的表达来限制铁的过量装载, 减少可能由于铁过量累积所引起的胚细胞氧化损伤, 从而保护种子胚胎的发育; 而在发育的中后期, *INO* 表达显著下降, 并激发荚果中乙烯的合成使得 EIN3 蛋白累积, 从而直接激活下游靶标基因 *ERF95* 的表达, 进而调控种子铁蛋白基因 *FER1* 的表达, 让更多的铁装载进入胚细胞的液泡中进行存储。该研究揭示了种子发育早期铁装载受到限制的分子机制。龚继明研究组和周奕华团队发现, 由铁缺失诱导的 *Cdi* 基因, 会催化高尔基体中 GDP-L-半乳糖残基转移到 RG-II 侧链 A 的末端, 而 RG-II 的半乳糖苷化是 RG-II 二聚化和细胞壁修饰的必要条件, 使得铁从细胞壁中释放出来, 随后进入到长距离运输路径^[78]。该研究显示细胞壁结构对于细胞壁铁聚集池的有效利用非常重要, 为质外体铁的再分配与细胞壁生物结构之间的关联提供了证据。人们很早就认识到根系的铁吸收过程受到地上部信号的调控, 但是如何通过长距离信号将叶片铁的状态传达到根系呢? 这一直是不完全清楚的。兰平研究组和合作团队鉴定到了一个在开花植物中保守性存在的短的 C-末端氨基酸序列共有基序 IMA1^[79], *IMA1* 主要在韧皮部中表达, 嫁接试验显示地上部的 IMA1 会正向调节根中的铁吸收, 当跨物种异源表达时, *IMA* 同源物对铁仍然具有高度响应性和功能性。该研究发现了一个新的在韧皮部中表达的小肽家族, 在韧皮部通过发挥移动信号作用来控制根系中铁

吸收,对揭示植物体内铁信号传递网络提供了新的线索。

3 营养逆境耐性

3.1 铝毒害

酸性土壤占世界耕地面积的 30% 以上,铝毒被认为是酸性土壤作物生产的重要限制因子之一^[80-81]。根尖细胞向外分泌苹果酸螯合铝离子,是植物抵御铝毒的主要机制之一。而苹果酸分泌是由苹果酸转运蛋白 ALMT1 介导的^[82],但对于铝是如何激活 ALMT1 转运苹果酸仍不完全清楚。在表达水平上,ALMT1 的表达主要受到 C2H2 类型的锌指转录因子 STOP1 的直接调控,但是 STOP1 受到的转录后调控机制至今尚未明确。黄朝锋研究组克隆一个编码含 F-box 结构域的新基因 *RAE1*^[83],在正常条件下 RAE1 能够与 STOP1 直接相互作用,通过泛素化-26S 蛋白酶体途径降解 STOP1 蛋白,而铝能通过部分抑制 RAE1 对 STOP1 蛋白的降解过程,从而稳定 STOP1 蛋白。*RAE1* 基因的发现为提高铝毒敏感作物的抗性提供了新的策略。杨中宝研究组发现了钙调素类似蛋白 CML24 在调控 ALMT1 介导的铝毒耐性中的分子作用^[84],对拟南芥中 7 个 *CaM* 和 50 个 *CML* 基因成员鉴定发现,*CML24* 通过钙信号途径参与了对铝毒的调控,*CML24* 能够通过作用于 CAMTA2,来促进 CAMTA2 对 ALMT1 的转录激活作用,并且 CML24 能通过阻控 WRKY46 对 ALMT1 的转录抑制作用,来进一步增强 ALMT1 的表达。该研究为揭示植物 ALMT1 介导的铝毒耐性上游分子信号通路提供了有价值的线索。进一步的,郑绍建研究组和合作团队解析了拟南芥 ALMT1 通道蛋白在多种状态下的三维结构^[85],发现铝离子会结合在 ALMT1 胞外侧的 TM1-2 loop 和 TM6 之间,与 3 个酸性残基配位,从而引起 TM1-2 loop 和 TM5-6 loop 的构象变化,导致 Ile53 残基向外运动,从而引起 ALMT1 的孔道开放和苹果酸释放。该研究解析了 ALMT1 的蛋白构象,阐释了铝激活 ALMT1 介导的苹果酸释放的分子机理,为基于蛋白结构设计 ALMT1 功能,从而增强苹果酸分泌和铝毒耐性提供了重要的理论指导。除了 ALMT1 介导的苹果酸分泌螯合铝外,细胞壁也被认为在抵御铝毒害的过程中起着重要作用^[86]。*XTH31* 是拟南芥中发现比较早的调控细胞壁耐铝的基因,但是其上游调控因子尚不清楚。沈仁芳团队鉴定到了一个受铝调控的 ANAC017

转录因子^[87],ANAC017 会通过直接结合 *XTH31* 的启动子,来正向调控 *XTH31* 的表达,从而影响拟南芥的铝毒抗性。该研究找到了调控 *XTH31* 基因应答铝毒害的转录因子,丰富了细胞壁响应铝毒害的分子调控网络。铝对大多数植物都是有害的,而对长期生长于酸性土壤中的茶树来讲,铝却是属于能够促进其生长的有益元素。但是铝对茶树是否属于必需元素呢?廖红研究组首次提出铝是茶树根系生长发育的必需营养元素^[88],铝对于维持茶树的根尖区活性是必需的,铝主要聚集在茶树根尖分生区的细胞核中,对维持茶树根尖 DNA 的稳定是不可替代的,可以有效促进新根的发生。该研究阐释了茶树适应酸性土壤的内在机制,对在生产实际中指导茶园科学施肥有重要意义。

3.2 铁毒害

铁的活性受到土壤 pH 和 Eh 的影响,如果土壤中氧气充足,铁主要是以生物有效性较低的三价铁的形式存在。但在氧含量较低的土壤中,伴随着低 pH 的情况下, Fe^{3+} 会被还原为 Fe^{2+} ,例如,在一些排水不畅的土壤中,淹水后几小时内氧化还原电势便低于 +200 mV,铁很容易就变为可溶性的 Fe^{2+} ,对植物产生毒害作用^[89]。此外,夏季很多地方经常发生水涝灾害,土壤淹水时间稍长,亚铁离子也会大量产生。不同植物对铁毒的耐受性差异较大,在土壤亚铁浓度超过 10 mg/kg 时,有的物种就会发生毒害现象。铁毒害分布范围广,导致作物减产,是世界性难题^[90],以往只知道可通过开沟排水和增施钾肥来缓解铁毒,但是其中的分子机制仍然不清^[91]。施卫明团队证实了根尖区是根系生长响应铁毒胁迫的关键位点,而且比根系其它区段对铁毒胁迫更加敏感^[92-93]。但是为何根尖区会对铁毒胁迫更加敏感呢?进一步研究发现,铁毒会通过引发根尖区细胞一氧化氮(NO)含量上升,从而诱导 SNO1/SOS4 酶活性增强,进而加剧了由非选择性离子通道(NSCC)介导的根尖区 K^+ 外流过程,造成了根尖细胞内的 K^+ 失衡,从而导致了根尖区对铁毒胁迫非常敏感^[94]。另外,补充供钾可以一定程度上缓解铁毒害,但是由于依然存在铁毒害诱导的一氧化氮信号和 SNO1/SOS4 酶活性,单纯施钾并不能完全消除铁毒对根系的伤害。该研究在常规的“铁膜”研究水平上深化了该领域的科学认识,从分子信号调控角度,提供了针对铁毒的钾肥增效依据。找到植物耐铁毒的关键基因是解决植物铁毒害的重要基础之一。李保海研究组和合作团队通过 GWAS 技术鉴定了植物耐铁毒基因 *GSNOR*

及相应的自然变异体^[95], 并证明该基因调控耐铁毒的功能在拟南芥、豆科植物百脉根和禾本科植物水稻中都是保守的。进一步发现 *GSNOR* 基因主要通过减轻铁依赖的一氧化氮对分生组织的亚硝基化胁迫毒害, 而非单一通过铁与 H_2O_2 的氧化胁迫毒害来发挥作用。该研究为应用 *GSNOR* 自然变异体或人工编辑 *GSNOR* 来进行作物耐铁毒品种的遗传改良提供了有效策略。

3.3 铵毒害

不同于硝态氮, 铵态氮对植物细胞具有毒害作用, 在 19 世纪人们就已经认识到了铵态氮会毒害植物细胞^[96-97], 这一特性被认为是植物高效利用铵态氮的重要限制因子。根系是养分吸收的关键部位, 也是土壤中铵态氮的直接接触部位, 中等浓度铵态氮 ($0.1 \sim 0.5 \text{ mmol/L}$) 就会对植物根系产生毒害作用^[98-100]。已有大量研究证实了根系的“铵离子外排耗能”机制, 即吸收的铵离子会在根尖区大量外排到根外, 该过程不仅造成体内铵的损失, 也会加剧细胞的能量亏缺, 是限制根系生长的主要原因之一^[101], 但是长期以来, 控制根系铵离子外排的上游控制因子始终不清楚。施卫明研究团队首次找到了能控制根系铵离子外排的两个转录因子 *WRKY46* 和 *OsEIL1*。进一步的分子机制研究揭示了铵态氮诱导的拟南芥转录因子 *WRKY46* 会直接绑定 *NUDX9* 基因的启动子区 W-box 域并抑制其表达, 从而稳定铵供应下根系 IAA 水解酶的 N-糖基化水平及活化态 IAA 含量, 从而降低根系的铵离子外排^[102]。铵态氮也会诱导水稻 *OsEIL1* 基因表达, *OsEIL1* 会直接结合 *OsVTC1-3* 启动子区 EBS 位点, *OsEIL1-OsVTC1-3* 级联进一步通过激活蛋白 N-糖基化过程, 从而消减铵离子的外排能耗^[103]。上述研究解析了蛋白 N-糖基化参与铵离子外排的上游调控因子及途径不明的问题, 加深了对铵外排耗能过程与植物铵态氮适应能力关系的认知, 也为作物铵态氮高效分子育种提供了重要借鉴。

植物激素是调控植物发育的重要物质, 而且也被认为参与了根系铵毒害的应答过程。根系应答铵态氮的一个明显的特点是侧根数量的变化, 区别于硝态氮、磷等养分对侧根数量的调控, 叶部才是控制侧根形成应答铵毒害的关键部位, 植物会通过 *AMOS2* 基因调控叶部铵积累来产生乙烯, 而且叶部乙烯并非直接扩散到根部影响侧根形成, 而是通过减弱 *AUX1* 基因介导的生长素由叶向根的转运来抑

制侧根形成^[104-105]。施卫明研究团队通过正向遗传学筛选到铵毒害耐性突变体 *amot1*。*AMOT1* 是乙烯信号途径的核心转录因子 *EIN3* 的等位突变^[106], 深入的机理研究发现, 过氧化物酶 (POD) 才是铵诱发叶部活性氧 (ROS) 积累的关键合成因子, 而非传统认知上 POD 酶主要发挥 ROS 清除作用, *AMOT1* 会直接结合 POD 酶编码基因启动子区 EBS 绑定位点, 从而促进其表达以增加叶部 ROS 积累, 上述研究揭示了植物应答铵毒害的“叶部乙烯-AMOT1-POD-ROS 信号机制”, 也重新审视了 POD 酶在 ROS 调控中的功能。除了乙烯和生长素外, 赤霉素 (GA) 也是植物应答铵毒害非常重要的激素信号。张文浩研究组发现铵毒害会抑制水稻 GA_4 的合成, 从而减少腐胺的含量造成水稻对铵敏感^[107]。增加赤霉素或者腐胺的含量都会提高水稻的铵耐性, 该研究为提高作物的铵耐性提供了有价值的理论线索。

植物组织的离子稳态平衡, 尤其是铵/钾平衡是影响铵毒害耐性的重要因素, 但是控制铵毒害条件下铵钾平衡的分子生物学机制尚不完全清楚。过去只发现由于竞争作用, 铵离子会通过竞争钾离子通道进入细胞^[108]。施卫明团队研究证实了铵态氮会诱导根部一氧化氮 (NO) 的产生, 铵诱导的一氧化氮会通过 *SNO1/SOS4* 基因途径抑制根系钾离子吸收, 造成根细胞的钾离子稳态失衡, 证明铵态氮调控细胞钾离子稳态的过程中, 还存在一氧化氮介导的钾离子吸收“抑制机制”^[109]。同时, 根系中 *GSNOR* 基因蛋白丰度受到铵态氮诱导增强, *GSNOR* 会清除细胞内过量产生的一氧化氮, 从而维持细胞的钾离子稳态平衡, 而 *VTC1* 基因是维持铵态氮条件下 *GSNOR* 蛋白稳定所必需的。进一步的, 张振华研究组发现铵态氮促进根系乙烯的合成和木质部组织 *EIN3* 蛋白的稳定性, 从而抑制钾转运基因 *SKOR* 和 *NRT1.5* 的表达, 减少了吸收进入根系细胞的钾离子向地上部的转运^[110]。上述的研究系统性揭示了铵态氮调控组织钾离子平衡的分子生理机制, 提出了新的观点, 深化了该领域的科学认识, 也为从离子平衡角度解决植物铵毒害提供了有效的科学思路。

金崇伟研究组发现了一个定位于细胞壁表达的亚铁氧化酶 *LPR2* 基因, 该基因与同源基因 *LPR1* 具有不同的亚铁底物亲和能力, *LPR2* 会促使过量铁在根系韧皮部积累, 从而抑制铵态氮条件下的植物根系生长。韧皮部铁沉积会首先诱导活性氧自由基迸发, 以导致胼胝质的积累, 从而阻抑韧皮部蔗糖的运输与卸载, 造成铵态氮条件下的根系抑制^[111]。该

研究首次揭示了 *LPR2* 基因通过调控韧皮部铁沉积来介导铵毒害对根系生长的抑制作用,为解决植物铵毒害的问题提供了新的理论依据和研究思路。

4 根际和根系分泌物

根际是植物根系—土壤发生互作最剧烈的区域,在很大程度上,控制着养分的活化和利用效率、土壤健康和可持续作物生产^[112-113]。针对当前如何协调粮食安全、资源高效和环境可持续性这一重大问题,申建波和张福锁团队提出了“根际生命共同体(Rhizobiont)”的学术思路,指出了根际生命共同体与养分高效研究的重点方向与内容,尤其是深入揭示和调控植物第二基因组—微生物组的作用正成为农业科学的研究前沿^[114-115]。目前,超过 80% 的维管植物可以与丛枝菌根真菌(AMFs)形成共生关系^[116-117]。菌根植物能通过菌根途径来获取土壤养分,然而菌根介导氮吸收途径的分子机制尚不完全清楚。袁力行研究组从玉米中鉴定到一个受到 AMFs 特异诱导表达的铵转运蛋白 *ZmAMT3;1*,通过介导植物—菌根共生界面上铵态氮转运,将氮素从真菌运输到植物,对植物高效获取土壤氮素有重要贡献^[118]。该研究揭示了植物依赖菌根介导的铵态氮吸收过程的分子机制,为利用植物—微生物互作提高作物的氮效率提供了新的线索,《The Plant Cell》同期以“in brief”的形式对该研究进行了推介^[119]。目前大多数的研究主要关注在根际稳定定殖并发挥重要作用的“核心微生物群落”,但植物茎维管组织等输导系统中是否存在核心微生物群落?发挥什么作用?这些都尚不清楚。艾超和周卫团队及合作者研究发现,玉米在木质部汁液中特异性地招募了一个在环境条件和基因型中都保守的核心微生物群。该核心微生物群通过生物固氮(BNF)为植物提供氮营养,并促进根系发育^[120]。该研究发现的这种核心微生物群,可能是开发替代性微生物生物技术以提高可持续农业作物性能的一种有前景的资源。

根系分泌物在养分高效利用机制中发挥重要作用,但作为根际化学信号物质功能,从而调节根际养分环境尚不多见^[121-122]。施卫明研究组首次从水稻中鉴定到一种新型的生物硝化抑制剂(BNIs)—1,9-癸二醇,并第一次从浮萍根系分泌物中鉴定出具有强大污水除氮功能的豆甾醇物质^[123-124]。以往研究仅认为 BNIs 是自然生态系统中植物适应低氮环境的一种保氮生存机制,主要关注热带牧草和高粱,上述研究提出了 BNIs 在高氮投入的农业生态系统中同样重

要,以及相当的粮食作物品种具有高 BNI 活性的观点,对于深化认识植物—微生物互作调控土壤氮素转化,提高作物氮素利用率,减少氮素流失和温室气体排放,指导氮肥减施增效,实现化肥氮零增长的国家战略,都具有重要的理论意义和应用价值。

5 我国植物营养生物学近 5 年科研进展的总结

近 5 年来,我国植物营养生物学在科学研究和人才培养方面均取得了可喜的发展,我国植物营养生物学已在国际该领域占优势地位,形成了占主导的优势群体,我国传统农业资源与环境学科学家是国内该领域的优势力量。在营养元素的研究方面,获得了一些重要的养分高效的作物品种和自主知识产权的养分高效关键基因,引领前沿,国际领先;在营养逆境研究方面,阐明了以 *ALMT1*、*SNO1*、*GSNOR*、*WRKY*、*LPR2* 等为代表的铝、铁、铵等营养逆境信号分子调控网络,成果系统,突破显著;在根际和分泌物研究方面,提出了以根际微生物组和化学信号分子为核心的根际养分调控和“根际生命共同体”理念,特色鲜明,成绩卓著。相关的研究成果开启了对植物营养学的全新认识,推动了以根际生态调控为中心的根际生态调控理论的构建,也是提高作物养分效率的重要突破口。

6 展望

在过去 30 多年间,伴随植物营养学科和其它学科的整体发展,我国植物营养生物学研究取得了长足的进步。但是近年来,随着国家政策调整和学科交叉的发展,我国各个院校的传统植物营养生物学研究也遇到诸多问题和瓶颈。鉴于植物营养生物学在整个植物营养学科的基础作用,有必要对植物营养生物学出现的问题和未来研究方向进行探讨。

1) 关注植物营养学内在机理机制研究。目前获得的植物营养分子生物学的基因,有些似乎更多是与发育有关,还缺乏直接的植物营养学生理机制的关联。

2) 关注养分效率提升的田间效果普适性。我国存在多种土壤类型,而且有许多中低产土壤,存有不同程度的盐碱、酸化、干旱、潜育化等逆境问题。而且作物产量是一个群体指标,不是单株指标。目前的许多研究机制和作用机理与实际田间的真实应用还有很长的距离,有些也还只是在科学家

自己的可控条件下的试验田进行的, 植物营养生物学更要关注农户田间群体条件下最优植株养分效率。

3) 关注肥料适度高投入获得高产出的研究。大量营养元素分子生物学的研究, 大都是偏向吸收高效、低投入, 这实际上不利于土壤培肥, 长期看, 对于土壤地力保育可能有不利影响。在保证肥料不过量投入, 不造成环境问题的前提下, 适度高投入来获得高产出的相关研究还相当缺乏。

4) 关注与肥料研制的结合。植物营养生物学是一门为肥料科学及相关学科服务的应用基础学科。肥料是植物营养学的核心产业出口^[125], 植物营养学基础研究应该在其中发挥应有的作用。要关注化肥产业的发展动态, 并服务于化肥产业的升级。目前在肥料产业上很少能看到植物营养生物学和根际研究的成果应用, 基础研究与应用研究的交流模式需要有新的变化。

5) 对于植物营养生物学各领域的未来研究方向, 建议进一步加强以下几个方面的研究: ①营养元素 离子受体及其信号传导途径、关键基因、营养元素的优化分配, 尤其是促进微量营养元素在可食部分累积的基础研究; ②营养逆境 双高型基因资源、提高土壤中缓效和固定营养元素活化利用的基础科学问题研究; ③根际生物学 植物-微生物的互动交流、生物菌剂、合成生物学的研究; ④野生种质资源 关注特色物种资源、野生种质资源等的营养生物学机制研究。

参 考 文 献:

- [1] 中国农业百科全书总编辑委员会. 中国农业百科全书(第一版)——农业化学卷[M]. 北京: 农业出版社, 1996.
Editor-s-Chief Committee of China Agriculture Encyclopedia. Encyclopedia of Chinese agriculture (1st edition)—Agricultural chemistry volume[M]. Beijing: Agricultural Press, 1996.
- [2] 张俊伶. 植物营养学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001.
Zhang J L. Plant nutrition[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2001
- [3] 慕亚芹, 李群, 崔江浩. 朱兆良土壤-植物营养学学术谱系研究[J]. 中国农史, 2017, 36(1): 38–44.
Mu Y Q, Li Q, Cui J H. A study on Zhu Zhaoliang's soil—plant nutrition academic genealogy[J]. Agricultural History of China, 2017, 36(1): 38–44.
- [4] 袁力行, 申建波, 崔振岭, 等. 植物营养学科发展报告[J]. 农学报, 2018, 8(1): 39–43.
Yuan L X, Shen J B, Cui Z L, *et al.* Advances and prospects of plant nutrition[J]. Journal of Agriculture, 2018, 8(1): 39–43.
- [5] 米国华. 论作物养分效率及其遗传改良[J]. 植物营养与肥科学报, 2017, 23(6): 1525–1535.
Mi G H. Nutrient use efficiency in crops and its genetic improvement [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(6): 1525–1535.
- [6] 米国华. 植物营养生物学研究方向探讨[J]. 植物营养与肥科学报, 2021, 28(1): 150–156.
Mi G H. Discussion on the research direction of plant nutritional biology[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2021, 28(1): 150–156.
- [7] 凌宏清, 袁力行. 我国作物养分高效研究的现状与未来发展趋势[J]. 中国基础科学, 2016, (2): 54–60.
Ling H Q, Yuan L X. Research status of crop nutrient efficiency and its future development in China[J]. *China Basic Science*, 2016, (2): 54–60.
- [8] 徐国华. 提高农作物养分利用效率的基础和应用研究[J]. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1761–1763.
Xu G H. The basic and applied researches for improving crop nutrient use efficiency in China[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(12): 1761–1763.
- [9] Sylvester-Bradley R, Kindred D R. Analysing nitrogen responses of cereals to prioritize routes to the improvement of nitrogen use efficiency [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1939–1951.
- [10] 储成才, 王毅, 王二涛. 植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1415–1423.
Chu C C, Wang Y, Wang E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: Current situation and future perspectives[J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2021, 51(10): 1415–1423.
- [11] Peng J, Richards D E, Hartley N M, *et al.* “Green revolution” genes encodes mutant gibberellin response modulators[J]. *Nature*, 1999, 400: 256–261.
- [12] Gooding M J, Addisu M, *et al.* Effect of wheat dwarfing genes on nitrogen-use efficiency[J]. *The Journal of Agriculture Science*, 2022, 150: 3–22.
- [13] 李娜, 黄允智, 刘学英, 等. 作物氮肥利用效率遗传改良研究进展[J]. 遗传, 2021, 43(7): 629–640.
Li S, Huang Y Z, Liu X Y, *et al.* Genetic improvement of nitrogen use efficiency in crops[J]. *Hereditas*, 2021, 43(7): 629–640.
- [14] Li S, Tian Y H, Wu K, *et al.* Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture[J]. *Nature*, 2018, 560: 595–600.
- [15] Wang F M, Matsuoka M. A new green revolution on the horizon[J]. *Nature*, 2018, 560: 563–564.
- [16] Liu Y Q, Wang H R, Jiang Z M, *et al.* Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice[J]. *Nature*, 2021, 590: 600–605.
- [17] 缪其松, 曾后清, 朱毅勇, 等. 铵态氮营养下水稻根系分泌氢离子与细胞膜电位及质子泵的关系[J]. 植物营养与肥科学报, 2011, 17(5): 1044–1049.
Liao Q S, Zeng H Q, Zhu Y Y, *et al.* Relationship between membrane potential, plasma membrane H⁺-Pump and H⁺ release by rice root under ammonium nutrition[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2011, 17(5): 1044–1049.
- [18] Falhof J, Pedersen J T, Fuglsang, *et al.* Plasma membrane H⁺-ATPase regulation in the center of plant physiology[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9: 323–337.
- [19] Wang E, Yu N, Bano A, *et al.* A H⁺-ATPase that energizes nutrient

- uptake during mycorrhizal symbioses in rice and *Medicago truncatula* [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26: 1818–1830.
- [20] Yamauchi S, Takemiya A, Sakamoto T, *et al.* Plasma membrane H⁺-ATPase (AHA1) plays a major role in *Arabidopsis thaliana* for stomatal opening in response to blue light[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171: 2731–2743.
- [21] Zhang M X, Wang Y, Chen X, *et al.* Plasma membrane H⁺-ATPase overexpression increases rice yield via simultaneous enhancement of nutrient uptake and photosynthesis[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 735.
- [22] Yuan S, Zhang Z W, Zheng C, *et al.* *Arabidopsis* cryptochrome 1 functions in nitrogen regulation of flowering[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(27): 7661–7666.
- [23] Lin Y L, Tsay Y F. Influence of differing nitrate and nitrogen availability on flowering control in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68: 2603–2609.
- [24] Ye T, Li Y, Zhang J, *et al.* Nitrogen, phosphorus, and potassium fertilization affects the flowering time of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 20: e00753.
- [25] Zhang S N, Zhang Y Y, Li K N, *et al.* Nitrogen mediates flowering time and nitrogen use efficiency via floral regulators in rice[J]. *Current Biology*, 2021, 31: 671–683.
- [26] Li Y L, Fan X R, Shen Q R. The relationship between rhizosphere nitrification and nitrogen-use efficiency in rice plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31: 73–85.
- [27] Hu B, Wang W, Ou S J, *et al.* Variation in NRT1.1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47: 834–838.
- [28] Yang Y, Zhang J, Cai Z. Nitrification activities and N mineralization in paddy soils are insensitive to oxygen concentration[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B, Soil and Plant Science*, 2016, 66: 272–281.
- [29] Huang S J, Liang Z H, Chen S, *et al.* A transcription factor, OsMADS57, regulates long-distance nitrate transport and root elongation[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 882–895.
- [30] 蒋志敏, 王威, 储成才. 植物氮高效利用研究进展和展望[J]. *生命科学*, 2018, 30(10): 1060–1071.
- Jiang Z M, Wang W, Chu C C. Towards understanding of nitrogen use efficiency in plants[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2018, 30(10): 1060–1071.
- [31] Fan X R, Tang Z, Tan Y W, *et al.* Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(26): 7118–7123.
- [32] Gao Z Y, Wang Y F, Chen G, *et al.* The indica nitrate reductase gene OsNR2 allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5207.
- [33] Yang J B, Wang M Y, Li W J, *et al.* Reducing expression of a nitrate-responsive bZIP transcription factor increases grain yield and N use in wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(9): 1823–1833.
- [34] Wang M, Wang S, Xia G. From genome to gene: A new epoch for wheat research[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20: 380–387.
- [35] Wang M, Zhang P L, Liu Q, *et al.* TaANR1-TaBG1 and TaWabi5-TaNRT2s/NARs link ABA metabolism and nitrate acquisition in wheat roots[J]. *Plant Physiology*, 2020, 182(3): 1440–1453.
- [36] Wang R F, An D G, Wang C S, *et al.* Relationship between nitrogen uptake and use efficiency of winter wheat grown in the North China Plain[J]. *Crop and Pasture Science*, 2011, 62: 504–514.
- [37] Shi X, Cui F, Han X, *et al.* Comparative genomic and transcriptomic analyses uncover the molecular basis of high nitrogen use efficiency in the wheat cultivar Kenong 9204[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(9): 1440–1456.
- [38] Li Z H, Wang R C, Gao Y Y, *et al.* The *Arabidopsis* CPSF30-L gene plays an essential role in nitrate signaling and regulates the nitrate transceptor gene NRT1.1[J]. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 1205–1222.
- [39] Hou Y, Sun J, Wu B, *et al.* CPSF30-L-mediated recognition of mRNA m6A modification controls alternative polyadenylation of nitrate signaling-related gene transcripts in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14: 688–699.
- [40] 梁翠月, 廖红. 植物根系响应低磷胁迫的机理研究[J]. *生命科学*, 2015, 27(3): 389–397.
- Liang C Y, Liao H. Molecular mechanisms underlying the responses of plant roots to low P stress[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2015, 27(3): 389–397.
- [41] 徐壮, 王婉瑕, 徐磊, 易可可. 水稻磷素吸收与转运分子机制研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2018, 24(5): 1378–1385.
- Xu Z, Liao W X, Xu L, Yi K K. Research progress in molecular mechanism of rice phosphorus uptake and translocation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2018, 24(5): 1378–1385.
- [42] Liu J, Berezin I, Shoshani-Knaani N, *et al.* A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112: 6571–6578.
- [43] 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.
- [44] Han B, Wang C, Wu T, *et al.* Identification of vacuolar phosphate influx transporters in *Brassica napus*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, <https://doi.org/10.1111/pce.14423>
- [45] Xu L, Zhao H Y, Wan R J, *et al.* Identification of vacuolar phosphate efflux transporters in land plants[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(1): 84–94.
- [46] 丁广大, 陈水森, 石磊, 等. 植物耐低磷胁迫的遗传调控机理研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(3): 733–744.
- Ding G D, Chen S S, Shi L, *et al.* Advances in genetic regulation mechanism of plant tolerance to phosphorus deficiency[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2013, 19(3): 733–744.
- [47] Yang Z L, Yang J, Wang Y, *et al.* PROTEIN PHOSPHATASE95 regulates phosphate homeostasis by affecting phosphate transporter trafficking in rice[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(3): 740–757.
- [48] Elser J, Bennett E. Phosphorus cycle: A broken biogeochemical cycle[J]. *Nature*, 2011, 478: 29–31.
- [49] 刘于, 毛传澡, 储成才. 水稻养分利用功能基因组研究进展[J]. 生

- 命科学, 2016, 28(10): 1230–1242.
- Liu Y, Mao C Z, Chu C C. Research progress on functional genomics of rice nutrient utilization[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2016, 28(10): 1230–1242.
- [50] Tian W H, Ye J Y, Cui M Q, *et al.* A transcription factor STOP1-centered pathway coordinates ammonium and phosphate acquisition in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14: 1554–1568.
- [51] Hu B, Chu C C. Nitrogen–phosphorus interplay: Old story with molecular tale[J]. *New Phytologist*, 2020, 225(4): 1455–1460.
- [52] Guo Z L, Cao H R, Zhao J, *et al.* A natural uORF variant confers phosphorus acquisition diversity in soybean[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 3796.
- [53] Zhuang Q L, Xue Y B, Yao Z F, *et al.* Phosphate starvation responsive GmSPX5 mediates nodule growth through interaction with GmNF-YC4 in soybean (*Glycine max*)[J]. *The Plant Journal*, 2021, 108(5): 1422–1438.
- [54] Cheng L, Tang X Y, Vance P, *et al.* Interactions between light intensity and phosphorus nutrition affect the phosphate-mining capacity of white lupin (*Lupinus albus* L.)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65: 2995–3003.
- [55] Xu W F, Zhang Q, Yuan W, *et al.* The genome evolution and low-phosphorus adaptation in white lupin[J]. *Nature Communications*, 2022, 11: 1069.
- [56] Jegla T, Busey G, Assmann S M. Evolution and structural characteristics of plant voltage-gated K⁺ channels[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30: 2898–2909.
- [57] Ragel P, Raddatz N, Leidi E O, *et al.* Regulation of K⁺ nutrition in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 281.
- [58] Shen L, Tian Q, Yang L, *et al.* Phosphatidic acid directly binds with rice potassium channel OsAKT2 to inhibit its activity[J]. *The Plant Journal*, 2020, 102: 649–665.
- [59] Huang Y N, Yang S Y, Li J L, *et al.* The rectification control and physiological relevance of potassium channel OsAKT2[J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(4): 2296–2310.
- [60] Gierth M, Mäser P, Schroeder J I. The potassium transporter AtHAK5 functions in K⁺ deprivation-induced high affinity K⁺ uptake and AKT1 K⁺ channel contribution to K⁺ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137: 1105–1114.
- [61] Feng C Z, Luo Y X, Wang P D, *et al.* MYB77 regulates high-affinity potassium uptake by promoting expression of HAK5[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 176–189.
- [62] Wang F L, Tan Y L, Lukas W, *et al.* A potassium-sensing niche in *Arabidopsis* roots orchestrates signaling and adaptation responses to maintain nutrient homeostasis[J]. *Development Cell*, 2021, 56(6): 781–794.
- [63] 黄敏, 张福锁, 姜升林, 等. 以镁肥为抓手 撬动行业绿色发展[J]. 中国农资, 2019, (9): 7.
- Huang M, Zhang F S, Jiang S L, *et al.* Take magnesium fertilizer as the handle, pry the industry green development[J]. China Agriculture Production News, 2019, (9): 7.
- [64] Meng S F, Zhang B, Tang R J, *et al.* Four plasma membrane-localized MGR transporters mediate xylem Mg²⁺ loading for root-to-shoot Mg²⁺ translocation in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(5): 805–819.
- [65] Peng Y Y, Liao L L, Liu S, *et al.* Magnesium deficiency triggers SGR-mediated chlorophyll degradation for magnesium remobilization[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181: 262–275.
- [66] Li J, Yokosho K, Liu S, *et al.* Diel magnesium fluctuations in chloroplasts contribute to photosynthesis in rice[J]. *Nature Plants*, 2020, 6: 848–859.
- [67] Hua Y, Zhou T, Ding G, *et al.* Physiological, genomic and transcriptional diversity in responses to boron deficiency in rapeseed genotypes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(19): 5769–5784.
- [68] Zhang C, He M L, Wang S L, *et al.* Boron deficiency-induced root growth inhibition is mediated by brassinosteroid signalling regulation in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2021, 107(2): 564–578.
- [69] Huang Y P, Wang S L, Wang C, *et al.* Induction of jasmonic acid biosynthetic genes inhibits *Arabidopsis* growth in response to low boron[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 937–948.
- [70] Shao J F, Naoki Y, Huang S, *et al.* Fine regulation system for distribution of boron to different tissues in rice[J]. *New Phytologist*, 2021, 230(2): 656–668.
- [71] Li X W, Li Y L, Mai J W, *et al.* Boron alleviates aluminum toxicity by promoting root alkalization in transition zone via polar auxin transport[J]. *Plant Physiology*, 2018, 177: 1254–1266.
- [72] 李林, 寿惠霞. 作物铁生物强化[J]. 生命科学, 2015, 27(8): 1037–1046.
- Li L, Shou H X. Iron biofortification of crop plants[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2015, 27(8): 1037–1046.
- [73] Olsen A N, Ernst H A, Leggio L L, *et al.* NAC transcription factors: Structurally distinct, functionally diverse[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10: 79–87.
- [74] Du Q G, Lv W S, Guo Y, *et al.* MIR164b represses iron uptake by regulating the NAC domain transcription factor 5-Nuclear Factor Y, Subunit A8 module in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(2): 1095–1109.
- [75] Cui Y, Chen C L, Cui M, *et al.* Four IVa bHLH transcription factors are novel interactors of FIT and mediate JA inhibition of iron uptake in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11: 1166–1183.
- [76] 常竣泊, 马哲宇, 丁忠杰, 等. 植物种子铁储存、运输和再利用分子机制的研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2021, 47(4): 473–480.
- Chang J B, Ma Z Y, Ding Z J, *et al.* Research progresses on molecular mechanisms of storage, transportation and reutilization of plant seed iron[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences Edition), 2021, 47(4): 473–480.
- [77] Sun L, Wei Y Q, Wu K H, *et al.* Restriction of iron loading into developing seeds by a YABBY transcription factor safeguards successful reproduction in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(10): 1624–1639.
- [78] Peng J S, Zhang B C, Chen H, *et al.* Galactosylation of rhamnogalacturonan-II for cell wall pectin biosynthesis is critical for root apoplastic iron reallocation in *Arabidopsis*[J]. *Molecular*

- Plant, 2021, 14: 1640–1651.
- [79] Grillet L, Lan P, Li W F, *et al.* IRON MAN is a ubiquitous family of peptides that control iron transport in plants[J]. *Nature Plants*, 2018, 4: 953–963.
- [80] 杨建立, 何云峰, 郑绍建. 植物耐铝机理研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(6): 836–845.
Yang J L, He Y F, Zheng S J. Research progresses in aluminum tolerance mechanisms in plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2005, 11(6): 836–845.
- [81] Yan L, Riaz M, Liu J Y, *et al.* The aluminum tolerance and detoxification mechanisms in plants; recent advances and prospects [J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2022, 52(9): 1491–1527.
- [82] Xu J M, Zhu J Y, Liu J J, *et al.* SIZ1 negatively regulates aluminum resistance by mediating the STOP1–ALMT1 pathway in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(6): 1147–1160.
- [83] Zhang Y, Zhang J, Guo J, *et al.* F-box protein RAE1 regulates the stability of the aluminum-resistance transcription factor STOP1 in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116: 319–327.
- [84] Zhu X, Wang P, Bai Z M, *et al.* Calmodulin-like protein CML24 interacts with CAMTA2 and WRKY46 to regulate ALMT1-dependent Al resistance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2022, 233(6): 2471–2487.
- [85] Wang J Q, Yu X F, Ding Z J, *et al.* Structural basis of ALMT1-mediated aluminum resistance in *Arabidopsis*[J]. *Cell Research*, 2022, 32: 89–98.
- [86] 郑绍建. 细胞壁在植物抗营养逆境中的作用及其分子生理机制 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(4): 334–341.
Zheng S J. The role of cell wall in plant resistance to nutritional stresses and the underlying physiological and molecular mechanisms [J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2014, 44(4): 334–341.
- [87] Tao Y, Wan J X, Liu Y S, *et al.* The NAC transcription factor ANAC017 regulates aluminum tolerance by regulating the cell wall-modifying genes[J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(4): 2517–2534.
- [88] Sun L L, Zhang M S, Liu X M, *et al.* Aluminum is essential for root growth and development of tea plants (*Camellia sinensis*)[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(7): 984–997.
- [89] Onaga G, Edema R, Asea G. Tolerance of rice germplasm to iron toxicity stress and the relationship between tolerance, Fe^{2+} , P and K content in the leaves and roots[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2013, 59: 213–229.
- [90] Li G J, Kronzucker H J, Shi W M. The response of the root apex in plant adaptation to iron heterogeneity in soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 344.
- [91] 周锋利, 江玲, 王松凤, 等. 钾离子对水稻亚铁毒害的缓解作用[J]. *南京农业大学学报*, 2005, 28(4): 6–10.
Zhou F L, Jiang L, Wang S F, *et al.* Amelioration of Fe^{2+} toxicity by K^{+} in rice[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2005, 28(4): 6–10.
- [92] Li G J, Song H Y, Li B H, *et al.* Auxin resistant1 and PIN-FORMED2 protect lateral root formation in *Arabidopsis* under iron stress[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169: 2608–2623.
- [93] Li G J, Xu W F, Kronzucker H J, *et al.* Ethylene is critical to the maintenance of primary root growth and Fe homeostasis under Fe stress in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66: 2041–2054.
- [94] Zhang L, Li G J, Wang M, *et al.* Excess iron stress reduces root tip zone growth through nitric oxide-mediated repression of potassium homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *New Phytologist*, 2018, 219: 259–274.
- [95] Li B H, Sun L, Huang J Y, *et al.* GSNOR provides plant tolerance to iron toxicity via preventing iron-dependent nitrosative and oxidative cytotoxicity[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 3896.
- [96] Britto D T, Siddiqi M Y, Glass A D M, *et al.* Futile transmembrane NH_4^{+} cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(7): 4255–4258.
- [97] Liu Y, Maniero R A, Ricardo F H, *et al.* PDX1.1-dependent biosynthesis of vitamin B6 protects roots from ammonium-induced oxidative stress[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(5): 820–839.
- [98] Britto D T, Kronzucker H J. Futile cycling at the plasma membrane: A hallmark of low-affinity nutrient transport[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11: 529–534.
- [99] Jia L T, Xie Y M, Wang Z, *et al.* Rice plants respond to ammonium stress by adopting a helical root growth pattern[J]. *The Plant Journal*, 2020, 104: 1023–1037.
- [100] Sun D D, Fang X M, Xiao C B, *et al.* Kinase SnRK1.1 regulates nitrate channel SLAH3 engaged in nitrate-dependent alleviation of ammonium toxicity[J]. *Plant Physiology*, 2021, 186(1): 731–749.
- [101] Li B H, Li G J, Kronzucker H J, *et al.* 2014. Ammonium stress in *Arabidopsis*: Signaling, genetic loci, and physiological targets[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19: 107–114.
- [102] Di D W, Sun L, Wang M, *et al.* WRKY46 promotes ammonium tolerance in *Arabidopsis* by repressing NUDX9 and IAA-conjugating genes and by inhibiting NH_4^{+} efflux in the root elongation zone[J]. *New Phytologist*, 2021, 232: 190–217.
- [103] Li G J, Zhang L, Wu J L, *et al.* OsEIL1 protects rice growth under NH_4^{+} nutrition by regulating OsVTC1-3-dependent N-glycosylation and root NH_4^{+} efflux[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(5): 1537–1553.
- [104] Li B H, Li Q, Su Y H, *et al.* Shoot-supplied ammonium targets the root auxin influx carrier AUX1 and inhibits lateral root emergence in *Arabidopsis*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34: 933–946.
- [105] Li G J, Li B H, Dong G Q, *et al.* Ammonium induced shoot ethylene production is associated with the inhibition of lateral root formation in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64: 1413–1425.
- [106] Li G J, Zhang L, Wang M, *et al.* The *Arabidopsis* AMOT1/EIN3 gene plays an important role in the amelioration of ammonium toxicity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(4): 1375–1388.
- [107] Wang, B, Wei, H, Zhang, *et al.* Enhanced accumulation of gibberellins rendered rice seedlings sensitive to ammonium toxicity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71: 1514–1526.
- [108] Ten H F, Ann C T, Pai P, *et al.* Competition between uptake of

- ammonium and potassium in barley and *Arabidopsis* roots: Molecular mechanisms and physiological consequences[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(9): 2303–2315.
- [109] Zhang L, Song H, Li B H, *et al.* Induction of S - nitrosoglutathione reductase protects root growth from ammonium toxicity by regulating potassium homeostasis in *Arabidopsis* and rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72: 4548–4564.
- [110] Chen H, Zhang Q, Wang X, *et al.* Nitrogen form-mediated ethylene signal regulates root-to-shoot K^+ translocation via NRT1.5[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44: 3576–3588.
- [111] Liu X X, Zhang H H, Zhu Q Y, *et al.* Phloem iron remodels root development in response to ammonium as the major nitrogen source[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 561.
- [112] 陆雅海, 张福锁. 根际微生物研究进展[J]. *土壤*, 2006, 38(2): 113–121.
- Lu Y H, Zhang F S. The advances in rhizosphere microbiology[J]. *Soils*, 2006, 38(2): 113–121.
- [113] Gu S H, Wei Z, Shao Z Y, *et al.* Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5: 1002–1010.
- [114] Wang X, William R W, Anthony J M, *et al.* Sustainable cropping requires adaptation to a heterogeneous rhizosphere[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(12): 1194–1202.
- [115] 申建波, 白洋, 韦中, 等. 根际生命共同体: 协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 805–813.
- Shen J B, Bai Y, Wei Z, *et al.* Rhizobiont: An interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 805–813.
- [116] 冯固, 张福锁, 李晓林, 等. 丛枝菌根真菌在农业生产中的作用与调控[J]. *土壤学报*, 2010, 47(5): 995–1004.
- Feng G, Zhang F S, Li X L, *et al.* Functions of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and their manipulation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47(5): 995–1004.
- [117] 顾冕, 陈爱群, 徐国华. 植物缺磷及菌根信号转导网络[J]. *南京农业大学学报*, 2012, 35(5): 133–146.
- Gu M, Chen A Q, Xu G H. Signaling network in phosphate starvation response and arbuscular mycorrhiza symbiosis in plants[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2012, 35(5): 133–146.
- [118] Hui J, An X, Li Z B, *et al.* The mycorrhiza-specific ammonium transporter *ZmAMT3;1* mediates mycorrhiza-dependent nitrogen uptake in maize roots[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(10): 4066–4087.
- [119] Moulin S. Get connected to the fungal network for improved transfer of nitrogen: The role of *ZmAMT3;1* in ammonium transport in maize-arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(10): 3509–3511.
- [120] Zhang L Y, Zhang M L, Huang S Y, *et al.* A highly conserved core bacterial microbiota with nitrogen-fixation capacity inhabits the xylem sap in maize plants[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 3361–3374.
- [121] Zhao M L, Zhao J, Yuan J, *et al.* Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44: 613–628.
- [122] 陆玉芳, 施卫明. 生物硝化抑制剂的研究进展及其农业应用前景[J]. *土壤学报*, 2021, 53(3): 545–557.
- Lu Y F, Shi W M. Progress in research and agricultural application prospect of biological nitrification inhibitors[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 53(3): 545–557.
- [123] Lu Y F, Kronzucker H J, Shi W M. Stigmasterol root exudation arising from *Pseudomonas* inoculation of the duckweed rhizosphere enhances nitrogen removal from polluted waters[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 287: 117587.
- [124] Sun L, Lu Y F, Yu F W, *et al.* Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency[J]. *New Phytologist*, 2016, 212: 646–656.
- [125] 张福锁, 申建波, 危常州, 等. 绿色智能肥料: 从原理创新到产业化实现[J]. *土壤学报*, 2022, 59(4): 873–887.
- Zhang F S, Shen J B, Wei C Z, *et al.* Green intelligent fertilizer: From interdisciplinary innovation to industrialization realization[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(4): 873–887.