



小麦氮素吸收利用的调控机制研究进展

艾伟伟, 魏淑红*

西华师范大学生命科学学院, 四川南充637100

*通信作者(weishuhong@cwnu.edu.cn)

摘要: 小麦(*Triticum aestivum*)供给人类基本的营养物质。人口不断增长需要更高的粮食产量, 施加氮肥可实现小麦增产, 但大部分氮肥未被作物吸收利用, 而是流失到环境中并造成严重的环境污染, 因此提高小麦氮素利用效率对农业可持续发展至关重要。本文综述了小麦氮素吸收利用的生理和分子基础及代谢调控, 并提出未来重点关注的几个研究方向: (1)挖掘调控小麦根长、根数、根体积、根面积、根角等性状的基因, 并探讨其在氮素吸收利用中的作用; (2)关注土壤养分、土壤微生物及非生物胁迫与小麦氮素吸收利用之间协同共享调控途径的研究; (3)加强氮素吸收、转运和同化相关基因的功能及调控机制研究; (4)鉴定氮素吸收、转运、同化基因的优异等位变异, 挖掘优异小麦遗传资源, 以期为提高小麦氮素利用效率(NUE)提供基础。

关键词: 小麦; 氮素利用效率; 生理和分子基础; 调控机制

Research advance on the regulation mechanisms of nitrogen uptake and utilization in wheat

AI Weiwei, WEI Shuhong*

College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637100, China

*Corresponding author (weishuhong@cwnu.edu.cn)

Abstract: Wheat (*Triticum aestivum*) provides humans with essential nutrients. With the increasing population, higher food production is required. Applying nitrogen fertilizer can increase wheat yield, but most nitrogen fertilizer is not absorbed by crops, which escapes into the environment and causes serious environmental pollution. Therefore, improving nitrogen use efficiency in wheat is crucial for agricultural sustainable development. This article summarizes the physiological and molecular basis as well as metabolic regulation of nitrogen uptake and utilization in wheat, and proposes several research directions for future focus: (1) The genes of root length, root number, root volume, root area and root angle of wheat should be excavated to further explore their functions in nitrogen uptake and utilization. (2) More attention should be paid to the synergistic and shared regulatory pathways among soil nutrients, soil microbial and abiotic stresses, and nitrogen uptake and utilization of wheat. (3) The function and regulatory mechanism of genes related to nitrogen uptake, transport and assimilation should be strengthened. (4) The excellent allelic variation genes related to nitrogen uptake, transport and assimilation should be identified, and excellent wheat genetic resources should be mined, in order to provide a basis for improving wheat nitrogen use efficiency.

Key words: wheat; nitrogen use efficiency; physiological and molecular basis; regulation mechanisms

收稿 2023-12-01 修定 2024-02-18

资助 国家自然科学基金青年基金项目(31501304)和西华师范大学国家级一般培育项目(19B039)。

小麦(*Triticum aestivum*)是世界上主要的粮食作物之一,在保障粮食安全中发挥重要作用。氮是影响小麦生产的主要营养元素,缺氮使小麦植株矮小、分蘖减少、叶片逐步枯黄、千粒重低,甚至导致品质下降(赵新春2010)。施加氮肥则可以起到提高小麦产量、增加籽粒蛋白质含量等功效(徐恒永等2001)。中国每年氮肥施用量为2 500万t,是世界平均施氮量的3倍(Mao等2022),但主要粮食作物的氮肥利用效率仅达到施用量的30%(王壮壮2022),氮肥很大一部分未被作物吸收,而是以地表径流、淋洗或以气体形式挥发到空气中等各种方式流失。估计到2050年,世界每年氮肥施用量将增加到1 350万t (Good等2004)。氮肥投入高而氮素利用效率(nitrogen use efficiency, NUE)低一直是现代小麦生产中的突出问题(Zhang等2021),如何提高小麦NUE、减少因氮肥大量施用而引起的环境污染问题并实现小麦高产稳产是目前小麦粮食生产研究中共同关心的课题。

近年来,关于施氮量、施氮方式、施氮时期、根系微生物等对提高小麦NUE (Chen等2022)、不同NUE品种(氮高效型、氮低效型)比较(樊继伟等2022)、NUE相关基因挖掘(Mao等2022)以及氮素吸收利用调控机制等方面的研究报道较多,也取得了一定进展。本文对小麦氮素吸收利用的生理和分子基础、代谢调控等方面的研究进行综述,以期为提高小麦NUE提供基础。

1 小麦N吸收与利用的生理和分子基础

氮素吸收与利用主要包括氮的吸收、转运、同化等过程(Shi等2022)。

1.1 小麦N吸收的生理和分子基础

1.1.1 N吸收与根部形态特征

根系形态包括根系长度、根系体积、根系表面积、根系直径、根尖数、根系夹角等(王壮壮2022)。张定一等(2006)对不同基因型春小麦的研究表明,低氮水平下小麦总根长与总吸氮量显著正相关。陈欢等(2019)研究黄淮麦区不同年代冬小麦主栽品种发现,比根长越长的小麦对土壤中水分和养分的吸收和利用能力越强。对20个不同氮效率小麦品种苗期氮效率、根系形态特征的测

定结果表明,高籽粒氮积累量品种相对低籽粒氮积累量品种具有较长的总根长和较大的总根体积和总根表面积(白瑶2021)。对瑞典9种春小麦基因型的研究表明,小麦根角越浅、根数越多、根直径越小,氮素吸收效率越高,而氮素转化效率与之相反(Liu等2022)。可见,根系形态对作物氮素吸收起着关键作用,总根长、比根长、总根体积、总根表面积、根尖数与氮素的吸收和积累正相关,而根系夹角和根直径与氮素的吸收和积累负相关,氮素吸收效率和氮素转化效率之间的负相关与根系性状之间的权衡有关。

同时,植物体内的硝酸盐水平与外界硝酸盐供应状况密切联系,共同对根系性状产生直接或间接的影响。Xue等(2022)研究发现缺氮条件下小麦总根长、表面积、体积显著减小,侧根密度增加,根系耗氧率显著下降,进而影响作物生长。张学营等(2013)研究小麦‘石新828’发现,施氮过量会导致小麦根系生长受到抑制进而影响氮吸收并造成氮淋失。随着施氮量在90~270 kg·hm⁻²范围内增加,小麦从拔节期到开花期的根长、根干重均增加,但当施氮量达到360 kg·hm⁻²时根长、根干重停止增长(段丽娜等2016)。根系生长还受NH₄⁺/NO₃⁻比的影响,NH₄⁺/NO₃⁻比增加使得小麦总根长减小,根细胞中谷胱甘肽的代谢增强并加速根系木质化,从而降低根系对硝酸盐的运输和利用,表现为叶片光合能力降低,植物生物量的积累减少(Yang等2021)。因此,在小麦育种中充分开发根系性状,筛选具有较好根系形态的品种并合理施氮对提高氮效率具有重要意义。

1.1.2 N吸收与根系活力

根系活力泛指根系吸收与合成代谢能力,因其与叶片光合速率成正比,提高根系活力对降低地上部分衰老、提高产量有益。研究发现在低氮水平下,不同品种小麦总氮积累量与根系活力、根系总吸收面积及活性吸收面积显著正相关(王秀波和上官周平2017; 张定一等2006)。但若高氮胁迫或氮不足,小麦的根系总吸收面积、活跃吸收面积、根系活力以及吸氮量都会下降,进而影响小麦的氮素营养(王秀波和上官周平2017; 门中华和李生秀2010)。因此合适的施氮量对于根系活力、氮利

用效率以及产量的提高具有极其重要的作用。

根系活力通过根系还原力体现,根系还原力不仅反映根系新陈代谢能力的强弱,还决定根系对养分的同化能力(戢林等2012)。如果重新长出的根系与老根的生物量的比例降低,会导致根系活力也降低。根系活力可用2,3,5-三苯基氯化四氮唑(2,3,5-triphenyl tetrazolium chloride, TTC)法测定,脱氢酶是测定根系活力的指标, TTC可被根系细胞中脱氢酶还原,还原产物越多代表根系活力越强。小麦根中存在NADP脱氢酶系统关键酶(NADP-苹果酸酶、异柠檬酸脱氢酶、葡糖-6-磷酸脱氢酶),较高的NADP脱氢酶系统关键酶活性可以减缓氮肥对根系的影响。通过分子育种技术,可促进NADP脱氢酶系统关键酶在根中的高表达,实现减氮不减活性目标,进一步提高小麦根系活力(周燕等2018)。

1.1.3 N吸收相关基因

小麦氮素吸收是多基因控制的数量性状。研究发现与小麦根系氮素吸收有关的基因主要有*TaTAR2*、*TaNFYA-6B*、*TaNAC2-5A*、*TaNRT2.5-3B*、*TaGS2-2Ab*、*TaNADH-GOGAT-3B*、*TaRht1*、*TaVRN1*等,数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)主要有*QMrl-2B.1*、*QTaLRO-2B*、*QdRs-6D*、*QMrl-7B*等。

色氨酸转氨酶相关基因*TaTAR2*在低氮水平下刺激小麦侧根分枝,过表达*TaTAR2.1-3A*在不同氮水平下均能促进侧根分枝、增强氮吸收、增加穗数和籽粒产量(Shao等2017)。*TaNFYA-6B*增加小麦侧根长(Qu等2015),转录因子基因*TaNAC2-5A*在低氮条件下提高根系活力(Li等2022; He等2015),硝酸盐转运体基因*TaNRT2.5-3B*在高氮和低氮条件下均增加侧根长、提高根系活力,而在低氮条件下增加主根长,从而提高氮素利用率、改善产量相关性状(Li等2020)。*TaGS2-2Ab*和*TaNADH-GOGAT-3B*增加最大根长和侧根长(Yang等2019; Hu等2018)。*TaRht1*基因可减少根系生物量,而将黑麦1R染色体短臂(1RS)外源易位到现代品种中可提高根系生物量和氮吸收能力(Ryan等2015; Ehdaie等2010; Waines和Ehdaie 2007)。*TaVRN1*冬季等位基因导致冬小麦的根角比春小麦窄,从而调控 NO_3^- 的吸收(Voss-Fels等2018)。*TaVRN-1*与*TaANR1*紧密连锁,

两者结合可使小麦NUE与产量增加(Lei等2018)。绿色革命基因*Rht1*和春化基因*VRN1*对小麦株型、产量以及适应当地生长条件十分重要,因此了解它们与氮信号的相互作用将有助于根据不同小麦生态区*Rht1*和*VRN1*基因的流行等位基因精确设计氮高效小麦品种。

QTL *QMrl-2B.1*、*QdRs-6D*通过优化根系形态提高NUE潜力促进氮吸收(Liu等2021)。*QTaLRO-2B*在低氮条件下增加主根、侧根长,减少根直径(Fan等2018; Cao等2014; Xu等2014; Ren等2012)。*QMRL-7B*在高氮和低氮条件下,苗期最大根长、总根长和根尖数目增加,成熟期根系较大、较深,茎秆伸长后氮素吸收增加,产量、千粒重、收获指数、籽粒氮素浓度和氮素收获指数高,因此被认为具有提高粮食产量的作用(Liu等2021)。

根系生长旺盛且具有较强的氮素吸收能力,才有望提高NUE和粮食产量。以上这些基因或QTL介导小麦幼苗根系生长、氮吸收和氮流入率,并对成熟植株氮素利用相关性状和产量性状产生积极影响。

1.2 小麦N转运的生理和分子基础

小麦作为旱生作物,主要吸收土壤中的硝态氮(NO_3^- -N)。参与 NO_3^- -N转运的家族包括NPF (NRT1/PTR; NRT1: nitrate transporter 1, 硝酸盐转运蛋白1家族; PTR: peptide transporters, 肽转运蛋白家族)、硝酸盐转运蛋白2家族(nitrate transporter 2, NRT2)、硝酸盐转运蛋白3家族(nitrate transporter 3, NRT3)、氯离子通道家族(chloride channel, CLC)和慢阴离子通道相关同源体(slow anion channel associated homolog, SLAC1/SLAH) (Mao等2022; Wang等2020)。NPF家族分为NPF1~NPF8亚家族,包括低亲和、高亲和及双亲和硝酸盐转运体(Léran等2014),主要以低亲和硝酸盐转运体为主。NRT2和NRT3为高亲和硝酸盐转运体(Tsay等2007)。CLC是 NO_3^-/H^+ 反转运蛋白,参与液泡硝酸盐储存。SLAC1/SLAH主要以 $\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$ 渗透性为特征,参与调节气孔关闭(Vidal等2020; Geiger等2009)。植物 NO_3^- 的吸收转运主要由NRT/NPF家族完成。

NPF是最大的 NO_3^- -N转运蛋白家族,不仅参与运输硝酸盐,还运输生长素、多肽、脱落酸等(Co-

rratgé-Faillie和Lacombe 2017)。在‘中国春’基因组中共鉴定出331个*NRT1/NPF*基因(Li等2021)。将*NRT1*基因的物理位置与氮素利用和产量相关代谢数量性状基因座(metabolic quantitative trait loci, MQTL)位置进行比较,发现*NRT1.1A-7D*、*NRT1.1B-1D*、*NRT1.1C-5A*、*NPF2.4-4B*、*NPF2.4-4D*、*NPF6.1-3B*、*NPF6.2-1D*定位于产量相关性状QTL区间(Yang等2021; Liu等2020),因此这些基因可能对提高NUE和小麦产量有贡献。*NPF6.2-1A*、*NPF7.1-2D*、*NRT1.1B1D2*在非洲爪蟾(*Xenopus laevis*)卵母细胞中表达时表现出硝酸盐转运活性(Li等2021)。在缺氮条件下,高氮肥利用品种‘科农9204’的*NPF*基因在种子成熟过程中持续高表达,这有助于增加土壤对氮的吸收和地上组织对氮的积累(Shi等2022)。对氮高效品种‘周麦27’和氮低效品种‘矮抗58’的二代测序结果表明, *TaNRT/TaNPF*家族基因广泛参与小麦 NO_3^- 吸收、运输、积累及再分配等过程,具有组织器官特异性表达特征,在根系表达量最高,其次为茎,叶片中表达量较低,且具有染色体偏好性(王露露等2023)。王沙沙等(2023)采用同源克隆的方法从普通小麦中克隆了*TaNRT1.1-1A*、*TaNRT1.1-1B*和*TaNRT1.1-1D*; *TaNRT1.1-1A*和*TaNRT1.1-1B*在根中表达量最高,其次是叶和茎; *TaNRT1.1-1D*在茎中表达量最高,其次是叶和根;因此推测*TaNRT1.1-1A*和*TaNRT1.1-1B*在硝酸盐吸收过程中发挥重要作用,而*TaNRT1.1-1D*主要参与硝酸盐转运。研究还发现*TaNRT1.1-1A*存在多态性,启动子上游1 120碱基对的位置有1个8碱基对(TGCATGCA)的插入位点,该位点与小麦氮利用效率相关。

以上结果表明,小麦*NRT1/NPF*基因主要参与根系对 NO_3^- -N的吸收与运输,也与N素在各器官中的积累及再分配有关。

NRT2主要特异性地转运低浓度的 NO_3^- ,大多数NRT2蛋白需要硝酸盐同化蛋白(nitrate assimilation-related protein, NAR2),也称为NRT3的辅助才能运输硝酸盐。小麦基因组包含46个*NRT2*基因(Wang等2020),将*NRT2*基因的物理位置与氮素利用和产量相关MQTL位置进行比较,发现*TaNRT2.3-2D*、*TaNRT2.4-1D*、*TaNRT2.5-3A*、*TaNRT2.6-7A*、*TaNRT2.6-7D*位于产量相关性状QTL区间(Yang等

2021; Liu等2020)。*TaNRT2.6-7B*与NUE和根系结构QTL密切相关(Saini等2021)。*TaNRT2.3-2A*也与产量相关性状、NUE以及根系结构QTL表现出关联(Saini等2021; Liu等2020)。6A染色体上的13个*NRT2*与MQTL区间关联(Saini等2021)。*TaNRT*上调表达可通过提高花前氮素吸收量来提高氮素利用效率,且*TaNRT4.1*比*TaNRT1.2*和*TaNRT2.1*发挥更重要的作用(Guo等2019)。*TaNRT2.5*需要*TaNAR2.1*伴侣蛋白赋予硝酸盐转运活性,并介导硝酸盐从根向籽粒的远距离运输,过表达*TaNRT2.5*增加了花后氮素吸收和籽粒产量,但不降低籽粒氮浓度(Li等2020)。*TaNRT2.6-7B*在非洲爪蟾卵母细胞中表达时表现出硝酸盐转运活性(Li等2021)。位于第6同源染色体上的*TaNRT2.1*和*TaNRT2.2*、*TaNRT2.3-3D*、*TaNRT2.4-1D*、*TaNRT2.5-3A*、*TaNRT2.6-7D*以及*TaNAR2*的表达影响花后氮摄取与籽粒蛋白质含量(Chen等2022; Lamichhane等2021; Taulemesse 2015)。可见,小麦*NRT2*基因参与氮素的吸收、转运和再分配;有些成员主要在花前表达而有些在花后表达,以此增加氮素吸收量,暗示小麦基因组中的*NRT2*基因在小麦氮素吸收利用中并非发挥同等作用,而是存在功能上的分工,因此不同*TaNRT2*基因可能对提高小麦NUE的贡献不同。对‘科农9204’测序结果也表明, *TaNRT2*从祖先单基因的进化中发生了16次重复事件,扩张后*NRT2*基因家族的一些成员出现了功能分化(Shi等2022),这反映出小麦氮获取机制的进化,也是小麦不断提高适应性的表现。*TaNRT2.1-6B*编码1个双亲和硝酸盐转运蛋白,其过表达促进小麦氮素流入与根系生长;基因沉默则相反,在低氮和高氮条件下, *TaNRT2.1-6B*的过表达也提高了小麦氮素积累和籽粒产量,同时在该基因中发现的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点与籽粒氮素浓度、氮素积累量、产量等多个性状关联(Li等2022)。因此*TaNRT2.1-6B*基因及相关SNP位点的发现为氮高效小麦品种的培育提供了可用靶标。利用全基因组鉴定小麦硝酸根高效转运蛋白*TaNRT2*及其伴侣蛋白*TaNAR*家族的全套基因,发现大多数*TaNRT2/NAR*的表达都受到硝态氮的诱导(Yang等2022),例如从小麦‘京冬18’中克隆的*TaN-*

*RT2.1.3-B*基因在根中表达量远高于地上部。在氮饥饿条件下, *TaNRT2.1.3-B*在低氮高效型小麦品种中的表达量明显高于低氮低效型小麦品种(杨慧玉等2022)。来自‘中国春’的*TaNRT2L12-B*基因表达受低氮诱导上调, 而受高氮诱导下调, 在根基中表达量最高; 过表达*TaNRT2L12-B*后拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)主根和侧根的生长受到抑制, 在酵母中*TaNRT2L12-B*与*TaNAR2.1*和*TaNAR2.2*均互作(黄俊芳2020)。可见, *TaNRT2.1.3-B*和*TaNRT2L12-B*都发挥高亲和硝酸盐转运蛋白基因的作用, 在小麦响应氮饥饿或低氮水平中发挥重要作用, 同时*TaNRT2L12-B*基因也参与根系形态建成。利用小麦660K基因芯片对254个小麦品种的基因分型, 结果表明小麦育种对大部分*NPF*和*NRT2*基因的多态性都没有影响(Li等2021)。然而在32份多态性高的小麦中发现*TaNRT2L12-A*基因在编码区、*TaNRT2L12-B*基因在编码区和启动子区存在SNP, 其中有些SNP为降低株高、增加千粒重的优异变异位点, 并且千粒重的优异单倍型在育成品种的比例较高, 表明*TaNRT2L12*基因受到育种选择(黄俊芳2020)。 *TaNRT2L12-A*和*TaNRT2L12-B*基因的这些SNP对提高小麦产量有积极作用, 可能对小麦NUE也有重要贡献。

以上结果表明, 硝酸根转运蛋白NRT2既有在低氮条件下介导氮吸收的门户蛋白, 又有参与 NO_3^- -N在体内运转和再分配的重要蛋白, 与低亲和转运体相比, NRT2家族成员在改善小麦氮素吸收方面似乎更有潜力。

小麦*Ta-CLC*基因家族成员为诱导表达型, 已鉴定的*TaCLC*基因分布在12条染色体上, 形成不同的串联基因簇, 如*TaCLC-a-6AS-1*与*TaCLC-a-6AS-2*、*TaCLC-a-6BS-1*与*TaCLC-a-6BS-2*。在低氮胁迫下, 所有*TaCLC*均在短期内表达, 其中*TaCLC-a-6AS-1*的表达量最高(Kaur等2022)。拟南芥*AtCLCa*是唯一被证明与液泡 NO_3^- 累积有关的*CLC*基因, 小麦*TaCLC*与玉米(*Zea mays*) *ZmCLCa*的表达虽然对提高氮吸收能力有帮助, 但积累 NO_3^- 的机制还需进一步研究。

SLAC1/SLAH家族主要参与氯离子的吸收和转运, 也参与 NO_3^- 从根到茎的运输。研究发现部分

*TaSLAC1/SLAH*基因在根系、穗和籽粒中特异性表达(Mao等2022)。小麦*Ta-SLAC1/SLAH*基因如何参与 NO_3^- 从根到地上部分的运输尚不清楚。

1.3 小麦N同化的生理和分子基础

氮被作物根系吸收之后需要进行同化作用。植物吸收的 NO_3^- -N大部分运输到地上部分进行利用。 NO_3^- 在硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)的作用下还原成 NO_2^- , 接着 NO_2^- 被运送至细胞质中, 在亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)的催化下转变成 NH_4^+ , 最后 NH_4^+ 进入GS/GOGAT循环(GS: glutamine synthetase, 谷氨酰胺合成酶; GOGAT: glutamate synthetase, 谷氨酸合酶): GS促使 NH_4^+ 与谷氨酸结合生成谷氨酰胺, 然后谷氨酰胺与2-酮戊二酸在GOGAT作用下生成2个谷氨酸(Li等2017)。作用于GS/GOGAT循环的酶主要为GS1与NADH-GOGAT (定位在细胞质), 以及GS2与Fd-GOGAT (定位在叶绿体)。

编码小麦NR、NiR、GS和GOGAT的基因都位于一个小基因家族中, 在小麦的A、B、D每个基因组中分别有3个NR、1个NiR、3个GS1、1个GS2和2个GOGAT基因, 其中*NR1.2-4A*、*NR1.2-7A*、*NR1.2-7D*、*NR1.1-6A*、*NR1.1-6B*、*NR1.1-6D*、*NiR-6A*、*GS1.1-6A*、*GS1.3-4B*、*GS1.3-4D*、*GS2-2A*、*GS2-2B*、*Fd-GOGAT-2A*、*Fd-GOGAT-2D*和*NADH-GOGAT-3A*位于氮素利用和产量相关性状MQTL区间(Saini等2021; Yang等2021; Liu等2020)。这些氮素同化基因在决定NUE以及产量方面可能起关键作用。TaGS同工酶分为4个亚家族, 第一亚家族包括TaGS2a、TaGS2b和TaGS2c, 第二亚家族包括TaGS1a、TaGS1b和TaGS1c, 第三亚家族由TaGSr1和TaGSr2组成, 第四亚家族由TaGSe1和TaGSe2组成(Bernard等2008)。TaGS1、TaGSr和TaGSe为胞液型, TaGS2为胞质型, 这些同工酶主要由12个核基因编码, 即*TaGS2-2A/2B/2D*、*TaGS1;1-6A/6B/6D*、*TaGS1;2-4A/4B/4D*和*TaGS1;3-4A/4B/4D*; *TaGS1;1-6A*和*TaGS1;1-6B*具有可变剪接, 且不同转录本在根和叶中的表达水平不同(韦一昊等2022)。 *TaGS1a*对根冠比、千粒重等具有一定调控作用, 且在小麦品种中存在等位变异(Guo等2013)。Li等(2017)研究表明, 在旗叶中*TaGS1;1*转录本位于束周鞘细

胞中, *TaGS1*;2转录本位于维管韧皮部细胞和靠近木质部的薄壁细胞中, 它们通过吸收叶片中蛋白质转换的 NH_4^+ 参与氮的再动员。*TaGS1*;3位于谷物糊粉层和胚乳细胞中, 可能在将谷氨酸运输到胚乳合成面筋蛋白的过程中起关键作用(Pireyre和Burow 2015)。*TaGS1*在‘豫麦49’苗期叶片开始衰老时转录和表达水平较高, 而*TaGS2*从叶片伸长期到定长期转录和表达水平最高(王小纯等2012)。富氮条件下, 在烟草(*Nicotiana tabacum*)中过表达*TaGS1*和*TaGS2*, *TaGS1*在叶片积累量低, 而*TaGS2*积累量高; 氮饥饿条件下, 叶片中*TaGS1*表达水平升高, 而*TaGS2*表达水平降低; 在缺氮和氮饥饿条件下, *TaGS1*和*TaGS2*的表达水平在中部叶片最高, 说明氮供应和叶龄可以调节*TaGS1*和*TaGS2*的表达(Wei等2018)。在水稻(*Oryza sativa*)中过表达*TaGS1*显著提高根系和叶片中GS的活性, 根系获取氮素的能力增加, 进一步促进氮素的积累和氮素向籽粒的再运输, 籽粒产量因此提高(Wu等2021)。*‘科农9204’* *TaGS1*在7-DAA种子中高表达, 而*TaGS2*在抽穗期叶片中高表达, 这表明*TaGS1*比*TaGS2*在氮同化中发挥更重要的作用(Shi等2022)。可见TaGS同工酶具有时空分布特征, 在小麦不同组织、不同器官中协同作用, 共同参与氮素的再动员和分配, 加速营养物质向籽粒运输, 从而提高NUE, 这与Zhang等(2017)的研究结果一致。

Zhang等(2017)的研究表明, *TaGS2B*的表达量高于*TaGS2-2A*和*TaGS2-2D*, 而且叶片中*TaGS2-2B*的转录激活与组蛋白第三亚基四号赖氨酸(H3K4)的三甲基化增加有关, 根中的*TaGS2B*转录沉默与较高的胞嘧啶甲基化和较低的H3K4甲基化有关。*TaGS2-2A*、*TaGS2-2B*和*TaGS2-2D*的单倍型变异与根系结构、氮素利用和产量相关性状有关(Li等2011)。对黄淮麦区268个小麦品种的检测发现, *TaGS2-2B*基因的等位变异*TaGS2-2B-a*基因型品种的千粒重、粒长、粒宽、籽粒面积和籽粒周长均显著高于*TaGS2-2B-b*基因型品种(王沙沙等2022)。同时, 黄淮麦区2008年之前育成的种质材料和新育成品种(系)中*TaGS2*等位基因的分布频率存在一定差异, *TaGS2-B1b*和*TaGS2-D1a*在穗部性状改良中的作用显著, 尤其是*TaGS2-D1a* (宋晓鹏等2016)。

可以看出, 普通小麦中*TaGS2*的3个同源基因存在差异表达特点, 在育成品种中也存在一定等位变异, 说明*TaGS2*基因在小麦育种过程中经历了不同选择压力, 因此研究*TaGS2*的等位变异及其与农艺性状的关系, 可为提高小麦氮素利用效率和产量提供有价值的信息。将从‘小偃麦54’中克隆的*TaGS2-2Ab*基因及其启动子转化冬小麦‘冀5265’, *TaGS2*在转基因株系幼苗茎和根以及开花14 d旗叶中的表达水平较高, 并且旗叶NUE大大提高, 进而产量、穗数、穗粒数和千粒重均高于野生型(Hu等2018), 这表明*TaGS2-2Ab*在氮素的高效利用中起着非常重要的作用, 在养分高效利用遗传改良中具有重要的应用价值。此外, Bazhenov等(2022)研究认为*TaGS2-A1b*单倍型有提高籽粒产量和抗倒伏的趋势, 但主要发生在不具有绿色革命等位基因的植株上, 因此*TaGS2-A1b*可能在选育具有替代矮化基因的小麦中具有潜力。过表达*TaGS1/TaGS2*可能通过提高*NtNPF6.3*、*NtNRT3.1*、*NtNPF7.3*等*NtNRT/NPF*家族基因的表达, 促进烟草氮素吸收、同化与积累(王潇然等2022)。*TaNADHGOGAT-3B*被认为是小麦NUE自然变异的1个候选基因, 其过表达可以增加小麦的氮素吸收和产量(Yang等2019)。

由以上研究结果可以看出, 目前小麦 NO_3^- -N同化基因*TaGS1*和*TaGS2*都存在等位变异, 但只有极少数具有生物学功能, 不同*TaGS*基因在各器官中与氮素的再动员和分配之间的关系也不清楚, 它们对NUE基因型的差异的贡献有待于进一步探索。

2 小麦的N代谢调控

作物为了适应其生活环境, 感知外界氮素水平的动态变化并及时吸收利用氮素, 拥有着精细的氮代谢调控网络。小麦的氮素代谢主要受到多种转录因子、miRNA、微生物、激素、环境因素等共同调控和影响。

2.1 转录因子对小麦N代谢的调控

转录因子能与特异DNA序列结合, 可以单独或与其他蛋白形成复合体提高或阻断特异基因对RNA聚合酶的招募来调控基因表达。对响应低氮的*NRT2*的顺式作用元件和反式作用因子分析发现, G2-like转录因子和Nin-like protein转录因子参

与了小麦*NRT2*的低氮诱导表达(Shi等2022)。DREB类转录因子*GmTDN1*调控*NRT2.5*的表达,过表达*GmTDN1*显著提高了硝酸盐转运体基因*NRT2.5*的表达,增强了小麦的光合、渗透协调、抗氧化能力,以及根系氮素吸收能力,最终协同提高小麦的耐旱性和氮吸收能力(Zhou等2022)。硝酸盐诱导的转录因子*TaNAC2-5A*与*TaNRT2.1-6B*、*TaNRT2.5-3B*、*TaNPF7.1-6D*和*TaGS2-2A*启动子结合调控这些基因表达,显著提高根的生长和硝酸盐流入速率与氮吸收,*TaNAC2-5A*过表达也显著提高了氮素收获指数和籽粒产量(He等2015),表明转录因子*TaNAC2-5A*既可调控硝酸盐转运基因,也能调控氮素同化基因的表达。*TaNAC2-5A*是提高小麦NUE和粮食产量的重要转录因子,鉴定调控硝酸盐转运基因*TaNRT*和氮素同化*TaGS*基因的转录因子可为提高小麦产量提供更多的基因资源。

碱性亮氨酸拉链类转录因子*TabZIP60-6d*与*TaNADH-GOGAT-3B*启动子结合负调控*GOGAT*基因表达,通过RNA干扰降低*TabZIP60*表达可提高NADH-GOGAT活性,从而增加氮素吸收、侧根分枝、穗数和籽粒产量(Yang等2019)。*DNA*结合锌指(*DNA binding with one finger*, DOF)转录因子通过与*AMT*基因的结合调控作物对外部 NO_3^- 的响应和内部氮同化,促进根系对氮的吸收(Liu等2020)。玉米*ZmDof1*可协调植株中氮/碳代谢,利用*rbc S1*启动子调控*ZmDof1*在小麦中的表达可增加NUE与产量。*WRKY*家族是植物特异性转录因子家族,*TaNRT2.1*和*TaNRT2.2*都受到转录因子*TaWRKY20*的调控来提高氮胁迫耐受性(Li等2020)。对小麦‘郑农7698’中的MYB相关转录因子基因*ARE1*的同源基因使用CRISPR/Cas 9进行定点编辑,产生了一系列具有部分或无*TaARE1*基因的无转基因突变系,所有无转基因突变系均表现出对氮饥饿的耐受性增强、晚衰和提高产量的特点(Zhang等2021),这一研究表明靶向编辑*ARE1*基因是改良作物氮素利用效率和产量的有效方法。

*TaGS*同工酶基因启动子有较多的*WRKY*、*MYB*、*MBS*、*LT*以及*WRE3*转录因子结合元件,且不同*TaGS*同工酶基因启动子顺式元件种类、数目及排列顺序均不同,这为进一步研究GS同工酶调

控机制奠定了基础(王小纯等2021)。通过转录组分析获知转录因子*TabHLH42-A*、*TaMYB17-D*、*TaPP2C21-D*和*TaTCP17-A*能够响应 NO_3^- 信号,在改良小麦氮素利用效率方面具有一定应用潜力(朱先哲2023)。

除了转录因子,还有一些基因与小麦氮素代谢调控有关。小麦鸟嘌呤核苷酸结合亚基基因*Ta-NBPI*对*NRT*有调控作用,有助于改善氮获取。*Ndhrl1*是在普通小麦2B染色体短臂(2BS)上鉴定的氮依赖性损伤模拟基因(Li等2016)。自噬相关基因*TaATG4a*在缺氮条件下表现出更高的转录丰度,表明N饥饿可以增强大多数自噬基因的表达并参与N代谢的调节,如*TaATG8*可能在小麦低氮胁迫中发挥作用(Yue等2018),自噬参与了调节低氮诱导的根系生长促进作用(Xu等2019),这可能是由于氧化应激的调节和N从嫩枝到根系的再动员。玉米C-4磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(*ZmPEPC*)过表达可调节小麦碳代谢,低氮条件下,更多的碳骨架物质被分配用于氮同化,并且诱导*TaNR*、*TaGS2*、*TaG-OGAT*等与初级氮代谢相关基因的上调表达,从而促进生长,提高产量(Peng等2018)。*TaPAP*、*TaUPS*和*TaNMR*是与氮代谢相关的保守基因,在野生型和突变体中差异表达(Li等2019)。有丝分裂原活化蛋白激酶家族基因*Ta-MPK14*调控*NRT*基因表达,介导氮饥饿反应(Zhang等2021)。宋晓等(2023)研究发现丝氨酸-天冬氨酸重复蛋白*Sdr I*可能与*TaNRT1.1-1A*存在互作,通过调控N肥的吸收、转运,进一步提高氮肥利用效率,减少小麦病害的发生,最终提高小麦产量。*TaSAUR*家族成员氮饥饿响应基因*TaSAUR66-5B*可能参与调控小麦根系生长和低氮适应,过表达*TaSAUR66-5B*不仅提高了茎叶和籽粒的氮浓度和氮积累量,而且提高了生物量和籽粒产量,在LN条件下表现尤为明显(Lv等2022)。鉴于*TaSAUR66-5B*改善小麦的生长性能、产量和氮肥利用率,可能是未来小麦根系性状和NUE遗传改良的靶基因。然而,由于六倍体小麦基因组的复杂性,大多数*TaSAUR*成员尚未被确定,大多数SAUR基因的功能仍不清楚。

2.2 miRNA调控小麦N代谢

miRNA被认为是基因的调节剂,已有不少研

究证明miRNAs与靶基因介导的网络调控小麦籽粒发育和氮响应。氮饥饿条件下, miR169负调控*TaNFYA-B1*, *TaNFYA-B1*转录增加激活普通小麦侧根分枝和硝酸盐转运体的表达, 增加了氮吸收和粮食产量(Qu等2015)。在硬粒小麦中, miR169家族成员ttu-miR169h、ttu-miR169c和ttu-novel-61在氮饥饿胁迫下的根和叶中下调表达, 且tul-novel-61负调控CCAAT盒结合因子*WHAP6* (Zuluaga等2018, 2017), 因此*CCAAT-WHAPY*可能是氮转运的激活因子和潜在的遗传改良候选基因。小麦中*NAM-B1*基因编码1种NAC (NAM、ATAF1/2、CUC1/2)转录因子, 其高水平表达促进营养物质从叶片向籽粒的运输, 而miR164在氮胁迫的叶片中下调表达, 这表明miR164负调控转录因子NAC类转录因子, 以维持低氮条件下氮从叶片向种子的再运输(Zuluaga和Sonnante 2019)。缺氮条件下, TamiR1118、TamiR1129、TamiR1136在小麦根中下调表达, 而TamiR2275上调表达, TamiR2275的过表达使植株生物量和氮积累增加, 而在敲低突变体中相反, 表明TamiR2275通过调控氮获取的靶基因, 在植物的氮胁迫响应中发挥至关重要的作用(Zhao等2015)。Hou等(2020)以‘郑麦119’为研究材料, 在HN和LN处理下, 共鉴定出50个miRNA响应氮供应水平, 这些miRNAs的靶基因涉及编码伴侣蛋白、转录因子, 参与脱落酸途径。缺氮诱导了miR167、miR139、miR390、miR827、miR847和miR165/167的表达, 这些miRNA抑制了整体根系生长, 但促进了小麦根生长和侧根形成(Xue等2022)。

以上研究为进一步探索miRNA在提高小麦NUE和产量方面的作用提供了有价值的信息。未来可通过高通量测序鉴定出更多与氮胁迫相关的miRNAs, 并将转录组与代谢组结合, 深入研究氮吸收利用调控网络, 有望通过miRNAs解开小麦氮素利用的一些疑惑与难题。

2.3 土壤微生物对小麦N代谢的调控

根系土壤微生物与作物的相互作用有效提高氮循环效率, 促进作物生长。微生物参与固氮作用(通过固氮酶将空气中 N_2 固定为 NH_3), 在氮循环中发挥重要作用, 土壤氮水平变化引起微生物丰度与多样性改变。Chen等(2019)研究指出变形菌门、

放线菌门和拟杆菌门是小麦根系微生物的优势细菌群落。绿弯菌门在氮循环中参与 NO_2^- 氧化过程。 NO_2^- 氧化微生物*Candidatus nitrocaldera*携带编码 NO_2^- 氧化还原酶(nitrite oxidoreductase, NiR)的基因, 具有氧化 NO_2^- 的潜力。真菌可促进作物对养分的吸收, 受到越来越广泛的关注。如根相关真菌*Serendipita bescii*通过激活调节氮饥饿反应的根特异性生长素转运、氮转运和 NO_3^- 同化等过程, 提高小麦侧根生长生物量(Ray等2021)。施加氮肥对真菌群落的影响大于细菌群落(Wang等2021), 通常会降低真菌的丰富度与多样性(Tang等2022)。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizae fungi, AMF)是土壤微生物最为常见的一种真菌, 增施氮肥会抑制其菌丝的生长从而减少作物对氮素的吸收(Bakhshandeeh等2017), 而Williams等(2013)发现AMF对寄主的氮素吸收能力具有积极作用。Yang等(2022)的研究也发现, AMF和/或其他微生物可促进花期氮素吸收, 增加小麦籽粒氮素浓度。这一研究结果促进了农业生态系统中对管理AMF重要性的认识, 并为解决小麦育种最大产量和蛋白质浓度之间的矛盾提供了机会。然而, AMF是否能促进氮低效小麦品种在繁殖初期大量吸收氮, 从而改善籽粒品质还有待证实。

微生物对土壤氮水平的响应以及影响或调控作物氮吸收的机制仍不十分明确, 后续研究可利用全基因组关联分析研究作物与微生物组的互作机制。

2.4 植物激素对小麦N代谢的调控

植物激素广泛参与植物的氮吸收过程, 调节植物生长发育(资丽媛等2022)。Rubio等(2009)认为激活NUE高的小麦品种中的脱落酸和吲哚乙酸信号转导通路有助于提高小麦低氮胁迫耐受力。Wang等(2020)研究发现, 由葡糖苷酶TaBG1水解非活性的脱落酸-葡糖糖脂(ABA-GE)快速产生的脱落酸可以作为硝态氮的信号传导器甚至放大器, 通过激活根部特异*TaNRT2*的表达提高小麦的氮素的吸收利用效率, 并且在低硝态氮供应下, 添加适量脱落酸, 可以显著提高小麦的氮素吸收效率。这表明脱落酸不仅仅作为环境胁迫的响应信号起调控作用, 在养分吸收调控方面也起着十分重要的

作用。油菜素内酯对分蘖数、叶片大小和角度、光合作用和产量等性状以及NUE、抗病性有积极影响。细胞分裂素通过调控内源激素平衡和碳氮代谢调节作物分蘖发育,施加氮可以提高细胞分裂素含量促进小麦分蘖。氮素处理后生长素信号转导过程中的*TIR1*、*ARF*基因表达量升高,表明生长素可能在小麦的氮素调控中发挥重要作用(朱先哲2023)。可见,植物激素信号调节植物中的氮信号和代谢网络,氮信号也调节植物激素的生物合成、运输和信号转导,以适应不同的氮供应。随着氮和植物激素之间串扰网络的不断丰富,有望揭示出更多与小麦氮营养吸收能力有关的激素信号改良靶点。

2.5 环境因素对小麦N代谢调控的影响

二氧化碳含量升高(elevated carbon dioxide, EC)通过降低叶片中的NR和GOGAT的活性抑制 NO_3^- 同化(Adavi和Sathee 2021)。热胁迫指在特定时间内环境温度升高并超出一定阈值水平,对植物生长发育产生不可逆伤害的现象。不少研究发现,短期热胁迫显著抑制小麦NR活性和光合氮利用效率,增温对小麦根系生长、根部和地上部分氮素积累均有抑制作用(王坤等2023; 王婧等2022)。干旱胁迫导致作物水分利用率和GS活性降低,氮的溶解度和利用率下降,进而限制小麦的生长(王美娇等2023)。然而有研究发现,一种被称为尿囊素的乙内酰脲衍生物在干旱条件下显著增加(高达29倍),释放了GS/GOGAT循环的压力,从而可防止氮的损失(Casartelli等2019)。今后可从不同氮素水平对小麦抗旱性影响的角度出发,深入研究尿囊素的作用机制,以期在提高小麦抗旱性的同时实现对氮素的高效利用。此外有研究表明,氮素对高温和干旱复合胁迫下的小麦生长和籽粒产量有正向影响(Ru等2022),这说明氮素能够缓解这些胁迫对小麦的损害,作物中存在某种胁迫响应与氮素吸收同化的协同调控机制,搞清楚这一机制将对研究环境胁迫与NUE的冲突具有重要意义。

3 总结与展望

氮对作物产量形成至关重要。提高作物NUE

是维持农业持续生产和保护环境的迫切需求。在不降低籽粒产量的情况下减少氮肥投入是小麦可持续生产的重要目标之一,在低氮条件下保持甚至提高小麦NUE是实现这一目标的关键。基于已有研究进展,建议未来关注以下几个方面的研究:

3.1 挖掘小麦根长、根数、根体积、根面积、根角等性状的基因,并探讨在氮素吸收利用中的功能

根系是植物重要的多功能器官,参与水分和养分的吸收、代谢产物的储存、机械支撑以及与土壤环境的相互作用。通常认为大根系,包括较多的根数、较长的根长、较大的根体积和表面积等有利于硝酸盐的捕获和获得更高的水分利用效率,进而获得高产,但同时也会引起更多光合产物向地下部分的输入,如此造成植株内部竞争而不利于高产。因此合理的根系形态对NUE和产量的提高至关重要。目前,关注较多的主要是小麦根系形态与氮素吸收之间的关系,而对于小麦根系形态建成机制的研究十分局限。鉴于根系形态对养分吸收的重要性,挖掘小麦根长、根数、根体积、根面积、根角等性状的基因,进一步探讨它们在氮素吸收利用中的功能和调控机制将是十分有必要的工作。

3.2 关注土壤养分、土壤微生物及非生物胁迫与小麦氮素吸收利用之间协同共享调控途径的研究

未来气候变化如大气 CO_2 浓度升高、高温、干旱等对作物的影响已引起了学者的广泛关注。这些非生物胁迫会导致作物根系形态、生理和功能的改变,也会导致土壤养分和土壤微生物的改变,从而影响氮素吸收和作物产量。在土壤养分、土壤微生物、单一非生物胁迫对氮素吸收利用、作物生长等的影响方面已有较多认识。但在田间,影响氮素吸收利用和作物生长的因素往往是组合发生的。近年来也有不少学者开始关注组合因素,如高温+干旱、 CO_2 浓度升高+高温+干旱等对小麦氮素吸收的影响,但小麦根系响应和整合这些组合因素的机制还不十分清楚。了解土壤养分、土壤微生物和非生物胁迫,甚至激素信号与小麦氮素吸收利用之间的串扰关系,确定它们之间复杂的协同共享的调控途径,才能更好地适应环境变

化, 提高小麦NUE。

3.3 加强氮素吸收、转运和同化相关基因的功能及调控机制研究

小麦基因组十分复杂, 与氮素吸收、转运和同化有关的基因非常多, 尤其是*NRT1/NPF*和*NRT2*基因家族成员有400多个, 但除了*TaNRT1.1*、*TaNRT1.2*、*TaNRT4.1*、*NPF6.2*、*NPF7.1*、*TaNRT2.1*、*TaNRT2.2*、*TaNRT2.3*、*TaNRT2.4*、*TaNRT2.6*、*TaNRT2.5*、*TaNRT2L12*及其等位变异或同源基因外, 其他绝大多数基因未有深入研究。*NRT1/NPF*和*NRT2*家族基因是否参与或如何影响根系形态建成? 分别在根、茎、叶中主要表达的基因有哪些? 在氮素吸收、转运和再分配中主要是少数基因起主导作用, 还是都有参与, 它们如何协调分工? 这些都值得进一步研究。*NPF*基因家族主要编码低亲和硝酸盐转运体, 但也有双亲和与高亲和硝酸盐转运体, 而*NRT2*和*NRT3*主要为高亲和硝酸盐转运体, 也有双亲和硝酸盐转运体。低氮条件下, 高亲和转运蛋白对实现小麦减肥增产的目标尤为关键。因此, 将来应该系统鉴定*NRT1/NPF*和*NRT2*基因家族成员在不同氮水平的表达特征, 并鉴定它们的功能, 以期能够挖掘出更多响应低氮环境的高亲和转运蛋白。进一步表征调控小麦NUE的转录因子和miRNA, 全面了解NUE复杂调控机制, 可为进一步选育氮高效品种奠定基础。

3.4 鉴定氮素吸收、转运、同化基因的优异等位变异, 挖掘优异小麦遗传资源

在水稻中, 已经克隆并鉴定到有望改善水稻氮素利用效率和提高产量的基因, 包括*GRF40-MYB61* (Gao等2020)、*ARE1* (Wang等2018)、*NAC42-OsNPF6.1* (Tang等2019)、*OsNR2* (Gao等2019)和*DEP1* (Huang等2009)等, 这些基因的优异等位变异实现了低氮生长条件下的增产、稳产。如前所述, 在小麦基因组中有不少参与氮素吸收、转运与同化的基因被定位于根系性状、氮素吸收或产量QTL区间, 也有个别基因在小麦育种品种中有等位变异, 初步显示出在提高小麦NUE和产量方面的潜力, 如*TaNRT2L12-A*、*TaNRT2L12-B*、*TaGS2-2Ab*、*TaGS2-2A*、*TaGS2-2B*、*TaGS2-2D*、*TaNADHGO-GAT-3B*等, 但这些基因在小麦生产和育种中未见

有广泛应用。因此, 有必要挖掘小麦种质资源中氮素吸收、转运及同化基因, 尤其是响应低氮的*NRT2*家族基因的优异等位变异, 从而使得通过转基因、基因编辑等手段靶向小麦高NUE及高产的育种策略成为可能。

参考文献(References)

- Adavi SB, Sathee L (2021). Elevated CO₂ alters tissue balance of nitrogen metabolism and downregulates nitrogen assimilation and signaling gene expression in wheat seedlings receiving high nitrate supply. *Protoplasma*, 258 (1): 219–233
- Bai Y (2021). Effects of root characteristics on nitrogen efficiency of wheat (dissertation). Xianyang, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [白瑶(2021). 根系特征对小麦氮效率的影响(学位论文). 陕西咸阳: 西北农林科技大学]
- Bakhshandeh S, Corneo EP, Mariotte P, et al (2017). Effect of crop rotation on mycorrhizal colonization and wheat yield under different fertilizer treatments. *Agr Ecosyst Environ*, 247: 130–136
- Bazhenov MS, Beshpalova LA, Kocheshkova AA, et al (2022). The association of grain yield and agronomical traits with genes of plant height, photoperiod sensitivity and plastid glutamine synthetase in winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) collection. *Int J Mol Sci*, 23 (19): 11402
- Bernard SM, Möller AL, Dionisio G, et al (2008). Gene expression, cellular localisation and function of glutamine synthetase isozymes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Mol Biol*, 67 (1–2): 89–105
- Cao P, Ren YZ, Zhang KP, et al (2014). Further genetic analysis of a major quantitative trait locus controlling root length and related traits in common wheat. *Mol Breed*, 33 (4): 975–985
- Casartelli A, Melino VJ, Baumann U, et al (2019). Opposite fates of the purine metabolite allantoin under water and nitrogen limitations in bread wheat. *Plant Mol Biol*, 99 (4–5): 477–497
- Chen H, Chen F, Qiao YQ, et al (2019). Differences of root characters and nitrogen use efficiency of winter wheat cultivars in Huanghuai area of different years. *J Trit Crops*, (6): 692–701 (in Chinese with English abstract) [陈欢, 陈阜, 乔玉强等(2019). 黄淮区不同年代冬小麦主栽品种根系性状及氮素利用率的差异. 麦类作物学报, 39 (6): 692–701]
- Chen SM, Waghmode TR, Sun R, et al (2019). Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization. *Microbiome*, 7 (1): 136

- Chen YF, Wang K, Chen HL, et al (2022). Simultaneously genetic selection of wheat yield and grain protein quality in rice-wheat and soybean-wheat cropping systems through critical nitrogen efficiency-related traits. *Front Plant Sci*, 13: 899387
- Corratgé-Faillie C, Lacombe B (2017). Substrate (un)specificity of *Arabidopsis* NRT1/PTR family (NPF) proteins. *J Exp Bot*, 68 (12): 3107–3113
- Duan LN, Zhang JX, Xue LH, et al (2016). Effects of nitrogen application on root growth and yield of winter wheat under drip irrigation in Xinjiang. *J Trit Crops*, 36 (6): 773–778 (in Chinese with English abstract) [段丽娜, 章建新, 薛丽华等(2016). 施氮量对新疆滴灌冬小麦根系生长及产量的影响. 麦类作物学报, 36 (6): 773–778]
- Ehdaie B, Merhaut DJ, Ahmadian S, et al (2010). Root system size influences water-nutrient uptake and nitrate leaching potential in wheat. *J Agron Crop Sci*, 196 (6): 455–466
- Fan JW, Wang KJ, Zhang GX, et al (2022). Analysis of nitrogen use difference among different wheat varieties in Huang-Huai wheat region. *Jiangsu Agric Sci*, 50 (4): 43–51 (in Chinese) [樊继伟, 王康君, 张广旭等(2022). 黄淮海区不同小麦品种氮素利用差异分析. 江苏农业科学, 50 (4): 43–51]
- Fan X, Zhang W, Zhang N, et al (2018). Identification of QTL regions for seedling root traits and their effect on nitrogen use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 131 (12): 2677–2698
- Gao YH, Xu ZP, Zhang LJ, et al (2020). *MYB61* is regulated by *GRF4* and promotes nitrogen utilization and biomass production in rice. *Nat Commun*, 11 (1): 5219
- Gao ZY, Wang YF, Chen G, et al (2019). The indica nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency. *Nat Commun*, 10 (1): 5207
- Geiger D, Scherzer S, Mumm P, et al (2009). Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (50): 21425–21430
- Good AG, Shrawat AK, Muench DG (2004). Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? *Trends Plant Sci*, 9 (12): 597–605
- Guo H, Tian ZW, Sun SZ, et al (2019). Preanthesis root growth and nitrogen uptake improved wheat grain yield and nitrogen use efficiency. *Agron J*, 111 (6): 3048–3056
- Guo Y, Sun JJ, Zhang GZ, et al (2013). Haplotype, molecular marker and phenotype effects associated with mineral nutrient and grain size traits of *TaGS1a* in wheat. *Field Crop Res*, 154 (3): 119–125
- He X, Qu B, Li W, et al (2015). The nitrate-inducible NAC transcription factor TaNAC2-5A controls nitrate response and increases wheat yield. *Plant Physiol*, 169 (3): 1991–2005
- Hou G, Du C, Gao H, et al (2020). Identification of microRNAs in developing wheat grain that are potentially involved in regulating grain characteristics and the response to nitrogen levels. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 87
- Hu M, Zhao X, Liu Q, et al (2018). Transgenic expression of plastidic glutamine synthetase increases nitrogen uptake and yield in wheat. *Plant Biotechnol J*, 16 (11): 1858–1867
- Huang JF (2020). Cloning and functional analysis of wheat nitrate transporter gene *TaNRT2L12* (dissertation). Taiyuan: Shanxi University (in Chinese with English abstract) [黄俊芳(2020). 小麦硝酸盐转运蛋白基因*TaNRT2L12*的克隆与功能解析(学位论文). 太原: 山西大学]
- Huang XZ, Qian Q, Liu ZB, et al (2009). Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 41 (4): 494–497
- Ji L, Li YX, Zhang XZ, et al (2012). Root morphology and vitality characteristics of rice with high nitrogen utilization genotype. *Sci Agric Sin*, 45 (23): 4770–4781 (in Chinese with English abstract) [戟林, 李廷轩, 张锡洲等(2012). 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征. 中国农业科学, 45 (23): 4770–4781]
- Kaur S, Shamshad M, Jindal S, et al (2022). RNA-seq-based transcriptomics study to investigate the genes governing nitrogen use efficiency in Indian wheat cultivars. *Front Genet*, 13: 853910
- Lamichhane S, Murata C, Griffey CA, et al (2021). Physiological and molecular traits associated with nitrogen uptake under limited nitrogen in soft red winter wheat. *Plants*, 10 (1): 165
- Lei L, Li G, Zhang H, et al (2018). Nitrogen use efficiency is regulated by interacting proteins relevant to development in wheat. *Plant Biotechnol J*, 16 (6): 1214–1226
- Léran S, Varala K, Boyer JC, et al (2014). A unified nomenclature of nitrate transporter1/peptide transporter family members in plants. *Trends Plant Sci*, 19 (1): 5–9
- Li L, Gong H, Sun ZX, et al (2019). Identification of conserved genes involved in nitrogen metabolic activities in wheat. *PeerJ*, 7: e7281
- Li L, Shi X, Zheng F, et al (2016). A novel nitrogen-dependent gene associates with the lesion mimic trait in wheat. *Theor Appl Genet*, 129 (11): 2075–2084
- Li M, Tian H, Gao Y (2021). A genome wide analysis of NPF and NRT2 transporter gene families in bread wheat provides new insights into the distribution, function, regulation and evolution of nitrate transporters. *Plant Soil*, 465: 47–63
- Li M, Wang T, Zhang H, et al (2022). TaNRT2.1-6B is a

- dual-affinity nitrate transporter contributing to nitrogen uptake in bread wheat under both nitrogen deficiency and sufficiency. *Crop J*, 10 (4): 993–1005
- Li TY, Liao K, Xu XF, et al (2017). Wheat ammonium transporter (*AMT*) gene family: diversity and possible role in host-pathogen interaction with stem rust. *Front Plant Sci*, 8: 1637
- Li WJ, He X, Chen Y, et al (2020). A wheat transcription factor positively sets seed vigour by regulating the grain nitrate signal. *New Phytol*, 225 (4): 1667–1680
- Li WX, Pang SY, Lu ZG, et al (2020). Function and mechanism of WRKY transcription factors in abiotic stress responses of plants. *Plants (Basel)*, 9 (11): 1515
- Li XP, Zhao XQ, He X, et al (2011). Haplotype analysis of the genes encoding glutamine synthetase plastic isoforms and their association with nitrogen-use and yield-related traits in bread wheat. *New Phytol*, 189 (2): 449–458
- Liu H, Colombi T, Jäck O, et al (2022). Linking wheat nitrogen use to root traits: Shallow and thin embryonic roots enhance uptake but reduce conversion efficiency of nitrogen. *Field Crop Res*, 285: 108603
- Liu H, Mullan D, Zhang C, et al (2020). Major genomic regions responsible for wheat yield and its components as revealed by meta-QTL and genotype-phenotype association analyses. *Planta*, 252 (4): 65
- Liu JJ, Zhang Q, Meng DY, et al (2021). *QMr1-7B* enhances root system, biomass, nitrogen accumulation and yield in bread wheat. *Plants (Basel)*, 10 (4): 764
- Liu Y, Liu NN, Deng X, et al (2020). Genome-wide analysis of wheat DNA-binding with one finger (*Dof*) transcription factor genes: evolutionary characteristics and diverse abiotic stress responses. *BMC Genomics*, 21 (1): 276
- Lv WZ, He X, Guo HJ, et al (2022). Genome-wide identification of *TaSAUR* gene family members in hexaploid wheat and functional characterization of *TaSAUR66-5B* in improving nitrogen use efficiency. *Int J Mol Sci*, 23 (14): 7574
- Mao P, Run Y, Wang H, et al (2022). Genome-wide identification and functional characterization of the chloride channel *TaCLC* gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Genet*, 13: 846795
- Men ZH, Li SX (2010). Effect of nitrate nitrogen concentration in hydroponics on nitrogen metabolism of winter wheat seedlings. *Guihaia*, 30 (4): 544–550 (in Chinese with English abstract) [门中华, 李生秀(2010). 水培硝态氮浓度对冬小麦幼苗氮代谢的影响. *广西植物*, 30 (4): 544–550]
- Peng CJ, Xu WG, Hu L, et al (2018). Effects of the maize C4 phosphoenolpyruvate carboxylase (*ZmPEPC*) gene on nitrogen assimilation in transgenic wheat. *J Plant Growth Regul*, 84 (1): 191–205
- Pireyre M, Burow M (2015). Regulation of MYB and bHLH transcription factors: a glance at the protein level. *Mol Plant*, 8 (3): 378–388
- Qu B, He X, Wang J, et al (2015). A wheat CCAAT box-binding transcription factor increases the grain yield of wheat with less fertilizer input. *Plant Physiol*, 167 (2): 411–423
- Ray P, Guo Y, Chi MH, et al (2021). *Serendipita bescii* promotes winter wheat growth and modulates the host root transcriptome under phosphorus and nitrogen starvation. *Environ Microbiol*, 23 (4): 1876–1888
- Ren YZ, He X, Liu DC, et al (2012). Major quantitative trait loci for seminal root morphology of wheat seedlings. *Mol Breed*, 30 (1): 139–148
- Ru C, Wang KF, Hu XT, et al (2022). Nitrogen modulates the effects of heat, drought, and combined stresses on photosynthesis, antioxidant capacity, cell osmoregulation, and grain yield in winter wheat. *J Plant Growth Regul*, 42 (3): 1681–1703
- Rubio V, Bustos R, Irigoyen ML, et al (2009). Plant hormones and nutrient signaling. *Plant Mol Biol*, 69 (4): 361–373
- Ryan PR, Liao M, Delhaize E, et al (2015). Early vigour improves phosphate uptake in wheat. *J Exp Bot*, 66 (22): 7089–7100
- Saini DK, Chopra Y, Pal N, et al (2021). Meta-QTLs, ortho-MQTLs and candidate genes for nitrogen use efficiency and root system architecture in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol Mol Biol Plants*, 27 (10): 2245–2267
- Shao A, Ma WY, Zhao XQ, et al (2017). The auxin biosynthetic tryptophan amino transferase related *TaTAR2.1-3A* increases grain yield of wheat. *Plant Physiol*, 174 (4): 2274–2288
- Shi XL, Cui F, Han XY, et al (2022). Comparative genomic and transcriptomic analyses uncover the molecular basis of high nitrogen-use efficiency in the wheat cultivar Kenong 9204. *Mol Plant*, 15 (9): 1440–1456
- Song X, Huang SM, Zhang KK, et al (2023). Detection of transcriptional activity of wheat nitrate transporter TaNRT1.1-1A and screening of interacting proteins. *J Trit Crop*, 43 (10): 1227–1233 (in Chinese with English abstract) [宋晓, 黄绍敏, 张珂珂等(2023). 小麦硝酸盐转运蛋白TaNRT1.1-1A转录活性检测及互作蛋白筛选. *麦类作物学报*, 43 (10): 1227–1233]
- Song XP, Wang YJ, Wu BJ, et al (2016). Detection of *GS2* alleles in some wheat from Huanghuai wheat region and imported wheat from abroad and its association with agronomic traits. *J Trit Crop*, 36 (3): 281–286 (in Chinese with English abstract) [宋晓朋, 王宇娟, 武炳瑾等(2016). 黄淮麦区部分小麦和国外引进小麦*GS2*等位基因的检

- 测及其与农艺性状的关联分析. 麦类作物学报, 36 (3): 281–286]
- Tang S, Zhou JJ, Pan WK, et al (2022). Impact of N application rate on tea (*Camellia sinensis*) growth and soil bacterial and fungi communities. *Plant Soil*, 475 (1–2): 1–17
- Tang WJ, Ye J, Yao XM, et al (2019). Genome-wide associated study identifies NAC42-activated nitrate transporter conferring high nitrogen use efficiency in rice. *Nat Commun*, 10 (1): 5279
- Taulemesse F, Le Gouis J, Gouache D, et al (2015). Post-flowering nitrate uptake in wheat is controlled by N status at flowering, with a putative major role of root nitrate transporter NRT2.1. *PLOS One*, 10 (3): e0120291
- Tsay YF, Chiu CC, Tsai CB, et al (2007). Nitrate transporters and peptide transporters. *FEBS Lett*, 581: 2290–2300
- Vidal EA, Alvarez JM, Araus V, et al (2020). Nitrate in 2020: thirty years from transport to signaling networks. *Plant Cell*, 32 (7): 2094–2119
- Voss-Fels KP, Robinson H, Mudge SR, et al (2018). *VERNALIZATION1* modulates root system architecture in wheat and barley. *Mol Plant*, 11 (1): 226–229
- Waines JG, Ehdaie B (2007). Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann Bot*, 100 (5): 991–998
- Wang H, Wan Y, Buchner P, et al (2020). Phylogeny and gene expression of the complete nitrate transporter1/peptide transporter family in *Triticum aestivum*. *J Exp Bot*, 71 (15): 4531–4546
- Wang J, Zheng FL, Zhao MM, et al (2022). Effects of CO₂ concentration doubling, warming and mild drought on root growth and nitrogen uptake of winter wheat. *Plant Nutr Fert Sci*, 28 (11): 1977–1989 (in Chinese with English abstract) [王婧, 郑粉莉, 赵苗苗等(2022). CO₂浓度倍增、增温和轻度干旱对冬小麦根系生长和氮素吸收的影响. 植物营养与肥料学报, 28 (11): 1977–1989]
- Wang JQ, Shi XZ, Zheng CY, et al (2021). Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a subtropical forest. *Sci Total Environ*, 755 (P1): 142449
- Wang K, Yang SH, Ding YL (2023). Research progress on mechanisms of plant response to high temperature stress. *Plant Physiol J*, 59 (4): 759–772 (in Chinese with English abstract) [王坤, 杨淑华, 丁杨林(2023). 植物应答高温胁迫的机制研究进展. 植物生理学报, 59 (4): 759–772]
- Wang LL, Yi ZB, Wang HZ, et al (2023). Gene expression characteristics of *TaNRT/TaNPF* family in wheat varieties with different nitrogen use efficiency. *Acta Agron Sin*, 49 (11): 2966–2977 (in Chinese with English abstract) [王露露, 仪子博, 王浩哲等(2023). 不同氮利用效率小麦品种 *TaNRT/TaNPF* 家族基因表达特点. 作物学报, 49 (11): 2966–2977]
- Wang M, Zhang PL, Liu Q, et al (2020). *TaANRI-TaBGI* and *TaWabi5-TaNRT2s/NARs* link ABA metabolism and nitrate acquisition in wheat roots. *Plant Physiol*, 182 (3): 1440–1453
- Wang MJ, Peng J, Qi LJ et al (2023). Research progress of light signal regulation in plant response to abiotic stress. *Plant Physiol J*, 59 (4): 682–704 (in Chinese with English abstract) [王美娇, 彭晶, 齐立娟等(2023). 光信号调控植物响应非生物胁迫的研究进展. 植物生理学报, 59 (4): 682–704]
- Wang Q, Nian JQ, Xie XZ, et al (2018). Genetic variations in *ARE1* mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice. *Nat Commun*, 9 (1): 735
- Wang SS, Pei XX, Huang C, et al (2022). Analysis of the relationship between allelic variation of *TaGS2* gene and grain weight in wheat. *J Plant Genet Resour*, 23 (5): 1438–1445, 1555–1569 (in Chinese with English abstract) [王沙沙, 裴星旭, 黄超等(2022). 小麦 *TaGS2* 基因等位变异与粒重之间的关系分析. 植物遗传资源学报, 23 (5): 1438–1445, 1555–1569]
- Wang XB, Shangguan ZP (2017). Regulation of nitrogen on root vitality and growth of wheat under drought stress. *J Trit Crop*, 37 (6): 820–827 (in Chinese with English abstract) [王秀波, 上官周平(2017). 干旱胁迫下氮素对不同基因型小麦根系活力和生长的调控. 麦类作物学报, 37 (6): 820–827]
- Wang XC, Wang LL, Zhang ZY, et al (2021). Transcriptional characteristics and promoter sequence analysis of wheat glutamine synthetase isoenzymes. *Acta Agron Sin*, 47 (4): 761–769 (in Chinese with English abstract) [王小纯, 王露露, 张志勇等(2021). 小麦谷氨酰胺合成酶同工酶转录特点及其启动子序列分析. 作物学报, 47 (4): 761–769]
- Wang XC, Zhang TX, Li GF, et al (2012). Cloning and expression characteristics of wheat glutamine synthetase gene. *J Henan Agric University*, 46 (5): 487–492 (in Chinese with English abstract) [王小纯, 张同勋, 李高飞等(2012). 小麦谷氨酰胺合成酶基因克隆与其表达特性分析. 河南农业大学学报, 46 (5): 487–492]
- Wang XR, Yu MQ, Wei YH, et al (2022). Effect of overexpression of *TaGS1/TaGS2* on nitrogen uptake in tobacco. *Acta Tab Sin*, 28 (3): 96–103 (in Chinese with English abstract) [王潇然, 于美琴, 韦一昊等(2022). 过表达 *TaGS1/TaGS2* 对烟草氮素吸收的影响. 中国烟草学报, 28 (3): 96–103]
- Wang ZZ (2022). Effects of nitrogen application rate and planting density on root morphological distribution characteristics, nitrogen use efficiency and yield of winter wheat (dissertation). Zhengzhou: Henan Agricultural Uni-

- versity (in Chinese with English abstract) [王壮壮(2022). 施氮量和种植密度对冬小麦根系形态分布特征与氮素利用效率及产量的影响(学位论文). 郑州: 河南农业大学]
- Wei YH, Shi AB, Jia XT, et al (2018). Nitrogen supply and leaf age affect the expression of *TaGS1* or *TaGS2* driven by a constitutive promoter in transgenic tobacco. *Genes* (Basel), 9 (8): 406
- Wei YH, Yu MQ, Zhang XJ, et al (2022). Variable splicing analysis of wheat glutamine synthetase gene. *Acta Agron Sin*, 48 (1): 40–47 (in Chinese with English abstract) [韦一昊, 于美琴, 张晓娇等(2022). 小麦谷氨酰胺合成酶基因可变剪接分析. 作物学报, 48 (1): 40–47]
- Williams A, Börjesson G, Hedlund K (2013). The effects of 55 years of different inorganic fertiliser regimes on soil properties and microbial community composition. *Soil Biol Biochem*, 67 (1): 41–46
- Wu DX, Li Y, Cao YN, et al (2021). Increased glutamine synthetase by overexpression of *TaGS1* improves grain yield and nitrogen use efficiency in rice. *Plant Physiol Bioch*, 169: 259–268
- Xu HY, Zhao ZD, Liu AF, et al (2001). Effects of nitrogen fertilizer on yield and quality of special quality wheat II. Effects of nitrogen fertilizer on wheat quality. *Shandong Agric Sci*, (2): 13–17 (in Chinese with English abstract) [徐恒永, 赵振东, 刘爱峰等(2001). 氮肥对优质专用小麦产量和品质的影响II. 氮肥对小麦品质的影响. 山东农业科学, (2): 13–17]
- Xu YF, Wang RF, Tong YP, et al (2014). Mapping QTLs for yield and nitrogen-related traits in wheat: Influence of nitrogen and phosphorus fertilization on QTL expression. *Appl Genet*, 127 (1): 59–72
- Xu YH, Ren YZ, Li JJ, et al (2019). Comparative proteomic analysis provides new insights into low nitrogen-promoted primary root growth in hexaploid wheat. *Front Plant Sci*, 10: 151
- Xue HY, Liu J, Oo S, et al (2022). Differential responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) and cotton (*Gossypium hirsutum* L.) to nitrogen deficiency in the root morpho-physiological characteristics and potential microRNA-mediated mechanisms. *Front Plant Sci*, 13: 928229
- Yang D, Zhao J, Bi C, et al (2021). Transcriptome and proteomics analysis of wheat seedling roots reveals that increasing $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ ratio induced root lignification and reduced nitrogen utilization. *Front Plant Sci*, 12: 797260
- Yang H, Fang C, Li Y, et al (2022). Temporal complementarity between roots and mycorrhizal fungi drives wheat nitrogen use efficiency. *New Phytol*, 236 (3): 1168–1181
- Yang HY, Fang ZF, Liu S, et al (2022). Cloning and expression analysis of wheat nitrate transporter gene *TaN-RT2.1.3-B*. *Mol Plant Breed*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220321.1451.013.html> (in Chinese with English abstract) [杨慧玉, 房兆峰, 柳珊等. 小麦硝酸盐转运蛋白基因 *TaNRT2.1.3-B* 的克隆与表达分析. 分子植物育种, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220321.1451.013.html>]
- Yang J, Wang M, Li W, et al (2019). Reducing expression of a nitrate-responsive bZIP transcription factor increases grain yield and N use in wheat. *Plant Biotechnol J*, 17 (9): 1823–1833
- Yang Y, Amo A, Wei D, et al (2021). Large-scale integration of meta-QTL and genome-wide association study discovers the genomic regions and candidate genes for yield and yield-related traits in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 134 (9): 3083–3109
- Yue WJ, Nie XJ, Cui LC, et al (2018). Genome-wide sequence and expression analysis of autophagy Gene family in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Plant Physiol*, 229: 7–21
- Zhang DY, Zhang YQ, Yang WD, et al (2006). Biological response of different genotypes of wheat to low nitrogen stress. *Acta Agron Sin*, 32 (9): 1349–1354 (in Chinese with English abstract) [张定一, 张永清, 杨武德等(2006). 不同基因型小麦对低氮胁迫的生物学响应. 作物学报, 32 (9): 1349–1354]
- Zhang J, Zhang H, Li S, et al (2021). Increasing yield potential through manipulating of an *ARE1* ortholog related to nitrogen use efficiency in wheat by CRISPR/Cas9. *J Integr Plant Biol*, 63 (9): 1649–1663
- Zhang W, Fan XL, Gao YJ, et al (2017). Chromatin modification contributes to the expression divergence of three *TaGS2* homoeologs in hexaploid wheat. *Sci Rep*, 7 (1): 44677
- Zhang XB, Li FJ, Ding YG, et al (2021). Transcriptome analysis of two near-isogenic lines with different nue under normal nitrogen conditions in wheat. *Biology (Basel)*, 10 (8): 787
- Zhang XY, Li XX, Wang K, et al (2013). Effects of irrigation amount on root growth distribution, yield and soil nitrate nitrogen content of winter wheat under different nitrogen application levels. *J Agric Univ Hebei*, 36 (3): 13–19 (in Chinese with English abstract) [张学营, 李晓欣, 王坤等(2013). 不同施氮水平下灌水量对冬小麦根系生长分布、产量及土壤硝态氮含量的影响. 河北农业大学学报, 36 (3): 13–19]
- Zhang ZY, Xiong SP, Wei YH, et al (2017). The role of glutamine synthetase isozymes in enhancing nitrogen use efficiency of N-efficient winter wheat. *Sci Rep*, 7 (1): 1000
- Zhao XC (2010). Nitrogen efficiency of wheat and effects of nitrogen application on absorption and transport of nitro-

- gen, phosphorus and potassium in wheat (dissertation). Xianyang, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [赵新春(2010). 小麦的氮效率及施氮对小麦氮、磷、钾吸收与转运的影响(学位论文). 陕西咸阳: 西北农林科技大学]
- Zhao Y, Guo L, Lu W, et al (2015). Expression pattern analysis of microRNAs in root tissue of wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal nitrogen and low nitrogen conditions. *J Plant Biochem Biotechnol*, 24 (2): 143–153
- Zhou Y, Yang XW, Zhou SM, et al (2018). Relationship between activities of key enzymes in NADP dehydrogenase system in wheat root and root activity and yield. *Sci Agric Sin*, 51 (11): 2060–2071 (in Chinese with English abstract) [周燕, 杨习文, 周苏玫等(2018). 小麦根中NADP-脱氢酶系统关键酶活性与根系活力和产量的关系分析. *中国农业科学*, 51 (11): 2060–2071]
- Zhou YB, Liu J, Guo JK, et al (2022). *GmTDN1* improves wheat yields by inducing dual tolerance to both drought and low-N stress. *Plant Biotechnol J*, 20 (8): 1606–1621
- Zhu XZ (2023). Screening and functional analysis of genes related to nitrogen response in wheat based on transcriptome sequencing (dissertation). Taian, Shandong: Shandong Agric University (in Chinese with English abstract) [朱先哲(2023). 基于转录组测序的小麦氮素响应相关基因的筛选和功能分析(学位论文). 山东泰安: 山东农业大学]
- Zi LY, Lin YX, Fu RN et al (2022). Research progress of plant hormone transport. *Plant Physiol J*, 58 (12): 2238–2252 (in Chinese with English abstract) [资丽媛, 林浴霞, 傅若楠等(2022). 植物激素转运研究进展. *植物生理学报*, 58 (12): 2238–2252]
- Zuluaga DL, De Paola D, Janni M, et al (2017). Durum wheat miRNAs in response to nitrogen starvation at the grain filling stage. *PLOS One*, 12 (8): e0183253
- Zuluaga DL, Liuzzi V, Curci PL, et al (2018). MicroRNAs in durum wheat seedlings under chronic and short-term nitrogen stress. *Funct Integr Genomic*, 18 (6): 645–657
- Zuluaga DL, Sonnante G (2019). The use of nitrogen and its regulation in cereals: structural genes, transcription factors, and the role of miRNAs. *Plants (Basel)*, 8 (8): 294