



植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望

储成才^{1*}, 王毅^{2*}, 王二涛^{3*}

1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101;

2. 中国农业大学生物学院, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100193;

3. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 植物分子遗传国家重点实验室, 上海 200032

* 联系人, E-mail: ccchu@genetics.ac.cn; yiwang@cau.edu.cn; etwang@cemps.ac.cn

收稿日期: 2021-05-26; 接受日期: 2021-08-02; 网络版发表日期: 2021-10-18

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)资助

摘要 氮、磷、钾是植物生长发育所必需的大量营养元素. 植物主要通过两种途径获取营养: 第一种是植物根系直接从土壤吸收营养, 称为直接营养吸收途径. 植物感知土壤中的氮、磷、钾浓度后, 通过调节离子通道或转运体, 从而介导营养元素的吸收; 第二种是植物通过与微生物共生从环境中获取营养, 称为间接营养吸收途径, 其中根瘤共生和丛枝菌根共生是植物从环境高效获得营养的重要途径. 本文总结了国内外近几年在植物氮磷钾信号感知、吸收和转运研究中所取得的重要进展, 剖析了相关领域未来发展趋势和面临的主要问题, 并对未来15年植物营养研究的重点进行了展望, 为培育养分高效利用作物新品种、保障国家农业可持续发展和粮食安全提供技术支撑.

关键词 氮, 磷, 钾, 养分高效利用, 生物固氮, 作物

氮、磷、钾是植物生长发育所必需的三大营养元素, 自然界中土壤的氮、磷、钾含量较低, 是限制植物生长的主要因素, 也影响着作物的产量和品质. 氮素是蛋白质和核酸的组成成分, 也是许多辅酶、辅基(如NAD, NADP, FAD)、叶绿素分子以及一些植物激素(如生长素和细胞分裂素)和维生素(如VB1, VB2, VB6, PP等)的基本构成组分. 氮素对作物的最终产量贡献可达40%~50%^[1,2]. 磷是光合碳循环中核酸、膜脂、能量代谢产物和活性中间体的结构和功能成分, 无机磷在信号转导级联中也起着关键作用^[3]. 钾离子是植物细胞中最丰富的阳离子, 对渗透调节、膨压驱

动的气孔运动、膜极化控制、蛋白质生物合成和同化产物运输等诸多生理过程至关重要^[4].

1 国内外研究现状

自然界中氮素资源十分丰富, 大气中78%的气体为氮气, 而大多数植物不能直接利用氮气, 必须依靠从环境获取其他含氮物质来生长. 磷素在土壤中有效性低、易被固定, 导致全球约70%耕地中有效磷含量不能满足作物正常生长发育需求. 土壤中可供植物利用的游离钾离子和磷酸盐浓度相对较低, 特别是在我

引用格式: 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. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1415–1423

Chu C C, Wang Y, Wang E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: current situation and future perspectives (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1415–1423, doi: 10.1360/SSV-2021-0163

国南方红壤地区。

1.1 氮营养

在自然界中, 植物获取土壤营养主要有两种途径: 一种是植物根系直接从土壤中吸收营养, 称为直接营养吸收途径; 另一种是植物与微生物形成互惠互利共生, 从环境中高效获取营养, 称为间接营养吸收途径^[5,6]。其中, 菌根共生是自然界最为广泛的共生形式, 能够帮助植物高效吸收土壤中的营养元素, 同时以脂肪酸形式为菌根真菌提供碳源^[7]; 而豆科植物与根瘤菌形成共生, 根瘤菌通过将游离态氮固定成结合态的氮化合物, 供植物生长^[5]。豆科植物共生固氮是其从环境中获取氮的主要方式。

在直接营养吸收途径中, 植物有两套营养转运体系应对土壤中营养充足和缺乏时的吸收, 即在营养充足时采用低亲和性转运系统, 而在营养缺乏时采用高亲和性转运系统^[8~11]。负责吸收和转运无机氮源(铵盐和硝酸盐)的转运蛋白已经被陆续鉴定, 而且调控无机氮吸收利用的信号网络也已初步构建^[12,13]。拟南芥NRT1.1/CHL1是一个硝酸盐双亲转运蛋白, 同时也是硝酸盐的感应器(transceptor)。NRT1.1对硝酸盐的转运亲和性取决于其磷酸化状态, 而其磷酸化状态受到蛋白激酶CIPK23和钙离子结合蛋白CBL9调控^[14,15]; 当外界硝酸盐浓度升高时, 钙离子流入细胞, 形成硝酸盐触发的特异性钙信号, 激活钙依赖激酶CPK10/30/32, 硝酸盐信号核心转录因子NLP7被磷酸化, 进而介导下游硝酸盐应答反应^[16]。研究发现, 拟南芥中具有钙通道活性的环核苷酸门控通道CNGC15特异地与硝酸盐信号相关, CNGC15功能缺失会阻滞硝酸盐诱导的NLP7进核。NRT1.1与CNGC15在细胞膜上形成转运体复合体, 钙离子通道活性被抑制。当外界硝酸盐浓度升高时, NRT1.1-CNGC15互作强度减弱, NRT1.1-CNGC15复合体恢复了钙离子通道活性, 从而形成可被硝酸盐动态门控的NRT1.1-CNGC15复合体^[17]。

有意思的是, 水稻不同亚种间氮利用效率有很大差异, 籼稻品种利用硝酸盐能力显著高于粳稻品种, 通过图位克隆技术从籼稻中克隆出高氮利用效率基因*NRT1.1B*, 其编码一个硝酸盐转运蛋白, 并具有与拟南芥NRT1.1/CHL1类似功能, 而*NRT1.1B*的一个碱基的自然变异是导致粳稻与籼稻间氮肥利用效率差异的重要原因^[18]。将籼稻型*NRT1.1B*导入粳稻品种可大幅度

提高粳稻品种的氮肥利用效率, 表明*NRT1.1B*在粳稻氮肥利用效率改良上具有巨大应用价值^[18]。此外, 编码硝酸还原酶的基因*OsNR2*也被鉴定到具有粳-籼亚种分化, 并且对改良粳稻氮肥利用效率具有重要作用^[19]。

进一步研究表明, NRT1.1B可招募E3泛素连接酶NBIP1及抑制蛋白SPX4形成复合体, 且硝酸盐可增强NRT1.1B与SPX4互作, 促进SPX4蛋白发生泛素化降解。细胞质定位的SPX4通过与硝酸盐信号转导核心转录因子NLP3互作进而阻滞其进入细胞核, 而硝酸盐诱导的SPX4降解使得NLP3从细胞质中得以释放进入细胞核, 触发硝酸盐应答反应, 从而建立了硝酸盐主信号转导通路框架^[20,21]。

1.2 磷营养

在磷素营养研究方面, 水稻、大豆等作物中已克隆了编码具有不同磷亲和力和生理功能的磷酸盐转运蛋白基因^[22~25]。从水稻中鉴定了磷饥饿应答反应核心负调控因子LTN1(拟南芥PHO2同源蛋白)^[26]、核心激活转录因子PHR2(拟南芥PHR1同源蛋白)和核心抑制蛋白SPX4^[27], 发现SPX4作为磷感受器感知细胞内磷水平, 同时调控磷信号核心转录因子PHR2的核质穿梭^[10,11,28~30]。此外, 揭示了磷素感受器SPX4在蛋白稳定性方面的调控机制, 从而揭示了水稻低磷胁迫应答调控机制^[31]。有意思的是, 水稻类硫转运体负责磷分配转运的蛋白(SULTR-like phosphorus distribution transporter, SPDT)控制磷在叶片/谷物中的分配, 为通过作物遗传改良减少土壤磷损失、减少磷肥施用提供了一个新途径^[32]。

1.3 钾营养

在钾素营养研究方面, 已经从水稻、玉米等作物中克隆鉴定了一系列钾离子转运蛋白基因, 它们编码钾离子通道或钾离子转运体, 具有不同钾转运亲和力, 在钾吸收、转运、分配等多个生理过程中发挥作用, 它们受到转录水平和翻译后水平的调控和修饰^[33~37]。钾离子通道AKT1和钾转运体HAK5参与植物根部的钾吸收过程, 其转运活性受到钙结合蛋白-激酶复合体CBL-CIPK的调控^[34,38]。此外, *HAK*基因的转录水平也受到环境钾营养水平的调控^[35,39], 超表达*HAK5*可以显著提高水稻和玉米对钾的吸收能力, 并获得增产效果^[37,40]。硝酸盐转

运蛋白NRT1.5负责钾和氮从根部向冠部的协同运输,其转录水平也受环境养分水平的控制^[41,42]。

1.4 氮磷钾协同调控

植物中不同营养元素间并不是独立调控的。研究发现,氮磷钾间存在协同调控机制,以实现植物不同营养的平衡。如水稻氮感应器NRT1.1B可与磷感受器SPX4发生互作,促进SPX4蛋白发生降解,释放硝酸盐信号核心转录因子NLP3进入细胞核,进而激活下游基因表达,触发硝酸盐应答反应;而SPX4作为细胞中磷感受器,可根据细胞质中磷浓度调控磷信号核心转录因子PHR2核质穿梭。硝酸盐诱导的NRT1.1B介导的SPX4蛋白降解,同样也会导致PHR2入核,进而触发磷饥饿应答基因的表达。因此,硝酸盐作为信号分子通过NRT1.1B-SPX4-NBIP1实现了对硝酸盐应答基因和磷饥饿诱导基因的协同激活,进而实现植物两大重要养分元素——氮磷的营养平衡^[20]。受硝酸盐显著诱导的转录因子HINGE1/RLI1可激活包括磷酸盐转运蛋白基因在内的许多磷饥饿诱导基因表达,参与了NRT1.1B-SPX4-PHR2介导的硝酸盐诱导的磷响应(nitrate induced phosphate response, NIPR)信号通路,且位于PHR2下游。进一步研究发现,RLI1可在核中与PHR2竞争SPX2和SPX4蛋白,进而释放PHR2,激活下游磷饥饿应答基因的表达。因此,在外界高氮条件下,PHR2从细胞质穿梭进入细胞核内,激活RLI1表达,而大量表达的RLI1一方面可直接激活磷饥饿诱导基因,另一方面通过与细胞核内SPX蛋白互作,阻止SPX蛋白对PHR2的抑制,进一步增强对下游磷饥饿应答基因的激活,促进磷的吸收利用^[43]。最近,发现低磷促进铵态氮的吸收与有机酸分泌两者存在偶联关系,为有效利用土壤中的不溶性磷提供了新的技术路径^[44]。此外,根系氮和钾吸收关键转运体受同一套蛋白磷酸化机制调控^[14,15],而且一些硝酸盐转运蛋白如NRT1.5同时也参与钾离子分配^[41,45~47],表明氮与钾之间也存在协同调控。

1.5 共生固氮和丛枝菌根共生

在间接营养吸收途径中,根瘤共生和丛枝菌根共生是植物从环境高效获得营养的重要途径。80%~90%的植物包括重要农作物水稻、小麦、玉米和大豆等均可以与丛枝菌根真菌形成共生,帮助植物从环境中获

得磷和氮等养分。共生体建立需要植物与共生微生物间的信号交流。豆科植物根系通过分泌类黄酮和独角金内酯信号分子,分别刺激根瘤菌及丛枝菌根真菌分泌信号分子:根瘤菌分泌结瘤因子(Nod factors)和丛枝菌根真菌分泌菌根因子(Myc factors)^[48]。这两种信号分子结构非常类似,均属于几丁寡糖(chito-oligosaccharides)化合物,只是其修饰不同。在长期的进化过程中,豆科植物可能以丛枝菌根真菌信号通路为基础,逐渐演化出识别结瘤因子的信号通路,其中水稻/苜蓿中的OsCERK1/LYK3和OsMYR1/LYR4^[49~51]识别菌根因子CO4/5或LCO,而豆科植物的NFP和LYK3识别结瘤因子^[48]。

在固氮分支(豆目、蔷薇目、葫芦目和壳斗目)中,部分植物能够形成共生固氮。固氮分支植物根或少量植物的茎部形成的瘤,是固氮菌生物固氮的场所。根瘤发育早期,豆科植物皮层细胞或中柱鞘细胞分裂,但只有皮层起源的细胞系才能被固氮细菌感染定殖,形成共生体。

共生固氮分支植物是单次起源,即共生固氮分支的祖先植物获得了较为原始的固氮共生,而后部分植物失去共生固氮能力。最新的研究发现,豆科植物皮层细胞因获得干细胞关键程序因子SHR-SCR,使豆科植物皮层与非豆科植物不同,SHR-SCR分子模块进一步被结瘤因子信号稳定,促进皮层细胞分裂,形成根瘤。因此,皮层细胞获得SHR-SCR分子模块是豆科植物共生固氮的前提事件之一^[52]。

越来越多的研究表明,豆科植物利用相同信号通路识别结瘤因子和菌根因子,并且该通路的组分在玉米和水稻等非豆科作物中高度保守^[48,49,53],这也是在非豆科植物构建共生固氮信号通路的理论基础。研究还发现,丛枝菌根真菌庞大的菌丝网络在给植物提供营养的同时,也帮助植物根系富集根瘤菌,促进豆科植物与根瘤菌的共生,从根际层面揭示了丛枝菌根共生与根瘤共生在植物适应陆地环境过程中的协同进化机制^[54]。

2 未来发展趋势

传统的植物营养学研究大多以各种模式植物为材料,偏重于生理学现象的描述,随着分子生物学的快速发展,特别是基因组学及新的技术手段的涌现,大量植

物养分吸收转运蛋白、同化及营养信号感知与调控的分子机理等也逐渐被解析^[12]。近年来, 以水稻等农作物为材料开展养分高效利用研究取得了巨大进展, 克隆了一系列具有重要育种价值的关键基因, 如在水稻氮高效利用上, 通过正向遗传学技术克隆了 *NRT1.1B*^[18], *ARE1*^[55], *NGR4*^[56], *NPF6.1*^[57], *NR2*^[19], *NGR5*^[58], *TCPI9*^[59], *DNRI*^[60]等重要基因, 在水稻磷高效改良上也克隆鉴定了耐低磷胁迫关键基因 *PSTOL1*^[61], 这些成果为培育养分高效利用农作物提供了重要的基因资源。因此, 进一步挖掘品种间优良等位基因并解析其调控机制, 将是未来植物营养学研究的重点, 也是培育营养高效作物新品种的关键。

近20年, 研究人员深入揭示豆科植物-根瘤菌共生固氮机理, 但由于该过程的复杂性, 还需要更好地理解豆科植物共生固氮过程中的信号识别、侵染和类菌体的形成分子机理。近年来, 研究人员发现根瘤菌的小RNA可以进入植物体内调控大豆根瘤共生的效率^[62]; 固氮分支植物基因组测序支持植物-微生物共生固氮一次进化多次丢失的假说^[63]。揭示皮层细胞获得SHR-SCR分子模块是豆科植物共生固氮的前提事件, 为提高豆科植物固氮效率和改造非豆科植物获得固氮能力奠定了理论基础^[52]。当前, 提高共生固氮效率和改造共生固氮是国际农业研究领域竞争的一个战略制高点, 也是未来绿色农业发展的关键。

在农业系统里, 养分的高效利用不仅取决于植物自身, 在很大程度上也取决于其所处的根际环境。我国科学家首次揭示了传统作物间套作体系根际互作增产的机理^[64,65], 阐明作物根系形态、根系分泌物以及菌根间养分获取的协同和权衡机制^[66]。随着微生物组大规模测序、高通量培养、微生物人工重组和功能研究体系的建立和完善, 大大推动了植物根际微生物组功能研究^[67]。水稻、玉米、小麦等多种作物根际微生物组构成相继被解析^[68~70], 为揭示根际微生物组及菌群互作关系可促进植物生长及帮助植物高效获取养分的机理提供可能^[71], 也为植物根际互作实现养分高效利用提供了新的途径。土壤微生物也被称为“微生物暗物质”。类似于人类肠道微生物, 植物根际微生物群被称为植物的第二基因组, 其对于植物的生长发育、营养吸收、抗病抗逆和环境适应都至关重要, 是地球科学和生命科学的新兴学科和交叉前沿领域, 如何更好地在农业生产中利用有益微生物包括固氮菌是未来农

业研究的重要方向之一。

3 我国面临的瓶颈与对策

揭示植物对养分吸收利用的生理和分子机制, 通过分子遗传学手段提高其利用效率, 一直是植物生物学的重要研究内容, 也是未来作物遗传改良的重要方向和实现农业可持续性发展的重要途径。然而, 目前相关研究还面临很多瓶颈。

3.1 对不同养分和不同生物学过程缺少系统性认识

植物对营养的吸收转运及在细胞内区室化存储和再转运等需要不同的转运蛋白参与, 目前针对不同营养及不同生物学过程的理解仍不均衡, 缺乏系统性。如对植物无机氮源(硝酸盐、铵盐)的研究及氮素利用效率研究虽取得了较大进展, 但植物根系如何感知土壤中养分浓度变化及活化土壤中养分、不同营养信号如何转导等有待阐明; 同样, 有机氮源(氨基酸、核苷酸等)对植物的生长发育和作物产量构成也至关重要, 然而植物有机氮的感知及转运机制等仍未有系统深入研究。

3.2 构成养分高效利用的多信号调控网络仍不清楚

矿质营养元素驱动的植物生长发育过程是由多个生物学过程共同决定的, 如不同养分元素协同利用、矿质元素与碳元素的协同高效、矿质元素与植物激素共同构成的发育调控及多个过程形成养分高效的适配机制等, 这些过程之间信号调控网络依然缺乏深入研究。因此, 解析营养协同利用机制及其与多个决定作物关键性状形成生物学过程间的调控关系将有助于找到上述问题的答案。

3.3 现代育种导致大量养分高效利用基因丢失

育种过程实际上是一个长期选择变异的过程, 而长期选择导致种质多样性的降低。特别是近几十年来, 由于化肥的大量使用, 很多氮高效优异等位变异丢失^[59], 因此, 不仅应基于养分高效相关表型遗传差异构建极端品种间的重组自交系等遗传材料进行QTL定位克隆, 更需挖掘养分高效利用的早期野生种和多样

性农家种资源, 利用全基因组关联分析等技术挖掘优良养分高效利用等位变异.

3.4 植物与环境不同界面互作研究仍待加强

我国不同地区的土壤质地、pH值、水分、微生物种类等存在巨大差异, 土壤中的养分在不同时间及不同位置也有很大不同. 因此, 植物进化出多种调节养分吸收利用的机制以应对外界环境中不同养分源动态变化. 尽管近年来在植物养分吸收和利用方面的理论和应用研究上取得了长足进步, 但植物养分高效的根际微生物组功能研究才刚刚起步, 参与养分高效的核心微生物及其养分高效的机理、核心微生物与其他微生物互作机制、核心微生物与植物的互作机制等仍然知之甚少, 限制了植物与微生物组互作增效潜力的发挥.

3.5 养分精准动态调控是提高作物产量和品质的迫切需求

不同作物(如饲料、果实、蔬菜、药材等)用途和人们的特定需求(富含特定氨基酸、高蛋白质、低糖等)有很大不同, 迫切需要通过未来作物特定代谢产物在特定器官中的积累. 因此, 利用分子手段精准实现特定营养物质在作物体内的定向流动, 提高养分在作物不同生长期和不同器官(如叶片、根、种子及果实等)定向合成和再分配是未来养分研究的重要内容.

3.6 农业面源污染尚缺乏有效的植物解决方案

农业生产中化肥的大量投入导致土壤及水体的严重污染, 筛选合适的修复植物类群并对其开展遗传学、基因组学、生理学及基因工程改良等探索研究, 通过改良植物自身养分吸收利用及累积效率, 探索有效的植物解决方案, 从而建设农业面源污染生态修复体系, 将有助于改善农业面源污染及环境修复.

4 面向2035年的战略布局

保障国家粮食安全是关系到国民经济发展和社会稳定的重大战略问题. 如何在保证粮食产量持续增加的同时, 减少化肥投入成为农业科研工作者关心和急需解决的问题. 克隆养分高效利用基因、培育养分高

效利用农作物新品种是行之有效的方法. 另外, 解析豆科植物共生固氮的分子机理、合成高效固氮根瘤菌、分阶段进行非豆科植物共生固氮改造, 探索植物自身固氮, 这些研究对我国以及世界农业的可持续发展都具有重要而切实的意义.

一直以来, 我国对提高作物养分利用效率的研究十分重视, 在国家重点研发计划七大作物育种项目中设置了“主要农作物养分高效利用性状形成的遗传与分子基础”(2016~2020). 在即将启动的“十四五”(2021~2025)国家重点研发计划“农业生物重要性状形成与环境适应性基础研究”重点专项中也设置了“水稻、小麦养分高效利用性状形成的分子调控网络”和“玉米、大豆等作物养分高效利用性状形成的分子调控网络”两个项目. 对于未来的相关研究建议从以下三个方面进一步开展.

针对我国主要农作物(水稻、小麦、玉米、大豆等)在生产上养分高效利用提升所面临的关键限制因素, 综合利用遗传学、基因组学、分子生物学等技术手段, 挖掘氮(无机氮和有机氮源)、磷、钾等信号转导, 养分活化、吸收、转运和代谢过程等养分高效利用性状形成的关键调控基因, 阐明其对养分利用效率提高的遗传效应, 构建其调控网络, 解析养分与高产潜力形成的协同关系, 构建并完善植物氮、磷、钾不同营养元素间相互作用的分子调控网络, 创制养分利用效率提升的先导型新品种.

分离鉴定典型土壤类型中促进养分吸收利用的微生物菌群, 揭示根际微生物促进养分利用的遗传基础; 解析植物-微生物菌群间相互识别调控的分子机制; 解析禾本科作物丛枝-菌根真菌、豆科植物-根瘤菌高效共生的机理; 提高丛枝菌根真菌、根瘤菌共生效率, 改造非豆科作物使其可以初步具有生物固氮, 实现通过植物与微生物互作降低氮、磷、钾的施用.

根据我国区域性土壤类型的差异和特点, 在不同区域建设养分高效利用鉴定评价平台及相关评价体系; 解析专一性和非专一性根分泌物和根际化学过程的养分活化机理以及植物-土壤系统多界面互作协同增效机制; 设计并培育适应不同土壤类型、养分高效利用的作物品种并应用于生产; 解析农业面源污染治理能力的遗传基础, 鉴定出可用于基因工程改良的关键基因位点, 创制出高效率广适性的环境修复植物.

参考文献

- 1 Kindred D R, Verhoeven T M O, Weightman R M, et al. Effects of variety and fertiliser nitrogen on alcohol yield, grain yield, starch and protein content, and protein composition of winter wheat. *J Cereal Sci*, 2008, 48: 46–57
- 2 Sylvester-Bradley R, Kindred D R. Analysing nitrogen responses of cereals to prioritize routes to the improvement of nitrogen use efficiency. *J Exp Bot*, 2009, 60: 1939–1951
- 3 Poirier Y, Bucher M. Phosphate transport and homeostasis in *Arabidopsis*. *Arabidopsis Book*, 2002, 1: e0024
- 4 Clarkson D T, Hanson J B. The mineral nutrition of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 1980, 31: 239–298
- 5 Genre A, Lanfranco L, Perotto S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18: 649–660
- 6 Wang W, Shi J, Xie Q, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mol Plant*, 2017, 10: 1147–1158
- 7 Jiang Y, Wang W, Xie Q, et al. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 2017, 356: 1172–1175
- 8 Li H, Hu B, Chu C. Nitrogen use efficiency in crops: lessons from *Arabidopsis* and rice. *J Exp Bot*, 2017, 68: 2477–2488
- 9 Luan M, Tang R J, Tang Y, et al. Transport and homeostasis of potassium and phosphate: limiting factors for sustainable crop production. *J Exp Bot*, 2016, 68: 3091–3105
- 10 Puga M I, Rojas-Triana M, de Lorenzo L, et al. Novel signals in the regulation of Pi starvation responses in plants: facts and promises. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 39: 40–49
- 11 Wu P, Shou H, Xu G, et al. Improvement of phosphorus efficiency in rice on the basis of understanding phosphate signaling and homeostasis. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16: 205–212
- 12 Zhang Z, Gao S, Chu C. Improvement of nutrient use efficiency in rice: current toolbox and future perspectives. *Theor Appl Genet*, 2020, 133: 1365–1384
- 13 Zhang Z, Hu B, Chu C. Towards understanding the hierarchical nitrogen signalling network in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 55: 60–65
- 14 Liu K H, Tsay Y F. Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation. *EMBO J*, 2003, 22: 1005–1013
- 15 Ho C H, Lin S H, Hu H C, et al. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 2009, 138: 1184–1194
- 16 Liu K H, Niu Y, Konishi M, et al. Discovery of nitrate-CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks. *Nature*, 2017, 545: 311–316
- 17 Wang X, Feng C, Tian L L, et al. A transceptor-channel complex couples nitrate sensing to calcium signaling in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2021, 14: 774–786
- 18 Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in NRT1.1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 2015, 47: 834–838
- 19 Gao Z, Wang Y, Chen G, et al. The indica nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency. *Nat Commun*, 2019, 10: 5207
- 20 Hu B, Jiang Z, Wang W, et al. Nitrate-NRT1.1B-SPX4 cascade integrates nitrogen and phosphorus signalling networks in plants. *Nat Plants*, 2019, 5: 401–413
- 21 Hu B, Chu C. Nitrogen-phosphorus interplay: old story with molecular tale. *New Phytol*, 2020, 225: 1455–1460
- 22 Ai P, Sun S, Zhao J, et al. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation. *Plant J*, 2009, 57: 798–809
- 23 Chang M X, Gu M, Xia Y W, et al. OsPHT1;3 mediates uptake, translocation, and remobilization of phosphate under extremely low phosphate regimes. *Plant Physiol*, 2019, 179: 656–670
- 24 Chen L, Qin L, Zhou L, et al. A nodule-localized phosphate transporter Gm^{PT} 7 plays an important role in enhancing symbiotic N₂ fixation and yield in soybean. *New Phytol*, 2019, 221: 2013–2025
- 25 Li Y, Zhang J, Zhang X, et al. Phosphate transporter OsPht1;8 in rice plays an important role in phosphorus redistribution from source to sink organs and allocation between embryo and endosperm of seeds. *Plant Sci*, 2015, 230: 23–32
- 26 Hu B, Zhu C, Li F, et al. *LEAF TIP NECROSIS1* plays a pivotal role in the regulation of multiple phosphate starvation responses in rice. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1101–1115
- 27 Lv Q, Zhong Y, Wang Y, et al. SPX4 negatively regulates phosphate signaling and homeostasis through its interaction with PHR2 in rice. *Plant Cell*, 2014, 26: 1586–1597

- 28 Rubio V, Linhares F, Solano R, et al. A conserved MYB transcription factor involved in phosphate starvation signaling both in vascular plants and in unicellular algae. *Genes Dev*, 2001, 15: 2122–2133
- 29 Wang Z, Ruan W, Shi J, et al. Rice SPX1 and SPX2 inhibit phosphate starvation responses through interacting with PHR2 in a phosphate-dependent manner. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 14953–14958
- 30 Wild R, Gerasimaite R, Jung J Y, et al. Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains. *Science*, 2016, 352: 986–990
- 31 Ruan W, Guo M, Wang X, et al. Two RING-finger ubiquitin E3 ligases regulate the degradation of SPX4, an internal phosphate sensor, for phosphate homeostasis and signaling in rice. *Mol Plant*, 2019, 12: 1060–1074
- 32 Yamaji N, Takemoto Y, Miyaji T, et al. Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*, 2017, 541: 92–95
- 33 Chen G, Hu Q, Luo L, et al. Rice potassium transporter OsHAK1 is essential for maintaining potassium-mediated growth and functions in salt tolerance over low and high potassium concentration ranges. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 2747–2765
- 34 Li J, Long Y, Qi G N, et al. The Os-AKT1 channel is critical for K^+ uptake in rice roots and is modulated by the rice CBL1-CIPK23 complex. *Plant Cell*, 2014, 26: 3387–3402
- 35 Yang T, Zhang S, Hu Y, et al. The role of a potassium transporter OsHAK5 in potassium acquisition and transport from roots to shoots in rice at low potassium supply levels. *Plant Physiol*, 2014, 166: 945–959
- 36 Shen Y, Shen L, Shen Z, et al. The potassium transporter OsHAK21 functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice. *Plant Cell Environ*, 2015, 38: 2766–2779
- 37 Qin Y J, Wu W H, Wang Y. ZmHAK5 and ZmHAK1 function in K^+ uptake and distribution in maize under low K^+ conditions. *J Integr Plant Biol*, 2019, 61: 691–705
- 38 Ragel P, Ródenas R, García-Martín E, et al. CIPK23 regulates HAK5-mediated high-affinity K^+ uptake in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 2015, 169: 2863–2873
- 39 Zhao S, Zhang M L, Ma T L, et al. Phosphorylation of ARF2 relieves its repression of transcription of the K^+ transporter gene *HAK5* in response to low potassium stress. *Plant Cell*, 2016, 28: 3005–3019
- 40 Yang X, Xia X, Zeng Y, et al. Genome-wide identification of the peptide transporter family in rice and analysis of the PTR expression modulation in two near-isogenic lines with different nitrogen use efficiency. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 193
- 41 Li H, Yu M, Du X Q, et al. NRT1.5/NPF7.3 functions as a proton-coupled H^+/K^+ antiporter for K^+ loading into the xylem in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2017, 29: 2016–2026
- 42 Du X Q, Wang F L, Li H, et al. The transcription factor MYB59 regulates K^+/NO_3^- translocation in the *Arabidopsis* response to low K^+ stress. *Plant Cell*, 2019, 31: 699–714
- 43 Zhang Z, Li Z, Wang W, et al. Modulation of nitrate-induced phosphate response by the MYB transcription factor RL11/HINGE1 in the nucleus. *Mol Plant*, 2021, 14: 517–529
- 44 Tian W H, Ye J Y, Cui M Q, et al. A transcription factor STOP1-centered pathway coordinates ammonium and phosphate acquisition in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2021, doi: 10.1016/j.molp.2021.06.024
- 45 Drechsler N, Zheng Y, Böhner A, et al. Nitrate-dependent control of shoot K homeostasis by NPF7.3/NRT1.5 and SKOR in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2015, 169: 2832–2847
- 46 Lin S H, Kuo H F, Canivenc G, et al. Mutation of the *Arabidopsis* NRT1.5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *Plant Cell*, 2008, 20: 2514–2528
- 47 Meng S, Peng J S, He Y N, et al. *Arabidopsis* NRT1.5 mediates the suppression of nitrate starvation-induced leaf senescence by modulating foliar potassium level. *Mol Plant*, 2016, 9: 461–470
- 48 Oldroyd G E D. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat Rev Microbiol*, 2013, 11: 252–263
- 49 Zhang X, Dong W, Sun J, et al. The receptor kinase *CERK1* has dual functions in symbiosis and immunity signalling. *Plant J*, 2015, 81: 258–267
- 50 He J, Zhang C, Dai H, et al. A LysM receptor heteromer mediates perception of arbuscular mycorrhizal symbiotic signal in rice. *Mol Plant*, 2019, 12: 1561–1576
- 51 Feng F, Sun J, Radhakrishnan G V, et al. A combination of chitoooligosaccharide and lipochitoooligosaccharide recognition promotes arbuscular

- mycorrhizal associations in *Medicago truncatula*. [Nat Commun](#), 2019, 10: 5047
- 52 Dong W, Zhu Y, Chang H, et al. An SHR-SCR module specifies legume cortical cell fate to enable nodulation. [Nature](#), 2021, 589: 586–590
- 53 Maillet F, Poinso V, André O, et al. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. [Nature](#), 2011, 469: 58–63
- 54 Wang X, Feng H, Wang Y, et al. Mycorrhizal symbiosis modulates the rhizosphere microbiota to promote rhizobia-legume symbiosis. [Mol Plant](#), 2021, 14: 503–516
- 55 Wang Q, Nian J, Xie X, et al. Genetic variations in ARE1 mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice. [Nat Commun](#), 2018, 9: 735
- 56 Li S, Tian Y, Wu K, et al. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. [Nature](#), 2018, 560: 595–600
- 57 Tang W, Ye J, Yao X, et al. Genome-wide associated study identifies NAC42-activated nitrate transporter conferring high nitrogen use efficiency in rice. [Nat Commun](#), 2019, 10: 5279
- 58 Wu K, Wang S, Song W, et al. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice. [Science](#), 2020, 367: eaaz2046
- 59 Liu Y, Wang H, Jiang Z, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice. [Nature](#), 2021, 590: 600–605
- 60 Zhang S, Zhu L, Shen C, et al. Natural allelic variation in a modulator of auxin homeostasis improves grain yield and nitrogen use efficiency in rice. [Plant Cell](#), 2021, 33: 566–580
- 61 Gamuyao R, Chin J H, Pariasca-Tanaka J, et al. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. [Nature](#), 2012, 488: 535–539
- 62 Ren B, Wang X, Duan J, et al. Rhizobial tRNA-derived small RNAs are signal molecules regulating plant nodulation. [Science](#), 2019, 365: 919–922
- 63 Griesmann M, Chang Y, Liu X, et al. Phylogenomics reveals multiple losses of nitrogen-fixing root nodule symbiosis. [Science](#), 2018, 361: eaat1743
- 64 Li L, Li S M, Sun J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2007, 104: 11192–11196
- 65 Li B, Li Y Y, Wu H M, et al. Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N₂ fixation. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: 6496–6501
- 66 Wen Z, Li H, Shen Q, et al. Tradeoffs among root morphology, exudation and mycorrhizal symbioses for phosphorus-acquisition strategies of 16 crop species. [New Phytol](#), 2019, 223: 882–895
- 67 Bai Y, Müller D B, Srinivas G, et al. Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. [Nature](#), 2015, 528: 364–369
- 68 Peiffer J A, Spor A, Koren O, et al. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2013, 110: 6548–6553
- 69 Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2015, 112: E911–E920
- 70 Chen S, Waghmode T R, Sun R, et al. Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization. [Microbiome](#), 2019, 7: 136
- 71 Zhang J, Liu Y X, Zhang N, et al. NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice. [Nat Biotechnol](#), 2019, 37: 676–684

Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: current situation and future perspectives

CHU ChengCai¹, WANG Yi² & WANG ErTao³

¹ *State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;*

² *State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China;*

³ *National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China*

Nitrogen, phosphorus and potassium are three major essential nutrient elements for plant growth and development. There are two main pathways for plants to obtain these nutrients: direct nutrient absorption through which plant roots directly absorb nutrients via ion channels or transporters from the soil; indirect nutrient absorption through which plants obtain nutrients from the environment through symbiosis with microorganisms. Here we summarize the important progress in recent years on the nutrient sensing, absorption and transportation of nitrogen, phosphorus and potassium in plants, and provide an outlook for the future directions and main problems that may be encountered in the next 15 years. We hope that these could provide technical support for breeding smart crop varieties with high nutrient absorption and utilization efficiency in the future, which is essential for sustainable agriculture and food security.

nitrogen, phosphorus, potassium, nutrient use efficiency, nitrogen fixation, crops

doi: [10.1360/SSV-2021-0163](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0163)