

植物硝态氮吸收和转运的调控研究进展

刘海光^{1, 2} 罗振² 董合忠^{1, 2}

(1. 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014; 2. 山东棉花研究中心, 济南 250100)

摘要: 氮是植物生长过程中需求量最大的基础元素, 直接影响植物的生长发育和形态建成。氮肥过量施用导致植物氮素利用效率 (NUE) 下降, 不仅造成氮肥浪费, 也导致土壤面源污染, 给农业可持续发展带来了严峻挑战, 已引起全球范围内的广泛关注。硝态氮 (NO_3^-) 是植物利用的主要无机氮源, 研究 NO_3^- 的吸收和转运对提高 NUE 具有现实意义。综述了植物根系从土壤吸收 NO_3^- , 再从根部转运至地上部并在器官和组织进行分配利用的生理过程及分子机制, 总结提出了调控植物吸收和转运氮素的技术与措施, 并对今后的研究与应用提出了展望, 以期合理施用氮肥和提高氮素利用效率提供依据和指导。

关键词: 硝态氮; 氮素利用率; 氮素吸收和转运; 分子机制; 调控措施

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-1347

Research Progress on the Regulation of NO_3^- Uptake and Transport in Plant

LIU Hai-guang^{1, 2} LUO Zhen² DONG He-zhong^{1, 2}

(1 College of Life Science, Shandong Normal University, Ji'nan 250014; 2. Cotton Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Ji'nan 250100)

Abstract: Nitrogen is the most demanded macro-nutrient during growth of plants, plays an important role in the growth and development as well as morphogenesis of plants. Excessive application of nitrogen fertilizer leads to a decline in plant nitrogen use efficiency (NUE), which not only causes waste of nitrogen fertilizer, but also leads to soil diffused pollution, thus brings severe challenges to the development of green agriculture and has attracted widespread global attention. NO_3^- is the main inorganic nitrogen sources used by plants, and studying the uptake and transport mechanism of NO_3^- is of practical significance for improving NUE. In this paper, we reviewed the physiological processes and molecular mechanisms about how NO_3^- is of uptake from soil via plant roots and further transported from the roots to the shoot and distributed among the organs. We summarized and put forward the techniques and measures to regulate plant nitrogen uptake and transport, and prospected future research and application, aiming to provide basis and guidance for rational application of nitrogen fertilizer and improvement of NUE.

Key words: NO_3^- ; nitrogen use efficiency; nitrogen uptake and transport; molecular mechanisms; regulation measure

氮素是植物生长发育必不可少的营养元素, 维持着植物体内正常物质循环和能量代谢^[1]。在农业生产中, 合理控制氮肥用量是作物获得高产的重要措施。氮肥供应不足, 不能发挥品种和灌溉等其他农艺措施的增产效果。因此, 近几十年来, 增施氮

肥已成为我国追求作物高产的重要手段。自 1961 年以来, 氮肥施用量增加了 8 倍多, 2017 年我国的氮肥用量为 $2.311 \times 10^7 \text{ t}$ ^[2-3]。氮肥施用量持续增加, 但作物产量并未成比例增加, 盲目大量的增施氮肥导致植物氮素利用效率 (nitrogen use efficiency,

收稿日期: 2020-11-02

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0201906), 山东水控农业开发集团有限公司横向课题

作者简介: 刘海光, 男, 硕士研究生, 研究方向: 植物分子生物学; E-mail: 18369656696@163.com

通讯作者: 罗振, 男, 博士, 副研究员, 研究方向: 棉花栽培生理; E-mail: ppluo440@126.com

董合忠, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 棉花栽培生理; E-mail: donghezhong@163.com

NUE) 大幅下降^[4]。氮肥过量施用, 不仅增加了能源损耗, 提高了农作物的生产成本, 给农业生产可持续性造成了巨大的阻碍, 而且使土壤质量下降、水体富营养化和温室气体排放等一系列环境污染问题也日益突出^[5]。

植物氮素利用主要包括吸收和转运两个过程, 要提高作物氮素利用效率, 就必须深入了解氮素吸收和转运关键组分的功能和调控机制^[6]。近年来, 随着分子生物技术的不断发展, 关于植物氮素利用相关酶和基因的功能与调控机制得到深入揭示。本文综述了近年来国内外关于植物氮素吸收和转运生理过程和分子调控机制等方面的最新研究成果, 并对今后的研究进行了展望, 以期科学施用氮肥和提高氮肥利用效率提供依据和指导。

1 植物氮素吸收机制

植物可以吸收无机氮, 也可以利用一些含氮的有机物, 相较于有机氮, 无机氮则更容易被植物吸收。土壤中的无机氮包括 NO_3^- 和 NH_4^+ , 对于大部分植物尤其是旱生植物来说, NO_3^- 是主要氮源^[7]。土壤中的 NO_3^- 浓度波动很大, 为了适应土壤中 NO_3^- 的浓度变化, 植物进化出两种 NO_3^- 吸收系统, 分别是高亲和力转运系统 (high-affinity transporter system, HATS) 和低亲和力转运系统 (low-affinity transporter system, LATS)^[8]。两个转运系统吸收硝态氮都是主动耗能的过程, 通过质子梯度提供能量, 相互依存, 协同合作使植物能够有效吸收土壤中的 NO_3^- ^[9]。

植物从土壤获取 NO_3^- 主要是由硝态氮转运蛋白 (nitrate transporter, NRTs) 介导的, 包括 2 个 NRT1 转运蛋白 (NRT1.1 和 NRT1.2) 和 4 个 NRT2 (NRT2.1、NRT2.2、NRT2.4 和 NRT2.5) 转运蛋白 (图 1)。在拟南芥中, AtNRT1.1 是一种双亲和 NO_3^- 转运体, 这取决于 Thr101 位点残基的磷酸化状态, 当介质中 NO_3^- 含量较低时, AtNRT1.1 的 Thr101 位点残基磷酸化, 使其转变为高亲和转运体, 参与低浓度硝态氮的吸收; 当介质中硝态氮浓度较高时, AtNRT1.1 去磷酸化, 转变为低亲和转运体, 参与高浓度状态下的 NO_3^- 吸收^[10]。这种磷酸化由蛋白激酶 CIPK23 调节^[11]。双亲和性并非 NRT1.1 所独有, 钾转运蛋白 KUP 和硝酸盐转运蛋白 MtNRT1.3 也显示出双亲

和转运蛋白的活性^[12]。NRT1.1 在根、幼叶以及花蕾中表达, 除了吸收土壤中的 NO_3^- , 还可以作为 NO_3^- 的信号感受器参与调控植物的侧根发育、基因表达和种子萌发等^[13], 这说明 NRT1.1 在植物生长发育过程的调控中具有多效性。在谷类作物中已鉴定出 NRT1.1 的同源基因。例如, 小麦中的同源基因 *TaNPF6.1*、*TaNPF6.2*、*TaNPF6.3* 和 *TaNPF6.4* 以及水稻中的 *OsNPF6.3*、*OsNPF6.5* (*OsNRT1.1b*) 和 *OsNPF6.4*, 由于作物种类的不同, 它们都具有各自独特的表达模式^[14-16]。

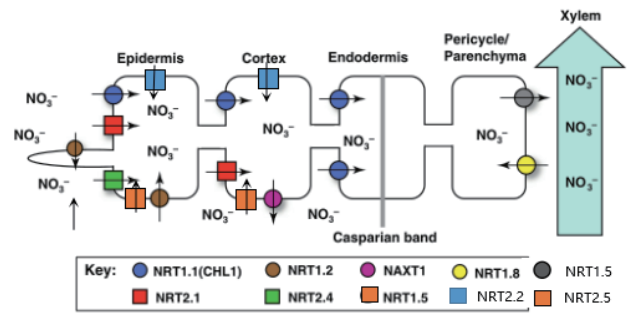


图 1 根中硝态氮吸收运动模式图 (改自文献^[5])

Fig. 1 Model diagram of NO_3^- uptake and transport in root (Modified from reference^[5])

除了 NRT1.1, NRT1.2 编码的蛋白质也在低亲和性的 NO_3^- 转运系统中发挥作用^[8, 17]。相关研究表明, AtNRT1.2 不仅可以在外界 NO_3^- 浓度较高的情况下吸收 NO_3^- , 还可以转运脱落酸 (abscisic acid, ABA)^[18]。在拟南芥中 AtNRT1.2 表达不受 NO_3^- 的诱导, 呈现组成型表达模式^[19]。而在烟草 (*Nicotiana tabacum*) 分离和鉴定得到的 *NpNRT1.2* 表达严格依赖高浓度 NO_3^- ^[20]。从甘蓝型油菜 (*Spinacia oleracea*) 中克隆到了拟南芥低亲和性 NO_3^- 转运蛋白的同源基因 *BnNRT1.2*, 受 NO_3^- 诱导表达, 并且 BnNRT1.2 不仅可转运 NO_3^- , 也可以转运氨基酸 (L-组氨酸) 和肽^[21]。这些研究表明, 同一个基因由于物种不同可能衍生不同的功能。在 NRT2 家族中 NRT2.1、NRT2.2、NRT2.4 和 NRT2.5 参与低浓度硝态氮的吸收。在拟南芥中 AtNRT2.1 在根系 NO_3^- 吸收中起主导作用, Cerezo 等^[22] 在 *atnrt2.1* 的突变体中发现 HATS 的活性降低了 63%–75%。另外, *OsNRT2.1* 在水稻中的过表达只是略微

促进了水稻幼苗的生长,但并没有影响 NO_3^- 的吸收,这可能是由于缺乏与高亲和力 NO_3^- 运输的重要辅助因子OsNAR2.1的共同调节^[23]。进一步研究发现,在OSNAR2.1基因的 NO_3^- 诱导启动子的驱动下,OsNRT2.1转基因植株的生物量显著增加,产量提高了38%,农业氮素利用效率提高到野生型植株的128%^[24]。这些研究表明NRT2.1在低浓度 NO_3^- 的有效吸收和生物量增加中的重要作用。而AtNRT2.2发挥的作用较小,是对AtNRT2.1功能的补充;反向遗传学的研究表明,只有在NRT2.1缺失的情况下,NRT2.2才显著性表达^[22]。AtNRT2.4也在根中表达,但其根系吸收 NO_3^- 的能力较弱,主要参与 NO_3^- 由韧皮部向叶片的运输,其亲和性比AtNRT2.1和AtNRT2.2更高^[25]。AtNRT2.5主要位于根表皮和皮层,并且其转录受到N饥饿的强烈诱导,为植物有效利用氮素、正常生长提供保障^[26]。

2 植物氮素转运机制

氮素供应充足时,植物的氮素利用效率主要取决于氮素吸收效率;而在氮素缺乏的条件下,植物的氮素利用效率则取决于体内氮素的运转效率^[27]。有时作物产量的提高并不是因为提高了对 NO_3^- 的吸收能力,而是由于氮素高效转运提高了体内氮素的利用效率。研究发现,在作物的籽粒中,50%–90%的氮来自于营养器官氮素的转运再利用,开花后植物体内贮存氮的转运是生殖器官获得氮素的重要途径,甚至比重新吸收的氮对籽粒的贡献更大^[28–29]。因此,研究植物氮素转运机制对于提高植物氮素利用效率同样具有现实意义。

植物从土壤中吸收的 NO_3^- ,一部分会被储存在液泡中;一部分被还原成 NH_4^+ 并进一步同化形成氨基酸合成蛋白质参与根系氮代谢^[30]。未被利用的 NO_3^- 和氨基酸等有机态氮则进入木质部导管在蒸腾拉力的驱动下向地上部运输^[31],在地上部的茎、叶以及其他生殖生长器官中被还原,经同化反应形成谷氨酰胺和谷氨酸参与体内氮代谢^[32]。

由根向地上部分转运是调节 NO_3^- 在植物体内分配的关键步骤, NO_3^- 在地上、地下部分的分配比例分别由向上运输的木质部介导和向下运输的韧皮部介导^[32](图2)。为了将根系吸收的 NO_3^- 转移到

植物的地上部分,它必须装载到根部的木质部导管中。NRT1.5主要参与了这一步骤^[33],NRT1.5在根部靠近原生木质部周围的中柱细胞中表达,是一种低亲和力的双向(流入–流出)硝酸盐转运体,负责将 NO_3^- 运出中柱鞘细胞,装载到木质部,转运到地上部分^[34]。在nrt1.5突变体中,根部向地上部转运的 NO_3^- 相较于野生型减少,同时nrt1.5木质部伤流液 NO_3^- 含量也低于野生型植株^[33]。在nrt1.5突变体中发现,地上部分 K^+ 含量相对缺乏,经研究表明NRT1.5是连接 NO_3^- 和 K^+ 信号通路的重要组成部分^[34]。NRT1.8是已知的与NRT1.5一致性最高的蛋白,其氨基酸序列一致性高达64%^[35],但是它却表现出与NRT1.5完全相反的作用。NRT1.8主要在根的木质部薄壁细胞中表达,通过卸载木质部中的 NO_3^- 来影响 NO_3^- 从根到地上部分的运输,nrt1.8突变体主要表现为木质部汁液中 NO_3^- 含量的增加和根到地上部 NO_3^- 转运的增加,这表明nrt1.8在将 NO_3^- 从木质部汁液中移回根细胞的过程中发挥了作用^[36]。而对于韧皮部介导 NO_3^- 向下运输,目前只鉴定出了负责根部韧皮部装载的基因NRT1.9,负责韧皮部卸载的基因尚未找到^[37–38]。在nrt1.9突变体中,根韧皮部分泌物中硝酸盐含量降低,硝酸盐向下运输减少,表现出促进根–冠运输和植株生长的作用^[38]。这表明NRT1.8和NRT1.9都是从根到茎 NO_3^- 运输的负调控因子,但机制不同。迄今为止,对NRT基因与作物 NO_3^- 长距离运输关系的研究主要集中于小麦、水稻和油菜^[39]。其中,对于小麦,只研究了NRT1.5和NRT1.8基因对氮素胁迫的响应^[40];对于水稻,已分析了过量表达的NRT1.5的水稻品系的氮素生理特性^[41];对于油菜,分析了NRT1.5、NRT1.8和NRT1.9对 NO_3^- 缺乏的响应,并构建了一个共表达网络,以寻找参与 NO_3^- 从油菜幼苗根到地上部运输的关键基因^[42–43]。根据现有证据,基本可以确定NRT1.5、NRT1.8和NRT1.9调控 NO_3^- 在作物中的运输和分配。

NO_3^- 被运输到叶片后,植物根据叶的发育阶段、氮需求和硝态氮储存能力决定硝态氮的同化或储存。不同组织间硝态氮的协调分配是高等植物高效利用硝态氮的关键^[44]。在拟南芥中NRT1.4介导 NO_3^- 在叶柄中的储存,是双向转运蛋白,对硝态氮

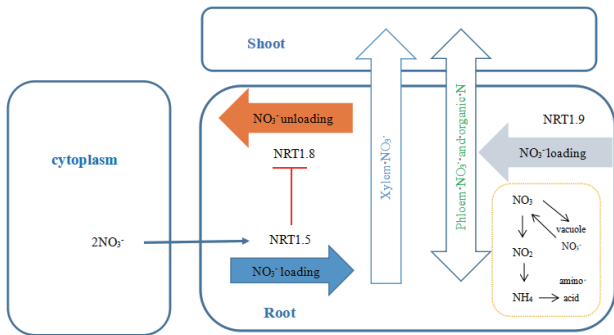


图2 NO_3^- 在植物体内部运输简易模式图 (改自文献^[32])

Fig. 2 Simplified model diagram of NO_3^- transportation inside the plant (Modified from reference^[32])

在叶片中的分配中起重要作用, *nrt1.4* 突变体中叶柄处 NO_3^- 积累少而叶片积累多, 导致叶片比野生型的叶片宽, 这表明叶片中 NO_3^- 的分布影响了叶片的展开^[45]。随着植物生长发育或者在缺氮的条件下, 老叶片中的 NO_3^- 不断向新叶中转移, *NRT1.7* 主要介导了这一过程^[46]。在成熟叶片中, *NRT1.7* 在叶脉的韧皮部中表达, 负责装载老叶中的 NO_3^- , 运输至新叶, 供新叶重新利用^[37]。*nrt1.7* 突变体在老叶中保留了大量的 NO_3^- , 在老叶的韧皮部汁液中含有更少的 NO_3^- , 并减少了 NO_3^- 向嫩叶的运输。另外, *NRT1.11* 和 *NRT1.12* 这两个基因在展开的叶片中表达较高, 主要功能是促进 NO_3^- 从成熟和较大的展开叶片到最幼嫩组织的再分配, 而 *nrt1.11*、*nrt1.12* 双突变体在高 NO_3^- 条件下表现出生长缺陷^[47]。如上所述, *NRT1.4* 负责 NO_3^- 在叶片中的分配, *NRT1.7* 负责装载老叶中储存的 NO_3^- , *NRT1.11* 和 *NRT1.12* 负责在较大的展开叶中重新分配木质部携带的 NO_3^- 。与野生型相比, *nrt1.4* 叶片更宽, *nrt1.7* 功能的丧失会降低植物在 N 饥饿条件下的生长, 而 *nrt1.11*、*nrt1.12* 双突变体在高 NO_3^- 条件下表现出生长缺陷。这表明植物为适应不同的硝酸盐条件而采取不同的 NO_3^- 分配策略, 以维持生长发育的需求。

在对植物 NUE 的研究中, 液泡 NO_3^- 起着不容忽视的作用^[48]。*NRT2.7* 和 *CLCa* 是两个能将 NO_3^- 转入液泡的转运蛋白。已经有研究证明 *NRT2.7* 在种子中具有重要的功能, 在种子成熟晚期该基因高度表达, 起到种子中液泡 NO_3^- 累积的作用^[49]。而 *AtCLCa* 是第一个被发现的 $\text{NO}_3^-/2\text{H}^+$ 逆向转运蛋白,

也是唯一被证实参与液泡 NO_3^- 累积的氯离子通道 (*CLC*) 蛋白, 其突变体液泡中的 NO_3^- 累积量减少 50% 左右, 并且 NO_3^- 含量从根到冠都降低, 说明 *CLCa* 在液泡中累积 NO_3^- 起着非常重要的作用^[50]。在玉米 *ZmCLCa* 基因功能的验证研究中, 证明了 *ZmCLCa* 可以提高植物对氮素的吸收, 有利于玉米在低氮环境下的吸收, 但是对于 *ZmCLCa* 在积累硝酸盐过程中的机制还需要进一步的研究^[51]。*CLC* 家族的另一个成员 *CLCb* 也能转运 NO_3^- , 但尚不确定它是否参与 NO_3^- 进出液泡^[52]。另外, *AtCLCc* 负责 NO_3^- 和氯的动态平衡, 可调节氯的运输, 对气孔运动和耐盐性至关重要^[53]。与 *NRT* 家族相比, *CLC* 家族蛋白在调控液泡 NO_3^- 累积方面起着更为重要的作用, 可以显著影响植株 NO_3^- 的利用。

3 植物氮素转运蛋白的表达调控

植物氮素的吸收和转运主要是由氮素转运蛋白介导的, 为了保障氮素能够被植物有效的吸收和利用, 需要精准调控氮素转运蛋白活性。国内外学者对植物氮素转运蛋白的表达调控已经做了大量的研究工作, 植物氮素转运蛋白的调控可分为转录水平上的调控和蛋白水平上的调控。

研究发现, *NRT* 基因的表达受到 NO_3^- 水平的调控。Okamoto 等^[54]用 1 mmol/L NO_3^- 溶液处理拟南芥, 利用半定量 PCR 的方法研究 *NRT1.1-1.4* 和 *NRT2.1-2.7* 的表达状况, 根据它们对 NO_3^- 供应的响应差异把它们划分为 NO_3^- 诱导、 NO_3^- 抑制和 NO_3^- 组成型基因, *AtNRT1.1*、*AtNRT2.1* 和 *AtNRT2.2* 被 NO_3^- 强烈诱导, 表达量升高, *AtNRT2.4* 受 NO_3^- 诱导程度较小, 它们均属于 NO_3^- 诱导型基因; *AtNRT2.5* 被 NO_3^- 强烈抑制, 表达量下降, 属于 NO_3^- 抑制型基因; 而 *AtNRT1.2*、*AtNRT1.4*、*AtNRT2.3*、*AtNRT2.6* 和 *AtNRT2.7* 不受 NO_3^- 影响, 属于表达组成型基因。诱导型 (抑制性) 基因一般在接触 NO_3^- 很短的时间内表达增强 (下降), 数小时至 10 余小时后达到高峰 (低谷), 此后表达量开始降低 (升高), 说明该基因表达受到反馈调控, NO_3^- 对 *NRT* 表达的调控具有时间动态变化特点^[55]。另外, 不同物种的 *NRT* 对 NO_3^- 的响应与拟南芥不完全一致, 如在拟南芥中 *AtNRT1.1* 为 NO_3^- 诱导型基因, 而在黄瓜中

CsNRT1.1 属于 NO_3^- 组成型基因^[56]。除了 NO_3^- ，其他的氮素营养，如 NH_4^+ 、谷氨酸和谷氨酰胺均会抑制 *NRT* 基因的表达。

NRT 基因的表达还受激素等信号分子调控，研究发现，ACC 处理油菜可以促进根系生长和根毛增多，但却降低 *BnNRT2.1* 表达^[57]。在拟南芥中，对成熟根系施加 IAA 处理，会引起侧根的发育，在处理 30 min 后，全株 *NRT1.1* mRNA 含量显著增加，而对 *NRT2.1* 的转录有明显抑制作用^[58]。在低氮条件下，ABA 还可以通过调控 *NRT2/NAR* 基因表达量来促进小麦 NO_3^- 的吸收^[59]。Ruffel 等^[60] 研究发现根区 NO_3^- 差异分布下，高 N 侧根系生长加快、 NO_3^- 吸收显著增强。进一步研究发现，高 N 侧根系能够合成反式玉米素 (*tZ*)；然后，反式玉米素作为“根-冠”信号分子运输到地上部，诱导地上部叶片中谷氨酰胺合成；谷氨酰胺作为“冠-根”间信号分子运输到根系，调控根系中硝态氮吸收^[61]。研究发现根区 NO_3^- 不均匀分布下“根-冠-根”“CEP-CEPR-CEPD”信号通路在促进高氮侧根系硝态氮吸收过程中具有重要作用^[62-63]。

昼夜节律也可影响 *NRT* 基因表达，白天时，植物维持对 NO_3^- 较高的吸收速率，进入夜间后 NO_3^- 的吸收速率逐渐降至最低，*AtNRT1.1* 和 *AtNRT2.1* 基因的表达量也在白天达到最高，而在夜间降至最低^[64]。进一步研究发现在夜晚的条件下供应蔗糖，*AtNRT1.1* 和 *AtNRT2.1* 表达量上调，说明 *NRT* 基因受昼夜节律调节的关键因素是光合产物的量，Lejay 等^[65] 的研究发现，6-磷酸-葡萄糖作为信号物质可调节 *AtNRT1.1* 和 *AtNRT2.1* 的表达。

磷酸化是 *NRT* 在蛋白水平上最主要的调控方式，而 *NRT1.1* 则是最早发现可以被磷酸化的 *NRT*。最近的结构分析表明，*NRT1.1* 在 Thr101 的磷酸化控制着 *NRT1.1* 的结构灵活性。当 NO_3^- 浓度高时，*NRT1.1* 去磷酸化，转运蛋白采用结构柔性较低的二聚体构象，起到低亲和力和转运蛋白的作用；当 NO_3^- 浓度下降时，*NRT1.1* 在 Thr101 残基上磷酸化，从而使 *NRT1.1* 二聚体解耦连，磷酸化的转运蛋白获得了更高的结构灵活性和摄取活性，并作为一种高亲和的转运蛋白发挥作用^[66-67]。而在 *NRT2.1*，发现了 Ser11、Ser28 和 Thr521 三个磷酸化位点^[68-69]。

Ser28 已被证明在重新补充高浓度 (3 mmol/L 或 10 mmol/L) NO_3^- 后 5 min 内迅速去磷酸化，但在低浓度 (0.3 mmol/L) NO_3^- 下仍保持磷酸化^[68]，这表明高氮条件下，*NRT2.1* 翻译后修饰对调节根系 NO_3^- 吸收具有重要作用。

4 提高 NUE 的主要途径

提高氮肥利用率，减少氮肥损失及其对环境的压力，既是一个全球性课题，更是我国农业可持续发展面临的严峻挑战^[70]。提高氮素利用率的基本原则是，提高植物对氮肥的吸收能力，尽量避免土壤中氮的过量积累、减少氮素损失；提高氮素向生殖器官转运，提高经济系数^[71]。提高氮素利用率的技术途径有很多，归纳起来主要有农艺途径、工艺途径和生物途径^[72]。

农艺途径主要是根据作物的生长发育特点和需肥规律优化田间管理，改进传统的施肥技术，改善土壤有效氮素含量，以达到提高氮素利用率的目的。具体措施包括合理控制氮肥用量、氮肥深施、氮肥后移、少量多次施肥、合理灌溉、水肥一体化、根区施肥、平衡施肥等^[73]。根区定位施肥技术，可以大幅提高养分利用效率，减少面源污染^[74]；西北内陆棉区膜下滴灌条件下采用的水肥一体化和水肥协同技术能有效提高旱区棉花的氮肥利用率^[75]；根区盐分差异分布条件下向低盐根区施肥有利于盐胁迫条件下氮素的吸收利用^[76]。

工艺途径则是通过改进传统的氮肥制造工艺，研制新型的高效氮肥，使其按照植物的需氮规律提供氮素营养，降低氮肥淋溶、挥发损失，提高氮肥利用效率。如控释肥就具有养分释放与植物吸收同步的特点，一次性基施可以满足全生育期的需要^[77]。在滴灌施肥条件下，新型水溶氮肥则更利于实现水肥耦合，提高氮肥吸收利用，降低氮肥的淋溶损失^[78]。

生物途径是通过植物基因型在氮素吸收利用方面的差异，挖掘植物本身的遗传因素，筛选和培育氮高效品种，以提高氮素利用率^[79]，是提高氮利用效率的最理想方式，不仅经济有效，而且有利于减少污染和对生态环境的破坏。传统技术和手段培育氮素高效植物品种的效率很低、难度很大。但是，

随着转基因技术,特别是基因编辑等分子生物学技术的发展和运用,培育氮高效型植物品种已成为可能,目前已经报道利用 Cas9 等基因组编辑技术,可以删除小麦中消耗氮素的过量储存蛋白基因,从而提高氮素利用效率^[80],展现出广阔的利用前景。

5 展望

研究植物本身的氮素吸收和转运的机理机制是提高植物 NUE 的关键依据。随着分子生物学研究的不断深入,关于植物氮素吸收、转运和利用氮素的生理和分子机制的研究已经取得了重要的进展,如在一些植物中已克隆到多个氮素转运蛋白基因,并对其结构、功能和基因表达调控等方面进行了初步的研究,为有效调控氮素吸收和利用奠定了坚实的基础。但是,氮素转运基因家族成员众多,使得基因筛选和功能鉴定还需要大量的工作;加之氮素的吸收和转运以及调控是一个错综复杂的生物学过程,仅调控过程就涉及多种激素通路和信号分子通路的交互作用,因此还需要持续深入研究。

此外,迄今氮素相关基因的克隆和研究多集中在模式生物拟南芥上,对大宗作物氮素转运蛋白基因的鉴定、功能分析以及氮素吸收的分子生物学研究还不多;同时由于缺乏氮高效的作物种质资源,导致关于氮素高效作物品种应用于农业生产实践的报道极为罕见,这说明深入揭示氮素利用的分子机制及调控机制对提高氮素利用效率的迫切性和重要性。因此,今后应该加强作物氮素吸收利用相关基因的研究,利用转基因和基因编辑等现代生物科学技术手段与常规技术结合,培育出更多真正意义上的氮素高效利用新品种,在减少环境污染氮肥用量的同时确保不减产甚至增产。

在农艺栽培方面,目前采用的栽培管理方式较为单一,采取的栽培管理技术主要目的是围绕高产,以节肥为目标的研究尚不多见,存在的问题是采用的栽培管理方式较为单一。因此,要深入研究不同地区、不同时期、不同种植方式以及不同生境下作物氮素吸收转运基因表达情况和调控模式的变化,以此改良改进和创新现有的栽培管理措施,为作物提供更优的生长条件,为作物氮肥的高效利用提供技术支撑,实现节肥高产相协同。

相信随着分子生物学、遗传学、农学及交叉学科研究的深入,将进一步揭示植物氮素吸收、转运及调控的机制,并开发更多、更有效的大宗作物氮素高效利用技术,为其在农业和生物工程的应用奠定坚实的基础,为节肥增产、节本增效服务。

参考文献

- [1] Perchlik M, Tegeder M. Leaf amino acid supply affects photosynthetic and plant nitrogen use efficiency under nitrogen stress [J]. *Plant Physiology*, 2018, 178 (1): 174-188.
- [2] 中国国家统计局. 中国统计年鉴 [M]. 北京: 中国统计出版社, 2017.
National bureau of statistics of China. Statistical yearbook of China [M]. Beijing: China Statistics Press, 2017.
- [3] Lu CQ, Tian HQ. Global nitrogen and phosphorus fertilizer use for agriculture production in the past half century: shifted hot spots and nutrient imbalance [J]. *Earth System Science Data*, 2017, 9 (1): 181-192.
- [4] 巨晓棠, 谷保静. 我国农田氮肥施用现状、问题及趋势 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2014 (4): 783-795.
Ju XT, Gu BJ. Status-quo, problem and trend of nitrogen fertilization in China [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014 (4): 783-795.
- [5] Wang YY, Hsu PK, Tsay YF. Uptake, allocation and signaling of nitrate [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (8): 458-467.
- [6] Li H, Hu B, Chu C. Nitrogen use efficiency in crops: lessons from *Arabidopsis* and rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68 (10): 2477-2488.
- [7] Xu G, Fan X, Miller AJ. Plant nitrogen assimilation and use efficiency [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 153-182.
- [8] Crawford NM, Glass ADM. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants [J]. *Trends in Plant Science*, 1998, 3 (10): 389-395.
- [9] Tsay YF, Schroeder JI, Feldmann KA, et al. The herbicide sensitivity gene CHL1 of *Arabidopsis* encodes a nitrate-inducible nitrate transporter [J]. *Cell*, 1993, 72 (5): 705-713.
- [10] Liu KH, Tsay YF. Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation [J]. *EMBO Journal*, 2003, 22 (5): 1005-1013.

- [11] Ho CH, Lin SH, Hu HC, et al. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants [J] . *Cell*, 2009, 138 (6) : 1184-1194.
- [12] Morère-Le Paven MC, Viau L, Hamon A, et al. Characterization of a dual-affinity nitrate transporter MtNRT1. 3 in the model legume *Medicago truncatula* [J] . *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62 (15) : 5595-5605.
- [13] Bouguyon E, Brun F, Meynard D, et al. Multiple mechanisms of nitrate sensing by *Arabidopsis* nitrate transceptor NRT1. 1 [J] . *Nature Plants*, 2015, 1 : 15015.
- [14] Buchner P, Hawkesford MJ. Complex phylogeny and gene expression patterns of members of the NITRATE TRANSPORTER1/PEPTIDE TRANSPORTER family (NPF) in wheat [J] . *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65 (19) : 5697-5710.
- [15] Fan X, Naz M, Fan X, et al. Plant nitrate transporters : from gene function to application [J] . *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68 (10) : 2463-2475.
- [16] Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in NRT1. 1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies [J] . *Nature Genetics*, 2015, 47 (7) : 834-838.
- [17] Wang R, Crawford NM. Genetic identification of a gene involved in constitutive, high-affinity nitrate transport in higher plants [J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93 (17) : 9297-9301.
- [18] Kanno Y, Kamiya Y, Seo M. Nitrate does not compete with abscisic acid as a substrate of AtNPF4. 6/NRT1. 2/AIT1 in *Arabidopsis* [J] . *Plant Signal Behav*, 2013, 8 (12) : e26624. .
- [19] Huang NC, Liu KH, Lo HJ, et al. Cloning and functional characterization of an *Arabidopsis* nitrate transporter gene that encodes a constitutive component of low-affinity uptake [J] . *The Plant Cell*, 1999, 11 (8) : 1381-1392.
- [20] Fraissier V, Dorbe MF, Daniel-Vedele F. Identification and expression analyses of two genes encoding putative low-affinity nitrate transporters from *Nicotiana plumbaginifolia* [J] . *Plant Molecular Biology*, 2001, 45 (2) : 181-190.
- [21] Zhou JJ, Theodoulou FL, Muldin I, et al. Cloning and functional characterization of a *Brassica napus* transporter that is able to transport nitrate and histidine [J] . *The Journal of Biological Chemistry*, 1998, 273 (20) : 12017-12023.
- [22] Li W, Wang Y, Okamoto M, et al. Dissection of the *AtNRT2. 1* : *AtNRT2. 2* inducible high-affinity nitrate transporter gene cluster [J] . *Plant Physiology*, 2007, 143 (1) : 425-433.
- [23] Yan M, Fan X, Feng H, et al. Rice *OsNAR2. 1* interacts with *OsNRT2. 1*, *OsNRT2. 2* and *OsNRT2. 3a* nitrate transporters to provide uptake over high and low concentration ranges [J] . *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34 (8) : 13601372.
- [24] Chen J, Zhang Y, Tan Y, et al. Agronomic nitrogen-use efficiency of rice can be increased by driving *OsNRT2. 1* expression with the *OsNAR2. 1* promoter [J] . *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14 (8) : 1705-1715.
- [25] Kiba T, Feria-Bourrellier AB, Lafouge F, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT2. 4 plays a double role in roots and shoots of nitrogen-starved plants [J] . *Plant Cell*, 2012, 24 (1) : 245-258.
- [26] Lezhneva L, Kiba T, Feria-Bourrellier AB, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT2. 5 plays a role in nitrate acquisition and remobilization in nitrogen-starved plants [J] . *The Plant Journal*, 2014, 80 (2) : 230-241.
- [27] 彭正萍. 植物氮素吸收、运转和分配调控机制研究 [J] . *河北农业大学学报*, 2019, 42 (2) : 1-5.
Peng ZP, Absorption, transportation and regulation of nitrogen element in plants [J] . *Journal of HeBei Agricultural University*, 2019, 42 (2) : 1-5.
- [28] Malagoli P, Laine P, Rossato L, et al. Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest. II. An 15N-labelling-based simulation model of N partitioning between vegetative and reproductive tissues [J] . *Annals of Botany*, 2005, 95 (7) : 1187-1198.
- [29] Kichey T, Hirel B, Heumez E, et al. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers [J] . *Field Crops Research*, 102 (1) : 22-32.
- [30] Han YL, Song HX, Liao Q, et al. Nitrogen use efficiency is mediated by vacuolar nitrate sequestration capacity in roots of *Brassica napus* [J] . *Plant Physiology*, 2016, 170 (3) : 1684-1698.
- [31] Kant S. Understanding nitrate uptake, signaling and remobilisation for improving plant nitrogen use efficiency [J] . *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2018, 74 : 89-96.
- [32] 张振华. 作物硝态氮转运利用与氮素利用效率的关系 [J] .

- 植物营养与肥料学报, 2017, 23 (1): 217-223.
- Zhang ZH. The relationship between nitrate transport and utilization in crop and nitrogen utilization efficiency [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2017, 23 (1): 217-223.
- [33] Lin SH, Kuo HF, Canivenc G, et al. Mutation of the *Arabidopsis* NRT1. 5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport [J]. The Plant Cell, 2008, 20 (9): 2514-2528.
- [34] Zheng Y, Drechsler N, Rausch C, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter *NPF7. 3/NRT1. 5* is involved in lateral root development under potassium deprivation [J]. Plant Signaling & Behavior, 2016, 169 (4): 2832-2847.
- [35] 李红. 拟南芥转运蛋白 *NRT1. 5/NPF7. 3* 调控 K^+ 在木质部装载的分子机制研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- Li H, Mechanism analyses of *NRT1. 5/NPF7. 3*-mediated K^+ release into the xylem in *Arabidopsis* [D]. Beijing: China Agricultural University, 2016.
- [36] Li JY, Fu YL, Pike SM, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1. 8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance [J]. The Plant Cell, 2010, 22 (5): 1633-1646.
- [37] Fan SC, Lin CS, Hsu PK, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1. 7, expressed in phloem, is responsible for source-to-sink remobilization of nitrate [J]. The Plant Cell, 2009, 21 (9): 2750-2761.
- [38] Wang YY, Tsay YF. *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1. 9 is important in phloem nitrate transport [J]. The Plant Cell, 2011, 23 (5): 1945-1957.
- [39] Liang G, Zhang Z. Reducing the nitrate content in vegetables through joint regulation of short-distance distribution and Long-distance transport [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1079.
- [40] 轩红梅, 王永华, 魏丽婷, 等. 麦幼苗叶片中硝酸盐转运蛋白 *NRT1* 和 *NRT2* 家族基因对氮饥饿响应的表达分析 [J]. 麦类作物学报, 2014, 34 (8): 1019-1028.
- Xuan HM, Wang YH, Wei LT, et al. Transcription analysis of the genes encoding nitrate transporter *NRT1* and *NRT2* families in response to nitrogen starvation in wheat seedlings leaves [J]. Journal of Triticeae Crop, 2014, 34 (8): 1019-1028.
- [41] 马翠. 水稻硝酸盐转运蛋白基因 *OsNRT1. 2* 和 *OsNRT1. 5* 超量表达材料的功能鉴定 [D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- Ma C. Characteristics of over-expression for nitrate transporter genes *OsNRT1. 2* and *OsNRT1. 5* in rice [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [42] Hua YP, Zhou T, Liao Q, et al. Genomics-assisted identification and characterization of the genetic variants underlying differential nitrogen use efficiencies in allotetraploid rapeseed genotypes [J]. G3 (Bethesda, Md.), 2018, 8 (8): 2757-2771.
- [43] 梁桂红, 华蓉鹏, 周婷, 等. 甘蓝型油菜 NRT1. 5 和 NRT1. 8 家族基因的生物信息学分析及其对氮-镉胁迫的响应 [J]. 作物学报, 2019, 45 (3): 365-380.
- Liang GH, Hua YP, Zhou T, et al. Bioinformatics analysis and response to nitrate-cadmium stress of *NRT1. 5* and *NRT1. 8* family genes in *Brassica napus* [J]. Acta Agronomica Sinica, 2019: 45 (3): 365-380.
- [44] 李晨阳, 孔祥强, 董合忠. 植物吸收转运硝态氮及其信号调控研究进展 [J]. 核农学报, 2020, 34 (5): 982-993.
- Li CY, Kong XQ, Dong HZ. Nitrate uptake, transport and signaling regulation pathways [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2020: 34 (5): 982-993.
- [45] Chiu CC, Lin CS, Hsia AP, et al. Mutation of a nitrate transporter, AtNRT1. 4, results in a reduced petiole nitrate content and altered leaf development [J]. Plant & Cell Physiology, 2004, 45 (9): 1139-1148.
- [46] 余音, 廖琼, 吴智敏, 等. *NRT1. 7* 基因突变对拟南芥硝酸盐再分配及氮效率的影响 [J]. 湖南农业科学, 2017 (3): 1-4.
- Yu Y, Liao Q, Wu ZM, et al. Effects of *NRT1. 7* gene mutation on nitrate redistribution and NUE of *Arabidopsis* [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2017 (3): 1-4.
- [47] Hsu PK, Tsay Y. F. Two phloem nitrate transporters, NRT1. 11 and NRT1. 12, are important for redistributing xylem-borne nitrate to enhance plant growth [J]. Plant Physiology, 2013, 163 (2): 844-856.
- [48] 黄海涛, 张振华, 宋海星, 等. 基于液泡膜质子泵硝态氮再利用研究进展 [J]. 生态学杂志, 2012 (3): 731-737.
- Huang HT, Zhang ZH, Song HX, et al. Nitrate nitrogen reutilization based on proton pump of vacuole membrane: A review [J]. Chinese Journal of Ecology, 2012 (3): 731-737.
- [49] David LC, Dechorgnat J, Berquin P, et al. Proanthocyanidin oxidation of *Arabidopsis* seeds is altered in mutant of the high-affinity nitrate transporter NRT2. 7 [J]. Journal of Experimental

- Botany, 2014, 65 (3) : 885-893.
- [50] Angeli AD, Monachello D, Ephritikhine G, et al. The nitrate/proton antiporter AtCLCa mediates nitrate accumulation in plant vacuoles [J] . Nature, 2006, 442 : 939-942.
- [51] 曾廷儒 . 玉米 *CLC* 基因家族的表达分析及 *ZmCLCa* 基因的功能验证 [D] . 秦皇岛 : 河北科技师范学院, 2016.
- Zeng YR. Gene expression analysis of *CLC* gene families and functional verification of *ZmCLCa* in maize [D] . Qinhuangdao : Hebei Normal University of Science and Technology, 2016.
- [52] Von der Fecht-Bartenbach J, Bogner M, Dynowski M. et al. CLC-b-mediated NO_3^-/H^+ exchange across the tonoplast of *Arabidopsis* vacuoles [J] . Plant & Cell Physiology, 2010, 51 (6) : 960-968.
- [53] Jossier M, Kroniewicz L, Dalmas F, et al. The *Arabidopsis* vacuolar anion transporter, AtCLCc, is involved in the regulation of stomatal movements and contributes to salt tolerance [J] . The Plant Journal, 2010, 64 (4) : 563-576.
- [54] Okamoto M, Vidmar JJ, Glass AD. Regulation of *NRT1* and *NRT2* gene families of *Arabidopsis thaliana* : responses to nitrate provision [J] . Plant Cell Physiology, 2003, 44 (3) : 304-317.
- [55] Sorgho à A, Lupini A, Mercati F, et al. Nitrate uptake along the maize primary root : an integrated physiological and molecular approach [J] . Plant, Cell & Environment, 2011, 34 (7) : 1127-1140.
- [56] Migocka M, Warzybok A, Klobus G. The genomic organization and transcriptional pattern of genes encoding nitrate transporters 1 (*NRT1*) in cucumber [J] . Plant and Soil, 2013, 364 : 1-2.
- [57] Leblanc A, Renault H, Lecourt J, et al. Elongation changes of exploratory and root hair systems induced by aminocyclopropane carboxylic acid and aminoethoxyvinylglycine affect nitrate uptake and BnNrt2. 1 and BnNrt1. 1 transporter gene expression in oilseed rape [J] . Plant Physiology, 2008, 146 (4) : 1928-1940.
- [58] Yin H, Mu SY, Li G. Function and regulation of nitrate transporters in plants [J] . Journal of Southern Agriculture, 2012, 43 (4) : 425-430.
- [59] Wang M, Zhang P, Liu Q, et al. TaANR1-taBG1 and taWabi5-ta*NRT2s/NARs* link ABA metabolism and nitrate acquisition in wheat roots [J] . Plant Physiol, 2020, 182 (3) : 1440-1453.
- [60] Ruffel S, Krouk G, Ristova D, et al. Nitrogen economics of root foraging : transitive closure of the nitrate-cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. Demand [J] . Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108 (45) : 18524-18529.
- [61] Poutout A, Crabos A, Petřík I, et al. Responses to systemic nitrogen signaling in *Arabidopsis* roots involve trans-zeatin in shoots [J] . The Plant Cell, 2018, 30 (6) : 1243-1257.
- [62] Tabata R, Sumida K, Yoshii T, et al. Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling [J] . Science, 2014, 346 (6207) : 343-346.
- [63] Ohkubo Y, Tanaka M, Tabata R, et al. Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition [J] . Nature Plants, 2017, 3 : 17029.
- [64] Lejay L, Tillard P, Lepetit M, et al. Molecular and functional regulation of two NO_3^- uptake systems by N- and C-status of *Arabidopsis* plants [J] . The Plant Journal, 1999, 18 (5) : 509-519.
- [65] Lejay L, Wirth J, Pervent M, et al. Oxidative pentose phosphate pathway-dependent sugar sensing as a mechanism for regulation of root ion transporters by photosynthesis [J] . Plant Physiology, 2008, 146 (4) : 2036-2053.
- [66] Parker JL, Newstead S. Molecular basis of nitrate uptake by the plant nitrate transporter NRT1. 1 [J] . Nature, 2014, 507 (7490) : 68-72.
- [67] Sun J, Bankston JR, Payandeh J, et al. Crystal structure of the plant dual-affinity nitrate transporter NRT1. 1 [J] . Nature, 2014, 507 (7490) : 73-77.
- [68] Engelsberger WR, Schulze WX. Nitrate and ammonium lead to distinct global dynamic phosphorylation patterns when resupplied to nitrogen-starved *Arabidopsis* seedlings [J] . The Plant Journal : for Cell and Molecular Biology, 2012, 69 (6) : 978-995.
- [69] Menz J, Li Z, Schulze WX, et al. Early nitrogen-deprivation responses in *Arabidopsis* roots reveal distinct differences on transcriptome and (phospho-) proteome levels between nitrate and ammonium nutrition [J] . The Plant Journal, 2016, 88 (5) : 717-734.
- [70] Huang L, Ban J, Han YT, et al. Multi-angle indicators system of non-point pollution source assessment in rural areas : a case study near Taihu Lake [J] . Environmental Management, 2013, 51 (4) : 939-950.
- [71] 朱兆良 . 农田中氮肥的损失与对策 [J] . 土壤与环境, 2000 (1) : 1-6.

- Zhu ZL. Loss of fertilizer N from plants-soil system and the strategies and techniques for its reduction [J]. Soil and Environmental Sciences, 2000 (1): 1-6.
- [72] 王准. 棉花氮高效种质筛选及评价指标的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- Wang Z. Screening and evaluation index of cotton nitrogen efficient germplasm [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.
- [73] 袁伟玲, 崔磊, 梅时勇, 等. 提高作物氮肥利用率的技术措施 [J]. 现代农业科技, 2013 (5): 244-250.
- Yuan WL, Cui L, Mei SY, et al. Technology of increasing nitrogen use efficiency for crops [J]. Xiandai Nongye Keji, 2013 (5): 244-250.
- [74] 王火焰, 周健民. 根区施肥—提高肥料养分利用率和减少面源污染的关键和必需措施 [J]. 土壤, 2013 (5): 785-790.
- Wang HY, Zhou JM. Root-zone fertilization—a key and necessary approach to improve fertilizer use efficiency and reduce non-point source pollution from the cropland [J]. Soils, 2013 (5): 785-790.
- [75] Luo Z, Liu H, Li WP, et al. Effects of reduced nitrogen rate on cotton yield and nitrogen use efficiency as mediated by application mode or plant density [J]. Field Crops Research, 2018, 218: 150-157.
- [76] 代建龙, 董合忠, 段留生. 盐分差异分布下不同形态氮素对棉苗生长及主要营养元素吸收的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2012 (4): 9-15.
- Dai JL, Dong HZ, Duan LS. Effects of different nitrogen forms on seedling growth and main nutrient elements uptake under unequal salt distribution in cotton seedlings [J]. Journal of China Agricultural University, 2012 (4): 9-15.
- [77] 刘威, 周剑雄, 谢媛圆, 等. 控释尿素条施深度对鲜食玉米田间氨挥发和氮肥利用率的影响 [J]. 应用生态学报, 2019, 30 (4): 1295-1302.
- Liu W, Zhou JX, Xie YY, et al. Ammonia volatilization and nitrogen use efficiency in the field of fresh edible maize as affected by different band fertilization depths of controlled-release urea [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30 (4): 1295-1302.
- [78] 王学霞, 曹兵, 梁红胜, 等. 控释氮肥与水溶肥配施减少设施土壤 N_2O 排放的机理 [J]. 植物营养与肥料学报, 2019 (12): 2084-2094.
- Wang XX, Cao B, Liang HS, et al. Combined application of controlled-release nitrogen fertilizer and water-soluble fertilizer to reduce N_2O emission in greenhouse soil [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019 (12): 2084-2094.
- [79] 欧立军, 康林玉, 赵激, 等. 作物氮素吸收与利用研究进展 [J]. 北方园艺, 2018 (7): 151-156.
- Ou LJ, Kang LY, Zhao J, et al. Research progress in nitrogen uptake and utilization of crops [J]. Northern Horticulture, 2018 (7): 151-156.
- [80] Zöhr C, Ludewig U, Hawkesford MJ. Perspective on wheat yield and quality with reduced nitrogen supply [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23 (11): 1029-1037.

(责任编辑 狄艳红)