

王晓甜, 王威, 陈嘉俊, 等. 植物氮磷营养的长距离信号转导 [J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(6): 78-86.
WANG Xiaotian, WANG Wei, CHEN Jiajun, et al. Long-distance signal transduction of nitrogen and phosphorus in plants[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(6): 78-86.



植物氮磷营养的长距离信号转导

王晓甜, 王 威, 陈嘉俊, 储成才

(亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室/岭南现代农业科学与技术广东省实验室/

华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642)

摘要: 植物应对土壤多变的营养环境需整合和协调地上部和根系的养分感知信息, 通过精细而复杂的信号转导机制, 调控植物养分应答和生长发育进程。长距离信号转导机制的实现需经由维管系统进行信号分子的长距离运输 (故称长距离信号)。在众多矿质营养元素中, 氮和磷是限制植物生产力的主要元素。研究表明, 蛋白质、小肽和 microRNAs 等多种分子均可作为长距离信号分子参与调控系统性氮磷信号转导。本文总结了目前鉴定到的氮磷营养长距离信号分子及相关信号转导机制, 概述了光对氮磷长距离信号转导的影响, 并对长距离信号未来研究方向进行了展望。

关键词: 植物; 氮; 磷; 光信号; 长距离信号; 信号转导
中图分类号: Q945 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2022)06-0078-09

Long-distance signal transduction of nitrogen and phosphorus in plants

WANG Xiaotian, WANG Wei, CHEN Jiajun, CHU Chengcai

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources / Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture / College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: In response to varied nutrient availability in soil, plants exhibit high physiological and developmental plasticity to integrate and coordinate the information of nutrient sensing between shoots and roots, and systematically regulate the whole-plant nutrient response and growth and development. This signal transduction process largely relies on the transportation of signal molecules via vascular systems, so-called long-distance signaling. Although plants require numerous mineral elements from the soil, the major nutrients that limit plant productivity are nitrogen (N) and phosphorus (P). Recent studies have elucidated that various mobile signals, such as small proteins, peptides, and microRNAs, are responsible for long-distance signaling of N and P. Here, we summarize the long-distance signal molecules identified in N and P nutrition and their related signal transduction mechanisms, provide an overview of the influence of light signals on the long-distance signal of N and P, and also discuss the future research direction of long-distance signals.

Key words: Plant; Nitrogen; Phosphorus; Light signal; Long-distance signaling; Signal transduction

收稿日期: 2022-09-12 网络首发时间: 2022-09-30 10:05:09
网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20220928.1025.002.html>
作者简介: 王晓甜, 博士, 主要从事氮营养信号转导研究, E-mail: wangxiaotian1216@foxmail.com; 通信作者: 储成才, 教授, 博士, 主要从事作物资源高效利用研究, E-mail: ccchu@scau.edu.cn
基金项目: 广东省基础与应用基础研究重大项目 (2019B030302006)

植物通常需要从土壤中吸收大量矿质营养元素维持其正常生长发育进程, 并完成生活周期。在自然土壤中, 多数矿质元素的浓度偏低, 种类和浓度分布是不均匀和不连续的, 且在水平和垂直尺度上均存在差异。植物作为固着生物, 在其生活周期中通常需要应对复杂多变的土壤环境。在长期进化过程中, 植物发展出复杂的机制来应对土壤环境变化, 从而达到自身最优化生长和繁衍后代的目的。具体而言, 就是植物体内存在一个稳健的营养信号调控网络, 使其在异质的土壤环境中调控并维持植物自身生长。尤其在营养胁迫条件下, 这个信号网络能够保证多种营养元素的协同利用和植物的适应性生长。

植物营养信号网络的一个重要组成部分是局部营养信号, 即根系对其周围养分有效性的局部感知。过去 20 年间, 采用遗传学等多种手段已经鉴定到氮、磷、铁等营养元素受体, 例如硝酸盐信号的受体 *CHL1/AtNRT1.1/AtNPF6.3* (Chlorate sensitive 1/Nitrate transporter 1.1/NRT1/PTR family 6.3)^[1], 磷信号的受体 *SPXs* (*SYG/PHO81/XPR1*)^[2-4], 以及最近鉴定到的铁离子受体 *IRT1* (Iron transporter 1) 等^[5], 并发现了相应元素的局部信号转导网络。营养信号调控网络另一更为重要的组成部分则是长距离营养信号 (或系统性营养信号), 即植物远端器官进行养分感知信息的长距离通信。这类信号参与调控局部营养信号由根向地上部的传递, 根系养分吸收、转运和重新分配, 以及植物在整体水平上的反馈。事实上, 在自然状态下, 植物所面对的土壤环境比试验条件更加复杂多变, 也进一步增加了对植物系统性营养信号调控网络认知的复杂度和难度。随着表型组学和高通量分析技术的进步, 植物营养长距离信号研究已经转向多养分交互 (或整合) 调控, 并揭示多营养调控网络才是植物应对自然环境变化的常态。

氮和磷是植物需求量最大的矿质营养元素, 是许多生物大分子的组成成分, 也是决定农作物生物量和产量的关键要素。近年来, 在氮磷营养的长距离信号研究领域取得诸多进展, 鉴定到多个长距离信号分子, 并构建了相应的调控网络。本文将概述参与氮磷营养吸收利用过程的长距离信号分子及其相关信号转导机制, 以及光对氮、磷长距离信号转导的影响, 并对长距离信号未来研究进行了展望。

1 氮营养的长距离信号

硝态氮 (NO_3^-) 和铵态氮 (NH_4^+) 是土壤中无机氮源的主要形式, 在陆地土壤中, 硝酸盐是多数植物获取氮源的主要形式^[6]。在硝酸盐分布均一的环

境中, 高浓度硝酸盐 (高硝) 抑制主根伸长和侧根发生, 而低浓度硝酸盐 (低硝) 则促进主根伸长和侧根发生^[7]。在硝酸盐分布不均的自然环境下, 植物根系通常表现出向营养性, 即朝着高硝区域生长, 同时产生大量侧根来扩大根系与土壤接触面积; 而低硝区域根系侧根伸长则被抑制。根系的氮营养向性反应则会在去除顶芽后消失, 提示植物地上部分对根系的可塑性调控具有重要作用^[8-9], 亦即植物存在长距离营养信号系统调节植物根系的可塑性。

1.1 小肽介导的系统性信号调控植物整体的氮吸收利用

分根试验表明, 低硝不仅能促进高硝侧的植物侧根增多, 还能通过诱导高硝侧根系中 *NRT2.1* 的表达来促进高硝侧根系对外界 NO_3^- 的吸收^[9]。进一步研究发现, 低硝会诱导根系产生 15 个氨基酸的小肽 CEPs (C-terminally encoded peptides), 并通过木质部长距离运输至地上部, 而后被 LRR 受体激酶 *CEPR1* (CEP receptor 1) 识别, CEP-CEPR 信号增强并诱导合成 *CEPD1* 和 *CEPD2* (CEP-downstream 1 和 2), 它们通过韧皮部由地上部长距离运输至高硝一侧的根系中, 诱导 *NRT2.1* 基因的表达, 提高根系吸收硝酸盐的效率^[10-11] (图 1)。除调控硝酸盐吸收相关基因转录外, CEP-CEPR 信号通路还可抑制生长素由地上部向根的转运, 进而调控根系构型和侧根夹角, 增大根系面积^[12]。同时, 低硝通过诱导 *CLE* (*CLAVATA3/EMBRYO-surrounding region related*) 小肽家族的基因 *CLE1/3/4/7* 的转录, 抑制侧根原基生长。组织定位分析表明, *CLE1/3/4/7* 可能由中柱细胞分泌, 并被转运至韧皮部伴胞细胞中, 从而被定位于韧皮部的受体蛋白 *CLV1* (*CLAVATA1*) 识别后, 产生系统性氮信号, 负调控根系发育^[13]。

植物不仅能通过根感知外界土壤中的氮营养状态, 也能通过地上部感知整体氮营养状态并产生长距离信号调控根系对氮的吸收利用。植物地上部缺氮会诱导叶片产生 *CEPD1/2* 的同源蛋白 *CEPDL2* (CEPD-like 2), *CEPDL2* 通过韧皮部长距离运输迁移到根中, 促进硝酸盐转运相关基因 *NRT2.1*、*NRT1.5*、*NRT2.2*、*NRT2.4* 和 *NRT3.1* 的转录, 提高根系氮吸收能力, 从而实现植株整体发育的协调 (图 1)^[14]。因此, 小肽在协调植物整体氮吸收和利用中发挥重要作用。

1.2 小肽介导的系统性信号调控豆科植物结瘤固氮

豆科植物根系不仅可以通过吸收土壤中的硝酸盐和铵盐获取氮素, 还可通过与根瘤菌共生进行

因子 E3 泛素连接酶基因 *TML* (*Too much love*) 表达, 促进结瘤^[16-18]。在高硝条件下, 根瘤菌侵染豆科植物后会诱导 *CLEs* 基因的表达, *CLEs* 通过木质部长距离转运至地上部, 从而激活 AON 途径并抑制结瘤^[19]。在高硝条件下, 百脉根中 NIN (Nodule inception) 转录因子会促进根中 CLE-RS1/2 (CLE root signal 1/2) 小肽合成, 而后经木质部长距离运输至地上部与受体激酶 LjHAR1 (Hypernodulation and aberrant root 1) 结合, 进而抑制根瘤形成^[20-22]。研究表明, CLE-RS1/2-LjHAR1 复合体可能通过以下 2 个途径影响结瘤: 一方面抑制叶片中 miR2111 合成, 导致由地上部转运到根中的 miR2111 减少, 从而减弱对 *TML* 基因的转录水平抑制, 阻碍根瘤菌侵染^[8,23]; 另一方面, CLE-RS1/2-LjHAR1 复合体可能通过激活细胞分裂素合成基因 *IPT3* (*Isopentenyltransferase 3*) 的表达促进细胞分裂素 (Cytokinin, CK) 合成, 细胞分裂素转运至根部抑制结瘤。但是, 细胞分裂素抑制结瘤的分子机制仍不清楚^[24]。同样, 在蒺藜苜蓿中, 高硝促使 NIN-like 家族成员 MtNLP1 激活 *MtCLE35* 的转录, 翻译产生的 MtCLE35 被转运至地上部与 MtSUNN (Super numeric nodules) 受体蛋白结合, 通过抑制 miR2111 表达影响根系结瘤 (图 1)^[25]。综上所述, 高氮通过 NIN-CLE-AON 途径抑制结瘤在多数豆科植物中是保守的^[19]。

1.3 细胞分裂素介导的长距离氮信号调控植物生长发育

充足的硝酸盐能促进植物地上部的快速生长, 然而根中的氮信号传递至地上部分并促进地上部生长发育的分子机制并不清楚。研究发现, 硝酸盐处理后, 木质部中细胞分裂素前体 tZR (tZ-riboside) 浓度升高, 暗示在根部硝酸盐信号可能会转换成细胞分裂素信号^[26-27]。进一步研究发现, 硝酸盐可以诱导拟南芥细胞分裂素合成基因 *IPT3* 的表达^[28], 导致根系中细胞分裂素前体 tZR 和有活性的细胞分裂素 tZ 增加^[27], 而后 tZR 和 tZ 通过 ABC 类转运蛋白 AtABCG14 长距离运输至地上部分调控生长发育^[29-30]。被转运至地上部的细胞分裂素可在不同的部位发挥功能: tZ 主要调控叶片大小, 而 tZR 通过影响 *WUSCHEL* (*WUS*) 和 *CLAVATA3* (*CLV3*) 的表达调控茎尖分生组织 (Shoot apical meristem, SAM) 的活性, 进而调控植物地上部分的发育 (图 1)^[31-33]。此外, 细胞分裂素到达地上部分后, 会促进地上部谷氨酸和谷氨酰胺合成, 这些氨基酸可能作为系统性信号从地上部分转

移到根调控硝酸盐的吸收^[34]。

在水稻中, 硝酸盐和铵盐的代谢产物是谷氨酰胺, 硝酸盐、铵盐和谷氨酰胺均能诱导根中 *OsIPT4*、*OsIPT5*、*OsIPT7* 和 *OsIPT8* 的表达, 但谷氨酰胺合成酶抑制剂 *L*-蛋氨酸亚砷酰亚胺 (*L*-methionine sulfoximine) 处理则能阻断硝酸盐和铵盐对 *OsIPTs* 的诱导, 说明是谷氨酰胺直接诱导根中 *OsIPTs* 的表达。研究还发现, *OsIPT4* 是根中细胞分裂素合成的主要基因, 其 RNAi 株系的木质部细胞分裂素含量减少, 地上部各器官表现缺氮表型^[35]。上述结果表明在单双子叶植物中, 细胞分裂素介导的长距离氮信号是高度保守的。

1.4 光信号及光合产物对长距离氮信号的影响

植物对许多矿质元素的吸收都受到光信号和光合产物的影响^[36], 光合产物能够促进侧根生长, 并诱导硝酸盐转运蛋白基因的表达促进硝酸盐吸收^[19]。进一步研究发现, 光合代谢产物蔗糖可以诱导多个 *AtCEP* 基因 (*AtCEP5*~*AtCEP9*) 的表达, *AtCEPs* 被 *AtCEPR1* 识别并通过未知的机制限制侧根生长, 并且这个过程需要依赖于 *AtCEPR1* 蛋白活性^[37-38], 上述结果表明, 在拟南芥中 *CEP-CEPR1* 模块能够整合碳信号和氮信号并作为负反馈环调控根系的适度生长。最新鉴定到植物感知光合产物匮乏调控硝态氮响应的关键组分 SnRK1 (SNF1-related kinase 1)。SnRK1 是一个保守的能量感受器, 其催化亚基 KIN10 突变抑制了由光合产物匮乏所致的硝酸盐应答反应, 暗示 KIN10 是光合作用与硝酸盐信号交互调控的重要枢纽。进一步研究发现, 光合产物匮乏促使 KIN10 磷酸化 NLP7 并使其滞留在细胞质中被降解, 进而抑制下游的硝酸盐应答反应^[39]。但 KIN10 如何感知光合产物匮乏并使 NLP7 降解的机制并不清楚, 光合产物如何调控氮吸收利用相关基因表达的分子机制仍然未知。

在拟南芥中, 光信号通路中的核心转录因子 HY5 (Elongated hypocotyl 5) 是碱性亮氨酸家族成员, 能接收来自不同的光感受器捕获的光信号, 包括光敏色素 (Phytochromes, PHYs)、隐花色素 (Cryptochrome 1, CRYs)、紫外线 B (Ultraviolet-B, UV-B), 并将信号传递给下游信号元件, 进而调控光形态建成、根系发育、非生物胁迫响应、养分吸收等植物生长发育过程^[40-41]。研究发现, HY5 蛋白作为一个长距离信号分子还参与植物地上部和根系间的远程交流, 协调生长发育和碳/氮平衡。拟南芥 HY5 在地上部促进 *TPS1*、*SWEETs* 等基因的表达, 增强了碳同化和碳转运, 并在光的作用下

通过韧皮部转移到根，激活根中 *HY5* 和 *NRT2.1* 的转录，调节根的生长和硝酸盐的吸收 (图 1)。因此，*HY5* 作为一个长距离信号分子协调了受光响应的碳固定和氮吸收，使植物地上部和根实现协同生长^[42]。

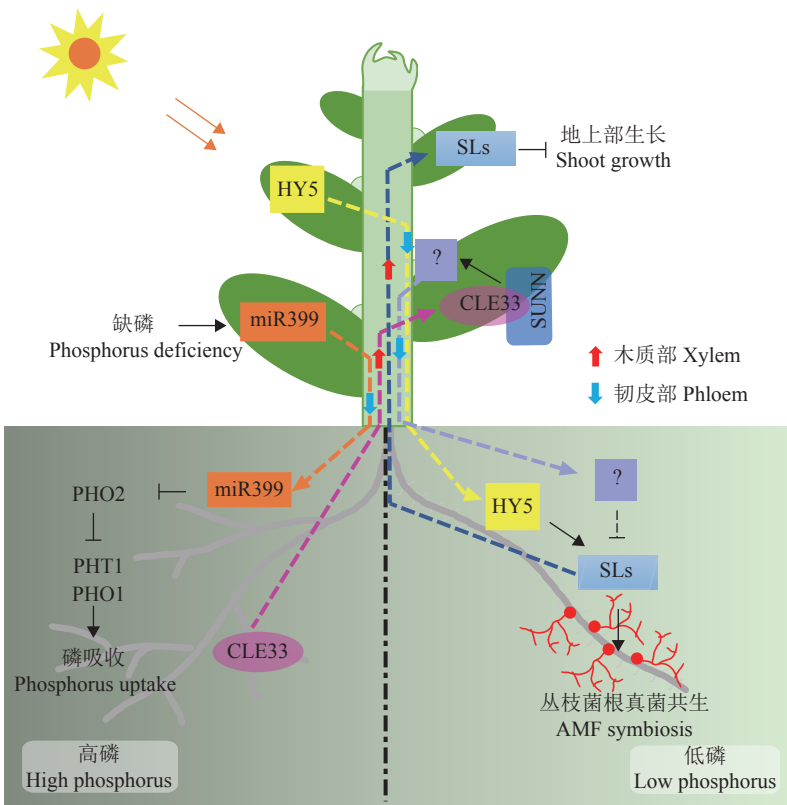
2 长距离信号分子调控磷稳态

磷也是植物生长必需的大量营养元素，磷酸盐和偏磷酸盐是植物吸收磷的主要形式。土壤中总磷含量较高，但大部分被土壤固定而不能被植物直接吸收，因此能被植物吸收利用的无机磷 (有效磷) 含量较低^[43]。在均质磷环境下，低磷抑制主根生长，促进侧根生长和根毛伸长，使根系充分吸收多数储藏在表层的磷酸盐^[44]。然而磷在土壤中的分布是不均匀的，研究发现，局部根系生长主要受其周围磷酸盐浓度的影响，而系统性磷信号主要调节磷吸收和磷代谢相关基因的表达^[45]。因此，长距离信号在调控植物磷稳态方面发挥重要作用，miRNAs、mRNA 以及植物激素独角金内酯 (Strigolactones, SLs) 等系统性信号分子参与调控植物磷稳态。

2.1 miRNA 参与调控植物整体磷稳态

越来越多的研究证明，miRNAs 可以作为系统

性信号参与调控相关生物学过程^[46-50]。miR399 是首个鉴定到的系统性调节磷饥饿信号 miRNA。利用 miRNA 测序技术对低磷条件下的拟南芥和油菜等植物伤流液测序发现，miR399 在韧皮部中大量积累，暗示 miR399 可能是一个长距离运输的调控因子。*miR399f* 过表达株系与野生型的嫁接试验进一步证明了 miR399 在韧皮部中具有长距离移动能力^[51-52]。但是 miR399 的转运不是可逆的，即不能从 miR399 过表达植株砧木转运至野生型接穗中^[53-54]。miR399 从接穗移动到砧木后，通过抑制砧木中 E2 泛素连接酶基因 *PHO2* (*PHOSPHATE* 2) 的表达，进而解除 *PHO2* 对磷转运蛋白 *PHT1* (Phosphate transporter 1) 和 *PHO1* (Phosphate 1) 的抑制，促进磷的吸收转运 (图 2)。其他物种中 miR399 和 *PHO2* 的同源基因也陆续被鉴定，且功能相对保守^[55-56]，说明低磷诱导 miR399 从地上部转移到根部，通过影响根部磷信号途径促进磷的吸收在不同物种中是相对保守的。此外，利用黄瓜/西瓜嫁接体系进行短期磷胁迫诱导的转录组分析发现，维管系统是最早感受到植物磷胁迫并产生响应的组织，除 *CmmiR399* 外，还鉴定到 *CsmiR408h*、*CsmiR172q* 等 6 个新的 *CsmiRNAs* 受到低磷诱导，但这些 miRNAs 的具体



植物通过 miRNA399、植物激素 SLs、小肽 CLE33 以及转录因子 HY5 等长距离信号分子介导的信号转导途径调控植物整体磷稳态
The overall phosphorus (P) homeostasis of plants can be achieved through long-distance signal transduction pathways mediated by miRNA399, plant hormones SLs, small peptide CLE33, transcription factor HY5 and so on

图 2 植物长距离磷信号
Fig. 2 Long-distance phosphorus signaling in plants

功能还不清楚^[57]。

除 miRNAs 外, 低磷胁迫还会引起韧皮部数百个 mRNA 的含量变化, 这些 mRNA 可能以核糖核蛋白复合物 (Ribonucleoprotein complexes, RNPCs) 的形式将低磷信号传输至靶器官, 引发相应的磷胁迫应答反应, 但这些 mRNAs 特异转运至靶器官的机制还不清楚^[57-58]。研究还发现源于韧皮部的 lncRNAs (Long non-coding RNAs) 也可能作为非细胞自主性的信号分子参与调控植物整体磷稳态^[59]。

2.2 SLs 调控不同磷环境下的丛枝菌根真菌共生

丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 能与超过 80% 的陆生植物共生, 帮助植物高效吸收磷^[60]。SLs 是类胡萝卜素衍生出的类萜内酯, 因其能促进寄生杂草独脚金属种子萌发而得名, 在植物株型建成中发挥重要作用, 能作为长距离信号分子抑制植物侧芽的伸长, 进而抑制分枝的产生^[61]。此外, SLs 也是 AMF 共生的系统性信号, SLs 促进能量代谢和菌丝分枝, 激活共生信号通路^[62]。与高氮影响豆科植物固氮菌共生的作用类似, 低磷通过促进 SLs 合成促进 AMF 共生, 而高磷则抑制共生。

在拟南芥中, 低磷胁迫诱导根中 SLs 增加, 同时木质部 SLs 也随之增加, 地上部分枝减少; 而在 SLs 合成突变体中, 低磷并不能诱导 SLs 增加, 提示 SLs 可能作为根-茎部的长距离信号调控植物发育^[63-64]。进一步研究发现, 高磷会诱导 *MtCLE33* 表达, 其蛋白产物 MtCLE33 被转运至地上部后被受体 MtSUNN 识别, 产生未知信号下调 SLs 合成基因的表达, 减少 SLs 的合成并抑制 AMF 共生。此外, AMF 共生会诱导 *MtCLE53* 表达, 其蛋白产物通过与 MtCLE33 相同的方式抑制 AMF 共生 (图 2)^[65]。这些研究揭示了植物通过感知外界磷有效性和内在共生环境 2 种方式精细调控菌根共生水平的分子机制。结合硝酸盐通过 CLE-SUNN 模块抑制结瘤, 这些研究共同说明植物会根据根系养分环境并通过相对保守的途径调控固氮微生物和丛枝菌根真菌与根系的共生, 但是 CLE-SUNN 如何调控 SLs 的合成, SLs 又如何影响丛枝菌根的共生还不清楚。

HY5 蛋白作为长距离调控因子不仅介导光信号调控的植物碳氮平衡, 也影响 AMF 共生。在番茄中, 红光诱导 HY5 转录因子经过韧皮部从叶片长距离转移至根部, 直接激活 SLs 合成基因的转录, 促进根部 SLs 的合成, 从而提高 AMF 在番茄根

系中的定植和磷的吸收 (图 2)^[66]。在低磷胁迫下, HY5 还能诱导磷饥饿响应基因 *PHT1.1* 等基因的表达并促进磷的吸收^[67]。综上, HY5 作为一个长距离转运的调控因子, 在整合光信号与氮磷吸收方面发挥重要作用。

3 结论与展望

长距离信号在维管植物器官间信号交流中发挥重要作用, 而鉴定长距离信号分子并进行相关研究通常需要依赖嫁接技术。例如, 利用种间嫁接研究不同嫁接物种间小分子、蛋白质以及 RNAs 的生物合成和迁移; 利用突变体和野生型植株 (或过表达植株) 植株之间的嫁接检测基因产物是否具有长距离信号功能; 将目标蛋白与荧光标签蛋白融合, 或将目标基因的转录本与外源序列融合, 通过与野生型材料进行嫁接可用于检测目标蛋白或 RNA 的可移动性; 不同条件处理嫁接后的植物用来揭示各种参与协调植物对环境响应的移动信号。然而, 嫁接不亲和限制了该技术的大范围应用。最近研究表明, 分泌到胞外区域的 β -1,4-葡聚糖酶可以促进细胞壁重建, 提高异种嫁接成功率, 为克服种间嫁接不相容性提供了可能^[68]。

植物通过整合外部养分状态和内部养分需求, 产生长距离信号分子并经由维管系统运输至靶器官, 进而转换为养分信号调控养分吸收利用, 产生发育信号改变根系结构以及产生共生信号影响微生物与植物的共生。植物主要通过上述方式维持植物体内的营养稳态。虽然目前已经鉴定到多类信号分子, 并解析了其作用机制, 但仍有很多生物学问题有待解决: 1) 目前还无法精准判定在韧皮部移动的信号分子是来源于韧皮部还是其他器官; 2) 长距离信号分子进行长距离转运的共有特性 (或理化特征) 有哪些? 3) 长距离信号分子在特定的组织装载/卸载的机制是什么? 4) 单向转运和双向移动的长距离信号分子的作用机制是什么? 上述问题的解决对理解植物组织器官间信号交流和植物整体协同发育具有重要意义。

此外, 养分相关长距离信号分子在作物育种改良方面研究还比较欠缺。目前鉴定的多是调控根系结构和养分吸收效率的长距离信号分子, 地上部分各器官养分分配及再利用相关的长距离信号分子鲜有报道。而地上部分恰恰是养分发挥生物学功能并影响经济产量的重要场所, 鉴定协调地上部养分分配的长距离信号分子, 对于作物育种改良具有重要意义。

参考文献:

- [1] HO C H, LIN S H, HU H C, et al. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants[J]. *Cell*, 2009, 138(6): 1184-1194.
- [2] DONG J, MA G, SUI L, et al. Inositol pyrophosphate InsP₈ acts as an intracellular phosphate signal in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(11): 1463-1473.
- [3] WILD R, GERASIMAITE R, JUNG J Y, et al. Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains[J]. *Science*, 2016, 352(6288): 986-990.
- [4] ZHU J, LAU K, PUSCHMANN R, et al. Two bifunctional inositol pyrophosphate kinases/phosphatases control plant phosphate homeostasis[J]. *eLife*, 2019, 8: e43582.
- [5] DUBEAUX G, NEVEU J, ZELAZNY E, et al. Metal sensing by the IRT1 transporter-receptor orchestrates its own degradation and plant metal nutrition[J]. *Molecular Cell*, 2018, 69(6): 953-964.
- [6] XU G, FAN X, MILLER A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63(1): 153-182.
- [7] ZHANG H, FORDE B G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture[J]. *Science*, 1998, 279(5349): 407-409.
- [8] OLDROYD G E D, LEYSER O. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment[J]. *Science*, 2020, 368(6486): eaba0196.
- [9] 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.
- [10] 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(4): 17029.
- [11] 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.
- [12] CHAPMAN K, IVANOVICI A, TALESKI M, et al. CEP receptor signalling controls root system architecture in *Arabidopsis* and *Medicago*[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(6): 1809-1821.
- [13] ARAYA T, MIYAMOTO M, WIBOWO J, et al. CLE-CLAVATA1 peptide-receptor signaling module regulates the expansion of plant root systems in a nitrogen-dependent manner[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(5): 2029-2034.
- [14] OTA R, OHKUBO Y, YAMASHITA Y, et al. Shoot-to-root mobile CEPD-like 2 integrates shoot nitrogen status to systemically regulate nitrate uptake in *Arabidopsis*[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 641.
- [15] ROY S, LIU W, NANDETY R S, et al. Celebrating 20 years of genetic discoveries in legume nodulation and symbiotic nitrogen fixation[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32: 15-41.
- [16] GAUTRAT P, LAFFONT C, FRUGIER F. Compact Root Architecture 2 promotes root competence for nodulation through the miR2111 systemic effector[J]. *Current Biology*, 2020, 30(7): 1339-1345.
- [17] HUAULT E, LAFFONT C, WEN J, et al. Local and systemic regulation of plant root system architecture and symbiotic nodulation by a receptor-like kinase[J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10(12): e1004891.
- [18] MOHD-RADZMAN N A, LAFFONT C, IVANOVICI A, et al. Different pathways act downstream of the CEP peptide receptor CRA2 to regulate lateral root and nodule development[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(4): 2536-2548.
- [19] GAUTRAT P, LAFFONT C, FRUGIER F, et al. Nitrogen systemic signaling: From symbiotic nodulation to root acquisition[J]. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(4): 392-406.
- [20] LIN J S, LI X, LUO Z, et al. NIN interacts with NLPs to mediate nitrate inhibition of nodulation in *Medicago truncatula*[J]. *Nature Plants*, 2018, 4(11): 942-952.
- [21] NISHIDA H, TANAKA S, HANDA Y, et al. A NIN-LIKE PROTEIN mediates nitrate-induced control of root nodule symbiosis in *Lotus japonicus*[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 499.
- [22] OKAMOTO S, TABATA R, MATSUBAYASHI Y. Long-distance peptide signaling essential for nutrient homeostasis in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 34: 35-40.
- [23] TSIKOU D, YAN Z, HOLT D B, et al. Systemic control of legume susceptibility to rhizobial infection by a mobile microRNA[J]. *Science*, 2018, 362(6411): 233-236.
- [24] SASAKI T, SUZAKI T, SOYANO T, et al. Shoot-derived cytokinins systemically regulate root nodulation[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 4983.
- [25] MOREAU C, GAUTRAT P, FRUGIER F. Nitrate-induced CLE35 signaling peptides inhibit nodulation through the SUNN receptor and miR2111 repression[J]. *Plant Physiology*, 2021, 185(3): 1216-1228.
- [26] SAKAKIBARA H. Cytokinins: Activity, biosynthesis, and translocation[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 431-449.
- [27] TAKEI K, SAKAKIBARA H, TANIGUCHI M, et al. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42(1): 85-93.
- [28] TAKEI K, UEDA N, AOKI K, et al. *AtIPT3* is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(8): 1216-1228.

- 1053-1062.
- [29] KO D, KANG J, KIBA T, et al. *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(19): 7150-7155.
- [30] ZHANG K, NOVAK O, WEI Z, et al. *Arabidopsis* ABCG14 protein controls the acropetal translocation of root-synthesized cytokinins[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 3274.
- [31] GORDON S P, CHICKARMANE V S, OHNO C, et al. Multiple feedback loops through cytokinin signaling control stem cell number within the *Arabidopsis* shoot meristem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(38): 16529-16534.
- [32] LANDREIN B, FORMOSA-JORDAN P, MALIVERT A, et al. Nitrate modulates stem cell dynamics in *Arabidopsis* shoot meristems through cytokinins[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(6): 1382-1387.
- [33] OSUGI A, KOJIMA M, TAKEBAYASHI Y, et al. Systemic transport of *trans*-zeatin and its precursor have differing roles in *Arabidopsis* shoots[J]. *Nature Plants*, 2017, 3(8): 17112.
- [34] POITOUT 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.
- [35] KAMADA-NOBUSADA T, MAKITA N, KOJIMA M, et al. Nitrogen-dependent regulation of de novo cytokinin biosynthesis in rice: The role of glutamine metabolism as an additional signal[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(11): 1881-1893.
- [36] 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.
- [37] CHAPMAN K, TALESKI M, OGILVIE H A, et al. CEP-CEPR1 signalling inhibits the sucrose-dependent enhancement of lateral root growth[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(15): 3955-3967.
- [38] DELAY C, IMIN N, DJORDJEVIC M A. *CEP* genes regulate root and shoot development in response to environmental cues and are specific to seed plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(17): 5383-5394.
- [39] WANG H, HAN C, WANG J G, et al. Regulatory functions of cellular energy sensor SnRK1 for nitrate signalling through NLP7 repression[J]. *Nature Plants*, 2021, 8(9): 1094-1107.
- [40] GANGAPPA S N, BOTTO J F. The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(10): 1353-1365.
- [41] XIAO Y T, CHU L, ZHANG Y M, et al. HY5: A pivotal regulator of light-dependent development in higher plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 800989.
- [42] CHEN X, YAO Q, GAO X, et al. Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition[J]. *Current Biology*, 2016, 26(5): 640-646.
- [43] CHIOU T J, LIN S I. Signaling network in sensing phosphate availability in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(1): 185-206.
- [44] WILLIAMSON L C, RIBRIOUX S P C P, FITTER A H, et al. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(2): 875-882.
- [45] THIBAUD M C, ARRIGHI J F, BAYLE V, et al. Dissection of local and systemic transcriptional responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(5): 775-789.
- [46] BUHTZ A, SPRINGER F, CHAPPELL L, et al. Identification and characterization of small RNAs from the phloem of *Brassica napus*[J]. *The Plant Journal*, 2008, 53(5): 739-749.
- [47] GAI Y P, ZHAO H N, ZHAO Y N, et al. MiRNA-seq-based profiles of miRNAs in mulberry phloem sap provide insight into the pathogenic mechanisms of mulberry yellow dwarf disease[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 812.
- [48] LU S, SUN Y H, SHI R, et al. Novel and mechanical stress-responsive microRNAs in *Populus trichocarpa* that are absent from *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(8): 2186-2203.
- [49] VARKONYI-GASIC E, GOULD N, SANDANAYAKA M, et al. Characterisation of microRNAs from apple (*Malus domestica* 'Royal Gala') vascular tissue and phloem sap[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 159.
- [50] YOO B C, KRAGLER F, VARKONYI-GASIC E, et al. A systemic small RNA signaling system in plants[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(8): 1979-2000.
- [51] BARI R, PANT B D, STITT M, et al. PHO2, microRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(3): 988-999.
- [52] CHIOU T J, AUNG K, LIN S I, et al. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(2): 412-421.
- [53] BUHTZ A, PIERITZ J, SPRINGER F, et al. Phloem small RNAs, nutrient stress responses, and systemic mobility[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 64.
- [54] LIN S I, CHIANG S F, LIN W Y, et al. Regulatory network of microRNA399 and *PHO2* by systemic signaling[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(2): 732-746.
- [55] LIU F, WANG Z, REN H, et al. OsSPX1 suppresses the function of OsPHR2 in the regulation of expression of *OsPT2* and phosphate homeostasis in shoots of rice[J].

- The Plant Journal*, 2010, 62(3): 508-517.
- [56] VALDÉS-LÓPEZ O, ARENAS-HUERTERO C, RAMÍREZ M, et al. Essential role of MYB transcription factor: PvPHR1 and microRNA: PvmiR399 in phosphorus-deficiency signalling in common bean roots[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(12): 1834-1843.
- [57] ZHANG Z, ZHENG Y, HAM B K, et al. Vascular-mediated signalling involved in early phosphate stress response in plants[J]. *Nature Plants*, 2016, 2(4): 16033.
- [58] HAM B K, BRANDON J L, XOCONOSTLE-CÁZARES B, et al. A polypyrimidine tract binding protein, pumpkin RBP50, forms the basis of a phloem-mobile ribonucleoprotein complex[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(1): 197-215.
- [59] ZHANG Z, ZHENG Y, HAM B, et al. Plant lncRNAs are enriched in and move systemically through the phloem in response to phosphate deficiency[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(4): 492-508.
- [60] CHIU C H, PASZKOWSKI U. Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2019, 11(6): a034603.
- [61] BEVERIDGE C A. Axillary bud outgrowth: Sending a message[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(1): 35-40.
- [62] AKIYAMA K, MATSUZAKI K I, HAYASHI H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Nature*, 2005, 435(7043): 824-827.
- [63] KOHLEN W, CHARNIKHOVA T, LIU Q, et al. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(2): 974-987.
- [64] UMEHARA M, HANADA A, MAGOME H, et al. Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(7): 1118-1126.
- [65] MÜLLER L M, FLOKOVA K, SCHNABEL E, et al. A CLE-SUNN module regulates strigolactone content and

fungus colonization in arbuscular mycorrhiza[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(9): 933-939.

- [66] GE S, HE L, JIN L, et al. Light-dependent activation of HY5 promotes mycorrhizal symbiosis in tomato by systemically regulating strigolactone biosynthesis[J]. *New Phytologist*, 2022, 233(4): 1900-1914.
- [67] SAKURABA Y, KANNO S, MABUCHI A, et al. A phytochrome-B-mediated regulatory mechanism of phosphorus acquisition[J]. *Nature Plants*, 2018, 4(12): 1089-1101.
- [68] NOTAGUCHI M, KUROTANI K I, SATO Y, et al. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by β -1, 4-glucanases[J]. *Science*, 2020, 369(6504): 698-702.



储成才, 教授, 博士生导师, 长期致力于植物养分高效利用、作物源-库互作调控和分子设计育种等研究, 特别在植物养分高效利用领域取得了一系列原创性成果。克隆了控制水稻籼粳亚种间氮肥利用效率差异关键基因 *NRT1.1B*; 建立了硝酸盐信号从细胞膜受体感知到细胞核应答响应的主信号通路; 揭示了硝酸盐信号通过调控氮磷应答基因实现氮磷营养平衡的分子机制; 发现籼稻根系微环境的氮循环比粳稻更活跃, 且籼稻型 *NRT1.1B* 基因在促进氮循环相关细菌在水稻根系富集、提高有机氮利用方面起重要作用; 利用 GWAS 克隆了水稻氮高效基因 *TCP19*, 并发现其氮高效单倍型分布和土壤氮含量呈负相关; 基于实验室研究成果与育种单位合作培育出设计型水稻新品种 5 个, 其中 3 个被国家认定为首批“绿色超级稻”品种, 产生了重大的经济效益。

【责任编辑 庄 延】