

## 综述 Review

## 植物硝酸盐转运蛋白研究进展

张合琼, 张汉马, 梁永书, 南文斌\*

重庆师范大学生命科学学院, 重庆市植物环境适应分子生物学重点实验室, 重庆401331

**摘要:** 氮是植物生长发育所必需的大量元素, 能构成有机分子并参与植物体内各种代谢活动。硝酸盐作为植物生长发育过程中的主要无机氮源, 不仅是植物的营养元素, 也可以作为信号分子调控植物的形态建成、生理响应和相关基因的表达, 从而应对环境硝酸盐浓度的变化和自身生理状态的需求。硝酸盐转运体参与植物对硝酸盐的吸收和分配。本文结合最新报道, 从硝酸盐的吸收、转运和分配以及硝酸盐转运体1.1 (NRT1.1)的作用机制等方面系统综述硝酸盐在植物生长发育中的作用机理以及硝酸盐转运体的研究进展, 以为后续研究提供参考。

**关键词:** 氮; 硝酸盐转运体; 作用机制; *NRT1.1*

氮是构成生物体的大量元素之一, 它是氨基酸、蛋白质、激素、核酸以及叶绿素等关键有机分子的基本组成元素, 在生物体的物质和能量代谢活动中发挥重要作用, 是调节植物生长发育的必需营养元素(李建勇和龚继明2011)。植物能够同化硝酸盐和氨盐等无机氮, 也能利用尿素、氨基酸、多肽和蛋白质等有机氮。此外, 豆科植物等还能通过根瘤菌固定空气中的氮气(Mylona等1995)。植物在通气良好的旱田中主要利用硝态氮( $\text{NO}_3^-$ ), 而在淹水状态的水田中主要利用铵态氮( $\text{NH}_4^+$ ) (Wang等2012)。土壤类型、雨水冲刷和农作物收割等会影响土壤中的含氮量和不同氮源之间的比例(Crawford 1995), 重金属离子会影响植株对氮素的吸收, 例如铅能通过抑制根部生长来影响氮的吸收(赵学强和沈仁芳2015)。硝酸盐作为植物吸收利用的主要氮源, 除了是营养物质, 也是一种信号分子, 在打破种子休眠、诱导叶片生长、调控侧根发育和诱导相关基因表达等方面具有关键调控作用(Alboresi等2005; Walch-Liu等2000)。植物对可利用氮素的变化呈现不同的性状, 当氮素施加不足时, 表现为植株矮小、叶片发黄、基部叶片干燥枯萎、侧枝数目减少及作物早衰早熟、产量降低等性状(Tabata等2014); 然而氮素施加过量也会抑制植物的生长或造成烧苗的现象。农作物的氮高效利用一直是植物学研究的重点和热点内容, 本文综述了近年来在硝酸盐的吸收、转运和分配以及硝酸盐转运体1.1 (NRT1.1)的作用机制等方面的研究进展, 以为作物改良、氮肥的利用和环境问题防治方面提供依据和参考。

## 1 硝酸盐信号

在硝酸盐调控侧根发育方面的研究指出, 增加拟南芥根局部硝酸盐浓度, 可以显著促进该区域侧根伸长, 而将硝酸盐换成其他氮源则无此现象(Zhang和Forde 1998)。谷类等经济作物中侧根受硝酸盐诱导的现象更加明显, 并常伴随呼吸速率的上升(Granato等1989)。此外, 最近研究发现LRR-RK (sleucine-rich repeat receptor kinases)家族*CEPR1*和*CEPR2*参与调节植物局部系统氮信号, 双缺失突变体*cepr1cepr2*呈现出野生型缺氮的表型, 说明这种系统信号能够帮助植物适应局部可利用硝酸盐的波动(Tabata等2014)。研究硝酸盐诱导基因表达方面的报道也有许多, 早在1957年就有研究发现硝酸盐能够诱导硝酸还原酶的活性(Tang和Wu 1957), 之后陆续发现硝酸盐可以调控硝酸盐转运体NRT1.1和NRT2.1、亚硝酸还原酶NIR以及代谢途径中相关基因的mRNA水平变化(Coruzzi和Bush 2001)。

早期研究发现菠菜的*NIR*基因启动子-230~-200序列是硝酸盐诱导*NIR*基因表达的核心序列, 而且能和GATA类型的转录因子结合诱导*NIR*基因表达(Rastogi等1997)。近期研究发现, 将拟南芥

收稿 2015-11-18 修定 2016-01-14

资助 “973”计划前期研究专项(2014CB160306)、国家自然科学基金(31501190)、重庆市教委创新团队建设基金(KJTD201307)、重庆市教委科学技术研究项目(KJ1500330)和重庆师范大学引进人才启动基金项目(12XLR36)。

\* 通讯作者(E-mail: nanwenbin513@163.com)。

*NIR1*基因启动子中含有5'-tGACcCTTN<sub>10</sub>AA-Gagtcc-3'序列的43 bp片段4倍重复并融合35S mini启动子和GUS报告基因,转到拟南芥发现与*At-NIR1*基因启动子受硝酸盐诱导的趋势一致,说明这段序列是硝酸盐响应的核心顺式作用元件(Konishi和Yanagisawa 2010)。此外,编码拟南芥NR的*NR1*和*NR2*基因启动子-238 bp和-330 bp的区域分别是硝酸盐诱导的核心元件,其中富含AT的5'-A(C/G)TCA-3'序列非常保守,被认为是参与硝酸盐诱导NR基因表达的顺式作用元件(Hwang等1997)。最新的研究发现编码NR的*MA1*基因启动子中包含了3个与homeodomain/E-box、Myb以及Alfin1转录因子结合的顺式作用元件(Wang等2010)。

水稻*OsNAR2.1*基因启动子中-129~-1 bp的区间是响应硝酸盐信号的序列,-191~-171 bp是结合增强子的序列,两段保守的序列是完全诱导*OsNAR2.1*基因表达所必须的。并且这段20 bp增强子结合序列在高等植物的*NAR2*和*NIR1*基因启动子中都普遍存在,由此表明植物内存在保守的顺式作用元件介导硝酸盐信号的响应(Xu等2012; Liu等2015)。

## 2 硝酸盐的吸收和分配

目前发现4类硝酸盐转运家族参与植物体利用硝酸盐的过程,分别为硝酸盐转运体1/小肽转运体家族NPF (NRT1/PTR)、硝酸盐转运体2家族(NRT2)、氯离子通道家族(CLC)和S-型阴离子通道及其同系物(SLAC/SLAH) (Krapp等2014) (表1)。

表1 硝酸盐转运体  
Table 1 Nitrate transporters

家族	转运体	亲和性	表达部位	功能	参考文献
NPF (NRT1/PTR)	NRT1.1	双	根, 保卫细胞	硝酸盐吸收, 抗旱, 种子休眠, 生长素累积	Sun等2014; Parker和Newstead 2014; Hu等2015
	NRT1.2	低	根	根部硝酸盐吸收, 转运ABA	Huang等1999
	NRT1.3	低	茎	转运硝酸盐	Wang等2012
	NRT1.4	低	叶柄, 叶脉	叶柄储存硝酸盐, 叶片分配硝酸盐	Wang等2012
	NRT1.5	低	木质部中柱鞘	负载硝酸盐到木质部	Lin等2008
	NRT1.6	低	果实微管组织	胚中硝酸盐转运和胚胎发育	Almagro等2008
	NRT1.7	低	叶脉韧皮部	老叶硝酸盐的重新利用	Wang等2012
	NRT1.8	低	木质部	从木质部运走硝酸盐	Li等2010
	NRT1.9	低	根部伴胞	木质部硝酸盐负载到韧皮部	Wang和Tsay 2011
	NRT1.10	低	茎	转运硫配糖体	Wang等2012
	NRT1.11	低	韧皮部	重新分配木质部硝酸盐	Hsu和Tsay 2013
	NRT1.12	低	韧皮部	重新分配木质部硝酸盐	Hsu和Tsay 2013
	NRT1.13	低	叶柄, 果荚, 茎	种子休眠	郑令欣2010
NRT2	NRT2.1	高	根表皮皮层	吸收硝酸盐	Li等2007; Munos等2004
	NRT2.2	高	根	吸收和转运硝酸盐	Cerezo等2001; Li等2007
	NRT2.3	高	根, 茎	转运硝酸盐	Wang等2012
	NRT2.4	高	根部表皮质膜	转运硝酸盐	Kiba等2012
	NRT2.5	高	根, 茎	表达受硝酸盐抑制	Wang等2012
	NRT2.6	高	根, 茎	转运硝酸盐	Wang等2012
	NRT2.7	高	种子液泡膜	种子发育后期累积硝酸盐	Chopin等2007
CLC	CLCa	—	液泡膜	液泡累积硝酸盐	Monachello等2009
	CLCb	—	液泡膜	维持液泡硝酸盐水平	Barbier-Brygoo等2011
	CLCc	—	液泡膜	硝酸盐与氯酸盐平衡, 耐盐性	Jossier等2010
	CLCd	—	高尔基体	高尔基腔内pH, 负调PAMP	Guo等2014
	CLCe	—	叶绿体膜	维持胞内硝酸盐水平	Marmagne等2007
	CLCf	—	高尔基体	高尔基体腔的酸化	Marmagne等2007
	CLCg	—	液泡膜	电压门控氯离子通道	Wang等2012
SLAC/SLAH	SLAC1	—	保卫细胞	参与生物压力导致的气孔关闭	Negi等2008; Imai等2015
	SLAH1	—	保卫细胞	调节保卫细胞中阴离子平衡	Krapp等2014
	SLAH2	—	保卫细胞	调节保卫细胞中阴离子平衡	Krapp等2014
	SLAH3	—	保卫细胞	气孔关闭, 阴离子平衡	Geiger等2011
	SLAH4	—	保卫细胞	保卫细胞中阴离子平衡	Krapp等2014

“—”表示未知。

NPF (NRT1/PTR)一般含450~600个氨基酸, 12个跨膜区, 目前拟南芥中有53个NRT1转运体, 其中有16个转运体(NRT1.1~NRT1.16)已有相关文献报道。NPF (NRT1/PTR)家族除了转运硝酸盐, 还转运氨基酸、多肽、硫配糖体、生长素以及脱落酸等(Léran等2014)。已经鉴定的NPF (NRT1/PTR)成员中拟南芥AtNRT1.1和苜蓿MtNRT1.1是双亲和性转运体, 其他都是低亲和性转运体, 在硝酸盐浓度高于 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时起作用(Liu等1999; Morère-Le Paven等2011; Forde 2000)。NRT2家族成员分别从曲霉菌(*Aspergillus nidulans*)、莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)和高等植物中分离得到(Forde 2000; Tsay等2007)。拟南芥NRT2家族有7个成员, 属于硝酸/亚硝酸转运(nitrate/nitrite porter, NNP)家族, 主要协助转运蛋白超家族(major facilitator superfamily, MFS) (Pao等1998)。所有的NRT2都为高亲和性的转运体且只把硝酸盐作为特异性底物, 在可利用的硝酸盐有限时, 高亲和性转运系统被激活并发挥主导作用(Forde 2000)。最早鉴定出的NRT2家族成员是真核生物曲霉菌中的*CrnA* (NRT4)基因, 之后的研究发现, 除曲霉菌的NRT2以外, 莱茵衣藻和高等植物的硝酸盐转运体功能都依赖于一种功能性的小蛋白NAR2 (nitrate assimilation related family) (Okamoto等2006)。莱茵衣藻中CrNRT2.1和CrNRT2.2硝酸盐转运体需要CrNAR2同时表达才能进行硝酸盐转运(Zhou等2000), 拟南芥中T-DNA插入突变体*atnar2.1-1*几乎完全丧失诱导型高亲和性的硝酸盐转运功能, AtNAR3.1和AtNAR3.2蛋白协助AtNRT2转运(Okamoto等2006)。研究NRT2和NAR2相互作用的分子机制时发现, 拟南芥AtNRT2.1和AtNAR2.1在根部的质膜上形成150 kDa的四倍复合体(Zorica等2012), 大麦中HvNRT2.1的C端与HvNAR2.3的核心序列结合, 并且HvNRT2.1的C端中Ser463在结合过程中起重要作用(Tong等2012), 水稻中OsNAR2.1蛋白中Arg100和Asp109残基在质膜上与OsNRT2.3a的相互作用过程中有重要作用(Liu等2014)。第三类转运体是氯离子通道家族(CLC), 存在于从原核生物到真核生物的所有生物, 特异性参与氯离子的转运通道和氯离子与氢离子的逆向转运(Krapp等2014), 也参与硝酸盐在植物体内的累积。CLC蛋

白以二聚体的形式存在于细胞内, 每个单体都具有转运氯离子的通道功能(Barbier-Brygoo等2011)。拟南芥的基因组编码7个氯离子通道家族CLC蛋白(CLCa~CLCg) (Lv等2009), 其中CLCa、CLCb、CLCc和CLCg分布在液泡膜上(De Angeli等2007; von der Fecht-Bartenbach等2010), CLCd和CLCf分布在高尔基体以及CLCe分布在叶绿体膜上(Marmagne等2007; Barbier-Brygoo等2011)。液泡中的CLCa是 $2\text{NO}_3^-/1\text{H}^+$ 的逆向转运体, T-DNA插入突变体*clca-1*导致硝酸盐在液泡中的累积量减少了约50%, 因此CLCa对液泡中累积硝酸盐的过程有重要作用(De Angeli等2006; Monachello等2009)。CLCe控制叶绿体堆叠的基粒腔中的离子强度, CLCf蛋白补偿酵母突变体*gef1*高尔基体中CLC的功能(Marmagne等2007)。CLCb参与维持胞内正常的硝酸盐水平(Barbier-Brygoo等2011)。CLCc参与硝酸盐与氯酸盐的体内平衡和调控气孔的运动以及盐耐受性(Jossier等2010)。CLCd调节高尔基腔内pH和负调拟南芥PAMP (pathogen-associated molecular pattern)的触发免疫(Guo等2014)。已经鉴定出5个S-型阴离子通道及其同系物家族基因, SLAC1及其同系物SLAH1、SLAH2、SLAH3和SLAH4, SLAC1及其同系物对 $\text{CO}_2$ 的调控对维系植物细胞内阴离子平衡起着重要作用(Krapp等2014)。SLAC1在保卫细胞中表达, 在拟南芥应对外界生物压力引起气孔关闭的过程中起主要作用(Negi等2008), 也可能参与气孔开闭调节植株的抗旱性(Imai等2015)。SLAH3在保卫细胞和叶肉细胞中具有S-型阴离子通道的功能(Geiger等2011), SLAH1、SLAH2和SLAH4调节保卫细胞中阴离子平衡(Krapp等2014), 但对具体的功能研究少有报道。

研究发现, 拟南芥的质膜上有5个转运体参与根部对硝酸盐的吸收, 分别为NRT2家族的转运体NRT2.1、NRT2.2和NRT2.4以及NPF (NRT1/PTR)家族转运体NRT1.1和NRT1.2 (Kiba等2012)。根部对硝酸盐的吸收是 $2\text{H}^+/1\text{NO}_3^-$ 同向转运的主动吸收过程, 由跨质膜的质子电化学梯度提供动力(Crawford 1995)。NRT1.2是低亲和性硝酸盐转运体, 除了转运硝酸盐外, 还转运ABA (Yuri等2013)。在低氮条件下, NRT1.1为高亲和性并主要负责根尖部位硝酸盐的吸收(Glass等2001), 而NRT2.1负责根

成熟区硝酸盐的吸收(Nazoa等2003)。NRT2.1蛋白和NRT2.2蛋白共同构成根部的高亲和性转运系统,有研究得出 $nrt2.1nrt2.2$ 双功能突变体中对硝酸盐的吸收高亲和性下降程度只比 $nrt2.1$ 单突变体高8%,表明NRT2.1蛋白是根部吸收转运硝酸盐的主力军;但NRT2.1蛋白与NRT2.2蛋白在转运功能上存在互补作用,在 $nrt2.1$ 单功能突变体中,NRT2.2基因的表达量上升了3倍(Li等2007)。NRT2.1和NRT2.2在接收到缺氮信号后表达量瞬时上升,而与之相反的是,NRT2.4只有在植株长时间缺氮后在根部的表达量上升(Kiba等2012)。NRT2.4蛋白只极端存在于根部表皮质膜上,符合NRT2.4从超低浓度硝酸盐环境中获取硝酸盐的超高亲和性(Kiba等2012),这也许是植物对环境适应的一种方式。植物体根部的转运系统除了参与硝酸盐的吸收外,也负责将多余的硝酸盐排出体外,NPF(NRT1/PTR)家族的NPF2.7(nitrate excretion transporter 1, NAXT1)便参与根部硝酸盐的转出(Segonzac等2007)。NPF2.7位于成熟根部皮层细胞,它的功能缺失突变体 $naxt1$ 在酸性培养基中,硝酸盐排出受到影响,说明硝酸盐的转出过程是由质子介导的(Segonzac等2007)。另有研究表明,硝酸盐的还原物也能反馈调控硝酸盐的吸收,例如铵盐,能通过短期或长期抑制硝酸盐的吸收(Kronzucker等1999),也有证明氨基酸能抑制硝酸盐的吸收(Muller和Touraine 1992)。

除植物的根部能够吸收硝酸盐,植物的叶片也能吸收硝酸盐(Uscola等2014),但不是主要的吸收方式。在对不同种类植物的研究中发现,对叶片施用硝酸盐,能显著提高植物的吸收和同化效率(Uscola等2014),为提高经济作物的产量和氮肥的利用效率提供了另外的依据和方法。叶片吸收的硝酸盐被硝酸盐转运体跨质膜运输到细胞质内,然后被同化和将多余的硝酸盐储存到液泡中,液泡中的硝酸盐也作为代谢库,调节硝酸盐的代谢平衡(Guo等2003)。CLC家族的3个成员 $AtCLCa$ (De Angeli等2006)、 $AtCLCc$ (Marmagne等2007)和 $AtCLCd$ (Lv等2009)定位于拟南芥的细胞内膜上,参与外界硝酸盐流入细胞内的过程。

一旦硝酸盐被植物的根部吸收后少部分被储存在液泡中或者被硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原

酶(NIR)还原成氨,最后参与氨基酸合成途径与谷氨酸一起生成谷氨酰胺(Crawford 1995)。大部分的硝酸盐在蒸腾拉力的作用下,将硝酸盐经由木质部分配到地上部分的茎、叶和存储器官。NRT1.5参与将硝酸盐由根部运往地上部分的第一步,NRT1.5在根部围绕着原生木质部的中柱鞘中表达,是低亲和性双向转运体,参与调控硝酸盐的流入和排出(Lin等2008)。NRT1.5蛋白参与的硝酸盐的流入是将硝酸盐负载到木质部的过程,并且促进硝酸盐由根部到地上部分的长距离运输,而NRT1.5介导的硝酸盐排出依赖于pH,说明可能需要质子参与。除NRT1.5以外,NPF(NRT1/PTR)家族的NRT1.1和NRT1.4也具有双向转运的功能,说明双向转运可能是NPF(NRT1/PTR)家族的基本特性(Léran等2013)。另外2个NPF(NRT1/PTR)家族的成员NRT1.8和NRT1.9负调控将硝酸盐负载到木质部的过程(Li等2010; Wang和Tsay 2011)。NRT1.8在根部木质部的薄壁细胞中表达,参与把硝酸盐从木质部运走的过程,减少由根部到地上部分的硝酸量,并且NRT1.8蛋白的功能受 $Cd^{2+}$ 的正向调控, $Cd^{2+}$ 浓度逐渐升高,使得在野生型中硝酸盐的累计量比其突变体高(Li等2010)。NRT1.9在根韧皮部伴胞细胞中表达,参与韧皮部的硝酸盐运输,将木质部中的硝酸盐负载到下行韧皮部,从而减少由根部转运到地上部分的硝酸量(Wang和Tsay 2011)。

硝酸盐向上运输后便分配到不同组织中,转运过程也需要大量转运体的参与。叶片是硝酸盐储存的站点,叶柄是硝酸盐运往各处的检查站。NPF(NRT1/PTR)家族NRT1.4属低亲和性转运体,在叶柄及叶脉中表达,影响叶柄的硝酸盐含量以及叶片的生长(Wang等2012)。NRT1.7在老叶叶脉韧皮部薄壁细胞表达,参与老叶硝酸盐再利用过程,将老叶储存的硝酸盐运送到新叶保证幼嫩组织生长(Wang等2012),对低氮条件下维持植物生长有重要意义。NRT1.11和NRT1.12与根部NRT1.9的功能相同,只不过是在叶柄中起作用,从而减少韧皮部的汁液中硝酸盐的量(Hsu和Tsay 2013)。除了在根部参与硝酸盐的吸收外,NRT2.4也参与地上部分韧皮部的硝酸盐的再利用,此时在叶片的韧皮薄壁细胞中表达,当植株生长环境缺氮时,NRT2.4表达量明显升高(Kiba等2012)。当然种子

作为繁衍生息的承载体,也需要供给和储存硝酸盐。NRT1.6蛋白存在于角果的维管组织和索节的质膜上,负责硝酸盐从营养器官向胚转运,保证发育中种子的硝酸盐供给,NRT1.6的功能缺失突变体植株由于在单细胞或四细胞期不能形成胚柄而导致较高的种子败育率(Almagro等2008)。NRT2.7在种子细胞液泡膜上表达,负责在种子液泡中累积硝酸盐(Chopin等2007)。NRT1.13主要在叶柄和果荚处表达,能调控植物的生长发育过程和硝酸盐在植物中的分布,其突变体 $nrt1.13$ 的种子休眠程度加深,但是硝酸盐能打破种子的休眠(郑令欣2010)。叶片中的液泡是硝酸盐的储存库,将硝酸盐转运到液泡中需要CLCa和CLCb参与,CLCa和CLCb是位于液泡膜上的质子/硝酸交换点,硝酸盐储存过程受光照和光合作用影响(De Angeli等2006; von der Fecht-Bartenbach等2010; Guo等2003)。液泡中的硝酸盐能被转运出来补偿代谢总贮存库的硝酸盐消耗(De Angeli等2006),表明液泡中的硝酸盐很有可能是硝酸盐转运过程中的硝酸缓冲剂(Guo等2003)。

硝酸盐运输到地上部分以后,一部分的硝酸盐被地上部分同化和储存,剩下的以硝酸盐和氨基酸的形式运回到根部,过量的硝酸盐外泌到土壤中。NRT1.8和NRT1.9参与将地上部分的硝酸盐运回到根部,运回根部的硝酸盐又会和根部重新吸收的硝酸盐运到地上部分,行使硝酸盐的作用,虽然NPF2.7参与将硝酸盐排出体外的过程,但是根系排泄硝酸盐的生理意义还有待研究。由此可见硝酸在植物体内的吸收、转运和分配是不断循环的过程,而且硝酸盐的循环提高了氮素利用效率,也是植物应对环境硝酸盐浓度和自身所需营养变化的重要调控机制。

### 3 硝酸盐转运体的晶体结构和功能的研究进展

1979年Doddema等分离得到NRT1.1 (CHL1/NPF6.3)基因,1993年Tsay等用氯酸盐在拟南芥中筛选T-DNA插入 $chl1$ 突变体时证明NRT1.1的转运蛋白特性,拟南芥中NRT1.1基因所编码的AtNRT1.1蛋白是目前研究的最为清楚的硝酸盐转运体。NRT1.1编码590个氨基酸,且序列高度保守,NRT1.1蛋白的结构是12次跨膜的 $\alpha$ -螺旋(TMHS),由N端(TM1~TM6)和C端(TM7~TM12)构成典型的

MFS折叠,在TM6和TM7之间位于细胞内的区域存在一个巨大的亲水环,可能在转运硝酸盐的过程中有重要作用(Parker和Newstead 2014)。AtNRT1.1是一个双亲和转运蛋白,研究表明NRT1.1的Thr101残基是否被CIPK23 (CBL-interacting protein kinase 23)磷酸化,决定NRT1.1在高亲和性和低亲和性之间转换(Sun等2014)。在爪膾卵母细胞中的表达NRT1.1时发现,当NRT1.1 Thr101残基被CIPK23磷酸化,变为高亲和性转运体,此时 $K_m$ 值约为 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ;而当NRT1.1去磷酸化后变为低亲和性转运体,此时 $K_m$ 值约为 $4 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  (Sun等2014)。蛋白质的磷酸化作用为硝酸盐转运体在应对硝酸盐浓度变化时吸收方式的差异提供了合理的解释,也属于植物对环境适应能力的体现。

NRT1.1是硝酸盐转运蛋白,也是硝酸盐传感器,其传导的信号调控植物对硝酸盐的初级响应过程(Ho等2009)。研究酵母时发现的一类特殊蛋白,如MEP2能转运氨,也能感知培养基中氨的浓度变化(Lorenz和Heitman 1998),并且另有研究表明NRT1.1蛋白能参与硝酸盐的信号传导过程,L-Glu和ANRI对根部的形态建成的调控以及硝酸充足时受抑制的NRT2.1的表达等在 $chl1$ 突变体中均都受到影响(Zhang和Forde 1998; Munos等2004)。基于上述研究结果,Ho等(2009)筛选到NRT1.1的功能缺失突变体 $chl1-9$ ,发现P492L残基突变丧失了硝酸转运功能但却保留了传感功能,从而证明了NRT1.1承担了硝酸传感器的功能,并且其转运功能与信号传感功能是分开的。

NRT1.1除了参与硝酸盐响应和转运过程,还参与到植物对逆境的响应(Guo等2003; Bouguyon等2012)。NRT1.1基因在叶片保卫细胞中强烈表达,通过增加保卫细胞中硝酸盐含量引起保卫细胞的去极化而促进气孔张开,而在 $nrt1.1$ 突变体的保卫细胞中的硝酸盐累积量下降,不能产生硝酸诱导的去极化,导致植株的气孔开放程度降低及蒸腾速率降低,增加了植株的抗旱性(Guo等2003)。但是也有人认为并非是NRT1.1蛋白作为信号分子调节气孔的开闭,而是硝酸盐通过调节渗透压来调控的(Bouguyon等2012)。NRT1.1在种子休眠和促进种子萌发方面也起到一定的作用(Alboresi等2005; Matakias等2009)。种子内的硝酸盐只起到维持

种子的休眠程度的作用,用外源硝酸盐处理拟南芥休眠的种子后, NRT1.1向休眠种子中输送硝酸,抑制ABA的重新合成,打破种子休眠,从而促进种子萌发(Matakiadis等2009)。此外研究发现生长素诱导侧根发生也受到*NRT1.1*的影响,并且生长素能诱导*NRT1.1*表达量的上升,但是硝酸浓度低的时候,侧根中生长素减少从而抑制伸长;而在低硝酸浓度时*nrt1.1*突变体中生长素在侧根中累积并且促进侧根的伸长,表明硝酸盐浓度低时NRT1.1促进生长素从根部运走从而抑制根部伸长(Krouk等2010)。

最近在NRT1.1蛋白的晶体结构上有了新的研究进展,这是自NRT1.1蛋白被鉴定以来第一次描述其蛋白质的分子结构(Sun等2014; Parker和Newstead 2014)。两个团队都研究了未被磷酸化的低亲和性面朝内的转运体构象,是底物运输过程的“摇臂开关”模型中释放底物的步骤(Solcan等2012)。Sun等(2014)发现AtNRT1.1在膜上以二聚体的形式存在,磷酸化后AtNRT1.1二聚体解偶联,而Parker和Newstead (2014)质疑NRT1.1在生物体内二聚体化的生理意义,他们利用6次跨膜模型来研究AtNRT1.1的晶体结构,并证明 $2\text{H}^+/\text{1NO}_3^-$ 的同向转运是在AtNRT1.1蛋白内部的两个6次跨膜对称发生向内或朝外来实现的(Sun等2014; Parker和Newstead 2014)。两篇文章都得出TMH7上His356残基是硝酸的结合位点,将His换成Ala后, AtNRT1.1丧失转运硝酸的功能。结合“摇臂开关”模型, Parker和Newstead (2014)在研究的基础上提出了“质子硝酸耦合”的模型: His356残基在硝酸盐环境中保持稳定的带电状态,然后结合质子并促进转运体与硝酸的结合,硝酸结合后触发NRT1.1关闭面朝外构象而采用闭合构象,此时His356接近Glu476,使得Lys164和Glu476之间形成的盐桥断裂,从而变成面朝内的构象并释放质子和硝酸。

最新研究发现*OsNRT1.1*基因的两种拼接产物OsNRT1.1a和OsNRT1.1b,高氮时它们超表达植株都能引起植株中氮素的累积并使得地上的干物质重量增加,但只有*OsNRT1.1b*超表达植株能在低氮环境( $0.125\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$ )下引起植株中氮素的累积,表明OsNRT1.1b蛋白对氮素的亲和性比OsNRT1.1a蛋白更高(Fan等2015)。此外,储成才研

究团队分离得到*NRT1.1B*基因,序列分析发现粳稻OsNRT1.1B蛋白的Thr327残基在籼稻中变成了Met327,这个单核苷酸多态性使得籼稻比粳稻具有更高的氮素利用效率,并且发现携带有籼稻中*OsNRT1.1B*等位基因的粳稻的产量和氮素利用率都明显上升(Hu等2015),由此可知OsNRT1.1B的变化是造成粳稻和籼稻中氮素利用差异的原因,并可能提供一种在提高氮素利用效率方面比传统育种更简单的方法(Duan和Zhang 2015)。

#### 4 展望

自20世纪中期开展“绿色革命”以来,为了增加经济作物的产量,全世界范围内普遍增加氮肥施用量(McAllister等2012),与其他主要产稻国相比,我国水稻生产氮肥施用量较高而利用率较低,而过量氮肥在流入生态系统后,会造成严重的环境问题,因此提高氮肥的利用效率是目前亟待解决的关键科学问题,同时也是植物学研究的热点内容。虽然近几年氮信号相关的研究已经取得了很大进展,尤其是硝酸盐转运体方面(Krapp等2014),但是我们对硝酸盐信号的认识还远远不够。例如:(1)硝酸盐是一个非常快速的诱导响应系统,但我们却对其在植物中的受体或靶基因以及信号转导途径几乎一无所知。(2)实现使非固氮生物具有固氮能力,这样不但可以节约能源,而且可以减少环境污染,虽然科研人员一直以来在探索,但目前并无有效的实现途径。水稻*OsNRT1.1B*基因的单核苷酸多态性导致的氮利用效率的差异为今后的研究提供了新的思路和切入点(Hu等2015),可以利用杂交育种的方式将籼稻*OsNRT1.1B*基因转到其他水稻,提高其氮利用效率,同样可能今后在水稻中具有更高效的影响氮吸收的多态性位点的基因,或者其他作物中和氮利用相关的多态性位点基因被发现。

#### 参考文献

- Albores A, Gestin C, Leydecker MT, Bedu M, Meyer C, Truong HN (2005). Nitrate, a signal relieving seed dormancy in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 28: 500–512
- Almagro A, Lin SH, Tsay YF (2008). Characterization of the *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.6 reveals a role of nitrate in early embryo development. *Plant Cell*, 20: 3289–3299
- Barbier-Brygoo H, De Angeli A, Filleur S, Frachisse JM, Gambale F, Thomine S, Wege S (2011). Anion channels/transporters in

- plants: from molecular bases to regulatory networks. *Annu Rev Plant Biol*, 62: 25–51
- Bouguyon E, Gojon A, Nacry P (2012). Nitrate sensing and signaling in plants. *Semin Cell Dev Biol*, 23: 648–654
- Cerezo M, Tillard P, Filleur S, Muños S, Daniel-Vedele F, Gojon A (2001). Major alterations of the regulation of root  $\text{NO}_3^-$  uptake are associated with the mutation of *Nrt2.1* and *Nrt2.2* genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127: 2622–2671
- Chopin F, Orsel M, Dorbe M, Chardon F, Truong H, Miller AJ, Krapp A, Daniel-Vedele F (2007). The *Arabidopsis* *ATNRT2.7* nitrate transporter controls nitrate content in seeds. *Plant Cell*, 19: 1590–1602
- Coruzzi G, Bush DR (2001). Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signaling in plants. *Plant Physiol*, 125: 61–64
- Crawford NM (1995). Nitrate: nutrient and signal for plant growth. *Plant Cell*, 7: 859–868
- De Angeli A, Monachello D, Ephritikhine G, Frachisse JM, Thomine S, Gambale F, Barbier-Brygoo H (2006). The nitrate/proton antiporter *AtCLCa* mediates nitrate accumulation in plant vacuoles. *Nature*, 442: 939–942
- De Angeli A, Thomine S, Frachisse JM, Ephritikhine G, Gambale F, Barbier-Brygoo H (2007). Anion channels and transporters in plant cell membranes. *FEBS Lett*, 581: 2367–2374
- Dodema H, Hofstra JJ, Feenstra WJ (1979). Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. I. Effect of nitrogen source during growth on uptake of nitrate and chlorate. *Physiol Plant*, 43: 343–350
- Duan DD, Zhang HM (2015). A single SNP in *NRT1.1B* has a major impact on nitrogen use efficiency in rice. *Sci China Life Sci*, 58: 827–828
- Fan X, Feng H, Tan Y, Xu Y, Miao Q, Xu G (2015). A putative 6 trans-membrane nitrate transporter *OsNRT1.1b* plays a key role in rice under low nitrogen. *J Integr Plant Biol*, doi: 10.1111/jipb.12382
- Forde BG (2000). Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochim Biophys Acta*, 1465: 219–235
- Geiger D, Maierhofer T, Al-Rasheid KA, Scherzer S, Mumm P, Liese A, Ache P, Wellmann C, Marten I, Grill E, et al (2011). Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel *SLAH3* and the receptor *RCAR1*. *Sci Signal*, 4: 2083–2093
- Glass AD, Brito DT, Kaiser BN, Kronzucker HJ, Anshuman K, Mamaru O, Rawat SR, Siddiqi MY, Silim SM, Vidmar JJ, Zhuo DG (2001). Nitrogen transport in plants, with an emphasis on the regulation of fluxes to match plant demand. *J Plant Nutr Soil Sci*, 164: 199–207
- Granato TC, Raper CD Jr (1989). Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. *J Exp Bot*, 40: 263–275
- Guo FQ, Young J, Crawford NM (2003). The nitrate transporter *AtNRT1.1* (*CHL1*) functions in stomatal opening and contributes to drought susceptibility in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 15: 107–117
- Guo W, Zuo Z, Cheng X, Sun J, Li H, Li L, Qiu JL (2014). The chloride channel family gene *CLCd* negatively regulates PAMP-triggered immunity in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 65: 1205–1215
- Ho C, Lin S, Hu H, Tsay Y (2009). *CHL1* functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 138: 1184–1194
- Hsu PK, Tsay YF (2013). Two phloem nitrate transporters, *NRT1.11* and *NRT1.12*, are important for redistributing xylem-borne nitrate to enhance plant growth. *Plant Physiol*, 163: 844–856
- Hu B, Wang W, Ou S, Tang J, Li H, Che R, Zhang Z, Chai X, Wang H, Wang Y, et al (2015). Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 47: 834–838
- Huang NC, Liu KH, Lo HJ, Tsay YF (1999). Cloning and functional characterization of an *Arabidopsis* nitrate transporter gene that encodes a constitutive component of low-affinity uptake. *Plant Cell*, 11: 1381–1392
- Hwang CF, Lin Y, D'Souza T, Cheng CL (1997). Sequences necessary for nitrate-dependent transcription of *Arabidopsis* nitrate reductase genes. *Plant Physiol*, 113: 853–862
- Imai H, Noda Y, Tamaoki M (2015). Alteration of *Arabidopsis* *SLAC1* promoter and its association with natural variation in drought tolerance. *Plant Signal Behav*, 10: 1–17
- Jossier M, Kroniewicz L, Dalmás F, Le Thiec D, Ephritikhine G, Thomine S, Barbier-Brygoo H, Vavasseur A, Filleur S, Leonhardt N (2010). The *Arabidopsis* vacuolar anion transporter, *AtCLCc*, is involved in the regulation of stomatal movements and contributes to salt tolerance. *Plant J*, 64: 563–576
- Kiba T, Feria-Bourrellier A, Lafouge F, Lezhneva L, Boutet-Mercey S, Orsel M, Bréhaut V, Miller A, Daniel-Vedele F, Sakakibara H, et al (2012). The *Arabidopsis* nitrate transporter *NRT2.4* plays a double role in roots and shoots of nitrogen-starved plants. *Plant Cell*, 24: 245–258
- Konishi M, Yanagisawa S (2010). Identification of a nitrate-responsive *cis*-element in the *Arabidopsis* *NIR1* promoter defines the presence of multiple *cis*-regulatory elements for nitrogen response. *Plant J*, 63: 269–282
- Krapp A, David LC, Chardin C, Girin T, Marmagne A, Leprince AS, Chaillou S, Méry SF, Meyer C, Daniel-Vedele F (2014). Nitrate transport and signalling in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 65: 789–798
- Kronzucker HJ, Glass AD, Siddiqi MY (1999). Inhibition of nitrate uptake by ammonium in barley. Analysis of component fluxes. *Plant Physiol*, 120: 283–292
- Krouk G, Lacombe B, Bielach A, Perrine-Walker F, Malinska K, Mounier E, Hoyerova K, Tillard P, Leon S, Ljung K, et al (2010). Nitrate-regulated auxin transport by *NRT1.1* defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev Cell*, 18: 927–937
- Léran S, Munos S, Brachet C, Tillard P, Gojon A, Lacombe B (2013). *Arabidopsis* *NRT1.1* is a bidirectional transporter involved in root-to-shoot nitrate translocation. *Mol Plant*, 6: 1984–1987
- Léran S, Varala K, Boyer JC, Chiurazzi M, Crawford N, Daniel-Vedele F, David D, Dickstein R, Fernandez M, Forde B, et al (2014). A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants. *Trends Plant Sci*, 19: 5–9
- Li JY, Fu YL, Pike SM, Bao J, Tian W, Zhang Y, Chen CZ, Zhang Y,

- Li HM, Huang J, et al (2010). The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance. *Plant Cell*, 22: 1633–1646
- Li JY, Gong JM (2011). Nitrate signal sensing and transduction in higher plants. *Plant Physiol J*, 47: 111–118 (in Chinese with English abstract) [李建勇, 龚继明(2011). 植物硝酸根信号感受与传导途径. *植物生理学报*, 47: 111–118]
- Li W, Wang Y, Okamoto M, Crawford NM, Siddiqi MY, Glass AD (2007). Dissection of the *AtNRT2.1:AtNRT2.2* inducible high-affinity nitrate transporter gene cluster. *Plant Physiol*, 143: 425–433
- Lin SH, Kuo HF, Canivenc G, Lin CS, Lepetit M, Hsu PK, Tillard P, Lin HL, Wang YY, Tsai CB, et al (2008). Mutation of the *Arabidopsis* NRT1.5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *Plant Cell*, 20: 2514–2528
- Liu KH, Huang CY, Tsay YF (1999). CHL1 is a dual-affinity nitrate transporter of *Arabidopsis* involved in multiple phases of nitrate uptake. *Plant Cell*, 11: 865–874
- Liu X, Feng H, Huang D, Song M, Fan X, Xu G (2015). Two short sequences in *OsNAR2.1* promoter are necessary for fully activating the nitrate induced gene expression in rice roots. *Sci Rep*, 5: 1–10
- Liu X, Huang D, Tao J, Miller AJ, Fan X, Xu G (2014). Identification and functional assay of the interaction motifs in the partner protein OsNAR2.1 of the two-component system for high-affinity nitrate transport. *New Phytol*, 204: 74–80
- Lorenz MC, Heitman J (1998). The MEP2 ammonium permease regulates pseudohyphal differentiation in *Saccharomyces cerevisiae*. *EMBO J*, 17: 1236–1247
- Lv Q, Tang R, Liu H, Gao X, Zheng H, Zhang H (2009). Cloning and molecular analyses of the *Arabidopsis thaliana* chloride channel gene family. *Plant Sci*, 176: 650–661
- Marmagne A, Vinauger-Douard M, Monachello D, de Longevialle AF, Charon C, Allot M, Rappaport F, Wollman FA, Barbier-Brygoo H, Ephritikhine G (2007). Two members of the *Arabidopsis* CLC (chloride channel) family, AtCLCe and AtCLCf, are associated with thylakoid and Golgi membranes, respectively. *J Exp Bot*, 58: 3385–3393
- Matakiadis T, Alboresi A, Jikumaru Y, Tatematsu K, Pichon O, Renou JP, Kamiya Y, Nambara E, Truong HN (2009). The *Arabidopsis* abscisic acid catabolic gene *CYP707A2* plays a key role in nitrate control of seed dormancy. *Plant Physiol*, 149: 949–960
- McAllister CH, Beatty PH, Good AG (2012). Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. *Plant Biotechnol J*, 10: 1011–1025
- Monachello D, Allot M, Oliva S, Krapp A, Daniel-Vedele F, Barbier-Brygoo H, Ephritikhine G (2009). Two anion transporters AtCICa and AtCICe fulfil interconnecting but not redundant roles in nitrate assimilation pathways. *New Phytol*, 183: 88–94
- Morère-Le Paven MC, Viau L, Hamon A, Vandecasteele C, Pellizzaro A, Bourdin C, Laffont C, Lapied B, Lepetit M, Frugier F, et al (2011). Characterization of a dual-affinity nitrate transporter MtNRT1.3 in the model legume *Medicago truncatula*. *J Exp Bot*, 62: 5595–5605
- Muller B, Touraine B (1992). Inhibition of  $\text{NO}_3^-$  uptake by various phloem-translocated amino acids in soybean seedlings. *J Exp Bot*, 43: 617–623
- Munos S, Cazettes C, Fizames C, Gaymard F, Tillard P, Lepetit M, Lejay L, Gojon A (2004). Transcript profiling in the *chl1-5* mutant of *Arabidopsis* reveals a role of the nitrate transporter NRT1.1 in the regulation of another nitrate transporter, NRT2.1. *Plant Cell*, 16: 2433–2447
- Mylona P, Pawlowski K, Bisseling T (1995). Symbiotic nitrogen fixation. *Plant Cell*, 7: 869–885
- Nazoa P, Vidmar JJ, Tranbarger TJ, Mouline K, Damiani I, Tillard P, Zhuo D, Glass AD, Touraine B (2003). Regulation of the nitrate transporter gene *AtNRT2.1* in *Arabidopsis thaliana*: responses to nitrate, amino acids and developmental stage. *Plant Mol Biol*, 52: 689–703
- Negi J, Matsuda O, Nagasawa T, Oba Y, Takahashi H, Kawai-Yamada M, Uchimiya H, Hashimoto M, Iba K (2008).  $\text{CO}_2$  regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. *Nature*, 452: 483–486
- Okamoto M, Kumar A, Li W, Wang Y, Siddiqi MY, Crawford NM, Glass AD (2006). High-affinity nitrate transport in roots of *Arabidopsis* depends on expression of the *NAR2*-like gene *AtNRT3.1*. *Plant Physiol*, 140: 1036–1046
- Pao SS, Paulsen IT, Saier MH Jr (1998). Major facilitator superfamily. *Microbiol Mol Biol R*, 62: 1–34
- Parker JL, Newstead S (2014). Molecular basis of nitrate uptake by the plant nitrate transporter NRT1.1. *Nature*, 507: 68–72
- Rastogi R, Bate NJ, Sivasankar S, Rothstein SJ (1997). Footprinting of the spinach nitrite reductase gene promoter reveals the preservation of nitrate regulatory elements between fungi and higher plants. *Plant Mol Biol*, 34: 65–476
- Segonzac C, Boyer JC, Ipotesi E, Szponarski W, Tillard P, Touraine B, Sommerer N, Rossignol M, Gibrat R (2007). Nitrate efflux at the root plasma membrane: identification of an *Arabidopsis* excretion transporter. *Plant Cell*, 19: 3760–3777
- Solcan N, Kwok J, Fowler PW, Cameron AD, Drew D, Iwata S, Newstead S (2012). Alternating access mechanism in the POT family of oligopeptide transporters. *EMBO J*, 31: 3411–3421
- Sun J, Bankston JR, Payandeh J, Hinds TR, Zagotta WN, Zheng N (2014). Crystal structure of a plant dual-affinity nitrate transporter. *Nature*, 507: 73–77
- Tabata R, Sumida K, Yoshii T, Ohyama K, Shinohara H, Matsubayashi Y (2014). Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. *Science*, 346: 343–346
- Tang PS, Wu HY (1957). Adaptive formation of nitrate reductase in rice seedlings. *Nature*, 179: 1355–1356
- Tong Y, Zhou JJ, Li Z, Miller AJ (2005). A two-component high-affinity nitrate uptake system in barley. *Plant J*, 41: 442–450
- Tsay YF, Chiu CC, Tsai CB, Ho CH, Hsu PK (2007). Nitrate transporters and peptide transporters. *FEBS Lett*, 581: 2290–2300
- Tsay YF, Schroeder JI, Feldmann KA, Crawford NM (1993). The herbicide sensitivity gene *CHL1* of *Arabidopsis* encodes a nitrate-inducible nitrate transporter. *Cell*, 72: 705–713
- Uscola M, Villar-Salvador P, Olliet J, Warren CR (2014). Foliar absorption and root translocation of nitrogen from different chem-



- ical forms in seedlings of two Mediterranean trees. *Environ Exp Bot*, 104: 34–43
- von der Fecht-Bartenbach J, Bogner M, Dynowski M, Ludewig U (2010). CLC-b mediated  $\text{NO}_3^-/\text{H}^+$  exchange across the tonoplast of *Arabidopsis* vacuoles. *Plant Cell Physiol*, 51: 960–968
- Walch-Liu P, Neumann G, Bangerth F, Engels C (2000). Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *J Exp Bot*, 51: 227–237
- Wang R, Guan P, Chen M, Xing X, Zhang Y, Crawford NM (2010). Multiple regulatory elements in the *Arabidopsis NIA1* promoter act synergistically to form a nitrate enhancer. *Plant Physiol*, 154: 423–432
- Wang YY, Hsu PK, Tsay YF (2012). Uptake, allocation and signaling of nitrate. *Trends Plant Sci*, 17: 458–467
- Wang YY, Tsay YF (2011). *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.9 is important in phloem nitrate transport. *Plant Cell*, 23: 1945–1957
- Xu G, Fan X, Miller AJ (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annu Rev Plant Biol*, 63: 153–182
- Yuri K, Yuji K, Mitsunori S (2013). Nitrate does not compete with abscisic acid as a substrate of AtNPF4.6/NRT1.2/AIT1 in *Arabidopsis*. *Plant Signal Behav*, 8: e26624
- Zhang HM, Forde BG (1998). An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 279: 407–409
- Zhao XQ, Shen RF (2015). Strategies for increasing the utilization of nitrogen and phosphorus by plants under aluminum stress. *Plant Physiol J*, 51: 1583–1589 (in Chinese with English abstract) [赵学强, 沈仁芳(2015). 提高铝毒胁迫下植物氮磷利用的策略分析. *植物生理学报*, 51: 1583–1589]
- Zheng LX (2010). Functional study of *Arabidopsis* AtNRT1.13 (Master's thesis). Taipei: Taiwan University (in Chinese with English abstract) [郑令欣(2010). 阿拉伯芥AtNRT1.13功能分析(硕士论文). 台北: 台湾大学]
- Zhou JJ, Fernandez E, Galvan A, Miller AJ (2000). A high affinity nitrate transport system from *Chlamydomonas* requires two gene products. *FEBS Lett*, 466: 225–227
- Zorica K, Nenah M, Sunita R, Tyerman SD, Kaiser BN, Glass AD (2012). Nitrate transport capacity of the *Arabidopsis thaliana* NRT2 family members and their interactions with AtNAR2.1. *New Phytol*, 194: 724–731

## Research progress of nitrate in plant transport mechanism

ZHANG He-Qiong, ZHANG Han-Ma, LIANG Yong-Shu, NAN Wen-Bin\*

Chongqing Key Laboratory of Molecular Adaptations of Plants, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

**Abstract:** Nitrogen is an essential macronutrient for plants and nitrogen-containing molecules are involved in many developmental and metabolic events. Nitrate is not only a major form of nitrogen source of plants, but also acts as a signal regulating the architecture and physiology of plants in response to variations in nitrogen supply and the metabolic demand. Nitrate transporters are responsible for the uptake and translocation of nitrate in plants. In this article, we highlight some recent progresses in studying the functions and structure of nitrate transporters, with a particular focus on NITRATE TRANSPORTER 1.1 (NRT1.1), and hope to provide a reference for further research.

**Key words:** nitrogen; nitrate transporter; mechanism; *NRT1.1*

Received 2015-11-18 Accepted 2016-01-14

This work was supported by the National Grand Fundamental Research Pre-“973” Program of China (Grant No. 2014CB160306), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31501190), the Innovation Team Fund of Chongqing Education Committee (Grant No. KJTD201307), the Science and Technology Research Project of Chongqing Education Committee (Grant No. KJ1500330), and a Start-Up Fund from Chongqing Normal University (Grant No. 12XLR36).

\*Corresponding author (E-mail: nanwenbin513@163.com).