

植物养分高效与重金属污染

晁代印^{1*}, 冷冰²

¹中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所/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; ²中国植物生理与植物分子生物学学会, 上海200031

矿质营养是植物生长发育与光合作用的重要物质基础, 而有害的重金属和类重金属反过来影响着矿质营养的吸收利用, 因而植物养分高效利用与重金属污染不仅决定着作物的产量和质量, 也影响着农业的能耗、投入产出比和可持续发展, 一直以来都是植物生物学研究的重要领域。近年来, 由于农作物养分利用效率低下以及重金属污染带来的问题越来越严重, 植物矿质元素的研究变得更为重要和迫切。随着遗传学、分子生物学与分析化学的发展, 国内外在该领域取得不少突破性进展。本报告拟就本领域的关键进展进行概括性阐述, 通过国内外研究进展和趋势的比较, 分析评价国内相关研究的不足和优势, 为我国相关研究的发展方向 and 关键问题提供参考。

1 发展现状

国外最近几年植物矿质元素领域取得的突破性进展主要体现在4个方面。

(1)植物氮、磷等营养的感受器机制及其信号传递的分子基础进一步明确。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)硝酸根感受器(sensor) NRT1.1对磷酸根具有高亲和和低亲和两种状态。蛋白质结构解析表明, 其101位苏氨酸(Thr101)磷酸化状态介导的NRT1.1二聚体化和去二聚体化的动态变化可能是改变其亲和性的原因(Sun等2014b)。另一项研究显示Thr101的修饰可能通过影响蛋白质的弹性从而影响其亲和性(Parker和Newstead 2014)。进一步研究表明NRT1.1不同的蛋白质结构状态分别负责至少4种不同的信号传递(Bouguyon等2015)。而一类能够识别根部分泌短肽的LRR-RK的发现突破了氮营养信号在根和地上部传递的关键认识(Tabata等2014)。

有关磷营养感受和信号传递机制最近也有了突破性进展。结合结构生物学和生物化学, 研究者发现植物感受磷水平的状态可能是通过SPX结构域识别肌醇多磷酸(inositol polyphosphate, InsP)实现的(Wild等2016)。

(2)植物矿质营养与根的结构、功能和发育相互协调的分子基础得以阐明。植物的根是矿质营养吸收运输的特化器官, 也是感受外界营养状态的重要器官, 因此其结构和功能与营养状态的协调机制至关重要。内皮层及其特化结构凯式带是控制营养运输的重要屏障和节点。近年来, 有关凯式带的化学本质及其形成的分子基础都有了颠覆性、突破性的进展, 一系列关键调控分子, 如CAPSs、ESB1、RBOHF/SGN4、SGN1、MYB36也都喷井式地得到鉴定(Alassimone等2016; Hosmani等2013; Kamiya等2015; Lee等2013; Liberman等2015; Naseer等2012)。此外, 对内皮层结构与矿质营养的关系及其调控机制也有了全新的认识(Barberon等2016)。

(3)矿质营养应用通路的改造和高效利用。长期以来人们的着力点在于研究植物调控矿质营养的分子机制, 并以此为基础加以改进从而提高植物营养利用效率。近期有研究跳出这个思路, 通过重新设计作物的代谢通路来实现营养的高效利用。如研究者通过将植物中不存在的细菌亚磷酸利用途径导入植物, 使得植物可以利用杂草和非目标植物不能利用的亚磷酸盐, 达到改善土壤磷营养利用率、控制杂草和解决环境污染问题的三重目标(López-Arredondo和Herrera-Estrella 2012)。这种思路也为解决其他矿质营养的利用效率问题提供了借鉴。

(4)一系列重要功能基因及其作用机制得到鉴定和阐明。这其中不仅包含众多的营养元素吸收、运输、分配相关的基因, 如*Pstoll*、*SPX1*、*OsHMA4*等(Gamuyao等2012; Huang等2016; Puga等2014), 也包括一些重金属相关的基因, 如*OsN*-

收稿 2017-01-19 修定 2017-06-14

资助 国家自然科学基金(31471462)和中国科学院先导专项(XDA-08020108-4)。

* 通讯作者(E-mail: dycho@si.sibs.ac.cn)。

RAMP5、*OPT3*、*WKRY6*等(Castrillo等2013; Sasaki等2012; Zhai等2014)。

近5年来,我国作物营养利用效率和重金属污染问题愈发严重,对于相关研究的力度也不断加大,先后有973项目“作物养分高效利用的信号转导和分子调控网络”、国家重点研发计划项目“主要农作物养分高效利用性状形成的遗传与分子基础”等重大项目立项,使一大批具有重大理论意义和应用前景的重要成果不断涌现。

我国近年来相关领域的进展首先体现在营养高效利用关键基因的鉴定、作用机制及其应用上。特别是水稻(*Oryza sativa*)氮的高效利用方面,陆续鉴定了一系列的功能基因,并阐明了它们的作用机制,展示了它们的应用潜力,比如*DEP1*、*RGAI*、*RGB1*、*NRT1.1B*、*NRT2.3*、*TOND1*等(Fan等2016; Hu等2015; Sun等2014a; Zhang等2015)。在磷营养方面,我国科学家鉴定了*VPT1*、*CK2β3*(Chen等2015; Liu等2015)等关键基因和由其介导的磷机制。此外,我国科学家在阐明水稻钾平衡的调控分子机制方面也取得了很大进展,比如钾离子吸收通道的*AKT1*生理生化调节(Li等2014; Xia等2014)、钾离子运输蛋白编码基因*HAK5*的转录调节(Zhao等2016)等。

我国科学家在植物营养元素与重金属/类重金属的互作方面也取得了突破性进展。由于化学性质的类似性或者代谢通路的关联性,矿质营养利用效率的提高往往导致重金属的积累,而另一方面重金属污染也往往导致矿质营养利用效率的低下,这种关联的分子机制对于理解矿质元素互作以及相关基因的利用等方面具有重要意义。我国科学家通过对*NRT1.8*和*NRT1.5*的研究阐明了重金属胁迫下氮的再分配分子机制,并提出了胁迫诱导的硝酸根再分配(stress-induced nitrate allocation to roots, SINAR)的概念(Chen等2012; Zhao等2016),而对于砷积累自然变异的研究发现了能够将磷酸盐和砷酸盐解耦联的关键基因*HAC1*(Chao等2014)。

2 国内外比较分析

国际上取得的重大进展主要在于基础理论重大问题的突破和创新,特别是营养信号识别和传递以及营养和发育的协调机制方面具有里程碑式的突破,即使在应用方面也是属于概念性的突破,

其研究的模式也主要是拟南芥,因此可以看出国外对于重大基础理论问题仍然具有较高的偏好性。而我国科学家的优势主要体现在水稻等作物的研究,研究成果具有直接应用的前景。所以总体上看,我国研究的应用价值可能更易体现,但在研究层次上与国际相比仍有不小差距,这一方面可能是科研水平的差距,但与国家基础研究面向农业应用的战略需求也可能不无关系。

3 展望与对策

作物营养利用效率低下、重金属污染严重的态势,以及基础研究面向应用的战略需求在短期内不会也不应轻易改变。我国具有丰富的水稻、小麦(*Triticum aestivum*)等作物遗传资源,利用水稻等模式作物,通过经典遗传学以及反向遗传学阐明作物吸收利用矿质元素的分子机理,挖掘相关优异等位基因仍是近期的主要方向。根据已有的理论框架,尽快通过CRISPR-Cas9等基因组编辑技术以及合成生物学的手段,工程化改进作物的营养利用效率,降低重金属含量,也应是本领域的一个重要发展方向。但是我们也应该看到,在植物感受矿质营养及信号传递等基础领域方面仍然存在许多重大的未知问题有待发现,我们的研究仍然存在低层次、高重复的缺陷,缺乏革新性、概念性研究的勇气和激励机制,因此一些非应用引导的重大理论问题仍需要相应的顶层设计。

参考文献

- Alassimone J, Fujita S, Doblaz VG, van Dop M, Barberon M, Kalmbach L, Vermeer JE, Rojas-Murcia N, Santuari L, Hardtke CS, et al (2016). Polarly localized kinase SGN1 is required for Casparian strip integrity and positioning. *Nat Plants*, 2: 16113
- Barberon M, Vermeer JEM, De Bellis D, Wang P, Naseer S, Andersen TG, Humbel BM, Nawrath C, Takano J, Salt DE, et al (2016). Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation. *Cell*, 164: 447–459
- Bouguyon E, Brun F, Meynard D, Kubes M, Pervent M, Leran S, Lacombe B, Krouk G, Guiderdoni E, Zazimalova E, et al (2015). Multiple mechanisms of nitrate sensing by *Arabidopsis* nitrate transceptor NRT1.1. *Nat Plants*, 1: 15015
- Castrillo G, Sánchez-Bermejo E, de Lorenzo L, Crevillén P, Fraile-Escanciano A, Mohan TC, Mouriz A, Catarecha P, Sobrino-Plata J, Olsson S, et al (2013). WRKY6 transcription factor restricts arsenate uptake and transposon activation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 2944–2957
- Chao DY, Chen Y, Chen J, Shi S, Chen Z, Wang C, Danku JM, Zhao FJ, Salt DE (2014). Genome-wide association mapping identifies

- a new arsenate reductase enzyme critical for limiting arsenic accumulation in plants. *PLoS Biol*, 12: e1002009
- Chen CZ, Lv XF, Li JY, Yi HY, Gong JM (2012). *Arabidopsis* NRT1.5 is another essential component in the regulation of nitrate reallocation and stress tolerance. *Plant Physiol*, 159: 1582–1590
- Chen J, Wang Y, Wang F, Yang J, Gao M, Li C, Liu Y, Liu Y, Yamaji N, Ma JF, et al (2015). The rice CK2 kinase regulates trafficking of phosphate transporters in response to phosphate levels. *Plant Cell*, 27: 711–723
- Fan X, Tang Z, Tan Y, Zhang Y, Luo B, Yang M, Lian X, Shen Q, Miller AJ, Xu G (2016). Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 7118–7123
- Gamuyao R, Chin JH, Pariasca-Tanaka J, Pesaresi P, Catausan S, Dalid C, Slamet-Loedin I, Tecson-Mendoza EM, Wissuwa M, Heuer S (2012). The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*, 488: 535–539
- Hosmani PS, Kamiya T, Danku J, Naseer S, Geldner N, Guerinot ML, Salt DE (2013). Dirigent domain-containing protein is part of the machinery required for formation of the lignin-based Casparian strip in the root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 14498–14503
- 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 XY, Deng F, Yamaji N, Pinson SRM, Fujii-Kashino M, Danku J, Douglas A, Guerinot ML, Salt DE, Ma JF (2016). A heavy metal P-type ATPase OshMA4 prevents copper accumulation in rice grain. *Nat Commun*, 7: 12138
- Kamiya T, Borghi M, Wang P, Danku JM, Kalmbach L, Hosmani PS, Naseer S, Fujiwara T, Geldner N, Salt DE (2015). The MYB36 transcription factor orchestrates Casparian strip formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: 10533–10538
- Lee Y, Rubio MC, Alassimone J, Geldner N (2013). A mechanism for localized lignin deposition in the endodermis. *Cell*, 153: 402–412
- Li J, Long Y, Qi GN, Li J, Xu ZJ, Wu WH, Wang Y (2014). The Os-AKT1 channel is critical for K⁺ uptake in rice roots and is modulated by the rice CBL1-CIPK23 complex. *Plant Cell*, 26: 3387–3402
- Liberman LM, Sparks EE, Moreno-Risueno MA, Petricka JJ, Benfey PN (2015). MYB36 regulates the transition from proliferation to differentiation in the *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: 12099–12104
- Liu J, Yang L, Luan M, Wang Y, Zhang C, Zhang B, Shi J, Zhao FG, Lan W, Luan S (2015). A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: E6571–E6578
- López-Arredondo DL, Herrera-Estrella L (2012). Engineering phosphorus metabolism in plants to produce a dual fertilization and weed control system. *Nat Biotechnol*, 30: 889–893
- Naseer S, Lee Y, Lapierre C, Franke R, Nawrath C, Geldner N (2012). Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 10101–10106
- Parker JL, Newstead S (2014). Molecular basis of nitrate uptake by the plant nitrate transporter NRT1.1. *Nature*, 507: 68–72
- Puga MI, Mateos I, Charukesi R, Wang Z, Franco-Zorrilla JM, de Lorenzo L, Irigoyen ML, Masier S., Bustos R, Rodríguez J, et al (2014). SPX1 is a phosphate-dependent inhibitor of Phosphate Starvation Response 1 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 14947–14952
- Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, Ma JF (2012). Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice. *Plant Cell*, 24: 2155–2167
- Sun H, Qian Q, Wu K, Luo J, Wang S, Zhang C, Ma Y, Liu Q, Huang X, Yuan Q, et al (2014a). Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. *Nat Genet*, 46: 652–656
- Sun J, Bankston JR, Payandeh J, Hinds TR, Zagotta WN, Zheng N (2014b). Crystal structure of the plant dual-affinity nitrate transporter NRT1.1. *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
- Wild R, Gerasimaite R, Jung JY, Truffault V, Pavlovic I, Schmidt A, Saiardi A, Jessen HJ, Poirier Y, Hothorn M, et al (2016). Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains. *Science*, 352: 986–990
- Xia J, Kong D, Xue S, Tian W, Li N, Bao F, Hu Y, Du J, Wang Y, Pan X, et al (2014). Nitric oxide negatively regulates AKT1-mediated potassium uptake through modulating vitamin B6 homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 16196–16201
- Zhai Z, Gayomba SR, Jung HI, Vimalakumari NK, Piñeros M, Craft E, Rutzke MA, Danku J, Lahner B, Punshon T, et al (2014). OPT3 Is a phloem-specific iron transporter that is essential for systemic iron signaling and redistribution of iron and cadmium in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26: 2249–2264
- Zhang Y, Tan L, Zhu Z, Yuan L, Xie D, Sun C (2015). *TOND1* confers tolerance to nitrogen deficiency in rice. *Plant J*, 81: 367–376
- Zhao S, Zhang ML, Ma TL, Wang Y (2016). Phosphorylation of ARF2 relieves its repression of transcription of the K⁺ transporter gene HAK5 in response to low potassium stress. *Plant cell*, 28: 3005–3019

Nutrient use efficiency of plants and heavy metal pollution

CHAO Dai-Yin^{1,*}, LENG Bing²

¹*National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics (NKLPNG), CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences / Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;* ²*Chinese Society for Plant Biology, Shanghai 200031, China*

Received 2017-01-19 Accepted 2017-06-14

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31471462), and the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (Grant No. XDA08020108-4).

*Corresponding author (E-mail: dychao@sibs.ac.cn).