

植物中氮素感知和信号的研究进展

刘利, 李秀杰, 韩真, 张庆田, 李晨, 陶吉寒, 李勃*

山东省果树研究所, 山东泰安271000

摘要: 氮素是植物体内重要的营养物质和信号物质。为响应外界氮素的变化, 植物演化出复杂的调控网络来调控氮素的吸收和利用。本文综述了近年来植物中新发现的响应氮素的感受器、转运蛋白和信号, 着重阐述了它们在氮素感知和信号传导方面的功能。研究发现氮素的感知是众多外界因素作为局部信号来激发长距离信号从而协调整个系统信号的过程。理解这一复杂的信号调节网络将为提高植物对不同形态氮素的获取与利用的效率提供新的研究思路。

关键词: 氮素; 感知; 信号; 长距离信号

植物根系吸收同化的无机氮主要有硝态氮和铵态氮两种形式, 在通气良好的土壤中主要利用前者, 在淹水条件的农田中主要利用后者。局部氮素动态(local N regimes)——即土壤中氮元素的浓度和形式的时空变化, 引发植物体内的系统信号以保证氮素的可利用性, 从而维持植物正常的生长发育(Muller等2017)。值得指出的是, 植物为了适应氮素缺乏的环境, 激活了自身根系的“觅食反应”, 根系结构的变化进一步影响根际微域环境中氮素的感知和吸收(Xuan等2017)。因此, 局部和系统的氮信号可以在整株水平上形成反馈回路, 以此来协调氮素的感知、吸收与植物生育反应之间的关系。关于植物如何对外部氮素条件进行感知和响应以及在这一过程中涉及的新基因、新蛋白的机制研究已经取得了重大进展。本文综述了影响氮素吸收的外界信号可能的作用机理, 总结了在双子叶植物拟南芥和单子叶植物水稻中发现的与氮素感知和信号转导有关的基因, 最后, 进一步讨论了研究氮素感知和吸收过程中长距离信号的重要性。

1 与氮素感知、获取有关的转运蛋白

当外界无机氮源通过植物根系的表皮和皮层细胞进入体内时, 植物首先感知到氮素, 然后控制氮素吸收利用的开关, 激活氮素信号通路。这一系列的过程可能由位于细胞膜上的氮素感受器和蛋白控制。随着研究的深入, 发现不同种类的硝酸根转运蛋白和铵根转运蛋白在氮素的感知和转运方面演化出潜在的功能。

1.1 与硝酸根感知和吸收有关的转运蛋白

目前在植物中已经发现4类硝酸盐转运家族

(Fan等2017), 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)。

水稻中已鉴定出几个与硝酸盐转运有关的蛋白(表1)。OsNRT2.1、OsNRT2.2和OsNRT2.3a属于OsNRT2家族, 在硝酸盐存在的条件下转录水平上升, 这一过程需要伴侣蛋白OsNAR2.1共同作用来调控硝酸盐的吸收(Feng等2011; Chen等2017)。OsNPF2.4和OsNRT1.1b位于细胞质膜上, 属于NPF (NRT1)家族(Xia等2015; Hu等2015), 调控硝酸盐的吸收以及硝酸盐从根部向地上部的转运。OsNPF8.20 (OPTR9)超表达促进水稻生长, 提高水稻氮素利用效率和产量(Fang等2013)。OsNPF2.2、OsNPF2.4和OsNPF7.9参与 NO_3^- 从根系向地上部运输(Xia等2015; Li等2015; 冯慧敏等2017)。OsNPF2.2是依赖于pH的低亲和的 NO_3^- 转运蛋白, 定位于细胞膜上, 主要在木质部的薄壁细胞中表达, 可能参与到 NO_3^- 从木质部卸载这一过程中, 从而影响 NO_3^- 在地下部和地上部的分配, 进而影响水稻的生长发育(Li等2015)。OsNPF2.4被定位于细胞膜上, 主要在水稻的表皮、木质部薄壁组织和韧皮部伴细胞中表达, 是依赖于pH的低亲和的 NO_3^- 转运蛋白。在高浓度 NO_3^- 供应条件下, 敲除OsNPF2.4发现短期的根部 $^{15}\text{NO}_3^-$ 内流速率、长期 NO_3^-

收稿 2018-08-01 修定 2018-09-17

资助 国家自然科学基金(31801930)、2017年山东省农业重大应用技术创新项目和山东省重点研发计划(2016ZDJ-S10A01)。

* 通讯作者(sdtalibo@163.com)。

表1 拟南芥和水稻中与氮素转运有关的基因

Table 1 Genes involved in N transport in *Arabidopsis* and rice

基因名称	基因位点	转运家族	功能	表达模式	氮素在转录水平上对其调控	参考文献
<i>AtNRT1.1</i>	AT1G12110	NPF (NRT1/PTR)	硝酸盐吸收, 抗旱, 种子休眠, 生长素累积	根、保卫细胞	NO ₃ ⁻ 诱导	Fan等2017
<i>AtNRT1.2</i>	AT1G69850	NPF (NRT1/PTR)	根部硝酸盐吸收, 转运ABA	根	对NO ₃ ⁻ 不感应	Li等2016b
<i>AtNRT1.3</i>	AT3G21670	NPF (NRT1/PTR)	转运硝酸盐	茎	NO ₃ ⁻ 诱导	
<i>AtNRT1.4</i>	AT2G26690	NPF (NRT1/PTR)	叶柄储存硝酸盐, 叶片分配硝酸盐	叶柄、叶脉	对NO ₃ ⁻ 不感应	
<i>AtNRT1.5</i>	AT1G32450	NPF (NRT1/PTR)	负载硝酸盐到木质部	木质部中柱鞘	NO ₃ ⁻ 诱导	Han等2016
<i>AtNRT1.6</i>	AT1G27080	NPF (NRT1/PTR)	胚中硝酸盐转运和胚胎发育	果实微管组织	ND	
<i>AtNRT1.7</i>	AT1G69870	NPF (NRT1/PTR)	老叶硝酸盐的重新利用	叶脉韧皮部	ND	Liu等2016
<i>AtNRT1.8</i>	AT4G21680	NPF (NRT1/PTR)	从木质部运走硝酸盐	木质部	NO ₃ ⁻ 诱导	Han等2016
<i>AtNRT1.9</i>	AT1G18880	NPF (NRT1/PTR)	木质部硝酸盐负载到韧皮部	根部伴胞	对NO ₃ ⁻ 不感应	
<i>AtNRT1.10</i>	AT5G62680	NPF (NRT1/PTR)	转运硫配糖体	茎	ND	
<i>AtNRT1.11</i>	AT1G52190	NPF (NRT1/PTR)	重新分配木质部硝酸盐	韧皮部	ND	
<i>AtNRT1.12</i>	AT3G16180	NPF (NRT1/PTR)	重新分配木质部硝酸盐	韧皮部	ND	
<i>AtNRT2.1</i>	AT1G08090	NRT2	吸收硝酸盐	根表皮皮层	NO ₃ ⁻ 诱导	Ohkubo等2017
<i>AtNRT2.2</i>	AT1G08100	NRT2	吸收和转运硝酸盐	根	NO ₃ ⁻ 诱导	
<i>AtNRT2.3</i>	AT5G60780	NRT2	转运硝酸盐	根、茎	ND	
<i>AtNRT2.4</i>	AT5G60770	NRT2	转运硝酸盐	根部表皮质膜	NO ₃ ⁻ 抑制	Araus等2016
<i>AtNRT2.5</i>	AT1G12940	NRT2	表达受硝酸盐抑制	根、茎	ND	Lezhneva等2015
<i>AtNRT2.6</i>	AT3G45060	NRT2	转运硝酸盐	根、茎	ND	
<i>AtNRT2.7</i>	AT5G14570	NRT2	种子发育后期累积硝酸盐	种子液泡膜	对NO ₃ ⁻ 不感应	David等2014
<i>CLCa</i>	AT5G40890	CLC	液泡累积硝酸盐	液泡膜	ND	
<i>CLCb</i>	AT3G27170	CLC	维持液泡硝酸盐水平	液泡膜	ND	
<i>CLCc</i>	AT5G49890	CLC	硝酸盐与氯酸盐平衡, 耐盐性	液泡膜	ND	
<i>CLCd</i>	AT5G26240	CLC	高尔基腔内pH, 负调PAMP	高尔基体	ND	
<i>CLCe</i>	AT4G35440	CLC	维持胞内硝酸盐水平	叶绿体膜	ND	
<i>CLCf</i>	AT1G55620	CLC	高尔基体腔的酸化	高尔基体	ND	
<i>CLCg</i>	AT5G33280	CLC	电压门控氯离子通道	液泡膜	ND	
<i>SLAC1</i>	AT1G12480	SLAC/SLAH	参与生物压力导致的气孔关闭	保卫细胞	ND	
<i>SLAH1</i>	AT1G62280	SLAC/SLAH	调节保卫细胞中阴离子平衡	保卫细胞	ND	
<i>SLAH2</i>	AT4G27970	SLAC/SLAH	调节保卫细胞中阴离子平衡	保卫细胞	ND	
<i>SLAH3</i>	AT5G24030	SLAC/SLAH	气孔关闭, 阴离子平衡	保卫细胞	ND	
<i>SLAH4</i>	AT1G62262	SLAC/SLAH	保卫细胞中阴离子平衡	保卫细胞	ND	
<i>AtAMT1;1</i>	AT4G13510	AtAMT1	铵根离子吸收	根表皮细胞和皮层细胞	氮抑制其表达	
<i>AtAMT1;2</i>	AT1G64780	AtAMT1	通过质外体向维管束转运铵根离子	根皮层和内皮层细胞	氮抑制其表达	
<i>AtAMT1;3</i>	AT3G24300	AtAMT1	铵根离子吸收	根表皮细胞和皮层细胞	氮抑制其表达	
<i>AtAMT2;1</i>	AT2G38290	AtAMT2	铵根离子吸收	皮层细胞	氮抑制其表达	
<i>OsAMT1.1</i>	LOC_Os04g43070	OsAMT1	双亲和NH ₄ ⁺ 转运蛋白, 负责从地下部转运到地上部	根表皮、微管组织、根颈、维管束、叶肉细胞	NH ₄ ⁺ 诱导, 氮饥饿抑制其表达	Li等2016a; Ranathunge等2014
<i>OsAMT1.2</i>	LOC_Os02g40710	OsAMT1	NH ₄ ⁺ 转运蛋白	微管组织、初生根根尖的内皮层和中柱鞘	NH ₄ ⁺ 诱导, 氮饥饿抑制其表达	Sonoda等2003

表1 (续)

基因名称	基因位点	转运家族	功能	表达模式	氮素在转录水平上对其调控	参考文献
<i>OsAMT1.3</i>	LOC_Os02g40730	OsAMT1	NH ₄ ⁺ 转运蛋白	根系维管束组织和侧根原基	NH ₄ ⁺ 抑制, 氮饥饿诱导其表达	Sonoda等2003; Ferreira等2015
<i>OsAMT2.1</i>	LOC_Os05g39240	OsAMT2	低亲和和NH ₄ ⁺ 转运蛋白	根系、地上部、叶片、叶鞘	对氮源不感应	Suenaga等2003
<i>OsAMT2.2</i>	LOC_Os01g61510	OsAMT2	NH ₄ ⁺ 转运蛋白	ND	ND	Suenaga等2003
<i>OsAMT2.3</i>	LOC_Os01g61550	OsAMT2	NH ₄ ⁺ 转运蛋白	ND	ND	Suenaga等2003
<i>OsNRT1.1b</i>	LOC_Os10g40600	OsNPF	双亲和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	根表皮、根毛、微管组织、叶鞘、叶片和茎	NO ₃ ⁻ 诱导其表达	Hu等2015
<i>OsNPF2.2</i>	LOC_Os12g44100	OsNPF	低亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	木质部的薄壁细胞	ND	Li等2015
<i>OsNPF2.4</i>	LOC_Os03g48180	OsNPF	低亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白, 负责NO ₃ ⁻ 从地下部转运到地上部	根表皮、木质部薄壁组织、韧皮部伴细胞、叶片韧皮部	高浓度的NO ₃ ⁻ 诱导其表达	Xia等2015
<i>OsNPF7.2</i>	LOC_Os02g47090	OsNPF	低亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	根系的厚壁组织、皮层和中柱	高浓度的NO ₃ ⁻ 诱导其表达	Hu等2016
<i>OsNPF7.9</i>	LOC_Os02g47090	OsNPF	负责NO ₃ ⁻ 从根系转运到地上部	根系、叶片和根茎结合处	对氮源不感应	冯慧敏等2017
<i>OsNPF8.20</i>	LOC_Os06g49250	OsNPF	超表达后促进生长, 提高氮素利用效率和产量	ND	外界氮源调控其表达	Fang等2013
<i>OsNPF8.9</i>	LOC_Os03g13274	OsNPF	低亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	根系的外层、根表皮和根毛表达	ND	Léran等2014
<i>OsNRT2.1</i>	LOC_Os02g02170	OsNRT2	高亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	在根部大多数类型的细胞中都有大量的表达, 但是在地上部表达的很弱	NO ₃ ⁻ 诱导、NH ₄ ⁺ 抑制其表达	Feng等2011
<i>OsNRT2.2</i>	LOC_Os02g02190	OsNRT2	高亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	在根部大多数类型的细胞中都有大量的表达, 但是在地上部表达的很弱	NO ₃ ⁻ 诱导、NH ₄ ⁺ 抑制其表达	Feng等2011
<i>OsNRT2.3a</i>	LOC_Os01g50820	OsNRT2	低亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白, 把硝酸盐从地下部转运到地上部, 不负责硝酸盐的吸收	根部的微管组织和根颈	NO ₃ ⁻ 诱导、NH ₄ ⁺ 抑制其表达	Feng等2011
<i>OsNRT2.3b</i>	LOC_Os01g50820	OsNRT2	高亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白, 能够感知细胞溶质内pH的变化	微管组织、根系和地上部韧皮部	对氮源不感应	Feng等2011
<i>OsNRT2.4</i>	LOC_Os01g36720	OsNRT2	假定的高亲和和NO ₃ ⁻ 转运蛋白	侧根原基和地上部微管组织	NO ₃ ⁻ 诱导、NH ₄ ⁺ 抑制其表达	Feng等2011
<i>OsNAR2.1</i>	LOC_Os02g38230	NAR-like protein	OsNRT2.1、OsNRT2.2、OsNRT2.3a的伴侣蛋白	根表皮和微管组织、地上部	NO ₃ ⁻ 诱导、NH ₄ ⁺ 抑制其表达	Feng等2011; Chen等2017
<i>OsNAR2.2</i>	LOC_Os04g40410	NAR-like protein	假定的OsNRT2s的伴侣蛋白	ND	高浓度NO ₃ ⁻ 和NH ₄ ⁺ 诱导其表达	Yan等2011

ND: 未发现, 表2同此。

的获得以及 NO_3^- 从地下部向地上部转移的能力均下降,过表达*OsNPF2.4*则表现出相反的现象(Xia等2015)。*OsNPF7.9*是细胞质膜蛋白,组织定位结果显示*OsNPF7.9*在根、叶片、根茎结合处和花中都有表达。*OsNPF7.9*参与硝酸盐从根系向地上部的转运,并且*OsNPF7.9*超表达可以提高水稻氮素积累和转运能力(冯慧敏等2017)。*OsNPF7.2*是位于液泡膜上的低亲和的 NO_3^- 转运蛋白,主要在根系的伸长区和成熟区表达,尤其是根系的厚壁组织、皮层和中柱,*OsNPF7.2*敲除导致水稻在外界高 NO_3^- 条件下生长受阻,影响根系细胞内 NO_3^- 的分配(Hu等2016)。*OsNPF8.9*是低亲和的 NO_3^- 转运蛋白,主要在根系的外层、根表皮和根毛表达(Léran等2014)。水稻中籼稻比粳稻的硝酸盐吸收能力强,氮素利用率高,研究发现,*OsNRT1.1b*基因的单核苷酸多态性导致这一差异(Hu等2015)。*OsNRT2.1*、*OsNRT2.2*、*OsNPF2.4*和*OsNRT1.1b*主要在根表皮细胞、侧根中以及参与到氮素感知的组织中表达。拟南芥中双亲和转运蛋白*AtNPF6.3/AtCHL1/AtNRT1.1*作为硝酸盐的感受器作用,而水稻中虽然存在93个NRT基因,但是感受器尚未明确。

1.2 与铵根感知和吸收有关的转运蛋白

铵根的吸收主要由铵根转运蛋白/甲基铵透性酶(ammonium transporter/methylammonium permeases, AMT/MEPs)来调控,细菌和植物体内的AMT/MEPs家族包含700个成员。拟南芥的AtAMT家族包含6个成员,而在水稻中OsAMT家族至少包含10个成员,分为两个亚家族:OsAMT1和OsAMT2。

酵母中MEP2作为铵根的感受器,通过激活蛋白激酶A(protein kinase A, PKA)信号通路来传导铵根信号。*AtAMT1;1*、*AtAMT1;2*、*AtAMT1;3*和*AtAMT2;1*在根表皮细胞中高度表达,在依赖于铵根的侧根诱导过程中发挥累加效应。与MEP2不同的是,*AtAMT1;1*作为铵根离子的感受器(Liu和von Wiren 2017),其转运活性需要CIPK23磷酸化(Straub等2017)。*AtAMT1;1*的下游信号尚未被发现。水稻中的OsAMT1s家族成员对于铵根的亲和力不同,影响着根系的发育(表1)(Li等2016a; Ranathunge等2014; Ferreira等2015)。其中,*OsAMT1.1*在根表皮和中柱细胞中高度表达,能够转运根系吸收的25%的铵根且调节铵根由地下部向地上部

的转运(Li等2016a)。拟南芥中的AtAMT1s,尤其是位于细胞膜上的高亲和转运蛋白*AtAMT1;1*,在铵根供应的条件下,其在mRNA水平和蛋白水平上表达下调,而在氮饥饿的情况下表达水平上调。与之相反的是,水稻中*OsAMT1.1*和*OsAMT1.2*在铵态氮供应的条件下转录水平迅速上调,但是氮饥饿的条件下表达下调(Sonoda等2003)。以上研究表明水稻和拟南芥中的AMTs的氮素感知的机理可能不同,水稻中的铵根感受器有待进一步研究证明。

2 与氮素感知和信号有关的外界信号

植物的根际区域能够感受到氮素,这一区域的许多外界信号,如根际pH、干旱、土壤微生物等,它们通过调控局部氮素的感知和吸收进程来影响植物的生长发育。

2.1 根际pH

硝酸盐转运体1/小肽转运体家族NPF(NRT1)和硝酸盐转运体2家族(NRT2)是硝酸根/质子协同转运子,它们的转运活性直接受到外部(质外体)pH的调控(Fan等2016)。例如,在低硝酸盐含量或者高硝酸盐含量的条件下,硝酸根“收发器”*AtNPF6.3/AtCHL1/AtNRT1.1*在pH较低(≈ 5)的条件下表现出较强的硝酸盐感知能力和转运活性,但是当pH上升到7的时候其感知能力和转运活性均下降(Ho等2009)。水稻中的低亲和转运蛋白*OsNPF2.4*在根表皮中高度表达,它可能参与到氮素的感知过程中,研究发现其转运活性和转录水平均受pH的调控(Xia等2015)。这些研究表明外界pH在植物感知硝酸盐的过程中可能发挥调控作用,具体的作用机理有待进一步研究。

铵根和硝酸根通过根表皮细胞转运到植物体内引起根系表面或者根际pH的变化,根际pH的变化进一步影响植物氮素的感知和吸收利用能力。在氮素感知和吸收的过程中,为了减小pH的变化幅度,植物可能通过提高细胞质膜 H^+ -ATPase的活性来维持质子泵的相对平衡。最近研究发现,*OsNRT2.3b*作为*OsNRT2.3*剪切突变基因,在感知细胞质pH的变化和平衡硝酸根和铵根的吸收方面发挥重要的作用(Fan等2016)。这些研究表明通过改变硝酸根转运蛋白的活性可以缓冲细胞质的pH,反过来可以提高植物适应根际pH变化的能力。

2.2 根际水分的可利用性

水分的可利用性影响土壤中氮素形态的转换以及根际中硝酸根和铵根浓度。干旱引起植物中氮素吸收利用的下降, 植物可能激活某些特定基因或者信号通路来缓解这一现象(He和Dijkstra 2014)。研究发现, 氮饥饿诱导bZIP转录因子家族成员*AtTGA4*的表达, 其在干旱的情况下也表达上调, 过表达*AtTGA4*增强了拟南芥对干旱的抵御能力, 同时使得*AtNRT2.1*和*AtNRT2.2*表达量上升从而提高氮素的利用率(Zhong等2015)。在水稻中, 过表达与细胞分裂素合成有关的异戊烯基转移酶(isopentenyltransferase, IPT)基因可以提高其抵御干旱引起的氮素吸收受阻的能力, 同时也提高氮素同化过程中谷氨酰胺合成酶的活性(Reguera等2013)。值得指出的是, *CHL1/NRT1.1*具有硝酸信号感应的功能, NLPs是调控硝酸信号的关键转录因子, 拟南芥的*CHL1*或*NLP7*的缺失突变体降低了对氮素的感知和吸收能力但却提高了抵御干旱胁迫的能力(Castaings等2009; Marchive等2013), 这说

明在干旱条件下, 拟南芥的氮素感知信号通路可能被削弱, 体内的硝酸含量也降低, 植株生长矮小以减少叶片水分的流失。由此表明植物极有可能为了生存的需要而改变干旱胁迫下氮素感知吸收的能力。

3 复杂的信号通路调控氮素的获取

氮素的获取不仅受外界信号的影响, 而且还受转录水平、转录后水平以及蛋白水平上众多基因的调控。

3.1 转录水平、转录后水平对氮素转运的调控

研究发现, 在拟南芥中, 氮素的吸收涉及复杂的基因调控网络和硝酸盐信号转导通路(O'Brien等2016; Bellegarde等2017)。转录因子(比如: MADS-box TF ANR1、LBD37、LBD38、LBD39、NLP6、NLP7、GARP transcription factor HRS1、TGA1、TGA4、SPL9和AFB3)(表2)在局部或整体水平上调控氮素的运输、信号转导和生长发育过程中的反应(O'Brien等2016)。NLP7在拟南芥NO₃⁻信号转

表2 与氮素感知和信号有关的调控基因

Table 2 Genes regulating N sensing and signaling

基因名称	基因位点	家族	对氮反应的功能	根部表达模式	在转录水平上是否响应氮素调控	参考文献
<i>ANR1</i>	AT2G14210	MADS box	侧根发育	侧根和中柱	是	
<i>bZIP1</i>	AT5G49450	bZIP	C/N比	ND	是	
<i>ARF8</i>	AT5G37020	B3 type	侧根发育	中柱鞘和根冠	是	
<i>NLP6</i>	AT1G64530	RWP RK	对NO ₃ ⁻ 和氮形态作出初级反应	ND	否	
<i>NLP7</i>	AT4G24020	RWP RK	对NO ₃ ⁻ 和氮形态作出初级反应	中柱、根毛、内皮层和根尖	否	Marchive等2013
<i>LBD37</i>	AT5G67420	ASL LBD	氮形态	ND	是	
<i>LBD38</i>	AT3G49940	ASL LBD	氮形态	ND	是	
<i>LBD39</i>	AT4G37540	ASL LBD	氮形态	ND	否	
<i>SPL9</i>	AT2G42200	SBP	对NO ₃ ⁻ 作出初级反应	ND	是	
<i>AFB3</i>	AT1G12820	AFB	对NO ₃ ⁻ 作出初级反应	ND	是	
<i>HN19 (JWS1)</i>	AT1G32130	TFIIS	氮形态	ND	否	
<i>NAC4</i>	AT5G07680	NAM ATAF CUC	侧根发育	ND	是	
<i>TCP20</i>	AT3G27010	TCP	侧根发育	中柱和根冠	否	
<i>TGA1</i>	AT5G65210	bZIP	侧根发育	中柱鞘	是	
<i>TGA4</i>	AT5G10030	bZIP	侧根发育	中柱鞘	是	
<i>HRS1</i>	AT1G13300	GARP G2-LIKE	NO ₃ ⁻ 和磷酸盐相互作用	ND	是	
<i>NRG2</i>	AT3G60320	Putative bZIP	对NO ₃ ⁻ 和氮形态作出初级反应	中柱和根尖	否	Xu等2016
<i>BT1</i>	AT5G63160	TAZ	氮形态	ND	否	Araus等2016
<i>BT2</i>	AT3G48360	TAZ	氮形态	ND	否	Araus等2016
<i>CPSF30-L</i>	AT1G30460		对NO ₃ ⁻ 作出初级反应	ND	否	Li等2017
<i>HY5</i>	AT5G11260	bZIP	对NO ₃ ⁻ 作出初级反应	ND	否	Chen等2016

导通路中起着至关重要的作用(Marchive等2013)。在*nlp7*突变体中, NO_3^- 诱导的*NRT2.1*和氮代谢相关的基因表达下调, 即使在氮供应充足的条件下也表现出缺氮症状。染色质免疫共沉淀技术证明NLP7结合位点(包括*NRT2.1*启动子区域)和NLP7的细胞内定位均受 NO_3^- 的调控(Marchive等2013)。值得指出的是, 拟南芥*nlp7*突变体感知硝酸盐的能力下降, 且硝酸盐信号通路被削弱; 硝酸盐调控基因2 (*NRG2*)和*TCP20*都和NLP7互作, 共同调控*AtNPF6.3*的表达和硝酸盐信号通路(Xu等2016; Guan等2017)。*NRG2*作为一个十分重要的硝态氮调控新基因, 参与了植物硝态氮信号的分子调控, 可以调节硝态氮感应基因*NRT1.1*的表达。在*nrg2*突变体中硝态氮响应基因的诱导量显著低于野生型; 根中的硝态氮含量也显著低于对照, 进一步研究发现, 这很可能与*NRT1.1*表达量降低和*NRT1.8*的表达量升高有关。通过分子和遗传学分析发现在硝态氮信号通路中*NRG2*作用于*NRT1.1*的上游。转录组分析的结果表明在*nrg2*突变体中与硝态氮转运、响应等有关的一部分基因的表达都发生改变。以上研究结果证明*NRG2*在植物的硝态氮信号通路中起到重要的调控作用(Xu等2016)。拟南芥中硝酸盐信号激活NLP8的表达, NLP8能够通过激活*CYP707A2*的表达以及提高ABA分解代谢酶活性来调控硝酸根提高种子的萌发这一生理过程(Yan等2016)。

CPSF30蛋白存在两种剪切形式: CPSF30-S和CPSF30-L, CPSF30-L可以通过调节硝态氮感应基因*NRT1.1*的表达参与植物硝态氮信号的分子调控(Li等2017)。*cpsf30*突变体对硝态氮信号的响应明显降低; 突变体中的硝态氮含量也显著低于野生型, 这很可能与突变体对外界硝态氮吸收量减少, 而体内硝态氮同化量增多有关(Li等2017)。研究发现在硝态氮信号通路中CPSF30-L作用于*NRT1.1*的上游, 影响*NRT1.1* mRNA 3' UTR的polyA加工过程。该研究加深了对植物硝态氮信号调控网络的理解, 也是首次发现转录后调控基因参与调节硝态氮信号, 为解析植物在转录后水平上调控氮素吸收利用的分子机理奠定了基础。生长素AFB3调控网络在硝酸盐存在的条件下能够调控侧根的生长发育。在水稻中, 氮饥饿也可以调控上述转录

因子的同源基因(比如: *OsMADS*、*OsGATAs*和*OsGARP-G2-like TFs*), 然而, 到目前为止, 仅有少数上述基因被研究证明可以调控水稻对于相应硝酸盐的生长发育。比如, *OsMADS*对于硝酸盐的响应表现出不同的反应(Yu等2014)。与拟南芥位于*AtNPF6.3*下游的*AtANR1*不同的是, 过表达硝酸盐诱导基因*OsMADS25*显著提高了硝酸盐转运蛋白基因的表达, 提高了硝酸盐的吸收积累以及侧根和地上部的生长, 这些结果表明*OsMADS25*通过硝酸根转运蛋白对硝酸盐吸收起正向调节作用(Yu等2015)。研究发现*OsMADS25*是单子叶植物独有的microRNA444a (miR444a)的靶标基因, 过表达*Os-miR444a*降低了硝酸盐供应条件下*OsMADS25*表达以及根系和地上部的生长发育。因此, 在水稻中*Os-miR444a/OsMADS*可能作为一个组件共同响应硝酸盐信号和生长发育进程。NLA (nitrogen limitation adaptation)的低氮抑制作用依赖于miR827, miR827敲除突变株、miR827加工路径突变株*rdr2*、*dcl3*的*NLA*转录本无明显变化, 蛋白却有明显积累; 35S::MIR827纯合系中*NLA*的转录水平无明显下调, 蛋白表达量下降, 上述实验均表明miR827在翻译水平抑制*NLA*的表达(Liu和von Wiren 2017)。

3.2 蛋白水平上对氮素感知和运输的调控

氮素转运蛋白的活性需要外界信号引发的磷酸化。比如, 高浓度的铵根条件下, *AtAMT1;1*的Thr460在C端反式激活区域发生磷酸化。*AtAMTs*在这个位点的磷酸化被CIPK23 (CBL-interacting protein kinase 23)控制, 体内试验研究发现CIPK23与*AtAMT1;1*和*AtMT1;2*均互作, 反向调控*AtAMT1s*的拟南芥氮素的吸收和生长(Straub等2017)。水稻中*OsAMT1s*中的Thr460磷酸化位点也高度保守(Yang等2015), 但是, 至今关于Thr460对*OsAMTs*转运活性的调控作用还没有阐释清楚。由CIPK23调控的Thr101位点的磷酸化与去磷酸化调控拟南芥中关键的硝酸根转运蛋白*AtNPF6.3*的感知和转运活性, 由此激发了依赖于*AtNPF6.3*的信号通路, 且根系出现表型变化(Bouguyon等2015)。最近研究表明, NLA是*AtmiR827*的靶标基因, 直接和*AtNRT1.7*互作。NLA通过蛋白的泛素化负调控*AtNRT1.7*的活性, 因此来调控体内硝酸盐的库和源的再分配过程(Liu和von Wiren 2017)。此外, 在氮素

供应的条件下, *AtNPF6.3*的蛋白表达量在侧根的根原基内降低, 这和其mRNA水平上的表达量不一致, 表明了*AtNRT1.1*在特定组织内翻译水平上的调控作用(Bouguyon等2016)。

在水稻中, *OsNRT2.3b*蛋白包含一个pH敏感性的结构域VYEAIHKKI, 其转运活性依赖于受氮素吸收和同化影响的细胞内的pH和跨膜电势(Fan等2016)。过表达水稻中的*OsNRT2.3b*增加了pH敏感性, 提高了氮素的吸收, 因此提高了氮素利用率和籽粒产量。利用基因敲除手段敲除该基因, 导致对pH的变化感知不明显, 结果植株表现出与过表达相反的表型(Fan等2016)。以上研究结果表明了细胞内pH对硝酸盐转运的新的调控机制。

3.3 与氮素感知有关的其他的调节蛋白

植物体内的氮素形态通过谷氨酰胺合成通路反馈调节根系对铵根的吸收。加之HNI9 (high nitrogen insensitive)/IWS1 (interact with STP6)是RNA Pol II复合物的组成成分, 调控组蛋白的甲基化, 抑制高氮条件下*AtNRT2.1*的诱导表达。在高氮供应的条件下, HNI9/IWS1可以激活*NRT2.1*染色质上的H3K27me3的表达水平以此来抑制*NRT2.1*启动子的顺式作用原件的活性, 这表明了氮素感知和吸收在表观遗传上的调节作用。

4 氮素获取利用的局部和系统的信号

植物为了响应局部氮素信号, 往往激活整个系统信号通路来提高氮素的可利用性, 包括: 植物地上部和地下部的交流, 分子生化和生理活性的协同作用等。

4.1 HY5: 地上部主导的移动信号

对根系觅食反应的转录组研究分析表明由硝酸盐感知激发的长距离系统信号对控制氮素的吸收至关重要。HY5作为地上部表达的bZIP转录因子的核心, 调控根系中硝酸盐的吸收和同化(Chen等2016)。*hy5*突变体中的根尖硝酸根的吸收显著下降, 对其进行互补试验发现表型也得以恢复。这表明HY5作为移动的信号分子, 从韧皮部运输到地下部以激活根系对氮素的觅食反应。染色质免疫共沉淀技术研究进一步表明HY5直接绑定到高亲和转运蛋白基因*AtNRT2.1*启动子上。这种依赖于HY5的诱导反应作用于根系来提高氮素的吸收,

并且最为重要的是, 绑定活性依赖于地上部光合产物的蔗糖水平。以上研究结果突出强调了由地上部主导的移动分子对氮素吸收和C/N平衡的系统调节作用。

4.2 根部主导的信号肽物质

研究证明植物中的小信号肽物质在感知和调控氮素平衡方面具有重要的作用(Okamoto等2016)。例如, 氮饥饿条件能够激发C端编码多肽(C-terminally encoded peptide, CEP), CEP作为一种饥饿信号在氮素不足的条件下调控根系的生长发育(Tabata等2014)。然而CLE (CLAVATA3/ESR-related)多肽信号在氮素供应的条件下抑制根瘤的形成, 被认定是氮素利用的“饱食信号”(Okamoto等2013)。根系主导的CLE和CEP多肽物质分泌到根系的维管束组织, 然后转运到地上部, 被其各自的位于地上部的LRR-RLK受体HAR1和CEPRs所感知。两种在韧皮部特异表达的多肽物质CEPD1和CEPD2, 最近被证实是CEP依赖的下游物质(Ohkubo等2017)。CEPDs由CEPRs调控, 转运到根系以激活调控氮素吸收的*AtNRT2.1*的活性。因此, CEL-HAR1、CEP-CEPR和其各自下游信号在相应氮素利用方面可能扮演“系统信号组件”来协调根部和地上部的生长发育。

4.3 潜在的移动信号分子

*AtNPF6.3*不仅能够转运硝酸盐, 而且还作为生长素外流的载体, 在侧根根原基、根冠和表皮高度表达, 生长素从地上部转运到这三个部位以调控侧根的发生与生长(Xuan等2016)。因此, 生长素可能作为一个潜在的长距离信号来调控依赖于*AtNPF6.3*转运和局部累积主导的根系的发育。此外, 转录因子TCP20、miRNAs (如miR393和miR169a)、钙和细胞分裂素是拟南芥中响应氮素的长距离信号物质。然而, 关于它们能否运输到整个植物体内以传达氮素信号或者作用于下游信号物质以激发氮素的觅食反应的机制, 目前研究尚不清楚。

5 展望

基于目前的研究, Xuan等(2017)提出了一个关于植物如何把氮素吸收的局部信号转换成整体的系统信号以激发觅食反应的模型, 我们对此进行

了总结归纳引用(图1)。外界信号(如: 氮素形态、干旱、pH等)调控氮素的感知和吸收, 根部的AtAMT1;1、AtAMT1;2和AtNRT1;1能够感知和转运外界的氮素, CEP多肽将信号通过维管组织传递到叶片与靶受体CEPRs结合, 从而激活氮素的利用, CEPDs作为下游信号分子来调控CEP-CEPR主导的 NO_3^- 感知过程(图1)。地上部的HY5信号传递到根系以激活NRTs对根系氮素的感知和吸收。长距离信号可能能够感知到局部氮信号, 以根系-地上部的方向传递信号从而激活下游信号通路(图1), 从而保证植物的正常生长发育。尽管取得了上述进展, 许多重要的有关氮素感知和信号的重要线索还不清楚。例如, 相对于水田(水稻以铵根氮源为主)而言, 植物在旱地(拟南芥和水稻中以硝酸盐为主)中更加容易利用无机氮源。拟南芥可以通过高亲和转运蛋白与低亲和转运蛋白在很广

的范围内感知并获取硝酸盐, 而水稻只有在低硝酸盐的水田中主要通过高亲和转运蛋白获取硝酸盐。这些关于不同氮源的转运蛋白可能由不同的信号通路来调控, 目前尚未研究清楚。关于能够感知外界氮素形态的除了AtNPF6.3之外, 其他任何一种硝酸根转运蛋白或者铵根转运蛋白还未被发现。尽管大家普遍接受的是铵根和硝酸根的感知和信号传导涉及不同组分物质, 但是相互调控的通路可能仍然存在, 例如, CIPK23在激活AtNPF6.3抑制AtAMT1s的表达中起调控作用(Straub等2017)。

氮素的吸收和同化过程中发生质子交换, 导致影响根系生长和氮素吸收的根际和细胞内的pH发生变化(Fan等2016; Pacheco-Villalobos等2016)。在水稻中已分离出1个细胞溶质pH敏感型硝酸根转运蛋白OsNRT2.3b, 然而关于其他物种的同源基因在氮源形式和氮素浓度的改变过程中是否发挥类似的作用尚不清楚。此外, 光信号, 比如拟南芥中的HY5和隐花色素1 (CRY1)以及蓝光受体调控依氮型的根系的生长和花发育过程(Chen等2016; Yuan等2016), 但是水稻中是否存在类似的作用机制尚不清楚。最近研究发现, 水稻OsCEP多肽对生长起负调控作用(Sui等2016), 但是, 关于OsCEPs能否参与氮素信号通路尚不清楚。

氮素作为重要信号分子调节植物生长发育和逆境响应等多个过程。目前, 氮素信号通路中的部分感受器、转录因子和下游基因等正逐步得到解析, 但整个信号网络还存在大量空白。总之, 一方面, 研究者将来应该更深入地研究关于氮素信号通路中移动信号分子(如: 多肽、microRNA、lncRNA和circRNA)的作用; 另一方面, 研究者应该利用系统生物学方法着重探索作物中氮素感知的新的信号物质。这不仅为植物氮素利用遗传改良奠定良好的理论基础, 而且将为农业生产中低耗能高环保的氮肥施用提供有力的技术支持。

参考文献(References)

- Araus V, Vidal EA, Puelma T, et al (2016). Members of BTB gene family of scaffold proteins suppress nitrate uptake and nitrogen use efficiency. *Plant Physiol*, 171: 1523–1532
- Bellegarde F, Gojon A, Martin A (2017). Signals and players in the transcriptional regulation of root responses by local

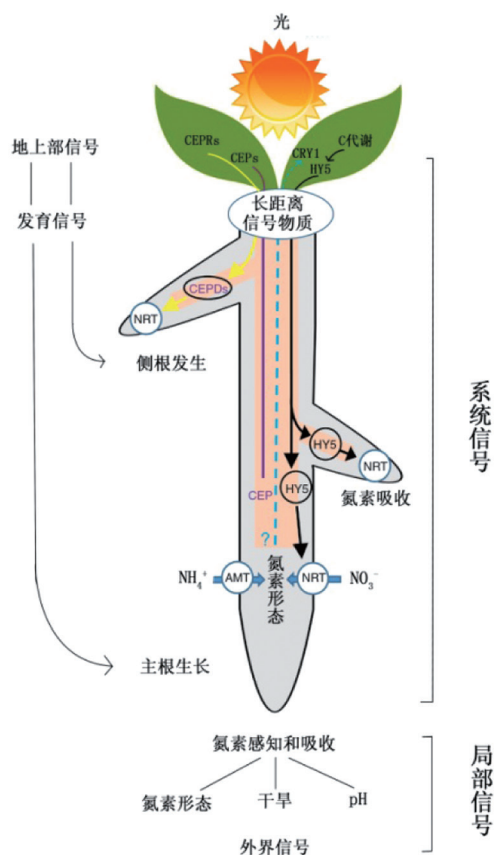


图1 植物中关于氮素感知和吸收的局部信号和系统信号网络
Fig.1 Scheme of the potential coordination of local and systemic signals on N sensing and signaling
根据Xuan等(2017)改画。

- and systemic N signaling in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 68: 2553–2565
- Bouguyon E, Brun F, Meynard D, et al (2015). Multiple mechanisms of nitrate sensing by *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.1. *Nat Plant*, 1: 15015
- Bouguyon E, Perrine-Walker F, Pervent M, et al (2016). Nitrate controls root development through posttranscriptional regulation of the NRT1.1/NPF6.3 transporter/sensor. *Plant Physiol*, 172: 1237–1248
- Castaings L, Camargo A, Pocholle D, et al (2009). The nodule inception-like protein 7 modulates nitrate sensing and metabolism in *Arabidopsis*. *Plant J*, 57: 426–435
- Chen J, Fan X, Qian K, et al (2017). *pOsNAR2.1:OsNAR2.1* expression enhances nitrogen uptake efficiency and grain yield in transgenic rice plants. *Plant Biotechnol J*, 15: 1273–1283
- Chen X, Yao Q, Gao X, et al (2016). Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition. *Curr Biol*, 26: 640–646
- David LC, Dechorgnat J, Berquin P, et al (2014). Proanthocyanidin oxidation of *Arabidopsis* seeds is altered in mutant of the high-affinity nitrate transporter NRT2.7. *J Exp Bot*, 65: 885–893
- Fan X, Naz M, Fan X, et al (2017). Plant nitrate transporters: from gene function to application. *J Exp Bot*, 68: 2463–2475
- Fan X, Tang Z, Tan Y, et al (2016). Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 7118–7123
- Fang Z, Xia K, Yang X, et al (2013). Altered expression of the PTR/NRT1 homologue OsPTR9 affects nitrogen utilization efficiency, growth and grain yield in rice. *Plant Biotechnol J*, 11: 446–458
- Feng HM, Lu H, Wang HQ, et al (2017). Function analyses of rice nitrate transporter gene *OsNPF7.9* in nitrogen accumulation and transport. *Chin J Rice Sci*, 31: 457–464 (in Chinese with English abstract) [冯慧敏, 陆宏, 王汉卿等 (2017). 水稻硝酸盐转运蛋白基因*OsNPF7.9*在氮素积累和转运中的功能研究. *中国水稻科学*, 31: 457–464]
- Feng H, Yan M, Fan X, et al (2011). Spatial expression and regulation of rice high-affinity nitrate transporters by nitrogen and carbon status. *J Exp Bot*, 62: 2319–2332
- Ferreira LM, de Souza VM, Tavares OCH, et al (2015). *OsAMT1.3* expression alters rice ammonium uptake kinetics and root morphology. *Plant Biotechnol Rep*, 9: 221–229
- Guan PZ, Ripoll JJ, Wang RH, et al (2017). Interacting TCP and NLP transcription factors control plant responses to nitrate availability. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 2419–2424
- Han YL, Song HX, Liao Q, et al (2016). Nitrogen use efficiency is mediated by vacuolar nitrate sequestration capacity in roots of *Brassica napus*. *Plant Physiol*, 170: 1684–1698
- He MZ, Dijkstra FA (2014). Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis. *New Phytol*, 204: 924–931
- Ho CH, Lin SH, Hu HC, et al (2009). CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 138: 1184–1194
- Hu B, Wang W, Ou SJ, et al (2015). Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 47: 834–840
- Hu R, Qiu D, Chen Y, et al (2016). Knock-down of a tonoplast localized low-affinity nitrate transporter *OsNPF2.2* affects rice growth under high nitrate supply. *Front Plant Sci*, 7: 1529
- Léran S, Varala K, Boyer JC, et al (2014). A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants. *Trends Plant Sci*, 19: 5–9
- Lezhneva L, Kiba T, Feriaboutreliier AB, et al (2015). The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT2.5 plays a role in nitrate acquisition and remobilization in nitrogen-starved plants. *Plant J*, 80: 230–241
- Li C, Tang Z, Wei J, et al (2016a). The *OsAMT1.1* gene functions in ammonium uptake and ammonium-potassium homeostasis over low and high ammonium concentration ranges. *J Genet Genomics*, 43: 639–649
- Li G, Tillard P, Gojon A, et al (2016b). Dual regulation of root hydraulic conductivity and plasma membrane aquaporins by plant nitrate accumulation and high-affinity nitrate transporter NRT2.1. *Plant Cell Physiol*, 57: 733–742
- Li Y, Ouyang J, Wang YY, et al (2015). Disruption of the rice nitrate transporter *OsNPF2.2* hinders root-to-shoot nitrate transport and vascular development. *Sci Rep*, 5: 9635
- Li Z, Wang R, Gao Y, et al (2017). The *Arabidopsis* *CPSF30-L* gene plays an essential role in nitrate signaling and regulates the nitrate transporter gene *NRT1.1*. *New Phytol*, 216: 1205–1222
- Liu W, Sun Q, Wang K, et al (2016). Nitrogen Limitation Adaptation (NLA) is involved in source-to-sink remobilization of nitrate by mediating the degradation of NRT1.7 in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 214: 734–744
- Liu Y, von Wiren N (2017). Ammonium as a signal for physiological and morphological responses in plants. *J Exp Bot*, 68: 2581–2592
- Marche C, Roudier F, Castaings L, et al (2013). Nuclear retention of the transcription factor NLP7 orchestrates the early response to nitrate in plants. *Nat Commun*, 4: 1713
- Muller A, Schader C, Elhage NS, et al (2017). Strategies for feeding the world more sustainably with organic agriculture. *Nat Commun*, 8: 1290
- O'Brien JA, Vega A, Bouguyon E, et al (2016). Nitrate transport, sensing, and responses in plants. *Mol Plant*, 9: 837–856

- Ohkubo Y, Tanaka M, Tabata R, et al (2017). Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition. *Nat Plants*, 3: 17029
- Okamoto S, Shinohara H, Mori T, et al (2013). Root-derived CLE glycopeptides control nodulation by direct binding to HAR1 receptor kinase. *Nat Commun*, 4: 2191
- Okamoto S, Tabata R, Matsubayashi Y (2016). Long-distance peptide signaling essential for nutrient homeostasis in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 34: 35–40
- Pacheco-Villalobos D, Diaz-Moreno SM, van der Schuren A, et al (2016). The effects of high steady state auxin levels on root cell elongation in *Brachypodium*. *Plant Cell*, 28: 1009–1024
- Ranathunge K, El-kereamy A, Gidda S, et al (2014). *AMT1;1* transgenic rice plants with enhanced NH_4^+ permeability show superior growth and higher yield under optimal and suboptimal NH_4^+ conditions. *J Exp Bot*, 65: 965–979
- Reguera M, Peleg Z, Abdel-Tawab YM, et al (2013). Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. *Plant Physiol*, 163: 1609–1622
- Sonoda Y, Ikeda A, Saiki S, et al (2003). Feedback regulation of the ammonium transporter gene family *AMT1* by glutamine in rice. *Plant Cell Physiol*, 44: 1396–1402
- Straub T, Ludewig U, Neuhaeuser B (2017). The kinase CIPK23 inhibits ammonium transport in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 29: 409–422
- Suenaga A, Moriya K, Sonoda Y, et al (2003). Constitutive expression of a novel-type ammonium transporter *OsAMT2* in rice plants. *Plant Cell Physiol*, 44: 206–211
- Sui Z, Wang T, Li H, et al (2016). Overexpression of peptide-encoding *OsCEP6.1* results in pleiotropic effects on growth in rice (*O. sativa*). *Front Plant Sci*, 7: 228
- Tabata R, Sumida K, Yoshii T, et al (2014). Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. *Science*, 346: 343–346
- Xia X, Fan X, Wei J, et al (2015). Rice nitrate transporter OsNPF2.4 functions in low-affinity acquisition and long-distance transport. *J Exp Bot*, 66: 317–331
- Xu N, Wang R, Zhao L, et al (2016). The *Arabidopsis* NRG2 protein mediates nitrate signaling and interacts with and regulates key nitrate regulators. *Plant Cell*, 28: 485–504
- Xuan W, Band LR, Kumpf RP, et al (2016). Cyclic programmed cell death stimulates hormone signaling and root development in *Arabidopsis*. *Science*, 351: 384–387
- Xuan W, Beeckman T, Xu G (2017). Plant nitrogen nutrition: sensing and signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 39: 57–65
- Yan D, Vanathy E, Vivian C, et al (2016). NIN-like protein 8 is a master regulator of nitrate-promoted seed germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 7: 13179
- Yan M, Fan XR, Feng HM, et al (2011). Rice OsNAR2.1 interacts with OsNRT2.1, OsNRT2.2 and OsNRT2.3a nitrate transporters to provide uptake over high and low concentration ranges. *Plant Cell Environ*, 34: 1360–1372
- Yang SY, Hao DL, Cong Y, et al (2015). The rice OsAMT1.1 is a proton-independent feedback regulated ammonium transporter. *Plant Cell Rep*, 34: 321–330
- Yu CY, Liu YH, Zhang AD, et al (2015). MADS-box transcription factor OsMADS25 regulates root development through affection of nitrate accumulation in rice. *PLoS ONE*, 10: e0135196
- Yu CY, Su S, Xu YC, et al (2014). The effects of fluctuations in the nutrient supply on the expression of five members of the AGL17 clade of MADS-Box genes in rice. *PLoS ONE*, 9: e105597
- Yuan S, Zhang Z, Zheng C, et al (2016). *Arabidopsis* cryptochrome 1 functions in nitrogen regulation of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 7661–7666
- Zhong L, Chen D, Min D, et al (2015). AtTGA4, a bZIP transcription factor, confers drought resistance by enhancing nitrate transport and assimilation in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun*, 457: 433–439

Advances in nitrogen nutrition sensing and signaling in plants

LIU Li, LI Xiu-Jie, HAN Zhen, ZHANG Qing-Tian, LI Chen, TAO Ji-Han, LI Bo*

Shandong Institute of Pomology, Taian, Shandong 271000, China

Abstract: Nitrogen is an important nutrient and signal substance in plants. In response to external nitrogen (N) supplies, plants can stimulate complex regulatory networks for regulating the uptake and utilization of N. In this review, we highlight novel N-responsive sensors, transporters, and signaling molecules recently identified in plants, and emphasize their potential roles in N sensing and signaling. N sensing is a process of many external factors as local signals to stimulate the long-distance mobile signals to coordinate systemic signaling. Understanding this complex signal regulatory network will provide a foundation for the development of novel strategies to increase the root N acquisition efficiency under varying N conditions for plants.

Key words: nitrogen; sense; signal; long distance signals

Received 2018-08-01 Accepted 2018-09-17

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31801930), the Shandong Agricultural Major Application Technology Innovation Project in 2017 and the Key Research and Development Projects in Shandong Province (2016ZDJS10A01).

*Corresponding author (sdtalibo@163.com).