



作物养分高效的 生理基础与遗传改良

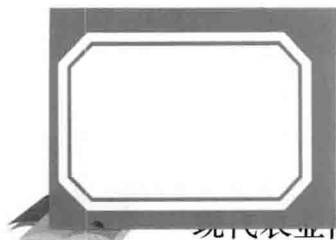
Physiological Basis and Genetic Improvement of Nutrient Use Efficiency in Crops

米国华 陈范骏 张福锁 编著



中國農業大學出版社

CHINA AGRICULTURAL UNIVERSITY PRESS



现代农业高新技术成果丛书

国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

作物养分高效的生理 基础与遗传改良

Physiological Basis and Genetic Improvement of
Nutrient Use Efficiency in Crops

米国华 陈范骏 张福锁 编著



中国农业大学出版社
• 北京 •

内 容 提 要

提高肥料利用率的重要途径之一是通过遗传改良提高作物的养分效率,选育高产与养分高效协同的作物新品种。本书以作物生产中最重要 3 个元素——氮、磷、钾为重点,论述了作物高效吸收利用养分的生理基础,作物适应养分胁迫的形态、生理与分子机制,作物养分效率的基因型差异及其生理机制,作物养分高效性状的遗传机制与数量性状位点,作物养分高效的遗传改良与转基因育种等。全书总结了该领域国内外最新研究进展,可供从事植物营养学、环境植物学、作物栽培学及作物育种学相关研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

作物养分高效的生理基础与遗传改良/米国华,陈范骏,张福锁编著. —北京:
中国农业大学出版社,2012.6
ISBN 978-7-5655-0492-1

I. ①作… II. ①米… ②陈… ③张… III. ①作物-栽培-土壤有效养分-研究
IV. ①S506.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 029233 号

书 名 作物养分高效的生理基础与遗传改良
作 者 米国华 陈范骏 张福锁 编著

策划编辑 孙 勇

封面设计 郑 川

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路 2 号

电 话 发行部 010-62818525,8625

编辑部 010-62732617,2618

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2012 年 6 月第 1 版 2012 年 6 月第 1 次印刷

规 格 787×1 092 16 开 13 印张 318 千字

定 价 88.00 元

责任编辑 孙 勇

责任校对 王晓凤 陈 莹

邮政编码 100193

读者服务部 010-62732336

出 版 部 010-62733440

e-mail cbsszs@cau.edu.cn

图书如有质量问题本社发行部负责调换

现代农业高新技术成果丛书

编审指导委员会

主 任 石元春

副主任 傅泽田 刘 艳

委 员 （按姓氏拼音排序）

高旺盛 李 宁 刘庆昌 束怀瑞

佟建明 汪懋华 吴常信 武维华

出版说明

瞄准世界农业科技前沿,围绕我国农业发展需求,努力突破关键核心技术,提升我国农业科研实力,加快现代农业发展,是胡锦涛总书记在 2009 年五四青年节视察中国农业大学时向广大农业科技工作者提出的要求。党和国家一贯高度重视农业领域科技创新和基础理论研究,特别是 863 计划和 973 计划实施以来,农业科技投入大幅增长。国家科技支撑计划、863 计划和 973 计划等主体科技计划向农业领域倾斜,极大地促进了农业科技创新发展和现代农业科技进步。

中国农业大学出版社以 973 计划、863 计划和科技支撑计划中农业领域重大研究项目成果为主体,以服务我国农业产业提升的重大需求为目标,在“国家重大出版工程”项目基础上,筛选确定了农业生物技术、良种培育、丰产栽培、疫病防治、防灾减灾、农业资源利用和农业信息化等领域 50 个重大科技创新成果,作为“现代农业高新技术成果丛书”项目申报了 2009 年国家出版基金项目,经国家出版基金管理委员会审批立项。

国家出版基金是我国继自然科学基金、哲学社会科学基金之后设立的第三大基金项目。国家出版基金由国家设立、国家主导,资助体现国家意志、传承中华文明、促进文化繁荣、提高文化软实力的国家级重大项目;受助项目应能够发挥示范引导作用,为国家、为当代、为子孙后代创造先进文化;受助项目应能够成为站在时代前沿、弘扬民族文化、体现国家水准、传之久远的国家级精品力作。

为确保“现代农业高新技术成果丛书”编写出版质量,在教育部、农业部和中国农业大学的指导和支持下,成立了以石元春院士为主任的编审指导委员会;出版社成立了以社长为组长的项目协调组并专门设立了项目运行管理办公室。

“现代农业高新技术成果丛书”始于“十一五”,跨入“十二五”,是中国农业大学出版社“十二五”开局的献礼之作,它的立项和出版标志着我社学术出版进入了一个新的高度,各项工作迈上了新的台阶。出版社将以此为新的起点,为我国现代农业的发展,为出版文化事业的繁荣做出新的更大贡献。

中国农业大学出版社

2010 年 12 月

序 言

预计到 2030 年世界人口将增长约 40%，超过 80 亿，但全球范围内用于粮食生产的可耕地面积仅能增加 7%。受能源、资源等因素限制，化肥价格急剧攀升，在提高作物产量的同时提高养分资源利用效率是当前国际上农业可持续发展的研究热点，是人类面临的最大的科学挑战之一。

培育高产与养分高效协同的作物新品种，是解决上述问题的重要途径之一。科学家很早就注意到养分效率受遗传控制，但对这一性状的研究从 20 世纪 70 年代才逐步开始。我国从 20 世纪 90 年代开始加强了这一领域的研究。进入 21 世纪，随着植物营养分子生物学的发展及转基因技术的不断完善，养分高效生理基础及遗传改良研究得到极大的促进。短短十几年间，养分效率基因型差异、作物适应养分胁迫的生理与分子机制、养分信号传递途径、养分高效数量性状位点(QTL)定位、养分高效基因分离与转基因育种等方面积累了大量的新知识。国家自然科学基金委将这一研究领域连续列入“九五”、“十五”、“十一五”重大项目，科技部攀登计划、国家重点基础研究规划(973 计划)连续立项资助该领域的研究，养分高效转基因育种也被列入国家中长期研究规划，显示了我国对这一研究领域的高度重视。迄今为止，我国养分高效生理与遗传研究领域已经在国际上占有重要地位，因此，很有必要及时将相关研究进展加以总结，以利更好地开展工作。这也是写作本书的初衷。

虽然作物正常生长的必需元素多达十几种，但从作物栽培及育种的需求出发，培育氮、磷、钾养分高效品种具有最实际的价值。因此，本书以氮、磷、钾元素为重点，论述了作物高效吸收利用养分的生理基础，作物适应养分胁迫的形态、生理与分子机制，作物养分效率的基因型差异及其生理机制，作物养分高效性状的遗传机制与数量性状位点，作物养分高效的遗传改良与转基因育种等。这些内容横跨了植物营养学、植物分子生物学、作物栽培学、作物分子遗传育种以及土壤学等领域。本书力求将这些不同研究领域上的知识融会贯通，在作物学的大背景下来审视生理与分子生物学过程的意义。本书也力求反映国内外同行在该领域的贡献，但由于作者的学识及写作时间所限，只能是抛砖引玉，不足之处，请予以谅解，并期待广大同行的批评指正。

本书第 1 章、第 2 章、第 3 章分别由袁力行教授、廖红教授和施卫明教授审阅，对于他们提出的宝贵建议，作者深表感谢。

作者多年从事作物养分高效生理基础与遗传改良领域的研究,其间得到了国家自然科学基金委重大项目与面上项目、科技部 973 计划等项目的资助,在此一并致以感谢。

米国华

2011 年 8 月

目 录

第 1 章 作物氮效率的生理基础与遗传改良	1
1.1 土壤氮、氮肥与作物的氮效率	1
1.2 氮素吸收、代谢与转运的生理与分子生物学基础	4
1.2.1 氮素吸收与调节机制	4
1.2.2 氮素同化与调节机制	12
1.2.3 氮的转运与再利用的调节机制	13
1.3 植物对低氮的反应	17
1.3.1 植物对缺氮的生理学反应	18
1.3.2 根系生长对氮素供应的反应	21
1.3.3 植物对低氮反应的信号途径	25
1.4 作物氮高效的生理机制	30
1.4.1 氮高效获取	32
1.4.2 氮素生理利用效率	38
1.5 作物氮高效及其相关性状的遗传机制	42
1.5.1 氮效率及相关性状的遗传控制	42
1.5.2 氮效率及相关性状的分子标记	43
1.6 作物氮高效遗传改良	46
1.6.1 高产育种过程中产量及氮效率相关性状的变化	46
1.6.2 氮高效种质资源筛选与氮高效育种	48
参考文献	57
第 2 章 作物磷效率的生理基础与遗传改良	73
2.1 土壤-植物系统中的磷	73
2.2 植物对低磷胁迫的响应机制	75
2.2.1 根系生理反应	75
2.2.2 根系形态反应	81
2.2.3 植物体内磷的高效利用	85

2.2.4 磷饥饿响应的分子机制	86
2.3 作物对低磷的生理与形态学反应	93
2.3.1 生理生化反应	93
2.3.2 根系形态学反应	95
2.3.3 植株水平上对缺磷的反应	98
2.4 作物磷效率的基因型差异及生理学机制	99
2.4.1 小麦	99
2.4.2 玉米	104
2.4.3 水稻	107
2.4.4 菜豆与大豆	108
2.4.5 花生等豆科作物	109
2.4.6 油菜	110
2.5 作物磷效率及其相关性状的遗传机制	111
2.5.1 磷效率的数量遗传学	111
2.5.2 磷效率的细胞遗传学	121
2.5.3 磷效率的分子遗传学	122
2.6 作物磷效率的遗传改良	125
2.6.1 筛选条件	125
2.6.2 辅助选择指标	127
2.6.3 磷高效常规育种	130
2.6.4 磷高效转基因育种	130
参考文献	134
第3章 作物钾效率的生理基础与遗传改良	153
3.1 土壤与植物系统中的钾	153
3.2 钾素吸收的生理与分子生物学基础	157
3.2.1 钾吸收的生理学	157
3.2.2 钾吸收的分子机制	160
3.2.3 作物对钾的吸收规律	163
3.3 植物对低钾的反应	166
3.3.1 植物缺钾症状	166
3.3.2 根系生理与形态反应	166
3.3.3 光合产物运输	167
3.3.4 光合作用	168
3.3.5 活性氧	169
3.4 植物适应低钾胁迫的生理机制	170
3.4.1 钾吸收效率	170
3.4.2 钾利用效率	172
3.5 植物适应低钾胁迫的信号系统	175
3.6 作物钾效率的基因型差异与生理机制	176

3.6.1 水稻	178
3.6.2 玉米	178
3.6.3 小麦	180
3.6.4 其他作物	181
3.7 作物钾高效遗传信息及遗传改良	183
参考文献	188

第1章

作物氮效率的生理基础与遗传改良

1.1 土壤氮、氮肥与作物的氮效率

耕地土壤表层中的全氮含量一般介于 0.03%~0.4% (Tisdale *et al.*, 1985)。土壤氮可分为无机氮与有机氮,其中有机氮比例占 95%以上。有机氮包括蛋白质、游离氨基酸、氨基糖和其他未确定的化合物。无机氮化合物包括铵态氮(NH_4^+)、亚硝态氮(NO_2^-)、硝态氮(NO_3^-)、氧化亚氮(N_2O)、氧化氮(NO)和单质氮(N_2)。铵态氮、亚硝态氮和硝态氮占土壤全氮的 2%~5%,是构成土壤氮素供应的主要形态,主要来自于土壤有机质的好气分解(矿化)或肥料。在好气和 pH 大于 5.5 的土壤条件下,土壤氮素以硝态氮为主。以尿素、磷二铵等形式施入土壤的氮肥,会在短时间内转化为硝态氮。在 5~35 °C 范围内,温度每升高 10 °C,硝化作用增加 2 倍。除了被土壤微生物吸收利用外,硝酸盐可以在土壤中转化为多种形态,如被反硝化为氧化氮、氧化亚氮等。铵态氮带正电荷,易被晶格膨胀型黏粒固定。固定在晶格中的铵可以被钙、镁、钠、氢阳离子置换出来(但不能被钾离子置换,因为钾离子使晶格收缩),因此在土壤中迁移速率很慢,不易淋失损失。硝态氮带负电荷,不能被土壤胶体和黏土矿物所吸附,因此容易随水移动。这虽然易被植物吸收,但也容易造成向土壤深层的淋失,尤其是在降雨和灌溉过多的情况下。研究表明,施氮量与硝态氮淋洗存在线性相关。与小麦等越冬作物相比,生长于夏季多雨季节的玉米,硝态氮淋洗的可能性更高。

通常认为,作物当季的平均氮肥利用率仅为 30%~40% (朱兆良和张福锁, 2010; Raun and Johnson, 1999)。未被作物吸收的氮素可能被土壤固定(转化为有机氮)、淋失到土壤深层、以铵或氮氧化物形态挥发到大气中等(图 1.1, 表 1.1)。在我国,水稻、小麦和玉米的氮肥农学效率[(施肥产量-空白产量)/施肥量]分别为 10.4、8.10 和 9.8 kg/kg,氮肥利用率分别为 28.3%、28.2%和 26.1% (张福锁等, 2008)。优化氮肥投入技术、减少氮肥在土壤中的损失,可以有效地提高氮肥利用率。这些技术包括氮肥总量控制、分期调控、水肥一体化技术、测土配方施肥以及新型肥料使用等。除此之外,选育具有较高氮效率的作物新品种——氮高效作物品种,是另一条提高氮肥利用率的途径。

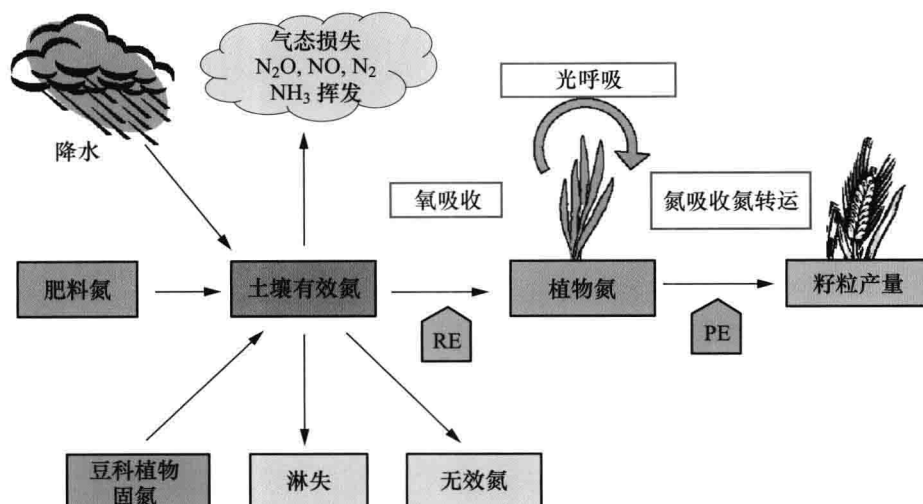


图 1.1 土壤-植株体系中氮素的去向 (Good *et al.*, 2004)

注: PE 为氮素生理利用效率; RE 为氮吸收效率。

表 1.1 华北平原小麦-玉米轮作体系中氮肥的去向 (巨晓棠等, 2010)

氮肥去向	冬小麦			夏玉米		
	样本数	范围/%	平均值/%	样本数	范围/%	平均值/%
作物吸收	33	6.8~44.9	21.8	23	2.3~38.3	10.2
土壤残留	10	13.4~50.2	15.3	4	32.0~65.4	28.6
氮挥发	6	3.6~16.0	17.0	7	4.8~37.0	20.7
淋洗	7	7.0~36.7	19.8	11	3.7~77.7	31.3
硝化-反硝化	5	0.0~1.6	0.5	14	0.0~6.7	0.3

在各种各样的文献中,氮效率(nitrogen use efficiency)(或者说氮效率指标)的定义很多,这取决于研究者关心的目标(经济效益、氮肥回收、土壤氮利用)及研究的层次(生理机制、作物生理学、农学)的不同。如此多的定义往往使从事氮效率遗传改良的科学家无所适从。实际上,效率本身是指将“投入”高效地转化为“产出”,或者在相同的“产出”中最小化“投入”。从作物生产的角度出发,农民所关心的目标只有一个,就是“少施氮肥,多产粮食”。因此,氮高效品种是在低氮投入条件下较高产的品种 (Anbessa *et al.*, 2010)。参考 Moll 等(1992)的提法,将氮效率定义为单位施氮量下的作物产量,也就是氮肥偏生产力(partial fertilizer productivity, PFP),对于指导氮效率遗传改良,具有最大的可操作性。如果能测定土壤自身氮素供应潜力,最好将氮效率定义为单位土壤供氮量(土壤基础氮+肥料氮)下的作物产量 (Anbessa *et al.*, 2009)。但由于土壤氮素的供应潜力很难量化,实际上不可行。而且对于氮效率遗传改良工作而言,所有供试材料是在同一种土壤条件下进行相对评价,因此,没有必要把土壤基础供氮能力考虑在内。实质上,在不同土壤条件下得到的不同材料的评价结果,往往很难进行比较。这是因为,氮效率的最终衡量标准是降低氮肥投入条件下的作物产量,而产量不只决定于土壤中的氮素水平,而且与其他土壤物理化学特性(以及气候条件)密切相关。

绿色革命及近代育种的一个重要成果,是通过株高的降低提高了植株的抗倒伏性,从而更能发挥氮肥的增产作用。从这个意义上说,育种的结果实际上提高了高氮投入条件下的氮效率。同时,育种极大地提高了作物的综合抗逆性,这也在一定程度上间接地提高了低氮投入条件下作物的适应能力,这就是为什么有些作者认为育种提高了“氮效率”的原因。然而,氮效率遗传改良的真正目标是在这些基础上,进一步提高单位氮肥投入下的作物产量,这包括以下 3 方面的含义(图 1.2):

(1) 在现有氮肥投入水平不变的前提下,相对于所有供试品种的平均产量,产量增加至少 10% 以上;实质上提高产量潜力。

(2) 保持现有产量水平前提下,将氮肥投入减少至少 10% 以上;实质上提高节肥潜力。

(3) 在极度低氮条件下,提高作物的绝对产量,也就是“耐低氮(low-N tolerance)”。

以上划分只是为了研究的需要,对于一个特定品种而言,很有可能同时具备以上两种或者全部特征,这当然是一个育种家最理想的育种目标。

在特定氮素供应量条件下,氮效率可分解为两个部分:一是氮素吸收效率(nitrogen uptake efficiency, NUpE);二是植株体内的氮素利用效率(nitrogen utilization efficiency, NUtE),也称为氮生理利用效率(physiological efficiency, PE)。在相同的生长条件下,氮素吸收效率可以用植株总吸氮量来表示。在营养生长期,氮素利用效率可以用单位吸氮量产生的干物质重量来表示,也就是植株氮浓度的倒数。在成熟期,氮素利用效率用单位吸氮产生的籽粒产量来表示。

需要注意的是,氮素利用效率(NUtE)这个概念描述的是一个阶段植株生长的结果,并不能准确地阐明植株体内氮素利用的机理。在生理及生物化学水平上,同一物种的不同基因型或不同养分处理间,养分的行为是基本相同的,因此,氮素利用效率也不应有显著的差异。但是在植株水平上,由于氮素在器官间的分配规律不同,则氮素利用效率可能会不同。比如在相同的吸氮量条件下,如果一个基因型将氮素优先分配于根系生长,可能增加吸氮量,进而促进地上部的生长,而在另一个基因型中,氮素向根系的分配比例较低,则其根系生长较差,在相同的时间内吸氮量和植物生物量都较低。但如果用单位地上部吸氮量生产的地上部植株干物质重量来计算氮素利用效率,则这两个基因型的氮素利用效率的数值不会有多大差异。再比如,如果两个基因型在成熟期具有相同的吸氮量和籽粒产量,则二者计算出的氮素利用效率数值相同,但二者营养器官的氮素转运效率可能有很大差异,一个基因型可能把更多氮素再分配到了籽粒中,另一个可能把更多的氮素留在了茎叶中。所以,要慎重使用氮素利用效率这个概念。

很显然,将低氮下的作物产量作为氮效率的指标,其中的生理机制包括了两个方面:一方面是组成型的,也就是通过生长势(生长量)的增加达到耐低氮能力和产量的增加,这在传统育

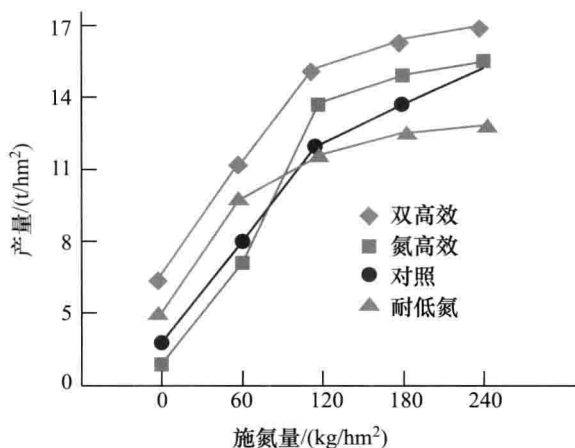


图 1.2 根据氮肥效应曲线划分氮高效品种与耐低氮品种

种过程中不断得到改善(Ortiz-Monasterio *et al.*, 1997; Tollenaar and Lee, 2002; Muurinen *et al.*, 2006);另一方面是特异性的,也就是通过对低氮的特异性生理与形态学反应,进一步增加低氮胁迫下的产量。在生理学层面上,人们比较关注后者,因此很多作者用低氮供应下的相对产量(或者相对化的生理指标)作为衡量氮效率的指标。无论何种研究目的,都应该与正常供氮条件下的产量配合使用,才更有价值。否则,有可能会选择到那些生长缓慢、地上部对氮养分需求少的基因型。

1.2 氮素吸收、代谢与转运的生理与分子生物学基础

氮素高效利用可分为两个阶段。在营养生长期,氮素高效主要表现为生物量的增加,这决定于植物对氮的吸收、贮藏及同化氨基酸的效率。此时,正在生长的叶片、茎和根是氮素的主要库。对大多数作物而言,虽然铵态氮和少量硝态氮在根中同化,但叶片是无机氮的主要同化器官。根系吸收的硝态氮主要在叶片中同化氨基酸,合成植物生命活动需要的蛋白质和酶,进而控制光合作用、物质生产及生物量的增长。在生殖生长期,氮素高效利用主要表现为产量的增加和籽粒蛋白质含量的增加。这不仅涉及氮素的吸收与同化,更重要的还表现在营养器官中氮素的再转移与再利用(图 1.3)。此时,除了根系吸收外,茎叶成为氮素的供给源器官,但叶片还同时担负着光合作用的任务,如何协调根中氮素吸收、叶中氮素的转运与稳定光合物质生产,并在稳定籽粒蛋白质含量的前提下提高产量,是实现高产与氮高效协同的关键因素。本章主要论述氮素吸收、同化与转运的生理控制机制。

1.2.1 氮素吸收与调节机制

在好气条件下,土壤中氮素的主要形态是硝酸盐,土壤铵的含量很低,很少超过 $50 \mu\text{mol/L}$,仅为硝酸盐的 $1/1\ 000 \sim 1/10$ (Marschner, 1995)。但在淹水、酸性土壤及冷凉土壤环境中,由于硝化作用被抑制,铵成为重要的氮素养分形态(Marschner, 1995)。在稻田淹水条件下,铵是主要氮素形态,但在水稻根表面,很大一部分铵被还原为硝酸盐,以硝态氮的形态吸收(Kirk and Kronzucker, 2005)。

1.2.1.1 硝酸盐的吸收、贮存与长距离运输

由于硝酸盐带有负电荷,植物吸收硝酸盐是逆电化学势的过程。业已证明,每吸收 1 个单位硝态氮,同时要吸收 2 个单位的质子。质子来源于根细胞膜上的 H^+ -ATP 酶。根细胞膜上存在 3 种类型的硝酸盐转运系统,一是组成型高亲和力硝酸盐转运系统(constitutive high-affinity transport system, cHATS),二是诱导型硝酸盐转运系统(inducible high-affinity transport system, iHATS),三是低亲和力硝酸盐转运系统(low-affinity transport system, cHATS)。当土壤硝酸盐浓度小于 1 mmol/L 时,植物对氮素吸收主要依靠高亲和力吸收系统,这两个系统的吸收动力学曲线都具有饱和吸收的特征。而且 iHAT 的活性需要外界硝酸盐的诱导,其吸收动力学的 K_m 值约为 $5 \mu\text{mol/L}$ (图 1.4)。当土壤硝酸盐浓度超过 1 mmol/L 时,植物依靠低亲和力吸收系统吸收氮素,其吸收动力学 K_m 值约为 5 mmol/L (Tsay *et al.*, 2011)。此时高亲和力吸收系统通常处于抑制状态,作用较小(Crawford and Glass, 1998;

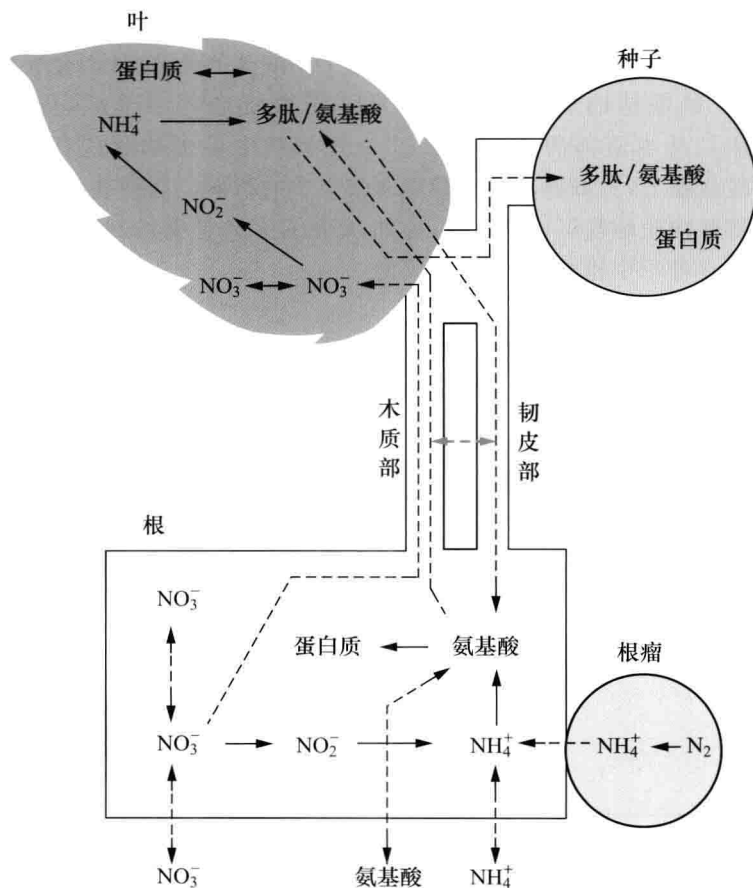


图 1.3 植株中氮素吸收、同化与再利用模式图 (Williams and Miller, 2001)

Miller *et al.*, 2007)。

硝酸盐吸收系统依赖细胞膜上的硝酸盐转运蛋白进行。硝酸盐转运蛋白分为高亲和力硝态氮转运蛋白(NRT2)和低亲和力转运蛋白(NRT1)两大家族。每个蛋白家族都有多个基因家族成员。在模式植物拟南芥中,已经发现有 7 个基因编码 NRT2 蛋白,而编码 NRT1 的基因有 53 个。不同的成员的功能具有时空特异性(图 1.5)。其中控制根系氮素吸收的主要转运蛋白是 NRT2.1、NRT2.2、NRT1.1 和 NRT1.2。研究发现,NRT2 的功能需要另一个蛋白 NAR2 的配合,在拟南芥中有两个 NAR2 基因,分别为 *AtNAR2.1* 和 *AtNAR2.2*,它们也被称为 NRT3.1 和 NRT3.2,但它们自身并不具有运输硝酸盐的功能。在 NRT1 家族中,NRT1.1 是一个例外,它具有双亲和力,可以在高、低硝态氮浓度范围内起作用,被认

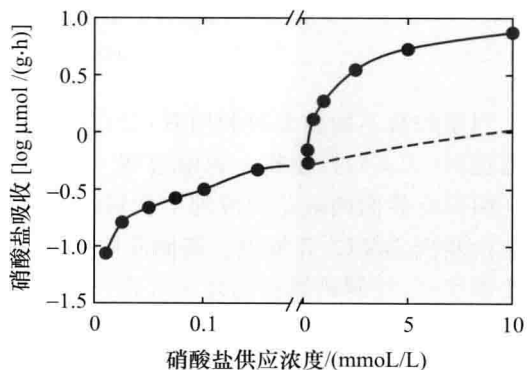


图 1.4 植物中的双相硝酸盐吸收系统 (Tsay *et al.*, 2011)

为根系是对外界硝酸盐信号的感应器(nitrate sensor)。NRT1.4 主要在叶柄中表达,可能参与叶片中硝酸盐的贮存;NRT1.5 可能负责根细胞中硝酸盐的外流,从而介导硝酸盐向木质部装载;NRT1.6 负责硝酸盐向胚中的运输;NRT1.7 负责老叶中硝酸盐向韧皮部的装载;NRT1.8 负责硝酸盐从木质部的卸载;NRT1.9 在伴胞中促进硝酸盐在韧皮部中的运输, NRT2.7 定位在液泡膜上,负责种子中硝酸盐向液泡中的积累。这些基因功能的鉴定,极大地丰富了人们对植物体内硝酸盐运输的认识,比如,硝酸盐从木质部的卸载、在韧皮部运输、支持胚的早期发育以及在种子中积累,以前均不清楚。

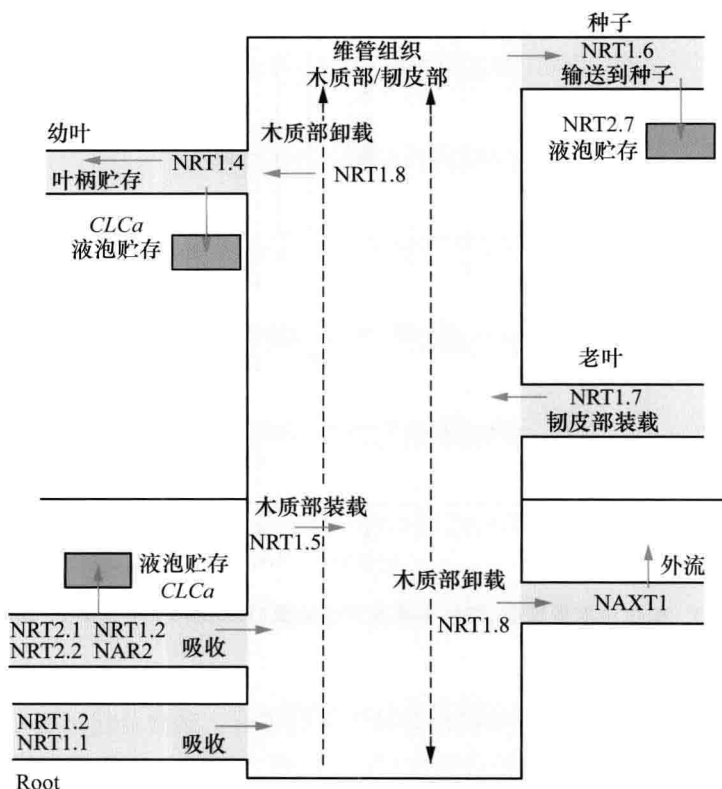


图 1.5 植物中的硝酸盐运输及硝酸盐转运蛋白(NRT)的功能
(Dechorgnat *et al.*, 2011)

当硝酸盐不能被及时利用时,会在液泡中贮存。在叶片细胞的液泡膜上存在一种氯离子通道蛋白(CLC),控制这一运输过程。在拟南芥中有 7 个基因编码 CLC 蛋白,其中 *CLCa* 已被证明具有控制硝酸盐向液泡中积累的功能(图 1.5, 图 1.6)。在种子中,控制硝酸盐积累的蛋白由基因 *NRT2.7* 编码。细胞质中的不能利用的硝酸盐也可能向细胞外外流(efflux),而且比例很高,控制硝酸盐的外流过程可能是通过 *NAXT1* 蛋白介导的。

随着基因组测序的完成,在不同植物中发现了很多的硝酸盐转运蛋白(Plett *et al.*, 2010)(图 1.7 至图 1.9)。在水稻中,NRT1 家族有 80 个成员,NRT2 家族有 4 个成员,NAR 有两个成员(Tsay *et al.*, 2007)。其中,在 mRNA 水平上,*OsNRT2.3* 可拼接为 *OsNRT2.3a* 和 *OsNRT2.3b*。*OsNAR2.1* 与 *OsNRT2.1/2.2*、*OsNRT2.3a* 互作调节硝酸盐的吸收(Feng *et*

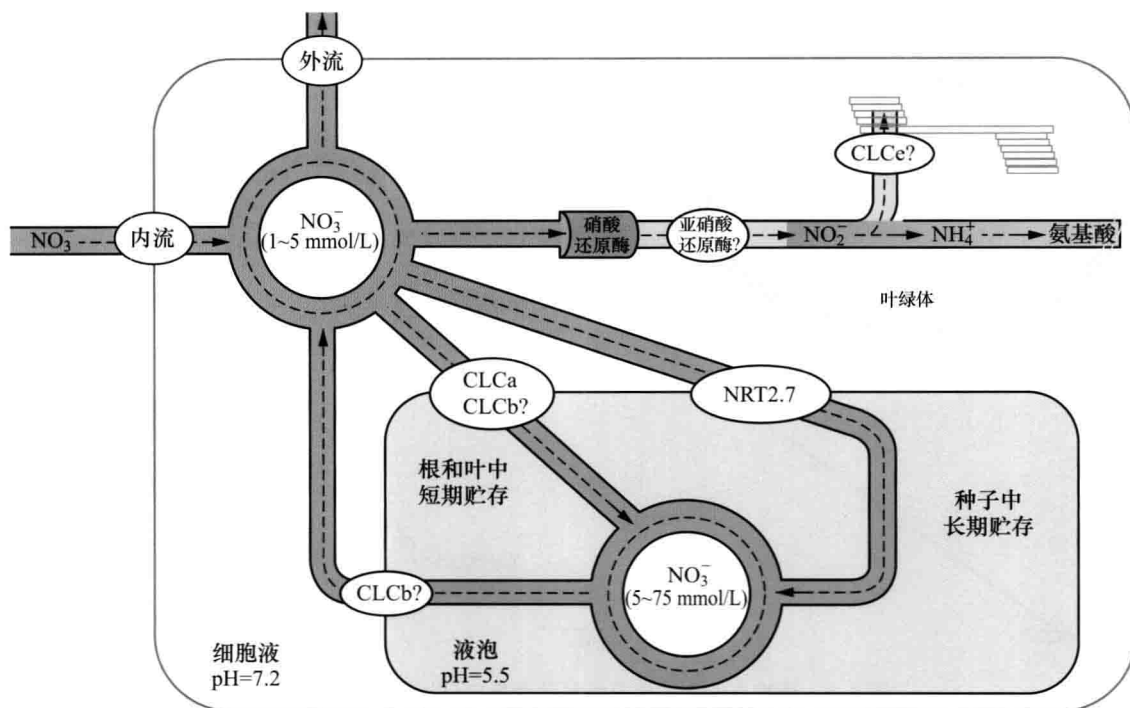


图 1.6 细胞内硝酸盐的运输与贮存 (Dechorgnat *et al.*, 2011)

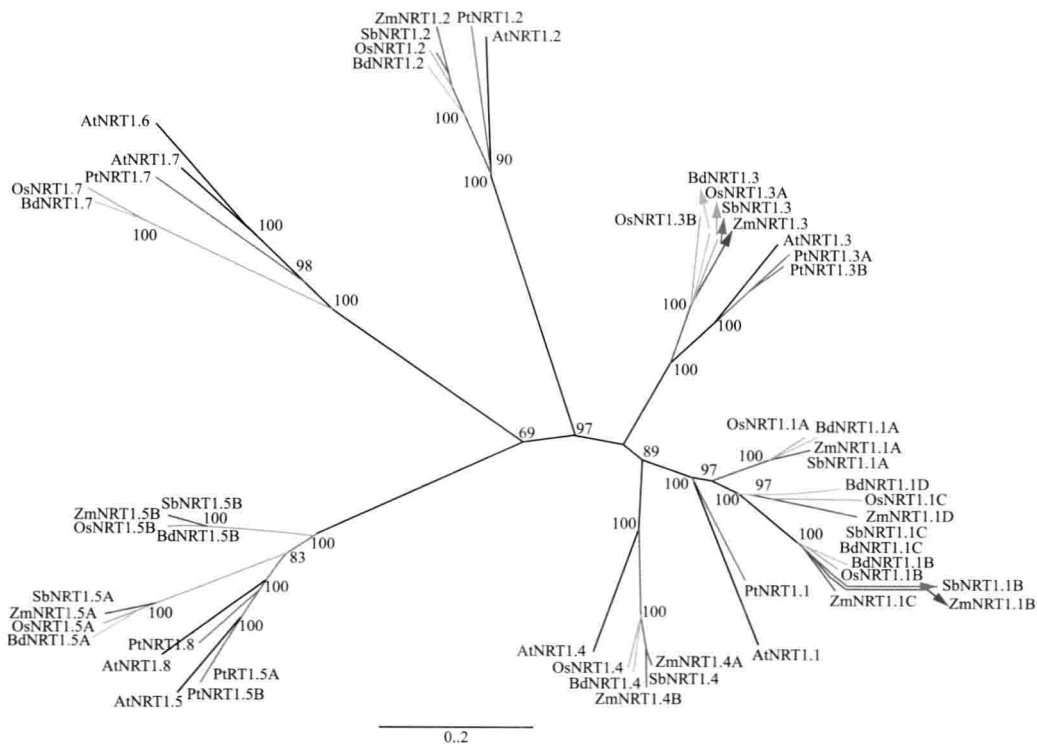


图 1.7 植物中 NRT1 家族的硝酸盐转运蛋白 (Plett *et al.*, 2010)

At: 拟南芥; Os: 水稻; Sb: 高粱; Zm: 玉米; Pt: 白杨; Brachypodium (Bd): 二穗短柄草。