青稞氮磷高效利用的分子调控机制研究进展与展望

魏玲玲[1]，羊海珍[1,3]，王玉林[1,3]，罗梦瑶[4]，曾兴权

（1.省部共建青稞和牦牛种质资源与遗传改良国家重点实验室，西藏 拉萨 850002；2.西藏自治区农牧科学院农业资源与环境研究所，西藏 拉萨 850002；3.西藏自治区农牧科学院农业研究所，西藏 拉萨 850002；4.武汉轻工大学，湖北 武汉 430023）

摘　要：氮和磷是限制青稞产量形成、品质稳定和高原农业绿色发展的关键矿质元素。青稞作为青藏高原代表性粮食作物，长期适应低温、强辐射、短生育期和土壤贫瘠等特殊生态环境，是解析作物低养分适应和养分高效利用机制的重要材料。近年来，青稞种质资源评价、基因组多样性解析、低磷材料筛选、水氮互作调控以及近缘大麦养分效率基因功能研究不断推进，为青稞氮磷高效利用机制解析提供了基础。系统梳理了青稞氮磷高效利用的概念内涵、评价指标与研究框架，重点综述了氮吸收与同化、磷获取与转运、磷饥饿响应、氮磷协同调控及根际微生物介导的养分获取机制，并结合水稻、拟南芥和普通大麦中的相关研究进展，讨论其对青稞低氮低磷适应研究的启示。青稞相关研究目前仍存在评价体系不统一、关键基因功能验证不足、多组学整合不充分和田间转化滞后等问题。未来应依托核心种质和高原代表性生态区，整合精准表型、群体基因组、多组学和基因编辑技术，构建青稞氮磷高效利用分子调控模型，并推动候选基因和优异单倍型向分子设计育种应用转化，为培育高产、优质、节肥和高原适应性强的青稞新种质提供支撑。

关键词：青稞；氮磷高效利用；氮磷协同调控；多组学；分子调控

中图分类号：S512.3　　**文献标识码**：A

Research progress and prospects on molecular regulation of efficient nitrogen and phosphorus utilization in hulless barley

Wei Lingling[1], Yang Haizhen[1,3], Wang Yulin[1,3], Luo Mengyao[4], Zeng Xingquan[1,2]

(1.State Key Laboratory of Hulless Barley and Yak Germplasm Resources and Genetic Improvement, Lhasa Xizang 850002, China; 2.Institute of Agricultural Resources and Environment, Xizang Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa Xizang 850002, China; 3.Institute of Agriculture, Xizang Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa Xizang 850002, China; 4.Wuhan Polytechnic University, Wuhan Hubei 430023, China)

Abstract: Nitrogen and phosphorus are critical mineral elements restricting yield formation, quality stability and green agriculture development on the Qinghai-Xizang Plateau. As a staple crop adapted to low temperature, intense radiation and infertile soil, hulless barley (*Hordeum vulgare* var. *nudum*) serves as an ideal material to explore crop low-nutrient adaptive mechanisms. Recent advances in germplasm evaluation, genome analysis, low-phosphorus germplasm screening, water-nitrogen interaction and barley nutrient-related gene function lay a solid research foundation. The concept connotation, evaluation index and research framework of efficient utilization of nitrogen and phosphorus in highland barley were systematically reviewed. Nitrogen uptake and assimilation, phosphorus acquisition and transport, phosphorus starvation response, synergistic regulation of nitrogen and phosphorus, and rhizosphere microbial—mediated nutrient acquisition mechanisms. Relevant findings in rice, *Arabidopsis thaliana* and cultivated barley are discussed to provide references for low-nitrogen and low-phosphorus adaptation research on hulless barley. Current research gaps include inconsistent evaluation standards, insufficient gene functional verification, inadequate multi-omics integration and delayed field application. Future research shall combine core germplasm and plateau ecological zones, integrate

收稿日期：2026-06-13

基金项目：西藏自治区重点研发计划项目（XZ202501ZY0029）。

作者简介：魏玲玲（1995—），女，博士，主要从事青稞遗传育种研究，E-mail：2233120002@ynnu.edu.cn。

通信作者：曾兴权（1975—），男，博士，研究员，主要从事青稞遗传育种研究，E-mail：xingquanz_2@taaas.org。

high-throughput phenotyping, population genomics, multi-omics and gene editing to construct molecular regulation models, and translate functional genes and elite haplotypes into molecular breeding for new high-yield, fertilizer-saving, plateau-adaptive hulless barley varieties.

Key words: *Hordeum vulgare* var. *nudum*; efficient nitrogen and phosphorus utilization; nitrogen-phosphorus synergy; multi-omics; molecular regulation

青稞 *Hordeum vulgare* L. var. *nudum*，又称裸大麦，是青藏高原最具代表性的粮食作物之一，长期适应高寒、强辐射、昼夜温差大和生育期较短的高原生态环境[1-3]。与普通大麦相比，青稞具有籽粒裸露、适应性强、β-葡聚糖等营养功能成分含量较高等特点，是青藏高原居民口粮、畜禽饲料、酿造和特色食品加工的重要原料[1,4-5]。随着青稞产业由传统口粮型向营养健康食品和农牧结合型产业拓展，青稞产量稳定性、品质一致性和绿色生产能力的要求不断提高[4-5]。

氮和磷是作物需求量大、限制作用强且投入成本较高的两类大量营养元素。氮是蛋白质、核酸、叶绿素及多种辅酶的重要组成成分，直接影响作物光合作用、分蘖发生、穗粒形成和籽粒蛋白积累；磷则是 ATP、核酸、磷脂和多种信号分子的关键组成部分，参与能量代谢、细胞膜结构维持、根系发育和同化物运输等过程[6-7]。传统高产栽培模式往往依赖较高化肥投入，但过量氮磷投入不仅提高生产成本，也会加剧土壤酸化、养分淋失、水体富营养化和温室气体排放等环境风险[7]。青藏高原农田生态系统较为脆弱，低温条件下土壤有机质分解和养分矿化过程受限，加之高原土壤氮磷有效性不足，容易形成作物生长的氮磷共同限制[8]。在青稞生产中，水分供应和施氮水平与产量形成、氮素积累转运及氮素利用效率密切相关，优化灌溉与施氮制度有助于提高青稞产量和氮素利用效率[9]。因此，提高青稞氮磷吸收、转运、同化及再利用效率，是实现“减肥增效”、保障区域粮食安全和保护高原生态环境的重要方向。

总体来看，青稞氮磷高效利用研究仍处于由表型筛选、生理评价和栽培调控向关键基因挖掘与分子网络解析过渡的阶段。已有研究在苗期低磷条件下开展了青稞磷利用效率评价，并对青稞 *PHR1* 基因进行了克隆和生物信息学分析[1]。基因组学和群体遗传学研究揭示了青稞高原适应性和种质遗传多样性，为氮磷高效等位变异挖掘提供了基础[2-3]。水氮协同管理研究也表明，优化灌溉与施氮制度能够提高青稞产量和氮素利用效率[9]。与此同时，水稻、玉米、小麦和普通大麦等作物中已经鉴定出一批参与氮磷感知、吸收、转运、同化、再分配及根际微生物互作的关键转运蛋白、转录因子和信号调控因子[6-7,10]。在普通大麦中，HvSPX4 和 HvPHR1 等磷信号组分的功能研究也进一步推动了禾本科作物磷稳态调控机制的认识[11-12]。相比之下，青稞中氮磷高效利用相关关键基因、优异等位变异及氮磷协同调控网络仍缺乏系统鉴定，种质评价、多组学解析、遗传定位、功能验证与育种利用之间尚未有效贯通。因此，有必要在已有研究基础上，系统梳理青稞氮磷高效利用的分子调控机制，明确该领域的关键科学问题与未来育种应用方向。

1 氮磷高效利用的内涵、评价指标与研究框架

1.1 氮磷利用效率的内涵与指标构成

氮利用效率（Nitrogen Use Efficiency，NUE）和磷利用效率（Phosphorus Use Efficiency，PUE）并非由单一生理过程决定，而是涵盖养分获取、体内转运、同化利用、再分配及产量形成等多个环节的复合性状。通常情况下，NUE 可定义为单位氮素供应量下作物形成的生物量或籽粒产量，并进一步分解为氮吸收效率和氮利用效率；PUE 也可相应分解为磷吸收效率和磷利用效率[6-7]。因此，氮磷高效利用评价不能仅依赖单一产量指标，而应结合不同供肥水平下的生长表现、养分积累与产量稳定性进行综合判断[7]。

在育种和种质评价研究中，若仅以高氮或高磷条件下的产量表现作为筛选依据，容易忽视材料在低投入或养分胁迫条件下的适应能力。针对青稞高原生产区低温、低有效氮磷和生态环境脆弱等特点，氮磷高效材料筛选应同时设置正常供肥、低氮、低磷以及氮磷复合胁迫处理，综合评

价根系构型、地上部生物量、籽粒产量、植株氮磷含量、氮磷积累量、养分转运效率、养分收获指数和产量稳定性等指标[7-8]。

不同生育时期的评价重点也应有所区分。苗期可重点关注根长、根表面积、根体积、根冠比、叶绿素含量、根系活力、硝酸盐还原酶活性、谷氨酰胺合成酶活性、酸性磷酸酶活性以及植株氮磷积累量等指标，以反映材料对低氮、低磷环境的早期响应能力；成熟期则应更加关注氮磷向籽粒的再分配效率、养分收获指数、籽粒产量、籽粒蛋白含量和 β-葡聚糖含量等产量与品质综合性状[1,6-7]。已有研究在 52 份青稞材料苗期低磷评价中，以生物量、根冠比、磷利用效率和酸性磷酸酶活性等为核心指标，结合主成分分析和隶属函数法进行综合评价，将供试材料划分为不同磷效率类型，并克隆获得青稞 *PHR1* 基因序列，为青稞磷高效种质筛选和候选基因挖掘提供了早期基础[1]。

1.2　氮磷高效利用的系统调控研究框架

早期作物养分高效利用研究多聚焦于转运蛋白、同化酶或单个转录因子的功能鉴定。随着基因组学、转录组学、代谢组学、表型组学和基因编辑技术的发展，相关研究逐渐由单基因功能解析转向“土壤—根际—根系—地上部—籽粒”连续过程的系统调控分析[6-7,10]。

对于氮素而言，氮高效利用涉及硝态氮和铵态氮吸收、根内径向运输、木质部向上运输、叶片同化、碳氮代谢协调、蛋白质和氨基酸合成、衰老期氮素再转运以及籽粒氮沉积等过程。相关过程通常受到硝酸盐转运蛋白、铵转运蛋白、硝酸盐还原酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶以及 NLP 等转录调控因子的共同调节[6-7,10]。

对于磷素而言，磷高效利用主要包括根系构型重塑、根际质子和有机酸分泌、酸性磷酸酶释放、PHT 家族介导的磷酸盐吸收与转运、PHO1 参与的长距离运输、液泡磷储存与再释放、膜脂重塑以及籽粒磷分配等环节[7,10-12]。

因此，青稞氮磷高效利用研究框架应突出 3 个层面：1）遗传基础层面，应依托青稞核心种质、地方品种、野生近缘资源和重测序群体，系统评价不同氮磷条件下的表型差异，挖掘与氮磷高效利用相关的优异等位变异和关键单倍型[2-3,7]。2）分子网络层面，应围绕氮磷信号感知、转运同化、转录调控、激素互作、根际微生物响应和代谢重编程，解析青稞适应低氮、低磷及氮磷复合胁迫的调控网络[6-7,10]。3）育种应用层面，应将候选基因、优异单倍型和分子标记与基因编辑、分子标记辅助选择和多点田间鉴定相结合，创制兼具养分高效、产量稳定和品质优良的青稞新种质[7]（图 1）。

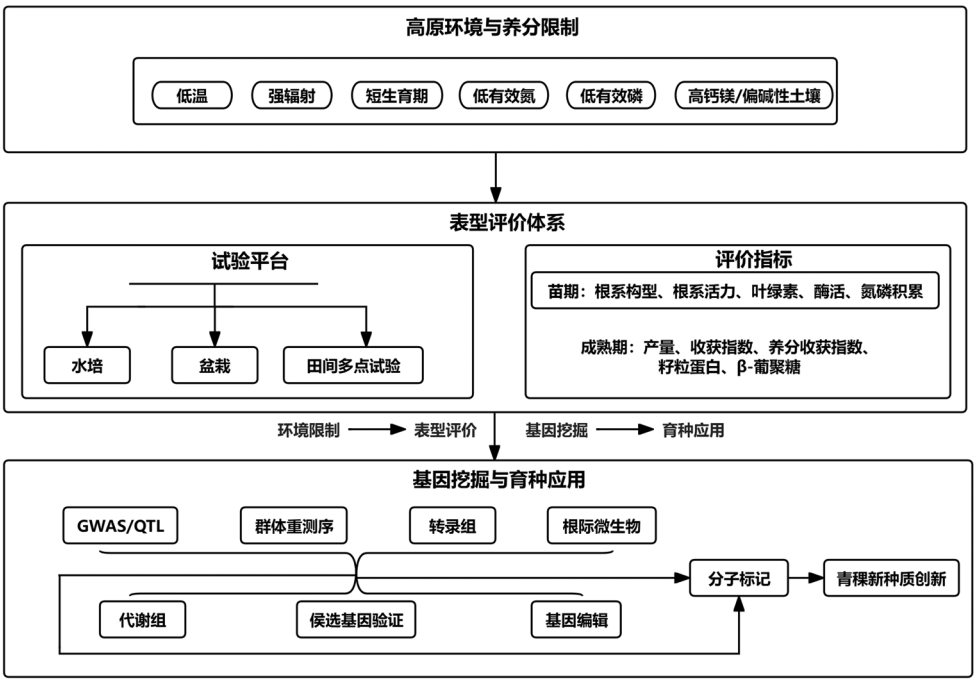


图 1　青稞氮磷高效利用的评价体系与研究框架

2 青稞种质资源与氮磷高效利用的遗传基础

2.1 种质资源的高原适应性及养分高效利用潜力

青稞种植于青藏高原，在低温、强紫外线、短生育期、土壤贫瘠和相对粗放的栽培管理条件下经历了长期自然选择与人工选择，因而可能保留了适应低养分环境的遗传变异。青稞基因组研究为解析其高原适应性及相关基因资源提供了重要基础。早期西藏青稞基因组草图揭示了青稞在高原高胁迫环境中的适应模式，并发现部分与逆境响应相关的基因家族扩张和选择信号[2]。随后，基于大规模高原青稞地方品种及内地大麦材料的群体基因组研究进一步揭示了西藏青稞地方品种的群体结构、遗传分化和高原适应相关变异，为理解青稞生态分化和种质资源利用提供了重要依据[3]。虽然现有研究主要关注起源传播、生态分化、低温适应和籽粒颜色等性状，但其群体材料、遗传结构和全基因组变异信息同样可为氮磷高效利用相关优异等位变异挖掘提供资源基础。

从育种角度看，青稞氮磷高效利用不能仅依赖现代育成品种中的有限变异。地方品种、半野生材料、野生近缘资源以及不同生态区材料可能在根系构型、低氮吸收、低磷活化、养分再转运和产量品质协调方面具有潜在优势[2-3,7]。未来应建立覆盖不同海拔、土壤类型和生产区的青稞氮磷效率鉴定平台，将正常供肥、低氮、低磷和低氮低磷复合胁迫处理纳入常规表型评价体系，并结合群体重测序、转录组、代谢组和根系表型组数据，系统筛选具有稳定效应的自然变异位点、优异单倍型和候选基因。

2.2 栽培管理研究对分子机制解析的启示

青稞氮磷高效利用不仅是分子遗传问题，也受到水分条件、轮作制度、土壤养分状态和根际微生物环境的共同影响。田间水氮互作研究表明，灌溉制度和施氮水平能够显著影响青稞氮素积累、氮素转运、产量形成和氮素利用效率，说明水分供应与氮素代谢之间存在紧密耦合关系[9]。此外，长期连作会导致青稞田土壤质量下降，而青稞与小麦或油菜轮作能够提高青稞产量并改善土壤质量，提示种植制度对高原农田养分循环和作物生产力具有重要调控作用[13]。

这些栽培管理研究为青稞氮磷高效利用的分子机制解析提供了重要启示。首先，候选基因功能不能只在水培或盆栽条件下评价，还应在不同水分、施肥和轮作背景下进行田间验证，以判断其表型效应的稳定性。其次，根系分泌物、根际微生物、土壤 pH 值、有机质周转和氮磷有效性可能共同影响氮磷高效相关基因的表达模式和表型表现[10,13]。因此，未来青稞氮磷高效研究应从单纯的“基因—性状”关系，拓展到“基因型—根际环境—养分供应—产量品质”互作框架，在真实高原农田生态系统中解析氮磷高效利用的遗传基础和调控机制。

3 青稞氮高效利用的分子调控机制

3.1 氮素吸收：硝酸盐与铵态氮转运系统

植物根系吸收的无机氮主要包括硝态氮（NO_3^-）和铵态氮（NH_4^+）。硝酸盐吸收主要由 NPF/NRT1 和 NRT2 家族转运蛋白介导，其中 NRT1.1/NPF6.3 是植物硝酸盐吸收与信号感知研究中最具代表性的成员，兼具转运体和感受器功能，可通过磷酸化状态调节其高、低亲和性转运模式[6-7,10]。在水稻中，*OsNRT1.1B* 的自然变异被证明是造成籼稻和粳稻硝酸盐利用差异的重要遗传因素，携带籼稻型 *OsNRT1.1B* 等位基因的材料表现出更强的硝酸盐吸收、根冠转运能力和氮利用效率[14]。此外，NRT2 与 NAR2 互作介导的高亲和硝酸盐吸收系统也是低氮条件下提高氮获取能力的重要模块[15]。在大麦和青稞中，NRT1/NPF、NRT2 和 NAR2 同源基因可能共同决定不同供氮水平下的硝酸盐吸收能力，但青稞中这些基因的低氮诱导表达模式、自然变异类型及其对氮吸收效率的功能贡献仍缺乏系统解析。

铵态氮吸收主要依赖 AMT 家族转运蛋白。与硝态氮相比，铵态氮不需要经过硝酸盐还原过程即可进入氮同化途径，但过量铵吸收可能造成离子毒害和碳氮代谢失衡，因此 *AMT* 基因表达通常受到外部铵浓度、植株氮营养状态、碳氮平衡和反馈抑制的精细调控[6-7]。青藏高原农田低

温、土壤微生物活性和水分条件会影响铵态氮与硝态氮比例，青稞可能需要在硝酸盐吸收和铵态氮吸收之间形成动态协调。未来应比较低氮高效与低氮低效青稞材料中 NRT/NPF、NRT2/NAR2 和 *AMT* 基因的表达差异，结合根系吸收动力学、同位素示踪和根际氮形态分析，明确青稞在高原土壤环境中主要依赖的氮素吸收路径。

3.2　硝酸盐信号转导与根系构型调控

硝酸盐不仅是植物氮营养来源，也是调控根系发育和氮代谢重编程的重要信号分子。NLP（NIN-Like Protein）家族转录因子是硝酸盐初级响应的核心调控因子，能够识别硝酸盐响应元件并激活硝酸盐吸收、还原和同化相关基因[10,16-17]。在拟南芥中，NLP7 可通过硝酸盐诱导的核滞留参与早期硝酸盐响应。进一步研究表明，硝酸盐可诱导钙信号，并通过 CPK 激酶磷酸化 NLP 蛋白，促进其核定位和转录激活[16]。近期研究还发现 NLP7 本身可作为胞内硝酸盐感受器，直接参与硝酸盐感知和转录重编程[17]。这些发现为解析禾本科作物氮信号感知机制提供了重要参照。

低氮条件下，植物通常通过调整根长、侧根密度、根毛发育和根系空间分布来提高氮获取能力，但严重缺氮也会抑制根系和地上部整体生长。因此，低氮高效基因型并不等同于单纯形成更大的根系，而是在碳投入、根系吸收面积、氮吸收效率和地上部产量之间形成较优平衡[7,10]。对于青稞而言，低氮胁迫下根系构型可塑性可能是其适应高原贫瘠土壤的重要性状。后续研究应结合根系表型组学、转录组学和群体遗传学，重点解析 NLP、TCP、LBD、ANR1/MADS-box、GRF 和 DREB 等调控因子在青稞低氮根系响应中的作用，并进一步鉴定其自然等位变异与低氮适应表型之间的关联。

3.3　氮同化、体内转运与再利用

进入植株体内的硝酸盐需要先经硝酸还原酶（Nitrate Rreductase，NR）和亚硝酸还原酶（Nitrite Reductase，NiR）还原为铵，再通过谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶（Glutamine Synthetase/Glutamate Synthase，GS/GOGAT）循环同化为氨基酸。GS/GOGAT 循环是连接无机氮同化、碳骨架供应、氨基酸合成和蛋白质积累的中心环节，其活性直接影响植株氮同化能力和生物量形成[6-7]。因此，氮高效材料通常不仅表现为较强的根系吸氮能力，还表现出较高的叶片氮同化效率、光合碳固定能力以及较好的氮素向籽粒再分配能力。

氮再利用对籽粒作物尤其重要。开花后，叶片和茎秆中储存的蛋白质、氨基酸和无机氮需要向籽粒转运，衰老进程、氨基酸转运蛋白、硝酸盐长距离转运蛋白和激素信号共同影响这一过程[6-7]。在大麦中，*HvARE*1 被鉴定为氮利用效率的候选负调控因子，CRISPR/Cas9 编辑和自然变异分析表明，该基因具有用于提高大麦氮利用效率的潜力[18]。青稞与普通大麦亲缘关系近，*HvARE*1 及其同源调控网络值得在青稞中开展等位变异筛选、表达分析和功能验证。值得注意的是，氮再利用增强可能同时影响籽粒蛋白含量、灌浆速率、衰老进程和成熟期抗逆性，因此相关基因的育种利用应同步评估产量、品质和适应性效应。

3.4　激素信号与生长—代谢协调

提高氮利用效率的难点在于避免出现“高吸收但低产量”或“节氮但减产”的表型。氮素吸收、同化和再分配必须与光合作用、碳代谢、分蘖形成、株高调控和籽粒灌浆协调运行。赤霉素、细胞分裂素、生长素、脱落酸和独脚金内酯等激素均参与氮响应过程，并通过调控根系发育、源库关系和衰老进程影响氮效率[6-7,10]。绿色革命半矮秆基因显著改善了作物抗倒伏能力和收获指数，但部分半矮秆材料也可能伴随氮响应减弱、根系吸收能力下降和低氮适应性不足等问题[6]。

水稻中的研究表明，DELLA-OsGRF4 模块能够协调氮吸收、氮同化、光合碳固定和生长发育，是连接赤霉素信号与氮利用效率的重要调控模块[19]。此外，NRT1.1B、NLP、NGR5 以及泛素化调控因子等也被证明参与氮响应、生长和产量形成的协调调控[14,16-17,20]。这些研究提示，青稞氮高效利用不能仅从单一吸收或同化环节理解，而应关注氮信号、生长调控、抗倒伏、短生育期适应和籽粒品质形成之间的协同关系。未来

应在青稞中系统鉴定 *DELLA*、*GRF*、*NLP*、*NRT*、*AMT*、*ARE*1 等同源基因，结合自然变异、表达调控、基因编辑和田间低氮鉴定，明确其在高原生态条件下调控氮效率和产量品质协调形成的作用。

4 青稞磷高效利用的分子调控机制

4.1 磷素获取：根系构型、根系分泌物和酸性磷酸酶

土壤中磷总量并不一定低，但可被植物直接吸收利用的无机磷（Pi）常因与钙、铁、铝等离子形成难溶性化合物而有效性不足。植物低磷适应主要包括 3 个层面：1）通过增加侧根、根毛和根表面积等方式重塑根系构型，提高根系对表层土壤有效磷的探索能力；2）通过分泌质子、有机酸、酚酸和酸性磷酸酶，促进难溶性无机磷释放和有机磷矿化；3）通过调控 PHT 转运蛋白、PHO1 长距离运输、液泡磷储存与释放以及膜脂重塑，提高体内磷再分配和单位磷吸收后的生物量形成能力[7,10,21]。

青稞苗期磷效率筛选研究表明，不同青稞材料低磷响应差异明显，磷利用效率综合评价值可有效区分磷高效和磷低效类型[1]。这一结果说明青稞中存在可供挖掘的低磷适应遗传差异。但苗期水培结果与田间低磷土壤表现并不完全等价，后续应在石灰性或高钙镁土壤、不同海拔生态区和多生育阶段开展验证，并将根际 pH 值、有机酸分泌、酸性磷酸酶活性和微生物溶磷能力纳入综合评价。

4.2 PHT 转运蛋白与磷长距离运输

PHT1 家族是植物根系吸收无机磷的主要转运蛋白家族，不同成员在根表皮、根毛、菌根结构、茎叶和籽粒中具有不同表达模式，并参与根系吸磷、组织间转运和磷再分配等过程。*PHT*1 基因通常受低磷强烈诱导，并受 PHR、SPX、miR399-PHO2、NLA 和激素信号等多层调控。除根系吸收外，PHO1 类转运蛋白参与根部向地上部的 Pi 装载和长距离运输，液泡膜定位的 SPX-MFS/PHT5 类蛋白则参与细胞内磷储存与再释放，从而维持植株磷稳态[7,10,21]。

在普通大麦中，*HvPHT*1.1、*HvPHT*1.6 等磷转运相关基因已受到关注。关于 HvSPX4 的研究显示，HvSPX4 可与 HvPHR1/2/4 互作，并抑制包括 *HvPHT*1.6 在内的磷饥饿诱导基因表达；*HvSPX*4 启动子区域 50 bp 插入与其表达增强相关，而缺失该插入的材料在低磷条件下表现出较好的生长状态[11]。这提示青稞低磷改良不仅可从 PHT 转运蛋白本身入手，也应关注其上游调控因子、启动子变异和表达调控单倍型，以筛选适合高原低有效磷土壤的磷高效材料。

4.3 PHR-SPX-miR399-PHO2 磷饥饿响应模块

PHR 转录因子是植物磷饥饿响应（Phosphate Starvation Response，PSR）的核心调控因子，通常具有 MYB-CC 结构域，可识别 P1BS 顺式作用元件，并激活 *PHT*、*IPS*、*PAP*、*miR*399 等低磷响应基因。SPX 蛋白则是细胞内磷状态感知和 PHR 活性抑制的重要调控因子。当前较为公认的模型认为，细胞内肌醇焦磷酸类信号分子，尤其是 $InsP_7$/$InsP_8$，可促进 SPX 与 PHR 互作；在磷充足条件下，SPX 抑制 PHR 的 DNA 结合和转录激活能力，从而限制过度磷吸收；低磷条件下该抑制作用减弱，PHR 激活 *PHT*、*IPS*、*PAP*、*miR*399 等磷饥饿响应基因表达[21-23]。

青稞 *PHR*1 克隆研究获得了全长 1 139 bp、开放阅读框 1 101 bp 的序列，预测编码 366 个氨基酸，并具有 MYB-CC 家族典型保守结构域[1]。对普通大麦 *HvPHR*1 研究进一步显示，*HvPHR*1 在不同发育阶段表达较高，过表达会导致叶片磷过度积累并引起叶尖坏死，同时转录组结果显示其调控磷饥饿响应和磷稳态相关基因；自然群体中 *HvPHR*1 存在多个单倍型，并在大麦驯化过程中受到选择[12]。这些结果说明，*PHR*1 既是低磷适应的核心因子，也是需要精细调控的“剂量敏感型”因子。青稞中应用 *PHR*1 改良 PUE 时，不宜简单追求组成型过表达，而应关注启动子变异、组织特异表达和与 SPX 抑制模块之间的平衡。

4.4 菌根共生和根际微生物介导的磷获取

根际微生物是磷高效利用的重要外部驱动力。植物可通过根系分泌物招募丛枝菌根真菌和溶磷细菌，扩大根系吸收范围，促进难溶磷活化，并在一定程度上改善氮、锌、钾等其他营养元

素获取[10]。低磷和低氮条件均可促进独脚金内酯合成与分泌，从而影响菌根侵染、根际微生物组装和养分获取策略[10]。

青藏高原农田具有低温、强辐射、土壤有机质周转慢和微生物群落特殊等特点，根际微生物对青稞氮磷获取的贡献可能与低海拔农区不同。已有轮作研究显示，青稞-小麦轮作或青稞-油菜轮作可改善土壤质量并提高青稞产量[13]。这提示青稞氮磷高效育种应与根际微生物研究结合，筛选不仅自身吸收能力强，而且能够有效招募有益微生物、改善根际养分活化能力的基因型。

5　氮磷协同调控网络及其在青稞中的研究价值

5.1　氮磷互作的生理基础

氮和磷在作物体内并非相互独立的营养元素，而是在吸收、转运、同化和产量形成过程中存在紧密耦合。氮同化需要 ATP、还原力和碳骨架供应，因而依赖磷参与的能量代谢和碳代谢过程；磷吸收和再分配也受到氮供应、根系生长、光合碳分配和植株营养状态的影响[7,10]。适宜氮供应可促进根系生长和磷吸收，而缺磷会限制氮同化、蛋白质合成和生物量积累。相反，过量施氮或施磷均可能造成养分比例失衡、利用效率下降和环境风险增加[7]。因此，青稞养分高效改良不应仅分别提高 NUE 或 PUE，而应转向氮磷协同效率，即在低投入条件下实现氮磷吸收、体内分配、产量形成和品质维持的综合优化。

5.2　NRT1.1B-SPX4-PHR/NLP 协同调控模块

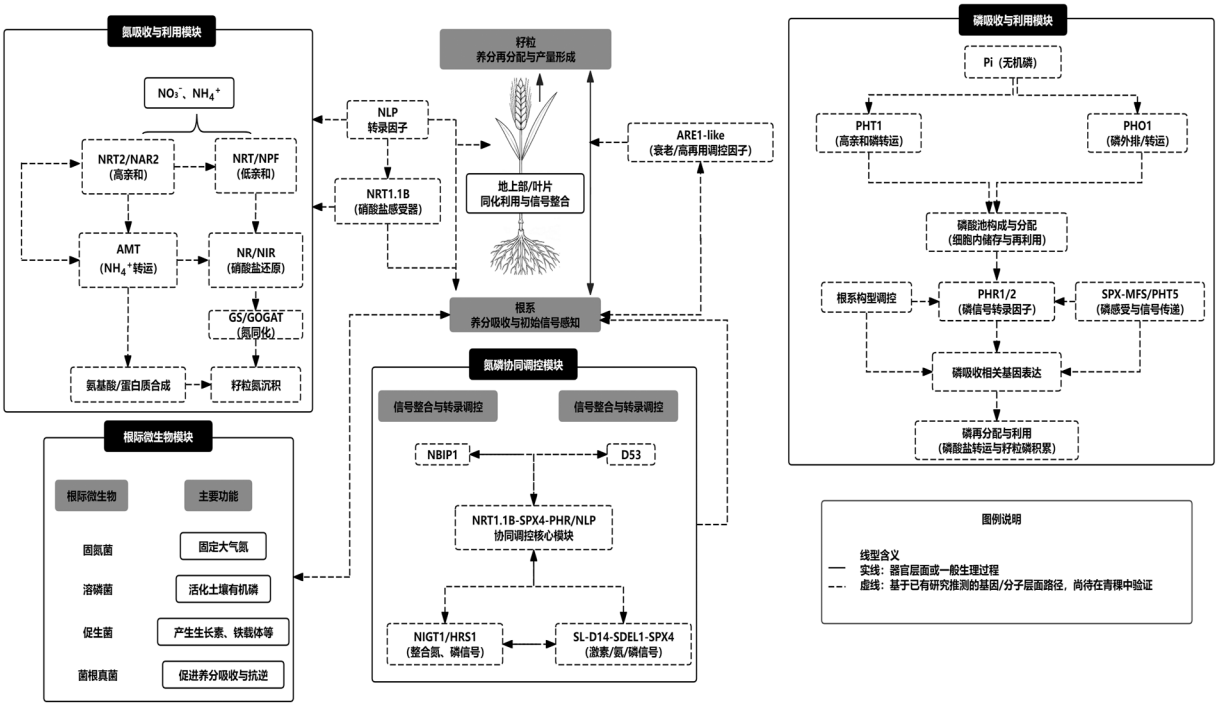
水稻 NRT1.1B-SPX4 级联是氮磷信号互作研究中的代表性模型。硝酸盐感受器 OsNRT1.1B 可与磷信号抑制因子 OsSPX4 互作，并在硝酸盐信号诱导下促进 OsSPX4 泛素化降解，从而释放 OsPHR2，激活磷吸收和磷利用相关基因表达；同时，该过程还可影响 OsNLP3 介导的氮响应，实现硝酸盐信号与磷饥饿响应的协同整合[24]。进一步研究表明，钙信号组分 OsCBL1 可通过调控 OsNLP4 的胞质—细胞核转运影响 OsNRT1.1B 表达，进而参与硝酸盐诱导的磷响应调控[25]。这些结果说明，硝酸盐感知、钙信号、NLP 转录因子和 SPX-PHR 磷信号模块之间存在层级调控关系，是理解氮磷协同利用的重要分子框架。

对于青稞而言，NRT1.1B-SPX4-PHR/NLP 模块是否保守？是否存在青稞特异性单倍型？以及其在高原低氮低磷复合胁迫中的适应意义，均值得重点研究。普通大麦 HvSPX4 和 HvPHR1 功能研究已为近缘作物提供参考，其中 HvSPX4 可通过与 HvPHR1/2/4 互作调控磷饥饿响应，HvPHR1 则参与磷稳态和磷饥饿响应调控[11-12]。因此，青稞中应开展 *NRT1*/*NPF*、*NLP*、*SPX* 和 *PHR* 同源基因鉴定，结合低氮、低磷及氮磷复合胁迫处理，解析其表达模式、蛋白互作关系和自然变异效应。

5.3　NIGT1/HRS1、独脚金内酯及其他整合因子

NIGT1/HRS1 类 GARP 转录因子是连接氮、磷信号的另一类关键节点。拟南芥研究表明，NIGT1/HRS1 可整合硝酸盐和低磷信号，调控硝酸盐转运、磷饥饿响应及 SPX 相关基因表达，从而维持氮磷吸收平衡[26-27]。在水稻中，NIGT1 也被报道参与生长和磷饥饿响应之间的权衡，从一定程度上说明该类因子可能是禾本科作物协调养分响应与生长发育的重要调控节点[28]。此外，独脚金内酯不仅调节根系发育和菌根共生，也可参与磷信号调控。水稻 D14-SDEL1-SPX4 级联将独脚金内酯信号与磷饥饿响应联系起来，表明激素信号能够通过 SPX 模块影响低磷适应和根系代谢重构[29]。总之，NIGT1/HRS1 和 D14-SDEL1-SPX4 等调控模块分别从硝酸盐信号整合和激素信号互作两个层面揭示了氮磷协同调控的复杂性，为青稞低氮低磷复合胁迫响应机制研究提供了重要参考[26-29]。

青稞长期适应低温、短生育期和土壤贫瘠并存的高原环境，其氮磷高效利用机制很可能与分蘖、株高、抗倒伏、成熟期和籽粒品质形成共同耦合。因此，未来不宜将相关基因简单区分为“氮基因”或“磷基因”，而更应将 NRT/NPF、NLP、NIGT1/HRS1、PHR、SPX、SL 信号因子、赤霉素信号因子和碳代谢调控因子纳入统一网络，解析其在青稞低氮、低磷和氮磷复合胁迫下的协同调控作用（图 2），基于上述调控网络，进一步归纳了作物氮磷高效利用相关关键基因与调控模块及其对青稞研究的启示（表 1）。



本图综合水稻、拟南芥及普通大麦等研究成果，部分调控关系在青稞中尚需进一步验证。

图 2 青稞氮磷高效利用潜在的分子调控网络

表 1 作物氮磷高效利用关键基因与调控模块及其对青稞研究的启示

模块/基因家族	主要功能	已有研究基础	青稞研究重点
NRT/NPF、NRT2、AMT	介导硝态氮和铵态氮吸收、转运及硝酸盐感知	水稻 *OsNRT1.1B*、*OsNRT2.1*-*OsNAR2.1* 等在硝酸盐吸收和 NUE 改良中已有较明确证据[14-15]；拟南芥 NRT1.1/NLP 网络研究较深入[10,16-17]	鉴定低氮诱导型同源基因、优异启动子单倍型和根系吸收动力学差异
NR、NiR、GS/GOGAT	参与硝酸盐还原与铵同化，连接碳氮代谢	NR、NiR 和 GS/GOGAT 是作物氮同化和籽粒氮积累的重要酶系，与 NUE 和籽粒蛋白形成密切相关[6-7]	比较高低 NUE 材料的酶活、表达和籽粒氮再转运能力
ARE1 及衰老调控因子	调控叶片衰老、氮再利用和籽粒氮分配	普通大麦 HvARE1 的基因编辑和自然变异分析显示其具有 NUE 改良潜力[18]	在青稞中验证同源基因功能，评估其对产量、成熟期和品质性状的影响
NLP/CPK 信号模块	感知硝酸盐信号，调控硝酸盐吸收、还原、同化及根系发育	拟南芥 NLP7 和硝酸盐-CPK-NLP 信号网络研究较深入[16-17]；水稻 NLP 因子参与氮响应和产量形成[7,10]	鉴定青稞 NLP 同源基因，解析其低氮诱导表达、自然变异及对根系构型和 NUE 的影响
DELLA/GRF/NGR5 等生长调控因子	协调氮响应、赤霉素信号、光合碳固定、株高和产量形成	水稻 DELLA-OsGRF4 和 NGR5 等模块被证明参与氮响应与产量协调[19-20]	分析青稞同源基因是否参与低氮适应、抗倒伏、早熟和籽粒品质形成的协同调控
PHT1、PHO1、SPX-MFS	参与无机磷吸收、长距离运输和液泡磷储存释放	PHT1、PHO1 和 SPX-MFS/PHT5 是植物磷吸收、转运和细胞内磷稳态的重要组分[7,10,21]；普通大麦中 *HvSPX4* 可调控包括 *HvPHT1;6* 在内的磷饥饿诱导基因表达[11]	筛选低磷诱导型 PHT 及适宜高钙镁土壤的表达型
PHR-SPX 模块	感知细胞磷状态并调控磷饥饿响应	青稞 *PHR1* 已克隆；普通大麦 *HvPHR1* 和 *HvSPX4* 功能研究已有进展	解析青稞 PHR/SPX 互作、单倍型和低磷适应效应
miR399-PHO2、miR827-NLA	调节磷转运蛋白稳定性和磷再分配	拟南芥、水稻等体系研究较深入[7,12]	构建青稞低磷小 RNA 表达图谱并验证靶基因

续表 1　作物氮磷高效利用关键基因与调控模块及其对青稞研究的启示

模块/基因家族	主要功能	已有研究基础	青稞研究重点
NRT1. 1B-SPX4-PHR/NLP	整合硝酸盐信号和磷饥饿响应	水稻 NRT1.1B-SPX4 级联可整合氮、磷信号网络[24]；OsCBL1-OsNLP4-OsNRT1.1B 模块进一步揭示钙信号与硝酸盐诱导磷响应的联系[25]	验证青稞/大麦同源模块是否保守及其在复合胁迫中的作用
NIGT1/HRS1	整合硝酸盐信号、磷饥饿响应和生长调控	拟南芥 NIGT1/HRS1 可整合硝酸盐和低磷信号[26-27]；水稻 NIGT1 参与生长与磷饥饿响应之间的权衡[28]	验证青稞同源基因并解析其对低氮低磷复合胁迫的调控作用
SL-D14-SDEL1-SPX4	连接独脚金内酯信号、磷信号和根系响应	水稻 D14-SDEL1-SPX4 级联将独脚金内酯信号与磷饥饿响应联系起来[29]	解析青稞独脚金内酯信号是否参与低磷适应、根系重构和氮磷协同调控
根际微生物/菌根共生	促进有机氮矿化、难溶磷活化、菌根介导的远距离磷吸收和根系促生	植物可通过根系分泌物调控 AM 真菌、溶磷菌和促生菌等根际微生物互作；青稞轮作研究显示，种植制度可改善土壤质量，并可能通过影响土壤微生物相关过程促进养分循环	比较高效与低效材料的根系分泌物和根际微生物组差异，筛选可稳定招募有益微生物的青稞基因型

6　多组学技术与青稞氮磷高效基因挖掘

6.1　精准表型组学是基因挖掘的基础

氮磷利用效率受基因型、养分供应、土壤环境和气候条件共同影响，表型误差往往是限制相关基因挖掘的主要因素。因此，青稞氮磷高效研究应建立多尺度、分阶段的表型鉴定体系。水培条件适于精确控制氮磷形态和胁迫强度，盆栽土培可用于模拟土壤养分有效性，田间多点试验则是验证材料生产适应性和产量稳定性的关键环节[7,30]。苗期应重点测定根系构型、根毛发育、根系活力、叶绿素含量、叶绿素荧光、植株氮磷积累量和关键酶活性；成熟期则应重点关注籽粒产量、收获指数、养分收获指数、肥料偏生产力、籽粒蛋白含量和 β-葡聚含量等产量与品质综合指标[1,4-5,7]。

高通量表型技术可提高青稞氮磷效率鉴定的规模和精度。无人机遥感、多光谱成像、RGB 图像分析、根系扫描、近红外品质检测和自动化营养液平台，可用于动态监测青稞在低氮、低磷及复合胁迫下的生长响应[30]。需要注意的是，青藏高原田间环境具有低温、干旱、强辐射和低养分并存的特点，候选材料和候选基因不应只在温室或水培条件下评价，还应在高原多点田间条件下验证其表型稳定性。

6.2　基因组学、GWAS 与单倍型分析

青稞基因组和群体基因组研究已积累了大量 SNP、InDel 和结构变异信息，为氮磷高效利用相关基因定位提供了基础[2-3]。未来可依托青稞核心种质、地方品种和野生近缘资源，开展低氮、低磷及低氮低磷复合胁迫条件下的 GWAS 和 QTL 定位，重点挖掘根系构型、养分积累、转运效率、籽粒养分分配和产量稳定性相关位点[7]。对于候选区域，应进一步结合选择信号、环境关联分析和单倍型频率分布，判断其是否与高原生态适应和低养分环境选择有关。

除常规 GWAS 外，表达数量性状位点分析（eQTL/eGWAS）和代谢数量性状位点分析（mQTL）可进一步连接基因型、表达水平、代谢物变化和氮磷效率表型。普通大麦 *HvSPX4* 研究通过表达 GWAS 发现启动子 50 bp 插入影响其表达，并与低磷条件下的生长表现相关[11]。这一思路适合用于青稞关键调控基因的启动子变异解析。后续可围绕 *NRT/NPF*、*NRT2*、*AMT*、*NLP*、*PHR*、*SPX*、*PHT*、*GS* 和 *GOGAT* 等基因开展靶向重测序、单倍型关联分析和表达效应验证。

6.3　转录组、代谢组和根际微生物组联合解析

单一组学难以完整解释青稞氮磷高效利用机制。转录组可识别低氮、低磷及复合胁迫下的差异表达基因和共表达模块；代谢组可反映氨基酸、有机酸、糖磷酸、脂质和次生代谢物的变化；根际微生物组则可揭示不同青稞基因型对固氮菌、硝化/反硝化相关微生物、溶磷菌和菌根真菌的招募差异[7,10]。通过多组学联合分析，可构建“基因型—表达—代谢—微生物—表型”关联网络，从中识别稳定的枢纽基因、关键代谢通路和

根际互作因子。

未来建议在青稞中设置正常氮磷、低氮、低磷和低氮低磷复合胁迫 4 类处理，并在根、叶、茎和籽粒等组织以及苗期、拔节期、灌浆期和成熟期等阶段进行动态采样。通过 WGCNA、结构方程模型、因果网络分析和机器学习等方法，可筛选与 NUE/PUE 稳定相关的共表达模块和预测性标记。对于候选基因，应进一步结合亚细胞定位、酵母互补、转运活性测定、双荧光素酶、Y2H、BiFC、Co-IP、转基因过表达和基因编辑等手段进行功能验证。

6.4 分子设计育种与新种质创制

青稞氮磷高效育种的目标不是单纯提高某一养分吸收量，而是在低投入条件下维持或提高产量、品质和生态适应性。分子设计育种可分为 3 个环节：1）基因资源发现，即通过 GWAS、QTL、群体选择和多组学整合鉴定候选基因和优异单倍型；2）功能位点转化，即将稳定效应位点开发为 KASP、InDel 或功能标记，并导入地方适应性强的育种材料；3）多性状聚合，即协同改良低氮吸收、低磷适应、根系构型、抗倒伏、早熟和品质性状[7]。

对于具有明确负调控作用的基因，如大麦 *HvARE1* 或部分 *SPX* 因子，可考虑通过自然变异筛选或基因编辑降低其不利表达效应[11,18]。对于剂量敏感型核心调控因子，如 *PHR1* 和 *NLP* 类基因，则不宜简单追求组成型过表达，更适合通过启动子精细编辑、组织特异表达调控或优异单倍型聚合实现适度调控[7,12]。青稞作为高原区域特色作物，分子设计育种还应兼顾地方品种风味、加工品质、抗寒性、早熟性和高原适应性，最终形成适合青藏高原不同生态区的氮磷高效新种质。

7 主要问题与研究展望

7.1 建立青稞氮磷效率的统一评价体系

目前青稞氮磷高效利用研究仍存在评价指标不统一、胁迫处理条件不一致、苗期筛选与成熟期田间表现衔接不足等问题。未来应建立标准化评价流程，明确低氮、低磷及氮磷复合胁迫的处理浓度、评价时期和计算方法，形成可跨年度、跨地点比较的数据规范[7,30]。在苗期，应重点评价根系构型、根系活力、植株氮磷积累量和关键酶活性；在成熟期，则应结合籽粒产量、养分收获指数、肥料偏生产力、籽粒蛋白和 β-葡聚糖含量等指标开展综合评价[1,4-5,7]。只有在稳定、可重复的表型基础上，GWAS、QTL 定位和多组学分析结果才具有进一步转化为育种工具的价值。

7.2 加强青稞特异性基因和等位变异挖掘

现阶段，青稞氮磷高效利用的分子机制研究较多依赖拟南芥、水稻和普通大麦的同源推断，青稞自身的功能基因证据仍然不足[7,10-12]。未来应充分利用青稞地方品种、高海拔材料和野生近缘资源，重点挖掘与低氮、低磷和复合胁迫适应相关的优异等位变异[2-3]。除编码区变异外，启动子、增强子、非编码 RNA 和结构变异也应成为重点关注对象。已有普通大麦的 HvSPX4 研究表明，启动子区 50 bp 插入可影响基因表达并与低磷生长表现相关[11]，提示调控区变异可能更适合用于养分高效性状的精细改良。

7.3 从单一养分研究转向氮磷复合胁迫研究

青藏高原农田中低氮和低磷往往并存，单独研究低氮或低磷难以完全反映实际生产条件[8]。因此，未来青稞养分高效研究应将氮磷复合胁迫作为核心场景，重点关注 NUE、PUE 及 N∶P 平衡之间的协同关系[7]。水稻中 NRT1.1B-SPX4-PHR/NLP、NIGT1/HRS1 和独脚金内酯相关研究表明，硝酸盐感知、磷饥饿响应、钙信号、激素信号和碳代谢之间存在复杂互作[24-29]。青稞中应进一步验证这些模块是否保守，并解析其在高原低氮低磷环境中的适应意义。

7.4 将根际微生物纳入青稞养分高效育种体系

根际微生物参与有机氮矿化、无机磷溶解、菌根共生和根系生长调节，是作物适应低养分环境的重要外部因素[10]。青稞长期生长于低温、土壤贫瘠和有机质周转较慢的高原农田，其氮磷获取能力可能与根际微生物互作密切相关。已有研究表明，青稞与小麦或油菜轮作可提高青稞产量并改善土壤质量[13]，说明种植制度和微生物环境对养分循环具有重要影响。未来应比较氮磷高效与低效青稞材料的根系分泌物和根际微生物群落差异，筛选功能性溶磷菌、固氮相关菌和促生菌，并探索“青稞基因型—根际微生物组”联合选择策略。

7.5 推动候选基因从实验室验证走向田间应用

养分效率基因的应用价值最终取决于田间

表现。许多候选基因在水培、盆栽或温室条件下效应明显，但在复杂田间环境中可能受到土壤类型、气候条件、根际微生物和管理措施影响而表现不稳定[7,30]。因此，青稞候选基因功能验证应覆盖不同遗传背景、不同生态区和不同施肥水平，并重点评价其对产量、品质、成熟期、抗倒伏和肥料减施潜力的综合影响。对于具有应用潜力的基因或单倍型，应进一步开发 KASP、InDel 或功能标记，结合回交转育、聚合育种、基因编辑和区域试验，推动其从机制研究走向新种质创制[7,18]。

8　结论

青稞氮磷高效利用研究兼具基础科学价值和高原农业应用价值。现有研究表明，青稞具有丰富的高原适应性种质资源，低磷条件下磷高效材料筛选和 *PHR*1 克隆已为青稞磷高效研究奠定初步基础[1-3]；普通大麦 *HvARE*1、*HvSPX*4、*HvPHR*1 以及水稻 NRT1.1B-SPX4-PHR/NLP 等研究，则为解析青稞氮磷高效利用的分子调控机制提供了可借鉴的理论框架[11-12,18,24]。然而，青稞自身在低氮、低磷和氮磷复合胁迫下的关键基因、优异等位变异及协同调控网络仍缺乏系统解析。

未来应以青稞核心种质和高原代表性生态区为基础，整合精准表型、群体基因组学、转录组、代谢组、根际微生物组和基因编辑技术，构建青稞氮磷高效利用的分子调控模型[7,10,30]。在应用层面，应将候选基因、优异单倍型和功能标记转化为育种工具，通过氮磷协同改良、基因型与根际微生物协同利用以及低投入田间条件下的多点验证，培育兼具高产、优质、肥料减施潜力和高原适应性的青稞新种质，为青藏高原农业绿色发展提供支撑。

参考文献：

[1] 罗园.青稞苗期磷利用效率筛选及磷高效基因 *PHR*1 的克隆分析 [D].成都：四川农业大学，2018：66.

[2] Zeng X，Long H，Wang Z，Zhao S，et al.The draft genome of Tibetan hulless barley reveals adaptive patterns to the high stressful Tibetan Plateau [J].Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2015，112(4)：1095-1100.

[3] Dondup D，Yang Y，Xu D，et al.Genome diversity and highland-adaptative variation in Tibet barley landrace population of China [J].Frontiers in Plant Science，2023，14：1189642.

[4] Guo T，Horvath C，Chen L，et al.Understanding the nutrient composition and nutritional functions of highland barley：A review [J].Trends in Food Science & Technology，2020，103：109-117.

[5] Dang B，Zhang W，Zhang J，et al.Evaluation of nutritional components，phenolic composition，and antioxidant capacity of highland barley with different grain colors on the Qinghai Tibet Plateau [J].Foods，2022，11(14)：2025.

[6] 储成才，王毅，王二涛.植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望 [J].中国科学：生命科学，2021，51(10)：1415-1423.

[7] Wang W，Chen D，Sun H，et al.Genetic improvement of nitrogen- and phosphorus-use efficiency in crops：Old goals with new aspirations [J].Molecular Plant，2026，19：571-586.

[8] Dong K，Li W，Tang Y，et al.Co-limitation of N and P is more prevalent in the Qinghai-Tibetan Plateau grasslands [J].Frontiers in Plant Science，2023，14：1140462.

[9] Wang S，Peng J，Dong W，et al.Optimizing irrigation and nitrogen fertilizer regimes to increase the yield and nitrogen utilization of Tibetan barley in Tibet [J].Agronomy，2024，14(8)：1775.

[10] Zhao B，Jia X，Yu N，et al.Microbe-dependent and independent nitrogen and phosphate acquisition and regulation in plants [J].New Phytologist，2024，242(4)：1507-1522.

[11] Zhang J，Zhou Y，Zhang Y，et al.Function and regulatory mechanism of *HvSPX*4 in maintaining phosphate homeostasis in barley [J].Plant Physiology，2025，199(1)：kiaf390.

[12] Yue W，Xia X，Ge F，et al.*HvPHR*1 as a key gene in maintaining phosphate homeostasis in barley [J].Plant Stress，2026，19：101220.

[13] Wu H，Liu E，Jin T，et al.Crop rotation increases Tibetan barley yield and soil quality on the Tibetan Plateau [J].Nature Food，2025，6：151-160.

[14] Hu B，Wang W，Ou S，et al.Variation in NRT1.1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies [J].Nature Genetics，2015，47(7)：834-838.

[15] Chen J，Zhang Y，Tan Y，et al.Agronomic nitrogen-use efficiency of rice can be increased by driving OsNRT2.1 expression with the OsNAR2.1 promoter [J].Plant Biotechnology Journal，2016，14(8)：1705-1715.

[16] Liu K H，Niu Y，Konishi，et al.Discovery of nitrate-

CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks [J].Nature,2017,545(7654):311-316.

[17] Liu K H,Liu M,Lin Z,et al.NIN-like protein 7 transcription factor is a plant nitrate sensor [J].Science,2022,377(6602):1419-1425.

[18] Karunarathne S D,Han Y,Zhang X Q,et al.CRISPR/Cas9 gene editing and natural variation analysis demonstrate the potential for *HvARE*1 in improvement of nitrogen use efficiency in barley [J].Journal of Integrative Plant Biology,2022,64(4):756-770.

[19] Li S,Tian Y,Wu K,et al.Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture [J].Nature,2018,560(7720):595-600.

[20] Wu K,Wang S,Song W,et al.Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice [J].Science,2020,367(6478):2046.

[21] Yang S Y,Huang T K,Kuo H F,et al.Milestones in understanding transport,sensing,and signaling of the plant nutrient phosphorus [J].Plant Physiology,2024,195(1):3-22.

[22] Ried M K,Wild R,Zhu J,et al.Inositol pyrophosphates promote the interaction of SPX domains with the coiled-coil motif of PHR transcription factors to regulate plant phosphate homeostasis [J].Nature Communications,2021,12:384.

[23] Guan Z,Chen J,Guo J,et al.Mechanistic insights into the regulation of plant phosphate homeostasis by the rice SPX2-PHR2 module [J].Nature Communications,2022,13:1581.

[24] Hu B,Jiang Z,Wang W,et al.Nitrate-NRT1.1B-SPX4 cascade integrates nitrogen and phosphorus signalling networks in plants [J].Nature Plants,2019,5(4):401-413.

[25] Hu Z,Li J,Wang L,et al.OsCBL1 modulates the nitrate-induced phosphate response by altering OsNLP4 cytoplasmic-nucleus shuttling [J].Rice,2025,18:13.

[26] Maeda Y,Konishi M,Kiba T,et al.A NIGT1-centred transcriptional cascade regulates nitrate signalling and incorporates phosphorus starvation signals in Arabidopsis [J].Nature Communications,2018,9:1376.

[27] Ueda Y,Kiba T,Yanagisawa S.Nitrate-inducible NIGT1 proteins modulate phosphate uptake and starvation signalling via transcriptional regulation of SPX genes [J].The Plant Journal,2020,102(3):448-466.

[28] Zhang Y,Sun H,Xu Y,et al.NIGT1 represses plant growth and mitigates phosphate starvation signaling to balance the growth response tradeoff in rice [J].Journal of Integrative Plant Biology,2023,65(7):1708-1723.

[29] Gu P,Tao W,Tao J,et al.The D14-SDEL1-SPX4 cascade integrates the strigolactone and phosphate signalling networks in rice [J].New Phytologist,2023,239(2):673-686.

[30] Yang W,Feng H,Zhang X,et al.Crop phenomics and high-throughput phenotyping:Past decades,current challenges,and future perspectives [J].Molecular Plant,2020,13(2):187-214.