

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

第09期议题简报，2026年9月

提高作物养分利用效率的遗传方法

by the Scientific Panel on Responsible Plant Nutrition

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

内容

3 要点
6 问题是什么?
7 用于遗传改良的养分利用效率定义
12 培育高养分利用效率品种的三个关键步骤
15 通过遗传手段提高作物养分利用效率的案例
22 高养分利用效率育种取得了多大成功?
24 可以做些什么?
29 谁需要做什么?
30 成功会是什么样子?
31 参考文献
34 作者、引用方式和联系方式

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

要点

为了在不损害环境的情况下提高全球作物产量，必须采取能够显著提高养分利用效率并减少养分损失的策略。

这需要大幅提升养分利用效率，而只有将良好的农艺实践与肥料技术进步和遗传改良相结合，才能实现这一目标。遗传改良策略和作物育种为提高作物更高效吸收或利用植物养分的潜力提供了多种机会（图1）。所有这些过程均由称为转运蛋白的多种膜蛋白介导。因此，养分利用效率与这些转运蛋白的特性直接相关，包括其表达水平、组织定位、转运活性及其他特征。

近年来，人们已经鉴定了许多控制养分吸收、转运、同化和再利用分子过程的植物性状和基因。尽管研究取得了进展，但在培育养分利用效率更高的作物品种方面，成功仍然有限。实现这一目标需要更好地整合作物遗传学研究、作物生理学、育种学和农学，包括为作物改良设定现实目标，并对有前景的候选基因和材料进行严格的田间评价。

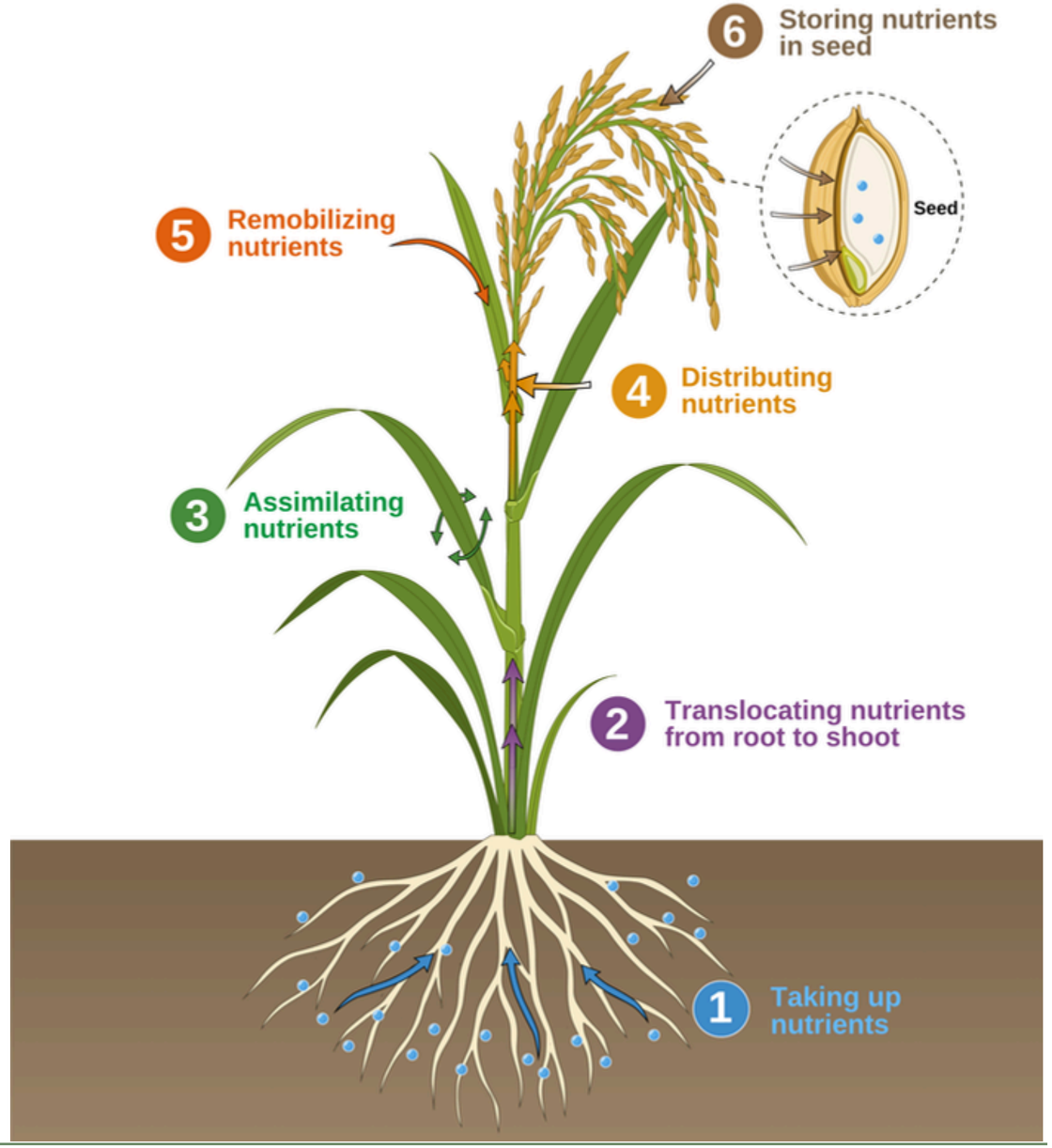


图*1*。为通过遗传手段提高作物养分利用效率提供机会的主要生理过程。植物的生长、发育以及收获产品的营养组成需要多种矿质养分。这些养分由根系从土壤中吸收后①，从根部转运至地上部②。氮（*N*）、磷（*P*）和硫（*S*）等部分养分随后在不同组织和器官中被同化③，而其他养分则根据各组织的需要进行分配④。某些养分还会从较老的组织再利用至较幼嫩的组织⑤。最后，一部分养分被分配至种子或其他待收获器官⑥。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

作物遗传学与育种关键术语

等位基因：同一基因的不同版本或形式（例如，基因决定花色，而等位基因可为“红色”或“白色”）。

基因：遗传的基本单位；编码特定性状的一段特定DNA序列。

基因编辑或基因组编辑（CRISPR）：使科学家能够在生物体自身基因组内精确改变、删除或添加特定DNA序列的技术。与早期将遗传物质随机插入宿主基因组的遗传工程技术不同，基因组编辑旨在修改特定位点。

遗传修饰的生物：其DNA经遗传工程技术改变的生物，通常涉及从不同物种转移基因（转基因）。

基因组：一个生物体的全部遗传物质或完整DNA集合。

基因型：个体生物特定的遗传组成或等位基因组合。

GWAS（全基因组关联研究）：一种研究方法，用于在大型群体中寻找特定遗传变异与特定性状之间的关联。

基因座：基因或标记在染色体上的特定固定位置。

标记辅助育种（MAB）：一种加速育种技术，利用分子（DNA）标记选择理想作物性状，而不是等待植株实际成熟。该过程包括标记辅助选择（MAS）和标记辅助回交（MABC）等多种现代育种程序，可显著加快改良作物品种的培育。

分子标记：一种已知的特定DNA序列，用于识别或标记与理想性状相关基因的位置。

QTL（数量性状位点）：与复杂、可测量性状（如株高或耐旱性）密切相关的DNA区域，这些性状由多个基因控制。

表型：生物体可观察到的物理或生化特征，由其基因型与环境相互作用产生。

蛋白质组学：对蛋白质组进行大规模、系统性研究；蛋白质组是一个生物体或系统产生或修饰的全部蛋白质集合。由于蛋白质是生物学功能的主要执行者，蛋白质组学对于理解植物过程及其在细胞水平上的遗传调控至关重要。

SNP（单核苷酸多态性）：一种仅影响DNA分子某一区段中一个基本组成单元——腺嘌呤（A）、鸟嘌呤（G）、胸腺嘧啶（T）或胞嘧啶（C）——的遗传序列变异。

转录组学：对转录组进行大规模研究；转录组是细胞、组织或生物体中存在的全部RNA分子集合。它揭示哪些基因正处于开启或关闭状态，从而提供细胞功能和健康状况的动态快照。

转录因子：一种与DNA结合并通过转录调控基因表达的蛋白质；转录是遗传密码产生mRNA或小RNA的过程。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

问题是什么？

无机和有机肥料中的养分投入极大促[Z1] 进了作物增产和全球粮食安全

为了维持不断增长的世界人口所需的高生产力，肥料使用仍然必不可少，但过量使用可能增加生产成本、造成环境污染和生物多样性损失，或提高植物病害发生率。因此，未来作物生产的增长必须伴随养分利用效率（NUE）的显著提高，以及流失到环境中的养分显著减少。在作物生长季，大多数农作物只能吸收所施肥料氮（N）的40–60%、磷（P）的10–20%和钾（K）的40–80%。不过，这些比例取决于作物种类、气候条件、土壤性质和管理措施（1–3）。人们普遍认为，提高作物对养分的吸收和利用，需要采用综合方法，将针对具体地点的农艺实践改进、肥料技术和遗传学与作物育种进展结合起来（4, 5）。

农艺和肥料管理实践旨在使不同生长阶段的养分供应与作物需求同步。另一些措施可能侧重于直接减少特定养分损失，例如氧化亚氮或氨等气态氮损失，或硝酸盐淋失（4）。

针对具体地点实施4R养分管理（正确的肥料来源、正确的施用量、正确的施用时间、正确的施用位置）（6），或使用增效肥料（例如硝化抑制剂和脲酶抑制剂、控释肥料）（7），是提高氮利用效率并减少氮向环境损失的主要手段（1）。另一方面，作物育种旨在提高作物更高效获取或利用植物养分的遗传潜力（图1）。因此，它为在提高作物产量的同时提高养分利用效率提供了额外潜力（8）。

本议题简报聚焦于提高作物养分利用效率遗传潜力的策略，重点关注氮和其他大量营养元素。基因组学和植物科学的最新进展，以及基因编辑等新育种技术，为通过遗传手段提高作物养分利用效率带来了新一轮乐观前景（9–12）。在此，我们评估目前采用的主要途径及其现实潜力，并就如何将这项工作与农艺措施更好地结合提出建议。我们以水稻为主要例子，因为这种粮食作物的基因组学研究进展尤其迅速。不过，其他作物很可能也可得出类似结论。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

用于遗传改良的养分利用效率定义

根据目的不同，农业系统中的养分利用效率（NUE）可以有不同定义，包括：（i）肥料效率指标（例如偏生产力、农学效率、所施肥料的回收效率）；（ii）作物指标（例如内在效率、生理效率、养分浓度、养分收获指数）；以及（iii）基于田块、农场或其他尺度全部养分投入和产出的系统指标（1）。

在此，我们重点关注那些有助于确定NUE遗传改良目标并评价其成效的指标。不过需要注意的是，在植物科学中，以下术语通常作为同义词使用：

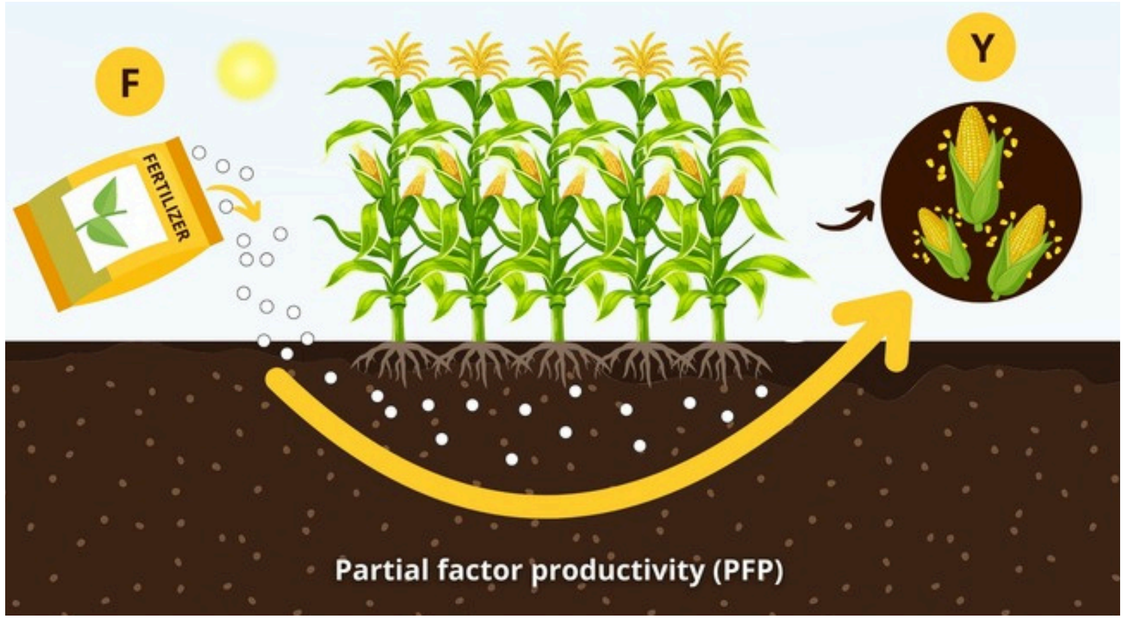
- 总养分利用效率（NtUE）= PFP
- 养分吸收效率（NUpE）= RE
- 养分利用效率（NUtE）= IE

本议题简报沿用我们此前介绍的术语及其定义（1）。

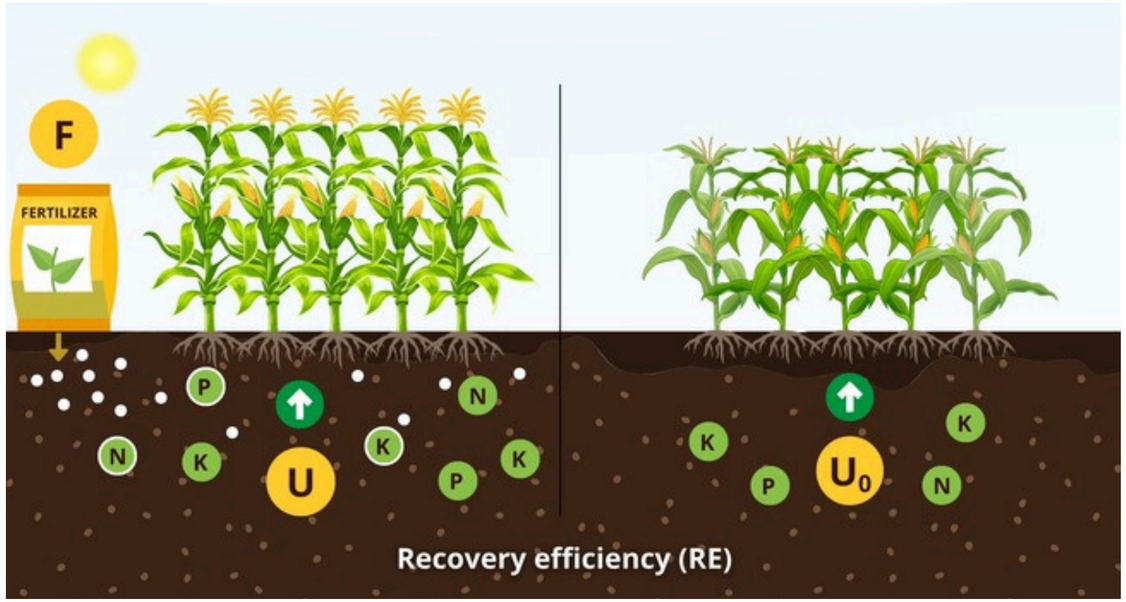
所施养分的偏生产力: PFP = Y/F
所施养分的回收效率: RE = (U-U_0)/F
已吸收养分的内在效率: IE = Y/U
养分收获指数: NHI = U_R/U

其中

- Y = 作物产量 (kg/ha)
- F = 施用的养分（例如肥料）量 (kg/ha)
- U = 施用养分时的养分吸收量 (kg/ha)
- U_0 = 未施用养分时的养分吸收量 (kg/ha)
- U_R = 收获产品（例如籽粒）中的养分量 (e.g. grain, kg/ha)

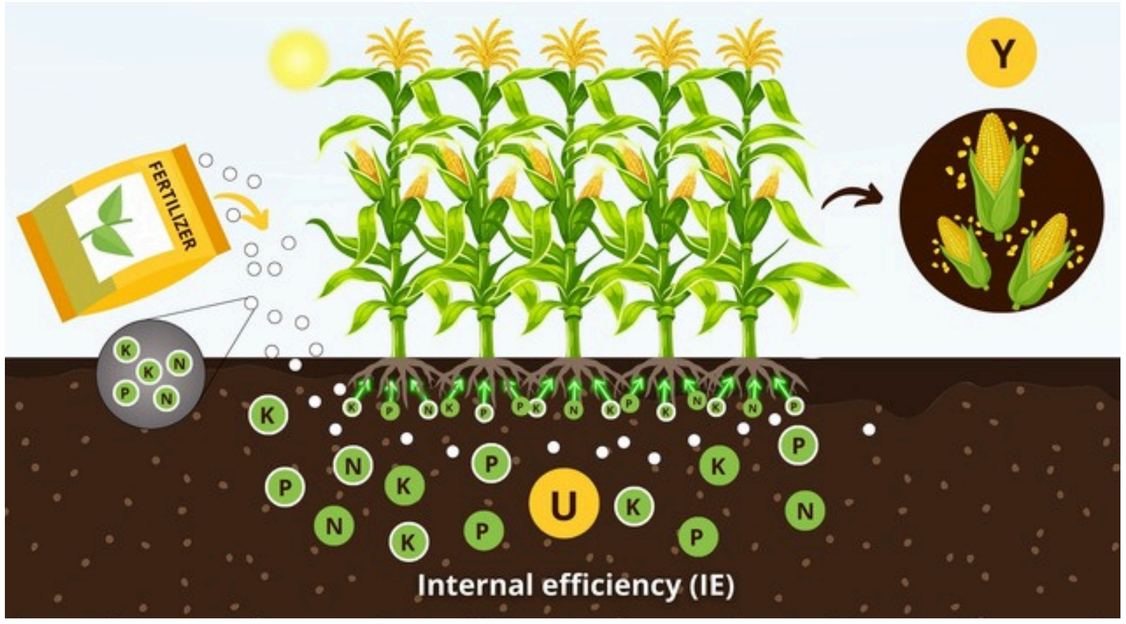


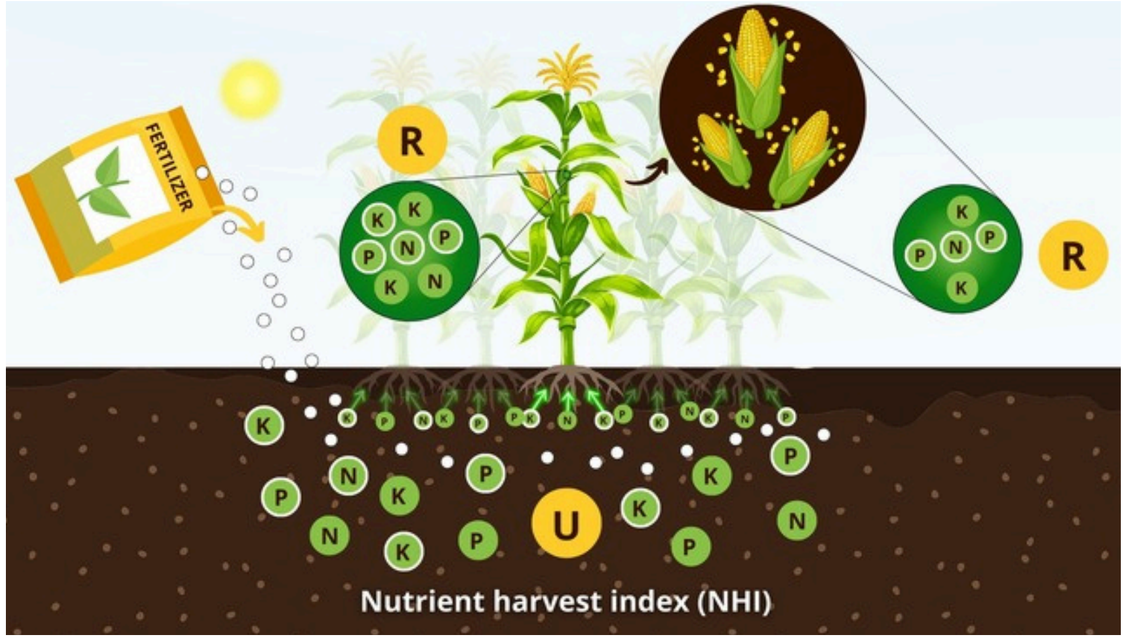
所施养分的**偏生产力 (PFP)** 即每单位作为肥料施用的养分所收获的作物产量（例如每施用1 kg N生产的籽粒kg数）。对农民而言，PFP是一项稳健且具有经济意义的指标，它综合反映土壤和其他本地资源所供养分的贡献，以及通过肥料添加养分的效率（1）。从作物改良的角度看，它是同时反映RE和IE的综合性术语（见下文）。除土壤、农艺实践和肥料管理外，PFP还受许多植物过程影响，包括养分吸收、由根至地上部的转运、同化、分配和再利用（图1）。这些过程的复杂性表明，在相同遗传背景下，改变单个基因不太可能大幅提高PFP，除非这种改变靶向控制多个参与养分吸收或内部利用基因的转录因子。



所施养分的**回收效率（RE），**或养分吸收效率，定义为每单位作为肥料施用的养分所引起的植物地上部生物量中养分积累增量的比率。它表示作物吸收或“回收”了多少所施肥料。RE受根系构型、养分转运蛋白（包括其对养分的亲和力、丰度、活性和调控）、根系分泌物、根际微生物组、管理措施、肥料类型和施用方式、土壤性质及气候等因素影响（1）。

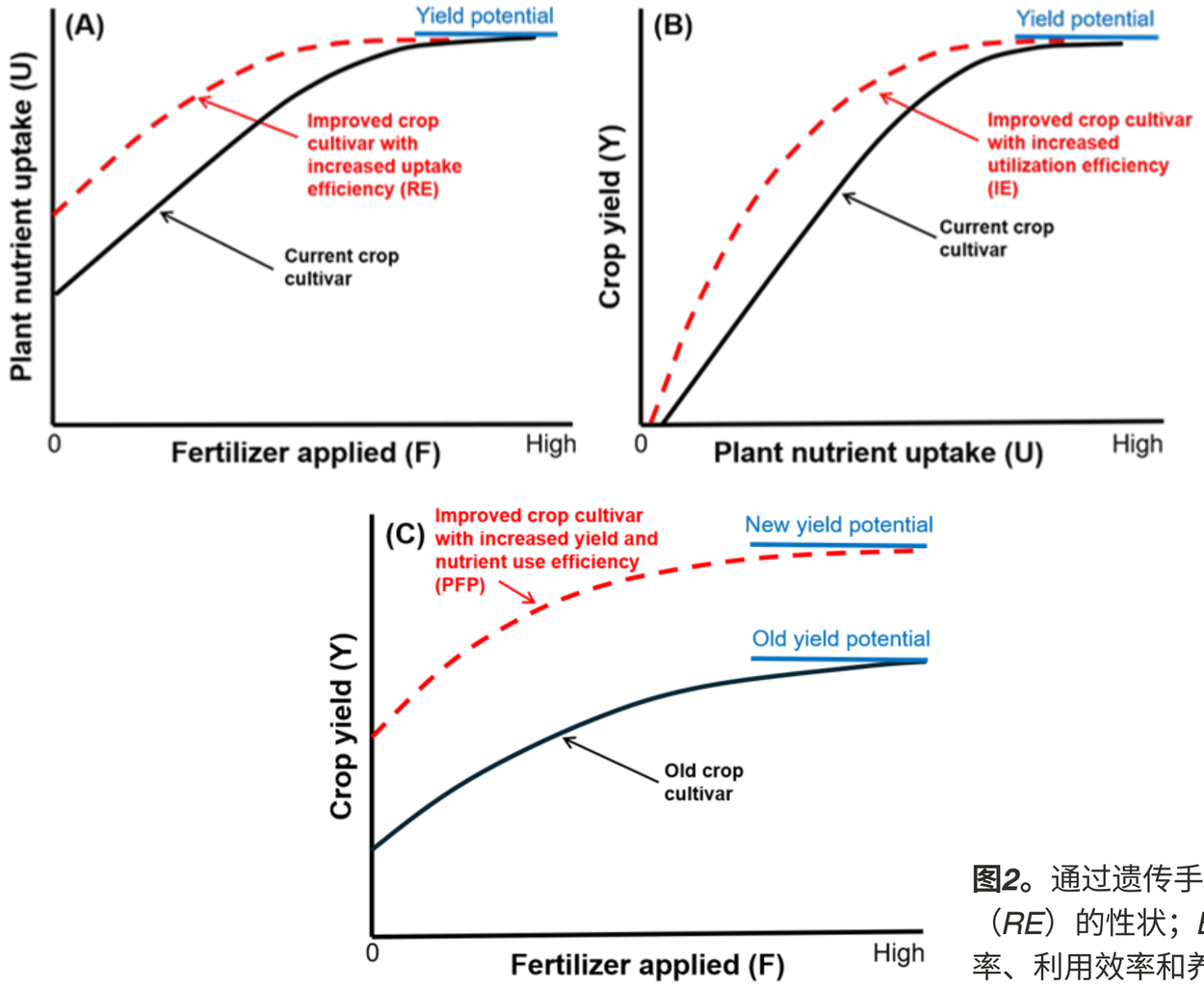
植物养分的**内在效率（IE），**又称养分利用效率，按作物产量除以植物地上部生物量中积累的养分总量计算。它表示植物将从包括土壤和肥料在内的所有来源获得的养分转化为经济产量的能力。IE由植物体内的养分同化、由根至地上部的转运、储存和再利用决定。这些过程又取决于基因型（例如作物种类、品种和遗传产量潜力等）、环境和管理（1）。例如，IE较低也可能是由其他胁迫导致的内部养分转化不良造成的，如养分缺乏、干旱、高温或病害。





养分收获指数（NHI）定义为收获作物产品中的养分占作物地上部生物量中养分总量的比例。例如，NHI为0.6意味着在作物成熟期，地上部生物量已吸收养分的60%被分配至籽粒。因此，40%仍留在茎、叶和其他植物部位。NHI对作物育种是一项有用指标，因为它与养分分配、储存和再利用过程直接相关（图1）。它还反映作为收获作物产品的食物和饲料中的养分量，以及以作物残体形式归还土壤的养分量（1）。

对于给定作物品种，可实现的产量潜力由其总体遗传特征和生长季气候决定。遗传学家和育种家面临的关键养分相关挑战，是改良适应性良好的作物品种，使其（i）具有更高的养分吸收效率（高RE，即将图2A中的曲线向左移动），和/或（ii）每单位产量的内部养分需求更低（高IE，即将图2B中的曲线向左移动）。这可以通过改变与养分吸收（RE）相关的作物性状，或通过遗传改良促进养分转运、再利用或储存（IE）的性状来实现。不过，这些干预不得损害作物产量、农艺适合度、对非生物或生物胁迫的耐受性，以及收获作物产品的期望品质。



自“绿色革命”时期（20世纪50至70年代）以来，主要粮食作物的产量潜力和收获指数——对于谷类作物即地上部生物量中籽粒所占比例——得到大幅提高。实现这一点需要培育矮秆（例如小麦、水稻和大麦）、更直立株型、适应更高种植密度、更大库容和更短生育期等性状。由此形成的半矮秆表型提高了收获指数，更抗倒伏，也更易高效收获（13）。它们对肥料的响应也更强。

产量潜力的任何这种跃升都会提高总体NUE，即PFP，如图2C所示，也就是每单位所施养分生产更多籽粒。PFP的提高是NHI、RE和IE增加的综合结果，但各自的相对贡献可能有所不同。然而，现代作物品种已经针对高产潜力进行育种，而产量潜力的进一步提高可能较为有限（14）。产量潜力和NHI仍有一定改良空间，但目前的主要挑战在于通过遗传手段提高RE和IE，并确保农艺实践得到调整，以充分利用这些增益。

图2。通过遗传手段提高作物养分利用效率的一般选择：*A*——遗传改良提高养分吸收效率（*RE*）的性状；*B*——遗传改良提高养分利用效率（*IE*）的性状；*C*——通过提高吸收效率、利用效率和养分收获指数，遗传改良产量潜力和总体养分利用效率（*PFP*）。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

培育高养分利用效率品种的三个关键步骤

培育养分利用效率得到提高的作物品种至少包括三个一般步骤

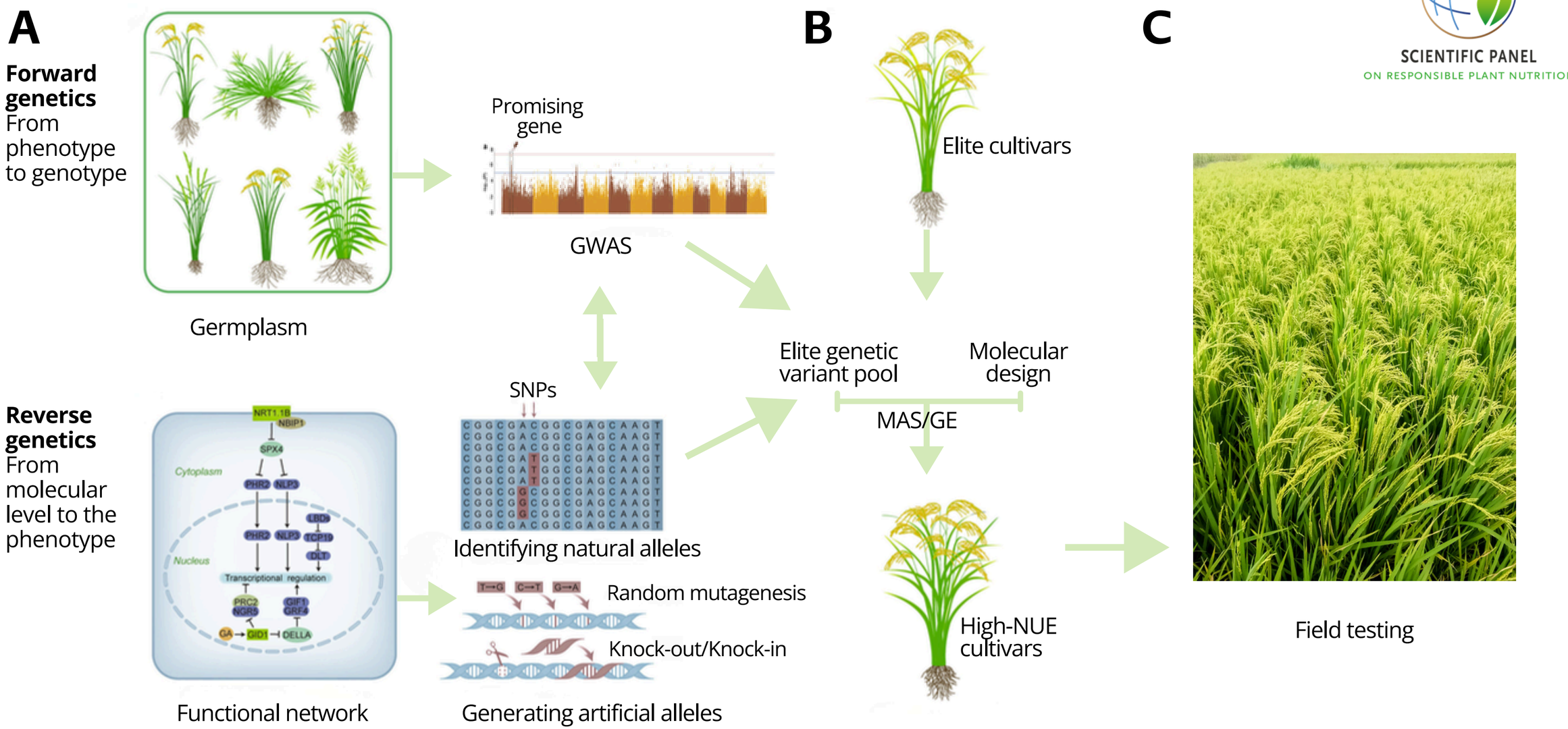


图3。培育高养分利用效率品种的三个步骤。*A*：鉴定具有高*RE*和/或*IE*的基因/等位基因；*B*：利用分子标记辅助选择或基因编辑，将有利基因/等位基因导入优良品种；*C*：在不同条件下进行田间测试。修改自文献（*15*）

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

1. 鉴定提高养分吸收和/或利用效率的有用基因/等位基因

现代育种计划主要在充足肥料供应条件下选择高产性状，导致许多有价值的NUE相关基因/等位基因丢失。筛选多样化遗传资源（例如基因库保存的不同种质、现有育种材料、专门创建的群体和野生近缘种），可通过数量性状位点（QTL）定位、全基因组关联研究（GWAS）、标记辅助定位、转录组学和蛋白质组学等方法鉴定优良NUE等位基因（图3A）。反向遗传学，即从基因型到表型，也可用于鉴定对NUE具有重要作用的基因（图3）。将水稻或拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）等模式植物研究获得的知识应用于其他作物物种时，这种方法尤其有用。

2. 将已鉴定基因/等位基因导入优良品种

一旦鉴定出优良基因或等位基因，即可将其导入适应当地条件和市场的高表现优良品种（图3B）。可通过以下方式实现：

- 遗传工程：过表达、敲除靶基因或基因组编辑
- 标记辅助选择育种（MAB）

基因组编辑技术能够精确修改NUE相关基因，有望加快育种进展。然而，转基因方法面临公众接受度方面的挑战，而MAB虽然比常规育种更快，仍需多个世代才能培育出具有目标性状的稳定品系。

3. 田间评价

严格的田间测试对于确认NUE的改进至关重要（图3C）；根据所靶向的遗传改变，还需确认其组成部分，例如吸收效率或利用效率。评价应在多个地点、多个生长季和不同施肥量下开展，以确保结果的稳定性。在这些不同条件下，必须进行准确测量和NUE计算。





SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

通过遗传手段提高作物养分利用效率的案例

1. 氮利用效率

人们已对提高氮利用效率开展了广泛研究，尤其是在作为世界一半人口主粮的水稻中（15）。田间研究显示，水稻亚种之间存在显著遗传差异。例如，中国浙江省的田间试验发现，粳稻（japonica）的平均IE为每吸收1 kg N生产53 kg籽粒，而粳稻×籼稻（japonica x indica）杂交稻的平均IE为每吸收1 kg N生产67 kg籽粒（16）。然而，关键问题是能否在各亚种内部以及广泛种植的水稻品种中提高氮利用效率。

筛选水稻品种的氮利用效率已有很长历史（17），许多研究利用了自然遗传变异。20世纪80和90年代的研究表明存在显著遗传差异（18），其中包括农艺表现优良且氮高效的水稻品种或育种材料（19）。这些品种间的RE、IE或NHI差异在低土壤氮水平下较大，并随施肥量增加而减小。尽管这些早期结果被认为前景良好，但对水稻育种影响很小。当时也讨论了将共生固氮基因导入水稻的可能性（17），这一研究方向延续至今。后来又尝试了转基因方法，例如组织特异性表达丙氨酸氨基转移酶——一种在植物碳氮代谢中起关键作用的酶（20），但未在商业育种中取得成功。

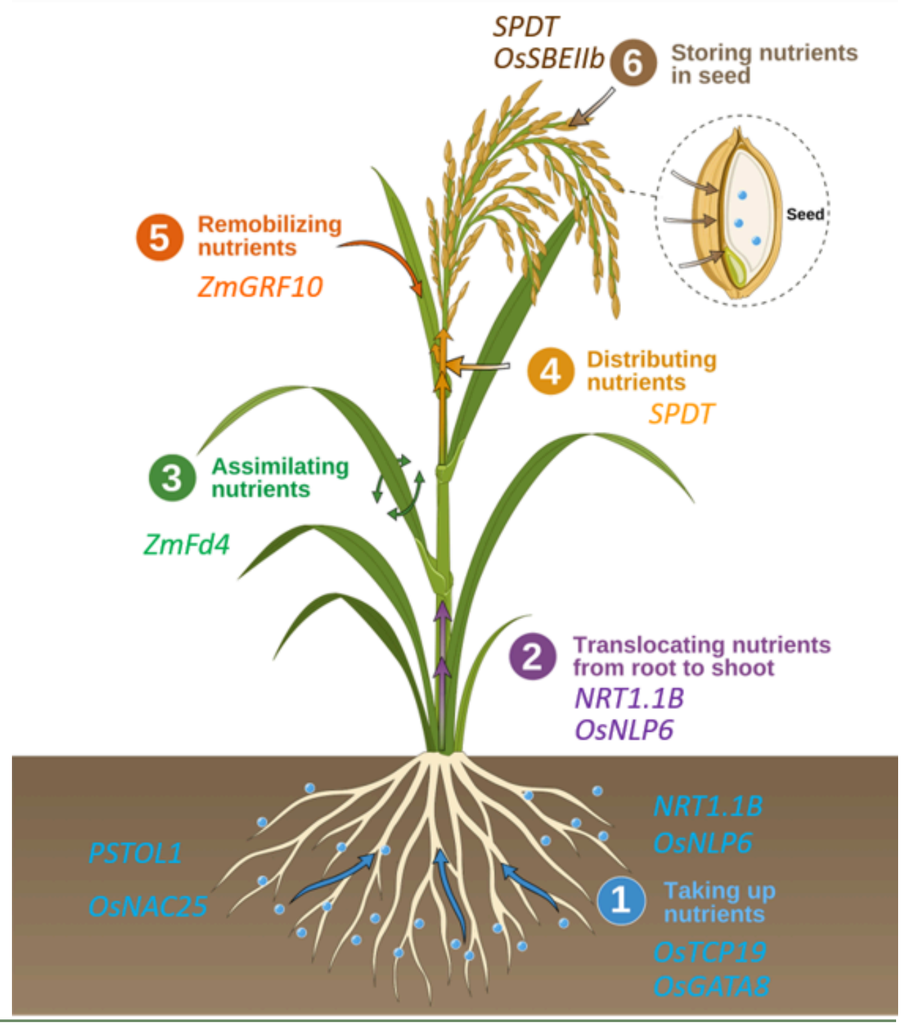


图4。本简报讨论的可提高养分利用效率的基因及其在植物中的预期靶向过程示例。氮：*NRT1.1B*（优良等位基因*NRT1.1B-indic*）（*22*）、*OsTCP19*（*OsTCP19-H*）（*23*）、*OsGATA8*（*OsGATA8-H*）（*24*）、*OsNLP6*（*OsNlP6-hap11*）（*25*）、*ZmFd4*（*ZmFd4Hap1*）（*26*）、*OsSBEIIb*（淀粉与蛋白质）（*27*）；磷：*PSTOL1*（过表达）（*28*）、*SPDT*（功能丧失）（*29*）、*ZmGRF10*（*ZmGRF10hap2*）（*30*）；钾：*OsNAC25*（*OsNAC25 Hap1*）（*31*）。

近年来，植物科学方法（21）快速进步，包括基因组分析和功能鉴定，极大提高了发现和操控特定基因或由多个基因控制的完整作物性状的能力。下面讨论一些通过不同作用方式提高氮利用效率的实例（图4）。它们在提高氮利用效率和籽粒产量方面的效果因靶基因、养分施用量及其他因素而异。



提高水稻中硝酸盐的吸收及由根至地上部的转运

亚洲栽培稻由两个主要亚种籼稻（indica）和粳稻（japonica）组成。籼稻品种通常比粳稻品种具有更高的硝酸盐（NO_3^-）吸收和氮吸收效率。Hu等（22）发现，这一差异归因于硝酸盐转运蛋白基因NRT1.1B（OsNPF6.5）的等位基因变异。与NRT1.1B的粳稻等位基因相比，籼稻等位基因吸收硝酸盐并将其由根转运至地上部的效率更高。它还表现出更强的硝酸盐响应基因转录上调。通过育种或转基因方法将籼稻NRT1.1B等位基因导入粳稻品种，在不同施氮量的田间试验中显著提高了籽粒产量和RE。

水稻在低氮条件下的高分蘖

另一个突破是发现OsTCP19。该基因编码一个转录因子，根据氮供应情况对分蘖进行负调控（23）。提高施氮量通常会促进水稻分蘖，但不同水稻品种的响应各异。施氮量从低水平（50 kg N/ha）提高至中/高水平（150 kg N/ha）时的分蘖响应，是氮利用效率的一项有用指标。利用这一指标，Liu等（23）鉴定出一个强烈影响分蘖氮响应的位点，随后克隆了其因果基因OsTCP19。对氮具有高分蘖响应的水稻品种携带名为OsTCP19-H的OsTCP19等位基因；该等位基因对氮的响应较弱，因此抑制分蘖的能力也较弱。相比之下，OsTCP19启动子中不含该插入/缺失的水稻品种，其基因表达响应更强，因此对分蘖的抑制更大。值得注意的是，现代高产品种大多丢失了OsTCP19-H等位基因，这可能是因为育种选择了分蘖较少的变异类型，因为在高施氮量下，过多无效分蘖会降低籽粒产量。因此，现代高产水稻品种在低至中等施氮量下无法形成足够分蘖，导致氮利用效率相对较低。将OsTCP19-H等位基因重新导入优良品种后，在低至中等氮水平下，籽粒产量和NUE均显著提高。

协调水稻的氮吸收与分蘖

Wu等（24）鉴定了OsGATA8，该基因编码一个在调控氮吸收和分蘖方面发挥双重作用的转录因子。OsGATA8是铵转运蛋白基因OsAMT3.2以及OsTCP19的负调控因子，而后者的基因产物抑制铵吸收并促进分蘖。携带启动子缺失的OsGATA8等位基因——命名为OsGATA8-H——的水稻品种或等基因系，OsGATA8表达较低，从而使OsAMT3.2和OsTCP19表达更高。这些品种或等基因系在低氮条件下吸收更多铵，并在高氮条件下形成较少无效分蘖，从而使有效分蘖比例更高。将OsGATA8-H等位基因导入现代水稻品种，在低施氮量和高施氮量下均提高了籽粒产量和RE。此外，优良OsGATA8-H和OsTCP19-H等位基因很少同时存在于同一水稻品种中。将这两个等位基因聚合到同一品种中，可能进一步提高较宽氮水平范围内的氮利用效率和产量。

作为水稻氮利用效率关键调控因子的转录因子

近期水稻研究表明，编码NIN样蛋白（NLP）转录因子的OsNLP6与氮利用效率相关（25）。NIN样蛋白是参与硝酸盐信号传导、NUE和生物固氮的关键调控因子（32）。OsNLP6调控硝酸盐的吸收及由根至地上部的转运，但不调控铵。因此，与OsTCP-19和OsGATA8不同，OsNLP6的基因产物是氮利用效率的正调控因子。研究人员鉴定了表达OsNLP6水平较高的优良等位基因DF114^{HapII}，发现它主要存在于东南亚籼稻品种中。将OsNLP6^{HapI}导入粳稻后，在低施氮量和较高施氮量下提高了氮吸收效率和籽粒产量（图5），但内在利用效率没有改善（未显示）。

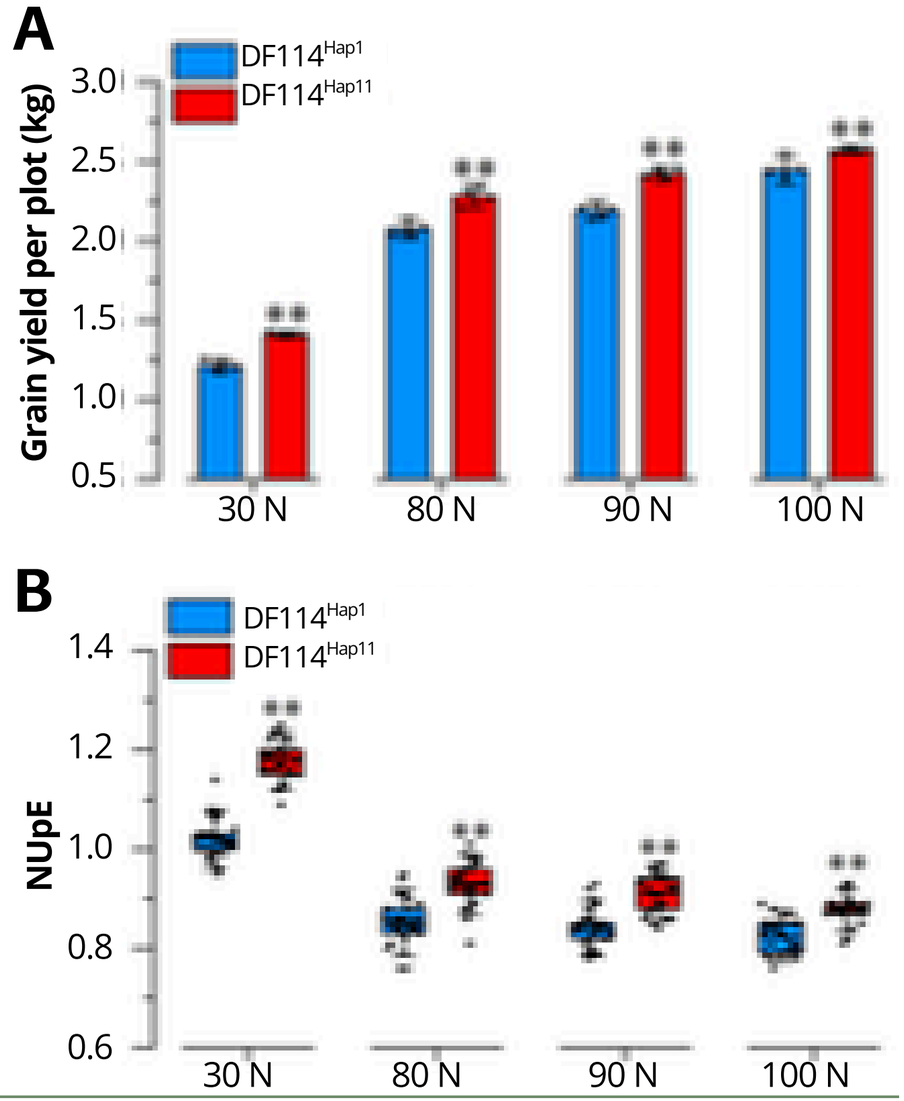


图5。导入优良等位基因*OsNLP6*（*DF114^{Hap11}*）对不同施氮量下水稻籽粒产量（*A*）和氮吸收效率（*B*）的影响。改编自*Xin*等（*25*）。

提高玉米的硝酸盐同化

在玉米中，编码铁氧还蛋白的ZmFd4被发现是造成地上部硝酸盐浓度自然变异的主要因素（26）。ZmFd4与叶绿体中的亚硝酸盐还原酶相互作用，提高其酶活性，从而高效同化硝酸盐。敲除ZmFd4的玉米材料在氮限制条件（0或34.5 kg N/ha）下表现出更高的硝酸盐同化水平和籽粒产量，但在正常施氮量（138 kg N/ha）下没有效果。

小麦中氮和磷利用的双重调控

在小麦中，Liu等（33）鉴定出TaTCP6，该基因编码一个同时增强硝酸盐吸收/利用和缺磷响应的转录因子。TaTCP6的基因产物激活氮利用基因，并与编码磷酸盐吸收关键调控因子的TaPHR2相互作用，从而提高磷利用效率。在小麦中过表达TaTCP6提高了籽粒产量，凸显其在优化氮、磷利用方面的双重作用。

提高谷类作物的蛋白质含量

近年来，同时改善谷物蛋白质的数量和质量日益被视为增进人类健康并减少对环境负担较大的动物源食品依赖的机会（34）。例如，用于制作面包的小麦需要较高蛋白质水平，尤其是在氮使用不断下降的环境中（35）。蛋白质含量通常与淀粉积累和籽粒产量负相关。多个基因会显著影响籽粒蛋白质含量，而且越来越多的证据表明，可以克服蛋白质含量与籽粒产量之间的负相关关系（35）。例如，在水稻中，淀粉分支酶IIb OsSBEIIb在决定支链淀粉结构和淀粉消化率方面发挥关键作用。

Kor等（27）对籼稻品种IR64中的OsSBEIIb进行了基因编辑，使抗性淀粉和籽粒蛋白质水平最高提高10%。然而，这些提高也导致食用品质下降和一些农艺权衡，表明仍需更多研究才能令人信服地实现预期目标。总体而言，通过遗传策略提高谷类作物籽粒蛋白质，是作物育种的一条重要途径（35），还可能提高肥料氮的NHI、IE和PFP。

2. 磷利用效率

由于磷酸盐在土壤中被强烈固定，磷肥回收效率通常较低（10–20%），具体取决于土壤类型和其他因素（2）。因此，遗传改良策略旨在提高磷吸收效率、增强土壤中储存磷的再利用并降低籽粒中的磷含量（12）。

促进水稻和其他谷类作物的早期根系生长

Gamuyao等（28）鉴定了PSTOL1（耐缺磷基因1），该基因在现代水稻品种中缺失，但存在于磷高效、适应当地的传统品种中。在优良水稻中过表达PSTOL1，可通过促进早期根系生长，使植株获得更多磷和其他养分，从而显著提高缺磷土壤中的籽粒产量。

水稻中PSTOL1的功能启发了其在小麦中的应用。Milner等（36）在小麦中过表达水稻OsPSTOL1基因，从而在低磷和低氮条件下均提高了产量，表明该基因在谷类作物中具有广泛用途。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

增强玉米中的磷再利用

作物可以将包括氮和磷在内的某些养分从衰老或成熟的营养组织再利用至正在发育的器官，如幼叶和籽粒，从而提高内部养分利用效率。例如在玉米中，ZmGRF10的基因产物负调控参与降解含有机磷底物的基因（30）。因此，敲除该基因可通过促进内部磷再利用来增强对低磷条件的耐受性。在一些玉米品种中，ZmGRF10启动子区域的单核苷酸多态性（SNP）在不改变基因功能的情况下导致转录活性降低。这些发现使该位点成为培育高磷利用效率品种的有前景靶点。

改变磷向籽粒的分配

在谷类作物中，吸收的大部分氮和磷最终被分配至种子。在水稻等禾本科植物中，节部表达的转运蛋白介导这种分配。Yamaji等（29）证明，编码磷酸盐转运蛋白的基因SPDT在将磷导向水稻籽粒方面发挥关键作用。在磷受限条件下，敲除SPDT会损害发育中组织的生长。然而，在正常或高磷供应下，破坏该基因可减少磷向籽粒的分配，使籽粒植酸含量降低20–30%。鉴于施用磷肥对维持高籽粒产量至关重要，敲除SPDT所带来的较低植酸含量具有双重益处：（i）提高铁（Fe）和锌（Zn）的生物可利用性，有益于人类营养；（ii）降低环境污染风险，尤其是水体富营养化（37）。此外，由于更多磷保留在秸秆中，如果秸秆还田，这种方法可能间接减少新施磷肥的需求。因此，SPDT已被确定为培育低植酸水稻品种的靶点。



3. 钾利用效率

作物对钾的内部需求在不同作物物种（图6）、品种和产量水平之间差异很大（38）。这主要是因为收获产品的组成不同，而且钾具有特异性和非特异性生理功能。其中一些功能也可由钠等其他矿质元素替代。

尽管大量研究关注植物中的钾转运和信号传导，但对钾利用效率育种的关注较少（39）。操控根系构型以及钾在植物体内的转运和分配，可能提高钾利用效率（40）。例如，这类品种应能更高效地吸收、分配和利用钾，尤其是在土壤钾水平较低时（39）。另一方面，IE更高的基因型应能将更多钾从较老组织重新分配至较幼嫩的组织，并降低液泡钾浓度，同时维持代谢活跃亚细胞区室中的适宜钾浓度（41）。

提高水稻的钾吸收

钾是水稻的重要养分，但也日益成为限制亚洲水稻产量的因素（42）。与氮不同，粳稻品种通常比籼稻品种更耐低钾。Wang等（31）鉴定了OsNAC25，该基因编码一个调控钾吸收相关基因表达的转录因子。OsNAC25的粳稻等位基因在低钾土壤条件下增强了钾积累。将该等位基因导入一个籼稻品种后，在低钾条件下改善了植株生长和钾吸收，显示其用于培育钾高效作物的潜力。

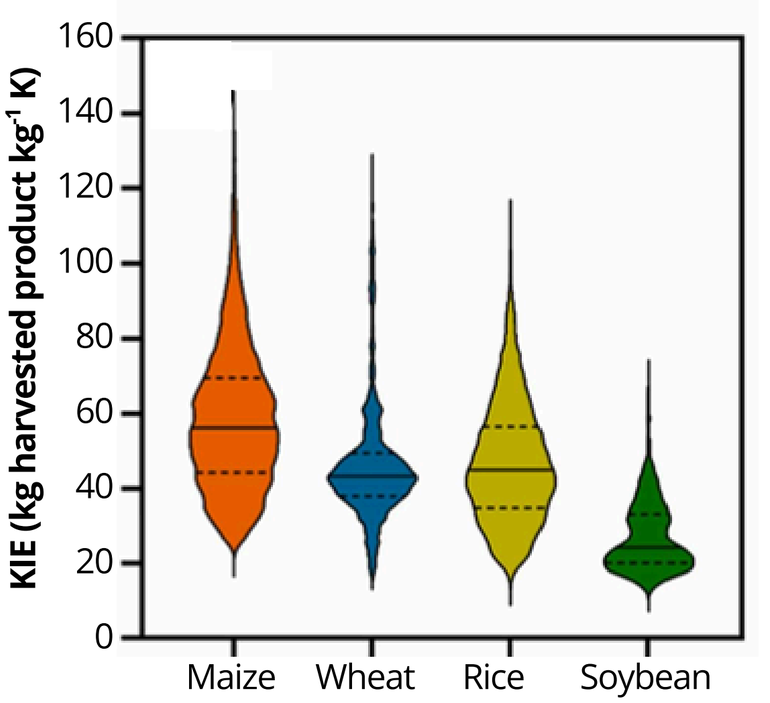


图*6*。玉米、小麦、水稻和大豆的钾内在效率（*KIE*，即每单位钾吸收量所生产的籽粒量）差异。小提琴图内的水平线分别表示中位数（实线）以及第*25*和第*75*百分位数（虚线）。改编自*Carciochi*等（*38*）。

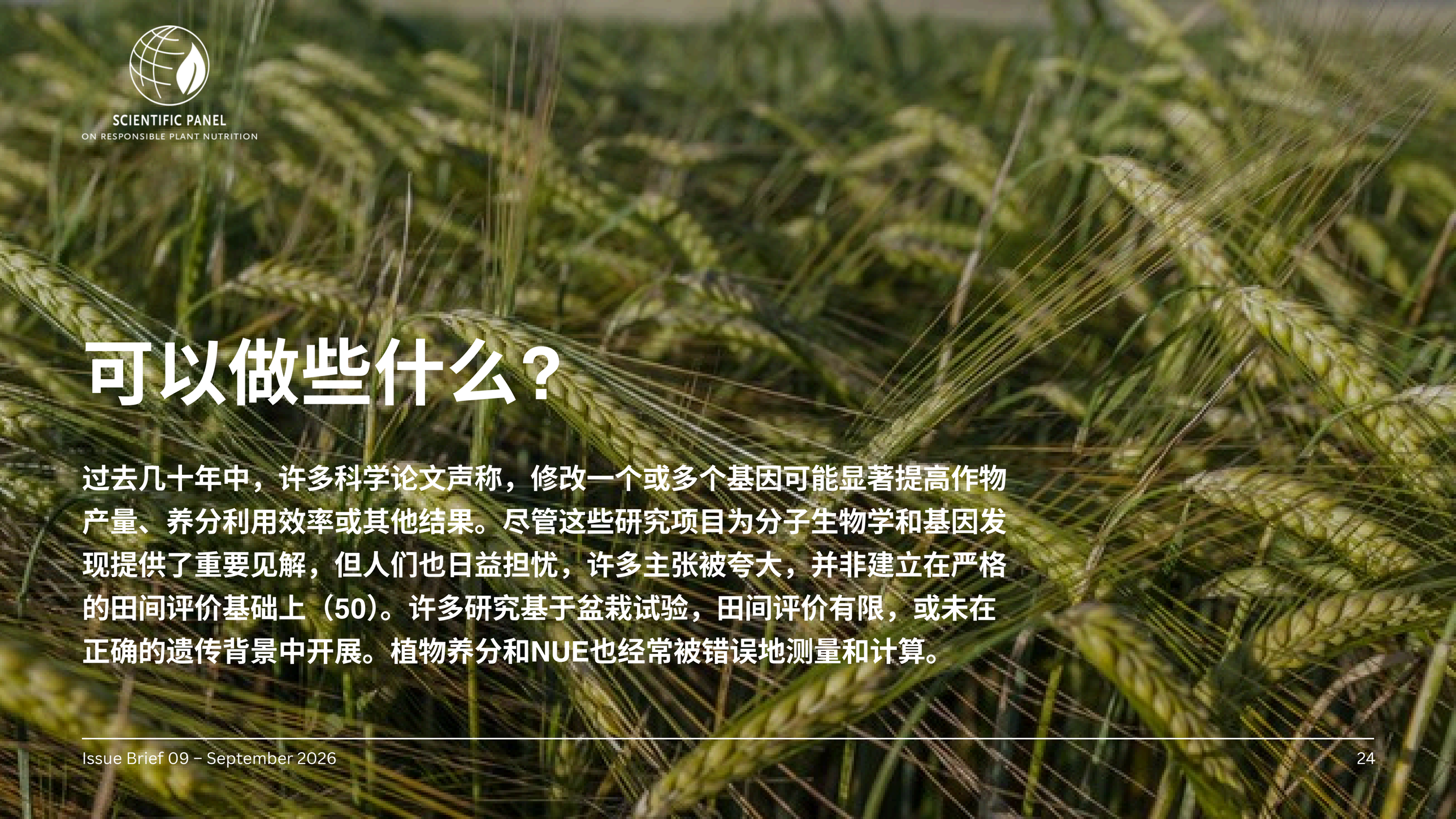
SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

高养分利用效率育种取得了多大成功?

总体而言，尽管分子遗传学研究取得了许多进展，但在培育养分利用效率得到直接改善的作物新品种方面进展缓慢。这主要是因为氮利用效率育种十分困难。遗传调控必须考虑影响从土壤吸收氮的复杂生理和代谢因素，以及植物体内的氮利用效率和分配（图1）。这些过程涉及许多生化途径和反馈机制，对环境条件高度敏感，因此由许多基因控制（43, 44）。

尽管人们普遍认同需要通过育种提高NUE，但NUE通常并不是专门育种计划的主要目标。不过，在许多作物中，通过产量选择已间接提高NUE（43, 45）。例如，应用矮秆半矮化基因是“绿色革命”的关键组成部分。因此，小麦产量潜力的提高源于收获指数、抗倒伏性和肥料利用效率的提高（46）。北美玉米育种也使氮的NHI从1946年的58%提高到2015年的69%（47）。墨西哥和法国的多项研究显示，小麦氮利用效率通过育种得到小幅改善（43）。在油菜中，育种提高了现代品种的氮利用效率，包括高氮水平下的氮吸收效率（48）。日本大粒水稻品种Akita 63也表现出优异的氮吸收和利用效率（49）。

最近，中国已有多家种子公司开始专门利用部分氮利用效率基因（图4）培育新的杂交水稻。OsTCP19基因已被导入约30个杂交水稻品种，这些品种的种植面积达数百万公顷。对这些杂交水稻品种开展的氮肥试验显示，在中等和高氮条件下，氮肥偏生产力提高约13–15%。其他育种试验也聚焦于利用OsGATA8基因，但尚未有品种推广。这些是新发现的氮利用效率改良基因用于商业作物育种的首批实例之一，表明仍有巨大潜力可供利用。



SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

可以做些什么？

过去几十年中，许多科学论文声称，修改一个或多个基因可能显著提高作物产量、养分利用效率或其他结果。尽管这些研究项目为分子生物学和基因发现提供了重要见解，但人们也日益担忧，许多主张被夸大，并非建立在严格的田间评价基础上（50）。许多研究基于盆栽试验，田间评价有限，或未在正确的遗传背景中开展。植物养分和NUE也经常被错误地测量和计算。



现实的目标和预期

在考虑作物养分需求生物学极限的前提下，通过遗传手段提高作物的养分吸收和利用显然仍有空间（51）。即便RE和/或IE仅小幅提高（5–10%），或二者组合提高，也可能产生重大影响。以下是假设但现实的情景：

- **基线**：亚洲不同种植区和生长季的水稻平均产量约为5200 kg/ha，农民平均施用约100 kg N/ha肥料。作物氮吸收量约为87 kg N/ha，肥料氮回收效率（RE）约为40%，内在效率（IE）约为每吸收1 kg N生产60 kg籽粒，平均氮收获指数（NHI）为60%（3, 52）。
- **情景A——将RE提高10%**：针对根系氮吸收性状进行育种，可在产量和IE（或NHI）不变的情况下，使氮吸收效率提高10%（从40%提高至44%）。与基线相比，这将使达到相同产量所需的肥料氮减少17 kg N/ha，并使PFP提高20%，从每kg肥料氮生产52 kg籽粒提高至62 kg。在整个亚洲，每年可节省约250万吨肥料氮。
- **情景B——将IE提高10%**：针对提高氮在籽粒中的分配、再利用或储存的性状进行育种，可在产量和RE不变的情况下，使氮利用效率提高10%（从每吸收1 kg N生产60 kg籽粒提高至66 kg）。这将使所需肥料氮减少28 kg N/ha，并使PFP较基线提高39%，从每kg肥料氮生产52 kg籽粒提高至72 kg。在不减少水稻产量的情况下，整个亚洲可节省420万吨肥料氮。

情景A和B展示了遗传改良的一般潜力。然而，一个常见误解是，提高NUE的目标是减少肥料施用，进而降低成本和温室气体排放。真正的挑战是在提高籽粒产量、为不断增长的人口生产更多粮食的同时，提高每单位所施养分生产的籽粒量。收获产品有最低养分需求，因此更高产量需要更多养分投入——主要来自肥料——但植物必须以更高效率吸收和利用这些养分。情景C代表这种情况：

- **情景C——籽粒产量、RE和IE各提高10%：**遗传改良与更好的农艺实践相结合，可使RE和IE各提高10%，同时产量提高10%（从5.2提高至5.7 t/ha）。这将改善氮吸收和利用、支持粮食安全，并比基线少需17 kg N/ha肥料氮，同时使PFP提高32%（从每kg肥料氮生产52 kg籽粒提高至69 kg）。

表1。正文所述遗传改良策略结果的理论情景。

Scenario	Yield (t/ha)	RE (%)	IE (kg grain/kg N)	Fertilizer N (kg/ha)	PFP (kg grain/kg N)	N saved (Mt/yr)
Baseline	5.2	40	60	100	52	
A	5.2	44	60	83	62	2.5
B	5.2	40	66	72	72	4.2
C	5.7	44	66	83	69	2.5

基因发现：探索野生近缘种和地方品种中的优良等位基因

迄今发现的大多数增强NUE的基因（等位基因）在低养分条件下被诱导，可能是因为它们进化用于增强养分匮乏时的生存能力。其中许多在高养分水平下失效，表明现代农业中大量施肥可能掩盖其增强NUE的功能（53）。这造成了实现高产与提高NUE之间的权衡。像OsGAT8-H这样能在较宽养分供应范围内提高NUE的等位基因尤其有用。

现代育种优先考虑高养分投入下的高产。因此，一些与高NUE相关的基因（或等位基因）可能在现代育种过程中丢失。为了恢复这些性状，应筛选可能蕴藏尚未开发遗传多样性的野生近缘种和传统地方品种，以寻找优良NUE等位基因。GWAS、泛基因组分析等先进基因组工具可用于鉴定这类NUE相关基因/等位基因（图3）。需要注意的是，在用于育种前进行功能验证至关重要。并非所有参与养分吸收、转运、分配或再利用的基因都适合作为靶点；应优先考虑在一系列现实生产条件下已证明具有农艺价值的基因。为此，需要高效的站外筛选策略，以及更可靠的环境特征数据，以加强基因型×环境×管理评估。

靶向育种

作物育种已转向数据驱动的靶向育种策略，并进行多样化产品设计与开发。这些策略通常利用基因编辑、基因组选择、快速育种和环境特异性田间测试等现代工具与技术，加速遗传增益，并通过有效的种子体系迅速替换作物品种（54）。这是一个由基因组学和人工智能（AI）进步支持的智能设计新时代（55）。这种基因组辅助育种依赖新方法，以加速对等位变异的靶向操控来创造新的多样性，并促进其快速、高效地纳入作物改良计划（56）。

提高产量仍将是主要育种目标，NUE性状本身不太可能脱离产量而具有商业可行性（57）。不过，应更系统地将NUE相关性状纳入育种特征，用于优化产品布局，尤其是在可取得显著增益的作物和种植系统中。应通过标记辅助选择或CRISPR-Cas9等基因编辑方法，将有前景的候选基因/等位基因导入优良品种。所得材料应在目标细分市场和当地环境中接受严格测试。还需要开展长期研究，评价特定管理条件下的农艺表现和可持续性，包括正确测量NUE指标，以量化遗传改良和农艺实践对提高NUE的贡献。

多养分效率的基因聚合

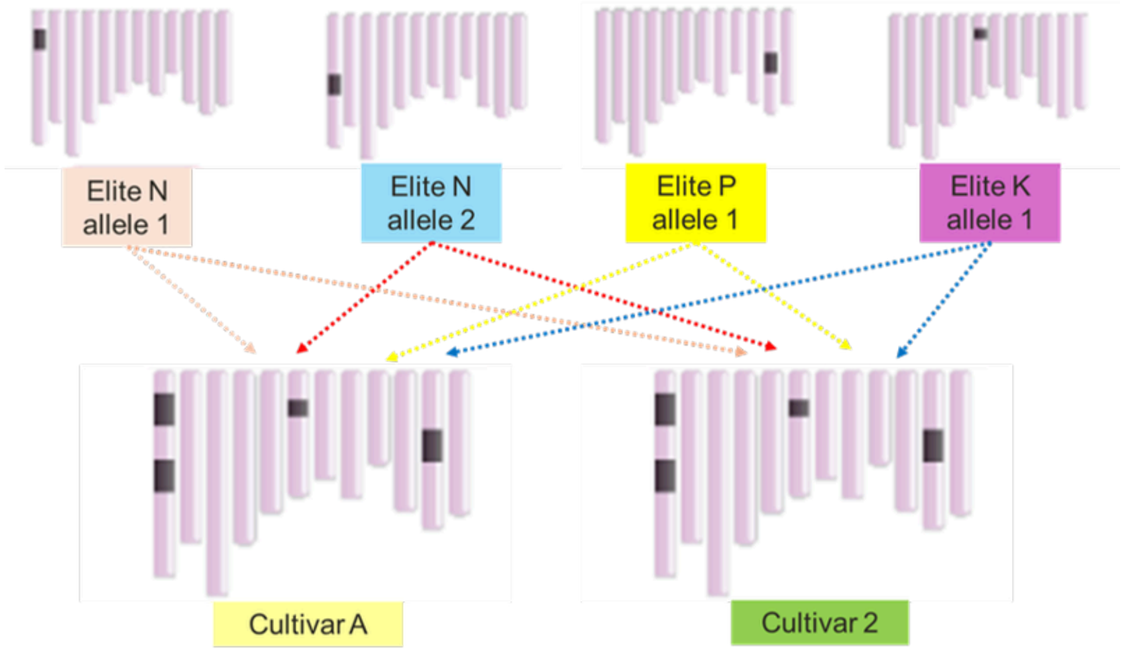
目前的研究大多聚焦单一养分效率，如氮或磷。然而，作物经常同时面临多种养分共同限制，不同养分涉及不同的养分利用效率机制。聚合氮、磷和钾效率基因——即在植物育种过程中同时选择和/或导入多个基因——可能培育出具有广谱养分优化策略的品种（图7）。据我们所知，迄今相关研究很少，因此这类策略的实际潜力仍有待观察。

将研究扩展到水稻之外

虽然许多NUE研究集中于水稻，但研究重点应转向其他主要作物，如小麦、玉米、大麦、高粱、油料作物、豆类和园艺作物。每个物种都有独特的养分吸收需求和动态，需要量身定制的遗传和农艺解决方案。由于这些作物的基因组较大，鉴定NUE基因将很有挑战性，但非常必要。

最近已有研究报道一种整合基因调控网络和模式植物到作物直系同源映射的机器学习流程，用于加速玉米NUE改良（58）。该方法为系统提高其他作物的NUE提供了蓝图。

图7。聚合优良等位基因以提高作物养分利用效率的示意图。



SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

谁需要做什么？

研究人员:

- 基于对作物生理学、种植系统与实践、基因型×环境×管理互作和市场需求的充分理解，为植物育种设计目标明确的产品特征，以及用于NUE遗传改良的相关作物性状组合。
- 在从遗传发现到育种研究的所有阶段，与农艺学家、土壤科学家、作物生理学家、作物模型研究人员及其他人员合作（59）。
- 使用共同的表型鉴定和田间评价方案。开展合作，并公开分享试验细节、遗传资源以及基因分型和表型数据。
- 避免提出夸大且未经验证的主张。

政府:

- 采用以科学为依据的政策和法规，鼓励培育和采用通过包括基因编辑和转基因在内的现代遗传改良方法开发的植物品种（60）。
- 提供充足、稳定的资金，支持基因发现与鉴定以及NUE作物改良研究，包括先进的表型鉴定和田间测试设施与网络。

私营部门:

- 加大对主要作物养分利用效率遗传改良研发的投入。

非政府组织和新闻媒体:

- 及时了解并以开放态度看待作物遗传改良策略的科学进展，尤其是新的遗传和育种技术。
- 以科学为依据进行恰当传播和信息传递——不要传播误导性信息。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

成功会是什么样子?

1 遗传方法是未来综合、负责任植物营养愿景（61）的关键组成部分。必须将其与新型肥料（7）以及改进的养分管理技术和实践（6）同步推进和部署，才能在生产力、养分利用效率以及环境与经济效益方面取得显著且持久的改善。

2 因此，成功愿景是：在未来20年内，作物育种计划将系统地把NUE相关性状纳入必备或理想性状，充分利用遗传发现和新育种技术，推出养分利用效率更高的作物品种，并由世界各地农民采用。

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

参考文献

1. Scientific Panel on Responsible Plant Nutrition, Defining nutrient use efficiency in responsible plant nutrition. Issue Brief 04 (2023).
2. X. Yu, C. Keitel, F. A. Dijkstra, Global analysis of phosphorus fertilizer use efficiency in cereal crops. *Global Food Security*. 29, 100545 (2021).
3. D. Chakraborty et al., Global insights into nitrogen losses and efficiency in rice, wheat, and maize cultivation. *Field Crops Res*. 334, 110138 (2025).
4. K. G. Cassman, A. Dobermann, D. T. Walters, Agroecosystems, nitrogen-use efficiency, and nitrogen management. *Ambio*. 31, 132–140 (2002).
5. A. Ali et al., Enhancing nitrogen use efficiency in agriculture by integrating agronomic practices and genetic advances. *Front. Plant Sci. 1*6, 1543714 (2025).
6 Scientific Panel on Responsible Plant Nutrition, Furthering 4R nutrient stewardship. Issue Brief 03 (2022).
7. Scientific Panel on Responsible Plant Nutrition, Novel fertilizers and how they work. Issue Brief 08 (2025).
8. J. Maurya, R. K. Singh, M. Prasad, Improving nutrient use efficiency (NtUE) in crops: an overview. *Plant Physiol. Rep*. 29, 786–792 (2024).
9. J. Li et al., Genetic and molecular mechanisms underlying nitrogen use efficiency in maize. *Journal of Genetics and Genomics*. 52, 276–286 (2025).
10. G. Singh et al., Advances in genomics-assisted breeding strategies for enhancing nutrient uptake and use efficiency in cereals: A pathway toward sustainable agriculture. *Plant Stress*. 18, 101002 (2025).
11. Q. Liu et al., Improving crop nitrogen use efficiency toward sustainable green Revolution. *Annual review of plant biology*. 73, 523–551 (2022).
12. W. Wang et al., Genetic improvement of nitrogen- and phosphorus-use efficiency in crops: Old goals with new aspirations. *Molecular Plant*. 19, 571–586 (2026).
13. X. Li et al., The next Green Revolution: integrating crop architectype and physiotype. *Trends in Biotechnology*. 43, 2479–2493 (2025).
14. A. J. Hall, R. A. Richards, Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Res*. 143, 18–33 (2013).
15. B. Hu, W. Wang, J. Chen, Y. Liu, C. Chu, Genetic improvement toward nitrogen-use efficiency in rice: Lessons and perspectives. *Molecular Plant*. 16, 64–74 (2023).
16. T. Sun et al., Genotypic variation in nutrient uptake requirements of rice using the QUEFTS model. *Agronomy*. 11, 26 (2021).
17. J. K. Ladha et al., Opportunities for increased nitrogen use efficiency from improved lowland rice germplasm. *Field Crops Res*. 56, 41–71 (1998).
18. F. E. Broadbent, S. K. de Datta, E. V. Laureles, Measurement of nitrogen utilization efficiency in rice genotypes. Agronomy J. 79, 786–791 (1987).
19. U. Singh et al., Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium- and long-duration rice. *Field Crops Res*. 58, 35–53 (1998).
20. A. K. Shrawat, R. T. Carroll, M. DePauw, G. J. Taylor, A. G. Good, Genetic engineering of improved nitrogen use efficiency in rice by the tissue-specific expression of alanine aminotransferase. *Plant Biotechnol J*. 6, 722–732 (2008).

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

参考文献

21. M. Janda, Methods in plant science. *J Exp Bot.* 75, 5163–5168 (2024).

22. B. Hu et al., Variation in NRT1.1B contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet.* 47, 834–838 (2015).

23. Y. Liu et al., Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice. *Nature*. 590, 600–605 (2021).

24. W. Wu et al., The elite haplotype OsGATA8-H coordinates nitrogen uptake and productive tiller formation in rice. *Nat Genet*. 56, 1516–1526 (2024).

25. W. Xin et al., Genome-wide association studies identify OsNLP6 as a key regulator of nitrogen use efficiency in rice. *Plant Biotechnol J.* 23, 5110–5125 (2025).

26. G. Jia et al., Ferredoxin-mediated mechanism for efficient nitrogen utilization in maize. *Nat. Plants*. 11, 643–659 (2025).

27. S. Kor et al., Genome editing of OsSBEIIb rewires starch architecture to lower predicted glycemic index and enhance protein quality in rice endosperm. *Current Research in Food Science*. 13, 101513 (2026).

28. R. Gamuyao et al., The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*. 488, 535–539 (2012).

29. N. Yamaji et al., Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*. 541, 92–95 (2017).

30. Y. Wang et al., Natural variation in ZmGRF10 regulates tolerance to phosphate deficiency in maize by modulating phosphorus remobilization. *The Crop Journal.* 12, 1414–1425 (2024).

31. C. Wang et al., The transcription factor OsNAC25 regulates potassium homeostasis in rice. *Plant Biotechnol J.* 23, 930–945 (2025).

32. D. Yan, E. Nambara, Conserved and unique functions of NIN-like proteins in nitrate sensing and signaling. *Plant Science*. 336, 111842 (2023).

33. B. Liu et al., TaTCP6 is required for efficient and balanced utilization of nitrate and phosphorus in wheat. Nat Commun. 16, 1683 (2025).

34. R. Tiozon et al., Cereal protein biofortification at the interface of nutrition, yield and sustainability. *Nat. Plants*. 12, 683–694 (2026).

35. P. R. Shewry, Can we increase the use of wheat and other cereals as sources of protein? *Journal of Cereal Science.* 117, 103899 (2024).

36. M. J. Milner, S. Bowden, M. Craze, E. J. Wallington, OsPSTOL but not TaPSTOL can play a role in nutrient use efficiency and works through conserved pathways in both wheat and rice. *Front. Plant Sci.* 14, 1098175 (2023).

37. F. Wang, T. Rose, K. Jeong, T. Kretzschmar, M. Wissuwa, The knowns and unknowns of phosphorus loading into grains, and implications for phosphorus efficiency in cropping systems. *J Exp Bot.* 67, 1221–1229 (2016).

38. W. D. Carciochi et al., Quantifying potassium requirement and removal across crop species. Field Crops Res. 322, 109717 (2025).

39. B. He et al., Omics-driven crop potassium use efficiency breeding. *Front. Plant Sci.*13, 1076193 (2022).

40. Y. Wang, W.-H. Wu, Genetic approaches for improvement of the crop potassium acquisition and utilization efficiency. *Current Opinion in Plant Biology*. 25, 46–52 (2015).

41. P. J. White, M. J. Bell, I. Djalovic, P. Hinsinger, Z. Rengel, in Improving Potassium Recommendations for Agricultural Crops (Springer, Cham, 2021), pp. 119–145.

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

参考文献

42. G. Rizzo et al., Potassium limits productivity in intensive cereal cropping systems in Southeast Asia. *Nat Food,* 1–10 (2024).

43. F. Cormier et al., Breeding for increased nitrogen-use efficiency: a review for wheat (*T. aestivum L.*). *Plant Breed.* 135, 255–278 (2016).

44. E. T. van Lammerts Bueren, P. C. Struik, Diverse concepts of breeding for nitrogen use efficiency. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37 (2017).

45. V. O. Sadras, R. A. Richards, Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *J Exp Bot.* 65, 1981–1995 (2014).

46. L. T. Evans, Feeding the ten billion: plants and population growth (Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1998).

47. S. M. Mueller, C. D. Messina, T. J. Vyn, Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Sci. Rep*. 9, 9095 (2019).

48. A. Stahl et al., Effect of breeding on nitrogen use efficiency-associated traits in oilseed rape. *J Exp Bot.* 70, 1969–1986 (2019).

49. A. Makino et al., High yielding ability of a large-grain rice cultivar, Akita 63. *Sci Rep*. 10, 12231 (2020).

50. M. Khaipho-Burch et al., Genetic modification can improve crop yields - but stop overselling it. *Nature*. 621, 470–473 (2023).

51. P. B. Barraclough et al., Nitrogen efficiency of wheat: Genotypic and environmental variation and prospects for improvement. *European Journal of Agronomy*. 33, 1–11 (2010).

52. C. Witt et al., Internal nutrient efficiencies of irrigated lowland rice in tropical and subtropical Asia. *Field Crops Res.* 63, 113–138 (1999).

53. Y. Liu, B. Hu, C. Chu, Toward improving nitrogen use efficiency in rice: Utilization, coordination, and availability. *Current Opinion in Plant Biology*. 71, 102327 (2023).

54. S. Bhosale et al., OneRice breeding framework: An end-to-end system to develop better varieties faster. *Crop Sci*. 65 (2025).

55. H.-J. Liu et al., Maize2035: A decadal vision for intelligent maize breeding. *Molecular Plant*. 18, 313–332 (2025).

56. R. K. Varshney et al., Designing future crops: genomics-assisted breeding comes of age. *Trends in Plant Science*. 26, 631–649 (2021).

57. C. R. Simmons et al., Successes and insights of an industry biotech program to enhance maize agronomic traits. *Plant Science*. 307, 110899 (2021).

58. J. Huang et al., Model-to-crop conserved NUE Regulons enhance machine learning predictions of nitrogen use efficiency. *Plant Cell.* 37 (2025).

59. J. B. Passioura, Scaling up: The essence of effective agricultural research. *Functional Plant Biology*. 37, 585–591 (2010).

60. A. Ricroch, W. B. Rahal, B. Genty, R. Lherminier, Global status of genome editing versus transgenesis legislation in plants and the current EU situation. *npj Science of Plants*. 2, 3 (2026).

61. A. Dobermann et al., Responsible plant nutrition: A new paradigm to support food system transformation. *Global Food Security*. 33, 100636 (2022).

SCIENTIFIC PANEL
ON RESPONSIBLE PLANT NUTRITION

作者、引用方式和联系方式

作者：负责任植物营养科学委员会成员（主要作者姓名下划线标示）。

Patrick H Brown（美国加利福尼亚大学戴维斯分校）、Deli Chen（澳大利亚墨尔本大学）、Achim Dobermann（法国国际肥料协会）、Jian Feng Ma（日本冈山大学）、Andrew Macdonald（美国康奈尔大学）、Keith Shepherd（英国iSDA）、Marta Vasconcelos（葡萄牙天主教大学）、Claudia Wagner-Riddle（加拿大圭尔夫大学）、Shamie Zingore（摩洛哥APNI）、Fangjie Zhao（中国南京农业大学）。

引用方式：负责任植物营养科学委员会。2026。《通过遗传途径提高养分利用效率》。议题简报第09期。可访问：https://sprpn.org

更多信息：负责任植物营养科学委员会，info@sprpn.org