

刘玲,段贤杰,徐芳森,等.植物硼高效吸收利用调控生长的研究进展[J].华中农业大学学报,2022,41(2):1-8.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.02.001

主持人语:化学肥料的施用为我国农作物增产、粮食和农产品的安全供给、农民增收和农业现代化的发展做出了巨大的贡献。然而,我国化肥施用过量、肥料利用率下降,成为农业可持续发展绿色发展的瓶颈。国家“测土配方施肥”专项在科学施肥原理与技术、养分综合管理等方面取得系列重要成果,培养了一大批优秀科研人才和科技推广队伍。“十三五”原农业部制定《到2020年化肥使用量零增长行动方案》,在全国开展农作物“化肥减施增效”的研究与推广应用。截至2020年底,我国化肥减施增效已顺利实现预期目标,化肥使用量显著减少,化肥利用率明显提高,有力促进了种植业的高质量发展。为展示这一时期的阶段性成果,深入开展“化肥减施增效”研究与应用,推进我国农业和生态相协调的绿色发展道路,本刊特设“科学施肥与绿色农业”专题,向国内本领域专家征稿,共采纳综述和研究论文14篇,内容涉及施肥原理和作物营养生物学机制,新型肥料研发,以及大中微量元素肥料配施、化肥与有机肥配施、有机肥替代、土壤-作物系统养分综合管理等绿色施肥技术,以飨读者,不足之处敬请指正。

植物硼高效吸收利用调控生长的研究进展

刘玲^{1,2},段贤杰²,徐芳森^{1,2},汪社亮^{1,2}

1. 华中农业大学微量元素研究中心/作物遗传改良国家重点实验室,武汉430070;
2. 华中农业大学资源与环境学院,武汉430070

摘要 植物硼转运蛋白依赖的硼吸收转运途径和机制已被全面揭示,植物响应缺硼的主要生理过程也被广泛深入研究。为探究植物缺硼适应性及其潜在机制,本文从植物硼吸收转运途径、硼生理应激和硼调控植物胁迫适应性三方面系统总结重要的研究进展,主要包括:硼吸收转运调控、硼高效植物的遗传改良、激素与硼胁迫以及硼在其他胁迫中的重要性等,以期为硼调控植物逆境适应提供理论参考,实现硼高效品种的遗传改良。

关键词 硼;吸收转运;植物激素;养分平衡;抗逆因子;多组学分析;硼生理应激;硼调控植物胁迫
中图分类号 S147.2;S143.7 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2022)02-0001-08

硼(boron)是植物细胞壁结构所必需的元素,原子序数为5。在土壤中(非碱性)主要以不带电的硼酸($B(OH)_3$)形式存在,对细胞膜磷脂双分子层具有渗透性,因此很长时间内,硼的跨膜扩散被认为是植物体内硼获取的主要方式。Dordas等^[1]研究发现水通道蛋白抑制剂 Hg^{+} 以及通道抑制剂根皮素能有效降低硼酸通过南瓜根细胞膜的效率,且在非洲爪蟾卵母细胞中表达玉米水通道蛋白PIP1能使硼酸的吸收量提高30%,进而推测植物细胞中水通道蛋白可能具有运输硼酸的能力。研究人员先后于2001年和2006年在模式植物拟南芥中克隆和鉴定了硼酸转运

子BOR1基因和硼酸通道NIP5;1基因,从根本上证明了硼转运蛋白对硼获取的重要作用,明确了硼在植物体中的运输机制^[2]。

长期以来,硼的确切生理功能并不清楚。1996年,有学者分别从萝卜和甜菜细胞壁中鉴定到硼交联的鼠李半乳糖醛酸聚糖(RG-II)复合物^[3-4]。同年,O'Neill等^[5]研究发现植物RG-II与硼酸在体外能发生共价反应,进一步证明了硼交联的RG-II双体在维持植物细胞壁完整性中具有重要作用。近20年来,随着分子技术和植物生物学的快速发展,研究人员从植物营养学、遗传学和环境胁迫等角度鉴定

收稿日期:2021-11-30

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32172655)

刘玲,E-mail:HZAUlingliu@webmail.hzau.edu.cn

通信作者:汪社亮,E-mail:sheliangwang2017@mail.hzau.edu.cn

了植物应对养分胁迫和逆境胁迫的重要功能基因,并进一步解析了相应的生理和代谢调控网络。本文将从研究较深入的植物硼吸收转运途径、硼生理应激和硼调控植物胁迫适应性三方面系统总结重要的研究进展,以期为实现植物获取硼调控逆境适应研究提供理论参考,从而实现硼高效的遗传改良。

1 硼的吸收调控

硼转运蛋白的鉴定是全面理解硼吸收转运途径和调控机制的基础。此前,学术界对硼进入植物体内是否需要转运蛋白的问题存在争议。2006年, Takano等^[6]通过基因芯片技术从拟南芥中鉴定到水通道蛋白基因 *AtNIP5;1* (nodulin 26-like intrinsic protein)。 *AtNIP5;1* 主要在根最外层细胞朝向土壤侧的细胞膜上表达,负责低硼条件下根从土壤中获取硼。高硼胁迫下, *AtNIP5;1* 通过上游5'端蛋白非翻译区(5'UTR)快速调控 mRNA 的降解,防止植物因硼过量而中毒^[7-8]。植物根对硼的吸收和转运过程涉及多次穿膜移动(图1)。 *AtBOR1*, 属于重碳酸盐家族(SLC4)成员,编码硼的外排型转运蛋白,在根最外层和内皮层及中柱鞘的细胞质膜朝向中柱侧表达,主要负责硼从皮层细胞经质外体和共质体途径向中柱装载^[9]。高硼条件下, *AtBOR1* 的蛋白翻译效率降低,经泛素化修饰后运往液泡降解,防止植物硼毒害^[10]。随后,在表皮细胞质膜上鉴定到硼转运子 *AtBOR2*, 其主要负责将硼从表皮向皮层转移^[11]。

硼转运蛋白基因在地上部硼的分配中发挥重要作用。其中, *NIP6;1* 和 *BOR1* 主要在地上部幼嫩组

织的茎叶节点、导管中表达,负责将硼从木质部中卸载转移进入营养器官,供植物生长发育^[12-14]。在植物花器官中, *NIP6;1* 和 *BOR1* 也存在很强的表达,其功能缺失严重阻碍了花器官的硼获取,导致败育和减产^[12-13,15]。此外,植物花器官还存在特异表达的硼酸通道基因 *NIP7;1*, 主要在雄蕊的未成熟花药中表达,特别是在9~11叶期花药的绒毡层中表达量最高^[16]。类似的机制也存在于水稻 (*OsBOR1\OsBOR4\OsNIP3;1*) 和玉米 (*TLS1\RTE*) 中^[17-18], 说明 *NIP5;1*、*NIP6;1* 和 *NIP7;1* 等内流型硼酸通道和 *BOR1* 和 *BOR2* 等硼外排型转运子共同调控了植物组织中的硼稳态。值得注意的是,在多倍体植物甘蓝型油菜中分别存在6个 *NIP5;1* 基因和6个 *BOR1* 基因,这些基因的表达模式以及对硼的响应并不一致^[19]。例如 *BnaA3.NIP5;1* 特异地在侧根冠细胞中表达,在根尖发育中发挥重要作用,而 *BnaA2.NIP5;1* 则主要负责将硼运输到成熟区导管组织^[20]。 *BnaC4.BOR1;1c* 在根和地上部节点处均有表达,在根中负责硼向木质部的装载,在地上部节点负责硼的分配,与拟南芥中 *BOR1* 基因的功能存在差异^[13,15]。这些同源基因的差异化调控说明多倍体植物比模式植物基因组存在更为精细化的调控模式,这将有助于硼高效品种的遗传改良。对多倍体作物硼的精细调控机制还需要深入研究。

2 硼高效植物的遗传改良

棉花、油菜和柑橘是对缺硼敏感的作物^[21]。早在1976年,湖北武汉新洲区就出现了由硼缺乏所导致的棉花“蕾而不花”症状^[22];在我国多地(湖北、浙江、陕西、江西),油菜也因缺硼表现出典型的“花而不实”症状^[23-25];在水果中也存在相同的问题,例如纽荷尔脐橙进入挂果期后,常因硼的缺乏导致叶片黄化甚至落果,严重制约了脐橙产业的发展^[26]。因此,当土壤中有效硼含量不能满足植物生长需求,将严重制约作物的产量与品质。目前,施用硼肥是解决农业生产上土壤硼缺乏的重要措施之一。与此相比,通过遗传学和生物工程方法培育硼高效的作物新品种是一种更为有效和经济的手段。不同植物或同种植物的不同品种在响应低硼胁迫中的吸收和利用效率存在广泛的基因型变异,为硼高效吸收和利用基因的定位和克隆提供了遗传基础。早期研究结果表明,芹菜、番茄和红甜菜的硼效率受单个基因控制;小麦的硼效率则受多个基因控制^[27]。Jia等^[28]利

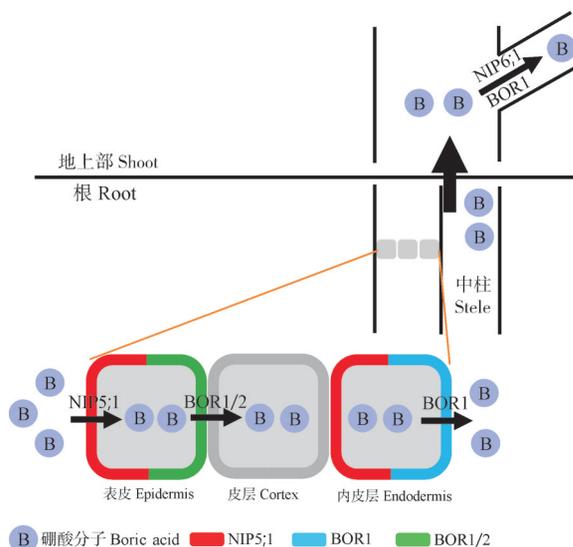


图1 植物中硼的吸收与运输

Fig. 1 Absorption and transport of boron in plants

用春大麦关联分析群体221份材料研究籽粒中硼浓度的遗传变异特征,共鉴定出23个QTLs,进而对硼转运相关的候选基因进行分析发现,在主效QTL *qB21*附近存在 *HvNIP2;2/HvLsi6* 和 *HvNIP2;3* 等基因,其可能编码硼转运蛋白。

不同油菜品种对低硼胁迫的耐性也存在显著差异^[29-30]。近年来,华中农业大学徐芳森团队在油菜硼高效的分子调控机理和油菜硼高效遗传改良上取得重大突破。他们以硼高效基因型QY10和硼低效基因型Wester10为亲本构建连锁群并基于SNP芯片重新构建遗传连锁图谱,鉴定到硼高效的主效QTL *qBEC-A03a*^[31-34]。随后以QY10为供体亲本,Wester10为轮回亲本构建qBEC-A03a的近等基因系群体BC₄F₂,通过连续自交产生的BC₄F_{3,4}家系,在该主效QTL中鉴定到与拟南芥硼酸通道基因 *AtNIP5;1* 同源的基因 *BnaA3.NIP5;1*,该基因在根尖侧根冠细胞上特异表达;进一步研究发现,两亲本中 *BnaA3.NIP5;1* 的表达差异取决于该基因5' UTR中的CTTTC串联重复序列;W10的5' UTR中存在2个CTTTC串联重复,而QY10的5' UTR中只有1个CTTTC串联重复,这一串联重复的缺失提高了 *BnaA3.NIP5;1* 的表达,导致QY10根尖的硼吸收效率高于W10,从而促进了植物根系的良好发育。将QY10中的硼高效基因 *BnaA3.NIP5;1* 导入油菜恢复系材料中,能很大程度提高油菜的低硼抗性^[35](图2)。此外,徐芳森团队从甘蓝型油菜中鉴定到一个受缺硼诱导的转录因子 *BnaA9.WRKY47*,其作用于 *BnaA3.NIP5;1* 的启动子区域,能增强其转录活性;过表达转录因子 *BnaA9.WRKY47* 提高

了油菜低硼抗性^[36]。结果表明 *BnaA3.NIP5;1* 基因在油菜硼高效遗传改良中具有重要的生产运用潜力。

3 激素参与硼调控植物生长发育

激素参与植物的整个生长发育过程,植物体内硼稳态的失衡破坏激素的内稳态,抑制植物正常生长。比如缺硼胁迫下,棉花叶柄中的生长素浓度降低,显著抑制了植物组织器官的生长发育^[37]。Peng等^[38]利用全基因组芯片技术对拟南芥短期和长期缺硼胁迫下的基因表达进行研究,发现硼胁迫与大量激素合成、运输与信号转导相关的应答基因有关;其中,茉莉酸(jasmonic acid, JA)相关基因对缺硼的响应最显著,其生物合成和调节的转录本在硼缺乏胁迫下不断被诱导表达,表明JA可能是缺硼应激反应的关键因素。Eggert等^[39]发现油菜子叶期幼苗随着硼的供应脱落酸(abscisic acid, ABA)和吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic, IAA)的浓度下降;细胞分裂素(cytokinin, CK)和赤霉素(gibberellin, GA)的生物合成增强,但水杨酸(salicylic acid, SA)不随硼供应而改变。综上研究表明硼营养状态的变化破坏了多个植物激素稳态,最终决定了植物的生长发育方向。

根尖非根毛区和茎尖生长点既是硼营养供应的重要场所,也是各种植物激素调控生长的作用点。缺硼激活乙烯前体合成酶基因ACS11上调表达,促进乙烯在根尖伸长区累积并放大乙烯信号响应,同时缺硼使根尖伸长区生长素累积,共同限制根尖细胞的生长(图3)^[40]。Gómez-Soto等^[41]的研究结果表明,外源添加ABA能提高硼转运子 *AtNIP5;1* 启动子的活性,可能有助于植物对硼的吸收,但ABA信号途径对植物的生长调控与促进硼吸收的综合效应需要进一步评估。在根尖分生区,缺硼引起根尖CK信号转导相关基因(*CRE1/WOL/AH4*)表达下调,进而抑制细胞的有丝分裂活性与组织的正常分化过程,负调控根细胞的生长;同时,QC(静止中心)因缺硼丧失功能,抑制细胞分裂和伸长,最终导致根系生长受阻^[40]。GA是植物生长发育重要的内源调节因子,涉及种子萌发、花诱导、花药及花粉管发育等多方面,但对硼的响应研究较少。研究人员发现离体培养的花粉中,外源添加GA抑制花粉的萌发率,添加硼酸则可以促进花粉萌发^[42]。

近期,JA和油菜素甾醇(brassinolide, BR)在参与植物缺硼适应性调节中取得重要进展。缺硼诱导

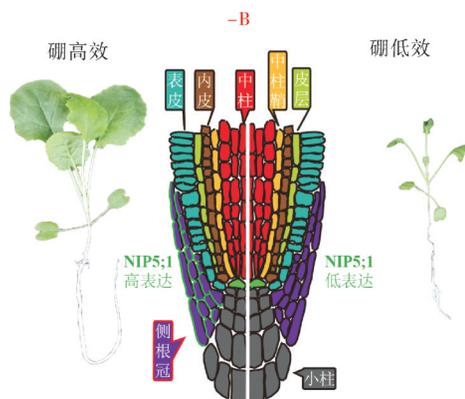


图2 侧根冠特异表达的NIP5;1表达丰度决定油菜的硼效率

Fig. 2 The abundance of NIP5;1 specifically expressed in lateral root cap determines the boron efficiency of *Brassica napus*

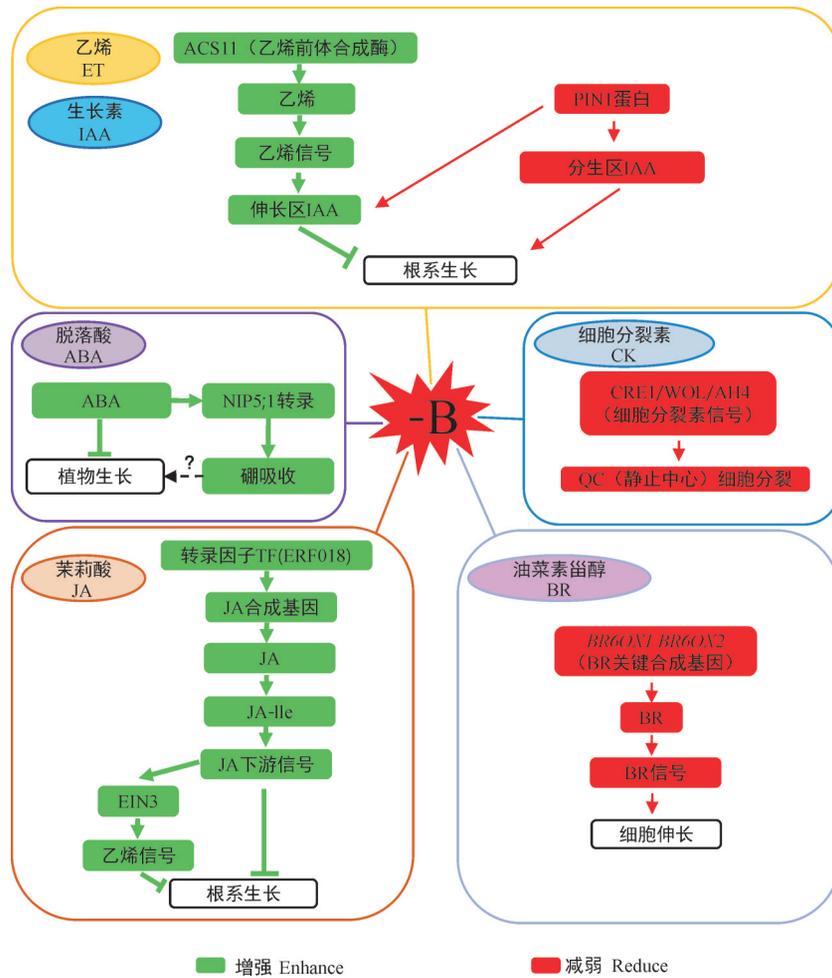


图3 不同激素参与植物缺硼应激反应

Fig. 3 Different hormones participate in boron-deficient stress response in plants

乙烯响应转录因子ERF018表达,上调JA合成基因AOCs,促使JA生物合成增加,在茉莉酸氨基酸结合酶JAR1的作用下,累积更多的茉莉酸-异亮氨酸复合物(JA-Ile),进一步激活JA下游信号,增强了缺硼对拟南芥生长的抑制作用^[43]。另一方面,JA稳定了乙烯信号转导因子EIN3的蛋白水平,促使JA与乙烯协同发挥作用,负调控缺硼胁迫下的主根生长^[44-45]。利用硼酸通道蛋白基因*atnlp5;1-1*突变体材料进一步研究表明,JA信号对根系的调控不依赖于硼的吸收过程,表明缺硼胁迫激活的JA调控作用于硼吸收的下游^[44-45]。BR是控制根系发育的关键激素,主要在伸长区促进细胞伸长。Zhang等^[46]通过RNA-Seq分析发现,受缺硼调控和受BR调控的基因存在高度重叠但调控模式相反。缺硼抑制BR的关键合成基因*BR6OX1*和*BR6OX2*的表达,减少油菜素内酯(brassinolide, BL)的合成,从而抑制对BR11受体的激活作用,减弱BR信号传导,显著降低了根

尖细胞的伸长速率^[46]。最近的研究表明,分生区BR水平上升促进生长素合成的同时抑制了生长素信号输出^[47],但在硼胁迫下互作机制还不清楚。

4 硼的养分平衡和抗逆效应

养分之间的平衡配施决定了作物的最优生长发育及产量。1843年德国学者李比希(Justus von Liebig)提出了最小养分律,指出植物的生长受相对含量最少的养分所支配,其实质就是养分平衡决定植物的生长。植物细胞中硼不足和硼过量都极大地破坏了细胞生理和代谢过程,阻碍了植物的生长发育。硼与大量元素氮(N)、钾(K)间存在相互作用,在高K条件下减少硼的供应将加剧缺硼症状,而在低K条件下供应更高的硼则更易出现硼毒症状;硼胁迫降低硝酸还原酶的活性,抑制硝态氮的同化过程,且硼胁迫破坏了N和碳(C)的平衡状态,扰乱了光合作用中的多个反应,但是具体哪些酶受到影响还不清楚^[48-50]。在甘蓝型油菜中,低磷(P)低硼(B)比低B

更有利于苗期和苔期P的吸收,增加成熟期P向种子的分配,提高植物地上部光合效率和生长参数,并获得更高的产量^[51]。说明硼与大量元素间的营养平衡在植物的生长发育过程中发挥着重要的作用。

中微量元素也受硼胁迫的影响。土培条件下,硼缺乏降低了番茄叶片中的钙(Ca)、镁(Mg)、铁(Fe)、铜(Cu)、锌(Zn)的浓度;然而在水培系统中,硼缺乏和过量都能促进番茄中Ca、Mg、Zn、Mn、Fe的吸收和转运^[52]。因此,植物培养系统的差异可能是影响硼与其他养分关系研究的一个重要因素。另外,硼与中微量元素的互作对不同植物表现出的互作效应不同。但无论是协同作用还是拮抗作用,都会导致植物中其他养分的失衡,从而抑制植物生长。因此,硼是养分平衡的重要因子。目前,我们对硼与其他养分的互作调控机制的理解还不够深入。

硼不仅是养分平衡的关键因子,同时也是重要的抗逆因子。铝(Al)毒害是酸性土壤中导致植物发育不良的重要原因之一。研究表明,硼的供应能够有效缓解铝毒,其存在多种作用机制(图4)^[53]。第一,硼供应改善细胞壁结构,减少了Al在细胞壁上潜在的负电荷结合位点,减少了Al在根细胞壁的累积;同时硼通过降低细胞壁中纤维素的积累并增加其结晶度,提高纤维素的交联度及拉伸强度缓解Al毒害所导致的细胞壁加厚状况。第二,根系Al的累积激活了ROS(活性氧)系统,而硼供应强化了ROS(活性氧)清除能力包括调节超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶、多酚氧化酶等的活性,减少了胼胝

质沉积等,从而减轻Al对植物的氧化毒性。第三,硼供应促进了根表面pH升高,显著降低了根尖过渡区Al的累积;硼供应调节根尖液泡和细胞质的pH值,减弱细胞内酸性微环境,以确保根尖细胞中的正常生化反应。第四,硼供应通过抑制NRATI(负责将Al从胞外运输到胞内)的表达,诱导ALSI(负责将Al隔离到液泡中)的表达上调,减少Al向胞内的转运,将Al隔离在液泡中以降低Al的毒害作用。因此,根中硼对Al毒性的缓解主要通过改变细胞壁组分、根区pH、代谢通路、Al吸收和区室化而实现。

重金属镉(Cd)具有很强的生物毒性。当植物体中Cd积累到一定程度时,就会表现出叶片枯黄、茎秆缩短、侧根减少的毒害症状^[54]。在作物中,Cd的毒性会降低养分和水分的吸收和转运、增加氧化损伤、抑制植物形态和扰乱生理生化代谢^[54]。硼缓解Cd毒与缓解Al毒存在类似的机制。第一,硼的供应增强抗氧化系统来减轻Cd毒激活的ROS胁迫^[55]。第二,硼的供应促使叶片细胞壁中的可溶性果胶增加,以提供更多的Cd结合位点,同时纤维素含量的增加可将更多的Cd螯合在细胞壁中^[55-56]。第三,硼供应下调了小麦中与Cd转运蛋白高度同源的基因表达水平,减少了小麦对Cd的吸收量,降低了Cd在植物中的累积^[57]。因此,硼供应有效地减少了Cd吸收、促进Cd在细胞壁上的吸附同时减轻氧化应激以缓解Cd对植株毒害的效应。

5 总结与展望

尽管硼是植物生长发育所必需的微量元素的认知仍存在一定的争议,但过去二十多年的深入研究充分证明硼的不可或缺性,尤其是硼在细胞壁果胶形成过程中的重要作用。硼在植物体内的吸收、运输和分配系统具有典型的养分获取和分配特征:养分缺乏诱导转运子蛋白表达,提升吸收能力;养分过量抑制转运子mRNA和加速蛋白质的降解防止其产生毒害。这种智能化的稳态维持机制有助于缺素土壤中作物养分高效利用品种的遗传改良,例如,自然群体中挖掘到的受低硼胁迫诱导的强表达基因NIP5;1,已经在甘蓝型油菜分子辅助育种中展现出应用潜力^[35]。但是,我们对硼的生理功能研究还处于初期阶段,仍然存在很多科学问题有待解答,比如硼如何交联果胶鼠李半乳糖醛酸聚糖(RG-II),哪些基因参与交联过程,在哪个细胞器中发生等,目前这些过程仍未知。氮和磷作为信号调节细胞生理过

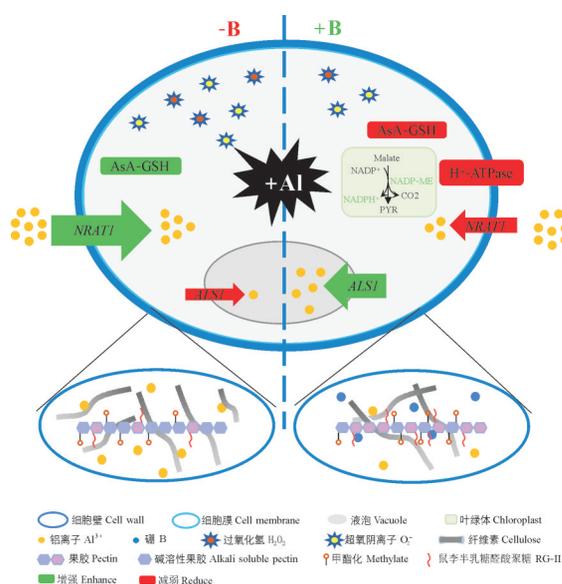


图4 硼缓解铝毒害的机制

Fig. 4 Mechanism of boron alleviating aluminum toxicity

程,相应的核心调控因子和信号路径也逐渐被熟知^[58-59]。缺硼或硼过量都显著扰乱了植物细胞的生理代谢过程,然而硼是作为信号还是养分来触发这一系列的生理紊乱,其核心调控因子目前还有待挖掘。此外,硼在各种非生物胁迫中起到积极作用(抗铝、镉等),且经济成本低、环境效益高,因此硼参与这些非生物胁迫的分子调控机制正越来越受到关注,这将在理论上拓宽对硼的认知:硼不仅是必需的微量元素,还是各种非生物胁迫的调节因子。

参考文献 References

- [1] DORDAS C, BROWN P H. Permeability of boric acid across lipid bilayers and factors affecting it [J]. *The journal of membrane biology*, 2000, 175(2): 95-105.
- [2] TAKANO J, MIWA K, FUJIWARA T. Boron transport mechanisms: collaboration of channels and transporters [J]. *Trends in plant science*, 2008, 13(8): 451-457.
- [3] ISHII T, MATSUNAGA T. Isolation and characterization of a boron-rhamnogalacturonan-II complex from cell walls of sugar beet pulp [J]. *Carbohydrate research*, 1996, 284(1): 1-9.
- [4] KOBAYASHI M, MATOH T, AZUMA J. Two chains of rhamnogalacturonan II are cross-linked by borate-diol ester bonds in higher plant cell walls [J]. *Plant physiology*, 1996, 110(3): 1017-1020.
- [5] O' NEILL M A, WARRENFELTZ D, KATES K, et al. Rhamnogalacturonan-II, a pectic polysaccharide in the walls of growing plant cell, forms a dimer that is covalently cross-linked by a borate ester. *In vitro* conditions for the formation and hydrolysis of the dimer [J]. *Journal of biological chemistry*, 1996, 271(37): 22923-22930.
- [6] TAKANO J, WADA M, LUDEWIG U, et al. The *Arabidopsis* major intrinsic protein NIP5; 1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation [J]. *The plant cell*, 2006, 18(6): 1498-1509.
- [7] WANG S L, YOSHINARI A, SHIMADA T, et al. Polar localization of the NIP5; 1 boric acid channel is maintained by endocytosis and facilitates boron transport in *Arabidopsis* roots [J]. *The plant cell*, 2017, 29(4): 824-842.
- [8] TANAKA M, TAKANO J, CHIBA Y, et al. Boron-dependent degradation of NIP5; 1 mRNA for acclimation to excess boron conditions in *Arabidopsis* [J]. *The plant cell*, 2011, 23(9): 3547-3559.
- [9] TAKANO J, NOGUCHI K, YASUMORI M, et al. *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading [J]. *Nature*, 2002, 420: 337 - 340.
- [10] TAKANO J, MIWA K, YUAN L X, et al. Endocytosis and degradation of BOR1, a boron transporter of *Arabidopsis thaliana*, regulated by boron availability [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(34): 12276-12281.
- [11] MIWA K, WAKUTA S, TAKADA S, et al. Roles of BOR2, a boron exporter, in cross linking of rhamnogalacturonan II and root elongation under boron limitation in *Arabidopsis* [J]. *Plant physiology*, 2013, 163(4): 1699-1709.
- [12] TANAKA M, WALLACE I S, TAKANO J, et al. NIP6; 1 is a boric acid channel for preferential transport of boron to growing shoot tissues in *Arabidopsis* [J]. *The plant cell*, 2008, 20(10): 2860-2875.
- [13] ZHANG Q, CHEN H F, HE M L, et al. The boron transporter BnaC4.BOR1; 1c is critical for inflorescence development and fertility under boron limitation in *Brassica napus* [J]. *Plant, cell & environment*, 2017, 40(9): 1819-1833.
- [14] SHAO J F, YAMAJI N, HUANG S, et al. Fine regulation system for distribution of boron to different tissues in rice [J]. *The new phytologist*, 2021, 230(2): 656-668.
- [15] WANG S L, LIU L, ZOU D, et al. Vascular tissue-specific expression of BnaC4. BOR1; 1c, an efflux boron transporter gene, is regulated in response to boron availability for efficient boron acquisition in *Brassica napus* [J]. *Plant and soil*, 2021, 465(1/2): 171-184.
- [16] ROURAY P, LI T, YAMASAKI A, et al. Nodulin intrinsic protein 7; 1 is a tapetal boric acid channel involved in pollen cell wall formation [J]. *Plant physiology*, 2018, 178(3): 1269-1283.
- [17] SHAO J F, YAMAJI N, HUANG S, et al. Fine regulation system for distribution of boron to different tissues in rice [J]. *The new phytologist*, 2021, 230(2): 656-668.
- [18] CHATTERJEE M, TABI Z, GALLI M, et al. The boron efflux transporter ROTTEN EAR is required for maize inflorescence development and fertility [J]. *The plant cell*, 2014, 26(7): 2962-2977.
- [19] SUN J H, SHI L, ZHANG C Y, et al. Cloning and characterization of boron transporters in *Brassica napus* [J]. *Molecular biology reports*, 2012, 39(2): 1963-1973.
- [20] HE M L, ZHANG C, CHU L Y, et al. Specific and multiple-target gene silencing reveals function diversity of *BnaA2. NIP5; 1* and *BnaA3. NIP5; 1* in *Brassica napus* [J]. *Plant, cell & environment*, 2021, 44(9): 3184-3194.
- [21] 王运华, 徐芳森, 鲁剑巍. 中国农业中的硼 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2015. WANG Y H, XU F S, LU J W. Boron in China's agriculture [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2015 (in Chinese).
- [22] 湖北省新洲县农业局土肥站, 华中农学院黄冈分院土肥组. 棉花蕾而不花与硼素营养 [J]. *中国农业科学*, 1978, 11(3): 61-64. Hubei Province Xinzhou County Agriculture Bureau Soil and Fertilizer Station, Central China Agricultural College Huanggang Branch Soil and Fertilizer Group. Cotton buds without flowers with boron nutrition [J]. *Scientia agricultura sinica*, 1978, 11(3): 61-64 (in Chinese).
- [23] 任沪生, 陈仲西, 肖昌珍. 油菜萎缩不实防治研究 [C] // 中国科学院微量元素学术交流会汇刊编辑小组. 中国科学院微量元素学术交流会汇刊. 北京: 科学出版社, 1980: 87-98. REN H S, CHEN Z X, XIAO C Z. Research on prevention and control of rape [C] // Editorial Group of Academic Exchange Association of Trace Elements, Chinese Academy of Sciences. Academic transactions of trace elements of Chinese Academy

- of Sciences. Beijing: Science Press, 1980:87-98(in Chinese).
- [24] 王学贵,朱克庄,单立武,等. 硼肥在油菜上的应用[C]//中国科学院微量元素学术交流会汇刊编辑小组. 中国科学院微量元素学术交流会汇刊. 北京:科学出版社,1980:99-107. WANG X G, ZHU K Z, SHAN L W, et al. Application of boron fertilizer on rape [C]// Editorial Group of Academic Exchange Association of Trace Elements, Chinese Academy of Sciences. Academic transactions of trace elements of Chinese Academy of Sciences. Beijing: Science Press, 1980:99-107(in Chinese).
- [25] 刘昌智. 油菜和某些芸苔属作物的硼素营养[J]. 中国油料, 1985, 7(4): 73-81. LIU C Z. Boron nutrition in rape and certain *Brassica* crops [J]. Chinese oil seed, 1985, 7(4): 73-81(in Chinese).
- [26] 刘桂东,姜存仓,王运华,等. 缺硼条件下两种不同砧木“纽荷尔”脐橙矿质元素含量变化的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 180-185. LIU G D, JIANG C C, WANG Y H, et al. Changes in mineral element contents of ‘Newhall’ navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) grafted on two different rootstocks under boron deficiency[J]. Plant nutrition and fertilizer science, 2011, 17(1): 180-185(in Chinese with English abstract).
- [27] RERKASEM B, JAMJOD S. Genotypic variation in plant response to low boron and implications for plant breeding[M]// Boron in soils and plants: reviews. Dordrecht: Springer Netherlands, 1997: 169-180.
- [28] JIA Z T, BIENERT M D, WIRÉN NVON, et al. Genome-wide association mapping identifies HvNIP2; 2/HvLsi6 accounting for efficient boron transport in barley [J]. *Physiologia plantarum*, 2021, 171(4): 809-822.
- [29] 褚海燕,喻敏,王运华,等. 甘蓝型油菜品种硼利用效率差异研究[J]. 华中农业大学学报, 1999, 18(2): 134-138. CHU H Y, YU M, WANG Y H, et al. Study on differences of boron use efficiency of rape (*Brassica napus* L.) cultivars [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1999, 18(2): 134-138(in Chinese with English abstract).
- [30] STANGOULIS J, GREWAL H, BELL R, et al. Boron efficiency in oilseed rape: I. Genotypic variation demonstrated in field and pot grown *Brassica napus* L. and *Brassica juncea* L. [J]. *Plant and soil*, 2000, 225(1): 243-251.
- [31] 李赢赢. 甘蓝型油菜硼高效遗传连锁图的构建及相关QTL定位[D]. 武汉:华中农业大学, 2011. LI Y Y. Construction of genetic linkage map and mapping QTLs related to boron efficiency in *Brassica napus* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011(in Chinese with English abstract).
- [32] 寇娇娇. 甘蓝型油菜硼高效双单倍体群体 QW DH 的扩建及苗期硼高效 QTL 的检测[D]. 武汉:华中农业大学, 2013. KOU J J. Expansion of QW DH population and QTL mapping for boron efficiency at seedling in *Brassica napus* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013(in Chinese with English abstract).
- [33] HUA Y P, ZHANG D D, ZHOU T, et al. Transcriptomics-assisted quantitative trait locus fine mapping for the rapid identification of a nodulin 26-like intrinsic protein gene regulating boron efficiency in allotetraploid rapeseed [J]. *Plant, cell & environment*, 2016, 39(7): 1601-1618.
- [34] ZHANG D D, HUA Y P, WANG X H, et al. A high-density genetic map identifies a novel major QTL for boron efficiency in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J/OL]. *PLoS One*, 2014, 9(11): e112089 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112089>.
- [35] HE M L, WANG S L, ZHANG C, et al. Genetic variation of BnaA3.NIP5; 1 expressing in the lateral root cap contributes to boron deficiency tolerance in *Brassica napus* [J/OL]. *PLoS genetics*, 2021, 17(7): e1009661 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009661>.
- [36] FENG Y N, CUI R, WANG S L, et al. Transcription factor BnaA9.WRKY47 contributes to the adaptation of *Brassica napus* to low boron stress by up-regulating the boric acid channel gene BnaA3.NIP5; 1 [J]. *Plant biotechnology journal*, 2020, 18(5): 1241-1254.
- [37] 王运华,周晓峰. 硼对棉花叶柄中无机营养、酚、酶活性和激素影响的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1994(1): 61-66. WANG Y H, ZHOU X F. Effects of boron on some elements, phenol, enzyme activity and hormone in cotton petiole [J]. *Plant nutrition and fertilizing science*, 1994(1): 61-66(in Chinese with English abstract).
- [38] PENG L S, ZENG C Y, SHI L, et al. Transcriptional profiling reveals adaptive responses to boron deficiency stress in *Arabidopsis* [J]. *Zeitschrift fur naturforschung. C, journal of biosciences*, 2012, 67(9/10): 510-524.
- [39] EGGERT K, WIRÉN NVON. Response of the plant hormone network to boron deficiency [J]. *The new phytologist*, 2017, 216(3): 868-881.
- [40] MATTHES M S, ROBIL J M, STEEN PMC. From element to development: the power of the essential micronutrient boron to shape morphological processes in plants [J]. *Journal of experimental botany*, 2020, 71: 1681-1693.
- [41] GÓMEZ-SOTO D, GALVÁN S, ROSALES E, et al. Insights into the role of phytohormones regulating *pAtNIP5; 1* activity and boron transport in *Arabidopsis thaliana* [J/OL]. *Plant Sci*, 2019, 287: 110198 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110198>.
- [42] ACAR I, AK B, SARP KAYA K. Effects of boron and gibberellic acid on *in vitro* pollen germination of pistachio *Pistacia vera* L [J]. *African journal of biotechnology*, 2010, 9: 5126-5130.
- [43] HUANG Y P, WANG S L, WANG C, et al. Induction of jasmonic acid biosynthetic genes inhibits *Arabidopsis* growth in response to low boron [J]. *Journal of integrative plant biology*, 2021, 63(5): 937-948.
- [44] ZHU Z Q, AN F Y, FENG Y, et al. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN₃/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2011, 108(30): 12539-12544.
- [45] HUANG Y P, WANG S L, SHI L, et al. RESISTANTJASMONATE 1 negatively regulates root growth under boron deficiency in *Arabidopsis* [J]. *Journal of experimental botany*, 2021, 72(8): 3108-3121.
- [46] ZHANG C, HE M L, WANG S L, et al. Boron deficiency-induced root growth inhibition is mediated by brassinosteroid signalling regulation in *Arabidopsis* [J]. *The plant journal: for cell and molecular biology*, 2021, 107(2): 564-578.

- [47] ACKERMAN-LAVERT M, FRIDMAN Y, MATOSEV-ICH R, et al. Auxin requirements for a meristematic state in roots depend on a dual brassinosteroid function[J]. *Curr Bio*, 2021, 31:4462-4472.
- [48] 刘宇庆,刘燕,范红梅. 硼对植物细胞的影响及与其它元素关系的研究进展[J]. *中国土壤与肥料*, 2009(5): 1-4, 9. LIU Y Q, LIU Y, FAN H M. Review of boron and plant cells and its relationship with other elements[J]. *Soil and fertilizer science in China*, 2009(5): 1-4, 9(in Chinese with English abstract).
- [49] BONILLA I, CADAHÍA C, CARPENA O, et al. Effects of boron on nitrogen metabolism and sugar levels of sugar beet [J]. *Plant and soil*, 1980, 57(1):3-9.
- [50] MISHRA S, HECKATHORN S. Boron stress and plant carbon and nitrogen relations[M]// LÜTTGE U, CÁNOVAS F M, MATYSSEK R. *Progress in botany 77*. Cham: Springer, 2016: 333-355.
- [51] ZHAO Z, WANG Y Q, SHI J Q, et al. Effect of balanced application of boron and phosphorus fertilizers on soil bacterial community, seed yield and phosphorus use efficiency of *Brassica napus* [J/OL]. *Science of the total environment*, 2021, 751: 141644 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141644>.
- [52] ALVAREZ-TINAUT M C, LEAL A, MARTÍNEZ L R. Iron-manganese interaction and its relation to boron levels in tomato plants[J]. *Plant and soil*, 1980, 55(3):377-388.
- [53] 闫磊,刘家友,刘亚林,等. 硼诱导植物耐铝性的机制研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2020, 39(3): 1-8. YAN L, LIU J Y, LIU Y L, et al. Mechanisms of boron-induced alleviation of aluminum toxicity in plants[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2020, 39(3): 1-8(in Chinese with English abstract).
- [54] HAIDER F U, CAI L Q, COULTER J A, et al. Cadmium toxicity in plants: impacts and remediation strategies[J/OL]. *Eco-toxicology and environmental safety*, 2021, 211: 111887 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887>.
- [55] WU X W, SONG H X, GUAN C Y, et al. Boron mitigates cadmium toxicity to rapeseed (*Brassica napus*) shoots by relieving oxidative stress and enhancing cadmium chelation onto cell walls[J/OL]. *Environmental pollution*, 2020, 263: 114546 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114546>.
- [56] RIAZ M, KAMRAN M, FANG Y Z, et al. Boron supply alleviates cadmium toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) by enhancing cadmium adsorption on cell wall and triggering antioxidant defense system in roots[J/OL]. *Chemosphere*, 2021, 266: 128938 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128938>.
- [57] QIN S Y, LIU H E, RENGEL Z, et al. Boron inhibits cadmium uptake in wheat (*Triticum aestivum*) by regulating gene expression[J/OL]. *Plant science*, 2020, 297: 110522 [2021-11-30]. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110522>.
- [58] LIU K, NIU Y, KONISHI M, et al. Discovery of nitrate - CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks[J]. *Nature*, 2017, 545:311-316.
- [59] 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, 5:401-413.

Progress on growth regulation of high boron efficiency absorption, utilization in plants

LIU Ling^{1,2}, DUAN Xianjie², XU Fangsen^{1,2}, WANG Sheliang^{1,2}

1. *Microelement Research Centre, Huazhong Agricultural University/*

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan 430070, China;

2. *College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract The pathway and mechanism of boron(B) acquisition dependent on plant B transporters have been fully revealed, and the physiological response process of plant B deficiency has also been widely studied. In order to deeply explore the adaptability of plants to B deficiency and its potential mechanism, this review systematically summarizes the important research progress from three aspects: the plant B absorption and transport pathway, the physiological response of B stress and the adaptive regulation to stress by B, mainly including B absorption regulation, genetic improvement of B efficient plants, hormones and B stress and the importance of B in other stresses. It is expected to provide theoretical reference for B regulating plant stress adaptation and a way to achieve B efficient genetic improvement.

Keywords boron; absorption and transport; plant hormones; nutrient balance; stress-tolerance factor; multiomics analysis; physiological response of boron stress; regulation to boron stress

(责任编辑:赵琳琳)