

徐芳森. 华中农业大学作物硼营养研究之历程与展望——纪念王运华先生逝世1周年[J]. 华中农业大学学报, 2023, 42(6): 9-17.
DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.06.003

华中农业大学作物硼营养研究之历程与展望 ——纪念王运华先生逝世1周年

徐芳森

华中农业大学资源与环境学院/微量元素研究中心, 武汉 430070

摘要 硼是植物必需的微量营养元素, 硼肥是国内施用最多的微量元素肥料。1975年王运华先生在湖北省新洲县发现农田大面积棉花“蕾而不花”症状为缺硼导致的结果, 开启了华中农业大学作物硼营养的研究, 至今已近50载。在近50 a的研究历程中, 经历了既有明显特色又有相互交叉融合的4个阶段: (1) 作物硼营养诊断与硼肥施用技术(1975—1985), 该阶段主要建立了我国棉花硼营养诊断与硼肥施用技术; (2) 作物硼的吸收利用与营养机制(1985—1995), 该阶段以棉花和油菜为主要对象, 研究揭示了作物对硼的吸收、转运、分配及其生理功能; (3) 作物硼营养遗传与分子机制(1995—2015), 该阶段研究以甘蓝型油菜为主要对象, 筛选油菜硼高效品种, 克隆硼高效基因, 研究揭示植物响应缺硼胁迫的分子调控机制; (4) 作物硼高效调控途径与利用(2015—), 该阶段在深入研究油菜硼高效分子调控途径的同时, 筛选培育硼高效育种材料和品种, 开展高效品种与专用肥和先进栽培技术相结合的集成推广利用。不同阶段的研究成果为我国农业生产中微量元素肥料硼肥的推广应用和农作物增产增效做出了重要的贡献, 并在国际上作物硼营养的应用基础和基础研究方面占有一席之地。在纪念王运华先生逝世1周年之际, 针对这4个阶段的主要研究作回顾简述, 缅怀先生对作物硼营养研究做出的巨大贡献, 聊表笔者对先生的敬重之情。

关键词 作物; 硼; 营养诊断; 施肥技术; 吸收利用; 生理; 遗传

中图分类号 S143.7⁺¹ **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)06-0009-09

1923年, Warington 确认硼是植物必需的营养元素^[1]。据统计, 全球80多个国家报道发生缺硼症状的作物多达132种^[2]。我国作物硼营养的研究源于20世纪60年代大田油菜缺硼“花而不实”症状的发现, 到20世纪80年代全国油菜施用硼肥的面积每年超过66万hm², 油菜增产10%~20%, 严重缺硼的土壤施硼可使作物增产30%~50%, 极严重缺硼的土壤施硼可使作物增产几十倍^[3]。1975年, 华中农学院(现为华中农业大学)王运华先生在湖北省新洲县(现武汉市新洲区)调查研究, 发现棉花“蕾而不花”是缺硼诱发的典型生理性病症, 随即开始了棉花硼营养诊断与硼肥施用技术的研究^[4]。1985年, 由原农牧渔业部批准, 在华中农业大学建立“微量元素研究室”。随着研究作物对象和微量元素种类的增加, 以及研究队伍的壮大, 2005年“微量元素研究室”更名为“华中农业大学微量元素研究中心”。从1975年

开始至今, 华中农业大学作物硼营养研究经历了既有明显特色又相互交叉融合的4个阶段。(1)1975—1985为第一阶段, 主要开展以棉花为代表的作物硼营养诊断与硼肥施用技术研究。(2)1985—1995为第二阶段, 随着1982年招收作物营养与施肥方向硕士研究生、1990年获批植物营养学博士学位授予权招收博士研究生、以及作物硼营养诊断研究的深入, 作物对硼的吸收利用及其营养功能机制成为这一阶段的主要研究内容。(3)1995—2015为第三阶段, 20世纪80年代末, 分子生物学和现代生物技术得到迅速发展, 并应用于植物营养机制的研究, 由此产生了一个新的交叉研究领域——植物营养遗传学。针对这一国际前沿领域, 王运华先生带领研究生分别于1991年和1995年2批次筛选甘蓝型油菜硼高效品种。在筛选获得甘蓝型油菜典型硼高效和硼低效品种的基础上, 开始了油菜硼效率的基因型差异、硼高

收稿日期: 2023-07-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(31972483)

徐芳森, E-mail: fangsenxu@mail.hzau.edu.cn

效遗传、基因定位克隆和功能等方面的研究。因此,作物硼营养遗传与分子机制成为这一阶段作物硼营养研究的特色。(4)2015年至今为第四阶段。我国“十三五”计划实施“化肥使用量零增长行动方案”,在化肥减施的同时,挖掘作物养分高效利用的生物学潜力,将研发新型绿色高效产品和养分综合管理相结合,实现作物高产优质、资源高效利用和生态绿色环保。因此,从这一阶段开始以油菜为代表的作物硼营养研究主要向硼高效调控途径与综合利用方向发展。这4个阶段的划分是相对的,相关研究相互交叉、互为佐证,并一直延续发展至今。如作物硼营养诊断与硼肥施用技术,在各阶段都未中断,只是研究对象和目标有所不同,并赋予新的内涵。这4个阶段的研究随着国家农业发展的需求和国际植物营养学研究前沿的发展动态而发展。在第一阶段,棉花是国家的战略物资,这一阶段的研究主要采用大田试验示范和推广应用等方法技术,大力提高我国棉花的生产力水平。第二阶段以揭示植物硼营养功能的生理机制为目标,采用水培和盆栽为主的方法,应用植物营养学和植物生理生化等学科理论与技术开展研究。第三阶段是在第二阶段的基础上,应用遗传育种、分子生物学和现代生物技术,研究揭示植物硼高效利用的分子调控机制。立足资源高效利用、生态健康文明和农业绿色发展的国家需求,第四阶段的研究向着硼高效品种培育和综合利用的方向发展。2022年12月16日王运华先生在武昌因病不幸逝世,是我们的重大损失。在纪念王运华先生逝世1周年之际,总结回顾华中农业大学作物硼营养的研究历程及其成果,以缅怀先生对华中农业大学微量元素研究中心和植物营养学科发展做出的奠基性贡献,并聊表敬重之情。

1 作物硼营养诊断与硼肥施用技术

湖北省是我国传统的产棉大省,种植面积始终位居长江流域第一,在全国占有重要的地位,为湖北经济发展和农民增收作出了重大贡献^[5]。湖北省新洲县凤凰公社石骨山大队(现武汉市新洲区凤凰镇石骨山村)是种植棉花和水稻的丘陵区,为改善当地农业生产条件,该队从1972年开始平整土地,开垦造田。1975年春天,王运华先生(当时为助教)带领学生到石骨山大队开展农业生产劳动。到6月末正值棉花现蕾开花的季节,石骨山大队的棉田却出现棉花现蕾不保蕾、脱落不见花(“蕾而不花”)的现象。

通过调查,排除了虫害、药害、渍水等因素,进一步通过施用各种肥料发现,施硼的棉苗叶片舒展,棉桃累累,“蕾而不花”症状得到有效缓解和控制^[4]。随后,以王运华先生为代表的棉花硼营养诊断与施硼技术研究组成立,1978年首次报道土壤缺硼引起棉花“蕾而不花”的土壤有效硼含量临界值为0.2 mg/kg^[6]。此后,陆续开展了棉田严重缺硼与棉花施硼技术^[7]、棉田潜在性缺硼与棉花施硼技术^[8]研究。1981年开始,王运华先生牵头在长江流域和黄河流域两大棉区共13个省(市)的156个集中产棉县(市)组织开展棉花施硼试验示范与应用研究^[9-10],并于1982年摄制完成科教片《硼肥》在全国放映,普及植物硼营养知识和棉花施硼技术。研究制定了我国棉田土壤缺硼和棉花有效施硼分区^[11-12]、棉花硼肥施用技术规范^[13-14]。从此,施用硼肥成为我国棉花施肥常规技术,在我国大面积应用,获得了显著的增产效果、经济效益和社会效益。这一阶段棉花硼营养诊断与施硼技术的研究成果先后获得国家科技进步奖三等奖2项(1985、1989年),原农牧渔业部农牧渔业技术改进一等奖1项(1983年),湖北省科技成果一等奖1项(1985年)和原农业部科技进步奖二等奖1项(1988年)。由于王运华先生在发现棉花“蕾而不花”的缺硼症、开创棉花硼营养诊断与硼肥施用技术研究方面的巨大贡献,1988年被人力资源和社会保障部(原人事部)授予“国家有突出贡献中青年专家”称号,1991年享受国务院政府特殊津贴。

继棉花之后,华中农业大学作物硼营养诊断与硼肥施用研究逐步发展到苧麻^[15]、芝麻^[16]和向日葵^[17]等作物,并一直延续到现在。邹娟等^[18]在2008年报道了湖北省30个油菜田间试验的施硼效应,施硼使油菜籽粒产量平均增加19.2%,并提出油菜施硼有效的土壤有效硼临界值为0.58 mg/kg。姜存仓等^[19]于2009年调查发现江西赣南脐橙叶片黄化、叶脉凸起、破裂和木栓化等症状为缺硼所致,施用硼肥能有效防控叶片黄化,显著提高单株结果数、单果质量和单株产量,随后提出了赣南脐橙叶片硼含量丰缺诊断指标和施硼技术,为江西赣南脐橙产业的发展做出了重大贡献。武松伟等^[20]研究发现我国柑橘主产区果园土壤速效硼含量缺乏的比例为81.02%,柑橘叶片硼含量偏低和缺乏的比例分别为22.68%和9.83%,施用硼肥依然是柑橘栽培的重要措施。

2 作物硼的吸收利用与营养机制

研究生是科学研究的一支重要队伍。华中农业大学微量元素研究室1982年在本校微生物学硕士学位点招收作物营养与施肥方向硕士研究生,并于1984年和1990年分别获批作物营养与施肥硕士学位授予权、植物营养学博士学位授予权。随着硕士和博士研究生的招收和培养,以作物硼营养诊断与硼肥施用技术为主的研究逐步深入到作物对硼的吸收利用和生理功能方面,从理论层面揭示作物硼的营养特性和功能机制,为硼肥施用技术提供理论支撑。

2.1 硼的吸收转运

植物硼含量一般在2~100 mg/kg,但研究发现脐橙施硼后叶片黄化得到有效控制,此时幼叶硼含量超过150 mg/kg,老叶硼含量高达250 mg/kg^[19]。根系是植物吸收硼的主要器官,利用硼同位素示踪研究发现,缺硼的棉花幼苗施硼2 h内根系含硼量为对照的2倍,地上部生长点含硼量为对照的3.3倍^[21]。植物地上部也是硼吸收利用的重要器官,同位素示踪试验表明,不同部位的叶片吸收转运硼的能力不同,缺硼的棉花叶柄中硼的运输受阻^[22-23]。植物不同组织部位硼的含量不同,棉花生殖生长期的硼含量以雌蕊硼含量最高,苞叶最低,其顺序为雌蕊>雄蕊>花冠>花萼>苞叶^[21]。硼营养正常条件下油菜吸收的硼有31.8%~70.0%分布在细胞壁中,而在缺硼条件下细胞壁中的硼占总硼的比例为51.3%~89.0%^[24]。这些研究表明根系吸收的硼可借助木质部导管快速运输到地上部的组织器官,同时地上部叶片吸收的硼能通过韧皮部转运和分配。

2.2 硼营养与器官表型结构

植物缺硼时生长点生长受阻,表现出特异的缺硼症状,器官和细胞结构异常。棉花缺硼的一个早期形态症状是叶柄环带的产生,其生理原因可能是缺硼时筛管组织形成、累积更多的酚类物质和胼胝质,导致韧皮部筛板筛孔中心组织坏死变褐的结果。棉花生殖生长期缺硼时花器官结构异常,花药的绒毡层膨大,花粉内陷、子房壁细胞排列紊乱、胚珠细胞结构紊乱发育受阻,珠被珠心结构层次不清,最终产生“蕾而不花”的缺硼症状^[22]。芝麻缺硼时叶肉细胞排列紧密,叶绿体数量锐减、发育不全,维管束导管变小、次生化程度低^[25]。缺硼抑制向日葵叶肉细胞叶绿体和线粒体形成,叶绿体基粒数减少、基粒片层紧密叠加,线粒体基质稀疏、嵴数增加,嵴内空间

增大^[26]。油菜缺硼时细胞壁加厚,花器官硼含量显著下降,雌蕊萎缩,柱头细胞塌陷,花药退化,花粉粒稀少,最终导致“花而不实”^[27-28]。

2.3 硼营养与光合作用

硼营养的丰缺影响植物的光合效率和碳水化合物代谢与运输。棉花施硼时叶片光合速率比缺硼提高111.8%^[29]。苧麻缺硼“午睡”现象出现早,持续时间长,光合速率显著降低^[15]。缺硼抑制了向日葵叶绿体的发育,叶绿素a和叶绿素b的含量分别为正常硼处理的32%和35%,光合效率低,植株生长缓慢^[26]。油菜缺硼时花器官糖的运转、分配和代谢异常^[30]。利用¹⁴C示踪技术测定苧麻叶片的同化量,发现标记叶片24 h与168 h的光合同化量比不施硼处理分别增加16.9%~17.8%和6.11%~17.1%,施硼还可以促进标记叶中同化产物向非标记叶转运^[15]。

2.4 硼营养与激素反应

缺硼影响植物体内激素的代谢与平衡。研究发现棉花缺硼落蕾前随着苞叶张开程度的加大,乙烯释放量急剧增加,达到正常硼处理的9.3倍^[21]。喷施乙烯合成抑制剂可减缓棉花缺硼效应,而乙烯利则加剧棉花缺硼反应^[31-32]。缺硼时,棉花苗期、蕾期和花期叶柄的ABA含量是正常叶柄的7~27倍^[23]。分析甘蓝型油菜响应缺硼胁迫的转录组,发现叶片和根系中与生长素代谢相关的差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)有31个,脱落酸相关的DEGs有38个,茉莉酸相关的DEGs有10个,油菜素甾醇相关的DEGs有10个^[33]。拟南芥缺硼时促进植物生长的油菜素甾醇合成受阻、信号传导减弱^[34],而负调控植物生长的茉莉酸合成增加、信号传导增强^[35]。

2.5 硼营养与活性氧代谢

植物遭受逆境胁迫诱导活性氧爆发,使膜脂发生过氧化反应、细胞受到伤害直至死亡。研究发现,缺硼导致甘蓝型油菜超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性降低,膜脂过氧化,胞内电解质外渗量增加^[36]。周婷^[37]报道油缺硼饥饿12 h时根系中超氧化物自由基(O₂⁻·)浓度增加到处理前的2倍,H₂O₂在根中的积累与O₂⁻·类似;低含量硼条件下外源添加特异的O₂⁻·清除剂处理,油菜根系及其悬浮细胞的细胞死亡率显著下降,而添加H₂O₂的清除剂处理影响较少,说明O₂⁻·在油菜缺硼引起的活性氧累积并诱导细胞死亡的过程中起到了关键作用。

2.6 硼与其他元素的互作

综合棉花和油菜等作物硼与其他养分互作关系的研究发现,硼与大量营养元素氮磷钾的营养关系呈正相关,低的氮磷钾水平与低的硼水平相适应,提高氮磷钾水平,需要相应提高硼的水平,在高水平的氮磷钾条件下作物缺硼症状更严重^[12, 38-39]。硼与钙对油菜悬浮细胞的生长存在显著的交互作用,硼钙配比适宜悬浮细胞生长良好,同一硼水平下悬浮细胞中钙的含量随介质中钙增加而增加,而在同一钙水平下随硼浓度提高,悬浮细胞的钙含量下降明显^[40]。油菜在高浓度硼条件下增加镁的供应,或在高镁浓度条件下增加硼的供应,硼镁关系均表现出显著的促进作用^[41]。甘蓝型油菜在缺硼缺钼的条件下,同时增施硼肥和钼肥对籽粒产量和品质的影响表现为协同作用^[42]。硼钼配施的油菜产量显著高于硼、钼单施,或两两配施^[43]。姜存仓等^[19]报道提高硼、钼供应水平能显著提高脐橙产量并改善其果实品质。

铝胁迫下,施硼能显著缓解柑橘砷根根系铝的毒害^[44]。Li等^[45]报道硼能促进豌豆根尖生长素的极性运输,并下调 H^+ -ATPase的活性,由此导致根表pH提高而缓解铝的毒害。

3 作物硼营养遗传与分子机制

3.1 作物硼高效种质的筛选

作物硼营养性状和其他性状一样受遗传基因调控。不同地区或国家培育的品种因选择适应当地特有的生态环境,这种定向选择在遗传基因上形成了不同的变异或差异,即基因型差异。王运华先生和他的同事带领研究生分别于1991和1995年采用土培试验,以硼效率系数为筛选指标,对60个和130个甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)品种的硼效率进行鉴定筛选,获得甘蓝型油菜硼高效品种和硼低效品种^[46-47]。筛选的品种分别以91xx和95xx来编号,所以早期报道的有关甘蓝型油菜硼高效品种和硼低效品种均为91和95开头的编号。直到笔者在博士学位论文上才对外公布,其中硼高效品种9118为“特早16”、9590为“青油10号”,硼低效品种9141为来自欧洲的甘蓝型油菜冬性品种“Bakow”。随后,彭青枝等^[48]采用相同的方法筛选评价了芥菜型油菜(*Brassica juncea* L.)和白菜型油菜(*Brassica rapa* L.)对缺硼胁迫的差异,获得硼高效和低效种质。曹享云

等^[49]收集了70个棉花品种,评价不同棉花品种对缺硼的敏感性,发现苗期硼效率系数在0.266~1.020,存在极显著的基因型差异。

3.2 油菜硼高效的遗传

在获得甘蓝型油菜硼高效和硼低效品种的基础上,Yang等^[50]利用高效和低效品种的根系互为砧木嫁接,评价嫁接体对缺硼的反应,并利用稳定性同位素¹⁰B示踪试验研究嫁接体硼的吸收利用能力,发现油菜硼高效主要由根系决定。Xu等^[51-52]构建了甘蓝型油菜硼高效的遗传群体,结合硼高效QTL定位,发现甘蓝型油菜硼高效由主效基因和微效基因共同控制。对比甘蓝型油菜硼高效品种青油10号和低效品种Westar 10的全基因组序列,发现2个品种间共存在1 605 747个SNPs和218 755个InDels的多态性差异位点,进一步分析2个品种响应缺硼的转录组,在叶片和根系中分别鉴定到21 743个和14 343个差异表达基因,它们涉及硼的吸收与转运、活性氧代谢、激素应答反应、细胞壁结构和质膜完整性的维持等^[53]。Wang等^[54]利用蛋白质组学技术,分析甘蓝型油菜硼高效品种青油10号响应缺硼胁迫的蛋白质组变化,获得应答缺硼反应的差异丰度蛋白46个,它们参与到离子转运、抗氧化与解毒、信号转导与调控、碳水化合物与能量代谢、氨基酸与脂肪酸代谢、蛋白翻译与降解、细胞壁结构等途径。

3.3 油菜硼高效基因的克隆与功能

Zhang等^[55]以甘蓝型油菜硼高效品种青油10号和硼低效品种Westar 10为亲本杂交获得 F_1 代,采用小孢子染色体加倍技术,构建了1个甘蓝型油菜双单倍体群体,分析该群体的硼效率相关性状,利用由油菜60k芯片的SNP标记构建高密度遗传连锁图开展QTL定位,结果在A3染色体上检测到1个硼高效主效QTL位点 $qBEC-A3a$ 。进一步利用 $qBEC-A3a$ 的近等基因系开展硼高效基因的精细定位,结合转录组分析,确定 $qBEC-A3a$ 位点的硼高效基因为 $BnaA3.NIP5;1$ ^[56]。He等^[57]研究表明, $BnaA3.NIP5;1$ 在根尖侧根冠定位,促进根尖分生区细胞对硼的吸收利用和根尖的发育。 $BnaA3.NIP5;1$ 响应缺硼上调表达由转录因子 $BnaA9.WKRY47$ 激活,在 $BnaA9.WKRY47$ 的突变体中 $BnaA3.NIP5;1$ 表达下降,硼含量降低,植株生长受抑制^[58]。 $BnaA3.NIP5;1$ 的同源基因 $BnaA2.NIP5;1$ 受缺硼诱导表达,并在根

伸长区和根毛区表达,促进根系硼的吸收及其向上部的转运^[59]。*BOR1*是国际上从植物中克隆的第1个硼转运基因^[60],甘蓝型油菜中有6个*BOR1*的同源基因^[61]。研究发现*BnaC4.BOR1;1c*受缺硼诱导在根、地上部节和花蕾等器官表达,并在硼高效品种中的表达量极显著高于硼低效品种,*BnaC4.BOR1;1c*的RNAi株系对缺硼敏感,缺硼时花器官硼含量显著下降,花蕾凋亡脱落,产生典型的“花而不实”缺硼症^[28,62]。

4 油菜硼高效调控途径与利用

改革开放以来,我国化肥施用量一直保持快速增长的态势,到21世纪初全国化肥施用总量占世界的1/3,单位面积的化肥施用量超过美国的3倍,而产量效益不足美国的1/3^[63]。2015年初原农业部发布“到2020年化肥使用量零增长行动方案”,通过建立科学施肥管理和技术体系,到2020年实现主要农作物化肥使用量零增长。根据过量施肥带来的负面效应和分子生物学研究成果,有专家提出栽培基因组学的概念,就是栽培学要研究环境条件对重要农艺性状基因表达的影响规律,提出合理的栽培措施和实时的生长调控技术体系,实现目标基因的最佳表达^[63]。挖掘作物养分高效基因和调控因子,将养分高效作物品种和科学施肥技术相结合,是实现化肥减施增效的有效途径。对油菜硼高效基因的克隆与功能研究表明,油菜缺硼时转录因子*BnaA9.WKRY47*基因上调表达,直接激发硼高效基因*BnaA3.NIP5;1*的表达,促进硼的吸收和根尖发育^[57-58]。与此同时,硼高效吸收基因*BnaA2.NIP5;1*和转运基因*BnaC4.BOR1;1c*也受缺硼诱导,促进硼的吸收和向地上部的转运分配^[28,59],由此形成了一条依赖转录因子和硼高效吸收转运基因的油菜抗缺硼的调控途径。He等^[57]报道利用油菜硼高效近等基因系和分子标记辅助选择,将硼高效基因转育到对缺硼敏感的油菜恢复系中,获得的硼高效恢复系在大田缺硼条件下籽粒产量与施硼产量相近。Zhao等^[38]和Wang等^[39]研究甘蓝型油菜硼肥与氮磷肥配施的互作效应,发现硼高效品种的养分协同增效效应大于硼低效品种。这些结果说明,挖掘农作物养分高效利用的基因潜力和品种,与现代施肥技术相结合,实现土壤沃土—科学施肥—作物养分高效种质的综合利用是可行的,也是未来发展的方向。

5 总结与展望

华中农业大学作物硼营养的研究源于生产实践,以解决棉花“蕾而不花”的生产问题为目标,开启了作物硼营养与硼肥施用技术的研究。在近50a的研究历程中从硼营养诊断到硼肥施用技术、从硼营养功能到硼营养遗传、从硼高效的分子调控机制到硼高效育种材料的培育与综合利用,从田间到实验室再回到田间,取得了一系列重要的阶段性研究成果,为我国农业生产做出了贡献,也赢得了国际同行的赞誉。

在未来的研究中,一方面要顺应我国农业绿色发展的需求,研发绿色产品和技术,包括硼营养丰缺的精准鉴定、作物硼高效高产优质品种的培育、绿色高效新型硼肥的研发、硼肥高效施用技术的创新及其相关产品技术的综合利用等。另一方面要继续把握国际植物硼营养研究的发展动态,将前沿研究与应用研究相结合,使我国在作物硼营养研究方面始终处于国际领先地位。

参考文献 References

- [1] WARINGTON K. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants [J]. *Annals of botany*, 1923,37(4):629-672.
- [2] SHORROCKS V M. The occurrence and correction of boron deficiency[J]. *Plant and soil*, 1997,193(1/2):121-148.
- [3] 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):71-79. LIU C Z. Boron nutrition of rape and some *Brassica* crops (review)[J]. *Chinese journal of oil crop sciences*, 1985,7(4):71-79(in Chinese).
- [4] 湖北省新洲县农业局土肥站, 华中农学院黄冈分院土肥组. 棉花叶片萎缩蕾而不花问题初探 [J]. *中国棉花*, 1976,3(1):34-36. Soil and Fertilizer Satation of Agricultural Bureau in Xinzhou, Soil and Fertilizer Group of Huanggang Branch of Huazhong Agricultral College. Primary study on the problem of budding without flowering and leaf atrophy in cotton [J]. *China cotton*, 1976,3(1):34-36(in Chinese).
- [5] 张教海, 张友昌, 别墅, 等. 湖北省棉花产业现状与发展对策 [J]. *中南农业科技*, 2022, 43(3):88-90. ZHANG J H, ZHANG Y C, BIE S, et al. Present situation and development countermeasures of cotton industry in Hubei Province [J]. *South-Central agricultural science and technology*, 2022, 43(3):88-90 (in Chinese).
- [6] 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. Soil and Fertilizer Satation of Agricultural Bureau in

- Xinzhou, Soil and Fertilizer Group of Huanggang Branch of Huazhong Agricultural College. Cotton buds without flowers and boron nutrition [J]. *Scientia agricultura sinica*, 1978, 11(3): 61-64(in Chinese).
- [7] 华中农学院土化系农化教研室, 棉花缺硼和施用硼肥的研究[J]. *中国棉花*, 1981, 8(3): 21-24. Agrochemica Teaching and Research Section of Soil and Agrochemistry Department in Huazhong Agricultural College. Study on cotton boron deficiency and application of boron fertilizer [J]. *China cotton*, 1981, 8(3): 21-24(in Chinese).
- [8] 王运华, 刘武定, 皮美美. 棉花潜在性缺硼与有效施硼的研究[J]. *中国农业科学*, 1985, 18(2): 62-70. WANG Y H, LIU W D, PI M M. Study on the latent boron deficiency in cotton and the effective application of boron to cotton [J]. *Scientia agricultura sinica*, 1985, 18(2): 62-70 (in Chinese with English abstract).
- [9] 王运华. 我国棉田缺硼和棉花施用硼肥研究初报: 1981年全国棉花施硼试验示范总结[J]. *华中农学院学报*, 1982, 1(3): 24-31. WANG Y H. A preliminary study on the B deficiency of cotton field soils and the application of B to cotton in China [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1982, 1(3): 24-31 (in Chinese).
- [10] 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 of Agriculture in China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2015 (in Chinese).
- [11] 王运华, 刘武定, 皮美美. 长江流域棉区土壤有效硼含量及其施用技术[J]. *中国棉花*, 1987, 14(5): 29-32. WANG Y H, LIU W D, PI M M. Soil available boron content and its application techniques in cotton region of Yangtze River Basin [J]. *China cotton*, 1987, 14(5): 29-32 (in Chinese).
- [12] 王运华, 刘武定, 皮美美, 等. 我国主要棉区缺硼概况与施硼分区[J]. *华中农业大学学报*, 1989, 8(S1): 153-157. WANG Y H, LIU W D, PI M M, et al. B-deficiency in cotton and division of B-application in important producing cotton area of China [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1989, 8(S1): 153-157 (in Chinese).
- [13] 全国微肥科研协作组. 几种主要农作物锌硼肥施用技术规范的研究 II. 水稻、玉米锌肥施用技术规范的研究[J]. *土壤肥料*, 1989(5): 41-44. National Micro-Fertilizer Research Cooperative Group. Study on technical specification of application of zinc and boron fertilizer in several main crops II. Study on application technical specifications of zinc fertilizer for rice and corn [J]. *Soils and fertilizers*, 1989(5): 41-44 (in Chinese).
- [14] 全国微肥科研协作组. 几种主要农作物锌硼肥施用技术规范的研究: III. 棉花、油菜锌肥施用技术规范的研究[J]. *土壤肥料*, 1989(65): 1-4. National Micro-Fertilizer Research Cooperative Group. Study on application technical specifications of zinc and boron fertilizer for several main crops: III. Study on application technical specifications of zinc fertilizer for cotton and rape-
- seed [J]. *Soils and fertilizers*, 1989(6): 1-4 (in Chinese).
- [15] 郑伟, 皮美美, 刘武定. 硼素营养对苧麻碳代谢的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1989, 8(4): 354-360. ZHENG W, PI M M, LIU W D. A study on the effects of boron on the carbon metabolism of ramie [J]. *Journal of Huazhong agricultural University*, 1989, 8(4): 354-360 (in Chinese with English abstract).
- [16] 魏文学, 王运华, 薛银娟. 硼对芝麻生长及产量的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1992, 11(4): 347-352. WEI W X, WANG Y H, XUE Y J. Effect of boron on sesame growth and its yield [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1992, 11(4): 347-352(in Chinese with English abstract).
- [17] 魏文学, 王运华, 时会军, 等. 硼对向日葵生长发育及产量的影响[J]. *土壤肥料*, 1993(1): 42-45. WEI W X, WANG Y H, SHI H J, et al. Effect of boron on growth and yield of sunflower [J]. *Soils and fertilizers*, 1993(1): 42-45 (in Chinese).
- [18] 邹娟, 鲁剑巍, 廖志文, 等. 湖北省油菜施硼效果及土壤有效硼临界值研究[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(3): 752-759. ZOU J, LU J W, LIAO Z W, et al. Study on response of rapeseed to boron application and critical level of soil available B in Hubei Province [J]. *Scientia agricultura sinica*, 2008, 41(3): 752-759 (in Chinese with English abstract).
- [19] 姜存仓, 王运华, 刘桂东, 等. 赣南脐橙叶片黄化及施硼效应研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(3): 656-661. JIANG C C, WANG Y H, LIU G D, et al. Effect of boron on the leaves etiolation and fruit fallen of Newhall Navel Orange [J]. *Plant nutrition and fertilizer science*, 2009, 15(3): 656-661 (in Chinese with English abstract).
- [20] 武松伟, 梁珊珊, 胡承孝, 等. 我国柑橘园“因土补肥”与化肥减施增效生态分区[J]. *华中农业大学学报*, 2022, 41(2): 9-19. WU S W, LIANG S S, HU C X, et al. Ecological region division of soil based supplementary fertilization and decrement fertilization in China citrus orchards [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2022, 41(2): 9-19 (in Chinese with English abstract).
- [21] 谢青. 棉花对硼的吸收、运转和分配以及硼调控棉花繁殖器官发育的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 1989. XIE Q. Study on absorption, transportation and distribution of boron by cotton and the regulation of boron on the development of cotton reproductive organs [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 1989 (in Chinese with English abstract).
- [22] 谢青, 魏文学, 王运华. 硼对棉花繁殖器官解剖结构的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1991, 10(2): 177-179. XIE Q, WEI W X, WANG Y H. Effects of boron on the anatomic structures of reproductive organs in cotton [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1991, 10(2): 177-179 (in Chinese with English abstract).
- [23] 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).
- [24] PAN Y, WANG Z H, YANG L, et al. Differences in cell wall components and allocation of boron to cell walls confer variations in sensitivities of *Brassica napus* cultivars to boron deficiency[J]. Plant and soil, 2012, 354(1): 383-394.
- [25] 魏文学, 王运华. 硼对芝麻解剖结构的影响[J]. 华中农业大学学报, 1992, 11(2): 161-165. WEI W X, WANG Y H. Effects of boron on the anatomical structure of sesame[J]. Journal of Agricultural University, 1992, 11(2): 161-165 (in Chinese with English abstract).
- [26] 魏文学, 王运华, 孙香芝, 等. 缺硼条件下向日葵叶片叶绿体及线粒体解剖结构的观察[J]. 华中农业大学学报, 1989, 8(4): 361-363. WEI W X, WANG Y H, SUN X Z, et al. Effects of boron on chloroplasts and mitochondria of leaf mesophyll cells of sunflower[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1989, 8(4): 361-363 (in Chinese with English abstract).
- [27] HUA Y P, ZHOU T, DING G D, et al. Physiological, genomic and transcriptional diversity in responses to boron deficiency in rapeseed genotypes [J]. Journal of experimental botany, 2016, 67(19): 5769-5784.
- [28] 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.
- [29] 吴礼树, 刘武定, 皮美美, 等. 硼、钾及其相互关系对棉花碳水化合物化合物的影响[M]//华中农业大学科协. 现代农业科学研究进展. 天津: 天津科学技术出版社, 1995: 56-57. WU L S, LIU W D, PI M M, et al. Effect of boron, potassium and their interaction on cotton carbohydrate[M]//Science and Technology Association of Huazhong Agricultural University. Advance on modern agricultural research. Tianjing: Tianjing Science and Technology Press, 1995: 56-57 (in Chinese).
- [30] 褚天铎, 陈家驹, 刘昌智, 等. 油菜缺硼花而不实原因的探讨[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(1): 23-31. CHU T D, CHEN J J, LIU C Z, et al. Study on reason of floral sterility of rape under boron deficient condition[J]. Plant nutrition and fertilizing science, 1996, 2(1): 23-31 (in Chinese with English abstract).
- [31] 谭启玲, 王运华, 吴礼树. 硼与乙烯调节剂对棉花营养和产量的影响[J]. 华中农业大学学报, 1995, 14(2): 154-158. TAN Q L, WANG Y H, WU L S. The effects of ethylene regulators on nutrition and yield of cotton[J]. Journal Huazhong Agricultural University, 1995, 14(2): 154-158 (in Chinese with English abstract).
- [32] 王炜, 吴礼树, 王运华. 调控乙烯对缺硼棉花体内乙烯释放量和 ACC 含量的影响[J]. 华中农业大学学报, 1995, 14(S1): 57-61. WANG W, WU L S, WANG Y H. Effect of biochemical regulator on ethylene release and ACC content in B deficient cotton [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1995, 14(S1): 57-61 (in Chinese with English abstract).
- [33] ZHOU T, HUA Y P, HUANG Y P, et al. Physiological and transcriptional analyses reveal differential phytohormone responses to boron deficiency in *Brassica napus* genotypes [J/OL]. Frontiers in plant science, 2016, 7: 221 [2023-07-15]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00221>.
- [34] 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, 2021, 107(2): 564-578.
- [35] 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.
- [36] 耿明建, 曹享云, 朱端卫, 等. 硼对甘蓝型油菜不同品种苗期生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(1): 81-84. GENG M J, CAO X Y, ZHU D W, et al. Effects of boron on physiological characteristics of different varieties of *Brassica napus* at seedling stage [J]. Plant nutrition and fertilizing science, 1999, 5(1): 81-84 (in Chinese with English abstract).
- [37] 周婷. 油菜细胞壁机械特性、激素与活性氧信号响应低硼胁迫的基因型差异[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017. ZHOU T. Genotypic differences in cell wall mechanical properties, phytohormone and reactive oxygen species signals in the responses of oilseed rape to low boron stresses [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017 (in Chinese with English abstract).
- [38] 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 [2023-07-15]. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141644>.
- [39] WANG Y Q, ZHAO Z, WANG S L, et al. Genotypic differences in the synergistic effect of nitrogen and boron on the seed yield and nitrogen use efficiency of *Brassica napus* [J]. Journal of the science of food and agriculture, 2022, 102(9): 3563-3571.
- [40] 王火焰, 王运华. 不同硼效率甘蓝型油菜品种悬浮细胞的硼钙营养效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(1): 100-104. WANG H Y, WANG Y H. Effects of boron-calcium nutrition on suspension-cell of rape cultivars with different boron efficiency [J]. Plant nutrition and fertilizing science, 2002, 8(1): 100-104 (in Chinese with English abstract).
- [41] 年夫照, 彭慧元, 徐芳森, 等. 不同硼效率甘蓝型油菜苗期对硼镁营养的反应[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(5): 511-515. NIAN F Z, PENG H Y, XU F S, et al. Response of rape cultivars with different boron efficiency to boron-magnesium nutrition at seedling stage [J]. Plant nutrition and fertilizing science, 2004, 10(5): 511-515 (in Chinese with English ab-

- stract).
- [42] 王利红,徐芳森,王运华.硼钼锌配合对甘蓝型油菜产量和品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2007,13(2):318-323. WANG L H, XU F S, WANG Y H. Effects of B, Mo, Zn interaction on the seed yield and quality of *Brassica napus* [J]. Plant nutrition and fertilizer science, 2007, 13(2): 318-323 (in Chinese with English abstract).
- [43] YANG M, SHI L, XU F S, et al. Effects of B, Mo, Zn, and their interactions on seed yield of rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Pedosphere, 2009, 19(1): 53-59.
- [44] 闫磊.硼对柑橘枳砧根系铝毒缓解效应及机理研究[D].武汉:华中农业大学,2020. YAN L. Ameliorative role and mechanism of boron on aluminum toxicity in trifoliolate orange roots [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [45] LI X W, LI Y L, MAI J W, et al. Boron alleviates aluminum toxicity by promoting root alkalization in transition zone via polar auxin transport [J]. Plant physiology, 2018, 177(3): 1254-1266.
- [46] 王运华,兰莲芳.甘蓝型油菜品种对缺硼敏感性差异的研究(I) [J].华中农业大学学报,1995,14(S1): 71-78. WANG Y H, LAN L F. A study on the boron efficiency of rape (*Brassica napus* L.) (I) [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1995, 14(S1): 71-78 (in Chinese with English abstract).
- [47] 褚海燕,喻敏,王运华,等.甘蓝型油菜品种硼利用效率的差异研究[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).
- [48] 彭青枝,皮美美,刘武定.对缺硼反应不同的芥菜型油菜品种的筛选 [J].华中农业大学学报,1995,14(S1): 92-96. PENG Q Z, PI M M, LIU W D. Screening of rape cultivars in response differently to B-deficiency [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1995, 14(S1): 92-96 (in Chinese with English abstract).
- [49] 曹享云,宋世文,刘武定.棉花品种对缺硼的敏感性及其硼效率的研究[J].华中农业大学学报,1996,15(6):559-562. CAO X Y, SONG S W, LIU W D. A study on the B-utilizing efficiency and B-deficiency susceptibility of different cotton cultivars [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1996, 15(6): 559-562 (in Chinese with English abstract).
- [50] YANG L, ZHANG Q, DOU J N, et al. Characteristics of root boron nutrition confer high boron efficiency in *Brassica napus* cultivars [J]. Plant and soil, 2013, 371(1): 95-104.
- [51] XU F S, WANG Y H, YING W H, et al. Inheritance of boron nutrition efficiency in *Brassica napus* [J]. Journal of plant nutrition, 2002, 25(4): 901-912.
- [52] XU F S, WANG Y H, MENG J. Mapping boron efficiency gene(s) in *Brassica napus* using RFLP and AFLP markers [J]. Plant breeding, 2001, 120(4): 319-324.
- [53] HUA Y P, ZHOU T, DING G D, et al. Physiological, genomic and transcriptional diversity in responses to boron deficiency in rapeseed genotypes [J]. Journal of experimental botany, 2016, 67(19): 5769-5784.
- [54] WANG Z F, WANG Z H, SHI L, et al. Proteomic alterations of *Brassica napus* root in response to boron deficiency [J]. Plant molecular biology, 2010, 74(3): 265-278.
- [55] ZHANG D D, HUA Y P, WANG X H, et al. 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 [2023-07-15]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112089>.
- [56] 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.
- [57] 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 [2023-07-15]. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009661>.
- [58] 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.
- [59] 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.
- [60] TAKANO J, NOGUCHI K, YASUMORI M, et al. *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading [J]. Nature, 2002, 420(6913): 337-340.
- [61] 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.
- [62] CHEN H F, ZHANG Q, HE M L, et al. Molecular characterization of the genome-wide BOR transporter gene family and genetic analysis of BnaC04.BOR1;1c in *Brassica napus* [J/OL]. BMC plant biology, 2018, 18(1): 193 [2023-07-15]. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1407-1>.
- [63] 贾继增,高丽锋,赵光耀,等.作物基因组学与作物科学革命 [J].中国农业科学,2015,48(17):3316-3347. JIA J Z, GAO L F, ZHAO G Y, et al. Crop genomics and crop science revolutions [J]. Scientia agricultura sinica, 2015, 48(17): 3316-3347 (in Chinese with English abstract).

Course and prospects of studying crop boron nutrition at Huazhong Agricultural University: commemorating the first anniversary of Mr. WANG Yunhua's death

XU Fangsen

*College of Resources and Environment/Microelement Research Center,
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract Boron (B) is an essential micronutrient for plants, and boron fertilizer is the most widely used trace element fertilizer in China. In 1975, Mr. WANG Yunhua found that the “budding but no flowering” symptom of cotton grown in large areas of farmland in Xinzhou County, Hubei Province was caused by boron deficiency, which initiated studies on crop boron nutrition at Huazhong Agricultural University. It has been nearly 50 years since then. It has gone through four stages with obvious characteristics and cross integration in the 50-year long history including the diagnosis of boron nutrition and application techniques of boron fertilizer in crops (1975–1985), which mainly established the diagnosis of boron nutrition and application technology of boron fertilizer for cotton in China; the absorption and utilization of boron in crops and their nutritional mechanisms (1985–1995), mainly focused on revealing the absorption, transport, distribution, and physiological functions of boron by cotton and rapeseed; the genetics and molecular mechanisms of boron nutrition in crops (1995–2015), mainly aimed at screening B efficient varieties and cloning B efficient genes of *Brassica napus*, and revealing the molecular regulatory mechanism of rapeseed response to B deficiency stress; the efficient regulation and utilization of boron in crops (2015–), mainly aimed at conducting in-depth study on boron efficient molecular regulation pathways in rapeseed, screening and cultivating boron efficient breeding materials and varieties, and carrying out integrated promotion and utilization of efficient varieties combined with specialized fertilizers and advanced cultivation techniques. The results of studying at different stages have made important contributions to the promotion and application of boron fertilizer in agricultural production in China, as well as to the increase of yield and economic benefits of crops. They also hold a place in the international application and basic research of boron nutrition in crops. On the occasion of commemorating the first anniversary of Mr. Wang Yunhua's death, the author provides a review and summary of the main research in four stages mentioned above to enrich readers and express the author's respect for Mr. Wang.

Keywords crop; boron; nutrition diagnosis; application technology; absorption and utilization; physiology; genetics

(责任编辑: 张志钰)