

## 硼胁迫下植物生理调控机制的研究进展

王瑞东<sup>1</sup>,姜存仓<sup>1</sup>,刘桂东<sup>1</sup>,张祥<sup>1</sup>,王运华<sup>1</sup>,彭抒昂<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>华中农业大学微量元素研究中心,武汉 430070;<sup>2</sup>华中农业大学园艺林学学院,武汉 430070)

**摘要:**硼是植物的必需营养元素,它对植物的许多生理过程有着重要的作用,特别是在低硼或高硼胁迫情况时会影响植物正常的生理代谢。本文将对最近几年有关硼胁迫下植物生理调节机制的研究成果进行综述,着重阐述低硼胁迫下诱发植物产生硼高效吸收、转运、分配和再利用的机理,以及在高硼胁迫下植物自身可能存在的调控机制。

**关键词:**低硼胁迫;高硼胁迫;调控机制

中图分类号:S143.7+1,Q945.78

文献标志码:A

论文编号:2011-0995

### The Advances of Physiological Regulatory Mechanism of Plants under Boron Stress

Wang Ruidong<sup>1</sup>, Jiang Cuncang<sup>1</sup>, Liu Guidong<sup>1</sup>, Zhang Xiang<sup>1</sup>, Wang Yunhua<sup>1</sup>, Peng Shu'ang<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Microelement Research Center, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

<sup>2</sup>College of Horticulture and Forestry Science, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

**Abstract:** Boron is an essential nutrient element for plant. It plays an important role in variety of biological processes of plants and may affect the normal physiological metabolism especially in the low B or high boron stress situations. This review is related on recent research about the regulatory mechanisms of plant in boron stress, focusing on the mechanism of B-efficient absorption, transport, distribution and reuse in low B stress and the possible regulatory mechanisms in high B stress in plant.

**Key words:** boron deficiency stress; high boron stress; regulatory mechanism

### 0 引言

硼是植物必需的微量营养元素之一<sup>[1]</sup>,对稳定细胞壁结构<sup>[2]</sup>和维持细胞生命活动具有重要的作用<sup>[3]</sup>。硼还会影响细胞内一些酚类化合物、生长素、酶类等物质的活性以影响细胞膜的透性和细胞内其他的代谢,如碳水化合物的运输,蛋白质、核酸的合成等<sup>[4-7]</sup>,在硼胁迫下植物的正常代谢会受到影响。通常双子叶植物需硼较多,易缺硼;谷类作物需硼较少,不易缺硼<sup>[8]</sup>。植物缺硼时根的伸长受到限制<sup>[9]</sup>,叶片畸形黄化,花和果实生长受阻,作物减产<sup>[10-12]</sup>,缺硼还会影响叶片中钙、锌等其他元素的含量<sup>[13]</sup>。植物硼过量时,成熟叶的叶尖和叶片边缘出现黄化症状<sup>[14]</sup>。硼适合作物生长的范

围很窄,从而较易出现缺硼与硼毒害现象,相对于缺硼,硼毒害更严重,前者可以通过施用硼肥得以解决<sup>[15]</sup>,但是施肥却可能导致后者的发生。所以了解植物在硼胁迫下的如何保持体内的硼营养平衡,无论在理论研究还是生产实践中都非常重要,本文将综述最近几年植物在低硼胁迫与高硼胁迫下生理调控机制的研究成果。

### 1 低硼胁迫下植物的生理调控机制

土壤中的硼主要以未离解的硼酸形式被植物根吸收,拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L. Heynl)吸收硼至少要经过两次跨膜运输,即由外界经跨膜运输进入根表皮、皮层以及内皮层细胞,接着由内皮层、中柱鞘或者

**基金项目:**国家自然科学基金“柑橘砧木耐缺硼胁迫能力差异的分子机理研究”(30871687)、“缺硼导致脐橙叶脉木栓化的发生机制研究”(31071761);农业部柑橘产业技术体系科学家岗位资助;中央高校基本科研业务费专项资金“不同砧木脐橙叶片黄化效应的硼营养差异机理研究”(2011PY048)。

**第一作者简介:**王瑞东,男,1987年出生,山东费县人,硕士研究生,主要从事植物营养与施肥研究。通信地址:430070 湖北省武汉市华中农业大学资源与环境学院, Tel: 027-87287141, E-mail: wrd0112@126.com。

**通讯作者:**姜存仓,男,1976年出生,山东东明人,副教授,博士,主要从事植物营养机理与施肥研究。通信地址:430070 湖北省武汉市华中农业大学资源与环境学院, Tel: 027-87287141, E-mail: jcc2000@mail.hzau.edu.cn。

收稿日期:2011-04-07,修回日期:2011-06-12。

中柱的薄壁细胞中运出,进入中柱的质外体,然后依靠植物的蒸腾作用和根压向上运输供应植物需求。先前研究认为硼的跨膜吸收是被动扩散过程,Dordas和Brown<sup>[16]</sup>利用含有磷脂酰胆碱的人工脂质体膜测定硼酸的渗透系数与Raven<sup>[17]</sup>的估计值相似,为这一理论提供了支持。但是随后Stangoulis等<sup>[18]</sup>在轮藻(*Chara corallina*)节间巨细胞测得的渗透系数要比先前的数据高一个数量级,说明硼的跨膜运输可能存在其他的机制。在向日葵(*Helianthus annuus*)中研究表明在低硼环境下植物可以诱导产生一个硼吸收的饱和系统以此对抗极端环境。在高浓度硼环境下,这种机制不被表达,取而代之的是被动吸收机制<sup>[19-21]</sup>。喻敏等认为,在缺硼胁迫下甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)高效品种在硼的吸收、分配、转运、再利用的能力都高于低效品种<sup>[22]</sup>。刘桂东等研究发现,两种不同砧木的纽荷尔脐橙(*Citrus Sinensis* Osb.)硼在枳橙砧木比枳壳砧木体内的跨膜能力更强,在低硼胁迫下,硼由根向地上部的运转受到限制,硼优先向新叶中分配<sup>[23-24]</sup>。

### 1.1 低硼胁迫下根的吸收

Takano等<sup>[25]</sup>发现水通道基因 *NIP5;1* 的表达是低硼条件下拟南芥硼的高效吸收和植株生长所必需的。缺硼时, *NIP5;1* 在拟南芥根尖伸长区和根毛区增强表达,促进根系对硼的高效吸收,而2个T-DNA插入突变体 *nip5;1* 则表现为对硼的吸收下降,地上部和根的生长受抑制。在拟南芥中, *NIP5;1* 通过转录后调控控制根部对硼的吸收,在硼的吸收过程中主要参与把硼从根表面吸收到根内。在爪蛙(*Xenopus leavis*)卵母细胞中表达 *NIP5;1* 可以快速地吧硼酸转入细胞,而转运水的量很少,暗示 *NIP5;1* 是一个硼酸转运蛋白。研究表明: *NIP5;1* 在硼缺乏的情况下是一个根吸收硼的主要转运通道。Kato等<sup>[26]</sup>发现在拟南芥中过表达 *NIP5;1* 可以改善在低硼环境中根的伸长。在水稻(*Oryza sativa*)中与拟南芥 *NIP5;1* 非常类似的基因 *Os-NIP3;1*,在低硼环境中表达可增加根对硼的吸收效率<sup>[27]</sup>。

*NIP5;1* 属于MIP家族,MIP是一个含有6个跨膜结构域的膜蛋白,普遍存在于哺乳动物、两栖类、酵母、细菌和植物,能够转运水和一些不解离的小分子。在拟南芥中有35个MIP家族的基因,根据植物中MIPs蛋白的亚细胞定位和序列同源性可分为4类:(1)PIPs(plasma membrane intrinsic proteins),定位于细胞质膜上;(2)TIPs(tonoplast intrinsic proteins),定位于液泡膜上;(3)SIPs(small and basic intrinsic proteins),是一类碱性小分子量的内在蛋白;(4)NIPs(NOD26-like

intrinsic proteins),Nod26定位于大豆(*Glycine max*)根瘤共生体膜上<sup>[28-31]</sup>。NIP亚家族是植物特有的,这些通道蛋白不仅允许水通过,还能介导甘油等中性分子通过。大豆中的NOD26是这个亚家族中的第一个成员,它定位在质膜上,可以转运甲酰胺、甘油、氨和少量的水<sup>[32-33]</sup>。

现在研究认为其他MIP家族的成员也可能参与对硼的转运。例如,玉米(*Zea mays* L.)中的Zm-PIP1在爪蛙卵细胞中表达使硼酸的吸收量增加了30%<sup>[34]</sup>;在酵母中表达大麦(*Hordeum vulgare*)的Hv-PIP1;3和Hv-PIP1;4会增加酵母对硼的敏感性<sup>[35]</sup>。但是,这些蛋白在植物上的作用还未研究清楚。

### 1.2 低硼胁迫下向木质部的运输

Noguchi等<sup>[36]</sup>筛选获得一个高需硼量的拟南芥突变体 *bor1-1*,在低硼情况下突变体 *bor1-1* 的莲座叶生长受到严重影响,而野生型则表现正常。Takano等<sup>[37]</sup>在拟南芥中首次鉴定到BOR1,在低硼条件下,BOR1在根的中柱表达,参与硼向木质部的运输。BOR1属于重碳酸盐转运蛋白超家族(SLC4),该基因包含12个外显子,编码704个氨基酸,有10个跨膜域。在第2个跨膜域上,突变体 *bor1-1* 和 *bor1-2* 各发生一个碱基的替换,从而导致其编码的蛋白质氨基酸发生改变,缺乏将根系吸收的硼运转到地上部的能力。将BOR1转基因到拟南芥突变体 *bor1-1* 后,在根木质部薄壁细胞中表达,将木质部薄壁细胞中的硼转运到木质部导管中,然后随蒸腾流输送到地上部供生长发育的需要,从而使突变体 *bor1-1* 的生长恢复正常。这说明,BOR1是一个木质部装载的外向型(从共质体到质外体)硼转运蛋白基因<sup>[38]</sup>。Miwa等<sup>[39]</sup>报道,BOR1增强表达的拟南芥转基因植株在缺硼胁迫下,根向地上部转运的硼以及地上部的生物量显著高于野生型。并且,缺硼胁迫下,野生型不能结实,而转基因植株结实正常。水稻中与 *At-BOR1* 非常相似的 *Os-BOR1* 在酵母中表达表现出对硼的转运能力,并参与硼向木质部的运输<sup>[40]</sup>。

### 1.3 低硼胁迫下地上部的分配

Takano等<sup>[41]</sup>研究发现:野生型拟南芥在低硼环境下将硼优先分配到幼叶上,而突变体 *bor1-1* 却不能,说明在低硼环境中BOR1不仅在根中柱表达还能在地上部表达,调控将硼优先分配到幼叶上。但是至今对BOR1调控使硼优先分配到幼叶上的机理尚不清楚。此外,在低硼情况下 *NIP6;1* 也可在地上部表达,影响硼在地上部的分配。该转运蛋白对硼酸的转运活性很高,但没有转运水的功能。在 *NIP6;1* 基因插入T-DNA的突变体幼叶出现缺硼症状,在缺硼情况下,

突变体幼叶中的硼浓度低于野生型植株。这些结果表明,硼酸转运蛋白 NIP6;1 参与硼在植物地上部的分配,使硼优先分配到幼嫩组织中<sup>[42]</sup>。

#### 1.4 低硼胁迫下硼的再利用

在低硼胁迫下,根从土壤中吸收的硼受到限制,为了保证植物正常生长,一些植物可以将成熟叶中的硼运输到幼嫩组织中再利用,但不同的植物对硼的再利用能力不同。

以前认为硼随蒸腾流进入组织后很少发生再转移,随后越来越多的研究表明,硼在花生 (*Arachis hypogaea*)、萝卜 (*Raphanus sativus* L.)、花茎甘蓝 (*Brassica oleracea botrytis*)、芜菁甘蓝 (*Brassica napobrassica*)、油菜 (*Brassica campestris* L.)、棉花 (*Gossypium* spp.) 等植物中仍具有一定的移动性<sup>[43]</sup>。研究发现,高等植物中硼的移动性同硼与光合作用初级产物(糖醇)结合形成的复合物的渗透性有很大关系。当植物以顺式二元醇(如山梨醇,甘露醇,卫矛醇等)为光合产物时,硼在植物体内是可移动的<sup>[44-45]</sup>。Brown 等<sup>[46]</sup>将苹果山梨糖醇合成酶基因 *S6PDH* 转到烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 后,提高了山梨糖醇的合成,促进了硼在韧皮部的运输,成熟组织中的硼能够再利用,提高了烟草抗低硼胁迫的能力。Bellaloui 等<sup>[47]</sup>的研究也表明,调控转基因烟草体内山梨糖醇的量可改变植物对硼的吸收与移动。

现在试验又表明,在不产生顺式二元醇结构物质的植物体内硼也可移动的<sup>[48]</sup>, Stangoulis 等<sup>[49]</sup>在小麦及油菜韧皮部中鉴定得到了硼-蔗糖复合物,解释了那些光合产物为非顺式二元醇结构糖类的植物体内硼的移动性问题。

#### 2 高硼胁迫下植物的生理调节机制

现在研究认为,在高硼胁迫下植物首先将 BOR1 在液泡中通过内吞作用降解<sup>[38]</sup>,并通过表达 BOR4 将多余的硼泵出体外,以保证体内硼的稳态。

Miwa 等<sup>[50]</sup>在拟南芥中研究发现, BOR1 的同源蛋白 BOR4 在高硼处理下的表达升高,过表达 *BOR4* 基因的转基因植株对高硼环境的抗逆性比野生型植株明显提高。利用 GFP 荧光定位研究发现,该基因定位在根伸长区表皮细胞的外侧质膜上,在高硼环境下,该蛋白把硼从植物体转运到外界,提高了植物对高硼环境的抗逆性。

BOR1 同源蛋白可在单细胞中将硼转移到外界环境中以降低细胞内硼的浓度。 *YNL275w* (*SC-BOR1*) 是酵母 (*S. cerevisiae*) 体内唯一的 *At-BOR1* 的同源基因,破坏 *Sc-BOR1* 会增加酵母对高硼环境的敏感性。

Nozawa 等<sup>[51]</sup>证明缺乏 FPS1 (一个甘油通道) 和 DUR3 (尿素转运蛋白) 的酵母对高硼环境的抗逆性下降。随后 Kaya 等<sup>[52]</sup>发现在酵母中表达 *ATR1* 可增强其在高硼环境中的抗逆性,破坏后表现出对高硼环境的敏感性。 *ATR1-GFP* 定位于细胞膜,类似 *ATR1* 的基因普遍存在于细菌和真菌中,但至今尚未在植物中发现。

Hayes 和 Reid<sup>[53]</sup>发现一个耐硼毒的大麦品种通过向根外泵出多余的硼以保持根内适宜的硼浓度,使地上部硼的积累降低从而增强其对高硼环境的抗逆性。 Sutton 等<sup>[54]</sup>在大麦中发现了一个 *BOR1* 同源基因 *Bot1*, *Bot1* 在酵母中的表达类似于 *At-BOR1*,可增加酵母对高硼环境的抗逆性,增强根部硼转运蛋白的表达可降低根部硼的浓度。 Reid<sup>[55]</sup>分别在大麦和小麦的体内克隆出 *Hv-BOR2* 和 *Ta-BOR2*,它们都与 *At-BOR1* 非常相似。 *BOR2* 基因的 mRNA 的水平与它们在高硼环境中的抗逆性呈正相关,表明了 *BOR2* 与高硼环境的抗逆性有关。

拟南芥 *BOR1* 同源基因的表达不仅可在根部泵出体内多余的硼,还可对叶片中过量的硼进行重新分配。 Reid 和 Fitzpatrick<sup>[56]</sup>发现在大麦和小麦耐硼毒的品种叶片出现坏死时硼的浓度是敏感品种硼浓度的两倍。表明耐硼毒的品种可将叶片中多余的硼通过转运蛋白移动到叶片质外体,然后排出体外。这表明在高硼胁迫下植物不仅可以将多余的硼从根部排出,还能通过叶片排出。

在高硼的环境中除了上述的排硼机理,还可能存在其他的耐硼毒机制。 Ochiai<sup>[57]</sup>发现粳稻比籼稻更耐硼毒。但是它们体内的硼含量却没有太大的差异,说明粳稻可能存在另外的机制适应高硼环境。

#### 3 小结与展望

现有研究结果表明,硼在植物体内的运输不仅是被动的扩散运输,在低硼胁迫下植物可诱导 NIP5;1 和 BOR1 的表达,使硼酸通过 NIP5;1 通道蛋白进入根细胞,再通过 BOR1 转运蛋白将硼酸运输到木质部,然后依靠蒸腾拉力运输到地上部;低硼胁迫下 BOR1 和 NIP6;1 在地上部的表达可调控硼优先向幼嫩组织分配;低硼胁迫下一些植物成熟叶中的硼会向幼嫩组织中移动,供应幼嫩组织的生长需求。在高硼胁迫下植物首先会降解 BOR1,促进 BOR4 的表达,向体外泵出多余的硼,维持体内适宜的硼浓度。因而,研究表明过表达相关基因会提高植物在硼胁迫下的抗逆性。

虽然目前对在逆境中硼在植物吸收、运输、转移上的调控已经明确,但是植物在逆境下在何处感应外界环境,怎样感应,并如何调控相关蛋白的表达的机理尚

不清楚; MIP 家族的其他成员在植物上的研究还需深入; 在硼胁迫下植物调控其地上部的分配的机理需要进一步研究; 缺硼会影响植物花粉管的形成, 造成花而不实, 严重影响作物产量, 所以应重点研究在植物生殖生长阶段低硼胁迫下硼优先向生殖器官移动的机理; 在高硼胁迫下某些植物中存在不同于排硼机制的其他耐硼毒机制, 但对这种耐硼毒机制的认识尚处在开始阶段, 以后应更加深入的研究该机制的具体表现; 随着转基因技术的发展, 相信未来可以通过转入相关基因增强植物在硼胁迫下的抗逆性。

### 参考文献

- [1] Warrington K. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants [J]. *Ann Bot*, 1923, 37: 629-672.
- [2] Matoh T. Boron in plant cell walls. *Plant Soil* [J], 1997, 193(1-2): 59-70.
- [3] Cakmak I, Römheld V. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants [J]. *Plant Soil*, 1997, 193(1-2): 71-83.
- [4] Milburn J A, Kallarackal J. Quantitative determination of sieve-tube dimensions in *Ricinus*, *Cucumis* and *Musa* [J]. *New Phytol*, 1984, 96(3): 383-395.
- [5] 赵竹青, 王运华, 吴礼树. 缺硼对黄瓜生长素代谢的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1998, 17(3): 232-236.
- [6] 熊双莲, 吴礼树, 王运华. 黄瓜缺硼症状与激素变化关系的研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(2): 194-198.
- [7] Wang G Y, Römheld V, Li C J, et al. Involvement of auxin and CKs in boron deficiency induced changes in apical dominance of pea plants (*Pisum sativum* L.) [J]. *J Plant Physiol*, 2006, 163(6): 591-600.
- [8] 刘铮. 土壤微量元素[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996, 51-58.
- [9] Dell B, Huang L. Physiological response of plants to low boron [J]. *Plant Soil*, 1997, 193(1-2): 103-120.
- [10] 肖家欣, 严翔, 彭抒昂, 等. 赣南华盛顿脐橙果实发育中几种矿质营养含量动态的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(1): 134-138.
- [11] 肖家欣, 严翔, 彭抒昂, 等. 纽荷尔脐橙缺硼表现与其硼、糖含量年变化的关系[J]. *园艺学报*, 2006, 33(2): 356-359.
- [12] 盛鸥, 严翔, 彭抒昂, 等. 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼含量与缺硼的关系[J]. *园艺学报*, 2007, 34(5): 1103-1110.
- [13] 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.
- [14] Kyoko M, Fujiwara T. Boron transport in plants: co-ordinated regulation of transporters [J]. *Ann Bot*, 2010, 105(7): 1103-1108.
- [15] 姜存仓, 王运华, 刘桂东, 等. 赣南脐橙叶片黄化及施肥效应研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(3): 656-661.
- [16] Dordas C, Brown P H. Permeability of boric acid across lipid bilayers and factors affecting it [J]. *J Membr Biol*, 2000, 175(2): 95-105.
- [17] Raven J A. Short and long distance transport of boric acid in plant [J]. *New Phytol*, 1980, 84(2): 231-249.
- [18] Stangoulis J C, Reid R J, Brown P H, et al. Kinetic analysis of boron transport in *Chara* [J]. *Planta*, 2001, 213(1): 142-146.
- [19] Dannel F, Pfeffr H, Römheld V. Effect of PH and boron concentration in the nutrient solution on translocaton of boron in the xylem of sunflower [G] // Bell R W, Rerkasem B, eds. *Boron in Soil and Plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1997, 183-186.
- [20] Pfeffer H, Dannel F, Römheld V. Isolation of soluble boron complexes and their determination together with free boric acid in higher plant [J]. *J Plant Physiol*, 1999, 154(3): 283-288.
- [21] Dannel F, Pfeffer H, Römheld V. Characterization of root boron pools, boron uptake and boron translocation in sunflower using the stable isotopes  $^{10}\text{B}$  and  $^{11}\text{B}$  [J]. *J Plant Physiol*, 2000, 27(5): 397-405.
- [22] 喻敏, 褚海燕, 吴礼树, 等. 甘蓝型油菜不同硼效率基因型对硼的吸收、分配的影响[J]. *中国油料作物学报*, 1999, 21(1): 48-52.
- [23] 刘桂东, 姜存仓, 王运华, 等. 硼对两种不同砧木“纽荷尔”脐橙叶片硼形态影响的差异[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(5): 982-989.
- [24] Liu G D, Jiang C C, Wang Y H. Distribution of boron and its forms in young “Newhall” navelorange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks in response to deficient and excessive boron [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2011, 57(1): 93-104.
- [25] 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]. *Plant Cell*, 2006, 18(6), 1498-1509.
- [26] Kato Y, Miwa K, Takano J, et al. Highly boron deficiency-tolerant plants generated by enhanced expression of NIP5;1, a boric acid channel [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(1): 58-66.
- [27] Hanaoka H, Fujiwara T. Channel-mediated boron transport in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48, 227.
- [28] Johanson U, Karlsson M, Johansson I, et al. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in Arabidopsis provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants [J]. *Plant Physiol*, 2001, 126(4): 1358-1369.
- [29] Tyerman S D, Niemietz C M, Bramley H. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(2): 173-194.
- [30] Zardoya R. Phylogeny and evolution of the major intrinsic protein family [J]. *Biol Cell*, 2005, 97: 397-414.
- [31] Maurel C. Plant aquaporin: nove functions and regulation properties [J]. *FEBS Lett*, 2007, 581(12): 2227-2236.
- [32] Rivers R L, Dean R M, Chandy G, et al. Functional analysis of nodulin 26, an aquaporin in soybean root nodule symbiosomes [J]. *J Biol Chem*, 1997, 272(26): 16256-16261.
- [33] Wallace I S, Choi W G, Roberts D M. The structure, function and regulation of the nodulin 26-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporins [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2006, 1758(8): 1165-1175.
- [34] Dordas C, Brown P H. Evidence for channel mediated transport of boric acid in squash (*Cucurbita pepo*) [J]. *Plant and Soil*, 2001, 235(1): 95-103.

- [35] Fitzpatrick K L, Reid R. The involvement of aquaglyceroporins in transport of boron in barley root [J]. *Plant Cell and Environ*, 2009, 32(10): 1357-1365.
- [36] Noguchi K, Yasumori M, Imai T, et al. bor1-1, an Arabidopsis thaliana mutant that requires a high level of boron [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115(3): 901-906.
- [37] Takano J, Noguchi K, Yasumori M, et al. Arabidopsis boron transporter for xylem loading [J]. *Nature*, 2002, 420: 337-340.
- [38] 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]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(34): 12276-12281.
- [39] Miwa K, Takano J, Fujiwara T. Improvement of seed yields under boron-limiting conditions through over expression of BOR1, a boron transporter for xylem loading, in Arabidopsis thaliana [J]. *Plant J*, 2006, 46(6), 1084-1091.
- [40] Nakagawa Y, Hanaoka H, Kobayashi M, et al. Cell-type specificity of the expression of Os BOR1, a rice efflux boron transporter gene, is regulated in response to boron availability for efficient boron uptake and xylem loading [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(8): 2624-2635.
- [41] Takano J, Yamagami M, Noguchi K, et al. Preferential translocation of boron to young leaves in Arabidopsis thaliana regulated by the BOR1 gene [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2001, 47(2): 345-357.
- [42] 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]. *Plant Cell*, 2008, 20(10): 2860-2875.
- [43] Brown P H, Shelp B J. Boron mobility in plants [J]. *Plant Soil*, 1997, 193(1-2), 85-101.
- [44] Brown P H, Hu H. Phloem mobility of boron is species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species [J]. *Ann Bot*, 1996, 77(5): 497-506.
- [45] Lehto T, Kallio E, Aphalo P J. Boron mobility in two coniferous species [J]. *Ann Bot*, 86(3): 2000, 547-550.
- [46] Brown P H, Bellaloui N, Hu H N, et al. Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119(1): 17-20.
- [47] Bellaloui N, Brown P H, Dandekar A M. Manipulation of in vivo sorbitol production alters boron uptake and transport in tobacco [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119(2): 735-742.
- [48] Huang L, Bell R, Dell B. Evidence of phloem boron transport in response to interrupted boron supply in white lupin (*lupinus albus* L. cv. Kiev Mutant) at the reproductive stage [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(3): 575-583.
- [49] Stangoulis J C, Tate M, Graham R. The Mechanism of Boron Mobility in Wheat and Canola Phloem [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(2): 876-881.
- [50] Miwa K, Takano J, Omori H, et al. Plants tolerant of high boron levels [J]. *Science*, 2007, 318(5855): 1417.
- [51] Nozawa A, Takano J, Kobayashi M, et al. Roles of BOR1, DUR3, and FPS1 in boron transport and tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *FEMS Microb Lett*, 2006, 262(2): 216-222.
- [52] Kaya A, Karakaya H C, Fomenko D E, et al. Identification of a novel system for boron transport: Atr1 is a main boron exporter in yeast [J]. *Mol Cell Biol*, 2009, 29(13): 3665-3674.
- [53] Hayes J E, Reid R J. Boron tolerance in barley is mediated by efflux of boron from the roots. *Plant [J] Physiol*, 2004, 136(2): 3376-3382.
- [54] Sutton T, Baumann U, Hayes J, et al. Boron-toxicity tolerance in barley arising from efflux transporter amplification [J]. *Science*, 2007, 318(5855):1446-1449.
- [55] Reid R. Identification of boron transporter genes likely to be responsible for tolerance to boron toxicity in wheat and barley [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48(12): 1673-1678.
- [56] Reid R, Fitzpatrick K. Influence of leaf tolerance mechanisms and rain on boron toxicity in barley and wheat [J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(1): 413-420.
- [57] Ochiai K, Uemura S, Shimizu A, et al. Boron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). I. Quantitative trait locus (QTL) analysis of tolerance to boron toxicity [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 117(1): 125-133.