

引用格式:

贺辉, 邱萍, 王超纯, 姚敏, 贺丹, 何昕, 钱论文. 油菜硼营养: 吸收和运输与利用及其在抗逆中的作用[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2025, 51(6): 79–87.

HE H, QIU P, WANG C C, YAO M, HE D, HE X, QIAN L W. Boron nutrition in oilseed rape: absorption, transport, utilization and its role in stress tolerance[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2025, 51(6): 79–87.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



油菜硼营养：吸收和运输与利用及其在抗逆中的作用

贺辉^{1,2}, 邱萍^{1,2}, 王超纯^{1,2}, 姚敏^{1,2}, 贺丹^{1,2}, 何昕^{1,2}, 钱论文^{1,2*}

(1. 湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128; 2. 岳麓山实验室, 湖南 长沙 410128)

摘要: 缺硼会引起作物的生理紊乱, 进而影响其农艺性状, 最终严重影响作物的产量和品质。相比于一些单子叶或谷类作物, 油菜对硼的需求量更大。因此, 笔者综述了油菜硼转运通道和转运蛋白的一些功能及其研究进展, 同时探讨了其与氮营养、糖类和耐盐性之间的关系。然而油菜对硼的利用效率及关键候选基因尚未得到明确阐释, 未来需要进一步探讨其机制, 并开发出更高效的硼利用油菜品种。

关键词: 油菜; 硼; 利用效率; 养分互作

中图分类号: S565.4; S143.7⁺¹ 文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2025)06-0079-09

Boron nutrition in oilseed rape: absorption, transport, utilization and its role in stress tolerance

HE Hui^{1,2}, QIU Ping^{1,2}, WANG Chaochun^{1,2}, YAO Min^{1,2}, HE Dan^{1,2}, HE Xin^{1,2}, QIAN Lunwen^{1,2*}

(1. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Boron deficiency causes physiological disorders in crops, thereby affecting their agronomic traits and ultimately significantly reducing crop yield and quality. Compared to some monocotyledonous or cereal crops, oilseed rape has a higher demand for boron. Therefore, this paper reviews the functions and research progress of boron transport channels and transporters in oilseed rape, as well as their relationships with nitrogen nutrition, carbohydrates, and salt tolerance. However, the boron utilization efficiency and key candidate genes in oilseed rape have not yet been clearly elucidated. Further investigation of the underlying mechanisms and the development of oilseed rape varieties with improved boron-use efficiency are warranted.

Keywords: oilseed rape; boron; utilization efficiency; nutrient interaction

硼(B)是自然界中分布广泛但不均匀的一种类金属元素^[1], 1923年, 硼被确认为高等植物正常生长发育所不可或缺的微量营养元素^[2-3]。研究发现, 硼以一些糖类的束缚态或半束缚态以及硼酸分子的游离态形式存在于植物中^[2,4]。相关研究^[2,5]显示, 硼与植株许多重要的生理过程密切相关, 从而影响

植物的产量、品质等农艺性状, 如细胞壁的合成和结构整合以及细胞膜的结构稳定和功能完整等。适量的硼供应能够改善植物花器官和果实发育, 避免植物不结实和促进顶端优势, 并缓解镉、铝和盐等非生物胁迫对作物的危害^[1,6]。

油菜(*Brassica napus*)是一种在世界范围内广泛

收稿日期: 2025-01-27

修回日期: 2025-03-05

基金项目: 湖南省科技创新领军人才项目(2023RC1063)

作者简介: 贺辉(1998—), 男, 湖南永州人, 博士研究生, 主要从事油菜养分高效利用研究, He15226330573@163.com; *通信作者, 钱论文, 博士, 教授, 主要从事油菜分子育种研究, qianlunwen@163.com

种植的十字花科(Brassicaceae)芸薹属(*Brassica*)植物,被用作榨取菜籽油、动物饲料和生物燃料等^[7-8]。《诗经》记载“采葑采菲,无以下体”,而《夏小正》有“正月采芸,二月采芸”的说法,可见油菜在我国的栽培应用历史最早可追溯到春秋战国至两汉时期^[9]。据统计,与花生油、芝麻油等我国其他油料作物的产油量相比,菜籽油所占比例达55%以上^[7]。除氮磷钾等大量营养元素外,油菜对微量营养元素硼的需求量也很大,缺硼会导致“花而不实”等敏感症状^[6,10-11]。研究表明,全球每年的施硼面积约为1.5亿hm²^[12]。而油菜作为十字花科植物,相比于单子叶和谷类植物对硼的需求量更大,且不同油菜品种或基因型对硼的吸收效率存在较大差异^[1]。因此,了解油菜对硼吸收和利用的分子机制是提升硼利用效率(BUE)的重要途径。

不同于其他微量元素,硼在土壤中具有很强的流动性,同时也是植物最不可或缺的一类微量营养元素^[13-14]。其在土壤中以硼酸[B(OH)₃]和四羟基硼酸盐[B(OH)₄]⁻的形式存在,受pH的影响较大^[13]。植物以细胞膜为介质吸收[B(OH)₃],然后通过一些特定的转运蛋白输出[B(OH)₄]⁻^[13]。研究^[15-17]表明,植物对硼的吸收和转运主要依赖于类结瘤素26膜内在蛋白(NIPs)和硼转运蛋白(BORs)两大家族构成的转运系统。然而,对NIPs和BORs基因家族的研究,目前主要集中在模式植物拟南芥和水稻上,在油菜方面的研究较少。因此,笔者对油菜中NIPs和BORs的相关研究报道进行归纳与总结,旨在为油菜硼高效利用和一些关键候选基因的筛选提供参考。

1 油菜根系对硼的吸收和转运

1.1 根系对硼的吸收

硼是植物生长的必需矿质元素,缺硼或硼过量会导致植物体镉(Cd)等有害重金属的积累及产生细胞毒性。因此,为了避免硼缺乏或过量造成的不利影响,植物进化出了一套硼运输系统进行调控以维持其平衡^[18-19](图1)。这套硼运输系统的基本过程包括硼酸在脂质双分子层上的被动扩散、通过硼酸通道促进硼酸扩散以及通过BORs硼酸盐转运体输出由细胞质中的硼酸形成的硼酸盐^[19]。根系吸收和运输硼的过程与多次穿膜运动有关,是一个较为复杂的被动非代谢过程^[20-21]。早期的研究发现,高等植

物对硼的吸收具有双重机制:当硼在环境中的浓度较高时,木质部会积累大量硼元素,这可能是一种被动的吸收过程;而当环境中的硼浓度较低时,会诱导植物产生一个高亲和力的硼转运系统^[22]。然而,诸多研究显示,单一条件下的外部硼浓度对油菜根系硼吸收能力的影响微乎其微。例如,CHOWDHURY等^[23]的研究表明,外源NH₄⁺的添加可以提高一些转运和通道蛋白的活性,从而促进油菜根系对硼的吸收和运输,但这些转运和通道蛋白受外界硼浓度影响较小;MASOOD等^[24]的研究表明,在高硼或低硼浓度条件下,低pH有利于油菜根和芽对硼的富集,但根系吸收硼不受外界硼浓度的影响。

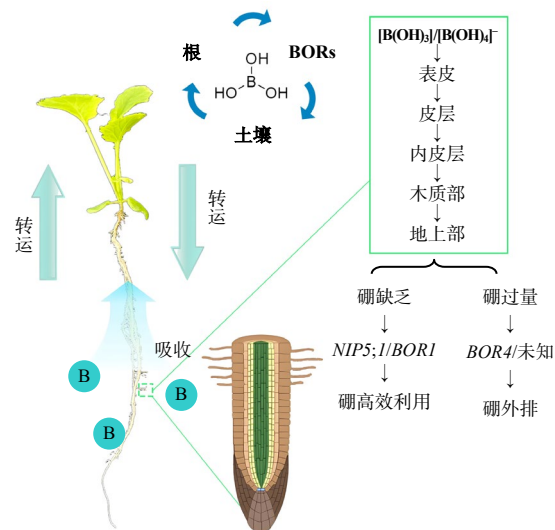


图1 油菜的硼运输系统

Fig. 1 The boron transport system of oilseed rape

植物主要从质膜上的通道吸收硼,同时通过一些特定的转运蛋白外排硼^[13]。在拟南芥和水稻中,来自NIPs家族的硼转运通道和来自BORs家族的硼转运蛋白介导了根对硼的吸收^[15-17]。NIPs家族已被确定为植物在缺硼条件下的硼酸转运通道蛋白,其主要的家族成员NIP5;1对硼的吸收和植物的发育起关键作用。在甘蓝型油菜根中鉴定到了2个重要的NIP5;1同源基因*BnaA2.NIP5;1*和*BnaA3.NIP5;1*。*BnaA2.NIP5;1*主要在表皮细胞中表达,是硼从根部转运到芽部不可或缺的基因;而*BnaA3.NIP5;1*在低硼条件下特异表达^[13,25]。BORs在植物细胞中具有硼运输功能,其家族成员数量在不同植物中存在明显差异,在甘蓝型油菜的基因组中共发现了约20个成员^[13,26]。其中,*BOR1*最早在拟南芥中被发现并鉴定,是维持硼在植物体内正常转运和分配的必需因子。

作为*BOR1*的同源物,*BnaC4.BOR1;1c*主要定位于甘蓝型油菜的根和芽上,在硼供应不足的情况下,会优先将其转运到亟需硼的叶和花器官中,对油菜的整个发育时期具有重要的生理影响^[13,27]。

1.2 根到茎的硼运输

植物将硼等营养元素从根部运输到木质部的过程需要经过2次以上的跨膜运输,其跨膜运输的途径主要有2种,一种是自由扩散,另一种是借助通道蛋白运输。根吸收硼后,以木质部中的通道为介质,将硼从根部运输到茎部^[28]。在拟南芥中,不同硼浓度条件导致*bor1-1*突变体的茎和木质部中硼含量存在很大差异,表明与之相关的硼转运蛋白在这一过程中发挥了作用^[28]。在油菜的根系中也观察到了类似的结果,即外界硼浓度的变化可能会影响硼从根系向木质部的运输^[12]。研究^[29]显示,BOR转运蛋白家族基因*BnaC4.BOR2*在甘蓝型油菜的不同器官中均有较高的转录活性,对该基因进行敲除后,根和木质部中的硼含量显著降低;且野生型植株中,该基因在外界硼浓度较低的情况下能够激活其转运活性,进而改变叶、茎等不同器官中的硼含量。*RTE*是玉米中一个控制表型的关键基因,其功能缺失突变体*rte*的花序大面积不育,且与烂穗相关^[30]。*RTE*与*BOR1*基因同源,主要在玉米营养组织和生殖组织木质部周围的细胞中表达,调控硼的外排^[28,30]。*RTE*在油菜中是否表达目前尚不清楚,但其编码产物可能是一个新的植物硼转运蛋白。

2 油菜硼营养高效利用的分子调控网络与协同机制

2.1 油菜硼通道和转运蛋白的家族成员及转录调控

NIPs起源于古老的陆生植物,在高等植物中参与了硼等类金属元素的吸收、转运和排出^[15]。NIPs作为主要内在蛋白(MIPs)超家族成员之一,与质膜内在蛋白(PIPs)、液泡膜内在蛋白(TIPs)和小分子碱性内在蛋白(SIPs)共同构成了MIPs的四大亚家族^[15-16]。在油菜的基因组中发现了许多NIPs基因家族成员。例如,*NIP5;1*对油菜根部吸收硼元素起到关键作用,而*BnaA03.NIP5;1*与硼的高效利用密切相关^[31]。*BnaA03.NIP5;1*与拟南芥硼通道蛋白基因*AtNIP5;1*的同源性接近93%,该基因编码的蛋白在油菜缺硼状态下可以改善根尖的硼吸收,正向调控根系的生

长发育,并提高油菜籽粒的饱满度^[31]。早期在拟南芥中发现并鉴定的*BOR1*在植物体内主要与一些NIPs基因家族成员协作完成硼元素的吸收和转运。在甘蓝型油菜中,其主效基因为*BnaC04.BOR1s*^[16,31]。相关研究^[32]已经证实,高等植物硼转运NIPs和BORs基因家族分别负责介导硼酸吸收和硼酸盐输出。NIPs最早在大豆中被发现,是高等植物中首次被定义的水通道蛋白,能够保护植物使其免受外界环境的损害^[33-34]。NIPs主要存在于植物中,对硼酸等小分子物质具有广泛的运输活性。在番茄的基因组中,发现了12种NIPs,其中半数被证实参与硼酸转运,且能够正向调控花粉发育^[35]。在油菜的基因组中,何明亮^[36]研究发现,*BnaA3.NIP5;1*在甘蓝型油菜中特异表达于根尖,与低硼耐受和硼的吸收相关,正向调节了根系的生长发育,其相对表达量直接影响油菜苗期的主根长和成熟期的籽粒饱满度;XIA等^[37]对甘蓝型油菜*BnNIP7;1*的结构和序列进行了分析,结果证明其与硼的吸收和转运过程有关。BORs家族具有与阴离子转运蛋白相似的结构,其同源物可能是由植物细胞负膜电位驱动的硼酸盐阴离子单转运体。在拟南芥的基因组中发现了7个编码BORs转运蛋白的基因,其家族成员*AtBOR1*编码的蛋白极性定位于细胞膜上,与硼的外排相关,能够保证植物的正常生长发育,在泛素化修饰后可以使植物避免硼毒害^[19-20]。*OsBOR1*和*BnaC4.BOR1;1c*编码植物在缺硼条件下的硼转运蛋白,在油菜中被认定为*AtBOR1*的同源基因^[19]。其中,*BnaC4.BOR1;1c*主要在油菜缺硼状态下被激活表达并定位于细胞膜上,与*AtBOR1*的氨基酸序列同源性达到90%;*BnaC4.BOR1;1c*在油菜的地上和地下部均有表达,显著影响油菜的开花结实,利用RNAi技术创建的RNAi株系表现出了明显的“花而不实”的缺硼症状^[38]。

植物中的硼主要积累在细胞壁中,缺硼会诱导许多基因的转录调控,并使一些硼转运蛋白得到激活和上调^[39]。在模式植物拟南芥中,低硼会强烈激活*AtNIP5;1*并促进硼元素的吸收,使其成为拟南芥响应低硼胁迫的主要转运通道蛋白^[40]。在一些作物中,*NIP5;1*、*Cla.NIP5;1*、*Cla.NIP6;1*和*DTE1*的表达量在低硼胁迫后均明显上调^[41-43]。*NIP5;1*对硼缺乏条件下的硼吸收和植物的生长发育至关重要,其

许多家族成员已在不同植物中被报道参与硼稳态调节^[41-42]。其中,在油菜中,低硼处理使*BnaNIP5;1*的表达上调^[44]。上述这些研究^[39-44]结果表明,许多硼转运通道和转运蛋白在不同植物遭受缺硼胁迫时具有至关重要且相似的作用。此外,不同硼转运通道或转运蛋白在油菜的不同器官和功能表达上也存在一定差异。例如,*BnaA3.NIP5;1*和*BnaA2.NIP5;1*主要在油菜根尖和根毛区等部位表达,在缺硼条件下,这些基因被激活后,能提升根尖分生区细胞吸收硼的能力和植株硼营养的吸收和转运效率^[45]。当环境中存在其他矿物元素时,硼会与其发生协同作用,除了明显影响植物的一些生理生化过程外,还会诱导一系列转录调控。研究^[13]表明:硼缺乏在短期内会影响拟南芥细胞质中的 Ca^{2+} 水平,上调MYB蛋白家族成员的表达并降低bZIP蛋白家族成员的表达,进而影响植物的生长发育;高硼状态下小麦细胞壁中Ca浓度下降,而硼或Ca的浓度会直接影响植株的营养状况或其他营养元素的含量;除了Ca以外,硼与其他矿物元素,如氮(N)、铝(Al)和铁(Fe)等的协同作用已在蚕豆(*Vicia faba*)、枳(*Poncirus trifoliata*)和番茄(*Solanum lycopersicum*)等作物中被观察到;在油菜中,硼和氮(N)的协同作用除了可以提升叶绿素含量外,还能有效缓解硼过量引发的毒性;而硼和磷(P)的协同作用则提高了油菜的光合速率,并能够更好地调节P的吸收。然而,油菜中硼和其他矿物元素协同作用的转录调控机制至今尚不清晰。

2.2 硼和氮的协调

氮对作物的产量形成、品质提升及各项农艺性状和生理代谢过程具有关键作用,据统计,近半个世纪以来,氮肥的施用已使作物的产量提升了约3倍^[46]。其中,硼氮互作被认为更有利于改善作物的农艺性状^[46-47]。硝酸盐是植物从环境中吸收利用的主要氮源之一,硼浓度的变化会显著影响硝酸盐还原酶的活性^[48-49]。早期的研究^[50]指出,硝酸盐还原酶的活性与植物硝酸盐同化速率、作物产量和蛋白质含量紧密相关,因此,硝酸盐还原酶在植物的氮代谢方面起关键作用,能够评估植物氮状况的健康程度。KASTORI等^[49]研究表明,向日葵缺硼会阻碍核酸和蛋白质代谢,抑制硝酸盐还原酶的活性,并在很大程度上影响植株不同部位的氮含量。

植物根系对氮素的吸收主要由硝酸盐转运蛋白介导,其机制复杂,简而言之,就是在多种酶的作用下将植株吸收的 NO_3^- 还原为 NH_4^+ ,并进一步合成为多种氨基酸的过程^[51-52]。对烟草的研究^[53]发现,缺硼降低了硝酸盐转运蛋白的活性,从而直接抑制了植株对氮素的吸收。这说明外源硼的添加在一定程度上能够介导植株对氮素的吸收。随后*PM42*转录水平、 H^+ -ATP酶和谷氨酰胺合成酶活性等与氮吸收和同化相关的关键下游指标的降低也验证了硼在调控氮素吸收中的重要作用^[53]。此外,BOLANOS等^[54]研究发现,缺硼对豆科植物的根瘤数量、根瘤发育和固氮酶活性均能造成不利影响,进而降低其固氮能力。这可能与缺硼后根瘤菌对细胞和组织的侵袭能力受到高度抑制有关^[55]。多项研究^[18,56]表明,在油菜中,施硼能够改善其氮营养吸收和蛋白质合成效率,然而单一施用氮肥会导致植株对硼的吸收能力降低,进而引发油菜一系列的缺硼症状,其典型表现为花蕾干枯、荚果少和籽粒产量低等。这可能与缺硼阻碍了植物细胞分裂素和细胞生长素等植物激素的合成并降低了叶片光合速率等因素有关^[57]。作为双子叶植物,油菜对硼的需求量更大,在作物对氮营养的需求越来越高的背景下,探讨油菜的硼氮互作对改良其农艺性状具有重要意义^[56,58]。对油菜硼氮互作的研究始于20世纪,相关研究^[50,56,59]结果显示,硼氮互作可以提高硝酸盐还原酶活性、叶片净光合速率、蛋白质含量以及一些对人体有益的营养成分含量,同时改善植株的株高和有效角果数等农艺性状,并提高产量。这支持了早期研究^[60-61]中发现的硼显著影响植物生理过程和硼氮互作正向调控作物品质的结论。

2.3 硼和糖运输的协调

碳水化合物主要来源于植物的光合作用,包括直接影响植物生长的单糖、二糖和多糖等^[62]。有研究^[63-64]显示,一定浓度范围的硼与作物的碳水化合物合成、转化及运输密切相关,并能改变其含糖量。廉华等^[65]的研究表明,适宜的硼浓度能够改善马铃薯苗期的农艺性状,并显著提高叶片中蔗糖、还原糖含量及两类关键糖代谢酶(蔗糖转化酶和蔗糖磷酸合成酶)的活性;马琦琦等^[66]对藜麦的研究则表明,不同硼浓度显著影响了藜麦不同生长期的可溶性糖及维生素E等营养成分的含量。硼主要富集在

植物体的细胞壁中,且随着植物的生长发育从叶片逐渐向果实中汇集^[67]。硼对植物光合速率的促进作用以及其对糖类的合成和运输作用证实植物叶片和果实中的可溶性糖含量增加与硼存在很大的相关性^[67]。研究^[68]表明,硼对糖类合成和运输的促进作用可能归因于合成蔗糖的前体物质尿嘧啶需要硼、硼作用于细胞膜上以及缺硼引发筛孔的堵塞进而影响糖运输等3个方面。另外,在硼的移动过程中,硼主要通过木质部运输,但也可能在韧皮部中运输,这主要与植株光合作用产生的糖醇与硼结合形成的复合物具有渗透性,进而促进其在韧皮部的运输有关^[69]。糖在植物的整个生长周期内发挥至关重要的作用,其转运和分配主要由蔗糖转运体和单糖转运体介导^[70]。谷金^[71]对甘蓝型油菜的转录分析结果表明,无论是正常硼或缺硼状态下,差异剪接基因主要富集在糖酵解、淀粉和蔗糖、氨基酸糖和核苷酸糖等糖类相关的代谢途径中,进一步分析发现,其功能主要被注释为葡萄糖代谢和信号转导等。这表明硼在油菜的糖转运和分配中起重要作用。

2.4 油菜硼利用效率(BUE)的优化

在许多高等植物中,缺硼通常严重影响植物根、叶和生殖器官等幼嫩部位的生长发育,因此,油菜作为对硼高度敏感的作物,硼利用效率的高低对其产量、品质甚至抗逆性等有重要影响^[12]。尽管油菜的BUE不能被观察到,但在硼胁迫下植株所表现出来的表型变化和农艺性状可以鉴定出一些可能参与硼利用的基因。根据前期对玉米钾元素高效利用效率的一些猜想,推测在油菜中同样可以通过提高硼转运通道和硼转运蛋白的表达水平或活性来提高其BUE^[72]。例如,在前期对甜菜的研究中发现,WRKY转录因子和NIP5;1可能与植株硼高效利用和生理优势有关^[73]。而另一项关于油菜的研究^[74]显示,缺硼状态下,油菜有51个*BnaWRKY*转录因子家族基因差异表达,其中,BnaA9.WRKY47通过直接激活硼通道基因*BnaA3.NIP5;1*的表达,提高油菜对硼缺乏的适应性。这表明WRKY转录因子家族成员可能在许多不同的作物中参与了硼的吸收,并且与一些硼转运蛋白或硼转运通道产生互作,进而达到提高植株BUE的目的。

传统的作物育种主要以提高产量为目的,通过增加一定的施肥量可以使作物达到增产的效果,但

也造成了一定的环境污染。在我国,旺盛的市场需求导致菜籽油供不应求,在一定程度上需要依赖进口^[10-11]。因此,提高油菜植株单产和种子产油量是亟待解决的问题。早期的研究^[75]已经明确,缺硼会严重影响油菜的单株产量,甚至造成绝收。然而,参与油菜硼利用的关键候选基因尚不明确。全基因组关联分析(GWAS)揭示了许多与复杂表型相关的基因组突变,在植物中主要能够筛选出影响农艺性状的基因^[72, 76]。因此,利用GWAS筛选与硼吸收和转运相关的关键候选基因,从而提升其BUE,在未来仍然具有巨大的前景。

3 硼和非生物胁迫

3.1 硼和盐胁迫

受盐胁迫作物的典型表现为生长迟缓,且产量和品质低下^[72,77]。硼作为植物必需的微量营养元素,能够维持细胞壁和细胞膜的完整性,并且与各种非生物胁迫相关。然而当硼浓度过高时,会对植物、动物和人类造成不利影响^[77-78]。研究^[77]表明,硼的施用能够改善盐胁迫下玉米、小麦和棉花等作物的生长,其原理是外源硼的添加降低了Na和Cl的含量,并通过调节叶片中的相对含水量和可溶性碳水化合物含量使植物的关键渗透势保持在一个最佳的水平范围内,进而显著降低盐胁迫下植物的损伤程度。因此,维持合理的硼浓度水平是改善盐胁迫下植物生长状况的必要条件。

氯化钠是引起盐胁迫最重要的一种盐,植物由于遗传进化的结果,形成了一些调控离子转运和外排的基因或转录因子来适应盐胁迫下的生态位^[79]。主要包括盐过度敏感途径(SOS)、Na⁺/H⁺交换子(NHXs)、高钠亲和转运蛋白(HKT)和质膜蛋白(PMP)等,其中SOS被认为是最关键的耐盐信号通路^[72,79]。植物在受到盐胁迫时,在钙结合蛋白SOS3、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶SOS2和质膜定位的Na⁺/H⁺反转运蛋白SOS1的联合作用下激活SOS通路,进而清除细胞中的Na⁺并改善植物的盐耐受性^[80]。近年来,已有文献^[80-82]报道了一些新发现的可激活SOS通路并改善植物盐耐受性的关键调控因子,包括油菜素类固醇不敏感型2(BIN2)、GIGANTEA(GI)、VPS23A和AtNN4等。例如,转运蛋白AtNN4在盐胁迫下与SCaBP8和SOS2互作,产生钙信号并激活

SOS通路,再经过多次复杂的相互作用和磷酸化,最终诱导植物产生一系列特定的盐胁迫反应^[81];而在受到盐胁迫后处于快速恢复期的拟南芥中,SCaBP8和SOS2可诱导BIN2分配于质膜并改善盐胁迫,同时BIN2通过激活BZR1/BES1的转录来抑制SOS2活性,最终达到调节盐胁迫响应和恢复生长的目的^[82]。 Na^+/K^+ 稳态与植物的耐盐性密切相关,对甘蓝型油菜盐胁迫的转录分析表明,盐胁迫显著激活了调控液泡 Na^+ 区室化和外排的关键基因*BnaNHXs1-2s*和*BnaC9.SOS1*的表达,进而提高了其盐胁迫抗性^[83]。同时,盐胁迫下,与硼吸收转运相关的通道基因*BnaNIP5;1s*、*BnaNIP6;1s*和转运蛋白基因*BnaBOR1s*也受到了不同程度的抑制和激活,在总体上不利于根系对硼营养的吸收和转运^[83]。这表明硼营养与油菜对盐胁迫的抗性密切相关。刘影^[6]的研究结果表明, Ca^{2+} 作为与细胞信号传导密切相关的第二信使,能够激活一些关键的信号通路达到外排 Na^+ 的目的,同时通过调节基因表达和蛋白质活性促进植物对盐胁迫的耐受性;而高硼处理显著提升了甘蓝型油菜苗期地上部的 Ca^{2+} 含量,并促使 Na^+ 含量明显下降,提高了植株对盐胁迫的抗性;在盐胁迫下,施加一定浓度的硼能够刺激甘蓝型油菜的*BnaA2.HKT1;1*和*BnaA9.AAP1*的表达,进而限制 Na^+ 的积累并提升氨基酸的运输效率,最终减少植株受到盐胁迫的负面影响^[6]。上述研究结果不仅揭示了硼与盐的互作是一个极其复杂的过程,也证实了硼在缓解植物盐胁迫方面的潜在调控作用。

3.2 硼和其他逆境胁迫

农药和化肥的不合理使用是导致土壤重金属积累的重要因素之一,在农业生产中会严重制约农作物的生长发育^[84-85]。研究^[86]表明,适量的硼元素可正向调节植物受到Cd污染的损伤程度,同时显著提高其抗氧化能力。类似的研究显示,外源硼的添加通过提高杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的光合速率、光能利用率和抗氧化酶活性等可缓解植株因Al胁迫诱发的生长抑制状况^[87];在油菜中,外源硼的添加明显改善了Al胁迫下植株的抗氧化酶活性,进而缓解Al毒造成的细胞损伤^[88]。此外,硼在干旱、高温等逆境胁迫下对植物生长的正向调控作用已经得到证实^[89-90]。上述研究表明,硼元素在缓解植物逆境胁迫方面具有潜在的价值。

4 总结与展望

硼是目前农业生产领域应用最广泛的微量元素之一,其对植物生理过程产生的影响大约在100年前就已经被观察到。随后的研究进一步证实,植物对硼的吸收和转运主要依赖于BORs和NIPs。当土壤中缺硼时,油菜、水稻等作物会出现生长发育减缓和结实率降低甚至不结实的症状,尤其是硼主要影响不可再生的生殖器官和新生组织且无法被其他元素补偿,导致作物更容易受到缺硼或硼过量的影响。此外,硼的施加在特定条件下可有效缓解镉等重金属及盐胁迫引发的植物细胞损伤,进而提高其产量和品质。然而,到目前为止,与其他微量元素相比,硼的价值在许多作物的生产领域仍然没有得到足够的重视。作物中硼利用效率的差异与其遗传背景高度相关。在分子水平上,这种差异由控制硼吸收、运输、利用及耐受等过程的一系列基因及其等位变异所决定。因此,筛选硼高效利用候选基因对油菜的育种工作具有重要意义。然而,在油菜中参与硼高效利用的关键调控因子或候选基因至今尚不够明晰,后续需要在前期油菜缺硼胁迫研究的基础上挖掘更多硼高效利用的候选基因。

参考文献:

- [1] 华营鹏. 甘蓝型油菜硼高效QTL的图位克隆与响应硼胁迫的表达谱分析[D]. 武汉:华中农业大学,2017.
- [2] 张梦雪. 不同油茶品种对缺硼胁迫的生理适应性研究[D]. 武汉:华中农业大学,2023.
- [3] WARINGTON K. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants[J]. Annals of Botany, 1923, 37(148): 629-672.
- [4] MATOH T, ISHIGAKI K I, OHNO K, et al. Isolation and characterization of a boron-polysaccharide complex from radish roots[J]. Plant and Cell Physiology, 1993, 34(4): 639-642.
- [5] SHIREEN F, NAWAZ M A, CHEN C, et al. Boron: functions and approaches to enhance its availability in plants for sustainable agriculture[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(7): 1856.
- [6] 刘影. 硼缓解油菜盐胁迫的效应分析及其关键调控基因鉴定[D]. 郑州:郑州大学,2022.
- [7] 辛佳佳,孙明珠,张群,等. 高含油量油菜新品种赣油杂108的选育及栽培技术[J]. 中南农业科技, 2024, 45(2): 70-72.
- [8] 王衍坤,沈怡,范佳琪,等. 甘蓝型油菜油脂合成相关基因的动态表达分析[J]. 种子科技, 2022, 40(12):

- 1–3, 39.
- [9] 郭友帮. 明清时期油菜的栽培与利用研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2024.
- [10] 杨倩. 甘蓝型油菜种子含油量QTL定位和转录组动态分析[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- [11] 耿鑫鑫. 甘蓝型油菜粒重候选基因筛选及转录组分析[D]. 武汉: 中国农业科学院, 2016.
- [12] 曹燕红. 不同硼效率油菜品种对硼的吸收和转运差异及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [13] VERA-MALDONADO P, AQUEA F, REYES-DÍAZ M, et al. Role of boron and its interaction with other elements in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1332459.
- [14] 李鸣凤, 张炜, 张志华, 等. 不同形态硼对油菜苗期光合生理特性的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2023, 42(6): 80–86.
- [15] 陈瑶, 尤垂淮, 陈燕玲, 等. 植物NIP水通道蛋白的结构、功能和调控研究进展[J]. *科学通报*, 2023, 68(14): 1799–1813.
- [16] 夏金婵. 植物体中硼的转运体与转运通道协同作用机制[J]. *安徽农业科学*, 2012, 40(5): 2761–2762, 2765.
- [17] 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]. *The Plant Cell*, 2007, 19(8): 2624–2635.
- [18] LONG Y, PENG J S. Interaction between boron and other elements in plants[J]. *Genes*, 2023, 14(1): 130.
- [19] YOSHINARI A, TAKANO J. Insights into the mechanisms underlying boron homeostasis in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1951.
- [20] 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.
- [21] BROWN P H, HU H N. Boron uptake in sunflower, squash and cultured tobacco cells: studies with stable isotope and ICP-MS[J]. *Plant and Soil*, 1993, 155(1): 147–150.
- [22] DANIEL F, PFEFFER H, RÖMHELD V. Update on boron in higher plants-uptake, primary translocation and compartmentation[J]. *Plant Biology*, 2002, 4(2): 193–204.
- [23] CHOWDHURY M S N, HOSSAIN M S, SAGERVANSI A, et al. pH stabilized NH_4^+ -fed nutrition promotes higher B uptake and plant growth in rapeseed(*Brassica napus* L.) by the upregulation of B transporters[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2024, 43(10): 3594–3608.
- [24] MASOOD S, ZHAO X Q, SHEN R F. The effect of pH on boron toxicity and nutrient uptake by wheat and rapeseed[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2023, 46(9): 2167–2181.
- [25] 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.
- [26] 张泉. 甘蓝型油菜BOR家族基因分析及*BnaC4.BOR1;1c*的功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [27] 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.
- [28] 刘凯, 游艾青. 硼在植物中的吸收和转运机制研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2016, 55(24): 6331–6336, 6341.
- [29] LIU W, XU F S, YE X S, et al. *BnaC4.BOR2* mediates boron uptake and translocation in *Brassica napus* under boron deficiency[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(10): 3732–3748.
- [30] 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.
- [31] 邱收, 洪登峰, 杨光圣. 甘蓝型油菜pol CMS恢复系621R硼高效利用的遗传改良[J]. *中国油料作物学报*, 2024, 46(2): 267–273.
- [32] ONUH A F, MIWA K. Regulation, diversity and evolution of boron transporters in plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2021, 62(4): 590–599.
- [33] 朱成磊, 杨克彬, 徐秀荣, 等. 毛竹NIP基因的分子特征及应答胁迫的表达模式[J]. *林业科学*, 2021, 57(1): 64–76.
- [34] 吴伟, 冯志娟, 徐盛春, 等. 大豆NIP类水孔蛋白基因的鉴定及表达特性分析[J]. *浙江农业学报*, 2018, 30(7): 1101–1109.
- [35] ZHANG Y X, FEI S H, XU Y M, et al. The structure, function and expression analysis of the nodulin 26-like intrinsic protein subfamily of plant aquaporins in tomato[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 9180.
- [36] 何明亮. 甘蓝型油菜硼高效基因*BnaA3.NIP5;1*作用机理的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- [37] XIA Z T, SUI L B, TANG W J, et al. Analyses of the sequence and structure of the *BnNIP7;1* gene in *Brassica napus*[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2018, 19(4): 36–42.
- [38] 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.
- [39] 姜哲轩, 徐芳森. 植物硼营养高效的分子调控途径[J]. 华中农业大学学报, 2023, 42(6): 43–49.
- [40] 刘冲. 拟南芥中硼酸通道蛋白AtNIP5;1磷酸化修饰激酶基因的鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [41] MISHRA S, HECKATHORN S, KRAUSE C. The levels of boron-uptake proteins in roots are correlated with tolerance to boron stress in barley[J]. Crop Science, 2015, 55(4): 1741–1748.
- [42] 希仁. 西瓜响应低硼的生理与分子机制及砧木对硼吸收的调控作用[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [43] 刘凯. 水稻硼缺陷突变体的基因克隆及其功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [44] DINH A Q, NAEEM A, SAGERVANSI A, et al. Boron uptake and distribution by oilseed rape(*Brassica napus* L.) as affected by different nitrogen forms under low and high boron supply[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 161: 156–165.
- [45] 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.
- [46] 李鸣凤. 硼氮互作下棉花生理代谢及叶柄环带形成差异研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- [47] 王友强. 甘蓝型油菜硼氮交互效应及其生理机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [48] UEDA Y, KONISHI M, YANAGISAWA S. Molecular basis of the nitrogen response in plants[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2017, 63(4): 329–341.
- [49] KASTORI R, PETROVIĆ N. Effect of boron on nitrate reductase activity in young sunflower plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1989, 12(5): 621–632.
- [50] SHEN Z G, LIANG Y C, SHEN K. Effect of boron on the nitrate reductase activity in oilseed rape plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1993, 16(7): 1229–1239.
- [51] 白文钦, 胡明瑜, 王春萍, 等. 氮素在植物中的利用综述[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(4): 1–11.
- [52] 吴巍, 赵军. 植物对氮素吸收利用的研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(13): 75–78.
- [53] CAMACHO-CRISTÓBAL J J, GONZÁLEZ-FONTES A. Boron deficiency decreases plasmalemma H^+ -ATPase expression and nitrate uptake, and promotes ammonium assimilation into asparagine in tobacco roots[J]. Planta, 2007, 226(2): 443–451.
- [54] BOLANOS L, ESTEBAN E, DE LORENZO C, et al. Essentiality of boron for symbiotic dinitrogen fixation in pea(*Pisum sativum*) *Rhizobium* nodules[J]. Plant Physiology, 1994, 104(1): 85–90.
- [55] REDONDO-NIETO M, WILMOT A R, EL-HAMDAOUI A, et al. Relationship between boron and calcium in the N_2 -fixing legume-rhizobia symbiosis[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(11): 1905–1915.
- [56] 沈振国, 沈康, 张秀省. 硼氮效应与油菜生长的关系[J]. 南京农业大学学报, 1993, 16(1): 21–26.
- [57] 陈相君. 硼肥对烤烟上部叶生长及品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2022.
- [58] SINCLAIR T R, DE WIT C T. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops[J]. Science, 1975, 189: 565–567.
- [59] 李志玉, 胡琼, 廖星, 等. 优质油菜中油杂8号施用氮磷硼肥的产量和品质效应[J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(4): 59–63.
- [60] DUGGER W M. Functional aspects of boron in plants[M]//KOTHNY E L. Trace Elements in the Environment. Washington, D. C.: American Chemical Society, 1973: 112–129.
- [61] AGGARWAL S C, YADAV D V. Effect of boron and nitrogen on yield and boron content of wheat[J]. Journal of the Indian Society of Soil Science, 1984, 32: 197–200.
- [62] 陈苏日娜. 氮、锌、锰、硼对马铃薯脱毒苗生长及其糖含量的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- [63] 陈雪珂, 黄睿敏, 罗静静, 等. 硼肥和保水剂配施对甜菜硼吸收利用的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2024, 55(5): 687–693.
- [64] 姜金斗, 徐德昌. 黑土区甜菜硼营养及施用硼肥的研究[J]. 甜菜糖业, 1990(4): 11–15.
- [65] 康华, 孙爽, 张宇, 等. 硼砂浸种处理对马铃薯幼苗形态建成及糖代谢的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2015(6): 96–101.
- [66] 马琦琦, 李丽君, 王斌, 等. 硼对藜麦叶片营养成分的影响[J]. 安徽农业科学, 2024, 52(4): 144–148.
- [67] 潘海发, 徐义流, 张怡, 等. 硼对砀山酥梨营养生长和果实品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(4): 1024–1029.
- [68] 马路婷. 喷施硼肥对红枣叶片光合特性、果实品质及糖积累的影响研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021.
- [69] 周林军. 硼锌营养对杨梅果实品质及其衰老的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [70] ZHANG L Y, ZHANG C, YANG B, et al. Genome-wide identification and expression profiling of monosaccharide transporter genes associated with high harvest index values in rapeseed(*Brassica napus* L.)[J]. Genes, 2020, 11(6): 653.
- [71] 谷金. 甘蓝型油菜响应低硼胁迫差异剪接基因的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [72] ZHANG M L, HU Y Y, HAN W, et al. Potassium nutrition of maize: uptake, transport, utilization, and role in stress tolerance[J]. The Crop Journal, 2023, 11(4): 1048–1058.
- [73] SONG X, WANG X L, SONG B Q, et al. Transcriptome

- analysis reveals the molecular mechanism of boron deficiency tolerance in leaves of boron-efficient *Beta vulgaris* seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 168: 294–304.
- [74] 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.
- [75] 栢海燕, 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.
- [76] HAZELETT D J, CONTI D V, HAN Y, et al. Reducing GWAS complexity[J]. *Cell Cycle*, 2016, 15(1): 22–24.
- [77] QU M, HUANG X, SHABALA L, et al. Understanding ameliorating effects of boron on adaptation to salt stress in *Arabidopsis*[J]. *Plants*, 2024, 13(14): 1960.
- [78] LIU C G, GU W C, DAI Z, et al. Boron accumulation by *Lemna minor* L. under salt stress[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 8954.
- [79] AMIN I, RASOOL S, MIR M A, et al. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: a molecular approach[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171(4): 578–594.
- [80] ALI A, PETROV V, YUN D J, et al. Revisiting plant salt tolerance: novel components of the SOS pathway[J]. *Trends in Plant Science*, 2023, 28(9): 1060–1069.
- [81] MA L, YE J M, YANG Y Q, et al. The SOS2-SCaBP8 complex generates and fine-tunes an AtANN4-dependent calcium signature under salt stress[J]. *Developmental Cell*, 2019, 48(5): 697–709. e5.
- [82] LI J F, ZHOU H P, ZHANG Y, et al. The GSK3-like kinase BIN2 is a molecular switch between the salt stress response and growth recovery in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Developmental Cell*, 2020, 55(3): 367–380. e6.
- [83] 崔嘉倩. 油菜盐胁迫的生理、转录响应及BnaNHXs家族核心基因的鉴定[D]. 郑州: 郑州大学, 2021.
- [84] 匡政成, 郭利双, 李玉军, 等. 陆地棉品种对镉累积与转运的差异研究[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2025, 51(1): 18–25.
- [85] 赵发法, 罗准, 彭小列, 等. 锰胁迫对芦竹生理生化特性的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 47(2): 212–218.
- [86] 李富荣, 王琳清, 曹怡然, 等. 硼对菜心镉吸收及抗氧化酶和AsA-GSH循环关键酶活性的调控效应[J]. *中山大学学报(自然科学版中英文)*, 2024, 63(6): 141–149.
- [87] 钟淑芳, 钟明慧, 刘子晗, 等. 硼对铝胁迫下杉木生长、生理和光合特性的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2024, 51(1): 1–9.
- [88] 张雅茹, 闫磊, 程锦, 等. 硼对铝胁迫下油菜幼苗生长及生理特性的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2023, 45(1): 138–147.
- [89] 李艳超, 张彦萍, 刘海河, 等. 外源硼对干旱胁迫下厚皮甜瓜幼苗生长和抗氧化系统的影响[J]. *河北农业大学学报*, 2022, 45(1): 55–60.
- [90] 张勇强. 逆境胁迫下施用锌肥和硼肥对玉米生长的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.

责任编辑: 邹慧玲

英文编辑: 柳 正