

我国作物硼营养与硼肥施用的研究进展

徐芳森, 王运华*

(华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室和微量元素研究中心, 湖北武汉 430070)

摘要: 硼是作物生长发育和产量形成所必需的微量营养元素。我国自上世纪六、七十年代发现棉花“蕾而不花”和油菜“花而不实”为缺硼症后, 开启了作物硼营养与硼肥施用技术的研究, 此后 50 年的研究取得了一系列瞩目的进展和成果。本文从作物硼营养诊断与硼肥施用、作物硼的吸收转运和分配、作物硼的营养生理、作物硼营养遗传与分子机理等四个方面综述我国科技工作者的研究工作。研究确定了我国不同作物生长发育对硼的营养需求及缺硼反应的差异, 明确了棉花和油菜等作物的硼营养特征、植物体与土壤硼丰缺指标和诊断方法、硼肥施用技术与规范, 揭示了油菜、棉花等作物硼高效利用的基因型差异与遗传规律, 克隆解析了硼高效吸收转运基因。在未来发展中, 一方面要进一步加强作物硼营养的精准诊断与早期诊断、硼与其他必需元素的协同增效研究, 为现代农业产业服务; 另一方面要进一步加强作物硼营养高效的生物学机制研究, 以培育作物硼高效高产优质抗逆的品种为目标, 为实现我国农业可持续发展作贡献。

关键词: 作物; 硼营养诊断; 硼肥施用; 吸收转运; 生理功能; 分子机制

Advances in studies on crop boron nutrition and application of boron fertilizers in China

XU Fang-sen, WANG Yun-hua*

(National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Microelement Research Center, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Boron (B) is one of the essential micronutrients for plant growth and yield construction. After “budding but no flowering” in cotton and “flowering but no seed setting” in rapeseed were confirmed to be B-deficient symptom in China from 60s to 70s last century, the studies on B nutrition and application of B fertilizers in crops were initiated, and a series of great achievements were made during the past 50 years. In this article, we reviewed the achievements made by Chinese scientists focusing on the field research, including B nutrition diagnose and application of B fertilizers in crops, uptake and utilization of B, physiological function of B, genetic and molecular mechanism of B nutrition in crops. It has confirmed that different crop species show significant differences in B demand and B-deficient response. B nutrition characterization in plants, critical index and diagnosis methods for B nutrition in plants and soils, and techniques and standards of B fertilizer application were established. Genotype difference in B use efficiency and its genetic law were revealed in *Brassica napus* and cotton, as well as the genes for B transporters and their functions. In future, more work should be done in the accurate and early diagnosis of B nutrition in plants, and the synergistic effect of B and other essential nutrients for servicing the modern agricultural industry. The biological mechanism of B nutrition efficiency of crops should be focused on the goal breeding new varieties with high yield and good quality and high B efficiency, to make contribution to the sustainable development of agriculture in China.

收稿日期: 2017-07-04 接受日期: 2017-08-30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372129, 31572185) 资助。

作者简介: 徐芳森 (1965—), 男, 江西玉山人, 教授, 主要从事植物营养遗传研究。

Tel: 027-87282225, E-mail: fangsenxu@mail.hzau.edu.cn. * 通信作者 Email: yhwang@mail.hzau.edu.cn

Key words: crop; boron nutrition diagnose; boron fertilizer application; uptake and transport; physiological function; molecular mechanism

硼是作物必需的微量营养元素之一, 传统农业的生产水平低, 作物不缺硼。新中国成立后党和政府极为重视农业发展, 大力培育推广高产品种, 提高复种指数, 增加氮磷钾化学肥料施用量, 同时改良栽培技术、平整土地、兴修水利等农业生产措施使农作物单位面积产量和总产量大幅度增加。在此背景下需硼作物面积日益扩大, 缺硼引起作物产量下降日显突出。上世纪六十到七十年代, 长江流域各省市区出现了棉花“蕾而不花”和甘蓝型油菜“花而不实”(原称“油菜萎缩不实病”^[1])的缺硼症, 导致油菜和棉花严重减产甚至绝收, 从此开启了我国作物硼营养与硼肥施用技术的研究。当时棉花作为国家战略物资急需增产, 1980年10月农业部联合原化工部作出部署, 1981年由华中农学院(现华中农业大学)牵头组织长江流域棉区和黄河流域棉区13个省市的156个集中产棉县市开展棉花施硼试验示范与应用, 于1987年研究制定了我国棉花施硼技术规范, 被农业部列为我国推广应用的六项植棉新技术之一^[2]。1981年底农业部联合原化工部共同组织了全国微肥科研协作组, 经过联合攻关, 研究完成棉花、油菜施硼技术体系。由中国农科院油料所刘昌智主持, 于1987年研究制定了我国南方油菜施硼技术规范。50年来我国学者从解决国家农业生产中的突出问题和重大需求起步, 瞄准国际植物硼营养研究的前沿, 开展作物硼营养与硼肥施用的应用研究和应用基础研究, 取得了一系列瞩目的进展和成果。

1 作物硼营养诊断与硼肥施用

国际上作物硼营养诊断的研究主要开始于硼被确认为必需营养元素之后。1931年Brandenburg在田间试验中最早证实了甜菜的腐心病是硼缺乏的症状, 随后芸薹属作物的缺硼症被相继报道, 并扩大到其他作物。据报道, 全球80多个国家报道缺硼的作物多达132种^[3]。我国作物施硼研究始于上世纪60年代, 中国农科院油料所在湖北浠水、蕲春和广济等县发现油菜“花而不实”是缺硼所导致的, 到80年代末我国油菜施硼面积每年约为1000万亩, 施硼可增产10%~20%, 在严重缺硼的土壤上施硼可增产30%~50%, 而极严重缺硼的土壤不施硼肥种植油菜几乎绝产, 施硼可有效并达到极显著增产^[4]。1975年王运华等在湖北新洲县(现武汉市新洲区)发

现棉花“蕾而不花”为缺硼所致, 施硼效果极为显著^[5]。并进一步研究提出了棉花严重缺硼与施硼技术^[6]; 棉花潜在性缺硼与有效施硼技术^[7]; 我国棉田缺硼和棉花有效施硼分区^[8-9]; 棉花施硼技术规范^[10-11]。棉花施硼高效区, 土壤有效硼 $< 0.2 \text{ mg/kg}$, 土施硼砂 7.5 kg/hm^2 , 增产 $> 20\%$; 棉花施硼显效区, 土壤有效硼 $0.2 \sim 0.5 \text{ mg/kg}$, 土施硼砂 3.75 kg/hm^2 和蕾期~花铃期喷施0.2%硼砂溶液2~3次, 增产 $> 10\%$; 棉花施硼有效区, 土壤有效硼 $0.5 \sim 0.8 \text{ mg/kg}$, 蕾期~花铃期喷施0.2%硼砂溶液2~3次, 增产 $> 5\%$; 棉花施硼可能有效区, 土壤有效硼 $> 0.8 \text{ mg/kg}$, 蕾期~花铃期喷施0.2%硼砂溶液2~3次, 仍可增产 $> 5\%$ 。王运华等在13个省市的156个集中产棉县市(约占当时全国集中产棉县的50%)开展的棉花施硼试验示范与应用取得显著的增产效果与经济效益^[12]。我国油菜和棉花缺硼诊断与有效施用硼肥的技术体系成为油菜和棉花的施肥常规。

此后, 我国作物硼营养诊断与硼肥施用研究逐步发展到其他作物, 包括芝麻^[13-14]、向日葵^[15]、苕麻^[16]、小麦^[17]等。邹娟等分析湖北省30个田间试验油菜施硼的产量效应, 发现试验点施硼油菜籽平均增产 428 kg/hm^2 , 平均增产率19.2%, 提出施硼有效的土壤有效硼临界值为 0.58 mg/kg ^[18]。姜存仓等调查发现江西赣南脐橙的主栽品种纽荷尔普遍出现叶片黄化症状, 严重时叶脉凸起, 更严重时叶脉破裂和木栓化, 导致落果减产, 施用硼肥防治了脐橙叶片黄化, 单株结果数、单果重和每株产量均显著提高^[19]。近10多年来, 随着我国各类蔬菜和水果种植的快速发展, 施硼显著提高产量和品质的研究有大量文献报道, 硼肥成为我国当前施用的第一大微肥。

2 作物硼的吸收分配和含量

植物硼含量在 $2 \sim 100 \text{ mg/kg}$ 之间。近年来报道江西赣南脐橙叶片黄化缺硼, 施硼后单株果重比对照增加23.3%, 其幼叶硼含量超过 150 mg/kg , 老叶硼含量高达 250 mg/kg ^[19]。同一种植物不同组织器官的硼含量不同, 一般趋势是地上部 $>$ 地下部, 叶 $>$ 茎, 生殖器官 $>$ 生长器官, 叶缘 $>$ 叶片中心。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^[20]。植物根系吸收的硼能很快转运到顶部生长点, 谢青

等在缺硼营养液中培养棉苗至二叶一心时加入 ^{10}B 同位素,发现 2 h 内根系含硼量为缺硼对照的 2 倍,地上部生长点含硼量为对照的 3.3 倍^[21]。同样在棉苗不同叶片反面涂 ^{10}B 标记,20 d 后涂硼子叶的含硼量比对照子叶增加 250%,从主茎第 1 片真叶至第 6 片真叶比对照分别增加 39.6%、41.0%、17.3%、52.7%、92.3% 和 125.7%,表明子叶所涂的硼大部分积累在子叶本身,只有一部分运输到各片真叶,其向真叶运输的硼有自下而上逐步增加的趋势。在子叶+主茎第 1~3 片真叶涂硼 20 d 后,涂硼处理叶片含硼量比对照叶片增加 25.8%~203.4%,主茎第 4~9 片真叶含硼量比对照增加 103.3%~175.2%。在棉花主茎第 6~8 片真叶涂硼 20 h 后,涂硼处理的叶片含硼量比对照叶片增加 5.9%~101.7%,其涂硼处理叶片的下位叶第 4、5 叶片含硼量比对照同位叶片依次增加 8.0%、11.6%,上位叶第 9~14 叶及顶部含硼量比对照增加 47.0%~233.6%,主茎上部第 14 叶及顶部组织器官的含硼量达 19.8 mg/kg,处于硼正常水平;涂硼处理果枝含硼量比对照增加 105.6%~174.4%^[21]。王运华等和 Zhou 等利用 ^{10}B 标记研究棉花叶柄上下区段硼的含量分配,发现缺硼叶柄中硼的运输受到阻碍^[22-23],这可能是缺硼导致叶柄形成环带、输导组织木质部和韧皮部结构产生异常^[12,23]的结果。这些研究证明根系吸收的硼可借助木质部导管质流快速运输分配到地上部的组织器官,同时地上部叶片吸收的硼能向上或向下转运到生长的叶片和果枝,暗示植物体内存在由韧皮部介导的硼转运分配途径。

刘昌智等应用 ^{10}B 固体径迹蚀刻技术研究分析油菜硼的吸收与分布特征,发现在叶片涂抹 ^{10}B 20 d 后,硼仍大量积累在涂抹的叶片上,而与该叶相邻的上部叶或下部叶的硼含量都很低。同一株油菜叶片的含硼量从基部向近顶部依次递减,同一张叶片的分布是不均匀的,叶边缘比叶中部的硼含量高 1.4~1.9 mg/kg,叶尖端比叶中部的硼含量高 1.8~1.9 mg/kg^[24]。油菜正常条件下吸收的硼有 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在 51.3%~89.0%^[25]。

3 作物硼的营养生理

3.1 硼营养与组织细胞形态结构

植物缺硼的症状最先表现为分生组织的生长受阻,根尖和茎尖首先受害,器官形态难以建成,细胞结构异常,植物生长受抑制,这些现象与硼对细胞壁发育的影响直接相关。硼是细胞壁的组成成

分,参与果胶物质鼠李糖半乳糖醛酸聚糖 II (RG II) 二聚体的交联,促进细胞壁的发育和结构的稳定,细胞壁结构不正常通常是植物较早出现的缺硼症状^[26-27]。棉花缺硼时花梗、萼片、花瓣和雌雄蕊的解剖结构均不正常,特别是缺硼使花药的绒毡层延迟消失,并且膨大,花粉内陷、空瘪的花粉粒粘成团块状,子房壁细胞排列紊乱,胚珠发育不良,胚珠细胞结构紊乱,珠被、珠心结构层次不清等,并最终导致“蕾而不花”缺硼症^[21]。缺硼使芝麻植株器官受到不同程度的损害,叶肉细胞排列紧密,叶绿体数量减少,发育不全,叶柄和茎的维管束导管小,且次生化程度低,细胞排列紊乱^[28]。缺硼抑制向日葵叶肉细胞中叶绿体和线粒体形成,数量减少,单个叶绿体内的基粒数减少,基粒发育成型比正常的快,基粒片层紧密叠加。叶肉细胞中线粒体基质稀疏,嵴数明显增加,嵴内空间加大^[29]。油菜缺硼时细胞壁加厚,严重时发生质壁分离现象,花器官发育异常,雌蕊萎缩,柱头细胞塌陷,花药退化,变脆易断,花粉粒稀少,“花而不实”,籽粒产量下降^[30-31]。

3.2 硼营养与碳氮代谢

植物硼营养的丰缺影响光合作用效率,也影响碳水化合物和氮的代谢。研究发现油菜缺硼时糖在花冠、花药中滞留,导致花器官糖的运转、分配和代谢异常;缺硼时子房中脯氨酸的含量只有正常供硼子房的 3.1%,而子房柄中脯氨酸含量又比正常供硼子房柄高 145.8%,子房柄中丙氨酸含量比正常供硼子房柄高 960.0%^[32]。棉花施硼幼苗的叶片光合速率比不施硼对照提高 111.8%,差异极显著^[33]。苜蓿缺硼不仅光合速率低,且“午睡”现象出现早,持续时间长,从而日同化量低^[16]。缺硼抑制了向日葵叶绿体的发育形成,同时也阻碍叶绿素的合成,缺硼的叶片叶绿素 a、b 含量分别只为硼正常处理的 32% 和 35%,光合作用效率低,正常生长所需的光合产物难以满足,从而限制植株生长发育^[29]。

郑伟等^[16]利用 ^{14}C 示踪技术测定不同硼处理下苜蓿头麻叶片的同化量,在同位素标记后 24 h 与 168 h,苜蓿施硼的叶片同化量比不施硼的对照分别增加 16.9%~17.8% 和 6.1%~17.1%。施硼还可以促进标记叶中同化产物输往非标记叶,促使非标记的心叶、上位叶与下位叶的放射性强度均高于缺硼处理。施硼与不施硼处理苜蓿各生育期中叶片和茎秆中还原性糖、非还原性糖及可溶性总糖(还原性糖+非还原性糖)含量变化的总趋势基本一致,但含量的多少有较大差异。叶片中还原性糖、非还原性糖及

可溶性总糖(还原性糖+非还原性糖)的含量为缺硼处理高于施硼处理;而茎秆中,缺硼处理还原性糖的含量低于施硼处理,缺硼处理非还原性糖的含量显著高于施硼处理,可能是非还原性糖在茎秆中积累所致。硼营养丰缺与否,苕麻各生育期叶片和茎秆中淀粉含量变化的总趋势也基本一致,缺硼使苕麻叶片和茎秆中淀粉含量高于正常硼处理^[6]。

3.3 硼营养与激素反应

乙烯是植物五类内源激素之一,主要促进植物器官的成熟与老化,对植物生长发育和逆境反应等有广泛的调节作用。棉花缺硼落蕾与乙烯释放量增加密切相关,棉花缺硼幼蕾脱落前有一个重要的现象是苞叶张开,随着苞叶张开程度的加大,乙烯释放量增加,由未张开前的 400 mL,到临近脱落前达到 2418 mL,增加 6 倍多,是正常硼营养苞叶乙烯释放量 260 mL 的 9.3 倍^[20]。缺硼使棉花叶片和蕾的乙烯释放量增加,喷施乙烯合成抑制剂(Co^{2+})两器官乙烯释放量均下降,而喷施拮抗剂硫代硫酸银(STS)提高叶片乙烯释放量、降低蕾的乙烯释放量,喷施乙烯利使单铃重降低而减产,显示 STS 和 Co^{2+} 处理可减缓棉花缺硼效应,乙烯利则加剧棉花缺硼效应^[34-35]。赵竹青等^[36]调查严重缺硼条件下油菜、棉花和黄瓜三种作物苗期乙烯的释放,与正常硼处理相比,严重缺硼下棉花叶片和叶柄乙烯释放分别增加 131%、84%,黄瓜叶片和茎分别增加 44%、38%,而油菜没有明显差异。

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,而对应叶柄 IAA 的含量比正常叶柄 IAA 含量低 3~5 倍^[22]。硼营养丰缺影响黄瓜体内 IAA 的含量,黄瓜幼叶的 IAA 含量随土壤有效硼水平的提高而降低,黄瓜茎中 IAA 含量在土壤有效硼 0.1~0.8 mg/kg 范围内随硼浓度的提高而显著增加^[37]。唐玉林等^[8]报道,缺硼豌豆植株顶芽中 IAA 水平高于正常供硼对照,顶芽的可扩散 IAA 水平低于对照,节中 IAA 水平降低;缺硼初期(3~6 d),根系和节中细胞分裂素水平均高于正常供硼植株。Zhou 等^[39]通过分析甘蓝型油菜缺硼的基因表达谱发现,叶片和根系中涉及生长素相关基因发生差异表达的有 31 个,脱落酸相关基因 38 个,叶片中茉莉酸相关基因 10 个和油菜素甾醇相关基因 10 个。硼胁迫引起相关基因表达的上升和下降,甚至抑制植物的生长发育,均与缺硼影响核酸代谢相关。王震宇等^[40]报道油菜幼苗叶片和花药内 RNase 活性明显

增强, RNA 的分解加剧, RNA 和 DNA 含量均下降,引起蛋白质的合成受阻,可溶性蛋白质含量急剧减少。

3.4 硼营养与活性氧代谢

植物遭受逆境胁迫时常导致活性氧(ROS)爆发,进而引起膜脂过氧化而伤害细胞,甚至死亡。缺硼使甘蓝型油菜超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性降低,生物膜中不饱和脂肪酸过氧化,胞内电解质外渗量增加,其中硼低效品种比硼高效品种表现突出^[41]。周婷发现硼充足时超氧化物自由基(O_2^-)主要分布在根冠与分生区,无硼饥饿 12 h 时根系中 O_2^- 度增加到处理时的两倍。 H_2O_2 在根中的分布与 O_2^- 类似,无硼饥饿处理 3 d 后 H_2O_2 的浓度随硼饥饿时间的延长而增加。利用 O_2^- 特异清除剂处理油菜根系与悬浮细胞后,低硼条件下根系和悬浮细胞的细胞死亡率显著下降,而利用 H_2O_2 的特异清除剂处理对根系和悬浮细胞死亡影响较少,说明在油菜缺硼引起活性氧代谢变化并诱导细胞死亡过程中, O_2^- 起到了关键作用^[42]。草坪草海滨雀稗和矮脚虎春季受低温伤害时 SOD 活性明显下降, O_2^- 产生速率和丙二醛含量均明显升高,施硼显著提高 SOD 活性,显著降低 O_2^- 产生速率和丙二醛含量^[43]。Peng 等^[44]发现拟南芥缺硼 3 h 时与活性氧清除相关的保护酶基因表达量增加 2~21 倍,说明植物缺硼胁迫引发的活性氧代谢变化涉及相关基因的转录与表达。

3.5 硼与其他营养元素的互作关系

氮磷钾营养水平与硼营养水平呈正相关关系,低氮磷钾营养水平与低硼营养水平相适应。提高氮磷钾营养水平,要求相应提高硼营养水平,缺硼往往出现在氮磷钾营养水平较高的条件下,此时配合施硼,即氮磷钾硼营养在一定(适宜)范围内是互助作用,过量提高氮磷钾营养,则各种营养失衡^[12]。硼与钙对油菜悬浮细胞的生长存在显著的交互作用,增钙对细胞生长的影响在缺硼时表现为促进作用而硼充足时则为抑制作用,同一硼水平下细胞中钙的含量随培养基中钙增加而上升,而在同一钙水平下随硼浓度提高,细胞钙含量明显下降^[45]。低硼浓度下增加镁对油菜的生长影响不大,但硼含量和累积量降低,镁含量和累积量及叶绿素含量上升。低镁浓度下增加硼时,油菜镁含量和累积量降低,且硼低效品种降低幅度大于硼高效品种。高硼浓度下提高镁和高镁浓度下提高硼,硼镁关系均表现出显著的相互促进^[46]。

在硼和钼均缺乏的条件下,同时提高硼钼营养水平,硼钼表现为互助作用,不仅提高甘蓝型油菜产量,而且改善油菜籽品质,提高油脂含量^[47]。硼与钼或锌配施,油菜籽粒产量均高于硼、锌、钼单施,硼、锌、钼三元素配施产量最高^[48]。姜存仓等报道,在硼和钼缺乏的条件下,同时提高硼钼营养水平,不仅提高纽荷尔脐橙产量,而且改善果实品质。在脐橙叶片硼含量较高甚至超过 100 mg/kg 时,增施钼肥还可保证脐橙在高硼条件下的安全性^[19]。

4 作物硼营养遗传与分子机理

4.1 作物硼营养的基因型差异

不同植物在长期进化过程中产生了适应不同生态环境的各种变异或差异,反映在遗传学上就是基因组成上的变异或差异,也就是所谓的基因型差异。植物营养性状的基因型差异是普遍存在的,这使得筛选鉴定出抗养分胁迫或养分高效利用的优异基因型植物或作物品种成为可能。王运华等以缺硼与正常硼条件下的地上部干物重(苗期初筛)或籽粒产量(全生育期产量筛选验证)的比值作为硼效率系数为筛选指标,获得甘蓝型油菜硼高效品种 8 个和硼低效品种 2 个^[49-50]。Yang 等报道,甘蓝型油菜优质品种比传统品种对缺硼更敏感^[51]。但随着评价品种的增加,发现优质品种和常规品种对缺硼的反应差异没有特殊的规律性^[52]。甘蓝型油菜硼高效品种中既有双高(高硫甙、高芥酸)品种,也有优质(单低、双低)品种。在成熟期上,早、中、晚熟的都有硼高效品种。彭青枝等以同样方法筛选评价了芥菜型油菜和白菜型油菜对缺硼反应的差异,获得硼高效和低效种质^[53]。三种不同类型油菜对缺硼反应敏感性的总体趋势为甘蓝型 > 芥菜型 > 白菜型。但是,同一类型油菜不同品种间的差异很大,甘蓝型油菜某些品种的硼效率系数可超过芥菜型和白菜型油菜的某些品种。

棉花和油菜一样,也是需硼较多对缺硼较敏感的作物,不同棉花品种对缺硼的敏感性也同样存在显著的基因型差异。曹享云等收集 70 个陆地棉品种,按照两步法筛选,发现苗期硼效率系数在 0.266~1.02 之间^[54]。不同大豆品种对缺硼胁迫也存在显著的基因型差异^[55]。

作物养分高效的基因型差异表现在根系对养分的吸收及其在体内转运和分配利用等方面。在缺硼条件下油菜硼低效品种根系干重、总根长、根表面积和根系体积均显著低于硼高效品种^[56]。低硼条件下

油菜高效品种吸硼速率显著大于低效品种,而在高硼浓度(1.0~10.0 mg/L)时,高效品种却小于低效品种^[57]。在土培严重缺硼和中度缺硼条件下,甘蓝型油菜硼高效品种在苗期、蕾薹期、花期和荚果期硼的吸收累积量均显著高于硼低效品种^[58]。利用¹⁰B 稳定性示踪试验发现,油菜高效品种和低效品种在硼饥饿后,供应¹⁰B 24 h 高效品种地上部总硼、¹⁰B 的含量及其累积量均显著高于硼低效品种^[55]。缺硼条件下高效品种不但吸收累积的硼显著高于低效品种,而且分配到细胞壁中的硼也显著高于低效品种^[25]。

4.2 作物硼营养高效的遗传基础

作物对硼的吸收和转运涉及遗传基因的调控。胡秋辉等研究发现油菜不同品种对缺硼反应的差异取决于根系吸收硼能力和硼在体内的再利用^[59]。Yang 等^[56]利用硼高效和硼低效品种的根系互为砧木嫁接,发现无论接穗是硼高效品种还是硼低效品种,只要砧木为硼高效品种,嫁接体植株就表现为硼高效,说明油菜硼高效主要是由根系决定的。Xu 等^[60]研究发现甘蓝型油菜硼营养高效为显性,由主效基因和微效基因共同控制。石磊等^[61]结合田间缺硼小区试验的硼效率表型鉴定和硼高效基因的等位性检测,发现甘蓝型油菜 2 个硼高效品种的硼高效主效基因是等位的,同时可能存在微效基因的修饰作用。

对甘蓝型油菜硼高效品种青油 10 号和低效品种 W10 进行全基因组重测序和生物信息学分析,两品种间在全基因组水平上共鉴定到 1605747 个 SNPs 和 218755 个 InDels 多态性差异位点,它们不均匀地分布在甘蓝型油菜所有 19 对染色体上。通过数字基因表达谱测序,在青油 10 号和 W10 的叶片和根系中分别鉴定了 21743 个和 14343 个响应缺硼反应的差异表达基因,它们主要参与了硼的吸收转运与分配、活性氧的清除以及细胞壁结构和质膜完整性的维持^[61]。Wang 等在长期低硼胁迫下培养甘蓝型油菜硼高效品种青油 10 号,采用双向电泳分离和 MALDI-TOF/TOF-MS 技术鉴定,获得应答缺硼反应的差异表达蛋白 46 个,其中表达显著下降的 10 个,显著上升的 22 个,受低硼诱导特异上升的 14 个^[62]。这些蛋白涉及抗氧化与解毒代谢,抗逆,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,离子转运蛋白和功能未知蛋白等 9 个类别^[62]。硼高效品种青油 10 号采用正常硼培养后转到无硼饥饿处理 0、1、3、5 d,用采集根系样品的方法,鉴定到 46 个响应短期硼饥饿的差异(特异)表达蛋白^[63]。这些结果说

明作物硼营养高效存在复杂的遗传基因/蛋白调控机制或网络。

4.3 作物硼高效基因的克隆与分子机制

Xu 等首先通过图谱定位甘蓝型油菜, 检测到 1 个硼高效主效 QTL (*BE1*) 和 3 个硼高效微效 QTL^[64], 并在 $F_{2:3}$ 家系定位群体中确认硼高效主效位点 *BE1* 的存在^[65], 随后在甘蓝型油菜 C4 连锁群上鉴定到一个硼效率 QTL 位点 *BnBE2*^[66]。Zhang 等发展甘蓝型油菜硼高效 DH 群体, 利用油菜 60 K 芯片鉴定的 SNP 标记构建高密度遗传连锁图, 在 A3 连锁群上鉴定到一个硼高效主效 QTL *qBEC-A3a*, 其解释的表型变异为 30.8%^[67]。随后构建了 *qBEC-A3a* 的近等基因系, 利用苗期营养液培养、成熟期盆栽以及悬浮细胞培养试验证实了 *qBEC-A3a* 的近等基因系能够显著提高油菜的抗低硼胁迫能力, 并将 *qBEC-A3a* 精细定位在 119 kb 的物理区间内^[68]。分析 *qBEC-A3a* 的近等基因系及其供体亲本和轮回亲本的基因表达谱, 发现该区间 21 个基因中只有 *BnaA03g24370D* 为唯一的候选基因, 它与拟南芥硼酸通道基因 *AtNIP5;1* 高度同源 (92.4%), 故将其命名为 *BnaA3.NIP5;1*。*BnaA3.NIP5;1* 基因编码一个全长具有 301 个氨基酸的蛋白质, 属于 MIP 超家族中的 NIP 亚家族成员, 定位于细胞质膜上, 是一个典型的硼酸通道蛋白基因^[68]。

拟南芥 *BOR1* 基因是国际上从植物中克隆的第一个硼转运基因^[69]。甘蓝型油菜中与 *BOR1* 同源的基因 (*BnBOR1*) 有 6 个^[70]。Zhang 等分析 *BnBOR1* 基因家族 6 个成员的结构特点, 有两个成员与 *AtBOR1* 一致, 各含有 12 个外显子和 11 个内含子, 而另外 4 个成员只有 10 个外显子和 9 个内含子。*BnBOR1* 家族基因的时空表达模式与 *BOR1* 基因也不完全一致。研究发现甘蓝型油菜 *BnaC4.BOR1;1c* 能互补拟南芥 *bor1* 突变体, 但其表达受缺硼诱导, 并且在根、地上部节间和花蕾等器官有显著高的表达, *BnaC4.BOR1;1c* 表达被抑制的 RNAi 油菜株系对缺硼超敏感, 植株及花器官硼含量显著下降, 花蕾凋亡脱落, 表现出典型的“花而不实”缺硼症状。说明 *BnaC4.BOR1;1c* 起着根冠间硼转运和地上部硼分配的功能, 相比模式植物拟南芥, 显示异源多倍体甘蓝型油菜基因功能的多样性^[31]。

5 总结与展望

我国从上世纪 60 到 70 年代先后发现油菜“花

而不实”和棉花“蕾而不花”为缺硼症后, 开始了作物硼营养与硼肥施用技术的研究, 在近 60 年的研究历程中几乎从零开始, 不断发展和深入, 取得一系列重要进展, 为我国农业生产做出了贡献, 也赢得国际学术界的肯定。在作物硼营养诊断和硼肥施用技术方法的研究方面, 针对缺硼敏感且又大面积大区域种植的农作物如棉花和油菜, 确定了土壤和植物的缺硼临界指标和诊断方法, 制定了硼肥施用的技术规范, 进而通过科研院所、大专院校和农技部门相互结合开展了因地制宜的推广应用。现在硼肥已广泛应用于对硼需求较多的果树、蔬菜和经济作物, 增产效果和经济效益显著, 硼肥成为我国用量最大的微量元素肥料。在作物硼营养机制的研究方面, 从生理水平深入到分子水平, 分离硼吸收转运的基因, 揭示作物对硼吸收利用的分子机制和调控途径, 同时筛选创作物硼高效利用的优异种质, 克隆硼高效基因及其生物学功能, 使我国在这一领域的研究处于国际先进水平。

在未来的研究中, 依然要坚持应用研究和应用基础研究相结合。一方面, 要针对当前我国氮磷钾大量元素化肥用量偏多而中微量元素相对不足的问题, 进一步加强作物硼营养的精准诊断与早期诊断, 加强硼与大量元素、中量元素的配施, 增施有机肥, 实现真正意义的平衡施肥, 同时开发含硼的各类专用多元肥料或多功能肥料。另一方面, 要把握引领国内相关学科和国际植物硼营养研究的发展方向, 开展前沿研究与应用研究相结合。比如, 进一步加强作物硼营养高效的生物学机制研究, 挖掘作物硼高效利用的优异等位基因, 研究揭示其调控机制与信号传导途径, 并与作物育种学家合作, 培育硼高效、高产优质抗逆的作物品种, 为我国实现高产高效、环境友好的可持续农业做出应有的贡献。

参 考 文 献:

- [1] 任沪生, 陈仲西, 肖昌珍. 油菜萎缩不实防治研究[A]. 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交流会汇刊[C]. 北京: 科学出版社, 1980. 87-98.
Ren H S, Chen Z X, Xiao C Z. Study on controlling rape atrophy and sterility [A]. Editing group of academic exchange conference on microelements in CAS. Proceedings of academic exchange conference on microelements in CAS [C]. Beijing: Science Press, 1980. 87-98.
- [2] 朱荣. 当代中国的农作物业 [M]. 北京: 中国社会科学出版社, 1988. 208-231.
Zhu R. Crop cultivation in contemporary China [M]. Beijing: Chinese Social Science Press, 1988. 208-231.

- [3] Shorrocks V. The occurrence and correction of boron deficiency[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193: 121-148.
- [4] 刘昌智. 油菜和某些芸苔属作物的硼素营养[J]. *中国油料*, 1985, (4): 71-79.
Liu C Z. Boron nutrition of oil rape and *Brassica* crops[J]. *Chinese Oil Crops*, 1985, (4): 71-79.
- [5] 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, (1): 35-36.
Soil & Fertilizer Station of Agricultural Bureau in Xinzhou Hubei, Soil & Fertilizer Group of Huanggang Division in Huazhong Agricultural College. Primary study on the problem of budding without flowering and leaf atrophy in cotton[J]. *China Cotton*, 1976, (1): 35-36.
- [6] 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, (3): 21-23.
Agrochemical Group of Soil and Agrochemistry Department in Huazhong Agricultural College. Study on cotton boron deficiency and application of boron fertilizer[J]. *China Cotton*, 1981, (3): 21-23.
- [7] 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, (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, (2): 62-70.
- [8] 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, (5): 29-32.
Wang Y H, Liu W D, Pi M M. Soil available boron content and application technique of boron fertilizer in cotton planting region in Yangtze valley[J]. *China Cotton*, 1987, (5): 29-32.
- [9] 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, 6(增刊): 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, 6(Suppl.): 153-157.
- [10] 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 I[J]. *土壤肥料*, 1989, (3): 6-9.
National Micro-fertilizer Research Cooperative Group. Study on technical specification of application of zinc and boron fertilizer in several main crops I[J]. *Soil and Fertilizer*, 1989, (3): 6-9.
- [11] 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[J]. *土壤肥料*, 1989, (6): 1-3.
National Micro-fertilizer Research Cooperative Group. Study on technical specification of application of zinc and boron fertilizer in several main crops III[J]. *Soil and Fertilizer*, 1989, (6): 1-3.
- [12] 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.
- [13] 李志玉, 郭庆元, 涂学文, 等. 芝麻硼素营养与硼肥应用I: 施硼对芝麻生长发育、产量及品质的影响[J]. *中国油料*, 1990, (2): 37-41.
Li Z Y, Guo Q Y, Tu X W, *et al.* Boron nutrition and application of sesames I: The effects of boron on growth development, yield and quality in sesame[J]. *Chinese Oil Crops*, 1990, (2): 37-41.
- [14] 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.
- [15] 魏文学, 王运华, 时会军, 王泽民. 硼对向日葵生长发育及产量的影响[J]. *土壤肥料*, 1993, (1): 42-44.
Wei W X, Wang Y H, Shi H J, Wang Z M. Effect of boron on growth and yield of sunflower[J]. *Soil and Fertilizer*, 1993, (1): 42-44.
- [16] 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.
- [17] 严红, 李文雄, 魏自民, 解宏图. 不同水平硼对春小麦生长发育及结实率的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2001, 20(1): 28-32.
Yan H, Li W X, Wei Z M, Xie H T. Effect of boron on growth and development and grain setting percentage of spring wheat[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2001, 20(1): 28-32.
- [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.
- [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.
- [20] 谢青. 棉花对硼的吸收、运转和分配以及调控棉花繁殖器官发育的研究[J]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 1989.
Xie Q. Study on uptake, transport and distribution of boron and regulation of boron on reproductive organ development in cotton [D]. Wuhan: MS Thesis of Huazhong Agricultural University, 1989.
- [21] 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.
- [22] 王运华, 周晓锋. 硼对棉花叶柄中无机营养、酚、酶活性及激素影响的研究[J]. *植物营养与施肥学报*, 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 Fertilizer Science*, 1994, (1): 61-66.
- [23] Zhou X F, Wang Y H. Studies on effects of boron on cotton petiole [A]. *China Society of Cotton Science, Cotton Research Institute, CAAS. Proceedings of international cotton symposium [C]*. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 1993, 448-453.
- [24] 刘昌智, 金河成, 袁光咏, 等. 应用¹⁰B 研究硼素在油菜叶片中的分布特征[J]. *中国农业科学*, 1990, 23(2): 67-72.
Liu C Z, Jin H C, Yuan G Y, *et al.* Effect of ¹⁰B application on the distribution characteristics of boron in rape leaves[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1990, 23(2): 67-72.

- [25] 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: 383–394.
- [26] Blevins D G, Lukaszewski K M. Boron in plant structure and function[J]. *Plant Physiology*, 1998, 49: 481–500.
- [27] O'Neill M A, Eberhard S, Albersheim P, Darvill A G. Requirement of borate cross-linking of cell wall rhamnogalacturonan-II for *Arabidopsis* growth[J]. *Science*, 2001, 294: 849.
- [28] 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): 161–163.
Wei W X, Wang Y H. Effects of boron on the anatomical structure of sesame[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1992, 11(2): 161–163.
- [29] 魏文学, 王运华, 孙香芝, 瞿波. 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, Qu B. Effects of boron on chloroplasts and mitochondria of leaf mesophyll cells of sunflower[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1989, 8(4): 361–363.
- [30] 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 Experiment Botany*, 2016, 67(19): 5769–5784.
- [31] Zhang Q, Chen H F, He M L, *et al.* The boron transporter *BnaC4.BORI1c* is critical for inflorescence development and fertility under boron limitation in *Brassica napus*[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2017, 40(9): 1819–1833.
- [32] 褚天铎, 陈家驹, 刘昌智, 徐光壁. 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): 23–30.
Chu T D, Chen J J, Liu C Z, Xu G B. Study on reason of floral sterility of rape under boron deficient condition[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1996, 2(1): 23–30.
- [33] 吴礼树, 刘武定, 皮美美, 王运华. 硼、钾及其相互关系对棉花碳水化合物化合物的影响[A]. 华中农业大学科协编. 现代农业科学研究进展[C]. 天津: 天津科学技术出版社, 1995. 56–57.
Wu L S, Liu W D, Pi M M, Wang Y H. Effect of boron, potassium and their interaction on cotton carbohydrate [A]. *Science and technology association of Huazhong Agricultural University. Advance on modern agricultural research* [C]. Tianjing: Tianjing Science and Technology Press, 1995. 56–57.
- [34] 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.
Tang Q L, Wang Y H, Wu L S. The effects of ethylene regulations on nutrition and yield of cotton[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1995, 14(2): 154–158.
- [35] 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, 21(增刊): 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, 21(Suppl.): 57–61.
- [36] 赵竹青, 王运华, 吴礼树. 缺硼对棉花、黄瓜和油菜乙烯释放的影响[J]. *植物学通报*, 1998, 15(2): 63–66.
Zhao Z Q, Wang Y H, Wu L S. Effect of boron deficiency on ethylene release of cotton, cucumber and rape[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(2): 63–66.
- [37] 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.
Zhao Z Q, Wang Y H, Wu L S. Effect of boron deficiency on auxin metabolism in cucumber[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1998, 17(3): 232–236.
- [38] 唐玉林, 张福锁, 王震宇, 傅凤丽. 缺硼豌豆植株侧芽生长机理的研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(1): 62–66.
Tang Y L, Zhang F S, Wang Z Y, Fu F L. Study on the mechanism of lateral bud growth of boron deficient pea[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(1): 62–66.
- [39] 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 with contrasting boron efficiency[J]. *Frontiers of Plant Science*, 2016, 7: 221.
- [40] 王震宇, 沈康, 张福锁. 硼对油菜体内核酸代谢的影响[J]. *植物生理学报*, 1995, 21(2): 189–194.
Wang Z Y, Shen K, Zhang F S. Effect of boron on nucleic acid metabolism in *Brassica napus* L. [J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1995, 21(2): 189–194.
- [41] 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.* Effect of boron deficiency on physiological characteristics of different rape cultivars at seedling stage[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(1): 81–84.
- [42] 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: 华中农业大学博士学位论文, 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: PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, 2017.
- [43] 刘碧容, 甄畅迪, 萧洪东, 等. 硼对草坪草超氧化物歧化酶活性、超氧阴离子产生速率和丙二醛含量的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2008, 27(3): 378–381.
Liu B R, Zeng C D, Xiao H D, *et al.* Influences of boron on the activity of superoxide dismutase (SOD), production rate of superoxide anion radical and content of malondialdehyde in Turfgrasses[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2008, 27(3): 378–381.
- [44] Peng L S, Zeng C Y, Shi L, *et al.* Transcriptional profiling reveals adaptive responses to boron deficiency stress in *Arabidopsis*[J]. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 2012, 67: 510–524.
- [45] 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 Fertilizer Science*, 2002, 8(1): 100–104.
- [46] 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 Fertilizer Science*, 2004, 10(5): 511–515.
- [47] 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.
- [48] Yang M, Shi L, Xu F S, *et al.* Effects of B, Mo, Zn and their interactions on seed yield and yield formation of Huashuang 4 (*Brassica napus* L.)[J]. *Pedosphere*, 2009, 19(1): 53–59.
- [49] 王运华, 兰蓬芳. 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, 21(增刊): 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, 21(Suppl.): 71–78.
- [50] 褚海燕, 喻敏, 王运华, 吴礼树. 甘蓝型油菜品种硼利用效率差异的研究[J]. *华中农业大学学报*, 1999, 18(2): 134–138.
Chu H Y, Yu M, Wang Y H, Wu L S. Study on differences of boron use efficiency of rape (*Brassica napus* L.) cultivars[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1999, 18(2): 134–138.
- [51] Yang Y A, Xue J M, Ye Z Q, Wang K. Responses of rape genotypes to boron application[J]. *Plant and Soil*, 1993, 155/156: 321–324.
- [52] Xue J M, Lin M S, Bell R, Graham R, *et al.* Differential response of oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars to low boron supply[J]. *Plant and Soil*, 1998, 204: 155–163.
- [53] 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, 21(增刊): 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, 21(Suppl.): 92–96.
- [54] 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.
- [55] 刘鹏, 杨玉爱, 赵玉丹. 大豆抗缺钼缺硼胁迫的基因型筛选[J]. *中国油料作物学报*, 2001, 23: 65–70.
Liu P, Yang Y A, Zhao Y D. The screening of soybean genotypes with tolerance to Mo and B deficiency[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2001, 23: 65–70.
- [56] Yang L, Zhang Q, Dou J N, *et al.* Characteristics of root boron nutrition confers high boron efficiency of *Brassica napus* cultivars[J]. *Plant and Soil*, 2013, 371: 95–104.
- [57] 曹享云, 刘武定, 皮美美. 对缺硼反应不同的油菜基因型根系吸收硼特性的研究[J]. *华中农业大学学报*, 1997, 16(5): 335–339.
Cao X Y, Liu W D, Pi M M. The research on boron absorption characteristics of two rape genotypes responding differently to B deficiency[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 1997, 16(5): 335–339.
- [58] 喻敏, 褚海燕, 吴礼树, 王运华. 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.
Yu M, Chu H Y, Wu L S, Wang Y H. Study on boron uptake, distribution in different boron efficiency rape (*Brassica napus* L.) genotypes[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 1999, 21(1): 48–52.
- [59] 胡秋辉, 徐光壁, 史瑞和. 不同油菜品种硼素营养的遗传性差异机理研究[J]. *南京农业大学学报*, 1990, 13(1): 80–86.
Hu Q H, Xu G B, Shi R H. Study on the inheritable difference on boron nutrition of different cultivars of oilseed rape[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1990, 13(1): 80–86.
- [60] Xu F S, Wang Y H, Ying W H, Meng J L. Inheritance of boron nutrition efficiency in *Brassica napus*[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(4): 901–912.
- [61] 石磊, 徐芳森, 刘峰, 等. 甘蓝型油菜硼高效基因等位性检测[J]. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9(2): 229–232.
Shi L, Xu F S, Liu F, *et al.* Study on the allelism of boron efficiency genes in *Brassica napus*[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2003, 9(2): 229–232.
- [62] Wang Z F, Wang Z H, Shi L, *et al.* Proteomic alterations of *Brassica napus* root in response to boron deficiency[J]. *Plant Molecular and Biology*, 2010, 74(3): 265–278.
- [63] Wang Z H, Wang Z F, Chen S S, *et al.* Proteomics reveals the adaptability mechanism of *Brassica napus* to short-term boron deprivation[J]. *Plant and Soil*, 2011, 347: 195–210.
- [64] Xu F S, Wang Y H, Meng J L. Mapping boron efficiency gene(s) in *Brassica napus* using RFLP and AFLP markers[J]. *Plant Breeding*, 2001, 120(4): 319–324.
- [65] Shi L, Liu J, Meng J L, *et al.* Locus verification for the boron efficiency gene *BE1* in *Brassica napus* [A]. Li C J, Zhang F S, Dobermann A, *et al.* *Plant nutrition for food security, human health and environmental protection* [C]. Beijing: Tsinghua University Press, 2005, 158–159.
- [66] Zhao H, Shi L, Duan X L, *et al.* Mapping and validation of chromosome regions conferring a new boron-efficient locus in *Brassica napus*[J]. *Molecular Breeding*, 2008, 22(3): 495–506.
- [67] 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]. *PLoS ONE*, 2014, 9(11): e112089.
- [68] 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 and Environment*, 2016, 39(7): 1601–1618.
- [69] Takano J, Noguchi K, Yasumori M, *et al.* *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading[J]. *Nature*, 2002, 420: 337–340.
- [70] Sun J, Shi L, Zhang C Y, *et al.* Cloning and characterization of boron transporters in *Brassica napus*[J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39: 1963–1973.