

## 缺硼槟榔幼苗的生理反应和根系发育特征

曹先梅, 刘立云, 李佳\*

(中国热带农业科学院椰子研究所, 海南文昌 571339)

**摘要:** 【目的】探究缺硼对槟榔幼苗生理特征和根系形态的影响, 以为为槟榔缺硼(B)诊断提供理论依据。

【方法】以‘热研1号’槟榔幼苗为材料进行了砂培试验。设置营养液中不加B(B0, 0 μmol/L)和添加常规硼(B50, 50 μmol/L)两个浓度处理。生长3个月后, 测定了槟榔幼苗生物量、株高、硼含量、叶片糖类物质以及抗氧化酶活性、丙二醛含量、光合速率, 观察了不同处理下根尖及根尖细胞的形态。【结果】与B50处理相比, B0处理显著降低了槟榔幼苗株高、地下部鲜重和干重、总鲜重、地上部和地下部硼含量; B0处理槟榔叶片蔗糖和淀粉含量下降, 可溶性总糖含量无显著变化, 叶片光合速率降低, 且MDA含量、POD活性显著升高。在B0条件下, 槟榔根系变短, 根尖明显膨大, 细胞壁明显增厚, 且内壁上积累了大量的颗粒物, 根系活力显著降低。【结论】缺硼导致槟榔幼苗根尖解剖结构受到破坏, 养分吸收运转能力降低, 叶片抗氧化系统受到损伤, 光合能力下降, 最终抑制植株生长。

**关键词:** 槟榔; 缺硼; 根系形态; 糖类物质; 抗氧化酶活性

## Physiological response and root development of areca-nut seedlings under boron deficiency

CAO Xian-mei, LIU Li-yun, LI Jia\*

(Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agriculture Sciences, Wenchang, Hainan 571339, China)

**Abstract:** 【Objectives】The physiological characteristics were measured and the root morphology of areca-nut seedlings under boron (B) deficiency were observed, in order to provide theoretical basis for diagnose of B deficiency in areca-nut. 【Methods】A sand culture experiment was conducted using areca-nut cultivar of ‘Reyan No.1’ as the research material. Treatments of B deficient (B0) and normal B supplies (B50) were done by adding 0 and 50 μmol/L of B in the nutrient solution. The plants were harvested after grown for 3 months, the biomass, plant height, B concentration, carbohydrate content, antioxidant enzyme activities, malondialdehyde content, photosynthetic rate were determined, and root tip morphology were observed with electron microscopy.

【Results】The plant height, fresh weight and dry weight of root, B concentration of shoot and root, and the sucrose and starch content of leaves were significantly decreased, the soluble total sugar showed no obvious change, the content of malondialdehyde, the photosynthetic rate was also decreased, while the activities of peroxidase increased markedly under B deficiency (B0). And the roots became shorter, root tips were obviously enlarged and the cell walls were thicker, a large amount of particulates were accumulated on the inner walls, and the root activity was significantly decreased under B deficiency (B0). 【Conclusions】B deficiency leads to the deformation of the apical structure of the areca-nut seedling roots, which reduces nutrient absorption capacity and result in the impairment of the antioxidant system of the leaves and the reduction in the photosynthetic capacity, and ultimately inhibit the growth of the whole plant.

**Key words:** areca-nut; boron deficiency; root morphological; carbohydrate; antioxidant enzyme activity

收稿日期: 2019-03-26 接受日期: 2019-08-20

基金项目: 海南省重大科技计划项目(ZDKJ201817); 中国热带农业科学院院级创新团队项目(17CXTD-14)。

联系方式: 曹先梅 E-mail: 357180898@qq.com; \*通信作者 李佳 E-mail: lijiali027@163.com

硼是植物生长发育所必需的微量营养元素之一, 对作物的产量和品质具有重要作用<sup>[1-2]</sup>。硼的适宜浓度范围相对较窄, 土壤中硼元素含量过高或过低都会影响植物生长<sup>[3-4]</sup>。当前, 相对于其它微量元素的缺乏, 全世界缺硼的现象更为普遍。在农业方面, 缺硼通常会阻碍作物生长, 出现根系伸长停止, 叶片扩张缓慢, 生殖力降低等现象<sup>[5]</sup>。缺硼胁迫会引发一系列的代谢和抗氧化应激反应, 主要包括碳代谢、氮代谢、酚代谢、抗氧化酶活性变化等<sup>[6-7]</sup>。抗氧化代谢酶是植物抵抗逆境的重要保护酶, 在响应逆境胁迫时, 植物组织产生大量的活性氧, 诱发膜脂过氧化反应, 生成丙二醛等有害物质, 抗氧化系统通过启动保护酶清除活性氧, 来维持细胞膜的稳定性<sup>[8-9]</sup>。植物受到损伤时, 非结构碳水化合物化合物的积累也会发生变化。前人研究发现, 缺硼胁迫导致了光合能力降低, 而一些非结构性碳水化合物在叶片中却表现为增加<sup>[10-12]</sup>。但也有研究认为缺硼引发的碳代谢生理反应在不同植物不同器官中存在差异<sup>[5, 13]</sup>。缺硼不仅对叶片造成损伤, 还与根系生长密切相关。硼与细胞壁的关系在多种植物都有报道, 缺硼后细胞壁组分和结构均发生显著变化<sup>[14]</sup>。缺硼导致根冠脱落, 细胞壁增厚, 根尖膨大、坏死, 阻碍了生长素的合成, 进而引起地上部和根部的生长受抑制, 植株矮小<sup>[15-17]</sup>。缺硼导致根系生长发育受阻, 对根系生理特性变化具有重要影响。彭青枝等<sup>[18]</sup>研究显示, 敏感性不同的品种根系活力对缺硼胁迫的响应存在差异。

前人的研究大多集中在硼元素对作物果实产量和品质的影响, 而对多年生木本植物生理特性和根系生长的研究鲜见报道<sup>[19, 20]</sup>。槟榔系棕榈科多年生常绿乔木, 为我国四大南药之一, 主要种植于海南东部、中部和南部地区<sup>[21]</sup>。本研究以槟榔幼苗为试验材料, 分析了硼胁迫对槟榔幼苗生理特征的影响, 以为槟榔栽培管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与设计

试验于 2018 年在中国热带农业科学院椰子研究所试验基地温室 (19°55'N, 110°79'E) 进行。试验材料为中国热带农业科学院椰子研究所选育的品种“热研 1 号”槟榔, 选取形态一致、大小相近的两叶一心槟榔幼苗, 用去离子水将根部冲洗干净, 然后定植于内径 15 cm, 高度为 20 cm 的塑料花盆中,

每盆定植 1 株。盆中基质由石英砂、珍珠岩和蛭石按 3 : 1 : 1 的比例混合而成, 每盆基质定量 1 kg。

全营养液成分为  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  20 mmol/L、 $\text{KNO}_3$  18 mmol/L、 $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  3 mmol/L、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  1.5 mmol/L、 $\text{KH}_2\text{PO}_4$  1.25 mmol/L、KI 5  $\mu\text{mol/L}$ 、 $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  0.1 mmol/L、 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.03 mmol/L、 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  1.03  $\mu\text{mol/L}$ 、 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  0.1  $\mu\text{mol/L}$ 、 $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  1.05  $\mu\text{mol/L}$ 、EDTA-Fe 0.1 mmol/L, 所用试剂均为分析纯。设置缺硼 (B0, 不加硼) 和常规硼浓度 (B50, 50  $\mu\text{mol/L}$   $\text{H}_3\text{BO}_3$ ) 两个硼水平。整个生长周期均采用全营养液的 1/2 量浇灌, 调节 pH 维持在 6.0 左右, 每 3~4 天浇灌一次营养液, 每次 400 mL, 每 2 周浇灌一次去离子水, 防止盐分积累。每个处理 3 个重复, 每个重复 12 株幼苗, 试验在自然光照条件下进行。

缺硼处理从 9 月 24 日开始, 12 月中下旬缺硼症状明显后采样测定。

### 1.2 生物量和硼含量测定

每处理每重复随机取 5 株苗, 用去离子水洗净后, 测量株高, 然后分地上部和地下部称其鲜重, 再置于烘箱 105℃ 杀青 45 min, 75℃ 烘干至恒重, 称其干重。再将烘干的样品粉碎, 500℃ 干灰化 4 h, 用 0.1 mol/L 的 HCl 溶解后, 采用姜黄素比色法测定硼含量。

### 1.3 生理指标测定

分别取各处理组槟榔幼苗基部向上数第 2 片叶, 采用蒽酮法<sup>[22]</sup>测定淀粉和可溶性总糖含量, 采用间苯二酚法<sup>[22]</sup>测定蔗糖含量; 分别采用索莱宝生化试剂盒进行丙二醛 (MDA)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 的测定, 测定方法按照试剂盒中的说明书操作。取槟榔幼苗根尖 1 g, 采用  $\alpha$ -萘胺法<sup>[23]</sup>测定根系的活力。在无风晴朗的上午 9:00—11:00, 采用 LI-6400 便携式光合仪测定每株幼苗第二片完全展开叶的光合速率, 叶室  $\text{CO}_2$  浓度为 380  $\mu\text{mol/mol}$ , 使用红蓝光源, 光量子通量密度 (PFD) 为 1000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 温度为 28℃ 左右, 每个处理 6 次重复。

### 1.4 根尖电镜扫描

采取槟榔幼苗根尖 3 mm 小段, 立即用 2.5% 的戊二醛固定液固定, 并于 24 h 后转入体积分数 70% 乙醇中保存, 参照文献<sup>[24]</sup>制作石蜡切片, 进行观察并拍照。

### 1.5 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2003 和 SPSS 16.0 统计软件

分析试验数据,用 SigmaPlot 10.0 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 缺硼胁迫对槟榔幼苗生长和植株硼含量的影响

从表 1 可以看出,缺硼严重抑制了槟榔幼苗的生长,槟榔幼苗株高、地下部鲜重和干重以及总鲜重在缺硼处理 (B0) 下显著降低,下降幅度分别为

13.3%、15.7%、7.5%、15.2%,而地上部鲜重、地上部干重和总干重虽然比常规硼处理 (B50) 有所下降,但没有达到显著差异。此外,缺硼条件下槟榔幼苗地上部和地下部硼含量相对常规硼处理分别显著降低了 55.0%、35.5%。表明槟榔幼苗地下部生物量受缺硼的影响程度明显大于地上部,且缺硼显著阻碍了槟榔幼苗对硼的吸收和向地上部的运输。

表 1 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗的生物量和硼含量

Table 1 Biomass and B concentration of areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

处理 Treatment	株高 (cm) Plant height	鲜重 Fresh weight (g/plant)		干重 Dry weight (g/plant)		硼含量 B content (mg/kg)	
		地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root
B0	55.86 b	41.36 a	24.86 b	8.68 a	3.93 b	24.54 b	9.53 b
B50	64.44 a	48.61 a	29.48 a	9.71 a	4.25 a	54.58 a	14.78 a

注 (Note): 同列数值后不同小写字母表示处理间差异达显著水平 Values followed by different small letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ).

### 2.2 缺硼胁迫对槟榔幼苗根系形态和根系活力的影响

植物根系是营养物质吸收运输的重要器官,根系的生长情况和活力水平直接影响了地上部的生长和营养状况。从图 1 可以看出,常规硼处理 (B50) 根系生长表现良好,缺硼抑制了根系的伸长,主根的长度变短。从图 2 可知,与常规硼处理相比,缺硼处理 (B0) 显著降低了幼苗的根系活力。

### 2.3 缺硼胁迫对槟榔幼苗根尖微观结构的影响

植物根尖通常分为根冠、分生区、伸长区和成熟区。图 3 显示,缺硼处理 (B0) 下槟榔幼苗根尖明显膨大,细胞壁增厚,且内壁上积累了大量的颗粒物 (图 3-A、B 和 C)。常规硼处理 (B50) 下,根冠层



图 1 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗根系形态

Fig. 1 Root morphology of areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

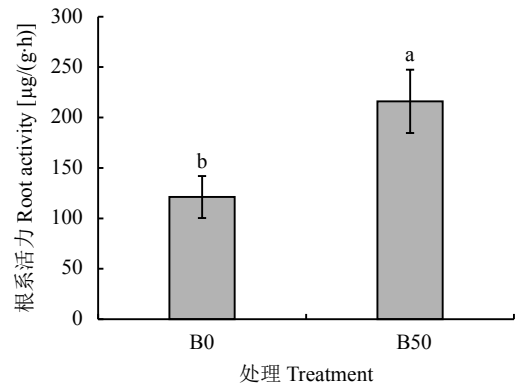


图 2 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗根系活力

Fig. 2 Root activity of areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

[注 (Note): 柱上不同字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different letters above the bars indicate significant difference between treatments ( $P < 0.05$ .)]

细胞数较多,根冠处表现为锥形,根尖两侧近似平行,细胞排列较为整齐 (图 3-D、E 和 F)。

### 2.4 缺硼胁迫对槟榔幼苗叶片糖类物质含量和光合作用参数的影响

糖类物质含量在植物代谢途径中具有重要作用,反映了植物体内物质合成与转运情况。由表 2 可知,缺硼处理 (B0) 槟榔幼苗叶片蔗糖和淀粉含量分别比常规硼处理 (B50) 显著下降了 10.88%、39.81%,而可溶性总糖含量无显著变化,说明缺硼胁迫显著抑制了糖类物质的合成。植物叶片光合作用合成的碳水化合物是植物生长和发育所需能量的

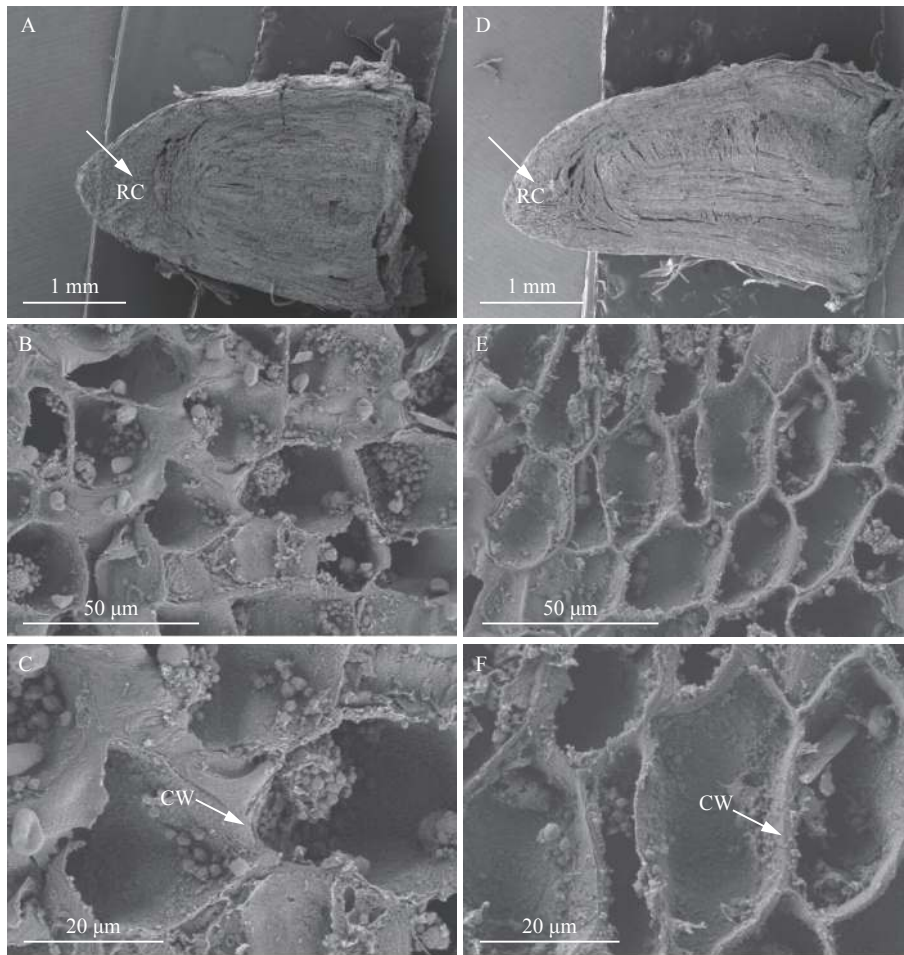


图 3 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗根尖电镜扫描图

Fig. 3 Scanning-electron-microscope images of root tips of areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

[注 (Note): 图 A、B 和 C 为缺硼处理, D、E 和 F 为正常硼处理 Figure A, B and C show the electron images of root tips in B0 treatment, and figure D, E and F show the electron images of root tips in B50 treatment. RC—根冠 Root crown; CW—细胞壁 Cell wall.]

表 2 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗含糖量和光合参数

Table 2 Carbohydrate contents and photosynthesis parameters in areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

处理 Treatment	可溶性总糖 (mg/g) Total soluble sugar	蔗糖 (mg/g) Glucose	淀粉 (mg/g) Starch	光合速率 $P_n$ [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]	气孔导度 $G_s$ [ $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$ ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )
B0	88.91 a	27.78 b	3.90 b	1.70 b	23.67 b	278.67 a
B50	89.56 a	31.17 a	6.48 a	3.93 a	43.33 a	249.00 a

注 (Note): 同列数据后不同字母表示处理间差异达显著水平 Values followed by different letters in a column indicate significant difference between treatments ( $P < 0.05$ ).

重要来源, 光合速率的大小反应了光合能力的强弱。缺硼处理叶片的光合速率, 气孔导度显著降低, 分别下降了 56.74%、45.53%, 而胞间二氧化碳浓度差异不显著。

### 2.5 缺硼胁迫对槟榔幼苗叶片抗氧化系统的影响

由图 4 可知, 缺硼处理 (B0) POD 活性较常规硼处理 (B50) 明显增加, CAT 活性变化不明显。缺硼

处理的槟榔幼苗叶片 MDA 含量显著高于常规硼处理。这说明缺硼胁迫对槟榔幼苗植株造成了严重伤害, POD 活性对缺硼胁迫更为敏感。

## 3 讨论

### 3.1 缺硼胁迫对槟榔幼苗根系生长的影响

硼在木质化组织的进化发展过程中起着重要的



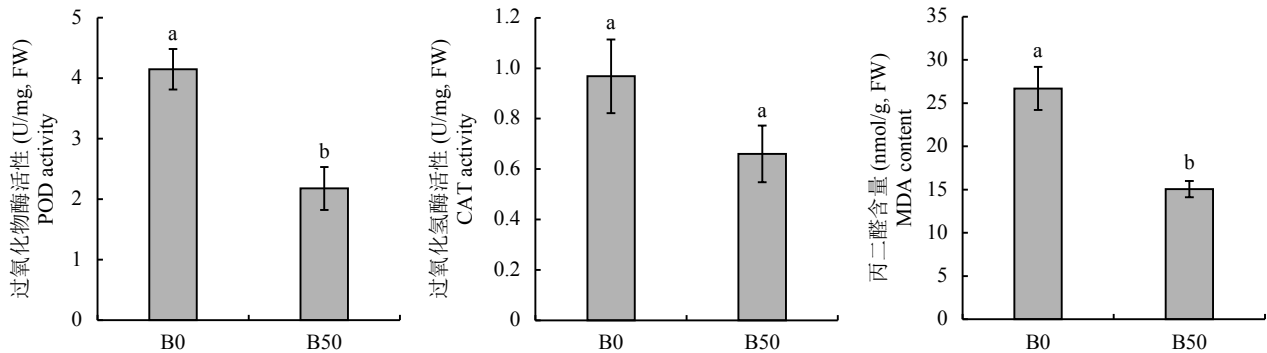


图 4 缺硼和常规硼处理下槟榔幼苗抗氧化酶活性和丙二醛含量

Fig. 4 Antioxidase activity and MAD content of areca-nut seedlings under B-deficient and normal treatments

[注 (Note): 柱上不同小写字母表示处理间差异达显著水平

Different letters above the bars indicate significant difference between treatments ( $P < 0.05$ ).]

作用, 并且它可能参与了维管植物根系的进化<sup>[25]</sup>。因此, 根系易受缺硼胁迫的影响。Hajiboland 等<sup>[7]</sup>、Ruiz 等<sup>[12]</sup>研究发现, 缺硼胁迫会使根分枝减少、根长变短从而导致根干重显著降低。在本研究中, 缺硼胁迫严重阻碍了槟榔幼苗根系对硼的吸收、运输, 抑制了根系的伸长, 导致地下部鲜重、干重显著降低。Riaza 等<sup>[26]</sup>研究显示, 硼与鼠李半乳糖醛聚糖形成 B-RG-II 复合物, 此复合物与果胶多糖形成的果胶网络是构成完整细胞壁必要成分, 缺硼会影响细胞壁的正常发育。Wu 等<sup>[27]</sup>研究发现细胞壁在缺硼胁迫下出现不规则的增厚现象, 与 Liu 等<sup>[28]</sup>得出的缺硼会增加细胞壁提取率的结果相符。Hirsch 等<sup>[29]</sup>和 Hoson 等<sup>[30]</sup>认为细胞壁增厚可能是由于细胞壁质膜表面增生出许多泡状物和细胞壁果胶物质过多分解, 细胞壁交联网络的孔径增大所致。Too 等<sup>[31]</sup>研究表明, 大量胼胝质受到胁迫时在输导组织沉积, 堵塞筛管, 从而阻碍物质的运输。本试验中对根尖解剖结构的观察也得到类似的结果, 缺硼导致槟榔幼苗根尖膨大, 根尖细胞排列混乱, 细胞壁明显加厚, 壁内有大量的颗粒物积累。根尖膨大现象可能是细胞排列混乱无序和细胞壁增厚所致, 大量的颗粒物可能是根尖受损, 筛管壁上大量胼胝质的累积造成。颗粒物的累积和根系活力的降低抑制了根系对养分的吸收和向上运输, 与地上部和地下部硼含量下降有直接关系。同时, 根尖也是生长素合成和运输的重要场所, 缺硼导致根尖受损阻碍了生长素的合成和向地上部分的运输<sup>[32]</sup>。这表明缺硼胁迫破坏了根系细胞结构, 抑制了根系生长, 从而导致槟榔幼苗株高和地下部生物量显著下降。

### 3.2 缺硼胁迫对槟榔幼苗叶片抗氧化性、光合作用特征参数和糖类物质的影响

植物在逆境条件下, 会产生大量的活性氧、丙

二醛、酚类等毒性物质, 其浓度反映了逆境对植物的伤害程度。过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶等通过彼此协调合作来清除细胞内的活性氧, 是植物抵抗逆境的重要保护酶<sup>[33]</sup>。本研究表明, 在缺硼胁迫时, 槟榔叶片通过启动抗氧化系统来清除活性氧, POD 活性显著提高, CAT 活性虽有所增加, 但未达到显著水平, 表明 POD 对缺硼胁迫的响应更为敏感。本研究中缺硼胁迫导致 MDA 含量显著增加, 表明了叶片的抗氧化系统受到损伤, 活性氧的浓度超出了系统所能承受的范围, 从而引起生物膜结构和功能的破坏, 宋柏权等<sup>[34]</sup>、Mukhopadhyay 等<sup>[35]</sup>研究也得到相似的结果。表明了虽然抗氧化系统通过提高过氧化氢酶和过氧化物酶活性来抵抗缺硼带来的伤害, 但未能给槟榔幼苗提供足够的氧化损伤保护。

CO<sub>2</sub> 从大气进入叶绿体基质中被 Rubisco 酶固定之前需要通过气孔和叶肉的传导, 气孔导度和叶肉导度是影响光合作用的主要因素<sup>[36-37]</sup>。夏颖等<sup>[38]</sup>研究认为, 当胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的变化与净光合速率和气孔导度变化呈现一致趋势时, 可认为净光合速率降低是受气孔限制, 反之, 则受非气孔因素限制。本研究表明槟榔幼苗缺硼时叶片光合速率、气孔导度显著降低, 而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度略微增加, 说明此时叶片光合作用水平降低是由非气孔因素造成的。裴斌等<sup>[39]</sup>研究认为抗氧化系统损伤是光合作用发生非气孔限制的重要原因, 说明抗氧化系统损伤导致了槟榔幼苗光合能力的降低。董蕾等<sup>[40]</sup>研究显示, 淀粉作为光合产物的主要形式储存于植物体内, 蔗糖是光合产物运输的主要形式, 可溶性总糖 (葡萄糖、果糖和蔗糖) 对渗透压具有调节作用, 逆境胁迫会导致糖类物质组分发生改变。大部分研究认为, 缺硼会导

致叶片淀粉、葡萄糖和果糖含量的增加, 而蔗糖和可溶性总糖含量的变化存在差异<sup>[11, 41-42]</sup>。本研究中, 缺硼胁迫导致淀粉、蔗糖含量下降, 而可溶性总糖含量无显著变化。光合能力降低抑制了槟榔叶片对碳的固定, 同时, 为了维持硼胁迫条件下渗透压的稳定, 更多淀粉水解以补充植物对可溶性总糖的需求, 导致淀粉含量显著降低, 说明缺硼胁迫对槟榔幼苗光合作用的影响大于淀粉累积所受到的影响。Han 等<sup>[42]</sup>研究认为, 缺硼胁迫通过提高酸性蔗糖转化酶活性促进了蔗糖水解为果糖和葡萄糖, 从而导致蔗糖含量降低。由此推测叶片可溶性总糖变化可能与缺硼胁迫下葡萄糖、果糖的含量变化相关, 这还有待进行更深入的研究。

## 4 结论

缺硼胁迫导致槟榔幼苗根尖细胞结构受到破坏, 根系活力降低, 其养分吸收和运输能力下降, 同时叶片脂质过氧化强度高、膜系统受损导致了光合能力下降, 抑制了叶片蔗糖和淀粉的合成, 最终导致植株的生物量降低。本研究表明, 缺硼胁迫会抑制槟榔植株的生长, 因此槟榔幼苗栽培时应注意适当增施硼肥, 促进槟榔正常的生长发育和物质代谢。

## 参 考 文 献:

- [1] 李娜, 李振轮, 王晗, 等. 硼抑制植物病害作用及机制的研究进展[J]. 植物生理学报, 2014, 50(1): 7-11.  
Li N, Li Z L, Wan H, et al. Recent advances in inhibition mechanism of boron on plant diseases[J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(1): 7-11.
- [2] Chen L S, Han S, Qi Y P, et al. Boron stresses and tolerance in citrus[J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11: 5961-5969.
- [3] Wu X W, Lu X P, Riaz M, et al. Boron deficiency and toxicity altered the subcellular structure and cell wall composition architecture in two citrus rootstocks[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 238: 147-154.
- [4] Nagaveni H C, Subbharayappa C T. Studies on boron fractions with different physicochemical properties in more than ten year old arecanut plantations[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2018, 7(3): 366-372.
- [5] Liu G, Dong X, Liu L, et al. Metabolic profiling reveals altered pattern of central metabolism in navel orange plants as a result of boron deficiency[J]. Physiologia Plantarum, 2015, 153(4): 513-524.
- [6] Lu Y B, Yang L T, Li Y, et al. Effects of boron deficiency on major metabolites, key enzymes and gas exchange in leaves and roots of *Citrus sinensis* seedlings[J]. Tree Physiology, 2014, 34(6): 608-618.
- [7] Hajiboland R, Bastani S, Bahrami S. Photosynthesis, nitrogen metabolism and antioxidant defense system in B-deficient tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) plants[J]. Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran, 2011, 22(4): 311-320.
- [8] Han S, Tang N, Jiang H X, et al. CO<sub>2</sub> assimilation, photosystem II photochemistry, carbohydrate metabolism and antioxidant system of citrus leaves in response to boron stress[J]. Plant Science, 2009, 176(1): 143-153.
- [9] 刘鹏, 杨玉爱. 钼、硼对大豆叶片膜脂过氧化及体内保护系统的影响[J]. 植物学报, 2000, 42(5): 461-466.  
Liu P, Yang Y A. Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 42(5): 461-466.
- [10] Shah A, Wu X, Ullah A, et al. Deficiency and toxicity of boron: Alterations in growth, oxidative damage and uptake by citrange orange plants[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2017, 145: 575-582.
- [11] Camacho-Cristóbal J J, González-Fontes A. Boron deficiency causes a drastic decrease in nitrate content and nitrate reductase activity, and increases the content of carbohydrates in leaves from tobacco plants[J]. Planta, 1999, 209(4): 528-536.
- [12] Ruiz J M, Bretones G, Baghour M, et al. Relationship between boron and phenolic metabolism in tobacco leaves[J]. Phytochemistry, 1998, 48(2): 269-272.
- [13] Lu Y B, Qi Y P, Yang L T, et al. Long-term boron-deficiency-responsive genes revealed by cDNA-AFLP differ between *Citrus sinensis* roots and leaves[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1-17.
- [14] 刘桂东, 胡萍, 张婧卉, 等. 缺硼对脐橙幼苗硼分配及叶片细胞壁组分硼含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(1): 179-186.  
Liu G D, Hu P, Zhang J H, et al. Effect of boron deficiency on boron distribution in different plant parts and boron concentration in leaf cell wall components in navel orange plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2018, 24(1): 179-186.
- [15] 刘磊超, 姜存仓, 董肖昌, 等. 硼胁迫对枳橙砧木细根根尖成熟区和幼嫩叶片细胞结构的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(24): 4957-4964.  
Liu L C, Jiang C C, Dong X C, et al. Effects of boron deficiency on cellular structures of maturation zone from root tips and functional leaves from middle and upper plant in trifoliolate orange rootstock[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(24): 4957-4964.
- [16] 韩佳, 周高峰, 李峤虹, 等. 缺镁、铁、硼胁迫对 4 个柑橘砧木生长及养分吸收的影响[J]. 园艺学报, 2012, 39(11): 2105-2112.  
Han J, Zhou G F, Li Q H, et al. Effects of magnesium, iron, boron deficiency on the growth and nutrition absorption of four major citrus rootstocks[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(11): 2105-2112.
- [17] 宋世文, 曹亨云, 耿明建, 等. 对缺硼反应不同的油菜品种根系生长特性研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 16(2): 202-206.  
Song S W, Cao X Y, Geng M J, et al. Root growth characteristics of rape cultivars responding to B deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2000, 16(2): 202-206.
- [18] 彭青枝, 皮美美, 曹亨云, 等. 硼对油菜不同品种酶活性和根系活力的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(3): 233-237.  
Peng Q Z, Pi M M, Cao H Y, et al. Effects of boron on enzyme activity and root activity of different varieties of rape[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 1996, 2(3): 233-237.
- [19] Manna D, Maity T K. Growth, yield and bulb quality of onion

- (*Allium cepa* L.) in response to foliar application of boron and zinc[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2016, 39(3): 438–441.
- [20] 龙友华, 张承, 吴小毛, 等. 叶面喷施硼肥对猕猴桃产量及品质的影响[J]. *北方园艺*, 2015, (5): 9–12.  
Long Y H, Zhang C, Wu X M, *et al.* Effects of foliar application of boron fertilizer on yield and quality of kiwifruit[J]. *Northern Horticulture*, 2015, (5): 9–12.
- [21] 车海彦, 曹学仁, 禰哲, 等. 槟榔黄化病“该防”还是“该治”[J]. *中国热带农业*, 2018, (5): 46–48.  
Che H Y, Cao X R, Xuan Z, *et al.* Yellowing disease of betel nut should be "prevented" or "cured"[J]. *Tropical Agriculture in China*, 2018, (5): 46–48.
- [22] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016.  
Li X F, Zhang Z L. *Plant physiology experiment guide*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2016.
- [23] 傅友强, 沈宏, 杨旭健. 适度干湿交替促进水稻根表红棕色铁膜形成的根层诱导机制[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(12): 2167–2180.  
Fu Y Q, Shen H, Yang X J. Root-based mechanism of stimulated formation of reddish-brown iron plaque on rice root surface by moderate alternate wetting and drying[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(12): 2167–2180.
- [24] 邓衍明, 叶晓青, 梁丽建, 等. 不同瓣型茉莉水培生根能力及根尖解剖结构比较[J]. *植物资源与环境学报*, 2014, 23(1): 9–15.  
Deng Y M, Ye X Q, Liang L J, *et al.* Comparison on hydroponic rooting ability and root-tip anatomical structure of different petal types of *Jasminum sambac*[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, 23(1): 9–15.
- [25] Kutschera U, Niklas K J. Boron and the evolutionary development of roots[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2017, 12(7): e1320631.
- [26] Rianza M, Yan L, Wu X W, *et al.* Boron deprivation induced inhibition of root elongation is provoked by oxidative damage, root injuries and changes in cell wall structure[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 156: 74–85.
- [27] Wu X W, Riaz M, Yan L, *et al.* Boron deficiency in *Trifoliolate orange* induces changes in pectin composition and architecture of components in root cell walls[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1–10.
- [28] Liu G D, Wang R D, Liu L C, *et al.* Cellular boron allocation and pectin composition in two citrus rootstock seedlings differing in boron deficiency response[J]. *Plant and Soil*, 2013, 370(1/2): 555–565.
- [29] Hirsch A M, Torrey J G. Ultrastructural changes in sunflower root cells in relation to boron deficiency and added auxin[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1980, 58(8): 856–866.
- [30] Hoson T. Apoplast as the site of response to environmental signals[J]. *Journal of Plant Research*, 1998, 111(1): 167–177.
- [31] Too E J, Carlsson A S, Onkware A O, *et al.* Cell membrane integrity, callose accumulation, and root growth in aluminum-stressed sorghum seedlings[J]. *Biologia Plantarum*, 2014, 58(4): 768–772.
- [32] Li Q H, Liu Y Z, Pan Z Y, *et al.* Boron deficiency alters root growth and development and interacts with auxin metabolism by influencing the expression of auxin synthesis and transport genes[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2016, 30(4): 661–668.
- [33] Hajiboland R, Farhanghi F. Remobilization of boron, photosynthesis, phenolic metabolism and anti-oxidant defense capacity in boron-deficient turnip (*Brassica rapa* L.) plants[J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2010, 56(3): 427–437.
- [34] 宋柏权, 刘乃新, 吴玉梅, 等. 甜菜保护酶系统对硼胁迫响应及其与内源激素相关性研究[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(27): 198–202.  
Song B Q, Liu N X, Wu Y M, *et al.* Effects of boron stress on protective enzyme system of sugar beet and its relationship with endogenous hormones[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(27): 198–202.
- [35] Mukhopadhyay M, Ghosh P D, Mondal T K. Effect of boron deficiency on photosynthesis and antioxidant responses of young tea plantlets[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60(5): 633–639.
- [36] 顾骏飞, 周振翔, 李志康, 等. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响[J]. *作物学报*, 2016, 42(4): 551–560.  
Gu J F, Zhou Z X, Li Z K, *et al.* Effects of the mutant with low chlorophyll content on photosynthesis and yield in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(4): 551–560.
- [37] 周振翔, 李志康, 戴琪星, 等. 水稻光合生理限制因素及改善途径研究[J]. *中国稻米*, 2015, 21(4): 25–32.  
Zhou Z X, Li Z K, Dai Q X, *et al.* Physiological limitations and possible improve approaches of rice photosynthesis[J]. *China Rice*, 2015, 21(4): 25–32.
- [38] 夏颖, 姜存仓, 汪宵, 等. 低钾胁迫对棉花光合作用和光合产物分配的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1476–1482.  
Xia Y, Jiang C C, Wang X, *et al.* Effects of low potassium stress on the photosynthesis and photosynthate partitioning of cotton[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(6): 1476–1482.
- [39] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386–1396.  
Pei B, Zhang G G, Zhang S Y, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(5): 1386–1396.
- [40] 董蕾, 李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理[J]. *生态学报*, 2013, 33(18): 5477–5483.  
Dong L, Li J Y. Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(18): 5477–5483.
- [41] Camacho-Cristóbal J J, Lunar L, Lafont F, *et al.* Boron deficiency causes accumulation of chlorogenic acid and caffeoyl polyamine conjugates in tobacco leaves[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(7): 879–881.
- [42] Han S, Chen L S, Jiang H X, *et al.* Boron deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of citrus seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(13): 1331–1341.