

过量硼对植物的毒害及高硼土壤植物修复研究进展

刘春光, 何小娇

(南开大学 环境污染过程与基准教育部重点实验室, 天津市城市生态环境修复与污染防治重点实验室, 天津 300071)

摘要: 硼作为一种植物必需元素, 在土壤中过量存在会对植物产生毒害, 硼对植物的毒害作用以及利用植物修复高硼土壤已经日益受到关注。目前, 硼对不同类型植物的毒害特点, 植物的耐受机制还不十分清楚。特别是对于硼污染的植物修复, 其研究还处于起步阶段。本文分别从植物的表现症状、生理生化和基因水平等层次, 综述了过量硼对植物的毒害, 并从高耐受性、超富集能力植物筛选, 以及转基因技术应用等角度回顾了硼污染的植物修复研究进展。在此基础上, 提出了当前相关研究存在的主要问题, 并对未来的研究进行了展望。

关键词: 硼毒害; 硼耐受性; 土壤; 植物; 植物修复

中图分类号: X503.231 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-2043(2012)02-0230-07

Boron Toxicity in Plants and Phytoremediation of Boron-laden Soils

LIU Chun-guang, HE Xiao-jiao

(Key Laboratory of Pollution Processes and Environmental Criteria, Ministry of Education, Tianjin Key Laboratory of Environmental Remediation and Pollution Control, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: Boron is an essential element for plants, however, excessive boron in soil may exert toxic effects to plants. Recently, boron toxicity in plants as well as the phytoremediation of boron-laden soils has attracted much attention by both scientific and regulatory communities. But, boron toxicity in different plant species and the mechanisms of plant tolerance to boron are still unclear, and little information is available on phytoremediation of boron-laden soils. In this paper, boron toxicity in plants was reviewed from the perspectives of visible symptoms, physiological characteristics, and genetic variations. Besides, the application of phytoremediation to boron-contaminated soils was also illustrated, including the selection of high tolerance and/or hyperaccumulating plants, as well as the application of transgenic technologies. Finally, the main problems of current studies and the suggestions for future work were proposed.

Keywords: boron toxicity; boron tolerance; soil; plant; phytoremediation

硼(B)是植物必需的一种营养元素, 如果土壤中数量不足将会导致植物营养缺乏^[1], 但是如果过量存在将可能对植物产生毒害^[2]。世界上不少地区的土壤天然含有高浓度的硼, 如南澳大利亚、西亚和北非^[3]。土壤中积累过高浓度的硼可能有多种原因, Yau 和 Ryan^[4]发现西亚和北非地区土壤高硼主要有两个原因: 一个是土壤形成的母质来自海洋沉积物或火山灰; 另一个是高硼地下水灌溉累积。在其他地区, 施用粉煤灰作为肥料或土壤改良剂, 以及含硼污泥、废渣

的农田利用也会导致硼在土壤中的积累。

硼毒害问题已在世界范围内引起了广泛的关注^[5]。但是在我国, 目前还很少有关植物硼毒害的报道。据调查, 我国高硼土壤主要集中在硼矿区, 如辽宁、吉林、青海和西藏等地区。例如辽宁丹东宽甸地区, 部分土壤硼含量达到背景值的 6 倍左右^[6]。在高硼地区, 土壤中过量硼已经严重威胁到了农业生产的发展, 间接地对人类健康产生影响。目前对于高硼土壤, 一般采取以下改良措施: (1) 用水灌溉淋洗^[7], 这种方法的缺点是需要消耗大量的水, 不适用于干旱地区; (2) 用三异丙醇胺(TTPA)与硼酸形成螯合物来降低土壤有效硼^[8], 这种方法的缺点是不够经济; (3) 施加石灰, 可以提高土壤 pH 值, 增加土壤对硼的吸附能力, 从而减轻硼毒害, 但这种方法容易导致土壤 pH

收稿日期: 2011-05-30

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金

作者简介: 刘春光(1974—), 男, 天津蓟县人, 博士, 副教授, 主要研究方向为污染环境的生态修复。

E-mail: liuchunguang@nankai.edu.cn

值过高而影响植物生长,因此不适合用于碱性土壤的改良^[4]。

鉴于高硼土壤改良技术的局限性,研究者正努力通过利用植物本身克服这一困难。一个途径是从农业生产角度,筛选或培育抗性植物品种(主要是农作物)来适应高硼土壤。另一个途径是从生态修复角度,利用超积累植物修复高硼土壤。近年来,国外多数学者主要关注硼毒害对农作物的影响,而对植物修复相关报道相对较少。在我国,关于土壤硼的研究多基于营养角度,尤其是硼缺乏及补充对植物的影响,而对植物硼毒害的研究尚未得到重视,更鲜见利用植物修复高硼土壤的报道。本文试图从硼对植物的毒害和高硼土壤的植物修复两方面综述当前的研究进展,从植物表观症状、生理机能和分子水平等层次上阐述过量硼对植物的危害,并从硼耐受性植物和硼富集植物的筛选以及转基因技术的利用两方面阐述硼污染植物修复的研究进展。在此基础上,分析了当前相关研究存在的主要问题,并展望了今后的研究方向。

1 过量硼对植物的毒害

硼在土壤中以多种形态存在,除了少量以硼酸分子(H_3BO_3)和离子(HBO_4^-)存在于土壤溶液中外,大多以无机或有机形态存在于土壤固相中,根据形态不同可分为难溶性硼、缓效性硼、可溶态硼及有机态硼4种形态,不同形态的硼之间可以相互转化^[9]。植物只能直接吸收和利用土壤中的有效硼,土壤有效硼包括土壤溶液中的水溶性硼和有机质吸附的硼。植物对硼十分敏感,一般地,土壤有效硼为 $0.5\sim 1.0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,对植物的生长是有益的^[10]。如果土壤中硼含量不足,将会导致植物营养缺乏,但是如果过量存在将可能对植物产生毒害,引起植株一系列生物学性状和生理机能的变化,进而影响植物的品质,降低农作物产量^[2]。

1.1 过量硼对植物的毒害症状

硼在植物体内运输主要受蒸腾作用调控,因而硼中毒现象常发生在叶片上。不同植物在高硼介质中所表现的叶片中毒症状亦不同,通常有三种情况:第一类毒害症状首先出现在顶端叶片,随暴露时间延长,毒害最严重部位转变为基部叶片,如枸杞属、梔子属、木犀属植物^[11]、葡萄^[12];第二类毒害症状首先出现在基部叶片,逐渐波及到上部叶片,随处理时间延长毒害最严重部位仍为基部叶片^[13],如绿豆^[14]、大麦、豌豆、苜蓿^[4];第三类毒害症状首先出现在顶端叶片,随处理时间延长毒害最严重部位为中部叶片,如上海青、小白

菜^[15]。

土壤硼浓度过高也会影响植物根系的发育。Reid等^[16]研究发现,高硼抑制大麦(*Hordeum vulgare* L.)的根伸长率,随着硼浓度的增加,大麦的根长由对照组的35 cm逐渐降低到 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硼处理组的5 cm。刘术新等^[15]用不同浓度的硼溶液培养蔬菜,发现一周后植物主根数量减少,须根增多,随着时间延长主根和须根均变少变短,并呈褐色。Ardic等^[17]发现,鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)品种Küsmen在 $1.6\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $6.4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硼处理下,根长分别降低11.40%和19.04%,根干重也由对照组的0.090 g分别降至0.063 g和0.056 g。尹钧等^[18]研究硼对小麦生长的影响时发现,过量硼对根系深度和深层根系分布的影响远大于对总根量的影响。

过高浓度的硼会影响植物株高和生物量,进而制约农作物的产量^[19]。Lee等^[20]发现在高硼胁迫下,杂交天竺葵(*Pelargonium×hortorum* Bailey)株高、鲜重随介质中硼浓度的升高而下降,且随着营养液中硼浓度的增加,株高和地上鲜重受抑制程度加大。Liu等^[21]用水培法研究了两种嫁接脐橙(Citrange和Trifoliate orange)对硼的耐受性,发现在 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 硼培养液中它们的植株干重分别降低了7.1 g和8.9 g。Alpaslan和Gunes^[22]对番茄和黄瓜进行温室培养,发现在高硼胁迫下两种植物的干重明显下降。Ben-Gal和Shani^[23]发现在高硼条件下,土壤溶液中的硼每增加 $0.1\text{ mol}\cdot\text{m}^{-3}$,番茄的产量就会降低3.1%。Hobson等^[24]利用含硼土壤栽培扁豆(*Lens culinaris*)的品种Cassab发现,在土壤硼含量为 $15\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $25\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,种子产量分别降低51%和91%,每个豆荚平均结籽数量分别降至1.1和0.3(对照组为1.5)。

1.2 过量硼对植物生理机能的影响

在植物的正常生长发育过程中,硼参与调节许多重要的过程。硼能够促进细胞伸长和细胞分裂,并直接作用于细胞膜,影响蔗糖在韧皮部的运输;硼可以调节酚的代谢、提高豆科植物根瘤菌的固氮能力;硼对花粉萌发、受精,以及木质素的形成和疏导组织的分化均有重要作用。

然而,在高硼胁迫条件下,植物将面临巨大的氧化压力。高硼导致植物体内产生大量的 O_2^- 、 H_2O_2 、 $^1\text{O}_2$ 、 $\cdot\text{OH}$ 等活性氧自由基^[25],这些高破坏性的活性氧将启动膜脂过氧化作用,可造成膜系统的氧化损伤^[17]。Aftab等^[26]发现黄花蒿(*Artemisia annua* L.)在高硼胁迫下其体内的 H_2O_2 含量上升了14.6%,同时过氧化

物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)的含量分别由对照组的 10.21 、 $65.27 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 和 $1.42 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 上升到 18.76 、 $114.87 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 和 $2.07 \text{ U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 。这表明在一定程度上植物体内的抗氧化物和抗氧化酶能够缓解硼毒对植物的危害^[27]。

另外,高硼胁迫可能影响植物体内某些酶的活性,进而影响植物的生长代谢。Ardic 等^[28]用高硼介质进行鹰嘴豆(*C. arietinum*)种子萌发试验,发现高硼会降低谷胱甘肽还原酶的含量,影响种子的萌发率。陈庆榆等^[29]用 0.2% 、 0.4% 浓度的硼酸处理瓜叶菊(*Senecio hybridus*),发现其叶片中的硝酸还原酶活性降低,导致瓜叶菊利用氮素的能力减弱,氮代谢失调,花朵提早凋谢,叶片早衰,生育期缩短。Wang 等^[30]发现高硼引起黄瓜细胞中甲基酯酶(PME)和扩张蛋白活性增强,从而使黄瓜根伸长生长受到抑制。

高硼胁迫还会影响植物体的某些生理过程以及营养物质的运输和吸收利用。高硼会破坏植物的输导组织,导致木质素和木栓质在植物体内累积^[31],进而影响组织分生,导致植物生长过程停滞。另外,高硼胁迫还会影响植物叶面积和光合速率,进而影响光合产物在植物体内的分配和转运^[32]。宗毓铮等^[33]采用叶面喷施的方法培养紫苜蓿(*Medicago sativa* L.),发现高硼处理的光合速率比对照组降低 $0.80 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,叶片的瞬时水分利用效率下降 9% ,叶绿素含量降低了 27% ;同时,高硼阻碍了叶片光合作用合成的可溶性糖向茎的运输,叶片可溶性糖增加又抑制了光合速率的提高,导致苜蓿光合性能受到抑制。Sheng 等^[34]发现脐橙 Newhall 和 Skagg's Bonanza 在 $2.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 硼处理下,叶片光合速率、气孔导度和蒸腾速率分别降低 $49\% \sim 77\%$, $45\% \sim 63\%$ 和 $31\% \sim 49\%$ 。

1.3 硼污染对植物相关基因的影响

借助分子生物学技术,研究者发现硼能够调节或诱导植物体内某些基因的表达。2002年 Takano 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中首次鉴定出硼转运蛋白基因 BOR1,其在植物木质部对硼起外排作用。BOR1 属于重碳酸盐转运蛋白超家族(SLC4),包含 12 个外显子,10 个跨膜区域,704 个氨基酸^[35]。BOR1 在根的中柱中表达,定位在质膜上^[36]。有研究发现,硼转运蛋白 BOR1 在低硼条件下表达量升高,将硼从中柱鞘转运到木质部导管中,然后随蒸腾流输送到地上部分供应生长发育的需要^[37];而植物处于高硼环境中时,在植物体内就有 BOR1 蛋白的内吞和降解现象发生,导致该蛋白的积累受到抑制^[38]。植物通过外源硼的供应

与否以及供应量的多少来调控 BOR1 的合成与降解,从而控制硼在木质部中的运输,保证体内硼的稳态^[39]。

另外,拟南芥中 NIP 基因家族可能参与硼酸的转运,该家族含有 9 个基因。它们中的多数对转运的物质不特异,可以转运一些未电离的小分子,例如甘油、尿素和水^[40]。在拟南芥中 NIP 5;1 和 NIP6;1 是硼参与其生理活动的主要转运通道蛋白。NIP5;1 定位在质膜上,通过转录后调控根部对硼的吸收,在硼的吸收过程中主要把硼从根表面吸收到根内^[41]。而 NIP6;1 主要在地上部分的节间表达,特别是在维管组织的韧皮部^[42]。它们在高硼胁迫下表达量均发生相应的变化,以调节植物体内的硼含量,缓解硼毒对植物的危害。

高硼能够诱导拟南芥根部和叶片中某些基因的表达^[43]。例如 González-Fontes 等^[44]发现基因 At1g03770 为锌指基因家族(Zinc finger family)的转录因子,它能够影响下游基因的表达,调节高硼胁迫下植物的生理反应。Pang 等^[45]通过 GUS 染色和 RT-PCR 分析发现,高硼胁迫会诱导拟南芥体内水通道蛋白 AtTIP;5 的基因表达。AtTIP;5 通过参与植物细胞中的液泡区室化效应实现硼的转运来减少硼在细胞质中过度积累产生的毒害。因此,在植物体内过表达水通道蛋白 AtTIP;5 基因对缓解高硼胁迫对植物的毒害有重要意义。

2 高硼土壤的植物修复

利用植物修复高硼土壤,狭义上,是通过植物的吸收、转化、挥发等作用降低土壤中硼的含量。广义上,还可以通过筛选耐受性(抗性)强的植物,使其在高硼土壤上生长,达到植被恢复的目的。目前,关于降低土壤硼含量的研究,仍主要集中在利用植物的吸收、富集作用方面。无论哪种修复方式,植物对硼具有较强的耐受性是一个先决条件。一类植物是通过限制其自身对硼的吸收利用,或者限制硼从植物根系转移至地上部(一般硼对植物地上部的毒害作用更大),从而在一定程度上减轻硼毒害,这种植物体内一般不会富集大量硼;另一类植物是本身具有特殊的耐受机制,同时又能吸收富集高浓度的硼,这类植物对于植物修复来说更具实用价值,因为可以通过收获植物的方式移除土壤中过量的硼。

2.1 高耐受性植物筛选

为了找出能够耐受高硼的植物,研究者进行了大

量的筛选试验。Kaur 等^[46]通过水培和土壤栽培试验区分出了芜菁(*Brassica rapa*)对硼的耐受型和敏感型,发现耐受型芜菁 WWYSarson 和 Local 两个品种能够在硼含量为 $54 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤中生长,而且耐受型芜菁的地上部对硼的吸收明显低于敏感型。de Viana 等^[47]在硼胁迫条件下对不同植物种子进行了萌发、存活和生长试验,发现粉蓝烟草(*Nicotiana glauca*)、紫苜蓿(*Medicago sativa*)和蓝花楸(*Jacaranda mimosifolia*)为耐硼植物。Aydın 和 Çakır^[48]研究发现,有根状茎的植物石茅(*Sorghum halepense* (L.) Pers.)、香附子(*Cyperus rotundus* L.)和狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)能够耐受 $30 \text{ mg B} \cdot \text{kg}^{-1}$,比由种子萌发的反枝苋(*Amaranthus retroflexus* L.)、稗(*Echinochloa Crus-gali* L.)和藜(*Chenopodium album* L.)对硼的耐受性更强。Babaoglu 等^[49]发现,丝石竹属植物 *Gypsophila sphaerocephala* Fenzl ex Tchihat. 能够在总硼为 $8\,900 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效硼为 $277 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤中生长,表现出对硼的超强耐受性。Stiles 等^[50]通过水培试验对比碱茅(*Puccinellia distans*)和丝石竹属植物 *Gypsophila arrostil* 发现,培养液中硼浓度超过 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,*G. arrostil* 就会死亡;而碱茅在硼浓度大于 $1\,250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时仍可以存活。本文作者参与的另一项研究还发现,尽管同为碱茅,不同地区的变种对硼的耐受性差别很大,其中美国种(耐受 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)比土耳其种(耐受 $1\,250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)耐受能力低很多^[51]。

2.2 高富集植物筛选

已有研究表明,能够富集硼的植物种类不多,而且植物的富集能力有一定的差别。Asada 等^[52]研究了在含硼量为 $480 \sim 550 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤中垂序商陆(*Phytolacca Americana*)、三裂叶豚草(*Ambrosia trifida*)和鸭跖草(*Commelina communis*)对硼的富集效率,发现这些植物中硼的浓度比土壤中高 2~3 倍。Robinson 等^[53]发现,杂交白杨(*Poplar* sp.)地上部分对硼的富集能力可以达到数百 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,叶片中硼的含量可达 $845 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。此外,Del-Campo Marín 和 Oron^[54]采用硼浓度为 $0.3 \sim 10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的溶液在室外培养膨胀青萍(*Lemna gibba*)12 天后,发现该植物体内的硼含量可以达到 $930 \sim 1\,900 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,因而认为膨胀青萍可以应用于生态工程处理高硼污水。Stiles 等^[50]发现,源自土耳其的碱茅(*P. distans*)体内硼含量可以高达 $6\,000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,约是 Babaoglu 等^[49]报道的该地区高(硼)富集植物 *G. sphaerocephala* 体内最高硼含量(叶片中 $3\,300 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)的两倍。

植物的不同部位对硼的富集能力也存在一定差别。Sasmaz^[55]通过对土耳其 Keban 地区的斑地锦(*Euphorbia maculate*)、毛蕊花(*Verbascum cheiran-thifolium*)和胶黄芪(*Astragalus gummifer*)的地上部和根中硼的浓度检测,发现被测植物体内的硼含量比土壤中高数倍,三种植物根中硼的含量分别为 25、70 和 $69 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,而地上部硼的含量为 75、115 和 $77 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,总体地上部含量大于根部。类似地,Aydın 和 Çakır^[48]发现,在土壤硼为 $30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的条件下,石茅、香附子和狗牙根地上部的硼累积量分别达到 321、329 和 $398 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,明显高于其根部的硼累积量 69、95 和 $151 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。Babaoglu 等^[49]通过测定土耳其某硼矿附近 *G. sphaerocephala* 不同部位的硼含量,发现该植物种子中硼含量可达 $2\,093 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,叶子中硼含量甚至达到 $3\,345 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

2.3 转基因技术的应用

已有的研究表明,要找出既可以在高硼地区生长,又能够在其体内富集大量硼以利于进行土壤修复的植物,并非一件容易的事,需要开展大量的筛选工作。鉴于这种困难,有不少研究者寄希望于对植物进行基因改造来提高植物对硼的耐受和富集能力^[56]。

对植物吸收和转运硼机制的了解,成为利用转基因手段提高植物对硼耐受和富集能力的理论基础。研究表明,可以通过在植物体内植入硼的外转运基因,并控制其表达以提高植物对硼毒的耐受性。例如野生型拟南芥对硼运输能力较强,但是向培养体系中加入高剂量的硼时,拟南芥对硼的外转运能力会在数小时内得到抑制^[37],Takano 等^[36]通过酵母功能互补试验初步证明 BOR1 在植物体内对硼起外排作用,将硼外转运蛋白 BOR1 基因植入拟南芥中会增强植物在高硼条件下对硼的外排能力,从而缓解高硼对植物的危害。在高硼条件下,BOR1 蛋白的累积是受转录后调节的,可以通过蛋白的内吞和降解避免高硼毒害^[35]。有最新研究认为,在高硼胁迫时丙氨酸(K590A)可以代替赖氨酸 590 来更好地实现 BOR1 蛋白的泛素化,这种泛素化作用对内在的 BOR1 进入多泡体并在液泡中降解以缓解硼毒害这一过程起着至关重要的作用^[57]。另外,有研究证明拟南芥和羽扇豆(*Lupinus Linn.*)体内的一些转录基因编码和核糖体蛋白质参与硼耐受响应^[58]。

为了解决高硼毒害对农作物产量的影响,研究者获得了几个与硼吸收和转运外排的相关基因。例如,2006 年 Miwa 等^[59]发现了 BOR1 的同源基因 BOR4,

该基因主要在根系表皮细胞外层表达。在硼毒胁迫下,BOR4 蛋白表达升高,将吸收的硼外排到土壤介质中,从而减轻硼毒害。过表达 BOR4 基因的转基因植株对硼毒的耐受性明显高于野生型植株。Sutton 等^[60]通过图位克隆技术从大麦中分离了 BOR1 的同源基因 Bot1,其耐受硼胁迫的机理是将体内的硼通过根尖表皮细胞和叶尖外排。耐性品种 Sahara 较敏感品种中具有更多的 Bot1 拷贝。Emebiri 等^[61]将耐硼毒的分子辅助标记转运等位基因从大麦品种 Sahara 3771 中转入适宜在南澳大利亚地区生长的二棱大麦(two rowed barley)中,结果表明转入该基因的大麦可以在高硼环境中生长,并在一定程度上提高了产量。

另外,Unver 等^[62]通过对硼超富集植物钝叶石头花(*Gypsophila perfoliata* L.)叶片中的基因进行分析发现,DD3Bor39 基因能够在高硼胁迫下调节植物体的生长代谢,降低硼毒对植物的危害。该研究指出,钝叶石头花叶片中还有很多参与硼富集和耐受性的基因有待进一步研究来确定,进而为硼污染的植物修复提供有力的依据。

3 展望

迄今为止,关于硼对植物的毒害和耐受机制,经大量研究已经有了一些较合理的解释。Stiles 等^[50]总结了高耐受性植物的三个可能的机制:(1)限制植物体内硼的累积,包括限制吸收或主动外排;(2)抑制硼从根系向茎叶转运;(3)植物组织本身对高浓度硼的适应能力。Reid^[63]总结了近 20 年关于硼转运蛋白基因的研究后认为,对硼外排转运蛋白基因的过表达,是提高硼耐受性的主要机制。然而,这一领域仍然存在不少问题需要解决,今后应在以下几个方面加强研究:

(1)进一步研究硼毒害对植物生理机能的影响。例如,对于硼如何干扰植物细胞结构形成,以及代谢过程,目前仍缺乏令人信服的证据^[63]。多数研究集中在硼毒害对植物硝态氮还原的影响,而硼毒害如何影响铵态氮的同化(涉及谷氨酸盐合成酶/谷氨酸合成酶循环和谷氨酸脱氢酶),目前还不清楚^[64]。

(2)研究外界因素对植物对硼耐受机制的影响。例如,何种环境因素对植物耐硼进化产生重要影响?目前尚未确认何种外界因素能够控制或影响硼转运子的表达,这将是一个令人振奋的研究方向,对作物分子育种方面的应用具有重要意义^[3]。

(3)加强农作物以外植物(特别是可用于污染修

复的植物)的研究。近年来,与硼毒害、硼耐受性相关的研究多数集中在农作物上,报道比较多的有小麦、大麦、番茄和花椰菜等。也有少数报道涉及可用于高硼土壤修复的植物种类,包括草本和树木(如白杨^[52]),但总的来说还远远不够。

(4)超富集植物的筛选和培育研究。目前,已发现的硼超富集植物种类有限,建议从高硼土壤背景值地区进行初选后再进一步筛选;此外,通过生物技术培育硼超富集植物的理论还不成熟,转入基因 BOR1 及其同源基因 Bot1、AtNIP5 和 AtBOR4 等如何被调控,遗传性是否稳定等科学问题亟待解决^[62]。

(5)探索盐分、水分胁迫和硼毒害的联合作用机制。硼污染多出现在高盐碱和干旱少雨地区,因此植物常常同时受到高盐、干旱和硼毒害三种胁迫。Reid^[63]认为,令植物(作物)同时耐受三种胁迫,将是一件困难的任务。在此背景下,研究三者的交互作用机制,具有重要的理论和现实意义。

(6)研究缓解植物硼毒害的因素和相关机理。通过人为调节环境因素缓解植物硼毒害,是近年来的一个新的努力方向。有人尝试了磷^[65]、硅^[66]、锌^[67]、钙^[68]等营养元素对植物受硼毒害的缓解作用,也有人试验了硫化氢^[30]、茉莉酸甲酯^[69]和菌根真菌^[70]的效用。但总的来看,这些研究还有待于进一步深入。

参考文献:

- [1] Shorrocks V M. The occurrence and correction of boron deficiency[J]. *Plant Soil*, 1997, 193: 121-148.
- [2] Camacho-Cristóbal J J, Rexach J, González-Fontes A. Boron in plants: Deficiency and toxicity[J]. *Integ Plant Biol*, 2008, 50 (10): 1247-1255.
- [3] Schnurbusch T, Hayes J, Sutton T. Boron toxicity tolerance in wheat and barley: Australian perspectives[J]. *Breeding Sci*, 2010, 60: 297-304.
- [4] Yau S K, Ryan J. Boron toxicity tolerance in crops: A viable alternative to soil amelioration[J]. *Crop Sci*, 2008 48: 854-865.
- [5] Parks J L, Edwards M. Boron in the environment[J]. *Crit Rev Env Sci Tec*, 2005, 35: 81-114.
- [6] 王春利,邢小茹,吴国平,等. 宽甸土壤及部分农作物中硼的分布及污染分析[J]. 中国环境监测, 2003, 19(5): 4-7.
WANG Chun-li, XING Xiao-ru, WU Guo-ping, et al. Analyses of boron distribution and pollution in soil and some crops in Kuandian[J]. *Environmental Monitoring in China*, 2003, 19(5): 4-7.
- [7] Smith T E, Grattan S R, Grieve C M, et al. Salinity's influence on boron toxicity in broccoli: I. Impacts on yield, biomass distribution, and water use[J]. *Agr Water Manage*, 2010, 97: 777-782.
- [8] Hutchinson G L, Viets F G. Detoxification of boron in plants with triisopropanolamine[J]. *Soil Sci*, 1969, 108: 217-221.
- [9] 刘 鹏. 硼胁迫对植物的影响及硼与其它元素关系的研究进展[J]. 农业环境保护, 2002, 21(4): 372-374.

- LIU Peng. Effects of stress of boron on plants and interaction between boron and other elements[J]. *Agro-environmental Protection*, 2002, 21(4): 372-374.
- [10] 祖艳群, 林克惠. 硼在植物体中的作用及对作物产量和品质的影响[J]. 云南农业大学学报, 2000, 15(4): 353-363.
- ZU Yan-qun, LIN Ke-hui. The role of boron in plants and its effect on the yield and quality of crops[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2000, 15(4): 353-363.
- [11] Brown P H, Hu H, Roberts W G. Occurrence of sugar alcohols determines boron toxicity symptoms of ornamental species[J]. *J Amer Soc Sci*, 1999, 124: 347-352.
- [12] Yermiyahu U, Ben-Gal A. Boron toxicity in grapevine[J]. *Hort Sci*, 2006, 41: 1698-1703.
- [13] Roessner U, Patterson J H, Forbes M G, et al. An investigation of boron toxicity in barley using metabolomics[J]. *Plant Physiol*, 2006, 142: 1087-1101.
- [14] 卢涛, 徐强, 杨利伟. 不同供硼水平对绿豆植株形态和生长发育的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25(2): 67-70, 76.
- LU Tao, XU Qiang, YANG Li-Wei. Effects of different boron concentration on the morphology and growth of mung bean[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2007, 25(2): 67-70, 76.
- [15] 刘术新, 郑海峰, 丁枫华, 等. 18种蔬菜品种对硼毒害敏感性的研究[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(10): 2017-2022.
- LIU Shu-xin, ZHENG Hai-feng, DING Feng-hua, et al. The sensitivity of 18 vegetable species to boron toxicity[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28(10): 2017-2022.
- [16] Reid R J, Hayes J E, Post A, et al. A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants[J]. *Plant Cell Environ*, 2004, 25: 1405-1414.
- [17] Ardic M, Sekmen A H, Turkan I, et al. The effects of boron toxicity on root antioxidant systems of two chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars[J]. *Plant Soil*, 2009, 314: 99-108.
- [18] 尹钧, Pall J G, 任江萍, 等. 土壤硼毒对小麦生长的影响[J]. 华北农学报, 2002, 17(4): 77-81.
- YIN Jun, Pall J G, REN Jiang-ping, et al. Effect of soil boron toxicity to wheat growth[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2002, 17(4): 77-81.
- [19] Nable R O, Bañuelos G S, Paull J G. Boron toxicity[J]. *Plant Soil*, 1997, 193: 181-198.
- [20] Lee C W, Choi J M, Pak C H. Micronutrient toxicity in seed Geranium (*Pelargonium × hortorum* Bailey)[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1996, 121: 77-82.
- [21] Liu G D, Jiang C C, Wang Y H. Distribution of boron and its forms in young "Newhall" navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two root-stocks in response to deficient and excessive boron[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57: 93-104.
- [22] Alpaslan M, Gunes A. Interactive effects of boron and salinity stress on the growth, membrane permeability and mineral composition of tomato and cucumber plants[J]. *Plant Soil*, 2001, 236: 123-128.
- [23] Ben-Gal A, Shani U. Water use and yield of tomatoes under limited water and excess boron[J]. *Plant Soil*, 2003, 256: 179-186.
- [24] Hobson K, Armstrong R, Nicolas M. et al. Response of lentil (*Lens culinaris*) germplasm to high concentrations of soil boron[J]. *Euphytica*, 2006, 151: 371-382.
- [25] Molassiotis A, Sotiropoulos T, Tanou G, et al. Boron-induced oxidative damage and antioxidant and nucleolytic responses in shoot tips culture of the apple rootstock EM9 (*Malus domestica* Borkh)[J]. *Environ Exp Bot*, 2006, 56: 54-62.
- [26] Aftab T, Khan M M A, Idrees M, et al. Boron induced oxidative stress, antioxidant defence response and changes in artemisinin content in *Artemisia annua* L.[J]. *J Agron Crop Sci*, 2010, 196: 423-430.
- [27] Gunes A, Inal A, Adak M S, et al. Effect of drought stress implemented at pre- or postanthesis stage on some physiological parameters as screening criteria in chickpea cultivars[J]. *Russ J Plant Physiol*, 2008, 55: 59-67.
- [28] Ardic M, Sekmen A H, Tokur S, et al. Antioxidant responses of chickpea plants subjected to boron toxicity[J]. *Plant Biology*, 2009, 11(3): 328-338.
- [29] 陈庆榆, 张远兵, 翟福勤. 硼对瓜叶菊生长的影响[J]. 中国林副特产, 2005, 74(1): 10-12.
- CHEN Qing-yu, ZHANG Yuan-bing, ZHAI Fu-qin. Effect of boron on the growth of *Senecio hybridus*[J]. *Forest By-Product and Speciality in China*, 2005, 74(1): 10-12.
- [30] Wang B L, Shi L, Li Y X, et al. Boron toxicity is alleviated by hydrogen sulfide in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings[J]. *Planta*, 2010, 231: 1301-1309.
- [31] Ghanati F, Morita A, Yokota H. Induction of suberin and increase of lignin content by excess boron in tobacco cells[J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2002, 48: 357-364.
- [32] Loomis W D, Durst R W. The chemistry and biology of boron[J]. *Bio-Factors*, 1992, 3: 229-239.
- [33] 宗毓铮, 王雯玥, 韩清芳, 等. 喷施硼肥对紫花苜蓿光合作用及可溶性糖源库间运转的影响[J]. 生物学报, 2010, 36(4): 665-672.
- ZONG Yu-zheng, WANG Wen-yue, HAN Qing-fang, et al. Effects of different levels of boron fertilizer on alfalfa photosynthesis and source-sink translocation of soluble carbohydrate in alfalfa[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(4): 665-672.
- [34] Sheng O, Zhou G F, Wei Q J, et al. Effects of excess boron on growth, gas exchange, and boron status of four orange scion-rootstock combinations[J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2010, 173: 469-476.
- [35] 夏金婵, 何奕骐. 植物对硼元素的吸收转运机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, 25(8): 702-707.
- XIA Jin-chan, HE Yi-Kun. Mechanisms of boron transport in plants[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 25(8): 702-707.
- [36] Takano J, Noguchi K, Yasumori M, et al. *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading[J]. *Nature*, 2002, 420: 337-340.
- [37] 何建新. 植物对硼吸收转运机理的研究进展[J]. 中国沙漠, 2008, 28(2): 266-273.
- HE Jian-xin. Review on research of absorption and translocation mechanism of boron in plants[J]. *Journal of Desert Research*, 2008, 28(2): 266-273.
- [38] Miwa K, Takano J, Omori H, et al. Plants tolerant of high boron levels

- [J]. *Science*, 2007, 318: 1417.
- [39] 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.
- [40] Wallace I S, Roberts D M. Distinct transport selectivity of two structural subclasses of the nodulin-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporin channels[J]. *Biochemistry*, 2005, 44 (51): 16826–16834.
- [41] 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.
- [42] Tanaka M, Fujiwara T. Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants[J]. *Pflügers Arch*, 2008, 456 (4): 671–677.
- [43] Kasajima I, Fujiwara T. Identification of novel *Arabidopsis thaliana* genes which are induced by high levels of boron[J]. *Plant Biotech*, 2007, 24: 355–360.
- [44] González-Fontes A, Rexach J, Navarro-Gochicoa M T, et al. Is boron involved solely in structural roles in vascular plants?[J]. *Plant Signal Behav*, 2008, 3: 24–26.
- [45] Pang Y Q, Li L J, Ren F, et al. Overexpression of the tonoplast aquaporin AtTIP5;1 conferred tolerance to boron toxicity in *Arabidopsis*[J]. *J Genet Genomics*, 2010, 37: 389–397.
- [46] Kaur S, Nicolas M E, Ford R, et al. Selection of *Brassica rapa* genotypes for tolerance to boron toxicity[J]. *Plant Soil*, 2006, 285:115–123.
- [47] de Viana M L, Albarracín Franco S. Experiment tolerance to boron of the plant species *Nicotiana glauca*, *Jacaranda mimosifolia*, *Tecoma stans*, *Medicago sativa*, *Spinacea oleracea* in Argentina[J]. *Rev Biol Trop*, 2008, 56(3): 1053–1061.
- [48] Aydın M, Çakır F. Research on weed species for phytoremediation of boron polluted soil[J]. *Afr J Biotechnol*, 2009, 8(18): 4514–4518.
- [49] Babaoglu M, Gezgun S, Topal A, et al. *Gypsophila sphaerocephala* Fenzl ex Tehihat: a boron hyperaccumulator plant species that may phytoremediate soils with toxic B levels [J]. *Turk J Bot*, 2004 (28): 273–278.
- [50] Stiles A R, Bautista D, Atalay E, et al. Mechanisms of boron tolerance and accumulation in plants: A physiological comparison of the extremely boron-tolerant plant species, *Puccinellia distans*, with the moderately boron-tolerant *Gypsophila arrostil*[J]. *Environ Sci Technol*, 2010, 44, 7089–7095.
- [51] Stiles A R, Liu C G, Kayama Y, et al. Evaluation of the boron tolerant grass, *Puccinellia distans*, as an initial vegetative cover for the phytoremediation of a boron-contaminated mining site in southern California[J]. *Environ Sci Technol*, 2011, 45, 8922–8927.
- [52] Asada M, Parkpian P, Horiuchi S. Remediation technology for boron and fluoride contaminated sediments using green plants[J]. *J ASTM Int*, 2006, 3: 304–310.
- [53] Robinson B H, Green S R, Chancerel B. Poplar for the phytomanagement of boron contaminated sites[J]. *Environ Pollut*, 2007, 150: 225–233.
- [54] Del-Campo Marín C M, Oron G. Boron removal by the duckweed *Lemna gibba*: A potential method for the remediation of boron-polluted waters[J]. *Water Res*, 2007, 41: 4579–4584.
- [55] Sasmaz A. Translocation and accumulation of boron in roots and shoots of plants grown in soil of low boron concentration in Turkey's Keban Pb–Zn mining area[J]. *Int J Phytoremediat*, 2008, 10: 302–310.
- [56] Kaur S, Ford R, Nicolas M, et al. Genetics of tolerance to high concentrations of boron in *Brassica rapa*[J]. *Euphytica*, 2008, 162: 31–38.
- [57] Kasai K, Takano J, Miwa K, et al. High Boron-induced ubiquitination regulates vacuolar sorting of the BOR1 borate transporter in *Arabidopsis thaliana*[J]. *J Biol Chem*, 2011, 286: 6175–6183.
- [58] Herrera-Rodríguez M B, Gonzalez-Fontes A, Rexach J, et al. Role of boron in vascular plants and response mechanisms to boron stresses[J]. *Plant Stress*, 2010, 4(S2): 115–122.
- [59] Miwa K, Takano J, Fujiwara T. Improvement of seed yields under boron-limiting condition through overexpression of BOR1, a boron transporter for xylem loading in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant J*, 2006, 46: 1084–1091.
- [60] Sutton T, Baumann U, Hayes J, et al. Boron toxicity tolerance in barley arising from efflux transporter amplification[J]. *Science*, 2007, 318: 1446–1449.
- [61] Emebiri L C, Michael P, Moody D B. Enhanced tolerance to boron toxicity in two-rowed barley by marker-assisted introgression of favourable alleles derived from Sahara 3771[J]. *Plant Soil*, 2009, 314: 77–85.
- [62] Unver T, Bozkurt O, Akkaya M S. Identification of differentially expressed transcripts from leaves of the boron tolerant plant *Gypsophila perfoliata* L.[J]. *Plant Cell Rep*, 2008, 27:1411–1422.
- [63] Reid R. Can we really increase yields by making crop plants tolerant to boron toxicity?[J]. *Plant Science*, 2010, 178: 9–11.
- [64] Cervilla L M, Blasco B, Ríos J J, et al. Response of nitrogen metabolism to boron toxicity in tomato plants[J]. *Plant Biology*, 2009, 11: 671–677.
- [65] Kaya C, Tuna A L, Dikilitas M, et al. Supplementary phosphorus can alleviate boron toxicity in tomato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 121: 284–288.
- [66] Inal A, Pilbeam D J, Gunes A. Silicon increases tolerance to boron toxicity and reduces oxidative damage in barley[J]. *J Plant Nutr*, 2009, 32: 112–128.
- [67] Günes A, Alpaslan M, Çikili Y, et al. The effect of zinc on alleviation of boron toxicity in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* L.)[J]. *Turk J Agric For*, 2000, 24: 505–509.
- [68] Turan M A, Taban N, Taban S. Effect of calcium on the alleviation of boron toxicity and localization of boron and calcium in cell wall of wheat[J]. *Not Bot Hort Agrobot Cluj*, 2009, 37(2): 99–103.
- [69] Aftab T, Khan M M A, Idrees M, et al. Methyl jasmonate counteracts boron toxicity by preventing oxidative stress and regulating antioxidant enzyme activities and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* L.[J]. *Protoplasma*, 2011, 248: 601–612.
- [70] Sonmez O, Aydemir S, Kaya C. Mitigation effects of mycorrhiza on boron toxicity in wheat (*Triticum durum*) plants[J]. *New Zeal J Crop Hort*, 2009, 37: 99–104.