

植物对硼元素的吸收与转运

夏金婵*

河南中医学院基础医学院, 郑州450008

摘要: 硼是植物生长所必须的微量元素。近年来, 人们对硼在植物中的吸收与转运机制研究取得较大进展。本文就植物中硼进入细胞的途径、植物对缺硼和硼毒害耐性的遗传调控以及在细胞与组织中硼的定向转运等方面的研究概况进行了综述。在细胞水平, 植物通过转运蛋白的极性定位实现对硼的吸收与转运; 在植株水平, 植物通过木质部与韧皮部实现硼在不同组织与不同发育阶段的转运分配。

关键词: 拟南芥; 硼; *BOR*基因; *NIP*基因

Uptake and Transport of Boron in Plants

XIA Jin-Chan*

School of Basic Medicine, Henan University of Traditional Chinese Medicine, Zhengzhou 450008, China

Abstract: Boron (B) is an essential nutrient for plant growth. In recent years, people have made great progress in the study of the absorption and transport mechanism of boron in plants. In this paper, pathway for boron entry into cell, the genetic regulation of the tolerance of boron deficiency and boron toxicity in plants, and directional transport of boron in cells and tissues were reviewed. At the cellular level, the uptake and transport of boron is realized by the polar localization of the plant. And at the whole plant level, the plants achieve the transfer of boron in different tissues and different stages of development through the xylem and phloem.

Key words: *Arabidopsis*; boron; *BOR* genes; *NIP* genes

硼是植物生长发育所必需的微量元素。在植物中硼主要以硼-糖复合物的形式存在于细胞壁中(Hu和Brown 1994), 参与细胞壁的形成, 并通过芹菜糖残基与鼠李半乳糖醛酸聚糖复合物相连影响细胞膜的稳定性(O'Neill等2004)。硼不仅参与植物的营养生长过程, 而且在花器官的发育过程中也具有重要的作用。硼缺乏严重影响花粉的萌发与生长, 使到达胚珠的花粉管数量有所减少, 还可抑制花粉母细胞进行四分体分化, 导致花粉粒不能正常发育(Iwai等2006)。在农业生产上, 适合作物生长的硼浓度范围很窄, 在东南亚及中国的东南部, 雨水带走了土壤中的硼, 造成了硼的缺失, 半干旱地区或灌溉水中硼含量过高则存在着硼的毒害问题(Miwa等2007)。土壤中硼含量过低可抑制根的伸长, 减少叶面积; 而硼含量过高可使叶片的尖部和周边萎黄, 对植物产生毒害, 降低作物的产量与品质(Miwa等2007)。近几年随着分子生物学技术的快速发展, 人们对植物中硼的研究取得了突破性进展, 本文主要叙述了植物对硼的吸收与转运调控机制。

1 硼进入植物细胞的三种途径

目前认为硼进出细胞大概有三种途径: (1)硼通过被动的双向扩散的方式通过脂双层分子。植物所需的矿物营养元素除硼外都是以离子的形式被吸收利用的, 所带电荷降低了细胞膜的通透性。由于在自然界中硼元素是以不带电荷的硼酸形式存在, 导致细胞膜对其的通透性大大增加, 硼被动的扩散方向只取决于细胞膜内外硼的浓度差。例如, 在藻类细胞中研究证明硼的通透性($4 \times 10^{-7} \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$)是钠离子($3 \times 10^{-8} \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$)的10倍, 尿素($1 \times 10^{-7} \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$)的4倍(Stangoulis等2001)。(2)通过选择性与非选择性离子通道的被动扩散。研究表明在南瓜的根部施加通道蛋白抑制剂能够抑制硼的吸收过程, 吸收率降低50%左右(Dordas和Borwn 2001); 在大麦的根部施加弱酸或代谢抑制剂也会降低硼的吸收, 是由于弱酸或代谢抑制剂能够降

收稿 2015-05-26 修定 2015-08-12

资助 河南中医学院博士科研基金(BSJJ2010-35)

* 通讯作者(E-mail: epsalon@163.com; Tel: 18625568634)。

低通道蛋白的活性(Bramley等2010); 由于尿素与硼的分子大小相似, 当环境中存在尿素时通过竞争抑制也能降低硼的吸收(Dordas和Borwn 2001)。这些都表明膜上的一些转运硼的通道蛋白的确参与了植物中硼的吸收过程。(3)主动的外排过程。尽管硼能以被动运输的形式进入细胞, 但植物的某些组织中硼的含量仍低于外部环境, 这说明植物中存在硼的外排机制。例如, 大麦能够保持内部硼的浓度是环境中的一半, 当施加代谢抑制剂时, 这种植物体内外的硼浓度差随即消失, 由此可见这种硼的外排是需要能量的, 是主动运输(Hayes和Reid 2004)。

2 植物中硼的转运蛋白

研究表明转运蛋白参与了植物对硼的吸收与转运过程(表1)。这些蛋白的存在对植物在自然条件下的生长是十分必要的, 其在低浓度下帮助植物吸收硼, 而在毒害时外排硼。在拟南芥中研究发现参与硼吸收与转运的蛋白有通道蛋白NIP (NOD26-like intrinsic proteins)、TIP (tonoplast intrinsic proteins)和转运体BOR。水通道蛋白At-NIP5;1参与低硼条件下硼的吸收过程(Takano等2006); AtTIP5;1定位在液泡膜上, 参与高硼条件下硼向液泡的转运过程(Pang等2010); AtBOR是一类硼的外向转运体, 拟南芥基因组中共有7个同源基因(Takano等2005)。

随着研究的深入, 在其他物种中也发现了一些硼的转运蛋白。水稻中的OsNIP3;1与AtNIP5;1类似, 参与低硼条件下根对硼的吸收过程(Hanaoka等2014)。膜内在蛋白OsPIP2;4和OsPIP2;7在高硼胁迫条件下参与硼的外排过程(Kumar等2014)。水稻基因组中含有4个BOR的同源基因, OsBOR1参与硼的吸收和向木质部的运输, 低硼条件下在内皮层与外皮层表达(Nakagawa等2007); OsBOR4参与花粉的萌发, 主要在花药中表达(Tanaka等2014)。大麦中的HvBOR2与小麦中的TaBOR2是硼的外向转运体, 参与高硼胁迫条件下硼的外排过程(Reid 2007)。玉米的RTE是硼的一个外向转运体, 与AtBOR1具有同源性, 主要在中柱周围的细胞膜上表达, 对玉米的花序与穗的正常发育至关重要(Chatterjee等2014); TLS1 (ZmNIP3;1)是硼的一个通道蛋白, 参与玉米营养与生殖生长过程,

两者的双突变体在低硼条件下花序发育缺陷的表型严重程度与外界硼的浓度正相关(Durbak等2014; Leonard等2014)。油菜是需硼量高且对硼反应敏感的作物, 油菜的硼营养状况会对其营养生长与生殖生长, 甚至品质产生显著的影响, Sun等(2012)的研究发现油菜中有6个*AtBOR1*的同源基因, 其中*BnBOR1;1c*与*BnBOR1;2a*受低硼胁迫的诱导。

另外, 植物中硼的转运蛋白还有以下特点。首先研究表明BOR类型的转运体是需要消耗能量, 质子梯度所含有的电化学能可能驱动了该过程。这三方面的证据, 第一, 在大麦和酵母中硼的外排过程能够增加胞内氢离子浓度(Hayes和Reid 2004); 第二, 硼的外向转运体属于Slc4 (Solute Carrier 4)家族, 该家族的成员都表现出共转运的特性, 在动物细胞中一般与钠离子共转运, 在植物细胞中一般是氢离子(Reid等2000); 第三, 在酵母与大麦中硼的外排过程不受钠离子、氯离子和重碳酸盐的影响(Jennings等2007), 进一步证明了氢离子参与了硼的外排共转运过程, 但是硼的外排过程导致胞内pH的变化, 植物如何保证胞内pH的稳定还需要进一步研究。其次研究证明这些通道蛋白并非专一转运硼的, 也转运其他底物。例如, Os-NIP2;1 (Lsi)是一个推测的硅转运体, 但是当在蛙卵细胞中表达时也能够转运尿素和硼, 硼和尿素的存在并不影响对硅的转运活性, 证明该离子通道最基本的功能是转运硅(Mitani等2008)。大多数硼的通道蛋白表达量不受外界硼浓度的调控, 这也说明这些通道蛋白最基本的功能不是转运硼元素的。

3 低硼条件下参与硼吸收过程的转运蛋白

硼的水溶性很高, 在雨水充足的地区土壤中硼很容易随水流丢失造成含量过低。目前已在拟南芥中证实低硼条件下转运蛋白BOR1、BOR2与NIP5;1共同完成硼的吸收过程(Takano等2010)。

拟南芥的AtBOR1是第一个被发现的BOR类硼转运体, 其主要在成熟的内皮层和根尖细胞(没有内皮层)中表达(Takano等2002), *AtBOR2*与*AtBOR*是同源基因, 主要在表皮表达而不在内皮层, *AtBOR2*与*AtBOR1*在定位上互补(Miwa等2013)。在低硼条件下AtBOR1缺失突变体不能实

表1 植物中硼的转运蛋白

Table 1 Boron transporters in plants

转运蛋白	类型	特点	参考文献
AtBOR1	外向转运体	低硼条件下把硼转运到木质部, 外界硼含量充足时被降解	Takano等2002
AtBOR2	外向转运体	参与硼在根部的径向运输, 在低硼条件下参与根细胞的伸长	Miwa等2013
AtBOR3	外向转运体	在地上部分的表达量更多	Miwa等2005
AtBOR4	外向转运体	把硼从表皮转运到植物体外	Miwa等2007
AtBOR5		在根与地上部分都有表达	Miwa等2005
AtBOR6		在生殖组织中表达	Miwa等2005
AtBOR7		在生殖组织中表达	Miwa等2005
AtNIP5;1	通道	在低硼条件下表达量升高, 把硼转运到根部	Takano等2006
AtNIP6;1	通道	在低硼条件下参与硼在地上部分的运输	Tanaka等2008
AtTIP5;1	通道	定位在液泡膜, 受高硼诱导	Pang等2010
OsBOR1	外向转运体	硼从土壤转运到木质部, 低硼条件下在内皮层与外皮层表达	Nakagawa等2007
OsBOR2	外向转运体	在根中的表达量高于地上部分	Tanaka等2013
OsBOR3	外向转运体	在子房与胚芽中的表达量较高	Tanaka等2013
OsBOR4	外向转运体	参与花粉管的形成, 主要在花药中表达	Tanaka等2013
OsNIP2;1	通道	参与植物的抗高硼过程	Schnurbusch等2010
OsNIP3;1	通道	在根的外皮层与中柱, 及叶片的维管束与中柱鞘细胞中表达, 参与低硼条件下根对硼的吸收与硼在地上部分的分布过程	Tanaka 2014
OsPIP2;4	通道	高硼条件下根部的表达量上调, 地上部分的表达量下调, 在拟南芥中过表达这些基因增强对高硼胁迫的抗性, 但组织中硼的含量并没有发生变化	Kumar等2014
OsPIP2;7			
HvBOR2	外向转运体	把硼转运到细胞壁, 在高硼胁迫下表达量下调, 可能参与抗高硼过程	Reid 2007
(HvBOT1)			Sutton等2007
HvNIP2;1	通道	定位在皮层与表皮细胞外侧的膜上, 硅的运输体, 参与植物的抗高硼过程	Schnurbusch等2010
(HvLsi1)			
HvPIP1;3	通道	能增加酵母对硼的吸收能力	Fitzpatrick等2009
HvPIP1;4	通道	能增加酵母对硼的吸收能力	Fitzpatrick等2009
TaBOR2	外向转运体	把硼转运到细胞壁, 在高硼胁迫下表达量下调, 可能参与抗高硼过程	Reid 2007
TaBOR1.1	外向转运体	受低硼胁迫的诱导	Leaunghitikanachana等2013
TaBOR1.2	外向转运体	根部受低硼胁迫的诱导	Leaunghitikanachana等2013
TaBOR1.3	外向转运体	高硼胁迫下表达量下调	Leaunghitikanachana等2013
RTE	外向转运体	在中柱周围的细胞中表达, 定位在质膜, 参与玉米花序与穗的发育	Chatterjee等2014
TLS1	通道	参与玉米的营养与生殖生长	Durbak等2014
(ZmNIP3;1)			Leonard等2014
BnBOR	外向转运体	BnBOR1;1c与BnBOR1;2a受低硼胁迫的诱导	Sun等2012
ZmPIP1	通道	参与硼的吸收过程	Dordas和Brown 2001
VvBOR1	外向转运体	在葡萄的花与果实中表达量高	Perez-Castro等2012
CmBOR1	外向转运体	在根部的表达量最高, 地上部分的表达受低硼诱导, 高硼条件下表达量不下调	Canon等2013

现硼从根部向地上部分的转运, 生长受到抑制, 但是, 当外界硼含量充足时这种抑制就消失(Takano等2005)。在低硼条件下AtBOR1的表达量并不发生变化, 主要是通过转录后修饰调控其活性, 当硼的含量充足时AtBOR1就被降解(Takano等2005)。水稻的OsBOR1功能与AtBOR1相似, 但在内外皮层都有表达, 在低硼条件下OsBOR1缺失突变体的生长受到严重的抑制(Nakagawa等2007), 进一步说明BOR1在低硼条件下植物对硼的吸收转运过程

中的重要性。

拟南芥的AtNIP5;1是一个转运硼的通道蛋白, 属于主要的内在蛋白(MIP)家族(Takano等2006)。根据植物中MIPs蛋白的亚细胞定位和序列同源性可以分为四类: (1) PIP (plasma membrane intrinsic proteins)定位于质膜上; (2) TIP定位在液泡膜上; (3) NIP, NOD26定位在大豆根瘤共生体膜上; (4) SIP (small and basic intrinsic proteins)是一类碱性的小分子量内在蛋白(Zardoya 2005)。其中NIP亚家

族对转运底物的专一性不高,可以转运水、甘油等物质(Maurel 2007)。AtNIP5;1主要在根冠、分生区和伸长区的表皮细胞中表达,参与把硼从根的表面吸收到根内(Takano等2006)。在低硼的情况下该基因的缺失突变体生长受到抑制,体内的硼含量下调(Takano等2006)。AtNIP5;1定位在细胞的一个侧面,可能与AtBOR1共同实现硼通过共质体途径向木质部的转运(Takano等2006)。在高硼条件下通过降解*AtNIP5;1*的mRNA降低其活性(Takano等2010)。低硼诱导*AtNIP6;1*表达量升高,其缺失突变体在低硼条件下的生长受到抑制,幼嫩组织中硼的含量下降(Tanaka等2008)。研究表明其主要在地上部分的节间表达,特别是微管组织的韧皮部,因此,AtNIP6;1可能参与了硼在植物体中的分布过程,特别是幼嫩组织(Tanaka等2008)。

4 高硼条件下参与硼吸收过程的转运蛋白

比较单子叶植物(大麦)、双子叶植物(拟南芥)和淡水藻类发现,在环境中硼的含量只要达到 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ [$150 \sim 200 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ (DW)]时,对其生长的抑制就可达到40%~60%(Reid等2004)。高硼胁迫可导致植物叶片的坏死、DNA双链断裂(Sakamoto等2011)。植物避免硼毒害的主要方法是降低组织中硼的含量,早期在小麦与大麦中的研究认为植物的抗硼能力与通过抑制吸收降低组织中的硼含量正相关,最近的研究认为是通过增强硼的外排能力实现的(Hayes和Reid 2004)。植物可通过两种途径降低硼含量。首先可通过硼的外向转运体。在拟南芥中AtBOR4是一个硼的外向转运体,在高硼胁迫下参与硼的外排过程,高表达能够增强植物的抗硼能力(Miwa等2007)。该基因与*AtBOR1*不同,在高硼条件下不降解(Miwa等2007)。相比之下,AtNIP5;1也参与植物在低硼条件下硼的吸收过程,但外界环境中硼的含量充足时其mRNA通过5' UTR区被降解。把其5' UTR区敲除后形成的突变体,在高硼条件下体内的硼含量增高表现出硼的毒害(Tanaka等2011)。另外,在大麦中研究发现其抗硼能力与一个水通道蛋白HvNIP2;1的表达量降低有关(Schnurbusch等2010)。通过分析两种不同抗性的大麦品种,发现一个*BOR1*的同源基因*Bot1* (*Hv-BOR2*)参与硼的外排过程(Sutton等2007),其在根中表达量最高。即使有许多膜转运

蛋白参与了该过程,但是还不清楚这些转运体的功能是否专一,因为除了小麦中*TaBOR1.2*,没有其他转运蛋白基因受高硼胁迫的诱导(Leaungthitikanachana等2013)。其次可以通过把多余的硼储存在液泡中降低对植物的伤害。AtTIP5;1是定位在液泡膜上的一个硼通道蛋白,在高硼条件下把胞质中的硼转运到液泡,降低对植物的毒害(Pang等2010)。过表达*AtTIP5;1*能够提高对高硼的抗性,生长加快,伴随叶片中的硼含量增加,其受高硼诱导,在下胚轴与叶片中表达(Pang等2010)。

5 参与植物生殖生长过程的硼转运蛋白

硼对植物生殖生长过程的影响比对营养生长过程的影响更加明显,但是长期以来在花器官中硼转运蛋白的活性很少受到关注。水稻中的硼转运蛋白OsBOR4特异地在花组织中表达,其缺失严重影响花粉管的生长(Tanaka等2013)。在葡萄中硼的缺失将降低坐果率,花期转运蛋白VvBOR1在花组织中的表达量上调,与果实中硼的积累量正相关(Perez-Castro等2012)。种子中硼的积累对种子的萌发与早期生长至关重要,实验证明在低硼条件下去掉水稻种子的胚乳将抑制幼苗的生长,证明胚乳是硼的一个重要储存部位(Uraguchi和Fujiwara 2011)。

6 在植物组织与细胞中硼的定向转运

植物可以通过共质体和质外体两种途径实现硼在植物中的再分配。在质外体途径中,蒸腾作用可以驱动溶解在水中的元素在植物体内的再分配,通过木质部快速实现远距离的运输,硼毒害的症状最先表现在叶的边缘与顶端,此处也是木质部微管的末端(Oertli 1993)。硼在韧皮部的运输主要取决于硼所形成的复合物分子,韧皮部转运能力强的物种,光合作用的产物主要是与硼高亲和的糖醇类(Brown和Hu 1996),相反则主要是与硼亲和力和低的蔗糖(Stangoulis等2010)。因此,在硼缺乏的情况下,分生组织与幼嫩叶片最先受到伤害(Hu和Brown 1994; EI-Motaium等1994)。在植物中硼的移动性与其他元素相比属于中等,移动性不是很强,一般情况下伤害在缺少硼时最先表现在幼嫩组织。但是在一些物种中,例如苹果,在硼缺乏的情况下体内硼的分布还是相当均匀的,是因为这些物种能产生大量的糖醇与硼结合从而被运输

到韧皮部, 因此能够产生大量糖醇的物种对硼的缺乏都有一定的抗性(Brown和Hu 1996)。

那么植物是如何实现硼在组织细胞中的不同分布? 研究表明硼转运蛋白基因的表达模式和定位不同实现了硼的定向转运。AtBOR1与AtBOR2主要定位在面向中柱的细胞膜上, 而在相反的一面则较少(Miwa等2013), 这与它们的功能把硼运送到中柱进而运送到地上部分是一致的。AtBOR1的极性定位与其蛋白的胞质环上含有较多的酪氨酸残基有关, 当用丙氨酸替代酪氨酸残基时, 其极性定位随即消失(Takano等2010)。AtNIP5;1定位在细胞向外的一面, 与AtBOR1和AtBOR2通过共质体途径共同把硼从根的表面运送到中柱, 相反AtBOR4定位在表皮细胞面向土壤的一面, 把硼转运到土壤中, 当其过表达时能提高拟南芥的抗性。HvNIP2;1定位在中柱、皮层和表皮细胞的最外层, 起到吸收硼的作用, 因此在高硼条件下其表达量下调(Schnurbusch等2010)。HvBOR2和TaBOR2的极性定位还有待进一步研究。

7 展望

目前的研究只证明了植物可以通过改变硼转运蛋白的活性适应外界环境中硼浓度的变化, 而植物是如何通过代谢来保护植物对抗硼的胁迫, 以及如何实现硼在花器官中的转运与利用的, 我们还不清楚。液泡膜对硼的透性很小(Dordas等2000), 在硼含量较低时将有利于把硼控制在胞质中进而转到细胞壁, 在硼毒害时通过转运体把硼转运到液泡中降低对胞质的毒害。液泡占细胞体积的90%左右, 这种调控机制对细胞来说是很重要的。AtTIP5;1定位在液泡膜上, 过表达能够增强对高硼胁迫的抗性(Pang等2010), 但是对液泡及其上的硼转运体在调控胞内硼的浓度方面的作用机制还需要进一步的研究, 也是今后研究的重点。当土壤中硼的含量过低时, 我们可以通过施肥来弥补, 但当土壤中的硼含量过高时就会对植物造成毒害, 而且一般情况下土壤中硼的含量高时盐的含量也高, 我们很难通过改变一个硼转运蛋白实现作物产量的增加, 如何通过生物学手段提高作物的抗硼能力也是急需解决的一个问题。

参考文献

Bramley H, Turner NC, Turner DW, Tyerman SD (2010). The con-

trasting influence of short-term hypoxia on the hydraulic properties of cells and roots of wheat and lupin. *Funct Plant Biol*, 37 (3):183~193

Brown PH, Hu H (1996). Phloem mobility of boron is species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species. *Ann Bot*, 77 (5): 497~506

Canon P, Aquea F, Rodriguez-Hoces de la Guardia A, ArceJohnson P (2013). Functional characterization of *Citrus macrophylla* *BOR1* as a boron transporter. *Physiol Plant*, 149 (3): 329~339

Chatterjee M, Tabi Z, Galli M, Malcomber S, Buck A, Muszynski M, Gallavotti G (2014). The boron efflux transporter ROTTEN EAR is required for maize inflorescence development and fertility. *Plant Cell*, 26 (7): 2962~2977

Dordas C, Brown PH (2001). Evidence for channel mediated transport of boric acid in squash (*Cucurbita pepo*). *Plant Soil*, 235 (1): 95~103

Dordas C, Chrispeels MJ, Brown PH (2000). Permeability and channel-mediated transport of boric acid across membrane vesicles isolated from squash roots. *Plant Physiol*, 124 (3): 1349~1362

Durbak AR, Phillips KA, Pike S, O'Neill MA, Mares J, Gallavotti A, Malcomber ST, Gassmann W, Mcsteen P (2014). Transport of boron by the *tassel-less1* aquaporin is critical for vegetative and reproductive development in maize. *Plant Cell*, 26 (7): 2978~2995

El-Motaium R, Hu H, Brown PH (1994). The relative tolerance of six *Prunus* rootstocks to boron and salinity. *J Am Soc Horticult Sci*, 119: 1169~1175

Fitzpatrick KL, Reid R (2009). The involvement of aquaglyceroporins in transport of boron in barley root. *Plant Cell Environ*, 32 (10): 1357~1365

Hanaoka H, Uruguchi S, Takano J, Fujiwara T (2014). OsNIP3;1, a rice boric acid channel, regulates boron distribution and is essential for growth under boron-deficient conditions. *Plant J*, 78 (5): 890~902

Hayes JE, Reid RJ (2004). Boron tolerance in barley is mediated by efflux of B from the roots. *Plant Physiol*, 136: 3376~3382

Hu H, Brown PH (1994). Localization of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin (evidence for a structural role of boron in the cell wall). *Plant Physiol*, 105 (2): 681~689

Iwai H, Hokura A, Oishi M, Chida H, Ishii T, Sakai S, Satoh S (2006). The gene responsible for borate cross-linking of pectin rhamnogalacturonan-II is required for plant reproductive tissue development and fertilization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (44): 16592~16597

Jennings ML, Howren TR, Cui J, Winters M, Hannigan R (2007). Transport and regulatory characteristics of the yeast bicarbonate transporter homolog Bor1p. *Am J Physiol Cell Physiol*, 293: C468~C476

Kumar K, Mosa K, Chhikara S, Musante C, White J, Dhankher O (2014). Two rice plasma membrane intrinsic proteins, OsPIP2;4 and OsPIP2;7, are involved in transport and providing tolerance to boron toxicity. *Planta*, 239 (1): 187~198

Leaunthitikanhanchana S, Fujibe T, Tanaka M, Wang S, Sotta N, Takano J, Fujiwara T (2013). Differential expression of three *BOR1*

- genes corresponding to different genomes in response to boron conditions in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Physiol*, 54 (7): 1056~1063
- Leonard A, Holloway B, Guo M, Rupe M, Yu G, Beatty M, Zastrow-Hayes G, Meeley R, Llaca V, Butler K et al (2014). *tassel-less1* encodes a boron channel protein required for inflorescence development in maize. *Plant Cell Physiol*, 55 (6): 1044~1054
- Maurel C (2007). Plant aquaporin: novel functions and regulation properties. *FEBS Lett*, 581 (12): 2227~2236
- Mitani N, Yamaji N, Ma J (2008). Characterization of substrate specificity of a rice silicon transporter, Lsi1. *Pflugers Arch*, 456 (4): 679~686
- Miwa K, Takano J, Fujiwara T (2005). Roles of BOR1 paralogs in boron transport in *Arabidopsis thaliana*. In: Li CJ (ed). *Plant Nutrition for Food Security, Human Health and Environmental Protection*. Tsinghua University Press, Beijing, 124~125
- Miwa K, Takano J, Omori H, Seki M, Shinozaki K, Fujiwara T (2007). Plants tolerant of high boron levels. *Science*, 318 (5855): 1417
- Miwa K, Wakuta S, Takada S, Ide K, Takano J, Naito S, Omori H, Matsunaga T, Fujiwara T (2013). Roles of BOR2, a boron exporter, in cross linking of Rhamnogalacturonan II and root elongation under boron limitation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (4): 1699~1709
- Nakagawa Y, Hanaoka H, Kobayashi M, Miyoshi K, Miwa K, Fujiwara T (2007). 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. *Plant Cell*, 19 (8): 2624~2635
- Oertli JJ (1993). The mobility of boron in plants. *Plant Soil*, 155~156: 301~304
- O'Neill MA, Ishii T, Albersheim P, Darvill AG (2004). Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate crosslinked cell wall pectic polysaccharide. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 109~139
- Pang Y, Li L, Ren F, Lu P, Wei P, Cai J, Xin L, Zhang J, Chen J, Wang X (2010). Overexpression of the tonoplast aquaporin AtTIP5;1 conferred tolerance to boron toxicity in *Arabidopsis*. *J Genet Genomics*, 37 (6): 389~397
- Pérez-Castro R, Kasai K, Gainza-Cortés F, Ruiz-Lara S, Casaretto JA, Peña-Cortés H, Tapia J, Fujiwara T, González E (2012). *VvBOR1*, the grapevine ortholog of *AtBOR1*, encodes an efflux boron transporter that is differentially expressed throughout reproductive development of *Vitis vinifera* L. *Plant Cell Physiol*, 53 (2): 485~494
- Reid R (2007). Identification of boron transporter genes likely to be responsible for tolerance to boron toxicity in wheat and barley. *Plant Cell Physiol*, 48 (12): 1673~1678
- Reid RJ, Hayes JE, Post A, Stangoulis JCR, Graham RD (2004). A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants. *Plant Cell Environ*, 27 (11): 1405~1414
- Reid RJ, Mimura T, Ohsumi Y, Walker NA, Smith FA (2000). Phosphate uptake in *Chara*: membrane transport via Na/Pi cotransport. *Plant Cell Environ*, 23 (2): 223~228
- Sakamoto T, Inui Y, Uruguchi S, Yoshizumi T, Matsunaga S, Mastui M, Umeda M, Fukui K, Fujiwara T (2011). Condensin II alleviates DNA damage and is essential for tolerance of boron overload stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3533~3546
- Schnurbusch T, Hayes J, Hrmova M, Baumann U, Ramesh SA, Tyerman SD, Langridge P, Sutton T (2010). Boron toxicity tolerance in barley through reduced expression of the multifunctional aquaporin *HvNIP2;1*. *Plant Physiol*, 153 (4): 1706~1715
- Stangoulis JCR, Reid RJ, Brown PH, Graham RD (2001). Kinetic analysis of boron transport in *Chara*. *Planta*, 213 (1): 142~146
- Stangoulis J, Tate M, Graham R, Bucknall M, Palmer L, Boughton B, Reid R (2010). The mechanism of boron mobility in wheat and canola phloem. *Plant Physiol*, 153 (2): 876~881
- Sun J, Shi L, Zhang C, Xu F (2012). Cloning and characterization of boron transporters in *Brassica napus*. *Mol Biol Rep*, 39 (2): 1963~1973
- Sutton T, Baumann U, Hayes J, Collins NC, Shi BJ, Schnurbusch T, Hay A, Mayo G, Pallotta M, Tester M et al (2007). Boron-toxicity tolerance in barley arising from efflux transporter amplification. *Science*, 318 (5855): 1446~1449
- Takano J, Noguchi K, Yasumori M, Kobayashi M, Gajdos Z, Miwa K, Hayashi H, Yoneyama T, Fujiwara T (2002). *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading. *Nature*, 420 (6913): 337~340
- Takano J, Miwa K, Yuan L, von Wirén N, Fujiwara T (2005). Endocytosis and degradation of BOR1, a boron transporter of *Arabidopsis thaliana*, regulated by boron availability. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (34): 12276~12281
- Takano J, Tanaka M, Toyoda A, Miwa K, Kasai K, Fuji K, Onouchi H, Naito S, Fujiwara T (2010). Polar localization and degradation of *Arabidopsis* boron transporters through distinct trafficking pathways. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (11): 5220~5225
- Takano J, Wada M, Ludewig U, Schaaf G, von Wirén N, Fujiwara T (2006). The *Arabidopsis* major intrinsic protein NIP5;1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. *Plant Cell*, 18 (6): 1498~1509
- Tanaka M, Takano J, Chiba Y, Lombardo F, Ogasawara Y, Onouchi H, Naito S, Fujiwara T (2011). Boron-dependent degradation of *NIP5;1* mRNA for acclimation to excess boron conditions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3547~3559
- Tanaka M, Wallace IS, Takano J, Roberts DM, Fujiwara T (2008). NIP6;1 is a boric acid channel for preferential transport of boron to growing shoot tissues in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20 (10): 2860~2875
- Tanaka N, Uruguchi S, Fujiwara T (2014). Exogenous boron supplementation partially rescues fertilization defect of *Osbor4* mutant. *Plant Signal Behav*, 9 (3): 28356
- Tanaka N, Uruguchi S, Saito A, Kajikawa M, Kasai K, Sato Y, Nagamura Y, Fujiwara T (2013). Roles of pollen-specific boron efflux transporter, OsBOR4, in the rice fertilization process. *Plant Cell Physiol*, 54 (12): 2011~2019
- Uruguchi S, Fujiwara T (2011). Significant contribution of boron stored in seeds to initial growth of rice seedlings. *Plant Soil*, 340 (1-2): 435~442
- Zardoya R (2005). Phylogeny and evolution of the major intrinsic protein family. *Biol Cell*, 97 (6): 397~414