

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.50767

刘亚林, 吴秀文, 闫磊, 杜晨晴, 姜存仓. 植物硼钙效应及其在细胞壁中互作机制的研究[J]. 植物科学学报, 2018, 36(5): 767-773

Liu YL, Wu XW, Yan L, Du CQ, Jiang CC. Research progress on the effect of boron and calcium on plants and the interaction mechanism in the cell wall[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(5): 767-773

植物硼钙效应及其在细胞壁中互作机制的研究

刘亚林, 吴秀文, 闫磊, 杜晨晴, 姜存仓*

(华中农业大学微量元素研究中心, 资源与环境学院, 武汉 430070)

摘要: 植物营养元素之间存在着相互作用, 其作用机理一直是相关学者研究的重点。硼是植物必需的营养元素, 近年来, 有关硼与其它元素之间的相关性研究已取得了一系列成果。本文综述了国内外关于植物在不同硼、钙条件下的形态发育、代谢组学、细胞壁果胶网络中的交联机制等方面的研究进展, 并对如何充分利用代谢组学手段探究硼钙之间相互作用的机制以及硼钙互作对植物生长发育的调控作用, 尤其是两者在细胞壁的互作机制方面的研究进行了展望。

关键词: 硼; 钙; 细胞壁; 代谢组学

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)05-0767-07

Research progress on the effect of boron and calcium on plants and the interaction mechanism in the cell wall

Liu Ya-Lin, Wu Xiu-Wen, Yan Lei, Du Chen-Qing, Jiang Cun-Cang*

(Microelement Research Center, Huazhong Agricultural University, College of Resources and Environment, Wuhan 430070, China)

Abstract: Interactions between plant nutrient elements and the mechanism of action have been the focus of important research. Boron (B) is an essential element for plants. In recent years, research on the correlation between boron and other elements has achieved a series of results. This article reviews the current research progress on plant morphology, metabonomics, and the cross-linking mechanism in the cell wall pectin network under different B and calcium (Ca) conditions. Furthermore, the use of metabonomics in determining the interaction mechanism between B and Ca on plant growth and development, especially research on the interaction mechanism between the two in the cell wall, are also prospected.

Key words: Boron; Calcium; Cell wall; Metabonomics

硼和钙是植物生长发育所必需的元素^[1], 硼在植物细胞壁的合成、细胞伸长和分裂、酶活性、激素代谢等方面发挥重要作用^[2, 3], 而钙在植物细胞膜和细胞壁的稳定、酶的调控、渗透调节等方面也具有重要作用^[4]。细胞壁是植物细胞最大的钙库, 壁中钙离子 (Ca^{2+}) 浓度远大于胞内, 可达 1 ~ 5 mmol/L, 其与酸性果胶交联形成稳定的

“蛋壳”结构, 使细胞壁的机械强度增大^[5]。硼也主要存在于细胞壁上, 缺硼时细胞壁上硼含量可达 98%。硼酸盐与果胶的磷酸酯残基交联形成多糖鼠李半乳糖醛酸 II (dRG-II-B), 是硼最重要的功能之一, 在稳定细胞壁结构方面具有重要意义^[6, 7]。研究表明, 钙在果胶网络中作为粘合剂可将果胶多糖(Pectic polysaccharides, PGA)连结成 PGA 长

收稿日期: 2018-03-04, 退修日期: 2018-05-04。

基金项目: 国家自然科学基金项目(41271320); 中央高校基本科研业务费专项资金(2017PY055)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41271320) and Fundamental Research Funds for the Central Universities (2017PY055).

作者简介: 刘亚林 (1994-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物营养与施肥 (E-mail: liuyalin@webmail.hzau.edu.cn)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: jcc2000@mail.hzau.edu.cn)。

链, 硼酸则以 dRG-II-B 的形式形成 PGA 长链的支链, 且聚合度越高, 果胶结构越稳定^[8]。由于硼钙之间存在着十分重要的关系, 关于硼钙元素之间存在的协同与拮抗作用已有报道^[9, 10], 研究硼钙之间的互作关系对于揭示硼钙之间的互作机理, 合理施用肥料, 提高养分利用率等方面具有十分重要的作用。本文旨在对上述相关生理方面的研究进行总结与展望, 以期为后续硼钙互作的机制研究提供新的思路。

1 硼、钙及其比例对植物生长发育的影响

高等植物硼、钙之间关系的研究始于 Brenchley, 其与 Warington 一起发现了硼对植物生长的必要性后便开始了硼与其他元素之间互作的研究^[11]。Reeve^[12]等研究发现, 缺硼条件下水培番茄 (*Lycopersicon esculentum* Miller), 钙的施入会加重番茄植株缺硼的症状, 但会减轻高硼条件下的毒害症状, 且硼、钙与腐植酸的配合施用能够显著提高番茄的株高、果数、单果重及产量^[13]。随着研究的深入, 硼、钙之间的相关性进一步明确, 科学家提出了钙硼比 (Ca/B) 的概念用来反映植物体内硼元素的丰缺, 并相继确定了番茄^[14]、萝卜 (*Raphanus sativus* L.)^[15] 等植物生长合适的 Ca/B 比例。以萝卜为例, 其体内钙离子浓度随 Ca/B 比的减少而减少, 表现出正相关性, 地上部、地下部干物重及总干物重均随 Ca/B 比的不同而发生变化, 结果表明, 当喷施 Ca/B 比为 500:1 时, 萝卜能获得最大的生物产量, 比值过大或过小均会使产量下降^[15]。

我国对于硼、钙之间关系的研究起步较晚, 王火焰等^[16]在研究甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 时发现硼钙之间存在着特殊的关系, 不同硼效率的甘蓝型油菜品种对高、低浓度钙的响应有所不同。通过对甘蓝型油菜悬浮细胞的研究发现, 植株在不同硼、钙处理的培养基中培养一段时间后, 其细胞的鲜重、细胞数目、外观颜色、颗粒大小、扩增系数等都发生了明显变化^[17]; 邱超等^[18]研究发现, 适宜的硼、钙肥料配比比单施硼、钙肥料对常山胡柚 (*Citrus changshanensis* cv. Macfad) 的增产效果更加显著, 且能提高果实的品质; 杨苞梅等^[19]对荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 的研究也发现, 在钙浓度一定时, 合理喷施硼砂能够提高荔枝的坐

果数、坐果枝条数及产量; 同时施用钙钼硼肥也可对落花生 (*Arachis hypogaea* Linn.) 主茎、侧枝及叶片的生长和干物质的积累产生抑制作用^[20], 但配施钙锰硼肥对地稔 (*Melastoma dodecandrum* Lour.) 分枝数、开花结果数和干物质含量均有明显促进作用^[21]; 董瑞文等^[22]对苹果树 (*Malus domestica* Mill.) 叶面喷施硼、钙发现均能促进叶片和果实中总糖的积累, 但对淀粉含量的影响不大。

研究表明, 高硼毒害可使植物老叶边缘或尖端失绿、坏死, 生活力降低, 延缓果实发育、抑制植株生长、降低果实重量、产量和大小^[23]。对小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的研究发现, 硼施用量分别在 10、20 mg/kg 时 (均为硼毒胁迫) 可导致小麦的地上部、地下部干物质积累下降, 但施钙后对此状况有显著缓解, 干物质积累量上升^[24]。硼、钙等元素的协同毒害会使茶 (*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.) 的根系活力以及光合速率降低, 新梢数减少并降低对其他元素的吸收^[25]。刘桂东等^[26]研究发现, 缺硼条件下, 纽荷尔脐橙 (*Citrus sinensis* cv. Newhall) 幼苗上部叶螯合态硼含量下降程度显著高于其他部分, 原生质体硼差异不明显, 表明螯合态硼对响应缺硼症状发挥着关键作用。缺硼时植物叶片伸长和根伸长均受到抑制, 植株的顶端优势、花器官发育、果实和种子形成也受到抑制^[27, 28], 这不仅影响了作物的产量, 还降低了品质。缺硼条件下增加钙供应会加剧缺硼症状^[29], Herrer 等^[30]通过转录分析表明在缺硼条件下钙离子通道蛋白基因 *CNGC19*, 转运蛋白基因 *ACA*、*CAX*, 钙调素样蛋白基因 *CMLs* 和 Ca^{2+} 依赖型蛋白激酶基因 *CPKs* 表达显著上调, 影响了胞内钙离子水平和钙离子的信号转导过程, 这是 Ca^{2+} 相关基因响应硼缺乏最有力的证据之一。但硼钙互作对于其他方面的影响, 如对植物生物量、根系指标、生长发育等指标的影响以及产生此现象的机制尚有待进一步研究。

2 硼、钙引起植物体内生理代谢变化

植物生长状况的变化取决于其内部发生的一系列生理代谢反应。研究表明, 缺硼或硼毒害都会对植物的光合作用, 乙烯、IAA 等激素的代谢, 代谢相关酶的活性, 维管组织分化, 抗氧化酶系统等代谢相关活动, 以及开花响应、花粉管的生长发育、

花药形成等生殖生长活动产生显著影响^[23, 27, 31]。 Ca^{2+} 在植物应对逆境胁迫,酶活性的调控,激素代谢、光合代谢等植物生命活动中也发挥重要作用^[32, 33]。研究发现,不同的硼、钙配施会对葡萄(*Vitis vinifera* L.)叶片叶绿素含量, SOD、POD、CAT 酶的活性产生显著影响^[34]。以下针对近年来有关作物代谢组学研究取得的部分成果进行总结。

代谢组学是继基因组学和蛋白质组学之后,一门新兴的“组学”,它针对某一生物或细胞在特定生理时期内所有低分子量代谢产物同时进行定性和定量分析^[35]。Roessner 等^[36]利用代谢组学的方法研究了耐硼型大麦(*Hordeum vulgare* L. cv. ‘Sahara’)和硼敏感型大麦(*H. vulgare* cv. ‘Clipper’)在高硼条件下代谢物的变化,通过对植株根和叶代谢图谱的分析,表明 α -酮戊二酸、奎宁酸、糖类、氨基酸等代谢物的水平与对照相比均出现显著差异,揭示了2个不同基因型大麦品种代谢途径上的差异。Alves 等^[37]在缺硼条件下对白羽扇豆(*Lupinus albus* L.)体内代谢研究时发现,缺硼对植株糖代谢的影响较小,而对游离氨基酸的影响较大,可引起天冬氨酸、脯氨酸、 γ -氨基丁酸等逆境响应或信号传递相关物质含量的增加,但发现甘氨酸的含量下降。Liu 等^[38]利用代谢轮廓(Metabolic profile)分析揭示了缺硼导致脐橙中心代谢模式改变的作用机制,发现硼缺乏时,脐橙叶中积累的物质主要有氨基酸类(脯氨酸、L-鸟氨酸、赖氨酸),碳水化合物类(葡庚糖酸、岩藻糖),有机酸类(延胡索酸、草酸、奎宁酸),肌醇和异肌醇等,而氨基酸类(丝氨酸、天门冬酰胺),有机酸类(糖酸、柠檬酸、琥珀酸、莽草酸)和植物醇等物质的积累则减少,根和叶中淀粉的积累增多。结果表明中心代谢模式的改变可能是脐橙对硼缺乏的适应性反应。其后, Dong 等^[39]又研究了柑橘、砧木的根和叶对缺硼的不同代谢响应机理,发现叶中可溶性糖的积累可导致磷酸戊糖途径(Pentose phosphate pathway, PPP)发生变化,氨基酸的生物合成下降;根部游离氨基酸增多导致蛋白质合成减弱、莽草酸途径的产物发生改变导致了砧木根部发生畸形,这些都是植物应对硼缺乏的响应,研究结果揭示了硼缺乏时根和叶的差异性代谢响应,以及缺硼症状与代谢产物变化之间的关系。

迄今, Ca^{2+} 相关的代谢组学研究开展最深入的是钙作为第二信使与钙调蛋白(Calmodulin, CaM)之间相关性的研究。CaM 为 Ca^{2+} 最重要的受体之一,在一定条件下可以通过构象改变和活性变化形成 Ca^{2+} -CaM 复合物,识别并传递特异的 Ca^{2+} 信号至下游,引起细胞形态结构变化、靶酶构象发生变化、磷酸化级联反应、基因表达调控等化学反应,进而对植物的代谢进行调控^[40, 41]。随着研究的深入,学者们提出了 CaM 调节靶蛋白活性的几种模型,即:(1)自抑制结构域的释放^[42];(2)活性部位的重组^[43];(3)靶蛋白的二聚体化^[44]。随后又明确了 Ca^{2+} /CaM 介导的信号途径(蛋白的磷酸化和去磷酸化、基因转录调控、离子运输等), Ca^{2+} -CaM 与激素代谢、活性氧代谢之间的关系^[45],但关于钙离子在植物体内作用的代谢组学分析鲜有报道。

3 植物细胞壁中硼、钙的交联机制

植物细胞壁中含有大量果胶,它们存在于相邻细胞壁间的胞间层中,起着将细胞粘在一起的作用。完整的果胶结构包括:同型半乳糖醛酸聚糖(Homogalacturonan, HG)、木糖聚半乳糖醛酸(Xylogalacturonan, XGA)、芹半乳糖醛酸(Apiogalacturonan, AGA)、鼠李半乳糖醛酸 I (Rhamnogalacturonan I, RG-I)和鼠李半乳糖醛酸 II (Rhamnogalacturonan II, RG-II)^[46]。研究表明, Ca^{2+} 与 HG 形成(HG- Ca^{2+})复合物以及硼酸交联 RG-II 形成的 dRG-II-B 复合物共同作用,在维持细胞壁果胶网络交联和细胞壁稳定性方面发挥重要作用^[8]。

HG 在植物的高尔基体合成后分泌到细胞壁,是由 α -D-1,4 糖苷键连接多聚半乳糖醛酸残基(Galacturonic acid, GalA)所形成的长链聚合体,约占果胶总含量的 60%,该残基在 C₆ 羧基位置可被甲酯化^[47],多达 80% 的半乳糖残基在分泌前被甲酯化。一般来说,高甲基酯化度(Methyl-esterification, DM)的果胶分子(DM \geq 50%)可以直接以可溶性固体物的形式形成凝胶,而低甲基酯化度(DM < 50%)的果胶分子常与二价阳离子(如 Ca^{2+})一起形成凝胶物^[48]。JIM7 (表征高甲酯化的 HG)和 JIM5 (表征低甲酯化的 HG)抗体实验结果表明,甲基酯化度在细胞壁这个非常小的空间

尺度范围内可以发生变化^[49]。“蛋盒”模型常用来解释 HG-Ca²⁺ 的形成, HG 分子未甲酯化的半乳糖醛酸残基 (Non-methyl-esterified galacturonic acid, NM-GalA) 的 C₆ 位置带有大量负电荷, 可与 Ca²⁺ 结合形成稳定的 Ca²⁺-果胶凝胶物质^[50], 这些物质占据了植物细胞壁果胶总量的 70%。Ca²⁺-果胶网络通过“结合区” (Junction zones) 产生, 而每个“结合区”的形成又取决于 Ca²⁺ 与相邻果胶分子 NM-GalA 残基的结合数量, 因此 NM-GalA 在 Ca²⁺-果胶网络的形成和稳定方面起重要作用^[48]。

RG-II 是从生物源中分离出来的唯一含硼多糖, 其存在于所有的植物体中, 结构高度复杂和保守。RG-II 在植物细胞壁中普遍存在, 约占拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) 细胞壁聚合物的 8%, 其骨架带有 4 个不同侧链 (A ~ D) 的短而伸长的 HG, 共有 12 种不同的糖残基以超过 20 种方式联系在一起^[49]。1 个硼酸分子与 2 个 RG-II 分子 A 侧链的糖残基结合形成 dRG-II-B, 大量的 dRG-II-B 形成果胶多糖网络^[8]。Shi 等^[51] 的研究证明, 果胶网络和 Ca²⁺ 一起通过细胞黏附增强细胞壁的机械强度, 对拟南芥种子细胞的生长和发育起着重要作用。但最近有研究表明, 长期缺硼 (约 2 年) 条件下, 某些植物细胞仍能够产生包含大量单体 RG-II 的物质, 构成细胞壁的完整组成部分, 保证细胞正常活力。因此, dRG-II-B 在维持

细胞壁果胶网络稳定性方面的作用不大^[52], 但关于 dRG-II-B 的作用机制仍需大量工作来证实。

此外, 也有一些文章提出了硼、钙互作的假说, 即缺硼触发了钙离子的信号转导途径影响了植物体某些蛋白的合成从而导致植物体的代谢变化。由于阿拉伯半乳聚糖蛋白通常富含羟脯氨酸、丙氨酸、丝氨酸、苏氨酸及糖基磷脂酰肌醇膜锚, 可通过葡萄糖醛酸残基中的羧基结合 Ca²⁺ 作为潜在的分子内 Ca²⁺ 结合位点, 因此阿拉伯半乳聚糖蛋白可能是 Ca²⁺ 信号通路的关键组成部分。硼酸可以通过稳定糖基磷脂酰肌醇锚定到质膜参与阿拉伯糖半乳聚糖蛋白锚定进而影响 Ca²⁺ 的信号转导, 但结果尚未得到验证^[53]。硼、钙在植物体内的存在关系如图 1 所示。

4 展望

近年来, 虽然硼、钙之间关系的研究已取得较大进展, 但对其互作的微观机理研究仍然较少。随着作物种植结构的调整, 肥料使用以及土壤养分的变化, 营养元素之间相互关系的研究速度远滞后于现代农业的发展。随着科学技术的日新月异, 有关硼、钙之间关系的研究必将迎来新的发展。今后关于硼、钙生理方面的研究可以重点关注以下几个方面。(1) 硼、钙胁迫可以抑制根系的生长, 但其中的抑制机理, 例如是否因为抑制了细胞壁的生长或

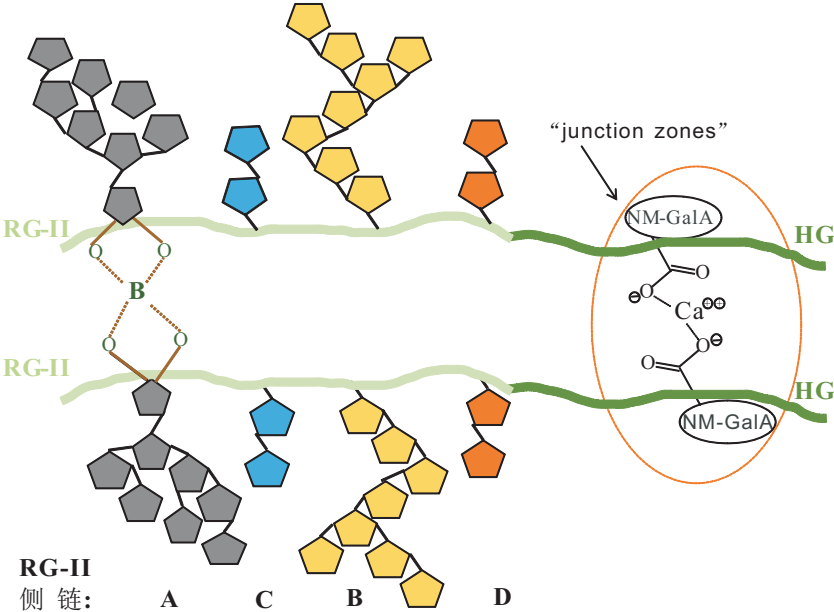


图 1 植物细胞壁果胶中硼、钙交联示意图 (根据 Funakawa 和 Miwa^[8] 以及 Caffall 等^[50] 修改)
Fig. 1 Schematic diagram of boron and calcium cross-linking in plant cell wall pectin
(modified from Funakawa and Miwa^[8] and Caffall et al^[49])

分化,或是硼、钙之间的相互作用失衡等原因而导致,学界尚没有统一的结论,仍需要进一步探究。

(2)依据现有代谢组学的技术手段,如气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)、液相色谱-质谱联用仪(LC-MS)、气相色谱-飞行时间质谱(GC × GC-(TOF)-MS)、精确质量数四级杆-飞行时间液质联用系统(UHPLC-QTOF/MS)等分别构建硼、钙在植物体内的代谢通路,找出他们的共同代谢途径,说明硼、钙代谢在植物体内的联系,可为调节植物体内的营养平衡,促进植物体正常生长方面的研究提供思路。(3)由于大量的硼、钙都结合在细胞壁,并在细胞壁发挥生理调控作用,因此应加强细胞壁中硼、钙作用机制的研究。

参考文献:

- [1] Islam MZ, Mele MA, Baek JP, Kang HM. Cherry tomato qualities affected by foliar spraying with boron and calcium [J]. *Hortic Environ Biotechnol*, 2016, 57(1): 46–52.
- [2] 董肖昌, 姜存仓, 刘桂东, 刘磊超, 吴礼树. 低硼胁迫对根系调控及生理代谢的影响研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2014, 33(3): 133–137.
Dong XC, Jiang CC, Liu GD, Liu LC, Wu LS. Advances on regulation and physiological metabolism of roots under the boron deficiency[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2014, 33(3): 133–137.
- [3] 焦晓燕, 杨治平, 赵瑞芬, 王立志. 硼对吡啶乙酸在植物体内运输的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 366–370.
Jiao XY, Yang ZP, Zhao RF, Wang LZ. Effects of boron on indole-3-acetic acid transportation in intact *Phaseolus aureus* plant [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(2): 366–370.
- [4] 周双云, 蒋晶, 高龙燕, 王令霞, 李绍鹏, 等. 不同浓度 CaCl_2 对盐胁迫下巴西蕉幼苗生理的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(3): 449–454.
Zhou SY, Jiang J, Gao LY, Wang LX, Li SP, et al. Effects of CaCl_2 concentration on physiology of Brazil banana seedling under NaCl stress [J]. *Chinese Journal of Applied and Environment Biology*, 2014, 20(3): 449–454.
- [5] Mccann MC, Shi J, Roberts K, Carpita NC. Changes in pectin structure and localization during the growth of unadapted and NaCl-adapted tobacco cells [J]. *Plant J*, 2010, 5(6): 773–785.
- [6] O'Neill MA, Ishii T, Albersheim P, Darvill AG. Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55(1): 109–139.
- [7] 杨玉华, 杜昌文, 吴礼树, 王运华. 不同硼效率甘蓝型油菜品种细胞壁中硼的分配[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(5): 339–343.
Yang YH, Du CW, Wu LS, Wang YH. Boron distribution in the cell wall in different boron efficiency rape cultivars (*Brassica napus*) [J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2002, 28(5): 339–343.
- [8] Funakawa H, Miwa K. Synthesis of borate cross-linked rhamnogalacturonan-II [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6(223): 223.
- [9] Wang HY, Wang YH, Du CW, Xu FS, Yang YH. Effects of boron and calcium supply on calcium fractionation in plants and suspension cells of rape cultivars with different boron efficiency [J]. *J Plant Nutr*, 2003, 26(4): 789–806.
- [10] López-Lefebvre LR, Rivero RM, García PC, Sánchez E, Ruiz JM. Boron effect on mineral nutrients of tobacco [J]. *J Plant Nutr*, 2002, 25(3): 509–522.
- [11] Yamauchi T, Hara T, Sonoda Y. Effects of boron deficiency and calcium supply on the calcium metabolism in tomato plant [J]. *Plant Soil*, 1986, 93(2): 223–230.
- [12] Reeve E, John W. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition [J]. *Soil Sci*, 1944, 57(1): 1–14.
- [13] Nasirpour M, Khoshghalb H, Nemati H, Ramezani M, Rahimi M. Effect of humic acid, calcium and boron foliar application on yield and quantitative traits of tomato [J]. *Agric Biol Res*, 2018, 34(2): 147–156.
- [14] Ekinci M, Esringü A, Dursun A, Yildirim E, Turan M, et al. Growth, yield, and calcium and boron uptake of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) as affected by calcium and boron humate application in green house conditions [J]. *Turk J Agric For*, 2015, 39: 613–632.
- [15] Tariq M, Mott CJB. Effect of applied calcium-boron ratio on the availability of each to Radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. *Sarhad J Agric*, 2007, 23(2): 357–364.
- [16] 王火焰, 王运华, 吴礼树. 不同硼效率甘蓝型油菜品种的硼钙营养效应[J]. *中国油料作物学报*, 1998, 20(2): 59–65.
Wang HY, Wang YH, Wu LS. Effects of boron-calcium nutrition on rape (*Brassica napus* L.) varieties with different boron efficiency [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 1998, 20(2): 59–65.
- [17] 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 HY, Wang YH. 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.
- [18] 邱超, 胡承孝, 谭启玲, 孙学成, 郑苍松. 钙、硼对常山胡

- 柚叶片养分、果实产量及品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(2): 459–467.
- Qiu C, Hu CX, Tan QL, Sun XC, Zheng CS. Effects of calcium and boron on leaf nutrition, fruit yield and quality of Changshanhuoyou (*Citrus changshanensis*) [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2016, 22(2): 459–467.
- [19] 杨苞梅, 李国良, 何兆桓, 周昌敏, 徐培智. 硼对荔枝果实产量和钙硼形态的影响[J]. 广东农业科学, 2016, 43(2): 71–76.
- Yang BM, Li GL, He ZH, Zhou CM, Xu PZ. Effect boron on Litchi yield and Ca-B forms [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2016, 43(2): 71–76.
- [20] 蒋春姬, 王宁, 王晓光, 吴迪, 赵凯能. 钙钼硼肥对花生生长发育及产量品质的影响[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(4): 524–531.
- Jiang CJ, Wang N, Wang XG, Wu D, Zhao KN. Effect of Ca, Mo and B fertilizer combined application on growth, development, yield and kernel quality of peanut [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2017, 39(4): 524–531.
- [21] 邱才飞, 钱银飞, 陈华玲, 彭火辉, 邵彩虹. 钙镁硼肥对人工栽培地稔生长的影响[J]. 南方农业学报, 2014, 45(4): 605–608.
- Qiu CF, Qian YF, Chen HL, Peng HH, Shao CH. Effects of calcium, magnesium and boron fertilizer on *Melastoma dodecandrum* Lour. artificial cultivation [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2014, 45(4): 605–608.
- [22] 董瑞文, 朱斌, 张新忠, 王忆, 吴婷. 叶施钙、硼对苹果果实糖含量及叶片矿质元素的影响[J]. 中国农业大学学报, 2016, 21(9): 57–67.
- Dong RW, Zhu B, Zhang XZ, Wang Y, Wu T. Effect of foliar B and Ca on fruit sugar and leaf minerals in apple [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2016, 21(9): 57–67.
- [23] Shah A, Wu X, Ullah A, Fahad S, Muhammad R, et al. Deficiency and toxicity of boron: Alterations in growth, oxidative damage and uptake by citrange orange plants [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2017, 145(6): 575–582.
- [24] Turan MA, 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]. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 2009, 37(2): 99–103.
- [25] 姚文涛, 陶吉寒, 宋鲁彬, 田丽丽, 刘腾飞. 钙、锰、铝及与硼的协同胁迫对茶树的毒害效应[J]. 植物生理学报, 2015, 51(11): 1867–1872.
- Yao YT, Tao JH, Song LB, Tian LL, Liu TF. Poison effects of synergistic stress of calcium, manganese, aluminum and boron on tea plant [J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(11): 1867–1872.
- [26] 刘桂东, 胡萍, 张婧卉, 周高峰, 曾钰, 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 GD, Hu P, Zhang JH, Zhou GF, Zeng Y, 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.
- [27] 杨瑞, 高赛, 王金山, 秦岭, 房克凤. 外源硼和钙对“索邦”百合花粉萌发和花粉管生长的影响[J]. 电子显微学报, 2014, 33(4): 368–372.
- Yang R, Gao S, Wang JJ, Qin L, Fang KF. Effects of exogenous boron and calcium on pollen germination and tube growth of *Lilium oriental* ‘Sorbonne’ [J]. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2014, 33(4): 368–372.
- [28] 姜存仓, 王运华, 刘桂东, 夏颖, 彭抒昂, 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 CC, Wang YH, Liu GD, Xia Y, Peng SA, 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.
- [29] Zhou T, Hua YP, Xu FS. Involvement of reactive oxygen species and Ca^{2+} , in the differential responses to low-boron in rapeseed genotypes [J]. *Plant Soil*, 2017, 419(1–2): 219–236.
- [30] Herrera MB. Boron deficiency increases the levels of cytosolic Ca^{2+} and expression of Ca^{2+} -related genes in *Arabidopsis thaliana* roots [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 8(11): 55–60.
- [31] 徐芳森, 王运华. 我国作物硼营养与硼肥施用的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1556–1564.
- Xu FS, Wang YH. Advances in studies on crop boron nutrition and application of boron fertilizers in China [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(6): 1556–1564.
- [32] 谢玉明, 易干军, 张秋明. 钙在果树生理代谢中的作用[J]. 果树学报, 2003, 20(5): 369–373.
- Xie YM, Yi GJ, Zhang QM. Effects of calcium in physiology and metabolism of fruit crops [J]. *Journal of Fruit Science*, 2003, 20(5): 369–373.
- [33] 韩配配, 秦璐, 李银水, 廖祥生, 徐子先, 等. 不同营养元素缺乏对甘蓝型油菜苗期生长和根系形态的影响[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(1): 88–97.
- Han PP, Qin L, Li YS, Liao XS, Xu ZX, et al. Effects of different nutrient deficiencies on growth and root morphological changes of rapeseed seedlings (*Brassica napus* L.) [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, 38(1): 88–97.
- [34] 杨阳, 尹向田, 韩晓梅, 王咏梅, 吴新颖, 等. 叶面喷施硼钙

- 营养对葡萄叶片生理生化特性的影响[J]. 北方园艺, 2017(22): 25–31.
- Yang Y, Yin XT, Han XM, Wang YM, Wu XY, *et al.* Effects of foliar boron and calcium spraying on physiological and biochemical characteristics of grape leaf [J]. *Northern Horticulture*, 2017(22): 25–31.
- [35] 任向楠, 梁琼麟. 基于质谱分析的代谢组学研究进展[J]. 分析测试学报, 2017, 36(2): 161–169.
- Ren XN, Liang QL. Advance in metabolomics based on mass spectrometry[J]. *Journal of Instrumental Analysis*, 2017, 36(2): 161–169.
- [36] Roessner U, Patterson JH, Forbes MG, Fincher GB, Langridge P, *et al.* An investigation of boron toxicity in barley using metabolomics[J]. *Plant Physiol*, 2006, 142: 1087–1101.
- [37] Alves M, Chicau P, Matias H, Passarinho J, Pinheiro C, *et al.* Metabolic analysis revealed altered amino acid profiles in *Lupinus albus* organs as a result of boron deficiency[J]. *Physiol Plantarum*, 2011, 142: 224–232.
- [38] Liu GD, Dong XC, Liu LC, Wu LS, Peng SA, *et al.* Metabolic profiling reveals altered pattern of central metabolism in navel orange plants as a result of boron deficiency[J]. *Physiol Plantarum*, 2015, 153(4): 513–24.
- [39] Dong XC, Liu GD, Wu XW, Lu XP, Yan L, *et al.* Different metabolite profile and metabolic pathway with leaves and roots in response to boron deficiency at the initial stage of citrus rootstock growth[J]. *Plant Physio Biochem*, 2016, 108: 121–131.
- [40] 左娜, 陈洁, 吕莹果. 植物钙调素及其结合蛋白的结构生物学进展[J]. 粮食与油脂, 2016, 29(9): 1–5.
- Zuo N, Chen J, Lü YG. Advance progress in plant calmodulin and calmodulin-binding proteins structure biology [J]. *Cereals and Oils*, 2016, 29(9): 1–5.
- [41] Zeng HQ, Xu LQ, Singh A, Wang HZ, Du LQ, *et al.* Involvement of calmodulin and calmodulin-like proteins in plant responses to abiotic stresses[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6(660): 600.
- [42] Hoefflich KP, Ikura M. Calmodulin in action: diversity in target recognition and activation mechanisms[J]. *Cell*, 2002, 108(6): 739–742.
- [43] Bouché N, Yellin A, Snedden WA, Fromm H. Plant-specific calmodulin-binding proteins [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 56(1): 435–466.
- [44] Du LQ, Yang TB, Puthanveetil SV, Poovaiah BW. Decoding of calcium signal through calmodulin: calmodulin-binding proteins in plants[M]//Luan S, ed. *Coding and Decoding of Calcium Signals in Plants*. Berlin: Springer-Verlag, 2011.
- [45] 曾后清, 张亚仙, 汪尚, 张夏俊, 王慧中, 等. 植物钙/钙调素介导的信号转导系统[J]. 植物学报, 2016, 51(5): 705–723.
- Zeng HQ, Zhang YX, Wang S, Zhang XJ, Wang HZ, *et al.* Calcium/calmodulin-mediated signal transduction system in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2016, 51(5): 705–723.
- [46] Ridley B L, O'Neill MA, Mohnen D. Pectins: structure, biosynthesis, and oligogalacturonide-related signaling[J]. *Phytochemistry*, 2001, 57(6): 929–67.
- [47] Vincken JP, Schols HA, Oomen RJFJ, McCann MC, Ulvskov P, *et al.* If homogalacturonan were a side chain of rhamnogalacturonan I. Implications for cell wall architecture[J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(4): 1781–1789.
- [48] Ngouémazong DE, Tengweh FF, Fraeye I, Duvetter T, Cardinaels R, *et al.* Effect of demethylesterification on network development and nature of Ca²⁺-pectin gels: Towards understanding structure-function relations of pectin [J]. *Food Hydrocolloids*, 2012, 26(1): 89–98.
- [49] Levesque-Tremblay G, Pelloux J, Braybrook SA, Müller K. Tuning of pectin methylesterification: consequences for cell wall biomechanics and development [J]. *Planta*, 2015, 242(4): 791–811.
- [50] Caffall KH, Mohnen D, Morris V. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides [J]. *Carbohydr Res*, 2009, 344(14): 1879–1900.
- [51] Shi DC, Wang J, Hu RB, Zhou GK, O'Neill MA, *et al.* Boron-bridged RG-II and calcium are required to maintain the pectin network of the *Arabidopsis* seed mucilage ultrastructure[J]. *Plant Mol Biol*, 2017, 94(3): 1–14.
- [52] Chormova D, Messenger DJ, Fry SC. Boron bridging of rhamnogalacturonan-II, monitored by gel electrophoresis, occurs during polysaccharide synthesis and secretion but not post-secretion[J]. *Plant J*, 2014, 77(4): 534–46.
- [53] González-Fontes A, Navarro-Gochicoa MT, Camacho-Cristóbal JJ, Herrera-Rodríguez MB, Quiles-Pando C, *et al.* Is Ca²⁺ involved in the signal transduction pathway of boron deficiency? New hypotheses for sensing boron deprivation[J]. *Plant Sci*, 2015, 218(1): 135–139.