

• 综述 •

植物对硼元素的吸收转运机制

夏金婵, 何奕*

(首都师范大学生命科学学院, 北京 100048)

摘要 硼是植物生长发育所必需的微量元素,但是在世界范围内,土壤中硼含量过高或者过低都会对植物生长产生影响,是农业生产上的主要问题.近来人们对硼的吸收转运机制的研究取得了突破性进展,鉴定了一些硼的转运通道和转运蛋白,例如:NIP5;1、NIP6;1、BOR1和BOR4,并对它们的转运机制有了一些了解.植物在硼缺乏的情况下首先通过转运通道NIP5;1把硼吸收到共质体,然后通过转运蛋白BOR1运入中柱;在高硼毒害时,通过转运蛋白BOR4把过多的硼转出植物体,同时在植物中增加糖醇的含量,过表达BOR1或BOR4都能改变植物对硼含量变化的耐受性.因此,对植物中硼吸收转运机制的研究将有利于人们通过生物学手段提高作物对土壤中硼过高或过低的抗性.

关键词 植物;硼;NIP5;1;NIP6;1;BOR1;BOR4

中图分类号 Q78

Mechanisms of Boron Transport in Plants

XIA Jin-Chan, HE Yi-Kun*

(College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract Boron is an essential nutrient for the normal growth of higher plants. Boron deficiency is a worldwide problem in major grain producing areas that results in the rapid inhibition of plant growth. In recent years, the studies of the molecular basis of boron absorption and transport in plants has advanced significantly, several boron transports and channels were identified, for examples, NIP5;1, NIP6;1, BOR1 and BOR4. Under boron restriction, boron is taken into the symplasm mainly through NIP5;1, forms boric acid to be transported toward steles via plasmodesmata, then exported into stellar apoplasm by BOR1. In the boron rich soils, BOR4 is important for the directional export of boron from the roots to prevent the accumulation of boron in the xylem or growing cells. The selected or transgenic cultivars with overexpressed transporters BOR1 or BOR4 or increased sugar alcohol content showed increased boron deficiency or toxicity tolerance. The current study of boron absorption and transport mechanisms in plants has provided clues for the improvement of crop production in boron deficient or boron toxic soils by manipulating specific boron transporters or channels.

Key words plant; boron; NIP5;1; NIP6;1; BOR1; BOR4

硼是高等植物生长发育所必需的微量元素.硼对植物细胞壁和细胞膜的结构与稳定^[1,2],对一些物质例如碳水化合物运输,对花粉萌发和花粉管的生长^[3]等都有着广泛的影响.由于硼不是酶的组成部分,也没有氧化还原能力,人们对硼的认识都是从缺硼条件下的生理试验中推论出来的,因此,人们对硼吸收转运机制的了解远远落后于其它营养元素.在农业生产上,硼的过量和缺少都是一个世界性的问题,可抑制作物的生长,影响作物的品质和产量,但是,适合作物生长的硼浓度很窄,而且,硼的毒害比缺少更严重,因为后者可以通过施肥补充,可是施肥又容易导致硼的毒害.因此,了解硼的吸收转运机

制对农业生产具有至关重要的作用.随着近几年细胞和分子生物学技术及硼的测定技术的发展,人们

收稿日期: 2009-03-19; 接受日期: 2009-04-29

国家自然科学基金项目(No. 30328003)和北京市教委科技发展计划面上项目(No. 2007CB948200)

* 联系人 Tel: 010 68902375; E-mail: yhe@mail.cnu.edu.cn

Received: March 19, 2009; Accepted: April 29, 2009

Supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30328003) and General Program for Science and Technology Commission Foundation of Beijing (No. 2007CB948200)

* Corresponding author Tel: 010 68902375;

E-mail: yhe@mail.cnu.edu.cn

对硼元素的吸收转运机制的研究取得了突破性进展. 本文对这些研究结果进行了综述, 并展望了今后的研究重点.

1 硼的主要生理功能

细胞壁对植物的生命活动具有至关重要的作用, 植物中的硼主要存在于细胞壁中. 在胡萝卜的根中首次分离到一种硼-糖复合物, 它普遍存在于高等植物中. O' Nell 等^[4]证明, 硼-糖复合物是由 2 个鼠李半乳糖醛酸聚糖 (rhamnogalacturonan II, RG II) 和 1 个硼酸分子交联所形成的硼糖二聚体 (RG II-B-RG II 或 d RG II), 它对膜的稳定性具有重要的作用.

硼缺乏严重影响花粉萌发和花粉管生长, 使到达胚珠的花粉管数量减少, 还可使花粉母细胞不能进行四分体分化, 导致花粉粒发育不正常^[5].

硼能够促进碳水化合物的运输. 在硼充足的情况下, 细胞壁能形成大小适宜的孔径, 有利于大分子物质的运输. 硼可直接作用于细胞膜, 影响蔗糖的韧皮部运输. 另外, 硼还可以促进细胞伸长和细胞分裂, 调节酚的代谢和提高豆科植物根瘤菌的固氮能力.

因此, 当硼缺乏时, 叶片和根的生长、花的发育、果实和种子的形成受到抑制. 当硼过量产生毒害时, 使叶片坏死, 影响作物的产量和品质.

2 硼的移动性

在许多物种中, 硼的移动性与其它元素相比属中间类型, 可移动性不是很强. 例如, 当硼缺少或者过多时受到伤害的分别是植物的幼嫩和成熟部分. 但是, 在有些物种中硼的再分配性能很好. 例如, 在罗望子、番石榴和柚子等植物中, 硼在韧皮部是可以移动的; 而在腰果、芒果和木薯中却难以移动. Brown 等^[6]认为, 硼存在于韧皮部, 并具有移动性, 其移动性能的大小与植物的基因型有关.

在许多物种中, 当硼缺乏时受到伤害的是幼嫩的部分. 但是, 研究证明在一些物种中, 例如, 苹果、杏、桃和李子, 在硼缺少的情况下, 硼在植物体中的分布还是相对均匀的. 甚至幼嫩叶片中硼的浓度还高于老叶片中的浓度^[7-9]. 假设硼是依赖于蒸腾流进行分配的话就不能解释上面的情况. 这些物种都能产生大量的糖醇, 包括甘露醇和山梨醇, 它们把光合作用的产物转移到韧皮部. 因为糖醇含有顺式羟基, 可与硼酸发生反应, 因此, 硼酸可以被运到韧皮

部. 测定芹菜韧皮部汁液中硼复合物的含量时发现, 硼与甘露醇、山梨醇和果糖形成了稳定的复合物^[7]. 所以说, 一般情况下, 能产生大量糖醇的植物对硼的缺乏具有一定的抗性. 而且过表达山梨醇合成酶基因的转基因烟草在硼缺乏的情况下的生长和产量都比野生型的好, 这是因为转基因植物通过韧皮部转移硼的能力较强^[10]. 这些结果证明, 硼可以与糖醇结合进行运输, 但是在植物以外的物种中还没有得到证明.

近来的研究结果证明, 一些不产生糖醇的植物也可以有效地向幼嫩的组织中转移硼, 例如: 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)^[11,12], 蓖麻 (*Brassica napus L.*)^[13], 向日葵 (*Helianthus annuus L.*)^[14]. 这种转运形式只有在硼缺乏的情况下才可以检测到. 硼的通道和转运蛋白可能参与了这个过程^[11]. 这种转运形式证明, 植物有能力感受外界硼的浓度并把它转运到体内. 这对植物在缺硼情况下的生存是必不可少的.

在植物生物学的研究过程中拟南芥被广泛应用作为一种模式植物, 并且取得了突破性的进展. 目前认为硼酸的跨膜运输有 3 种形式: (1) 通过脂双层分子的被动扩散; (2) 通过硼的外向转运蛋白 BOR 转运蛋白的主动运输; (3) 通过根瘤素样内在蛋白 (nodule-like intrinsic protein, NIP) 通道的运输. 在植物中上述过程同时参与硼的运输过程.

3 硼的被动运输和离子通道 NIP 介导的运输

在中性溶液中, 硼主要是以非解离的硼酸 (H_3BO_3) 形式存在. 因此, 假定植物和动物细胞的胞质 pH 是 7.5, 那么有 95% 的硼是以硼酸的形式存在. 植物以硼酸的形式从土壤中吸收硼. 在过去很长时间内人们认为, 硼的吸收是个被动的过程, 那是因为硼酸以一种非解离的分子形式具有很高的透过脂双层分子的渗透能力, 而且硼的转运效率与硼的浓度成正比. 根吸收硼后, 硼停留在木质部, 进一步向地上部分运输. 在木质部中的长距离的运输依赖于蒸腾作用, 并随蒸腾流向上运输. 因为硼主要集中在蒸腾作用比较旺盛的成熟叶片的边缘, 这使人们更加认为这个过程是被动进行的^[7].

在高硼的情况下, 硼主要是通过被动运输被植物吸收的. 细胞膜组成的差异可影响硼的吸收效率, 拟南芥 *chs 1-1* 突变体中固醇含量低, 硼的吸收效率就高; *act1-1* 突变体中长链脂肪酸含量高, 硼的吸收效率就低^[15]. 1980 年 Raven^[16]证明, 硼酸通过质

膜的渗透系数是 $8 \times 10^{-6} \text{ cm s}^{-1}$, 如此高的膜渗透系数使人们相信, 被动扩散可能是唯一的一种跨膜运输方式. Dordas 和 Brown 等^[17-19] 通过实验也得到了相同的数据. 但是, 他们在测定南瓜 (*Cucurbita pepo*) 根分离得到的质膜和缺少囊泡的质膜以及海藻 (*Chara corallina*) 的节间巨大细胞的硼酸的渗透系数远低于上面的值. Darnel 等^[20] 发现, 向日葵在低硼情况下 ($1 \mu\text{mol/L}$), 标记的硼酸 (^{10}B) 在木质部的汁液中最高, 其次是在根汁液中, 在外液中的含量最低. 相反在高硼的情况下 ($100 \mu\text{mol/L}$), 硼的含量分布与上面的几乎一样, 这些暗示植物中存在硼的主动吸收和运输过程. 这些结果表明硼酸通过质膜的被动扩散过程发生在高硼情况下. 在硼缺乏时需要一些特异的膜蛋白主动运输来满足植物对硼的需求.

在拟南芥中, 营养物质通过根的表面进入木质部至少通过两次跨膜运输过程: 首先, 通过根表面进入表皮、皮层和内皮层细胞, 接着, 从内皮层、中柱鞘或者中柱的薄壁细胞中运出, 进入中柱的质外体, 这个过程也叫木质部的运输. 在内皮层上的凯氏带可阻止营养物质从中柱运出.

在拟南芥中主要的内在蛋白 (MIP) 可能作为硼酸的转运通道^[15, 17]. 2006 年, Takano 等^[21] 在拟南芥中鉴定了 1 个在低硼情况下吸收硼的转运通道 NIP5; 1, 它属于 MIP 家族. 在低硼条件下 NIP5; 1 在拟南芥根尖伸长区和根毛区的表达量升高, 促进根系对硼的吸收, 其缺失突变体对硼的吸收下降, 生长受到抑制. MIP 是一个含有 6 个跨膜结构域的膜蛋白, 普遍存在于哺乳动物、两栖类、酵母、细菌和植物, 能够转运水和一些不解离的小分子. 在拟南芥中有 35 个 MIP 家族的基因. 根据植物中 MIPs 蛋白的亚细胞定位和序列同源性可分为 4 类: (1) NIP (NOD26 like intrinsic proteins), NOD26 定位在大豆根瘤共生体膜上; (2) TIP (tonoplast intrinsic proteins), 定位于液泡膜上; (3) PIP (plasma membrane intrinsic proteins), 定位于细胞质膜上; (4) SIP (small and basic intrinsic proteins), 是一类碱性小分子量的内在蛋白^[22-25], NIP 亚家族是植物特有的. 这些通道蛋白不仅允许水通过, 还能介导甘油等中性分子通过. 大豆 (*Glycine max*) 中的 NOD26 是这个亚家族中的第一个成员. 它定位在质膜上, 可以转运甲酰胺、甘油、氨和少量的水^[26, 27]. 拟南芥中 NIP 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^[28]. NIP

亚家族又可以分成 2 种 ar/R 类型 (I 和 II), 这与转运的选择性有关. NIP5; 1 属于 II 型. I 型与 NOD26 相似. NIP II 型在 ar/R 结构域部位比 I 型有更大的孔直径. 这些不同影响了它们的转运选择性^[28, 29].

NIP5; 1 定位在质膜上, 在爪蟾卵母细胞中表达该基因可以快速地吧硼酸转入细胞, 而转运水的量很少, 暗示 NIP5; 1 是一个硼酸转运蛋白. NIP5; 1 在根的表皮、皮层和内皮层细胞中都有表达. 在低硼的情况下, 该基因的缺失突变体的生长受到抑制, 体内硼的含量下降. 在拟南芥中, NIP5; 1 通过转录后调控控制根部对硼的吸收, 在硼的吸收过程中主要参与把硼从根表面吸收到根内^[21]. 这些研究证明, 在硼缺乏情况下, NIP5; 1 是根吸收硼的一个主要的转运通道. 另外, 与 NIP5; 1 相比, 拟南芥中的硼酸转运蛋白 NIP6; 1 也在硼缺乏的情况下表达量升高, 但是表达量升高是在地上部分, 而不是在根部, 该转运蛋白对硼酸的转运活性很高, 而没有转运水的功能. 该基因主要在地上部分的节间表达, 特别是在微管组织的韧皮部. NIP6; 1 基因的缺失突变体在低硼条件下的生长受到抑制, 幼嫩组织而非老组织中硼的含量下降. 这些结果说明, 硼酸转运蛋白 NIP6; 1 参与硼在植物体中的分布, 特别是在生长发育的幼嫩组织^[30].

NIP 家族的其它成员也可能参与硼酸的转运. 研究证明, At NIP2; 1 在缺氧的情况下转运乳酸是个乳酸的转运通道^[31], 水稻中 Os NIP2; 1 是个硅的转运通道^[32], 在酵母中表达拟南芥的 At NIP1; 1 和 At NIP2; 1 基因可以行使甘油渗透酶的作用^[33], Cp NIP1 (*Cucurbita pepo* L) 是一个尿素转运体^[34]. 水稻中 Os NIP3; 1 与 At NIP5; 1 同源性最高, 在硼缺少的情況下作为硼酸的转运通道而起作用^[35].

在植物中还可能其它转运蛋白参与硼酸的转运. 当硼的浓度在适宜的情况下 ($50 \mu\text{mol/L}$), 一些通道的抑制剂和一些小的中性分子, 例如尿素和甘油, 可影响植物对硼酸的吸收^[17]. 在蛙卵中表达玉米中的 PIP1 基因可使硼酸的吸收量增加 30%^[36]. 缺失 1 个尿素的转运蛋白 Dur3p 和 1 个具有甘油转运活性的内在蛋白 Fsp1p 能增加酵母对高硼毒害的抗性^[37]. 尽管这些结果不是来自植物, 但在植物中或许存在类似的转运蛋白行使转运硼酸的功能.

4 硼通过 BOR 转运体的木质部装卸

2002 年, 在拟南芥中首次鉴定到了第 1 个硼的外向转运蛋白 BOR1. 在低硼条件下, BOR1 参与硼

向木质部的运输。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。BOR1 在根的中柱中表达, 定位在质膜上, 将硼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。在酵母中表达该基因能够降低细胞中硼酸的浓度, 暗示它是一个外向的硼酸转运蛋白。拟南芥 BOR1 基因的缺失突变体在低硼(3 $\mu\text{mol/L}$) 条件下生长受到抑制, 而野生型生长正常, 当浓度增加到 30 $\mu\text{mol/L}$ 时, 突变体的地上部分生长正常, 而要想正常的结实, 硼浓度需要增加到 100 $\mu\text{mol/L}$ ^[38,39]。硼酸并不诱导该基因的积累, 相反, 高硼能抑制该蛋白的积累, 即 BOR1 是受转录后调控的。在硼缺乏的情况下, BOR1 在质膜积累, 而在正常或者高硼情况下, 在液泡中通过内吞作用降解 BOR1 蛋白^[40]。植物通过这种精确的调控方式在外界硼含量发生变化时, 保证体内硼的稳态。拟南芥基因组中共有 7 个与 BOR1 同源的基因, Miwa 等^[41]在拟南芥中研究发现, BOR4 蛋白在高硼处理下的表达升高。过表达 BOR4 基因的转基因植株对高硼毒害的抗性比野生型植株明显提高。利用 GFP 荧光定位研究发现, 该基因定位在根伸长区表皮细胞的外侧质膜上, 在高硼毒害的情况下, 该蛋白把硼从植物体转运到外界, 提高了植物对高硼毒害的抗性^[41]。

在真核生物中存在与 BOR1 相似的基因, 但在原核生物中不存在。水稻基因组中含有 4 个 BOR1 的同源基因, 其中的 1 个外向硼转运蛋白 Os BOR1 也参与硼的吸收和向木质部的运输^[42]。与拟南芥不同的是, 水稻含有 2 个凯氏带, 1 个在内皮层, 另 1 个在外皮层, Os BOR1 在这两类细胞中都有表达, 这暗示硼在这两类细胞的转运过程与硅的转运过程类似。水稻中的 Os NIP3;1 基因与拟南芥中的 NIP5;1 基因相似, 在硼缺乏的情况下, 把硼吸收入水稻的根部。该蛋白是一个硼酸的转运通道, 在低硼条件下表达量升高, 与 NIP;1 不同的是, Os NIP3;1 在地上部分也有表达^[35]。水稻硅酸转运蛋白 Lsi1(Os NIP2;1) 在这两类细胞中定位在根的远轴边, 而 Lsi2 定位在近轴边, 从而实现硅酸的转移^[43](Fig. 1)。在酵母中, BOR1 的类似物 YNL275W 也定位在质膜上, 是一个硼的外向转运蛋白。在酵母中与硼的吸收和转运有关的还有 DUR3 和 FPS1, 缺乏时酵母耐高硼的能力较低^[37,38]。在哺乳动物中, NaBC1 是一个产生电子的 Na 离子偶联的硼转运蛋白^[46]。

5 植物中硼酸转运系统的调控

植物为解决硼浓度过高或过低的问题, 必须对

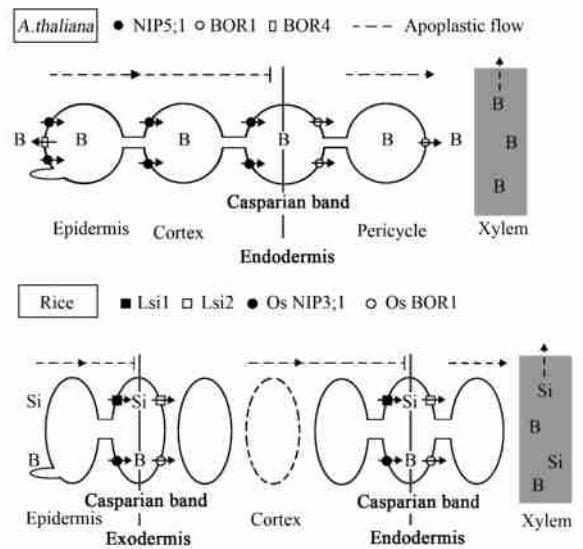


Fig. 1 Boron transport pathways in plants^[44,45] (A) Model of the boron transport pathways in *Arabidopsis thaliana* roots. (B) Model of the boron and silicon (Si) transport pathways in rice roots

硼的吸收转运系统进行严格的调控。在硼缺乏的情况下, 拟南芥主要是通过调控 NIP5;1 的转录增加根对硼的吸收过程^[21]。硼转运蛋白 BOR1 在低硼条件下表达量升高, 而在高硼条件下快速下调, 从而保证植物中硼的稳态^[41]。

人们对植物吸收和转运硼的机制了解之后, 就可以通过生物学手段提高植物对硼的耐受能力。例如增加植物中糖醇的含量, 增加硼的移动性, 提高植物对硼缺乏的抗性^[40,47]。在拟南芥中过表达 BOR1 可以提高对低硼的耐性^[48]。硼可与 ATP、NADH、NADPH 中的核糖部分结合影响代谢过程, 从而产生毒害。在酵母过表达 BOR1 的类似蛋白 Sc BOR1p, 能提高对高硼毒害的抗性^[49]。同样, 在拟南芥中过表达 BOR4 基因的转基因植株对高硼毒害的抗性比野生型植株明显的提高^[46]。这些为提高作物对硼的抗性提供了借鉴途径。

6 展望

近些年对植物吸收和转运硼机制的研究证明, 拟南芥在低硼条件下, 根部首先通过 NIP5;1 把硼吸收到共质体, 然后通过 BOR1 运入中柱; 在高硼毒害时, 通过 BOR4 把硼转出(Fig. 1)。但是, 这些转运蛋白转运硼的分子机制还不清楚; 植物是如何感受外界硼浓度的; 在低硼胁迫条件下植物中高亲和的硼吸收转运系统还没有得到鉴定; 硼对植物生长和花

粉管发育的具体影响还不知道。不同的植物对硼的抵抗能力不同, 还可以利用这些物种中起关键作用的基因, 通过转基因或其它生物学手段提高作物对硼的抗性。

参考文献 (References)

- [1] Hu H, Brown P H. 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) [J]. *Plant Physiol*, 1994, **105**(2): 681-689
- [2] O'Neill M A, Ishii T, Albersheim P, *et al.* Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, **55**: 109-139
- [3] Iwai H, Hokura A, Oishi M, *et al.* The gene responsible for borate cross-linking of pectin rhamnogalacturonan II is required for plant reproductive tissue development and fertilization [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2006, **103**(44): 16592-16597
- [4] O'Neill M A, Eberhard S, Albersheim P, *et al.* Requirement of borate cross-linking of cell wall rhamnogalacturonan II for Arabidopsis growth [J]. *Science*, 2001, **294**(5543): 846-849
- [5] Wang Q L, Lu L D, Wu X Q, *et al.* Boron influence pollen germination and pollen tube growth in *Picea meyeri* [J]. *Tree Physiol*, 2003, **23**(5): 345-351
- [6] Brown P H, Hu H. Boron uptake in sunflower, squash and cultured tobacco cells: Studies with stable isotope and ICP-MS [J]. *Plant Soil*, 1993, **155/156**: 147-150
- [7] Brown P H, Shelp B J. Boron mobility in plants [J]. *Plant Soil*, 1997, **193**: 85-101
- [8] Brown P H, Hu H. Phloem mobility of boron is species dependent: Evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species [J]. *Ann Bot*, 1996, **77**: 497-506
- [9] Brown P H, Hu H. Boron mobility and consequent management in different crops [J]. *Better Crops*, 1998, **82**(2): 28-31
- [10] Brown P H, Bellaloui N, Hu H, *et al.* Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency [J]. *Plant Physiol*, 1999, **110**(1): 17-20
- [11] Noguchi K, Dannel F, Pfeffer H, *et al.* Defect in root shoot translocation of boron in *Arabidopsis thaliana* mutant borF1 [J]. *J Plant Physiol*, 2000, **156**: 751-755
- [12] Takano J, Yamagami M, Noguchi K, *et al.* Preferential translocation of boron to young leaves in *Arabidopsis thaliana* regulated by the *BOR1* gene [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2001, **47**(2): 345-357
- [13] Stangoulis J C, Brown P H, Bellaloui N, *et al.* The efficiency of boron utilisation in canola [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2001, **28**: 1109-1114
- [14] Matoh T, Ochiai K. Distribution and partitioning of newly taken up boron in sunflower [J]. *Plant Soil*, 2005, **278**(1-2): 351-360
- [15] Dordas C, Chrispeels M J, Brown P H. Permeability and channel-mediated transport of boric acid across membrane vesicles isolated from squash roots [J]. *Plant Physiol*, 2000, **124**(3): 1349-1362
- [16] Raven J A. Short- and long distance transport of boric acid in plants [J]. *New Phytol*, 1980, **84**(2): 231-249
- [17] Dordas C, Brown P H. Evidence for channel mediated transport of boric acid in squash (*Cucurbita pepo*) [J]. *Plant Soil*, 2001, **235**(1): 95-103
- [18] Dordas C, Brown P H. Permeability of boric acid across lipid bilayers and factors affecting it [J]. *J Membr Biol*, 2000, **17**(2): 95-105
- [19] Stangoulis J C R, Reid R J, Brown P H, *et al.* Kinetic analysis of boron transporter in Chara [J]. *Planta*, 2001, **213**(1): 142-146
- [20] Dannel F, Pfeffer H, Rühl V. Characterization of root boron pools, boron uptake and boron translocation in sunflower using the stable isotopes ^{10}B and ^{11}B [J]. *Austr J Plant Physiol*, 2000, **27**: 397-405
- [21] 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
- [22] Tyerman S D, Niemietz C M, Bramley H. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, **25**(2): 173-194
- [23] Zardoya R. Phylogeny and evolution of the major intrinsic protein family [J]. *Biol Cell*, 2005, **97**(6): 397-414
- [24] Johanson U, Karlsson M, Johansson I, *et al.* The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in Arabidopsis provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants [J]. *Plant Physiol*, 2001, **126**(4): 1358-1369
- [25] Maurel C. Plant aquaporin: novel functions and regulation properties [J]. *FEBS Lett*, 2007, **581**(12): 2227-2236
- [26] Rivers R L, Dean R M, Chandy G, *et al.* Functional analysis of nodulin 26, an aquaporin in soybean root nodule symbiosomes [J]. *J Biol Chem*, 1997, **272**(26): 16256-16261
- [27] Wallace I S, Choi W G, Roberts D M. The structure, function and regulation of the nodulin 26-like intrinsic protein family of plant aquaporins [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2006, **1758**(8): 1165-1175
- [28] Wallace I S, Roberts D M. Distinct transport selectivity of two structural subclasses of the nodulin like intrinsic protein family of plant aquaporin channels [J]. *Biochemistry*, 2005, **44**(51): 14826-14834
- [29] Wallace I S, Roberts D M. Homology modeling of representative subfamilies of Arabidopsis major intrinsic proteins. Classification based on the aromatic/arginine selectivity filter [J]. *Plant Physiol*, 2004, **135**(2): 1059-1068
- [30] Tanaka M, Wallace I S, Takano J, *et al.* NIP6; 1 is a boric acid channel for preferential transport of boron to growing shoot tissues in Arabidopsis [J]. *Plant Cell*, 2008, **20**(10): 2860-2875
- [31] Choi W G, Roberts D M. Arabidopsis NIP2; 1, a major intrinsic protein transporter of lactic acid induced by anoxic stress [J]. *J Biol Chem*, 2007, **282**(33): 24209-24218
- [32] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, *et al.* A silicon transporter in rice [J]. *Nature*, 2006, **440**(7084): 668-691
- [33] Weig A R, Jakob C. Functional identification of the glycerol permease activity of *Arabidopsis thaliana* NLM1 and NLM2 proteins

- by heterologous expression in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *FEBS Lett*, 2000, **481**(3): 293-298
- [34] Klebl F, Wolf M, Sauer N. A defect in the yeast plasma membrane urea transporter Dur3p is complemented by CpnIP1, a Nod26 like protein from zucchini (*Cucurbita pepo* L.), and by *Arabidopsis thaliana* delta-TIP or gamma-TIP [J]. *FEBS Lett*, 2003, **547**(13): 69-74
- [35] Hanaoka H, Fujiwara F. Channel mediated boron transport in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, **48**: 227
- [36] Dordas C, Chrispeels M J, Brown P H. Permeability and channel-mediated transport of boric acid across membrane vesicles isolated from squash roots [J]. *Plant Physiol*, 2000, **124**(3): 1349-1362
- [37] Nozawa A, Takano J, Kobayashi M, *et al.* Roles of *BOR1*, *DUR3*, and *FPS1* in boron transport and tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *FEMS Microb Lett*, 2006, **262**(2): 216-222
- [38] Takano J, Noguchi K, Yasumori M, *et al.* *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading [J]. *Nature*, 2002, **420**(6913): 337-340
- [39] Noguchi K, Yasumori M, Imai T, *et al.* *bor1-1*, an *Arabidopsis thaliana* mutant that requires a high level of boron [J]. *Plant Physiol*, 1997, **115**(3): 901-906
- [40] Takano J, Miwa K, Yuan L, *et al.* Endocytosis and degradation of *BOR1*, a boron transporter of *Arabidopsis thaliana*, regulated by boron availability [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, **102**(34): 12276-12281
- [41] Miwa K, Takano J, Omori H, *et al.* Plants tolerant of high boron levels [J]. *Science*, 2007, **318**(5855): 1417
- [42] Nakagawa Y, Hanaoka H, Kobayashi M, *et al.* 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 [J]. *Plant Cell*, 2007, **19**(8): 2624-2635
- [43] Ma JF, Yamaji N, Mitani N, *et al.* An efflux transporter of silicon in rice [J]. *Nature*, 2007, **448**(7150): 209-212
- [44] Tanaka M, Fujiwara T. Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants [J]. *Plflugers Arch Eur J Physiol*, 2008, **456**: 671-677
- [45] Takano J, Miwa K, Fujiwara T. Boron transport mechanisms: collaboration of channels and transporters [J]. *Trends Plant Sci*, 2008, **13**(8): 451-457
- [46] Park M, Li Q, Sheehyrikov N, *et al.* *NaBC1* is a ubiquitous electrogenic Na^+ -coupled borate transporter essential for cellular boron homeostasis and cell growth and proliferation [J]. *Mol Cell*, 2004, **16**(3): 331-341
- [47] Bellaloui N, Brown P H, Dandekar AM. Manipulation of in vivo sorbitol production alters boron uptake and transport in tobacco [J]. *Plant Physiol*, 1999, **119**(2): 735-742
- [48] Miwa K, Takano J, Fujiwara T. Improvement of seed yields under boron limiting conditions through overexpression of *BOR1*, a boron transporter for xylem loading, in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2006, **46**(6): 1084-1091
- [49] Takano J, Kobayashi M, Noda Y, *et al.* *Saccharomyces cerevisiae* *Bor1p* is a boron exporter and a key determinant of boron tolerance [J]. *FEMS Microb Lett*, 2007, **267**(2): 230-235