

## 植物镁离子转运及镁胁迫响应机制研究进展

陈良碧\*, 蔡丹, 张林安, 宋绍文, 罗璇, 陈依君, 李俊峰, 许涛, 毛丹丹  
(湖南师范大学 生命科学学院 作物不育资源创新与利用湖南省重点实验室, 中国湖南 长沙 410081)

**摘要:** 镁离子是植物生长发育所必需的矿质元素, 参与植物光合作用、碳水化合物代谢等一系列生理生化反应。缺镁严重影响植物生长发育及作物产量和品质。植物细胞中镁含量过高也会抑制植物生长, 导致植株产生镁中毒症状。因此, 植物细胞中镁离子动态平衡对于维持植物正常生长发育极其重要。植物细胞中镁离子动态平衡由定位于细胞膜及不同细胞器膜的镁离子转运蛋白介导。迄今为止, 有关植物镁离子吸收和转运以及植物响应镁胁迫的分子机制取得了一定进展。本文从镁离子的生理功能、镁离子转运、信号转导等方面阐述植物镁离子转运以及应答镁营养胁迫的研究进展, 以期推动植物镁离子转运及镁胁迫机制的研究。

**关键词:** 镁离子; 镁胁迫; 镁离子转运; 信号传递; 分子机制

中图分类号: Q946

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2021)05-0442-06

## Advances in Mechanisms of Magnesium Transport and Response to Magnesium Stress in Plants

CHEN Liang-bi\*, CAI Dan, ZHANG Lin-an, SONG Shao-wen, LUO Xuan,  
CHEN Yi-jun, LI Jun-feng, XU Tao, MAO Dan-dan

(Hunan Province Key Laboratory of Crop Sterile Germplasm Resource Innovation and Application, College of Life Sciences,  
Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

**Abstract:** Magnesium (Mg) is abundant in plant cells and plays a critical role in many physiological processes such as enzyme activation and photosynthesis. Plant growth and development are susceptible to Mg deficiency and high Mg stress. Mg absorption by plant roots and Mg transport throughout the plant are mediated by transport proteins including  $Mg^{2+}$  channels and carriers. So far, the uptake and transport mechanisms of Mg as well as the plant response to stress (Mg lacking and poisoning) are made better progress. The present paper covers the recent research development on physiological functions and transport of Mg in plants, plant response to Mg stresses, and the interactions between  $Mg^{2+}$  and other ions, with the hope that the related research could be promoted a lot in the future.

**Key words:** magnesium; magnesium stress; magnesium transport; signal transduction; molecular mechanism  
(*Life Science Research*, 2021, 25(5): 442~447)

镁离子( $Mg^{2+}$ )是植物细胞中含量十分丰富的二价阳离子, 在植物生长发育中参与一系列重要生理生化过程, 比如: 它是叶绿素的组成成分, 参与光合作用及碳水化合物代谢; 是RNA酶、ATP酶等多种酶活反应的催化剂; 参与活性氧代谢等

过程<sup>[1-3]</sup>。自然环境中各种镁胁迫因素的存在严重威胁植物生长发育, 制约着农业可持续发展<sup>[4-6]</sup>。因此, 植物细胞中 $Mg^{2+}$ 稳态平衡对于维持植物正常生长发育极其重要。目前, 植物 $Mg^{2+}$ 的吸收和转运、植物响应 $Mg^{2+}$ 胁迫的分子机制的研究取得了

收稿日期: 2021-08-09; 修回日期: 2021-09-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31500200); 湖南省自然科学基金资助项目(2021JJ30013)

作者简介: \* 通信作者: 陈良碧(1955—), 男, 湖南沅陵人, 湖南师范大学教授, 博士生导师, 主要从事植物发育与分子生物学研究, E-mail: chenliangbi@126.com; 蔡丹(1998—), 女, 湖南耒阳人, 研究生, 主要从事水稻离子转运研究, E-mail: 1643448633@qq.com。

较好的进展。本文阐述了目前植物  $Mg^{2+}$  转运以及应答镁营养胁迫的相关研究进展,以期推动植物镁营养利用的研究。

## 1 镁离子的生理功能

### 1.1 镁离子参与植物光合作用

光合作用是有机生命体能量和物质的来源,受到外部环境和内部信号的双重调控<sup>[2]</sup>。 $Mg^{2+}$ 是植物生长的必需元素,对光合作用至关重要。叶绿体是进行光合作用的主要场所,植株地上部约35%的镁被运输到叶绿体进行光合作用。这些镁不仅作为叶绿素的组成参与光反应,而且能够激活光合酶参与光合碳固定<sup>[2,4-7]</sup>。

$Mg^{2+}$ 促进叶绿体类囊体膜的垛叠和类囊体之间的结合,抵御不良因子对类囊体膜的破坏,维持类囊体膜的正常生理功能,保证光能有效吸收、传递和转化<sup>[2,4-8]</sup>。另外, $Mg^{2+}$ 能通过增加可变荧光与固定荧光的比值,提高光系统 PS II 活性和原初光能转化效率<sup>[9]</sup>,并且能调节激发能在叶绿体光系统 PS I 和光系统 PS II 之间的分配。研究还发现, $Mg^{2+}$ 能诱导叶绿素蛋白复合体向光系统 PS II 的转移,增加光系统 PS II 的光合面积,提高植物对光能的利用效率<sup>[4,9-18]</sup>。然而,当叶绿体缺  $Mg^{2+}$  时,光合电子传递受到抑制,光合作用显著下降,导致植物生长发育受损<sup>[9-19]</sup>。

### 1.2 镁离子是植物体内多种酶的活化剂

激酶和磷酸化酶等一系列参与重要生理反应的酶需要  $Mg^{2+}$  作为辅助因子来被活化。比如 ATP 酶就是通过  $Mg^{2+}$  的桥接作用被活化<sup>[9]</sup>。大多数 ATP 酶的底物是  $Mg$ -ATP。在  $Mg^{2+}$ -ATP 或 ADP 的焦磷酸盐结构和酶分子之间形成一座桥梁。ATP 酶利用这些复合物转移高能磷酸基,促进 ATP 或 ADP 水解释放出磷酸和能量。 $Mg^{2+}$  通过改变 ATP 酶的构象,促进底物与酶的结合,重新合成 ATP<sup>[9]</sup>。缺镁会影响 ATP 的合成,进而影响能量代谢等一系列生理生化反应<sup>[9]</sup>。

几乎每种碳同化过程中的磷酸酶都需要  $Mg^{2+}$  来激活。缺镁会影响植物碳同化效率,进而影响到光合效率。在光合作用的暗反应中, $Mg^{2+}$  主要表现在对 RUBP (ribulose-1,5-bisphosphate) 羧化酶的调控作用。RUBP 羧化酶活性高度依赖  $Mg^{2+}$  和 pH。 $Mg^{2+}$  与 RUBP 羧化酶的结合显著增加 RUBP 羧化酶活性,从而促进 RUBP 羧化酶对底物  $CO_2$  的亲合力和最大反应速率。光照条件下,叶绿体

类囊体的  $Mg^{2+}$  从膜内泵出到基质,提高基质中  $Mg^{2+}$  浓度,而  $H^+$  从基质中泵入类囊体膜,提高类囊体中  $H^+$  浓度,为 RUBP 羧化酶提供最适条件,从而促进  $CO_2$  的固定和同化。黑暗时  $Mg^{2+}$  与 RUBP 羧化酶的活化作用则相反。 $Mg^{2+}$  通过上述方式连续活化 RUBP 羧化酶,促进碳水化合物和淀粉的合成。 $Mg^{2+}$  还可以激活植物体内参与光合作用、呼吸作用、糖酵解、三羧酸循环及硝酸盐还原等过程的酶,以维持植物体内各种生化反应的正常进行<sup>[9,20]</sup>。

### 1.3 镁离子促进蛋白质合成及氮代谢

核糖体是蛋白质合成的关键结构,而  $Mg^{2+}$  作核糖体亚单位联结的桥接元素,是蛋白质合成的先决条件<sup>[21]</sup>。在核糖体合成过程中,40S 核糖体和 60S 核糖体以  $Mg^{2+}$  作为结构聚力成 80S 核糖体。镁缺乏会导致 80S 核糖体失去内聚力,从而分解成 40S 和 60S 核糖体。 $Mg^{2+}$  浓度恢复时,40S 和 60S 核糖体重新结合聚合成 80S 核糖体。继续增加  $Mg^{2+}$  浓度会引起 80S 核糖体聚合成 120S 核糖体。而当透析掉  $Mg^{2+}$  时,120S 核糖体会重新分解成 80S 核糖体。因此, $Mg^{2+}$  能稳定核糖体构型,对维持核糖体前体状态极其重要<sup>[21]</sup>。此外, $Mg^{2+}$  还能促使氨基酸形成多肽链,这直接影响蛋白质合成<sup>[9]</sup>。

$Mg^{2+}$  能通过调节硝酸还原酶(NR)等氮代谢过程中一系列酶的活性影响氮代谢进程。比如, $Mg^{2+}$  可通过提高氮代谢过程中的关键限速酶 NR 的活性来影响整个氮素代谢过程<sup>[20-21]</sup>。此外, $Mg^{2+}$  还能通过活化谷酰胺合成酶促进氮的吸收和同化。缺镁时,蛋白质合成受阻,蛋白质中氮占总氮的比例下降。 $Mg^{2+}$  显著影响 RNA 聚合酶的聚合能力,对核 RNA 的形成至关重要。缺镁引起 RNA 的净合成停止、蛋白质合成下降,间接导致氮素代谢紊乱<sup>[20-21]</sup>。

### 1.4 镁离子对植物活性氧代谢的影响

在逆境胁迫条件下,植物体内产生超氧化物自由基  $O_2^-$  和过氧化氢( $H_2O_2$ )等形式的活性氧。活性氧具有很强的氧化能力,能引发和加剧生物膜脂质过氧化,破坏膜系统,引起膜透性改变、细胞内环境紊乱,最终导致植株生长发育受损<sup>[22]</sup>。氧化胁迫是植物矿质营养缺乏诱导胁迫的因素之一<sup>[23]</sup>。丙二醛是脂膜过氧化的一个重要指标,其含量表示细胞膜脂质过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱<sup>[7,13]</sup>。有研究表明,大豆<sup>[13]</sup>、菜豆<sup>[7]</sup>、黄瓜<sup>[24]</sup>、玉米<sup>[25]</sup>、辣椒<sup>[26]</sup>和桑树<sup>[27]</sup>等植株在镁缺乏条件下,体内的丙二醛含量显著增加,导致脂质过氧化,影

响到植株生长。

缺镁时淀粉和蔗糖在叶绿体中的累积可导致活性氧的增加,从而使光合作用的光氧化上调和光保护机制启动<sup>[25]</sup>。这与植物缺钾时只积累蔗糖和缺氮或缺磷时只积累淀粉的机制不同<sup>[25]</sup>。但缺镁诱导叶绿体活性氧产生的机制至今尚不清楚。Marschner 等<sup>[1]</sup>提出,在缺镁情况下,植物叶绿素含量的下降不是因为胞内缺镁,而是由于缺镁导致蛋白质合成受阻所致。缺镁会导致蔗糖在叶片中的积累。叶片中高浓度的蔗糖能够抑制 *CAB2* (编码叶绿素 a/b 蛋白)的合成<sup>[12]</sup>,导致叶绿素含量和光合能力降低,阻碍  $\text{CO}_2$  的固定<sup>[13-17]</sup>。而这些变化会导致活性氧的积累<sup>[18]</sup>,最终导致叶绿素组分的变化<sup>[18-19]</sup>。因此缺镁时,植物会表现出叶片失绿、产生黄斑、坏死等症状。

### 1.5 镁离子对其他离子跨膜转运的影响

植物细胞的离子动态平衡对于维持细胞内环境稳定至关重要,当处于高温、盐碱、冻害等逆境条件下时,细胞内离子动态平衡紊乱,影响植物正常代谢过程<sup>[28]</sup>。 $\text{Mg}^{2+}$ 缺乏会影响  $\text{Mg}^{2+}$  正确调节离子的跨膜转运。研究表明  $\text{Mg}^{2+}$  能与  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{H}^+$  等多种离子发生拮抗作用<sup>[28]</sup>,比如  $\text{Mg}^{2+}$  和  $\text{Ca}^{2+}$  可彼此拮抗。在天然蛇纹石土壤中,低  $\text{Ca-Mg}$  比可能会限制许多植物的生长或生存。通过遗传筛选,研究人员在拟南芥中证实  $\text{Ca}^{2+}$ - $\text{Mg}^{2+}$  具有拮抗作用,*cax1* 等位基因的功能缺失植株对蛇纹石土更耐受<sup>[28]</sup>。*cax1* 突变体液泡  $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$  交换活性的降低导致进入液泡的  $\text{Ca}^{2+}$  降低,而在代谢池中保留更多的  $\text{Ca}^{2+}$  以拮抗过量的  $\text{Mg}^{2+}$ 。减少外部  $\text{Ca}^{2+}$  供应可减轻缺乏  $\text{Mg}^{2+}$  转运蛋白突变体的缺陷表型<sup>[28]</sup>。虽然通常认为  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  可能竞争相同的底物,如酶和转运蛋白,但仍需更多的研究来揭开植物细胞中  $\text{Ca}^{2+}$ - $\text{Mg}^{2+}$  拮抗作用的分子基础。 $\text{Mg}^{2+}$  还可与  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mn}^{2+}$ 、 $\text{Al}^{3+}$  等与根质外体负电荷结合的一些阳离子产生拮抗,从而影响植物生长<sup>[28]</sup>。此外,在酸性环境下, $\text{Mg}^{2+}$  能与  $\text{H}^+$ 、 $\text{Al}^{3+}$  产生拮抗作用,影响植株正常生长<sup>[28]</sup>。

## 2 植物中镁离子转运: MGT 家族

植物细胞中自由态的  $\text{Mg}^{2+}$  浓度维持在 0.2~1.0 mmol/L,受到精确的调控<sup>[29]</sup>。为维持各种组织细胞中  $\text{Mg}^{2+}$  的最佳水平,植物已进化出有效的  $\text{Mg}^{2+}$  转运和调节机制。植物根从外界环境中吸收  $\text{Mg}^{2+}$ ,将  $\text{Mg}^{2+}$  装载至木质部导管中,随着蒸腾流被

长距离运输到地上部分并参与地上部分的再分配<sup>[28]</sup>,这些过程均由定位于细胞膜和不同细胞器膜的镁离子转运蛋白介导,而这些转运蛋白活性的调控是提高植物镁营养利用效率的基础。但迄今为止,介导上述过程的相关镁离子转运蛋白及其转运机制还了解较少。

随着模式植物拟南芥基因组测序的完成,2000 年有两个实验室同时在拟南芥中鉴定出一个与细菌 *CorA* 同源、蛋白质结构类似的 *AtMRS2/AtMGTs* 家族<sup>[30-31]</sup>。*AtMGTs* 家族含有 10 个成员 (*AtMGT1~AtMGT10*) (图 1)。各成员之间氨基酸序列具有多样性,进化分析显示各成员序列同源性在 15% 到 89%。*AtMGTs* 蛋白的结构类似细菌 *CorA* 蛋白,含有两个跨膜区,在第二个跨膜区上具有  $\text{Mg}^{2+}$  转运蛋白必需的保守基序 *GMN*<sup>[31]</sup>。另外, *AtMGTs* 与酵母中的镁离子转运蛋白 *MRS2*<sup>[31]</sup>、*ALR1* 和 *ALR2*<sup>[31]</sup>,在结构上也有一定的相似性。*AtMRS2/AtMGTs* 也是目前在植物中鉴定出来的主要镁离子转运体家族。

通过多年的研究, *AtMGTs* 部分成员的  $\text{Mg}^{2+}$  转运活性得到初步阐明。以  $\text{Mg}^{2+}$  亲和能力为依据, *AtMGTs* 家族存在 3 种对  $\text{Mg}^{2+}$  不同亲和特性的转运蛋白: 高亲和性  $\text{Mg}^{2+}$  转运蛋白 (*AtMGT1*、*AtMGT2*、*AtMGT10*)、低亲和性  $\text{Mg}^{2+}$  转运蛋白 (*AtMGT3*、*AtMGT4*、*AtMGT6*、*AtMGT7*、*AtMGT9*) 和双亲和性  $\text{Mg}^{2+}$  转运蛋白 (*AtMGT5*)。同位素示踪的结果显示, *AtMGT8* 蛋白在细菌 *MM281* 突变系统中不具有  $\text{Mg}^{2+}$  转运活性。放射性示踪剂 ( $^{63}\text{Ni}^{2+}$ ) 分析表明, *MGT* 还能转运其他二价阳离子。尽管已报道了细菌 *CorA* 蛋白的通道样晶体结构,然而,植物 *MGT* 是否作为  $\text{Mg}^{2+}$  通道尚未得到充分证实<sup>[28,31-36]</sup>。

植物根系的  $\text{Mg}^{2+}$  吸收可能包括高亲和性与低亲和性转运系统。在拟南芥中, *MGT6* 干扰植株在低镁条件下的生长受到抑制, *MGT6* 介导微摩尔范围内的高亲和性  $\text{Mg}^{2+}$  吸收<sup>[32]</sup>。此外,根中优先表达的 *MGT7* 基因在植物适应低  $\text{Mg}^{2+}$  环境中也起重要作用<sup>[36-37]</sup>。最近的研究表明,在正常和高  $\text{Mg}^{2+}$  条件下, *MGT6* 和 *MGT7* 在植物  $\text{Mg}^{2+}$  平衡中发挥重要作用<sup>[38]</sup>,然而,具体的分子机制尚不清楚。 $\text{Mg}^{2+}$  缺乏可由土壤中低水平的  $\text{Mg}^{2+}$  条件或抑制其吸收的其他因子引起。在酸性土壤中,  $\text{Al}^{3+}$  可通过直接结合  $\text{Mg}^{2+}$  通道而强烈抑制  $\text{Mg}^{2+}$  吸收,并能快速诱导水稻根中 *OsMGT1* 的表达,而 *osmgt1* 突变植株对  $\text{Al}^{3+}$  胁迫敏感增强,可能是  $\text{Mg}^{2+}$  吸收受损所致<sup>[39]</sup>。

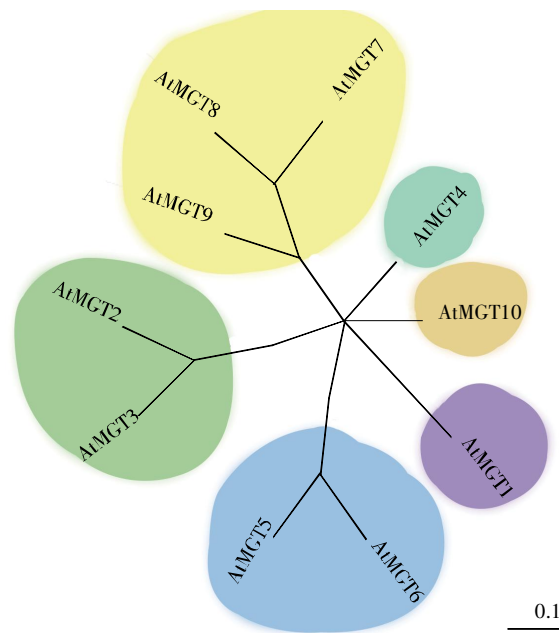


图 1 AtMGTs 家族成员的系统进化树

Fig.1 The phylogenetic tree of the AtMGTs gene family

从土壤吸收后,  $Mg^{2+}$  被转运到木质部以实现从根到茎的长距离运输。 $Mg^{2+}$  在韧皮部具有高度的移动性, 因此  $Mg^{2+}$  可从老组织到幼组织、从源到库, 并可在连续的补充循环中从茎向下运输到根部。然而, 参与这些过程的相关  $Mg^{2+}$  转运蛋白还未得到鉴定。在细胞水平上, 如同许多其他离子一样, 游离的  $Mg^{2+}$  主要储存在液泡中, 以达到平衡。 $Mg^{2+}$  流入液泡被认为由  $Mg^{2+}/H^+$  交换体(MHX) 介导<sup>[40]</sup>。研究发现, *AtMGT2* 和 *AtMGT3* 参与叶肉细胞  $Mg^{2+}$  分配到液泡的过程<sup>[41]</sup>。然而, 这些研究还需要更多的遗传学实验来了解其生理功能。在绿色组织中, 绝大部分的  $Mg^{2+}$  与叶绿体形成复合体参与光合作用。最近有研究发现, 水稻中 *OsMGT3* 在叶绿体中的表达具有明显的昼夜节律, *OsMGT3* 突变引起其在叶绿体镁的节律性振荡消失, 导致 Rubisco 酶活以及光合作用速率的下降, 最终抑制水稻生长。另外, 在叶肉细胞中特异性地过表达 *OsMRS2-6/OsMGT3*, 可以增强叶绿体镁的输入以及光合固碳的能力, 从而提高光合效率, 暗示了该基因在提高光合作用上的潜能<sup>[42-43]</sup>。但到目前为止, 镁是如何进入叶绿体, 又是怎样调控光合作用的问题还缺乏深入研究。 $Mg^{2+}$  在生殖过程中也起着重要作用。研究报道, 包括定位于内质网的 *AtMGT4*、定位于线粒体的 *AtMGT5* 和 *AtMGT9* 在内的几种 MGT 蛋白, 在花粉发育和雄性生殖方面起着重要作用<sup>[28, 33-35]</sup>。

不同 MGT 成员的亚细胞定位仍然是一个悬而未决的问题。最近的研究显示, 同一 MGT 成员的定位会出现不同的定位结果, 并且在瞬时过表达系统中, 几个 MGT 与 ER 膜相关联, 需要指出的是, 许多膜蛋白被翻译, 并在过表达时于内质网上积累。因此, 为确定它们的生理功能, 需要对拟南芥以及其他植物中所有 MGTs 蛋白进行全面的功能分析。除 CorA/MRS2 外, 细菌和动物中其他家族的  $Mg^{2+}$  通道或转运蛋白也被鉴定出。证明其同源基因是否存在于植物界并参与植物细胞的  $Mg^{2+}$  转运将极大提升我们对植物中  $Mg^{2+}$  转运的认识。

### 3 植物响应镁胁迫的分子机制

迄今为止, 植物如何应对低镁胁迫的分子机制尚未被解析, 但有关植物响应高镁胁迫的机制研究有一定进展。

有研究报道 ABA 参与对高镁胁迫信号的响应。在镁毒害条件下, ABA 合成和信号转导相关基因的表达受到诱导, ABA 含量上升, 高浓度 ABA 促进 DELLA 蛋白在细胞核中积累, 导致植物主根延伸受到抑制。研究还发现, DELLA 蛋白通过调控碳水化合物代谢及  $Mg^{2+}$  转运等相关基因的表达, 影响植物  $Mg^{2+}$  吸收效率、碳水化合物等物质的合成。因此, DELLA 能通过 ABA 相关信号通路来调节  $Mg^{2+}$  吸收及其相关基因的表达, 以实现植物对高镁毒害的响应<sup>[28]</sup>。

另外,有研究发现  $\text{Ca}^{2+}$ 信号在植物适应高  $\text{Mg}^{2+}$ 胁迫中也发挥重要功能<sup>[43-45]</sup>。外部高  $\text{Mg}^{2+}$ 诱导植物细胞质基质中  $\text{Ca}^{2+}$ 瞬时升高。特定的  $\text{Ca}^{2+}$ 信号可被两个定位于液泡膜的钙调磷酸酶 B 亚基蛋白 CBL2 和 CBL3 感知。CBL2 和 CBL3 功能冗余,可激活 CIPK3/9/23/26 激酶,随后 CIPK 磷酸化液泡膜  $\text{Mg}^{2+}$ 转运系统以实现液泡  $\text{Mg}^{2+}$ 的储存,从而保持细胞质中无毒的  $\text{Mg}^{2+}$ 水平。研究还发现,这些 CIPK 激酶可与 ABA 响应途径中起关键作用的几种蔗糖非发酵相关激酶(SnRK2)相互作用<sup>[43-45]</sup>。今后需重点解决以下问题:高  $\text{Mg}^{2+}$ 胁迫是如何诱导植物细胞中特异的  $\text{Ca}^{2+}$ 信号以及  $\text{Ca}^{2+}$ 和 ABA 信号在靶转运蛋白调控植物  $\text{Mg}^{2+}$ 平衡中的可能交叉点。

上述研究说明,ABA 信号和  $\text{Ca}^{2+}$ 信号等因子是植物应答镁毒害的信号因子,其相互间的作用机理还有待深入研究。

#### 4 展望

镁是植物生长发育必需的营养元素之一,镁缺乏或高镁都会影响植物的正常生长发育。目前对植物镁营养元素的研究多集中在镁离子转运体的功能、缺镁和镁毒害生理等方面,且在光合作用、碳代谢、减轻铝毒害等方面取得了一定的进展。然而,我们对植物  $\text{Mg}^{2+}$ 转运还了解较少。迄今为止,植物  $\text{Mg}^{2+}$ 转运蛋白的作用及晶体结构,  $\text{Mg}^{2+}$ 与其他离子的相互作用机制,植物对  $\text{Mg}^{2+}$ 转运的规律及体内稳态,  $\text{Mg}^{2+}$ 胁迫信号的转导和调控等分子水平的研究还知之甚少。未来需要设计新的筛选方法来鉴定更多植物  $\text{Mg}^{2+}$ 营养及  $\text{Mg}^{2+}$ 信号相关基因,以加深对植物  $\text{Mg}^{2+}$ 转运机制的认识。人类膳食中的主要  $\text{Mg}^{2+}$ 营养来源于植物,因此揭示植物  $\text{Mg}^{2+}$ 转运及镁胁迫响应的分子机制将有助于改善作物的营养特性,从而提高作物产量和品质,最终提高人类健康水平。

#### 参考文献(References):

- [1] MARSCHNER H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. San Diego: Academic Press, 1986: 235-243.
- [2] MARSCHNER H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. 2nd ed. Pittsburgh: Academic Press, 1995: 313-320.
- [3] SHAUL O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg[J]. BioMetals, 2002, 15(3): 309-323.
- [4] HORLITZ M, KLAFF P. Gene-specific trans-regulatory functions of magnesium for chloroplast mRNA stability in higher plants[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2000, 275(45): 35638-35645.
- [5] KARLEY A J, WHITE P J. Moving cationic minerals to edible tissues: potassium, magnesium, calcium[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(3): 291-298.
- [6] WHITE P J, BROADLEY M R. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets--iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine[J]. New Phytologist, 2009, 182(1): 49-84.
- [7] 汪洪, 金继运. 铁、镁、锌营养胁迫对植物体内活性氧代谢影响机制[J]. 植物营养与肥料学报(WANG Hong, JIN Ji-yun. Possible effects of iron, magnesium and zinc on the metabolism of reactive oxygen species in plants[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science), 2006, 12(5): 738-744.
- [8] 张其德, 郭宗华. 光强度对植物光合器官和光合功能的影响[J]. 北京农学院学报(ZHANG Qi-de, GUO Zong-hua. Effect of light intensity on plant photosynthesis organs and photosynthesis function[J]. Journal of Beijing University of Agriculture), 1988(3): 76-86.
- [9] 李延, 刘星辉, 庄卫民. 植物 Mg 营养生理的研究进展[J]. 福建农林大学学报(LI Yan, LIU Xing-hui, ZHUANG Wei-min. Advances in magnesium nutritional physiology in plants[J]. Journal of Fujian Agricultural University), 2000, 29(1): 74-80.
- [10] 周世恭. 镁在植物体中的作用[J]. 植物杂志(ZHOU Shi-gong. The function of magnesium in plants[J]. Plant Magazine), 1987(1): 22-23.
- [11] 熊英杰, 陈少风, 李恩香, 等. 植物缺镁研究进展及展望[J]. 安徽农业科学(XIONG Ying-jie, CHEN Shao-feng, LI En-xiang, et al. Research progress and outlook on magnesium deficiency in plants[J]. Journal of Anhui Agricultural Science), 2010, 38(15): 7754-7757.
- [12] OSWALD O, MARTIN T, DOMINY P J, et al. Plastid redox state and sugars: interactive regulators of nuclear-encoded photosynthetic gene expression[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2001, 98(4): 2047-2052.
- [13] CAKMAK I, HENGELER C, MARSCHNER H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants[J]. Journal of Experimental Botany, 1994, 45(9): 1251-1257.
- [14] MARTIN T, OSWALD O, GRAHAM I A. Arabidopsis seedling growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon:nitrogen availability[J]. Plant Physiology, 2002, 128(2): 472-481.
- [15] HERMANS C, BOURGIS F, FAUCHER M, et al. Magnesium deficiency in sugar beets alters sugar partitioning and phloem loading in young mature leaves[J]. Planta, 2005, 220(4): 541-549.
- [16] HERMANS C, VUYLSTEKE M, COPPENS F, et al. Systems analysis of the responses to long-term magnesium deficiency and restoration in Arabidopsis thaliana[J]. New Phytologist, 2010, 187(1): 132-144.
- [17] CAKMAKI, KIRKBY E A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(4): 692-704.

- [18] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405–410.
- [19] ASADA K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions[J]. Plant Physiology, 2006, 141(2): 391–396.
- [20] 曹恭, 梁鸣早. 镁——平衡栽培体系中植物必需的中量元素[J]. 土壤肥料(CAO Gong, LIANG Ming-zao. Magnesium: the essential middle element of plants in balance culture system[J]. Soils and Fertilizers), 2003(3): 加1–加4.
- [21] RIENS B, HELDT H W. Decrease of nitrate reductase activity in spinach leaves during a light–dark transition[J]. Plant Physiology, 1992, 98(2): 573–577.
- [22] 张福锁. 环境胁迫与植物营养[M]. 北京: 北京农业大学出版社(ZHANG Fu-suo. Environmental Stress and Plant Nutrition[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press), 1993: 71–100.
- [23] YU Q, RENGEL Z. Micronutrient deficiency influences plant growth and activities of superoxide dismutases in narrow-leaved lupins[J]. Annals of Botany, 1999, 83(2): 175–182.
- [24] 杨广东, 朱祝军. 不同光照条件下缺镁对对黄瓜生长及活性氧清除系统的影响[J]. 园艺学报(YANG Guang-dong, ZHU Zhu-jun. Effects of magnesium deficiency on growth and active oxygen scavenging system in cucumber under different light intensities[J]. Acta Horticulturae Sinica), 2001, 28(5): 430–434.
- [25] TEWARI R K, KUMAR P, TEWARI N, *et al.* Macronutrient deficiencies and differential antioxidant responses—influence on the activity and expression of superoxide dismutase in maize[J]. Plant Science, 2004, 166(3): 687–694.
- [26] ANZA M, RIGA P, GARBISU C. Time course of antioxidant responses of *Capsicum annuum* subjected to a progressive magnesium deficiency[J]. Annals of Applied Biology, 2005, 146(1): 123–134.
- [27] TEWARI R K, KUMAR P, SHARMA P N. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants[J]. Scientia Horticulturae, 2006, 108(1): 7–14.
- [28] TANG R J, LUAN S. Regulation of calcium and magnesium homeostasis in plants: from transporters to signaling network[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 39: 97–105.
- [29] PAPP K M, MAGUIRE M E. The CorA  $Mg^{2+}$  transporter does not transport  $Fe^{2+}$ [J]. Journal of Bacteriology, 2004, 186(22): 7653–7658.
- [30] SCHOCK I, GREGAN J, STEINHAUSER S, *et al.* A member of a novel *Arabidopsis thaliana* gene family of candidate  $Mg^{2+}$  ion transporters complements a yeast mitochondrial group II intron-splicing mutant[J]. Plant Journal, 2000, 24(4): 489–501.
- [31] LI L, TUTONE A F, DRUMMOND R S, *et al.* A novel family of magnesium transport genes in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2001, 13(12): 2761–2775.
- [32] MAO D D, CHEN J, TIAN L F, *et al.* *Arabidopsis* transporter MGT6 mediates magnesium uptake and is required for growth under magnesium limitation[J]. The Plant Cell, 2014, 26(5): 2234–2248.
- [33] LI J, HUANG Y, TAN H, *et al.* An endoplasmic reticulum magnesium transporter is essential for pollen development in *Arabidopsis*[J]. Plant Science, 2015, 231: 212–220.
- [34] CHEN J, LI L G, LIU Z H, *et al.* Magnesium transporter AtMGT9 is essential for pollen development in *Arabidopsis*[J]. Cell Research, 2009, 19(12): 887–898.
- [35] LI L G, SOKOLOV L N, YANG Y H, *et al.* A mitochondrial magnesium transporter functions in *Arabidopsis* pollen development[J]. Molecular Plant, 2008, 1(4): 675–685.
- [36] MAO D D, TIAN L F, LI L G, *et al.* AtMGT7: an *Arabidopsis* gene encoding a low-affinity magnesium transporter[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(12): 1530–1538.
- [37] GEBERT M, MESCHENMOSEK, SVIDOVÁ S, *et al.* A root-expressed magnesium transporter of the *MRS2/MGT* gene family in *Arabidopsis thaliana* allows for growth in low- $Mg^{2+}$  environments[J]. Plant Cell, 2009, 21(12): 4018–4030.
- [38] YAN Y W, MAO D D, YANG L, *et al.* Magnesium transporter MGT6 plays an essential role in maintaining magnesium homeostasis and regulating high magnesium tolerance in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 274.
- [39] CHEN Z C, YAMAJI N, HORIE T, *et al.* A magnesium transporter *OsMGT1* plays a critical role in salt tolerance in rice[J]. Plant Physiology, 2017, 174(3): 1837–1849.
- [40] SHAUL O, HILGEMANN D W, DE-ALMEIDA-ENGLER J, *et al.* Cloning and characterization of a novel  $Mg^{2+}/H^{+}$  exchanger[J]. The EMBO Journal, 1999, 18(14): 3973–3980.
- [41] CONN S J, CONN V, TYERMAN S D, *et al.* Magnesium transporters, MGT2/MRS2-1 and MGT3/MRS2-5, are important for magnesium partitioning within *Arabidopsis thaliana* mesophyll vacuoles[J]. New Phytologist, 2011, 190(3): 583–594.
- [42] CHEN Z C, YAMAJI N, MOTOYAMA R, *et al.* Up-regulation of a magnesium transporter gene *OsMGT1* is required for conferring Aluminum tolerance in rice[J]. Plant Physiology, 2012, 159(4): 1624–1633.
- [43] TIAN W, WANG C, GAO Q F, *et al.* Calcium spikes, waves and oscillations in plant development and biotic interactions[J]. Nature Plants, 2020, 6(7): 750–759.
- [44] TANG R J, WANG C, LI K L, *et al.* The CBL–CIPK calcium signaling network: unified paradigm from 20 years of discoveries[J]. Trends in Plant Science, 2020, 25(6): 604–617.
- [45] TANG R J, LUAN S. Rhythms of magnesium[J]. Nature Plants, 2020, 6(7): 742–743.