

植物离子组学：植物营养研究的新方向

丁广大^{1,2}, 刘佳², 石磊^{1,2}, 徐芳森^{1,2*}

(1 华中农业大学微量元素研究中心, 湖北武汉 430070; 2 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 湖北武汉 430070)

摘要: 离子组是指有机体内所有离子的总和, 包括所有的金属、类金属和非金属。现代高通量的元素分析手段(如 ICP-MS/OES)的出现, 使得同时定量分析多个元素的含量成为可能。植物离子组学正是利用这一高通量的分析手段, 在全基因组的规模上对植物体内的离子组进行分析和对比研究, 从而系统地研究揭示植物体内控制离子平衡的遗传网络与分子机制。近年来, 该研究领域发展迅速, 并广泛地应用于植物功能基因组研究等方面, 成为植物营养研究发展的一个热点领域。本文从离子组及离子组学的概念、离子组学的技术平台、离子组学研究的技术路线、信息管理及其应用等方面进行综述, 并对这一新兴研究领域进行了展望。

关键词: 离子组; 离子谱; 植物离子组学; 植物营养学

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2010)02-0479-06

Plant ionomics: A new field in plant nutrition

DING Guang-da^{1,2}, LIU Jia², SHI Lei^{1,2}, XU Fang-sen^{1,2*}

(1 Microelement Research Centre, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China;

2 National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract: The ionome was defined as total of all ions including all the metals, metalloids, and nonmetals present in an organism. The development of high-throughput analytical technology such as ICP-MS/OES makes it possible for the quantitative and simultaneous measurement of the elemental composition in plants. Based on this technology, ionomics was developed to illuminate systematically the genetic network and molecular mechanism of plant ion homeostasis by analyzing and comparing genomic-scale ionome. Since the rapid progress in recent years, ionomics was widely used in functional genomic research, etc, and becomes a hotspot field in plant nutrition. This paper makes a brief review on plant ionomics from the following aspects: the concept of ionome and ionomics, technology platform, methodology, information management of ionomics and its applications. Moreover, this paper put forward some questions and prospects in current study.

Key words: ionome; ion profile; plant ionomics; plant nutrition

从 19 世纪德国化学家李比西提出植物的“矿质营养学说”至今, 植物营养科学理论不断完善, 目前已确认的植物必需的营养元素共有 17 种^[1]。近年来, 分子遗传技术的飞速发展及其在植物营养研究中的广泛应用, 使得植物营养研究在分子水平上不断深入, 并取得长足的进展, 一大批与植物离子吸收、运输、利用及其调控相关的基因相继被克隆^[2-4], 人们对植物体内矿质离子平衡机理的认识不断加深。但由于植物体内各离子平衡调控的分子

机制异常复杂^[5-8], 传统的分子生物学手段无法从植物全基因组的水平上对植物矿质离子平衡的控制网络进行研究。因此, 随着现代高通量的元素分析手段(如 ICP-MS/OES)的出现, 一个全新的组学研究方法—离子组学逐渐发展并不断成熟。作为功能基因组学的重要支柱, 离子组学越来越受到人们的关注, 并日益成为植物营养学研究领域中的一个重要方向。本文就这一方面的国内外研究进展进行简要的综述。

收稿日期: 2009-03-02

接受日期: 2009-08-12

基金项目: 科技部“973”项目(2005CB120905); 国家自然科学基金(30771283)资助。

作者简介: 丁广大(1983—), 男, 江西临川人, 博士研究生, 主要从事植物营养遗传研究。

Tel: 027-87286872, E-mail: dingqing001@webmail.hzau.edu.cn. * 通讯作者 E-mail: fangsenxu@mail.hzau.edu.cn

1 离子组及离子组学

矿质离子广泛地参与各项重要的生命活动,行使着重要的生理功能。研究表明,植物体内矿质离子的动态平衡过程受到多基因的调控,各养分离子存在着复杂的遗传控制网络。现代高通量的元素分析手段(如 ICP-MS/OES)的出现,使得同时定量分析植物多个元素的含量成为可能,从而为系统研究植物体内离子的动态平衡提供有力的工具。

2001年,金属组(Metallome)的概念首次出现在文献当中,它包括细胞内所有金属^[9-10]。Lahner及其同事2003年扩展了金属组(Metallome)的概念,首次定义了离子组(Ionome)。它是指生物体内所有离子的总和,包括所有的金属、类金属和非金属。这一概念首次包含了非金属如氮、磷、硫、硒、氯等。需要指出的是,离子组与代谢组、蛋白质组之间并没有严格的界限,例如某些含有非金属元素如磷、硫、氮等的化合物可同时归为离子组和代谢组。因此,离子组在一定程度上可认为是代谢组学的一个分支,它主要研究的是生物体中的离子及其无机化合物^[11]。离子组学(Ionomics)是指研究离子组的一整套研究思路、方法和技术。它主要利用现代高通量的元素分析手段(如 ICP-MS/OES)在分析植物离子组的基础上,结合生物信息学和功能基因组学等手段,在基因组的规模上对植物体内的离子谱(Ion Profile)进行绘制、对比研究,从而系统地研究揭示植物体内控制离子平衡的遗传网络与分子机制^[12-13]。Nicholson等以液相(气相)色谱-质谱和核磁共振等技术为基础的研究创立了代谢组学^[14]。另一方面,电感耦合等离子体(ICP)技术的发展,为分析植物体的各种矿质元素提供了条件。代谢组学的研究思想与 ICP 等技术的结合,最终产生了离子组学。因此,离子组学是代谢组学与植物营养学交叉融合的产物^[13]。

生物体的外部环境或自身内部的原因都可能导致其离子组的变化,例如土壤养分水平的改变,某个离子转运子功能的缺失,或植物细胞结构的改变等等。离子组学能够定量分析生物体在各种生理刺激条件下,不同的发育阶段和因为各种遗传变异等因素所导致的体内各组织和细胞中矿质营养元素的变化情况,反映有机体在某个特定状态下如某一特定的生理或逆境状态下的生理特征。因此,与代谢组和蛋白质组的分析相比,相对低成本、高通量的离子组研究方法具有非常广阔的应用前景。它不但可用于分析直接控制离子动态平衡的基因或基因网络,

而且可用于研究间接影响植物离子组变化的发育及生理代谢过程的基因控制网络。

2 离子组学的技术平台

植物体内矿质元素的种类繁多,而离子组学对矿质元素的分析有两点基本要求:一是定量,二是必需同时测量多种元素。目前,有多种方法可以同时定量分析植物体内多种离子组分的含量。这些分析方法大致可分为两类,一类是利用原子的电子特性(如发射光谱、吸收光谱和荧光光谱等)的差异进行分析,如 ICP-OES、ICP-MS、X-射线荧光分析法等;另一类是利用原子核的特性(如放射性和所带电荷数)的不同进行分析,如中子活化分析法等。下面简要介绍它们的原理及特点。

2.1 电感耦合等离子体原子发射光谱法

电感耦合等离子体原子发射光谱法(Inductively Coupled Plasma-Optical Emission Spectroscopy, ICP-OES)是以等离子体为激发光源的原子发射光谱分析方法。其原理主要是先将样品由载气(氩气)引入雾化系统进行雾化后,以气溶胶形式进入等离子体的轴向通道,在高温和惰性气氛中被充分蒸发、原子化、电离和激发,发射出所含元素的特征谱线,然后由光栅分光系统,将各种组分原子发射的多种波长的光分解成光谱,并由光电倍增管检测接受。根据特征谱线的存在与否,鉴别样品中是否含有某种元素,并根据特征谱线强度确定样品中相应元素含量。

该方法的灵敏度较高,样品消耗少(毫克级),因此,可用于微量和痕量无机组分分析。同时,可以快速地分析样品中多种元素的含量,而且可进行多个试样的连续分析。对于许多化学性质极相近而难以分别分析的元素如铈、钽、锆、钨、稀土元素等,其光谱性质有较大差异,因此,也可用该方法进行分析。Eide等人运用该方法分析了大约10000份酵母样品中的元素组分,获得了大量的酵母离子组图谱信息^[15]。Vaisanen等将松针样品经过三种不同的前处理方法(微波消解、超声波辅助消化、干灰化法)处理后,用 ICP-OES 分析了其中多种矿质元素的含量,结果发现三种前处理方法的分析结果有所不同^[16]。

2.2 电感耦合等离子体质谱法

电感耦合等离子体质谱法(Inductively Coupled Plasma-Mass Spectrometry, ICP-MS)是将被测物质用电感耦合等离子体离子化后,按离子的质荷比分离,根据峰位置和峰强度进行元素的定性定量分析的方法。ICP-MS由 ICP 焰炬,接口装置和质谱仪三部

分组成,其使用的电离源与原子发射光谱仪所用的 ICP 是一样的。其原理主要是经 ICP 产生的离子通过接口装置进入质谱仪,经过质谱计的离子用电子倍增管记数,所产生的信号由计算机处理。根据质谱峰的位置及元素浓度与计数强度的关系,进行试样中元素的定性和定量分析。

该方法具有与 ICP-OES 同样的优点,但其灵敏度比 ICP-OES 更高,地球上几乎所有的元素都可以用其进行分析。到 2007 年为止,先后有大约 80000 份拟南芥样品运用该方法进行了离子组分析^[11,17-18]。

2.3 X 射线荧光分析法(XRF)

构成物质的原子各自都包含有若干固有的电子能级。当以 X 射线、 γ 射线、电子束照射物质时,物质便产生表征原子特性的 X 射线。这种 X 射线统称为荧光 X 射线,利用这种荧光 X 射线,可分析存在于物质中原子种类和含量,这种方法称为 X 射线荧光分析法(X-Ray Fluorescence, XRF)。该方法最大的优点是可以非破坏性的方式对样品进行快速分析,还可进行表面分析,用全反射方式可检测和判断样品表面极微量物质。早在 20 世纪 90 年代初,Delhaize 等人就运用 XRF 技术分析了超过 100000 株拟南芥突变体的多种元素的含量,并成功地筛选到三个离子组发生改变的突变体^[19]。随后,Young 等利用该技术分析了拟南芥种子中锰、铁、镍、铜、锌、钾和钙等元素的含量,并对各样品离子组表型进行了分析,以找到相应的突变体^[20]。

2.4 中子活化分析法(NAA)

中子活化分析(Neutron Activation Analysis, NAA)是一种以原子核反应为依据的分析方法。通过用一定能量的中子轰击待测的样品,会发生核反应。由于生成的激发态的核能辐射出 γ 射线,而且不同放射性核辐射出的能量不同。因此,可通过测量放射性核素的半衰期或者特征 γ 射线的能量进行定性分析,或通过测定其放射性的强度进行定量分析。NAA 技术具有灵敏度高、可测元素多、用样量少、快速等优点,是一种非破坏性多元素分析手段,在生物环境的样品元素测定中有着较为广泛的应用。例如运用 NAA 技术分析植物中多种元素的含量来监测土壤的重金属污染区域^[21-22]。

3 离子组学的研究流程及信息管理

随着高通量的元素分析技术的问世,植物离子组研究发展迅速。一般大规模的离子组项目,都需

要在较长的时间内分析大量的样品,以获取足够多的离子组信息。因此,在整个实验过程中必须执行统一的标准,这些过程包括植物的生长,样品的收获与制备,样品的离子组表型分析,以及后期的数据处理和管理等。在获得大量的离子组表型数据的基础上,通过对比分析筛选出感兴趣的离子组突变体(即与野生型相比,其离子谱发生显著改变),这些突变体可用于后续的研究如图位克隆、基因功能研究等。

离子组学的研究是建立在大量的离子组信息的对比与分析的基础上,因此,对数据信息的有效管理显得非常重要。为此,Baxter 等在普渡大学高通量离子组学表型平台的基础上建立了普渡离子组学信息管理系统(Purdue Ionomics Information Management System, PiiMS),该系统包括 60000 份拟南芥 16 种元素的含量数据(磷、钙、钾、镁、铜、铁、锌、锰、钴、镍、硼、硒、钼、钠、砷、镉),其中包括大量的突变体、自然品种以及一些重组自交系群体。PiiMS 是一个完全开放的数据信息管理系统,用户可以通过登陆网址 www.purdue.edu/dp/ionomics 查询或下载自己所需的信息。目前,该系统正在整合酵母及水稻的相关信息,这将为开展植物离子组学研究提供极大的便利^[18]。

4 离子组学的应用

4.1 功能基因组研究

植物表型变异的鉴定及其与基因型变异之间的联系是研究植物基因功能的关键问题。离子组学提供了一个高通量的快速分析植物离子组表型的分析平台。通过该平台可以快速地鉴定出某一基因型的离子组表型变异,这为研究调控植物离子平衡的基因或基因网络提供了丰富的信息。用于离子组分析的材料首先必须具备较好的遗传变异,这种遗传变异可以是自然发生,也可以通过人工手段获得。例如,甲基磺酸乙酯(EMS)、X-射线、快中子(FN)诱变,T-DNA 插入突变和转座子插入突变等都普遍用于各种类型突变体的创建^[23-24]。另有研究表明,突变可以是单个离子的突变^[25-27],也可以是多个离子的突变^[28],但无论是哪种突变在研究植物离子平衡的基因调控网络中都具有重要的作用。

目前,一些人工诱变群体已被成功地运用于植物离子组突变体的筛选。Lahner 等用快中子对模式植物拟南芥进行人工诱变,然后运用离子组学的研究方法对这些突变体的离子谱(Ion profile)进行绘制与对比研究。他们利用 ICP-OES 及 ICP-MS 分析了

包括野生型在内的大约 13000 个拟南芥植株的 18 种元素的含量,并构建了相应的离子谱。然后通过对比分析筛选到 51 个离子组突变体。分析发现在这些突变体中不同元素含量的变化趋势不同,例如大多数突变体钙、铁、钴等的含量相比野生型出现了下降,而其他元素的含量相比野生型却出现了上升。该结果也表明植物体内各离子的平衡是相互联系的^[11]。Gong 等通过一种基于基因芯片的基因定位分离技术,成功地从一个钠离子过量累积突变体 FN1148 中分离到了相关的突变基因 *AtHKT1*。实验表明 *AtHKT1* 基因的突变是导致 FN1148 钠离子超累积的直接原因^[29]。Eide 等运用离子组学的研究方法对酵母进行了全基因组的研究。他们运用 ICP-OES 分析了 4385 个酵母基因组缺失突变株的 13 种元素,并绘制了相应的离子谱,通过与野生型进行比较分析,他们分离到了 212 个具有 ICP 表型的突变株,这些突变体涉及大量新的与离子平衡调控网络相关的未知基因^[15]。

近年来,研究人员利用这些突变体材料通过构建遗传图谱,相继在不同植物中定位了大量的控制各种养分性状的数量性状位点(Quantitative Trait Loci, QTL)。在模式植物拟南芥中这些性状包括种子和地上部磷累积量^[30]、地上部铷^[31]、硒^[32]等的累积量,地上部氮^[33]、钾^[34]、钙^[35]等的含量,种子中硫的累积量^[36]以及其他离子性状等^[37-40]。在水稻中也定位了大量的与养分性状相关的 QTL,例如控制水稻耐盐性^[41-43]和耐硼毒^[44]的 QTL,控制水稻磷^[45]、硅^[46]等养分吸收的 QTL,以及控制其他的一些养分性状的 QTL^[47-48]。另外,在小麦^[49]、豆科模式植物蒺藜苜蓿^[50]以及芸薹属物种中也有相关的报道,如甘蓝^[51-53]、白菜^[54-55]等。最近,Liu 等利用一个高密度的油菜双单倍体(Double Haploid, DH)群体在缺硼和供硼正常条件下定位了 35 个控制油菜苗期硼、钙、镁、铁、铜、磷、锌等 7 个矿质养分含量的 QTL,这些 QTL 贡献率从 4.4% 到 19.0%。通过与拟南芥进行比较作图分析,Liu 等在 QTL 区间内共找到了 26 个与离子吸收、运输相关的候选基因^[56]。这些控制养分离子吸收累积的 QTL 的分析、主效 QTL 的精细定位及候选基因的确定将进一步促进对植物离子平衡网络的解析。

4.2 生理状态的评价

植物体内的离子组成及含量受到多个生理过程的共同调控。养分从土壤进入植物体及其在植物体内运输、利用与再分配的过程非常复杂,任何一个过

程的改变都可能导致植物的离子组分发生变化。因此,离子组的改变可以作为一个信号因子,来反映植物所处的特定环境状态,例如冷冻、干旱、盐渍等各种逆境;植物自身特定组织或进入特定的发育时期等,都可能存在动态的离子组变化。因此,可以通过分析这一变化来判断植物所处的生理状态。

以离子组的思想调查植物生理状态的研究报道比较少,但前期的一些研究实际上包含初步的用离子组研究生理状态的雏形,Loudet 等研究指出拟南芥缺氮环境下,除了氮含量的变化,还涉及水分含量、氯离子和磷酸根离子的变化^[57]。另外,Balint 等调查小麦苗期铜过量时地上部的金属微量元素铜、铁、锰、锌等的含量,发现与正常环境相比这些金属微量元素的含量有明显的变化^[58]。2008 年,Salt 研究小组的 Baxter 等人运用 ICP-MS 分析了不同铁营养条件下拟南芥叶片离子组的变化,建立了离子组变化与不同的铁营养水平相关联的统计模型。并以地上部 Fe 和 P 含量作指标,调查外界不同铁浓度培养条件下的植物样品的元素变化情况。通过该模型,Baxter 等成功找到了两个先前报道的与铁有关的突变体 *frd1* 和 *frd3*^[59]。

5 展望

随着模式物种拟南芥、水稻全基因组测序的完成,以及大豆、烟草、油菜、杨树等一批作(植)物全基因组测序的相继开始,后基因组时代“组学”的研究不断兴起。人们通过对离子组学和蛋白质组学、代谢组学和转录组学的研究,可以更好地认识植物基因组如何真正影响植物的表型。目前,关于转录组学^[60]、蛋白质组学^[61]、代谢组学^[62]及它们之间的功能联系^[63-64]等研究正如火如荼地进行,而植物离子组学研究目前还处于起步阶段,相关的工作大多在拟南芥和水稻等模式植物中开展,在其它的物种中则鲜有报道。但随着研究的不断深入,大量的相关研究必然会在越来越多的作物中开展,如经济作物、果蔬类作物等。另外,离子组学的研究是建立在大量的离子组信息的对比与分析的基础之上,因此,对数据信息的有效管理显得非常重要。目前,美国普渡大学建立的 PiiMS 管理系统为开展相关工作提供了极大的便利,但对于不同的项目而言,还需要开发出自己的信息管理系统以实现海量数据的有效管理和利用。

关于植物离子平衡调控途径及调控网络等仍有很多未解之谜。作为近年来植物营养研究的新方

向,离子组学的观点与我们常规的通常只研究一个或少量元素为目的的研究大相径庭,植物离子组学必然为后基因组学时代的植物营养研究提供新的研究思路和动力。研究离子组学可以加速植物养分吸收利用的突变体的筛选,促进植物养分离子吸收、转运和调控等相关基因的克隆和功能研究,提高人们对植物养分吸收过程的本质及其和体内养分间交互作用的认识,并为植物营养性状的遗传改良提供重要的功能基因。此外,已有数据表明,离子组学还有助于认识超积累植物的筛选及其机理的研究。因此,这被一些科学家称之为植物化学元素指纹的离子组学,具有非常广阔的应用前景。

参 考 文 献:

- [1] Epstein E, Bloom A J. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives (2nd edn.) [M]. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2004.
- [2] Dunlop J, Phung T. Transporter genes to enhance nutrient uptake: Opportunities and challenges [J]. Plant Soil, 2002, 245: 115-122.
- [3] Ma J F, Yamaji N, Mitani N *et al.* An efflux transporter of silicon in rice [J]. Nature, 2007, 448: 209-212.
- [4] Venkatachalam P, Jain A, Sahi S *et al.* Molecular cloning and characterization of phosphate (Pi) responsive genes in Gulf ryegrass (*Lolium multiflorum* L.): a Pi hyperaccumulator [J]. Plant Mol Biol, 2009, 69: 1-21.
- [5] Schachtman DP, Shin R. Nutrient sensing and signaling: NPKS [J]. Ann. Rev. Plant Biol., 2007, 58: 47-69.
- [6] Amtmann A, Blatt M R. Regulation of macronutrient transport [J]. New Phytol., 2009, 181: 35-52.
- [7] Takano J, Miwa K, Fujiwara T. Boron transport mechanisms: collaboration of channels and transporters [J]. Trends Plant Sci., 2008, 13: 451-457.
- [8] Fang Z Y, Shao C, Meng Y J *et al.* Phosphate signaling in *Arabidopsis* and *Oryza sativa* [J]. Plant Sci., 2009, 176: 170-180.
- [9] Outten C E, O'Halloran T V. Femtomolar sensitivity of metalloregulatory proteins controlling zinc homeostasis [J]. Science, 2001, 292: 2488-2492.
- [10] Williams R J P. Chemical selection of elements by cells [J]. Coord. Chem. Rev., 2001, 216-17: 583-595.
- [11] Lahner B, Gong J, Mahmoudian M *et al.* Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana* [J]. Nat. Biotechnol., 2003, 21: 1215-1221.
- [12] Salt D E. Update on ionomics [J]. Plant Physiol., 2004, 136: 2451-2456.
- [13] Salt D E, Baxter I, Lahner B. Ionomics and the study of the plant ionome [J]. Annu. Rev. Plant Biol., 2008, 59: 709-733.
- [14] Nicholson J K, Lindon J C, Holmes E. "Metabonomics": understanding the metabolic responses of living systems to pathophysiological stimuli via multivariate statistical analysis of biological NMR spectroscopic data [J]. Xenobiotica, 1999, 29: 1181-1189.
- [15] Eide D J, Clark S, Nair T M *et al.* Characterization of the yeast ionome: a genome-wide analysis of nutrient mineral and trace element homeostasis in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Genome Biol., 2005, 6: R77. doi:10.1186/gb-2005-6-9-r77.
- [16] Vaisanen A, Laatikainen P, Ilander A *et al.* Determination of mineral and trace element concentrations in pine needles by ICP - OES: evaluation of different sample pre-treatment methods [J]. Intern. J. Environ. Anal. Chem., 2009, 164(1-2): 217-224.
- [17] Rus A, Baxter I, Muthukumar B *et al.* Natural variants of AtHKT1 enhance Na⁺ accumulation in two wild populations of *Arabidopsis* [J]. PLoS Genet, 2(12): e210. doi: 10.1371/journal.pgen.0020210.
- [18] Baxter I, Ouzzani M, Orcun S *et al.* Purdue ionomics information management system (PiiMS): An integrated functional genomics platform [J]. Plant Physiol., 2007, 143: 600-611.
- [19] Delhaize E, Randall P J, Wallace P A, Pinkerton A. Screening *Arabidopsis* for mutants in mineral nutrition [J]. Plant Soil, 1993, 155/156: 131-134.
- [20] Young L W, Westcott N D, Attenkofer K, Reaney M J. A high-throughput determination of metal concentrations in whole intact *Arabidopsis thaliana* seeds using synchrotronbased X-ray fluorescence spectroscopy [J]. J. Synchr. Rad., 2006, 13: 304-313.
- [21] Barandovski L, Cekova M, Frontasyeva M V *et al.* Atmospheric deposition of trace element pollutants in Macedonia studied by the moss biomonitoring technique [J]. Environ. Monit. Assess., 2008, 1-3: 107-118.
- [22] Grodzińska K, Frontasyeva M, Szarek - Lukaszewska G *et al.* Trace element contamination in industrial regions of Poland studied by moss monitoring [J]. Environ. Monit. Assess., 2003, 87: 255-270.
- [23] Koornneef M, Dellaert L W, van der Veen J H. EMS- and radiation-induced mutation frequencies at individual loci in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh [J]. Mutat. Res., 1982, 93: 109-123.
- [24] EFeldmann KA. T-DNA insertional mutagenesis in *Arabidopsis* - mutational spectrum [J]. Plant J., 1991, 1: 71-82.
- [25] Poirier Y, Thoma S, Somerville C *et al.* Mutant of *Arabidopsis* deficient in xylem loading of phosphate [J]. Plant Physiol., 1991, 97: 1087-1093.
- [26] Delhaize E, Randall P J. Characterization of a phosphate- accumulator mutant of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Physiol., 1995, 107: 207-213.
- [27] Nublat A, Desplais J, Casse F *et al.* *Sas1*, an *Arabidopsis* mutant overaccumulating sodium in the shoot, shows deficiency in the control of the root radial transport of sodium [J]. Plant Cell, 2001, 13: 125-137.
- [28] Delhaize E. A metal-accumulator mutant of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Physiol., 1996, 111: 849-855.
- [29] Gong J M, Waner D A, Horie T *et al.* Microarray-based rapid cloning of an ion accumulation deletion mutant in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 2004, 101: 15404-15409.
- [30] Bentsink L, Yuan K, Koornneef M *et al.* The genetics of phytate and phosphate accumulation in seeds and leaves of *Arabidopsis thaliana*, using natural variation [J]. Theor. Appl. Genet., 2003, 106: 1234-1243.
- [31] Payne K, Bowen H, Hammond J *et al.* Natural genetic variation in cOESium (Cs) accumulation by *Arabidopsis thaliana* [J]. New Phytol., 2004, 162: 535-548.

- [32] Zhang L, Byrne P F, Pilon-Smits E A. Mapping quantitative trait loci associated with selenate tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. New Phytol., 2006, 170: 33–42.
- [33] Loudet O, Chaillou S, Merigout P *et al.* Quantitative trait loci analysis of nitrogen use efficiency in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol., 2003, 131: 345–358.
- [34] Harada H, Leigh R A. Genetic mapping of natural variation in potassium concentrations in shoots of *Arabidopsis thaliana* [J]. J. Exp. Bot., 2006, 57: 953–960.
- [35] Broadley MR, White PJ. Plant nutritional genomics[M]. Blackwell: Oxford, 2005, 66–86.
- [36] Loudet O, Saliba-Colombani V, Camilleri C *et al.* Natural variation for sulfate content in *Arabidopsis thaliana* is highly controlled by APR2 [J]. Nat. Genet., 2007, 39: 896–900.
- [37] Vreugdenhil D, Aarts M G M, Koornneef M *et al.* Natural variation and QTL analysis for cationic mineral content in seeds of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Environ., 2004, 27: 828–839.
- [38] Waters B M, Grusak M A. Quantitative trait locus mapping for seed mineral concentrations in two *Arabidopsis thaliana* recombinant inbred populations [J]. New Phytol., 2008, 179: 1033–1047.
- [39] Ghandilyan A, Barboza L, Tisné S *et al.* Genetic analysis identifies quantitative trait loci controlling rosette mineral concentrations in *Arabidopsis thaliana* under drought [J]. New Phytol., 2009, 184: 180–192.
- [40] Ghandilyan A, Ilk N, Hanhart C *et al.* A strong effect of growth medium and organ type on the identification of QTLs for phytate and mineral concentrations in three *Arabidopsis thaliana* RIL populations [J]. J. Exp. Bot., 2009, 60: 1409–1425.
- [41] Koyama M L, Levesley A, Koebner R M *et al.* Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice [J]. Plant Physiol., 2001, 125: 406–422.
- [42] Lin H X, Zhu M Z, Yano M *et al.* QTLs for Na⁺ and K⁺ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance [J]. Theor. Appl. Genet., 2004, 108: 253–260.
- [43] Ren Z H, Gao J P, Li L G *et al.* A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter [J]. Nat. Genet., 2005, 37: 1141–1146.
- [44] Ochiai K, Uemura S, Shimizu A *et al.* Boron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). I. Quantitative trait locus (QTL) analysis of tolerance to boron toxicity [J]. Theor Appl. Genet., 2008, 117: 125–133.
- [45] Wissuwa M, Wegner J, Ae N *et al.* Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil [J]. Theor. Appl. Genet., 2002, 105: 890–897.
- [46] Wu Q S, Wan X Y, Su N *et al.* Genetic dissection of silicon uptake ability in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Sci., 2006, 171: 441–448.
- [47] Stangoulis J C R, Huynh B L, Welch R M *et al.* Quantitative trait loci for phytate in rice grain and their relationship with grain micronutrient content [J]. Euphytica, 2007, 154: 289–294.
- [48] Garcia-Oliveira A L, Tan L B, Fu Y C *et al.* Genetic Identification of quantitative trait loci for contents of mineral nutrients in rice grain [J]. J. Integr. Plant Biol., 2009, 51 (1): 84–92.
- [49] Peleg Z, Cakmak I, Ozturk L *et al.* Quantitative trait loci conferring grain mineral nutrient concentrations in durum wheat × wild emmer wheat RIL population [J]. Theor. Appl. Genet., 2009, 119: 353–369.
- [50] Sankaran R, Huguet T, Crusak M. Identification of QTL affecting seed mineral concentrations and content in the model legume *Medicago truncatula* [J]. Theor. Appl. Genet., 2009, 119: 241–253.
- [51] Broadley M R, Hammond J P, King G J *et al.* Shoot calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations differ between subtaxa, are highly heritable, and associate with potentially pleiotropic loci in *Brassica oleracea* [J]. Plant Physiol., 2008, 146: 1707–1720.
- [52] Hammond J P, Broadley M R, White P J *et al.* Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits [J]. J. Exp. Bot., 2009, 60: 1953–1968.
- [53] White P J, Hammond J P, King G J *et al.* Genetic analysis of potassium use efficiency in *Brassica oleracea* [J]. Ann. Bot., 2010, doi: 10.1093/aob/mcp253.
- [54] Wu J, Yuan Y X, Zhang X W *et al.* Mapping QTLs for mineral accumulation and shoot dry biomass under different Zn nutritional conditions in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. Plant Soil, 2008, 310: 25–40.
- [55] Zhao J J, Jamar D C L, Lou P *et al.* Quantitative trait loci analysis of phytate and phosphate concentrations in seeds and leaves of *Brassica rapa* [J]. Plant, Cell Environ., 2008, 31: 887–900.
- [56] Liu J, Yang J P, Li R Y *et al.* Analysis of genetic factors that control shoot mineral concentrations in rapeseed (*Brassica napus*) in different boron environments [J]. Plant Soil, 2009, 320: 255–266.
- [57] Loudet O, Chaillou S, Krapp A, Daniel-Vedele F. Quantitative trait loci analysis of water and anion contents in interaction with nitrogen availability in *Arabidopsis thaliana* [J]. Genetics, 2003, 163: 711–722.
- [58] Balint A F, Roder M S, Hell R *et al.* Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn contents in the shoots of wheat seedlings [J]. Biol. Plant., 2007, 51: 129–134.
- [59] Baxter I R, Vitek O, Lahner B *et al.* The leaf ionome as a multivariable system to detect a plant's physiological status [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2008, 105: 12081–12086.
- [60] Becher M, Talke I N, Krall L *et al.* Cross-species microarray transcript profiling reveals high constitutive expression of metal homeostasis genes in shoots of the zinc hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* [J]. Plant J., 2004, 73: 251–268.
- [61] Koller A, Washburn M P, Lange B M *et al.* Proteomic survey of metabolic pathways in rice [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002, 99: 11969–11974.
- [62] Schauer N, Fernie A R. Plant metabolomics: towards biological function and mechanism [J]. Trends Plant Sci., 2006, 11: 508–516.
- [63] Prioul J L, Mechin V, Lessard P *et al.* A joint transcriptomic, proteomic and metabolic analysis of maize endosperm development and starch filling [J]. Plant Biotech. J., 2008, 6(9): 855–869.
- [64] Martinez D, Challacombe J, Morgenstern I *et al.* Genome, transcriptome, and secretome analysis of wood decay fungus *Postia placenta* supports unique mechanisms of lignocellulose conversion [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009, 106(6): 1954–1959.