

高 Fe^{2+} 对水稻离体根边缘细胞的影响

章 艺^{1,2}, 刘 鹏^{2,*}, 宋金敏², 徐根娣², 蔡妙珍², 王婷婷²

(1. 衢州学院, 浙江衢州 324000; 2. 浙江师范大学植物学实验室, 浙江金华 321004)

摘要:以水稻“汕优 10 号”为试验材料, 悬空气培法获得根边缘细胞, 研究水稻边缘细胞的数量、活性和脱离根冠后对高 Fe^{2+} 的响应过程。结果显示, 水稻根长为 1 mm 时, 就形成了 205 个边缘细胞, 随着根的伸长数目不断增加, 根长 25 mm 时, 边缘细胞数目最大; 根长 20 mm 时边缘细胞活性最大; 根长 2 mm 时, 根冠果胶甲基酯酶 (Pectin methyl esterase, PME) 活性最高, 水稻边缘细胞的形成与根冠 PME 活性相关。高 Fe^{2+} 对离体边缘细胞有毒害效应, 用浓度为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Fe^{2+} 溶液处理 48 h 后, 细胞活性比对照下降了 72.70%, 但用 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 溶液处理时, 细胞活性有所回升, 这可能是边缘细胞耐铁毒的一种应激性反应; 根冠 PME 活性随着 Fe^{2+} 浓度的增加先上升后下降, 表明根冠 PME 活性与植物铁毒有关。

关键词:高 Fe^{2+} ; 水稻; 离体根边缘细胞; 果胶甲基酯酶 (PME)

文章编号: 1000-0933(2008)06-2925-06 中图分类号: Q142, Q25, Q945, S314 文献标识码: A

Effect of excessive Fe^{2+} on root border cells *in vitro* of rice

ZHANG Yi^{1,2}, LIU Peng^{2,*}, SONG Jin-Min², XU Gen-Di², CAI Maio-Zhen², WANG Ting-Ting²

1 Quzhou College, Quzhou 324000, China

2 Key Laboratory of Botany, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2925 ~ 2930.

Abstract: Root border cells are a population of rhizosphere cells surrounding but separated from the root apex. The root tip is the target of the Fe^{2+} toxicity, thus it was guessed that the border cells might function crucially in the response to the Fe^{2+} toxicity. To explore the excessive Fe^{2+} effects on the border cells in rice, experiments were carried out using the border cells *in vitro* (Shanyou No. 10). The border cells were pre-planted in aeroponic culture and detached from the root tips. It is showed that the first border cell almost occurred synchronously with the primary root tip emergence. The numbers of the border cells reached its maximum (1311) when the root length was 25 mm. The viability of border cells reached the maximum of 74.05% when the root length was 20 mm. When the root length was 2 mm, the relative activity of PME (Pectin methyl esterase) reached the maximum. The PME may play an important role in production and development of the border cell in rice. The Fe^{2+} treatment decreases cell viability, when treated with $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Fe^{2+} for 2 h, the cell viability decreased obviously, and most of the border cells *in vitro* had lost viability after treated with Fe^{2+} for 12 h, but the activity of the border cells added a little at $400 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ compared with that at $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$. It could be due to a cellular self-protection response. With the addition of Fe^{2+} concentration, the PME activity increased and reached the maximum at $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Fe^{2+} , then decreased. These results suggested that Fe^{2+} toxicity on PME activity and border cell activity, and the PME activity may has an important role in Fe^{2+} toxicity.

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (Y305102)

收稿日期: 2007-10-30; 修订日期: 2008-03-13

作者简介: 章艺 (1970 ~), 女, 浙江金华人, 硕士, 副教授, 主要从事植物营养和环境生态研究. E-mail: zyzy20004@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyzy.00@163.com

Foundation item: The project was financially supported by Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China (Grant No. Y305102)

Received date: 2007-10-30; **Accepted date:** 2008-03-13

Biography: ZHANG Yi, Associate professor, mainly engaged in plant nutrition and environment ecology, E-mail: zyzy20004@163.com

Key Words: excessive Fe^{2+} stress; rice; detached root border cells; Pectin Methyl Esterase(PME)

铁是植物必需的微量元素。但在热带和亚热带地区,具有较低氧化还原电位的酸性土壤中,常会积累过量的亚铁盐,引起植物铁毒症。我国 Fe^{2+} 毒主要发生在南方植稻区,受害水稻生长受抑、发育延迟,生物量和产量降低^[1]。 Fe^{2+} 毒害被认为是潜育性水稻土上限制水稻生产最重要的因素之一^[2]。

潜育性水稻土中往往积累大量 Fe^{2+} ,如何有效地防止外界 Fe^{2+} 被过量吸收,以及尽量减少所吸收的过量 Fe^{2+} 对植株造成毒害,是提高植物铁毒耐性的关键问题。有学者发现水稻根尖具有较强的拒铁能力^[3]。预试验显示,高 Fe^{2+} 胁迫下,10 mm 长的水稻根尖最前端 0~2 mm 段铁含量最高,推测该部位是 Fe^{2+} 毒作用的主要位点。

根尖的最前端部分是根冠,大多数植物的根尖每天都要代谢产生大量的边缘细胞(边缘细胞的定义:将根尖浸入水几秒钟后即从根尖分离下来并悬浮在水中的细胞群^[4]),传统的观点认为植物边缘细胞没有生物活性,但 Hawes 等^[5~9]和 Pan 等^[10]发现,绝大部分物种的边缘细胞有很高的活性,它们包裹在根冠外围形成一套完整的“套膜结构”,是根冠表面和土壤间的“界限”,边缘细胞通过程序性释放并分泌一些化学物质(糖类、氨基酸、酶类等),对根系的生长和健康起着关键作用。前人已观察到具有生物活性的边缘细胞能保护根尖免受铝毒伤害^[11~14]。但有关边缘细胞对 Fe^{2+} 毒胁迫的响应,尚未见报道。为了明确植物根在对铁毒的应激性反应中,究竟是根尖的作用,还是边缘细胞的作用,以水稻为材料,研究高 Fe^{2+} 对离体边缘细胞的毒害作用,探讨边缘细胞对高 Fe^{2+} 的响应过程,为植物铁毒耐性机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

浙江省种子公司提供的水稻(*Oryza sativa* L.)品种,汕优 10 号。

1.2 培养方法

挑选颗粒均匀饱满的水稻种子,自来水洗净后用饱和 NaClO 溶液浸种 20 s,用蒸馏水充分清洗,在蒸馏水中浸泡 24 h 后,转移至盖有湿润纱布的培养皿内,置于黑暗环境下 25 °C 恒温箱中萌发 10 h,采用悬空气培养^[15]培养露白种子。

1.3 边缘细胞数目统计及活性检测

滴 20 μl 蒸馏水均匀地平铺在干净的载玻片上,随机取长度为 1,2,3,5,10,15,20,25,30 mm 的水稻根,分别齐根剪下,在载玻片的水中轻轻搅动 30 s,将边缘细胞洗脱在水中,用移液枪轻轻吹几次,使边缘细胞及其黏液在水中充分展开,然后在显微镜下统计边缘细胞数目^[5,12,16]。

活性检测:滴加 20 μl FDA-PI (Fluorescein diacetate-propidium iodide) 染液 (FDA 25 $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ 、PI 10 $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$) (边缘细胞溶液与染液以 1:1 混合)^[17],黑暗放置 15 min 染色,形成 40 μl 染色的根缘细胞溶液。取 10 μl 含边缘细胞的水溶液均匀地平铺于干净的血球计数板上,在荧光显微镜下统计整个计数室中的活细胞和死细胞数目,显示绿色荧光的为活细胞,显示红色荧光的为死细胞(边缘细胞的活性 = 活细胞 / 总细胞 $\times 100\%$)。

1.4 根冠果胶甲基酯酶(PME)活性测定

随机挑选 1,2,3,5,10,15,20mm 和 25,30 mm 的长度根 40 条,各剪取 1 mm 根尖,置于含 200 μl 的 PME 提取液的研钵中^[18],冰浴下充分研磨后研磨液倒入 1.5 ml 离心管中,充分振荡,冰中放置 1 h,每隔 20 min 振荡 1 次,置于 4 °C,15000 r/min 下,离心 10 min,收集上清液,−20 °C 保存。

PME 活性测定:取上述 PME 提取物样品 10 μl ,加到 4 ml 底物溶液中,37 °C 温水浴 2 h,用紫外可见分光光度计(Helios Gamma 9423 UVG 1702E)在 525 nm 波长下测定 OD 值。在 PME 的作用下,果胶(Pectin)去甲基化后,释放出 H^+ ,使溶液 pH 值下降,甲基红(Methyl red)由黄色变为红色,再通过分光光度计检测出来。然后利用标准曲线回归方程计算不同 PME 样品的酶活性($\text{H}^+ \mu\text{mol}/\text{root cap}/\text{h}$)^[19]。

1.5 高 Fe^{2+} 胁迫下离体边缘细胞的活性检测

从 2.1 的结果可知,水稻根长为 20 mm 时,边缘细胞的活性最高,所以挑取根长为 20 mm 的水稻齐根剪下,将根尖边缘细胞收集后,在黑暗、25 °C 条件下置于 Fe^{2+} 溶液中悬浮培养,溶液设 0, 100, 200, 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ (Fe^{2+} 以 FeSO_4 形态供应, pH 为 4.5) 4 个浓度水平,分别处理 2, 6, 12, 24, 48 h 后测定边缘细胞活性,方法同 1.3。

1.6 高 Fe^{2+} 胁迫下根冠 PME 活性测定

当根长达到 20 mm, 剪 40 个 1 mm 根尖浸入不同浓度 Fe^{2+} 液, 分别在 2, 6, 12, 24, 48 h 后取出, 冰浴下研磨提取 PME, 方法同 1.4。

1.7 统计分析方法

根据 3 次独立试验(不同根长下边缘细胞的数目以及存活率试验重复 5 次)所得数据计算平均值和标准误(SE), 采用 EXCEL2000 和 SPSS12.0 软件进行数据处理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 水稻边缘细胞的生物学活性

试验显示, 第 1 个水稻边缘细胞几乎与初生根同时出现, 根长 1 mm 时, 有 205 个边缘细胞, 随着根的伸长细胞数目明显增加, 根长为 20 ~ 30 mm 时, 细胞总数保持在 1300 个左右, 最多可达 1311 个。在根尖生长初期, 边缘细胞活性不足 50%, 随着根的伸长活性显著增大, 长至 10 mm 后, 细胞活性维持在 70% 左右, 20 mm 时, 细胞活性达到最大值, 约 74.05%。同时, 种子刚露白时, 根冠 PME 就具有较高的活性, 根长 2 mm 时, PME 活性最大, 随后, 在根长 15 mm 处达到第二高峰, 此时 PME 活性为最高值的 87.45% (表 1)。

总之, 水稻根在 1 ~ 30 mm 范围内, 随着长度的增加, 边缘细胞活性、边缘细胞总数都呈先上升后下降趋势, 分别在 20、25 mm 根长达到最大值; 根冠 PME 活性呈波浪式变化, 在 2、15 mm 根长处分别出现二次高峰。

表 1 水稻边缘细胞的数目、活性和 PME 酶活性的变化

Table 1 Changes of border cell number, activity and PME activity in rice root

根长 Root length (mm)	边缘细胞总数 The total number of BC (No.)	边缘细胞活性 BC activity (%)	根冠 PME 活性 PME activity (H^+ $\mu\text{mol}/(\text{root cap}\cdot\text{h})$)
1	205 $\pm$ 24f	43.60 $\pm$ 0.81g	0.453 $\pm$ 0.016a
2	214 $\pm$ 22f	48.02 $\pm$ 1.92f	0.479 $\pm$ 0.016a
3	490 $\pm$ 25e	53.61 $\pm$ 4.06e	0.449 $\pm$ 0.014a
5	681 $\pm$ 27d	63.43 $\pm$ 1.31d	0.432 $\pm$ 0.017b
10	949 $\pm$ 33c	68.87 $\pm$ 1.10bc	0.413 $\pm$ 0.013b
15	1192 $\pm$ 36b	71.71 $\pm$ 0.46ab	0.418 $\pm$ 0.014b
20	1283 $\pm$ 20a	74.05 $\pm$ 2.06a	0.414 $\pm$ 0.011b
25	1311 $\pm$ 12a	71.24 $\pm$ 0.58ab	0.363 $\pm$ 0.010c
30	1297 $\pm$ 12a	68.54 $\pm$ 1.16bc	0.352 $\pm$ 0.012c

数据为均值 $\pm$ 标准误; 同一栏中不同小写字母表示差异达到 $P < 0.05$ 显著水平 Values are mean $\pm$ SE; Values followed by different letters within the same Line are significantly different at 0.05 probability level; The same bellow

2.2 高 Fe^{2+} 对离体边缘细胞的作用

从时间的变化来看, 图 1 显示, 未经 Fe^{2+} 处理时, 水稻边缘细胞随着离体时间的延长, 细胞活性呈小幅递减趋势, 尤其是 6 h 之内, 细胞活性基本不变, 48 h 后, 仍有 47.22% 的边缘细胞存活。 Fe^{2+} 溶液处理后, 边缘细胞活性显著下降, 如用 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 溶液处理 2 h, 细胞活性即比对照降低了 12.44%, 24 h 后又下降了 62.86%, 48 h 后, 只有 12.89% 的细胞具有活性。说明高 Fe^{2+} 对边缘细胞的致死作用有明显的累积效应。

从浓度的变化来看(图 1), 相同处理时间下(2, 6, 12, 24, 48 h), 随着 Fe^{2+} 浓度的升高(0, 100, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), 边缘细胞活性呈下降趋势。如 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理 2 h 后, 细胞活性就比对照下降了 10.11%, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理使细胞活性达到最低点。但用 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 溶液处理, 边缘细胞活性反

而有所回升。

2.3 高 Fe^{2+} 对根冠 PME 活性的作用

从图 2 看出,高 Fe^{2+} 抑制根冠 PME 活性。在 2 ~ 12 h 内,用不同浓度(0,100,200,400 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) Fe^{2+} 溶液处理离体根尖,只有 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 处理才使根冠 PME 活性明显下降。随着胁迫进程的推进,处理 24 h 后,200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 处理也使根冠 PME 活性显著下降。连续处理 48 h 后,100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 处理就能造成根冠 PME 活性的明显下降。同时,在 24 h 之内,100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Fe^{2+} 处理的水稻离体根尖,其根冠 PME 活性反而升高,如 12 h 处,根冠 PME 活性比对照上升了 6.79%,差异显著。

3 讨论

3.1 水稻边缘细胞的形成

水稻边缘细胞出现早(几乎与初生根同时发生),与马伯军等^[16]的大麦试验结果一致。但 Hawes 等曾报道豌豆根长到 5 mm 时,才出现第 1 个边缘细胞^[7]。同时,水稻种子刚萌发时,根冠果胶甲基酯酶(PME)就具有较高的活性,根长 2 mm 时,PME 活性达到最大值(表 1)。而豌豆根冠 PME 是在根长 5 mm 时才达到最高值的^[20]。推测边缘细胞出现时间与根冠 PME 活性存在一定的相关性。植物细胞的分离与果胶质降解有关,果胶是一种富含半乳糖醛酸的多糖,是初生细胞壁的主要成分之一。在 PME 作用下,果胶去甲基化后成为果胶酸,使细胞壁 pH 下降,低 pH 值激活了多聚半乳糖醛酸酶和果胶水解酶的活性^[20,21],从而使果胶酸分解成小果胶碎片和半乳糖醛酸,最后果胶层降解,使边缘细胞从根冠表皮细胞上分离出来。研究发现,豌豆根冠果胶甲基酯酶基因 *RCPME1* (root cap-expressed pectin methylesterase) 定位表达于根冠表皮细胞中(边缘细胞游离的部位),在边缘细胞游离过程中起到重要作用^[22]。因此,萌发初期,水稻根冠 PME 活性高,边缘细胞就游离得早。

在根长 15 mm 时,水稻根冠 PME 活性出现第二次高峰,随后,边缘细胞总数显著增多,并在 25 mm 根长时达到最大值。近年研究发现,生长素应答因子 *ARF10* 和 *ARF16* 控制着根冠细胞的分裂和分化平衡^[23],根冠细胞发育的最后时期是游离出边缘细胞。所以边缘细胞的出现和发育还受到植物生长素等因子的调控^[24]。

3.2 高 Fe^{2+} 对水稻离体边缘细胞的作用

已知过量 Fe^{2+} 会参与 Fenton 反应^[25],产生毒性极高的羟自由基($\cdot\text{OH}$), $\cdot\text{OH}$ 迅速与周围的各种生物分子反应,产生各种次生自由基,导致根尖细胞的膜脂过氧化,使膜的结构和功能受损甚至死亡^[26]。因此随着 Fe^{2+} 处理时间、浓度的增加,边缘细胞不断死亡(图 1)。目前关于边缘细胞对金属离子毒害的响应时间,有两种报道:Miyasaka 等^[11]指出豌豆的离体边缘细胞经 Al^{3+} 处理后,立即快速死亡,4 ~ 8 h 后细胞死亡速度减慢;另有研究者发现烟草^[27]经 Al^{3+} 、 Fe^{2+} 处理、荞麦^[13]经 Al^{3+} 处理后,边缘细胞死亡有一个 6 h 的滞后期。水稻边缘细胞对 Fe^{2+} 的响应与它们有所区别, Fe^{2+} 处理短期内即引发细胞死亡,48 h 内细胞活性一直呈线性下降趋势。在对边缘细胞及根尖细胞(洗脱边缘细胞后)的亚显微结构进行对比观察后,发现相同 Fe^{2+} 处理下,根尖细胞结构受损程度明显轻于边缘细胞,根尖细胞受损情况由外而内呈递减趋势,说明边缘细胞位于根冠最

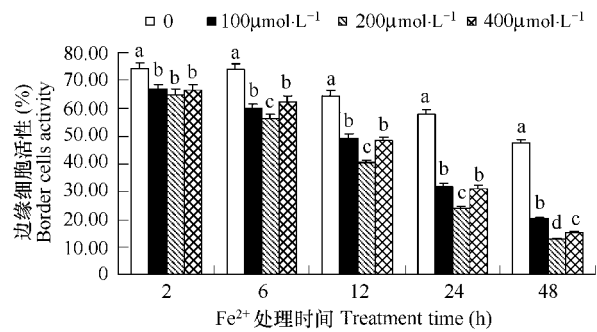


图 1 Fe^{2+} 处理对离体边缘细胞活性的影响

Fig. 1 Effect of excessive Fe^{2+} on activity of border cells in rice

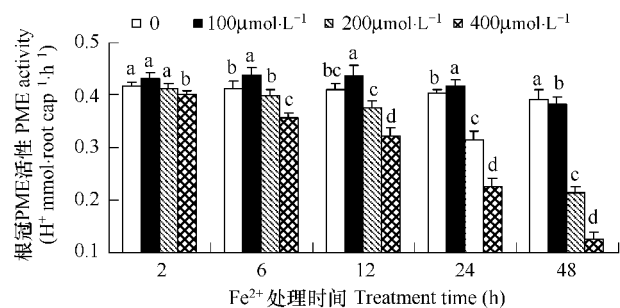


图 2 高 Fe^{2+} 对水稻根冠 PME 活性的影响

Fig. 2 Effect of excessive Fe^{2+} on the PME activity of root cap in rice

前端,对内部细胞起到了一定的保护作用。

另外,边缘细胞会向外分泌一些化学物质,包在外侧,形成黏液层^[28]。Miyasaka 等^[11]发现豌豆离体边缘细胞在 Al^{3+} 溶液中形成的黏液层,其厚度随 Al^{3+} 浓度的增加而增厚,并在减少边缘细胞死亡中起作用。水稻边缘细胞周围也有黏液层,其厚度随 Fe^{2+} 处理浓度上升而加厚,黏液层中铁含量也随之增加(资料待发)。说明边缘细胞黏液层可以吸收与累积 Fe^{2+} ,在铁毒的防御中起到一定的作用。推测 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ 浓度下,边缘细胞的黏液层有效阻止 Fe^{2+} 的进入,减少毒害作用。所以边缘细胞活性出现回升的现象(图 1)。

试验显示(图 2),高 Fe^{2+} 抑制根冠 PME 活性,但在低强度($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ 、2 ~ 24 h)胁迫下,根冠 PME 活性会有所升高。Nari 等发现二价阳离子能促进 PME 的活性^[29,30]。推测边缘细胞在胁迫初期,由于 Fe^{2+} 离子直接与 PME 作用,使 PME 结合到细胞壁上,增加了 PME 与果胶底物的亲和力,从而提高了 PME 的活性。结合于细胞壁上的 PME 活性远比可溶性 PME 活性高^[31]。这有利于游离出更多的边缘细胞保护根尖。但随着 Fe^{2+} 浓度的升高,根冠细胞结构不断受损,根冠 PME 分泌受抑;同时,Fenton 反应产生的自由基^[25]毒害作用不断加强,也可能直接导致 PME 活性的下降。

References:

- [1] Li D M, Tang Y J, Li Y S. Ecological and physiological mechanism of rice tolerance to gleyic paddy soil and prospects of breeding rice varieties for problem soils. *Rice Review and Abstracts*, 1991,10(2):1—4.
- [2] Feng S H, Jia L H, Su Y R. Effects of nutrient solution with different ferrous concentration on rice growth and yield components. *Research of Agriculture Modernization*, 1992,13(6):362—365.
- [3] Yoshida S. Fundamentals of Rice, Crop Science. In: Manila. Philippines: International Rice Research Institute, 1981. 115.
- [4] Yu M, Cui Z X, Wen H X, *et al.* Root Border Cells — A Recently Defined Population of Alive Cells in Rhizosphere. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2004,23(2):275—280.
- [5] Hawes M C and Pueppke S G. Sloughed peripheral root cap cells: yield from different species and callus formation from single cells. *American Journal Botany*, 1986, 73:1466—1473.
- [6] Hawes M C. Sloughed root cap cells: A regulator of microbial populations in the rhizosphere. *Plant Soil*, 1990,129: 1927—1935.
- [7] Hawes M C, Lin H J. Correlation of pectolytic enzyme activity with the programmed release of cells from root caps of pea (*Pisum sativum*). *Plant Physiology*, 1990,94:1855—1859.
- [8] Hawes M C, Brigham L A, Wen F, *et al.* Function root border cells in plant health; pioneers in the rhizosphere. *Annual Review of Phytopathology*, 1998,36: 311—327.
- [9] Hawes M C, Gunawardena U, Miyasaka S, *et al.* The role of root border cells in plant defense. *Trends in Plant Science*, 2000,5(3): 128—133.
- [10] Pan J W, Zhu M Y, Peng H Z, *et al.* Developmental regulation and biological functions of root border cells in higher plants. *Acta Botanica Sinica*, 2002,44(1):1—8.
- [11] Miyasaka S C and Hawes M C. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 125:1978—1987.
- [12] Pan J W, Ye D, Wang L L, *et al.* Root Border Cell Development is a Temperature-Insensitive and Al-Sensitive Process in Barley. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(6):751—760.
- [13] Cai M Z, Liu P, Xu G D, *et al.* Effect of Al^{3+} toxicity on root border cells *in vitro* of buckwheat. *Journal of Jiangsu University(Natural Science Edition)*, 2006,27(7):295—298.
- [14] Zhou N, Chen W R, Liu P, *et al.* Biological characteristic and the response to aluminum toxicity of cucumber border cells. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006,33(5): 1117—1120.
- [15] Zhu M Y, Ahn S J, Matsumoto H. Inhibition of growth and development of root border cells in wheat by Al. *Physiologia Plantarum*, 2003,117(3): 359—367.
- [16] Ma B J, Pan J W, Gu Q, *et al.* Biological characters of root border cell development in barley. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2003,29(2): 159—164.
- [17] Ishikawa S and Wagatsuma T. Plasma membrane permeability of root-tip cells following temporary exposure to Al ions is rapid measure of Al tolerance among plant species. *Plant Cell Physiology*, 1998, 39:516—525.
- [18] Du X, Liu P, Xu G D, *et al.* Response of root border cell in red cowpea to aluminum stress. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006,12(5):

722—726.

- [19] Richard L, Qin L X, Gadal P, *et al.* Molecular cloning and characterization of a putative pectin methylesterase cDNA in *Arabidopsis thaliana* L. FEBS Letters, 1994, 355: 135—139.
- [20] Stephenson M B, Hawes M C. Correlation of pectinmethylesterase activity in root caps of pea with root border cell separation. Plant Physiology, 1994, 106: 39—45.
- [21] Wen F, Zhu Y, Hawes M C. Effect of pectin methylesterase gene expression on pea root development. Plant Cell, 1999, 11: 1129—1140.
- [22] Woo H H, Orbach M J, Hirsch A M, *et al.* Meristem localized Inducible expression of a UDP-glycosyltransferase gene is essential for growth and development in pea and alfalfa. Plant Cell, 1999, 11: 2303—2315.
- [23] Wang J W, Wang L J, Mao Y B, *et al.* Control of root cap formation by microRNA-Targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. The Plant Cell, 2005, 17(8): 2204—2216.
- [24] Azeddine D, Caroline D, Maître V G. Formation and separation of root border cells. Trends in Plant Science, 2007, 12(1): 14—19.
- [25] Halliwell B, Gutteridge M C. Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals and disease. Biochemical Journal, 1984, 21(9): 1—14.
- [26] Cai M Z, Lin X Y, Luo A C, *et al.* Amelioration of Fe^{2+} Toxicity by Phosphorous in Rice. Chinese Journal of Rice Science, 2002, 16(3): 247—251.
- [27] Ikegawa H, Yamamoto Y, Matsumoto H. Cell death caused by a combination of aluminum and iron in cultured tobacco cells. Physiol Plant, 1998, 104: 474—478.
- [28] Iijima M, Higuchi T, Barlow P E. Contribution of root cap mucilage and presence of an intact root cap in maize (*Zea mays*) to the reduction of soil mechanical impedance. Annals of Botany (London), 2004, 94: 473—477.
- [29] Nari J, Noat G, Ricard J. Pectin methylesterases, metal ions and plant cell-wall extension. Hydrolysis of pectin by plant cell-wall pectin methyl esterase. Biochemical Journal, 1991, 279: 343—350.
- [30] Goldberg R, Pierron M, Durand L, *et al.* *In Vitro* and *in situ* properties of cell wall pectinmethylesterases from mung bean hypocotyls. Journal of Experimental Botany, 1992, 43: 41—46.
- [31] Bordendave M, Goldberg R. Immobilized and free apoplastic pectinmethylesterases in mung bean hypocotyls. Plant Physiology, 1994, 106: 1151—1156.

参考文献:

- [1] 李达模,唐建军,李阳生. 水稻耐(抗)潜育性土壤逆境的生理生态机制及抗逆品种选育进展. 水稻文摘, 1991, 10(2): 1~4.
- [2] 冯双华,贾凌辉,苏以荣. 不同浓度亚铁培养液对水稻生长发育及产量构成的影响. 农业现代化研究, 1992, 13(6): 362~365.
- [4] 喻敏,崔志新,温海祥,等. 根际新发现的一类活细胞群—根边缘细胞. 华中农业大学学报, 2004, 23(2): 275~280.
- [13] 蔡妙珍,刘鹏,徐根娣,等. Al^{3+} 对荞麦离体根边缘细胞的作用. 江苏大学学报(自然科学版), 2006, 27(7): 295~298.
- [14] 周楠,陈文荣,刘鹏,等. 黄瓜根缘细胞生物学特性及其对铝毒的响应. 园艺学报, 2006, 33(5): 1117~1120.
- [16] 马伯军,潘建伟,顾青,等. 大麦根缘细胞发育的生物学特性. 植物生理和分子生物学报, 2003, 29(2): 159~164.
- [18] 杜幸,刘鹏,徐根娣,等. 红豇豆根缘细胞对铝胁迫的响应. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(5): 722~726.
- [26] 蔡妙珍,林咸永,罗安程,等. 磷对水稻高 Fe^{2+} 胁迫的缓解作用. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 247~251.