

外源钾对铁胁迫下水稻细胞壁多糖 含量及耐铁性的影响

郑国红, 周楠, 刘鹏*, 徐根娣, 张健平

(浙江师范大学 植物学实验室, 浙江金华 321004)

摘要:以耐铁毒型水稻品种协优 9308 和铁毒敏感型水稻品种 II 优 838 为实验材料, 采用溶液培养法研究 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ (EDTA-Fe^{2+}) 胁迫下, 不同钾水平对两种水稻的生长特性、酸性磷酸酶 (APA)、果胶甲酯酶 (PME)、根系果胶含量、半纤维素 1 含量以及半纤维素 2 含量的影响。结果表明, 经 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ 处理 7d 和 14d 后, 协优 9308 和 II 优 838 的相对根长明显下降, APA、PME 的活性显著升高, 果胶含量、半纤维素 1 含量、半纤维素 2 含量显著增加, II 优 838 酶活性及细胞壁多糖含量提高幅度较大, 表现出其铁毒敏感性, 并且随着处理时间的延长, 铁胁迫对两种水稻相对根长, PME 活性, HC1 含量及 HC2 含量的影响越显著, 但 APA 活性和果胶含量则没有明显变化。加入外源钾可以不同程度的降低酶活性及细胞壁多糖含量, 外源钾浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 对水稻相对根长, APA 活性, HC1 含量缓解效果较好; 外源钾浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 对 PME 活性, 果胶含量缓解效果较好。随着外源钾浓度升高, 水稻铁毒症状得到不同程度的缓解, 但钾浓度高于 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 又会对水稻造成新的胁迫。由此推测, 水稻通过提高根系细胞壁多糖含量来增加根尖铁的结合位点, 以及细胞壁的厚度和刚性, 并降低细胞壁的伸展性, 使根细胞的伸长受抑, 从而提高其铁耐性。

关键词:铁胁迫; 钾; 细胞壁多糖; 根系; 水稻

Effects of exogenous potassium on cell-wall polysaccharide contents of Fe-stressed rice in relation to their iron tolerance

ZHENG Guohong, ZHOU Nan, LIU Peng*, XU Gendi, ZHANG Jianping

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

Abstract: A hydroponic experiment was conducted to study the effects of potassium on growth character, acid phosphatase enzyme (APA) and pectin methyltransferase enzyme (PME) activity, root pectin, hemicellulose 1 (HC1) and hemicellulose 2 (HC2) contents of rice under $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ (EDTA-Fe^{2+}) toxicity. The results showed that the growth of rice was inhibited in both Fe-resistant genotype of *xieyou9308* and Fe-sensitive genotype of *II you838* when the two cultivars were exposed to $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}^{2+}$ solution for 7d and 14d. The activities of acid phosphatase enzyme and pectin methyltransferase enzyme were enhanced for both two rice genotypes, the contents of root pectin, hemicellulose 1 and hemicellulose 2 were increased under iron toxicity. *II you838* always showed a higher enzyme activity and cell-wall polysaccharide contents than *xieyou9308*, and its root cell-wall pectin, hemicellulose 1 and hemicellulose 2 contents were increased by a large margin, showing its sensitivity to iron toxicity. With the extension of processing time, the effects of iron toxicity on the relative root length, root pectin methyltransferase enzyme activity, hemicellulose 1 and hemicellulose 2 contents of both two genotypes were more significant, but the acid phosphatase enzyme activity and pectin content did not change significantly. The root length was an important indicator of iron toxicity, and had an important relationship with the cell-wall polysaccharide content; High iron toxicity led to accumulation of cell-wall polysaccharide pectin and high pectin methyltransferase enzyme activity, increased the number of free carboxyl groups which have more iron-binding sites; The skim membrane increased seriously

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (305102)

收稿日期: 2009-09-24; 修订日期: 2010-03-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sky79@zjnu.cn

when the acid phosphatase activity became high, then the membrane structure and function were destructed. The different potassium concentrations could decrease the enzyme activity and the cell-wall polysaccharide content to some extent. When the exogenous potassium concentration was $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, the relative root length, acid phosphatase enzyme activity, hemicellulose 1 content of both two genotypes and hemicellulose 2 content of *II you838* were relieved close to the control group value; When the exogenous potassium concentration was $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, pectin methyltransferase enzyme activity, root cell-wall pectin content of both two genotypes and hemicellulose 2 content of *xieyou9308* were relieved close to the control group value. As the concentration of exogenous potassium increased, the iron toxicity to both two genotypes of rice was relieved in different degrees. Exogenous potassium decreased the enzyme activity and the cell-wall polysaccharide contents significantly, While the exogenous potassium concentration was higher than $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, the potassium would also create new form of toxicity to rice, the relative root length began to decrease, the acid phosphatase enzyme activity, hemicellulose 1 and hemicellulose 2 contents were enhanced again, which suggested that exogenous potassium could alleviate iron toxicity of rice to some extent, but just a limited capacity to alleviate iron toxicity not complete remission. Our study suggested that iron tended to modify the metabolism of cell-wall polysaccharides and thus made cell-wall more thick and rigid, inhibited the elongation of root cells and the growth of rice roots, thereby improved their tolerance to iron toxicity.

Key Words: iron toxicity; potassium; cell-wall polysaccharide; root; rice

植物铁毒是热带、亚热带地区常见的生理病害,并被认为是潜育性水稻土上限制水稻生长最重要的因素之一^[1],我国 Fe^{2+} 毒害主要发生在南方植稻区,主要原因是土壤溶液中积累了过量的亚铁盐,使水稻生长受抑、发育延迟,生物量和产量降低^[2]。关于 Fe^{2+} 毒害对水稻的形态、生长发育和产量的影响已有不少研究^[3-4]。已有根系实验证明,供 K^+ 时有较多的铁氧化物沉积在水稻根表或根系周围,对维持植物细胞生理功能和调节细胞内渗透压起到重要作用,与植物的生长发育息息相关^[5-6]。外源钾能够很好的缓解水稻亚铁毒害,周锋利等^[7]已证实钾能够在一定程度上提高水稻耐铁毒作用。

高铁胁迫严重抑制水稻根的生长。研究表明,细胞壁多糖组分与细胞伸展有关^[8]。Van 等发现铝胁迫下南瓜根细胞壁多糖半纤维素、纤维素含量增加,认为细胞壁多糖的增加引起了细胞壁的硬化,从而抑制了根系的伸长^[9]。关于铝胁迫下根细胞壁多糖含量及根系酶的变化已有报道^[10-12]。但对于水稻在 Fe^{2+} 胁迫下其细胞壁多糖组分的变化及根系耐性方面报道鲜少。本文研究外源钾对铁胁迫下水稻根尖细胞壁多糖含量及耐铁性的影响,以期探讨高铁胁迫影响水稻生长的细胞学机理及外源钾的缓解机制。

1 材料与方法

1.1 幼苗培育与实验处理

以耐铁毒型水稻品种协优 9308 (*xieyou9308*) 和铁毒敏感型品种 II 优 838 (*II you838*) 为实验材料。营养液参照 Yoshida 的配方配制^[13]。挑选颗粒均匀饱满一致的种子,自来水洗净后用 0.1% H_2O_2 消毒 30 分钟,然后用自来水和蒸馏水分别冲洗 3 遍,在 30°C 培养箱中催芽,1 周后移植到 48 L 塑料槽中,用 1/4 完全营养液和 1/2 完全营养液分别培养 1 周,再换完全营养液培养两周。每天调 pH 至 5.0,每 3d 换 1 次营养液。铁以 EDTA-Fe^{2+} (EDTA 与 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 螯合)形式供应,钾以 KCl 形式供应。

然后按以下处理继续培养: T0 (完全营养液,其中含 $\text{Fe}^{2+} 2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{K}^+ 40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$); T1 ($\text{Fe}^{2+} 250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$); T2 ($\text{Fe}^{2+} 250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} + \text{K}^+ 100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$); T3 ($\text{Fe}^{2+} 250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} + \text{K}^+ 200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$); T4 ($\text{Fe}^{2+} 250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} + \text{K}^+ 400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)。每天调 pH 至 5.0,每 3d 换 1 次处理液。分别于处理后第 7 天和第 14 天测定细胞壁含量和根系酶活性,第 14 天测定根长、株高、叶片鲜重、叶绿素含量及酶活性。通过大量的前期实验发现 Fe^{2+} 为 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对水稻造成明显胁迫, Fe^{2+} 和 K^+ 均是通过前期试验筛选出的浓度。

1.2 测定方法

叶绿素含量、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性测定参照李合生^[14]等方法;用刻度尺测量根长、株高,相

对根长(%) = 处理组根长 / 对照组根长 × 100%。

按 Zhong 和 Lauchi^[15] 的方法提取细胞壁,每个处理组取 50 个 1cm 根尖,分离出果胶、半纤维素 1 类(Hemicellulose 1)和半纤维素 2 类(Hemicellulose 2)。糖醛酸含量以半乳糖醛酸为标准物质,参照 Taylor 和 Buchanan-smith^[16] 的方法测定。

参照 Bordenave 和 Goldberg^[17] 的方法提取果胶甲酯酶(Pectin Methylsterase Enzyme, PME),并按照 Richad^[18] 等方法测定其活性;酸性磷酸酶(Acid Phosphatase Enzyme, APA)活性测定采用曹黎明^[19] 的方法。每个实验重复 3 次。

1.3 数据处理

根据 3 次独立实验所得数据计算平均值和标准误差,所有数据采用 SPSS17.0 软件 LSD 法进行差异显著性分析,Excel 2003 软件制图。

2 结果与分析

2.1 外源钾对铁胁迫下水稻生长特性的影响

高铁胁迫严重抑制水稻生长,外源钾可起到一定程度的缓解作用。由表 1 可见,在 Fe^{2+} 处理组(T1 组),与对照组(T0 组)相比,协优 9308 的相对根长、株高、地上部鲜重、叶绿素含量、APX 活性分别下降 34.81%, 40.74%, 19.55%, 30.43% 和 45.45%。Ⅱ优 838 分别下降 35.40%, 35.41%, 17.71%, 18.05% 和 22.45%, 可见高铁胁迫严重影响了水稻生长,并且铁毒敏感品种Ⅱ优 838 水稻生长受抑程度大于耐铁毒品种协优 9308,表现出其铁毒敏感性。外源钾能够缓解水稻铁毒症状,当外源钾的浓度为 100、200、400 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,协优 9308 和Ⅱ优 838 的铁毒症状均得到不同程度的缓解,但与对照组相比仍有差距,这说明钾的缓解能力是有限的。

表 1 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优 9308 和Ⅱ优 838 生长特性的影响

Table 1 Effect of K^+ concentration on growth character of Xieyou 9308 and Ⅱyou 838 under iron toxicity

品种 Genotype	处理 Treatment	相对根长 Relative root length	株高 Plant height /cm	地上部鲜重 Fresh shoot weight /($\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$)	叶绿素含量 Chlorophyll content /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 鲜重)	抗坏血酸过氧化物酶 Ascorbate peroxidase /($\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)
协优 9308	T0	100a	15.17a	2.20a	5.06a	0.33a
	T1	65.19d	8.99e	1.77c	3.52d	0.18b
	T2	68.36d	10.37d	1.95b	4.12c	0.24b
	T3	82.88b	12.56b	1.89b	3.56d	0.23b
	T4	78.31c	11.88c	1.79c	4.53b	0.24b
Ⅱ优 838	T0	100a	14.32a	1.75a	5.43a	0.49a
	T1	64.6d	9.25d	1.44c	4.45d	0.38c
	T2	73.11c	10.47c	1.69b	4.87c	0.52b
	T3	83.73b	11.99b	1.68b	4.88c	0.42bc
	T4	75.63c	10.83c	1.54c	5.34b	0.51b

注:同品种同列数据后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

2.2 外源钾对铁胁迫下水稻根系酸性磷酸酶的影响

APA 活性愈高,膜脂化愈严重,最终使膜结构和功能破坏^[20]。如图 1 所示,在 T1 处理 7d 和 14d 时,两种水稻的 APA 活性均有所上升,协优 9308 分别比 T0 组增加了 1.24 倍和 1.19 倍;铁毒敏感品种Ⅱ优 838 上升幅度偏大,T1 组分别比对照组(T0)增加了 1.41 倍和 1.34 倍。当外源钾浓度为 $200\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,两种水稻的 APA 活性降到最低。当钾浓度为 $400\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,APA 活性均高于钾浓度为 $200\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ APA 活性,但仍低于 T1 处理组 APA 活性,差异显著性分析显示不同处理间有显著差异。本实验中铁处理组(T1 组),与对照组 T0 相比,APA 活性明显升高并表现出极显著差异,这说明铁胁迫对 2 种水稻的根系膜结构和功能造成了损伤,这是其根长受抑的原因之一。外源钾尽管起到了一定的缓解作用,但是相比对照组,差距仍然很大,这说明钾只

能起到一定程度的缓解作用,不能完全缓解。当外源钾浓度为 $400\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,APA 活性开始升高,说明钾过量也会影响根系膜结构。关于钾缓解水稻铁毒的具体原理还有待进一步研究。

2.3 外源钾对铁胁迫下水稻根系果胶甲酯酶的影响

PME 活性升高可降低细胞壁果胶甲酯化程度,从而使果胶含有较多的游离羧基即阳离子吸附位点,增加与铁的结合能力^[21]。由图 2 可见,不同铁钾处理组表现出显著差异。T1 处理组,协优 9308 和 II 优 838 的 PME 活性明显高于对照组 T0。T1 处理 7d 和 14d 时,协优 9308 的 PME 活性分别比对照组增加了 1.1 倍和 1.19 倍;II 优 838 分别比对照组增加了 1.13 倍和 1.22 倍。II 优 838 PME 活性升高程度要高于协优 9308,所以 II 优 838 根尖有更多的 Fe^{2+} 结合位点,使其积累更多的铁。随着外源钾浓度的升高,两种水稻的 PME 活性依次下降。外源钾浓度为 $400\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,两种水稻的 PME 活性接近对照值。钾处理有效防止了铁引起的根尖 PME 活性的升高,从而减少果胶阳离子吸附位点,降低了与铁结合能力。

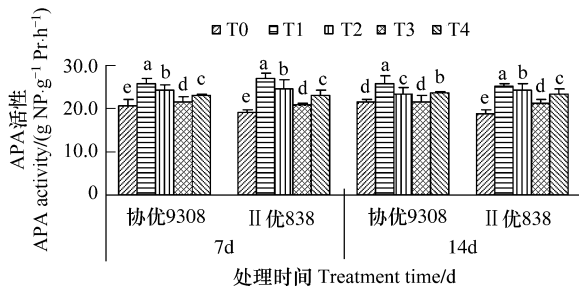


图1 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优9308和II优838根系酸性磷酸酶的影响

Fig. 1 Effect of K^+ concentration on root APA activity of Xieyou 9308 and II you 838 under iron toxicity

注:酶活性以单位时间内单位蛋白(Pr)量生成对硝基苯酚(NP)的量来表示

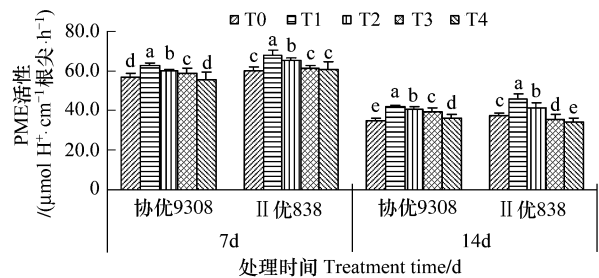


图2 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优9308和II优838根系果胶甲酯酶活性的影响

Fig. 2 Effect of K^+ concentration on PME activity of Xieyou 9308 and II you 838 under iron toxicity

注:PME活性以单位时间内单位水稻根系(1cm根尖)产生 H^+ 量来表示

2.4 外源钾对铁胁迫下水稻根系果胶含量的影响

果胶含量越高说明与铁结合的羧基位点越多,即对铁的结合力越强^[8]。如图 3 所示,T1 条件处理下,两种水稻的果胶含量相比对照组均显著升高。T1 处理 7d 和 14d 时,协优 9308 分别比对照组增加了 97.5% 和 62.5%,II 优 838 分别比对照组增加了 122.5% 和 159.6%。说明铁胁迫下根系果胶含量增加,即铁的结合位点增多,铁毒敏感品种的增幅较大,并且差异显著性分析显示 T1 组与 T0 组有显著差异。加入外源钾后显著降低两种水稻的根系果胶含量,并且随着钾浓度的依次升高,果胶含量逐渐降低。外源钾浓度为 $400\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,两种水稻果胶含量达最低。与 T1 组相比,协优 9308 根系果胶含量下降了 29.1% 和 40.6%。II 优 838 的果胶含量分别下降了 19.55% 和 24.6%。说明外源钾能有效降低根细胞壁的果胶含量,减少与铁结合的羧基位点,进而降低铁在果胶的吸附。

2.5 外源钾对铁胁迫下水稻根系半纤维素 1 类含量的影响

根尖细胞壁半纤维素和纤维素含量的提高可能导致根细胞壁刚性提高和细胞伸展能力降低,造成根系伸长受抑^[9]。图 4 显示,T1 处理组,协优 9308 和 II 优 838 的 HC1 含量显著上升,即铁胁迫使水稻根系细胞伸展能力降低。协优 9308 在 T1 处理 7d 和 14d 时,其 HC1 含量分别提高了 13.4% 和 23.6%。并且随着外源钾浓度的升高,HC1 含量逐渐降低,当外源钾浓度为 $400\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,相比 T1 组,其 HC1 含量分别下降了 12.4% 和

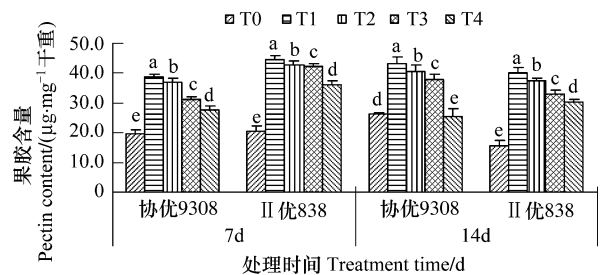


图3 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优9308和II优838根系果胶含量的影响

Fig. 3 Effect of K^+ concentration on pectin content of Xieyou 9308 and II you 838 under iron toxicity

7.4%。Ⅱ优 838 在 T1 处理 7d 和 14d 时,其 HC1 含量分别提高了 30.8% 和 36.1%,说明铁毒敏感品种 HC1 含量增幅大于耐铁毒品种。加入外源钾能够降低半纤维素 1 的含量,外源钾的浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 对 Ⅱ优 838 缓解效果较好,在此浓度下其 HC1 含量分别比 T1 组下降了 10.8% 和 10.7%。

2.6 外源钾对铁胁迫下水稻根系半纤维素 2 类含量的影响

两种水稻半纤维素 2 的含量变化趋势同半纤维素 1 的变化趋势基本一致。并且纤维素含量在不同处理组表现出显著差异。图 5 表明,T1 处理组,两种水稻的 HC2 含量显著上升,且铁毒敏感品种 Ⅱ优 838 的增幅高于耐铁毒品种协优 9308。加入外源钾后两种水稻的 HC2 含量有所降低。外源钾的浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 对协优 9308 缓解效果较好,外源钾的浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 对 Ⅱ优 838 缓解效果较好,在此浓度下其 HC2 含量最接近对照值。铁胁迫下根尖细胞壁半纤维素和纤维素含量的提高可能导致根细胞壁刚性提高和细胞伸展能力降低,还可能影响细胞有丝分裂过程,造成根系生长受抑。加入外源钾后两种水稻根系半纤维素 1、半纤维素 2 含量降低,细胞壁的刚性降低、伸展能力增加,解除对有丝分裂的抑制作用,可能是其相对根长增加的原因之一。

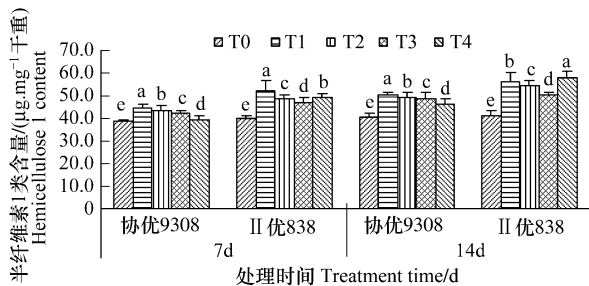


图4 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优 9308 和 Ⅱ优 838 根系半纤维素 1 含量的影响

Fig. 4 Effect of K^+ concentration on hemicellulose 1 content of Xieyou 9308 and Ⅱyou 838 under iron toxicity

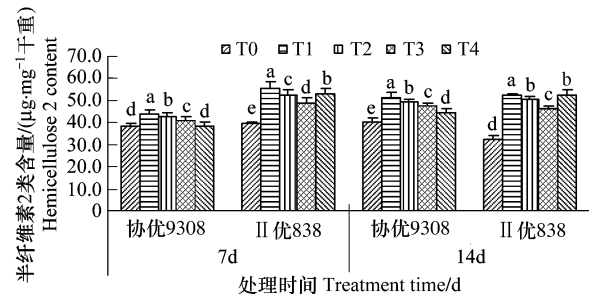


图5 不同浓度钾处理对铁胁迫下协优 9308 和 Ⅱ优 838 根系半纤维素 2 含量的影响

Fig. 5 Effect of K^+ concentration on hemicellulose 2 content of Xieyou 9308 and Ⅱyou 838 under iron toxicity

3 讨论

高铁胁迫严重抑制根的生长,根细胞的伸长与细胞壁的成分^[21]和伸展性有关^[22]。半纤维素含量的增加和分子量的增大被认为是导致细胞壁伸展性下降和刚性增加,抑制根伸长的重要因素^[12]。本文研究证实,不同浓度铁钾处理影响到根部果胶、半纤维素 1、半纤维素 2 的含量,影响了细胞壁的伸展性从而影响根的生长。外源钾能在一定程度上缓解铁毒,这与前人研究结果一致^[7]。

细胞壁中果胶是阳离子的主要结合位点^[23],果胶甲基化程度是影响细胞壁性质的重要因素^[24]。根细胞壁对铁的结合能力主要取决于果胶中带负电荷的游离羧基的多少,它不仅与细胞壁果胶含量有关,而且还取决于果胶的甲基化程度。铁吸附在果胶羧基团上会使细胞壁硬化导致其在延伸过程中扭曲,这种情况下,植物细胞会合成更多的果胶和 PME 分泌到细胞壁中用于细胞壁延伸,从而引起铁胁迫下细胞壁果胶多糖的积累和 PME 活性的上升^[20]。本研究中铁胁迫处理导致两种水稻根尖 PME 活性升高和细胞壁果胶、半纤维素含量增加,铁敏感品种 Ⅱ优 838 根系在 T1 处理组果胶含量和 PME 活性增幅较大,导致根细胞壁果胶的甲基化程度降低,增加了游离羧基的数量^[20],有更多的铁结合位点,使其对铁毒的敏感性提高;因而其根细胞壁果胶、半纤维素含量都明显高于耐铁品种,根细胞延伸受阻,相对根长降低,所以铁敏感品种 Ⅱ优 838 根长受抑程度大于耐铁毒品种协优 9308。本实验加入外源钾后协优 9308 和 Ⅱ优 838 根系细胞壁果胶含量和 PME 活性均比 T1 组显著降低,从而使果胶上的游离羧基即阳离子吸附位点减少,降低了与铁的结合能力,进而防止了细胞壁结构和功能的改变,起到了不同程度的缓解作用。

酸性磷酸酶 (APA) 是一种脱脂酶,在其他逆境条件下如低温、干旱^[25]条件下,APA 也会升高,并认为

APA 活性是脱脂化反应的一个指标,即 APA 活性愈高,膜脱脂化愈严重,最终使膜结构和功能破坏。大量研究表明酸性磷酸酶所增加的活性主要在易损坏的组织上,本实验单铁胁迫下两种水稻 APA 活性显著升高,说明铁胁迫对根系膜结构及功能造成了严重损伤,显然这也是两种水稻相对根长显著降低的原因之一。加入外源钾后,相比于 T1 处理组,APA 活性又有所降低,表明外源钾对根系膜结构及功能有一定的修复作用,降低了根长的受抑程度。Micheli^[26]的研究表明,果胶和 PME 是同时被分泌到胞外,其中 PME 是以酶原的形式分泌,PME 分泌到胞外后才被剪切成成熟的 PME,这时才有可能使细胞壁果胶去甲基化。Darley 等^[27]认为 PME 使果胶去甲基化有两个重要作用,一方面,游离羧基的形成提高了多聚物的净电荷,促进了与阳离子等结合形成交联的能力,使细胞壁变硬;另一方面,细胞壁一定程度的变硬可加强细胞与细胞之间的粘附。已有研究表明,二价阳离子如 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等能促进 PME 的活性,但一价阳离子没有这种促进作用^[28-29]。实验中高铁胁迫能促进根系 PME 活性上升,可能是 Fe^{2+} 直接与 PME 作用,使 PME 结合到细胞壁上,增加了 PME 对果胶底物的亲和力,从而提高了 PME 的活性,使根系积累更多的 Fe^{2+} 。总之,铁胁迫对水稻根系结构及功能造成严重损伤,外源钾能够起到一定程度的缓解作用,关于钾缓解高铁胁迫的详细的生理和分子机制,还有待进一步研究。

致谢: 杨悦锁教授、张杨建教授对本文写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] 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.
- [2] Li D M, Tang J J, Zhou J L, 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.
- [3] Albano J P, Miller W B. Iron toxicity stress causes bronze speckle, a specific physiological disorder of marigold (*Tagetes erecta* L.). *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 1996, 121(3): 430-437.
- [4] Jugsujinda A, Patrick W H. Evaluation of toxic conditions associated with orange symptoms of rice in a flooded oxisol in Sumatra. *Indonesia Plant and Soil*, 1993, 152(2): 237-243.
- [5] Eun S, Young H S, Lee Y. Lead disturbs microtubule organization in the root meristem of *Zea mays*. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 110(3): 357-365.
- [6] Kochian L V, Lucas W J. Potassium transport in roots. *Advances in Botanical Research*, 1988, 15: 93-178.
- [7] Zhou F L, Jiang L, Wang S F, Ma W L, Wan J M. Amelioration of Fe^{2+} toxicity by K^{+} in rice. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2005, 28(4): 6-10.
- [8] Taiz L. Plant cell expansion: regulation of cell wall mechanical properties. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35: 585-657.
- [9] Van L H, Kuraishi S, Sakurai N. Aluminum induced rapid root inhibition and changes in cell-wall components of squash seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 1994, 106(3): 971-976.
- [10] Kochian L V, Hoekenga O A, Pineros M A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanism of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. *Annual Review of Plant Physiology*, 2004, 55: 459-493.
- [11] Blamey F P C, Nishizawa N K, Yoshimura E. Timing, magnitude, and location of initial soluble aluminium injuries to mungbean roots. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(1): 67-76.
- [12] Hossain Z, Koyama H, Hara T. Sugar composition and molecular mass distributions of hemicellulosic polysaccharides in wheat plants under aluminum stress at higher level of calcium supply. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2005, 4(1): 11-16.
- [13] Yoshida S, Forno D A, Cock J H, Gomez K A. *Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice*. 3rd ed. Manila: International Rice Research Institute, 1976.
- [14] Li H S. *Modern Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2002: 191.
- [15] Lauchli A, Zhong H. Changes of cell wall composition and polymer size in primary roots of cotton seedlings under high salinity. *Experimental Botany*, 1993, 44(261): 773-778.
- [16] Taylor K A, Buchanan S. A colorimetric method for the quantitation of uronic acids, and a specific assay for galacturonic acid. *Analytical Biochemistry*, 1992, 201(1): 190-196.
- [17] Bordenave M, Goldberg R. Immobilized and free apoplastic pectin methylesterases in mung bean hypocotyls. *Journal of Plant Physiology*, 1994,

106(3): 1151-1156.

- [18] Richard L, Qin L X, Gadal P. Molecular characterization of putative pectin methylesterases cDNA and its expression in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Letters*, 1994, 355(2): 135-139.
- [19] Cao L M, Pan X H. A preliminary study on the tolerant mechanism of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(2): 260-264.
- [20] Xing C H, Zhu M H. Developmental characteristics and response to iron toxicity of root border cells in rice seedlings. *Journal of Zhengjiang University Science B*, 2008, 9(3): 261-264.
- [21] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 112(3): 353-358.
- [22] Tanimoto E, Ma J F, Shen R, Nagao S. Aluminum targets elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots. *Plant And Cell Physiology*, 2004, 45(5): 583-589.
- [23] Chang Y C, Yamamoto Y, Matsumoto H. Accumulation of aluminum in the cell-wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminum and iron. *Plant Cell And Environment*, 1999, 22(8): 1009-1017.
- [24] Yang J L, Li Y Y, Zhang Y J, Zhang S S, Wu Y R, Wu P, Zheng S J. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. *Plant Physiology*, 2008, 146(2): 602-611.
- [25] Xu S C, Shen X Y, Gu W L, Dai J Y, Wang L Z. Changes of lipid peroxidation, reesterification of phosphatide and ultra structure of membrane in leaf cells of maize under soil drought condition. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(5): 564-569.
- [26] Micheli F. Pectin methylesterases: cell-wall enzymes with important roles in plant physiology. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(9): 414-419.
- [27] Darley C P, Forrester A M, McQueen-Mason S J. The molecular basis of plant cell-wall extension. *Plant Molecular Biology*, 2001, 47(1/2): 179-195.
- [28] Nari J, Noat G, Ricard J. Pectin methylesterases, metal ions and plant cell-wall extension Hydrolysis of pectin by plant cell-wall pectin methylesterase. *Biochemical Journal*, 1991, 279(2): 343-350.
- [29] Goldberg R, Pierron M, Durand L, Mutaftshiev S. In vitro and in situ properties of cell-wall pectin methylesterases from mung bean hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 1992, 43(1): 41-46.

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 李达模, 唐建军, 周建林, 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.
- [7] 周锋利, 江玲, 王松凤, 马文良, 万建民. 钾离子对水稻亚铁毒害的缓解作用. *南京农业大学学报*, 2005, 28(4): 6-10.
- [14] 李合生. 现代植物生理学(第1版). 北京: 高等教育出版社, 2002: 191.
- [19] 曹黎明, 潘晓华. 水稻耐低磷机理的初步研究. *作物学报*, 2002, 28(2): 260-264.
- [25] 徐世昌, 沈秀瑛, 顾慰莲, 戴俊英, 王莲芝. 土壤干旱下玉米叶细胞膜脂过氧化和膜磷脂脱氧化反应以及膜超微结构的变化. *作物学报*, 1994, 20(5): 564-570.