

蓼科植物和油菜根尖细胞壁对铝胁迫反应的比较研究

刘 强, 刘先贵, 郭智慧, 肖宜安

(井冈山大学 生命科学学院, 江西 吉安 343009)

摘要:以 3 种蓼科植物 (酸模叶蓼、杠板归、辣蓼) 和 2 个耐铝性不同的油菜品种 (湘油杂 3 号、赣油杂 2 号) 为材料, 研究不同科属及同科植物间根系对铝胁迫的反应与根尖细胞壁糖醛酸含量的关系。结果表明, 3 种蓼科植物的耐铝性显著强于 2 个油菜品种, 其中以酸模叶蓼耐铝性最强, 赣油杂 2 号对铝最敏感。5 种植物 0 ~ 10 mm 根段积累的铝显著高于 10 ~ 20 mm 根段, 且油菜 0 ~ 10 mm 根段铝含量显著高于蓼科植物。铝处理后, 5 种植物根尖 0 ~ 10 mm 根段细胞壁果胶、半纤维素 1、半纤维素 2 含量提高, 赣油杂 2 号提高幅度尤为明显, 且无铝对照和铝处理下, 2 个油菜品种根尖 0 ~ 10 mm 根段细胞壁各组分糖醛酸含量显著高于 3 种蓼科植物尤其是酸模叶蓼。采用 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 预处理根尖 2 h 降低细胞壁果胶甲基酯化程度后, 5 种植物根尖细胞壁对铝的积累量下降, 且以 2 个油菜品种下降幅度最大。铝胁迫下酸模叶蓼根尖细胞壁果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 含量较低且提高幅度最小、果胶甲基酯化程度较高等因素降低了铝在根尖的积累, 由此缓解了铝对根系伸长的抑制, 可能是其耐铝性最强的重要原因。

关键词: 铝胁迫; 蓼科植物; 油菜; 细胞壁

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000 - 2286 (2010) 02 - 0260 - 05

Comparison of Root Apical Cell Wall Response to Aluminum Stress between Polygonaceae Plants and Rape

LIU Qiang, LIU Xian-gui, GUO Zhi-hui, XIAO Yi-an

(College of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an, 343009, China)

Abstract: In this study, 3 polygonaceae plants (*Polygonum lapathifolium*, *Polygonum perfoliatum*, *Polygonum hydropiper*) and 2 genotypes of rape (*B. rassaica campestris* L. cv. Xiangyou NO. 3 and cv. Ganyou NO. 2) were used to investigate the relationship between the effects of aluminum (Al) on root elongation and the amount of root apical cell wall polysaccharides. The results showed that the root elongation was decreased with increase of Al concentrations applied, but the inhibition was more conspicuous for rape, indicating higher Al resistance in polygonaceae plants, with the highest Al resistance for *Polygonum lapathifolium* and Al sensitivity for Ganyou NO. 2. In 5 plants, the Al content in 0 ~ 10 mm root segments was significantly higher than that in 10 ~ 20 mm, and the Al content of 0 ~ 10 mm root segments was evidently higher in rape than in polygonaceae plants. The amount of cell wall pectin, hemicellulose 1, hemicellulose 2 in 0 ~ 10 mm root segments increased under Al stress, especially in Al-sensitive genotype Ganyou NO. 2. Whether the roots were exposed to Al or not, the amount of cell wall polysaccharides in 0 ~ 10 mm root segments was higher in 2 rape

收稿日期: 2009 - 12 - 15 修回日期: 2010 - 03 - 04

基金项目: 国家自然科学基金 (30760108) 和江西省教育厅科技计划项目 (GJJ08419)

作者简介: 刘强 (1980 -), 男, 副教授, 博士, 主要从事植物逆境生理研究, E-mail: qliu2006@163.com。

cultivars than in 3 polygonaceae plants especially for *Polygonum lapathifolium*. Reducing the methylation degree of pectin in cell walls with 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ for 2 h, the accumulated amount of Al in cell wall was decreased, especially in 2 rape cultivars. These findings suggested that lower contents of cell wall pectin, hemicellulose 1, hemicellulose 2 and higher degree of pectin methylation in 0 ~ 10 mm root segments, which decreased root apical Al content and thereby improved root growth, were important reasons for the highest Al resistance in *Polygonum lapathifolium*.

Key words: aluminum stress; polygonaceae plants; rape; cell wall

酸性土壤面积约占到世界可耕地土壤面积的 40%,土壤酸化已成为世界范围内普遍存在的农业生产问题,而过多的铝离子则是酸性土壤中影响作物生长的主要障碍因子^[1]。铝通过抑制根细胞的伸长与分裂,影响根系发育和对水分、养分的吸收,从而极大降低了酸性土壤的作物生产力^[2]。目前,国内外对植物铝毒害及其耐性机理做了大量的研究,提出了多种假说,其中之一是与细胞壁有关。由于细胞壁(尤其是带负电荷的果胶组分)是铝积累的主要部位^[3],铝结合在细胞壁上不仅影响细胞壁的化学组分^[4],而且对细胞壁的结构和功能如细胞壁的机械伸展性、刚性和粘性等产生显著的影响^[5],从而导致根细胞伸长的抑制。例如 Van 等^[4]发现铝胁迫下南瓜根细胞壁多糖半纤维素、纤维素组分含量的增加引起了细胞壁的硬化,从而抑制了根系的伸长。以耐铝性不同的 2 个小麦为材料进行研究,发现敏感基因型小麦根尖细胞壁果胶、半纤维素和纤维素含量较高且在铝胁迫下提高幅度较大,导致细胞壁厚度和刚性增加,进而降低了细胞壁的伸展性和根细胞的伸长速率,可能是其根系伸长受铝抑制程度较高的主要原因^[6]。可见,带负电荷的细胞壁是铝毒害的一个重要位点。因此,进一步研究铝毒害与细胞壁带负电荷组分之间的关系,对揭示植物铝毒害及耐铝机理有重要作用。

目前对细胞壁组分变化与铝毒害耐铝性之间关系的研究,取材一般为农作物,而对野生植物的研究非常缺乏。野生植物与农作物相比,没有经过栽培驯化,可能保留了更多的抗铝基因,是阐明植物抗铝机理的理想研究材料^[7]。其中,蓼科植物在自然界酸性铝毒土壤上广泛分布与生长,抗逆性强。为此,本文以江西井冈山红壤地区常见的 3 种野生蓼科植物酸模叶蓼 (*Polygonum lapathifolium* L.)、杠板归 (*Polygonum perfoliatum* L.)、辣蓼 (*Polygonum hydropiper* L.) 和 2 个油菜 (*B. rassaica campestris* L.) 品种为材料,比较研究不同科属植物、同科植物间细胞壁组分的差异及对铝胁迫的反应,以期更深入地揭示植物的铝毒及其耐铝机理。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

井冈山大学校园酸性红壤所采的野生植物酸模叶蓼、杠板归和辣蓼以及农作物赣油杂 2 号和湘油杂 3 号 2 个油菜品种。其中,赣油杂 2 号由江西省农业科学院提供,湘油杂 3 号购自吉安市种子公司。

1.2 实验方法

1.2.1 相对根系伸长率的测定 上述种子用去离子水浸泡过夜后,置于潮湿滤纸的培养皿中,于 25℃ 黑暗条件下催芽,发芽后,种子被转移到一个塑料网盘中,网盘放置在装有 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液 (pH 4.5) 的塑料框中。溶液每天更换,3 d 后选取长势一致的幼苗转移到外面包有 2 层黑色塑料薄膜的 18 mL 玻璃试管中进行隔离培养处理。试管内注入约 17 mL 的处理液,每一试管内移入 1 颗幼苗。处理液为含 0 (CK)、10, 30, 50 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液 (pH 4.5), 每个处理 10 次重复。用直尺量取处理前后 (24 h) 的根长。相对根系伸长率定义为铝处理与对照组的根系伸长量百分比。

1.2.2 不同根段铝含量的测定 3 d 苗龄的蓼科植物和油菜幼苗在含 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液 (pH 4.5) 中培养 24 h 后,去离子水洗根系 3 次,切取距根尖 0 ~ 10 mm 和 10 ~ 20 mm 根段烘干、称重,最后根据潘根生等^[8]的方法测定铝含量。

1.2.3 细胞壁的提取 3 d 苗龄的蓼科植物和油菜幼苗在含 0 (CK) 或 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液 (pH 4.5) 中培养 24 h 后,切取距根尖 0 ~ 10 mm 根段,参照 Zheng 等^[9]的方法提取细胞壁。根尖用研磨棒在冰浴研钵中研成粉状,再用 (冰乙醇) = 75% (7 mL/g) 冲洗 2 次,研磨,移入离心管,并

在冰浴中放置 20 min。此匀浆在 1 000 $\times g$ 下离心 10 min。沉淀物分别用冰丙酮、冰甲醇 - 三氯甲烷 (体积分数为 1:1) 和甲醇各冲洗 1 次,并在 1 000 $\times g$ 下离心 10 min。弃去上清液,沉淀物即为细胞壁,冷冻干燥,备用。

1.2.4 细胞壁多糖组分的分离和测定 按照 Zhong 和 Lauchli^[10] 的方法进行细胞壁多糖组分的分离,细胞壁多糖糖醛酸含量按照 Taylor 和 Buchanan - Smith^[11] 的方法测定。

1.2.5 果胶甲基酯化程度的调节 参照 El - Nawawi 和 Heikal^[12] 的方法调节细胞壁果胶的甲基酯化程度。3 d 苗龄的蓼科植物和油菜幼苗根系用 0 (CK) 或 1.0 mol/L $NH_3 \cdot H_2O$ (含异丙醇体积分数为 60%) 预处理 2 h 后,去离子水洗 3 次,再用含 30 $\mu mol/L$ $AlCl_3$ 的 0.5 mmol/L $CaCl_2$ 溶液 (pH 4.5) 处理幼苗根系 24 h 后,切取距根尖 0 ~ 10 mm 根段,测定其细胞壁铝含量。

1.3 数据分析

各处理 3 次重复,计算平均值和标准差,数据采用 SPSS 软件进行相关统计分析。

2 结果与分析

2.1 蓼科植物和油菜根系伸长对铝胁迫反应的差异

铝毒害最显著的症状是对根系伸生长快速抑制^[13]。由图 1 可知,所有供试植物的相对根系伸长率随着铝浓度的升高而降低,但 3 种蓼科植物的相对根系伸长率在所有供试铝浓度下都高于 2 个油菜品种;其中湘油杂 3 号又高于赣油杂 2 号,表明野生蓼科植物的耐铝性显著强于农作物油菜,湘油杂 3 号耐铝性强于赣油杂 2 号。蓼科植物间,在相同铝浓度处理下,相对根系伸长率由大到小依次为酸模叶蓼、辣蓼、杠板归,表明 3 种蓼科植物中酸模叶蓼的耐铝性最强。

2.2 蓼科植物和油菜不同根段铝含量的差异

由图 2 可知,所有供试植物 0 ~ 10 mm 根段中铝含量都显著高于 10 ~

20 mm 根段,且 3 种蓼科植物 2 个不同根段 (0 ~ 10 mm 和 10 ~ 20 mm) 铝含量均显著低于 2 个油菜品种,表明 0 ~ 10 mm 根段是铝积累的主要部位,蓼科植物的高耐铝性与根尖铝排斥机制有关^[7]。蓼科植物间,酸模叶蓼 0 ~ 10 mm 根段铝含量显著低于杠板归;而 10 ~ 20 mm 根段两者无显著差异,进一步证实酸模叶蓼的高耐铝性与其根尖 0 ~ 10 mm 根段低铝含量直接相关。

2.3 0 $\mu mol/L$ 和 30 $\mu mol/L$ 铝处理下蓼科植物和油菜 0 ~ 10 mm 根段细胞壁组分的差异

由表 1 可知,无铝处理 (CK) 条件下,3 种蓼科植物根尖细胞壁果胶、半纤维素 1、半纤维素 2 及糖醛酸总量均显著低于 2 个油菜品种。蓼科植物间,酸模叶蓼和辣蓼显著低于杠板归;而 2 个油菜品种间,耐

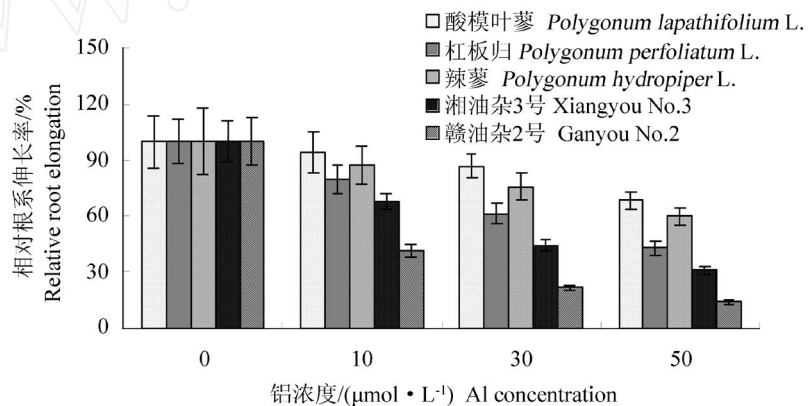


图 1 铝对蓼科植物和油菜相对根系伸长率的影响

Fig 1 Effects of Al on relative root elongation of polygonaceae plants and rape

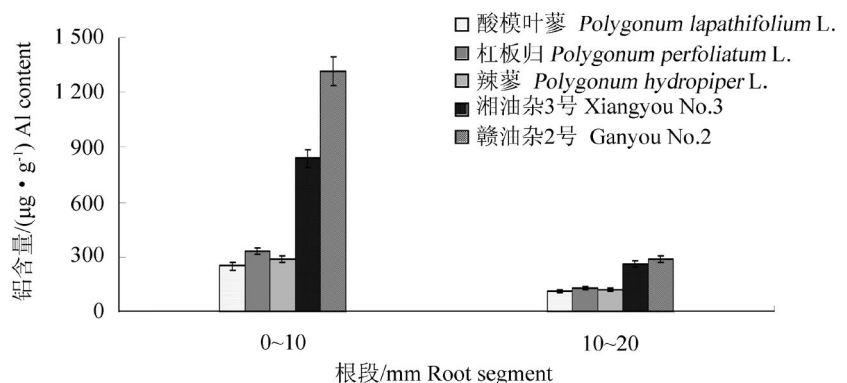


图 2 蓼科植物和油菜不同根段铝含量

Fig 2 Al contents of two root segments in polygonaceae plants and rape

铝品种湘油杂 3 号果胶和糖醛酸总量分别比敏感品种赣油杂 2 号低 23.8%和 10.7%,这些结果表明,0 ~ 10 mm 根段细胞壁组分差异是导致不同科属植物及同科植物间铝含量差异的重要原因之一。30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 溶液胁迫 24 h 后,3 种蓼科植物和 2 个油菜品种各细胞壁组分均有不同程度提高,尤以铝敏感品种赣油杂 2 号和杠板归提高幅度最大,其细胞壁糖醛酸总量分别比无铝处理时高 24.6%和 22.2%,这与铝能提高小麦根尖细胞壁组分含量的结果相一致^[6]。

表 1 0 $\mu\text{mol/L}$ 和 30 $\mu\text{mol/L}$ 铝处理下蓼科植物和油菜 0 ~ 10 mm 根段细胞壁组分的差异
Tab 1 Differences of cell wall polysaccharides in 0 ~ 10 mm root segments between polygonaceae plants and rape with 0 $\mu\text{mol/L}$ or 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3

植物种类 Plant species	铝浓度 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) Al concentration	果胶 / ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$) Pectin	半纤维素 1 / ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$) Hemicellulose1	半纤维素 2 / ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$) Hemicellulose2	总量 / ($\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$) Total
酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i> L.	0	7.71 \pm 1.12f	13.1 \pm 1.12f	11.3 \pm 0.99f	32.1 \pm 2.23e
	30	7.99 \pm 0.67f	15.2 \pm 1.36ef	12.4 \pm 1.12d	35.6 \pm 1.97de
杠板归 <i>Polygonum perfoliatum</i> L.	0	10.4 \pm 2.14e	17.7 \pm 2.21e	13.4 \pm 1.57d	41.5 \pm 6.31d
	30	11.7 \pm 1.24e	22.6 \pm 1.17d	16.4 \pm 2.67c	50.7 \pm 4.92c
辣蓼 <i>Polygonum hydropiper</i> L.	0	7.88 \pm 0.65d	13.6 \pm 0.97f	11.9 \pm 1.24df	33.4 \pm 3.57e
	30	8.44 \pm 1.24d	16.1 \pm 2.87e	13.8 \pm 1.47d	38.3 \pm 2.85d
湘油杂 3 号 Xiangyou No. 3	0	16.3 \pm 1.56c	30.8 \pm 3.67c	24.6 \pm 1.59b	71.7 \pm 9.72b
	30	18.9 \pm 2.65bc	35.2 \pm 4.02b	27.7 \pm 3.79b	81.8 \pm 5.59b
赣油杂 2 号 Ganyou No. 2	0	21.4 \pm 3.28b	32.2 \pm 3.23b	26.7 \pm 3.26b	80.3 \pm 6.84b
	30	26.2 \pm 2.03a	42.1 \pm 3.43a	31.8 \pm 4.43a	100.1 \pm 9.39a

同一列不同字母表示差异达 5% 显著水平。Different letters mean significant at 5% level

2.4 果胶甲基酯化程度对蓼科植物和油菜 0 ~ 10 mm 根段细胞壁铝含量的影响

研究表明,采用 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 处理果胶可以有效降低其甲基酯化程度^[12]。由图 3 可以看出,经 $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 预处理根尖细胞壁后,酸模叶蓼、杠板归和辣蓼 0 ~ 10 mm 根段细胞壁铝含量与对照相比分别下降了 12.5%、15.0%和 13.7%;湘油杂 3 号和赣油杂 2 号比对照分别下降 17.1%和 22.3%,表明果胶甲基酯化程度是影响根尖细胞壁对铝吸附的重要因素之一。

3 讨论

10 ~ 50 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 溶液处理 24 h 后,3 种蓼科植物和 2 个油菜品种根系的伸长均受到不同程度的抑制。当铝处理浓度相同时,5 种供试植物根伸长受到的抑制程度由大到小依次为酸模叶蓼、辣蓼、杠板归、湘油杂 3 号、赣油杂 2 号,表明野生蓼科植物耐铝性总体强于农作物油菜,湘油杂 3 号耐铝性显著高于赣油杂 2 号。

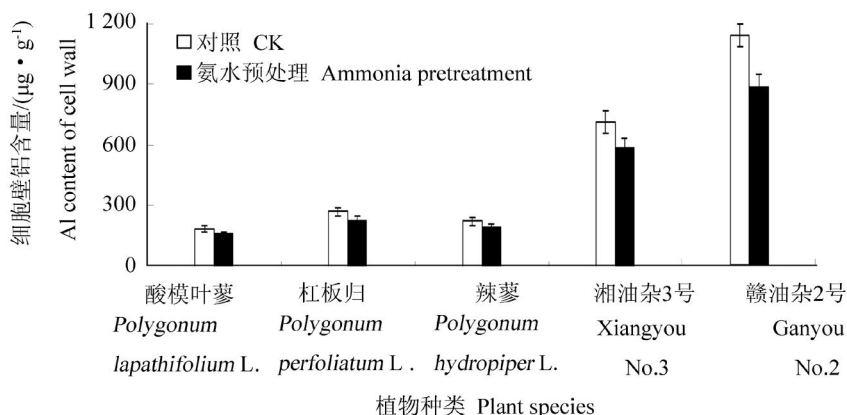


图 3 果胶甲基酯化程度对蓼科植物和油菜根尖细胞壁铝含量的影响
Fig 3 Effects of pectin esterification on Al contents in 0 ~ 10 mm root segments of polygonaceae plants and rape

根尖是铝积累和识别铝毒害的主要部位^[14]。我们对耐铝性差异显著的 10 个小黑麦的研究发现,植物对铝的敏感性与铝在植物根尖的积累有关,根尖铝含量与根系伸长率之间呈显著负相关,即耐铝品种根尖铝含量显著低于敏感品种^[15]。研究中对不同植物不同根段铝含量的测定结果表明,所有供试植物 0~10 mm 根段铝含量都显著高于 10~20 mm 根段,且铝敏感基因型油菜赣油杂 2 号,0~10 mm 根段铝含量比耐铝性最强的酸模叶蓼高 423.1%。这些结果进一步证实根尖是铝积累的主要部位,且酸模叶蓼的高耐铝性与其根尖对铝的排斥有关。

根伸长是由细胞分裂和细胞伸长共同作用的结果。由于铝诱导的根伸长抑制在 30 min 内就可观察到^[13],而细胞分裂是一个相对较慢的过程,因此目前认为,在根伸长抑制的早期阶段, Al^{3+} 对细胞伸长的抑制是其主要原因。而根细胞的伸长与细胞壁的组分和伸展性密切相关^[4-6]。大量研究表明,细胞壁是铝积累的主要靶部位,且果胶又是细胞壁中铝结合的主要位点^[3]。铝结合在细胞壁果胶上不仅影响细胞壁的伸展性,而且影响细胞壁组分的合成,从而影响根细胞的伸长。采用 NaCl 预处理提高玉米悬浮细胞的细胞壁果胶含量后,细胞铝含量和对铝毒的敏感性也相应提高^[16]。Van 等^[4]报道,铝胁迫下南瓜根细胞壁果胶、半纤维素、纤维素含量的显著升高与铝抑制其根系伸长有关。Tabuchi 和 Matsumoto^[17]发现,铝胁迫会导致敏感基因型小麦细胞壁半纤维素含量提高,并推测这是导致细胞壁伸展性下降并因此抑制根系伸长的重要原因之一。研究中我们也发现,在 0~10 mm 根段,3 种野生蓼科植物细胞壁果胶、半纤维素 1、半纤维素 2 含量和糖醛酸总量显著低于农作物油菜,其中酸模叶蓼上述各项指标最低,且酸模叶蓼根尖、细胞壁铝含量也相应最低。此外,铝胁迫增加了 5 种供试植物根尖细胞壁各组分含量,其中铝敏感品种赣油杂 2 号增加幅度最大,从而使细胞壁铝吸附位点显著增加,进一步加剧了铝胁迫。由此可见,耐铝性最强的酸模叶蓼由于根尖细胞壁果胶、半纤维素 1、半纤维素 2 含量低且铝胁迫下提高幅度最小,由此导致细胞壁吸附铝的位点少,根尖含铝量也低,从而表现出最强的耐铝性。

根细胞壁对铝的结合主要取决于细胞壁组分中带负电荷的游离羧基的多少,它不仅与细胞壁组分尤其是果胶含量有关,而且还取决于果胶甲基酯化程度,甲基酯化程度较低的果胶通常含有较多的游离羧基,因此能结合更多的铝。Schmohl 等^[18]采用果胶甲酯酶处理玉米悬浮细胞,通过脱甲基化降低果胶甲基酯化程度后,使细胞壁可与铝结合的游离羧基基团增加,提高了细胞对铝的敏感性。本实验采用 1.0 mol/L $NH_3 \cdot H_2O$ 预处理 5 种供试植物根系,虽然降低了根尖细胞壁甲基酯化程度^[12],却使果胶变成了低酯的酰胺化果胶,同样造成果胶上的阳离子吸附位点减少^[6],由此而导致蓼科植物和油菜根尖细胞壁铝含量与对照相比分别下降了 12.5%~15.0% 和 17.1%~22.3%。这些结果表明,果胶甲基酯化程度是影响细胞壁结合铝的重要因素之一。且由于 2 个油菜品种根尖细胞壁铝含量下降幅度更大,因此我们推测油菜根尖细胞果胶所带负电荷的游离羧基要高于野生蓼科植物,即前者铝吸附位点更多。

综上所述,铝胁迫下酸模叶蓼根尖细胞壁果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 含量较低且提高幅度最小、果胶甲基酯化程度较高等因素而降低了铝在根尖、细胞壁的积累,由此缓解了铝对根系伸长的抑制,可能是其耐铝性最强的重要原因。

参考文献:

- [1] 刘强, 郑绍建, 林咸永. 植物适应铝毒胁迫的生理及分子生物学机理 [J]. 应用生态学报, 2004, 15 (9): 1641 - 1649.
- [2] Delhaize E, Ryan P R. Aluminum toxicity and tolerance in plants [J]. Plant Physiology, 1995, 107 (2): 315 - 321.
- [3] Zheng S J, Yang J L. Target sites of aluminum phytotoxicity [J]. Biologia Plantarum, 2005, 49 (3): 321 - 331.
- [4] Van L H, Huraishi S, Sakurai N. Aluminum - induced rapid root inhibition and changes in cell - wall components of squash seedlings [J]. Plant Physiology, 1994, 106 (3): 971 - 976.
- [5] Ma J F, Shen R F, Nagao S, et al. Aluminum targets elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots [J]. Plant Cell Physiology, 2004, 45 (5): 583 - 589.
- [6] 林咸永, 唐剑锋, 李刚, 等. 铝胁迫下小麦根细胞壁多糖组分含量的变化与其耐铝性的关系 [J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2005, 31 (6): 724 - 730.
- [7] You J F, He Y F, Yang J L, et al. A comparison of aluminum resistance among *Polygonum* species originating on strongly acidic and neutral soils [J]. Plant and Soil, 2005, 276 (1): 143 - 151.

(下转第 275 页)

参考文献:

- [1] 孙国昌,杜新法,陶荣祥,等. 水稻稻瘟病防治策略和 21 世纪研究展 [J]. 植物病理学报, 1998, 28(4): 289 - 292
- [2] Flor H. Current status of the gene: for gene concept[J]. Ann Rev Phytopath, 1971, 9: 275 - 296
- [3] Silue D, Tharreau D, Notteghem J L. Evidence for a gene: Gene relationship in the *Oryza sativa* - *Magnaporthe grisea* patho-system [J]. Phytopathology, 1992, 82: 577 - 580.
- [4] 石军,龙美西,曲广林,等. 稻瘟病菌无毒基因研究进展 [J]. 中国生物工程杂志, 2006, 26(12): 112 - 116
- [5] 张连洪,燕继晔,赵文生,等. 稻瘟菌无毒基因 *AVR - P_{ik}^m* 的定位 [J]. 植物病理学报, 2006, 36(2): 116 - 122
- [6] 陈福如,阮宏椿,杨秀娟,等. 稻瘟病苗瘟叶瘟和穗颈瘟的相关性分析 [J]. 中国农学学报, 2006, 22(7): 440 - 443.
- [7] 周江鸿,王久林,将琬如,等. 我国稻瘟病菌毒力基因的组成及其地理分布 [J]. 作物学报, 2003, 29(5): 646 - 651.
- [8] 杨秀娟,阮宏椿,陈福如,等. 福建省稻瘟病菌致病性及其无毒基因分析 [J]. 植物保护学报, 2007, 34(4): 337 - 342

(上接第 264 页)

- [8] 潘根生, Masaki T, 小西茂毅. 茶根尖细胞各胞器分部的分离及其铝的分布 [J]. 浙江农业大学学报, 1991, 17(3): 255 - 258
- [9] Zheng S J, Lin X Y, Yang J L, et al The kinetics of aluminum adsorption and desorption by root cell walls of an aluminum resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar [J]. Plant and Soil, 2004, 261(1): 85 - 90
- [10] Zhong H, Lauchli A. Changes of cell wall composition and polymer size in primary roots of cotton seedlings under high salinity [J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(4): 773 - 778
- [11] Taylor K A, Buchanan - Smith A. Colorimetric for the quantitation of uronic acids and a specific assay for galacturonic acid [J]. Analytical Biochemistry, 1992, 201(1): 190 - 196
- [12] El - Nawawi S A, Heikal Y A. Production of a low ester pectin by deesterification of high ester citrus pectin [J]. Carbohydrate Polymers, 1995, 27(3): 191 - 195.
- [13] Lugany M, Poschenrieder C, Barceló. Monitoring the aluminum - induced inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminum and proton toxicity [J]. Physiologia Plantarum, 1995, 93(2): 265 - 271.
- [14] Ryan P R, Ditomaso J M, Kochian L V. Aluminum toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap [J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(2): 437 - 446
- [15] Liu Q, He L S, Wang Z Y, et al Differential aluminum resistance and organic acid anions secretion in triticale [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2007, 38(15): 1991 - 2004.
- [16] Schmohl N, Horst W J. Cell wall pectin content modulates aluminum sensitivity of *Zea mays* L. cells grown in suspension culture [J]. Plant Cell and Environment, 2000, 23(7): 735 - 742
- [17] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell - wall properties of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots during aluminum - induced growth inhibition [J]. Physiologia Plantarum, 2001, 112(3): 353 - 358
- [18] Schmohl N, Pilling J, Fisahn J, et al Pectin methyl esterase modulates aluminum sensitivity in *Zea mays* and *Solanum tuberosum* [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 109(4): 419 - 427.