

铝对小麦根尖细胞壁过氧化物酶活性和过氧化氢含量的影响

李刚^{1,2}, 徐芳杰¹, 蒋思丝¹, 章永松¹, 林咸永^{1*}

(1 教育部环境修复与生态健康重点实验室, 浙江大学环境与资源学院, 浙江杭州 310029;

2 中国科学院城市环境研究所, 福建厦门 361026)

摘要: 以 2 个小麦基因型鉴-864(耐性)和扬麦 5 号(敏感)为材料, 采用溶液培养方法研究了铝胁迫下小麦根系伸长、根尖铝含量、根尖细胞壁过氧化物酶活性和 H₂O₂ 含量的变化。结果表明, 随着铝浓度的提高, 小麦根系伸长受铝抑制程度加剧, 根尖铝含量也明显升高; 但敏感基因型根尖铝含量较高, 根系伸长受抑程度更为明显。在铝胁迫下, 2 个小麦基因型根尖可溶态愈创木酚过氧化物酶(GPX)和松柏醇过氧化物酶(CAPX)活性没有显著变化, 细胞壁离子键结合态 GPX 和 CAPX 的活性则随着铝浓度的提高而显著升高, H₂O₂ 含量也呈现类似的趋势; 而敏感基因型过氧化物酶活性升高和 H₂O₂ 积累更为明显。因此, 铝胁迫下, 小麦敏感基因型根尖细胞壁离子键结合态 GPX 和 CAPX 活性升高而引起 H₂O₂ 积累, 促进根系木质化和细胞壁氧化交联, 导致根细胞壁刚性提高而伸展能力降低, 是其根系伸长受到严重抑制的原因。

关键词: 铝毒; 小麦; 根尖; 细胞壁过氧化物酶; 过氧化氢

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2010)04-0887-06

Effects of aluminum on hydrogen peroxide content and cell wall-bound peroxidase activity in wheat root tips

LI Gang^{1,2}, XU Fang-jie¹, JIANG Si-si¹, ZHANG Yong-song¹, LIN Xian-yong^{1*}

(1 MOE Key Lab of Environmental Remediation and Ecosystem Health/College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China;

2 Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Fujian 361021, China)

Abstract: Aluminum (Al) toxicity is one of the most important factors limiting crop production worldwide on acidic soils. Although Al inhibits the elongation of plant roots, the exact mechanism by which this growth reduction occurs remains controversial. A hydroponic experiment was conducted to investigate the effects of Al on root elongation, aluminum content, cell wall bound enzyme activity and hydrogen peroxide content in the root tips of Al-resistant (Jian-864) and Al-sensitive (Yangmai-5) genotypes of wheat (*Triticum aestivum* L.). Root elongation of both genotypes was greatly inhibited with the increasing Al concentrations, but more severe inhibition was observed in the Al-sensitive genotype (Yangmai-5). Total Al content in root tips was significantly higher in Yangmai-5 than in Jian-864. The soluble guaiacol peroxidase (GPX) and coniferyl alcohol peroxidase (CAPX) activities in root tip of both genotypes was not influenced, while cell wall-ionically bound GPX and CAPX activity were greatly enhanced and more evident was found in Yangmai-5. H₂O₂ content also had the similar trends. In conclusion, it appears that the increase in cell wall-ionically GPX, CAPX and H₂O₂ content may lead to the enhancement of lignification and suberisation and H₂O₂ dependent peroxidase-catalyzed formation of cross-link among cell wall polymers and

收稿日期: 2009-08-07 接受日期: 2010-01-28

基金项目: 国家自然科学基金(30771292, 30270784); 教育部博士点基金(20060335014); 教育部创新团队项目; 浙江省自然科学基金(394143)项目资助。

作者简介: 李刚(1982—), 男, 山东省泗水县人, 博士研究生, 主要从事植物营养逆境生理方面的研究。

* 通讯作者 Tel: 0571-86971741, E-mail: xylin@zju.edu.cn

thus increase the rigidity of cell wall, thereby reducing cell wall extensibility and inhibiting root elongation.

Key words: aluminum toxicity; wheat; root tips; cell wall peroxidase; H_2O_2

据估计,全世界大约 30% 的耕地面积和超过 50% 的潜在耕地面积为酸性土壤^[1-2]。我国酸性土壤分布遍及南方 15 个省区,总面积达 203 km²,约占全国土地总面积的 21%^[3]。铝毒被认为是酸性土壤中限制作物生长的最重要因素^[1]。铝毒的早期效应是抑制植物的根系伸长,进而抑制植物对水分和养分的吸收^[1,4],而根尖是植物对铝毒胁迫的感受和反应的主要器官^[5]。迄今,尽管对铝毒及其耐性机理已作了大量的研究,但对铝抑制根系伸长的机理仍然没有完全搞清楚^[6]。

过氧化物酶(POD, EC 1.11.1.7)是一类由多基因编码含血红素的糖蛋白。它在清除 H_2O_2 、生长素代谢、木质素和木栓质形成、抗病性、抗盐性、细胞死亡和细胞伸长等一系列生理过程中均具有重要的作用^[7-9]。根据底物不同,过氧化物酶可以分为愈创木酚过氧化物酶,谷胱甘肽过氧化物酶,抗坏血酸过氧化物酶,松柏醇过氧化物酶等;而根据结合状态不同,过氧化物酶又可以分为可溶态过氧化物酶和细胞壁结合态过氧化物酶^[10]。Cakmark 和 Horst^[11]首先发现铝能诱导大豆根尖脂质过氧化、根系伸长受抑、过氧化物酶活性升高。此后,在水稻^[12]、玉米^[13]、小麦^[14]、大麦^[15-16]、洋葱^[17]等作物中也发现铝诱导根系过氧化物酶活性升高的现象。最近, Xue 等^[18]发现决明根尖的木质素和 H_2O_2 的积累与铝胁迫下细胞壁过氧化物酶活性的升高密切相关。但是,对于铝胁迫下根系中不同细胞组分和不同底物的过氧化物酶活性变化及其生理意义并不完全清楚。而且,上述研究大多以单一铝敏感基因型为材料,对于不同耐铝性基因型根系对铝胁迫反应的差异与过氧化物酶活性,尤其根尖细胞壁过氧化物酶活性的关系尚不清楚。为此,以 2 个耐铝性显著差异的小麦基因型为试材,研究在铝胁迫下根系伸长、根尖 H_2O_2 含量和细胞壁过氧化物酶活性的变化及其与其耐铝性的关系,旨在进一步揭示小麦铝毒和耐铝性的生理机制。

1 材料与方法

1.1 植物培养

供试材料为前期筛选的对酸性铝毒耐性有显著差异的 2 个小麦(*Triticum aestivum* L.)基因型:鉴-864(J-864,耐性)和扬麦 5 号(YM-5,敏感)^[19]。

种子先用 1.2% NaClO 溶液消毒 20 min,多次清洗后用去离子水浸泡过夜;浸泡后的种子在 25℃ 培养箱中避光催芽 24 h,将已经露白的小麦幼苗转移到塑料框,置于盛有 0.5 mmol/L $CaCl_2$ (pH 4.3) 溶液的 4.5 L 塑料容器上培养 4~5 d。每天更换营养液,用 0.1 mol/L HCl 和 0.1 mol/L NaOH 调节 pH 值。小麦幼苗在光照和黑暗时间分别为 14 和 10 h 的控制培养室中培养,其对应温度分别为 25℃ 和 20℃。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 小麦根长和根尖铝含量的测定 将根长为 5 cm 左右生长一致的小麦幼苗在含 $AlCl_3$ 的 0.5 mmol/L $CaCl_2$ (pH 4.3) 溶液中培养 24 h, $AlCl_3$ 的浓度设置为 0、10、20、30、40、50 $\mu\text{mol/L}$ 。测量初生根(最长的根)长度,每处理测量 10 株。铝处理前、后根系的长度差为根系伸长量;根系相对伸长率(Relative root elongation)为铝处理与对照无铝处理根系伸长量的百分比。

小麦根尖的铝含量根据 Osawa 和 Matsumoto^[20]的方法测定。植物按上述方法处理 24 h 后,用刀片切取 0~1 cm 根尖部分,用 0.5 mmol/L $CaCl_2$ (pH 4.3) 溶液冲洗 3 次,然后把根尖放入含 1 mL 2 mol/L HCl 的 1.5 mL 离心管中,其间不时进行摇动,浸提 24 h,取上清液,用 ICP(AIRIS/AP, TJA)测定其铝含量。

1.2.2 根尖可溶态和细胞壁离子键结合态过氧化物酶的提取和测定 将小麦处理 24 h 后(处理同 1.2.1),切取离根尖 0~1 cm 根段。在冰浴中用冰的 5 mL 100 mmol/L 磷酸缓冲溶液(pH 6.0)研磨匀浆。在 4℃ 下,将提取液在 13,000 × g 下离心 5 min,上清液用于测定可溶态过氧化物酶活性。然后,用磷酸缓冲溶液(pH 6.0)冲洗沉淀物并离心 3 次,弃去上清液收集沉淀物。然后在沉淀物中加入 5 mL 1 mol/L NaCl 溶液振荡 2 h 后,在 4℃ 下经 13,000 × g 离心 5 min,上清液即为根尖细胞壁离子键结合态酶提取液。

愈创木酚过氧化物酶(GPX, EC 1.11.1.7)活性按照 Kim 和 Yoo^[21]的方法测定。测定介质为 100 mmol/L 磷酸缓冲溶液(pH 6.0),其中含有 15 mmol/L 愈创木酚、3 mmol/L H_2O_2 和 0.1 mL 的酶提取液,最终的反应体积为 3 mL。在加入 H_2O_2 前和加入 H_2O_2 2 min 后在 470 nm 处分别测定吸光度,酶活

性按照吸光系数 $\varepsilon = 26.6 \text{ L}/(\text{mmol} \cdot \text{cm})$ 计算。GPX 以每 min 生成 1 mol/L 4-邻甲氧基苯酚为一个酶活性单位。

松柏醇过氧化物酶 (CAPX) 活性按照 Pedreno 等^[22] 的方法测定。测定介质为 100 mmol/L 的磷酸缓冲溶液 (pH 7.0), 其中含 0.1 mmol/L 松柏醇、 0.5 mmol/L H_2O_2 和 0.1 mL 酶提取液。反应在加入 H_2O_2 后起始, 在 260 nm 处记录吸光度的变化。酶活性按照吸光系数 $\varepsilon = 2.2 \text{ L}/(\text{mmol} \cdot \text{cm})$ 来计算。CAPX 以每 min 降解 1 mol/L 的松柏醇为一个酶活性单位。

1.2.3 根尖 H_2O_2 的提取和测定 H_2O_2 按照 Jana 和 Choudhuri^[23] 方法测定。小麦处理 24 h 后 (处理同 1.2.1), 切取离根尖 $0 \sim 1 \text{ cm}$ 根段, 在 3 mL 50 mmol/L 磷酸缓冲液 (pH 6.8) 中研磨成匀浆。匀浆液在 $6000 \times g$ 下离心 25 min 。吸取 1 mL 上清液, 加入 1 mL 0.1% 氯化钛和 1 mL 20% H_2SO_4 后在 $6000 \times g$ 下离心 15 min , 然后在 410 nm 处比色。 H_2O_2 含量用吸光系数 $0.28 \text{ } \mu\text{mol}/\text{cm}$ 来计算。

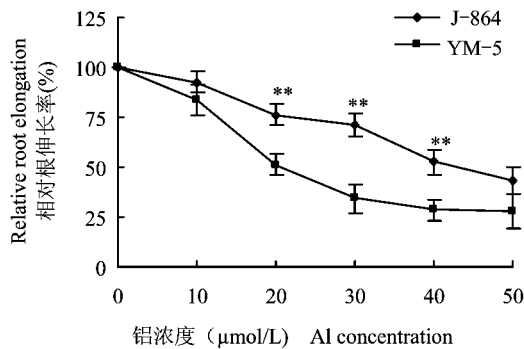


图 1 铝对 2 个小麦基因型根系相对伸长率的影响
Fig. 1 Relative root elongation of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl_3 for 24 h

2 结果与分析

2.1 铝对小麦根系伸长和根尖铝含量的影响

根系伸长受抑是植物遭受铝毒最易观察到和最敏感的早期典型症状^[1]。图 1 可见, 小麦根系相对伸长率随着铝浓度的提高而降低。在 $10 \text{ } \mu\text{mol/L}$ Al 处理 24 h 后, 2 个小麦基因型的相对根伸长率无显著差异, 但是随着 Al 浓度的升高, 小麦相对根伸长率显著下降, 且扬麦 5 号下降的幅度更大。在 $30 \text{ } \mu\text{mol/L}$ 处理 24 h 后, 2 个基因型的相对根伸长率差异最大, 鉴-864 的相对根伸长率为 71%, 而扬麦 5 号仅为 34%。可见, 鉴-864 是对铝毒耐性较强的基因型, 而扬麦 5 号对铝较为敏感。

2 个小麦基因型根尖铝含量随着铝浓度的提高而增加, 扬麦 5 号根尖铝含量显著高于鉴-864 (图 2)。在 $10 \text{ } \mu\text{mol/L}$ Al 处理下, 2 个基因型间差异较小, 扬麦 5 号略高于鉴-864; 而在 $30 \text{ } \mu\text{mol/L}$ 处理时, 扬麦 5 号和鉴-864 根尖铝含量分别为 2.83 和 $1.16 \text{ nmol}/\text{根尖}$, 前者是后者的 2 倍多。

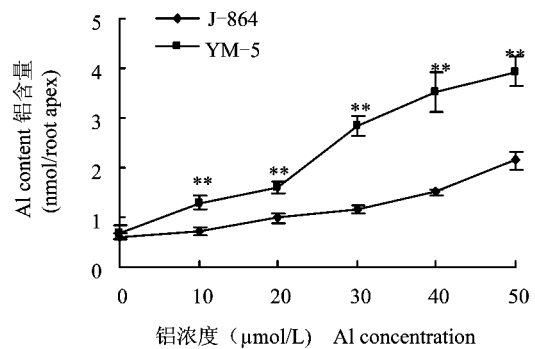


图 2 铝对 2 个小麦基因型根尖铝含量的影响
Fig. 2 Al content in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl_3 for 24 h

[注(Note): ** — $P < 0.01$; J-864—鉴-864 Jian-864; YM-5—扬麦 5 号 Yangmai-5]

2.2 铝对根尖可溶态和细胞壁离子键结合态 GPX 活性的影响

不同铝浓度处理对 2 个小麦基因型根尖可溶态过氧化物酶活性没有显著影响, 但扬麦 5 号的活性高于鉴-864 (图 3)。而细胞壁离子键结合态过氧化物酶活性则随着铝浓度的提高而增加, 在 $10 \text{ } \mu\text{mol/L}$ 时, 鉴-864 和扬麦 5 号的细胞壁离子键结合态过氧化物酶活性无显著差异, 但是当铝浓度高于 $20 \text{ } \mu\text{mol/L}$ 时, 扬麦 5 号根尖细胞壁离子键结合态 GPX 酶活性显著高于鉴-864 (图 4)。

2.3 铝对根尖可溶态和细胞壁离子键结合态 CAPX 活性的影响

铝浓度对鉴-864 和扬麦 5 号的小麦根尖可溶态 CAPX 活性无显著影响, 但扬麦 5 号显著高于鉴-864 (图 5)。而根尖细胞壁离子键结合态松柏醇过氧化物酶 CAPX 活性则随着铝浓度的提高而显著上升 (图 6)。在 $10 \text{ } \mu\text{mol/L}$ 时, 鉴-864 和扬麦 5 号的细胞壁离子结合态 CAPX 活性无显著差异, 但是随着 Al 浓度的提高扬麦 5 号的 CAPX 酶活性显著高于鉴-864。

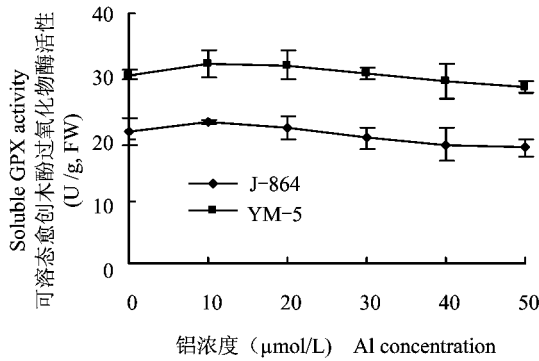


图3 铝对2个小麦基因型根尖可溶性GPX活性的影响

Fig.3 Dose-dependent soluble GPX activity in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl₃ for 24 h

[注(Note): * *—*P* < 0.01; J-864—鉴-864 Jian-864; YM-5—扬麦5号 Yangmai-5]

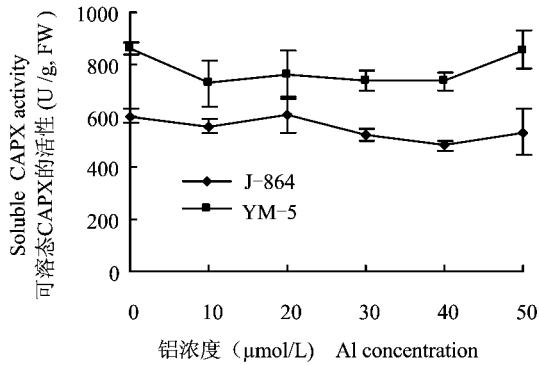


图5 铝对2个小麦基因型根尖可溶性CAPX活性的影响

Fig.5 Dose-dependent soluble CAPX activity in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl₃ for 24h

[注(Note): * *—*P* < 0.01; J-864—鉴-864 Jian-864; YM-5—扬麦5号 Yangmai-5]

2.4 铝对2个小麦基因型根尖H₂O₂含量的影响

图7表明,2个基因型根尖H₂O₂含量随着铝浓度的提高而显著升高。但是当铝浓度由10 μmol/L提高到50 μmol/L时,扬麦5号根尖H₂O₂含量要显著高于鉴-864。

3 讨论

根系伸长受抑是植物遭受铝毒胁迫时最易观察到和最敏感的典型症状^[4]。本试验结果显示,随着铝浓度的提高,根尖铝含量显著升高,但鉴-864的根尖铝积累量显著低于扬麦5号(图2);铝胁迫下,耐铝基因型和敏感基因型根系伸长均受到一定程度的抑制,但鉴-864根系受抑程度显著低于扬麦5号(图1)。可见,鉴-864的耐铝性高于扬麦5号。

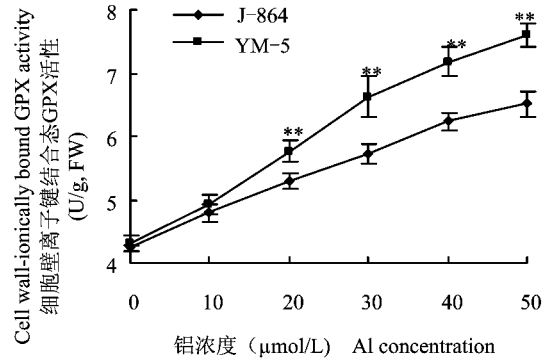


图4 铝对2个小麦基因型根尖细胞壁离子键结合态GPX活性的影响

Fig.4 Dose-dependent cell wall ionically-bound GPX activity in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl₃ for 24h

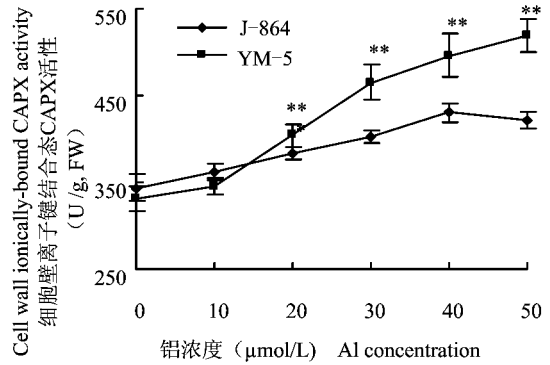


图6 铝对2个小麦基因型根尖细胞壁离子键结合态CAPX活性的影响

Fig.6 Dose-dependent cell wall ionically-bound CAPX activity in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl₃ for 24h

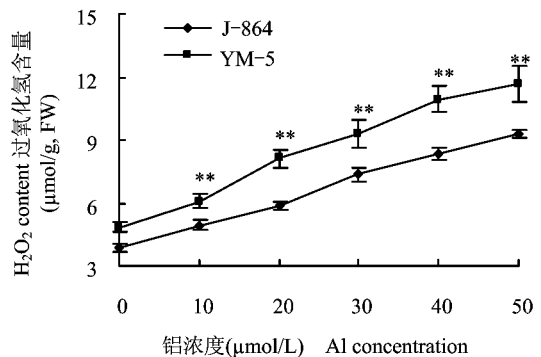


图7 铝对2个小麦基因型根尖过氧化氢含量的影响
Fig.7 Dose-dependent hydrogen peroxide content in root tips of two wheat genotypes exposed to different concentrations of AlCl₃ for 24h

[注(Note): * *—*P* < 0.01; J-864—鉴-864 Jian-864; YM-5—扬麦5号 Yangmai-5]

研究表明,许多植物根系接触微摩尔浓度的铝 0.5~1 h 便可观察到根伸长受抑制的现象,而铝抑制细胞分裂的现象发生在 6~24 h 之后,因此在铝胁迫的初期,铝对根细胞伸长的抑制是铝迅速抑制根系伸长的主要原因^[1,4,24];而根细胞的伸长与细胞壁的成分^[25-26]和伸展性有关^[6]。过氧化物酶具有双重功能,不仅与细胞壁松弛有关,而且参与细胞壁交联过程,因此,与细胞壁的伸展性和细胞伸长密切相关^[8-9]。Tamás 等^[16]发现,铝对根系伸长的抑制与铝诱导的过氧化物酶活性呈正相关,铝胁迫下敏感品种根系过氧化物酶活性的升高幅度显著高于耐性品种。许多作物在铝胁迫下均表现出根系过氧化物酶活性升高的现象^[12-17]。但是,这些研究大多测定的仅仅是以愈创木酚为底物的根系过氧化物酶活性,事实上不同底物和细胞组分的过氧化物酶具有不同的生理意义。通常认为,可溶态过氧化物酶活性与一般胁迫反应有关;而细胞壁愈创木酚过氧化物酶(GPX)和松柏醇过氧化物酶(CAPX)活性可用于衡量木质化和木栓化程度^[27]。本试验结果显示,铝对 2 个小麦基因型根尖可溶性过氧化物酶活性没有显著影响(图 4,图 6),而细胞壁结合态 GPX 和 CAPX 活性则随着铝浓度的提高而上升(图 3,图 5),并且敏感基因型显著高于耐性基因型,表明铝提高了根系木质化程度,而敏感基因型更为明显。过氧化物酶是通过氧化聚合进行木质素单体组装的候选酶,它以 H₂O₂ 为氧化剂,在产生单木质醇苯氧自由基(Monolignol phenoxy radicals)的同时形成木质素多聚体,从而降低细胞的伸长速率^[9]。Polle 等^[28]观察到细胞壁 GPX 和 CAPX 活性与云杉针叶木质素产生具有显著的相关性。Sasaki 等^[29]发现,铝诱导小麦根系木质素沉积与根系伸长受铝抑制呈显著的正相关。在 9 种 *Melaleuca* L. 中也发现铝胁迫下敏感种类根系出现木质素沉积,而在耐性种类却不明显^[30]。Xue^[18]等发现,铝胁迫下决明根细胞壁过氧化物酶提高,而细胞壁过氧化物酶能够促进根尖木质素积累。在本试验中,铝胁迫诱导小麦根尖木质化(细胞壁过氧化物酶活性提高)可能是根系伸长受铝抑制的原因,而敏感基因型根尖木质化程度较高,故根系伸长受抑程度较为严重。

据报道,细胞壁过氧化物酶是质外体中超氧自由基的重要来源^[31],而超氧自由基则可在超氧化物歧化酶作用下生成 H₂O₂^[32]。因此,细胞壁过氧化物酶也是 H₂O₂ 的重要来源之一^[8-9]。由本试验结果看出,细胞壁结合态的过氧化物酶(GPX, CAPX)的

活性随着铝浓度的提高而升高(图 4、图 6),根系 H₂O₂ 含量也表现出相似的趋势(图 7),表明细胞壁过氧化物酶与 H₂O₂ 产生密切相关^[18]。H₂O₂ 是细胞壁组分发生交联的先决条件^[8]。细胞壁过氧化物酶以 H₂O₂ 作为氧化剂催化细胞壁内的结构蛋白、半纤维素、果胶物质等发生氧化交联,引起细胞壁硬化,降低细胞壁的伸展性,限制细胞的扩展,从而降低细胞的伸长速率^[9,33]。因此,铝胁迫下小麦根尖细胞壁过氧化物酶活性和 H₂O₂ 含量升高,引起根系木质化或细胞壁氧化交联,使得细胞壁刚性提高,而细胞壁伸展能力降低,从而抑制根细胞的伸长,可能是其根系伸长受铝抑制的原因。2 个小麦基因型根系伸长受铝抑制程度的差异可能与其在铝胁迫下根尖的细胞壁过氧化物酶活性和 H₂O₂ 含量的不同有关。

参 考 文 献:

- [1] Kochian L V, Hoekenga O A, Piñeros M A. How do crop plants tolerate acid soil? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency [J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2004, 55: 549-593.
- [2] Ma J F. Syndrome of aluminum toxicity and diversity of aluminum resistance in higher plants[J]. *Int. Rev. Cytol.*, 2007, 264: 225-252.
- [3] 刘强,郑绍建,林威永. 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.
Liu Q, Zheng S J, Lin X Y. Plant physiological and molecular biological mechanism in response to aluminum toxicity[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2004, 15(9): 1641-1649.
- [4] Kochian L V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants[J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1995, 46: 237-260.
- [5] Kollmeier M, Felle H H, Horst W J. Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum? [J]. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 945-956.
- [6] 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 Physiol.*, 2004, 45(5): 583-589.
- [7] Hiraga S, Sasaki K, Ito H *et al.* A large family of class III plant peroxidases[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2001, 42: 462-468.
- [8] Passardi F, Penel C, Dunand C. Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall[J]. *Trends Plant Sci.*, 2004, 9: 534-540.
- [9] Passardi F, Cosio C, Penel C *et al.* Peroxidases have more functions than a Swiss army knife[J]. *Plant Cell Rep.*, 2005, 24: 255-265.
- [10] 田国忠,李怀方,裘维蕃. 植物过氧化物酶研究进展[J]. 武汉

- 植物学研究,2001,(4): 332-344.
- Tian G Z, Li H F, Qiu W F. Advances on research of plant peroxidases[J]. J. Wuhan Bot. Res.,2001,(4): 332-344.
- [11] Cakmak I, Horst W J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*) [J]. *Physiol. Plant.*, 1991, 83: 463-468.
- [12] Jan F, Yamashita K, Matsumoto H *et al.* Protein and peroxidase changes in various root-cell fractions of two upland rice cultivars differing in Al tolerance[J]. *Environ. Exp. Bot.*,2001,46: 141-146.
- [13] Boscolo P R S, Menossi M, Jorge R A. Aluminum-induced oxidative stress in maize[J]. *Phytochem.*,2003,62: 181-189.
- [14] Hossain M A, Hossain A K M Z, Kihara T *et al.* Aluminum-induced lipid peroxidation and lignin deposition are associated with an increased in H₂O₂ generation in wheat seedlings [J]. *Soil Sic. Plant Nutr.*,2005,51(2): 223-230.
- [15] Šimonovičová M, Huttová J, Mistrík I *et al.* Root growth inhibition by aluminum is probably caused by cell death due to peroxidase-mediated by hydrogen peroxide production [J]. *Protoplasma*,2004,224: 91-98.
- [16] Tamás L, Huttová J, Mistrík I. Inhibition of Al-induced root elongation and enhancement of Al-induced peroxidase in Al-sensitive and Al-resistant barley cultivars are positively correlated [J]. *Plant Soil*,2003,250: 193-200.
- [17] Achary V M M, Jena S, Panda K K *et al.* Aluminium induced oxidative stress and DNA damage in root cells of *Allium cepa* L. [J]. *Ecotox. Environ. Safe.*,2008,70: 300-310.
- [18] Xue Y J, Tao L, Yang Z M. Aluminum-induced cell wall peroxidase activity and lignin synthesis are differentially regulated by jasmonate and nitric oxide[J]. *J. Agric. Food Chem.*,2008,56(20): 9676-9684.
- [19] 林咸永,章永松,罗安程. 不同小麦基因型耐铝性的差异及筛选方法的研究[J]. *植物营养与肥料学报*,2001,7(1): 64-70.
- Lin X Y, Zhang Y S, Luo A C. Differences of aluminum tolerance on wheat genotypes and its screening techniques[J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*,2001,7(1): 64-70.
- [20] Osawa H, Matsumoto H. Possible involvement of protein phosphorylation in aluminum responsive malate efflux from wheat root apex[J]. *Plant Physiol.*,2001,126: 411-420.
- [21] Kim Y H, Yoo Y J. Peroxidase production from carrot root hair cell culture[J]. *Enzym. Microb. Tech.*,1996,18: 531-535.
- [22] Pedreno M A, Ros Barcelo A, Sabater F *et al.* Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignification [J]. *Plant Cell Physiol.*,1989,30: 237-241.
- [23] Jana S, Choudhuri M A. Glycolate metabolism of three submerged aquatic angiosperms during aging [J]. *Aquat. Bot.*, 1982,12: 345-354.
- [24] Samac D A, Tesfaye M. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils-a review[J]. *Plant Cell, Tiss. Org. Cul.*, 2003,75: 189-207.
- [25] 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.
- Lin X Y, Tang J F, Li G *et al.* Aluminum-induced change in cell-wall polysaccharide content of wheat roots in relation to aluminum tolerance of wheat [J]. *J. Zhejiang Univ. (Agric. Life Sci.)*,2005,31(6): 724-730.
- [26] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots during aluminum-induced growth inhibition[J]. *Physiol. Plant.*,2001,112: 353-358.
- [27] Choui A, Jarrar B, Ferjani E E. Effects of cadmium and copper on peroxidase, NADH oxidase and IAA oxidase activities in cell wall, soluble and microsomal membrane fractions of pea roots [J]. *J. Plant Physiol.*,2004,161: 1225-1234.
- [28] Polle A, Otter T, Seifert F. Apoplastic peroxidase and lignification in needles of Norway Spruce (*Picea abies* L.) [J]. *Plant Physiol.*,1994,106: 53-60.
- [29] Sasaki M, Yamamoto Y, Matsumoto H. Lignin deposition induced by aluminum in wheat roots [J]. *Physiol. Plant.*,1996, 96: 193-198.
- [30] Tahara K, Norisada M, Hogetsu T *et al.* Aluminum tolerance and aluminum-induced deposition of callose and lignin in the root tips of *Melaleuca* and *Eucalyptus* species [J]. *J. For. Res.*,2005, 10: 325-333.
- [31] Li J L, Sulaiman M, Beckett R P, Minibayeva F V. Cell wall peroxidases in the liverwort *Dumortiera hirsuta* are responsible for extracellular superoxide production, and can display tyrosinase activity [J]. *Physiol. Plant.*,2010,138(4): 474-484.
- [32] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2004,55: 373-399.
- [33] Fry S C. Cross-linking of matrix polymers in the growing cells of angiosperms [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1986, 37: 165-186.