

小麦根尖细胞壁对铝的吸附/解吸特性及其与耐铝性的关系

李刚¹, 唐剑锋^{1,2}, 林咸永^{1*}, 章永松¹, 郑绍建¹

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

2 信阳农业高等专科学校, 河南信阳 464000)

摘要: 研究了耐铝性明显差异的 2 个小麦基因型西矮麦 1 号(耐性)和辐 84 系(敏感)根系对铝毒胁迫的反应与根尖细胞壁组分以及细胞壁对铝的吸附和解吸的关系。结果表明, 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 可迅速抑制小麦根系伸长, 但对辐 84 系根系伸长的抑制更为明显, 且小麦根系相对伸长率随着铝浓度的提高而急剧降低。在 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 处理 24 h 后, 西矮麦 1 号根系伸长的抑制率为 33.3%, 而辐 84 系根系伸长的抑制率高达 70.9%。小麦距根尖 0~10 mm 根段的铝含量和细胞壁中果胶糖醛酸含量显著高于 10~20 mm 根段, 且前者对铝的累积吸附量明显大于后者; 在 0~10 mm 根段, 敏感基因型果胶含量高于耐性基因型, 其根尖含铝量及根尖细胞壁对铝的吸附量都要大于后者。采用 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 对细胞壁预处理 2 h 降低果胶甲基酯化程度后, 耐性和敏感基因型根尖细胞壁对铝的累积吸附量分别降低了 17.1% 和 20.9%, 但对铝的累积解吸率没有影响。由此可见, 小麦根尖是铝毒的主要位点, 细胞壁果胶含量和果胶甲基酯化程度可能是导致不同小麦基因型根尖细胞壁对铝吸附量、铝积累量的差异及其对铝毒胁迫反应的差异的重要原因。

关键词: 铝毒; 细胞壁; 果胶; 根伸长; 小麦

中图分类号: Q946.91⁺4; S512.1.01

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X (2007)02-0192-08

Aluminum adsorption/desorption of cell wall in root tips and its relation to Al tolerance in wheat

LI Gang¹, TANG Jian-feng^{1,2}, LIN Xian-yong^{1*}, Zhang Yong-song¹, Zheng Shao-jian¹

(1 MOE Key Lab of Environmental Remediation and Ecosystem Health, College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; 2 Xinyang Agricultural College, Xinyang 464000, China)

Abstract: The response of root systems of Al-resistant (Xiaimai-1) and Al-sensitive (Fu-84) wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes to Al toxicity and the relation between root tip cell wall composition and Al adsorption/desorption by root apex cell walls were examined in this paper. Root elongation of both genotypes was markedly inhibited when wheat roots were exposed to 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 solutions for 24 h, but the inhibition was more conspicuous for Fu-84. Relative root elongation rate of wheat genotypes was markedly decreased with the increasing of the Al concentration, and the inhibitory rate of root elongation was 33.3% for Xiaimai-1 and 70.9% for Fu-84 after 24 h treatment of 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 . In both genotypes, the content of accumulated Al, pectin uronic acid and the amount of Al adsorbed by the cell walls in 0-10 mm root segments was significantly higher than those in 10-20 mm, but the desorption rate was slightly lower in cell walls of 0-10 mm root segments than that of 10-20 mm in Fu-84, however desorption rate had no difference in Xiaimai-1 between different root segments. In 0-10 mm root segments, the cell wall pectin content of Fu-84 was significantly higher than that of Xiaimai-1. Al content in the root tips and the amount of Al adsorption by the root tip cell wall in Fu-84 were

收稿日期: 2005-12-06 修改稿收到日期: 2006-04-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270784)。

作者简介: 李刚(1982-), 男, 山东泗水人, 硕士研究生, 主要从事植物逆境营养生理研究。Tel: 0571-86971147, E-mail: limgang2003@163.com

* 通讯作者 Tel: 0571-8697174, E-mail: xylin@zju.edu.cn

higher than those in Xiaimai-1. Decreasing the degree of methylation (DM) of pectin in cell walls with 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ for 2 h, the total amount Al absorbed was decreased about 17.1% in Xiaimai-1 and 20.9% in Fu-84, while the effect on desorption rate was negligible. The preliminary results showed that root tip was the primary site of Al toxicity, and differences in pectin content and DM of pectin in cell wall of root tips contributed to genotypic differences in Al accumulation in root tips and thus Al resistance of wheat.

Key words: aluminum toxicity; cell wall; pectin; root elongation; wheat

铝毒是酸性土壤中限制作物生长最重要的因素,严重影响酸性土壤的作物生产力。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]。尽管至今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^[2-4]。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主要发生在 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^[1,5],而根细胞的伸长与细胞壁的成分、伸展性等密切相关。

细胞壁是铝积累的主要部位。小麦根系中 77% 的铝^[6]、烟草培养细胞中 89% 的铝^[7]、珊瑚轮藻中 99.9% 的铝结合在细胞壁上^[8]。铝结合在细胞壁上不仅影响细胞壁的组分,而且对细胞壁的结构和功能如细胞壁的伸展性、刚性、孔隙度和酶活性等产生深刻的影响^[9-12],从而影响根细胞的伸长。细胞壁中的铝主要是结合在带负电荷的果胶上^[5,13-14]。Schmohl 和 Horst^[13]研究了细胞壁果胶含量与玉米悬浮培养细胞对铝毒敏感性的关系,发现果胶含量高的细胞对铝毒较为敏感,并认为铝与细胞壁果胶的结合对细胞的铝毒和耐性表达具有重要的作用。果胶的甲基化程度越高,细胞对铝毒的耐性越强。但上述研究是采用悬浮培养细胞作为研究对象,而在完整植株中的情形如何尚不清楚。最近,我们研究了小麦完整根系细胞壁对铝的吸附动力学过程,揭示了果胶在细胞壁对铝吸附过程中的作用^[15],而对于铝毒害部位一根尖细胞壁对铝的吸附性能以及在不同耐铝性的小麦基因型间的差异与耐铝性的关系还需进一步研究。

为此,本试验以不同耐铝性的 2 个小麦基因型为材料,研究其根系对铝胁迫的反应与根系不同部位的细胞壁组分以及细胞壁对铝的吸附-解吸特性的关系,以期更加深入地揭示植物的铝毒及耐铝性机理。

1 材料与方法

1.1 植物培养

供试材料为前期筛选的小麦 (*Triticum aestivum* L.) 耐性基因型西矮麦 1 号 (Xiaimai-1) 和敏感基因型辐 84 系 (Fu-84)^[16]。种子先用 1.2% 的 NaClO 溶液消毒 20 min,多次清洗后用去离子水浸泡过夜,经浸泡后的种子在 25℃ 培养箱中避光催芽 24 h,将已经露白的小麦转移到尼龙网上,尼龙网置于盛有 0.5 mmol/L CaCl_2 (pH 4.5) 溶液的 5 L 塑料容器上。每天更换 CaCl_2 溶液,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 h 和 10 h 的控制培养室中培养,其昼夜温度分别为 25℃ 和 20℃。

1.2 小麦根长和根相对伸长率的测定

将根长为 5 cm 左右的小麦幼苗培养在含 0、30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 (pH 4.5) 的溶液中。于 0、6、12、18、24 h 测量初生根长度,每处理均测量 20 株幼苗的根长。

同时将小麦幼苗培养在含 0、10、20、30、40、50 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液 (pH 4.5) 中培养 24 h,在处理前、后分别测量根长,每处理均测量 20 株幼苗。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的根系伸长量的百分比。

1.3 不同根段铝含量的测定

小麦在含 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 的 0.5 mmol/L CaCl_2 (pH 4.5) 溶液中培养 24 h 后,用去离子水清洗根系后切取距根尖 10 mm、10~20 mm 根段烘干,称重,然后按照潘根生等^[17]的方法测定其铝含量。

1.4 细胞壁的提取

小麦幼苗生长培养 3 d 后 (培养条件同 1.1),水洗根尖,切取小麦 0~10、10~20 mm 根段,按 Zhong 和 Lauchli^[18]的方法稍加修改提取细胞壁。将根段称重,放入研钵中研磨成粉末状后,用冰乙醇冲洗两次,每次冰乙醇用量均为 10 mL/g 根鲜重,研磨,移入离心管,并在冰浴中存放 20 min。此匀浆在

1000 r/min 下离心 10 min。沉淀物分别用冰丙酮,冰甲醇-三氯甲烷(v/v, 1:1)和甲醇各冲洗一次(以上试剂用量均为 7 mL/g 根鲜重),再于 1000 r/min 下离心 10 min。弃去上清液,沉淀物即为细胞壁,冷冻干燥,备用。

1.5 细胞壁多糖成分的分离和测定

参照 Zhong 和 Lauchli^[18] 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参照 Taylor 和 Buchanan-Smith^[19] 的方法测定。

1.6 铝吸附—解吸动力学测定

按照 Zheng 等^[15] 方法采用馏分收集器进行细胞壁对铝的吸附和解吸试验。称取一定量的细胞壁样品,装入 2 mL 的柱子中,先用 0.5 mmol/L CaCl₂ (pH 4.5) 浸泡稳定 2 h 后,抽干 CaCl₂ 溶液,然后用 0.5 mmol/L CaCl₂ + 10(或 20) $\mu\text{mol/L}$ AlCl₃ (pH 4.5) 以流速 2 mL/10 min 收集馏分。用 PCV 法(见 1.8) 测定馏分中的铝浓度,以吸附后溶液的吸光度达到原液的吸光度为吸附终点。至细胞壁吸附饱和后用蒸馏水以流速 6 mL/10 min 冲洗 30 min 后,用 2.5 mmol/L CaCl₂ (pH 4.5) 以流速 2 mL/10 min 解吸,收集馏分。吸附解吸完毕后测定馏分中铝离子,得到每一时间段中细胞壁对铝的吸附或解吸量,通过计算细胞壁不同时间内铝累积吸附量作图得到细胞壁对铝吸附动力学曲线,同时计算出不同时间内累积解吸量占吸附总量的百分比—累积解吸率。

1.7 果胶甲基化程度的调节

参照 El-Nawawi 和 Heikal 的方法调节细胞壁果胶的甲基化程度^[20]。称取一定量细胞壁样品,装入 2 mL 的柱子中,用水浸泡过夜,抽干水分,加入 2 mL 1.0 mol/L NH₃·H₂O (含异丙醇 60%) 处理 2 h 后(温度 25℃),抽干,依次用 60% 的异丙醇、1.0 mol/L HCl(含异丙醇 60%) 和 0.5 mmol/L CaCl₂ (pH 4.5) 冲洗数次后,抽干溶液,加入 0.5 mmol/L CaCl₂ (pH 4.5) 2 mL 浸泡稳定 2 h,用 20 $\mu\text{mol/L}$ AlCl₃ 对细胞壁进行吸附和解吸试验,方法同上。

1.8 溶液中铝的测定

参照 Archambault 等 PCV (Pyrocatechol Violet) 法测溶液中的铝离子^[21]。

1.9 统计方法

采用 DPS 数据处理系统进行统计分析^[22]。

2 结果分析

2.1 铝胁迫下 2 个小麦基因型根系伸长的差异

由图 1 可见,对照无铝处理时 2 个小麦基因型

在整个试验期间根系伸长没有显著的差异,而在 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl₃ 处理 6 h 时西矮麦 1 号和辐 84 系根系伸长便受到明显的抑制,但辐 84 系受抑制程度更为剧烈。随着处理时间的延长,小麦根伸长受抑制程度加剧,在铝处理 24 h 时,西矮麦 1 号根系长度为对照的 66.7%,而辐 84 系仅为对照的 29.1%。

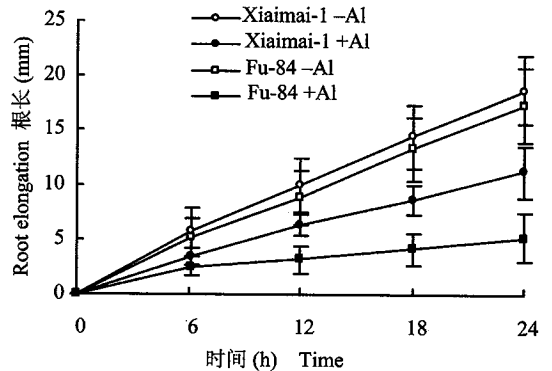


图 1 铝对不同小麦基因型根系伸长的时程变化
Fig.1 Time courses of root elongation of wheat in a solution containing 0 and 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl₃

经不同浓度铝处理 24 h 后,2 个小麦基因型根系相对伸长率随铝浓度的提高而降低(图 2)。当铝浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$ 时,西矮麦 1 号根系相对伸长率与对照没有显著差异,而辐 84 系的根系相对伸长率已有显著下降。当铝浓度为 30 $\mu\text{mol/L}$ 时,辐 84 系根系伸长的抑制率高达 70.9%,而西矮麦 1 号根系伸长的抑制率仅为 33.3%。当铝浓度在超过 30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl₃ 时,小麦根系相对伸长率受铝的抑制加剧,但 2 个基因型的差距逐渐缩小。

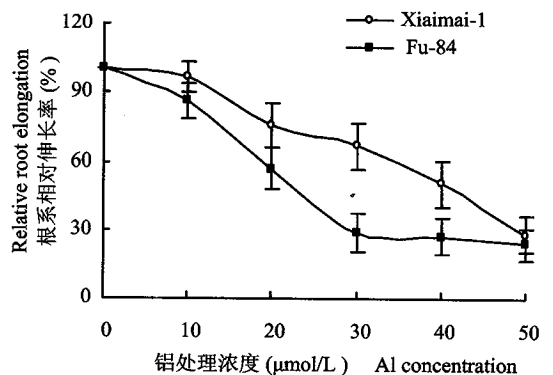


图 2 不同浓度铝对小麦根系相对伸长率的影响
Fig.2 Effect of AlCl₃ concentrations on relative root elongation of two wheat genotypes

2.2 2 个小麦基因型不同根段中铝含量的差异

图 3 看出,小麦根系 0~10 mm 根段中铝含量要显著高于 10~20 mm 根段。辐 84 系 0~10 mm 根段的铝含量为西矮麦 1 号的 1.3 倍,而在 10~20 mm 根段中 2 个基因型没有显著差异。

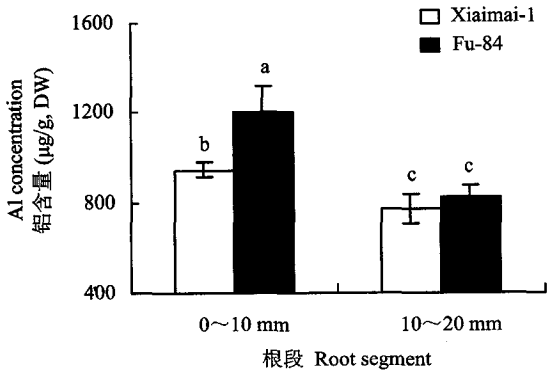


图 3 30 µmol/L AlCl₃ (pH 4.5) 处理 24 h 时 2 个小麦基因型不同根段中铝含量的差异

Fig.3 Differences in Al concentrations in two root segments of wheat genotypes grown in 30 µmol/L AlCl₃ solutions at pH 4.5 for 24 h

2.3 不同小麦基因型根尖细胞壁对铝的吸附—解吸动力学

2.3.1 2 个小麦基因型根尖 0~10 mm 根段细胞壁对铝的吸附—解吸动力学差异 由图 4A、C 可看出,在较短时间内(100~200 min 内),西矮麦 1 号和辐 84 系 0~10 mm 根段细胞壁对铝的累积吸附量没有明显差异;但在吸附后期,辐 84 系 0~10 mm 根段细胞壁对铝的累积吸附量逐渐高于西矮麦 1 号。到吸附饱和(800 min)时,在铝浓度为 10 µmol/L 时,辐 84 系比西矮麦 1 号高 10.2%;而当铝浓度为 20 µmol/L 时,两者差异更为明显,前者比后者高 26.7%。

2 个基因型根细胞壁吸附态铝的累积解吸率也存在明显的差异。辐 84 系的根尖细胞壁吸附态铝的累积解吸率明显高于西矮麦 1 号(图 4B、D)。

2.3.2 2 个小麦基因型根尖不同根段细胞壁对铝的吸附—解吸动力学的差异 2 个小麦基因型根尖不同根段细胞壁对铝的吸附—解吸动力学曲线见图 5。由图 5A、C 可见,在较短时间内,0~10 mm 根段细胞壁对铝的累积吸附量与 10~20 mm 根段都没有

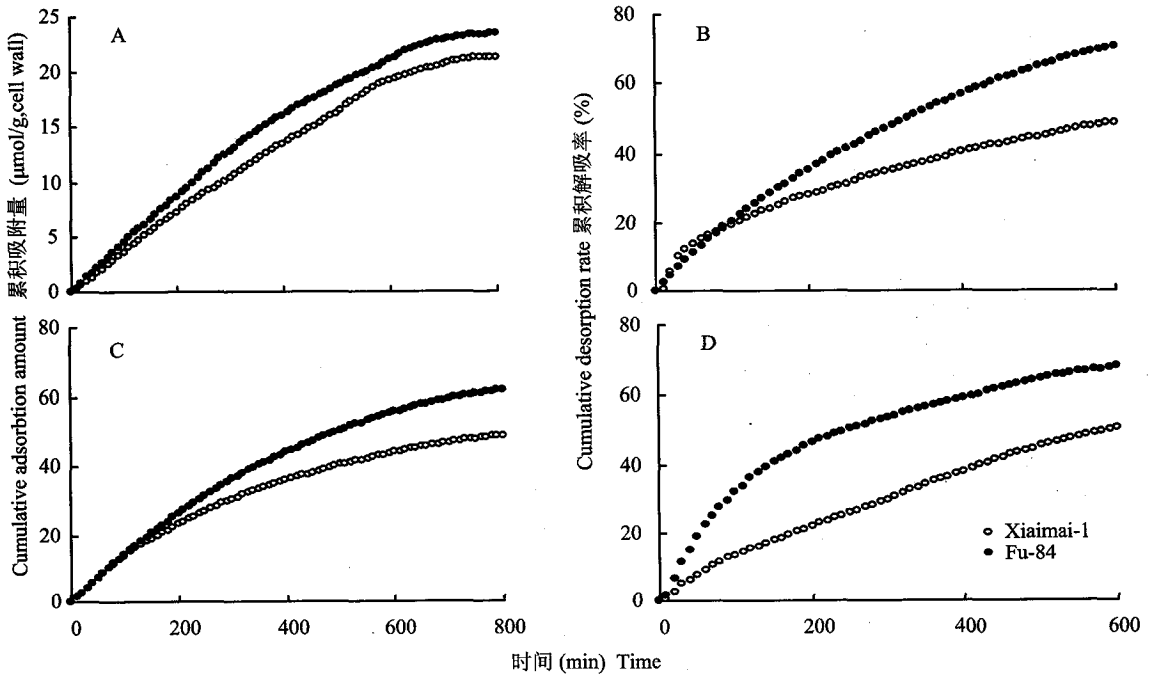


图 4 西矮麦 1 号和辐 84 系根尖(0~10 mm)细胞壁对铝的吸附和解吸动力学曲线

Fig.4 Adsorption and desorption kinetic curves of Al in the root cell walls (0-10 mm root segment) of wheat genotypes exposure to 10 and 20 µmol/L AlCl₃

[注(Note): 吸附 Adsorption (A, 10 µmol/L; C, 20 µmol/L); 解吸 Desorption (B, 10 µmol/L; D, 20 µmol/L)]

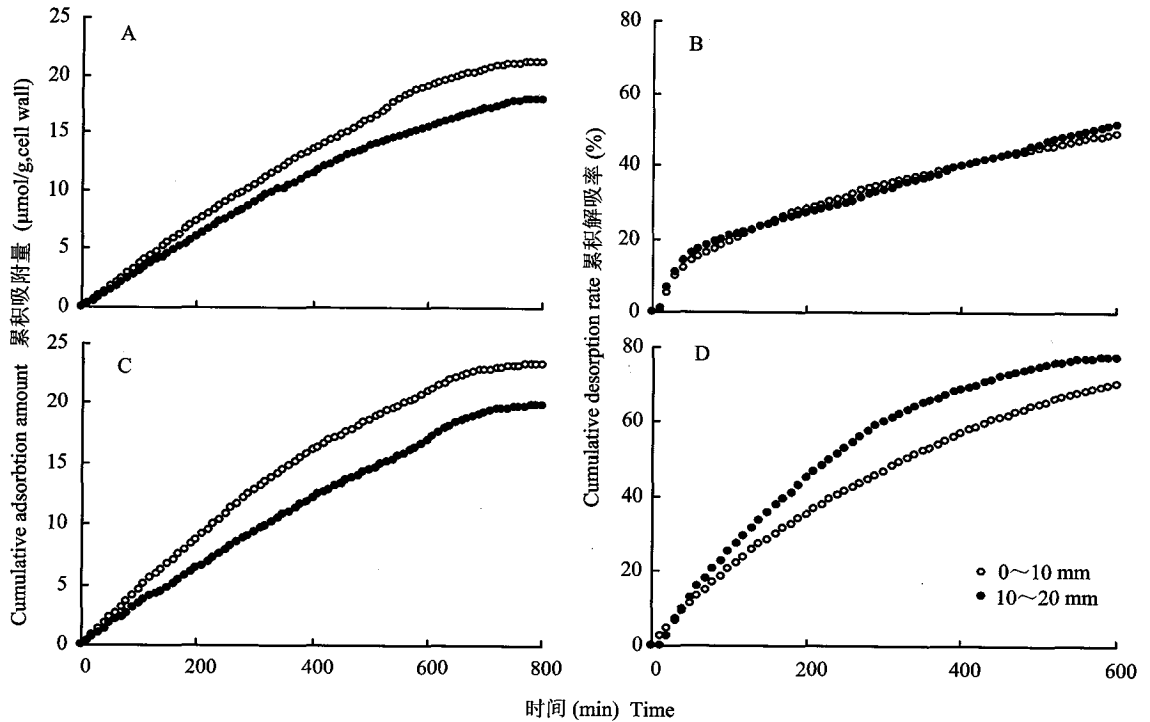


图5 在 10 μmol/L AlCl₃ 下西矮麦 1 号根尖细胞壁对铝的吸附(A)和解吸(B)及辐 84 系吸附(C)和解吸(D)动力学
 Fig.5 Adsorption (A: Xiaimai-1; C: Fu-84) and desorption (B: Xiaimai-1; D: Fu-84) kinetic curves of Al in the root cell walls of different apical root segments in wheat genotypes exposure to 10 μmol/L AlCl₃

明显差异,但在后期 0~10 mm 根段细胞壁的累积吸附量明显高于 10~20 mm 根段,到吸附饱和(800 min)时,前者比后者分别高 17.6%(西矮麦 1 号)和 17.2%(辐 84 系)。

从图 5B、D 还可看出,西矮麦 1 号两个根段细胞壁吸附态铝的解吸曲线基本一致,其累积解吸率没有差异。而辐 84 系在解吸初期(100 min),0~10 mm 与 10~20 mm 根段累积解吸率没有明显差异,但在解吸后期,10~20 mm 根段细胞壁累积解吸率略大于 0~10 mm 根尖细胞壁的累积解吸率。

2.4 2 个小麦基因型不同根段细胞壁组分的差异

小麦根系 0~10 mm 根段细胞壁果胶糖醛酸含量均显著大于 10~20 mm 根段。辐 84 系 0~10 mm 根段中果胶糖醛酸含量为西矮麦 1 号的 1.3 倍,而在 10~20 mm 根段 2 个基因型之间没有显著的差异(表 1)。

表 1 还看出,小麦根系 0~10 mm 根段细胞壁半纤维素 1、半纤维素 2 及糖醛酸总量显著高于 10~20 mm 根段,但在同一根段中 2 个基因型细胞壁半纤维素 1、半纤维素 2 及糖醛酸总量均无显著差异。

表 1 小麦不同根段细胞壁多糖组分中糖醛酸含量的差异(μg/mg)

Table 1 Difference of the uronic acid contents of cell wall composition in two apical root segments

基因型 Genotype	根段 (cm) Segment	果胶 Pectin	半纤维素 1 HC 1	半纤维素 2 HC 2	总量 Total
西矮麦 1 号 Xiaimai-1	0~10 mm	11.32 ± 0.27 b	29.87 ± 3.94 a	23.04 ± 8.51 a	64.23 ± 12.72 a
	10~20 mm	9.45 ± 0.58 c	15.81 ± 1.65 b	11.90 ± 1.09 b	37.16 ± 3.32 b
辐 84 系 Fu-84	0~10 mm	14.86 ± 0.82 a	34.89 ± 5.03 a	20.20 ± 1.93 a	73.27 ± 7.78 a
	10~20 mm	9.96 ± 0.53 bc	18.07 ± 1.35 b	11.94 ± 1.51 b	39.97 ± 3.39 b

注(Note): 同一列不同字母表示差异达 5% 显著水平。Different letters mean significant at 5% level.

2.5 果胶甲基酯化程度对小麦根尖细胞壁对铝的吸附和解吸的影响

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^[20]。由图 6 可看出,经 $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 预处理后的根尖 0~10 mm 根段细胞壁在前期对铝的吸附速率与对照基本一致;但到后期,经 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 处理的细胞壁对铝累积吸附量明显降低,西矮麦 1 号经 1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$

预处理后的根尖细胞壁吸附铝的总量比对照降低了 17.1% (图 6A),而辐 84 则降低了 20.9% (图 6C),但辐 84 系经预处理后的细胞壁对铝累积吸附量仍比西矮麦 1 号高 20.7%。可见,细胞壁果胶的甲基酯化程度降低后,细胞壁对铝的吸附量明显降低(图 6A、C)。但是与对照相比,1.0 mol/L $\text{NH}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 预处理细胞壁后对其累积解吸率没有明显的影响(图 6B、D)。

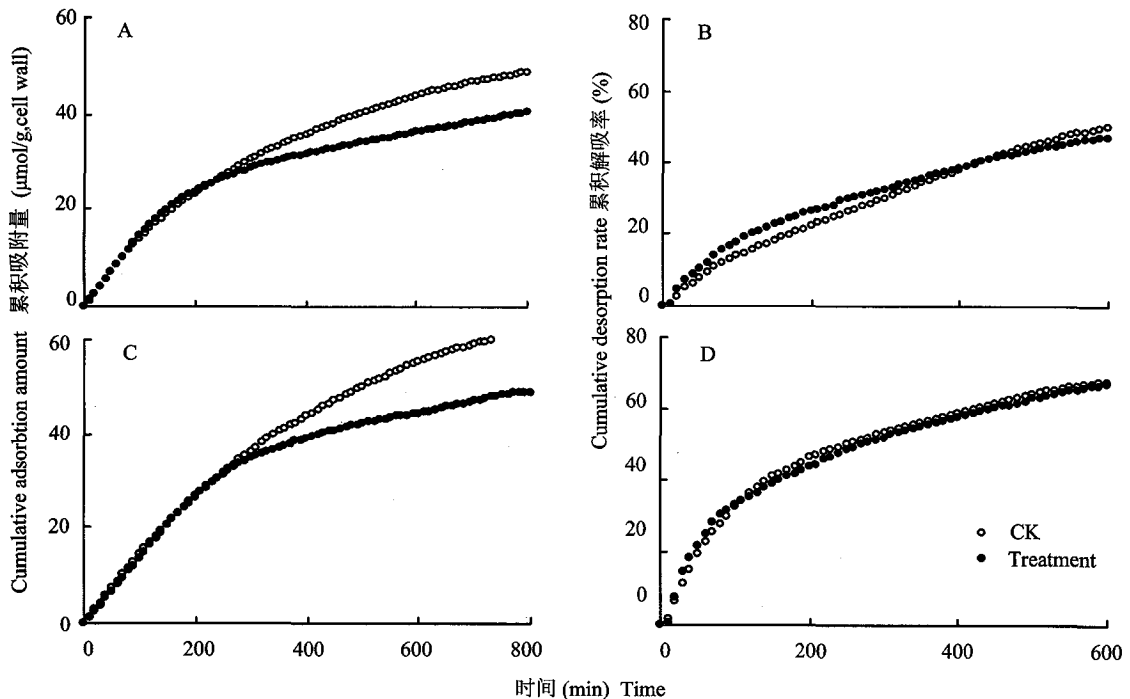


图 6 果胶甲基酯化程度对西矮麦 1 号根尖细胞壁(0~10 mm)对铝的吸附(A)解吸(B)及辐 84 系的吸附(C)解吸(D)动力学的影响

Fig.6 Effects of pectin esterification on adsorption (A: Xiamai-1; C: Fu-84) and desorption (B: Xiamai-1; D: Fu-84) kinetic curves of Al in the root cell wall of 0~10 mm root segments

3 讨论

本试验的结果显示,30 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 处理 6 h 时,2 个小麦基因型根伸长率就已受到显著的抑制,且辐 84 系受抑制的程度更为明显(图 1);处理 24 h 时 2 个基因型间根系受抑制的程度差异更为明显(图 2),表明西矮麦 1 号耐铝性显著高于辐 84 系。

根尖是铝积累和识别铝毒胁迫的主要位点^[5]。Delhaize 等^[23]发现,铝对根尖所产生的损伤远远超过根的其他部位,而根系不同部位对铝胁迫反应的差异与铝积累的差异有关。在玉米和豌豆中,仅仅只要 2~3 mm 根尖暴露于铝胁迫下就会对根系伸

长产生抑制作用^[24],而事实上在这些部位铝的含量也较高。研究表明,植物对铝的敏感性与铝在植物根尖的积累有关,根尖铝的积累量与根系伸长率之间呈显著负相关^[25]。本试验的结果表明,2 个基因型在 0~10 mm 根段的含铝量显著高于 10~20 mm 根段,敏感基因型辐 84 系在 0~10 mm 根段的含铝量是耐铝基因型西矮麦 1 号的 1.3 倍(图 3)。可见,根尖是铝积累的主要部位,西矮麦 1 号根尖铝含量较低是其耐铝性较强的原因之一。

细胞壁中果胶是根系中铝的主要结合位点^[7]。铝可置换结合在果胶上的 Ca^{2+} 而抑制细胞壁的伸展性,进而抑制根细胞的伸长,从而抑制植物根系伸长^[6],除去细胞壁上的铝可减轻铝的毒害程度^[26]。

因此,根细胞壁果胶含量会对铝的吸附和积累以及对铝毒害的敏感性产生影响。Schmohl 和 Horst^[13]发现,经 NaCl 预处理提高玉米悬浮培养细胞的细胞壁果胶含量后,细胞铝含量和对铝毒的敏感性提高,且果胶含量与细胞铝含量呈显著的正相关。在玉米根系中,NaCl 预处理后根系细胞壁的果胶含量增加,而铝含量也相应提高;在根尖 0~5 mm 内每 1 mm 根段的果胶含量由根顶端向上递减,且与铝含量和对铝的敏感性呈显著的正相关性^[27]。我们在小麦根系细胞壁对铝的吸附动力学的研究中也发现,采用果胶酶降解细胞壁部分果胶后,细胞壁对铝的吸附量显著下降,这也证实了果胶是细胞壁吸附铝的主要位点。细胞壁对铝的吸附量与果胶含量密切相关,而有机酸预处理则降低了细胞壁对铝的吸附量,表明耐铝植物分泌的有机酸可能具有掩蔽细胞壁上铝的吸附位点,从而降低铝进入体内的作用^[15]。在本试验发现,小麦 0~10 mm 根段细胞壁的果胶含量显著高于 10~20 mm(表 1),且敏感基因型在 0~10 mm 根段细胞壁果胶含量显著高于耐性基因型。果胶含量高的 0~10 mm 根段细胞壁对铝的吸附量要明显大于果胶含量较低的 10~20 mm 根段细胞壁(图 5A、C)。而且果胶含量高的敏感基因型辐 84 系细胞壁对铝的吸附量大于耐性基因型西矮麦 1 号(图 4A、C),前者根系中铝含量也高于后者(图 3);且前者对铝的累积解吸率要明显高于后者(图 4B、D),表明敏感基因型细胞壁中铝的吸附位点多于耐性基因型。Pintro 等^[28]也发现,玉米敏感品种根尖交换性铝含量(能被 CaCl₂ 解吸)显著高于耐性品种,并认为根尖交换性铝含量与阳离子交换量即细胞壁阳离子可交换位点的多少密切相关。由此可见,对铝敏感的小麦基因型根尖顶端部位由于果胶含量较高,其细胞壁吸附铝的位点较多,导致其根尖含铝量较高,从而表现出对铝毒胁迫较为敏感。

根细胞壁对铝的吸附能力主要取决于果胶中带负电荷的游离羧基的多少,它不仅与果胶含量有关,而且还取决于果胶的甲基酯化程度(DM),甲基酯化程度较低的果胶常含有较多的游离羧基。Blamey 等^[29]曾报道,甲基酯化程度不同的商品果胶对铝的吸附没有差异,这可能与采用的果胶甲基酯化程度差异较小有关(分别为 85% 和 79%)。但是, Schmolh 等^[30]发现,采用果胶甲酯酶(PME)处理玉米悬浮细胞降低细胞壁甲基酯化程度后,细胞壁对铝吸附总量和交换性铝含量以及细胞对铝的敏感性提高,果胶甲基酯化程度与细胞铝含量以及对铝的敏

感性呈显著负相关。在本试验按照 El-Nawawi 和 Heikal^[20]的方法用 NH₃·H₂O 处理降低细胞壁甲基酯化程度后,小麦 2 个基因型根尖细胞壁对铝的吸附总量分别下降了 17.1%(西矮麦 1 号)和 20.9%(辐 84 系)(图 6A、C),进一步证明了果胶甲基酯化程度在细胞壁与铝的结合程度以及在铝毒表达中的重要作用。表面看来,在本试验中降低甲基酯化程度后导致细胞壁对铝的吸附量减少似乎与 Schmolh 等^[30]的结果相矛盾,实际上, Schmolh 等^[30]采用果胶甲酯酶(PME)与我们采用 NH₃·H₂O 来降低甲基酯化程度的原理有所不同。PME 通过脱甲基化来降低果胶甲基酯化程度,增加果胶上的游离羧基,导致阳离子的吸附位点增加;而 NH₃·H₂O 虽然也降低了果胶甲基酯化程度,但使果胶变成了低酯的酰胺化果胶,果胶上的阳离子吸附位点却减少了。从本质上说,细胞壁对铝的吸附和结合取决于细胞壁中果胶的阳离子吸附位点即游离羧基的多少。因此,不同基因型根尖和根系不同部位的细胞壁对铝的吸附量和铝含量的差异不仅与细胞壁果胶含量有关,而且与细胞壁果胶甲基酯化程度也有密切的关系。

综上所述,细胞壁果胶含量和果胶甲基酯化程度的差异可能是导致不同小麦基因型以及不同根系部位细胞壁对铝吸附量、铝积累量及其对铝毒胁迫反应差异的重要原因。

参考文献:

- [1] Kochian L V, Hoekenga O A, Piñeros M A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanism of aluminum tolerance and phosphorous efficiency [J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2004, 55: 459-493.
- [2] 黎晓峰,顾明华. 小麦的铝毒及耐性[J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(3): 325-329.
Li X F, Gu M H. Aluminum toxicity and tolerance of wheat [J]. *Plant Nutr. Fert., Sci.*, 2002, 8(3): 325-329.
- [3] 杨建立,俞雪辉,刘强,等. 铝胁迫对小麦根尖细胞蛋白质及苹果酸分泌的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(3): 390-393.
Yang J L, Yu X H, Liu Q *et al.* Effects of aluminum stress on wheat root tip cytoplasmic protein and malate efflux [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2005, 11(3): 390-393.
- [4] Zheng S J, Yang J L. Target sites of Al phytotoxicity [J]. *Biol. Plant*, 2005, 49: 321-331.
- [5] Horst W J. The role of the apoplast in aluminum toxicity and resistance of higher plants: A review [J]. *Z Pflanzenmaehr Bodenk*, 1995, 158: 419-428.
- [6] Ma J F, Shen R, 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] 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 [J]. *Plant Cell Environ.*, 1999, 22: 1009-1017.
- [8] Rengel Z, Reid R J. Uptake of Al across the plasma membrane of plant cells [J]. *Plant Soil*, 1997, 192: 31-35.
- [9] Van L H, Kuraishi S, Sakurai N. Aluminum-induced rapid root inhibition and changes in cell-wall components of squash seedlings [J]. *Plant Physiol.*, 1994, 106: 971-976.
- [10] 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.
- [11] Teraoka T, Kanek M, Mori S *et al.* Aluminum rapidly inhibits cellulose synthesis in roots of barley and wheat seedlings [J]. *J. Plant Physiol.*, 2002, 159: 17-23.
- [12] Mao C, Yi K, Yang L *et al.* Identification of aluminum-regulated genes by cDNA-AFLP in rice (*Oryza sativa* L.): Aluminum-regulated genes for the metabolism of cell wall components [J]. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55(394): 137-143.
- [13] Schmohl N, Horst W J. Cell wall pectin content modulates aluminum sensitivity of *Zea mays* L. cells grown in suspension culture [J]. *Plant Cell Environ.*, 2000, 23: 735-742.
- [14] Blamey F P C, Nishizawa N K, Yoshimura E. Timing, magnitude, and location of initial soluble aluminum injuries to mungbean roots [J]. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 2004, 50(1): 67-76.
- [15] 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 Soil*, 2004, 261(1-2): 85-90.
- [16] 林威永,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.
- [17] 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.
Pan G S, Masaki T, Xiao X M Y. Isolation of cell organelles from the tip-root cells of tea and their distribution of aluminum [J]. *J. Zhejiang Agric. Univ.*, 1991, 17(3): 255-258.
- [18] Zhong H, Lauchli A. Changes of cell wall composition and polymer size in primary roots of cotton seedlings under high salinity [J]. *J. Exp. Bot.*, 1993, 44(261): 773-778.
- [19] Taylor K A, Buchanan-Smith J G. A colorimetric for the quantitation of uronic acids and a specific assay for galacturonic acid [J]. *Anal. Biochem.*, 1992, 201: 190-196.
- [20] El-Nawawi S A, Heikal Y A. Production of a low ester pectin by de-esterification of high ester citrus pectin [J]. *Carbohydr. Polym.*, 1995, 27: 191-195.
- [21] Archambault D J, Zhang G, Taylor G J. A comparison of kinetics of aluminum (Al) uptake and distribution in roots of wheat (*Triticum aestivum*) using different aluminum sources. A revision of operational definition of symplastic Al [J]. *Physiol. Plant.*, 1996, 98: 578-586.
- [22] 唐启义,冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
Tang Q Y, Feng M G. DPS^(e) data processing system for practical statistics [M]. Beijing: Science Press, 2002.
- [23] Delhaize E, Ryan P R. Aluminum toxicity and tolerance in plants [J]. *Plant Physiol.*, 1995, 107: 315-321.
- [24] Ryan P R, Di Tomaso J M, Kochian L V. Aluminium toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap [J]. *J. Exp. Bot.*, 1993, 44: 437-446.
- [25] Ryan P R, Delhaize E, Randall P J. Malate efflux from root apices and tolerance to aluminium are highly correlated in wheat [J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1995, 22: 531-536.
- [26] Ma J F, Yamamoto R, Nevins D. Al binding in the epidermis cell wall inhibits cell elongation of okra hypocotyls [J]. *Plant Cell Physiol.*, 1999, 40(5): 549-556.
- [27] Horst W J, Schmohl N, Kollmeier M *et al.* Does aluminum affect root growth of maize through interaction with cell wall plasma membrane cytoskeleton continuum [J] *Plant Soil*, 1999, 215: 163-174.
- [28] Pintro J, Barly J, Fallavier P. Uptake of aluminium by the root tips of an Al-sensitive and Al-tolerant cultivar of *Zea mays* [J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 1998, 36(6): 463-467.
- [29] Blamey F P C, Boczynski Z O, Kerven G L. Ligand effects on aluminum sorption by calcium pectate [J]. *Plant Soil*, 1997, 192: 269-275.
- [30] Schmohl N, Pilling J, Fisahn J *et al.* Pectin methyltransferase modulates aluminium sensitivity in *zea mays* and *solanum tuberosum* [J]. *Physiol. Plant.*, 2000, 109: 419-427.