

刘庆, 王智怡, 吴坤, 邢承华, 常虹, 饶玉春, 蔡妙珍. 水稻和小麦根尖细胞壁多糖的铝积累能力比较[J]. 植物科学学报, 2019, 37(4): 513–520

Liu Q, Wang ZY, Wu K, Xing CH, Chang H, Rao YC, Cai MZ. Comparison of aluminum accumulation ability of cell wall polysaccharides in *Oryza sativa* and *Triticum aestivum* root tips under aluminum toxicity[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(4): 513–520

水稻和小麦根尖细胞壁多糖的铝积累能力比较

刘庆¹, 王智怡¹, 吴坤¹, 邢承华², 常虹¹, 饶玉春³, 蔡妙珍^{1*}

(1. 浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 321004; 2. 金华职业技术学院, 浙江金华 321004;

3. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

摘要: 采用水培法比较 4 种禾本科植物水稻 (*Oryza sativa* L.)、玉米 (*Zea mays* L.)、高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 和小麦 (*Triticum aestivum* L.) 8 个基因型的抗铝 (Al) 能力, 并对他们在 Al 积累后细胞壁的多糖组分进行分析。结果显示, 在 5 ~ 200 $\mu\text{mol/L}$ Al 处理下, 水稻抗 Al 能力较强, 而小麦抗 Al 能力较弱。在 50 $\mu\text{mol/L}$ Al 处理下, 小麦根尖的果胶和半纤维素 1 含量的增幅明显高于水稻。水稻基因型‘日本晴’与‘浙辐 802’的细胞壁 Al 含量分别占根尖总 Al 含量的 78.7% 和 91.6%; 小麦基因型‘扬麦 18’与‘扬麦 16’ Al 含量分别占根尖总 Al 含量的 64.9% 和 72.1%。Al 吸附-解吸实验结果显示, 小麦根尖细胞壁上 Al 的吸附量高于水稻。研究结果表明, 细胞壁是 Al 积累的主要部位, 对 Al 敏感的水稻和小麦基因型细胞壁中的 Al 主要分布在果胶中; 而对 Al 耐性较强的水稻和小麦基因型细胞壁中的 Al 主要分布在半纤维素 1 中。

关键词: 水稻; 小麦; 铝毒; 细胞壁; 细胞壁多糖

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)04-0513-08

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.40513

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Comparison of aluminum accumulation ability of cell wall polysaccharides in *Oryza sativa* and *Triticum aestivum* root tips under aluminum toxicity

Liu Qing¹, Wang Zhi-Yi¹, Wu Kun¹, Xing Cheng-Hua², Chang Hong¹,
Rao Yu-Chun³, Cai Miao-Zhen^{1*}

(1. School of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua,

Zhejiang 321004, China; 2. Jinhua Polytechnic, Jinhua, Zhejiang 321004, China;

3. School of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: Hydroponics were used to compare eight genotypes of four Poaceae plants (*Oryza sativa* L., *Zea mays* L., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, and *Triticum aestivum* L.). We investigated their resistance to aluminum (Al) and analyzed the polysaccharide components of the cell wall after Al accumulation. Results revealed that under 5 – 200 $\mu\text{mol/L}$ Al treatment, rice exhibited the strongest Al resistance, whereas wheat demonstrated the weakest, thus further experiments were carried out on rice and wheat. Under 50 $\mu\text{mol/L}$ Al treatment, the content of pectin and hemicellulose 1 was higher in the wheat root tips than that in the rice root

收稿日期: 2018-12-25, 退修日期: 2019-01-30。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101599); 浙江省自然科学基金项目(LY15C150004); 浙江省亚热带土壤与植物营养重点实验室项目。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31101599), Zhejiang Natural Science Foundation (LY15C150004), and Zhejiang Subtropical Soil and Plant Nutrition Key Research Laboratory.

作者简介: 刘庆(1993–), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物营养逆境生理生态(E-mail: liuqing709911@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: mzcail@zjnu.cn)。

tips. Furthermore, Al content in the cell wall of ‘Nipponbare’ and ‘Zhefu 802’ seedlings accounted for 78.7% and 91.6% of that in the root tips, and in ‘Yangmai 18’ and ‘Yangmai 16’ seedlings accounted for 64.9% and 72.1% of that in the root tips. The Al adsorption-desorption tests further showed that Al uptake in the wheat root tip cell wall was higher than that for rice, whereas the desorption rate was lower than that for rice. The cell wall was the main site for Al accumulation, the pectin component in the cell wall was the major binding site of Al-sensitive rice and wheat genotypes, and the hemicellulose 1 component was the major binding site of Al-tolerant rice and wheat genotypes.

Key words: *Oryza sativa*; *Triticum aestivum*; Aluminum toxicity; Cell wall; Cell wall polysaccharide

铝 (Al) 毒是酸性土壤中限制作物生长的主要因素之一。短时间的铝毒易导致作物根尖细胞损伤, 影响根系吸收和向地上部运输水分、无机盐及其他矿物质, 抑制作物生长和生物量的积累, 最终导致作物减产等诸多问题^[1]。

根尖细胞壁是细胞与铝接触的原初位点, 小麦 (*Triticum aestivum* L.)、大麦 (*Hordeum vulgare* L.)、玉米 (*Zea mays* L.) 和水稻 (*Oryza sativa* L.) 等作物的根系中有 30% ~ 90% 的 Al 积累在细胞壁上^[2]。研究表明, Al 处理可以显著增加三七 (*Pa-nax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen) 根细胞壁的果胶含量, 引起果胶甲基酯酶 (PME) 相关基因 *PME3*、*PME7* 和 *PME40* 的表达, 使 PME 活性上升, 促使果胶的羧基端负电荷暴露出来, 从而结合更多的 Al^[3]。而细胞壁上较低的糖醛酸含量和较高的果胶甲酯化程度可以减少羧基含量, 由此提高耐 Al 性水稻外部 Al 排斥能力^[4]。而在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) 中, 半纤维素 1 是根尖细胞壁 Al 积累的主要位点^[2], 葡糖醛酸的结构^[5]、木葡聚糖的糖基化水平^[6]将影响半纤维素的 Al 结合能力, 表明细胞壁多糖的结构、负电荷位点与作物根系 Al 积累量及抗 Al 能力相关。已经发现, 茶 (*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.) 的细胞壁经生物化学修饰后, Al 与根系的结合位点降低, 并激发了疏松剂的活性, 从而促进了根系伸长^[7]。外源 NaHS 预处理后, 水稻根尖细胞壁的果胶和半纤维素含量降低, PME 活性减弱, 细胞壁的负电荷量减少^[8]。外源供应 NH_4^+ 也可以有效降低水稻根尖细胞壁果胶含量, 减少根尖 Al 积累量^[9]。Al 毒诱导的一氧化氮 (NO) 迸发使细胞壁的果胶甲酯化减轻, 致使果胶的 Al 结合能力增

加^[10]。这些结果进一步说明植物会通过改变细胞壁的结构和多糖组分的含量响应 Al 毒。

水稻是耐 Al 性较强的禾本科植物。研究表明, 有机酸的分泌在水稻耐 Al 过程中不起主要作用, 而细胞壁在水稻抗 Al 过程中起重要作用^[4]。但小麦抗 Al 能力与有机酸分泌紧密相关^[11], 而细胞壁在小麦抗 Al 过程中所起到的作用尚不明确。因此, 本研究以水稻、小麦、玉米和高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 4 种禾本科植物的 8 个基因型为材料, 比较他们的抗 Al 能力; 并对抗 Al 能力差异较明显的水稻和小麦进行进一步的研究, 明确其细胞壁的多糖组分、多糖组分上 Al 的积累量以及细胞壁对 Al 吸附-解吸的动力学过程, 以期阐明根尖细胞壁在水稻和小麦抗 Al 过程中的作用机制及 Al 积累能力差异研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

以水稻基因型‘浙辐 802’和‘日本晴’^[4]、小麦基因型‘扬麦 16’和‘扬麦 18’^[12]、玉米基因型‘济单 7’和‘农大 108’^[13]、高粱基因型‘丰优 6’和‘万农两糯’^[14]为材料。植物种子均由浙江省农业科学院提供。选取饱满的种子, 以 0.3% 的 H_2O_2 溶液消毒 15 min, 蒸馏水浸洗 3 次后放在培养箱中萌发 (25℃ 下黑暗培养)。待根长至 1 cm 左右转入 pH 4.5 的 1/4 水稻营养液中预培养 3 d。

1.2 实验设计

植物的抗 Al 性比较实验方法为: 将水稻、玉米、高粱和小麦的幼苗置于培养箱中 (26℃, 光照 14 h/黑暗 10 h), 分别用 0 (对照)、5、10、15、20、25、50、100、200 $\mu\text{mol/L}$ 的 Al^{3+} (均含

500 $\mu\text{mol/L}$ 的 CaCl_2 (pH 4.5) 处理。48 h 后通过根的伸长率比较植物的抗 Al 性。

根尖细胞壁排斥的专一性实验方法为：将水稻和小麦的幼苗分别用 0、50 $\mu\text{mol/L}$ 的 Al^{3+} 处理 48 h，测定根相对伸长率、根尖及根尖细胞壁 Al 含量、根尖细胞壁多糖含量及多糖组分中的 Al 含量、根尖细胞壁果胶甲酯酶 (PME) 的活性及根尖细胞壁的 Al 吸附-解吸动力学曲线。根长测量重复 30 次，其余指标测定重复 3 次。

1.3 实验方法

1.3.1 根相对伸长率和根尖 Al 含量测定

根相对伸长率：分别测量 Al^{3+} 处理前后 8 个基因型幼苗的根长，计算根的伸长量。根相对伸长率 = (处理组根伸长量/对照组根伸长量) \times 100%^[15]。

根尖 Al 含量测定：取水稻和小麦长 1 cm 的根尖各 30 条，用 0.5 mmol/L CaCl_2 清洗，2 mol/L 的盐酸浸提 24 h。采用电感耦合等离子光谱发生仪 (美国安捷伦) 测定根尖 Al 含量 ($\mu\text{g/g}$ DW)^[11]。

1.3.2 根尖细胞壁、细胞壁果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 的提取及 Al 含量测定

根尖细胞壁提取和 Al 含量测定：取水稻和小麦长 1 cm 的根尖各 30 条，清洗后使用冷冻蒸馏水研磨，匀浆于 10 000 g 下离心；沉淀用 80% 冰乙醇离心 3 次，冰甲醇：冰氯仿 ($V:V=1:1$) 混合液离心 2 次，冰丙酮离心 1 次，干燥后的沉淀即为细胞壁。冷冻干燥后采用盐酸浸提，ICP-OES 法测定细胞壁 Al 含量^[16-18]。

细胞壁的果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 提取和 Al 含量测定：取水稻和小麦细胞壁各 1 mg，加入 1 mL 0.5% 草酸铵缓冲液 (含 0.1% 的 NaHB_4)，离心，获得的上清液即为果胶。将沉淀加入 4% 的 KOH (含 0.1% 的 NaHB_4)，抽提 12 h，离心、取上清液，获得半纤维素 1。再将沉淀加入 24% 的 KOH ，离心，上清液为半纤维素 2。采用 Taylor^[19] 的方法测细胞壁中多糖糖醛酸含量。参考 Yang 等^[2] 的方法测定多糖组分中的 Al 含量。

1.3.3 根尖细胞壁果胶甲酯酶 (PME) 活性测定

参考 Richard 等^[20] 的方法测定水稻根尖 PME 的活性。

1.3.4 细胞壁 Al 吸附-解吸动力学测定

取水稻和小麦细胞壁各 1 mg 分别填入吸附柱中，采用 0.5 mmol/L 的 CaCl_2 (pH 4.5) 浸泡 2 h，抽干，再用 20 $\mu\text{mol/L}$ 的 AlCl_3 (含 0.5 mmol/L CaCl_2 , pH 4.5) 收集馏分，测定馏分中 Al^{3+} 的浓度。饱和后，蒸馏水冲洗吸附柱 30 min，采用 2.5 mmol/L 的 CaCl_2 解吸、收集馏分。吸附-解吸完毕后，计算细胞壁对 Al 累积的吸附量，绘制细胞壁对 Al 吸附的动力学曲线^[2]。

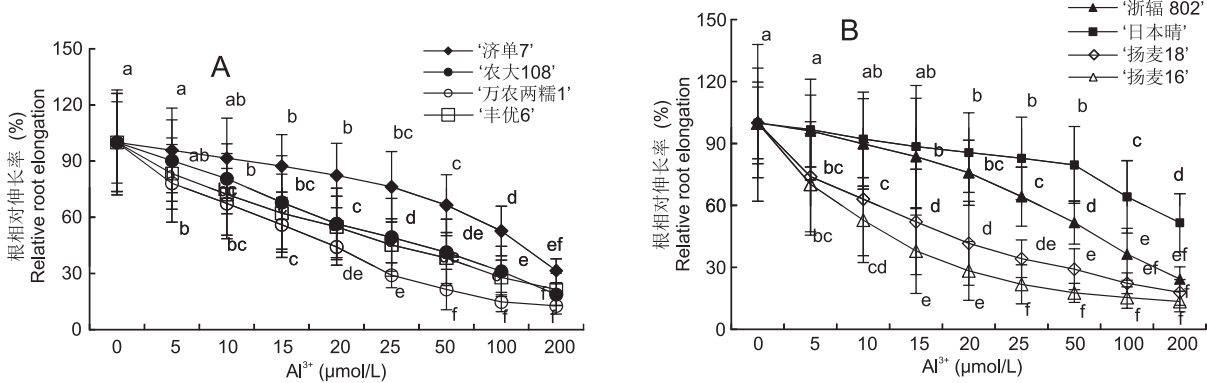
1.4 数据统计分析

使用 SPSS 19.0 软件对数据进行统计和方差分析，显著性为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 4 种禾本科植物的耐 Al 能力比较

研究结果显示 (图 1)，在 0~200 $\mu\text{mol/L}$ 的 Al^{3+}



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。下同。
Different lowercase letters above bars indicate significant difference at 0.05 level. Same below.

图 1 Al 处理对玉米、高粱 (A) 以及水稻、小麦 (B) 根伸长的影响
Fig. 1 Effect of aluminum on relative root elongation in *Zea mays* and *Sorghum bicolor* (A), *Oryza sativa* and *Triticum aestivum* (B)

处理下，玉米、高粱、水稻和小麦根的相对伸长率均随 Al^{3+} 浓度的增加而逐渐降低。玉米基因型‘济单 7’和‘农大 108’在 $20\text{ }\mu\text{mol/L Al}^{3+}$ 处理时根长抑制率分别为 17.6% 和 43.5%。高粱基因型‘丰优 6’和‘万农两糯 1’的根长抑制率在 $20\text{ }\mu\text{mol/L Al}^{3+}$ 处理时分别为 45.2% 和 55.8%。水稻基因型‘日本晴’和‘浙辐 802’在 $25\text{ }\mu\text{mol/L Al}^{3+}$ 处理时，抗 Al 性与对照相比差异显著 ($P < 0.05$)，抑制率分别为 17.2% 和 35.7%。小麦基因型‘扬麦 18’和‘扬麦 16’在 $15\text{ }\mu\text{mol/L Al}^{3+}$ 处理时，根长与对照相比差异显著 ($P < 0.05$)，根长抑制率分别为 47.9% 和 62.1%。

当采用较高浓度 ($50\text{ }\mu\text{mol/L Al}^{3+}$) 处理时，4 种禾本科植物 8 个基因型的根长抑制率分别为：‘日本晴’ (20.4%) 和‘浙辐 802’ (48.3%)、‘扬麦 18’ (70.9%) 和‘扬麦 16’ (82.3%)、‘济单 7’ (33.49%) 和‘农大’ (58.69%)、‘丰优 6’ (61.7%) 和‘万农两糯 1’ (78.5%)。实验结果说明，水稻抗 Al 能力较强、小麦较弱。因此，以下

实验选取水稻和小麦为材料进行比较研究。

2.2 Al 对水稻和小麦根尖细胞壁多糖组分的影响

2.2.1 细胞壁多糖含量

本研究发现， Al 处理下水稻和小麦幼苗根尖果胶含量均高于对照。其中，‘浙辐 802’的根尖果胶含量比对照增加了 82.3%，差异显著 ($P < 0.05$)；‘日本晴’和‘扬麦 18’与对照相比无显著差异 ($P > 0.05$) (图 2: A)。 Al 处理下‘日本晴’和‘浙辐 802’的半纤维素 1 含量分别比对照增加了 27.5% 和 36.5%；‘扬麦 16’和‘扬麦 18’则分别增加了 30.8% 和 47.6%，差异均达到显著水平 (图 2: B)。 Al 处理下‘浙辐 802’与‘扬麦 16’半纤维素 2 的含量分别比对照增加了 31.1% 和 24.7%，差异显著 (图 2: C)，而‘日本晴’、‘扬麦 18’与对照相比，在任何浓度处理下均无显著差异。

2.2.2 PME 活性测定

研究结果显示 (图 3)， Al 处理下水稻和小麦的根尖 PME 活性显著高于对照 ($P < 0.05$)，其中‘日本晴’和‘浙辐 802’与对照相比，分别增加了

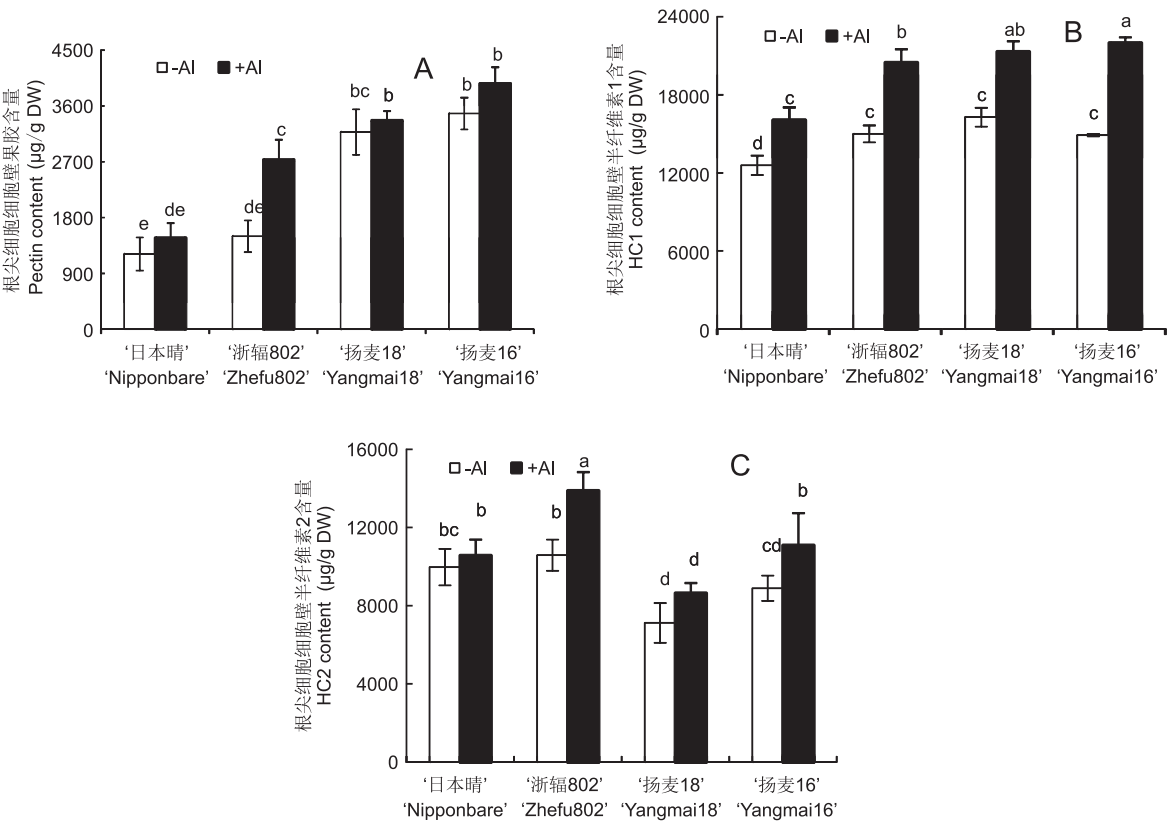


图 2 Al 处理下水稻和小麦根尖细胞壁果胶(A)、半纤维素 1(B)和半纤维素 2(C)的含量
Fig. 2 Pectin (A), hemicellulose 1 (B), and hemicellulose 2 (C) content in *O. sativa* and *T. aestivum* root cell wall under aluminum toxicity

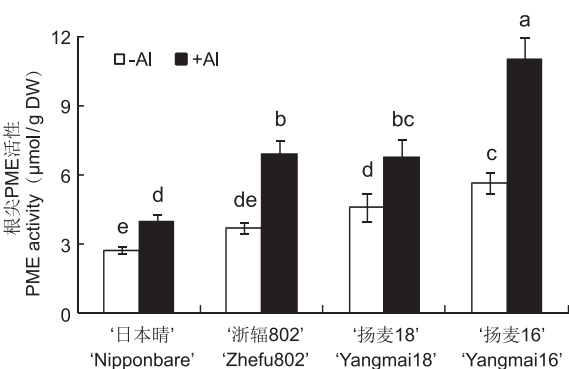


图 3 AI 处理下水稻和小麦根尖 PME 活性
Fig. 3 PME activity in *O. sativa* and *T. aestivum* root tips under aluminum toxicity

44.8%和 87.5%；‘扬麦 18’和‘扬麦 16’分别增加了 47.1%和 95.1%。铝敏感的水稻和小麦根尖 PME 活性均显著高于对应的耐铝基因型植物材料。

2.3 AI 在细胞壁多糖组分中的分布

本研究发现，经 AI 处理后，水稻和小麦的根尖、细胞壁及细胞壁上各多糖组分中的 AI 含量均显著高于对照 ($P < 0.05$)，其中最为敏感的基因型是‘浙辐 802’和‘扬麦 16’。‘扬麦 18’和‘杨麦 16’根尖 Al^{3+} 含量显著高于‘日本晴’和‘浙辐 802’

(表 1)。AI 处理下，‘日本晴’和‘浙辐 802’细胞壁上的 Al^{3+} 含量分别占根尖总含量的 78.7%和 91.4%，而‘扬麦 18’和‘扬麦 16’分别占 64.1%和 72.8%，表明根尖 AI 主要分布在细胞壁上(表 2)。

‘日本晴’与‘浙辐 802’细胞壁中的 AI 在果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 上的含量分别为 23.7%和 58.2%、53.7 和 31.8%、1.3%和 1.6%；‘扬麦 18’与‘扬麦 16’细胞壁中的 AI 在果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 上的含量分别为 25.2%和 43.6%、39.2%和 27.9%、0.6%和 0.6%(表 2)。表明对 AI 敏感的‘浙辐 802’和‘扬麦 16’细胞壁中的 AI 主要分布在果胶上，而耐 AI 的‘日本晴’和‘扬麦 18’中的 AI 主要分布在半纤维素 1 上。

2.4 细胞壁对 AI 的吸附-解吸动力学

水稻和小麦根尖细胞壁 AI 的吸附-解吸实验结果显示，‘浙辐 802’与‘扬麦 16’根尖细胞壁 AI 的累积吸附量明显高于‘日本晴’和‘扬麦 18’(图 4：A、C)，且解吸率表现为前两者低于后两者(图 4：B、D)。其中‘日本晴’根尖 AI 累积吸附量是‘浙辐 802’的 63.4%，而解吸率是后者的 178.125%(图 4：A、B)。对于铝敏感的小麦基因型‘扬麦 16’，

表 1 AI 处理下根尖细胞壁多糖组分中的 AI 含量
Table 1 Aluminum content in cell wall polysaccharides in roots under aluminum toxicity

AI ³⁺ 来源 Al ³⁺ source	对照 CK				50 μmol/L AI ³⁺ 处理 AI ³⁺ concentration			
	‘日本晴’ ‘Nipponbare’ (μg/g DW)	‘浙辐 802’ ‘Zhefu802’ (μg/g DW)	‘扬麦 18’ ‘Yangmai18’ (μg/g DW)	‘扬麦 16’ ‘Yangmai16’ (μg/g DW)	‘日本晴’ ‘Nipponbare’ (μg/g DW)	‘浙辐 802’ ‘Zhefu802’ (μg/g DW)	‘扬麦 18’ ‘Yangmai18’ (μg/g DW)	‘扬麦 16’ ‘Yangmai16’ (μg/g DW)
根尖	75.4 ± 37.0e	119.2 ± 30.9e	47.1 ± 18.3e	95.6 ± 50.4e	647.1 ± 84.9d	888.0 ± 63.3b	1235.8 ± 205.0b	1692.2 ± 203.7a
细胞壁	53.4 ± 2.0de	50.3 ± 5.5de	40.1 ± 8.0d	56.2 ± 6.6d	509.2 ± 59.7c	811.8 ± 52.2b	792.3 ± 189.7b	1231.1 ± 221.8a
果胶	33.5 ± 2.0de	37.4 ± 5.5de	21.1 ± 0.9e	13.5 ± 0.9e	153.5 ± 21.4cd	516.6 ± 57.1ab	311.1 ± 93.5bc	737.5 ± 72.3a
半纤维素 1	21.8 ± 5.5b	17.9 ± 1.9b	24.8 ± 1.6b	19.7 ± 1.4b	347.7 ± 60.9a	282.1 ± 70.9a	484.0 ± 33.8a	471.3 ± 33.8a
半纤维素 2	9.8 ± 0.3a	10.5 ± 0.3a	8.4 ± 0.5a	6.3 ± 0.3a	8.4 ± 0.3a	14.3 ± 0.3a	7.0 ± 0.7a	10.5 ± 0.4a

注：数据为平均值 ± 标准误。同列不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。
Note: Data are means ± SE. Values followed by different letters in the same column are significantly different at $P < 0.05$. Same below.

表 2 AI 分布在细胞壁多糖组分中的积累百分数
Table 2 Percentage of aluminum accumulation in cell wall polysaccharides

AI ³⁺ 来源 Al ³⁺ source	对照 CK				50 μmol/L AI ³⁺ 处理 AI ³⁺ concentration			
	‘日本晴’ ‘Nipponbare’ (%)	‘浙辐 802’ ‘Zhefu802’ (%)	‘扬麦 18’ ‘Yangmai18’ (%)	‘扬麦 16’ ‘Yangmai16’ (%)	‘日本晴’ ‘Nipponbare’ (%)	‘浙辐 802’ ‘Zhefu802’ (%)	‘扬麦 18’ ‘Yangmai18’ (%)	‘扬麦 16’ ‘Yangmai16’ (%)
细胞壁	70.8	42.2	85.2	58.8	78.7	91.4	64.1	72.8
果胶	44.4	31.3	44.7	14.1	23.7	58.2	25.2	43.6
半纤维素 1	28.9	15.0	52.7	20.6	53.7	31.8	39.2	27.9
半纤维素 2	13.0	8.8	17.9	6.6	1.3	1.6	0.6	0.6

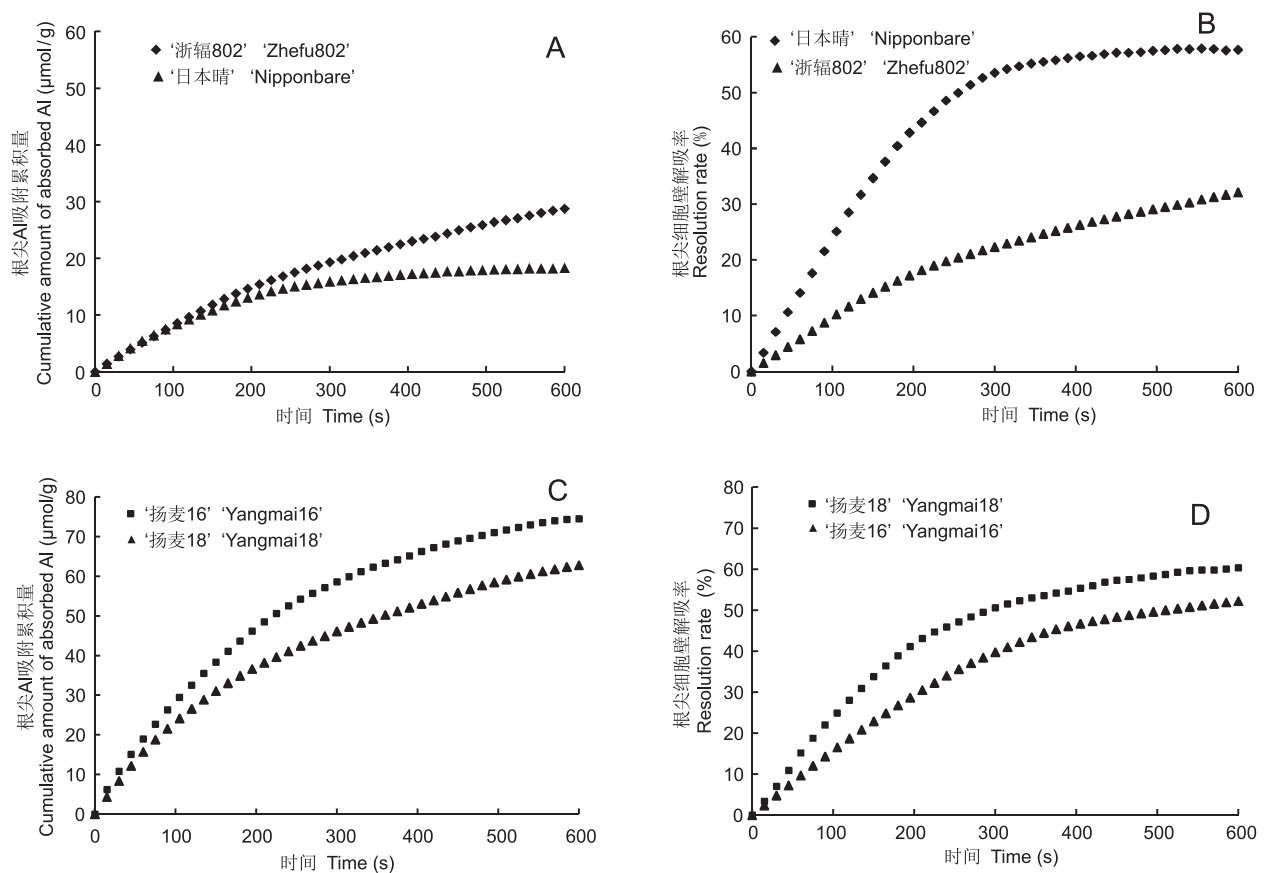


图 4 水稻和小麦根尖细胞壁对 Al 的吸附-解吸动力学曲线

Fig. 4 Adsorption-desorption kinetics curves of aluminum in the root cell wall of *O. sativa* and *T. aestivum*

在解吸率接近的情况下，根尖累积吸附量是‘日本晴’的 341.98%（图 4：C、D）。研究结果表明，小麦比水稻根尖细胞壁上有更多的 Al 吸附位点，同时 Al 敏感基因型较耐 Al 性基因型细胞壁上的 Al 吸附位点更多。

3 讨论

细胞壁是 Al 直接接触并防止 Al 进入细胞的第一道屏障，也是植物中 Al 积累的关键位点。研究表明，Al 的外部解毒部位在质外体，主要通过根尖 Al 螯合配体（有机酸）的分泌^[11, 15]、细胞壁对 Al 的固定^[16, 17]、根际 pH 值的提高^[18]以及 Al 的跨膜外流^[19]等方式，阻止 Al 进入细胞内。本研究对玉米、高粱、水稻和小麦 4 种禾本科植物共 8 个基因型进行了抗 Al 性比较，发现在 0 ~ 200 $\mu\text{mol/L}$ Al^{3+} 处理下，植物根相对伸长率与 Al^{3+} 浓度呈负相关；水稻比其他 3 种植物抗 Al 性更强，而小麦对 Al 的敏感性最强，这与 Famoso 等^[14]的研究结果一致。根尖 Al 含量的研究结果也表明，‘扬麦

16’和‘扬麦 18’根尖 Al 含量远高于‘日本晴’和‘浙福 802’，说明水稻比小麦更抗 Al。进一步分析 Al 在根尖细胞壁的积累情况，发现 Al 在水稻根尖细胞壁的分配比例高于小麦，细胞壁对水稻的抗 Al 性起重要作用。这与小麦可以通过分泌有机酸（苹果酸）、黏胶等方式阻止 Al 的吸收有关^[20-22]。但水稻在 Al 处理前后根系分泌有机酸较少，并且在耐 Al 型和 Al 敏感型水稻中有机酸的分泌、pH 值的增加并无显著差异^[23, 24]。

细胞壁的多糖组分（果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2）是 Al 或重金属积累的主要位点^[16, 17]。研究表明，细胞壁中果胶是主要的 Al 结合位点^[25]，而细胞壁半纤维素的代谢更易受到 Al 毒的影响^[6]。Al 在番茄（*Lycopersicon esculentum* Mill.）果胶中的分布占总 Al 含量的 82%^[26]；三七根细胞壁果胶中 Al 的含量占 64% ~ 75%^[27]；耐 Al 性较强的苜蓿（*Medicago Sativa* L.）也有 62% 的 Al 结合在细胞壁的半纤维素 1 上^[28]。Al 处理水稻和拟南芥后，半纤维素中 Al 含量变化最大，且半纤维素是

Al 结合的主要组分^[4, 29]。Famoso 等^[14]的研究结果表明, 果胶和半纤维素 1 含量的增加(或减少)与水稻和拟南芥细胞壁中镉(Cd)的增加(或减少)相关。这些结果表明细胞壁的 Al 主要积累在果胶还是半纤维素中与植物种类有关。本研究发现, 果胶和半纤维素 1 对 Al 的应激反应更加明显。Al 在细胞壁的果胶、半纤维素 1 和半纤维素 2 中的分布与多糖组分的变化规律吻合。例如‘日本晴’与‘浙辐 802’的 Al 分别有 23.7%和 58.2%分布于果胶, 53.7%和 31.8%分布于半纤维素 1 上; 而‘扬麦 18’和‘扬麦 16’分别有 25.2%和 43.6%的 Al 分布在果胶, 有 39.2%和 27.9%分布在半纤维素 1 上。说明 Al 敏感基因型‘浙辐 802’和‘扬麦 16’细胞壁上, Al 主要分布于果胶; 耐 Al 基因型‘日本晴’和‘扬麦 18’主要分布于半纤维素 1。Yang 等^[2]的研究发现, 拟南芥细胞壁中 75%的 Al 积累在半纤维素 1 中, 约 20%存在于果胶。外源 CO₂可通过降低细胞壁半纤维的含量以及减少 Al 在半纤维素中的固定, 从而缓解水稻的 Al 毒害^[30]。

研究发现, 细胞壁组分 Al 积累能力的变化也与细胞壁修饰有关^[31]。高度甲基酯化的果胶可通过 PME 脱甲基化, 释放出对 Al 具有高亲和力的带负电荷的羧基, 因而有更多的 Al 在去甲基化的果胶中累积, 而 PME 活性增加将加剧 Al 毒害^[10, 25, 32, 33]。本研究中, Al 处理后 PME 的活性在‘浙辐 802’和‘扬麦 16’中的变化更为显著, 而两个基因型细胞壁的果胶含量及 Al 在果胶中的分布也显著高于‘日本晴’和‘扬麦 18’, 进一步印证 PME 活性增加会引起果胶去甲酯化, 致使果胶与 Al 的结合能力增加。Yang 等^[4]的研究也证实外源水杨酸(SA)和 NO 通过抑制 PME 的活性及 PnPME12、PnPME22、PnPME31 等基因的表达, 降低了根细胞壁的果胶含量, 从而减少 Al 在根尖细胞壁的积累。

参考文献:

[1] 吴亚, 陈思, 张卫红, 刘大林, 范吉标, 等. 多花黑麦草对铝胁迫的生长生理响应[J]. 植物科学学报, 2018, 36(5): 755–760.
Wu Y, Chen S, Zhang WH, Liu DL, Fan JB, et al. Growth and physiological responses of *Lolium multiflorum* to aluminum stress[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(5): 755–760.

[2] Yang JL, Zhu XF, Peng YX, Zheng C, Li GX, et al. Cell wall hemicellulose contributes significantly to aluminum adsorption and root growth in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1885–1892.
[3] Yang Y, Dai CY, Guo LP, Qu Y, Yang XY, et al. Salicylic acid reduces the accumulation of aluminum in root cell wall pectin via the NO signaling pathway[J]. *Plant Soil*, 2018, 430(1–2): 171–184.
[4] Yang JL, Li YY, Zhang YJ, Zhang SS, Wu YR, et al. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex[J]. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 602–611.
[5] Zhu XF, Wan JX, Wu Q, Zhao XS, Zheng S, Shen RF. PARVUS affects aluminium sensitivity by modulating the structure of glucuronoxylan in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(9): 1916–1925.
[6] Wan JX, Zhu XF, Wang YQ, Liu LY, Zhang BC, et al. Xyloglucan fucosylation modulates arabidopsis cell wall hemicellulose aluminium binding capacity[J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 428–437.
[7] Safari M, Ghanati F, Safarnejad MR, Chashmi NA. The contribution of cell wall composition in the expansion of *Camellia sinensis* seedlings roots in response to aluminum[J]. *Planta*, 2018, 247(2): 381–392.
[8] Zhu CQ, Zhang JH, Sun LM, Zhu LF, Abliz B, et al. Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity via decreasing apoplast and symplast Al contents in rice[J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1–14.
[9] Wang W, Zhao XQ, Chen RF, Dong XY, Lan P, et al. Altered cell wall properties are responsible for ammonium-reduced aluminium accumulation in rice roots[J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(7): 1382–1390.
[10] Sun CL, Lu LL, Yu Y, Liu LJ, Hu Y, et al. Decreasing methylation of pectin caused by nitric oxide leads to higher aluminium binding in cell walls and greater aluminium sensitivity of wheat roots[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(3): 979–989.
[11] Ma JF, Ryan PR, Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. *Trends Plant Sci*, 2001, 6(6): 273–278.
[12] Lin XY, Zhang YS, Luo AC. Differences of aluminum tolerance on wheat genotypes and its screening techniques[J]. *Plant Nutri Fertil Sci*, 2001, 7(1): 64–70.
[13] Wang C, Zheng MM, Hu AY, Zhu CQ, Shen RF. Diazotroph abundance and community composition in an acidic soil in response to aluminum-tolerant and aluminum-sensitive maize (*Zea mays* L.) cultivars under two nitrogen fertilizer forms[J]. *Plant Soil*, 2018, 424(1–2): 463–478.
[14] Famoso AN, Clark RT, Shaff JE, Craft E, McCouch SR,

- Kochian LV. Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms[J]. *Plant physiol*, 2010, 153(4): 1678–1691.
- [15] Delhaize E, Ryan PR. Aluminum toxicity and tolerance in plants[J]. *Plant Cell Physiol*, 1995, 107(2): 315–321.
- [16] Horst WJ, Wang YX, Eticha D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review[J]. *Ann Bot*, 2010, 106(1): 1–13.
- [17] 郑绍建. 细胞壁在植物抗营养逆境中的作用及其分子生理机制[J]. 中国科学: 生命科学, 2014, 44(4): 334–341.
- Zheng SJ. The role of cell wall in plant anti-nutritional stress and its molecular physiological mechanism[J]. *Chinese Science: Life Sciences*, 2014, 44(4): 334–341.
- [18] Degenhard J, Larsen PB, Howell SH, Kochian LV. Aluminium resistance in the arabidopsis mutant alr-104 is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH[J]. *Plant Physiol*, 1998, 117: 19–27.
- [19] Taylor GJ. Current views of the aluminum stress response; the physiological basis of tolerance[J]. *Curr Top Plant Biol Med Physiol*, 1991, 10: 57–93.
- [20] Richard L, Qin LX, Gadal P, Goldberg R. Molecular cloning and characterisation of a putative pectin methyl-esterase cDNA in *Arabidopsis thaliana* (L.) [J]. *FEBS Lett*, 1994, 355(2): 135–139.
- [21] Kochian LV, Piferos MA, Liu JP, Jurandir VM. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminium resistance[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 571–598.
- [22] Liu J, Piferos M, Kochian LV. The role of aluminum sensing and signaling in plant aluminum resistance[J]. *J Integr Plant Biol*, 2014, 56(3): 221–230.
- [23] Ma JF, Shen RF, Zhao ZQ, Wissuwa M, Takeuchi Y, et al. Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance[J]. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(6): 652–659.
- [24] Lou HQ, Gong YL, Fan W, Xu JM, Liu Y, et al. A formate dehydrogenase confers tolerance to aluminum and low pH[J]. *Plant physiol*, 2008, 146(2): 602–611.
- [25] Liu WJ, Xu FJ, Lü T, Zhou WW, Chen Y, et al. Spatial responses of antioxidative system to aluminum stress in roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants[J]. *Sci Total Environ*, 2018, 627: 462–469.
- [26] Chang YC, Yamamoto Y, Matsumoto H. Accumulation of aluminium in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminium and iron[J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(8): 1009–1017.
- [27] Liu DQ, Wang CX, Cui XM. Distribution pattern of aluminum in panax notoginseng, a native medicinal plant adapted to acidic red soils[J]. *Plant Soil*, 2018, 423(1–2): 375–384.
- [28] Wang SY, Yuan SL, Su LT, Lü AM, Zhou P, An Y. Aluminium toxicity in alfalfa (*Medicago sativa*) is alleviated by exogenous foliar IAA inducing reduction of Al accumulation in cell wall[J]. *Environ Exo Bot*, 2017, 139: 1–13.
- [29] Zhu XF, Shi YZ, Lei GJ, Fry SC, Zhang BC, et al. XTH31, encoding an invitro XEH/XET-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating in vivo XET action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(11): 4731–4747.
- [30] Zhu XF, Zhao XS, Wang B, Wu Q, Shen RF. Elevated carbon dioxide alleviates aluminum toxicity by decreasing cell wall hemicellulose in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Front Physiol*, 2017, 8: 1–9.
- [31] Yu Y, Jin CW, Sun CL, Wang JH, Ye YQ, et al. Elevation of arginine decarboxylase-dependent putrescine production enhances aluminum tolerance by decreasing aluminum retention in root cell walls of wheat[J]. *J Hazard Mater*, 2015, 299: 280–288.
- [32] Li DQ, Shu ZF, Ye XL, Zhu JJ, Pan JT, et al. Cell wall pectin methyl-esterification and organic acids of root tips involve in aluminum tolerance in *Camellia sinensis* [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2017, 119: 265–274.
- [33] Zhu XF, Zhu CQ, Zhao XS, Zheng SJ, Shen RF. Ethylene is involved in root phosphorus remobilization in rice (*Oryza sativa*) by regulating cell-wall pectin and enhancing phosphate translocation to shoots[J]. *Ann Bot*, 2016, 118(4): 645–653.

(责任编辑: 周 媛)