

# 低 pH 和铝毒对荞麦根边缘细胞特性的交互作用研究\*

吴韶辉 蔡妙珍<sup>†</sup> 刘 鹏 徐根娣 朱美红

(浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

**摘 要** 采用悬空气培法, 研究低 pH(3.5、4.5、5.5) 和铝毒(0、50、100  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) 及其交互作用对荞麦根长、根边缘细胞活性及其分泌的黏液层厚度的影响。处理 12 h,  $\text{Al}^{3+}$  浓度由 50  $\mu\text{mol L}^{-1}$  增至 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  时, pH 3.5 的根伸长量分别降低 18.6% 和 31.9%, pH 4.5 时分别降低 18.9% 和 26.8%, pH 5.5 时各降低 8.5%。处理 24 h 的根伸长量变化与 12 h 类似。pH 降低至 3.5 时, 边缘细胞的活性下降 28.6%, 黏液层厚度无明显变化。 $\text{Al}^{3+}$  浓度升高至 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  时, 黏液层增厚 64.6%, 而边缘细胞活性变化不大。pH 3.5 与 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$   $\text{Al}^{3+}$  的处理, 边缘细胞活性最低, 黏液层厚度最大, 两者间存在极显著的交互作用。可见低 pH 加剧铝毒发生, 外围黏液层产生可以减轻  $\text{Al}^{3+}$  对边缘细胞的伤害。

**关键词** 荞麦; 铝毒; 低 pH; 边缘细胞; 黏液

**中图分类号** X503.33; X171.5 **文献标识码** A

铝 (Al) 是地壳中含量最丰富的金属, 是继氧 (O)、硅 (Si) 之后的第三大元素。铝的存在形态与土壤 pH 密切相关: 当  $5.0 < \text{pH} < 7.0$  时, Al 主要以  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ 、 $\text{Al}(\text{OH})_3$  的形式存在; 而当  $\text{pH} < 5.0$  时, 铝主要以  $\text{Al}^{3+}$  或  $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$  的形式存在, 其中  $\text{Al}^{3+}$  被认为是植物铝毒的主要形式。在酸性条件下, pH 的微量变化就会大幅度影响  $\text{Al}^{3+}$  的浓度, 比如稀释营养液 pH 从 4.5 提高至 4.6 即可使  $\text{Al}^{3+}$  浓度降低 26%<sup>[1]</sup>。目前对铝毒与 pH 交互作用的研究, 主要侧重于土壤低 pH 与铝形态的关系以及铝对完整植株的影响<sup>[2~4]</sup>。邵宗臣等的研究表明, 酸雨对土壤的淋洗会造成土壤中铝的溶出, 铝的溶出量随着酸雨溶液 pH 和土壤 pH 的降低而增加<sup>[5]</sup>。然而在细胞水平, 低 pH 与铝毒两者对细胞的共同作用尚不清楚。

根边缘细胞 (Root border cell, BC) 指当根尖浸入水中时能扩散到悬浮液中的那些细胞, 由根冠细胞分化而成, 但又不同于根冠细胞<sup>[6]</sup>。根边缘细胞有一套新的 mRNA 和蛋白质表达系统, 可以特异性合成并快速向外分泌黏液和一系列化学物质, 如小分子蛋白、氨基酸、糖类、花色素苷、酚类及类黄酮抗生素、过氧化物酶、半乳糖苷酶等<sup>[6~8]</sup>。这些物质能抑制或促进根际周围生物 (如线虫、细菌、真菌) 的生长

以及缓解铝毒, 在调节根尖微生态系统-逆境胁迫中起着十分重要的作用<sup>[9,10]</sup>。根边缘细胞具有特殊的生理活性和生物学意义<sup>[11]</sup>, 而且容易获得, 保存简单。荞麦种子经浸种悬空培养 2~3 d 后, 将根尖浸入水中 2~3 min 即可获得近 2 000 个边缘细胞, 并能在 0.1  $\text{mmol L}^{-1}$   $\text{Ca}^{2+}$  溶液中存活 48 h 以上的较长时间<sup>[12]</sup>。因此, 本研究以荞麦根边缘细胞为材料, 探讨低 pH 和铝毒共同作用下荞麦根伸长、边缘细胞的活性、黏液层厚度等的变化, 以深入揭示低 pH 与铝毒在细胞水平的交互作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 荞麦根边缘细胞的培养

供试材料为东阳荞麦 (*Fagopyrum esculentum* Moench), 种子放置于清水中, 除去悬浮的不饱满种子, 再用浓度为 10% 的次氯酸钠溶液浸泡消毒 30 min, 多次清洗后用去离子水浸泡 5 h, 充分吸胀后, 将种子均匀放置于垫了吸水纸的培养皿中, 于 25 黑暗中培养至露白。露白后的种子采用悬空气培法<sup>[13]</sup>, 播种到剪有小孔的圆形纱网上, 胚根朝下, 每个纱网播种荞麦种子约 70 粒。

$\text{Al}^{3+}$  浓度设置为 0、50、100  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , 以  $\text{AlCl}_3$  形

\*国家自然科学基金项目 (30540056) 和浙江省自然科学基金项目 (Y304185、Y303461) 资助

<sup>†</sup>通讯作者, E-mail: sky120@zjnu.cn

作者简介: 吴韶辉 (1984~), 男, 硕士研究生, 主要从事植物逆境生理与环境生态研究。E-mail: liuxingwsh@sina.com.cn

收稿日期: 2007-02-13; 收到修改稿日期: 2007-08-27

式供应,pH 分别为 3.5、4.5、5.5,用 NaOH 和 HCl 调节溶液的 pH 值,每一处理液均含  $\text{Ca}^{2+}$   $0.1 \text{ mmol L}^{-1}$ ,共 9 个处理。培养期间每隔 1 h 用处理液均匀地喷洒荞麦根,25 °C 黑暗培养 12 h、24 h 后测定。

### 1.2 根伸长量的测定

选取刚露白的种子,测定其初始根长。 $\text{Al}^{3+}$  和 pH 处理 12 h、24 h 后,随机选取 5 株分别测定根长,该根长与初始根长两者之差即为根的伸长量。

### 1.3 边缘细胞中活细胞的比率

荞麦幼苗悬空气培 24 h 后,剪取 10 mm 根尖,放入 10  $\mu\text{l}$  蒸馏水中,轻轻搅动 45 ~ 60 s,将边缘细胞洗脱在水中,滴加 20  $\mu\text{l}$  FDA-PI 溶液,用移液枪轻轻吹吸几次,混匀溶液,黑暗放置染色 5 min,形成 20  $\mu\text{l}$  染色的边缘细胞溶液。于荧光显微镜下观察,显示绿色荧光的为活细胞,显示红色荧光的为死细胞,对两种细胞进行计数。边缘细胞中活细胞的比率 = 活细胞数 / (活细胞数 + 死细胞数)  $\times 100\%$ 。

### 1.4 边缘细胞黏液层形态观察和厚度测定

$\text{Al}^{3+}$  和 pH 处理 24 h 后,剪取 10 mm 根尖,在墨水 0.2% 果胶酶为 1:1 (体积比) 的染色液中轻轻搅动 15 ~ 30 s,以洗脱根尖边缘细胞,置于载玻片上使用显微镜 (Motic BA400 EF-UPR) 镜检并拍照。用 LEICA QWIN 软件分别测量每个边缘细胞黏液层厚度差异较大的 10 处,每处理测量 10 个边缘细胞,取平均值。

## 2 结果与分析

### 2.1 低 pH 和铝毒对荞麦根伸长量的影响

低 pH 和  $\text{Al}^{3+}$  处理对荞麦根伸长量的影响见表 1。处理 12 h 后,pH 4.5 和 5.5 处理下根伸长量明显高于 pH 3.5 处理。 $\text{Al}^{3+}$  处理对荞麦根伸长量的效应表现为  $\text{Al}^{3+}$  浓度越高,对根伸长的抑制作用越大。 $\text{Al}^{3+}$  由 50  $\mu\text{mol L}^{-1}$  增加至 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  时,pH 3.5 处理的根伸长量分别降低了 18.6% 和 31.9%,pH 4.5 处理的根伸长量分别降低 18.9% 和 26.8%,pH 5.5 处理时的根伸长量降幅较小,各降 8.5%。 $\text{Al}^{3+}$  处理显著抑制根伸长 ( $p < 0.05$ ),pH 处理对根伸长的抑制作用 ( $p > 0.05$ ) 不如  $\text{Al}^{3+}$  明显,低 pH 与  $\text{Al}^{3+}$  对荞麦根伸长存在极显著的交互作用 ( $p < 0.01$ )。

处理 24 h 后的根伸长量变化与 12 h 时类似,各 pH 下的根伸长量也基本表现为 pH 4.5 > pH 5.5 > pH 3.5。方差分析显示,24 h 时单独的 pH 或者  $\text{Al}^{3+}$

对根伸长量有极显著性影响,而 pH 和  $\text{Al}^{3+}$  两者的交互作用不如 12 h 时明显。

表 1 低 pH 和铝毒对荞麦根伸长量的影响

Table 1 Effects of  $\text{Al}^{3+}$  supply and pH on root elongation of buckwheat

pH	$\text{Al}^{3+}$ ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	根伸长量 Root elongation (mm)	
		12 h	24 h
3.5	0	11.3 $\pm$ 0.6 bc	21.3 $\pm$ 0.6 c
	50	9.2 $\pm$ 0.3 e	19.0 $\pm$ 1.0 d
	100	7.7 $\pm$ 0.3 f	18.0 $\pm$ 1.0 d
4.5	0	12.7 $\pm$ 0.6 a	26.0 $\pm$ 1.7 a
	50	10.3 $\pm$ 0.6 d	23.3 $\pm$ 0.6 b
	100	9.3 $\pm$ 0.6 e	21.0 $\pm$ 1.0 c
5.5	0	11.7 $\pm$ 0.6 b	25.0 $\pm$ 0.0 a
	50	10.7 $\pm$ 0.6 cd	21.7 $\pm$ 1.2 c
	100	10.7 $\pm$ 0.6 cd	19.3 $\pm$ 0.6 d
显著性 Significance			
pH		ns	**
$\text{Al}^{3+}$		*	**
pH $\times$ $\text{Al}^{3+}$		**	ns

注:表中的数据为 5 次重复的平均值  $\pm$  标准误差; n. s. - 无显著性差异 ( $p > 0.05$ ), \* -  $p < 0.05$ , \*\* -  $p < 0.01$  Note: Values are means ( $n=5$ )  $\pm$  SE; n. s. - not significant ( $p > 0.05$ ), \* -  $p < 0.05$ , \*\* -  $p < 0.01$

### 2.2 低 pH 和铝毒作用下边缘细胞中活细胞的比率变化

荞麦经悬空气培 24 h,取边缘细胞用 FDA-PI 染色,显示绿色荧光的为活细胞,红色荧光的为死细胞。如图 1 所示,根长为 20 ~ 25 mm 时,边缘细胞呈现很强的绿色荧光(图 1A),形状为大多数呈细杆状。随着边缘细胞脱落时间的延长,细胞逐渐死亡,呈现很强的红色荧光(图 1B)。

低 pH 和铝毒处理荞麦根尖 24 h 后,边缘细胞的活性变化如表 2 所示。在 3 种 pH (3.5、4.5、5.5) 处理下,边缘细胞的活性维持在 60% ~ 85% 之间。其中以 pH 3.5 情况下活性最低,平均低于 60%。pH 为 4.5 和 5.5 条件下边缘细胞的活性较高,均超过 80%。本实验数据显示在 3 水平 pH 条件下边缘细胞的活性依次为 pH 4.5 > pH 5.5 > pH 3.5,这在 3 水平的  $\text{Al}^{3+}$  (0、50、100  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) 处理下均显示了此规律。 $\text{Al}^{3+}$  处理下,边缘细胞活性均受到抑制, $\text{Al}^{3+}$  浓度越高,抑制作用越强。其中 pH 3.5 和  $\text{Al}^{3+}$  共同处理时,边缘细胞活性受抑程度达显著水平。pH 4.5 及 pH 5.5 与  $\text{Al}^{3+}$  共同处理,边缘细胞活性随  $\text{Al}^{3+}$  浓度升高逐渐下降。可见低 pH 与铝毒对边缘细胞的毒害具有相互促进作用。

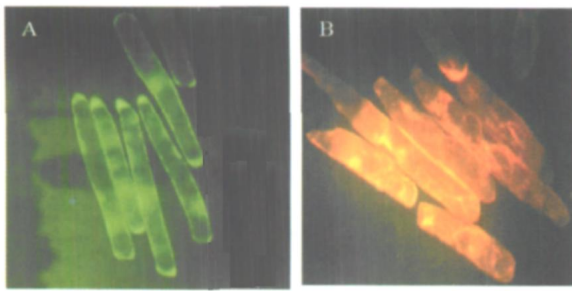


图 1 荞麦根边缘细胞 (FDA-PI 染色)

Fig. 1 Dispersed border cells from root-tips of buckwheat,  $\times 400$   
(stained by FDA-PI)

A. 有活性的边缘细胞 (绿色荧光) B. 死亡的边缘细胞 (红色荧光)  
A. Live border cells from root-tips of buckwheat (green fluorescence),  $\times 400$ ;  
B. Dead border cells from root-tips of buckwheat (red fluorescence),  $\times 400$

表 2 低 pH 和铝毒对荞麦边缘细胞活细胞比率和黏液层厚度的影响

Table 2 Effect of  $\text{Al}^{3+}$  and pH on the viability and mucilage thickness of root border cells of buckwheat

pH	$\text{Al}^{3+}$ ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	边缘细胞	边缘细胞
		活细胞比率 Border cells viability (%)	黏液层厚度 Mucilage thickness ( $\mu\text{m}$ )
3.5	0	67.6 $\pm$ 6.0 b	1.52 $\pm$ 0.1 de
	50	60.0 $\pm$ 8.0 bc	1.71 $\pm$ 0.1 d
	100	51.7 $\pm$ 4.7 c	2.60 $\pm$ 0.2 a
4.5	0	86.0 $\pm$ 2.6 a	1.49 $\pm$ 0.1 e
	50	83.3 $\pm$ 4.9 a	1.97 $\pm$ 0.1 c
	100	82.0 $\pm$ 11.3 a	2.03 $\pm$ 0.1 c
5.5	0	88.7 $\pm$ 3.2 a	1.29 $\pm$ 0.2 f
	50	83.0 $\pm$ 6.6 a	2.33 $\pm$ 0.2 b
	100	79.5 $\pm$ 1.3 a	2.46 $\pm$ 0.2 ab
显著性			
pH		**	ns
$\text{Al}^{3+}$		*	*
pH $\times$ $\text{Al}^{3+}$		ns	**

注:表中的数据为 5 次重复的平均值  $\pm$  标准误差; n. s. - 无显著性差异 ( $p > 0.05$ ), \* -  $p < 0.05$ , \*\* -  $p < 0.01$  Note: Values are means ( $n=5$ )  $\pm$ SE; n. s. - not significant ( $p > 0.05$ ), \* -  $p < 0.05$ , \*\* -  $p < 0.01$

### 2.3 低 pH 和铝毒对边缘细胞黏液层的影响

很多植物根冠周围包被着一层从根冠分泌的黏液物质,而脱离根尖的边缘细胞外围也往往有黏液层存在。露白的荞麦种子经过悬空培养 24 h,收集边缘细胞并用墨水染色,由于黏液层不能被墨水染色,强光照射下在细胞壁外围可以观察到很亮的黏液层(图 2,箭头所示)。  $\text{Al}^{3+}$  处理下,黏液层非常明显,尤其是 pH3.5 和  $100 \mu\text{mol L}^{-1} \text{Al}^{3+}$  共同处理时,

黏液层包裹了整个细胞,厚度(最厚处达到  $17.41 \mu\text{m}$ )已超过细胞自身的宽度 ( $9.27 \mu\text{m}$ )。在 pH4.5、pH5.5 和  $100 \mu\text{mol L}^{-1} \text{Al}^{3+}$  浓度共同处理时,也存在类似的情况。

低 pH 和  $\text{Al}^{3+}$  处理 24 h,边缘细胞黏液层的厚度变化如表 2 所示。随着  $\text{Al}^{3+}$  浓度的增加,黏液层厚度与无  $\text{Al}^{3+}$  处理相比均有极显著差异,  $50 \mu\text{mol L}^{-1} \text{Al}^{3+}$  和  $100 \mu\text{mol L}^{-1} \text{Al}^{3+}$  处理下,黏液层各增厚 64.6%。不同 pH 处理下黏液层厚度的变化相对较小,且 pH4.5 下边缘细胞黏液厚度显著低于 pH3.5 和 pH5.5 处理。比较 pH 与  $\text{Al}^{3+}$  对黏液层厚度的影响,pH 对黏液厚度影响较小,差异不明显 ( $p > 0.05$ ),而  $\text{Al}^{3+}$  对黏液厚度影响差异显著 ( $p < 0.05$ ),pH3.5 与  $100 \mu\text{mol L}^{-1} \text{Al}^{3+}$  共同处理时,黏液层厚度达到了最大,达极显著差异 ( $p < 0.01$ )。以上结果说明 pH 与  $\text{Al}^{3+}$  处理诱导黏液分泌存在极显著的交互作用 ( $p < 0.001$ ),  $\text{Al}^{3+}$  处理下黏液的分泌量显著增加,单一 pH 处理黏液变化相对较小,  $\text{Al}^{3+}$  诱导黏液分泌的作用高于 pH 的作用。

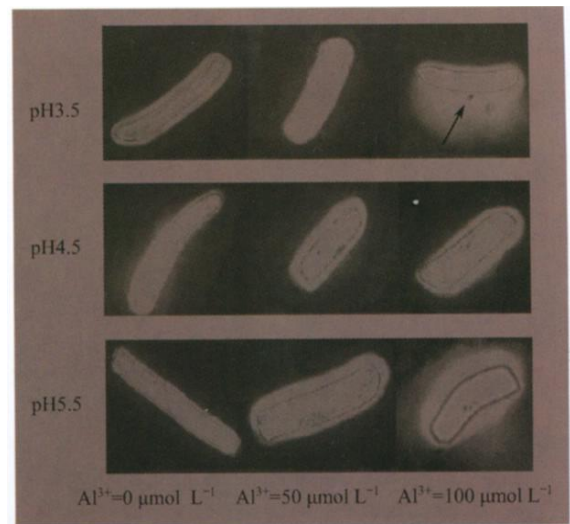


图 2 低 pH 和铝毒对根边缘细胞黏液层的影响 (24 h)

Fig. 2 Effect of low pH and  $\text{Al}^{3+}$  on thickness of mucilage layer in buckwheat after 24 h

## 3 讨论

### 3.1 低 pH 与铝毒对边缘细胞的交互作用

通常情况下,铝作为一种低毒、非必需元素,不会对作物产生太大影响,但是高浓度铝却对植物有毒害作用。目前,多数研究主要集中在单一铝处理对植物根系生长或者对边缘细胞生理的影响,而结合 pH(主要是酸性条件)作用的研究较少。铝的形

态和毒害作用与 pH 密切相关,在酸性条件特别是  $\text{pH} < 5.0$  时,  $\text{Al}^{3+}$  是植物铝毒害的主要形式<sup>[14,15]</sup>。因此结合铝和 pH 两者进行研究,有利于探索酸铝对植物的影响机理。本实验结果显示了根长和边缘细胞的活细胞比率在各 pH 处理下呈现相似的变化规律,即  $\text{pH} 4.5 > \text{pH} 5.5 > \text{pH} 3.5$ ,说明无论是在完整植株水平,还是在细胞水平,低 pH 与铝毒对植物生长的抑制作用均是一致的。pH 与  $\text{Al}^{3+}$  毒害两者间的交互作用而言,低 pH(3.5)和  $100 \mu\text{mol L}^{-1}$   $\text{Al}^{3+}$  共同处理时,对荞麦根边缘细胞活细胞的比率、黏液分泌的影响远远大于单一的 pH 或者  $\text{Al}^{3+}$  处理,此时根伸长受抑制最严重、边缘细胞的活性最低,而分泌的黏液层最厚,呈现了显著的交互作用。可见低 pH 会加剧铝毒害的发生,而  $\text{Al}^{3+}$  浓度越高,植物的酸害也越严重。Pbschenrieder 等也发现,与单一 pH 处理相比,低 pH 和  $\text{Al}^{3+}$  共同存在时加强了对根伸长的抑制作用<sup>[16]</sup>。原因在于  $\text{Al}^{3+}$  能够与细胞膜上其他阳离子如  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  等竞争,结合在细胞膜上。而大量存在的  $\text{H}^+$  则能对其他阳离子如  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  等的交换产生抑制作用,尽管同时也会抑制  $\text{Al}^{3+}$  与细胞膜的结合,由于  $\text{H}^+$  含量较高, $\text{H}^+$  和  $\text{Al}^{3+}$  共存产生的毒害远远大于单独作用。另外,酸铝诱导边缘细胞的大量死亡对作物根际抵抗逆境起到了促进作用。Ikegawa 等用  $\text{Al}^{3+}$  处理烟草悬浮细胞时发现,在  $\text{Al}^{3+}$  处理过程中或  $\text{Al}^{3+}$  处理后无  $\text{Al}^{3+}$  恢复培养过程中,细胞生长受到很大抑制,并伴随大量的细胞死亡<sup>[17]</sup>。本实验中低 pH 和  $\text{Al}^{3+}$  共同处理对边缘细胞的致死效果很明显。这可能与低 pH 大大提高了一些细胞壁降解酶如多聚半乳糖醛酸酶(Polygalacturonases,PGs)和果胶酶(Pectatelyases,PLs)的活性有关<sup>[18]</sup>。酶活性提高促进了细胞壁果胶和黏液中糖醛酸的分解,即促进了边缘细胞之间黏液的分解,减少了边缘细胞彼此之间的黏结作用和黏液的保护作用,同时果胶具有能与铝结合的性质,这两类物质的减少导致了酸铝条件下边缘细胞的大量死亡。

### 3.2 黏液在抗铝毒中的作用

根冠黏液层主要指根冠分泌的复合生物混合体,包括具有新陈代谢能力的根边缘细胞和一系列从根冠细胞分离而被降解的细胞壁碎片,以及蛋白、多糖和其他高分子有机物<sup>[19]</sup>。黏液中的酸性多糖成分能与根质外体的多种金属离子结合并使其固定在根质外体,不进入细胞内部<sup>[20]</sup>。Miyasaka 等用铝处理离体的根边缘细胞时,发现随着铝浓度的增加,

边缘细胞的胞外分泌物也随着增加。在低浓度下,细胞的死亡率随着铝浓度的上升而增加,但当铝浓度增加到一定程度时,细胞的死亡率反而下降,这表明胞外分泌物在铝毒中可能起作用<sup>[21]</sup>。植物受铝毒害时,毒害最明显的区域尤其是根分生组织及根冠产生的黏液对铝有很强的结合能力。例如,豇豆(*Lathyrus maritimus* L.)根尖总铝含量的 50%均结合在根系分泌的黏液上<sup>[22]</sup>。用刷子定期地去除根冠分泌的黏液后,铝在根尖的积累明显增加,同时也加剧了铝对根系生长的毒害。本文的结果显示随着  $\text{Al}^{3+}$  浓度增加,边缘细胞的黏液层呈极显著增厚(图 2),但对细胞的致死作用不是很明显,这与黏液对边缘细胞的保护作用有关。由于黏液中含有大量的酸性多糖或多聚半乳糖醛酸组分,对金属离子均有较强的亲和力。对  $\text{Cu}^{2+}$ <sup>[23]</sup>、 $\text{Pb}^{2+}$ 、 $\text{Cd}^{2+}$ <sup>[24]</sup>而言,多聚半乳糖醛酸中的两个羧酸根可以结合一个  $\text{Cu}^{2+}$ 。对于  $\text{Al}^{3+}$ ,带负电荷较多的多聚糖可以与  $\text{Al}^{3+}$  结合,使  $\text{Al}^{3+}$  无法进入边缘细胞或根尖,减轻对细胞的伤害。

### 参考文献

- [1] Blamey F P C, Edwards D G, Asher C J. Effects of aluminium, OH Al and P Al molar ratios, and ionic strength on soybean root elongation in solution culture. *Soil Science*, 1983, 136: 197 ~ 207
- [2] Lazof D B, Holland M J. Evaluation of the aluminum induced root growth inhibition in isolation from low pH effects in *Glycine max*, *Pisum sativum* and *Phaseolus vulgaris*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26: 147 ~ 157
- [3] Kidd P S, Proctor J. Why plants grow poorly on very acid soils: Are ecologists missing the obvious? *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 791 ~ 799
- [4] 郭朝晖,黄昌勇,廖柏寒. 模拟酸雨对红壤中铝和水溶性有机质溶出及重金属活动性的影响. *土壤学报*, 2003, 40(3): 380 ~ 385. Guo C H, Huang C Y, Liao B H. Effect of simulated acid rain on release of aluminum and dissolved organic matter (DOM) and mobility of heavy metals in contaminated red soils (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(3): 380 ~ 385
- [5] 邵宗臣,何群,王维君. 模拟酸雨对红壤铝形态的影响. *热带亚热带土壤科学*, 1997, 6(3): 187 ~ 193. Shao Z C, He Q, Wang W J. Effects of simulated acid rain on aluminum forms in red soils (In Chinese). *Tropical and Subtropical Soil Science*, 1997, 6(3): 187 ~ 193
- [6] Vicr éGM, Driouich A, Durand C. Formation and separation of root border cells. *Trends in Plant Science*, 2007, 12: 14 ~ 19
- [7] Zhao X W, Misaghi I J, Hawes M C. Stimulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 181 ~ 188
- [8] Brigham L A, Woo H H, Wen F, et al. Meristem-specific suppression of mitosis and a global switch in gene expression in the root cap

- of pea by endogenous signals. *Plant Physiol.*, 1998, 118: 1 223 ~ 1 231
- [ 9 ] 禹艳红, 宾金华. 根缘细胞的发生和生物学作用. *植物学通报*, 2002, 19(6): 756 ~ 762. Yu Y H, Bin J H. Production and biological role of root border cells (In Chinese). *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19 (6): 756 ~ 762
- [10] Tamás L, Budkovás S, Huttová J, *et al.* Aluminum-induced cell death of barley root border cells is correlated with peroxidase- and oxalate oxidase-mediated hydrogen peroxide production. *Plant Cell Rep.*, 2005, 24: 189 ~ 194
- [11] 喻敏, 崔志新, 温海祥, 等. 根际新发现的一类活细胞群—根边缘细胞. *华中农业大学学报*, 2004, 23(2): 275 ~ 280. Yu M, Cui Z X, Wen H X, *et al.* Root border cells—A recently defined population of alive cells in rhizosphere (In Chinese). *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2004, 23(2): 275 ~ 280
- [12] 蔡妙珍, 刘鹏, 徐根娣, 等.  $Al^{3+}$ 对荞麦离体根边缘细胞的作用. *江苏大学学报(自然科学版)*, 2006, 27(4): 295 ~ 298. Cai M Z, Liu P, Xu G D, *et al.* Effects of  $Al^{3+}$  toxicity on root border cells in vitro of buckwheat (In Chinese). *Journal of Jiangsu University (Natural Science Edition)*, 2006, 27(4): 295 ~ 298
- [13] Zhu M Y, Ahn S J, Matsumoto H. Inhibition of growth and development of root border cells in wheat by Al. *Physiol. Plant*, 2003, 117: 359 ~ 367
- [14] Foy C D. The physiology of metal toxicity in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1978, 29: 511 ~ 566
- [15] Ma J F, Hiradate S. Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum Moench*). *Planta*, 2000, 211: 355 ~ 360
- [16] Pöschner C, Lugany M, Barceló J. Short-term effects of pH and aluminum on mineral nutrition in maize varieties differing in proton and aluminum tolerance. *Journal of Plant Nutrition*, 1995, 18: 1 495 ~ 1 507
- [17] Ikegawa H, Yamamoto Y, Matsumoto H. Cell death caused by a combination of aluminum and iron in cultured tobacco cell. *Physiol. Plant*, 1998, 104: 474 ~ 478
- [18] Goldberg R, Pierron M, Durand L, *et al.* *In vitro* and *in situ* properties of cell wall pectinmethylesterases from mung bean hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 1992, 43: 41 ~ 46
- [19] Foy C D. Plant adaption to acid, aluminum-toxic soils. *Commun. Soil Sci. Plant Ann.*, 1988, 19: 959 ~ 987
- [20] Deiana S, Gessa C, Palma A, *et al.* Influence of organic acids exuded by plants on the interaction of copper with the polysaccharidic components of the root mucilages. *Organic Geochemistry*, 2003, 34: 651 ~ 660
- [21] Miyasaka S C, Hawes M C. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiol.*, 2001, 125: 1 978 ~ 1 987
- [22] Horst W J, Marschner H. Mucilage protects roots from aluminum injury. *Z. Pflanzenphysiol*, 1982, 105: 435 ~ 444
- [23] Graham R D. Absorption of copper by plant roots. *In: Loneragan J F, Robson A D, Graham R D. eds. Copper in Soils and Plants. Sidney, Australia: Academic Press, 1981. 141 ~ 160*
- [24] Morel J L, Mench M, Guckert A. Measurement of  $Pb^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$  and  $Cd^{2+}$  binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays L.*) roots. *Biol. Fert. Soils*, 1986, 2: 29 ~ 34

## INTERACTIONS BETWEEN LOW pH AND ALUMINUM TOXICITY ON CHARACTERISTICS OF ROOT BORDER CELLS OF BUCKWHEAT

Wu Shaohui Cai Miaozhen<sup>†</sup> Liu Peng Xu Gendi Zhu Meihong

(College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

**Abstract** Plant roots release a large number of border cells into the rhizosphere, which act as a chemical, physical and biological interface between roots and their surrounding environment. Interactive effects of low pH and aluminum toxicity on root growth and border cell characteristics were studied. Buckwheat was grown in aeroponic culture for 12 h with Al supply varying from 0, 50 to 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , and solution pH from 3.5, 4.5 to 5.5. Root elongation, border cell viability and mucilage layer of the plant were measured. With Al concentration increasing to 50  $\mu\text{mol L}^{-1}$  and 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  root elongation decreased by 18.6% and 31.9% at pH 3.5, by 18.9% and 26.8% at pH 4.5, and by 8.5% both at pH 5.5. The effect remained almost the same whether the plant was treated for 12 or 24 hours. With pH value decreasing to 3.5, border cell viability decreased by as much as 28.6%, but the mucilage layer was not much affected. Al treatment at 100  $\mu\text{mol L}^{-1}$  significantly induced a thicker mucilage layer around border cells, about 64.6% thicker. Decreasing pH exacerbated the effect of aluminum toxicity on root growth and border cell characteristics. Lowest activity of border cells and the thickest mucilage occurred under the treatment of pH 3.5 and 100  $\mu\text{mol L}^{-1} Al^{3+}$ , which indicated great significant interaction between pH and  $Al^{3+}$ . The results suggest that low pH and aluminum toxicity act jointly impair border cells, and the resultant mucilage layer around border cells plays a role of shield against Al damage.

**Key words** Buckwheat; Aluminum toxicity; Low pH; Border cells; Mucilage