

## 植物根边缘细胞的抗逆性研究进展

李荣峰<sup>1,2</sup>, 蔡妙珍<sup>1</sup>, 刘鹏<sup>1\*</sup>, 梁和<sup>2</sup>, 徐根娣<sup>1</sup>

(1. 浙江师范大学植物学实验室, 浙江金华 321004; 2. 广西大学农学院, 南宁 530005)

**摘要:** 综述了近几年来国内外有关植物根边缘细胞抗逆性方面的研究, 重点概述植物根边缘细胞对生物与非生物胁迫的响应及其相应的抗性机理。在生物胁迫下, 边缘细胞能吸引和固定病原根结线虫, 排斥或约束致病性细菌, 可作为真菌感染的假目标, 减少或避免各种病原菌对根尖的伤害。在非生物胁迫下, 边缘细胞通过分泌粘液、诱导 ROS 产生刺激细胞死亡以抵抗铝毒, 并通过其数量的改变来调节高温、高浓度 CO<sub>2</sub> 等多种生理反应。最后在当前植物根边缘细胞研究的基础上, 提出了今后的研究方向。

**关键词:** 边缘细胞; 生物胁迫; 非生物胁迫; 响应; 抗性机理

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2007)03-0497-06

## The stress response and resistance of root border cells in plants

LI Rong-Feng<sup>1,2</sup>, CAI Miao-Zhen<sup>1</sup>, LIU Peng<sup>1\*</sup>, LIANG He<sup>2</sup>, XU Gen-Di<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Botany, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China;

2. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China)

**Abstract:** The research progresses of stress resistance on root border cells in plant recently were summarized. This paper briefly concentrated on the response of root border cells to biotic and abiotic stress and the resistance mechanisms. When the root grow in biotic stress conditions, the root border cells which adhere to root cap meristem, can rapidly attract and fix pathogenic root-knot nematodes, also can exclude or restrain nosogenous bacteria and act as a feigned target of fungi infection. So that can reduce or avoid the harm of various pathogenic bacteria and fungi to the root tip. When the root grow in abiotic stress conditions, root border cells involve in production of root exudates and secrete mucilage, sense and transmit environmental signals, synthesize and secrete small molecules and macromolecules. They can induce the production of reactive oxygen species (ROS) during Al stress, which can stimulate programmed cell death (PCD) to resist aluminum toxin. Their role in the protection of root tips against Al toxicity is to chelate Al<sup>3+</sup> in their dead cell body. Finally, root border cells can still through the change of its number regulate multiple abiotic stress, such as high temperature, high CO<sub>2</sub> concentration and so on.

**Key words:** border cells; biotic stress; abiotic stress; response; resistance mechanism

边缘细胞(root border cells, 简称 BC)是从根冠表皮游离出来并聚集在根尖周围的一群特殊细胞。当前, 关于边缘细胞形成和释放的调控机制以及在提高植物抗逆性, 尤其是抗铝毒方面的研究, 已成为目前植物学研究领域的新热点之一。

在逆境条件(如病害、铝毒、高温等)下, 边缘细胞能通过改变基因表达, 迅速向胞外释放花色素苷、抗生素、特异性酶类、糖类等化学物质来抑制或促进根际周围的细菌、真菌、病毒、线虫、寄生虫、昆虫、螨等的生长, 或中和根际周围一些有毒化学物质(如铝

收稿日期: 2006-06-20 修回日期: 2006-12-18

基金项目: 国家自然科学基金(30540056); 浙江省自然科学基金(303461, 304185, 504135)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30540056); Natural Science Foundation of Zhejiang(303461, 304185, 504135)]

作者简介: 李荣峰(1980-), 女, 广西桂林人, 硕士研究生, 植物学专业, 主要从事植物生理生态研究工作。

\* 通讯作者(Author for correspondence)

毒等)(Hawes 等,1998,2000;Pan 等,2002a),调节根部生态环境,在抵抗环境胁迫造成的根尖伤害中起着多种防御和保护功能。边缘细胞从根尖脱离后,能够自主进行新陈代谢,即能单个生存,并在遭受逆境时向外分泌粘液层,形成一个独立的胞际空间,同时边缘细胞的粘液层也是一个很重要的屏障,在某些物种中能防止或减少铝的吸收(Miyasaka 等,2001)。这在植物与根际土壤的相互作用中起很重要的作用,是一个值得深入探讨的研究领域。前人系统综述了有关边缘细胞的特征、发育、调控机制及生物学作用(Hawes 等,1998,2000;Pan 等,2002b;禹艳红等,2002;徐根娣等,2004;喻敏等,2004)。本文重点介绍植物根边缘细胞对生物与非生物胁迫的响应及其抗性机理,同时分析存在的问题及将来可能的突破点。

## 1 边缘细胞的生物学功能

边缘细胞起源于根冠分生组织的有丝分裂,经过一系列的不同发育时期,包括淀粉合成期、重力感受期、粘液分泌期等,最后在根冠外围形成细胞层,其产生和命运受到内源和外界环境因素的严格调控(Hawes 等,1992,1998,2000)许多环境因子如线虫、病菌、真菌、温度、CO<sub>2</sub> 和铝毒等都直接或间接地影响着边缘细胞的产生(Pan 等,2002a;Hawes 等,1987,1996;Zhao 等,2000a,b)。目前,边缘细胞的生物学功能已成为植物学和遗传学的研究热点之一(马伯军等,2003)。

传统观点认为边缘细胞只是根系的结构和功能组成部分,仅在根冠穿越土壤时起润滑作用,没有生命力。现在的观点是边缘细胞不仅具有生命力(90%以上有活性),而且有一套自己的 mRNA 和蛋白质合成系统(Hawes 等,2000;Brigham 等,1995)。并通过特异性合成快速分泌一系列具有生物活性的化学物质来抑制或促进根际周围微生物的生长,确立根际群落以及调节根际生态环境。总括起来约有以下作用:(1)能合成并对外分泌一系列具有生物活性的化学物质,诱导和控制根部周围微生物的生长,抑制病原菌的侵入,中和根际周围有毒物质(Hawes 等,1990a,1996,1998,2000;Zhu 等,2003);(2)边缘细胞可在根冠周围形成一种低摩擦的套管(sleeve),减少土壤粒子与根冠表面的摩擦,降低根系机械阻力和渗透阻力,保护根尖(Iijima

等,2003a,b;Bengough 等,2005);(3)通过对土壤微生物的特异识别及边缘细胞数量的调节,在根系周围建立一个稳定平衡的根际生态系统,调节根尖生长时的外部环境等(Hawes 等,1983,1992,2000)。

## 2 生物胁迫下边缘细胞的作用和抗性机理

植物根际受到病原菌侵害时,边缘细胞最具特色的性质包括对土著性微生物的识别和反应(Hawes 等,1992,1998),植物从根尖程序性释放边缘细胞(Hawes 等,1990b),同时边缘细胞又能合成并释放各种类型的低分子量蛋白质,为细胞外环境提供稳定的 C 素营养,从而促进有益微生物的生长,抑制病原微生物的生长(Hawes 等,1992,1998;Brigham 等,1995;Griffin 等,1976;Gochnauer 等,1990)。

### 2.1 抗病原真菌

边缘细胞对真菌的反应是形成防御性结构(Sherwood,1987),并作为真菌感染的假目标避免其对根尖的伤害。Zhu 等(1997)发现,边缘细胞能吸引真菌、游离孢子、构造防御体系、诱导病原菌及共生菌所必需的微生物基因表达。在豌豆(*Pisum sativum*)幼苗与致病性真菌的孢子共培养时,24 h 内根尖后部区域的生长发育就几乎全部受阻。取下共生培养基上生长正常的根尖进行观察,发现其外面有一层白色的由活跃的菌丝和成千上万被酶解的边缘细胞所形成的“套膜(mantle)”结构,就是这层结构使根尖内部在几天内保持无菌状态,这与正常生长不受侵染的根尖状态一样(Hawes 等,2000),从而使边缘细胞好像真菌感染的假目标,吸引了真菌的注意力,避免其对根尖顶端分生组织区域造成伤害。Sherwood 等(1987)在玉米(*Zea mays*)研究中发现,边缘细胞在缺乏其他外源营养物质的条件下,能形成保卫结构抵制生毛盘孢(*Colletotrichum graminicola*)菌丝的侵染;而在某些情况下,边缘细胞又能特异地结合真菌。棉花(*Gossypium herbaceum*)的边缘细胞能迅速聚集宽雄腐霉(*Pythium dissotocum*)的孢子,且在几分钟内,这些孢子就能利用边缘细胞的养分并活化增生(Goldberg 等,1989)。同时,黄瓜(*Cucumis sativus*)的边缘细胞共培养对串珠状腐霉(*Pythium catenulatum*)的孢子也有类似效应。另外,当用棉花的边缘细胞与链状腐霉(*P. catenulatum*)共培养时,该边缘细胞也能控制这种真菌的生长和表达,使

共生菌不能活动、繁殖、增生(Goldberg 等, 1989; 禹艳红等, 2002)。

## 2.2 抗根结线虫

边缘细胞可吸引并固定致病性线虫从而避免真菌对根尖的侵染, 同时也能作为线虫的诱饵, 有效地降低线虫对根的伤害(Peters 等, 1988)。将已移走边缘细胞的豌豆根放入含有线虫的琼脂水溶液中, 线虫不会聚集到根尖; 若将有边缘细胞的根放到同样的溶液中, 会发现线虫迅速聚集到根尖周围并停止活动, 身体变得僵硬, 形如死状, 但边缘细胞不能杀死线虫, 它只能麻醉线虫, 30 min 后, 线虫又开始活动(Zhao 等, 2000a; 徐根娣等, 2004)。线虫活性丧失是根分泌物中一些热稳定的、有极性的组分所致。线虫的活动抑制是可恢复的, 在线虫活性恢复期间, 根尖仍以 1 mm/h 的速度生长。等线虫“醒”过来, 侵染部位是根尖后部的区域, 这部分区域已有足够的防御能力(如过敏性死亡)去抵抗线虫的侵染(Hawes 等, 2000; 禹艳红等, 2002), 以致受侵染的总是那些从根尖上脱落下来的边缘细胞。边缘细胞吸引和固定线虫在一定程度上保护了根冠分生组织, 使其免遭线虫感染。

## 2.3 抗病原细菌

边缘细胞分泌的粘液可排斥或约束致病性细菌(Hawes 等, 1987)、控制共生固氮细菌的生长和基因表达(Zhu 等, 1997; Peters 等, 1988), 减少其对根尖的危害。病原菌(大肠杆菌除外)与豆类或谷类植物的边缘细胞共培养时, 细胞周围就会产生一层粘液以驱避细菌(Hawes 等, 1987), 从而使根尖维持一个稳定的生态系统, 在不受干扰的情况下继续生长。同时, 边缘细胞能有选择性地吸引、排斥和向细菌性病原菌提供生长所需, 暗示边缘细胞通过程序性释放生物活性化学物质, 调节根际微生物群体的生长和基因表达, 从而达到控制根际微生态的作用(Hawes 等, 1996; Zhu 等, 2003; Sherwood, 1987)。

# 3 非生物胁迫下边缘细胞的作用和抗性机理

## 3.1 边缘细胞对铝毒的抵御

3.1.1 分泌粘液抵抗铝毒 植物在生长过程中, 根系可向生长介质中分泌质子、释放无机离子和溢泌大量的有机物质。这些物质和根组织脱落物一起统称为根系分泌物(root exudates)。在土壤逆境条件

下, 植物可通过改变根系分泌物的种类和数量来适应环境胁迫。与铝胁迫有关的植物根系分泌物主要有: 有机酸、酚类化合物、根尖粘胶、磷酸、多肽等物质, 而其中的植物根尖粘胶就是根系边缘细胞代谢产生的成千上万的代谢物的群体, 是复杂的生物混合物(张丽梅等, 2005)。植物从根尖程序性释放边缘细胞, 边缘细胞从根尖分离后, 则向外面分泌一系列化学物质, 包被在边缘细胞的外侧, 形成一个独立的区域, 人们把这些分泌物称为边缘细胞的粘液层, 主要是糖类、小分子蛋白、氨基酸、花色素苷、酚类及类黄酮抗生素、过氧化物酶、半乳糖苷酶以及边缘细胞游离过程中产生的一些细胞壁降解物(Hawes 等, 1998)。这些分泌液在抵抗铝毒保护根尖上起着不可替代的作用, 现已在小麦(*Triticum aestivum*)、玉米、菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)、豌豆、木豆(*Cajanus cajan*)、水稻(*Oryza sativa*)、绿豆(*Phaseolus radiatus*)、番茄(*Lycopersicon lycopersicum*)、红豇豆(*Vigna unguiculata* ssp. *sesquipedalis*)和大豆(*Glycine max*)等植物根边缘细胞中发现其分泌液在铝和抗铝毒上起重要作用(冯英明等, 2005; 黎晓峰等, 2005; 戚伟刚等, 2006; 周楠等, 2006; 蔡文春等, 2006; 杜幸等, 2006; 孙达雨等, 2006; 蔡妙珍等, 2007)。虽然有关这些分泌物的分泌机制目前还不清楚, 但人们已发现这些分泌物可能以某种方式影响铝对植物的毒害作用(张丽梅等, 2005)。

植物根尖外围边缘细胞及其粘液层保护和减轻根尖铝毒的作用机制可能有以下几方面: 首先, 在铝胁迫下, 边缘细胞分泌并合成的粘液层能形成一个根系的外围环境, 在这个区域内可暂时保证根尖及顶端分生区不受外界胁迫的伤害(Miyasaka 等, 2001); 然后, 由顶端分生组织区产生的伸长细胞不断把根尖推入到这个暂时无危险的环境, 从而使根尖能正常的生长发育(禹艳红等, 2002)。其次, 边缘细胞在对抗铝毒过程中能吸收和分泌糖类(如葡萄糖-C、多聚糖)及有机酸等, 其粘液中的多聚糖可和铝结合成紧密的、无毒性的复合物, 粘液的液滴还能积累根尖分泌的有机酸, 和铝形成毒性较低的有机酸-铝络合物, 起到螯合铝而使之静止固定的作用, 从而阻止  $Al^{3+}$  进入根部组织而进一步危害植物(Miyasaka 等, 2001; Bengough 等, 2005; Stubbs 等, 2004; 黎晓峰等, 2002)。另外, Li 等(2000)证实了玉米根冠细胞和边缘细胞分泌液中的柠檬酸盐可使结合在玉米根部粘液上的铝脱落。就大麦(*Hor-*

*deum vulgare*)而言,在低浓度铝处理或较高浓度铝短时间(<8 h)处理下,边缘细胞及其粘液对根尖分生组织和根冠分生组织具有一定的保护功能,即起到阻止铝与分生组织接触的屏障作用,原因可能与边缘细胞粘液中 含有糖醛酸(uronic acids)有关,因为糖醛酸中的羧基能与铝牢固地结合,也可能是粘液中的糖醛酸羧基已被铝所饱和,铝一旦与粘液中的糖醛酸结合,则对植物细胞没有毒害(Li, 2000; Morel 等, 1986; 潘建伟, 2002)。可见,粘液中的糖醛酸含量高低决定了边缘细胞在保护根尖免受铝毒中的贡献大小。但也有研究者认为,由于边缘细胞粘液产物的复杂性,且容易受培养介质的影响,难以完全正确评价各组分的抗铝作用。

3.1.2 产生活性氧,诱导细胞程序性死亡以抵抗铝毒 铝毒诱导细胞死亡的机制现已成为研究热点,各种环境胁迫均会导致活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生(Kochian, 1995; Delhaize 等, 1995; Rengel, 1996),如超氧阴离子( $O_2^- \cdot$ )、过氧化氢( $H_2O_2$ )、羟基自由基( $\cdot OH$ )、单线态氧( $^1O_2$ )和超氧阴离子共轭酸( $\cdot HO_2$ )等。铝毒能诱导动植物细胞产生活性氧,并激活一些氧化酶的活性,再由 ROS 诱导细胞死亡(Levine 等, 1994; Meyer 等, 1993; Yamamoto 等, 2003)。低浓度的 ROS 能提高植物细胞的抗氧化防御机制,从而清除活性氧,使细胞不受伤害。但毒性很强的羟基自由基可以氧化植物细胞内的所有生物分子,使细胞受害甚至死亡。边缘细胞很可能是通过分泌草酸氧化酶和过氧化物酶,随后刺激  $H_2O_2$  等活性氧(ROS)的产生,再由 ROS 作为信号分子激发细胞程序性死亡的信号,加快边缘细胞的死亡,再在体内通过死亡细胞螯合铝来使根尖抵抗铝毒的危害(Tamas 等, 2005)。也可能是由于 ROS 的产生,引起膜脂过氧化,膜透性增大,细胞内容物大量外渗,细胞发生死亡。铝胁迫下大量死边缘细胞的存在,也证明了  $H_2O_2$  在信号转导过程中导致细胞氧化破裂所起的作用。另一方面,在低铝浓度处理后,加速根尖周围边缘细胞中  $H_2O_2$  的产生,  $H_2O_2$  可直接作为一种信号分子刺激根抗氧化的防御系统,且低浓度 ROS 也能提高植物细胞的抗氧化防御机制,从而清除 ROS,使植物根尖细胞不受伤害。

3.1.3 其它抗铝毒途径 边缘细胞的细胞壁果胶甲基化程度在抗铝毒中也起重要作用。由于细胞壁的注水孔排列着负电荷,细胞壁是  $Al^{3+}$  的结合位点和

固着位点,可以阻止  $Al^{3+}$  结合或进入共质体,果胶甲基化程度高会导致其阳离子交换量降低,结合在果胶质中的铝较少,从而减少铝毒害。另一方面,通过果胶去甲基可使细胞壁的果胶层降解,边缘细胞及其粘液使根分泌的柠檬酸盐增多(Pellet 等, 1995; 徐根娣等, 2004),也会阻止铝结合到根冠或根部。

### 3.2 边缘细胞对温度胁迫的抵御

温度是植物根生长的重要影响因子。低温胁迫可诱导边缘细胞产生如草酸氧化酶、过氧化氢酶等活性氧清除剂活性和含量的提高,以清除植物体内由于环境胁迫所产生的活性氧自由基,从而避免活性氧自由基对植株的伤害(Tamas 等, 2005)。高温胁迫下,由于边缘细胞对温度不敏感,因而对极端温度有延缓或阻止的功能,使根尖在短期内避免受伤。马伯军等(2005)在大豆边缘细胞的研究中发现,与  $25\text{ }^\circ\text{C}$ 、 $35\text{ }^\circ\text{C}$  相比,  $15\text{ }^\circ\text{C}$  低温更容易对初生根生长及边缘细胞的发育产生胁迫作用,  $35\text{ }^\circ\text{C}$  高温可打破根冠分生组织与根尖分生组织的联系,切断根边缘细胞发育与根伸长之间的信号联系,使各自的有丝分裂处于独立调控状态(潘建伟, 2002; 马伯军等, 2005)。同时,提出边缘细胞抵抗温度胁迫的两个可能机理:(1)高温条件下,大豆种子增加根冠周围的边缘细胞数量,进而增加了边缘细胞分泌的粘液量,产生隔热作用从而起到保护根尖的作用;(2)高温条件下,可能有利于根周围某些生物体的生长发育或增强其新陈代谢,促使根冠释放出更多的边缘细胞,更好地发挥其生物学防御功能。

### 3.3 边缘细胞对高浓度 $CO_2$ 胁迫的抵御

高浓度的  $CO_2$  能够刺激根冠分生组织产生边缘细胞,这可能是由于边缘细胞通过改变外界 pH 值来影响边缘细胞的生成(Cuerl 等, 1986)。Zhao 等(2000b)在豌豆根边缘细胞的研究中发现,在主根出现期间,高浓度  $CO_2$  会抑制根生长和边缘细胞脱落,小区域的增加豌豆根际的  $CO_2$  浓度,边缘细胞的数量会增加到正常情况下的两倍。而用苜蓿(*Medicago sativa*)进行同样处理,边缘细胞对  $CO_2$  浓度变化不敏感。当植株浸在水中时,高浓度  $CO_2$  促进边缘细胞数量的增加可能仅在调控亚微植物群上起作用(Pan 等, 2002b)。

## 4 展望

如上所述,边缘细胞在生物与非生物胁迫中的

抗性作用及其相应的机理,正不断地从各个方面得以证实。随着边缘细胞研究的不断深入,有望在以下几方面取得突破性的进展:(1)从分子和遗传水平上了解果胶甲基酯酶(pectin methyl lesterase)在边缘细胞发育和游离过程中所起的作用;(2)边缘细胞是通过什么机制来抑制根冠分生组织的活性,来自边缘细胞植株的再生能否用于作物抗逆性基因工程,以及边缘细胞的耐铝机制是否与不同物种个体植株的耐铝机制相同;(3)边缘细胞发生程序性死亡以及如何从细胞程序性死亡方面来研究边缘细胞的抗逆性;(4)边缘细胞在根冠外围形成的自由套管(sleeve)如何通过稳定的土壤细菌影响根尖的生长;(5)边缘细胞发生的调节机制是否为多因子多水平的互作。

### 参考文献:

- Bengough AG, Barlowa PW, Cooke DEL, et al. 2005. Root border cells in plant-soil interactions[J]. *Environment*, 160—161
- Brigham LA, Woo HH, Hawes MC. 1995. Differential expression of proteins and mRNAs from border cells and root tips of pea [J]. *Plant Physiol*, 109, 457—463
- Cai WC(蔡文春), Liu P(刘鹏), Xu GD(徐根娣), et al. 2006. Effect of aluminum stress on root border cells of mung bean(铝胁迫对绿豆根边缘细胞的影响)[J]. *Hubei Agric Sci(湖北农业科学)*, 45(2): 180—183
- Cai MZ(蔡妙珍), Liu P(刘鹏), Xu GD(徐根娣), et al. 2007. Response of root border cells to  $Al^{3+}$  toxicity in soybean(大豆根缘细胞对  $Al^{3+}$  毒害的响应)[J]. *Sci Agric Sin(中国农业科学)*, 40(2): 271—276
- Cuerl EA, Truelove B. 1986. The rhizosphere [M]. Berlin: Springer-Verlag
- Hawes M C. 1983.
- Delhaize E, Ryan PR. 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants[J]. *Plant Physiol*, 107, 315—321
- Du X(杜幸), Liu P(刘鹏), Xu GD(徐根娣), et al. 2006. Response of root border cell in red cowpea to aluminum stress(红豇豆根缘细胞对铝胁迫的响应)[J]. *Plant Nutri Fert Sci(植物营养与肥料学报)*, 12(5): 727—726
- Feng YM(冯英明), Yu M(喻敏), Wen HY(温海洋), et al. 2005. Influence of Al on cell viability and mucilage of root border cells of pea(*Pisum sativum*) (铝对豌豆根边缘细胞存活率和粘胶层厚度的影响)[J]. *Ecol Environ(生态环境)*, 14(5): 695—699
- Qi WG(戚伟刚), Liu P(刘鹏), Xu GD(徐根娣), et al. 2006. Aluminum toxicity to root cell of rice(铝毒对水稻边缘细胞的影响)[J]. *J Henan Agric Sci(河南农业科学)*, (3): 22—24
- Gochnauer MB, Sealey LJ, McCulley ME. 1990. Do detached root cap cells influence bacteria associated with maize roots[J]. *Plant Cell Environ*, 13, 793—801
- Goldberg N, Hawes MC, Stanghellini M. 1989. Specific attraction and infection of cotton root cap cells by zoospores of *Pythium dissotocum*[J]. *Can J Bot*, 67, 1 760—1 767
- Griffin GJ, Hale MG, Shay FJ. 1976. Nature and quantity of sloughed organic matter produced by roots of axenic peanut plants[J]. *Soil Biol Biochem*, 8, 29—32
- Hawes MC. 1990. Sloughed root cap cells; a regulator of microbial populations in the rhizosphere[J]. *Plant Soil*, 129, 19—27
- Hawes MC, Lin HJ. 1990. Correlation of pectolytic enzyme activity with the programmed release of cells from root caps of pea[J]. *Plant Physiol*, 94, 1 855—1 859
- Hawes MC, Pueppke SG. 1987. Correlation between binding of *Agrobacterium tumefaciens* by root cap cells and susceptibility of plants to crown gall[J]. *Plant Cell Rep*, 6, 287—290
- Hawes MC, Brigham LA. 1992. Impact of root border cells on microbial populations in the rhizosphere[J]. *Adv Plant Pathol*, 8, 119—148
- Hawes MC, Brigham LA, Woo HH, et al. 1996. Root border cells [J]. *Biol Plant-Microbe Interact*, 8, 509—514
- Hawes MC, Brigham LA, Wen F, et al. 1998. Function of root border cells in plant health; pioneers in the rhizosphere[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 36, 311—327
- Hawes MC, Gunawardena U, Miyasaka SC, et al. 2000. The role of root border cells in plant defense[J]. *Trends Plant Sci*, 5 (3): 128—133
- Iijima M, Higuchi T, Barlow BW, et al. 2003a. Root cap removal increases root penetration resistance in maize (*Zea mays*) [J]. *J Exp Bot*, 54, 2 105—2 109
- Iijima M, Peter W. Barlow, et al. 2003b. Root cap structure and cell production rates of maize (*Zea mays*) roots in compacted sand [J]. *New Phytol*, 160, 127—134
- Kochian LV. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 46, 237—260
- Levine A, Tenhaken R, Dixon RA, et al. 1994.  $H_2O_2$  from the oxidative burst or chestrates the plant hypersensitive response [J]. *Cell*, 79, 583—593
- Li XF. 2000. Mucilage strongly binds aluminum but does not prevent roots from aluminum injury in *Zea mays* [J]. *Physiol Plant*, 108, 152—160
- Li XF(黎晓峰), Ma JF(马建锋), Matsumoto H. 2002. Root-cap mucilage binds aluminum and accumulates organic acids in *Zea mays*(玉米根冠粘胶和铝的结合及有机酸累积)[J]. *J Plant Physiol Mol Biol(植物生理与分子生物学学报)*, 28(2): 121—126
- Li XF(黎晓峰), Qin LF(秦丽凤), Li YY(李耀燕), et al. 2005. Genotypic variation of Al-tolerance and corresponded mechanism in different cultivars of pigeon pea (不同木豆品种耐铝性的基因型差异及其机理研究)[J]. *Ecol Environ(生态环境)*, 14 (5): 690—694
- Miyasaka SC, Hawes MC. 2001. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity[J]. *Plant Physiol*, 125, 1 978—1 987
- Ma BJ(马伯军), Pan JW(潘建伟), Gu Q(顾青), et al. 2003. Biological characters of root border cell development in barley (大麦根边缘细胞发育的生物学特性)[J]. *J Plant Physiol Mol Biol(植物生理与分子生物学学报)*, 29(2): 159—164
- Ma BJ(马伯军), Pan JW(潘建伟), Fu ZJ(傅昭娟), et al. 2005.

- Development and influencing factors of soybean root border cell (大豆根边缘细胞的发育及其影响因子)[J]. *Acta Agron Sin* (作物学报), **31**(2):165-169
- Meyer M, Schreck R, Bauerle PA. 1993. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and antioxidants have opposite effects on activation of NF-Kb and AP-1 in intact cells, AP-1 as secondary antioxidant responsive factor[J]. *EMBO J*, **12**:2 005-2 015
- Morel JL, Mench M, Guckert A. 1986. Measurement of Pb<sup>2+</sup>, Cu<sup>2+</sup> and Cd<sup>2+</sup> binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays*) roots[J]. *Biol Fert Soils*, **2**:29-34
- Pan JW, Zhu MY, Chen H, et al. 2002a. Inhibition of cell growth caused by aluminum toxicity results from aluminum-induced cell death in barley suspension cells[J]. *Plant Nutr*, **25**(5):1 063-1 073
- Pan JW, Zhu MY, Peng HZ, et al. 2002b. Development regulation and biological functions of root border cells in higher plants[J]. *Acta Bot Sin*, **44**(1):1-8
- Pan JW(潘建伟). 2002. Biological characters and mechanisms of aluminum toxicity in the root tips and border cells of barley (大麦根尖和边缘细胞铝毒生物学特性和机理研究)[D]. *Zhejiang Univ*(浙江大学), 98-103
- Pellet DM, G Tunes DL, Kochian LV. 1995. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays*) [J]. *Planta*, **196**:788-799
- Peters NK, Long SR. 1988. Alfalfa root exudates and compounds which promote or inhibit induction of *Rhizobium meliloti* nodulation genes[J]. *Plant Physiol*, **88**:396-400
- Rengel Z. 1996. Uptake of aluminum by plant cells[J]. *New Phytol*, **134**:389-406
- Rodger S, Bengough AG, Griffiths BS, et al. 2003. Does the presence of detached root border cells of *Zea mays* alter the activity of the pathogenic nematode *Meloidogyne incognita* [J]. *Phytopathology*, **93**:1 111-1 114
- Sensitivity of isolated about root cap cells and protoplasts to vicorin [J]. *Physiol Plant Pathol*, **22**:65-76
- Sherwood RT. 1987. Papilla formation in corn root cap cells and leaves inoculated with colletotrichum graminicola[J]. *Phytopathology*, **77**:930-934
- Sun DL(孙达丽), Cui JC(崔结晨), Xu GD(徐根娣), et al. 2006. Biological charaturs of fomato root border cell and effect of aluminum on its activity(番茄根边缘细胞生物学特性及铝对其活性的影响)[J]. *Subtrop Plant Sci*(热带植物科学), **35**(2):1-4
- Stubbs VEC, Standing D, Knox O G G, et al. 2004. Root border cells take up and release Glucose-C[J]. *Ann Bot-london*, **93**:221-224
- Tam'as L, Bud'j kov'a S, Huttov'a J, et al. 2005. Aluminum-induced cell death of barley-root border cells is correlated with peroxidase- and oxalate oxidase-mediated hydrogen peroxide production[J]. *Plant Cell Rep*, **24**:189-194
- Xu GD(徐根娣), Liu P(刘鹏), Zhou ZH(周志华). 2004. A progress of studies on development and functions of border cells (植物边缘细胞发育和功能的研究进展)[J]. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2004, **20**(5):28-32
- Yamamoto Y, Kobayashi Y, Devi SR, et al. 2003. Oxidative stress triggered by aluminum in plant roots[J]. *Plant Soil*, **255**:239-243
- Yu YH(禹艳红), Bin JH(宾金华). 2002. Production and biological role of root border cells (根缘细胞的发生和生物学作用) [J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), **19**(6):756-762
- Yu M(喻敏), Cui ZX(崔志新), Wen HX(温海洋), et al. 2004. Root border cells-A recently defined population of alive cells in rhizosphere (根际新发现的一类活细胞群—根边缘细胞)[J]. *J Huazhong Agric Univ*(华中农业大学学报), **23**(2):275-280
- Zhang LM(张丽梅), He LY(贺立源), Li JS(李建生). 2005. Root exudates detoxification of Aluminium plant(植物根系解铝毒分泌物)[J]. *J Guizhou Agric Sci*(贵州农业科学), **33**(3):88-90
- Zhao X, Schmitt M, Hawes MC. 2000a. Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior[J]. *Nematology*, **90**:1 239-1 245
- Zhao X. 2000b. Stimulation of border cell production in response to increased CO<sub>2</sub> levels[J]. *Plant Physiol*, **122**:181-188
- Zhou N(周楠), Chen WR(陈文荣), Liu P(刘鹏), et al. 2006. Biological characterictic and the response to aluminum toxicity of cucumber border cell(黄瓜根边缘细胞生物学特性及其对铝的响应)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **33**(5):1 117-1 120
- Zhu MY, Ahn S, Matsumoto H. 2003. Inhibition of growth and development of root border cells in wheat by Al[J]. *Physiol Plant*, **117**:359-367
- Zhu Y, Pierson LS, Hawes MC. 1997. Induction of microbial genes for pathogenesis and symbiosis by chemicals from root border cells[J]. *Plant Physiol*, **115**:1 691-1 698

(上接第 481 页 Continue from page 481)

- Bot Yunnan*(云南植物研究), **12**(1):67-74
- Zhu H(朱华), Wang H(王洪), Li BG(李保贵), et al. 1998. Species diversity of primary tropical rain forest of South Yunnan of China with special reference to sampling area(滇南热带雨林物种多样性的取样面积探讨)[J]. *Biodiversity Sci*(生物多样性), **6**(4):241-247
- Zhu H(朱华), Wang H(王洪), Li BG(李保贵). 2004. Plant diversity and physiognomy of a tropical montane rain forest in Mengsong, Southern Yunnan, China(滇南勐宋热带山地雨林的物种多样性与生态学特征)[J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **28**(3):351-360
- Zhu H(朱华). 2005. Reclassification of monsoon tropical forests in southern Yunnan, SW China (滇南热带季雨林的一些问题讨论) [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **29**(1):170-174
- Zhu H. 1998. The structure, species composition and diversity of the limestone vegetation in Xishuangbanna, SW China[J]. *Gardens, Bull Singapore*, **50**:5-30