

## 研究报告 Original Papers

## 真盐生植物盐地碱蓬根系边缘细胞在耐盐中的作用初探

冯中涛, 王殿, 袁芳, 陈敏, 王宝山\*

山东师范大学生命科学学院逆境植物重点实验室, 济南250014

**摘要:** 以黄河三角洲潮间带盐地碱蓬种子生成的幼苗为材料, 研究了NaCl胁迫对盐地碱蓬生长与根系边缘细胞的影响。盐地碱蓬的第一个边缘细胞几乎与根尖同步产生, 当根长达到13 mm时, 边缘细胞数目达到最大值。NaCl胁迫抑制边缘细胞的活性, 但低浓度的NaCl处理增加边缘细胞的数目。低浓度NaCl处理时果胶甲基酯酶(PME)的活性比对照有明显增加, 超氧化物歧化酶(SOD)活性随着NaCl浓度的增加呈现先上升后下降的趋势, 低浓度NaCl可以增加盐地碱蓬根内过氧化氢酶(CAT)的活性, NaCl处理时间和处理浓度都对过氧化物酶(POD)活性的影响不明显。这些结果表明, 盐地碱蓬至少部分通过增加调控活性氧(ROS)水平增加PME活性及根系边缘细胞数目来抵抗NaCl胁迫。

**关键词:** NaCl胁迫; 盐地碱蓬; 根边缘细胞; 抗氧化酶活性; 耐盐性

## Preliminary Study on the Role of Root Border Cells in Salt Tolerance of Euhalophyte *Suaeda salsa* L.

FENG Zhong-Tao, WANG Dian, YUAN Fang, CHEN Min, WANG Bao-Shan\*

Key Laboratory of Plant Stress Research, College of Life Sciences, Shandong Normal University, Jinan 250014, China

**Abstract:** The seedlings generated from the seeds of *Suaeda salsa* L. from intertidal zones of Yellow River Delta were used to examine the effect of NaCl stress on the growth, number and activity of the root border cells (BC). The primal border cells occurred nearly synchronously with primary root tip of *S. salsa*. The number of root border cells reached maximum value when root length reached 13 mm. Activity of BC was inhibited by NaCl stress. However, low concentration of NaCl treatment (200–400 mmol·L<sup>-1</sup>) significantly increased the number of BC, high concentration of NaCl decreased the BC number. Similar to the number of BC, activity of pectin methylesterase (PME) under low concentration of NaCl increased but declined under high concentration of NaCl. Interestingly, activities of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) were also increased by low concentration of NaCl treatment, but inhibited by high concentration of NaCl. NaCl stress did not affect peroxidase activity. These results suggest that *S. salsa* adapts to high salinity partly via regulating ROS level to increase of the number of BC and activity of PME.

**Key words:** NaCl stress; *Suaeda salsa* L.; root border cells; activity of antioxidant enzymes; salt tolerance

根边缘细胞(root border cells, 简称BC)是一群分布在根尖周围的具有特殊功能的细胞, 它们来源于根冠分生组织(Pan等2002b), 根冠分生组织通过有丝分裂产生边缘细胞的过程受到外界环境和内源因素的严格调控(Hawes等2000, 1998)。许多环境因子如CO<sub>2</sub>、温度、铝毒和病菌、真菌等都直接或间接地影响边缘细胞的产生(Pan等2002a; Zhao 2000a, b; Hawes和Pueppke 1987)。

边缘细胞在土壤和根冠表面之间形成一个生物的、化学的、物理的内表面, 是土壤和根冠表面的“界限”(Hawes等1998; Hawes 1990; Hawes和Lin 1990)。长期以来, 人们认为边缘细胞及其黏液仅在根冠穿越土壤时起润滑作用, 研究表明边缘细

胞并不具有润滑作用(Guinel和McCully 1986)。但它们在减少生长中根尖与土壤的摩擦力(Bengough等2006; Iijima等2003a, b; Bengough和McKenzie 1997)、提高土壤团聚体的稳定(Morel等1991, 1987)、从根冠向根尖传递重力信号(Moore等1990)、特异性识别土壤微生物(Knee等2001)等方面起重要的作用。

在逆境条件(如病害、铝毒、高温等)下, 边缘细胞能够通过调控相关基因的表达, 快速向细胞

收稿 2011-08-01 修定 2011-08-22

资助 国家自然科学基金(30870138, 31070158)和国家支撑计划项目(2009BADA7B05)。

\* 通讯作者(E-mail: bswang@sdu.edu.cn; Tel: 0531-86180197)。

外释放特异性酶类、抗生素、糖类、花色素苷等具有生物活性的化学物质来抑制根际周围的线虫、螨、昆虫、细菌、真菌、病毒等的生长(Pan等2002a; Hawes等2000, 1998), 或者减轻 $Al^{3+}$  (Miyasaka和Hawes 2001; Li等2000)和 $Pb^{2+}$ 、 $Cd^{2+}$  (Mench等1987)等离子对植物的毒害效应, 在抵抗环境胁迫造成的伤害中起着重要的保护和防御功能。

关于盐胁迫对植物根系边缘细胞的影响及边缘细胞在耐盐中的作用的研究尚处于起步阶段。NaCl胁迫导致非盐生植物黄瓜根系边缘细胞数目及活性下降, 但根系边缘细胞黏胶层厚度增加, 这些变化能够减轻盐害的原因可能与盐胁迫下活性氧代谢平衡失调有关(乔永旭2011)。相对于黄瓜等非盐生植物, 盐生植物是能够在200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl及以上的环境中完成生活史的植物类群, 50~250 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl促进其生长(Flowers和Colmer 2008)。但盐胁迫下盐生植物根系边缘细胞如何变化? 这些变化与活性氧代谢有何关系及边缘细胞在耐盐中的作用还未见报道。本文以真盐生植物盐地碱蓬为材料, 通过测定NaCl处理下根生长、边缘细胞数目及活性和CAT、POD、SOD活性的变化, 验证盐地碱蓬是否部分通过调控活性氧(ROS)水平增加边缘细胞数目来适应盐渍生境。

## 材料与方法

### 1 材料

盐地碱蓬(*Suaeda salsa* L.)种子采自东营市黄河三角洲滨海潮间带地区。挑取籽粒饱满、大小一致和无病虫害的潮间带盐地碱蓬种子, 以0.1% HgCl<sub>2</sub>消毒10 min, 晾干, 然后播种于铺有一层滤纸和两层无菌湿纱布的培养皿中, 在种子下方再铺一层滤纸, 最后滴加相应浓度(0、200、400、600和800 mmol·L<sup>-1</sup>)的NaCl溶液, 溶液量以上层滤纸湿润, 倾斜时培养皿底部无溶液聚集为宜, 每个培养皿25粒, 于培养箱中培养, 保持相对湿度60%/80% (白天/晚上), 温度: 25 °C/15 °C (白天/晚上), 光照强度为200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

### 2 方法

#### 2.1 种子萌发率测定

种子萌发率的测定按照杨青等(2008)文中的方法稍作改动。将已消毒并冲洗干净的种子置于

铺有滤纸的直径为9 cm的培养皿中进行培养。按照胚根突破种皮0.5 cm记录萌发种子数, 统计NaCl处理6、12、24、36、48和60 h后的种子萌发率。

#### 2.2 胚根长的测定

采用李荣峰等(2007)的方法测定胚根的长度。

#### 2.3 生物量的测定

盐地碱蓬幼苗经不同浓度的NaCl溶液处理后, 小心取出冲洗表面的盐分, 迅速吸干称重, 放入105 °C烘箱中烘烤10 min杀青, 然后在70 °C下烘干至恒重, 温度降至室温后再称重(袁芳等2010)。

#### 2.4 根边缘细胞数目的统计

按照李荣峰等(2008)的方法统计边缘细胞的数目。

#### 2.5 根边缘细胞活性的测定

根边缘细胞活性采用Pan等(2001)的方法测定。

#### 2.6 根冠果胶甲基酯酶(PME)的提取及其活性检测

参考Richard等(1994)的方法提取根冠果胶甲基酯酶(PME)及分析其活性。

#### 2.7 根抗氧化酶活性分析

CAT活性的测定采用Na<sub>2</sub>S<sub>2</sub>O<sub>3</sub>滴定法(张志良等1990); 过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法(Amako等1994); 采用王爱国等(1983)的方法测定超氧化物歧化酶(SOD)的活性。

各实验重复不少于3次, 数据为平均数±SE, 数据分析采用SPSS软件对实验数据进行统计分析并进行t-test。

## 实验结果

### 1 NaCl胁迫对盐地碱蓬种子萌发率的影响

采用1/5Hoagland溶液(对照)和200、400、600、800 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl溶液处理盐地碱蓬种子, 在6、12、18、24、36、48和60 h测定萌发率, 结果如图1所示。随着处理时间的增加, 对照和盐处理的萌发率都增加, 36 h后对照及低浓度的NaCl溶液(200及400 mmol·L<sup>-1</sup>)处理的种子绝大部分已经萌发, 但是, 更高浓度(600及800 mmol·L<sup>-1</sup>)盐处理显著抑制种子萌发, 如800 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理36 h的盐地碱蓬种子萌发率仅为17.4%。

### 2 NaCl胁迫对盐地碱蓬胚根长的影响

如图2, 盐地碱蓬胚根的伸长生长随着NaCl溶

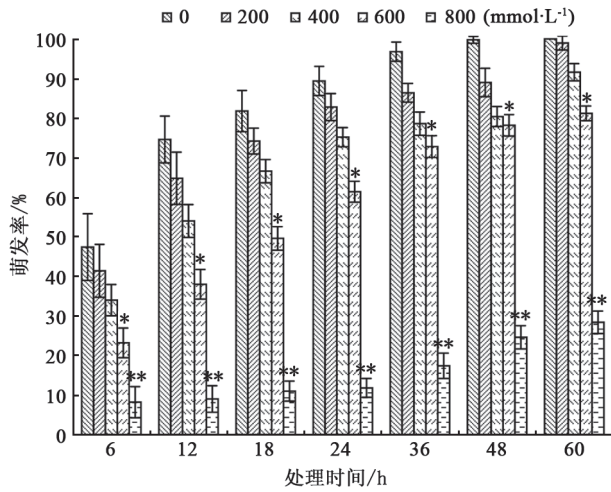


图1 NaCl胁迫对盐地碱蓬种子萌发率的影响  
Fig.1 Effects of NaCl stress on the seed germination rate of *S. salsa*

\*代表利用邓肯式分析在 $P < 0.05$ 水平上差异显著, \*\*代表在 $P < 0.01$ 水平上差异显著, 以下同此。

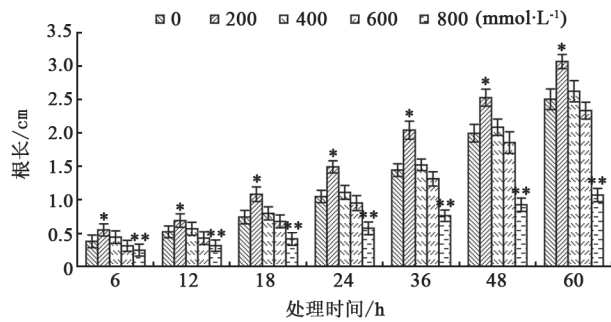


图2 NaCl胁迫对盐地碱蓬胚根长的影响  
Fig.2 Effects of NaCl stress on the root length of *S. salsa*

液浓度的增加呈现先上升后下降的趋势, 而且胚根长度的差异性随着NaCl胁迫时间的延长变大。当NaCl溶液的浓度低于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 不同处理时间都显著促进盐地碱蓬胚根的生长, 但是,  $800 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl溶液处理48 h后, 胚根的伸长已基本停止, 表明高浓度NaCl溶液明显抑制根的生长。

### 3 NaCl胁迫对盐地碱蓬根生物量的影响

与根长相似, 盐地碱蓬根的生物量随着NaCl浓度的增加呈先增加后降低的趋势(图3)。当NaCl浓度低于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 根系鲜重和干重均显著增加, 高浓度NaCl则对根鲜重和干重都有显著的抑制作用,  $800 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理48 h后, 鲜重和干重分别为对照的25%和48%。

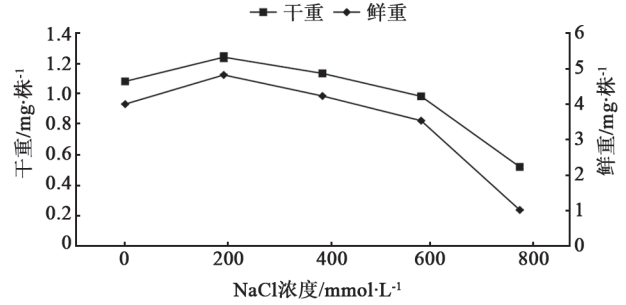


图3 NaCl胁迫2 d对盐地碱蓬根生物量的影响  
Fig.3 Effects of NaCl stress for 2 days on the root biomass of *S. salsa*

### 4 盐地碱蓬边缘细胞的生物学特性

为了确定边缘细胞产生的时间及达到最大数目的根长, 分析了不同根长时边缘细胞数目。当盐地碱蓬种子刚刚萌发时就可发现边缘细胞, 即盐地碱蓬的第一个边缘细胞几乎与根尖同步产生。当根仅为1 mm时, 已能产生约170个BC (图4); 当根生长到10~15 mm时, BC数目达到最大值(约为4 000个)。之后, 随着根的进一步伸长, 边缘细胞数目有所减少, 根伸长到20 mm时, 边缘细胞减少到3 138个, 较最高时减少了25.4%。由此可见, 盐地碱蓬边缘细胞的数目与根的长度在一定根长范围(3~10 mm)内呈正相关。

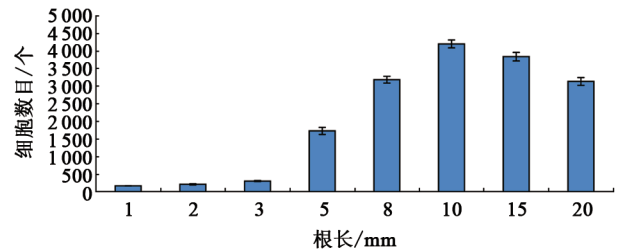


图4 盐地碱蓬不同根长边缘细胞数目的变化  
Fig.4 Change in numbers of border cells at different root length of *S. salsa*

对盐地碱蓬根边缘细胞进行细胞生物学分析, 发现边缘细胞主要分布在根尖1~2 mm处(箭头所指位置)(图5-A)。经过FDA-PI染色10 min以后, 随着离体时间的延长, 边缘细胞逐渐死亡, 呈现出红色的荧光(图5-B), 而活细胞显示绿色的荧光(图5-C)。

### 5 NaCl胁迫对盐地碱蓬根尖边缘细胞数目及活性的影响

如图6-A所示, 当盐地碱蓬受到低浓度的NaCl



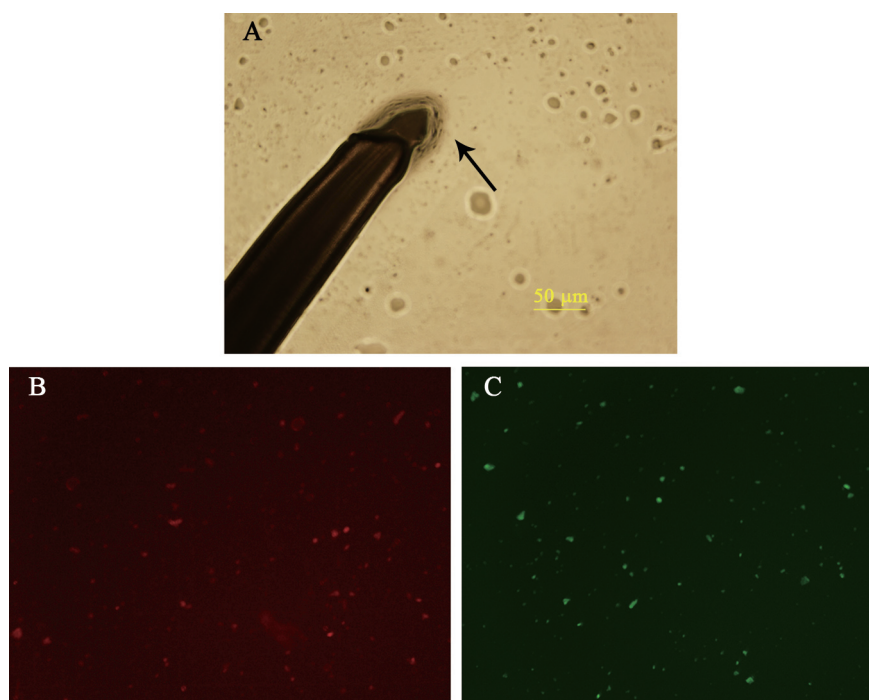


图5 FDA-PI染色的盐地碱蓬根尖边缘细胞

Fig.5 Border cells collected from root tips of *S. salsa* and stained by fluorescein diacetate-propidium iodide (FDA-PI) for 10 minutes

A: 附着于盐地碱蓬根尖的边缘细胞 ( $\times 100$ ); B: 显示红色荧光的死亡的盐地碱蓬边缘细胞 ( $\times 100$ ); C: 显示绿色荧光的活的盐地碱蓬边缘细胞 ( $\times 100$ )。

(200及400  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )胁迫时边缘细胞数目显著增加, 而高浓度NaCl (600及800  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )处理时, 边缘细胞数目明显低于对照。图6-B表明, 边缘细胞的活性随着NaCl溶液处理时间的延长有明显下降的趋势。相同时间处理下, 当NaCl溶液浓度为200和400  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 边缘细胞的活性相差不大, 但当

NaCl溶液的浓度为600和800  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 随着NaCl浓度的升高边缘细胞的活性反而下降。这些结果说明一定浓度盐溶液处理下边缘细胞的数目有所增加, 而且边缘细胞在离体之后一段时间内仍有一定的活性, 这对于盐地碱蓬抵御NaCl胁迫具有重要的意义。

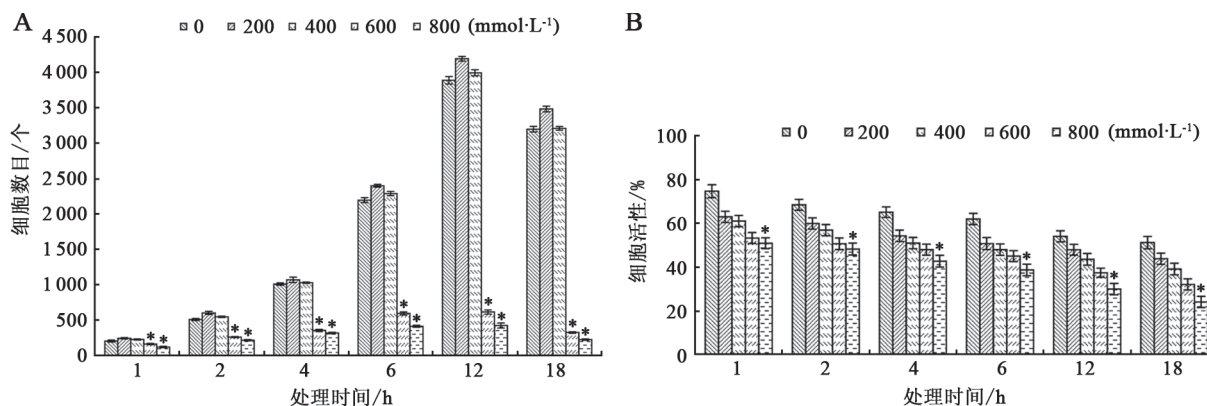


图6 NaCl胁迫对盐地碱蓬根尖边缘细胞数目(A)及活性(B)的影响

Fig.6 Effects of NaCl stress on the numbers (A) and the viability (B) of root border cells of *S. salsa*

## 6 NaCl胁迫对盐地碱蓬根冠PME活性的影响

根冠PME活性与边缘细胞的游离有关。NaCl处理对根冠果胶甲基酯酶(PME)的活性有显著的影响。由图7可知,当NaCl浓度为200和400 mmol·L<sup>-1</sup>时, PME的活性和对照相比有显著的增加;而NaCl浓度为600和800 mmol·L<sup>-1</sup>时, PME的活性和对照相比有明显的降低。随着处理时间的延长, PME的活性呈下降的趋势。

## 7 NaCl胁迫对活性氧清除酶活力的影响

逆境胁迫下,植物体内的保护酶如CAT、POD和SOD等通过协同作用,可以及时清除细胞内过量的氧自由基,降低其对细胞膜的伤害,从而起到重要的防御作用。由表1可以看出,NaCl胁迫对不同抗氧化酶活性的影响不同,盐地碱蓬根SOD活性随着NaCl浓度的增加呈现先上升后下降的趋势,在NaCl处理12 h,在200、400、600和800 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理12 h, SOD活性分别为对照的125.5%、117.6%、108.4%和103.4%,处理24 h,分别为对照的103.2%、95.3%、76.3%和64.1%。短时间的

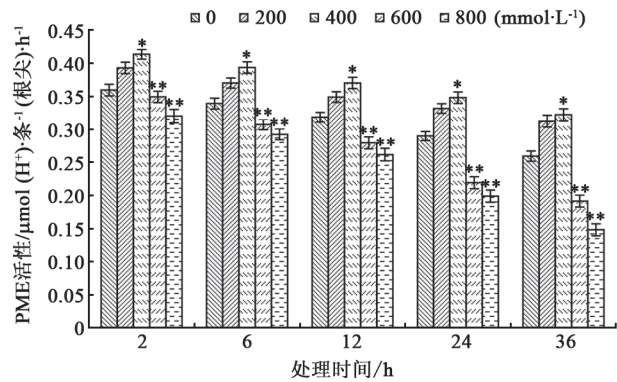


图7 NaCl处理对盐地碱蓬根冠PME活性的影响

Fig.7 Influence of NaCl stress on the activity of PME of root cap in *S. salsa*

NaCl处理(12 h)下,低浓度NaCl可以增加盐地碱蓬根内CAT的活性,而800 mmol·L<sup>-1</sup>的NaCl则显著降低CAT的活性;随着NaCl处理时间的延长,盐地碱蓬根内的CAT活性明显降低。NaCl处理时间和处理浓度都对POD活性的影响不明显,各NaCl处理组的POD活性和对照组相比没有显著性差异。

表1 NaCl胁迫对盐地碱蓬根尖SOD、CAT和POD活性的影响

Table 1 Effects of NaCl stress on the activities of SOD, CAT and POD in root tips of *S. salsa*

处理时间/h	NaCl浓度/mmol·L <sup>-1</sup>	SOD活性/U·g <sup>-1</sup> (蛋白)	POD活性/Δ470·g <sup>-1</sup> (蛋白)·min <sup>-1</sup>	CAT活性/U·g <sup>-1</sup> (蛋白)
12	0	533.6±37.2 <sup>b</sup>	3.27±0.16 <sup>c</sup>	1.69±0.32 <sup>b</sup>
	200	669.4±44.5 <sup>a</sup>	3.64±0.06 <sup>a</sup>	1.92±0.17 <sup>a</sup>
	400	627.8±37.9 <sup>a</sup>	3.41±0.24 <sup>b</sup>	1.74±0.24 <sup>b</sup>
	600	578.3±48.3 <sup>b</sup>	3.16±0.12 <sup>c</sup>	1.57±0.15 <sup>c</sup>
	800	551.7±21.8 <sup>b</sup>	2.95±0.27 <sup>d</sup>	1.39±0.27 <sup>d</sup>
24	0	506.4±67.3 <sup>a</sup>	1.84±0.18 <sup>a</sup>	1.84±0.07 <sup>b</sup>
	200	522.7±53.4 <sup>a</sup>	2.17±0.24 <sup>a</sup>	2.13±0.03 <sup>a</sup>
	400	482.5±29.2 <sup>b</sup>	1.93±0.09 <sup>a</sup>	1.96±0.06 <sup>a</sup>
	600	386.4±31.5 <sup>c</sup>	1.53±0.14 <sup>b</sup>	1.73±0.09 <sup>b</sup>
	800	324.6±18.7 <sup>d</sup>	1.23±0.27 <sup>b</sup>	1.61±0.13 <sup>c</sup>

同一列同一处理时间数据后小写字母不同表示在5%水平上差异显著。

## 讨 论

世界上有约9.5亿公顷的盐碱地,我国盐碱地面积约为1亿公顷,盐胁迫是影响植物生长发育的主要因素之一(王宝山2010)。过高的盐分打破植物细胞的离子稳态,造成离子胁迫和渗透胁迫,进而导致次级胁迫的产生(如氧化胁迫和营养亏缺)。因此,研究植物的抗盐机理尤为重要。近年来关于拟南芥等非盐生植物耐盐的分子机理取得

了重要进展(Zhu 2001)。但是,盐生植物耐盐机理进展缓慢。Flowers和Colmer (2008)认为至少在200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl或以上条件下能完成其生活史的植物才能称为盐生植物。在本研究中,200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理显著促进盐地碱蓬根的伸长及生物量,说明盐地碱蓬是一种真盐生植物。

关于边缘细胞在植物受到铝害胁迫时起到的作用研究较为深入,然而有关盐生植物受到盐害时边缘细胞受到的影响及边缘细胞在耐盐中可能

起到的作用还未见有报道。乔永旭(2011)研究证明, 大于 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理对非盐生植物黄瓜的露白率有明显的抑制作用, 而 $800 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl下盐地碱蓬仍有较低的萌发率:  $100$ 和 $150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理48 h后, 黄瓜根伸长已基本停止, 60 h后,  $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理下盐地碱蓬的根长仍大于对照组;  $150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理时黄瓜地下部分生物量明显低于对照组,  $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl下盐地碱蓬根系鲜重和干重的增加非常明显; 经 $100$ 和 $150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl处理的黄瓜幼苗的边缘细胞越来越少, 当盐地碱蓬受到低浓度的NaCl溶液( $200$ 及 $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )胁迫时边缘细胞数目显著增加。这些结果表明, 盐生植物存在某种机制使其生长受到一定盐处理促进, 而非盐生植物黄瓜则在低盐处理时就产生明显抑制, 这与盐胁迫下根边缘细胞数目成正相关。

当盐地碱蓬受到低浓度的NaCl( $200$ 及 $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )胁迫时可以通过增加边缘细胞数目来抵抗NaCl胁迫, 边缘细胞的活性随着NaCl溶液处理时间的延长有明显的下降趋势。相同的时间处理下, 当NaCl溶液浓度为 $200$ 和 $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 边缘细胞的活性相差不大, 但NaCl溶液浓度为 $600$ 和 $800 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 随着NaCl浓度的升高边缘细胞的活性下降。当NaCl浓度为 $200$ 和 $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, PME的活性和对照相比有明显的增加。Hawes (1990)认为, 边缘细胞游离与根冠PME活性有着密切的相关性, 当根冠PME酶活性相同时, 游离的边缘细胞数目也大致相同。我们的结果也证明了这一点。

各种逆境条件导致的植物细胞凋亡最终都与ROS的产生有关(李云霞等2009)。低浓度NaCl处理12 h盐地碱蓬SOD和CAT活性显著增加, 尔后下降, 这和根边缘细胞数目及PME活性一致。NaCl处理时间和处理浓度都对POD活性的影响不明显。这些研究结果说明, 盐地碱蓬至少部分通过调控活性氧(ROS)水平增加PME活性及根系边缘细胞数目来抵抗NaCl胁迫。

### 参考文献

李荣峰, 蔡妙珍, 刘鹏, 梁和, 徐根娣(2007). 植物根边缘细胞的抗性研究进展. 广西植物, 27 (3): 497~502  
李荣峰, 蔡妙珍, 刘鹏, 徐根娣, 梁和, 周主贵(2008). 边缘细胞对大豆根尖铝毒害的缓解效应. 作物学报, 34 (1): 318~325

李云霞, 程晓霞, 代小梅, 曾会明, 韩烈保(2009). 植物在逆境胁迫中的细胞程序性死亡. 生物技术通报, 4: 7~11  
乔永旭(2011). NaCl胁迫对黄瓜根系边缘细胞发生的影响. 植物生理学报, 47 (1): 97~101  
王爱国, 罗广华, 邵从本, 吴淑君, 郭俊彦(1983). 大豆种子超氧化物歧化酶的研究. 植物生理学报, 9 (1): 77~84  
王宝山(2010). 逆境植物生物学. 北京: 高等教育出版社, 21~22  
杨青, 宋杰, 史功伟, 王宝山(2008). NaCl胁迫下外源NO供体硝普钠(SNP)对小麦种子萌发的影响. 植物生理学通讯, 44 (5): 857~859  
袁芳, 杨剑超, 陈敏, 宋杰, 隋娜, 王宝山(2010). NaCl胁迫下外源NO供体硝普钠(SNP)对盐地碱蓬种子萌发的影响. 植物生理学通讯, 46 (1): 24~28  
张志良, 瞿伟菁, 李小方(2009). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 210~212  
Amako K, Chen GX, Asada K (1994). Separate assays specific for ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase in plants. Plant Cell Physiol, 35 (3): 497~504  
Bengough AG, Bransby MF, Hans J, McKenna SJ, Roberts TJ, Valentine TA (2006). Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. J Exp Bot, 57 (2): 437~447  
Bengough AG, McKenzie BM (1997). Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L.) root growth. J Exp Bot, 48 (4): 885~893  
Flowers TJ, Colmer TD (2008). Salinity tolerance in halophytes. New Phytol, 179 (4): 945~963  
Guinel FC, McCully ME (1986). Some water-related physical properties of maize root-cap mucilage. Plant Cell Environ, 9 (8): 657~666  
Hawes MC (1990). Living plant cells released from the root cap: A regulator of microbial populations in the rhizosphere? Plant Soil, 129 (1): 19~27  
Hawes MC, Brigham LA, Wen F, Woo HH, Zhu Y (1998). Function of root border cells in plant health: pioneers in the rhizosphere. Annu Rev Phytopathol, 36: 311~327  
Hawes MC, Gunawardena U, Miyasaka S, Zhao XW (2000). The role of root border cells in plant defense. Trends Plant Sci, 5 (3): 128~133  
Hawes MC, Lin HJ (1990). Correlation of pectolytic enzyme activity with the programmed release of cells from root caps of pea (*Pisum sativum*). Plant Physiol, 94: 1855~1859  
Hawes MC, Pueppke SG (1987). Correlation between binding of *Agrobacterium tumefaciens* by root cap cells and susceptibility of plants to crown gall. Plant Cell Rep, 6 (4): 287~290  
Iijima M, Barlow PW, Bengough AG (2003a). Root cap structure and cell production rates of maize (*Zea mays*) roots in compacted sand. New Phytol, 160 (1): 127~134  
Iijima M, Higuchi T, Barlow PW, Bengough AG (2003b). Root cap removal increases root penetration resistance in maize (*Zea mays* L.). J Exp Bot, 54 (390): 2105~2109  
Knee EM, Gong FC, Gao MS, Teplitski M, Jones AR, Foxworthy A, Mort AJ, Bauer WD (2001). Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. Mol

- Plant Microbe In, 14 (6): 775~784
- Li XF, Ma JF, Hiradate S, Matsumoto H (2000). Mucilage strongly binds aluminum but does not prevent roots from aluminum injury in *Zea mays*. *Physiol Plant*, 108 (2): 152~160
- Mench M, Morel JL, Guckert A (1987). Metal binding properties of high molecular weight soluble exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biol Fertil Soils*, 3 (3): 165~169
- Miyasaka SC, Hawes MC (2001). Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiol*, 125 (4): 1978~1987
- Moore R, Evans ML, Fondren WM (1990). Inducing gravitropic curvature of primary roots of *Zea mays* cv Ageotropic. *Plant Physiol*, 92: 310~315
- Morel JL, Andreux F, Habib L, Guckert A (1987). Comparison of the adsorption of maize root mucilage and polygalacturonic acid on montmorillonite homoionic to divalent lead and cadmium. *Biol Fertil Soils*, 5 (1): 13~17
- Morel JL, Habib L, Plantureux S, Guckert A (1991). Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant Soil*, 136 (1): 111~119
- Pan JW, Zhu MY, Chen H (2001). Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley. *Environ Exp Bot*, 46 (1): 71~79
- Pan JW, Zhu MY, Chen H, Han N (2002a). Inhibition of cell growth caused by aluminum toxicity results from aluminum-induced cell death in barley suspension cells. *Plant Nutr*, 25 (5): 1063~1073
- Pan JW, Zhu MY, Peng HZ, Wang LL (2002b). Developmental regulation and biological functions of root border cells in higher plants. *Acta Bot Sin*, 44 (1): 1~8
- Richard L, Qin LX, Gadal P, Goldberg R (1994). Molecular cloning and characterisation of a putative pectin methylesterase cDNA in *Arabidopsis thaliana* (L.). *FEBS Lett*, 355 (2): 135~139
- Zhao XW, Misaghi IJ, Hawes MC (2000a). Stimulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels. *Plant Physiol*, 122 (1): 181~188
- Zhao XW, Schmitt M, Hawes MC (2000b). Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior. *Nematology*, 90 (11): 1239~1245
- Zhu JK (2001). Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci*, 6 (2): 66~71