

doi:10.7668/hbnxb.2014.05.024

玉米种子萌发期根缘细胞对 NaCl 胁迫响应

陈 波^{1,2}, 张 燕^{1,2}, 曹墨菊¹, 荣廷昭¹

(1. 四川农业大学 玉米研究所, 农业部西南玉米生物学和遗传育种重点实验室, 四川 成都 611130; 2. 西昌学院 农业科学学院, 四川 西昌 615013)

摘要: NaCl 胁迫是导致玉米盐害的主要因素, 研究了 NaCl 对玉米萌发期根系和离体根缘细胞的影响。结果表明, 随着 NaCl 浓度从 0 mmol/L 增加到 250 mmol/L, 胚根长和次生根数量受到显著抑制, 同时根缘细胞存活率也显著降低。但在 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫下, 根缘细胞的数量比对照和高浓度胁迫有显著增加, 同时 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫也显著刺激了玉米离体根缘细胞的凋亡速度。由于试验材料对 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫有一定耐性, 因此, 认为该胁迫浓度下根缘细胞数量增加可能与其耐盐性有关, 为进一步探讨根缘细胞与玉米耐盐机制的关系奠定了基础。

关键词: 玉米; 根缘细胞; NaCl 胁迫; 萌发期

中图分类号: S513.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2014)05-0139-05

The Response of Maize Root Border Cells to NaCl Stress in the Germination Stage

CHEN Bo^{1,2}, ZHANG Yan², CAO Mo-ju¹, RONG Ting-zhao¹

(1. Maize Research Institute of Sichuan Agricultural University, Key Laboratory of Maize Biology and Genetic Breeding in Southwest, Ministry of Agriculture, Chengdu 611130, China. 2. School of Agricultural Sciences of Xichang College, Xichang 615013, China)

Abstract: NaCl stress is the major factor in salt damage to maize. In this paper, we have studied on the effects of NaCl on the growth of maize roots and root border cells *in vitro* in germination stage. The results showed that, with the increase of NaCl concentration, radicle length and the number of secondary roots was significantly inhibited, while the survival rate of root border cells was also significantly reduced. However, compared to the control and higher concentration, under the stress of 50 – 100 mmol/L NaCl, the number of border cells significantly increased, while the stress of 100 mmol/L NaCl maize also significantly stimulated apoptosis rate of border cells *in vitro*. It indicated the increasing of the number of root border cells and accelerating of apoptosis may be related to the tolerance of maize to lower concentration NaCl stress. This will provide a theoretical basis for in-depth study on maize salt tolerance mechanism, from the perspective of root border cells responding.

Key words: Maize; Root border cell; NaCl stress; Germination stage

盐碱土是对农业生产影响较大的一种低产土壤, 在我国分布广、类型多, 严重制约了农业生产的发展。玉米(*Zea mays* L.) 是主要的旱地作物, 同时也是盐敏感作物, 其极限耐盐浓度为 170 mmol/L NaCl, 每超过极限盐浓度 100 mmol/L, 产量降低 12%^[1-2]。因此, 对玉米的耐盐性及其耐盐机理的研究, 一直受到众多学者的重视。盐胁迫来自于土壤, 播种后玉米种子从吸胀开始就受到一定的影响,

进而导致种子萌发能力降低, 茎、叶和根的生长明显受到抑制^[3]。

根缘细胞(Root border cell, BC) 自根冠脱落后受到根冠黏液层的束缚而聚集在根冠周围, 是一群具有生物学活性的细胞^[4]。当根冠受到来自土壤的铝毒^[5-6]、铁毒^[7]、铜毒^[8]、病原真菌和线虫^[9]以及其他生物分泌的有害成分^[10]等对根系和植物生长不利因素的影响时, BC 对根冠具有一定的保护作用。

收稿日期: 2014-07-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(30971794); 四川省教育厅基金项目(11ZB119)

作者简介: 陈 波(1978-), 男, 四川大邑人, 副教授, 在读博士, 主要从事玉米抗逆种质资源与抗逆生理研究。

通讯作者: 曹墨菊(1965-), 女, 河北魏县人, 教授, 博士生导师, 主要从事玉米生物技术育种研究。

荣廷昭(1936-), 男, 重庆璧山人, 教授, 博士生导师, 主要从事玉米遗传育种研究。

用。如作为线虫^[11]或病原真菌^[12]的假目标,吸引病原物侵染,而避免其对根尖的伤害;或者吸收有害物质,或利用分泌产物^[13]稀释有害物质浓度,降低其对根尖的危害等。

目前还没有关于玉米 BC 与盐胁迫以及耐盐机理方面的关系的报道。本研究以在萌发期对 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫具有耐性的玉米自交系为材料,研究了不同浓度 NaCl 胁迫对萌发过程中根系生长的影响,采用离体胁迫的方法研究了 BC 对 NaCl 胁迫的响应,以期为进一步研究玉米 BC 与耐盐性的关系奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

玉米地方品种大白包谷连续 5 年自交选系 XC11021,该自交系在萌发期对 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫具有较强耐性^[14-15]。

1.2 材料培养

挑选饱满、无损伤的种子用 3% H₂O₂ 消毒 10 min, ddH₂O 冲洗 4 次,每次 2 min。在直径 20 cm 的培养瓶底部铺 3 层滤纸,滴加无菌蒸馏水保持滤纸湿润,将 35 粒种子平放在滤纸中部,加无菌蒸馏水 10 mL,于人工气候箱中 25 °C 恒温黑暗培养,共培养 10 瓶。

1.3 根缘细胞的收集与存活率统计

挑选 25 °C 恒温黑暗培养的露白种子以及初生根长为 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60 mm 的萌发种子,剪取 3~5 mm 胚根根尖 5 个,放入预先装有 500 μ L ddH₂O 的 1.5 mL 离心管中,静置 10 min 让 BC 及其黏液层在水中充分展开,在涡旋仪上振荡 60 s 使 BC 均匀分散形成悬浮液。吸取 20 μ L 细胞悬浮液与等体积 FDA-PI 染液 (FDA 25 mg/L, PI 10 mg/L) 充分混匀后,置于黑暗中染色 10 min,取 20 μ L 用血球计数板计数。在荧光显微镜下统计显绿色荧光的活细胞和显红色荧光的死细胞数目。每个长度重复 5 次,得各根长玉米 BC 总数,并计算其存活率。

BC 存活率 = 活细胞数 / (活细胞数 + 死细胞数) \times 100%。

1.4 盐胁迫处理

1.4.1 玉米根系生长情况调查 在 500 mL 烧杯中加入浓度为 0 (CK), 50, 100, 150, 200, 250 mmol/L 的 NaCl 溶液,将纱布用塑料片支撑后卡于烧杯内,离液面 0.5 cm 处,选择露白种子播种于纱布上,每个烧杯内播 15 粒种子,每个浓度播 3 个烧杯,共处理 45 粒种子;在人工气候箱中 25 °C 恒温黑暗静置

培养,保持湿度 90%。

培养 4 d 后,测量不同浓度下玉米幼苗的胚根长和次生根条数,计算每个浓度下幼苗胚根平均长度和次生根平均条数。选择长度为 10 mm 左右的根 5 条,剪取 3~5 mm 根尖,统计 BC 数量和相对存活率,方法同 1.3。

相对存活率 = 处理细胞存活率 / CK 细胞存活率 \times 100%。

1.4.2 离体根缘细胞凋亡率调查 剪取 25 °C 萌发种子的根尖 30 个,放入 2 mL ddH₂O 中,收集 BC 制成细胞悬浮液,统计其存活率,加入 NaCl 溶液,使悬浮液 NaCl 浓度 100 mmol/L。将细胞悬浮液转入无菌试管中,在 25 °C 培养箱中震荡培养,培养箱转速为 100 r/min。分别在培养后 0, 4, 8, 16, 32 h 取 100 μ L 细胞悬浮液,用 Hoechst33258 染色,检测 BC 凋亡率。各个时间段重复取样 3 次,每次至少计数 500 个细胞。

Hoechst33258 是一种非插入性染料,特异性与 DNA 结合,在荧光显微镜下,活细胞核呈圆形,荧光均匀较淡;凋亡细胞内,凋亡小体呈致密的颗粒状荧光,如果出现 3 个或 3 个以上凋亡小体则可以认定是凋亡细胞;坏死细胞内染色均匀,不可见细胞核或凋亡小体。吸取 20 μ L 细胞悬液与等体积的 Hoechst33258 (Sigma immuno-chemicals, St. Louis, MO, 10 μ g/mL) 混匀,避光处理 30 min 后用血球计数板镜检。

BC 凋亡率 (%) = 凋亡细胞数 / (凋亡细胞数 + 坏死细胞总数) \times 100%。

1.5 数据统计分析

以上各试验均重复 3 次,根据 3 次试验所得数据计算平均值和标准差,用 Excel 2003 和 SPSS 17.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

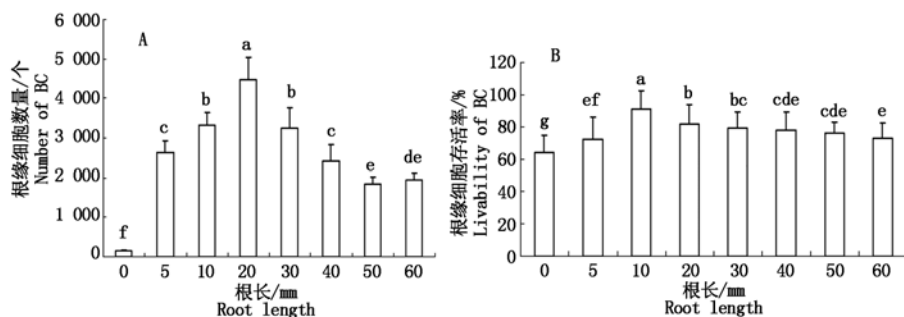
2.1 玉米不同长度根尖 BC 数量与存活率

对 75 个根尖的统计结果表明,玉米 BC 的形成与胚根的发育同步,在种子露白、胚根尚未突破胚根鞘时就形成了一定数量的 BC,随着根的伸长,细胞数量发生显著变化。在根长为 20 mm 左右时,数量达到最大值约 4 300 个,之后数量显著减少,在根长为 50, 60 mm 时,细胞数量减少到 1 800~1 900 个 (图 1-A),此时细胞数量基本稳定,不再继续递减。

BC 的存活率也随着根长的变化而变化,在根长为 10 mm 时,存活率最高为 91.26%,显著高于其他根长;之后随着根的伸长,细胞存活率逐渐降低,当

根长为 50 ~ 60 mm 时,基本稳定在 75% 左右。BC 从根冠层脱落后,聚集在根冠周围的黏液层中(图 1-B),同时也有部分游离到土壤环境中。在根系发育初期,其积累量大于游离量,数量逐渐增加;当其

数量积累到一定程度后,游离量大于积累量,数量逐渐减少;当二者数量相当时,保持在根冠周围的 BC 数量达到动态平衡。



图中不同字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。图 2,3,表 1 同。

Different letters in figure represents significant difference ($P < 0.05$). The same as Fig. 2,3, Tab. 1.

图 1 不同根长玉米根缘细胞数量(A)和存活率的变化(B)

Fig. 1 The variation of the number(A) and livability(B) of maize root border cells in different root

2.2 盐胁迫对玉米根系生长的影响

在不同浓度 NaCl 溶液中培养 4 d 后,玉米的根系生长受到不同程度的影响。对 135 株幼苗的统计结果表明,在 CK 溶液中,培养 4 d 后幼苗胚根平均长 34.8 mm(图 2-A),均显著高于 50 ~ 250 mmol/L 的 NaCl 溶液。而幼苗的胚根长度在 50 mmol/L 的 NaCl 溶液中与 100 mmol/L 溶液中差异不显著,但显著高于 150 ~ 250 mmol/L 的 NaCl 处理。CK 的次生根数 3.6 条(图 2-B),与 50 mmol/L 的 NaCl 溶液中次生根条数差异不显著,但显著高于 100 ~ 250

mmol/L 的 NaCl 溶液;50 mmol/L 的 NaCl 溶液中次生根条数与 100 ~ 200 mmol/L 的 NaCl 溶液中次生根条数差异不显著,但显著高于 250 mmol/L 的 NaCl 溶液中次生根条数。

可见,在 NaCl 溶液中,玉米幼苗胚根伸长受到显著抑制,次生根的发育也相应减少,但在 50 和 100 mmol/L 的 NaCl 溶液中,根系生长受到的抑制程度要比在 150 ~ 250 mmol/L 的 NaCl 溶液中受到的要轻。

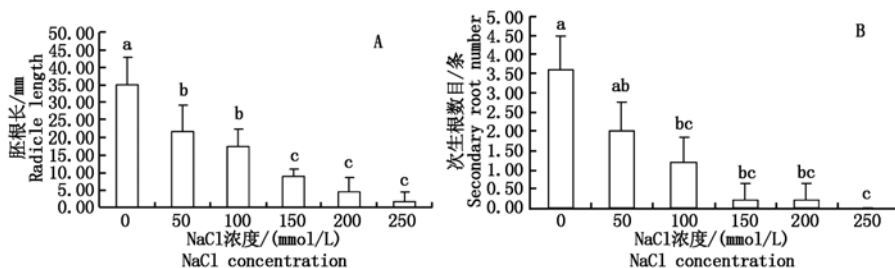


图 2 盐胁迫对玉米幼苗胚根长度(A)和次生根数量的影响(B)

Fig. 2 Impact of NaCl stress on the radicle length(A) and the secondary root number(B) of maize seedling

2.3 不同盐浓度对玉米 BC 发育的影响

BC 的发育与根系生长有密切联系,在 NaCl 溶液中培养 4 d,玉米根系生长受到显著抑制,同时也

导致 BC 的数量和存活率受到显著影响。在 100 mmol/L 溶液中生长的幼苗 BC 数量显著高于其他浓度,50 mmol/L 中 BC 的数量也与其他浓度有显著

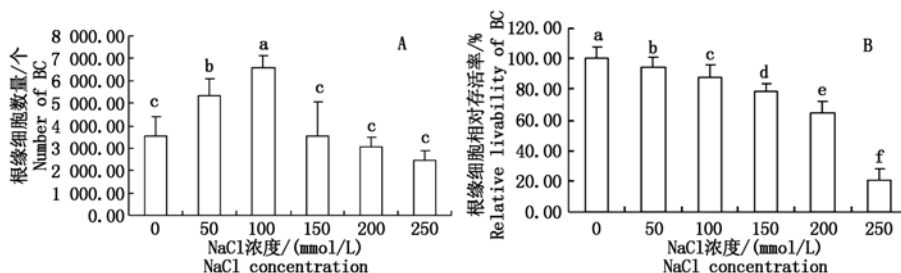


图 3 盐胁迫对玉米根缘细胞数量(A)和相对存活率的影响(B)

Fig. 3 Impact of NaCl stress on the number(A) and the relative livability(B) of maize BC

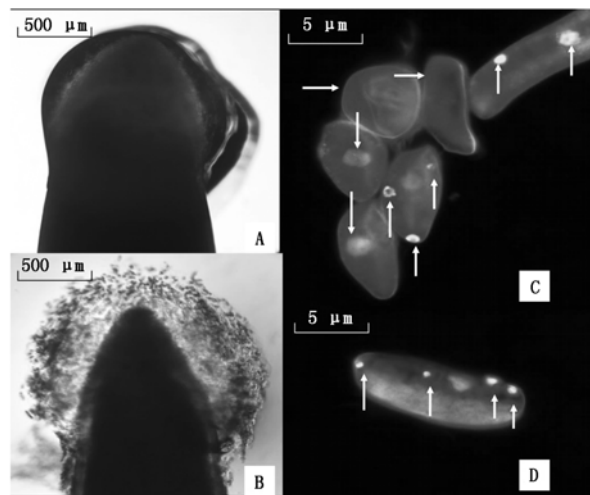
差异,而对照与 150 ~ 250 mmol/L 的 NaCl 溶液中 BC 数量差异不显著(图 3-A)。表明在 50, 100 mmol/L NaCl 溶液中,玉米 BC 数量增加,当浓度在 150 ~ 250 mmol/L 时,根系 BC 的数量与对照的差异并不显著。从 BC 的相对存活率来看,随着胁迫浓度的增加,细胞的相对存活率显著下降(图 3-B)。表明 NaCl 胁迫对 BC 有较为明显的致死效应,且与胁迫强度有关。

2.4 盐胁迫对离体 BC 凋亡率的影响

湿润条件培养的玉米,根尖有一层明显的黏液层(图 4-A),其中聚集着大量的根缘细胞(图 4-B),在清水中将黏液层稀释溶解后,BC 就可以游离到水中,形成细胞悬浮液。取胁迫处理后和未经处理的悬浮液,用 Hoechst33258 对细胞进行染色,在荧光显微镜下可见细胞质被染成蓝色(图 4-C, D),坏死细胞的细胞核解体,细胞内没有较明显的着色区域,染色均匀(水平向右的箭头);凋亡细胞内,可见明亮的凋亡小体(垂直向上的箭头),若凋亡小体数量超过 2 个,即定义该细胞为凋亡细胞;活细胞内,细胞核完整,形状规则,比细胞质染色稍浅(垂直向下的箭头)。

细胞在逆境胁迫条件下,可以启动程序性死亡即细胞凋亡,以降低胁迫因子对组织的损害。玉米 BC 在形成过程中,伴随着细胞凋亡的发生。在离体 0 h 时,凋亡率最低,仅占死亡细胞的 13% 左右(表 1)。对照条件下,离体 8 h 后凋亡率有显著增加,达到 27.14%;离体 32 h,凋亡率达到 37.95%,显著高

于初始凋亡率(13.16%)。100 mmol/L 的 NaCl 胁迫条件下,仅离体 4 h 细胞凋亡率就达到 37.15%,显著高于初始凋亡率(13.71%),与同时段对照的凋亡率的差异达到显著水平;离体 32 h 的凋亡率达到 49.86%,也显著高于同时段对照的凋亡率,表明 NaCl 胁迫有诱导离体 BC 发生凋亡的作用。



A. 玉米根尖,未染色,示根尖黏液层;B. 玉米根尖,龙胆紫染色,示分散于黏液层中的根缘细胞;C, D. 玉米根缘细胞, Hoechst33258 染色,示凋亡细胞及凋亡小体。图中水平向右的箭头指示坏死细胞;垂直向下的箭头指示活细胞;垂直向上箭头指示凋亡细胞的凋亡小体。
A. Maize unstained root tip, show the slime layer of root tip; B. Maize root tip, stained by gentian violet, show disperse BC in the slime layer of root tip; C, D. Maize BC, stained by Hoechst33258, show apoptotic body in BC. The horizontally rightward arrow indicates necrotic cell; The vertically downward arrow indicates living cell, and the vertically upward arrow indicates apoptotic bodies in apoptotic cell.

图 4 玉米根尖(A, B)及凋亡根缘细胞(C, D)的显微观察
Fig. 4 Microexamination of maize root tip (A, B) and apoptosis BC (C, D)

表 1 NaCl 胁迫对离体根缘细胞凋亡率的影响

Tab. 1 Impact of NaCl stress on the apoptotic rate of maize BC in vitro

%

| NaCl 浓度/(mmol/L) NaCl concentration | 0 h | 4 h | 8 h | 16 h | 32 h |
|--|---------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|
| 100 | 13.71 ± 1.00e | 37.15 ± 2.48bc | 36.39 ± 10.14bc | 40.02 ± 6.31ab | 49.86 ± 7.21a |
| 0 | 13.16 ± 5.23e | 24.18 ± 0.13de | 27.14 ± 1.61cd | 32.13 ± 0.25bcd | 37.95 ± 0.59bc |

3 讨论与结论

玉米是盐敏感植物,耐盐性差,但不同基因型对盐胁迫的响应不同。付艳^[16]、彭云玲^[17]等的研究表明,与盐敏感系相比,玉米耐盐系在发芽阶段和幼苗生长阶段各项指标的变化趋势相同,但变化幅度较小,变化曲线出现拐点的盐浓度较高。高英^[18]、刘爱荣^[19]等报道,NaCl 处理对植物生长有一定低促高抑作用,玉米的耐盐性既表现在不同基因型之间的差异,也表现在同一基因型对不同胁迫浓度的响应差异,因此,耐盐性差异实际上可以理解为耐盐性拐点盐浓度高低的差异。XC1102 在 50, 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫下,发芽率、盐害率、幼苗生长

等指标均显著高于 150 ~ 250 mmol/L 的 NaCl 胁迫^[20-21],因此,可以认为 100 mmol/L 的胁迫是该材料耐盐性表现的拐点,该自交系对 NaCl 胁迫表现出低耐高敏的特点。

作为聚集在根冠周围的活细胞群,BC 对逆境条件下的根冠具有一定的保护作用。已有研究表明,在非生物胁迫下,BC 可以通过改变细胞数量、增加黏液的分泌、诱导 ROS 产生刺激细胞死亡等来抵抗胁迫因子的不良影响^[22-24]。李荣峰等^[25]研究表明,低浓度 Al³⁺ 胁迫下,大豆通过增加边缘细胞数目以缓解植物的铝毒害;刘婷婷等^[8]发现在重金属铜离子胁迫下,玉米根边缘细胞的释放起到了对根际区域的保护作用。本研究中,在 100 mmol/L NaCl

胁迫下,玉米根缘细胞数量显著高于对照和 150 ~ 250 mmol/L NaCl 胁迫,表明在低浓度胁迫下,保持较高的根缘细胞数目是玉米自交系耐盐胁迫的主要表现。这可能有两方面的原因:其一,BC 在根际可以主动吸收胁迫因子,从而减少生物或非生物胁迫因子到达根冠分生组织的数量,发挥其保护作用;其二,BC 分泌的黏液,在根际形成一个缓冲带,可以稀释或结合胁迫因子,而保护根冠。这两个作用的大小,均与有活性的 BC 数量多少有关。在高浓度胁迫下,BC 数量与对照相当,但存活率显著降低,引起根际有活性的 BC 数量减少,进一步导致 BC 的主动吸收和分泌黏液的量减少,对根冠分生组织的保护不力,因此根系生长受到较大抑制。

细胞凋亡是机体为了更好地适应生存环境,由一系列基因的表达所控制的细胞的主动性死亡^[26]。根缘细胞的形成,本身就与细胞凋亡有关^[27],离体后受到凋亡诱导因子的影响,大量的边缘细胞发生凋亡^[28-29]是其对逆境胁迫所做出的防御性应答方式之一。本研究中,与对照相比,在 100 mmol/L NaCl 胁迫下,BC 离体后 4 ~ 8 h 细胞凋亡率就达到了对照离体 32 h 的水平,到 32 h 也显著高于同时段对照的凋亡率。表明 NaCl 胁迫可能是诱导玉米离体 BC 凋亡的因子之一,而玉米根缘细胞凋亡率的增加,间接表明根缘细胞可以主动吸收根际环境中的 NaCl。

综上所述,玉米对 NaCl 胁迫具有低耐高敏的特性。在玉米能耐受的胁迫浓度下,根系可以通过大量释放根缘细胞吸收根际环境中的 NaCl,而缓解胁迫,保护根冠分生组织,使根系保持正常生长。根缘细胞吸收 NaCl 后,细胞内启动死亡程序,诱发细胞凋亡;而当 NaCl 浓度超过玉米的耐受范围时,根缘细胞存活率显著降低,对根冠的保护能力下降,根系生长受到严重抑制。

参考文献:

- [1] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Sci, 2001, 6(2): 66 - 77.
- [2] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993.
- [3] 斯琴巴特尔, 吴红英. 盐胁迫对玉米种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2000, 14(4): 76 - 80.
- [4] Lesley Hamamoto, Marthac Hawes, Thomasl Rost. The production and release of living root cap border cells is a function of root apical meristem type in dicotyledonous angiosperm plants[J]. Annals of Botany, 2006, 97(5): 917 - 923.
- [5] 戚伟刚, 刘 鹏, 徐根娣, 等. 铝毒对水稻边缘细胞的影响[J]. 河南农业科学, 2006, 35(3): 22 - 24.
- [6] Zhu M Y, Ahn S, Matsumoto H. Inhibition of growth and development of root border cells in wheat by Al[J]. Physiol Plant, 2003, 117(3): 359 - 367.
- [7] 章 艺, 刘 鹏, 宋金敏, 等. 高 Fe^{2+} 对水稻离体根边缘细胞的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(6): 2925 - 2930.
- [8] 刘婷婷, 李 锋, 张 曦, 等. 铜离子胁迫下玉米根边缘细胞数量及存活率[J]. 植物生理学报, 2012, 48(7): 669 - 675.
- [9] Marc Antoine Cannesan, Christophe Gangneux, Arnaud Lanoue, et al. Association between border cell responses and localized root infection by pathogenic *Aphanomyces euteiches*[J]. Annals of Botany, 2011, 108(3): 459 - 469.
- [10] 刘 爽, 马丹炜. 不同发育期反枝苋对黄瓜根缘细胞的化感作用[J]. 生态学报, 2009, 29(8): 4392 - 4396.
- [11] Hawes M C, Gunawardena U, Miyasaka S, et al. The role of root border cells in plant defense[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(3): 128 - 133.
- [12] Goldberg N, Hawes M C, Stanghellini M. Specific attachment to and infection of cotton root cap cells by zoospores of *Pythium discotocum*[J]. Can J Bot, 1989, 67: 1760 - 1767.
- [13] Fushi Wen, Hans D. VanEtten, George Tsaprailis, et al. Extracellular proteins in pea root tip and border cell exudates[J]. Plant Physiology, 2007, 143(2): 773 - 783.
- [14] 马伯军, 潘建伟, 傅昭娟, 等. 大豆根边缘细胞发育及其影响因子[J]. 作物学报, 2005, 31(2): 165 - 169.
- [15] 马伯军, 潘建伟, 顾 青, 等. 大麦根边缘细胞发育的生物学特性[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(2): 159 - 164.
- [16] 付 艳, 高树仁, 杨克军, 等. 盐胁迫对玉米耐盐系与盐敏感系苗期几个生理生化指标的影响[J]. 植物生理学报, 2011, 47(5): 459 - 462.
- [17] 彭云玲, 李伟丽, 王坤泽, 等. NaCl 胁迫对玉米耐盐系与盐敏感系萌发和幼苗生长的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(4): 62 - 71.
- [18] 高 英, 同延安, 赵 营, 等. 盐胁迫对玉米发芽和苗期生长的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2007(2): 30 - 34.
- [19] 刘爱荣, 张远兵, 方园园, 等. 盐胁迫对金盏菊生长/抗氧化能力和盐胁迫蛋白的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(6): 52 - 59.
- [20] 陈 波, 张 燕, 蔡光泽, 等. 玉米地方品种耐盐性鉴定及评价指标筛选[J]. 湖北农业科学, 2012, 50(21): 4722 - 4727.
- [21] 张 燕. 玉米地方品种资源萌芽期耐盐性鉴定[J]. 广东农业科学, 2012, 39(13): 19 - 22.
- [22] Cannesan M A, Gangneux C, Lanoue A, et al. Association between border cell responses and localized root infection by pathogenic *Aphanomyces euteiches*[J]. Ann Bot, 2011, 108(3): 459 - 469.
- [23] Endo I, Tange T, Osawa H. A cell-type-specific defect in border cell formation in the *Acacia mangium* root cap developing an extraordinary sheath of sloughed-off cells[J]. Ann Bot, 2011, 108(2): 279 - 290.
- [24] Wen F, Van Etten H D, Tsaprailis G, et al. Extracellular proteins in pea root tip and border cell exudates[J]. Plant Physiol, 2007, 143(2): 773 - 783.
- [25] 李荣峰, 蔡妙珍, 刘 鹏, 等. 边缘细胞对大豆根尖铝毒害的缓解效应[J]. 作物学报, 2008, 34(1): 318 - 325.
- [26] Wang H, Li J, Bostock R M, et al. Apoptosis: a functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development[J]. The Plant Cell, 1996, 8(3): 375 - 391.
- [27] 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[J]. 华中农业大学学报, 2004, 23(2): 275 - 280.
- [28] 马春红, 李秀丽, 董文琦, 等. 玉米小斑病菌 C 小种毒素诱导玉米离体根冠细胞凋亡的检测[J]. 华中农业大学学报, 2010, 29(2): 138 - 142.
- [29] Tada Y, Hata S, Takata Y, et al. Induction and signaling of an apoptotic response typified by DNA laddering in the defense response of oats to infection and elicitors[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2001, 14(4): 477 - 486.