

铝对不同耐铝水稻品种根系生长和养分吸收的影响

鲍学敏^{1,2}, 赵学强^{2,*}, 肖作义¹, 郑春丽^{2,3}, 沈仁芳²

¹内蒙古科技大学能源与环境学院, 内蒙古包头014010; ²中国科学院南京土壤研究所, 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京210008; ³内蒙古科技大学数理与生物工程学院, 内蒙古包头014010

摘要: 本文采用水培实验, 通过铝与营养液交替的处理方式, 研究了铝对2个水稻品种(1个籼稻和1个粳稻)根系生长和养分吸收的影响。结果表明, 铝抑制了2个水稻品种根长、根表面积和根尖数, 增加了根直径, 且对籼稻的影响高于粳稻。铝对2个品种水稻根体积和根干重、粳稻地上部干重没有显著影响, 但是抑制了籼稻地上部干重; 铝降低了籼稻地上部钙、镁、锰含量, 而对粳稻养分吸收影响较小。这些结果表明铝对籼稻产生毒害的主要表现形式是根系变短、变粗、根数变少以及地上部钙、镁、锰缺乏。

关键词: 铝; 籼稻; 粳稻; 养分; 根系

Effects of Aluminum on the Root Growth and Nutrient Uptake of Two Rice Varieties with Different Aluminum Tolerances

BAO Xue-Min^{1,2}, ZHAO Xue-Qiang^{2,*}, XIAO Zuo-Yi¹, ZHENG Chun-Li^{2,3}, SHEN Ren-Fang¹

¹School of Environment and Energy, Inner Mongolia University of Science and Technology, Baotou, Inner Mongolia 014010, China; ²State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ³School of Mathematics, Physics and Biological Engineering, Inner Mongolia University of Science and Technology, Baotou, Inner Mongolia 014010, China

Abstract: In this study, we investigated the effects of different aluminum (Al) concentrations on the root growth parameters and nutrient uptake using one Al-sensitive *indica* variety and one Al-tolerant *japonica* variety under solution culture conditions. Al and nutrient solutions were supplied alternately in the present study. The results showed that, Al inhibited root length, root surface area, and the number of root tips and increased root diameter more significantly for *indica* variety than for *japonica* variety. However, Al showed fewer effects on root volume and root dry weights of both varieties. In addition, Al significantly decreased the shoot dry weights of *indica* variety but not those of *japonica*. Correspondingly, Al decreased the calcium, magnesium, and manganese concentrations of shoots of *indica* variety much more than those of *japonica* variety. Taken together, Al toxicity to *indica* rice plants was attributed to short and thick roots, low root surface area and fewer root tips, and deficiencies of calcium, magnesium, and manganese.

Key words: aluminum; *indica*; *japonica*; nutrient; root

酸性土壤面积占世界陆地总面积的30%以上(von Uexküll和Mutert 1995), 我国酸性土壤约占全国陆地总面积的22.7% (沈仁芳2008)。近些年来, 氮肥的大量施用使土壤酸化不断加速(Guo等2010; Liang等2013)。酸性土壤主要分布于热带和亚热带地区, 该区域水热资源丰富, 具有巨大农业生产潜力。然而, 一系列酸性土壤胁迫因子, 如铝毒、锰毒、铁毒、低磷、缺氮、钙镁缺乏等, 极大地限制了酸性土壤生产潜力的发挥(Zhao等2014)。了解植物适应这些胁迫因子的机制有助于提高酸性土壤作物生产力。

水稻是世界重要粮食作物, 全世界大约13%的水稻种植在酸性土壤(von Uexküll和Mutert 1995)。水稻是粮食作物中比较耐铝的作物种类(陈荣府和沈仁芳2004)。籼稻和粳稻是水稻的2个主要亚种, 籼稻主要分布于热带和亚热带地区, 粳稻更适应温带地区(Zhang等1992)。铝是酸性土壤限制植物生长的主要因子(沈仁芳2008)。虽然酸性土壤和

收稿 2015-08-25 修定 2015-10-30

资助 国家自然科学基金(41230855)和“973”项目(2014CB-441000)。

* 通讯作者(E-mail: xqzhao@issas.ac.cn; Tel: 025-86881020)。

籼稻都主要分布于热带和亚热带地区,但是籼稻却没有进化出耐铝机制,相反,适应于温带地区的粳稻更耐铝(Famoso等2010; Zhao等2013)。耐铝机制是指植物如何将铝排除在体外以及将进入体内的铝进行解毒,分别称为外部排斥和内部耐受机制(范伟等2014)。铝毒害机制主要指铝如何扰乱植物体内的关键生理生化过程和生长发育。因为水稻被认为是禾谷类作物中最耐铝作物种类(Famoso等2010),所以以往研究主要侧重于水稻耐铝机制。虽然目前已有很多粳稻耐铝基因被分离和鉴定(Ma等2014),但是铝对籼稻产生毒害的机制仍不清楚。

铝对植物的主要毒害部位是根系(沈仁芳2008),根系是植物吸收养分的主要部位,植物的生长发育离不开充足的养分供应。铝可以通过2个途径来影响植物获得养分:(1)直接改变植物根系吸收和转运养分的能力,即影响养分的跨膜转运过程等;(2)通过改变根系生长参数,间接影响根系吸收养分,如小根吸收养分的能力一定不同于大根。本文选用一个不耐铝籼稻品种和一个耐铝粳稻品种,采用水培实验,研究了不同铝浓度对水稻根系生长参数和体内养分含量的影响,旨在从根系生长和养分吸收角度,探讨铝对籼稻产生毒害的机制。

材料与amp;方法

1 试验材料及生长环境

选用粳稻(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*)品种‘武运粳7号’和籼稻(*O. sativa* L. ssp. *indica*)品种‘扬稻6号’为试验材料(Zhao等2009)。水稻培养试验在植物生长室内进行,昼夜循环为光14 h/黑暗10 h,温度为光(25±1) °C/黑暗(20±1) °C,相对湿度为65%±5%,光照强度为900 μmol·m⁻²·s⁻¹。

2 试验处理方法

选择饱满一致的水稻种子,浸泡于10%双氧水中,表面消毒30 min,用蒸馏水将种子表面双氧水冲洗干净,在蒸馏水中浸泡过夜,后置于浸润的滤纸上25 °C避光催芽3 d左右。发芽的水稻种子转移至木村B营养液的网状浮板上(Zhao等2009),在植物生长室内预培养10 d,每天更换营养液。随后挑选生长一致的水稻幼苗进行铝处理,设定0、10和100 μmol·L⁻¹ AlCl₃ 3个铝浓度。具体处理方法如

下:水稻幼苗先在木村B营养液中生长1 d,然后在含有不同铝浓度的0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂溶液中生长1 d,依次循环,以避免铝离子与溶液离子间发生相互作用。交替处理10 d后,分别收获根系和地上部,测定生物干重、根系参数和元素含量。木村B营养液和0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂溶液的初始pH均用0.1 mol·L⁻¹ NaOH或HCl调到4.5。每盆培养液体积为2 L。每个处理3个重复,每个重复3棵幼苗。实验过程中盆的位置随机变动,以减少植物生长室内光照不均造成的影响。

3 测定项目和方法

3.1 根系参数

首先用蒸馏水清洗根系3次,然后放入透明的塑料盘内,加入适当的蒸馏水,浸没根系,将根系用镊子轻轻拨开,避免根系间缠绕,影响扫描。根系参数的测定分析采用WinRHIZO根系分析系统(加拿大Regent公司),测定参数包括总根长、总根表面积、总根体积、根尖数和平均根直径。

3.2 生物干重

根系和地上部样品于烘箱中105 °C杀青30 min,然后保持75 °C烘干至恒重(约需48 h)后,用天平称重。

3.3 元素含量

将烘干的根和地上部样品粉碎,称取0.1~0.5 g粉碎样品,转移到50 mL玻璃消煮管中,加入5 mL优级纯硝酸,浸泡过夜。随后,盖上弯颈漏斗,于通风橱中在消煮炉上进行消煮。当消煮液透明无色时,取出冷却,超纯水定容。取5 mL溶液用电感耦合等离子体发射光谱仪(IRIS-Advantage, Thermo Elemental, MA, USA)分析铝、磷、钾、钙、镁、铁、锰、硼等元素。

4 数据处理和统计分析

数据处理采用Excel 2007,平均值的差异显著性检验使用统计软件SPSS 11.5按照邓肯多重比较法检测。

实验结果

1 铝对不同耐铝水稻品种干重的影响

表型生长结果表明,100 μmol·L⁻¹铝处理对‘扬稻6号’生长的抑制作用高于‘武运粳7号’,但是铝对2个品种叶色均没有明显影响(图1)。植株干重

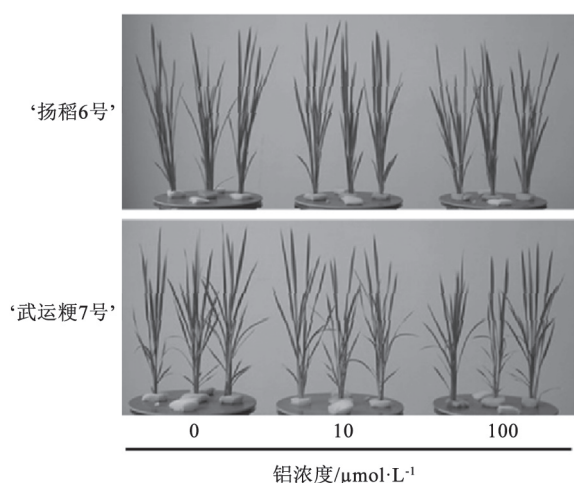


图1 铝对水稻生长的影响

Fig.1 Effects of Al on the growth of rice seedlings

的分析结果表明, 与不加铝比较, 10和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理均没有显著降低2个水稻品种根干重和‘武运粳7号’地上部干重, 但是100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理显著降低了‘扬稻6号’地上部干重, 表明‘扬稻6号’比‘武运粳7号’更易受到铝的毒害(表1)。

2 铝对水稻根系生长参数的影响

虽然铝对水稻根干重没有显著影响(表1), 但是铝对水稻根系各个生长参数有显著影响(表2)。与不加铝比较, 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理对2个水稻品种根长没有显著影响, 而100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理则显著降低了根长, 其中‘扬稻6号’降低幅度(60%)大于‘武运粳7号’(30%)。10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理也没有显著影响2个水稻品种根表面积和根体积, 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理没有降低‘武运粳7号’根表面积和根体积, 但是显著降低了‘扬稻6号’根表面积和根体积。10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理没有显著改变‘武运粳7号’根直径, 但是显著增加了‘扬稻6号’的根直径; 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理显著增加了2个品种根直径, ‘扬稻6号’增加幅度(48%)大于‘武运粳7号’(9%)。10和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理对‘武运粳7号’根尖数没有显著影响, 但是它们均显著降低了‘扬稻6号’根尖数。因此, 铝对根系生长参数的毒害主要表现在: 根系变短变粗, 根表面积、根体积和根尖数降低, 而且对不耐铝品种的影响大于耐铝品种。

表1 铝对水稻根和地上部干重的影响

Table 1 Effects of Al on the dry weights of roots and shoots of rice

铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	根干重/g		地上部干重/g	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	0.118±0.022 ^a	0.112±0.025 ^a	0.435±0.068 ^a	0.321±0.044 ^a
10	0.115±0.014 ^a	0.101±0.024 ^a	0.402±0.049 ^{ab}	0.289±0.072 ^a
100	0.116±0.015 ^a	0.105±0.021 ^a	0.363±0.026 ^b	0.274±0.045 ^a

表中数据为平均值±标准差; 同列不同小写字母表示不同铝浓度之间在0.05水平上差异显著。下表同此。

表2 铝对水稻根系生长参数的影响

Table 2 Effects of Al on the root growth parameters of rice

铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	根长/cm		根表面积/ cm^2		根体积/ cm^3		根直径/mm		根尖数/个	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	650±155 ^a	547±69 ^a	49.6±11.6 ^a	45.0±4.6 ^a	0.303±0.075 ^{ab}	0.295±0.029 ^a	0.243±0.013 ^c	0.263±0.014 ^b	2 385±560 ^a	2 027±245 ^a
10	517±152 ^a	500±182 ^{ab}	49.4±13.1 ^a	41.6±14.3 ^a	0.375±0.094 ^a	0.274±0.097 ^a	0.307±0.025 ^b	0.264±0.019 ^b	1 715±401 ^b	1 862±612 ^a
100	258±45 ^b	385±97 ^b	29.3±4.7 ^b	34.6±8.2 ^a	0.266±0.048 ^b	0.248±0.060 ^a	0.361±0.027 ^a	0.287±0.017 ^a	1 068±130 ^c	1 554±383 ^a

3 铝对水稻养分吸收的影响

结果(表3)表明, 铝处理下, 2个水稻品种根系铝含量远高于地上部。随着铝处理浓度的提高, 2个水稻品种根系铝含量均显著升高, 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理的‘扬稻6号’根系铝含量显著高于‘武运粳7

号’, 但是2个品种地上部铝含量升高并不明显, 2个品种之间也没有显著差异。这些结果表明耐铝和不耐铝水稻品种体内铝积累的差异主要体现在根系, 且不耐铝品种高于耐铝品种。

铝处理下的2个水稻品种地上部磷含量高于

表3 铝对水稻养分吸收的影响

Table 3 Effects of Al on the nutrient uptake by rice

铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	铝含量/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$				磷含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$			
	根		地上部		根		地上部	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	111±15 ^c	99±13 ^c	59±18 ^a	49±1 ^b	3.51±0.09 ^b	4.74±0.35 ^a	6.20±0.44 ^a	7.50±0.08 ^a
10	414±15 ^b	369±29 ^b	63±5 ^a	53±8 ^b	3.79±0.12 ^{ab}	4.50±0.41 ^a	6.22±0.08 ^a	7.42±0.48 ^a
100	725±39 ^a	597±31 ^{a*}	81±9 ^a	70±6 ^a	4.19±0.32 ^a	4.14±0.23 ^a	5.66±0.40 ^a	7.00±0.22 ^a
铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	钾含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$				钙含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$			
	根		地上部		根		地上部	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	18.2±1.7 ^a	22.2±2.2 ^a	25.7±1.0 ^b	26.1±2.0 ^a	1.11±0.05 ^a	0.91±0.42 ^a	3.67±0.50 ^a	3.49±0.24 ^a
10	18.9±0.9 ^a	21.8±1.3 ^a	27.0±1.3 ^{ab}	26.6±1.5 ^a	0.51±0.01 ^b	0.74±0.49 ^a	3.53±0.41 ^{ab}	3.48±0.34 ^a
100	15.7±0.7 ^b	17.2±2.6 ^b	28.3±1.3 ^a	25.8±1.0 ^a	0.78±0.43 ^{ab}	0.67±0.39 ^a	2.89±0.03 ^b	3.17±0.29 ^a
铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	镁含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$				铁含量/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$			
	根		地上部		根		地上部	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	1.47±0.03 ^a	1.35±0.22 ^a	4.17±0.28 ^a	2.72±0.09 ^a	107±6 ^a	111±43 ^a	77±15 ^a	74±5 ^a
10	1.36±0.10 ^a	1.03±0.04 ^{ab}	4.29±0.05 ^a	2.76±0.32 ^a	116±11 ^a	148±80 ^a	71±3 ^a	81±16 ^a
100	1.45±0.17 ^a	0.97±0.08 ^b	3.05±0.09 ^b	2.57±0.03 ^a	101±29 ^a	109±32 ^a	60±18 ^a	81±5 ^a
铝浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	硼含量/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$				锰含量/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$			
	根		地上部		根		地上部	
	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’	‘扬稻6号’	‘武运粳7号’
0	6.8±9.6 ^a	6.0±10.5 ^a	36.8±5.7 ^a	37.9±8.7 ^a	64±11 ^a	137±71 ^a	751±26 ^a	995±50 ^a
10	11.2±9.4 ^a	13.0±5.4 ^a	49.7±15.2 ^a	40.0±9.6 ^a	70±3 ^a	83±3 ^a	761±16 ^a	951±153 ^a
100	8.1±5.9 ^a	10.7±8.6 ^a	39.6±9.7 ^a	36.5±13.2 ^a	84±15 ^a	83±36 ^a	380±49 ^b	702±79 ^b

根部。2个水稻品种地上部磷含量和‘武运粳7号’根系磷含量在不同铝处理之间没有差异, 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理对‘扬稻6号’根系磷含量没有显著影响, 但是100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理显著提高了‘扬稻6号’根系磷含量。

不同水稻品种的钾含量没有显著差异。10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理对水稻的钾含量以及100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理对水稻地上部钾含量均没有显著影响, 但是100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理显著降低了根系钾含量。

水稻的地上部钙含量都高于根部。铝处理对‘武运粳7号’根和地上部钙含量没有显著影响, 但是显著降低了‘扬稻6号’根和地上部钙含量。

水稻的地上部镁含量高于根部。不同铝处理对水稻根系和‘武运粳7号’地上部镁含量没有显著影响, 但是100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理显著降低了‘扬稻6号’地上部镁含量。

不同水稻品种的根部和地上部铁含量没有太大差异, 地上部硼含量远高于根部。不同铝处理对水稻的根和地上部铁和硼含量均没有显著影响。

水稻的地上部锰含量远高于根部。10和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理均没有显著影响根系锰含量, 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝没有显著影响2个水稻品种地上部锰含量, 但是100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝显著降低了2个水稻地上部锰含量, ‘扬稻6号’降低49%, ‘武运粳7号’降低29%。

以上结果综合表明: (1) 铝主要积累在根部, 地上部磷、钙、镁、硼、锰含量高于根部, 钾和铁在根部和地上部之间没有太大差异; (2) 铝处理降低了水稻根系钾、钙和镁含量, 但是这些降低与2个水稻品种的耐铝能力没有相关性; (3) 铝处理对不耐铝水稻品种地上部钙、镁和锰含量的降低幅度远高于耐铝水稻品种, 这可能是铝显著抑制不耐铝品种地上部生长的主要原因; (4) 铝处理对水

稻吸收铁、硼没有显著影响,提高了不耐铝水稻品种根系磷积累。

讨 论

1 铝对水稻根系生长的影响

植物铝毒的主要症状是根系(特别根尖)生长受到抑制(Ryan等1993; 吴道铭等2014)。植物根系生长包括根长、根表面积、根直径、根体积等。实验结果表明,虽然铝处理未显著降低2个水稻品种根干重和根体积,但是使根系变短、根表面积降低、根直径变粗,这些效应在不耐铝品种‘扬稻6号’上表现尤为明显。由于根系变短、根表面积减少与根系变粗相互抵消,这可能使得铝胁迫下根系总体积和重量没有变化。另外,铝处理显著降低了不耐铝品种‘扬稻6号’的根尖数,因为根尖数决定着新根的数量,所以铝毒会导致根数量减少。以前的报道也表明,铝毒主要抑制植物根系分生区而不是根冠和伸长区(Ryan等1993)。铝抑制根系分生区可能是铝降低‘扬稻6号’根尖数的主要原因。因此,水稻根系铝毒的主要机制是降低根系长度、根表面积和根数量,同时使根系变粗,但根总体积和总重量不一定会有变化。

2 铝对水稻根系吸收养分的影响

以前的结果表明,‘扬稻6号’不耐铝,‘武运粳7号’耐铝(Zhao等2009; 张启明等2011; Wang等2015a)。本文结果也表明,铝抑制了‘扬稻6号’地上部干重,而没有抑制‘武运粳7号’地上部干重,进一步支持了2个品种耐铝能力的差异。铝主要累积在水稻根系,地上部铝含量很低,加铝处理也没有显著增加2个水稻品种地上部铝含量,表明没有过多的铝进入地上部。那么,为什么铝会抑制‘扬稻6号’地上部生长?我们推测这种抑制作用可能是间接的:铝先抑制了根系生长,导致植物根系吸收养分的能力或数量降低,间接抑制了地上部生长。因为铝对‘扬稻6号’根系产生的毒害比‘武运粳7号’严重,所以‘扬稻6号’根系养分吸收量降低更多,地上部受到的抑制程度更大。铝处理对‘扬稻6号’地上部钙、镁和锰含量的降低程度显著高于‘武运粳7号’,所以地上部钙、镁和锰的缺乏可能是铝毒胁迫下‘扬稻6号’地上部生长受抑制的主要原因。以前的报道也表明钙(Rengel和Zhang 2003)和镁(Bose等2011; Chen和Ma 2013)能够减轻植物铝毒,铝能

降低水稻对锰的吸收(Hai等1989)或向地上部转运(Wang等2015b)。铝对水稻养分吸收的影响顺序为: $Mg > Ca > P > K$ (de Mendonça等2003)。另外,铝对水稻根和地上部氮含量没有显著影响(Zhao等2013)。虽然以前报道表明铝毒抑制了耐铝和不耐铝水稻对钙、磷、钾、镁、锰的吸收(Macêdo和Jan 2008),但是本文结果表明,铝胁迫下根和地上部磷、钾、硼含量的变化不能解释不耐铝水稻品种地上部受抑制的原因。综合上述结果,在植物必需的17种营养元素中,我们认为地上部钙、镁和锰的缺乏是铝对水稻产生毒害的一个重要机制。

由于酸性土壤低磷胁迫和铝毒的共存,同时磷酸根能与铝离子络合,植物磷铝交互作用一直是个研究热点(Chen等2012; Zhao等2014)。由于铝离子与磷酸根反应导致磷的有效效应降低,一般认为铝毒将导致植物缺磷。毫无疑问,这种解释在土壤中是适合的,因为酸性土壤磷有效性低的一个主要原因是形成了Al-P复合物,Al-P复合物对植物有效性较低。然而,越来越多的证据表明,缺磷不是植物铝毒的机制,有时候铝甚至能提高植物磷含量(Matsumoto和Hirasawa 1979; Tan和Keltjens 1990a, b; Zhao等2014)。实验也表明,增加磷供应不能减轻铝毒,有时甚至加重了铝毒(Sun等2008; 张富林等2010; Chen等2012)。磷能否减轻植物铝毒取决于植物耐铝能力和磷效率(Zhao等2014),但是具体原因目前仍不清楚。本文的结果表明耐铝品种‘武运粳7号’地上部磷含量高于不耐铝品种‘扬稻6号’,这与以前在水稻(张启明等2011)和胡枝子(*Lespedeza bicolor*) (Sun等2008)上的结果相似,即耐铝的植物品种一般体内磷含量较高(Zhao等2014)。因此,磷缺乏不是水稻铝毒的机制,但是不耐铝水稻品种体内磷含量一般低于耐铝水稻品种。

3 铝降低水稻地上部钙、镁和锰含量的可能机制

上述讨论表明,地上部钙、镁和锰的缺乏是铝对水稻产生毒害的原因之一。那么,铝为什么抑制水稻对这3个营养元素的吸收?目前实验是采用铝与营养液交替处理的实验方法,这很好地避免了铝与其他元素之间在溶液中的直接相互作用(Sun等2008; 张富林等2010)。因此,这里铝对营养元素影响的结果主要是因为植物方面的因素,而不是因为营养液中的化学反应。关于铝抑制水稻吸收钙、镁和锰的机制,我们推测可能有以下

三个方面: (1)铝胁迫下根系变短、根表面积和根数量降低, 这可能导致植物吸收钙、镁和锰的总量降低; (2)铝干扰了根系代谢或者跨膜过程, 导致养分的跨膜运输受阻, 钙、镁和锰吸收速率降低; (3)根系表面吸附大量的铝离子导致根系表面带正电量增加, 由于排斥作用, 阳离子接近根系受阻, 水稻吸收钙、镁和锰也受到阻碍。一个关键问题是: 为什么铝仅抑制了籼稻对钙、镁和锰三种元素的吸收, 而对其他元素影响较小? 从以上三种推测来看, 第一和第二种机制应该非特异的, 即对所有元素都适用, 而第三种机制能更好地解释目前的现象, 因为钙、镁和锰三者都是阳离子。铝抑制水稻根系对钙、镁和锰吸收的具体机制仍是一个值得深入探讨的问题。

以上分析综合表明: (1)铝毒使得水稻根系变短变粗、根表面积降低和根数量减少, 在籼稻上的毒害效应比粳稻明显; (2)铝毒对籼稻根系吸收钙、镁和锰的抑制作用远大于粳稻, 推测钙、镁和锰的缺乏可能是铝对籼稻产生毒害的机制之一。

参考文献

- 陈荣府, 沈仁芳(2004). 水稻(*Oryza sativa* L.)铝毒害与耐性机制及铝毒害的缓解作用. 土壤, 36 (5): 481~491
- 范伟, 姜和强, 龚育龙, 刘美雅, 杨建立, 郑绍建(2014). 调控铝诱导根尖有机酸分泌的分子机制. 植物生理学报, 50 (10): 1469~1478
- 沈仁芳(2008). 铝在土壤-植物中的行为及植物的适应机制. 北京: 科学出版社
- 吴道铭, 曹华莘, 沈宏(2014). 生长素及其运输蛋白对植物铝胁迫的响应. 植物生理学报, 50 (8): 1135~1143
- 张富林, 张启明, 赵学强, 沈仁芳(2010). 磷对植物铝毒害作用研究中两种磷铝处理方法比较. 土壤学报, 47 (2): 311~318
- 张启明, 陈荣府, 赵学强, 董晓英, 沈仁芳(2011). 铝胁迫下磷对水稻苗期生长的影响及水稻耐铝性与磷效率的关系. 土壤学报, 48 (1): 103~111
- Bose J, Babourina O, Rengel Z (2011). Role of magnesium in alleviation of aluminium toxicity in plants. J Exp Bot, 62: 2251~2264
- Chen RF, Zhang FL, Zhang QM, Sun QB, Dong XY, Shen RF (2012). Aluminium-phosphorus interactions in plants growing on acid soils: does phosphorus always alleviate aluminium toxicity? J Sci Food Agr, 92: 995~1000
- Chen ZC, Ma JF (2013). Magnesium transporters and their role in Al tolerance in plants. Plant Soil, 368: 51~56
- de Mendonça RJ, Cambraia J, de Oliveira JA, Oliva EMA (2003). Aluminum effects on the uptake and utilization of macronutrients in two rice cultivars. Pesqui Agropecu Bras, 38: 843~848
- Famoso AN, Clark RT, Shaff JE, McCouch SR, Kochian LV (2010). Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms. Plant Physiol, 153: 1678~1691
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding KWT, Vitousek PM, Zhang FS (2010). Significant acidification in major Chinese croplands. Science, 327: 1008~1010
- Hai TV, Nga TT, Laudelout H (1989). Effect of aluminium on the mineral nutrition of rice. Plant Soil, 114: 173~185
- Liang LZ, Zhao XQ, Yi XY, Chen ZC, Dong XY, Chen RF, Shen RF (2013). Excessive application of nitrogen and phosphorus fertilizers induces soil acidification and phosphorus enrichment during vegetable production in Yangtze River Delta, China. Soil Use Manage, 29: 161~168
- Ma JF, Chen ZC, Shen RF (2014). Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants. Plant Soil, 38: 1~12
- Macêdo CEC, Jan VVS (2008). Effect of aluminum stress on mineral nutrition in rice cultivars differing in aluminum sensitivity. R Bras Eng Agr Amb, 12: 363~369
- Matsumoto H, Hirasawa E (1979). Less involvement of phosphorus deficiency in the inhibition of root elongation of pea seedlings by aluminium. Soil Sci Plant Nutr, 25: 93~101
- Rengel Z, Zhang WH (2003). Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium-toxicity syndrome. New Phytol, 159: 295~314
- Ryan PR, Ditomaso JM, Kochian LV (1993). Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. J Exp Bot, 44: 437~446
- Sun QB, Shen RF, Zhao XQ, Chen RF, Dong XY (2008). Phosphorus enhances Al resistance in Al-resistant *Lespedeza bicolor* but not in Al-sensitive *L. cuneata* under relatively high Al stress. Ann Bot, 102: 795~804
- Tan K, Keltjens WG (1990a). Interaction between aluminium and phosphorus in sorghum plants. I. Studies with the aluminium sensitive sorghum genotype TAM428. Plant Soil, 124: 15~23
- Tan K, Keltjens WG (1990b). Interaction between aluminium and phosphorus in sorghum plants. II. Studies with the aluminium tolerant sorghum genotype SC0283. Plant Soil, 124: 25~32
- von Uexküll HR, Mutert E (1995). Global extent, development and economic impact of acid soils. Plant Soil, 171: 1~15
- Wang W, Zhao XQ, Chen RF, Dong XY, Lan P, Ma JF, Shen RF (2015a). Altered cell wall properties are responsible for ammonium-reduced aluminum accumulation in rice roots. Plant Cell Environ, 38: 1382~1390
- Wang W, Zhao XQ, Hu ZM, Shao JF, Che J, Chen RF, Dong XY, Shen RF (2015b). Aluminium alleviates manganese toxicity to rice by decreasing root symplastic Mn uptake and reducing availability to shoots of Mn stored in roots. Ann Bot, 116: 237~246
- Zhang Q, Maroof MAS, Lu TY, Shen BZ (1992). Genetic diversity and differentiation of *indica* and *japonica* rice detected by RFLP analysis. Theor Appl Genet, 83: 495~499
- Zhao XQ, Chen RF, Shen RF (2014). Coadaptation of plants to multiple stresses in acidic soils. Soil Sci, 179: 503~513
- Zhao XQ, Guo SW, Shinmachi F, Sunairi M, Noguchi A, Hasegawa I, Shen RF (2013). Aluminum tolerance in rice is antagonistic with nitrate preference and synergistic with ammonium preference. Ann Bot, 111: 69~77
- Zhao XQ, Shen RF, Sun QB (2009). Ammonium under solution culture alleviates aluminum toxicity in rice and reduces aluminum accumulation in roots compared with nitrate. Plant Soil, 315: 107~121