

# 水稻(*Oryza sativa* L.)铝毒害与耐性机制及铝毒害的缓解作用

陈荣府<sup>1,2</sup> 沈仁芳<sup>1\*</sup>

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所) 南京 210008;

2 中国科学院研究生部 北京 100039)

**摘 要** 铝 (Al) 毒是广泛存在于热带亚热带地区酸性土壤上的主要的生产力限制因子之一。水稻 Al 毒害主要发生在新开垦的旱地酸性土壤上。本文较详细地总结了: (1) 水稻发生 Al 毒的环境条件, 水稻 Al 毒害的可见症状和 Al 毒害的部位; (2) 水稻耐 Al 指标, 营养元素的吸收与分配对水稻耐受 Al 毒害的影响, 以及 Al 胁迫下根系分泌物、根际 pH 的变化等对水稻耐 Al 的贡献, 水稻耐 Al 基因的定位等; (3) 水稻 Al 毒害的缓解作用机理及可能的解决措施。最后对水稻 Al 毒害和水稻耐 Al 机制研究中存在问题进行了分析探讨, 同时对今后的研究作了展望。

**关键词** 水稻; 铝毒害机制; 耐铝机制; 铝毒缓解作用机制

**中图分类号** Q945; S155

水稻是全球主要的粮食作物。在高度风化的酸性土壤中, Al 是限制水稻生长和矿质元素吸收因而导致减产的一个主要胁迫因子<sup>[1]</sup>。全球有 39.5 亿  $\text{hm}^2$  酸性土壤, 其中可耕地面积为 1.79 亿  $\text{hm}^2$ , 主要分布在热带、亚热带及温带地区, 尤其是发展中国家<sup>[2]</sup>。我国酸性土壤遍及南方 15 个省区, 总面积为 2030 万  $\text{hm}^2$ , 约占全国土地总面积的 21%<sup>[3]</sup>。同时由于酸沉降等对土壤酸化的影响, Al 的危害面积有增加的趋势<sup>[4~6]</sup>。

与黑麦、小麦、大麦等相比, 水稻是比较耐 Al 的作物<sup>[7, 8]</sup>, 但其耐性机理至今仍不完全清楚。

长期以来, 国内学者对缓解与克服植物 Al 毒害作了许多的研究与尝试<sup>[9~12]</sup>, 结果表明, 最佳方式之一是选择和培育耐 Al 性较强的植物基因型, 而要完成这一目标必需首先弄清楚植物耐 Al 的生理-生化与遗传机制。因此研究水稻的耐 Al 机制有着重要的理论与实践意义。

## 1 水稻铝毒害的特点

### 1.1 水稻发生 Al 毒害的环境条件

1.1.1 水稻发生 Al 毒害的土壤条件 水稻生长的最佳 pH 范围是 5.0 ~ 8.5。Tanaka 和 Navasero<sup>[13]</sup>在研究水稻产生 Al 毒害症状的土壤条件时发现水稻 Al 毒害主要发生在旱地酸性土壤上。如果低 pH

值的土壤处于氧化状态, 土壤溶液中  $\text{Al}^{3+}$  比 Fe 高, 就会发生 Al 毒, 淹水条件下酸性土壤的 pH 值增加, 土壤溶液中 Fe 浓度增加, Fe 毒比 Al 毒更有可能发生; 如果土壤是非还原性的, pH 值高于 5, 就不会有 Fe 毒或 Al 毒。Howeler 和 Cadavid<sup>[14]</sup>指出, 拉美旱地土壤贫瘠, 大部分是酸性的, 生长在这种土壤上的水稻易遭受 Al 毒害和 Ca、P 缺乏的胁迫; 同时也认为淹水条件下一般不会发生 Al 毒。

有研究发现第四纪红土、赤红壤、新垦红壤中活性 Al 的含量比熟化红壤性水稻土高, 水稻在熟化水稻土中的生长优于新垦红壤, 因此新垦红壤比熟化红壤性水稻土更易发生 Al 毒害<sup>[15~17]</sup>。

土壤溶液中 Al 毒害的临界浓度取决于 pH 值、土壤中的营养状况及植物基因型。不同水稻基因型 Al 毒害的临界浓度为  $\text{Al}^{3+}$  2 ~ 30  $\text{mg/L}$ <sup>[18]</sup>。

1.1.2 水稻发生 Al 毒害的温度条件 水稻最适生长温度为 30~32 $^{\circ}\text{C}$ 。顾明华等<sup>[19]</sup>研究了 Al 毒在不同作物(水稻、大豆、大麦、番茄)上的差异及温度的影响, 结果表明, Al 对作物的毒害因温度而异, 作物在其最适生长温度范围内受 Al 伤害最明显。其原因可能是在最适温度下, 作物生长较快, 新陈代谢旺盛, 侵入体内的 Al 对其伤害相对较严重。另一方面, 在质外体中有新陈代谢所需的 Al 的吸附位点(如细胞壁糖蛋白), 且对温度很敏感<sup>[20]</sup>。同时, 水

稻体内的 Al 含量有随温度上升而递增的倾向<sup>[19]</sup> ,这可能与高温时蒸腾作用增强有关,因为植物对 Al 的吸收主要以被动吸收途径并主要随质流上移到地上部。

另外,还有研究表明培养液中 Al 的离子强度对水稻等作物的 Al 毒害也有影响:当 Al 溶液的离子强度较高时,Al 在根中的积累被阻碍<sup>[21]</sup>。这可能也是不同的水稻培养方法得出不同结论的部分原因。

### 1.2 水稻 Al 毒害的可见症状

早期的研究大多发现水稻 Al 毒害的症状在在地上部,表现为叶片短小、黄化等<sup>[13, 22]</sup>。Sivaguru 等<sup>[23]</sup>认为叶尖枯黄或变成青铜色是 Al 伤害的一个独特症状。赫鲁宁和刘厚田<sup>[24]</sup>认为高浓度 Al 处理时,水稻地上部分才会出现受害症状。高浓度 Al 处理下(560  $\mu\text{mol}$  Al)敏感水稻品种的根相对较短,多分枝,卷曲,短粗,叶子短小、枯萎黄化<sup>[22]</sup>。以上是早期人们研究水稻的 Al 毒害时所观察到的症状,这个时期,一般所用 Al 处理浓度较高,而且所用培养液不科学,可能会出现 P、Ca、Mg 等营养元素缺乏问题。

现在的研究一般认为,与其他植物一样,水稻最明显的 Al 毒害症状也是抑制根的生长。王建林<sup>[15]</sup>观察到水稻在 Al 胁迫下根系生长较差,根短而粗,根尖卷曲呈鱼钩状,地上部分分蘖少。随着 Al 处理浓度的增加,水稻地上部分和根的鲜重显著下降,并且 Al 敏感品种比耐 Al 品种更明显。

### 1.3 水稻 Al 毒害的部位

从水稻的 Al 毒害症状来看,水稻 Al 毒害的作用部位在根部;大量的研究结果又证明水稻根尖是 Al 毒害的敏感位点。

Ryan 和 Joseph<sup>[25]</sup>利用分室实验(divided chamber)和浸泡过 Al 的琼脂小块研究发现,只有玉米根末端 2.0 ~ 3.0 mm(根冠和分生区)暴露在 Al 中,根的生长才会被抑制,分生组织是 Al 毒害的最初位点。也有人认为玉米根尖伸长区末端是 Al 敏感位点<sup>[26]</sup>。

Wagatsuma 等<sup>[21]</sup>根据 Al 在豌豆、玉米、水稻根尖中的积累、原生质体的活性及  $\alpha$ -葡聚糖的形成,认为 Al 毒的特殊位点是根的幼嫩外层细胞的原生质膜,且耐 Al 性在很大程度上取决于原生质膜的完整性。

然而,水稻中 Al 毒害的具体位点还很少有研究。如果根尖确实是 Al 毒害的原初部位,它可能也是耐性品种对 Al 毒害抵抗作用表现较强的部位。

### 1.4 水稻对 Al 的吸收途径与 Al 在水稻中的累积部位

由于 Al 不存在同位素,不能用一般的同位素示踪的方法确定植物对 Al 的吸收途径,这方面的研究较少。

多数研究结果表明无论 Al 敏感品种还是耐性品种,水稻根中总 Al 含量比地上部分高得多<sup>[1, 27]</sup>。Jan 和 Matsumoto<sup>[28]</sup>研究发现,无论 Al 敏感性高低,水稻根尖端和中部的 Al 累积量都比根基部高。

Jan 和 Pettersson<sup>[29]</sup>发现与敏感品种相比,耐 Al 水稻品种中较多的 Al 保留在根中,其净 Al 吸收速率比敏感品种高,而运输到地上部分的较少,因此认为水稻品种的 Al 敏感性与根钝化 Al 和控制 Al 向地上部分运输的能力有关。但许多研究表明耐 Al 的水稻品种根中 Al 含量比敏感品种低,因此认为水稻的耐 Al 机制为排除机制<sup>[30, 7]</sup>。这种分歧,可能是培养方法、实验条件和数据分析的不同造成的。现在的研究一般倾向于后者。

Fageria 和 Carvalho<sup>[1]</sup>发现水稻根吸收的 Al 大部分强烈固定在细胞壁的吸附位点。Ishikawa 等<sup>[31]</sup>报道水稻中 Al 集中在根尖的表皮细胞和外皮层细胞中。顾明华和黎晓峰<sup>[32]</sup>研究证实水稻对 Al 的吸收主要是通过质外体途径,Al 主要集中在水稻根质外体特别是细胞壁中。Yoshimura 等<sup>[33]</sup>将耐 Al 水稻进行有 P 和无 P 预培养, Lumogallion 染色发现 Al 的最高水平出现在用 P 预培养的植株的根冠中,在初生根的表皮和中柱细胞周围的质外体区域及次生根的绕中柱细胞的区域也发现有高水平的 Al。总之,多数研究表明 Al 在水稻根中的累积主要发生在质外体区。

## 2 水稻耐铝机制研究进展

关于水稻的耐 Al 机制,国内外的学者分别研究了组织水平上水稻耐 Al 的生理机制;细胞水平上耐 Al 的生化机制;基因水平上耐 Al 的遗传机制。但目前还没有形成统一清楚的认识。

### 2.1 耐 Al 指标的选择与确定

关于水稻 Al 毒害与耐 Al 性的评价指标,由于水稻比其他作物耐 Al 性要强,只有根部对 Al 反应最敏感,多数的研究采用根长(包括 RRL(相对根长) RRE(Al 胁迫下相对根伸长与对照相对根伸长比)等),也有采用根鲜重、根干重等。Howeler 和 Cadavid 等<sup>[14]</sup>发展了一种快速筛选耐 Al 水稻幼苗的营养液筛选方法,将相对根长作为耐 Al 指标,发

现田间产量与 RRL 有很好的相关性。但 Fageria 等<sup>[34]</sup>发现水稻地上部重量比根对 Al 毒更敏感,并用地上部干重为指标筛选了耐 Al 水稻和 Al 敏感水稻品种。Jan 和 Pettersson<sup>[29]</sup>用了 RGR(相对生长速度)、RRL、RSL(相对芽长)、RSW(相对芽重)等来评价水稻基因型的耐 Al 性,发现 RSW 最佳。这可能与他们采用特殊的水稻培养方法有关,并且他们所用的 Al 处理浓度太高,耐 Al 水稻的根也已被破坏了。Sivaguru 等<sup>[23]</sup>用根的数量、叶尖枯黄程度、根和地上部的干物质量,根和地上部的相对生长降低(RGRR, RGRS)、根及地上部的耐性指数(RTI, STI)作为水稻对 Al 反应的指标,发现 RTI 与 Al 胁迫的影响密切相关。

余纯丽等<sup>[35]</sup>在研究 Al 对水稻、小麦、南瓜等的种子根生长的影响时发现根系活力的生理指标对 Al 的反应比根系形态指标更为敏感。Maltais 和 Houde<sup>[36]</sup>研究表明 NBT(硝基四唑蓝)的还原可以作为快速鉴定耐性个体的一个简单的生化标记。

虽然用根长作为评价 Al 敏感性或耐性的指标时不太方便,尤其是田间筛选等工作量较大,但它作为 Al 毒害的指标还是区分度较高且比较通用的参数。

## 2.2 Al 对水稻生长的刺激作用机理

一般认为 Al 是一种生物毒性元素。它不但会对植物产生毒害,对鱼类、藻类以及人体的毒害也是近年来的研究热点。

但也有研究表明 Al 对植物有正面效应:Osaki 等<sup>[37]</sup>在研究 Al 对适应低 pH 土壤植物的有益作用时,将生长不受 Al 影响或者生长被 Al 刺激的植物分别称为耐 Al (Al-toleranced) 植物和 Al 刺激 (Al-stimulated) 植物,而水稻就属于 Al 刺激植物。茶树被称为 Al 累积植物,Al 对茶树有促进根系生长发育、增强光合作用等积极的生理效应,廖万有<sup>[38]</sup>认为 Al 对茶树具有“P 泵”的作用,能促进茶树对 P 的吸收。并且茶树自身还有一系列的耐 Al 机制。宣家祥和张自立<sup>[39]</sup>用 Al 处理铁质砖红壤,与对照相比,大麦生长良好,可能是少量的 Al 对植物吸收 N 有一定的刺激作用,促使大麦叶色变深,有利于植物地上部生长,但也有可能是 Al 缓解了 Fe 毒。研究这些对我们研究水稻的耐 Al 机制有一定的启发作用。水稻被低浓度的 Al 刺激生长的现象也先后被 Howeler 和 Cadavid<sup>[14]</sup>、Fageria 等<sup>[34]</sup>、Sivaguru 等<sup>[23]</sup>、Jan 和 Pettersson<sup>[40]</sup>、Osaki 等<sup>[37]</sup>等观测到,但其机

理仍不清楚。

有研究认为少量 Al 刺激耐 Al 水稻对 N、P、K、Ca、Mg、S、Fe、Cu、Zn 等养分的吸收从而刺激水稻生长<sup>[1, 41]</sup>。Jan 和 Pettersson<sup>[40]</sup>在研究低浓度 Al 对水稻生长的影响时发现在 35  $\mu\text{mol}$  Al 浓度下耐 Al 的水稻品种地上部分和根鲜重与无 Al 的对照植株相比有增加的趋势,而在 70、140  $\mu\text{mol}$  浓度下,根鲜重显著降低,其机理不清楚。但要明确的是,以上所观察到的现象都是在相对较低 Al 浓度的短期胁迫下,并且在耐 Al 品种中表现较明显。Al 在植物体内可能没有直接有益的生理作用,但它可能有间接的作用。Al 对水稻生长的刺激作用机理可能是:

水稻在环境胁迫初期的生理适应性反应; Al 对 Fe 毒或  $\text{H}^+$  毒害等其他环境胁迫的缓解作用; 像茶树一样, Al 对水稻也有“P 泵”甚至“N 泵”、“Ca 泵”等的作用。这些有待于进一步的研究与证实。

## 2.3 营养元素的吸收和分配与水稻的耐 Al 性

营养元素的运输和代谢缓解 Al 毒的方式有: 通过提高根际 pH 使 Al 在根际沉淀; 吸收后与 Al 形成的复合物使 Al 从活跃的代谢过程中去除; 营养元素的吸收改善了其他代谢进程。

2.3.1 N 与水稻耐 Al 性 N 在水稻中有重要的生理功能,但关于水稻耐 Al 性与 N 吸收和分配的关系的研究较少。Ganesan 等<sup>[30]</sup>在研究水稻基因型耐 Al 差异的生理基础时认为硝酸盐代谢在水稻耐 Al 性中起着关键作用,耐 Al 水稻品种的高耐 Al 性可能来自有效的 N 代谢和它改变介质 pH 的能力。Al 处理下,耐 Al 水稻品种  $\text{NO}_3^-$ -N 含量的降低和活体叶片组织中 NR(硝酸还原酶)活性的降低比敏感品种要少。Al 对水稻的毒害可能是妨碍了 NR 的合成或与活性 NR 相互作用导致其活性下降。耐 Al 水稻有效的  $\text{NO}_3^-$ -N 吸收导致营养液 pH 上升,因而降低了根对 Al 的吸收。但一般认为水稻是喜铵作物,不会对  $\text{NO}_3^-$ -N 有效吸收(除非营养液中  $\text{NO}_3^-$ -N 是唯一 N 源),而且营养液中 pH 的变化很难说是 N 吸收的结果。

另一方面, Gyaneshwar 等<sup>[42]</sup>研究表明,水稻根际的固 N 微生物及固 N 酶活性与水稻耐 Al 性有关。接种了固 N 微生物的耐 Al 水稻与 Al 敏感水稻相比,有较高的地上部分与根干重及根中总 C、总 N 含量,根系分泌物中总 C 含量达显著差异。这可能是因为植物对 Al 的耐性与根系合成和分泌有机酸的能力相关,而植物根际的固 N 微生物与固 N 酶

活性的增强使植物 N 固定能力增强, 生长旺盛, 根系分泌物增多。

2.3.2 P 与水稻耐 Al 性 酸性土壤上一般同时存在 Al 胁迫和低 P 胁迫<sup>[14]</sup>, 植物对 Al 胁迫、低 P 的适应性可能为同一种机制所控制。万延慧等<sup>[43]</sup>所做的大豆耐低 P 与耐 Al 毒的相关性研究中, 也表明高 P 可以缓解 Al 毒害, 其原因有两种: 一可能是营养液中一部分 P 与 Al 结合生成沉淀, 降低了介质中 Al 的浓度; 二可能由于大豆植株内 Al 与 P 形成沉淀, 降低了 Al 的毒害。

目前, P 与水稻耐 Al 性的关系研究相对较多。无论从低 P 胁迫和 Al 胁迫的症状、生理变化还是从遗传基因上, 它们都有一定的关系。

许多研究表明水稻耐 Al 性与 P 吸收密切相关, 耐 Al 水稻能在 Al 存在的情况下有效的吸收和利用 P<sup>[34, 44]</sup>。Tanaka 和 Navasero<sup>[13]</sup>发现如果水稻体内 P 含量高就不会有 Al 毒症状。耐 Al 的水稻品种在高 Al、低 Al 的情况下, 茎叶和根中有相对高的 P 积累, 其净 P 吸收速率高到足以保持地上部分 P 的状况, 因此水稻高耐 Al 性的部分原因在于保持地上部分高的 P 含量以及低的地上部分 Al 含量, 而地上部分的低 Al 又使更多的 P 参与代谢<sup>[22, 40]</sup>。Nakagawa 等<sup>[45]</sup>用 P 预处理水稻植株, 发现 Al 不会抑制地上部分的生长, Al 在根中的沉积略有增加, 推测可能是在根中形成了 Al 的磷酸盐沉淀(Yoshimura 等<sup>[33]</sup>用 <sup>27</sup>Al 魔角旋转核磁共振光谱(MAS NMR)分析表明沉积物中含有大量 Al 的氢氧化物)使地上部分免遭 Al 的毒害, 即 P 预处理增强了水稻的耐 Al 性。

从遗传基因的角度来看, 水稻耐 Al 性 QTL(数量性状座位)也可能与 P 吸收效率有关<sup>[18]</sup>。

2.3.3 K、Ca、Mg 及微量元素与水稻耐 Al 性 Al 处理对水稻植株中几乎所有的必需营养元素(N、P、K、Ca、Mg、S、Zn、Fe、Mn、B、Cu)的浓度和含量都有抑制作用<sup>[1]</sup>。无论水稻的 Al 敏感性, Al 处理下, K、Ca、Mg 在地上部分的累积比根中多, 且随 Al 浓度的增加, 它们(除 K)在地上部分的浓度有下降趋势; 微量元素(Fe、Zn、Cu), 则在根中浓度较大<sup>[22]</sup>。

不少研究表明, 耐 Al 水稻在 Al 胁迫下能有效的吸收和利用 Ca, 且地上部分积累较多的 Ca<sup>[14, 44]</sup>。也有研究发现 Al 敏感水稻品种在 Al 处理过程能保持相对高的 Ca 积累<sup>[22]</sup>。

Mugwira 等<sup>[46]</sup>表明 Al 对植物的毒害是伴随一

定 Al 浓度下 K 与 Ca、Mg 的拮抗作用的。水稻中 Al 对 Mg 比对其他矿物有更强烈的效果, Al 通过钝化载体或与 Mg 竞争载体上的结合位点而直接抑制 Mg 吸收。Al 敏感水稻中 Al 与 Mg 的竞争作用对水稻耐 Al 有重要作用<sup>[28]</sup>。

有研究认为植物对 Al 敏感性的增加与根中微量元素累积增加有关<sup>[1]</sup>。

关于水稻在 Al 胁迫下营养元素的吸收和分配的变化及其与耐 Al 性的关系研究, 近年研究较少, 而早期的研究, 由于研究方法的不完善, 加上多种元素同时存在的化学与生理复杂性, 很难说清楚。不过可以肯定的是耐 Al 水稻品种在这方面不同于敏感品种, 具体的机理有待深入研究。

## 2.4 根系分泌物及根际 pH 与水稻耐 Al 性

在多数作物(如小麦、大豆、荞麦、玉米、茶树等)中根系分泌物(主要是有机酸)在耐 Al 机制中有重要贡献<sup>[47, 48]</sup>。有机酸或分泌到根际或累积在细胞质及液泡<sup>[49]</sup>中, 与 Al 络合, 降低 Al 的毒性。但在水稻中很少有报道 Al 胁迫下的根系分泌物, Ma 等<sup>[7]</sup>在耐 Al 水稻和敏感水稻中都观察到 Al 诱导的柠檬酸的分泌, 但这两个品种间的分泌量无显著差异, 因而它不太可能是主要的耐 Al 机制。水稻是否分泌除柠檬酸以外的其他有机酸, 或者是合成的有机酸在根组织内累积解毒, 仍需进一步研究短期 Al 胁迫下的根系分泌物。

Ganesan 等<sup>[30]</sup>认为耐 Al 的水稻品种能更有效地改变介质的 pH, 因而减少 Al 的吸收并最终降低 Al 毒。另外, 水稻对 N 等营养元素的吸收, 可能导致根际 pH 的变化, 因而影响 Al 的吸收。但是 pH 的测定需要进一步精确时间和位点, 溶液尽可能的简单化。

## 2.5 蛋白质、酶与水稻耐 Al 性

Wissemeier 等<sup>[50]</sup>发现植物组织在 Al 诱导下, 会形成 1,3- $\beta$ -葡聚糖且其相对浓度和根的相对伸长率显著负相关, 而 1,3- $\beta$ -葡聚糖本身可能就是阻碍“壁松弛过程”的一个因素, 因而阻碍了细胞伸长。Wagatsuma 等<sup>[21]</sup>也发现 Al 处理的玉米根细胞壁成分中含有 1,3- $\beta$ -葡聚糖。周建华等<sup>[51]</sup>发现 Al 胁迫下, 大麦根过氧化物酶同工酶谱发生变化, Al 增加了酶带的数量和宽度, 且在一定的区域耐性品种酶活性增加的相对幅度较大。

Jan 等<sup>[52]</sup>研究了两种耐 Al 性不同的旱稻根细胞不同部位中蛋白质和过氧化物酶的定量变化与耐 Al

性的关系,发现耐 Al 水稻品种能够在 Al 胁迫下保持根细胞中蛋白质的含量和酶活性。而敏感品种在 Al 胁迫下蛋白质从细胞质向细胞壁重新分配,过氧化物酶(POD)活性的增加指示了根的破坏。但是,很难说清 POD 酶活性变化和 Al 胁迫下根破坏二者间的因果关系。

张立平等<sup>[53]</sup>利用 DD-PCR(差异显示多聚酶链式反应)技术分析水稻 Al 诱导基因的表达差异发现,抗性品种特异表达的片段可能与合成抗性蛋白有关,敏感品种基因的特异表达可能产生一些毒害蛋白,抑制根的生长。并且从 Al 胁迫下的水稻抗性品种根尖分离出基因特异表达的 9 条 cDNA 片段,这些片段的 mRNA 是否与合成抗性蛋白有关,有待进一步的研究。

## 2.6 细胞壁与细胞膜的屏蔽作用机理

Al 主要与细胞壁上的果胶残基(负电荷)或蛋白质结合,或将其他离子从细胞壁上置换下来,降低了细胞壁的弹性和通透性,影响植物生长。同时,Al 还可影响细胞壁的生物合成。

朱雪竹等<sup>[54]</sup>研究证明在 Al 作用下,小麦细胞壁的蛋白质含量及己糖和糖醛酸含量在耐性品种中升高十分显著,这可能是由于细胞壁各组分中的一些基团可以与环境中 Al 结合而阻止 Al 进入细胞内,降低 Al 进入细胞内部的量及 Al 的毒性。在茶树中,Al 与表皮细胞和叶肉细胞的细胞壁结合,这样可以阻止 Al 进入细胞内临界的代谢位点。关于细胞壁耐性机理的另一种解释是:植物之所以具有不同的耐 Al 性,是因为细胞壁或细胞膜上所带负电荷不同,对 Al 敏感性越高,所带负电荷越多。这是从细胞电位对 Al 离子吸收的影响方面提出的假说。

敏感品种中根尖细胞原生质膜的破坏很容易发生,Al 诱导的脂质过氧化是质膜完整性丧失的直接原因<sup>[55]</sup>。耐 Al 水稻中由于 Al 离子较少与膜结合,可以保证根尖原生质膜的完整性<sup>[21]</sup>。因而耐 Al 水稻可能正是由于细胞壁的屏障作用较好。Ma 等<sup>[7]</sup>也推测耐 Al 水稻根可能有一些特殊的物质包在根表或细胞壁或是其修饰成分阻碍 Al 进入体内。至于究竟耐性水稻是否有特殊的保护物质存在,有待证实。

## 2.7 水稻耐 Al 的基因定位

近年来,由于分子遗传标记技术的发展,水稻耐 Al 基因连锁图定位成为研究的热点。

从生理研究和分子图谱研究中得出的大多数结果都表明耐 Al 性是一个复杂的多基因特性<sup>[56]</sup>。

Wu 等<sup>[18]</sup>为研究水稻的耐 Al 基因背景,利用 RI(重组子近交系)群体,构建了一个分子连锁图和 104 个 AFLP(扩增片段长度多态性)标记、103 个 RFLP(限制性片段长度多态性)标记,基于群体中 RRL 的分离,确定了水稻耐 Al 的 QTL 和上位座位。结果表明位于第 1 和第 12 条染色体上的 QTL 与耐 Al 性相关;水稻幼苗的耐 Al 性主要由加性效应控制,而在老苗中上位效应对耐 Al 性更重要。

Nguyen 等<sup>[57]</sup>利用水稻杂交自交品系和 RFLP 标记技术,以相对根生长比为耐 Al 参数,研究控制水稻耐 Al 性的遗传因素,发现与耐 Al 性最相关的是与第 1 条染色体上接近 WG110 的区域。Nguyen 等<sup>[58]</sup>又利用 DH(双单倍体)群体和基因连锁图,以 RR(根长比)为耐 Al 性的量度,确定了影响水稻耐 Al 性的 QTL 的位置和本质,也发现水稻根生长性状的多基因控制,而且不同基因背景的水稻中控制水稻耐 Al 性的主要 QTL 位于第 1 条染色体上。

Ma 等<sup>[7]</sup>利用 BILs(回交自交系)和含 162 个 RFLP 标记的连锁图,表型分析基于 RRE,研究出控制水稻耐 Al 性的 3 个 QTL 位于第 1、2 和第 6 条染色体上,所有这些 QTL 的效应都是加性的,显性和上位效应不显著。

以上研究结果有共性的结论:水稻耐 Al 性的多基因与加性效应,都发现了位于第 1 条染色体上与耐 Al 性相关的 QTL;但也有明显的不同,而这些不同是由于所用不同的研究群体,不同的分子标记与评价参数及方法所致。

还可以看出,以上研究大多将水稻的耐 Al 性与根相连,将根长作为评价指标,而未考虑水稻的其他生理基础。Ma 等<sup>[59]</sup>发现黑小麦中控制耐 Al 性的基因位于 3R 短臂上,并且这些基因与有机酸的分泌有关,这在水稻中还未见类似报道。已有研究表明水稻耐 Al 的 QTL 和 P 吸收密切相关;那么,水稻耐 Al 的 QTL 是否与固 N 能力(如固 N 酶活性等)相关也值得研究。因此,在这方面着手研究水稻的耐 Al 性相信会有所突破。

## 3 水稻 Al 毒害的缓解作用机理与解决措施

通过施用石灰和肥料来降低酸性土壤的酸度和提高土壤肥力来发展可持续生产体系,是多年来许多土壤学者与植物学家努力的目标。

### 3.1 Al 毒害土壤的化学治理

减缓土壤 Al 毒害的措施的原理是:通过外加

物质与 Al 的沉淀络合反应,减小土壤中活性 Al 的浓度;通过外加物质提高土壤的 pH 值,或增加土壤溶液的离子强度,降低 Al 的活性,从而减少植物对 Al 的吸收;外加物质改善土壤养分状况,利于植物的生长发育。

3.1.1 Si 对水稻 Al 毒害的缓解作用 尽管许多土壤中含有相当数量的 Si,但它主要存在于固体矿物质中,只有通过溶解,慢慢释放被植物吸收。Si 在土壤溶液中主要以单硅酸( $\text{Si}(\text{OH})_4$ )的形式存在,土壤溶液中可溶性的羟基 Al 离子与硅酸可形成羟基铝硅酸盐(HAS)。

根据高等植物中 Al/Si 的相互作用, Si 对植物 Al 毒害的缓解作用机制主要有<sup>[60, 61]</sup>: Si、Al 在溶液介质中由于 Si 诱导溶液 pH 升高而发生共沉淀作用; Si、Al 在植物体内(如细胞壁)的共沉淀,以及在与根共生的真菌中的共沉淀; Si、Al 在细胞质中的相互作用及对酶活性的影响;间接作用,即 Si 改善了 Al 处理植物对 Ca、P 的吸收利用状况。

Si 对小麦和 *Faramea marginata* 的 Al 毒害的缓解作用实验<sup>[62, 63]</sup>表明, Al 并没有因为与溶液中的硅酸结合形成 HAS 而降低外部介质中的 Al 的植物毒性,也没有降低根吸收的 Al 的量; *Faramea marginata* 地上部分组织中形成 Al-Si 复合物,说明 Si 对 Al 毒的缓解作用机制是一种植物体内的机制。

水稻是有代表性的硅酸植物,是作物吸收 Si 最多的唯一的种类,它具有主动吸收 Si 的能力。Si 肥基施能促进水稻形成 Si 化细胞,增强抗逆性,增产幅度达 14.3% ~ 18.6%<sup>[64]</sup>。Hossain 等<sup>[65]</sup>在研究 Si 刺激水稻生长的机理时认为 Si 促进了细胞伸长而不是细胞分裂; Si 通过增加细胞壁的延展性而刺激了水稻生长。也有人<sup>[66]</sup>认为 Si 促进生长是由于增强了植物对非生物胁迫(如 Al 及其他金属的毒害、盐分或水胁迫)以及生物胁迫(如病原体或害虫)的抵抗力。

Hara 等<sup>[27]</sup>研究 Si 对水稻 Al 毒害的缓解作用,结果表明 Si 对 Al 的缓解作用不仅在于 Si 降低了培养液中 Al 的浓度,而且在于 Si 改变了溶液和植株中 Al 的化学形态。顾明华和黎晓峰<sup>[32]</sup>证实加入不同形态的硅酸可有效的减轻 Al 对水稻的胁迫,尤其是高分子态硅酸的效果更明显。其原因是:一方面加 Si 降低了溶液中单质态 Al 离子的浓度,改变了溶液中 Al 的形态;另一方面硅酸的加入改变了根细胞内 Al 的分布:加入低分子态硅酸增加了根全 Al 和质

外体 Al 的含量,但却降低了细胞壁 Al 的含量,而加入高分子态硅酸明显的降低了根全 Al、质外体、共质体和细胞壁 Al 的含量。

在实际应用中,硅酸钙灰渣已经被用做水稻生产中的肥料。黄巧云等<sup>[11]</sup>通过根际培养试验表明,加 Si 处理对根际土壤酸化有一定的缓解作用,抑制了根际活性 Al 含量的增加。还有研究认为 Si 可促进土壤中 P 的活化。另外,建议在生产实践中,施用 Si 肥时,应根据具体的土壤情况,适当配施其他的土壤改良剂如石灰、有机肥等。

水稻是喜 Si 作物, Si 在水稻中有重要生理功能,所以 Si 对水稻 Al 胁迫的缓解作用机理不仅仅限于改变了溶液中 Al 的活性及根细胞内 Al 的形态与分布,这方面我们仍有较大的工作空间。

3.1.2 P 对水稻 Al 毒害的缓解作用 胡红青等<sup>[10]</sup>证实土壤经磷矿粉处理后, pH 值升高,易溶性 Ca(用 0.0015 mol KCl 提取)和交换性 Ca 含量增加,易溶性 Al 含量降低,表明施用磷矿粉有供 Ca,缓解 Al 毒和促进小麦幼苗根系生长的作用。对于磷矿粉供 Ca 缓解 Al 毒的原因,他们解释为:磷矿粉中以固相存在的 Ca,在酸性条件(酸性土壤)下溶解释放出来,进入土壤液相的 Ca 离子一方面增加土壤 Ca 素,另一方面使土壤溶液离子强度增加,提高了 Ca/Al 比,缓解了 Al 毒。同时,磷矿粉溶解后,有  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 、F 释出,它们可置换土壤胶体表面的羟基,使溶液 pH 增加, pH 的增加又使单体 Al 转化为聚合态 Al;同时  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 、F 本身又可与 Al 络合。

由于在易发生水稻 Al 毒害的酸性红壤上,多数情况下同时存在着低 P 胁迫和 Al 毒胁迫,因此深入研究植物耐低 P 和耐 Al 毒的关系及 P 对 Al 毒害土壤的缓解应用有重要意义。并且目前这方面的研究还不多见。

3.1.3 Ca 对水稻 Al 毒害的缓解作用 在富 Al 的酸性土壤中, Ca 水平较低,如果 Al 敏感水稻根的 Ca 净吸收速率低的话,水稻的生长会更加恶化<sup>[22]</sup>。

Ca 在植物体内参与细胞有丝分裂、细胞运动、向重力性、极性生长及细胞质流与细胞信号转导等。Yang 等<sup>[67]</sup>对绿豆幼苗的研究发现,在形态水平上 Ca 对 Al 毒的缓解作用及缓解程度取决于 Al 胁迫的程度和 Al/Ca 比;在生理水平上 Ca 对 Al 毒的缓解效果取决于 Al/Ca 比,但这与形态水平上的 Al/Ca 比又是不同的,这也表明 Al 毒和 Al/Ca 比对幼苗生长的缓解作用在形态水平和生理水平有不同的表

达<sup>[68]</sup>。关于 Ca 对 Al 毒的缓解作用机理多数研究倾向于 Al 与 Ca 在膜上的相互作用,这方面也有待深入研究。

Ganesan 等<sup>[30]</sup>发现 Ca 对减轻 Al 对耐 Al 水稻和 Al 敏感水稻根的毒害都有积极作用,但在敏感品种中 Ca 的作用更明显。赫鲁宁和刘厚田<sup>[24]</sup>表明 Ca 与 Al 之间在对水稻 Hill 反应的影响上存在拮抗作用,而且这种作用与加入的先后顺序和作用时间长短有关。在加  $\text{AlCl}_3$  之前加  $\text{CaCl}_2$  对 Al 抑制的拮抗作用最大,反之,在加  $\text{AlCl}_3$  之后加  $\text{CaCl}_2$  拮抗作用就小;Ca 对 Al 的拮抗作用在初期很明显,随着时间的延长,这种作用有逐渐减弱的趋势,这种拮抗作用机理可能是 Ca 离子竞争性的减少了 Al 与生物大分子某些基团的结合。

应用这一原理来改造酸性 Al 毒害土壤的简单办法就是施用石灰,它不仅提高了土壤 pH 和土壤 CEC,提供了 Ca 素,而且 Ca 与 Al 相拮抗,缓解了 Al 毒。

3.1.4 有机肥对水稻 Al 毒害的缓解作用 大量的实验表明,单独施用石灰、磷矿粉等无机物质,效果并不理想。

施用猪粪和石灰都可提高土壤 pH,降低交换性 Al 含量,二者混施不仅达到上述目的,还可以增加小麦叶绿素含量、光合速率和地上部干物重<sup>[12]</sup>。石灰-泥炭-磷酸盐结合处理酸性土壤,缓解马尾松幼苗的 Al 毒害,效果最佳<sup>[9]</sup>。

有机肥缓解 Al 毒害的机理在于:一方面有机阴离子作为 Al 的配体与 Al 发生络合,改变 Al 的形态;另一方面有机肥对活化土壤养分,改善土壤肥力也有重要作用。Haynes 和 Mokolobate<sup>[69]</sup>认为有机质不但可以与 Al 络合,还可以被吸附在 Fe、Al 氧化物的表面,从而占据了 P 的吸附位点,防止 P 的固定;同时,有机质在分解过程中由于有机 N 的氨化作用和有机阴离子的氧化作用等会有短时间内的 pH 升高,使 Al 沉淀。

实际应用中 Luo 和 Christie<sup>[70]</sup>用碱性污泥修复酸性 Al 毒土壤也取得了很好的效果。为减少外源有机酸被土壤微生物分解,采用包膜技术将不同的有机酸施入红壤可缓解小麦 Al 毒<sup>[71]</sup>。但值得注意的是有机酸与 Al 的吸附-解吸平衡、络合-离解平衡等化学反应极其复杂,pH、有机酸的种类和浓度都会影响 Al 的释放与络合<sup>[72]</sup>,因此这些措施的推广仍需进一步的田间试验。

对于水稻 Al 毒害,虽无直接的实验证实,根据酸性土壤的特点,效果应该是相似的,尤其在旱稻土壤上。

以上化学处理方法,一般成本较高,而且效果只是暂时的,不能纠正底土的酸性,30 cm 以下的酸性土壤仍会影响根系生长;同时,还会带来一系列的土壤学问题如使土壤固定 P 等养分的能力提高等。

值得注意的是,控制环境污染尤其是酸沉降的发生,减轻土壤酸化和土壤中活性 Al 的溶出,也是缓解土壤 Al 毒害的一项重要措施。

### 3.2 Al 毒害土壤的微生物修复

小西茂毅于 1994 年在强酸性土壤中发现了耐酸 Al 细菌 ST-3991,它在 pH 3.4 和 Al 100 mg/L 浓度条件下培养 5 天,可使 pH 提高到 4.4,Al 浓度降低 50%<sup>[73]</sup>。

梁月荣等<sup>[74, 75]</sup>从茶树根际分离出一种耐酸 Al 真菌 ALF-1,Al 对这种真菌生长发育有促进作用,它主要通过对培养基 Al 离子的吸附、吸收及其分泌物对 Al 离子的沉淀作用而起到降低酸度和活性 Al 的作用,并且 ALF-1 菌的抗酸 Al 能力并非 Al 诱导而获得的,而是遗传固有的。将 ALF-1 真菌接种在有机质含量不高的未垦的酸性土壤中,没有明显的降低土壤 Al 和升高 pH 的效果,只有在有机质和 Al 浓度高时,效果最明显。因此,可以将该菌与有机肥结合施用改良酸性土壤。

借助于抗酸 Al 微生物对酸性土壤活性 Al 的吸收利用及其分泌物对 Al 离子的螯合作用可收到效果长、成本低的效果。因此酸性 Al 毒土壤的微生物修复应该很有应用前景,但是特定微生物的生长环境条件(酸度、温度、湿度等)要求较苛刻,比如,茶树根际的微生物引到其他土壤(如稻田)是否能够存活,吸收 Al 的作用是否受限仍需进一步探讨。同时,引入抗酸 Al 微生物后,土壤生态环境如生物多样性是否受到影响也值得注意。

### 3.3 水稻耐 Al 品种的选育

制造和施用石灰等土壤改良剂要消耗自然资源和能源,而且施用不当还会造成土壤中 Zn、Fe 等微量元素有效性降低、土壤有机质过度分解,因此耐 Al 品种的选育将是一种更好更经济的有效措施。Nguyen 等<sup>[57]</sup>认为在发展中国家,为提高作物生产力,发展水稻的耐 Al 基因型是一种迫切需要。

在水稻基因组研究计划的推动下,水稻 RFLP,



AFLP, RAPD (随机扩增多态性), 微卫星标记技术日趋完善, 已经构建了相当饱和的水稻分子遗传图谱。应用水稻分子标记的遗传连锁图, 定位水稻耐 Al 的基因位点, 分析基因的连锁关系和遗传效应的分子标记, 将有助于了解水稻耐 Al 的遗传特性, 推动水稻耐 Al 胁迫的品种改良。国际水稻研究所在这方面做了大量的工作并取得了一定的成果。

一般来说, 如能检测到与目的基因紧密连锁(互相间遗传距离小)而且分布在其两侧分子标记, 那么在育种上的应用价值就较大。目前, 水稻上尚缺乏这方面足够的证据。

#### 4 问题与展望

水稻 Al 毒害与耐 Al 性研究, 本身是很复杂的机理研究, 涉及到植物学、土壤学、生理生化及分子遗传学等多学科, Al 的复杂化学特性也决定了研究方法的复杂性。可以看出, 目前, 水稻耐 Al 机理的研究不多, 而且多限于表象研究, 研究中存在水稻品种、研究方法不统一等问题, 手段也需要借鉴和改良。

前人研究, 大多是从 Al 处理下水稻生理生化的变化来研究耐 Al 机制, 而忽略了水稻自身的结构与生理特性。因此, 从水稻根结构物质入手, 探讨水稻根细胞壁、根冠及根中高尔基体分泌物质对 Al 吸收的阻碍作用, 阐明水稻耐 Al 的排除机制; 或根据水稻的根系泌氧特性, 研究水稻根系泌氧对水稻耐 Al 性的贡献, 可能会有新的发现。

同时, 对水稻耐 Al 性的研究, 不应该仅限于对根的研究, 虽然根对 Al 毒最敏感, 从植物生理作用的整体性来说, 应从整体上系统地研究; 另一方面, 借助于分子生物学的研究手段与方法, 水稻耐 Al 的生理生化机理仍需深入研究; 遗传基因水平上, 水稻耐 Al 基因的精确定位与克隆, 耐 Al 品种的筛选, 为耐 Al 基因型育种所必需; Al 与其他元素在土壤中及水稻体内的化学行为的研究也会为生产实践中的应用提供可靠的依据。

#### 参考文献

- 1 Fageria NK, Carvalho JRP. Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in upland rice cultivars. *Plant and Soil*, 1982, 69: 31 ~ 44
- 2 Kochian LV. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1995, 46: 237 ~ 260
- 3 黄邦全, 白景华, 薛小桥. 植物铝毒害及遗传育种研究进展. *植物学通报*, 2001, 18 (4): 385 ~ 395
- 4 翁建华, 黄连芬, 刘晓茹, 佐藤一男. 土壤酸化及天然土壤溶液中铝的形态. *中国环境科学*, 2000, 20 (6): 501 ~ 505
- 5 丁爱芳, 俞元春. 酸性土壤中铝的活化及其对植物生长的影响. *南京晓庄学院学报*, 2000, 16 (4): 25 ~ 28
- 6 朱茂旭, 蒋新, 季国亮, 余贵芬, 和文祥. 酸性条件下红壤中铝的活化及环境意义. *地球化学*, 2002, 31 (6): 361 ~ 365
- 7 Ma JF, Shen RF, Zhao ZQ, Matthias Wissuwa, Yoshinobu Takeuchi, Takeshi Ebitani, Masahiro Yano. Response of rice to Al stress and identification of quantitative Trait Loci for Al tolerance. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43 (6): 652 ~ 659
- 8 黎晓峰. 几种禾本科作物对铝的敏感性或耐性. *广西农业生物科学*, 2002, 21(1): 16 ~ 21
- 9 杜晓明, 刘厚田. 酸性土壤抗铝处理对土壤特性及马尾松幼苗生长的影响. *环境科学研究*, 1994, 7 (2): 55 ~ 58
- 10 胡红青, 黄巧云, 李学垣, 徐凤琳. 磷矿粉缓解酸性土壤铝毒的研究. *中国农业科学*, 1995, 28 (2): 51 ~ 57
- 11 黄巧云, 李学垣, 胡红青. 硅对酸性土壤铝毒的缓解作用. *环境科学*, 1995, 16 (6): 11 ~ 13
- 12 陈梅, 陈亚华, 沈振国, 沈其荣. 猪粪对红壤铝毒的缓解效应. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8 (2): 173 ~ 176
- 13 Tanaka A, Navasero SA. Aluminum toxicity of the rice plant under water culture conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1966, 12 (2): 9 ~ 14
- 14 Howeler RH, Cadavid LF. Screening of rice cultivars for tolerance to Al-toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. *Agronomy Journal*, 1976, 68: 551 ~ 555
- 15 王建林. 土壤中铝的胁迫与水稻生长. *土壤*, 1991, 23 (6): 302 ~ 306
- 16 王建林, 廖宗文. 根际中硅、铁、锰和铝的状况与水稻生长. *应用生态学报*, 1991, 2 (3): 232 ~ 237
- 17 王建林, 刘芷宇. 红壤根际中铁和铝的胁迫与水稻生长. *土壤通报*, 1992, 23 (1): 34 ~ 37
- 18 Wu P, Liao CY, Hu B, Yi KK, Jin WZ, Ni JJ, He C. QTLs and epistasis for aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa*)



- L.) at different seeding stages. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100: 1295 ~ 1303
- 19 顾明华, Tetsuo Hara, 陆申年, 白厚义, 陈惠和. 铝毒在不同作物上的差异及温度的影响. 热带亚热带土壤科学, 1994, 3 (2): 59 ~ 65
- 20 张福锁, 樊小林, 李晓林主编. 土壤与植物营养研究新动态(第二卷). 北京: 中国农业出版社, 1995, 256 ~ 270
- 21 Wagatsuma T, Ishikawa S, Obata H, Tawarayama K, Katohda S. Plasma membrane of younger and outer cells is the primary site for aluminum toxicity in roots. Plant and Soil, 1995, 171: 105 ~ 112
- 22 Jan F. Aluminum effects on growth, nutrient net uptake and transport in 3 rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with different sensitivity to aluminum. Physiologia Plantarum, 1991, 83: 441 ~ 448
- 23 Sivaguru M, James MR, Anbudurai PR, Balakumar T. Characterization of differential aluminum tolerance among rice genotypes cultivated in South India. Journal of Plant Nutrition, 1992, 15 (2): 233 ~ 246
- 24 赫鲁宁, 刘厚田. 铝对水稻幼苗生理的影响. 植物学报, 1989, 31 (11): 847 ~ 853
- 25 Ryan PR, Joseph M, Ditomaso, Leon V. Kochian. Aluminum toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. Journal of Experimental Botany, 1993, 44 (259): 437 ~ 446
- 26 Sivaguru M, Horst WJ. The distal part of the transition zone is the most aluminum-sensitive apical root zone of *Zea Mays* L. Plant Physiology, 1998, 116: 155 ~ 163
- 27 Hara T, Gu MH, Koyama H. Ameliorative effect of silicon on aluminum injury in the rice plant. Soil Science and Plant Nutrition, 1999, 45 (4): 929 ~ 936
- 28 Jan F, Matsumoto H. Early effects of aluminum on nutrient (K, Ca, and Mg) status of different root zones of two rice cultivars. Toxicological and Environmental Chemistry, 1999, 69 (1-2): 43 ~ 48
- 29 Jan F, Pettersson S. Varietal diversity of upland rice in sensitivity to aluminum. Journal of Plant Nutrition, 1989, 12 (9): 973 ~ 993
- 30 Ganesan K, Sankaranarayanan C, Balakumar T. Physiological basis of differential aluminum tolerance in rice genotypes. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1993, 24 (17&18): 2179 ~ 2191
- 31 Ishikawa S, Wagatsuma T, Ikarashi T. Comparative toxicity of  $Al^{3+}$ ,  $Yb^{3+}$ , and  $La^{3+}$  to root tip cells differing in tolerance to high  $Al^{3+}$  in terms of ionic potentials of dehydrated trivalent cations. Soil Science and Plant Nutrition, 1996, 42: 613 ~ 625
- 32 顾明华, 黎晓峰. 硅对减轻水稻的铝胁迫效应及其机理研究. 植物营养与肥料学报, 2002, 8 (3): 360 ~ 366
- 33 Yoshimura E, Nakagawa T, Mori S. Distribution and chemical forms of aluminum in roots of aluminum-tolerant rice cultivar grown with or without phosphate pretreatment. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2003, 34 (11&12): 1549 ~ 1555
- 34 Fageria NK, Wright RJ, Baligar VC. Rice cultivar response to aluminum in nutrient solution. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1988, 19 (7-12), 1133 ~ 1142
- 35 余纯丽, 王力军, 张可. 铝对植物种子根生长影响的研究. 渝州大学学报 (自然科学版), 1994, 11 (2): 10 ~ 13
- 36 Maltais K, Houde M. A new biochemical marker for aluminum tolerance in plants. Physiologia Plantarum, 2002, 115: 81 ~ 86
- 37 Osaki M, Watanabe T, Tadano T. Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. Soil Science and Plant Nutrition, 1997, 43 (3): 551 ~ 563
- 38 廖万有. 茶生物圈中铝的生物学效应及其研究展望. 福建茶叶, 1995, 4 : 13 ~ 17
- 39 宣家祥, 张自立. 根际土壤溶液中铝离子的形态分布及其对大麦的毒性. 土壤学报, 1995, 32 (增刊): 27 ~ 35
- 40 Jan F, Pettersson S. Effects of low aluminum levels on growth and nutrient relations in three rice cultivars with different tolerances to aluminum. Journal of Plant Nutrition, 1993, 16 (2): 359 ~ 372
- 41 Fageria NK. Influence of aluminum in nutrient solutions on chemical composition in two rice cultivars at different growth stages. Plant and Soil, 1985, 85: 423 ~ 429
- 42 Gyaneshwar P, James EK, Reddy PM, Ladha JK. *Herbaspirillum* colonization increases growth and nitrogen accumulation in aluminum-tolerant rice varieties. New Phytologist, 2002, 154 (1): 131 ~ 145
- 43 万延慧, 年海, 严小龙. 大豆种质耐低磷与耐铝毒部分指标及其相互关系的研究. 植物营养与肥料学报, 2001, 7 (2): 199 ~ 204
- 44 Sivaguru M, Paliwal K. Differential aluminum tolerance in some tropical rice cultivars II. Mechanism of aluminum tolerance. Journal of Plant Nutrition, 1993, 16 (9): 1717 ~

1732

- 45 Nakagawa T, Mori S, Yoshimura E. Amelioration of aluminum toxicity by pretreatment with phosphate in aluminum-tolerant rice cultivar. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, 26 (3): 619 ~ 628
- 46 Mugwira LM, Patel SU, Fleming AL. Aluminum effects on the growth and Al, Ca, K and P levels in triticale, wheat, and rye. *Plant and Soil*, 1980, 57: 467 ~ 470
- 47 Wenzl P, Chaves AL, Patiño GM, Mayer JE, Rao IM. Aluminum stress stimulates the accumulation of organic acids in root apices of *Brachiaria* species. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165 (5): 582 ~ 588
- 48 黎晓峰, 马建锋, 松本英明. 玉米根冠粘胶和铝的结合及有机酸积累. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28 (2): 121 ~ 126
- 49 Shen RF, Ma JF, Kyo M, Iwashita T. Compartmentation of aluminum in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta*, 2002, 215 (3): 394 ~ 398
- 50 Wissemeier AH, Dening A, Hergenroder A, Horst WJ, Mix-wagner G. Callose formation as parameter for assessing genotypical plant tolerance of aluminum and manganese. *Plant and Soil*, 1992, 146: 67 ~ 75
- 51 周建华, 潘建伟, 朱睦元. 铝胁迫下大麦根过氧化物酶同工酶及根中 Al、Ca 和 P 含量的变化. *浙江农业学报*, 2001, 13 (4): 190 ~ 196
- 52 Jan F, Yamashita K, Matsumoto H, Maeda M. Protein and peroxidase changes in various root-cell fractions of two upland rice cultivars differing in Al tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46 (2): 141 ~ 146
- 53 张立平, 吴平, 祝金明, 罗安程. 利用 DD-PCR 技术分析水稻铝诱导基因的表达差异. *中国农业科学*, 1997, 30 (5): 71 ~ 74
- 54 朱雪竹, 董斌, 桑伟莲, 孔繁翔, 王连生. 铝对小麦的毒性及小麦抗铝机理. *环境科学*, 2001, 22 (4): 33 ~ 36
- 55 Ikegawa H, Yamamoto Y, Matsumoto H. Responses to aluminum of suspension-cultured tobacco cells in a simple calcium solution. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2000, 46 (2): 503 ~ 514
- 56 Aniol A, Gustafson JP. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye and triticale. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1984, 26: 701
- 57 Nguyen VT, Burow MD, Nguyen HT, Le BT, Le TD, Paterson AH. Molecular mapping of genes conferring aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102:1002 ~ 1010
- 58 Nguyen VT, Nguyen BD, Sarkarung S, Martinez C, Paterson AH, Nguyen HT. Mapping of genes controlling aluminum tolerance in rice: comparison of different genetic backgrounds. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 267: 772 ~ 780
- 59 Ma JF, Taketa S, Yang ZM. Aluminum tolerance genes on the short arms of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale. *Plant Physiology*, 2000, 122 (3): 687 ~ 694
- 60 Hodson MJ, Evans DE. Aluminum/silicon interactions in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46 (283): 161 ~ 171
- 61 Cocker KM, Evans DE, Hodson MJ. The amelioration of aluminum toxicity by silicon in higher plants: Solution chemistry or an in planta mechanism? *Physiologia Plantarum*, 1998, 104 (4): 608 ~ 614
- 62 Cocker KM, Evans DE, Hodson MJ. The amelioration of aluminum toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an in planta mechanism. *Planta*, 1998, 204: 318 ~ 323
- 63 Britez RM, Watanabe T, Reissmann CB, Osaki M. The relationship between aluminum and silicon accumulation in leaves of *Faramea maginata* (Rubiaceae). *New Phytologist*, 2002, 156: 437 ~ 444
- 64 杨良金, 唐宗阳, 韦德海, 夏晓进. 水稻施用硅肥的增产效果. *土壤*, 2001, 33 (3): 166 ~ 168
- 65 Hossain MT, Mori R, Soga K, Wakabayashi K, Kamisaka S, Fujii S, Yamamoto R, Hoson T. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings. *Journal of Plant Research*, 2002, 115: 23 ~ 27
- 66 Epstein E. Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 641 ~ 664
- 67 Yang YH, Chen SM, Abdullahi BA. Alleviation effect of different ratios of Al to Ca on Al toxicity for morphological growth of mungbean seedling. *Journal of Plant Nutrition*, 2001, 243 (3): 573 ~ 583
- 68 Yang YH, Chen SM. Physiological effects of aluminum/calcium ratios on aluminum toxicity of mungbean seedling growth. *Journal of Plant Nutrition*,

- 2001, 243 (3): 585 ~ 597
- 69 Haynes RJ, Mokolobate MS. Amelioration of Al toxicity and P deficiency in acid soils by additions of organic residues: A critical review of the phenomenon and the mechanisms involved. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2001, 59 (1): 47 ~ 63
- 70 Luo YM, Christie P. Alleviation of soil acidity and aluminum phytotoxicity in acid soils by using alkaline-stabilised biosolids. *Pedosphere*, 2002, 12 (2): 185 ~ 188
- 71 宗良纲, 徐晓炎, 曹尧东, 马建锋. 红壤施用包膜有机酸对解除小麦铝毒的作用研究. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9 (1): 67 ~ 70
- 72 徐仁扣, 季国亮, 蒋新. 低分子量有机酸对高岭石中铝释放的影响. *土壤学报*, 2002, 39 (3): 334 ~ 340
- 73 小西茂毅, 陆建良. 耐酸铝细菌的分离及其特性鉴定. *茶叶*, 1995, 21 (4): 26 ~ 29
- 74 梁月荣, 刘祖生, 陆建良, 骆颖颖. 茶树根际土壤抗酸铝真菌 ALF-1 (*Neurospora* sp.) 对酸性土壤 pH 的影响. *茶叶科学*, 1999, 19 (2): 115 ~ 118
- 75 梁月荣, 刘祖生, 陆建良, 骆颖颖. 茶树根际土壤抗酸铝真菌 ALF-1 (*Neurospora* sp.) 抗酸铝机理. *茶叶科学*, 1999, 19 (2): 119 ~ 124

## MECHANISMS OF ALUMINIUM TOXICITY TO AND TOLERANCE OF RICE (*ORYZA SATIVA* L.) AND CATABOLISM OF AL STRESS IN ACID SOILS

CHEN Rong-fu<sup>1,2</sup> SHEN Ren-fang<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008; <sup>2</sup> Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039 )

**Abstract** Aluminum is one of the major constraints that limit plant productivity in acid soils, which are widely distributed in tropical and subtropical areas. Rice often suffers from Al stress in newly reclaimed acid soils, especially under upland conditions. This review focused on: (1) mechanisms of Al toxicity to rice; (2) mechanisms of Al stress tolerance of rice; (3) mechanisms of and measures for alleviation of Al stress in acid soils. In addition, problems and research priorities in the study on Al-toxicity to and Al-tolerance of rice were discussed.

**Key words** Rice, Mechanisms of Al toxicity, Mechanisms of Al tolerance, Mechanisms of alleviating Al stress