

大豆和水稻对铝胁迫响应的生理机制*

刘尼歌 莫丙波 严小龙 沈宏**

(华南农业大学植物营养遗传与根系生物学实验室, 广州 510642)

摘要 通过水培方式,研究了铝处理对双子叶植物大豆和单子叶植物水稻根系生长、养分吸收、根系内含物及根分泌物的影响. 结果表明,低铝 ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浸种刺激大豆种子萌发和根系的生长,对水稻无明显促进作用. 铝处理增加了两种作物根系对 P 的吸收,降低 K、Ca、Mg 的吸收. 水稻比大豆根系积累较少的 Al 和更多的 P. 铝胁迫条件下,大豆和水稻根系内源可溶性蛋白含量升高、可溶性酚含量下降、可溶性糖含量先上升后下降,且大豆根系内源柠檬酸含量下降明显. 与大豆相比,水稻积累较低柠檬酸和较高的可溶性蛋白、可溶性酚,但两者可溶性糖没有差异. 铝处理增加大豆根系柠檬酸、可溶性蛋白、可溶性酚、可溶性糖的分泌量,且大豆分泌量显著高于水稻. 在铝处理条件下,大豆根系具有较高的阳离子交换量 (CEC),而水稻的 CEC 较低. 这说明大豆和水稻对铝胁迫具有不同的生理反应,水稻的高耐铝性可能与其较高的磷吸收和较低的 CEC 有关,而与其根系分泌物的关系不大.

关键词 Al 胁迫 养分吸收 根系内含物 根系分泌物 阳离子交换量 (CEC)

文章编号 1001-9332(2007)04-0853-06 **中图分类号** X171.4 **文献标识码** A

Physiological mechanisms of soybean and rice in responses to aluminum stress. LIU Ni-ge, MO Bing-bo, YAN Xiao-long, SHEN Hong (Laboratory of Plant Nutritional Genetics and Root Biology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2007, 18(4): 853-858.

Abstract: A hydroponic study was conducted on the root growth, nutrient uptake, and root extracts and exudates of soybean and rice under aluminum (Al) stress. The results showed that low Al ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) stimulated the seed germination and root growth of soybean, but had no obvious promotion effects on rice. Al stress increased the P uptake, but decreased the K, Ca and Mg uptake by both soybean and rice. Rice accumulated less Al and more P than soybean. When exposed to Al stress, the soluble protein content in soybean and rice roots increased, soluble phenol decreased, while soluble sugar increased first and decreased then. The citrate content in soybean roots decreased obviously under Al stress. Compared with soybean, rice accumulated more soluble protein and phenol and less citrate, but no difference was observed in soluble sugar content. Al increased the exudation of citrate and soluble protein, phenol and sugar from soybean roots. Under Al stress, soybean roots possessed a higher cation exchange capacity than rice roots. It was suggested that soybean and rice had different physiological responses to Al stress. The Al tolerance of rice was probably associated with its higher P uptake and lower cation exchange capacity than soybean, while root exudates had no significant correlation with its Al tolerance.

Key words: Al stress; nutrient uptake; root extracts; root exudates; cation exchange capacity.

1 引言

Al 是地壳中含量最为丰富的金属元素,通常以

难溶性硅酸盐或氧化铝形式存在,对植物没有毒害,但 $\text{pH} < 5$ 时,主要以 Al^{3+} 的形式存在,对大多数植物都会产生毒害^[9]. 铝毒的最初症状是抑制根系伸长,干扰 Ca、Mg、P、K 的吸收和平衡,影响植株的物质和能量代谢^[10]. 研究表明,铝毒胁迫时,植物会调整体内的多种生理生化反应,建立内部忍耐机制和外排机制,以此缓解铝毒胁迫^[8,22]. 其内部忍耐机制包括:细胞质中的有机酸、可溶性蛋白及其它有机配

* 国家重点基础研究发展规划项目(2005CB120902)、国家自然科学基金基金项目(30100110, 30471040)、广东省自然科学基金项目(000642)和国际科学基金资助项目(C/3042-1,2).

** 通讯作者. E-mail: hshen@scau.edu.cn

2006-01-25 收稿,2007-01-18 接受.

体对 Al 的螯合、液泡的区室化、诱导酶活性等。Ma 等^[13]报道,绣球花叶片中积累大量的 Al,与柠檬酸主要是以 1:1 的比例存在。而在荞麦中,Al 与草酸主要以 1:3 比例结合,存在于液泡中,从而减少了 Al 对植物体的毒害作用^[11]。Shen 等^[19]发现,在忍铝荞麦叶片中,80% 以上的 Al 分布在原生质体中,并且都与草酸以 1:3 的形式分隔在液泡中,从而对铝毒害表现出极强的忍性。外部排斥机制主要是分泌有机酸、酚类化合物、可溶性糖、可溶性蛋白及粘胶质等来适应环境胁迫^[21]。Kitagawa 等^[7]首次报道,不同小麦品种的抗铝性与根系苹果酸的分泌呈正相关。之后,有机酸的分泌已成为研究的热点问题。许多植株在铝胁迫下都能分泌有机酸,如大豆、玉米分泌柠檬酸,荞麦分泌草酸,小麦分泌苹果酸等^[3-5,13,15,24]。到目前为止,Al 怎样诱导有机酸分泌,以及该过程受到哪些因素的调节还不清楚。研究表明,有机酸的分泌与植株体内有机酸的合成,以及酶活性关系不大,有机酸分泌的差异很可能与阴离子通道的运输能力密切相关。Sasaki 等^[16]克隆出耐铝基因 ALMT1。该基因能编码苹果酸转运子,从而提高对 Al 的抗性;可在酵母、水稻和烟草中表达,使其分泌大量的苹果酸。这进一步证实了有机酸分泌和阴离子通道的关系。另外,Al 诱导的酚类物质分泌在解除植物根际铝毒上可能起到重要作用。王芳等^[23]研究发现,荞麦和金荞麦受 Al³⁺ 胁迫后,根系分泌的可溶性糖增多。这可能是在逆境条件下,植物体内蛋白质、碳水化合物分解加快,使其合成受到抑制的结果。

在我国酸性红壤地区,大豆作为先锋作物有悠久的栽培历史;水稻是全球主要的粮食作物,为谷类中最耐铝的作物。本研究在已有工作的基础上,研究了铝处理条件下大豆和水稻根系的生长、养分吸收、根系内含物、根分泌物及阳离子交换量(CEC)等生理指标,以期了解大豆和水稻适应铝毒胁迫的生理反应,探讨两者耐铝的差异机制,为遗传改良大豆和水稻耐铝毒特性提供基础资料。

2 材料与方法

2.1 供试材料

供试大豆(*Glycine max*)和水稻(*Oryza sativa*)分别为巴西 10 号和优优 128,由华南农业大学提供,在低 pH、铝胁迫下生长良好,且高产、稳产。

2.2 试验方法

2.2.1 根系生长试验 选取大小一致、饱满的种子,

用 pH 4.5 的 0、10、50、100 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝溶液浸种。然后将浸泡过的种子放入垫有滤纸的培养皿中,各放 20 粒。每个处理 10 次重复,在 25 $^{\circ}\text{C}$ 的气候箱里发芽,每天用溶液湿润种子。

2.2.2 养分吸收及内含物试验 试验在华南农业大学根系生物学研究中心网室进行。选取大小均匀一致的幼苗,移入正常的营养液中,生长 7 d 后进行如下处理:将幼苗于 8:00 转移到 0、10、50、100 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的铝处理溶液中,处理 6 h,再转移到营养液中生长 42 h,按照此种方式间隔处理 6 d。营养液 pH = 4.5,每 3 d 换 1 次营养液,光照、黑暗时间分别为 14 和 10 h。

2.3 根系分泌物的收集

植株幼苗在完全营养液培养 7 d 后,用于铝处理。处理前一天晚上用 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl₂ 溶液(pH 4.5)洗根,然后更换溶液过夜;于次日早上将植株转移到 0、50 和 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的铝处理溶液中,处理 6 h,然后收集根系分泌物。整个试验在有光照的人工气候箱里进行,昼夜的光照和温度分别为 14 h:10 h 和 28 $^{\circ}\text{C}$:22 $^{\circ}\text{C}$,相对湿度控制在 70%,光照强度为 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.4 测定方法

2.4.1 养分测定 处理完毕后,取植株根系和地上部,放入烘箱中杀青、烘干、磨样。称取一定量的样品,置入马福炉中灰化、酸溶解。Al 用铬天青 S-溴化十六烷基三甲铵-乙醇分光光度法^[5]测定;P 用钼锑抗比色法测定;K 用火焰光度法测定;Ca、Mg 用原子吸收分光光度法测定。

2.4.2 内含物及根分泌物的提取与测定 处理完毕后,植株样品分别用蒸馏水和去离子水清洗 5 次和 3 次,滤纸吸干,称取一定量的鲜样,放入研钵中充分磨碎、离心,取上清液测定。根系分泌物中的可溶性蛋白用硫酸铵使其沉淀后,用考马斯亮蓝比色法测定;可溶性酚用乙酸乙酯萃取,浓缩至干,甲醇溶解用比色法测定;可溶性糖和有机酸浓缩至一定倍数后,分别用蒽酮比色法和离子色谱仪测定^[18]。

2.4.3 阳离子交换量的测定 植株幼苗正常生长 7 d 后,转移到 0、50 和 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝溶液中,处理 6 h,取植株根系烘干、磨碎。称取大豆(0.1 g)和水稻(0.2 g)样品,放入烧杯中,加入 0.1 $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ HCl 搅拌 5 min,过滤,并用蒸馏水洗至无 Cl⁻ 为止,再用 KCl 溶液把全部样品洗入烧杯,用 pH 计测定 KCl 悬浊液的 pH,并不断加入 0.01 $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 KOH,滴定至 pH = 7,计算 KOH 消耗量,将其换算成

阳离子交换量。

2.4 统计分析

水培试验设 5 个处理,4 次重复,采用完全随机排列,对所有数据用 EXCEL 和 SAS 软件进行分析, $P < 0.05$ 为显著水平。

3 结果与分析

3.1 铝处理对大豆、水稻种子萌发和根系生长的影响

表 1 结果表明,大豆和水稻的种子萌发天数、发芽率和根系生长对铝毒胁迫均有不同的响应。与对照相比,低铝 ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 对大豆 50% 种子的发芽天数、发芽率无明显影响;高铝 ($\geq 50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 延迟 50% 种子的发芽天数,使种子发芽率降低。低铝刺激大豆根长的生长,根长比对照高 27.1%;高铝显著抑制根系生长,且随着铝处理浓度的增加,其抑制作用愈明显。低铝对水稻 50% 种子的发芽天数、发芽率无明显影响;高铝延迟 50% 种子的发芽天数,使种子发芽率降低。低铝对水稻根系的生长无明显促进作用;高铝显著抑制根系的生长 ($P < 0.05$)。

表 1 铝处理对大豆和水稻种子萌发的影响

Tab.1 Effect of Al treatment on the germination of soybean and rice seeds

作物 Crop	铝处理 Al treatment ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	50% 种子 发芽天数 50% seed germination time (d)	发芽率 Germination rate (%)	移栽前根长 Root growth before transfer (cm)
大豆 Soybean	0	1.5	91.67	4.46b
	10	1.5	91.67	5.67a
	50	1.8	86.67	4.23bc
	100	1.8	85.00	3.17cd
	500	2.0	76.67	2.83d
水稻 Rice	0	1.2	93.45	6.03a
	10	1.2	92.10	6.08a
	50	1.5	87.50	5.36ab
	100	1.5	86.67	5.13b
	500	1.8	80.00	4.94b

同一个作物种类中不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different letters indicated significant difference at 0.05 level in soybean and rice respectively. 下同 The same below.

3.2 铝处理对大豆和水稻植株养分吸收的影响

表 2 结果表明,植株不同部位 Al 含量分布有很大差异,根部 Al 含量显著高于地上部 ($P < 0.05$)。随着铝处理浓度的升高,大豆和水稻根系 Al 含量明显升高,但其地上部差异不明显。大豆根部 Al 含量明显高于水稻根部 Al 含量,而大豆地上部 Al 含量稍高于水稻,但二者的含量都较低。

表 2 铝处理对水稻和大豆植株养分吸收的影响

Tab.2 Effect of Al treatment on the nutrient uptake of soybean and rice seedlings

养分子离子 Nutrient ion	处理 Treatment ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	大豆 Soybean		水稻 Rice	
		根部 Root	地上 Shoot	根部 Root	地上 Shoot
Al ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0	-	-	-	-
	10	159.13d	12.91a	58.43d	11.67a
	50	1500.06c	11.41a	836.49c	10.59a
	100	1817.89b	12.77a	1068.43b	7.39b
	500	2960.51a	14.47a	1643.58a	9.65ab
P ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0	1.68c	2.19a	3.42b	8.82a
	10	1.87c	2.13a	3.77b	8.99a
	50	3.02b	2.09a	4.59a	8.72a
	100	4.53a	2.10a	4.73a	8.81a
	500	4.61a	2.03a	5.00a	8.51a
K ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0	9.40a	22.06a	31.26a	34.84a
	10	9.22a	19.41b	30.40a	25.93b
	50	8.65b	18.72bc	27.85ab	25.66b
	100	7.74c	17.50c	22.21b	25.12b
	500	7.65c	17.11c	21.56b	24.12b
Ca ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0	2.11a	6.23a	1.34a	3.72a
	10	2.05a	6.18a	1.22a	3.52a
	50	1.57b	5.34b	0.86b	3.21ab
	100	1.32b	5.20b	0.66b	3.04ab
	500	1.40b	5.12b	0.53b	2.48b
Mg ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0	8.32a	2.76a	5.96a	1.30a
	10	7.68ab	2.33a	5.49a	1.15a
	50	5.06b	2.12a	5.23a	1.05a
	100	4.91b	2.02a	4.66b	1.07a
	500	2.84c	1.90a	4.83b	1.05a

植株不同部位 P 含量分布有显著差异 ($P < 0.05$),其中水稻地上部 P 含量是根部的 200%。随着铝处理浓度的升高,大豆和水稻根系 P 含量都有所增加,但水稻根系 P 含量平稳增加,而大豆根系 P 含量迅速增加。二者地上部 P 含量随铝处理浓度的升高,差异不显著。铝处理下,水稻根系和地上部 P 含量显著高于大豆 ($P < 0.05$)。铝胁迫条件下,大豆根部 K 含量显著低于地上部 ($P < 0.05$),而水稻根部 K 含量与地上部没有差异。随着铝处理浓度的增加,两种作物的根部和地上部 K 含量有所降低。在铝处理条件下,水稻根部 K 含量明显高于大豆。铝处理使两种作物的根部和地上部 Ca、Mg 含量下降。

3.3 铝处理对大豆和水稻内含物和分泌物的影响

铝处理后大豆和水稻根系柠檬酸含量差异显著 ($P < 0.05$):与对照相比,铝处理降低大豆根系柠檬酸含量,而对水稻无明显影响。随着铝处理浓度的升高,大豆和水稻根系可溶性蛋白含量增加;铝处理浓度相同时,水稻根系可溶性蛋白含量明显高于大豆。

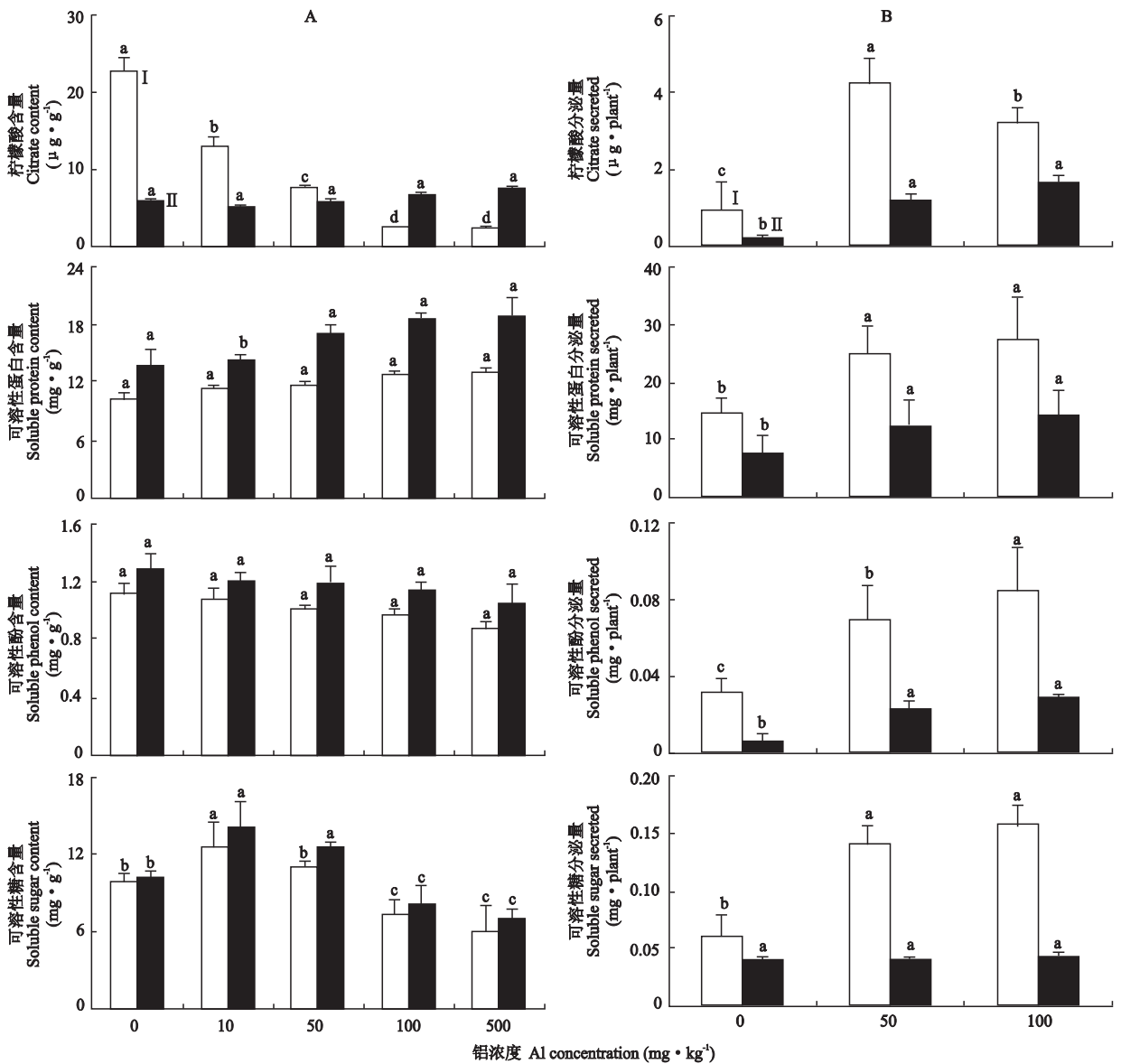


图1 Al对大豆(I)和水稻(II)根系内含物(A)和分泌物(B)的影响

Fig. 1 Effect of Al on root extracts (A) and root exudates (B) of soybean (I) and rice (II) seedlings.

同一品种不同处理间不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different letters indicated significant difference at 0.05 level in different treatments of the same variety. 下同 The same below.

铝处理降低大豆和水稻根系可溶性酚含量,而且水稻根系可溶性酚含量稍高于大豆.低铝增加大豆和水稻根系可溶性糖含量;随着铝处理(50~500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)浓度的增加,大豆和水稻根系可溶性糖含量下降;铝处理浓度相同时,大豆和水稻可溶性糖含量没有差异(图1A).

铝处理使水稻和大豆的柠檬酸分泌增加.50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝处理时,大豆柠檬酸分泌量是对照的326%;而铝浓度为100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,柠檬酸分泌量下降.随着铝浓度的增加,水稻根系柠檬酸分泌量缓慢增加.铝处理浓度相同时,大豆分泌柠檬酸的数

量显著高于水稻.铝处理增加大豆和水稻可溶性蛋白和可溶性酚的分泌,而且大豆分泌的数量高于水稻.铝处理增加了大豆可溶性糖分泌量.50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝处理的大豆可溶性糖分泌量是对照的130%,而水稻可溶性糖分泌与对照无显著差异(图1B).

3.4 铝处理对大豆和水稻根系阳离子交换量的影响

图2结果表明,铝处理增加了大豆根系的阳离子交换量.在50和100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝处理中,大豆根系阳离子交换量分别比对照增加119%和140%.铝处理不能增加水稻的阳离子交换量.

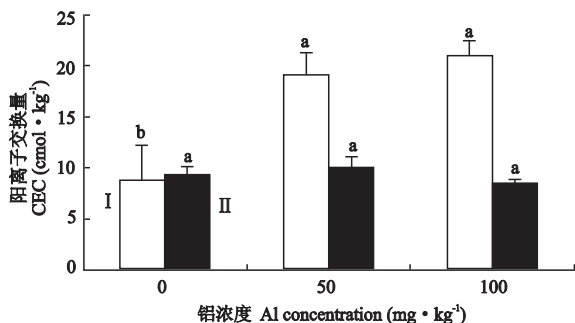


图2 Al对大豆(I)和水稻(II)根系阳离子交换量(CEC)的影响

Fig. 2 Effect of Al on the concentration of CEC in soybean (I) and rice (II) roots.

4 讨 论

本试验结果表明,铝处理后,大豆和水稻根系迅速吸收和积累Al,但地上部铝积累并没有明显的变化,且根系Al含量显著高于地上部($P < 0.05$)。铝处理浓度相同时,水稻根系累积的Al仅为大豆根系的50%。这可能与根系分泌物的特征和根系本身的性质有关。研究发现,耐铝荞麦在铝胁迫条件下,根尖会大量分泌草酸^[3,13]。耐铝大豆在铝胁迫下能专一地分泌大量柠檬酸^[25]。在铝胁迫下,豆主要分泌柠檬酸、酒石酸和乙酸^[17]。Yang等^[24]认为,有机酸(尤其是柠檬酸)分泌是菜豆适应低磷、铝胁迫的重要生理反应。Kidd等^[6]研究发现,铝胁迫下耐铝玉米品种根尖分泌儿茶酚和栝精;分泌活动的激活与根伸长受Al抑制的缓解一致;根尖分泌儿茶酚和栝精与Si对铝毒的缓解作用一致。Ma等^[11]报道,在铝胁迫下黑小麦根系有机酸分泌与内源有机酸合成的代谢关系不大。本试验结果表明,Al增加大豆根系柠檬酸含量以及根系分泌量,但并不增加水稻根系柠檬酸含量,而水稻根系柠檬酸分泌量却显著增加,这可能与阴离子通道及调控它的相关基因(图1)有关。铝处理显著增加大豆根系分泌物中酚酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量,而且大豆根系分泌量显著高于水稻,这些根系分泌物可能在大豆抗铝中起作用。Ma等^[6]发现,在耐铝水稻和Al敏感水稻中,Al诱导的柠檬酸分泌在两个品种间没有差异,因而它不可能是水稻耐铝的主要机制。Blamey等^[1]的研究表明,莲藕耐铝品种的阳离子交换量明显低于Al敏感品种。本试验也表明,铝处理时,水稻根系的阳离子交换量显著低于大豆根系(图2),可能与下列因素有关:1)低阳离子交换量的作物品种能减少根系交换位点上的Al;2)低阳离子交换量使根系

吸收阳离子的量低于其阴离子的吸收量,可降低介质的酸化程度,从而减少Al与细胞膜的结合,或阻止Al进入共质体;3)与细胞壁果胶甲基化程度有关,果胶甲基化程度高,可降低阳离子交换量,使结合在果胶质中的Al减少,从而减轻铝毒害^[12]。Taylor等^[20]研究表明,小麦耐铝性越强,其根系甲基化程度越高,且小麦耐铝品种根系吸收的Al(低CEC)显著低于敏感品种(高CEC)。本研究表明,Al增加大豆根系阳离子交换量,可能是大豆根系甲基化程度降低的结果。水稻的耐铝性与根系阳离子交换量关系密切。

Zheng等^[26]研究表明,耐铝荞麦根系具有较高的磷累积;荞麦利用P,将Al固定在根系,从而提高其耐铝性。本试验结果表明,水稻根系和地上部磷吸收显著高于大豆(表2),这说明磷营养对水稻的耐铝性具有积极作用。P不仅是植物体内许多重要化合物的组分,而且还以各种途径参与植物体内和各种代谢(呼吸和光合等)有关的酶的变化。水稻对P的大量吸收可能有利于合成和提高抗铝酶的活性,从而提高其对Al的抗性。Ofei-Manu等^[14]发现,酚类化合物不仅对Al有螯合作用,而且在植物非生物胁迫响应中具有较强的抗氧化作用。铝结合蛋白和作物的耐铝性有密切关系。Campbell等^[2]发现,铝胁迫时,耐铝苜蓿品种产生18.7KD的蛋白质,但敏感品种却没有此种蛋白质。水稻能累积较高的可溶性酚酸和蛋白,这些物质可能在水稻耐铝性形成过程中起一定的作用。

参考文献

- [1] Blamey FPC, Edmeades DC, Wheeler DM. 1990. Role of root cation-exchange capacity in differential aluminum tolerance of *Lotus species*. *Journal of Plant Nutrition*, **13**: 729-744
- [2] Campbell TA, Jackson PR, Xia ZL. 1994. Effects of aluminum stress on alfalfa root proteins. *Journal of Plant Nutrition*, **17**: 461-471
- [3] Delhaize E, Ryan PR, Randall PJ. 1993. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology*, **103**: 695-702
- [4] Hayes JE, Ma JF. 2003. Al-induced efflux of organic acid anions is poorly associated with internal organic acid metabolism in triticale roots. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 1753-1759
- [5] He B (何斌), Liang J (梁机). 1996. Highly sensitive spectrophotometric determination of aluminum in plant and soil water with chromazurol S, Cetyltrimethylammonium bromide and alcohol. *Journal of Guangxi*

- Agricultural University* (广西农业大学学报), **15**(2): 151–155 (in Chinese)
- [6] Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C, *et al.* 2001. The role of root exudates in aluminum resistance and silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, **52**: 1339–1352
- [7] Kitagawa T, Morishita T, Tachibana Y, *et al.* 1986. Differential aluminum resistance of wheat varieties and secretion of organic acids. *Soil Science and Plant Nutrition*, **57**: 352–358
- [8] Kochian LV. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **46**: 237–260
- [9] Larsen PB, Stenzler LM, Tai CY, *et al.* 1997. Molecular and physiological analysis of *Arabidopsis* mutants exhibiting altered sensitivities to aluminum. *Plant and Soil*, **192**: 3–7
- [10] Lazof DB, Goldsmith JG, Rufty TW. 1994. Rapid uptake of aluminum into cells of intact soybean root tips: A microanalytical study using secondary ion mass spectrometry. *Plant Physiology*, **106**(3): 1107–1114
- [11] Ma JF, Hiradate S. 2000. Form of aluminum for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Planta*, **211**: 355–360
- [12] Ma JF, Shen RF, Zhao ZQ. 2002. Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance. *Plant and Cell Physiology*, **43**(6): 652–659
- [13] Ma JF, Zheng SJ, Matsumoto H, *et al.* 1997. Detoxifying aluminum with buckwheat. *Nature*, **390**: 569–570
- [14] Ofei-Manu P, Wagatsuma T, Ishikawa S, *et al.* 2001. The plasma membrane strength of the root tip cells and root phenolic compounds are correlated with Al tolerance in several common woody plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, **47**: 359–375
- [15] Pineros MA, Magalhaes JV, Carvalho AVM, *et al.* 2002. The physiology and biophysics of an aluminum tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize. *Plant Physiology*, **129**: 1194–1206
- [16] Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, *et al.* 2004. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *Plant Journal*, **37**: 645–653
- [17] Shen H (沈宏), Yan X-L (严小龙). 2002. Exudation and accumulation of organic acids in the roots of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in response to low phosphorus and aluminum toxicity stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **22**(3): 387–394 (in Chinese)
- [18] Shen H (沈宏), Yan X-L (严小龙), Zheng S-L (郑少玲), *et al.* 2001. Simultaneous analysis of organic acids and inorganic anions in common bean by ion chromatography. *Journal of South China Agricultural University* (华南农业大学学报), **22**(2): 8–10 (in Chinese)
- [19] Shen RF, Ma JF, Kyo M. 2002. Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta*, **215**: 394–398
- [20] Taylor GJ. 1988. The physiology of aluminum phytotoxicity// Sigel H, Sigel LA, eds. *Metal Ions in Biological Systems*. Vol. 24. New York: Marcel Dekker: 123–163
- [21] Taylor GJ. 1991. Current views of the aluminum stress response: The physiological basis of tolerance. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology*, **10**: 57–93
- [22] Taylor GJ. 1998. The physiology of aluminum tolerance in higher plant. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **19**: 1179–1194
- [23] Wang F (王芳), Huang C-B (黄朝表), Liu P (刘鹏). 2005. Effect of aluminum on root exudates of *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum cymosum*. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), **19**: 2–5 (in Chinese)
- [24] Yang ZM, Nian H, Sivaguru M, *et al.* 2001. Characterization of aluminum-induced citrate secretion in aluminum tolerant soybean (*Glycine max* L.) plants. *Physiologia Plantarum*, **113**: 64–71
- [25] Zheng SJ, Ma JF, Matsumoto H. 1998. High aluminum resistance in buckwheat. I. Al-induced specific secretion of oxalic acid from root tips. *Plant Physiology*, **117**: 745–751
- [26] Zheng SJ, Yang JL, He YF, *et al.* 2005. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. *Plant Physiology*, **138**: 297–303

作者简介 刘尼歌,女,1979年生,硕士研究生.主要从事植物根际营养与环境胁迫研究. Tel: 020-38604174; E-mail: liu_nige@163.com

责任编辑 梁仁禄
