

南方 4 种草本植物对铝胁迫生理响应的研究

刘 鹏^{1,2} Yang YS² 徐根娣¹ 郭水良¹ 汪 敏¹

(1 浙江师范大学生物科学系, 浙江金华 321004)

(2 贝尔法斯特女王大学环境工程研究中心, 贝尔法斯特 BT95AG, 英国)

摘 要 不同的植物对铝胁迫的生理响应不同, 因而对铝毒的耐性也不相同。设置 5 种铝浓度, 进行砂培法处理, 研究了 4 种我国南方红壤广泛分布的草本植物——牵牛 (*Pharbitis nil*)、望江南 (*Cassia occidentalis*)、光头稗 (*Echinochloa colonum*) 和合萌 (*Aeschynomene indica*) 的种子萌发、光合色素、脯氨酸含量、丙二醛 (MDA) 含量、可溶性糖 (SS) 含量、质膜透性 (MP)、过氧化氢酶 (CAT) 活性以及过氧化物酶 (POD) 活性的变化。结果表明铝对 4 种植物的生理特性都有明显的影响。4 种植物的种子在 $10\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ 处理条件下都不能萌发。 $2\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ 处理都不利于 4 种植物的生长, 与对照相比, $2\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ 处理时 4 种草本植物叶绿素和叶绿素总含量显著降低 ($p < 0.05$); MDA 含量和 MP 显著增加 ($p < 0.05$); 脯氨酸含量极显著增加 ($p < 0.01$); POD 和 CAT 活性极显著降低 ($p < 0.01$)。中低铝 (80 和 $400\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 处理时, 牵牛和合萌与对照相比, MP 和 MDA 含量降低, POD 和 CAT 活性升高; 望江南的反应与牵牛和合萌的反应相反; 光头稗在 $80\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ 处理时, 与牵牛和合萌的变化一致, 在 $400\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ 处理时, 则相反。植物在中低铝处理条件下, 通过维持较高的 POD 和 CAT 活性和脯氨酸、叶绿素含量, 较低的 MP 和 MDA 含量来增加其对铝的耐性。

关键词 铝胁迫 生理生态响应 耐性 种子萌发 草本植物

PHYSIOLOGICAL RESPONSE OF FOUR SOUTHERN HERBACEOUS PLANTS TO ALUMINIUM STRESS

LIU Peng^{1,2} YANG YS² XU Gen-Di¹ GUO Shui-Liang¹ and WANG Min¹

(1 Department of Biological Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

(2 Environmental Engineering Research Centre, the Queen's University Belfast, Belfast BT95AG, United Kingdom)

Abstract The aim of this study was to determine the effects of Al stress on the physiological responses of four herbaceous plants and to analyze the differences in their physiological responses. Four southern herbaceous plants, *Pharbitis nil*, *Cassia occidentalis*, *Echinochloa colonum* and *Aeschynomene indica*, which are distributed in the red soils of South China, were used to study the seed germination, chlorophyll content, levels of proline, malondialdehyde (MDA), membrane permeability (MP) and soluble sugar (SS), and activities of peroxidases (POD) and catalase (CAT) in their leaves under five Al treatments (0, 80, 400, 2 000, 10 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) with the sand culture method.

The results showed significant effects of Al on the physiological characteristics of these four herbaceous plant species. The seeds of all four species could not germinate at the $10\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ treatment and were disadvantageous to growth under the $2\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ treatment. When compared to the control, the $2\ 000\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ treatment significantly ($p < 0.05$) reduced the contents of chlorophyll a and chlorophyll a + b ($p < 0.05$), promoted levels of MDA and MP ($p < 0.05$), very significantly increased the content of proline ($p < 0.01$) and depressed activities of POD and CAT ($p < 0.01$). In the $80\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ and $400\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Al}^{3+}$ treatments, levels of MDA and MP in *P. nil* and *A. indica* leaves decreased, and the activities of POD and CAT increased compared to the control, but variations in *C. occidentalis* leaves showed an opposite response. Changes in *E. colonum* leaves were similar to *P. nil* and *A. indica* under $80\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ but opposite to those under the $400\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$. These species maintained higher activities of POD and CAT, higher contents of chlorophyll and proline, and lower contents of MDA and MP, thus improving their tolerance to Al stress under low and medium Al treatments.

Key words Aluminium stress, Physiological response, Endurance, Seed germination, Herbaceous plants

铝是地壳中含量最丰富的金属元素,其平均含量约占地壳的 8%,土壤中的铝大部分以固定态的形式存在,通常对植物和环境没有毒害作用,但在酸性条件($\text{pH} < 5$)下,固定态的铝易被活化而形成可溶态铝而对植物产生危害(Rout *et al.*, 2001)。在我国,酸性土壤约占全国耕地面积的 21%,因而其对作物的潜在危险很大。近年来,我国南方的广大地区酸雨日趋严重,酸雨加速了土壤的酸化和铝的溶出,使得酸性土壤及有关环境中活性铝的数量呈明显增加的趋势(刘鹏等, 2004),可溶性铝对大多数植物都产生毒害,因而铝毒害成为酸性土壤上作物生产中最主要的问题之一(Kochian, 1995; Ermolayev, 2003)。

不少研究结果表明(Kochian & Jones, 1997; Guo *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2005),铝胁迫可以诱导植物体内产生大量的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 等活性氧,使膜脂、核酸和蛋白质等生物分子过氧化而受损害,从而破坏细胞内的代谢活动。在对铝胁迫的反应中,不同植物种类间或同一植物不同的品种间都存在较大的差异,在自然界存在着一些对铝毒有高度耐性的植物(Wagatsuma & Akiba, 1989; Ma *et al.*, 1997),同一植物中也可能有一些品种有较强的耐铝性(Guo *et al.*, 2004; Meriga *et al.*, 2004)。目前虽然植物铝对植物的毒害及植物耐铝毒的机理仍不是很清楚,但有许多证据表明,铝对植物细胞的胁迫最初表现在细胞膜上,因而铝胁迫下膜脂氧化的程度与抗铝能力密切相关(Oteiza, 1994; Zhang *et al.*, 1996; Yamamoto *et al.*, 2001; Ahn *et al.*, 2004)。另一方面,当铝对植物细胞产生过氧化胁迫时,植物体内将产生一些清除活性氧的抗氧化酶类(如过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶)和非酶类物质(如脯氨酸、抗坏血酸)(Kochian & Jones, 1997; Ciamporová, 2002; Devi *et al.*, 2003)。因此,在植物抗铝胁迫过程中,细胞膜和植物体内抗氧化酶类和非酶类物质都起着非常重要的作用,植物对铝胁迫的耐性与它们的抗氧化能力密切相关(Bowler *et al.*, 1992; Foyer *et al.*, 1994; Guo *et al.*, 2004),通过研究植物在对铝胁迫生理响应过程中的膜脂过氧化、植物体内抗氧化酶类和非酶类物质的变化,可以揭示植物对铝胁迫的耐性能力。

草本植物在自然界有较强的适应能力和竞争能力,不少种类在酸性土壤中仍能广泛分布和生长,必然有其生理和生态的适应机制。近十多年来,在小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea*

mays)、大豆(*Glycine max*)、棉花(*Gossypium hirsutum*)、绣球(*Hydrangea macrophylla*)和荞麦(*Fagopyrum esculentum*)(孔繁翔等, 2000; Zhang *et al.*, 1996; Deborah & Tesfaye, 2003; Naumann & Horst, 2003; Peng *et al.*, 2003)等植物的耐铝生理和生态方面已开展了不少工作,而以野生草本植物作为实验材料来研究不同植物对铝胁迫生理响应和耐铝毒机理的研究少见报道。草本植物生长快、繁殖能力强,许多种类的生物量大,通过筛选和利用耐铝性强、生物量大的草本植物,可对这些酸性土壤地区的铝毒污染进行高效、无污染的生物治理,从而为作物生产提供良好的生存基础。因而,研究不同种类的草本植物对铝的生理响应和耐性机理,将为植物耐铝机理的揭示和铝毒的防治提供理论基础,具有较大的经济和生态意义。

1 材料和方法

1.1 实验材料

选择在南方酸性红壤地区分布广泛、生长良好的牵牛(*Pharbitis nil*),望江南(*Cassia occidentalis*),光头稗(*Echinochloa colonum*),合萌(*Aeschynomene indica*)等 4 种草本植物为研究材料。

1.2 试验设计

采用砂培试验,供试选用经消毒、蒸馏水浸泡和烘干的细沙,砂培共设 5 个处理,铝以分析纯的 $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$ 加入,处理浓度分别为:0(对照)、80、400、2 000 和 10 000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$,植物营养以用完全营养液的形式灌入。先在萌发床(砂基中设 5 个铝处理)上进行萌发,每种草本植物各播 1 000 粒种子,每天观察种子的发芽情况,记录发芽数。待植物完全萌发后,选择长势一致的植株,移入铝处理相同的塑料盆(500 ml,盆底有小孔),每盆有 5 个植株,重复 4 次。

1.3 取样

在播种后第六十天取植株叶片测其生理指标:叶绿素、丙二醛(Malondialdehyde, MDA)、可溶性糖(Soluble sugar, SS)和脯氨酸含量,过氧化物酶(Catalase, CAT)和过氧化氢酶活性(Peroxides, POD);取根系测定质膜透性(Membrane permeability, MP)。

1.4 测定方法

叶片叶绿素含量的测定:采用混合提取法(刘鹏和杨玉爱, 2000),过氧化氢酶活性采用愈创木酚法(曾绍西等, 1991),游离脯氨酸含量、质膜透性、丙二醛含量、可溶性糖含量、过氧化物酶的活性测定都

采用中国科学院上海植物生理研究所(1999)的方法。

1.5 数据分析

除种子萌发率外,其余各数值都为4个重复(4个重复植株各取样进行测定)的平均值,数据统计分析应用SPSS(Statistical program for social science)软件,进行GLMANOVA等分析。

2 结果与分析

2.1 铝对4种草本植物种子发芽率的影响

从铝对4种植物种子发芽率的影响(表1)来看,高浓度(10 000 mg·L⁻¹)的铝对4种植物的种子萌发都有强烈的抑制作用,4种植物均不能发芽,表明该浓度已经超过了这些植物种子萌发忍耐的极限。在其它浓度铝的处理下,4种植物都有一定的发芽,但各植物的发芽率和变化趋势存在较大的差异。0~400 mg·L⁻¹ Al³⁺处理以望江南的发芽率最高,合萌的发芽率最低;2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺处理时,则牵牛的发芽率最高。从4种植物种子萌发率的变化趋势来看,望江南和光头稗种子的发芽率随着铝

浓度的升高而呈下降的趋势,0 mg·L⁻¹ Al³⁺处理下发芽率最高,2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺处理下发芽率最低。而牵牛和合萌种子发芽率呈现先升后降的趋势,低浓度铝处理(80和400 mg·L⁻¹ Al³⁺)对它们种子的发芽有一定的促进作用,在400 mg·L⁻¹ Al³⁺处理下发芽率最高,2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺处理的种子发芽率则较400 mg·L⁻¹ Al³⁺处理明显下降。

2.2 铝对4种草本植物叶绿素含量的影响

研究结果(表2)表明,铝对4种植物叶片叶绿素含量的趋势基本相同,即随着铝处理的浓度从0增加至400 mg·L⁻¹,各种类叶片的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总含量都逐渐升高,其中以合萌的增量最大,在400 mg·L⁻¹ Al³⁺处理时叶片叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总含量分别较对照增加9.46%、27.71%和17.56%。2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺处理时,各种类叶片叶绿素含量明显下降,叶绿素a和叶绿素总含量都处于各处理中最低水平(与对照的差异都达到显著水平, $p < 0.05$),其中和对照时相比,以望江南叶片叶绿素含量下降的幅度最大,叶片叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总含量分别较对照时降低

表1 铝对4种草本植物种子发芽率的影响
Table 1 The effect of Al³⁺ on the germination percentage of 4 herbaceous plants

| 种 Species | Al ³⁺ 处理浓度 Treatment concentration of Al ³⁺ (mg·L ⁻¹) | | | | |
|--------------------------------|---|--------|--------|--------|--------|
| | 0 | 80 | 400 | 2 000 | 10 000 |
| 牵牛 <i>Pharbitis nil</i> | 13.30% | 21.30% | 24.00% | 17.30% | 0 |
| 望江南 <i>Cassia occidentalis</i> | 58.05% | 45.20% | 46.40% | 6.00% | 0 |
| 光头稗 <i>Echinochloa colonum</i> | 36.70% | 19.80% | 20.10% | 7.30% | 0 |
| 合萌 <i>Aeschynomene indica</i> | 7.00% | 6.60% | 10.20% | 3.10% | 0 |

表2 铝对4种草本植物叶绿素含量的影响(平均值±标准差)
Table 2 The effect of Al³⁺ on the chlorophyll of 4 herbaceous plants in leaves (mg·g⁻¹ FW) (Means ± SD)

| 铝处理 Al ³⁺ treatment (mg·L ⁻¹) | 叶绿素含量 Chlorophyll content | 牵牛 <i>Ipomeanil pharbitisnil</i> | 望江南 <i>Cassia occidentalis</i> | 光头稗 <i>Echinochloa colonum</i> | 合萌 <i>Aeschynomene elaphroxylon</i> |
|--|---------------------------|----------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|
| 0 | a | 1.840 ± 0.02 ^a | 2.597 ± 0.03 ^a | 2.549 ± 0.04 ^a | 2.315 ± 0.03 ^a |
| | b | 0.862 ± 0.02 ^a | 1.314 ± 0.01 ^a | 1.428 ± 0.02 ^a | 1.404 ± 0.01 ^a |
| | a + b | 2.802 ± 0.04 ^a | 3.911 ± 0.03 ^a | 3.967 ± 0.05 ^a | 3.719 ± 0.04 ^a |
| 80 | a | 1.938 ± 0.02 ^a | 2.661 ± 0.02 ^a | 2.675 ± 0.03 ^a | 2.437 ± 0.02 ^a |
| | b | 0.894 ± 0.01 ^a | 1.347 ± 0.02 ^a | 1.772 ± 0.02 ^b | 1.426 ± 0.02 ^a |
| | a + b | 2.832 ± 0.03 ^a | 4.008 ± 0.05 ^a | 4.247 ± 0.06 ^b | 3.863 ± 0.02 ^a |
| 400 | a | 1.951 ± 0.03 ^a | 2.724 ± 0.02 ^a | 2.660 ± 0.04 ^b | 2.534 ± 0.03 ^b |
| | b | 1.086 ± 0.04 ^a | 1.218 ± 0.01 ^a | 1.787 ± 0.03 ^b | 1.793 ± 0.02 ^a |
| | a + b | 3.037 ± 0.05 ^a | 3.942 ± 0.04 ^b | 4.470 ± 0.03 ^b | 4.372 ± 0.05 ^a |
| 2 000 | a | 1.639 ± 0.03 ^b | 2.141 ± 0.03 ^b | 2.240 ± 0.04 ^b | 1.971 ± 0.03 ^b |
| | b | 0.860 ± 0.02 ^a | 0.924 ± 0.02 ^b | 1.360 ± 0.03 ^a | 1.415 ± 0.04 ^a |
| | a + b | 2.499 ± 0.06 ^b | 3.065 ± 0.05 ^b | 3.600 ± 0.06 ^b | 3.386 ± 0.07 ^b |

同一种类同一指标各处理不同字母表明两者差异达到显著水平($p < 0.05$) Different letters on the same index (of same species) indicate significantly difference at $p < 0.05$ level

17.56%、29.68%和 21.63%，而合萌叶片的叶绿素 a 和叶绿素总含量下降幅度最少，分别下降了 6.22% 和 3.58%，牵牛的叶绿素 b 含量下降最少，只下降了 0.232%。上述结果表明，中低浓度(80 和 400 mg·L⁻¹)的铝处理对这些植物叶片的叶绿素含量的增加有利，而高浓度(2 000 mg·L⁻¹)的铝处理使叶绿素含量明显降低，各种类间叶片的叶绿素含量对铝反应程度也存在一定的差异，合萌叶片的叶绿素含量在中低浓度(80 和 400 mg·L⁻¹)的铝处理下增加最多，在高浓度(2 000 mg·L⁻¹)的铝处理下减少最少，而望江南反之。

2.3 铝对 4 种草本植物脯氨酸含量的影响

从图 1 可以看出，4 种植物在 2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理条件下叶片脯氨酸含量显著增加(与其它处理的差异达到极显著水平， $p < 0.01$)，合萌、牵牛、望江南和光头稗叶片脯氨酸含量分别较对照时增加了 435.83%、409.05%、347.1% 和 139.62%，表明高浓度的铝可诱导这些植物产生大量的脯氨酸，以稳定植物内部环境。4 种植物在其它 3 种处理下脯氨酸的含量变化幅度远小于上述变化，随铝处理浓度的增加(从 0 增至 400 mg·L⁻¹)，合萌、牵牛和望江南 3 种植物叶片的脯氨酸含量都呈缓慢增加，以牵牛增加的幅度较大，80 和 400 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时，叶片脯氨酸含量分别较 0 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时增加了 37.02% 和 49.94%，而光头稗叶片的脯氨酸含量呈缓慢下降，80 和 400 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时，叶片脯氨酸含量分别较对照时下降了 11.51% 和 23.97%。

2.4 铝对 4 种草本植物脂膜过氧化产物(MDA)的影响

从图 2 可以看出，2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理使 4 种草本植物的 MDA 含量显著上升(与其它各处理差异达到显著水平， $p < 0.05$)，合萌、牵牛、望江南和光头稗叶片的 MDA 含量分别较对照增加了 64.44%、41.85%、228.38% 和 212.21%，表明该浓度的铝处理使各种类都处于胁迫状态。而在其它处理条件下，4 种草本植物对铝处理的反应可分为 3 类：随着铝处理浓度由 0 增至 400 mg·L⁻¹，望江南 MDA 含量逐渐增加，400 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时的 MDA 含量分别较对照增加了 54.73%；合萌和牵牛的 MDA 含量稍有减少，400 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时的 MDA 含量分别较对照减少了 9.62% 和 21.41%；光头稗的 MDA 含量变化有所不同，80 mg·L⁻¹ Al³⁺ 时较对照下降了 7.63%，而 400 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时开始上升，较对照增加了 55.73%。上述结果表明中低浓度的铝处理

有利于一些植物如合萌和牵牛等抵御过氧化作用，而不利另一些植物如望江南的抗氧化作用。

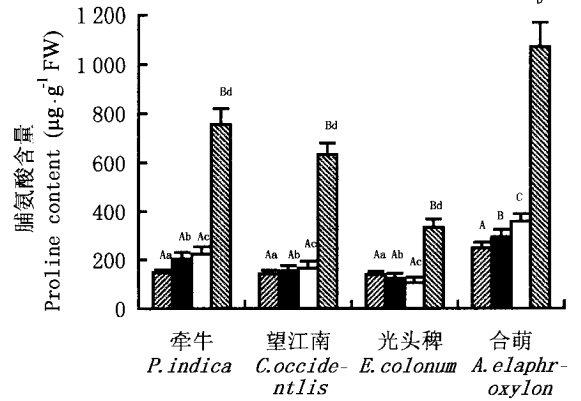


图 1 铝对 4 种草本植物脯氨酸含量的影响

Fig.1 The effect of Al³⁺ on the proline content of 4 herbaceous plants in leaves

同种植物不同处理间不同小写字母表明两者差异达到显著水平 ($p < 0.05$)，不同大写字母表明两者差异达到显著水平 ($p < 0.01$)，下同 The differences between the treatments (of same species) without the same letters were very significant ($p < 0.01$, capital letters) or significant ($p < 0.05$, small letter), the same as follow

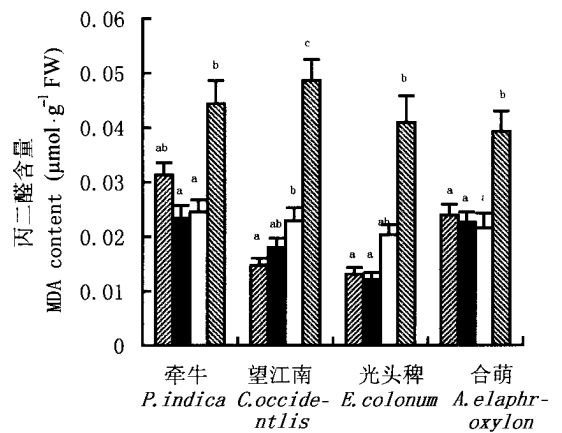


图 2 铝对 4 种草本植物丙二醛含量的影响

Fig.2 The effect of Al³⁺ on the contents of MDA of 4 herbaceous plants in leaves

2.5 铝对 4 种草本植物质膜透性(MP)的影响

根据图 3，望江南的 MP 值随着铝浓度的提高而有所增加，从 0 至 400 mg·L⁻¹，MP 值逐渐增加，而 2 000 mg·L⁻¹ Al³⁺ 处理时，MP 显著增加(与其它处理差异均达显著水平， $p < 0.05$)；合萌和牵牛的 MP 则从 0 至 400 mg·L⁻¹ 时，MP 有所下降，在 400 mg·

$L^{-1} Al^{3+}$ 处理时, MP 为其最低值, 而 $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时, MP 也显著增加; 光头稗的 MP 从 0 至 $80\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时有所降低, 80 至 $400\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 开始上升, $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时明显上升。各种类根的质膜透性变化趋势与叶片丙二醛含量的变化趋势相一致。

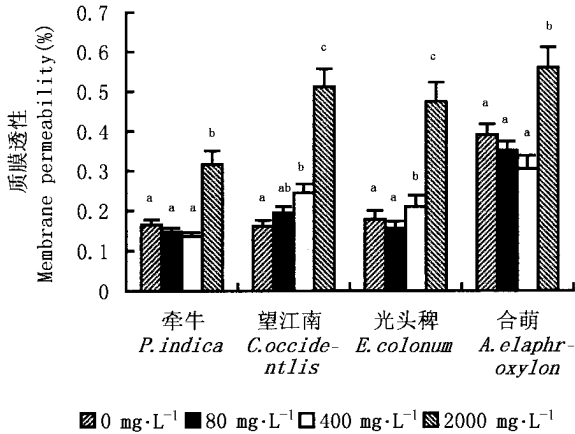


图3 铝对4种草本植物根系质膜透性的影响

Fig. 3 The effect of Al^{3+} on the membrane permeability (MP) of 4 herbaceous plants in root

2.6 铝对4种草本植物过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的影响

从图4可以看出,望江南的活性随着铝处理浓度的上升而逐渐下降, $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时,望江南 POD 和 CAT 分别较对照下降了 84.81% 和 76.24% (与其它处理的差异达到极显著水平, $p < 0.01$)。合萌和牵牛 POD 和 CAT 活性,从 0 至 $400\ mg \cdot L^{-1}$ 有所上升,其中牵牛的 POD 活性和 CAT 活性较对照有明显增加(牵牛在 $400\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理与对照相比,差异达到显著水平, $p < 0.05$; 合萌尚未达到显著水平, $p > 0.05$), 而 $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时,两者的 POD 和 CAT 活性有明显的降低(与其它处理的差异都达到极显著水平, $p < 0.01$), 合萌和牵牛的 POD 和 CAT 分别较对照下降了 47.73% 和 52.24%, 13.4% 和 42.22%。 $80\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理使光头稗的 POD 和 CAT 略有上升, 400 和 $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时, POD 和 CAT 明显下降(光头稗在 $400\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理与对照相比,差异达到显著水平, $p < 0.05$; 在 $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理与对照相比,差异达到极显著水平, $p < 0.01$), 在 $2\ 000\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理时, POD 和 CAT 分别较对照下降了 74.04% 和 55.87%。从各植物 POD 和 CAT 的下降幅度来看,

4种植物的下降程度为:望江南 > 光头稗 > 合萌 > 牵牛。

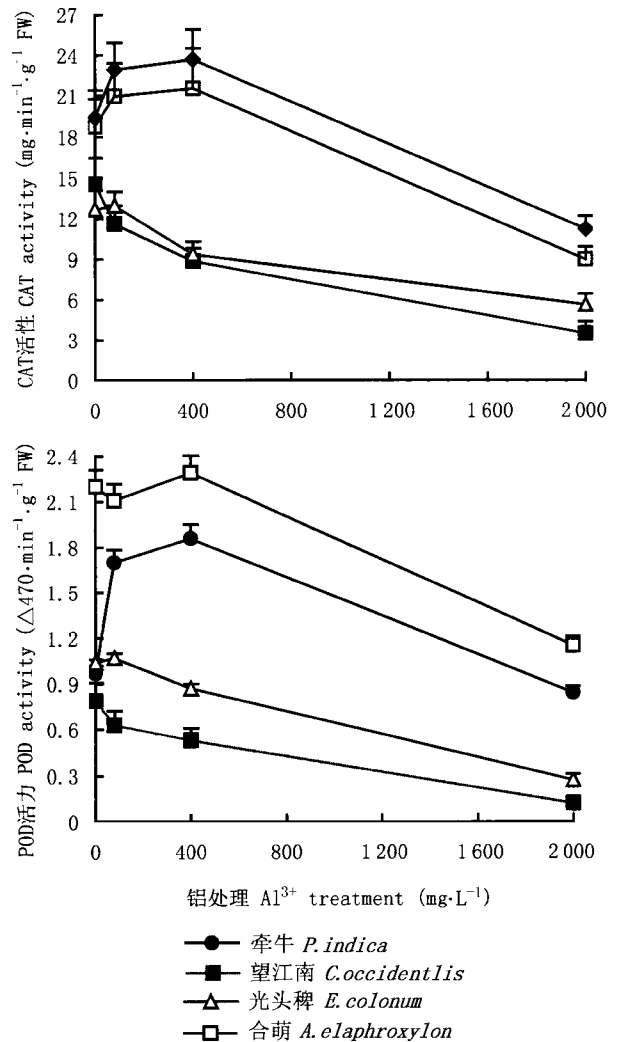


图4 铝对4种草本植物 POD 和 CAT 酶活性的影响

Fig. 4 The effect of Al^{3+} on the POD and CAT activities of 4 herbaceous plants in leaves

2.7 铝对4种草本植物可溶性糖含量的影响

从图5可以看出,望江南的可溶性糖(SS)含量随着铝处理浓度的提高而逐渐增加(各处理间的差异都达到显著水平, $p < 0.05$),这可以理解为,铝胁迫虽然使得碳水化合物的合成受到影响,导致可溶性糖含量下降,但同时也会抑制碳水化合物的运输,叶片合成的碳水化合物不能及时运输出去,因而叶片的 SS 含量反而较对照增加。合萌和牵牛叶片的 SS 含量变化表现为先降后升, 0 至 $400\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理,叶片碳水化合物的含量逐渐有所下降(合萌和牵牛在 $400\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理与对照和 $80\ mg \cdot L^{-1} Al^{3+}$ 处理的差异未达到显著水平, $p > 0.05$),可能此

时的铝浓度处理尚未对这两种植物的碳水化合物运输产生抑制作用,而 400 至 2 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理,含量有所增加(牵牛两者间的差异达到显著水平, $p < 0.05$; 合萌两者间的差异尚未达到显著水平, $p > 0.05$),与铝毒对碳水化合物运输的抑制作用有关。光头稗的 SS 含量在 80 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理时与对照相差不大,400 和 2 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理使光头稗的 SS 含量上升(各处理间的差异都未达到显著水平, $p > 0.05$)。

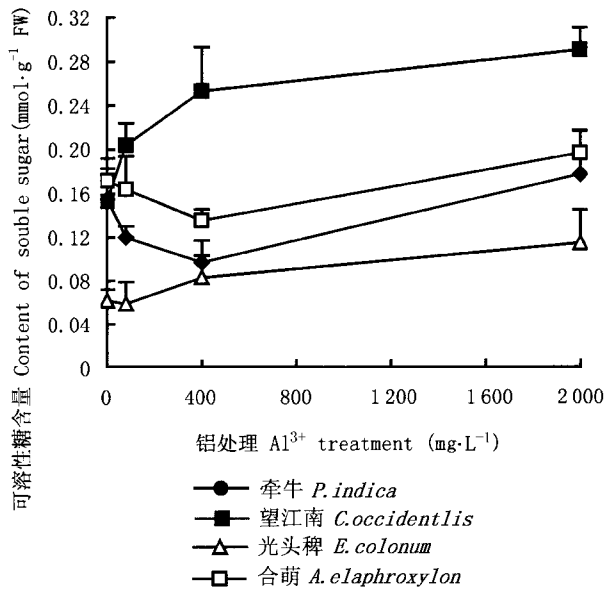


图5 铝对4种草本植物可溶性糖的影响
Fig.5 The effect of Al^{3+} on the soluble sugar of 4 herbaceous plants in leaves

3 讨论

业已知道,在逆境胁迫下,植物体内产生大量的 O_2^- 、 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 等活性氧自由基。这些高破坏性的活性氧将启动膜脂过氧化作用,使植物细胞膜系统受到伤害,致使细胞内的电解质外渗增加,从而使植物各部分的电导率增大(Kochian & Jones, 1997)。POD、CAT 等是植物保护系统中重要的酶,当植物处于逆境条件下,这些保护酶通过协调作用能够有效的消除上述自由基,防御膜脂过氧化,维持上述自由基的产生与消除之间的平衡,使植物细胞免受伤害(刘鹏和杨玉爱,2000; Kochian & Jones, 1997)。同时,在逆境条件下植物体往往会大量积累脯氨酸,积累的脯氨酸可降低细胞渗透势,维持压力势,保持和稳定大分子物质,参与叶绿素合成,维持细胞膜正常功能(刘鹏和杨玉爱,2000)。此外,植物在逆境条件

下体内各器官可溶性糖的含量也可以反映碳水化合物的合成情况,说明碳水化合物在体内运输情况。从我们的实验结果来看,在不同的铝处理条件下,4种杂草的 MDA 含量、电导率和 POD、CAT 活性的变化趋势有所不同,这种差异与植物对铝的耐性能力密切相关,综合本实验的各项指标,4种草本植物对铝的耐性以牵牛最大,80 和 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理下,丙二醛含量和质膜透性有较大的下降,过氧化物酶和过氧化氢酶活性有较大的上升,而在 2 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理时,丙二醛含量和质膜透性增加与过氧化物酶和过氧化氢酶活性下降的幅度最少;以望江南的耐性最低,80 和 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理使其丙二醛含量和质膜透性增加,过氧化物酶和过氧化氢酶活性下降,且在 2 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理时,上述指标的增加和下降幅度最多。4种植物的耐铝性排序为:牵牛 > 合萌 > 光头稗 > 望江南,它们对铝的生理响应与我们在实验中所观察的外部形态和生长相一致(结果待发表)。另一方面。虽然所选择的4种草本植物在酸性红壤地区可以良好生长和广泛分布,但在较高的铝浓度下(如本试验的 2 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理),种子萌发率降低,丙二醛含量和质膜透性增加,叶绿素含量和过氧化物酶和过氧化氢酶活性下降,明显不利于植物的生长发育和正常的生理活动,且当铝的浓度达到 10 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,所有的种类都不能萌发,表明这一浓度已超出了这些植物忍耐的极限。

许多研究(秦瑞君和陈福兴,1999; 闫世才等,2003; 刘鹏等,2003, 2004; 应小芳和刘鹏,2005; Kidd and Proctor, 2000)都表明,虽然铝不是植物生长的必须元素,但微量的铝对许多植物的生长有促进作用,如本实验中,80 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理对合萌、光头稗和望江南及 80 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Al^{3+} 处理对合萌和光头稗各项生理指标的影响,都有利于它们的生长。关于低浓度铝促进植物生长的机理尚不清楚,有人认为低浓度铝可能会维持细胞膜的稳定性,减少细胞内的外渗物而对植物的生长有利(刘鹏等,2003, 2004)。只有当铝超过一定的浓度时,铝才会对植物产生毒害,即铝毒对植物的影响都有一个临界值的问题,不同的植物其铝的临界值是不同的,如甘蔗(*Saccharum sinense*)为 12 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (陈超君等,2001),决明属植物(*Cassia* spp.)(水培)为 40 ~ 90 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (方金梅等,2003),南瓜(*Cucurbita moschata*)(水培)为 10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (余纯丽等,1994),碗豆(*Pisum sativum*)(水培)为 1 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (闫世才等,2003),龙眼

(*Dimocarpus longan*) (水培) 为 $0.185 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (肖祥希等, 2002), 小麦和油菜 (*Brassica campestris* var. *oleifera*) (土培) $4.0 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ (秦瑞君和陈福兴, 1999), 花生 (*Arachis hypogaea*) (土培) $4.4 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ (秦瑞君和陈福兴, 1999), 玉米 $4.8 \text{ cmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ (秦瑞君和陈福兴, 1999)。也有人发现, 同一植物不同的生长时期 (李海生等, 2002) 或同一作物不同的品种 (潘伟槐等, 1998) 其铝的临界值也会有所变化。有关牵牛、合萌、光头稗和望江南的铝毒影响研究报道很少, 尚未见其铝临界值的报道。从我们的研究来看, 在砂培条件下, 牵牛和合萌的临界值较高, 要高于 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 光头稗的临界值处于 $80 \sim 400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 而望江南的临界值较低, 小于 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

本试验的 4 种植物对铝的生理响应存在一定的差异, 耐性也有所不同, 但对中低浓度 (80 和 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 的铝处理都有一定的生理适应, 其中牵牛和合萌各项生理指标较对照相比, 更有利于其生长, 表明在对铝的响应过程中, 维持较高的 POD 和 CAT 活性和脯氨酸、叶绿素含量, 较低的 MP 和 MDA 含量是植物适应铝胁迫的重要生理基础。即使以耐性相对较差的望江南为例, 在 80 和 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Al}^{3+}$ 处理条件下, 叶片叶绿素含量上升, 脯氨酸含量增加, 种子萌发率下降幅度不大, 虽然 80 和 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Al}^{3+}$ 处理下 MDA 含量和 MP 较对照增加, POD 和 CAT 活性降低, 但从变化幅度上来看, 望江南在 80 、 400 和 $2000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Al}^{3+}$ 处理时, MDA 含量分别较对照增加 21.62% 、 54.73% 和 228.38% , MP 分别较对照增加 19.75% 、 50.62% 和 215.4% , POD 分别较对照下降 20.25% 、 32.91% 和 84.81% , CAT 分别较对照下降 20.06% 、 39.08% 和 76.24% , 在中低铝浓度处理的变化幅度明显低于 $2000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Al}^{3+}$ 处理时的幅度。目前有关植物耐铝的机理主要有两种 (孔繁翔等, 2000; Barceló & Poschenrieder, 2002; Ermolayev *et al.*, 2003; Deborah & Tesfaye, 2003): 一是植物外部抗性机理 (即植物对铝的排斥), 认为植物耐铝毒主要是阻止铝离子进入植物体内或达到细胞内敏感的代谢部位; 二是植物内部机理 (即植物对铝的内部忍耐), 铝离子进入植物体内, 植物通过解毒作用或生理作用获得对其的抵抗力。植物对铝的耐性是显性的多基因性状, 即由 1 个或 1 个以上主基因和几个微基因控制的, 多数植物对铝的耐性可能同时涉及外部和内部的抗性 (Rout *et al.*, 2001; Ermolayev *et al.*, 2003)。无论植物是外部还是内部的抗性机理, 细胞膜和细胞产生的抗氧化酶类和非酶类物质都起

着重要的作用 (Oteiza, 1994; Kochian & Jones, 1997; Devi *et al.*, 2003)。植物对铝的适应可发生在生理和分子水平上, 生理反应是分子水平适应的基础。4 种草本植物对中低浓度铝的生理适应 (如维持较高的 POD 和 CAT 活性和脯氨酸、叶绿素含量, 较低的 MP 和 MDA 含量) 为其对铝的忍耐提供了基础, 它们对铝胁迫的生理响应也将有利于揭示植物对铝胁迫的适应和耐性机理。

参 考 文 献

- Ahn SJ, Rnggel Z, Matsumoto H (2004). Aluminum-induced plasma membrane surface potential and H^+ -ATPase activity in near-isogenic wheat lines differing in tolerance to aluminium. *New Phytologist*, 162, 71–79.
- Barceló J, Poschenrieder C (2002). Fast root growth responses, root exudates and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminum toxicity and resistance: a review. *Environment Experimental Botany*, 48, 75–92.
- Bowler C, Montagu MV, Inze D (1992). Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 43, 83–116.
- Chen CJ (陈超君), Xu JY (徐建云), Liang CP (梁传平) (2001). Aluminium stress to sugarcane in earlier growth stage. *Sugarcane* (甘蔗), 8(1), 10–14. (in Chinese with English abstract)
- Čiamporová M (2002). Morphological and structural responses of plant roots to aluminum at organ, tissue and cellular levels. *Biology Plant*, 45, 161–171.
- Deborah A, Tesfaye M (2003). Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils—a review. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 75, 189–207.
- Devi SR, Yamamoto Y, Matsumoto H (2003). An intracellular mechanism of aluminium tolerance associated with high antioxidant status in cultured tobacco cells. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 97, 59–68.
- Ermolayev V, Weschke W, Manteuffel R (2003). Comparison of Al-induced gene expression in sensitive and tolerant soybean cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 393, 2745–2756.
- Fang JM (方金梅), Ying CY (应朝阳), Huang YB (黄毅斌), Chen N (陈恩), Li CY (李春燕) (2003). Effect of aluminium force to the root system of herbage seedlings of *Chamaecrista* ssp. for soil and water conservation. *Soil and Water Conservation in China* (中国水土保持), (7), 30–32. (in Chinese with English abstract)
- Foyer C, Lelandais M, Kunet JJ (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiology Plant*, 93, 696–717.
- Guo TR, Zhang GP, Zhou MX, Wu FB, Chen JX (2004). Effects of aluminum and cadmium toxicity on growth and antioxidant enzyme activities of two barley genotypes with different Al resistance. *Plant and Soil*, 258, 241–248.
- Kidd PS, Proctor J (2000). Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1057–1066.
- Kochian LV (1995). Cellular mechanism of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review Plant Physiology Plant*

- Molecular Biology*, 46, 237 – 260.
- Kochian LV, Jones DL (1997). Aluminum toxicity and resistance in plants. In: Yokel RA, Golub MS eds. *Research Issues in Aluminium Toxicity*. Taylor & Francis Ltd, Lord, 69 – 89.
- Kong FX(孔繁翔), Sang WL(桑伟莲), Jing X(蒋新), Wang LS(王连生)(2000). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 855 – 863. (in Chinese with English abstract)
- Institute of Plant Physiology of Shanghai, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院上海植物生理研究所)(1999). *Guide to Modern Plant Physiological Experiments* (现代植物生理实验指南). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Li HS (李海生), Zhang ZQ (张志权), Chen LZ (陈连周) (2000). The effects of aluminium to the growth of tea seedlings. *Journal of Guangdong Education institute* (广东教育学院学报), 20, 107 – 110. (in Chinese with English abstract)
- Liu P (刘鹏), Yang YA (杨玉爱)(2000). Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 461 – 466. (in Chinese with English abstract)
- Liu P (刘鹏), Xu GD (徐根娣), Jiang XM (姜雪梅), Ying XF (应小芳) (2003). The effect of aluminum on germination of soybean seed. *Seed* (种子), (1), 30 – 32. (in Chinese with English abstract)
- Liu P (刘鹏), Xu GD (徐根娣), Jiang XM (姜雪梅), Ying XF (应小芳) (2004). The effect of aluminum on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean. *Agricultural Environment Science Sinica* (农业环境科学学报), 23, 51 – 54. (in Chinese with English abstract)
- Ma JF, Zheng SJ, Matsumoto H (1997). Detoxifying aluminum with buckwheat. *Nature*, 390, 569 – 570.
- Meriga B, Reddy K, Rao KR, Reddy LA, Kishor PBK (2004). Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Physiology*, 161, 63 – 68.
- Naumann A, Horst WJ (2003). Effect of aluminum supply on aluminium uptake, translocation and blueing of *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. Cultivars in a peatclay substrate. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 78, 463 – 469.
- Oteiza PI (1994). A mechanism for the stimulatory effect of aluminium on iron-induced lipid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 308, 374 – 379.
- Pan WH (潘伟槐), Tong WX (童微星), Shen GM (沈国民), Pan JW (潘建明), Zhao ZX (赵章杏), Zhu MY (朱睦元). 1998. Effect of pH and aluminium in hydroponics on two soybean (*Glycine max* L.) cultivars. *Journal of Hangzhou University* (Natural Science Edition) (杭州大学学报(自然科学版)), 25, 85 – 88. (in Chinese with English abstract)
- Peng XX, Yu L, Yang C (2003). Genotypic difference in aluminium resistance and oxalate exudation of buckwheat. *Journal of Plant Nutrition*, 26, 1767 – 1777.
- Qin RJ (秦瑞君), Chen FX (陈福兴) (1999). The aluminium toxicity of some crop seedlings in red soil of Southern Hunan. *Plant Nutrition Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 5, 50 – 55. (in Chinese with English abstract)
- Rout GR, Samantary S, Das P (2001). Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie*, 21, 2 – 21.
- Wagatsuma T, Akiba R (1989). Low surface negativity of root protoplasts from aluminium-tolerant plant species. *Soil Science and Plant Nutrition*, 35, 443 – 452.
- Xiao XX (肖祥希), Liu XH (刘星辉), Zhang XW (张学武) (2002). Effect of aluminium stress on the growth of young longan seedling. *Fujian Journal of Agricultural Science* (福建农业学报), 17, 182 – 185. (in Chinese with English abstract)
- Yamamoto Y, Kobayashi Y, Matsumoto H (2001). Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiology*, 125, 199 – 208.
- Yan SC (闫世才), Mao XW (毛学文), Yang YL (杨勇理) (2003). Effect of aluminium on *Posum sawium* growth. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(2), 80 – 81. (in Chinese with English abstract)
- Yang JL, Zheng SJ, He YF, Matsumoto H (2005). Aluminium resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress. *Journal of Experimental Botany*, 56, 1197 – 1203.
- Ying XF (应小芳), Liu P (刘鹏) (2005). Effects of aluminium stress on photosynthetic characters of soybean. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 166 – 170. (in Chinese with English abstract)
- Yu CL (余纯丽), Wang LJ (王力军), Zhang K (张可) (1994). Effects of aluminium on growth on plant seed-root. *Journal of Yuzhou University* (Natural Science Edition) (渝州大学学报(自然科学版)), 11(2), 10 – 13. (in Chinese with English abstract)
- Zhang G, Slaski JJ, Archambault DJ, Taylor J (1996). Aluminium-induced alterations in lipid composition of microsomal membranes from an aluminium-resistant and an aluminium-resistant and an aluminium sensitive cultivar of triticum aestivum. *Physiologia Plantarum*, 96, 683 – 691.
- Zeng SX (曾韶西), Wang YR (王以柔), Liu HX (刘鸿先) (1991). Some enzymatic reactions related to chlorophyll degradation in cucumber cotyledons under chilling in the light. *Acta Phytophysiology Sinica* (植物生理学报), 17, 177 – 182. (in Chinese with English abstract)