

# 植物铝毒害机理及抗铝毒机制

阎华, 沈秀荣 (襄樊学院化学与生物科学系, 湖北襄樊 441053)

摘要 铝毒害是酸性土壤上限制植物生长的主要因素, 综述了土壤中各形态的铝对植物的危害, 铝毒作用机理及植物耐铝机制。

关键词 植物; 铝毒机制; 抗铝毒机制

中图分类号 Q945.14 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2006)20-5201-02

由于土壤溶液 pH 值低, 造成一些营养元素因流失而缺乏, 从而造成毒害, 其中最为严重的是铝的毒害, 它是限制作物产量的一个重要因素。为此, 笔者综述了植物铝毒害及其抗铝毒机制。

## 1 铝毒害的形态及作用位点

**1.1 形态** 在湿热气候条件下, 铝硅酸盐强烈脱硅富铝化, 在酸性土中易形成对植物有毒害的  $Al^{3+}$  [1]。铝首先抑制根系伸长, 随后阻碍植物根系分枝的形成发展[2], 这是酸性土作物产量的主要限制因子。当 pH 值 < 4 时, 铝以可溶性的  $Al^{3+}$  形式为主, 当 pH 值 > 4 时,  $Al^{3+}$  浓度急剧下降, 铝的形态也发生变化, 形成羟基铝类, 如  $Al(OH)^{2+}$  和  $Al(OH)_2^+$ ; 当 pH 值 > 5.5 时,  $Al^{3+}$  量就微乎其微了。在 pH 值 < 5.5 的酸性土壤中, 粘粒阳离子交换位置上的铝比例增加, 它主要代换其他多价阳离子如  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  等, 同时起着磷酸盐强吸附剂的作用, 小麦根对  $Al^{3+}$  最敏感, 但羟基铝对燕麦的毒性最大[3]。在铝的水溶液中, 随着铝浓度的上升, 尤其是溶液被部分中和时, 除形成  $Al(OH)_3$  外, 还会形成一种毒性较大的铝毒形式  $Al_{13}[AlO_4(Al_6(OH)_4(H_2O)_{12})^{10}]^{4+}$  [4]。

**1.2 作用位点** 铝毒害的症状首先是主根和侧根的伸长受到抑制, 根变得短粗。水培试验也证明, 铝毒害是酸性土壤上大麦根系损伤的原因[5]。Delhaize 等人的研究表明, 根尖积累的铝及其所产生的物理损伤远远超过根的其他部位[6]。因此, 植物根尖是铝诱导根生长抑制的作用靶。Bennet 等人根据铝处理前后的玉米根冠细胞的超微结构的变化, 认为铝毒害由根冠来感受, 并通过信号传递间接抑制根的生长[7]。但 Ryan 等人发现 Al 毒对完整的根和去根冠的根的生长抑制是完全相同的[8]。在 Al 毒害过程中, 根尖分生组织和伸长区很可能起了重要作用。最近的研究表明, 在玉米敏感品种中, 根尖过渡区的远端, 即离根顶端约 2~3 mm 处是铝毒最初的作用靶, 这一区域的细胞处于快速伸长的前期阶段, 在铝胁迫下, 这一区域比其他区域积累更多的铝和  $\beta$ -葡聚糖[9]。铝毒的早期反应是细胞骨架的有序组织遭到破坏和稳定性降低[10,11]。因此细胞骨架-细胞膜-细胞外基质连续体被认为是铝毒的主要位点[11,12]。

## 2 铝毒害的机理

**2.1 对细胞壁的影响** 铝在根尖细胞壁上的积累是铝对植物根尖产生铝毒的先决条件, 是植物铝毒敏感性的重要特征。一种观点认为由于细胞壁带负电荷, 外缘阳离子能通过离子交换的形式结合到细胞壁上, 细胞壁阳离子交换能

力越强,  $Al^{3+}$  结合到壁上就越多, 毒害就会越大。然而, 不同的研究者得出的结果并不相同[13,14]。另一种观点认为果胶是 Al 结合到细胞壁的主要位点。果胶是一种富含半乳糖醛酸的多糖, 是初生细胞壁的主要成分[15,16]。

**2.2 诱导细胞死亡机理** Ikegawa 等人用铝处理烟草悬浮细胞时发现, 在铝处理过程中或铝处理后无铝恢复培养过程中, 细胞生长受到很大抑制, 并伴随大量的细胞死亡[17], 因此, 推测铝毒引起的细胞生长抑制很可能是通过铝诱导细胞死亡来实现的。最近的一些研究表明, 铝毒能诱导动植物细胞产生活性氧, 并激活一些氧化酶的活性[18,19]。Richard 等人 and Ezaki 等人分别证实了铝毒能诱导拟南芥产生活性氧, 且一些氧化胁迫相关基因已被克隆和鉴定[20,21]。潘键伟等用高浓度铝处理 (0.1~1.0 mmol/L) 大麦敏感品种的根尖 8 h 后, 根尖细胞 DNA 出现降解, 电泳时出现清晰的 DNA 梯状条带, 证实了铝毒诱导的细胞生长不可逆抑制起源于细胞死亡[22,23]。目前, 关于铝对根系毒害效应的生理机制还不是很清楚。Morimura 认为, 铝的影响主要是抑制根尖分生组织的细胞分裂[24]。根系在铝处理后几小时内细胞分裂就停止, 以后虽然又恢复分裂, 但细胞分裂的速度要比未经铝处理的低。周建华等认为大麦根在铝毒害下, 根冠和生长点细胞出现液泡化, 根冠细胞的淀粉粒数量也随之减少, 出现液泡化的细胞不再出现有丝分裂[25]。Horst 等和 Sivaguru 等研究指出, 铝能改变微管和肌动蛋白微纤丝的有序组织, 对根尖末梢过渡区影响最严重[12,26]。

**2.3 对细胞营养物质代谢的影响** 在铝的长时间处理中, 铝毒常常表现为 Ca 的缺乏[27], 所以有人认为铝毒抑制根的伸长可能是通过抑制  $Ca^{2+}$  的转运来实现的。然而 Ryan 等人认为, 利用低浓度铝溶液能抑制小麦根生长, 但并不影响对 Ca 的吸收; 而加入其他离子 (如 Na, Mg) 则可改善铝处理后根伸长的受抑制程度, 但同时也抑制对 Ca 的吸收[28]。Siegel 和 Haug 提出铝生理毒害的一个重要靶位点可能是 CaM[29]。Haug 使用平衡渗透法测量了结合于 CaM 的  $Al^{3+}$  的含量并研究了  $Al^{3+}$  对磷酸二酯酶 (该酶由 CaM 控制) 活性的影响[29-31]。但是 Martion 认为  $Al^{3+}$  并不能和 CaM 紧密结合[32], 所以该假设还需要进一步研究来证实。

余国泰等发现铝毒能明显抑制小麦对 K、Ca、Mg 的吸收, 促进对 S 的吸收, 而对 N、P、Fe、Zn 的影响不大[33]。但 Poschenrieder 等研究表明, 短期内 Al 并没有抑制玉米根细胞对 Ca、Mg、P 等 (除 B 外) 的吸收[34], 低 pH 值既能抑制细胞对营养物质的吸收, 又能抑制根的伸长; 低 pH 值 + Al 没有抑制细胞对营养物质的吸收, 但加重了对根伸长的抑制。

## 3 植物抗铝毒机制

**3.1 根边缘细胞对铝毒的缓解作用** 根边缘细胞是从根

基金项目 湖北省教育厅青年资助项目 (2004Q001)。

作者简介 阎华 (1978-), 男, 湖北宜昌人, 硕士, 讲师, 从事植物营养研究和植物生理教学工作。

收稿日期 2006-06-02

冠表皮游离出来并聚集在根尖周围的一群特殊细胞。它不仅可使正在突进的根尖免受机械损伤,而且可以充当根尖吸收铝的保护屏障<sup>[9]</sup>。铝毒对植物影响最快的地方是根尖,距离根顶端 2~3 mm 是铝毒最初的作用位点,这一区域也比其他区域积累更多的铝和  $\beta$ -葡聚糖<sup>[9]</sup>。根边缘细胞在根尖产生并聚集根尖周围,因此,在抵抗铝毒中具有重要作用。

**3.2 有机酸的螯合作用** 很多研究表明,耐铝植物的根在铝胁迫下可分泌大量的有机酸,在根区与铝螯合,减少铝进入细胞的量,同时已经进入根系细胞的铝经过与有机酸螯合也能减低毒性。研究最多的缓解铝毒性的有机酸有柠檬酸、苹果酸。Miyasaka 等研究表明,耐性和敏感的蚕豆在铝处理 8 天后,耐性品种释放的柠檬酸是对照的 70 倍,是敏感品种的 10 倍多<sup>[36]</sup>。另外, Jian F M 等研究表明,在铝毒含  $AlCl_3$  培养液) 胁迫下, 30min 内即可诱导耐铝毒荞麦根系中分泌大量草酸,且分泌量与铝离子浓度基本上呈线性关系<sup>[37]</sup>。

**3.3 细胞壁对铝离子的固定作用** 植物细胞壁具有很强的络合阳离子的能力,因此表皮细胞和叶肉细胞的细胞壁可以与铝结合,阻止铝进入细胞内。

#### 4 结语

植物铝毒害机理虽然一直是研究热点,但是目前看来,值得开展的工作仍然很多,甚至已有的结论也存在互相矛盾的情况。现在许多研究者认为植物所表现出的铝害很可能是铝、钙、硼以及其他多种离子共同作用的结果,硼对铝毒有缓解作用。铝的毒害机理可能远比想象的复杂,只有将多种因素综合考量,才能最终了解农作物铝毒的机理。

#### 参考文献

- [1] MOFFAT A S. Engineering plants to cope with metals[J]. Science, 1999 285): 369-370.
- [2] JONES D L, KOCHIAN L V. Aluminum inhibition of the 1,4,5-trisphosphate signal transduction pathway in wheat roots: a role in aluminum toxicity[J]. Plant Cell, 1995 7): 1913-1922.
- [3] WAGATSUMA T, KANEKO M, HAYASKAK, Y. Destruction process of plant root cells by Aluminum[J]. Soil Sci Plant Nutr, 1987 33): 161-175.
- [4] KINRAIDE T B, PARKER D R. Assessing the phytotoxicity of mononuclear hydroxy-aluminum [J]. Plant Cell Environ, 1989 12): 479-487.
- [5] FOY C D, FLEMING A L, BURS G R. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley[J]. Pro Soil Sci Am, 1967 31): 513-521.
- [6] DELHAIZE E, RYAN P R. Aluminum toxicity and tolerance in plants[J]. Plant Physiol, 1995 107): 315-321.
- [7] BENNET R J, BREEN C M. The aluminum signal: new dimensions to mechanisms of aluminum tolerance [J]. Plant Soil, 1991( 134): 153-166.
- [8] RYAN P R, DITOMASO J M, KOCHIAN L V. Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap[J]. J Exp Bot, 1993 44): 437-446.
- [9] SIVAGURU M, HORST W J. The distal part of the transition zone is the most aluminium-sensitive apical root zone of Zea mays L[J]. Plant Physiol, 1998 116): 155-163.
- [10] BLANCAFLOR E B, JONES D, GILROY S. Alterations in the cytoskeleton accompanies aluminum-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize[J]. Plant Physiol, 1998 118): 159-172.
- [11] SCHWARZEROVA K, ZELENKOVA S, NICK, et al. Aluminum-induced rapid changes in the microtubular cytoskeleton of tobacco cell lines[J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43 2): 207-216.
- [12] HORST W J, SCHMOHL N, KOLLMEIER M, et al. Does aluminium inhibit root growth of maize through interaction with the cell wall-plasma membrane-cytoskeleton continuum [J]. Plant Soil, 1999 215): 163-174.
- [13] MATSUMOTO H. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants[J]. Int Rev Cytol, 2000 200): 1-46.
- [14] KOCHIAN L V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants [J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1995 ( 46): 479-487.
- [15] WILLATS W G T, MCCARTNEY L, MACKIE W, et al. Pectin: cell biology and prospects for functional analysis [J]. Plant Molecular Biology, 2001 47): 9-27.
- [16] WILLATS W G T, ORFILA C, LIMBERG G, et al. Modulation of the degree and pattern of methyl-esterification of pectic homogalacturonan in plant cell walls [J]. Journal of Biological Chemistry, 2001, 276 22): 19404-19413.
- [17] IKEGAWA H, YAMAMOTO Y, MATSUMOTO H. Cell death caused by combination of aluminum and iron in cultured tobacco cells[J]. Physiol Plant, 1998 104): 474-478.
- [18] YAMAMOTO Y, KOBAYASHI Y, RAMADEVI S, et al. Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells [J]. Plant Physiol, 2002 128): 63-72.
- [19] CAKMAK I, HORST W J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean ( Glycine max) [J]. Physiol Plant, 1991 83(4): 463-468.
- [20] RICHARDS K D, SCHOTT E J, SHARMA Y K, et al. Aluminum induces oxidative stress genes in Arabidopsis thaliana [J]. Plant Physiol, 1998 116): 409-418.
- [21] EZAKI B, GARDNER R C, EZAKI Y, et al. Expression of Aluminum-induced genes in transgenic Arabidopsis plants can ameliorate Aluminum stress and/or oxidative stress[J]. Plant Physiol, 2000 122): 657-665.
- [22] PAN JIAN-WEI, ZHU MU-YUAN, CHEN HONG. Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley [J]. Environmental and Experimental Botany, 2001 46): 71-79.
- [23] PAN JIAN-WEI, ZHU MU-YUAN, PENG HUA-ZHENG, et al. Developmental regulation and biological functions of root border cells in higher plants[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44 1): 1-8.
- [24] MORMURA S, TAKAHASHI E, MATSUMOTO H. Association of aluminum with nuclei and inhibition of cell division in onion ( Allium cepa) roots[J]. Z Pflanzenphysiol, 1978 88): 395-401.
- [25] 周建华, 徐阿炳, 朱睦元. 铝胁迫下不同耐性品种根的细胞学变化[M]//中国作物学会大麦专业委员会, 福建省莆田市农业科学研究所. 中国大麦文集. 第4集. 北京: 中国农业出版社, 1999: 99-105.
- [26] SIVAGURU M, BALUSKA F, VOLKMANN D, et al. Impacts of aluminum on the maize cytoskeleton: short-term effects on the distal part of the transition zone[J]. Plant Physiol, 1999 119): 1-10.
- [27] HUANG J W, SHAFF J E, GRUNES D L, et al. Aluminum Effects on calcium fluxes at the root apex of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat cultivars [J]. Plant Physiol, 1992 ( 98): 230-237.
- [28] RYAN P R, DELHAIZE E, RANDALL P J. Malate efflux from root apices: evidence for a general mechanism of Al-tolerance in wheat[J]. Aust J Plant Physiol, 1995 22): 531-536.
- [29] SIEGEL N, HAUG A. Aluminium interaction with calmodulin: evidence for altered structure and function from optical and enzymatic studies[J]. Biochem Biophys Acta, 1983(744): 36-45.
- [30] SIEGEL N, COUGHLIN R T, HAUG A. A thermodynamic and electron paramagnetic resonance study of structural changes in calmodulin induced by aluminium binding. Biochem [J]. Biophys Res Commun, 1983 115): 512-517.
- [31] SIEGEL N, SUHAYDA C, HAUG A. (Aluminium changes the conformation of calmodulin [J]. Physiol Chem Phys, 1982 14): 165-167.
- [32] MARTIN R B. Bioinorganic chemistry of aluminium [M]//SIGEL H, SIGEL A, eds. Metal ions in biological systems. New York: Marcel Dekker, 1988: 1-57.
- [33] 余国泰, 秦遂初. 有机肥缓解小麦铝毒效果的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1998, 4 1): 57-62.
- [34] POSCHENRIEDER C H, LLUGANY M, BARCEL J. Short-term effects of pH and aluminum on mineral nutrition in maize (下转第 5204 页)

( 上接第 5202 页)

- varieties differing in proton and aluminum tolerance[J]. Journal of Plant Nutrition, 1995, 18( 7) : 1 495-1 507.
- [35] BRIGHAM L A, HAWES M C, MIYASAKA S C. Avoidance of Aluminium toxicity: Roles of root border cells [M] // HORST W J. Plant Nutrition-Food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research -Proceeding of the 14th international Plant Nutrition Colloquium. Hannover, Germany. The Netherland: Kulwer Academic publishers, 2001: 452-453.
- [36] MIYASAKA S C, BUTAJ G. Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans. Root exudation of citric acid [J]. Plant Physiol, 1991 ( 96) : 737-743.
- [37] JIANI F M, SHAO J Z, HIDEAKI M, et al. Detoxifying aluminum with buckwheat[J]. Nature, 1997( 390) : 569-570.