

铝胁迫下不同小麦基因型根际 pH 的变化、 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收及还原与其耐铝性的关系

林咸永, 章永松, 罗安程, 陶勤南

(浙江大学环境与资源学院资源科学系, 浙江杭州 310029)

摘要:以耐 Al 性明显差异的 2 个小麦基因型为材料, 采用溶液培养试验和动力学方法研究了根际 pH 变化、 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收以及 NO_3^- 还原与其耐 Al 性的关系。结果表明, Al 胁迫下鉴 86-4(耐性基因型)比扬麦 5 号(敏感基因型)能维持较高的根际 pH 值, 当溶液 pH 值下降到最低时, 前者比后者高 0.23 个 pH 单位。吸收动力学研究表明, 鉴 86-4 在无 Al 和有 Al 胁迫时对 NO_3^- 的吸收速率和亲和力大于扬麦 5 号; 而对 NH_4^+ 的吸收速率和亲和力却小于扬麦 5 号。Al 还降低叶片和根系的硝酸还原酶活性, 但鉴 86-4 的叶片和根系硝酸还原酶活性均高于扬麦 5 号。此外, 在 Al 胁迫下, 植株体内游离脯氨酸含量迅速提高, 但扬麦 5 号积累量高于鉴 86-4。鉴 86-4 具有较高的耐 Al 能力可能与其在 Al 胁迫下对 NO_3^- 的吸收速率、亲和力以及硝酸还原酶活性较高, 而对 NH_4^+ 的吸收速率和亲和力较低, 从而能维持较高的根际 pH 值有关。

关键词:耐 Al 性; 根际 pH; 吸收动力学; 硝酸还原酶

中图分类号: Q945.78; S512.1

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2002)03-0330-05

Tolerance of wheat genotypes to Al toxicity in relation to their rhizosphere pH change, NH_4^+ and NO_3^- uptake, and nitrate reduction under Al stress

LIN Xian-yong, ZHANG Yong-song, LUO An-cheng, TAO Qin-nan

(Dept. of Resour. Sci., College of Environ. and Resour. Sci., Zhejiang Univ., Hangzhou 310029, China)

Abstract: Two wheat genotypes differing in Al tolerance were employed to study the relationship between changes of rhizosphere pH and NO_3^- and NH_4^+ uptake kinetics under Al stress. Tolerant genotype, Jian86-4, was able to maintain higher rhizosphere pH than the sensitive one, Yangmai-5. The lowest rhizosphere pH of Jian86-4 was higher than that of Yangmai-5 by 0.23 unit. The maximum uptake rate (V_m) and affinity indicated by K_m for NO_3^- and NH_4^+ were strongly reduced by Al in both genotypes, with greater reduction in the Al-sensitive one. Jian86-4 had larger maximum uptake rate and affinity for NO_3^- and lower for NH_4^+ than Yangmai-5 with and without Al supply. Nitrate reductase activities in leaves and roots were severely decreased by Al, and a greater decrease was noted in Yangmai-5. Al increased the content of free proline in leaves and roots of both two genotypes. The increases were greater in Jian-86-4 than Yangmai-5. It suggested that tolerance of Jian-86-4 to Al was partially achieved by increasing the rhizosphere pH to reduce the solubility, hence the reduction of toxicity of Al, which resulted from the high NO_3^- and low NH_4^+ absorption, and higher nitrate reductase activity.

Key words: aluminum tolerance; rhizosphere pH; uptake kinetics; nitrate reductase

收稿日期: 2002-03-29

基金项目: 浙江省自然科学基金项目(394143); 国家自然科学基金项目(38970486)资助。

作者简介: 林咸永(1965—), 男, 浙江三门人, 博士, 副教授, 主要从事植物对矿质元素缺乏和毒害胁迫的适应机制方面研究。

全世界大约 30%~40% 的耕地土壤为酸性土壤^[1]。在中国,酸性土壤遍布 15 个省区,总面积达 203 万 km^2 , 约占耕地面积的 21%^[2]。铝(Al)毒是酸性土壤中限制作物生长的最重要的因素之一^[1,3]。不同植物或同种植物不同基因型对 Al 毒的耐性有显著的差异^[3,4], 因此,选育耐 Al 的作物基因型是一条经济有效的途径。而弄清植物的耐 Al 性机制则是作物耐 Al 性状的遗传改良和培育耐 Al 作物新品种的基础^[3]。

近几十年来,人们对植物的耐 Al 性机制作了大量的研究,并提出了不少的假设^[1~3]。早在 1965 年,Foy 等就提出根际 pH 提高是小麦的耐 Al 性机制之一^[5];后来,相继在小麦^[6~9]、大麦^[6]、豌豆^[10]、黑麦草^[9]、三叶草^[9]、高粱^[11]和拟南芥突变体^[12]上发现根际 pH 与其耐 Al 性存在正相关的关系。Taylor 等认为耐 Al 性植物基因型能维持较高的根际 pH,可能与其在混合氮源中偏爱利用 NO_3^- 有关^[3,7]。但是这些研究都没有把植物耐 Al 性与根际 pH 变化以及对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收联系起来进行研究。本文采用 2 个耐 Al 性明显差异的小麦基因型为材料,通过 Al 胁迫下根际 pH 以及 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收动力学参数等测定,旨在探明 Al 胁迫下小麦不同耐 Al 性基因型根际 pH 的变化、 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收及还原与其耐 Al 性的关系,为进一步阐明植物的耐 Al 性机制提供依据。

1 材料与方 法

1.1 材料的培养

选择经筛选对 Al 毒^[4]和酸性土壤^[13]的适应性具有明显差异的 2 个小麦基因型鉴 86-4(Jian-86-4,耐 Al 基因型)和扬麦 5 号(Yangmai-5,敏感基因型)为供试材料。选择大小一致的种子,经 1.2% 次氯酸钠消毒 20min 后,用自来水冲洗,再用蒸馏水洗净,浸种 1d,在 25℃ 培养箱中催芽 2d,发芽种子置于浮在营养液面上的尼龙网架上。采用 Foy 等^[6]的营养液配方,在大塑料槽中进行育苗。取 15d 苗龄的幼苗进行 NH_4^+ 和 NO_3^- 的动力学研究。

1.2 根际溶液 pH 的测定

取 15d 苗龄植株移栽于盛有 Foy 等^[6]营养液的 6 L 塑料桶中。每桶移栽 20 株幼苗,设置 2 个 Al 浓度(mg/L):0 (-Al)、5 (+Al),Al 以 AlCl_3 形式加入,重复 4 次。开始时用 NaOH 和 H_2SO_4 把 pH 调节至 4.50(之后不再调节 pH),于每天相同时间测定营养液 pH 值。至第 10d,测定根系最长根的长度、根系和地上部干物质重量,并取根系和叶片测定硝酸还原酶活性和游离脯氨酸含量。

1.3 NH_4^+ 吸收动力学参数的测定

采用常规耗竭法^[14]进行。吸收溶液用分析纯 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和 0.2mmol/L CaSO_4 配制,其浓度系列为 0.05、0.1、0.25、0.5、1.0 mmol/L NH_4^+ 。在系列浓度中设置 2 个 Al 水平:0、5.0 mg/L,pH4.5,重复 3 次。分别取 15d 龄苗的鉴 86-4 和扬麦 5 号,每 10 株为一组于 60 mL 溶液中吸收 2h。采用比色法测定溶液中的 NH_4^+ 浓度^[15],以溶液中 NH_4^+ 的降低值计算小麦幼苗的净收速率。吸收动力学参数(Km, Vmax)参照 Einsenthal 等^[16]方法计算。

1.4 NO_3^- 吸收动力学参数的测定

方法同 1.3。吸收溶液用分析纯 KNO_3 和 0.2 mmol/L CaSO_4 溶液配制。系列浓度为 0.05、0.1、0.2、0.3、0.5、1.0、2.0 mmol/L NO_3^- 。在系列浓度中设置 2 个 Al 浓度 0、5.0mg/L,pH4.5,重复 3 次。分别取 15d 苗龄的鉴 86-4 和扬麦 5 号,每 10 株为一组于 60 mL 溶液中吸收 2h。 NO_3^- 浓度测定采用比色法^[17],以溶液中 NO_3^- 浓度降低值计算 NO_3^- 净吸收速率。Km 和 Vmax 也参照 Einsenthal 等^[16]方法计算。

1.5 其它项目测定

叶片和根系硝酸还原酶活性:采用张志良^[18]的方法测定;游离脯氨酸含量:采用磺基水杨酸提取,茚三酮比色法测定^[19]。

2 结果与分析

2.1 Al 对小麦幼苗生长的影响

经过 10d 5mg/L Al 的胁迫对 2 个小麦基因型根系和地上部的生长产生了不同程度的抑制(表 1)。供 Al 时,耐 Al 基因型鉴 86-4 的根系和地上部生长仅受到轻微的抑制,其根长、根系干重和地上部干重分别为对照的 93.69%、84.47% 和 88.32%;而敏感基因型扬麦 5 号却受到严重的影响,其根长、根系干重和地上部干重分别为对照的 37.00%、41.74% 和 49.07%。Al 对根系生长的抑制作用比地上部要明显。

表 1 Al 对小麦幼苗根长、根系和地上部干物质重量的影响

Table 1 Effect of Al on root length, root and shoot dry weight of wheat genotypes

基因型 Genotype	处理 Treat.	根长(cm) Root length	10 株干重(g) DW of 10 plts.	
			根 Root	地上部 Shoot
Jian86-4	- Al	28.23	1.03	4.11
	+ Al	26.45	0.87	3.63
Yangmai-5	- Al	33.35	1.15	4.32
	+ Al	12.34	0.48	2.12

2.2 根际溶液 pH 变化

鉴 86-4 和扬麦 5 号在 Al 胁迫下根际溶液的 pH 变化如图 1 所示。2 个基因型根际溶液的 pH 值都表现出开始阶段下降,然后急剧上升的趋势。在 2 个 Al 浓度下,扬麦 5 号在第 7d 开始上升,而鉴 86-4 在第 8d 才开始上升。在 pH 下降阶段,鉴 86-4 的 pH 下降幅度较扬麦 5 号小,而且溶液 pH 也较扬麦 5 号高;在上升阶段,鉴 86-4 的 pH 高于扬麦 5 号,而且 pH 上升幅度较大。在 Al 处理时,2 个基因

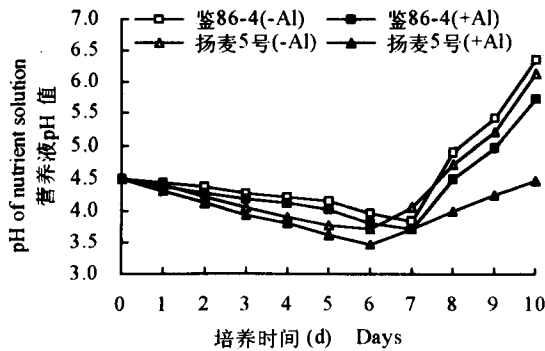


图 1 不同小麦基因型在 Al 处理下营养液的 pH 变化
Fig. 1 pH change of nutrient solution of wheat genotypes under Al stress

2.3 NO₃⁻ 和 NH₄⁺ 的吸收动力学

小麦基因型对 NO₃⁻ 的吸收动力学参数也存在着较大的差异(表 2)。在 Al 处理下,2 个小麦基因型的 V_{max} 明显降低,而 K_m 值略有上升。无论是 有 Al 或无 Al 处理,鉴 86-4 比扬麦 5 号有较大的 V_{max} 和较小的 K_m 值,这说明鉴 86-4 在有 Al 或无 Al 处理下都比扬麦 5 号对 NO₃⁻ 的吸收速率和亲和力大。

对 NH₄⁺ 的吸收动力学研究表明(图 3),供 Al

表 2 Al 对 2 个小麦基因型 NO₃⁻ 的吸收动力学参数的影响

Table 2 Effect of Al on the kinetic constants of NO₃⁻ uptake by wheat genotypes

基因型 Genotype	处理 Treat.	最大吸收速率 (V _{max}) (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹ ,FW)	表观米氏常数 (K _m) (mmol·L ⁻¹)
Jian 86-4	- Al	14.93	0.922
	+ Al	9.86	1.157
Yangmai 5	- Al	11.78	0.992
	+ Al	5.16	1.200

型溶液 pH 值下降到最低时鉴 86-4 比扬麦 5 号高出 0.23 个 pH 单位,试验结束时前者 pH 比后者高 1.29。

图 2 为 2 个小麦基因型在 2 个 Al 浓度下对 NO₃⁻ 的吸收速率。2 个基因型对 NO₃⁻ 的吸收速率存在着一定的差异。在无 Al 处理时,鉴 86-4 的吸收速率大于扬麦 5 号;在 Al 处理时,两者的吸收速率都表现出下降的趋势,但仍是鉴 86-4 高于扬麦 5 号。

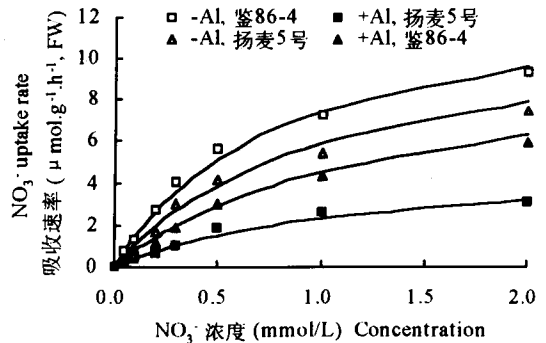


图 2 Al 对 2 个小麦基因型 NO₃⁻ 吸收速率的影响
Fig. 2 Effect of Al on NO₃⁻ uptake rate of wheat genotypes

降低了 2 个基因型对 NH₄⁺ 的吸收率。但无论供 Al 与否,鉴 86-4 的吸收速率都低于扬麦 5 号。NH₄⁺ 的吸收动力学参数(表 3)也表明,Al 处理降低了根系的 V_{max} 而提高了 K_m 值,但鉴 86-4 的 V_{max} 低于扬麦 5 号,K_m 值却高于扬麦 5 号,表明鉴 86-4 对 NH₄⁺ 的最大吸收速率与亲和力低于扬麦 5 号,这与 NO₃⁻ 的情形刚好相反。

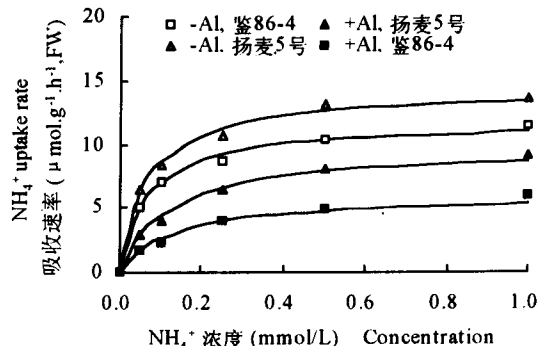


图 3 Al 对 2 个小麦基因型 NH₄⁺ 吸收速率的影响
Fig. 3 Effect of Al on NH₄⁺ uptake rate of wheat genotypes

表 3 Al 对 2 个小麦基因型 NH_4^+ 吸收动力学参数的影响Table 2 Effect of Al on the kinetic constants of NH_4^+ uptake by wheat genotypes

基因型 Genotype	处理 Treat.	最大吸收速率 V_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, FW)	表观米氏常数 K_m ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)
Jian86-4	- Al	11.82	69.74
	+ Al	6.15	140.14
Yangmai-5	- Al	14.35	66.00
	+ Al	9.76	120.00

2.4 硝酸还原酶活性和游离脯氨酸含量

鉴 86-4 和扬麦 5 号在 2 个 Al 浓度下叶片和根系的硝酸还原酶活性(NRA)存在着较大的差异(表 4),前者的 NRA 都大于后者。供 Al 处理降低了 2 个基因型的 NRA,但鉴 86-4 的 NRA 降低幅度小于扬麦 5 号。供 Al 时鉴 86-4 叶片和根系的 NRA 分别比对照降低 33.57% 和 42.11%,而扬麦 5 号分别比对照降低 51.39% 和 47.59%。

表 4 Al 对 2 个小麦基因型叶片和根系硝酸还原酶活性的影响

Table 4 Effect of aluminum on nitrate reductase activities in leaves and roots of two wheat genotypes

基因型 Genotype	处理 Treatment	叶片 Leaf	根系 Root
		$(\text{NO}_3^- \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}, \text{FW})$	
Jian 86-4	- Al	1.573	0.266
	+ Al	1.045	0.154
Yangmai-5	- Al	1.117	0.187
	+ Al	0.543	0.098

叶片和根系的游离脯氨酸测定结果表明(表 5),Al 提高 2 个小麦基因型根系和叶片游离脯氨酸含量。无 Al 处理,鉴 86-4 的根系和叶片的游离脯氨酸含量略高于扬麦 5 号,但在供 Al 时,扬麦 5 号

表 5 Al 对 2 个小麦基因型叶片和根系游离脯氨酸含量的影响

Table 4 Effect of Al on free proline contents in leaves and roots of wheat genotypes

基因型 Genotype	处理 Treat.	叶片 Leaf	根系 Root
		$(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}, \text{FW})$	
Jian 86-4	- Al	13.53	6.41
	+ Al	19.95	9.13
Yangmai-5	- Al	12.03	6.12
	+ Al	32.45	21.05

则显著高于鉴 86-4,而且扬麦 5 号的增加幅度远远超过鉴 86-4。供 Al 处理与对照比较,鉴 86-4 的叶片和根系游离脯氨酸含量分别提高了 47.45% 和 42.43%,而扬麦 5 号则分别提高了 169.74% 和 243.95%。

3 讨论

植物根系维持较高的根际 pH 则能降低 Al 的溶解度而减轻其受 Al 的毒害。Foy 等首先提出了耐 Al 小麦品种在 Al 胁迫下维持较高的根际 pH 值是其耐 Al 性的机制之一^[5]。本试验也取得了类似的结果(图 1)。当供 Al 的营养液中 pH 值下降到最低时,鉴 86-4 要比扬麦 5 号高 0.23 个 pH 单位,而在培养结束时(第 10d)前者的 pH 比后者高 1.29。Blamey 等^[20]已证明,稀营养液中 pH 从 4.5 上升到 4.6 时,溶液中 Al 活度下降 26%。因此,本试验中鉴 86-4 能维持较高的根际 pH 值对其耐 Al 性可能有一定的作用。

本试验中 2 个小麦基因型的根际溶液 pH 值均表现出开始下降,然后急剧上升的现象(图 1)。营养液中开始 pH 下降可能反映了植物利用 NH_4^+ 多于 NO_3^- , pH 上升阶段则是植物较快地利用 NO_3^- 引起的^[7]。而耐 Al 基因型能诱导较高根际 pH 可能与其在混合氮源中偏爱利用 NO_3^- 有关^[3,7]。然而很少有针对植物耐 Al 性与根际 pH 变化以及 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收动力学之间相互关系的研究。现有文献中仅 Cambraia 等^[21]报道过 Al 对高粱 2 个基因型 NO_3^- 吸收动力学的影响,发现耐 Al 高粱品种在无 Al 胁迫时 V_{\max} 较小而 K_m 较大;但在 Al 胁迫时,耐性基因型的 V_{\max} 比敏感基因型大,而 K_m 比敏感基因型小。但本试验的结果却发现鉴 86-4 在无 Al 或供 Al 时其 NO_3^- 吸收速率和 V_{\max} 都比扬麦 5 号大,而 K_m 值比扬麦 5 号小(图 2、表 2)。本试验的结果还表明(图 3、表 3),扬麦 5 号在无 Al 胁迫时对 NH_4^+ 的吸收速率和亲和力较大,而在供 Al 时仍能保持较大的 NH_4^+ 吸收速率和亲和力。可见,鉴 86-4 与扬麦 5 号的根际溶液 pH 值的差异可能与其对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的不同吸收动力学性质有关,即鉴 86-4 在供 Al 时对 NO_3^- 的吸收速率和亲和力较大,而对 NH_4^+ 的吸收速率和亲和力较小,故能维持较高的溶液 pH 值和具有较高的耐 Al 能力;与之相反,扬麦 5 号在供 Al 时对 NO_3^- 的吸收速率和亲和力较小,而对 NH_4^+ 的吸收速率和亲和力较大,

因而造成其较低的根际溶液的 pH 值,其耐 Al 能力也较弱。

Foy 和 Fleming^[8] 报道,春小麦品种对 Al 毒的耐性强与其在无 Al 和供 Al 时较高的 NRA 有关,具有较高 NRA 的品种能维持较高的根际 pH 值和对 Al 毒有较高的耐性;Cambraia 等^[21] 也报道 2 个高粱品种的叶片和根系的硝酸还原酶活性与其耐 Al 性有显著的相关性。本试验的结果发现(表 4),鉴 86-4 在供 Al 与否其 NRA 均比扬麦 5 号高,尽管 Al 处理降低了 2 个小麦基因型叶片和根系的 NRA,但鉴 86-4 的 NRA 下降幅度较小,这可能与其在供 Al 与否对 NO₃⁻ 的吸收速率和亲和力较大有关。

在干旱、盐渍和矿物质胁迫等逆境条件下,植株体内的游离脯氨酸积累已引起人们的关注。彭嘉桂等^[22] 报道,大豆在 Al 胁迫下游离脯氨酸积累,但耐性品种积累幅度远大于敏感品种。Klimashevskii 发现^[23],豌豆、大豆、大麦、小麦、玉米等作物的敏感品种在 Al 胁迫下游离脯氨酸的积累量大于耐 Al 品种。本试验的结果表明,在 Al 胁迫下,扬麦 5 号的游离脯氨酸含量及提高幅度均比鉴 86-4 大(表 5)。这与 Klimashevskii^[23] 的结果是一致的,而与彭嘉桂等^[26] 的结果相反。游离脯氨酸的积累可能是作物对 Al 毒胁迫的非专性和间接的反应,而不是其对 Al 毒的耐性机制^[24]。我们的结果与他们的假设是吻合的。植物体内游离脯氨酸积累可能是由于 Al 抑制养分的吸收而引起养分不平衡造成的^[24]。

参 考 文 献:

- [1] Matsumoto H. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants[J]. International Review of Cytology, 2000, 200:1-46.
- [2] 林威永,王建林. 植物对 Al 毒胁迫的适应机制[A]. 张福锁. 植物营养的生态生理学和遗传学[M]. 北京:中国科学技术出版社,1993. 248-290.
- [3] Taylor G J. The physiology of aluminum tolerance[J]. In: Siegel H (Ed.). Metal Ions in Biological Systems. Aluminum and Its Role in Biology[M]. Markker Dekker, Inc., New York., 1988, 24:165-198.
- [4] 林威永,章永松,罗安程. 不同小麦基因型耐 Al 性的差异及筛选方法的研究[J]. 植物营养与肥料学报,2001,7(1):64-70.
- [5] Foy C D, Burns G R, Brown J C and Fleming A L. Differential aluminum tolerance of two wheat varieties associated with plant-induced pH changes around the roots[J]. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1965, 29:64-67.
- [6] Foy C D, Fleming A L, Burns G R and Arninger W H. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley[J]. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 1967, 31:513-521.
- [7] Taylor G J and Foy C D. Mechanisms of aluminum tolerance in *triticum aestivum* L. (wheat). I. Differential pH induced by winter cultivars in nutrient solutions[J]. Amer. J. Bot., 1985, 72 (5):695-701.
- [8] Foy C D and Fleming A L. Aluminum tolerance of two wheat genotypes relatd to nitrate reductase activities[J]. J. Plant Nutr., 1982, 5:1313-1333.
- [9] Mugwira L M and Patel S U. Root zone pH changes and ion uptake imbalance by triticale, wheat, and rye[J]. Agron. J., 1977, 69: 719-722.
- [10] Klimashevsky E L and Bernadskaya M L. The activity of ATPase and acid phosphatase in the root growth zones of two pea varieties with different tolerance to toxic Al ions[J]. Sov. Plant Physiol., 1973, 20: 257-263.
- [11] Galvez L, Clark R B. Nitrate and ammonium uptake and solution pH changes for Al-tolerant and Al-sensitive sorghum genotypes grown with and without aluminum [A]. In: Wright RJ *et al* (eds.). Plant-Soil Interactions at Low pH[C]. Kluwer Academic Publishers, 1991. 805-814.
- [12] Degenhardt J, Larsen P B, Howell S H and Kochian L V. Aluminum resistance in the Arabidopsis mutant *alr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH[J]. Plant Physiol., 1998, 117:19-27.
- [13] 林威永,章永松,陶勤南. 不同耐 Al 性的小麦基因型在酸性 Al 毒土壤的适应性及其与体内养分状况的关系[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2001,26(6):635-639.
- [14] 倪晋山. 小麦吸收、累积硝酸根的品种间差异[J]. 植物生理学报,1982,8(3):307-315.
- [15] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析(M). 上海:上海科学技术出版社,1978. 360.
- [16] Eisenthal R, Cornish-Bowden A. The direct linear plot, a new graphical procedure for estimating enzyme kinetic parameters[J]. Biochem. J., 1974, 139:715-720.
- [17] Catado D A, Hanson M, Schrader L E and Yong V L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid[J]. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1975, 6:71-80.
- [18] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 1990. 65-68.
- [19] 张殿忠,汪沛洪,赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法[J]. 植物生理学通讯,1990,4:62-65.
- [20] Blamey F P C, Edwaeds C D G and Asheer C J. Effects of aluminum, OH:Al and P:Al molar ratios, and ionic strength on soybean root elongation in solution culture[J]. Soil Sci., 1983, 136: 197-207.
- [21] Cambraia J, Pimenta J A, Estevao M M and Anna R S. Aluminum effects on nitrate uptake and reduction in sorghum[J]. J. Plant Nutr., 1989, 12 (12):1435-1445.
- [22] 彭嘉桂,陈成裕,卢和顶,刘海锋. 铝(Al)对不同耐性作物品种形态和生理特性的影响[J]. 生态学报,1995,15(1):104-107.
- [23] Klinashevskii E L. Identification of plant resistance to soil acidity [J]. Sov. Agr. Sci., 1983, 10:1-5.
- [24] Galvez L, Clark R B, Klepper L A and Hansen L. Organic acid and free proline accumulation and nitrate reductase activity in sorghum(*Sorghum bicolor*) genotypes differing in aluminium tolerance[A]. In: Wright R J *et al* (eds.). Plant-Soil Interactions at Low pH[C]. Kluwer Academic Publishers, 1991. 859-867.