

铝胁迫下不同耐铝性小麦根际 pH 值变化及其与耐铝性的关系

杨 野¹, 郭再华¹, 叶志娟², 耿明建¹, 王 伟¹, 宁大伟¹, 赵竹青¹

(1.华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070; 2.武汉软件工程职业学院, 武汉 430205)

摘 要: Al^{3+} 是植物铝毒害的主要形态, 而其活性受环境 pH 值的影响, H^+ -ATPase 通过调节根的质子分泌改变根际 pH 值。为探讨铝胁迫下根际 pH 值变化与小麦耐铝性的关系, 以小麦品种 ET8(耐铝型)、ES8(铝敏感型)为试验材料, 采用溶液培养的方法对铝胁迫下根际 pH 值及根尖 H^+ -ATPase 活性变化进行了研究。结果表明, 铝处理条件下, 小麦根际 pH 值随培养时间的延长而升高; 随培养液中铝浓度的增加, 根际 pH 值上升幅度下降, 相同铝浓度处理条件下 ET8 根际 pH 值显著高于 ES8。根际 pH 值与根尖铝含量呈极显著负相关($R^2=0.9321$), 与根相对伸长率呈极显著正相关($R^2=0.8585$), 表明小麦通过提高根际 pH 值降低根尖铝含量, 减轻铝毒害。根尖 H^+ -ATPase 活性随铝处理浓度升高而显著降低, $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Al}$ 处理 24 h ET8 和 ES8 根尖 H^+ -ATPase 活性分别为各自无铝处理的 69.8% 和 60.0%, 根尖 H^+ -ATPase 相对活性与根际 pH 值呈极显著负相关($R^2=0.8319$)。温度显著影响根的伸长, 低温处理(9°C)根际 pH 值显著高于常温处理(25°C), 而根尖铝含量却显著低于常温处理。表明小麦通过根尖 H^+ -ATPase 提高根际 pH 值降低铝毒害。综上所述, 铝胁迫下小麦可通过提高根际 pH 值减轻铝毒害, 不同耐铝性小麦品种根际 pH 值的显著差异是耐铝性差异显著的原因之一。

关键词: 小麦; 铝毒; 根际 pH; H^+ -ATPase

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2010)04-0636-06

Changes of Rhizosphere pH and the Relationship with Al-resistant of Different Al-Tolerant Wheat (*Triticum aestivum* L.) Under Al Stress

YANG Ye¹, GUO Zai-hua¹, YE Zhi-juan², GENG Ming-jian¹, WANG Wei¹, NING Da-wei¹, ZHAO Zhu-qing¹

(1. College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. Wuhan Vocational College of Software and Engineering, Wuhan 430205, China)

Abstract: Al^{3+} is regarded as the greatest stress to plant and its activity is affected by environmental pH. Rhizosphere pH can be changed by H^+ -ATPase which regulates the secretion of proton. To explain the relationship between changes of rhizosphere pH and Al-resistant of wheat (*Triticum aestivum* L.), the changes of rhizosphere pH and H^+ -ATPase activity of root apices of ET8 (Al-resistant) and ES8 (Al-sensitive) were investigated. The results were as follows: the rhizosphere pH rose with the prolonging of Al treatments, and the rising amplitude of pH decreased with the increasing of Al concentrations. The rhizosphere pH of ET8 was much higher than that of ES8 under the same Al treatments. Significant correlations were obtained between rhizosphere pH and the relative root elongation ($R^2=0.8585$) or Al content in root apices ($R^2=0.9321$). The increase of the rhizosphere pH led to the alleviation of Al-toxicity and the decrease of Al content in root apices. The H^+ -ATPase activities decreased with the increase of Al concentrations. There were only 69.8% and 60.0% of control treatments of ET8 and ES8 respectively after treatments of $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Al}$ for 24 h. A good correlation between the relative H^+ -ATPase activities and the rhizosphere pH was obtained ($R^2=0.8319$). In addition, root growth was seriously affected by low temperature (9°C). The rhizosphere pH at low temperature (9°C) was significantly higher and the root apices Al content was significantly lower than that of normal temperature (25°C) treatments. Collectively, these

收稿日期: 2009-09-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571115)

作者简介: 杨 野(1983—), 男, 辽宁锦州人, 博士, 研究方向为植物逆境生理。E-mail: yangye5152004@yahoo.com.cn

通讯作者: 赵竹青 E-mail: zzq@mail.hzau.edu.cn

results suggest that Al toxicity can be alleviated by the increase of rhizosphere pH in relation to H^+ -ATPase. The significant difference in rhizosphere pH is one of main reasons that cause the Al-resistant difference among different Al-tolerant wheat species.

Keywords: wheat; aluminum toxicity; rhizosphere pH; H^+ -ATPase

铝是地球上含量最丰富的金属元素之一,在酸性条件下,铝主要以 Al^{3+} 形态存在,影响植物生长发育^[1]。通过在酸性土壤表层施用石灰可降低可溶性铝含量,减轻铝的毒害作用,但这种方法存在着不经济及操作困难的问题。因此,筛选耐铝型作物是经济可行的方式,而对耐铝作物的筛选则建立在对其耐铝机制深入了解的基础上。铝胁迫下植物根系通过分泌有机酸螯合根际 Al^{3+} ,阻止 Al^{3+} 进入根尖,从而提高植物耐铝性,是植物外部抗铝机制之一^[2-3]。此外,提高根际 pH 值也是植物抗铝胁迫的一种方式,根际 pH 值的升高可以减少根际活性铝的含量,从而减轻铝的毒害作用^[4],植物改变根际 pH 值的能力是其抗铝胁迫能力的重要体现。早在 1965 年, Foy 等^[4]研究发现无论加铝处理与否耐铝型小麦品种均能够比铝敏感型品种显著提高培养液 pH 值, Foy 等^[4]同时发现土壤中也存在相似的 pH 值变化。多种植物(小麦、豌豆、高粱及拟南芥突变体 *alr-104*)能够通过维持相对较高的根际 pH 值增强耐铝性^[5-8]。通常认为耐铝型植物通过利用氮源中的 NO_3^- -N 代谢产生的 OH^- 维持植物根际较高的 pH 值^[9-10]。但是,植物细胞质膜上的 H^+ -ATPase 同样具有调节质膜表面电荷平衡和 H^+ 流动的作用, H^+ -ATPase 可以吸收根际 H^+ , 显著提高根际 pH 值^[11]。以前研究多采用以 NH_4^+ -N 或 NO_3^- -N 及两者混合为氮源的培养溶液研究铝胁迫与培养液 pH 值变化之间的关系,而 H^+ -ATPase 与铝处理后根际 pH 值变化之间的关系及与不同耐铝品种间耐铝差异的研究还鲜见报道。为此,本试验以不同耐铝性小麦 ET8(耐铝型)、ES8(铝敏感型)为试验材料,通过研究铝处理后其根际 pH 值及 H^+ -ATPase 活性变化,阐述根际 pH 值与小麦耐铝性的关系。

1 材料与方法

1.1 植物试验材料

小麦(*Triticum aestivum* L.)耐铝型品种 ET8、铝敏感型品种 ES8,由日本冈山大学提供。

1.2 试验材料培养

种子经 0.5%(V/V)NaClO 表面消毒 20 min,用去离子水冲洗 5 次,25℃避光浸种 12 h,然后转移到垫有浸湿滤纸的玻璃培养皿上,25℃暗中催芽 24 h。将

露白发芽的种子转移到 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂ 溶液中培养 4 d,每日定时更换溶液。人工气候室培养幼苗,生长条件为:昼/夜循环 14 h/10 h,温度 25℃/20℃。处理前将 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂ 溶液调至 pH 4.5,平衡 12 h。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 根相对伸长量

将 15 株 4 d 小麦幼苗转移到 200 mL 含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的 AlCl₃ 溶液中, AlCl₃ 的浓度分别为 25、50 和 100 μmol·L⁻¹,只含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的处理作为对照处理,培养 24 h。处理前后分别测量主根长度,其差为根伸长量。根相对伸长率(Relative Root Elongation, RRE)为铝处理与对照无铝处理的根伸长量的百分比。

$$\text{根相对伸长率}(\%) = \frac{\text{铝处理根伸长量}}{\text{无铝处理根伸长量}} \times 100$$

1.3.2 根际溶液 pH 值的测定

经 1.3.1 处理后测定处理液 pH 值(梅特勒 FE-20)。将 15 株 4 d 小麦幼苗转移到 200 mL 含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的 AlCl₃ 溶液中, AlCl₃ 的浓度分别为 0、50 μmol·L⁻¹ 培养 3、6、9、12 h,测定培养液 pH 值,同时测定不加小麦苗,只含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的培养液的 pH 值。

1.3.3 根尖 H^+ -ATPase 活性测定

样品处理同 1.3.1。切取每株小麦苗最长的 3 条根(0~1 cm), -80℃保存待测。酶活性测定方法参照文献[12],共 3 个重复。 H^+ -ATPase 相对活性表示为:铝处理根尖 H^+ -ATPase 活性/无铝处理根尖 H^+ -ATPase 活性。

1.3.4 根尖铝含量的测定

经 1.3.1 处理后,小麦根系先用去离子水冲洗 3 min,挑选每株苗最长的 3 条根(0~1 cm),加入 1 mL 2 mol·L⁻¹ HCl 经 25℃恒温振荡浸提 24 h 后,适当稀释,石墨炉原子吸收法(GFAAS Varian GTA 120, U.S.A)测定总铝含量。共 3 个重复。

1.3.5 低温处理试验

试验材料前期培养同 1.2。将 15 株 4 d 小麦幼苗转移到 200 mL 含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的 AlCl₃ 溶液中, AlCl₃ 的浓度为 50 μmol·L⁻¹,只含 0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂(pH 4.5)的处理作为对照处理,9℃/25℃培

养 6 h, 测定根际溶液 pH 值。将所有幼苗转移到 200 mL 只含 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ (pH 4.5) 的处理液中, 于 25°C 培养 6 h, 切取根尖 0~1 cm 测定根尖铝含量。每次处理前后均测量主根长度, 其差为根伸长量。

1.3.6 统计分析

结果用 Excel 和 DPS v7.05 软件进行数据统计、分析和图表绘制, $P < 0.05$ 为显著水平。

2 结果与分析

2.1 根相对伸长率变化

ET8 和 ES8 经铝处理 24 h 根相对伸长率的变化如图 1 所示。根相对伸长率随铝浓度的升高而显著降低。同无铝处理相比, 25、50、100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理 24 h 后, ET8 和 ES8 根相对伸长率分别为 63.69%、52.97%、41.70% 和 38.10%、33.70%、16.85%, 耐铝品种 ET8 根相对伸长率显著高于铝敏感品种 ES8。说明铝胁迫显著抑制小麦根的伸长, ET8 耐铝性显著高于 ES8。

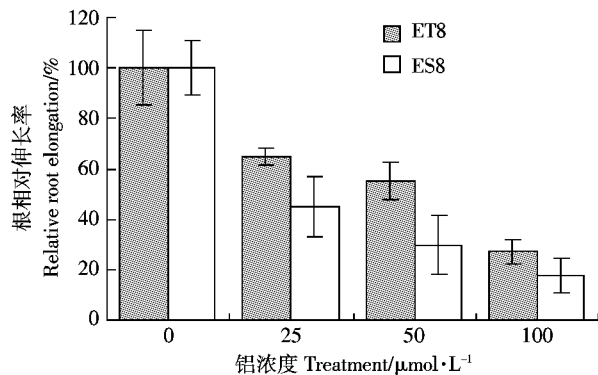


图 1 铝处理对小麦根相对伸长率的影响

Figure 1 Effect of Al on relative root elongation of wheat

2.2 小麦根尖铝含量变化

如图 2 所示, ET8 和 ES8 经铝处理 24 h 根尖铝含量分别为 0.05、0.13、0.25 $\mu\text{g} \cdot \text{root apices}^{-1}$ 和 0.14、0.23、0.35 $\text{mg} \cdot \text{root apices}^{-1}$ 。随铝处理浓度的升高根尖铝含量也随之显著升高, 且同处理下 ES8 根尖铝含量明显高于 ET8。说明, ET8 具有较强的阻止铝进入根尖的能力, 从而有效抵御铝对根的毒害。

2.3 小麦根相对伸长率和根尖铝含量相关性

根尖铝含量和根相对伸长率相关性分析表明(图 3), 两者呈极显著负相关。说明铝胁迫下根尖铝含量是影响小麦根生长的重要因素。

2.4 根际溶液 pH 值变化

ET8 和 ES8 经 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝处理 12 h 培养液 pH 值变化如图 4 所示。同未培养小麦幼苗的培养液

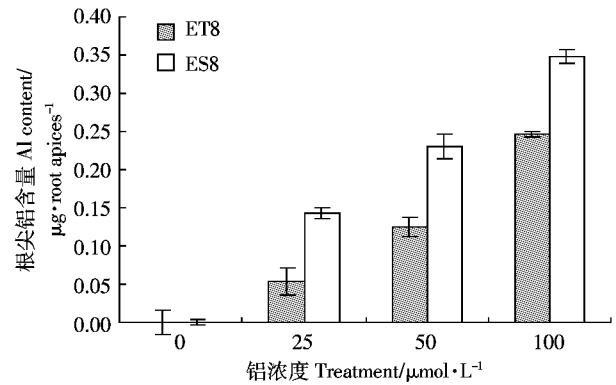


图 2 不同浓度铝处理对小麦根尖铝含量的影响

Figure 2 Al content in root apices of wheat after 24 h exposure to different concentrations AlCl_3

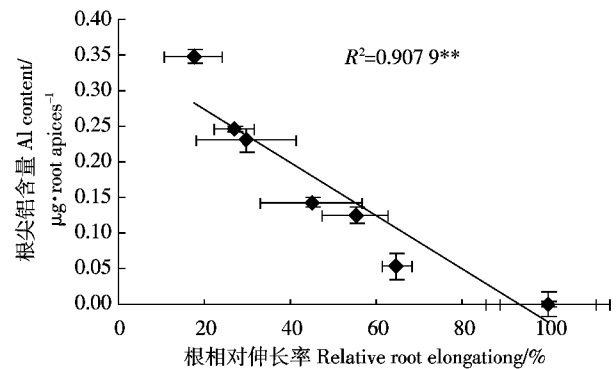


图 3 小麦根相对伸长率和根尖铝含量相关性

Figure 3 Correlation between relative root elongation and Al content of wheat root apices

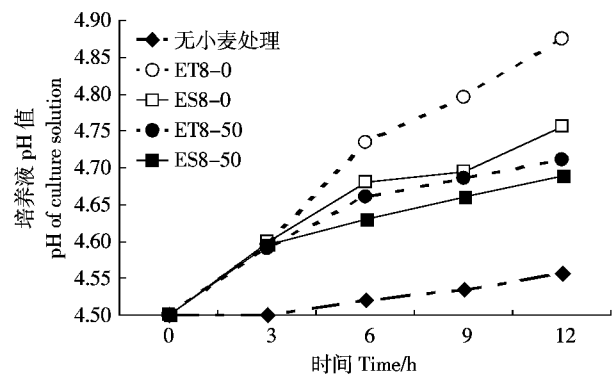


图 4 小麦经 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铝处理 12 h 后培养液 pH 值变化

Figure 4 pH changes of culture solution of wheat under Al stress for 3, 6, 9, 12 h

pH 值变化相比, ET8 和 ES8 培养液 pH 值均随培养时间的延长而呈显著上升趋势。ET8 和 ES8 无铝条件下培养液 pH 值显著高于铝处理下培养液 pH 值。同 ES8 相比 ET8 可以显著提高培养液 pH 值。ET8 和 ES8 经不同浓度铝处理 24 h, 培养液 pH 值变化如图

5所示。ET8和ES8培养液的pH值均随铝浓度降低而显著上升,无铝处理条件下,24 h后培养液pH值比处理前分别提高了0.43和0.36个pH单位。说明铝胁迫抑制培养液pH值的上升,同ES8相比,ET8可以维持较高的培养液pH值。

2.5 培养液pH值变化同根相对伸长率相关性

培养液pH值和根相对伸长率相关性分析表明,两者呈极显著正相关关系(图6)。说明铝胁迫下培养液pH值是影响小麦根伸长的重要因素。

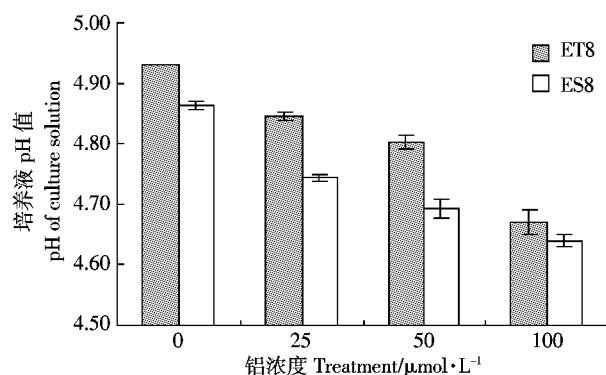


图5 小麦在铝胁迫下培养液pH值的变化

Figure 5 pH change of culture solution of wheat under Al stress for 24 h

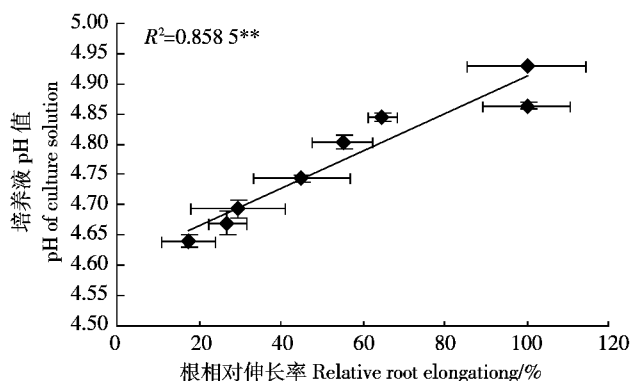


图6 培养液pH值和根相对伸长率相关性

Figure 6 Correlation between pH of culture solution and relative root elongation

2.6 培养液pH值和小麦根尖铝含量相关性

根尖铝含量和根相对伸长率相关性分析表明,两者呈极显著负相关的关系(图7)。说明铝胁迫下根际溶液pH值影响根尖铝含量。

2.7 根尖H⁺-ATPase相对活性变化

根尖H⁺-ATPase相对活性变化(图8)表明,随着培养液铝浓度(0、25、50、100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的升高,ET8和ES8根尖H⁺-ATPase相对活性显著降低,分别为95.9%、74.1%、69.8%和85.75%、67.4%、60.0%,且ES8

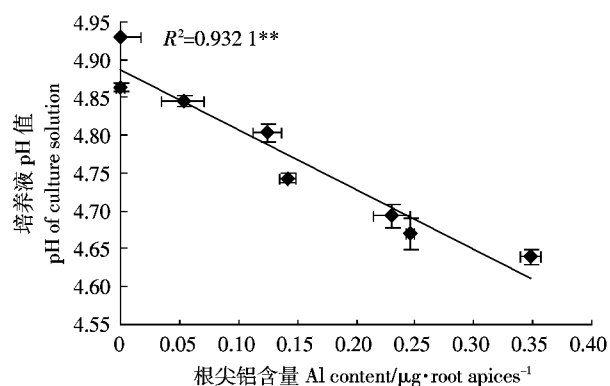


图7 培养液pH值和小麦根尖铝含量相关性

Figure 7 Correlation between pH of culture solution and Al content of wheat root apices

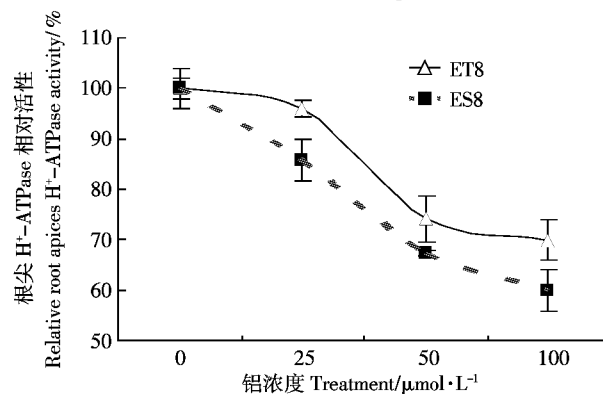


图8 根尖H⁺-ATPase相对活性变化

Figure 8 Changes of root apices relative H⁺-ATPase activity

根尖H⁺-ATPase相对活性显著低于同处理下ET8。说明铝处理能够抑制根尖H⁺-ATPase活性,但ET8较ES8能够维持相对较高H⁺-ATPase活性。培养液pH值与根尖H⁺-ATPase相对活性呈极显著正相关关系(图9),说明根尖H⁺-ATPase参与调节根际pH值。

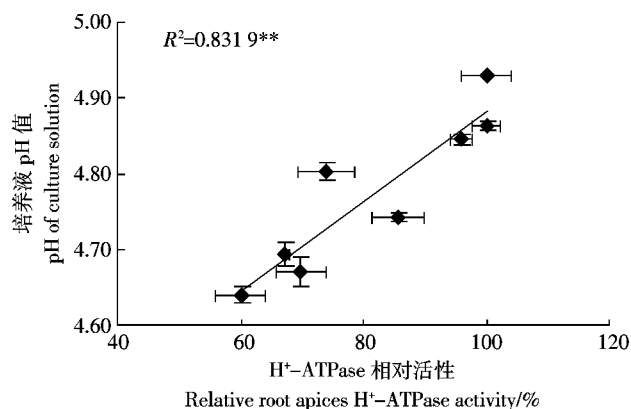


图9 培养液pH值和小麦根尖H⁺-ATPase相对活性相关性

Figure 9 Correlation between pH of culture solution and root apices relative H⁺-ATPase activity

ET8 在 9℃/25℃下,经 0 和 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理 6 h,然后在 25℃下,再经无铝处理 6 h,根的伸长量、根尖铝含量及处理液 pH 值变化如表 1 所示。0~6 h 处理时间段内,9℃下,无铝处理及铝处理根伸长缓慢;25℃下,无铝处理根正常生长,铝处理显著抑制根伸长。6~12 h 处理时间段内,经 9℃处理后,无铝处理及铝处理 25℃下根伸长都有显著恢复,两者差异不显著;25℃下,无铝处理根伸长生长无显著变化,而铝处理根伸长生长依然缓慢。根尖铝含量在不同的处理温度下显著不同,9℃处理下小麦根尖铝含量显著低于 25℃处理,仅为 40%。无铝条件下不同温度处理(9℃/25℃)对培养液 pH 值无显著影响,分别为 4.85 和 4.86。但相同铝处理下,9℃处理培养液 pH 值(4.67)显著高于 25℃处理培养液 pH 值(4.62)。说明较高培养液 pH 值降低了根尖铝含量,增强耐铝性。

表 1 低温及铝前处理后对 ET8 根的伸长、根尖铝含量及培养液 pH 值的影响

Table 1 Effects of recovery of ET8 root elongation, Al content in root apices and pH of culture solution after pretreatments with Al under low temperature

预处理 6 h	0~6 h 根 伸长量/cm	6~12 h 根 伸长量/cm	根尖铝含量/ $\mu\text{g}\cdot\text{root apices}^{-1}$	处理液 pH/ 0~6 h
0, 9℃	0.16±0.05	0.40±0.02	0	4.85±0.01
Al, 9℃	0.17±0.05	0.33±0.05	0.02±0.008	4.67±0.01
0, 25℃	0.53±0.06	0.47±0.07	0	4.86±0.03
Al, 25℃	0.27±0.06	0.25±0.05	0.05±0.002	4.62±0.01

3 讨论

植物受铝胁迫的主要特征是根伸长生长受抑制。所以根相对伸长率常被用来表征植物遭受铝胁迫的程度和作为筛选耐铝植物的指标^[13-14]。Kikui 等^[15]将近等基因系小麦 ET8 和 ES8 用 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理 24 h,根的相对伸长率分别为 50%和 12%,表明 ET8 的耐铝性显著高于 ES8,这一结果在本研究中得到证实(图 1)。Zhao 等^[16]对 21 个大麦品种的研究证实,铝能够累积在根尖,抑制根的伸长,根尖铝含量与根相对伸长率存在显著的负相关关系,这一结果也在本试验中得到证实(图 2,图 3)。

溶液 pH 值决定了 Al^{3+} 的状态。Justino 及 Stass 等^[17-18]研究发现当根际溶液 pH 值为 4.3 时,溶液中的铝主要以具有生物毒性的铝离子存在。随着处理液 pH 的升高(pH4.5)根际溶液中活性铝含量显著降低^[9]。相对较高的处理液 pH 值可以有效减少根尖铝含量,减

少其对根尖的毒害作用(图 7),增加根的相对伸长率(图 6)。Foy 及 Cumming 等^[4,20]研究发现硝态氮可以有效减少铝对植物的毒害作用。Taylor^[9]和林威永等^[10]认为, NO_3^- -N 在硝酸还原酶作用下代谢产生的 OH^- 排出体外降低了根际 pH 值。同铝敏感型水稻品种扬麦 5 号相比,铝胁迫下,耐铝型水稻品种鉴 86-4 有较高的硝酸还原酶活性和对 NO_3^- -N 的吸收速率,从而维持较高的根际溶液 pH 值。但 NO_3^- 代谢中的关键酶——硝酸还原酶是诱导酶,在没有 NO_3^- 存在的情况下其活性很小,无法代谢产生 OH^- 。本试验的培养液中不含 NO_3^- ,培养液 pH 值仍然表现出十分显著的变化(图 4、图 5),故很可能存在其他机制促进了根际 pH 值的升高。

植物细胞质膜上 H^+ -ATPase 能够调控质膜表面电荷平衡和 H^+ 流动,对植物在各种外界胁迫下的生存具有十分重要的意义。Ahn 等^[11]对菠菜的研究发现,低 pH 值(4.0)胁迫下,菠菜根可通过该酶对根际 H^+ 的吸收而显著提高根际 pH 值,但经 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铝处理,由于根尖 H^+ -ATPase 活性的显著降低,其对根际溶液中 H^+ 的吸收能力也随之显著降低,根际 pH 值上升幅度显著小于无铝处理,此点在本试验中得到证实(图 5)。铝胁迫影响小麦根尖 H^+ -ATPase 活性^[21],不同浓度铝处理根尖 H^+ -ATPase 活性变化显著(图 8)。 H^+ -ATPase 活性受根尖细胞中铝含量的影响。Ma 等^[22]认为,铝易于结合在正在伸长的细胞上,而低温条件下,根生长迟缓,根伸长细胞上铝结合位点变少,根尖上吸附的铝比正常温度下生长的根尖吸附的铝少,本试验中不同温度处理造成的根尖铝含量差异与其一致(表 1)。无铝处理下的不同温度处理根际 pH 值无显著差异,说明温度对 H^+ -ATPase 调节根际 pH 值无显著影响,但不同温度处理造成的相同铝浓度处理条件下不同的根尖铝含量影响根际 pH 值(表 1),表明根尖铝含量影响 H^+ -ATPase 活性从而影响根际 pH。培养液 pH 值与 H^+ -ATPase 相对活性间显著正相关关系(图 9)也进一步表明,小麦根尖细胞 H^+ -ATPase 在提高培养液 pH 值、抵御铝毒害中具有重要作用。

本试验表明,小麦通过根 H^+ -ATPase 影响根际 pH 值,增强耐铝性。不同耐铝性小麦品种间根际 pH 值显著差异是耐铝性差异显著的原因之一。

参考文献:

- [1] Kochian L V, Hoekenga O A, Piñeros M A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous effi-

- ciency[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 55:459–493.
- [2] Ma J F. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants[J]. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41:383–390.
- [3] Ma J F, Ryan P R, Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. *Trends Plant Sci*, 2001, 6:273–278.
- [4] Foy C D, Armiger W H, Briggles L W, et al. Differential aluminum tolerance of wheat and barley varieties in acid soils[J]. *Agrono J*, 1965, 57:413–417.
- [5] Foy C D, Fleming A L. Aluminum tolerance of two wheat genotypes related to nitrate reductase activities[J]. *Plant Nutr*, 1982(5):1313–1333.
- [6] Klimashevsky E L, Bernadskaya M L. The activity of ATPase 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.
- [7] 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[C]//Wright RJ et al (eds.). *Plant-Soil Interactions at Low pH*. Kluwer Academic Publishers, 1991:805–814.
- [8] Degenhardt J, Larsen P B, Howell S H, et al. Aluminum resistance in the arabidopsis mutant *atr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH[J]. *Plant Physiol*, 1998, 117:19–27.
- [9] Taylor G J, Foy C D. Mechanisms of aluminum tolerance in *Triticum aestivum* L. (wheat). II. Differential pH induced by spring cultivars in nutrient solutions[J]. *Amer J Bot*, 1985, 72(5):695–701.
- [10] 林威永, 章永松, 罗安程, 等. 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[J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(3):330–334.
- LIN Xian-yong, ZHANG Yong-song, LUO An-cheng, et al. 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[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2002, 8(3):330–334.
- [11] Ahn S J, Sivaguru M, Chung G C, et al. Aluminium-induced growth inhibition is associated with impaired efflux and influx of H^+ across the plasma membrane in root apices of squash (*Cucurbita pepo*) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53:1959–1966.
- [12] 唐新莲, 韦进进, 李耀燕, 等. 在铝胁迫下黑麦根系分泌的柠檬酸和苹果酸的解毒机制的研究[J]. *广西农业生物科学*, 2006, 25(4):325–329.
- TANG Xin-lian, WEI Jin-jin, LI Yao-yan, et al. Studies on Al-detoxification mechanism of both citrate and malate secreted from roots of rye under Al stress[J]. *Journal of Guangxi Agricultural and Biological Science*, 2006, 25(4):325–329.
- [13] Foy C D, Carter T E J, Duke J A, et al. Correlation of shoot and root growth and its role in selecting for Al tolerance in soybean[J]. *J Plant Nutr*, 1993, 16:305–325.
- [14] Foy C D. General principles involved in screening plants for aluminum and manganese tolerance. In proceedings of workshop on plant adaptation to mineral stress in problem soils[M]. Ed. M J Wright. Cornell University, New York, 1976.
- [15] Kikui S, Sasaki T, Osawa H, et al. Malate enhances recovery from aluminum-caused inhibition of root elongation in wheat[J]. *Plant Soil*, 2007, 290(1–2):1–15.
- [16] Zhao Z, Ma J F, Sato K, et al. Differential Al resistance and citrate secretion in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Planta*, 2003, 217:794–800.
- [17] Justino G C, Cambraia J, Oliva M A, et al. Uptake and reduction of nitrate in two rice cultivars in the presence of aluminum[J]. *Pesqui Agropecu Bras*, 2006, 41:1285–1290.
- [18] Stass A, Wang Y, Eticha D, et al. Aluminium rhizotoxicity in maize grown in solutions with Al^{3+} or $\text{Al}(\text{OH})_3$ as predominant solution Al species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57:4033–4042.
- [19] 朱雪竹, 黄耀, 宗良纲, 等. 活性铝对小麦根生长及酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(6):1043–1046.
- ZHU Xue-zhu, HUANG Yao, ZONG Liang-gang, et al. Effects of aluminum speciation on wheat root growth and its enzyme activity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(6):1043–1046.
- [20] Cumming J R, Weinstein L H. Nitrogen source effects Al toxicity in nonmycorrhizal and mycorrhizal pitch pine (*Pinus rigida*) seedlings. I. Growth and nutrition[J]. *Can J Bot*, 1990, 68:2644–2652.
- [21] 何龙飞, 刘友良, 沈振国, 等. 铝对小麦根细胞质膜 ATP 酶活性和膜脂组成的影响[J]. *中国农业科学*, 2001, 34(5):465–468.
- HE Long-fei, LIU You-liang, SHEN Zhen-guo, et al. Effects of aluminum on ATPase activity and lipid composition of plasma membranes of wheat roots[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(5):465–468.
- [22] Ma J F, Shen R, Nagao S, et al. Aluminum targets elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots[J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45:583–589.