

铝超积累植物和铝排斥植物吸收和累积铝的机理

谢正苗¹, 黄铭洪², 叶志鸿²

(1. 浙江大学土水资源与环境研究所, 杭州 310029; 2. 香港浸会大学生物系, 香港)

摘要:研究了香港茶园天然生态系统中铝超积累植物和铝排斥植物包括茶树 (*Camellia sinensis* L.), 多花野牡丹 (*Melastoma affine* L.), 假苹婆 (*Sterculia lanceolata* L.), 大罗伞紫金牛 (*Ardisia crenata* L.), 相思树 (*Acacia formosa* L.) 和红楠 (*Machilus thunbergii* *Machilus thunbergii* L.) 对铝吸收和累积的机理。6 种植物新鲜根和茎的 pH 值变化范围为 3~6, 不同部位全铝含量变化幅度为 13~12810 mg/kg (干重, 下同)。新鲜植物组织的 pH 值是控制植物对铝吸收、转运和累积的最重要的因素。植物中的铝浓度随其 pH 值降低而显著增加。供试 6 种植物可分成两组: 一组是铝排斥植物, 其 pH 值大约 6, 叶中含铝量范围为 17~151 mg/kg, 包括假苹婆、大罗伞紫金牛、相思树和红楠; 另一组是铝超积累植物, 其 pH 值为 3 和 4.5, 叶中含铝量范围为 7820~12810 mg/kg, 包括茶树和多花野牡丹。铝超积累植物新鲜根中水溶性铝与全铝的比例 (0.11~0.88) 高于铝排斥植物根中的比例 (0.04~0.07)。相同趋势可见于茎和叶中, 特别在多花野牡丹茎叶中。结果表明: 新鲜根、茎和叶中水溶性铝与全铝的比例高可以增加植物从土壤-植物系统中铝的迁移速率, 导致较高的铝吸收和累积。根际和非根际土壤的 pH 值有显著差异。通常, 象多花野牡丹一样的铝超积累植物, 其组织 pH 值低, 降低了根际 pH, 使土壤中铝更容易吸收。铝排斥植物增加根际土壤的 pH 值, 以避免根对铝的高量吸收。

关键词: 铝; 超积累植物; 排斥植物; pH; 根际

Mechanisms for Aluminium Uptake and Accumulation by Aluminum Excluders and Hyperaccumulators

XIE Zheng-Miao¹, WONG Ming-Hong², YE Zhi-Hong² (1. Institute of Soil and Water Resources, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; 2. Department of Biology, Hong Kong Baptist University, Hong Kong, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1653~1659.

Abstract: Mechanisms for Al uptake and accumulation in Al-excluders and Al-hyperaccumulators namely *Camellia sinensis*, *Melastoma affine*, *Sterculia lanceolata*, *Ardisia crenata*, *Acacia formosa* and *Machilus thunbergii* were investigated in the natural ecosystem of a tea plantation in Hong Kong. The pH values of the fresh stems and roots of 6 plant species varied from 3 to 6 and total Al concentrations in different parts of the 6 plant species ranged from 13~12810 mg/kg. It is apparent that pH of fresh plant tissues was the most important factor controlling Al uptake, translocation and accumulation in plants. The Al concentrations in plants were significantly increased with the decrease of pH. Based on the obtained results, the plants could be classified into 2 groups: Al excluders with pH around 6 and Al contents 17~151 mg/kg in leaves including *S. lanceolata*, *A. crenata*, *A. formosa* and *M. thunbergii*, and Al hyperaccumulators with pH about 3 and 4.5 and Al contents 7820~12810 mg/kg in leaves including *C. sinensis* and *M. affine*. The ratio of water-soluble Al to total Al in fresh roots was much higher in Al hyperaccumulators (0.11~0.88) than Al excluders (0.04~0.07). A similar trend was found in fresh

基金项目: 英国 Croucher Foundation 资助项目; Research Grants Council of the University Grants Committee of Hong Kong 资助项目; 国家“973”基础研究发展规划资助项目 (G19990118-09)

收稿日期: 2001-07-08; **修订日期:** 2001-10-13

作者简介: 谢正苗, 男, 浙江省余姚市人, 教授。主要从事土壤环境生态的教学与研究工作。本研究在香港浸会大学完成。

leaves and stems, especially in the case of *M. affine*. The results indicated that a higher ratio of water-soluble Al to total Al in fresh roots, leaves and stems seemed to increase Al translocation rate within the soil-plant system, leading to a higher Al uptake and accumulation. pH values between rhizosphere soil and non-rhizosphere soil were statistically significant. In general, Al hyperaccumulators, such as *M. affine*, had low pH values in plant tissues and decreased rhizosphere pH and rendered Al more available for uptake. Al excluders increased pH values in the rhizosphere soil to avoid higher Al uptake by roots.

Key words: aluminium; hyperaccumulator; excluder; pH; soil rhizosphere

文章编号:1000-0933(2002)10-1653-07 中图分类号:Q948.1,X171.5 文献标识码:A

铝(Al)是土壤和植物生态系统中处处存在的元素,可以成为植物的毒素,主要取决于土壤 pH 和植物种类^[1~7]。但铝也可以是某些植物如茶树(*Camellia sinensis* L.)和野牡丹(*Melastoma malabathricum* L.)的生长促进剂^[8,9]。所以,依据植物组织中的铝浓度,可将它们分成铝积累植物(Al accumulator)和铝非积累植物(Al non-accumulator)或铝排斥植物(Al excluder)。如果植物地上部含铝量大于 1000 mg/kg(干重,下同),则该植物被称为铝超积累植物(Al hyperaccumulator)^[10]。

文献表明,许多植物表现出抗铝毒能力的显著遗传差别^[4]。植物可以通过两种途径对付铝毒:从根尖排斥铝进入植物;当铝一进入植物原生质就发展一种能力忍耐它。此外,有关铝吸收的土壤植物关系非常复杂,尤其在根际土壤与根表面交界处。由于植物吸收 NH₄-N 导致根际土壤 pH 下降,根际土壤中铝的浓度增加了^[11~15]。相反,根际土壤 pH 的增加使根际土壤中铝的浓度减少了^[16,17]。铝积累植物可以通过根系分泌有机物的络合作用以避免铝毒^[18~24]。

然而,上述有关铝排斥积累机理的结果建立在条件控制的水培或盆栽试验基础上的。至今为止,还缺少天然生态系统中有关抗铝机理的直接证据。香港大屿岛茶园为这一研究提供了独特的试验基地。此茶园种植茶叶 40 多年后,现已抛弃 10 年有余。因疏于管理,其它植物种类侵入了该茶园,形成了新的植物土壤生态系统,其中铝积累植物和铝排斥植物共存。本工作的目的是要探索在天然生态系统中铝积累植物和铝排斥植物对铝吸收和累积的机理。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

该茶园占地约 420hm²,位于香港大屿岛凤凰山,海拔 440~579m,通常充满雾气,湿度大,年降雨量约 2400mm。土壤为红黄壤,pH 值 3.84~4.90,有机质含量 26.9~53.5 g/kg。

在生态考察的基础上^[25],选择了 6 种植物包括茶树(*Camellia sinensis* L.)、多花野牡丹(*Melastoma affine* L.)、假苹婆(*Sterculia lanceolata* L.)、大罗伞紫金牛(*Ardisia crenata* L.)、相思树(*Acacia formosa* L.)和红梅(*Machilus thunbergii* *Machilus thunbergii* L.)以便比较研究它们对铝吸收和累积的机理。6 种植物含铝量变化大,在茶园中丰度和覆盖度较大。

1.2 土壤和植物的取样

为研究不同植物不同部位铝含量,分别取叶片、茎和根样品,仔细用去离子水洗净后在 105℃下烘干至恒重,磨细过 0.15 mm 筛,储藏于塑料瓶中待分析。对每一种植物,随机取 3 个地点,有的试验取 4 个地点(如表 2)。

在取植物样品的相应地点,取根际土壤和非根际土壤样品。根际土壤是指距根表面小于 2 mm 的土壤,通过轻轻摇动植物根系,就可以得到依附在根表面的根际土壤。非根际土壤是指距根表面 5~10mm 土壤。

1.3 分析方法

所有土壤经几天风干后,磨细通过 0.15 mm 筛子,测定了以下土壤性质:质地(比重计法);pH(pH 计,土:水比=1:10,水经 105℃下烘干至恒重);总有机碳(TOC,改进的 Walkey and Black 法),均按文献测定^[26]。所有植物样品在 105℃下烘干 24h 过 0.15mm 筛子。植物全铝(用美国产微波炉 MARS, CEM

Corporation 在浓盐酸和硝酸中消化)和水溶性铝用诱导偶极等离子发射光谱(ICP,美国产 Perkin Elmer)测定,标准溶液用美国环境保护局的高纯度标准溶液。

1.4 新鲜根和茎的 pH 值测定

为了正确测定新鲜植物根和茎的 pH 值,用了 2 种 pH 试纸(德国产 Macherey-NAGEL, Art. -Nr. 92110 日本产 Advantec, Toyo Roshi Kaisha Ltd.)。根或茎掰开或切开,立即塞入 pH 试纸,合拢并紧紧压住。待流出的植物汁液湿润 pH 试纸后,取出 pH 试纸与标准色阶对比读得 pH 值。

1.5 叶、茎和根中水溶性铝的测定

为了研究不同植物中铝的迁移,测定了新鲜叶、茎和根中的水溶性铝。所取新鲜叶、茎和根样品用去离子水仔细洗净,风干到表面无吸附的自由水。每一样品的一半测定含水量,称余下的 2.00g 样品,切细到约 1mm²,用 25ml 去离子水(pH 值与每种植物新鲜茎的 pH 值相等),在 20℃下振荡 2h,测定上清液中的铝。同样,1.00g 根用 50ml 去离子水(pH 值与每种植物新鲜根的 pH 值相等),在 20℃下振荡 10h,测定上清液中的铝。

1.6 根际和非根际土壤中水溶性铝的测定

2.00 g 新鲜根际或非根际土壤与 25 ml 去离子水在 20℃下平衡振荡 30 min,离心(4000 rpm) 5 min,测定上清液中的铝,同时测定土壤含水量。

2 结果

2.1 新鲜茎和根中的 pH

供试 6 种植物新鲜根、茎的 pH 和不同部位全铝含量(干重)列于表 1。显然,新鲜植物组织的 pH 是控制植物中铝的吸收、转运和积累的最重要的因素。植物中铝浓度随 pH 的降低而显著增加。按照试验结果,可把供试植物分为 2 组:铝排斥植物,其 pH 值约为 6,包括:假苹婆、大罗伞紫金牛、相思树和红楠;铝积累植物,其 pH 值分别为 3 和 4.5,包括茶树和多花野牡丹。

表 1 六种植物新鲜根、茎组织中的 pH 和铝浓度(mg/kg, 干重)

Table 1 pH and Al concentrations (mg/kg, DW) in fresh tissue of stems and roots of six plant species					
植物种类 Plant species	叶铝含量 Al in leaves	茎铝含量 Al in stems	根铝含量 Al in roots	茎液 pH pH in stems	根液 pH pH in roots
茶树 <i>Camellia sinensis</i>	7820~8136 * *	906~949	1363~2082	4.5 B *	4.5 C
多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	9099~12810	3499~3633	2072~3826	3 C	3 D
假平婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	17~22	13~38	575~803	6 A	5.7 B
大罗伞紫金牛 <i>Ardisia crenata</i>	42~97	33~168	633~672	6 A	6 A
相思树 <i>Acacia formosa</i>	55~64	23~43	452~765	6 A	6 A
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	44~151	30~185	1217~1457	6 A	6 A

* 同一栏中相同字母表示无显著差别($p < 0.01$, $n=3$),按照 Duncan's Multiple Range Test (SAS). Same letters in the same column indicate no significant difference at $p < 0.01$ level ($n=3$), according to Duncan's Multiple Range Test (SAS); * * 老叶 Old leaves

2.2 新鲜叶、茎和根中的水溶性铝

就新鲜根中水溶性铝与全铝比例而言,铝积累植物(0.11~0.88)显著高于铝排除植物(0.04~0.07),见表 2。在新鲜叶和茎中,特别在多花野牡丹中,可以发现类似趋势,尽管存在其它影响因素如土壤中水溶性铝含量和植物的化学组成。上述结果表明,在新鲜根、茎、叶中水溶性铝与全铝比例越高,植物从土壤植株中转运铝的速率越快,导致植物对铝的高量吸收和积累。反之亦然。

2.3 根际土壤中植物诱导的 pH 变化

试验发现,根际土壤与非根际土壤的 pH 有极显著的差异($p < 0.01$, 15 个地点)和显著的差异($p < 0.05$, 3 个地点),与植物种类有关(表 3)。多花野牡丹诱导根际土壤 pH 降低,因为它本身根的 pH 最低,只有 3,比非根际土壤 pH 低。而苹婆、大罗伞紫金牛、相思树、红楠和茶树诱导根际土壤 pH 升高,主要是由于它们根的高 pH(表 1)。一般地,铝积累植物如多花野牡丹降低根际 pH,使有效性铝增加,从而增加了根

对铝的吸收。铝排除植物如苹婆、大罗伞紫金牛、相思树和红楠升高根际 pH,以避免根际对铝的高量吸收。

表 2 六种植物新鲜叶、茎、根中的水溶性铝含量和全铝含量(mg/kg, 干重)

Table 2 Water-soluble Al and total Al (mg/kg, DW) in fresh leaves, stems and roots of six plant species					
植物种类 Plant species	植株部位 Part of plant	植株 H ₂ O-Al H ₂ O-Al in plant	植株全铝 Total-Al in plant	比例 Ratio *	土壤 H ₂ O-Al H ₂ O-Al in soil
茶树 <i>Camellia sinensis</i>	新叶 New leaves	72±2 f * *	928±12 g	0.08	27±0.4 b
	老叶 Old leaves	443±3 d	7978±130 b	0.06	
	根 Roots	191±2 e	1723±21 e	0.11	
多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	叶 Leaves	3605±45 a	10955±103 a	0.33	26±0.5 b
	茎 Stems	1323±20 c	3566±55 c	0.37	
	根 Roots	2593±21 b	2949±45 d	0.88	
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	叶 Leaves	5.3±0.5 i	20±4.5 i	0.27	25±0.1 b
	茎 Stems	3.9±0.5 i	25±5.5 i	0.16	
	根 Roots	47±3 fgh	689±6 h	0.07	
大罗伞紫金牛 <i>Ardisia crenata</i>	叶 Leaves	1.4±0.3 i	70±6 i	0.02	25±0.4 b
	茎 Stems	BDL * * * i	101±3.5 i	~0	
	根 Roots	23±1.6 ghi	653±9 h	0.04	
相思树 <i>Acacia formosa</i>	叶 Leaves	BDL i	55±7.5 i	~0	28±0.9 b
	茎 Stems	0.5±0.4 I	33±8.5 i	0.02	
	根 Roots	27±0.7 ghi	609±6 h	0.04	
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	叶 Leaves	16±0.4 hi	98±3.5 i	0.16	35±0.3 a
	茎 Stems	15±1.4 hi	108±7 i	0.14	
	根 Roots	60±1.6 fg	1337±13 f	0.04	

* 植株中水溶性铝与全铝的比例 Ratio of H₂O-Al to Total-Al in plants; * * 平均值±标准差(n=4),同一栏中相同字母表示无显著差别($p < 0.05$),按照 Duncan's Multiple Range Test (SAS). Means±Standard deviation (n=4) and same letters in each column indicate no significant difference at $p < 0.05$, according to Duncan's Multiple Range Test. * * * BDL 低于检测限 Below detection limit

2.4 根际土壤中水溶性铝和有机碳的变化

比之于非根际土壤,根际土壤中有有机碳含量显著增加,变化范围为 26.85 to 65.40 g/kg(表 3),因为根系分泌有机质和活跃的微生物活动。从表 3 中可以观测到,在苹婆、大罗伞紫金牛、相思树、红楠和茶树根际土壤中水溶性铝含量增加了,而相应根际土壤的 pH 也同样增加。在多花野牡丹的情况下,根际土壤比之于非根际土壤,水溶性铝含量随根际土壤 pH 的降低而减少。

3 讨论

3.1 铝吸收、转运和积累受控于植物固有的 pH

当 pH<5 时,铝溶解度随溶液中 pH 降低而显著增加。在 pH6 左右时,铝溶解度最低。然后,在 pH>6.5 时,其溶解度慢慢增加,因为在溶液中形成了可溶性的 Al(OH)₄⁻。当溶液中 pH<4.5 时,占优势离子是 Al³⁺,然后是 Al(OH)²⁺和 Al(OH)⁺。因此,得出以下结论是合理的:介质(如植物、土壤)的低 pH<4.5 是铝转运的高速公路,因为 pH 降低 1 个单位,Al³⁺ 浓度增加 1000 倍。所以,一致公认,在酸性土壤(pH < 5.5)中,植物有毒离子 Al³⁺可以溶解出来,达到阻碍根系生长和减低作物产量的浓度^[5,27]。

然而,现在很少知道:当有效铝浓度非常高时,某些植物如何表现出显著的抗铝毒的遗传特性。在过去的大多数实验中,没有测定供试植物新鲜根和茎的 pH 值^[2,14~16,28]。本研究结果(表 1 和表 2)表明,铝吸收、转运和积累受控于植物根和茎固有的 pH 以及不同作物中水溶性铝与全铝的比例。象茶树和多花野牡丹这样的铝积累植物,其根和茎的 pH 很低(3 和 4.5),根、茎和叶中水溶性铝与全铝的比例相对较高(表 2)。这一植物介质(水)中的低 pH (< 4.5),是铝从土壤到根系然后到茎叶转运的高速公路。所以,铝积累植物有铝迁移的高势数据,铝排斥植物如苹婆、大罗伞紫金牛、相思树和红楠的根和茎有较高的 pH(约 6)以及根、茎和叶中相对较低的水溶性铝与全铝的比例。这一高 pH 起到了 pH 壁垒的作用,阻止或减少了从土

壤到根系然后到其它植物部位的铝转运。

表 3 根际与非根际之间 pH、水溶性铝 (mg/kg) 和有机碳含量 (g/kg) 的差别

Table 3 Differences of pH, water soluble Al (mg/kg) and organic carbon (g/kg) between rhizosphere soil and non-rhizosphere soil

植物种类 Species	样点 Sites	pH		水溶性铝 H ₂ O-Al		有机碳 Organic carbon	
		R *	N *	R	N	R	N
茶树 <i>C. sinensis</i>	1	4.68 A **	4.33 B	33.18 a * *	35.88 a	30.78 A	27.82 B
	2	4.16 A	3.92 B	18.97 b	26.44 a	46.70 A	44.09 B
	3	4.54 A	4.49 B	20.78 b	38.95 a	41.53 A	38.71B
多花野牡丹 <i>M. affine</i>	1	3.96 A	4.06 B	15.78 b	20.41 a	30.93 A	27.79 B
	2	4.00 A	4.19 B	14.62 b	23.15 a	39.77 A	36.68 B
	3	3.98 A	4.09 B	13.60 b	19.69 a	35.94 a	35.15 a
假苹婆 <i>S. lanceolata</i>	1	4.29 A	4.13 B	23.42 a	15.84 b	50.41 A	42.56 B
	2	4.30 a	4.25 b	30.53 a	28.11 b	42.73 a	39.18 b
	3	4.44 a	4.33 b	49.54 a	31.29 b	44.58 A	36.69 B
大罗伞紫金牛 <i>A. crenata</i>	1	4.50 A	4.24 B	29.03 a	28.26 a	43.71 A	39.71 B
	2	4.54 A	4.25 B	28.99 a	24.34 b	47.88 A	40.11 B
	3	4.54 A	4.34 B	28.51 a	24.03 b	46.32 A	38.98 B
相思树 <i>A. formosa</i>	1	4.26 A	3.92 B	13.20 a	11.40 a	45.62 A	42.70 B
	2	4.21 A	3.84 B	45.53 a	13.68 b	65.40 A	50.53 B
	3	4.38 A	3.90 B	40.33 a	15.13 b	53.33 a	45.76 a
红楠 <i>M. thunbergii</i>	1	4.57 A	4.21 B	37.32 a	21.39 b	35.52 A	26.85 B
	2	4.90 A	4.64 B	35.18 a	33.81 a	58.59 A	53.51 B
	3	4.87 A	4.67 B	34.00 a	32.83 b	57.47 A	52.32 B

* R 根际 Rhizosphere, N 非根际 Non-rhizosphere; * 小写字母显著水平 $p<0.05$, 大写字母显著水平 $p<0.01$, 表示一取样地点根际和非根际土壤中的差别, 按照 Duncan's Multiple Range Test (SAS). Lower case is significantly different ($p<0.05$) and upper case ($p<0.01$) between rhizosphere soil and non-rhizosphere soil at the same site, according to Duncan's Multiple Range Test (SAS)

3.2 与根系固有 pH 和根际 pH 变化有关的根际土壤中铝的耗竭或增量

大多数温室水培和盆栽的研究结果表明, 当根际 pH 下降时, 发现根际土壤中铝浓度增加了 (增量)^[1,2,4,5,8,17]。在对天然生态系统研究的本试验中, 首次发现当根际 pH 降低时, 多花野牡丹根际土壤中铝的耗竭 (浓度降低) (表 3)。从铝化学角度来看, 这似乎不合理。象多花野牡丹这样的铝超积累植物, 其固有 pH 低至 3, 其根际土壤中发生的铝耗竭, 是由于多花野牡丹对铝的强力吸收产生铝浓度梯度以及比植物吸收所需低的铝扩散速率所致。相反, 在 pH 约为 6 的植物如苹婆、大罗伞紫金牛、相思树和红楠的根际土壤中铝的浓度增加了, 即使根际土壤的 pH 也增加了 (表 3)。

唯一的解释是因为净 H⁺ 流入 (或净 OH⁻ 流出) 了铝排斥植物的根内而有机酸从根中释放出来^[27,29]。净 H⁺ 流从根际流入到 pH6 的铝排斥植物, 或净 OH⁻ 流从 pH6 的铝排斥植物流出到根际, 是完全可能的。本实验对天然生态系统研究结果可以支持由 Degenhaedt 等^[29]通过盆栽实验提出的植物根际表面铝吸收的新机理。该新机理认为, 铝诱导引起的流入根尖的 H⁺ 流大大增加了, 导致根际 pH 的升高。Miyasaka 等^[30]也发现, 比之于铝敏感小麦 (品种 Scout), 抗铝小麦 (品种 Atlas) 根尖保持较高的 pH (约 0.15 pH 单位)。

3.3 根际土壤中可溶性铝随 pH 增加而增加

根际土壤中可溶性铝随 pH 增加而增加, 是因为比之于非根际土壤, 根际土壤有较高的土壤有机质含量。在天然森林土壤中, 土壤含有非常高的有机质 (表 3), 过去做的试验建立在不加有机质的水培实验或有机质含量极低的红壤, 如有机质含量仅 9.8 g/kg^[13]。有研究结果^[28]表明, 当 pH < 5.0 时, 铝溶解度

土壤中有有机质与铝的络合作用所控制。Paw 等^[31]研究了 3 种土壤溶液中控制自由 Al^{3+} 和总铝浓度的机理,其结论认为,在 E 层和大多数 B1 层溶液中,铝活度受控于与可溶性有机酸的平衡。有研究发现, $>85\%$ 的总铝是与有机质结合的^[32,33]。一些研究提示,有机表面土中铝浓度受控于与有机质的络合,而有机质的溶解度在高 pH 时为最高^[34]。Geottlein 等^[35]研究了酸性森林土壤根际界面的铝化学,发现营养离子浓度特别是 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 在生长根附近减少时, Al^{3+} 浓度显著增加。所以,在本研究中,水溶性铝随根际土壤 pH 增加而增加是可能的,这主要是根际的较高有机质含量,使可溶性有机络合铝含量随 pH 相对增加而增加。

3.4 铝超积累植物和铝排斥植物对铝吸收和积累的两种机理

在本文所引用文献和本试验所得结果的基础上,更加明确地提出了铝超积累植物和铝排斥植物对铝吸收和积累的两种机理。铝超积累植物如多花野牡丹的体内 pH 3 非常低,可以释放 H^{+} (或带正电荷的有机酸/物质),即有净的 H^{+} 离子流流出根系到根际土壤,使根际土壤 pH 降低,导致铝活度增加,而引起其对铝的高量吸收。Watanabe 等^[15]发现,*Malastoma malabathricum* 的根系在培养溶液中能释放 H^{+} 。铝排斥植物如苧婆、大罗伞紫金牛、相思树和红柿,其本身 pH 6 较高,属于铝完全沉淀的环境,有净 H^{+} 离子流从根际土壤流入根系(或从根系释放带负电荷的有机酸/物质),即有净 OH^{-} 流流出根系,实际上增加了根际土壤的 pH,使铝主要通过沉淀和络合在根际土壤中积累起来,最终达到了把铝排斥在根系之外。这样,耐铝植物既可以来自铝(超)积累植物,又可以来自铝排斥植物。而且更重要的是,当植物被分成铝排斥植物和铝(超)积累植物时,植物根茎中固有的 pH 是决定因素。

参考文献

- [1] Adams J F, Wood C W and Mitchell R I. Loblolly pine plant community structure and soil solution aluminum, organic acids, calcium, magnesium, and pH. *Communications in Soil Sci. & Plant Analysis*, 1999, **30**(13~14): 1939~1950.
- [2] Bernal J H and Clark R B. Growth traits among sorghum genotypes in response to aluminum. *Journal of Plant Nutrition*, 1998, **21**(2): 297~305.
- [3] Delhaize E, Craig S, Beaton C D, *et al.* Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. *Plant Physiology*, 1993, **103**: 685~693.
- [4] Delhaize E and Ryan P R. Update on environmental stress: aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology*, 1997, **107**, 315~321.
- [5] Hirano Y and Hijii N 1998 Effects of low pH and aluminum on root morphology of Japanese red cedar saplings. *Environmental Pollution*, 1995, **101**(3): 339~347.
- [6] Lidon F C and Barreiro M G. Threshold aluminum toxicity in maize. *Journal of Plant Nutrition*, 1998, **21**(3): 413~419.
- [7] Pintro J, Barloy J and Fallavier P. Uptake of aluminum on the root tips of an Al-sensitive and Al-tolerant cultivar of *Zea mays*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1998, **36**(6): 463~467.
- [8] Masunaga T, Kubota D, Hotta M, *et al.* Mineral composition of leaves and bark in aluminum accumulators in tropical rain forest in Indonesia. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1998, **44**(3): 347~358.
- [9] Watanabe T, Osaki M and Tadano T. Aluminum induced growth stimulation in relation to calcium, magnesium, and silicate nutrition in *Melastoma malabathricum* L. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1997, **43**(4): 827~837.
- [10] Osaki M, Watanabe T and Tandano T. Beneficial effects of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. *Soil Sci. Plant Nutri.*, 1997, **43**(3): 552~563.
- [11] Calba H, Cazevielle P and Jaillard B. Modelling of the dynamics of Al and protons in the rhizosphere of maize cultivated in acid substrate. *Plant Soil*, 1999, **209**(1): 57~69.
- [12] Gahoonia T S. Influence of root-induced pH on the solubility of soil aluminum in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 1993, **149**: 289~291.
- [13] Ruan S and Wong M H. Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L. *Plant and Soil*, 2000, **223**: 63~71.

- [14] Schier G A and Mcquattie C J. Effect of nitrogen source on aluminum toxicity in nonmycorrhizal and ectomycorrhizal pitch pine seedling. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, **22**(6): 951~965.
- [15] Watanabe T, Osaki M and Tadano T. Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1998, **44**(4): 655~666.
- [16] Cuenca G, Herrera R and Medina E. Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. *Plant and Soil*, 1990, **125**: 169~175.
- [17] Marion S and Ursula F G. Plant induced alteration in the rhizosphere and the utilisation of soil heterogeneity. *Plant and Soil*, 1999, **209**: 297~309.
- [18] Delhaize E, Ryan P R and Randall P J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology*, 1993, **103**: 695~702.
- [19] Diatloff E, Harper S M, Asher C J, *et al.* Effects of fulvic acids on the rhizotoxicity of lanthanum and aluminum to corn. *Australian Journal of Soil Research*, 1998, **36**(6): 913~919.
- [20] Heim A, Luster J, Brunner I, *et al.* Effects of aluminum treatment on Norway spruce roots: Aluminum binding forms, element distribution, and release of organic substances. *Plant and Soil*, 1999, **216**(1~2): 103~116.
- [21] Marscher H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil*, 1991, **134**: 1~20.
- [22] Miyasaka S C, Buta J G, Howell R K, *et al.* Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans: Root exudation of citric acid. *Plant Physiology*, 1991, **96**: 737~743.
- [23] Pellet D M, Grunes D L and Kochian L V. Organic acid exudation as an aluminum tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 1995, **196**: 788~795.
- [24] Ryan P R, Delhaize E and Randall P J. Characterisation of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. *Planta*, 1995, **196**: 103~110.
- [25] Hilda P Carr. *The accumulation of Aluminium and its Effect on the Uptake and Distribution of Ca, Mg, K, Mn, Fe, Cu and Zn in C. Sinensis* (L.). Ph. D. Dissertations, Hong Kong Baptist University, 2000. 218.
- [26] Sparks D L. Methods of Soil Analysis Part 3 Chemical Methods. *Soil Science Society of America, Inc.*, 1996, 1390.
- [27] Larsen P B, Degenhardt J, Tai C Y, *et al.* Aluminum-resistant arabidopsis mutants that exhibit altered patterns of aluminum accumulation and organic acid release from roots. *Plant Physiology*, 1998, **117**: 9~18.
- [28] Adams M L, Hawke D J, Nilsson N H S, *et al.* The relationship between soil solution pH and Al^{3+} concentrations in a range of South Island (New Zealand) soils. *Australian Journal of Soil Research*, 2000, **38**(1): 141~153.
- [29] Degenhardt J, Larson P B, Howell S H, *et al.* Aluminum resistance in the arabidopsis mutant alr-104 is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH. *Plant Physiology*, 1998, **117**: 19~27.
- [30] Miyasaka S C, Kochian L V, Shaff J E, *et al.* Mechanisms of aluminum tolerance in wheat. An investigation of genotypic differences in rhizosphere pH, K^+ , and H^+ transport, and root-cell membrane potentials. *Plant Physiology*, 1989, **91**: 1188~1196.
- [31] Paw V H and Lundstrom U S. Equilibrium models of aluminum and iron complexation with different organic acids in soil solution. *Geoderma*, 2000, **94**(2~4): 201~221.
- [32] Paw V H, Lundstrom U S, Starr M, *et al.* Factors influencing aluminum concentrations in soil solution from podzols. *Geoderma*, 2000, **94**(2~4): 201~221.
- [33] Zysset M, Blaser P, Luster J, *et al.* Aluminum solubility control in different horizons of a podzol. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, **63**(5): 1106~1115.
- [34] Helene W A, Kotowski M and Mulder J. Modeling aluminum and organic matter solubility in the forest floor using WHAM. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, **63**(5): 1141~1148.
- [35] Goettlein A, Heim A and Matzer E. Mobilization of aluminum in the rhizosphere soil solution of growing tree roots in an acidic soil. *Plant and Soil*, 1999, **211**(1): 41~49.