

李婷婷, 胡钧铭, 韦彩会, 等. 水稻叶片营养吸收机制及专用叶面肥发展趋势[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(12): 12–16.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.003

水稻叶片营养吸收机制及专用叶面肥发展趋势

李婷婷, 胡钧铭, 韦彩会, 张野, 李忠义, 王瑾, 俞月凤, 唐红琴

(广西壮族自治区农业科学院农业资源与环境研究所, 广西南宁 530007)

摘要:综合评述了水稻叶片营养吸收机制以及水稻专用叶面肥的研究进展。通过阐述水稻叶片结构、养分吸收机制、水稻养分需求特点及市面上水稻专用叶面肥现状, 得出在重视根部施肥的前提下, 喷施水稻专用叶面肥可提高水稻产量和品质。然而, 目前水稻专用叶面肥品种少、质量差、推广力度小。今后, 应加强水稻专用叶面肥的研发, 提高其养分利用效率, 同时, 国家应出台相关政策, 加强行业引导和监管, 推进水稻专用叶面肥的应用进程。

关键词:水稻; 叶面肥; 水稻叶片; 营养吸收

中图分类号: S511.06 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)12-0012-04

2013 年我国水稻播种面积达 3 031.17 万 hm^2 ^[1], 是世界上最大的水稻生产国。全国以稻米为主食的人口约占总人口的 65%^[2]。近年来, 叶面肥喷施对水稻生长发育和产量产生了重要影响, 例如左庆研究认为喷施 10% 腐殖酸叶面肥可提高中籼稻每穗实粒数、千粒质量和结实率, 增强水稻抗病能力^[3]; 杨雪芹等研究认为喷施美加富叶面肥 1 000 倍液可显著增加水稻单株总粒数, 提高水稻产量 6.0% ~ 16.0%^[4]; 李国华等研究认为喷施恒生氨基酸叶面肥能明显增加水稻穗粒数与产量^[5]。确保水稻高产稳产, 许多研究者已经基于选择的农艺性状、产量和经济效益等方面开展了水稻喷施叶面肥的研究, 但是, 现有的水稻叶面肥研究在水稻叶片营养吸收机制、水稻养分需求特点等方面还存在着很大的不足, 制约着叶面肥在水稻生产中的作用发挥。为充分利用叶面肥服务于农业生产、确保水稻高产稳产, 迫切需从水稻叶片营养吸收机制、水稻养分需求特点和现有商品叶面肥情况进行研究和调查。

1 水稻叶片结构及表面活性剂的作用

水稻属于禾本科植物, 叶片由表皮、叶肉和叶脉 3 个部分组成。表皮细胞由长细胞和 2 种短细胞组成。短细胞分为硅细胞和栓细胞 2 种。硅细胞向外突出如齿或成刚毛, 使表皮坚硬而粗糙。水稻叶片有 2 种毛状体, 1 种由微型绒毛构成, 另外 1 种由大型绒毛构成。微型绒毛沿着气孔细胞分布或者分布在动力细胞旁边, 大型绒毛则跨越维管束分布于硅质细胞之上^[6]。水稻叶表皮细胞表面均覆盖了蜡质层, 下有角质层和硅质层。蜡质层作为水稻和环境的第一接触面, 研究者发现其主要成分为烷烃、醛、醇、酸、酯及酮类等^[7-8]。蜡质对外界环境因子响应敏感, 可通过调节自身晶体结构形态或化学组分构建来减少环境因子对水稻的影响, 具有保水、抗辐

射、抗病虫害等功能, 同时也会不利于叶片喷施液的滞留、渗透^[9]。水稻蜡质层会因不同品种、不同生长阶段和不同环境而产生变化, 这种变化会对叶面吸收养分产生一定的影响^[10]。角质层紧接于蜡质层下, 角质层结构由外到内依次为外角质层蜡质、包埋蜡质和角质层基质^[11], 即角质层由外层的高度亲脂的角质层, 向内逐渐过渡到亲水的纤维素、果胶质。角质层主要生物学功能是防止植物水分损失, 增强对大气干旱的适应, 也能起到抗紫外辐射作用。同时, 因角质层的存在降低了叶片表面的可湿性, 从而减少了病原菌的侵染, 这也阻碍了外界营养物质通过叶片进入水稻体内^[12]。

水稻叶片表皮细胞间隙或外壁上生有钩状或针状绒毛, 同时也因蜡质层、角质层的存在, 使喷施的养分离子很难进入叶肉细胞, 水稻无法吸收营养物质。因此, 为了延长营养液在水稻叶片上的停留时间, 提高养分吸收效率, 应选择在无风的阴天或晴天傍晚喷施, 并且在营养液中添加有助于叶面润湿和铺展的表面活性剂就显得尤为关键^[13]。表面活性剂主要通过物质表面上吸附形成吸附膜和在溶液内部自聚形成多种类型的分子有序组合体(胶束)这两个基本功能, 降低喷施液在水稻叶片的表面张力, 使液滴与叶面蜡质层之间的接触角小于 90°, 提高喷施液在叶片的附着性和润湿性, 延长喷施液滞留时间, 同时, 能够使毛管力大于零, 促进喷施液向水稻叶片内部扩散渗透, 提高叶面吸收率^[14]。

2 养分进入水稻叶片内部的途径

通过对水稻叶片结构的分析和同位素示踪等一系列的研究表明, 叶面具有吸收营养的功能, 其吸收养分机制和根系有些相似^[15-18]。水稻叶片与外界主要有 3 个途径可进行物质交换。

2.1 分布在叶面的气孔

在叶片的表面和背面有许多气孔, 气孔是水稻与外界进行气体交换的门户和控制蒸腾的结构^[19-20]。水稻叶片属于等面类型, 叶片正反两面受到的光线、呼吸等因素大致相同, 所以正反两面的气孔数量大致相同。水稻叶片气孔不是随机分布的, 而是呈现一定的规律性, 同一叶片气孔行数的顺序是: 基部 > 中部 > 尖部。气孔密度是籼稻普遍大于粳稻, 且粼

收稿日期: 2015-11-03

基金项目: 广西农业科学院基本科研业务专项(编号: 2015YT31)。

作者简介: 李婷婷(1988—), 女, 广西南宁人, 研究实习员, 从事植物营养研究。E-mail: litt@gxaas.net。

通信作者: 胡钧铭, 博士, 助理研究员, 从事植物营养研究。E-mail: jimhu2010@gxaas.net。

稻、偏粳稻、粳稻和偏粳稻 4 种类型气孔密度的大小顺序为：粳稻 > 偏粳稻 > 偏粳稻 > 粳稻，表现出明显的类型间差异^[21]。气孔外侧没有覆盖蜡质层，覆盖孔腔的角质层也有较高的极性，有试验表明，养分透过气孔部分角质层的速度大于非气孔部分角质层，这使得营养物质可通过叶面气孔比较容易地进入叶肉细胞^[22-23]。

2.2 叶表面角质层亲水小孔

脂肪酸化合物和果胶等多聚化合物是水稻叶片表面角质层的主要组成物质，可产生一定量的负电荷，而角质层的亲水小孔负电荷密度增加，使得角质层亲水小孔到细胞壁形成由低到高的电荷梯度，从而利于养分离子的吸收和通过，特别是同一化合价数的阳离子比阴离子吸收更迅速，不带电荷的中性分子更容易穿透角质层。这些亲水小孔也可与水稻叶片角质层中的羟基结合，通过羟基分解或氢化引起通道膨胀或收缩，从而调节水分及水溶离子的吸收^[13]。小孔通道的直径一般为 0.45 ~ 0.46 nm，密度数量级可达到 10^{10} 个/cm²^[14]。

2.3 叶片细胞的外质连丝

营养物质主要通过气孔进入叶片内部是人们早期的观念，后来人们发现气孔直径小，喷施液在气孔表面易形成水膜，很难进入叶片内部。研究表明，角质层有微细裂缝，也就是存在于一些植物叶片表皮细胞的外侧壁上的外质连丝，由质膜表面外凸，穿越壁上纤维孔道向外延伸而成，它与质外体空间相接，是一种不含原生质的纤维孔隙，能够使细胞原生质与外界直接联系，像根系表面一样，通过主动吸收将喷施到叶片表面的有机养分吸收到水稻体内，为水稻生长发育所用^[24]。

3 水稻的养分需求特点及规律

水稻叶面施肥不仅可较快地被水稻茎、叶吸收利用，且可避免养分被土壤固定及淋洗的损失，同时，由于叶面施肥大大减少肥料用量，从而降低了生产成本，达到提高肥料利用率、减少环境污染的效果。理论上，在水稻生长过程中的任何阶段都可进行叶面施肥。水稻植株生长情况的需要决定是否采取叶面施肥。水稻生长前期，叶面施肥能迅速转化苗情；水稻生长中后期，叶面施肥可防止水稻植株脱氮早衰，延长功能叶的生长期，加强水稻叶片的光合功能和根系活力，促进营养物质的积累、运输和转化，可有效缓解后期根系衰老、肥料供应不足的矛盾，从而增加千粒质量，提高产量。

水稻一生大体上可以分为营养生长期和生殖生长期。营养生长期又分为幼苗期和分蘖期，生殖生长期分为幼穗发育期和结实期^[25]。目前，在水稻生产上，氮素因其施肥量最大而占有极其重要的位置。水稻对氮素的吸收主要在水稻分蘖期和幼穗发育期^[26]。氮素适当，能促进水稻根系生长和分蘖原基的发育，扩大叶面积，增加叶片中叶绿素和体内蛋白质的含量，提高光合效率，促进颖花的分化与发育，提高粒质量^[27]。幼穗发育期中如果缺氮，会影响颖花分化数，导致枝梗和颖花退化，甚至影响结实率，降低产量^[28]。但是过多的氮素供给，会导致水稻茎叶徒长，体内大部分碳水化合物与氮结合，形成蛋白质，相对地减少了可溶性碳水化合物含量，以致于无效分蘖增加，结实率下降，成熟延迟，加重后期倒伏和病虫害的发生^[29]。

因为细胞核含磷较多且磷是腺三磷(ATP)和腺二磷

(ADP)的组成部分，所以在细胞增殖时期，水稻需磷较多，从而可看出，水稻对磷的吸收主要是在幼苗期和分蘖期^[30]。磷供应充足，能促进根系发育，增加分蘖，促进淀粉和纤维素等合成，提高产量^[31]。缺磷时，水稻叶色暗绿，呼吸作用和光合作用都降低，蛋白质合成受阻，植株根系发育不良，分蘖数减少，生育期推迟，严重时降低结实率，影响产量。为了提高磷肥的利用率，磷肥宜做基肥，因为水稻苗期需要吸收丰富的磷，磷在水稻体内可以多次再利用，到水稻成熟的时候，60% ~ 80% 磷素转移至籽粒中；磷肥应集中施入水稻根际附近，集中施磷可以保持较高的水溶性磷含量，减少磷的固定作用。

水稻对钾主要在分蘖盛期吸收。钾参与蛋白质的合成和原生质的构成，同时，对于合成淀粉、纤维素等多糖物质，钾也是不可缺少的元素^[32]。适量的钾素供应能使水稻籽粒充实，茎秆坚挺，抗倒伏能力增强。钾素缺乏时，水稻叶色暗绿，抗病抗倒伏能力减弱。如果是在幼穗期缺钾，会使产生的颖花数减少而导致减产；如果是在分蘖盛期缺钾，下部叶片会产生褐色斑点，甚至枯萎，影响水稻整体生长发育。

水稻是喜硅作物。硅通过对水稻植株内部通气组织的增强和对过氧化物酶的激活，从而使水稻根系氧化力提高，增强了水稻根部对二价铁的氧化，产生的氧化铁在根部形成沉淀，避免了根部对铁、锰吸收过量而中毒^[33]。硅能抑制铬、镉对水稻植株的生理生化代谢产生的毒害。硅被水稻吸收后，会形成稳定性极强、溶解性极低的单硅酸及多硅酸复合物沉积在木质化细胞壁中，增强了细胞的机械强度和稳固性，硅在叶表面形成的硅表层，使水稻抗寒、抗旱、抗倒伏能力增强^[34]。同时，硅像植物诱导抗性的调节器一样，能激活和调控植物的防卫基因，参与生理代谢活动，产生一系列的防御机制来阻止病原物侵入和扩展^[35]。硅能调节水稻不同生长阶段对氮、磷、钾元素的需求，通过调节气孔开闭和水分蒸腾来使养分达到有效供给，使水稻营养协调。适量施用硅肥，水稻叶片直立且受光角度好，群体光合能力增加约 10%，干物质积累量加大，可以增加水稻有效分蘖数，提高茎蘖成穗率，增加有效穗数、穗粒数、千粒质量^[36]。

水稻对中微量元素吸收量虽然较小，但是它们是水稻正常生长发育不可缺少的，因为这些养分对水稻的新陈代谢及物质合成和运转具有非常重要的生理作用。

水稻对硫吸收量最大的时期是分蘖期，其次是苗期和抽穗期^[37]。硫是某些氨基酸的主要成分，施硫可提高水稻有效穗数、结实率和千粒质量；缺硫时，将阻碍和破坏蛋白质的合成和代谢，导致水稻根变得细长，根量减少，生长发育推迟，抽穗结实不良^[38]。

锌能增加水稻体内叶绿素含量并催化叶绿素的光合作用^[39]。水稻缺锌，会导致叶绿素含量减少，光合速率降低，蛋白质合成困难，同时会因为碳酸酐酶活性降低、叶绿体结构破坏而导致植株 50% ~ 70% 净光合速率降低。锌能促进吲哚和丝氨酸合成色氨酸，而色氨酸是水稻生长素的重要成分，作物缺锌，会导致吲哚合成锐减，特别是作物的芽和茎中的含量大幅下降，作物生长发育停滞，叶片变小，节间缩短^[40]。锌是锌酯蛋白的重要成分，锌酯蛋白可影响叶片形成，对水稻生殖器官、雄配子和胚的发育有一定的促进作用。锌能通过维持

细胞膜的完整和使作物体内水分保持平衡来提高作物的抵抗能力,高浓度的锌还能直接清除病原体,有效抑制病菌侵染,缺锌会导致水稻叶片白化或黄化,易发生病害。

镁素供应充足能提高水稻主茎和分蘖的淀粉等糖的含量,使水稻分蘖数和成穗数增加。在作物生育后期,镁能促进碳水化合物向结实部位转移,提高穗部碳水化合物含量,从而达到提高产量的效果^[41]。水稻缺镁往往发生在生长中后期,中下位叶片发生黄化,叶片叶绿素含量降低,光合作用速率下降,作物生长发育不良,易早衰。

铁作为叶绿素成分参与光合作用及多种生理代谢活动,也是多种酶的活化剂;铁参与叶绿素前体的合成过程,铁过量或者缺铁都会导致叶绿素含量降低,植株出现发黄甚至枯萎现象,所以铁对于水稻叶绿素的稳定产生非常重要的维持作用^[42]。铁是某些电子传递蛋白和酶的组成成分,同时也是细胞色素还原酶复合体、血红素的组成成分,这些对于生物固氮、呼吸作用、光合作用和合成有机产物过程中起了重要作用。

硼影响叶绿体的稳定和光合效率,促进光合产物的运转、种子萌发和幼苗生长,缺硼会导致顶芽枯死,花粉发育异常,受精能力受影响,结实率下降,秕粒增多^[43]。

锰在叶绿体中含量比较高,在维持叶绿体稳定中发挥着重要作用,它在水稻体内最主要的生理功能之一就是参与光合作用中水的裂解放氧过程。同时,锰刺激生长素合成,加快种子内淀粉和蛋白质分解,促进种子发芽;锰不是酶的组成成分,它主要作为酶的催化剂来调节酶活性。缺锰会导致水稻新生叶片变窄而下垂,颜色变淡或发黄,出现棕褐色斑点,分蘖减少^[42]。

铜主要是以质体蓝素(PC)的组成成分参与光合作用中的电子传递和光合磷酸化,同时,铜作为细胞色素多胺氧化酶、抗坏血酸氧化酶和细胞色素氧化酶的辅基参与呼吸作用。缺铜会导致新叶枯萎,无效分蘖增加,花粉育性降低,穗发育不良,瘪粒增多^[42]。

钙是构成植物细胞壁的重要元素,钙充足能提高水稻抗倒伏能力,改善稻米品质;缺钙时,植株矮小、生长点死亡,根短且根尖为褐色。

钼参与水稻体内光合作用,促进蛋白质合成,在酸性土壤中可消除铝、锰离子对水稻的毒害^[44]。水稻缺钼,顶芽易枯死,新生叶叶色以淡绿为主,叶尖和叶缘呈灰色,茎秆软弱,开花延迟,籽粒生长受抑制。

硒通过参与水稻能量代谢过程,增强水稻体内谷胱甘肽酶和过氧化物酶的活性,提高净光合速率,达到促进水稻生长发育、提高产量、改善稻米品质的效果。

4 水稻叶面肥的施用历史

在我国,早在清代就有农民用河泥粪施在水稻叶面上可促进水稻生长的记载。通过表 1 可知,20 世纪 30—60 年代,叶面肥主要是固态肥料,组分主要选用可溶性及配伍性好的无机盐类,营养配比设计简单,叶面吸收及应用效果不稳定,叶面施肥试验主要以研究养分叶面的吸收效果及应用效果。因为当时国内的历史环境,我国于 20 世纪 70 年代末才开始尝试自行研制叶面肥,比较有代表性的是叶肥 1 号和叶肥 2 号,此为第一代叶面肥发展阶段^[45];20 世纪 60 年代早期,西欧和日本出现了各种类型的商品叶面肥^[46]。人们通过对叶面肥营养机制的大量研究,在肥料配方中加入了螯合剂和表面活性剂等助剂,使得叶面肥料中所含的养分种类增多、浓度增高,成功研制以螯合态微量元素为主要成分的叶面肥,并开始出现了一些作物专用的配方叶面肥料,此为第二代叶面肥发展阶段^[47]。20 世纪 90 年代后,叶面肥在品种和功效方面的开发和应用开始向综合化发展,产品含有多种微量元素、植物生理活化物质、表面活性剂以及高效低毒农药等,既可为水稻提供养分,又具有刺激生长、防治病害的作用,产品更加趋于多功能化和专用化。

表 1 叶面肥发展历史

具体年限	发展阶段	叶面肥特点
20 世纪 30—60 年代	第一代叶面肥	主要组分选用溶解性及配伍性好的无机盐类,养分浓度低,叶面吸收及应用效果不稳定
20 世纪 60—90 年代	第二代叶面肥	主要成分为螯合态微量元素,养分种类增多、浓度增加,一些作物专用叶面肥开始出现
20 世纪 90 年代至今	第三代叶面肥	产品开始加入植物生理活化物质及高效低毒农药,产品开始向多功能、专用系列发展

通过调查,目前施用水稻上的叶面肥类型主要有无机营养型,代表产品为诺普丰可溶性水稻专用叶面肥^[48];氨基酸加营养型,代表产品为美加富海藻肥^[49]、施利康专用功能叶面肥、世绿氨基酸叶面肥、恒生氨基酸叶面肥;腐殖酸加营养型和复合类。这些叶面肥主要通过通过对水稻的产量构成因子的影响来提高产量,同时,也对水稻农艺性状和稻米品质的提升产生了一定的作用。

5 当前应用于水稻上的叶面肥所存在的问题

5.1 品种少

截至 2015 年 6 月 1 日,目前获得农业部肥料正式登记证的 3 662 个产品和肥料临时登记证的 3 069 个产品中,水溶肥产品为 6 564 个。水溶肥分为大量元素水溶肥料 1 383 个、中量元素水溶肥料 240 个、微量元素水溶肥料 1 668 个、氨基酸水溶肥料 1 630 个、腐殖酸水溶肥料 1 527 个和有机水溶肥料 97 个。因叶面肥和冲施滴灌肥都是使用水溶肥登记证,所以

难以确认获得农业部肥料正式登记证和肥料临时登记证的叶面肥产品个数,但是从水溶肥总体基数而言,叶面肥产品个数不算多。目前市面上的复合多元素叶面肥多用于蔬菜、果树及花生等经济作物,很少有专门施用于大田作物上的,针对水稻的更是少之又少。用于水稻上的大多数叶面肥还是非常原始简单的无机盐类,例如磷酸二氢钾和尿素,即使出现了可供选择的多元素叶面肥,也是适用于大田作物的通用型产品,并非水稻专用型产品。

5.2 产品质量参差不齐,推广受阻

叶面肥的整个推广销售架构大体上是公司总部通过各个地区的分公司销售人员进行布点,也就是销售给县级代理商,然后县级代理商再批发给乡镇农资零售商,乡镇农资零售商最后卖给农户。整个架构是金字塔型,看起来非常牢固。但是实际上,部分公司唯利是图,研发的产品没有经过充分试验就推向市场,如产品质量不过关或者使用不当就会造成极其严重的负面影响。另外,部分个体农资零售商,对于水稻专用叶面肥

没有品牌意识,其经销产品主要看利润多少,哪种利润高就经营哪一种,为了高额利润,有些甚至拿单一无机盐类产品或者假冒伪劣产品代替高端水稻专用叶面肥进行销售,这些行为都严重阻碍了真正具有科技含量的专用叶面肥在市场的应用推广。架构基底不稳,塔顶自然受到冲击,公司总部没有可观利润回收,再次投入的研发经费和推广经费必定大大缩减,这就会造成水稻专用叶面肥技术创新乏力,质量参差不齐,市场混乱,产品难以推广,极大地阻碍了叶面肥的应用进程。

综上所述,对于水稻专用叶面肥的研发,科研人员必须清楚了解水稻叶表面特性,根据水稻生长发育所需,利用螯合(络合)技术,将多种元素复配在一起,同时添加最适宜的表面活性剂和植物生理活化剂,在水稻关键生长期喷施,以期达到水稻吸收叶面肥的效率最大化的目的。对于水稻专用叶面肥的监管,国家应出台切实有效的规章制度,加大对违法乱纪行为的惩罚力度。粮食安全的重要性是众所周知的,水稻作为主要粮食作物,专门应用于水稻的叶面肥,更应该从研发过程、应用实践和行业规范上多下功夫。我们所做的目的只有一个,就是在保证粮食安全的前提下,使水稻增产,所以必须加大对水稻产量构成因子的具体机制的研究,希望通过喷施水稻专用叶面肥,改变与产量构成因子具有密切关系的水稻农艺性状,从而达到提高水稻产量的最终目的。

参考文献:

- [1]《中国农业年鉴》编辑委员会. 中国农业年鉴:2014[M]. 北京:中国农业出版社,2014:236.
- [2]辛良杰,李秀彬. 近年来我国南方双季稻区复种的变化及其政策启示[J]. 自然资源学报,2009,24(1):58-65.
- [3]左庆. 10%腐殖酸叶面肥对中籼稻生长及产量的影响[J]. 安徽农学通报,2010,16(6):47,114.
- [4]杨雪芹,张彩霞,杨永杰,等. “美加富”对水稻生长发育的生理影响及增产效果[J]. 中国稻米,2014,20(5):68-71.
- [5]李国华,苏娟,张立新. 恒生氨基酸叶面肥在水稻上应用效果[J]. 现代化农业,2009(3):15.
- [6]洪隽,王启钊,富昊伟,等. 水稻光叶性状基因 *gl1* 的精细定位与候选基因分析[J]. 核农学报,2011,25(6):1088-1093.
- [7]Barthlott W,Neinhuis C,Cutler D,et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes[J]. Botanical Journal of the Linnean Society,1998,126:237-260.
- [8]Post-Beittenmiller D. Biochemistry and molecular biology of wax production in plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,1996,47:405-430.
- [9]李婧婧,黄俊华,谢树成. 植物蜡质及其与环境的关系[J]. 生态学报,2011,31(2):565-574.
- [10]Leece D R. Composition and ultrastructure of leaf cuticles from fruit trees,relative to differential foliar absorption[J]. Australia Journal of Plant Physiology,1976,3(6):833-847.
- [11]胡晓敏,张志飞,饶力群,等. 植物角质层蜡质合成与调控的分子生物学研究进展[J]. 武汉植物学研究,2007,25(4):377-380.
- [12]于海宁,田英,方媛,等. 植物角质膜的结构、组成和生物学功能研究进展[J]. 生命科学,2010(8):729-735.
- [13]李燕婷,李秀英,肖艳,等. 叶面肥的营养机理及应用研究进展[J]. 中国农业科学,2009,42(1):162-172.
- [14]李燕婷,肖艳,李秀英,等. 作物叶面施肥技术与应用[M]. 北京:科学出版社,2009:18.
- [15]杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. 中国农业科学,2011,44(1):36-46.
- [16]顾东祥,汤亮,徐其军,等. 水氮处理下不同品种水稻根系生长分布特征[J]. 植物生态学报,2011,35(5):558-566.
- [17]樊剑波,沈其荣,谭炯壮,等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J]. 生态学报,2009,29(6):3052-3058.
- [18]彭玉,马均,蒋明金,等. 缓/控释肥对杂交水稻根系形态、生理特性和产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2013,19(5):1048-1057.
- [19]任尚峰. 植物的气孔[J]. 生物学教学,1998(2):41-42.
- [20]吴冰洁. 叶片生长过程中气孔发育状态对光合作用气孔限制和叶温调节的影响[D]. 北京:北京林业大学,2015.
- [21]刘丽霞,程红卫,陈温福. 水稻叶片气孔分布与气孔密度的研究[J]. 沈阳农业大学学报,2000,31(4):313-317.
- [22]高建民,安贵仁,刘昌鉴,等. 叶片吸收雾滴过程中雾滴覆盖面积的变化规律[J]. 排灌机械工程学报,2012,30(2):198-202.
- [23]安贵仁. 基于 MATLAB 图像处理技术的叶片吸收单个雾滴过程的研究[D]. 镇江:江苏大学,2012:3.
- [24]吴良欢,陶勤南. 植物细胞对有机养分的吸收及其细胞间转运[J]. 土壤通报,1996(3):143-145,142.
- [25]周瑞庆,邹应斌. 水稻高产栽培生态生理讲座——第十二讲水稻的一生与产量形成[J]. 湖南农业,1996(12):5.
- [26]黄见良,邹应斌,彭少兵,等. 水稻对氮素的吸收、分配及其在组织中的挥发损失[J]. 植物营养与肥料学报,2004,10(6):579-583.
- [27]孙静文. 不同氮素水平对水稻根系形态和生理特征的影响[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2003:41.
- [28]陈小荣,潘晓华,陈忠平,等. 施氮对粳型双季杂交水稻枝梗和颖花分化与退化的影响[J]. 江西农业大学学报,2008,30(1):1-6.
- [29]何文寿. 植物营养学通论[M]. 宁夏:宁夏人民出版社,2004:109-140.
- [30]吴丁,韩锦峰,王兴才,等. 水稻应用生理[M]. 河南:河南科学技术出版社,1983:58-62.
- [31]王伟妮,鲁剑巍,何予卿,等. 氮、磷、钾肥对水稻产量、品质及养分吸收利用的影响[J]. 中国水稻科学,2011,25(6):645-653.
- [32]王强盛. 水稻钾素营养的积累特征及生理效应[D]. 南京:南京农业大学,2009:21-25.
- [33]杨利,马朝红,范先鹏,等. 硅对水稻生长发育的影响[J]. 湖北农业科学,2009,48(4):990-992.
- [34]王远敏. 硅对水稻生长发育及产量品质的影响研究[D]. 重庆:西南大学,2007:12-14.
- [35]龚金龙,张洪程,龙厚元,等. 水稻中硅的营养功能及生理机制的研究进展[J]. 植物生理学报,2012,48(1):1-10.
- [36]张国良. 硅肥对水稻产量和品质的影响及硅对水稻纹枯病抗性的初步研究[D]. 扬州:扬州大学,2005.
- [37]陈秋,李延,姚源琼,等. 硫对水稻产量的影响及缺硫诊断研究[J]. 福建农业学报,1998,13(2):53-57.
- [38]李娟,林琼,陈子冲,等. 不同供硫水平对水稻生长和养分吸收的影响[J]. 中国农学通报,2006,22(11):214-217.
- [39]汤志刚,信怀滨,张德远. 硼锌肥对水稻产量米质的影响[J]. 农民致富之友,2011(24):64.
- [40]孙桂芳,杜明,慕永红,等. 水稻锌素营养研究进展[J]. 现代化农业,2013(3):20-22.
- [41]李延,秦遂初. 镁对水稻糖、淀粉积累与运转的影响[J]. 福

李 晶, 谢建成, 王永雄, 等. 植物耐铝机制研究进展[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(12): 16–21.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.004

植物耐铝机制研究进展

李 晶¹, 谢建成¹, 王永雄², 杨星勇¹

(1. 重庆师范大学生命科学学院/重庆市植物逆境分子生物学重点实验室, 重庆 401331;

2. 西南大学动物科技学院/重庆市牧草与草食家畜重点实验室, 重庆 400716)

摘要:在酸性土壤中, 植物会受到铝的毒害, 从而严重影响植物的生长发育; 而一些物种能耐铝的毒害, 使其在酸性土壤中正常生长。大量研究表明, 植物生理水平的耐铝机制包括外部排斥机制和内部耐受机制 2 个方面: 外部机制主要包括细胞分泌有机酸对 Al^{3+} 螯合、提高根际周围 pH 值、降低根尖细胞壁的果胶含量等; 内部机制主要是产生的有机酸与进入细胞内的 Al^{3+} 螯合和细胞内部将 Al^{3+} 区隔化, 同时抗氧化代谢过程和激素信号转导过程也发挥着重要的作用。在分子水平上主要发现了与有机酸分泌相关的基因以及与内部忍受机制相关的耐铝基因, 调控相关耐铝基因的转录因子也相继被报道。本文对植物所涉及的各种耐铝机制进行了综述, 以期对培育耐铝植物提供理论基础。

关键词: 铝毒; 外部排斥机制; 内部忍耐机制; 耐铝基因

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)09-0016-06

铝是地壳中分布最广、含量最丰富的金属元素, 通常以难溶性硅酸盐或氧化铝的形式存在, 溶解度很低, 一般对植物没有毒害作用。然而, 当土壤环境变为酸性时 (pH 值 < 5.5), 存在于硅酸盐或氧化铝中的铝 (Al^{3+}) 便以离子形式存在于酸性土壤中, 使植物受到铝的毒害^[1]。我国酸性土壤的分布面积较广, 包括南方 15 个省区, 总面积为 2 030 万 hm^2 , 约占全国土地总面积的 21%^[2]。随着环境污染加剧及酸性气体排放量的不断增加, 使得酸性土壤分布区域扩大。这些区域酸沉降造成土壤和地表水的酸化, 严重影响农业生产的发展^[3]。紫花苜蓿是一种优质的草料, 在酸性土壤环境下, 受到铝的毒害较为严重, 这就成为其在南方生长的主要限制因素^[3]。虽然在土壤中添加石灰可以减少铝对植物的毒害, 但其对底层的土壤改良效果并不大, 且大量的石灰也会对土壤结构造成板结^[4]。因此, 了解植物的耐铝机制, 培育耐铝植物品种才能从根本上解决在酸性土壤中铝对植物的毒害。本文将从生理和分子 2 个方面来阐述植物的耐铝机制, 以期

培育出适应酸性土壤生长的植物品种提供理论基础。

1 铝毒的特征及作用位点

植物受到铝胁迫时主要表现为根的生长受到抑制, 从而限制了根对水分和营养物质的吸收, 导致生长减缓^[5]。细胞学的研究指出铝毒可以造成脂质过氧化和细胞完整性的缺失, 从而破坏细胞膜, 同时也可导致细胞程序性死亡等, 这些过程均抑制了根的正常生长^[6]。也有研究指出, 由于细胞膜上的脂质可以与铝不可逆地结合, 导致细胞膜与 Al^{3+} 能紧密地连接在一起, 使得细胞结构受到破坏^[7]。Jones 等在对玉米的研究中发现, 铝毒主要通过诱导玉米产生活性氧 (ROS) 和造成细胞壁僵化这 2 个过程抑制根的生长^[8]。ROS 对细胞产生的破坏主要是因为铝胁迫下产生的活性氧如超氧阴离子自由基 (O_2^-)、羟自由基 ($\cdot\text{OH}$)、过氧化氢 (H_2O_2) 影响了细胞膜上脂肪酸等生物大分子的功能, 造成脂质过氧化, 破坏了细胞完整性, 从而抑制了根的生长^[9]。在铝毒害中, 根尖是铝毒作用的主要位点, 根尖因积累了过多的 Al^{3+} 而受到了较大的损伤。根尖的分生组织是铝作用的直接靶标位点^[5]。Sivaguru 等用对铝敏感的玉米植株研究, 更为深入地指出植物根尖转运区域的末端是铝毒作用的主要位置^[10]。

2 植物耐铝机制

目前对植物耐铝机制研究主要集中在生理和分子 2 个方

建农业大学学报, 1995, 24(1): 54–57.

[42] 饶玉春, 郑婷婷, 马伯军, 等. 微量元素铁、锰、铜对水稻生长的影响及缺失防治[J]. 中国稻米, 2012, 18(4): 31–35.

[43] 陈 静. 玉米、水稻施用锌、硼微肥的效果[J]. 农业与技术, 2002(4): 72–74.

[44] 蒋希峰. 微量元素对水稻发展的影响分析[J]. 中国西部科技, 2011, 10(17): 44–45.

[45] 王祖义. 磷酸二氢钾铵及叶肥一号的肥效[J]. 浙江化工, 1981(2): 24–27.

[46] 葛建军, 程光明, 夏桂平. 叶面肥的种类与发展趋势探析[J]. 现代农业科技, 2008(23): 367–368.

[47] 肖 艳, 唐永康, 曹一平, 等. 表面活性剂在叶面肥中的应用与进展[J]. 磷肥与复肥, 2003, 18(4): 14–15, 68.

[48] 樊 俊, 郑诗樟, 胡红青, 等. 不同专用叶面肥对水稻和柑橘品质影响的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2010, 49(3): 553–557.

[49] 谭乾开, 黎华寿, 郑小红, 等. 叶面肥美加富 (Megafol) 对水稻收获期农艺性状及产量构成的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(24): 142–147.