

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, 以期为

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.

面,生理方面的耐铝机制主要为外部排斥 (Al exclusion or avoidance) 机制和内部耐受机制 (Al tolerance)。此 2 种机制的区别为解除铝的部位不同,前者位于质外体中,后者在共质体中。外部排斥机制为根细胞将大量 Al^{3+} 排斥在原生质体以外,避免其进入细胞,主要包括根分泌有机酸螯合 Al^{3+}

形成稳定的无毒复合物、提高根冠 pH 值以及降低细胞壁果胶含量,保证细胞膜的完整性,避免 Al^{3+} 进入细胞内。内部耐受机制包括细胞液中有有机酸对 Al^{3+} 的螯合、 Al^{3+} 被区隔在液泡中、改变有机酸的代谢途径以及激发一些其他的耐铝代谢途径 (图 1)。

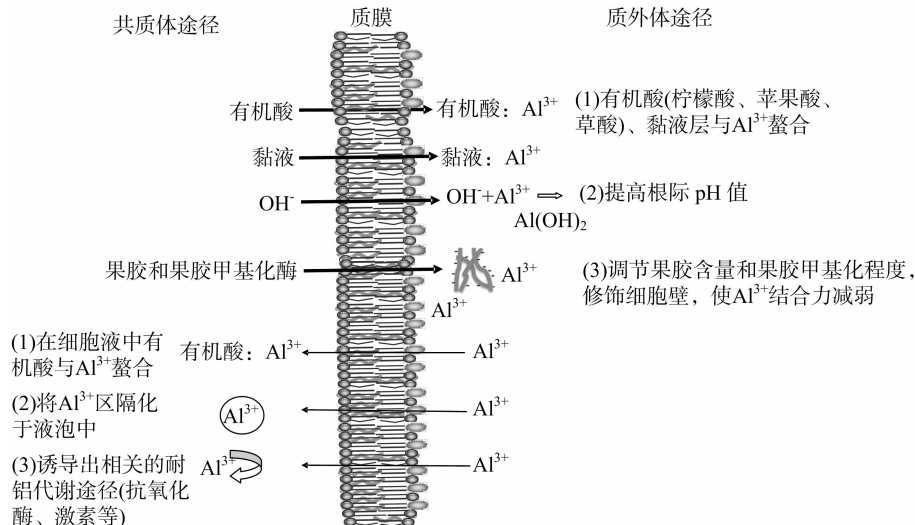


图1 植物耐铝的生理机制^[12]

2.1 植物耐铝的生理机制

2.1.1 外部排斥机制

2.1.1.1 有机酸等螯合细胞外部的 Al^{3+} 关于植物耐铝外部排斥机制,目前研究最多的主要是根尖分泌有机酸来螯合细胞外的 Al^{3+} ,将 Al^{3+} 排斥在细胞外,避免其进入细胞。植物分泌的有机酸主要包括苹果酸、柠檬酸、草酸,这些有机酸是存在于细胞溶胶内的去质子化的阴离子,当这些有机酸被转运到植物根细胞外时,它就可以螯合根际周围的 Al^{3+} ,形成稳定、无毒的复合物。这 3 种有机酸与 Al^{3+} 形成复合物的能力由大到小排列为:柠檬酸 > 草酸 > 苹果酸^[11]。研究表明,多种植物能通过分泌有机酸来实现耐受铝毒,如小麦、玉米、大豆、柱花草、荞麦、菠菜等^[12-17]。更深入的研究表明有机酸释放是通过质膜阴离子通道进行的,Sawaki 等研究指出,小麦耐铝的机制是通过根尖分泌的苹果酸盐阴离子从 Ta-ALMT1 通道中排出后螯合 Al^{3+} 所致^[18]。Tian 等用高效表达 TaALMT1 的耐铝小麦 E78 研究了乙烯对植物耐铝毒的作用,结果表明乙烯前体 ACC 和离子通道阻碍剂都可以阻止铝诱导的小麦根尖苹果酸的排出,这说明乙烯是通过作用于 TaALMT1 通道来抑制根尖中铝诱导的苹果酸盐的外渗^[19]。

根尖分泌的黏液也在植物耐铝机制中发挥重要作用。早在 1982 年 Horst 就发现定期将根尖分泌的黏液移除后,铝对根尖的抑制程度会增大,且对铝高敏感性的根尖在没有黏液的情况下根尖组织中铝的含量也相应增多。这表明根尖分泌的黏液可以将 Al^{3+} 螯合,避免根尖分生组织摄取 Al^{3+} ,在植物耐铝方面有一些作用^[20]。Watanabe 等研究了一种能在酸性土壤中积累 Al^{3+} 的植物——白花印度野牡丹 (*Melastoma malabathricum*),发现其根分泌的黏液能够促进铝的积累,这说明黏液层能在植物耐铝方面发挥作用^[21]。Silva 等以蓖麻种子为研究材料,研究根尖黏液层与耐铝性的关系,指出根

部黏液层在响应铝毒胁迫时有重要的作用^[22]。

2.1.1.2 提高根冠的 pH 值 根冠 pH 值上升产生屏障,可以迅速降低 Al^{3+} 的溶解度,也能够提高植物对铝毒的耐受力^[3]。Degenhardt 等研究耐铝的拟南芥突变体,发现其耐铝性是由 H^+ 介导的,细胞外的 H^+ 进入到根细胞内后导致根冠 pH 值升高,使得根尖周围的 Al^{3+} 活力降低^[23]。Pellet 等对耐铝以及对铝敏感的小麦研究也发现,耐铝品种分泌较多的无机磷,当其排出细胞后与质子结合,导致根冠 pH 值上升。而对铝敏感品种无机磷的分泌量明显减少,未能导致根冠 pH 值升高。因此根冠的 pH 值上升与耐铝性有一定的关系^[24]。

2.1.1.3 细胞壁果胶以及细胞膜在植物耐铝方面的作用 Al^{3+} 的结合位点主要位于根细胞细胞壁的果胶处,正常情况下细胞壁结合 Ca^{2+} ,但是 Al^{3+} 的结合能力比 Ca^{2+} 的结合能力强^[25],当 Al^{3+} 结合到细胞壁后使得细胞壁的弹性减弱,这样就会使细胞无法伸长^[26]。很多研究显示,根尖细胞果胶的含量以及果胶甲基化的程度与植物的耐铝性有很大关系,它决定了 Al^{3+} 结合到细胞壁上的数量。Eticha 等研究了玉米根尖细胞壁中果胶的含量及其甲基化的程度与耐铝性的关系,发现对铝敏感的植株比耐铝的植株细胞壁中含有更多的果胶和低甲基化的果胶,因此他们得出玉米细胞壁中果胶的含量以及甲基化程度与耐铝性相关^[27]。Yang 等研究了耐铝和不耐铝的水稻细胞中果胶多糖的变化情况,在铝处理后,不耐铝水稻细胞壁中的果胶多糖、 Al^{3+} 含量都比耐铝水稻细胞壁中的多,这说明水稻根尖细胞壁中的果胶多糖在耐铝方面有一定的作用^[28]。Rangel 等在对耐铝和不耐铝菜豆的研究中也得出了相似的结论^[29]。由此可见,降低植物根尖细胞壁的果胶含量以及提高甲基化酶的活力能够提高植物对 Al^{3+} 的耐受力。最近有研究发现外源的 NO 可以通过降低根尖细胞果胶和半纤维素含量来降低根细胞壁 Al^{3+} 的积累量,以此增强对

铝毒的耐性^[30]。在缺 P 的条件下根尖细胞的脂质和果胶含量降低也可增强水稻耐铝性^[31]。

同样细胞质膜上脂质的比例在植物耐铝方面发挥着重要的作用^[32]。Wagatsuma 等通过对几种耐铝植物的研究指出,增加细胞膜上的固醇含量同时降低细胞膜上脂质的含量可以降低细胞膜的负电荷,这样就保证了细胞膜的完整性,使得植物耐受铝毒。同时他指出固醇含量增加的过程是由 *CYP51* 基因调控的^[33]。

2.1.2 内部耐受机制

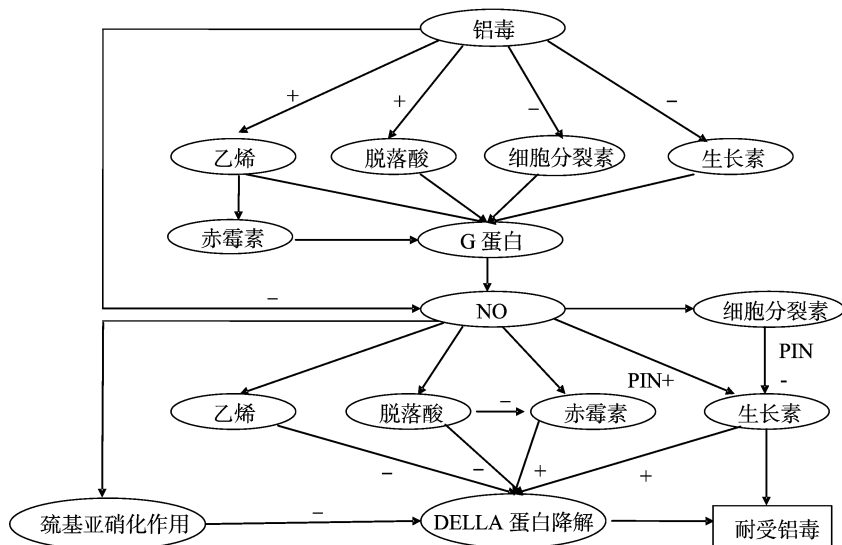
2.1.2.1 有机酸对细胞溶胶中 Al^{3+} 的螯合作用 有机酸也参与螯合细胞溶胶中的 Al^{3+} ,降低 Al^{3+} 在细胞溶胶中的含量。早在 1998 年, Ma 等研究荞麦指出,当 Al^{3+} 进入细胞后,与细胞中的草酸以 1:3 (Al^{3+} :草酸)的比例形成无毒的复合物,以此来降低 Al^{3+} 对荞麦的毒害^[16]。在对一些木本植物耐铝性研究中也发现了这个机制,当 Al^{3+} 进入茶树根细胞后,便会和草酸形成复合物,然后再以 Al^{3+} -柠檬酸或 Al^{3+} -草酸的形式从根转移至芽中^[34]。同样在野牡丹中也有类似的机制, Al^{3+} 进入根细胞后便与柠檬酸螯合,然后转移至芽中,在叶片中转变为 Al^{3+} -草酸的复合物形式^[35]。

2.1.2.2 液泡的区隔化 一些植物可以在其地上部分积累高含量的 Al^{3+} ,1 kg 干叶片中积累超过 1 g Al^{3+} 的植物被称为铝超积累植物^[36]。如荞麦,在酸性土壤中生长时,其 1 kg 叶片中可以积累 15 g Al^{3+} ^[37]。通过对荞麦这种较为耐铝的植物研究发现,在荞麦细胞内, Al^{3+} 能够与草酸按照 1:3 的比例螯合形成无毒复合物。再由地下部位运输至地上部位,在木质部中该复合物转变为铝-柠檬酸(1:1),然后以该形式被运输至叶肉细胞中,在这里复合物又转变回铝-草酸的

形式,最后将其贮存在液泡中,这种将铝毒区隔化贮存在液泡中是植物耐铝的一种有效方式^[38]。

2.1.2.3 活化代谢途径 植物的耐铝性也依赖抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽(GSH)等。植物能够利用这些复杂的酶系统来清除由铝胁迫而产生的活性氧(ROS),所以增强植物抗氧化能力能够提高植物的耐铝性^[38]。Sharma 等研究水稻受到铝毒作用时指出,铝胁迫下水稻中 SOD 和 APX 的活力明显升高,说明这 2 种酶在植物耐铝机制中起着重要的作用^[39]。Dai 等研究了耐铝小麦 XZ16 和铝敏感小麦 XZ61 的转录组和蛋白组来比较其耐铝性,发现 XZ16 的 R-谷氨酰半胱氨酸合成酶(R-GCS)的含量比 XZ61 的高,而 R-GCS 是 GSH 合成的关键酶,这说明细胞中较多的 GSH 能够增强植物的耐铝性^[40]。

植物激素能够调节植物根的生长,在植物耐铝过程中同样发挥着重要的作用,且 NO 作为信号分子也参与植物耐铝。目前的研究已指出 NO 是激素信号网络中的激发子,能够引起相关代谢和生理过程的发生,研究 NO 与激素信号的互作有利于阐明植物耐铝的机制(图 2)。NO 与植物激素共同调节植物耐铝的信号网络主要包括 3 个方面:在铝胁迫下,NO 诱导生长素和赤霉素的合成来促进 DELLA 蛋白的降解,同时乙烯和脱落酸发挥拮抗作用抑制该蛋白的降解,以此来提高植物耐受铝毒的能力。DELLA 蛋白是一个响应外界环境变化,调节生长的分子;NO 通过蛋白质巯基亚硝基化作用促进 DELLA 蛋白的降解以改变对铝的耐受性;NO 通过加强生长素运输蛋白(PIN1)的表达来促进生长素的运输和合成,减弱 Al^{3+} 对根生长的抑制能力^[41]。



“→”表示信号分子间的联系,“+”表示促进该过程的进行,“-”表示该过程被抑制

图2 植物激素与 NO 在植物耐铝方面的作用

2.2 植物耐铝分子水平的研究

在分子水平上对植物耐铝性的研究主要集中于耐铝相关基因,如控制苹果酸和柠檬酸转运的基因、修饰细胞壁的基因、将 Al^{3+} 区隔于液泡的相关基因等,同时也发现了一些调控耐铝基因表达的转录因子(表 1)。一些新技术也被用来阐明植物耐铝机制的分子网络。

植物中第一个被报道的与苹果酸盐释放有关的基因是小麦中铝激活苹果酸转运蛋白基因 *ALMT1*,该基因编码的膜蛋白能够在耐铝植物的根尖中大量表达,说明其编码的铝激活苹果酸盐转运蛋白与植物耐铝有关^[18]。在其他物种中 *ALMT1* 基因也被证明与植物耐铝性有关,如 Hoekenga 等研究了拟南芥中与 *ALMT1* 同源的基因 *AtALMT1*,发现该基因是拟

南芥耐铝的一个重要因素^[42];油菜中的同源基因 *BnALMT1* 和 *BnALMT2* 也被证明是植物耐铝的基因^[43];在黑麦中也克隆到了同源基因 *ScALMT1*,也被证明与植物耐铝有关^[44]。柠檬酸盐的释放也同样受到来自 MATE 家族中不同的转运蛋白调节^[45],Furukawa 等从大麦中克隆到了 1 个 MATE 家族的基因 *HvAACT1*,发现在该基因编码的铝激活的柠檬酸转运蛋白主要在耐铝大麦植株根细胞中连续表达,该研究指出 *HvAACT1* 基因与大麦的耐铝性有关^[46]。后来相继在拟南芥^[47]、玉米^[48]、小麦^[49]、赤小豆^[50]、水稻^[51] 的研究中揭示 MATE 家族基因的确与植物耐铝性有关。Han 等从水稻中分离出 1 个基因 *OsCS1*,通过序列分析发现该基因编码线粒体柠檬酸的合成,在转基因烟草中表达该基因后能够增加柠檬酸的释放以及显著提高烟草的耐铝性,这表明 *OsCS1* 基因可以提高植物的耐铝性^[52]。Liu 等研究了拟南芥中编码铝激活的柠檬酸转运蛋白的 *AtMATE* 基因和编码铝激活的苹果酸转运蛋白的 *AtALMT1* 基因在植物耐铝过程中的相互作用,发现 *AtMATE* 基因和 *AtALMT1* 基因的表达是 2 个独立的过程,这表明这 2 个转运系统在耐铝过程中是不受对方影响的,他们还发现 *AtMATE* 介导的柠檬酸转运过程和 *AtALMT1* 介导的苹果酸转运过程都是由拟南芥在酸性条件下编码锌指蛋白的 *STOPI* 基因控制的^[47]。

Huang 等在研究水稻耐铝性时发现水稻中的 2 个基因 *STAR1* 和 *STAR2*,这 2 个基因分别编码 ATP 结合区转运蛋白(ABC 转运蛋白)的核苷酸结合区和跨膜区,具有 ABC 转运蛋白的功能,该研究指出 ABC 转运蛋白可以转运 UDP-葡萄糖,水稻很可能就是通过 ABC 蛋白对细胞壁修饰来耐铝毒害的^[53]。Larsen 等在研究拟南芥时发现了 *ALSI* 基因与耐铝性的关系,该基因可以编码 ABC 转运蛋白,缺乏该基因的突变株与野生型相比根被抑制的程度明显增强,同时 GUS 染色也发现该基因主要位于根尖和植物的液泡,进一步将该基因与 GFP 相连,结果显示荧光信号主要积累在根细胞的液泡膜上,这表明该基因与细胞内部的一个耐铝机制:通过将 Al^{3+} 螯合后将其区隔化有关。但是该转运蛋白参与铝区隔化的过程并不是很清楚^[54]。最近 Yamaji 等报道了 1 个 C_2H_2 型的锌指转录因子 ART1,可以调控水稻耐铝基因 *STAR1* 和 *STAR2* 以及其他物种中与之同源的耐铝基因的表达。这些下游的基因中有 1 个与拟南芥 *ALSI* 同源的基因 *OsALSI*^[55],Huang 等研究也指出拟南芥 *ALSI* 受到 ART1 的调节^[56]。水稻中 Nramp 转运蛋白 1(Nrat1)也被证明与耐铝性相关,Nrat1 属于 Nramp 家族,是一个位于根尖细胞质膜上能够转运 Al^{3+} 的转运蛋白,它可以将进入细胞内的 Al^{3+} 隔离于液泡中^[57]。后续的研究也证明在水稻中 Nrat1 可以通过减少根细胞壁结合铝离子,并将 Al^{3+} 转运到液泡中,以降低铝毒的水平^[58]。受到 ART1 转录因子调节的基因还有 *OsFRDL4*、*OsCDT3*、*OsMGT1* 等,且都与植物耐铝毒有关^[59]。

最近 Arenhart 等通过全基因组分析水稻 ASR5 调控的耐铝基因指出 ASR5 可以作用于靶标基因的启动子来调控相关耐铝基因的表达,这其中就包括水稻中耐铝的 *STAR* 基因,这说明 ASR5 作为一个转录因子对于水稻耐铝相关基因的表达是必需的^[60]。

近年来蛋白质组学的研究也为植物耐铝机制的阐明提供

了有力的工具,Yang 等通过蛋白质组学的方法研究了 1 个耐铝的水稻品种 XN1,运用双向电泳技术和质谱技术分离出了 17 个与耐铝有关的蛋白质,这些蛋白质主要与抗氧化、解毒以及信号转导有关^[61]。Wang 等通过蛋白质组学、生物信息学以及 qPCR 等方法分析了水稻根尖经 Al^{3+} 处理后蛋白质的表达情况,发现糖异生是水稻耐铝的一个重要的调节过程^[62]。虽然目前对于这些分离出的蛋白质的具体作用还不是很清楚,但是通过蛋白质组学的方法能够更加深入地研究植物的耐铝机制。

通过以上的研究可以看出,植物的耐铝性是受到多个基因控制的(表 1),所以运用基因工程等手段来培育耐铝毒植物时应该将多个耐铝基因转入植物中,以增强植物耐铝的能力。

表 1 部分耐铝基因和调控这些基因表达的转录因子以及耐铝的方式

转录因子	耐铝基因	耐铝的方式
STOP1	<i>ALMT</i>	介导苹果酸的转运
	<i>MATE</i>	介导柠檬酸的转运
ART1	<i>STAR1</i> 、 <i>STAR2</i>	转运 UDP-葡萄糖,修饰细胞壁
	<i>OsFRDL4</i>	介导柠檬酸的分泌
	<i>OsCDT3</i>	编码富含半胱氨酸的多肽与 Al^{3+} 结合,阻止其进入细胞
	<i>OsMGT1</i>	为 Mg^{2+} 转运蛋白,增强细胞对 Mg^{2+} 的摄取,以减轻细胞内铝毒
ASR5	<i>Nrat1</i>	转运 Al^{3+} ,与 Al^{3+} 区隔于液泡有关
	<i>OsALSI</i>	介导 Al^{3+} 区隔于液泡中
	<i>STAR1</i>	保护细胞免受铝的毒害

3 研究展望

综上所述,我们了解到植物耐受铝胁迫是一个多层次、多途径、多基因控制的过程,虽然国内外的研究在植物耐铝方面已经取得一些成就,如发现了植物耐铝机制的外部途径与内部途径以及与此相关的一些基因等,但是还是有很多问题亟待解决。今后的研究方向应该主要集中在以下几个方面,以期阐明植物耐受铝毒的机制。

第一,尽管有机酸的分泌已经被证明与植物耐铝相关,但是在铝胁迫下,有机酸在细胞内的具体代谢过程还不是很清楚,在 TCA 循环中,哪些物质或酶的改变使得有机酸分泌增多,也需要进一步探究。

第二,近年来的研究指出抗氧化酶及植物激素等也在植物耐铝过程中发挥重要的作用,那么对于这些与耐铝相关的代谢过程和信号转导过程之间是否存在联系,也将是下一步研究的热点。

第三,目前已经发现了很多与耐铝相关的基因。如在 ALMT1、MATE、ABC 转运蛋白等家族中都发现了耐铝的相关基因,也发现了调控耐铝基因表达的相关调控因子,这些基因参与调控有机酸的分泌、细胞壁修饰、液泡区隔化等过程。下一步应该集中在转录组水平或蛋白质水平来发掘更多与耐铝相关的基因,同时研究抗氧化酶基因的表达也将提高植物耐受铝毒的能力。

第四,转录因子对相关耐铝基因的调控也应受到重视,将

有助于了解植物耐铝的整个分子网络,能从根本上阐明植物耐铝的机制。

参考文献:

- [1] 李交昆,唐璐璐. 植物抗铝分子机制研究进展[J]. 生命科学, 2013, 25(6): 588 – 593.
- [2] 黄邦全,白景华,薛小桥. 植物铝毒害及遗传育种研究进展[J]. 植物学通报, 2001, 18(4): 385 – 395.
- [3] 潘小东. 紫花苜蓿耐铝毒突变体筛选的研究[D]. 重庆:西南农业大学, 2005: 1 – 2.
- [4] 雷宏军,朱端卫,刘鑫,等. 施用石灰对酸性土壤上蚕豆生长的影响[J]. 华中农业大学学报, 2003, 22(1): 35 – 39.
- [5] Ryan P R, Dito maso J M, Kochian L V. Aluminum toxicity in roots; an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap[J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(2): 437 – 446.
- [6] Yin L, Wang S, Eltayeb A E, et al. Overexpression of dehydroascorbate reductase, but not monodehydroascorbate reductase, confers tolerance to aluminum stress in transgenic tobacco[J]. Planta, 2010, 231(3): 609 – 621.
- [7] Yamamoto Y, Kobayashi Y, Devi S R, et al. Oxidative stress triggered by aluminum in plant roots[J]. Plant and Soil, 2003, 255(1): 239 – 243.
- [8] Jones D L, Blancaflor E B, Kochian L V, et al. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots[J]. Plant Cell and Environment, 2006, 29(7): 1309 – 1318.
- [9] Yamamoto Y, Kobayashi Y, Devi S R, et al. Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells[J]. Plant Physiology, 2002, 128(1): 63 – 72.
- [10] Sivaguru M, Horst W J. The distal part of the transition zone is the most aluminum – sensitive apical root zone of maize[J]. Plant Physiology, 1998, 116(1): 155 – 163.
- [11] Brunner I, Sperisen C. Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4(1): 172.
- [12] 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[J]. Plant Physiology, 1993, 103(3): 685 – 693.
- [13] Pellet D M, Grunes D L, Kochian L V. Organic acid exudation as an aluminum – tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.) [J]. Planta, 1995, 196(4): 788 – 795.
- [14] Shen H, He L F, Sasaki T, et al. Citrate secretion coupled with the modulation of soybean root tip under aluminum stress. Up – regulation of transcription, translation, and threonine – oriented phosphorylation of plasma membrane H^+ – ATPase[J]. Plant Physiology, 2005, 138(1): 287 – 296.
- [15] Li X F, Zuo F H, Ling G Z, et al. Secretion of citrate from roots in response to aluminum and low phosphorus stresses in *Stylosanthes* [J]. Plant and Soil, 2009, 325(1): 219 – 229.
- [16] Zheng S J, Ma J F, Matsumoto H. High aluminum resistance in buckwheat; Al – induced special secretion of oxalic acid from root tips[J]. Plant Physiology, 1998, 117(3): 745 – 751.
- [17] Yang J L, Zheng S J, He Y F, et al. Aluminum resistance requires resistance to acid stress; a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(414): 1197 – 1203.
- [18] Sasaki T, Ymamoto Y, Ezaki B, et al. A wheat gene encoding an aluminum – activated malate transporter [J]. The Plant Journal, 2004, 37(5): 645 – 653.
- [19] Tian Q Y, Zhang X X, Ramesh S A, et al. Ethylene negatively regulates aluminium – induced malate efflux from wheat roots and tobacco cells transformed with *TaALMT1* [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(9): 2415 – 2426.
- [20] Horst W J, Wagner A, Marschner H. Mucilage protects root meristems from aluminium injury [J]. Z Pflanzenphysiol, 1982, 105: 435 – 444.
- [21] Watanabe T, Misawa S, Hiradate S, et al. Root mucilage enhances aluminum accumulation in *Melastoma malabathricum*, an aluminum accumulator[J]. Plant Signaling & Behavior, 2008, 3(8): 603 – 605.
- [22] Silva G E A, Ramos F T, Faria A P, et al. Seeds' physicochemical traits and mucilage protection against aluminum effect during germination and root elongation as important factors in a biofuel seed crop (*Ricinus communis*) [J]. Environmental Science & Pollution Research, 2014, 21(19): 11572 – 11579.
- [23] Degenhardt J, Larsen 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[J]. Plant Physiology, 1998(1), 117: 19 – 27.
- [24] Pellet D M, Papernik L A, Jones D L, et al. Involvement of multiple aluminium exclusion mechanisms in aluminium tolerance in wheat [J]. Plant and Soil, 1997, 192(1): 63 – 68.
- [25] Horst W J, Wang Y X, Eticha D. The role of the root apoplast in aluminium – induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review[J]. Annals of Botany, 2010, 106(1): 185 – 197.
- [26] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell – wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum – induced growth inhibition[J]. Physiologia Plantarum, 2001, 112(3): 353 – 358.
- [27] Eticha D, Stass A, Horst W J, et al. Cell – wall pectin and its degree of methylation in the maize root – apex: significance for genotypic differences in aluminium resistance[J]. Plant Cell Environment, 2005, 28(11): 1410 – 1420.
- [28] Yang J L, Li Y Y, Zhang Y J, et al. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex[J]. Plant Physiology, 2008, 146(2): 602 – 611.
- [29] Rangel A F, Rao I M, Horst W J. Intracellular distribution and binding state of aluminium in root apices of two common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes in relation to Al toxicity [J]. Physiologia Plantarum, 2009, 135(2): 162 – 173.
- [30] Zhang Z Y, Wang H H, Wang X M, et al. Nitric oxide enhances aluminum tolerance by affecting cell wall polysaccharides in rice roots [J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(9): 1701 – 1711.
- [31] Maejima E, Watanabe T, Osaki M, et al. Phosphorus deficiency enhances aluminum tolerance of rice (*Oryza sativa*) by changing the physicochemical characteristics of root plasma membranes and cell walls[J]. Journal of Plant Physiology, 2014, 171(2): 9 – 15.
- [32] Maejima E, Watanabe T. Proportion of phospholipids in the plasma membrane is an important factor in Al tolerance[J]. Plant Signaling

- & Behavior, 2014, 9(7).
- [33] Wagatsuma T, Khan M S, Watanabe T, et al. Higher sterol content regulated by *CYP51* with concomitant lower phospholipid contents in membranes is a common strategy for aluminium tolerance in several plant species[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(3): 907–918.
 - [34] Morita A, Yanagisawa O, Maeda S, et al. Mechanism for the detoxification of aluminum in roots of tea plant (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) [J]. Phytochemistry, 2008, 69(1): 147–153.
 - [35] Watanabe T, Osaki M. Influence of aluminum and phosphorus on growth and xylem sap composition in *Melastoma malabathricum* L. [J]. Plant and Soil, 2001, 237(1): 63–70.
 - [36] Jansen S, Broadley M R, Robbrecht E, et al. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms; a review of its phylogenetic significance [J]. The Botanical Review, 2002, 68(2): 235–269.
 - [37] Ma J F, Ryan P R, Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(6): 273–278.
 - [38] Blancheteau C I, Rengel Z, Alberdi M, et al. Molecular and physiological strategies to increase aluminum resistance in plants [J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(3): 2069–2079.
 - [39] Sharma P, Dubey R S. Involvement of oxidative stress and role of antioxidant defense system in growing rice seedlings exposed to toxic concentrations of aluminum[J]. Plant Cell Reports, 2007, 26(11): 2027–2038.
 - [40] Dai H, Cao F, Chen X, et al. Comparative proteomic analysis of aluminum tolerance in tibetan wild and cultivated barleys[J]. PLoS One, 2013, 8(5): e63428.
 - [41] He H, He L, Gu M. Interactions between nitric oxide and plant hormones in aluminum tolerance [J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(4): 469–471.
 - [42] Hoekenga O A, Maron L G, Pineros M, et al. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(25): 9738–9743.
 - [43] Ligaba A, Katsuhara M, Ryan P R, et al. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells[J]. Plant Physiology, 2006, 142(3): 1294–1303.
 - [44] Fontecha G, Silva-Navas J, Benito C, et al. Candidate gene identification of an aluminum-activated organic acid transporter gene at the *Alt4* locus for aluminum tolerance in rye (*Secale cereale* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 114(2): 249–260.
 - [45] Zhou G F, Pereira J P, Delhaize E, et al. Enhancing the aluminum tolerance of barley by expressing the citrate transporter genes *Sb-MATE* and *FRD3* [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(9): 2381–2390.
 - [46] Furukawa J, Yamaji N, Wang H, et al. An aluminum-activated citrate transporter in barley[J]. Plant Cell Physiology, 2007, 48(8): 1081–1091.
 - [47] Liu J, Magalhaes J V, Shaff J, et al. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance [J]. The Plant Journal, 2009, 57(3): 389–399.
 - [48] Matonyei T K, Cheprot R K, Liu J, et al. Physiological and molecular analysis of aluminum tolerance in selected Kenyan maize lines [J]. Plant and Soil, 2014, 377(1/2): 357–367.
 - [49] Tovkach A, Ryan P R, Richardson A E, et al. Transposon-mediated alteration of *TaMATE1B* expression in wheat confers constitutive citrate efflux from root apices [J]. Plant Physiology, 2013, 161(2): 880–892.
 - [50] Yang X Y, Yang J L, Zhou Y, et al. A *de novo* synthesis citrate transporter, *Vigna umbellata* multidrug and toxic compound extrusion, implicates in Al-activated citrate efflux in rice bean (*Vigna umbellata*) root apex [J]. Plant Cell and Environment, 2011, 34(2): 2138–2148.
 - [51] Yokosho K, Yamaji N, Ma J F, et al. An Al-inducible *MATE* gene is involved in external detoxification of Al in rice [J]. The Plant Journal, 2011, 68(6): 1061–1069.
 - [52] Han Y Y, Zhang W Z, Zhang B L, et al. One novel mitochondrial citrate synthase from *Oryza sativa* L. can enhance aluminum tolerance in transgenic tobacco [J]. Molecular Biotechnology, 2009, 42(3): 299–305.
 - [53] Huang C F, Yamaji N, Mitani N, et al. A bacterial-type ABC transporter is involved in aluminum tolerance in rice [J]. Plant Cell, 2009, 21(2): 655–667.
 - [54] Larsen P B, Cancel J, Rounds M, et al. *Arabidopsis ALS1* encodes a root tip and stele localized half type ABC transporter required for root growth in an aluminum toxic environment [J]. Planta, 2007, 225(6): 1447–1458.
 - [55] Yamaji N, Huang C F, Nagao S, et al. A zinc finger transcription factor ART1 regulates multiple genes implicated in aluminum tolerance in rice [J]. Plant Cell, 2009, 21(10): 3339–3349.
 - [56] Huang C F, Yamaji N, Chen Z, et al. A tonoplast-localized half-size ABC transporter is required for internal detoxification of aluminum in rice [J]. The Plant Journal, 2012, 69(5): 857–867.
 - [57] Xia J X, Yamaji N, Kasai T, et al. Plasma membrane-localized transporter for aluminum in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(43): 18381–18385.
 - [58] Li J Y, Liu J P, Dong D K, et al. Natural variation underlies alterations in Nramp aluminum transporter (*NRAT1*) expression and function that play a key role in rice aluminum tolerance [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(17): 6503–6508.
 - [59] Ma J F, Chen Z C, Shen R F. Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants [J]. Plant and Soil, 2014, 381(1): 1–12.
 - [60] Arenhart R A, Bai Y, de Oliveira L F. New insights into aluminum tolerance in rice: the ASR5 protein binds the STAR1 promoter and other aluminum-responsive genes [J]. Molecular plant, 2014, 7(4): 709–721.
 - [61] Yang Q S, Wang Y Q, Zhang J J, et al. Identification of aluminum responsive proteins in rice roots by a proteomic approach: cysteine synthase a key player in Al response [J]. Proteomics, 2007, 7: 737–749.
 - [62] Wang Z Q, Xu X Y, Gong Q Q, et al. Root proteome of rice studied by iTRAQ provides integrated insight into aluminum stress tolerance mechanisms in plants [J]. Journal of Proteomics, 2014, 98: 189–205.