

生物措施缓解酸性土壤铝毒害研究进展

魏世清^{1,2}, 张磊^{1*}, 李艳宾¹, 张琴¹, 张超¹

(1 西南大学资源环境学院, 重庆 400715; 2 广西林业科学研究院, 南宁 530001)

摘要: 酸性土壤在世界上广泛存在, Al 毒是酸性土壤限制作物生长和产量的主要限制因子之一。本文概述了酸性土壤 Al 毒害问题以及作物的耐 Al 机制, 总结了遗传改良植物的耐 Al 性、向土壤或植物根际接种外生菌根真菌和其他耐 Al 微生物以缓解酸性土壤 Al 毒害的研究进展。以上措施在酸性土壤中的生态系统恢复具有应用前景。

关键词: 酸性土壤; 铝毒; 生物措施; 耐铝微生物

中图分类号: S156.6

全世界酸性土壤 39.5 亿 hm^2 , 其中可耕种面积为 1.79 亿 hm^2 , 主要分布在热带、亚热带及温带地区, 尤其是发展中国家^[1]。我国酸性土壤遍及南方 15 个省区, 总面积为 2030 万 hm^2 , 约占全国土地面积的 21%, 其中大部分土壤的酸度在 pH 4.0~6.3 之间, 且多分布在适宜发展畜牧业的低山丘陵地带^[2]。酸性 N 肥的大量施用, 以及酸雨的冲刷淋蚀作用, 正加速着土壤的酸化过程。Al 毒是酸性土壤限制作物生长和产量的主要限制因子之一, 世界粮食作物的产量, 特别是谷类作物, 严重地受到 Al 毒的影响。因此, 酸性土壤 Al 毒害问题亟待解决。

Al 对植物毒害和植物的耐 Al 机制备受国内外学者关注, 从基因工程角度筛选和培育耐 Al 品种已经成为研究热点。接种外生菌根真菌和分离耐 Al 微生物, 对于吸收酸性土壤中 Al 毒, 促进植物生长同样具有不可低估的价值, 但目前这方面研究甚少。本文概述了 Al 胁迫下植物的耐 Al 机制, 总结了近年来用生物措施提高植物在酸性土壤上的生长能力的研究进展, 旨在为农业生产上如何降低酸性土壤地区 Al 对植物的毒害提供理论依据。

1 铝毒对植物的危害及其耐铝机制

在植物新陈代谢中 Al 不是营养元素, 属于非必需金属。当土壤 pH>5 时, 可交换性 Al 和可溶性 Al 含量可忽略不计, 对植物生长不产生危害; 一旦 pH 下降, 其含量呈指数增长, 将对植物产生毒害作用, 抑制植物生长^[3]。

在酸性土壤中, 主要是强酸性 (pH \leq 4.5) 单核 Al 对植物产生的毒害作用。植物发生 Al 中毒的主要表现是根系的伸长受到抑制, 抑制部位为根顶端 (包括根冠、分裂组织和根伸长区)^[4]。早期的研究认为, Al 抑制根系伸长的原因是由于抑制细胞分裂造成的^[5], 但目前认为 Al 抑制根细胞的扩展和伸长是根系伸长迅速受到抑制的主要原因^[6], 而植物根尖细胞的扩展和伸长与细胞壁的成分、伸展性等有关^[7]。

Al³⁺ 在双层脂质层基本是呈不溶状态的, 质膜成为 Al³⁺ 进入细胞的主要障碍^[4], 目前, 内、外部解毒机理已被阐述^[8], 主要区别在于其解毒的位点不同。在 Al 胁迫下, 植物根系分泌有机酸被认为是植物重要的耐 Al 机制之一^[9-10]: 有机酸分泌到根际或根系质外体空间与 Al 发生螯合, 可减少 Al 进入细胞的量, 降低 Al 对植物的毒性。Pellet 等^[11]研究结果表明, Al 激发有机酸释放的部位集中在距离根尖 10 mm 处。根尖布满 Al 激活的阴离子通道, 膜上运输通道主要调节有机酸的分泌^[12-13]。然而, 最近研究表明: Al 诱导柠檬酸分泌不是在根尖, 而是由根部皮层细胞产生, 并且 Al 信号在有机酸释放中未发挥显著作用^[14]。大量研究证明, Al 胁迫下有机酸的分泌对缓解 Al 毒害起到了一定作用, 如小麦的苹果酸释放^[15]、小黑麦 (*Triticale* ssp) 柠檬酸和苹果酸释放^[16]、大豆 (*Glycine max*) 柠檬酸的分泌^[17]。相关研究报道指出, 植物品种间有机酸的分泌与耐 Al 能力并不呈正相关^[18], 所以 Al 诱导有机酸的分泌并不是植物唯一解 Al 毒机制。

①基金项目: 国家“973”基金项目 (001CB108905) 资助。

* 通讯作者 (echo@swau.cq.cn)

作者简介: 魏世清 (1980—), 女, 四川成都人, 硕士研究生, 主要从事微生物与植物营养研究。E-mail: weishiqing2001@163.com

2 酸性土壤铝毒的生物缓解措施

土壤中的 Al 质酸化是一个不可逆的过程^[19], 交换性 Al 的提高则需要一个土壤前期酸化过程 (土壤 pH 一般要降至 5 以下) 和积累过程 (Al 在植物根系生物富集过程)^[20]。目前, 国内研究比较多的是用化学方法缓解酸性土壤中 Al 毒。比较有效的方法有两种, 一种方法是在 Al 毒土壤中增施 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^{+} 等阳离子^[21-22], 通过增加土壤中其他阳离子的浓度来减少土壤中 Al^{3+} 的活度, 达到消除或缓解 Al^{3+} 毒性的目的; 另一种方法是在酸性 Al 毒土壤中施用 SO_4^{2-} 、 F^{-} 、 PO_4^{3-} 、有机酸、下水道碱性污泥等^[23-25], 通过与 Al^{3+} 发生配位反应, 生成毒性很小或没有毒性的螯合物。随着基因工程技术的发展成熟, 当前作物的遗传改良已经成为研究热点, 培育和筛选耐 Al 能力强的作物品种正如火如荼地开展; 从酸性 Al 毒土壤中分离耐 Al 微生物, 通过耐酸 Al 微生物对酸性土壤活性 Al 的吸收、吸附及其分泌物对 Al^{3+} 的螯合作用, 减少对环境的污染, 保持生态平衡。

2.1 植物耐 Al 性的遗传改良

土壤溶液中 Al 毒害的临界浓度取决于 pH 值、土壤中的营养情况及植物的基因型^[26], 其中植物的基因型相对较易改变, 选择和培育耐 Al 性较强的植物基因型, 是一项值得关注的研究。

Al 的耐受能力是一个可诱导的过程^[27], 这表明存在某种基因或蛋白对植物耐 Al 能力起着关键的作用。现阶段已经在很多植物体内发现 Al 胁迫诱导基因, 在拟南芥中分离到了拟南芥过氧化酶基因 (Atpox)、拟南芥谷胱甘肽 S 转移酶基因 (AtGST) 和 pEARLII5, 表明 Al 毒与氧化胁迫存在一定的相关性^[28]。Cruz-Ortega 等^[29]分离到了在 Al 胁迫下编码 β -1,3-葡聚糖酶的 cDNA, 表明在 Al 胁迫下会启动相关防御基因进行调节。在蔗糖属杂交品种 cvN19 中发现了 Al 胁迫诱导基因和丝氨酸/苏氨酸激酶、RAS 相关蛋白及 GTP 结合蛋白具有同源性, 这些基因主要在生物体信号调节过程中直接或间接发挥作用, 在 Al 胁迫下这个信号系统同样被涉及^[30]。将柠檬酸合成酶基因, 由 CaMV35S 启动子控制转移到烟草和番木瓜, 获得的转基因材料柠檬酸分泌增加 4 倍, 明显提高了植物的耐 Al 性^[31]。但在转基因烟草和番木瓜中检测柠檬酸分泌并没有增加, 植株对 Al 的耐受能力也没有提高^[32], 在转基因苜蓿中也得到了类似结果。从拟南芥突变株 als3-1 中分离出 ALS3, 可以编码 ABC 运输蛋白, 研究发现 ALS3 主要分布于细胞质膜内, 所编码的 ABC 运输蛋白可以重新分配 Al 在植物各器官的积累量, 减少 Al 敏感部

位 Al 的积累量, 从而降低 Al 毒对植物的危害^[33]。

不同作物和微生物耐 Al 基因的发现及克隆成为当前的研究热点。Miller 等^[34]认为, 与豆科植物其他部位相比, 根瘤中苹果酸脱氢 (malate dehydrogenase, MDH) 基因和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) 基因的表达要高出 5 ~ 15 倍, 这些非光合作用异构物对分泌大量苹果酸的过程起着关键作用, 在促进植物 N 固定和积累中发挥积极作用^[35]。Tesfaye 等^[36]导入从苜蓿根瘤中分离的 MDH 基因 (neMDH) 和 PEPC 基因到苜蓿体内, 发现转基因苜蓿 MDH 活性提高, 柠檬酸、草酸、苹果酸和琥珀酸分泌量增加, 超量表达 PEPC 基因, 根尖有机酸分泌的增加, 说明 neMDH 基因的导入可以提高转基因苜蓿的耐 Al 性。

2.2 外生菌根缓解 Al 毒

许多森林树种根际都会生长繁殖外生菌根真菌 (ectomycorrhizal fungi, ECM), ECM 在根表面形成菌套或菌鞘, 并在植物根冠皮层细胞间隙形成哈蒂氏网, 同时有大量的菌丝体向周围土壤伸展, 扩大寄主植物根的吸收面积。ECM 的 C 源由寄主植物光合作用合成, 同时通过菌丝吸收 N、P, 转运给植物各个部分, 促进植物对营养元素的吸收, 提高植物的抗逆性^[37]。植物生长及其对 Ca、Mg 营养元素的吸收常常受到 Al 毒的影响, ECM 能调节植物根尖对 Ca、Mg 的吸收, Ca、Mg 吸收增加, 可能会提高 Al 从根冠皮层细胞排出的几率, 进而缓解 Al 毒对植物的危害^[38]; ECM 细胞壁对 Al 的吸附或者液泡内物质对 Al 的螯合会减少 Al 进入植物根部皮层细胞^[39]; ECM 还可能通过分泌的小分子有机酸复合物对 Al 进行螯合, 将接种 ECM 的欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 幼苗在无菌条件下培养, 检测到幼苗根际分泌的苹果酸要比未接种的多^[40], 印证了此种观点。对云杉 (*Picea abies*) 幼苗进行水培试验时, 结果发现接种外生真菌 (*Hebeloma crustuliniforme*) 的云杉地上部生物量增加, 而未接种的云杉在 Al 浓度为 500 $\mu\text{mol/L}$ 时地上部生物量明显下降^[41]。目前不少学者研究外生菌根是否具有缓解 Al 毒的能力, 但报道的结果却不尽相同, 产生这些差异的可能性在于菌种的生物学特性和生态学特性上的差异, 各自感染的寄主植物的差异以及生长环境的差异等。因此选择优良的菌株和相应的寄主植物构建高效抗酸 Al 体系至关重要。

2.3 其他耐酸 Al 微生物的应用研究

在分子水平上研究植物耐 Al 能力, 特别是对 Al 诱导基因的克隆已有不少报道^[31-32], 而对抗 Al 微生物

的耐 Al 机制却阐述甚少。土壤微生物与植物的根系形成一个稳定的动态系统, 在这个系统中它们之间相互作用、相互影响^[42]。如果在酸性土壤中筛选到抗酸 Al 微生物, 借助抗酸 Al 微生物对土壤活性 Al 的吸收、吸附及其分泌物对 Al³⁺ 的螯合作用, 植物和土壤耐 Al 微生物可以达到互利的效果。

目前不少学者已经开始重视微生物对酸性土壤 Al 毒的缓解效应。日本学者 Konishi 等^[43]经过研究, 在强酸性土壤中分离了耐酸 Al 细菌 ST-3991, 将其在 pH 3.4 和 100 mg/L Al 浓度条件下培养 5 天, 可使 pH 由 3.4 提高到 4.4, Al 浓度减少至原来的 50%, 为酸性土壤改良带来了新的希望。梁月荣等^[44]也从茶树根际土壤分离到了抗酸 Al 真菌 ALF-1(*Neurospora* sp.), Al 对其生长发育具有促进作用。蛋白质电泳结果表明, ALF-1 的抗酸 Al 能力并非 Al 诱导而获得的, 而是遗传固有的。ALF-1 主要通过对 Al³⁺ 的吸附、吸收及其分泌物对 Al³⁺ 的沉淀作用而起到降低酸度和活性 Al 的作用^[45]。将 ALF-1 进行酸 Al 诱导培养, 对其抗酸 Al 基因核心片段进行克隆和序列分析, 获得 359 bp 的可读片段。最大开放阅读框为 260 bp, 位于第 100~359 bp 之间, 编码 86 个氨基酸残基, 该片段与拟南芥的耐酸 Al 基因序列同源率为 50%^[46]。

真菌经紫外线照射可能获得耐 Al 的突变菌株。研究发现, *Penicillium chrysogenum* IFO4626 紫外诱变的突变耐 Al 菌株体内 *PCALR5*、*PCALR8*、*PCALR28*、*PCALR46*、*PCALR53*、*PCALR64*、*PCALR70*、*PCALR76* 的 mRNA 水平显著提高, 其中 *PCALR5*、*PCALR46*、*PCALR53* 含有相同的核苷酸序列。在 750 μmol/L Al 浓度下, *PCALR8*、*PCALR53*、*PCALR64*、*PCALR70* 的 mRNA 水平分别提高 2.9、4.9、2.6、2.3 倍, 而 *PCALR28*、*PCALR76* 的 mRNA 水平与无 Al 胁迫的情况是一致的。结果表明在 Al 胁迫下, 启动子和启动子相关因子能明显改变以增进上述 6 个基因的表达, 特别是增进 *PCALR28*、*PCALR53*、*PCALR64*、*PCALR70* 的表达^[47]。据报道, 植物和酵母菌在低温、高盐、高温等环境胁迫下编码糖分解和酒精发酵相关酶的 mRNA 水平会有所提高^[48], IFO4626 受 Al 胁迫后反应与前者是相似的。在 IFO4626 的耐 Al 细胞中 *PCALR64*、*PCALR76* 编码的烯醇酶和葡糖淀粉酶优先表达, 为 Al 胁迫下的细胞提供充足的能量以抵御 Al 毒害, 而 *PCALR70* 编码半胱氨酸代谢合成谷胱甘肽的关键性酶; 由 *PCALR28* 编码的 ADP/ATP 转换酶在环境胁迫中也会提供高效的能量。Shinjiro 等^[49]和 Fusako 等^[50]也先后从酸性土壤中分离和鉴定了一批耐酸 Al 毒害的细菌和真菌, 证明原核生物和真核生

物在耐 Al 机制上存在一定的相通性。

目前世界上不少地方大规模种植豆科植物, 土壤酸性和高 Al 含量导致其产量和品质大大降低。对于豆科植物来说, pH 和 Al³⁺ 是根瘤菌感染豆科根系时“酸敏感步骤”的主要影响因子, 对黄酮类物质活性和结瘤基因表达产生影响^[51-52]。Elizabeth 等^[53]从酸性土壤中分离到 6 株耐酸性三叶草根瘤菌, 将其接种到酸性土壤中进行 3 年的交叉行 (cross-row) 田间试验, 其中一株根瘤菌能在 pH 4.2 的低酸性土壤中正常繁殖, 并能显著提高三叶草的产量。从低酸高 Al 土壤中分离耐酸 Al 的根瘤菌, 与豆科植物形成高效固 N 体系, 对于解决酸性土壤上 Al 毒问题将开辟新的途径, 目前这方面国内外研究都甚少。

3 小结

解决酸性土壤上作物生长受 Al 毒危害问题, 对开发利用酸性土壤资源, 提高作物产量有十分重要的意义。当前关于酸性土壤 Al 毒害的研究很多, 但植物的耐 Al 机理现在还不确切, 而且多是国外学者的研究成果, 国内应加强这方面的研究。从可持续发展的角度出发, 对植物进行耐 Al 性遗传改良、接种可缓解 Al 毒的外生菌根真菌和开展其他耐 Al 微生物的应用研究等是目前缓解酸性土壤 Al 毒害研究热点。对植物抗 Al 能力的遗传改良的研究颇多, 转基因耐 Al 植物已经运用到实践, 但遗传稳定性有待加强。微生物具有种类多、繁殖快、适应性强等特点, 如果分离到更多的抗 Al 微生物品种, 对缓解酸性土壤 Al 毒具有重大意义, 这方面的研究可能会成为今后的研究热点。

参考文献:

- [1] Kochian LV. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1995, 46: 237-260
- [2] 熊毅, 李庆逵. 中国土壤. 北京: 科学出版, 1987: 39
- [3] Sierra J, Noël N, Dufour L, Ozier-Lafontaine H, Welcker C, Desfontaines L. Mineral nutrition and growth of tropical maize as affected by soil acidity. *Plant Soil*, 2003, 252: 215-226
- [4] Delhaize E, Ryan PR. Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.*, 1995, 107: 315-321
- [5] Clarkson DT. Aluminum tolerance in species within the genus *Agnostics*. *J.Ecol.*, 1966, 54: 167-178
- [6] Kochian LV, Hoekenga OA, Pineros MA. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanism of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. *Ann. Rev. Plant Bio1.*, 2004, 55: 459-493
- [7] Ma JF, Shen RF, Nagao S, Tanimoto E. Aluminum targets

- elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots. *Plant Cell Physiol.*, 2004, 45(5): 583-589
- [8] Taylor GJ. Current review of the aluminum stress response: The physiological basis of tolerance. *Curr. Top. Plant Biochem., Physiol.*, 1991,10: 57-93
- [9] Jorge RA, Arruda P. Aluminum-induced organic acids exudation by roots of an aluminum-tolerant tropic maize. *Phytochemistry*, 1997, 45: 675-681
- [10] Ligaba A, Shen H, Shibata K, Yamamoto Y, Tanakamaru S, Matsumoto H. The role of phosphorous in aluminum-induced citrate and malate exudation from rape (*Brassica napus*). *Physiol. Plant*, 2004, 120: 575-584
- [11] Pellet DM, Grunes DL, Kochian LV. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 1995, 196: 788-795
- [12] Kollmeier M, Dietrich P, Bauer CS, Horst WJ, Hedrich R. Aluminum activates a citrate-permeable anion channel in the aluminum-sensitive zone of the maize root apex: A comparison between aluminum-sensitive and an aluminum-resistant cultivar. *Plant Physiol.*, 2001, 126: 397-410
- [13] Zhang W, Ryan P, Tyerman SD. Malate-permeable channels and cation channels activated by aluminum in the apical cells of wheat roots. *Plant Physiol.*, 2001,125: 1459-1472
- [14] Pineros MA, Magalhaes JV, Alves VMC, Kochian LV. The physiology and biophysics of an aluminum tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize. *Plant Physiology*, 2002,129(3):1194-1207
- [15] Delhaize E, Craig S, Beaton CD, Bennet RJ, Jagadish VC, Randall PJ. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) Uptake and distribution of aluminum in root apices. *Plant Physiol.*, 1993, 103: 685-693
- [16] Ma JF, Taketa S, Yang ZM. Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 687-694
- [17] Yang ZM, Sivaguru M, Matsumoto H. Aluminum tolerance is achieved by exudation of citric acid from roots of soybean(*Glycina max*). *Physiol. Plant*, 2000, 110: 72-77
- [18] 黄鹤, 赵月春, 郭秀兰. 大豆在铝胁迫下分泌的柠檬酸与品种的耐铝性无关. *大豆科学*, 2003, 22(3): 218-222
- [19] 丁昌璞, 潘映华. 红壤对铝锰离子的吸附特征. IV. 铝锰交换钙钾离子的化学现象. *土壤学报*, 2005, 42(1): 65-69
- [20] 俞慎, 何振立, 陈国潮, 黄昌勇. 不同树龄茶树根层土壤化学特性及其对微生物区系和数量的影响. *土壤学报*, 2003, 40 (3): 433-439
- [21] 许信玲, 肖祥希, 谢一青, 林剑榕. 果园土壤酸化及铝毒矫治的研究. *土壤*, 2005, 37 (5): 541-544
- [22] Chen JX, Xuan JX. Effect of K and Al on growth and nutrient uptake of rice. *Pedosphere*, 1998, 8 (4): 305-310
- [23] 宗良纲, 马建锋, 徐晓炎, 曹尧东. 红壤施用不同有机酸铝毒效果的比较. *农业环境保护*, 2002, 21(4): 306-308
- [24] 张宏伟, 唐爱民, 陈港, 谢国辉, 高振忠. 腐植酸共聚物对赤红壤活性铝的影响. *华南农业大学学报*, 2003, 24 (2): 93-94
- [25] Luo YM, Christie P. Alleviation of soil acidity and aluminium phytotoxicity in acid soils by using alkaline-stabilised biosolids. *Pedosphere*, 2002,12(2): 188-188
- [26] 陈荣府, 沈仁芳. 水稻 (*Oryza sativa* L.) 铝毒害与耐性机制及铝毒害的缓解作用. *土壤*, 2004, 36 (5): 481-491
- [27] Magalhaes JV. Molecular genetic and physiological investigations of aluminum tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) (PhD thesis). New York: Cornell Univ., 2002:192
- [28] Richards KD, Schott EJ, Sharma YK, Davis KR, Gardner RC. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 1998, 116: 409-418
- [29] Cruz-Ortega R, Cushman JC, Ownby JD. cDNA clones encoding 1, 3-beta-glucanase and a fibrin-like cytoskeletal protein are induced by Al toxicity in wheat roots. *Plant Physiol.*, 1997, 114: 1453-1460
- [30] Watt DA. Aluminum-responsive genes in sugarcane: Identification and analysis of expression under oxidative stress. *J. Exp. Bot.*, 2003, 385: 1163-1174
- [31] De la Fuente JM, Ramírez-Rodríguez V, Cabrera-Ponce JL, Herrera-Estrella L. Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. *Science*, 1997, 276: 1566-1568
- [32] Delhaize E, Hebb DM, Ryan PP. Expression of a *Pseudomonas aeruginosa* citrate synthase gene in tobacco is not associated with either enhanced citrate accumulation or efflux. *Plant Physiol.*, 2001, 125: 2059-2067
- [33] Larsen PB, Geisler MJB, Jones CA, Williams KM, Cancel JD. ALS3 encodes a phloem-localized ABC transporter-like protein that is required for aluminum tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2005, 41(3): 353
- [34] Miller SS, Driscoll BT, Gregerson RG, Gantt JS, Vance CP. Alfalfa malate dehydrogenase (MDH): Molecular cloning and characterization of five different forms reveals a unique nodule-enhanced MDH. *Plant J.*, 1998, 15: 173-184
- [35] Vance CP. The molecular biology of N metabolism // Dennis DT, Turpin DH, Lefebvre DD, Layzell DB. *Plant Metabolism* (2ed). London: Longman Scientific, 1997: 449-477
- [36] Tesfaye M, Temple SJ, Allan DL, Vance CP, Samac DA. Overexpression of malate dehydrogenase in transgenic alfalfa enhances organic acid synthesis and confers tolerance to aluminum. *Plant Physiology*, 2001, 127:1836-1839
- [37] Chalot M, Javelle A, Blaudez D, Lambilliotte R, Cooke R, Sentenac H, Wipf D, Botton B. An update on nutrient transport

- processes in ectomycorrhizas. *Plant Soil*, 2002, 244: 165–175
- [38] Van Schöll L, Keltjens WG, Hoffland E, Van Breemen N. Effect of ectomycorrhizal colonization on the uptake Ca, Mg and Al by *Pinus sylvestris* under aluminum toxicity. *Forest Ecology and Management*, 2005, 215: 352–360
- [39] Schier GA, McQuattie CJ. Response of ectomycorrhizal and nonmycorrhizal *pitch pine* (*Pinus rigida*) seedling to nutrient supply and aluminum: Growth and mineral nutrition. *Can. J. Forest Res.*, 1996, 26: 2145–2152
- [40] Ahonen JU, Van Hees PAW, Lundstrom US, Finlay RD. Organic acids produced by mycorrhizal *pinus sylvestris* exposed to elevated aluminum and heavy metal concentrations. *New Phytol.*, 2000, 146: 557–567
- [41] Heim A, Brunner I, Frossard E, Lustera J. Aluminum effects on *Picea abies* at low solution concentrations. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67: 895
- [42] 吴建峰, 林先贵. 土壤微生物在促进植物生长方面的作用. *土壤*, 2003, 35(1): 18–21
- [43] Konishi S, Souta I, Takahashi JI. Isolation and characteristics of aluminum-tolerant bacterium. *Biosci. Biotech. Bio-chem.*, 1994, 58(11):1960–1963
- [44] 梁月荣, 陆建良, 刘祖生. 茶树根际土壤抗酸铝微生物的分离与初步分离. *茶叶科学*, 1999, 19 (2): 110–114
- [45] 梁月荣, 刘祖生. 茶树根际土壤抗酸 Al 真菌 ALF-1 (*Neurospora* sp.) 抗酸 Al 机理. *茶叶科学*, 1999, 19 (2): 119–124
- [46] 陆建良, 梁月荣, 吴颖, 黄福平. 茶树根际土壤真菌 ALF-1 (*Neurospora* sp.) 耐酸 Al 基因片段克隆. *茶叶科学*, 2004, 24 (1): 41–43
- [47] Sugimoto M, Saiki Y, Zhang DM, Kawai F. Cloning and characterization of preferentially expressed genes in an aluminum-tolerant mutant derived from *Penicillium chrysogenum* IFO4626. *FEMS Microbiology Letters*, 2004, 230: 137–142
- [48] Minhas D, Grover A. Transcript levels of genes encoding various glycolytic and fermentation enzymes change in response to abiotic stresses. *Plant Sci.*, 1999, 166: 41–51
- [49] Shinjiro K, Takashi K. Preparation of pH 3.0 agar plate, enumeration of acid-tolerant, and Al-resistant microorganisms in acid soils. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1996, 42: 165–173
- [50] Fusako K, Zhang DM, Manabu S. Isolation and characterization of acid-and Al-tolerant microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 2000, 189:143–147
- [51] Richardson AE. Effects of pH, Ca and Al on the exudation from clover seedlings of compounds that induce the expression of nodulation genes in *Rhizobium trifolii*. *Plant Physiol.*, 1988, 109: 37
- [52] Richardson AE. Expression of nodulation genes in *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* is affected by low pH or by Ca or Al ions. *Applied Environ. Microbiol.*, 1988, 54 (10):2541
- [53] Elizabeth LJ, O'Hara WGW, Howieson JG, Glenn AR. Identification of tolerance to soil acidity in inoculant strains of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32: 1393–1403

Advancements in the Study on Biological Means Mitigating Aluminum Toxicity in Acid Soils

WEI Shi-qing^{1,2} ZHANG Lei¹, LI Yan-bin¹, ZHANG Qin¹, ZHANG Chao¹

(1 College of Resource and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China;

2 Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530001, China)

Abstract: Acid soils extensively exist on the globe and aluminum toxicity is one of the main factors limiting crop growth therein. A review was presented to address aluminum toxicity to plants and mechanism of aluminum tolerance of plants, and summarized advancements in the study on biological means mitigating aluminum toxicity to plants in acid soils, such as genetic rebuilding of plants tolerance to aluminum toxicity, and inoculating of exotrophic mycorrhizal fungi or other aluminum-tolerant microorganisms into the soil or plants. The above-mentioned biological means will have bright prospects in application to remedying eco-environment of acid soils.

Key words: Acid soil, Aluminum toxicity, Biologic mitigation means, Aluminum-tolerant microorganisms