

铝毒胁迫下植物的响应机制^①

孙清斌^{1,2,3}, 沈仁芳^{1*}, 尹春芹^{1,2,3}, 赵学强¹

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008;

2 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3 黄石理工学院环境科学与工程学院, 湖北黄石 435003)

摘要: 铝(Al)毒胁迫会引起植物一系列的生理生化响应。本文针对 Al 毒胁迫下植物的不同响应机制展开了综述, 分别介绍了根系有机酸的分泌、根表黏胶物质、细胞壁成分的变化及 pH 和酚类物质的变化与抗 Al 性的关系, 尤其以细胞壁胼胝质的形成为重点给予了详细的论述。最后结合 Al 毒的研究现状, 为未来相关领域的研究提出了自己的一些看法。

关键词: 铝胁迫; 有机酸; 黏胶; 胼胝质; 响应

中图分类号: Q945; S155

酸性土壤上的 Al 毒问题是一个由来已久的问题, 它限制着农作物的产量和品质。在上世纪 20 年代, McLean 和 Gilbert^[1]就已经较为细致地研究了 Al 与 P 之间的关系以及 Al 毒产生的条件。近 20 年, 在 Al 的毒害形态、外观毒害症状及细胞响应、耐 Al 机制方面都有了较为深入的研究。国内外对于 Al 毒害的研究已有大量的报道, 基本上将植物在 Al 胁迫下的各种反应都诠释出来了, 除了有些生理现象存有争议外(事实上尚处于推理假设阶段), 在 Al 毒的研究深度上也尚存不足。本文鉴于前人关于 Al 毒方面的综述性报道较多^[2-9], 并结合研究现状, 探讨了 Al 毒害条件下植物的一些响应机制, 包括有机酸的分泌、根表黏胶物质的作用及细胞壁成分的变化, 并简单介绍了根际 pH 变化和酚类物质作用的研究进展, 其中以 Al 胁迫下对细胞壁成分变化影响给予详细论述, 为 Al 毒的进一步研究提出了建议, 以期从事 Al 毒研究的工作者提供一点借鉴之处。

1 铝胁迫下有机酸分泌情况

关于 Al 胁迫下有机酸分泌量增加的研究, 迄今为止是耐 Al 研究工作中最为成熟的一个部分, 它涉及了几乎所有作物不同品种间耐 Al 差别, 同时涉及了植物内外部解毒机制的问题。此方面的研究更是近 10 年研究的热点, 现归结以下几点:

(1) 许多作物不同品种间耐 Al 性差别与有机酸的分泌呈显著相关性^[10-13]。同时有机酸的分泌机制也被分为两种模式^[14]。

(2) 外加有机酸可以提高作物对 Al 毒的抗性^[15]。

(3) 与二或三羧基有机酸结合后的 Al 不能跨膜进入根细胞而被植物根部所吸收^[16]。

(4) Al 激发根系分泌有机酸的部位被定义在 Al 毒最初攻击的根冠部^[17]。

(5) 通常来讲, 尽管 La 系也能诱导少量的有机酸分泌, 但 Al 胁迫诱导有机酸的分泌被认为是专性的^[18]。

(6) 在转基因烟草、拟南芥和苜蓿上过量表达参与有机酸代谢的几种酶, Al 胁迫下可以诱导根部有机酸含量和分泌量的增加^[19-21]。

(7) 通过分离耐性小麦和玉米根部质外体, 已鉴定出 Al 激发苹果酸和柠檬酸在膜上转运的阴离子通道^[22]。

(8) 在具有双末端体的抗性小麦上缺失专性染色体臂将会导致苹果酸分泌的减少, 耐 Al 性也同时降低^[23]。

尽管有机酸的研究工作已取得一定的进展, 但尚存很多问题。如不同品种间分泌有机酸的差别是由于膜上的载体和膜渗透性不同, 还是有机酸代谢和分室化的作用, 抑或是两者共同作用的结果? 另外, 研究表明, 小麦分泌苹果酸被定位在离根尖 0.2 ~ 0.3 mm 处^[24], 通过玉米分段试验发现, 在整个 0 ~ 5 cm 都有有机酸分泌^[25], 高粱分泌有机酸部位距根顶端 3 cm^[26], 后两者的研究结果存在着分泌部位的差别是否与耐 Al 性有关系? 同时随着分子生物学的兴起, 近年来运用分子生物学手段研究 Al 毒也取得了喜人的成绩, Al 胁迫下许多相关基因表达的变化已有一定

①基金项目: 中科院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-002)和国家自然科学基金项目(30571114)资助。

* 通讯作者(rfshen@issas.ac.cn)

作者简介: 孙清斌(1977—), 男, 河南新乡人, 博士研究生, 主要从事植物营养与逆境生理研究。E-mail: qbsun@issas.ac.cn

的报道^[24,27]。目前已在很多植物上得到编码有机酸外排的 ALMT 基因,与 Al 的耐性相关性很好^[28-29]。Jurandir 等^[30]在高粱上运用定位克隆技术鉴定出编码 Al 胁迫下分泌柠檬酸载体的基因 (Alt_{SB}),此基因属于 MATE 家族;而且高粱上所鉴定出的基因尽管与小麦上所鉴定出的基因都是在 Al 胁迫下调节有机酸分泌的,但是却是两个完全独立的基因。另外, Furukawa 等^[31]在大麦上鉴定出编码柠檬酸载体同属于 MATE 家族的基因 HvAACT1,在烟草上过量表达此基因可以提高柠檬酸的分泌,并且此基因仅仅控制柠檬酸的分泌,并不控制苹果酸的分泌。Kobayashi 等^[32]在拟南芥上研究发现,Al 胁迫下根部苹果酸的分泌受 AtALMT1 专性调节。但这些基因中并不是真正针对 Al 胁迫下的专性表达,其他非生物或生物逆境条件也能诱导它们表达,而且有些基因在耐性品种和敏感性品种中都有表达^[33]。因此,有机酸的研究工作较真正人为控制基因表达,以提高作物在酸性土壤的抗性还是有一段很长的路程要走的。

2 铝胁迫下根表黏胶成分的变化

植物根分泌的并在根表沉积的凝胶状物质被认为是黏胶质^[34]。根尖是黏胶物质分泌的主要部位,土壤中的植物根表所附着的黏胶层厚度通常为几个微米,但是如果在水培条件下其厚度可达到 1 mm。研究表明,黏胶物质是由根冠外表层细胞的高尔基体合成的。黏胶主要成分是葡聚糖、多糖和多糖醛酸(果胶)^[35-36],这就表明黏胶的分泌和细胞壁代谢之间存在一定的相关性。以上划分只是粗略的描述,可进一步用水解方法划分,由于植物种类间存在差别,使得具体成分有所变化,但不外乎包括:阿拉伯糖、木糖、葡萄糖、半乳糖、甘露糖、海藻糖和糖醛酸,也会有少许果糖和蔗糖^[37-38],甚至还可以鉴定出反式阿魏酸和蛋白质^[39]。通常认为黏胶层的存在最主要有以下 3 个功能:①防止根部的干燥^[40];②减少根尖和土壤的摩擦力^[41];③增加根-土界面的接触面积,便于缺水条件下养分的吸收^[42]。

Al 从土壤进入植物根部首先必须通过根尖的黏胶层。而根尖被认为是 Al 作用的主要部位^[11,17,43],因而根系分泌的黏胶可能以某种方式影响 Al 对植物的毒害作用^[44]。黏胶物质的存在可以包裹相当数量的 Al, Horst 等^[34]明确提出,根表黏胶物质所吸附的 Al 占根尖总 Al 量的一半以上,而去除黏胶物质以后,根尖 Al 含量明显增加。可见黏胶物质能够明显缓解 Al 毒的危害^[45-47]。小麦根表的黏胶物质对 Al 的吸收包括两个过程,第一个过程是线性,在 5 min 内就可以结束,随后在 180 min 内逐渐处于一种平衡状态^[48]。

这就说明 Al 能够很快地被黏胶物质所吸附,从而减少其与代谢活性点结合,减轻毒害。研究发现,Al 胁迫条件下可以诱导根表黏胶层增厚^[49],同时也有研究表明,黏胶的这两个主要组分(组分 I, II)均具有和 Al 结合的能力,并且它们和 Al 可以形成难以分离的复合物,这些复合态的 Al 是黏胶中的 Al 存在的主要形态^[44]。当然黎晓峰等^[44]也指出,由于黏胶物质积累形成在根冠,距通常认为 Al 产生毒害的部位尚存有一定距离,从而认为黏胶物质可能起不到保护根尖的作用。同时又认为试验是在水培条件下进行的,而在土壤环境下黏胶物质是否真的如此也未下定论。因此,尽管从植物学角度或是上述讨论中,可能得出,根表细胞所释放的黏胶物质在保护根尖免受伤害方面充当重要角色,但是由于土壤环境条件的复杂性,对于黏胶物质在胁迫下起到何种作用以及作用多大并没有很深入的研究,因此,此领域的研究仍然需要通过采用更为先进的技术手段作更深入细致的工作,以探明黏胶的真正生理作用。

反过来 Al³⁺ 存在条件下也可能改变黏胶分泌的量或组成。然而令人遗憾的是,关于 Al 胁迫下黏胶物质组成(各种糖类)变化的研究尚未见报道。只有相当数量的关于 Al 胁迫下,根部细胞壁成分变化的报道^[50-52]。通常认为,Al 胁迫下根尖细胞壁羟基木聚糖、 β -葡聚糖和阿拉伯糖基木聚糖大幅度提高是 Al 胁迫下的反应,因为这些物质可以和木质素或纤维素结合,增加细胞壁的厚度和刚性^[53]。Al 胁迫下根表黏胶物质发生变化的情况需要进一步研究。

3 铝对细胞壁成分及特性的影响

细胞壁是团聚围绕在原生质膜上的半刚性结构物质,在植物生物学方面有重要作用^[54]。伴随着分子生物学的兴起,作为高等植物显著结构特点之一的细胞壁,越来越引起人们的关注,对其功能更加明确。除具有机械支撑作用之外,还参与一系列代谢活动,包括生长、分化、细胞识别及抗病抗逆等作用^[55]。同时由于细胞壁是植物细胞区域划分中质外体的主要组成部分,而质外体尽管体积上仅占 5% 或更小^[56],但在水分运输、营养吸收和激素调节方面有着至关重要的功能。同时,Al 存在具有改变质外体结构和功能的潜力,那么 Al 胁迫存在下,就必然改变植物水分和养分代谢。这一过程包括下列几步^[57-58]:①Al 被细胞壁上带有负电荷的基团所吸附;②Al 通过与膜上的蛋白质或脂类结合改变膜的特性;③Al 通过诱导胼胝质快速产生改变细胞壁组成。

高等植物的细胞膜上包含着葡聚糖合成酶系统,

即纤维素合成酶和胼胝质合成酶。正常情况下, 植物为了正常生长, 细胞膜上的纤维素酶系统是处于主导合成状态, 但是一旦细胞外界环境发生变化, 如伤害、生理逆境和病菌感染, 纤维素酶将会停止运行, 而胼胝质合成酶将会启动, 从而达到抵御作用^[59-60]。Al 毒作为一种酸性土壤上较为常见的矿质逆境, 起初外观症状主要表现为限制根的伸长^[5, 61]。但是由于质外体和细胞壁是植物体内最早与 Al 接触的部分, Al 可以被表皮或皮层细胞的细胞壁强烈吸附^[10]。因此, Al 胁迫下将会使得纤维素合成受阻, 从而诱导胼胝质的形成^[62-63], 而且随 Al 浓度的增加, 胼胝质也随之增加^[64]。这种现象在多种植物上都有报道, 如燕麦^[65]、小麦^[64, 66]、大麦^[62]、玉米^[67-68]、烟草^[69]、菜豆^[70]和挪威云杉^[71]。值得一提的是, 我们对于胡枝子耐 Al 机制的研究表明 (未发表资料), 不同胡枝子品种在 Al 胁迫下, 胼胝质的形成过程并不是如 Bhujra 等^[64]所报道的那样, 随着外界 Al 浓度提高, 胼胝质形成的量也在增加, 不同品种存在极大差别, 敏感性的品种在较低浓度下, 规律如此, 一旦浓度大于一定临界值, 胼胝质的形成出现负增长的现象。出现此种情况, 可能是由于外界浓度达到临界值之后, 业已超过胼胝质合成酶的饱和度了, 所诱导的胼胝质形成不再增加, 反而有下降趋势。

研究表明, Al 诱导胼胝质的形成是一个快速而又敏感的生理反应^[72]。绿豆胚轴受到伤害时, 纤维素合成酶将在 5 min 内完全失活, 导致胼胝质大量形成, 这个过程发生在 30 s 内^[73]。由于这个过程经历时间很短, 不足以合成新的多肽, 应该是一种信号所致。鉴于以往的许多研究都认为, Ca^{2+} 可以在植物体内充当重要的第二信使的功能, Al 毒胁迫下, 将会改变 Ca^{2+} 的平衡, 从而引起胼胝质的形成^[74-77]。也有人认为, 胼胝质的形成并不是简单地由 Ca^{2+} 的变化所引起的, 应该还包含其它调节因素^[64]。这与早前关于膜透性的改变是形成胼胝质的前提条件的报道是相吻合的^[78]。因为膜透性的改变, 或许除了 Ca^{2+} 浓度变化, 也要出现其他反应, 比如 K^{+} 泄漏等。

图 1 是根据文献资料, 提出的 Al 毒胁迫下, 纤维素合成酶 (cellulose synthase) 与胼胝质合成酶 (callose synthase) 之间可能存在的调控模型。通过凝胶电泳分析, 初步判断这两种酶同时包含 64、54 和 32 kD 三种多肽, 不同之处在于纤维素合成酶还包含 170、136、108、96、83、72、66、60、52、48、42 和 34 kD 共 12 种多肽, 而胼胝质合成酶除了上述 3 种多肽之外, 仅仅包含 78 和 38 kD 两种多肽^[79]。正常情况下, 植物为了自身的生长需要, 以 UDPG

为底物, 由处在原生质膜上的纤维素合酶合成纤维素, 一旦受到 Al 的攻击, 将会强烈提高胼胝质合成酶活性, 从而迅速合成胼胝质^[64]。此过程可能是由于 Al 的毒害作用, 引起膜内外电压发生变化, 诱导膜的超极化, 通过 Ca 通道形成瞬间一个 Ca 流^[80]。诱导细胞质内 Ca^{2+} 浓度提高, 使得蛋白酶激活胼胝质合成酶, 增加胼胝质在细胞壁形成的量^[81]。以往有人报道, Ca^{2+} 直接活化胼胝质合成酶^[82], 但似乎有所欠缺, Nakashima 等^[73]在绿豆上用蛋白酶抑制剂, 发现受伤后原本产生胼胝质的现象消失了。可见并不是 Ca^{2+} 直接活化胼胝质合成酶, 中间需要经过特定的蛋白酶活化胼胝质合成酶, 当然也可能并不是蛋白酶直接活化胼胝质合成酶的, 中间还需要经过几个受体来完成。 Ca^{2+} 作为生物体内的第二信使作用毋庸置疑, 因此, 很可能是 Al 毒胁迫下, Al^{3+} 代换下了细胞壁和原生质膜上的 Ca^{2+} , 这是因为在原生质膜上 Al^{3+} 的亲合性大于 Ca^{2+} 56 倍之多^[83]。最终使得 Ca^{2+} 在膜外的分布发生变化, 使得大量 Ca^{2+} 内流, 从而增加细胞质内 Ca^{2+} 的浓度, 激活胼胝质合成酶。在这个过程中, 特定的蛋白酶将会通过专性同化或钝化纤维素合成酶^[73]。同时我们认为, 也可能由于胼胝质合成酶酶促动力学的 K_m 较小, 同底物 UDPG 的亲合力大于纤维素合成酶, 使得纤维素合成酶丧失底物, 合成受阻。

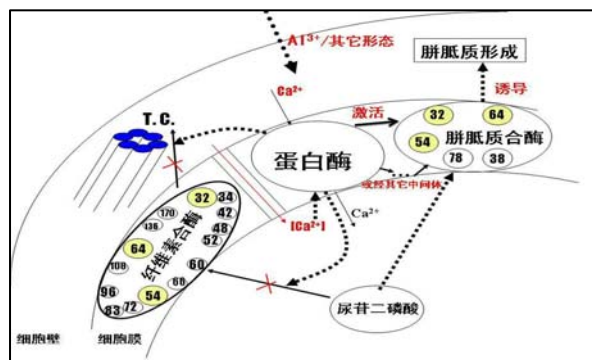


图 1 Al 毒诱导胼胝质形成示意图

Fig. 1 Callose formation induced by Al toxicity

关于 Al 胁迫下胼胝质形成以后如何作用于细胞壁成分也有许多报道。Al 胁迫下细胞壁半纤维素含量呈增加的趋势^[50-51]。而半纤维素多聚糖通常被认为是细胞壁空间胶连物质的主要组成部分, 半纤维素含量的增加可以提高细胞壁的刚性, 同时刚性增加被认为是植物根部能在 Al 胁迫下生存的重要机制之一^[53, 84-85]。合成半纤维素的前体物质主要是胼胝质^[53], 因为胼胝质合成的增加, 诱导半纤维素合成的增加, 从

而提高细胞壁的刚性,达到抵抗逆境的作用。同时前面提过,Al胁迫下根尖细胞壁羟基木聚糖、 β -葡聚糖和阿拉伯糖基木聚糖大幅度提高是 Al 胁迫下的反应,因为这些物质可以和木质素或纤维素结合,增加细胞壁的厚度和刚性^[53]。可见胼胝质的形成只是 Al 胁迫下极为敏感的参数,同时其它细胞壁糖分也发生相应的变化。尽管关于 Al 胁迫下,细胞壁的成分的研究较以往更加深入,但是对于胁迫下细胞壁成分的动力根源问题并没有明确的报道,即 Al 作用的位点是直接就定义在细胞壁上,通过信号传导作用于膜上,然后导致膜上电化学势变化引起反应;还是 Al 直接作用膜上特定蛋白,引起特定生理生化反应;抑或是信号传导物质跨膜之后作用于膜内受体蛋白;同时这个过程是否有特定基因参与反应等问题都是处于猜测推想阶段,值得进一步深入研究。

4 pH 及酚类的反应

这两部分作为 Al 胁迫下的反应机制,在以往的研究中并未受到足够的重视,究其原因主要有以下几点:①尽管对于 pH 升高以缓解 Al 毒的假设很早以前就被人们提了出来^[3],但是几乎没有真正报道品种间耐 Al 性差别是由于根部 pH 差异所致^[24]。这可能主要是由于试验条件限制,使得人们对于 Al 胁迫下 pH 是否变化,变化程度多大不能有明确的结论。②对于不同酚类(主要包括生物碱、类黄酮、萜类和糖苷)而言,中性环境下与 Al^{3+} 有较强的结合能力,因此使得它们可以在内部缓解 Al^{3+} 毒造成的伤害^[86]。但在酸化条件下, Al^{3+} 和 H^+ 同时竞争与酚类结合,这样同有机酸与 Al^{3+} 的结合来比,大大降低它们与 Al^{3+} 的结合程度,因此它们在缓解 Al 毒方面的功效可能被大大忽视了^[24]。当然,也有关于在 3 个玉米品种上儿茶酚和栲精对缓解 Al 毒之间有极好相关性的报道^[13]。可见对于 pH 变化和酚类物质的释放在缓解 Al 毒方面的作用有必要进行更为深入的研究。

5 结语

(1) 有机酸在缓解 Al 毒方面的作用是毋庸置疑的,但并不是解释 Al 毒缓解的唯一机制,同时尽管有机酸的研究有了长足的发展,但是还需要进一步明确其分泌和作用位点。同时进一步展开控制有机酸代谢的基因,早日使人们可以控制有机酸的合成分泌,提高作物的抗 Al 性,以便使通过植物遗传育种及生物技术手段提高粮食作物耐 Al 性。

(2) Al 胁迫下,黏胶物质在缓解 Al 方面的研究尽管开始较早,但是由于技术条件限制,使得人们对

它的认识一直没有明确的结论,采用更为有效的手段,以探明其真正的生理作用,也是需要进一步开展的研究领域。

(3) Al 胁迫下改变细胞壁的成分变化已是不争的事实,其中尤以胼胝质形成最为敏感,那么胼胝质的形成是作为一个抗性指标,还是作为响应指标有待商榷。同时,细胞壁成分的变化在缓解 Al 毒上的作用也是一个空白领域。

(4) pH 变化和酚类的分泌的研究更是很少涉及。特别是 pH 变化,人们的猜想在实际研究中很难吻合,引进新的技术(如电子探针)或许是解决此困惑的可能途径。

总之,Al 毒的研究是一个世界性热点,尽管取得了一定的成绩,但是真正系统地解释其机理,乃至人们解决酸性土壤 Al 毒害问题,可能还要经过很长的路程。

参考文献:

- [1] McLean FT, Gilbert BE. Aluminum toxicity. *Plant Physiology*, 1928, 3: 293-302
- [2] Foy CD, Chaney RL, White MC. The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1978, 29: 511-566
- [3] Foy CD. Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1988, 19: 959-987
- [4] Marschner H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil*, 1991: 134: 1-20
- [5] Kochian LV. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1995, 46: 237-260
- [6] Kochian LV, Pineros MA, Hoekenga OA. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant and Soil*, 2005, 274: 175-195
- [7] Samac DA, Tesfaye M. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils-a review. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2003, 75: 189-207.
- [8] 杨建立,何云峰,郑绍建.植物耐铝机理研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(6):836-845
- [9] 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
- [10] Delhaize E, Ryan PR, Randall PJ. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology*, 1993, 103: 695-702
- [11] Zheng SJ, Ma JF, Matsumoto H. Continuous secretion of organic

- acids is related to aluminum resistance during relatively long-term exposure to aluminum stress. *Physiologia Plantarum*, 1998, 103: 209–214
- [12] Li XF, Ma JF, Matsumoto H. Pattern of aluminum-induced secretion of organic acids differs between rye and wheat. *Plant Physiology*, 2000, 123: 1537–1544
- [13] Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C, Gunse B, Barcelo J. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 1339–1352
- [14] Ma JF. Role of organic acid in detoxification of aluminum in higher plants. *Plant Cell Physiology*, 2000, 1: 383–390
- [15] Ma JF, Ryan PR, Delhaize E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends Plant Science*, 2001, 6: 273–278
- [16] Akeson M, Munns D. Uptake of aluminum into root cytoplasm: Predicted rates for important solution complexes. *Journal of Plant Nutrition*, 1990, 13: 467–484
- [17] Sivaguru M, Horst WJ. The distal part of the transition zone is the most aluminum-sensitive apical root zone of maize. *Plant Physiology*, 1998, 116: 155–163
- [18] Ryan PR, Delhaize E, Randall PJ. Characterization of Al stimulated efflux of malate from the apices of Al tolerant wheat roots. *Planta*, 1995, 196: 103–110
- [19] Fuente JM, Ramirez-Rodriguez V, Cabrera-Ponce JL, Herrera-Estrella L. Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. *Science*, 1997, 276: 1566–1568
- [20] Koyama H, Takita E, Kawamura A, Hara T, Shibata D. Overexpression of mitochondrial citrate synthase gene improves the growth of carrot cells in aluminum-phosphate medium. *Plant Cell Physiology*, 1999, 40: 482–488
- [21] 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: 1836–1844
- [22] Ma JF, Furukawa J. Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: A minireview. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2003, 97: 46–51
- [23] Papernik LA, Bethea AS, Singleton TE, Magalhaes JV, Garvin DF, Kochian LV. Physiological basis of reduced Al tolerance in ditelosomic lines of Chinese Spring wheat. *Planta*, 2001, 212: 829–834.
- [24] Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA. How do crop plants to tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Reviews of Plant Biology*, 2004, 55: 459–493
- [25] Pineros MA, Magalhaes JV, Carvalho Alves VM, Kochian LV. The physiology and biophysics of an aluminum tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize. *Plant Physiology*, 2002, 129: 1194–1206
- [26] Magalhaes JV. Molecular genetic and physiological investigations of aluminum tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) (PhD thesis). New York: Cornell Univ. 2002: 99
- [27] Kochian LV, Pence NS, Letham DLD, Pineros MA, Magalhaes JV, Hoekenga OA, Garvin DF. Mechanisms of metal resistance in plants: aluminum and heavy metals. *Plant and Soil*, 2002, 247: 109–119
- [28] Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, Katsuhara M, Ahn SJ, Ryan PR, Delhaize E, Matsumoto H. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *Plant Journal*, 2004, 37: 645–653.
- [29] Caniato F, Guilamraes C, Schaffert R, Alves V, Kochian LV, Borem A, Klein P, Magalhaes J. Genetic diversity for aluminum tolerance in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(5): 863–876
- [30] Magalhães JV, Liu J, Guimaraes CT, Lana UG, Alves VM, Wang YH, Schaffert RE, Hoekenga OA, Pineros MA, Shaff JE, Klein PE, Carneiro NP, Coelho CM, Trick HN, Kochian LV. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nature Genetics*, 2007, 39(9): 1156–1161
- [31] Furukawa J, Yamaji N, Wang H., Mitani N, Murata Y, Sato K, Katsuhara M, Takeda K, Ma JF. An aluminum-activated citrate transporter in barley. *Plant Cell Physiology*, 2007, 48: 1081–1091
- [32] Kobayashi Y, Hoekenga OA, Itoh H, Nakashima M, Saito S, Shaff JE, Maron LG, Pineros MA, Kochian LV, Koyama H. Characterization of AtALMT1 expression in aluminum-inducible malate release and its Role for rhizotoxic stress tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2007, 145: 843–852
- [33] Milla MAR, Butler E, Huete AR, Wilson CF, Anderson O, Gustafson JP. Expressed sequence tag-based gene expression analysis under aluminum stress in rye. *Plant Physiology*, 2002, 30: 1706–1716
- [34] Horst WJ, Wagner A, Marschner H. Mucilage protects root meristems from aluminium injury. *Z Pflanzenphysiol.*, 1982, 105: 435–444
- [35] Oades JM. Mucilages at the root surface. *European Journal of Soil Science*, 1978, 29: 1–16
- [36] Rengel Z. Uptake of aluminium by plant cells. *New Phytologist*, 1996, 134: 389–406
- [37] Paull RE, Johnson CM, Russell LJ. Studies on the secretion of maize root cap slime. I. Some properties of the secreted polymer. *Plant Physiology*, 1975, 56: 300–306

- [38] Osborn HMI, Lochey F, Mosley L, Read D. Analysis of polysaccharides and monosaccharides in the root mucilage of maize (*Zea mays* L.) by gas chromatography. *Journal of Chromatography A*, 1999, 831: 267–276
- [39] Bacic A, Moody SF, Clarke AE. Structural analysis of secreted root slime from maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology*, 1986, 80: 771–777
- [40] Leiser AT. A mucilaginous root sheath in ericaceae. *American Journal of Botany*, 1968, 55: 391–398
- [41] Barley KP, Greacen EL. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of roots and underground shoots. *Advances in Agronomy*, 1967, 19: 1–43
- [42] Nambiar EKS. Uptake of ^{65}Zn from dry soil by plants. *Plant and Soil*, 1976, 44: 267–271
- [43] Ryan PR, DiTomaso JM, Kochian LV. Aluminum toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44: 437–446
- [44] 黎晓峰, 马建锋, 松本英明. 玉米根冠粘胶和铝的结合及有机酸累积. *植物生理与分子生物学报*, 2002, 28 (2): 121–126
- [45] Blamey FPC, Asher CJ, Kerven GL, Edwards DG. Factors affecting aluminum sorption by calcium pectate. *Plant and Soil*, 1993, 149: 87–94
- [46] Crawford SA, Wilkens S. Ultrastructural changes in root cap cells of two Australian native grass species following exposure to aluminum. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24: 165–174
- [47] Li XF, Ma JF, Hiradate S, Matsumoto H. Mucilage strongly binds aluminum but does not prevent roots from aluminum injury in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*, 2000, 108: 152–160
- [48] Archambault DJ, Zhang G, Taylor GJ. Accumulation of Al in root mucilage of an Al-resistant and an Al-sensitive cultivar of wheat. *Plant Physiology*, 1996, 112: 1471–1478
- [49] Miyasaka SC, Hawes MC. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiology*, 2001, 125: 1978–1987
- [50] Van HL, Kuraishi S, Sskurai N. Aluminum-induced rapid root inhibition and changes in cell-wall components of squash seedling. *Plant Physiology*, 1994, 106: 971–976
- [51] Tabuchi A, Matsumoto H. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots during aluminum-induced growth inhibition. *Physiologia Plantarum*, 2001, 112: 353–358
- [52] 林咸永, 唐剑锋, 李刚, 章永松. 铝胁迫下小麦根细胞壁多糖组分含量的变化与其耐铝性的关系. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2005, 31 (6): 724–730
- [53] Hossain AKMZ, Hossain MA, Asgar MA, Tosaki T, Koyama H, Hara T. Changes in cell wall polysaccharides and hydroxycinnamates in wheat roots by aluminum stress at higher calcium supply. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, 29: 601–613
- [54] Bonner J, Varner JE. *Plant biochemistry*. 3rd ed. New York: London Academic Press, 1976
- [55] 余叔文, 汤章城. *植物生理与分子生物学*. 2 版. 北京: 科学出版社, 1998
- [56] Grignon C, Sentenac H. pH and ionic conditions in the apoplast. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 103–128
- [57] Sattelmacher B. The apoplast and its significance for plant mineral nutrition. *New Phytologist*, 2001, 149: 167–192
- [58] Sivaguru M, Eticha D, Horst WJ, Matsumoto H. Aluminium inhibits apoplastic flow of high molecular weight solutes in root apices of *Zea mays* L. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2006, 169: 679–690
- [59] Delmer DP. Cellulose biosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1987, 38: 259–290
- [60] Yun MH, Torres PS, Oirdi ME, Rigano LA, Gonzalez-Lamothe R, Marano MR, Castagnaro AP, Dankert MA, Bouarab K, Vojnov AA. Xanthan induces plant susceptibility by suppressing callose deposition. *Plant Physiology*, 2006, 141: 178–187
- [61] Ma JF, Shen RF, Nagao S, Tanimoto E. Aluminum targets elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots. *Plant Cell Physiology*, 2004, 45: 583–589
- [62] Kaneko M, Yoshimura E, Nishizawa NK, Mori S. Time course study of aluminum-induced callose formation in barley roots as observed by digital microscopy and low-vacuum scanning electron microscopy. *Soil Science Plant Nutrition*, 1999, 45: 701–712
- [63] Teraoka T, Kaneko M, Mori S, Yoshimura E. Aluminum rapidly inhibits cellulose synthesis in roots of barley and wheat seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159: 17–23
- [64] Bhujra P, McLachlan K, Stephens J, Taylor G. Accumulation of 1,3- β -D-glucans, in response to aluminum and cytosolic calcium in *triticum aestivum*. *Plant Cell Physiology*, 2004, 45: 543–549
- [65] Schaeffe HJ, Walton JD. Aluminum ions induce oat protoplasts to produce an extracellular (1-3)- β -D-glucan. *Plant Physiology*, 1990, 94: 13–19
- [66] Schreiner KA, Hoddinott J, Taylor GJ. Aluminum-induced deposition of (1,3)- β -glucans (callose) in *Triticum aestivum* L. *Plant and Soil*, 1994, 162: 273–280
- [67] Horst WJ, Püschel AK, Schmohl N. Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminium sensitivity in maize. *Plant and Soil*, 1997, 192: 23–30
- [68] Eticha D, Thé C, Welcker C, Narro L, Staß A, Horst WJ. Aluminium-induced callose formation in root apices: Inheritance and selection trait for adaptation of tropical maize to acid soils.

- Field Crops Research, 2005, 93: 252–263
- [69] Chang YC, Yamamoto Y, Matsumoto H. Enhancement of callose production by a combination of aluminum and iron in suspension-cultured tobacco cells. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1999, 45: 337–347
- [70] Massot N, Llugany M, Poschenrieder C, Barcelo J. Callose production as indicator of aluminum toxicity in bean cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, 22: 1–10
- [71] Wissemeier AH, Hahn G, Marschner H. Callose in roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) is a sensitive parameter for aluminium supply at a forest site (Höglwald). *Plant and Soil*, 1998, 199: 53–57
- [72] Wissemeier AH, Klotz F, Horst WJ. Aluminium induced callose synthesis in roots of soybean (*Glycine max* L.). *Journal of Plant Physiology*, 1987, 129: 487–492
- [73] Nakashima J, Laosinchai W, Cui XJ, Brown RM. New insight into the mechanism of cellulose and callose biosynthesis: Proteases may regulate callose biosynthesis upon wounding. *Cellulose*, 2003, 10: 369–389
- [74] Schofield RMS, Pallon J, Fiskesjö G, Karlsson G, Malmqvist KG. Aluminum and calcium distribution patterns in aluminum-intoxicated roots of *Allium cepa* do not support the calcium-displacement hypothesis and indicate signal-mediated inhibition of root growth. *Planta*, 1998, 205: 175–180
- [75] Jones DL, Kochian LV, Gilroy S. Aluminum induces a decrease in cytosolic calcium concentration in BY-2 tobacco cell cultures. *Plant Physiology*, 1998, 116: 81–89
- [76] Plieth C, Sattelmacher B, Hansen UP, Knight MR. Low-pH-mediated elevations in cytosolic calcium are inhibited by aluminium: A potential mechanism for aluminium toxicity. *Plant Journal*, 1999, 18: 643–650
- [77] Him JLK, Pelosi L, Chanzy H, Putaux JL, Bulone V. Biosynthesis of (1 → 3)-β-D-glucan (callose) by detergent extracts of a microsomal fraction from *Arabidopsis thaliana*. *European Journal of Biochemistry*, 2001, 268: 4628–4638
- [78] Kaus H. Some aspects of calcium-dependent regulation in plant metabolism. *Annual Review of Plant Physiology*, 1987, 38: 47–72
- [79] Kudlicka K, Brown RM. Cellulose and callose biosynthesis in higher plants I: Solubilization and separation of (1-3)- and (1-4)-β-glucan synthase activities from mung bean. *Plant Physiology*, 1997, 115: 643–656
- [80] Rengel Z, Zhang WH. Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium toxicity syndrome. *New Phytologist*, 2003, 159: 295–314
- [81] Fox TC, Guerinot ML. Molecular biology of cation transport in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1998, 49: 669–696
- [82] Chao WS, Gu YQ, Pautot V, Bray EA, Walling LL. Leucine aminopeptidase RNAs, proteins, and activities increase in response to water deficit, salinity, and the wound signals systemin, methyl jasmonate, and abscisic acid. *Plant Physiology*, 1999, 120: 979–992
- [83] Akeson MA, Munns DN, Bureau RG. Adsorption of Al^{3+} to phosphatidylcholine vesicles. *Biochimica Biophys Acta*, 1989, 986(1): 33–44
- [84] Sakurai N. Cell wall functions in growth and development-A physical and chemical point of view. *Journal of Plant Research*, 1991, 104: 235–251
- [85] Carpita NC, Gibeau DM. Structural models of primary cell walls in flowering plants: Consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant Journal*, 1993, 3: 1–30
- [86] Ofei-Manu P, Wagatsuma T, Ishikawa S, Tawarayama K. The plasma membrane strength of the root-tip cells and root phenolic compounds are correlated with Al tolerance in several common woody plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2001, 47: 359–376

Response Mechanisms of Plants Against Al Stresses

SUN Qing-bin^{1,2,3}, SHEN Ren-fang¹, YIN Chun-qin^{1,2,3}, ZHAO Xue-qiang¹

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008, China;

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3 College of Environmental Science and Engineering, Huangshi Institute of Technology, Huangshi, Hubei 435003, China)

Abstract: Al stresses could induce a series of physiological and biochemical changes in plants. In this paper, different response mechanisms of plants against Al stresses were reviewed. These responses, including exudation of organic acids by roots, formation of mucilage on root surfaces, component changes of cell wall, changes of pH and phenolic constituent, were introduced respectively. The component changes of cell wall under Al stresses were described particularly in detail. Finally, some suggestions on further study of Al toxicity were put forward based on the current research.

Key words: Al stress, Organic acids, Mucilage, Callose, Response