

木本植物适应酸性土壤机理的研究进展^①

——以胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和油茶(*Camellia oleifera*)为例

陈荣府, 董晓英, 赵学强, 沈仁芳*

(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)

摘要: 综述了近年来木本植物适应酸性土壤的耐铝机理研究进展, 重点以酸性土壤先锋植物胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和铝累积植物油茶(*Camellia oleifera*)为例, 总结了木本植物根系有机酸的分泌、铝吸收和运输机制及铝与氮磷胁迫的协同适应等。木本植物有铝累积和铝排斥植物之分; 铝排斥植物胡枝子耐铝的重要机制是其根系同时分泌柠檬酸和苹果酸; 铝累积植物油茶高效累积铝的原因在于其不仅可以高效吸收土壤和土壤溶液中广泛存在的铝(Al^{3+} 和 $Al-F$), 而且可以通过木质部运输和特定季节韧皮部运输的配合实现铝的高效分配和传输; 铵态氮相对于硝态氮可缓解胡枝子的铝毒害; 磷对不同胡枝子耐铝作用的影响明显不同。木本植物适应酸性土壤机理的深入研究将会有助于完善植物的耐铝机理及铝运输理论, 并为酸性土壤中矿质养分管理提供理论基础。

关键词: 酸性土壤; 铝; 木本植物; 油茶; 胡枝子; 适应机制

中图分类号: Q945; S155

植物铝毒害与耐铝机制是一个重要的研究课题, 主要是因为酸性土壤中许多农作物易遭受高浓度铝离子的毒害, 生长和产量因此受到严重影响。然而, 对于那些能够在酸性土壤中大面积生存的本土植物的研究重视不足。

酸性土壤占世界无冰覆盖土地面积的 30%, 且主要分布在降水丰沛的热带, 这些土壤的大部分(约 67%)被森林和灌木覆盖^[1]。尽管铝毒害被认为是酸性土壤中植物生长的主要限制因子^[2-3], 但是热带丛林中的植物多样性和较高生物量表明了这些植物具有忍耐铝毒害的能力。

森林的铝毒害研究主要集中在酸沉降严重的地区, 研究的重点是酸沉降对土壤酸化的影响和森林的退化, 并从生态学的角度提出树木生长遭受潜在铝毒害和营养不平衡的生态指标 Ca^{2+}/Al^{3+} 或碱性阳离子 BC/Al^{4-5} 。本文主要从植物生理和植物营养的角度, 以近年来研究较多的酸性土壤先锋植物胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和本土铝累积植物油茶(*Camellia oleifera*)为例介绍其适应酸性土壤的机理。

1 木本植物中铝的累积

Chenery^[6]根据植物叶片铝累积的量, 将植物分

为铝累积植物(叶片铝累积 $\geq 1\ 000\ mg/kg$)和铝排斥植物。Metali 等^[7]认为区分铝累积植物和非累积植物的叶片铝浓度临界值存在着地理分布差异: 热带植物的叶片铝浓度临界值(2.3 ~ 3.9 g/kg)高于温带地区植物(1.1 g/kg)。铝累积植物偶尔在被子植物门中广泛分布的木本植物的某些科或属中发现, 且以阔叶灌木型木本植物为主, 目前所发现的铝累积植物主要有油茶、茶树、野牡丹(*Melastoma malabathricum*)、绣球花(*Hydrangea macrophylla*)、荞麦(*Fagopyrum esculentum*)、芒箕(*Dicranopteris pedata* (Houtt.))等杜鹃花目(包括常见的山茶科植物和厚皮香科植物)、蔷薇目(包括虎耳草科绣球属的绣球花)、大戟目(大戟科植物)、龙胆目(茜草科植物)和桃金娘目(包括野牡丹科和蜡烛树科植物)植物^[8-12]。

在位于江西鹰潭的中国科学院红壤生态实验站的采样调查发现, 我国南方酸性土壤的木本植物中铝累积植物和铝排斥植物共存^[8]。铝累积植物中的木本植物以油茶(*C. oleifera*)和茶树(*Camellia sinensis*)等山茶科植物为代表, 假如以叶片铝浓度低于 200 mg/kg 作为铝排斥植物的定义^[8], 铝排斥木本植物主要有桉树(*Eucalyptus globulus*)和柑橘(*Citrus reticulata*)。大部

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2014CB441000)和中国科学院战略性先导科技专项(B 类)(XDB15030300)资助。

* 通讯作者(rfshen@issas.ac.cn)

作者简介: 陈荣府(1980—), 女, 河南泌阳人, 博士, 副研究员, 主要从事酸性土壤植物逆境适应机制的研究。E-mail: rfchen@issas.ac.cn

分的木本植物介于铝累积植物和排斥植物之间,包括桂花树(*Osmanthus fragrans*)、红松(*Pinus koraiensis*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、楝树(*Melia azedarach*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)等(表1),其中马尾松和樟树是酸性土壤普遍种植的树种,胡枝子被称为酸性土壤的“先锋植物”。

表1 酸性土壤中部分树木和灌木叶片中铝元素含量(g/kg 干重)(采样地点:中国科学院红壤生态实验站内)
Table 1 Al contents in leaves of some shrubs and trees grown on acid soils

树木	铝含量
油茶	13.5 ± 0.22
茶树	7.45 ± 0.05
桂花	0.94 ± 0.34
红松	0.90 ± 0.00
马尾松	0.64 ± 0.01
楝树	0.60 ± 0.05
胡枝子	0.33 ± 0.00
樟树	0.31 ± 0.00
桉树	0.08 ± 0.00
柑橘	0.08 ± 0.01

注:表中部分铝含量数据引自Chen等^[8]。

根据铝累积特性,将油茶作为铝累积植物的典型,重点研究了其吸收和运输铝的机理;胡枝子作为酸性土壤的先锋植物在红壤丘陵区广泛种植,我们把它作为非铝累积植物的代表,主要研究了其耐铝机制和氮磷对其耐铝的影响。

2 木本植物耐铝机制

近年来,植物耐铝的生理和分子机制在模式植物拟南芥和几种农作物(水稻、小麦、玉米、高粱等)中已作了系统和深入的研究,相关综述也较多^[2, 13-15],本文不再赘述。木本植物的耐铝机制与一般农作物类似,同样存在外部排斥机制(exclusion mechanism or resistance mechanism)和内部忍耐机制(internal tolerance mechanism)两种^[16]。本文以胡枝子为例,重点讲述木本植物耐铝的外部排斥机制——根系分泌有机酸。

植物在铝胁迫下根系分泌有机酸是目前研究最多,也是植物中广泛存在和最被认可的一种耐铝机理。关于这方面的生理和分子遗传方面的研究近年来进展迅速^[2, 17],也有不少突破性的进展,包括有机酸分泌的两种模式的提出^[18]、苹果酸和柠檬酸分泌的 transporter 的发现与基因(*ALMT*, *MATE*)的克隆等,这两个基因已经在多种植物中发现^[19-22]。目前,草

酸分泌的分子背景还不清楚。

许多研究表明,木本植物铝胁迫下也能够分泌有机酸。与一般草本植物不同的是,木本植物铝胁迫下一般都是分泌一种以上的有机酸,包括苹果酸、柠檬酸、草酸和琥珀酸的各种组合。在阔叶落叶树、阔叶常绿树和灌木中,分泌物中柠檬酸是最常见的有机阴离子,而针叶树中草酸较常见^[16]。在模式树种杨树(*Populus tremula*)中,铝胁迫下根系分泌柠檬酸和草酸^[23];毛果杨(*Populus trichocarpa*)和美洲山杨(*Populus tremuloides*)均同时分泌柠檬酸、苹果酸、草酸和琥珀酸4种^[24];黑松(*Pinus thunbergii*)和柳杉(*Cryptomeria japonica*)分泌草酸和柠檬酸^[25]。

胡枝子是一种豆科灌木,能够很好地适应酸性贫瘠土壤。对胡枝子耐铝机制的系统研究,以铝敏感的浙江绢毛胡枝子(*Lespedeza cuneata* (Dum.-Cours.) G. Don cv. Zhejiang)和耐铝的江西二色胡枝子(*Lespedeza bicolor* Turcz. cv. Jiangxi)做比较,结果发现,江西二色胡枝子铝胁迫下根系能够同时分泌苹果酸和柠檬酸(这与一般木本植物铝胁迫下分泌一种以上的有机酸结果一致),而浙江绢毛胡枝子根系不分泌;且江西二色胡枝子的这种分泌是铝专一性的,15天的磷饥饿和50 μmol/l的镧胁迫均不能诱导有机酸的阴离子分泌;进一步的研究发现,二色胡枝子铝胁迫下有有机酸的分泌存在3~6h的滞后期,且有机酸分泌能够被蛋白合成抑制剂(环己酰亚胺)所抑制,表明胡枝子属于I型有机酸分泌,所有这些结果表明根系分泌苹果酸和柠檬酸是二色胡枝子铝胁迫下的专一响应,是其耐铝的重要机制^[26]。通过提取胡枝子组织中的总RNA,成功克隆到了该胡枝子的*ALMT*(aluminum-activated malate transporter 苹果酸转运蛋白)基因片段,并证明该基因在根中表达且受铝诱导^[27],其分子机制进一步说明了胡枝子中确实存在铝诱导的有机酸跨膜转运机制。

除了有机酸分泌之外,根系形成外生菌根结构也是木本植物耐铝的一种重要外部排斥机制。菌丝细胞的细胞壁能够累积铝,从而减少根细胞与铝的直接接触,降低铝毒^[16, 28]。

关于木本植物的内部解铝毒,目前研究较多的是以茶树、绣球花和野牡丹为代表的铝与小分子有机酸和酚类化合物的络合机制。Ma等^[9]利用²⁷Al-NMR发现绣球花叶片细胞中铝与柠檬酸以1:1络合达到解毒的目的。在野牡丹叶片中发现铝可与草酸以1:1、1:2和1:3的比例络合从而解铝毒^[29]。茶树新鲜叶片中铝与儿茶酚络合^[30]。酚类化合物不仅对铝有螯合作用,同时在植物非生物胁迫响应中起到

强抗氧化剂的作用,因此这类物质在植物耐铝中的作用受到研究者的关注。我们对油茶的研究发现,铝处理促进了新叶中酚类物质的累积(沈仁芳等,未发表资料),铝与酚类物质的协同作用有待深入研究。

3 木本铝累积植物对铝的吸收和运输

关于植物铝吸收和运输的研究以前主要由于植物材料和技术条件的限制,难以突破。近年来也有一些新进展。

3.1 植物对铝的吸收与跨膜运输

细胞水平上铝的吸收和分布的定量信息对于理解植物铝毒害和耐铝机理都是非常重要的,然而,由于复杂的铝化学性质(铝很容易固定在细胞壁上)、缺乏铝的天然同位素以及敏感的分析技术去检测亚细胞分布中低水平的铝等障碍因子,直接测定铝的跨膜运输非常困难。Taylor 等^[31]利用稀有的 ^{26}Al 同位素和加速度质谱(AMS, accelerator mass spectrometry)以及手术分离亚细胞室的技术测定了铝在 *Chara corallia* (珊瑚轮藻)单细胞中的跨膜运输速度等,结果表明铝的跨膜运输在暴露于铝中数分钟内就会发生(质膜不是吸收的障碍),随后发生跨液泡膜的运输,铝最终沉积在液泡中。

近年来,关于铝进入植物根细胞的分子机制有了新进展。Xia 等^[32]于 2010 年首次报道了一个关于铝进入细胞的载体, *Nrat1*(*nramp aluminum transporter 1*)。 *Nrat1* 属于 *Nramp*(*natural resistance-associated macrophage protein*)家族,它位于除了表皮细胞之外的根尖所有细胞的质膜,是水稻中三价铝离子的专一运输载体,它是将铝隔离进液泡解毒的优先步骤。随后, Huang 等^[33]发现了位于液泡膜的负责将铝隔离进液泡的铝专一性载体 *OsALS1*,它快速专一地受铝诱导并在根中表达,敲除 *OsALS1* 后铝敏感性增强, *OsALS1* 突变体与野生型相比,根尖细胞汁液铝累积无差异,但是突变体能够在细胞质和细胞核中累积更多的铝。

上述研究中所用的实验材料大都是模式植物水稻或拟南芥。关于铝累积植物对铝的吸收,目前研究较多的是茶树,认为茶树根系吸收铝-氟络合物、铝-磷和铝-苹果酸络合物^[34-36],但大都是通过推理或化学形态计算得来的,很少有直接证据。在铝累积植物中是否存在上述铝运输载体也有待商榷。

3.2 铝在植物体内的长距离运输

木质部(xylem)和韧皮部(phloem)是植物长距离运输的主要组成部分,是水分和溶质运移的主要通道。木质部中溶质只能随蒸腾作用向上运输,蒸腾能

力最强的部位并不总是养分需求最多的部位,而蒸腾作用较弱的活跃生长部位,如:幼叶、果实、种子等获得的养分主要靠具有双向运输功能的韧皮部供应。

一般认为,在荞麦中铝的长距离运输主要是通过受蒸腾作用影响的木质部运输^[37],荞麦从根部通过木质部向地上部运输的过程中,铝的配体从草酸转换成了柠檬酸,以 *Al-Citrate* 的形态在木质部中迁移^[38]。由于种子中铝的低累积,我们推测荞麦中铝的韧皮部运输作用可能并不突出^[39]。Osawa 等^[12]在多个地点分不同季节对山茶科和厚皮香科的 8 种木本植物采样调查其叶片铝累积状况,发现日本山茶(*Camellia japonica* L.)、茶梅(*Camellia sasanqua* Thunb)、茶树(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze)、杨桐(*Cleyera japonica* Thunb.)、桤木(*Eurya japonica* Thunb.)、日本紫茶(*Stewartia monadelphica* (Sieb. et) Zucc.)和红山紫茎(*Stewartia pseudocamellia* Maxim)7 种植物逐渐成熟的叶片均存在快速的铝累积过程,推测大多数的山茶科和厚皮香科树种拥有一个有效的金属运输机制,能够快速地将铝运输到幼嫩叶片。

那么,对于铝累积植物来说,是否存在特殊的铝吸收和运输情况呢?

油茶(*Camellia oleifera* Abel.)是我们新发现的一种铝的超累积植物,老叶累积的铝能够高达 13 000 mg/kg,远超过同年龄的茶树蓄积铝的能力^[8],与荞麦不同的是,相比较而言,油茶对铝的累积更加明显,而且种子也能累积较高浓度的铝^[40]。因此,油茶作为铝累积植物是研究植物对铝的吸收、运输和累积的良好材料。

野外调查了铝在油茶体内的分布以及铝累积规律。结果表明,铝在油茶体内的分布是:落叶>老叶>新叶>果实>芽。叶片在整个生长期内都有铝累积,并且铝累积速度很快,平均铝累积速度为 1 100 mg/(kg·month)^[40],但是铝累积速度在各个季节内差异很大,春季和秋季铝累积速度最快。此外油茶果实相对于其他铝累积植物的果实含有较高浓度的铝^[40],推测可能存在铝在叶片之间的移动和铝在韧皮部的运输。

对油茶铝吸收的研究发现,油茶根系对不同形态铝的亲合力有差异。 Al^{3+} 、*Al-malate* (1 : 1)和 *Al-F* (1 : 1)形态的铝易被油茶吸收,根系对 *Al-citrate* (1 : 1)、*Al-F* (1 : 6)、*Al-oxalate* (1 : 3) 及 *Al-oxalate* (1 : 1) 的亲合力较差。铝离子的累积吸收动力学表明,油茶对铝的吸收具有典型的双相现象,前期速度快,后期吸收速度缓慢。低温对油茶铝吸收动力学曲线没有影响,推测油茶铝吸收是一个非代谢过程^[41]。

通过野外的部分抑制蒸腾实验证明,蒸腾作用对油茶叶片铝累积有重要贡献,在4月份,蒸腾作用一天可以使叶片铝含量增加100 mg/kg,然而蒸腾作用在一年中的各个月份对叶片铝累积的贡献是不一致的,在秋季蒸腾作用较弱时,单独的蒸腾作用并不能充分解释叶片的铝高累积,这暗示了铝通过韧皮部运输的必要性。油茶树皮的韧皮部提取物铝含量也为铝的韧皮部运输提供了另一证据。通过叶柄PCV(邻苯二酚紫)染色实验和电镜能谱扫描,结果也证实铝在油茶韧皮部有分布。进一步在室内通过叶面施铝实验和油茶剪根实验发现铝可以在油茶体内重新分配:叶面喷施铝实验中喷施铝叶片的临近叶片铝含量比未喷施的临近叶片铝含量高;剪根实验中新根中出现铝且新根铝含量与叶片铝含量正相关,表明铝从叶片迁移到了新根。野外油茶种子的空种皮技术实验收集到的韧皮部的卸载物质中也含有一定浓度的铝,表明在种子生长期间发生了铝通过韧皮部的卸载^[40]。以上结果表明铝可以在叶与叶、叶与根及叶与种子之间进行转移,首次证实了油茶中铝可以通过韧皮部运输。

总之,油茶高效的铝吸收过程以及多样的铝运输过程(木质部运输和特定季节韧皮部运输的配合)有助于油茶丰富的铝累积。

另一方面,琼脂培养实验和离子吸收实验结果表明油茶生长中对铝的大量吸收导致根际酸化^[42],而这种酸化可以提高土壤中铝的有效性,又为油茶生长提供足够的铝,两个过程互促导致油茶叶片铝的大量累积。

4 酸性土壤中氮磷与木本植物耐铝的协同适应

酸性土壤氮素形态以铵态氮为主,我们的研究表明铵态氮可以缓解水稻铝毒害而硝态氮有加重水稻铝毒害的趋势^[43-44]。那么,对于酸性土壤的先锋植物胡枝子来说,铵态氮和硝态氮对其铝毒害有何影响?Chen等^[45]通过不同的铵硝处理方式发现,长期(36天)的铝与铵或硝同时处理表现出铵缓解了二色胡枝子的根系和地上部生长,且铵处理下的根系铝、钙、镁、铁和锰明显低于硝处理;短期(24h)的铝处理,铵处理的胡枝子相对于硝处理具有较高的根长和较低的根尖铝含量;而且相对于硝,铵处理铝胁迫下二色胡枝子根系分泌的苹果酸更低;以上结果表明相对于硝,铵缓解了二色胡枝子的铝毒害。胡枝子是豆科植物,自身具有固氮的功能,这也是其在酸性贫瘠土壤中立地的重要条件。因此,胡枝子固氮产生的氮可能在其缓解酸性土壤的铝毒生长过程中起重要

作用。

铝毒害和磷缺乏在酸性土壤中共存,成为限制酸性土壤作物生长的最重要、最普遍的因子^[2],关于植物体内铝-磷的相互作用是近年来的研究热点。长期铝-磷交替处理的水培实验结果表明,磷缓解了铝对耐铝胡枝子根系生长的毒害,但对铝敏感绢毛胡枝子没有作用;加磷缓解耐性胡枝子的耐铝能力在于其高效的磷累积和向地上部运输的能力以及加磷后根尖较强的排铝能力,而与根系有机酸分泌的关系不大^[46]。董晓英和沈仁芳^[47]选用两个生态型的二色胡枝子:河北胡枝子和江西胡枝子研究了它们在高铝低磷胁迫下的响应,发现两者耐铝能力无显著差异,但是江西胡枝子比河北胡枝子更耐低磷低pH,表明胡枝子耐铝基因是其种类特征,并不因生存环境而改变。进一步的红壤土培实验发现,施磷对耐铝胡枝子的生长促进效果明显,而施用碳酸钙对铝敏感胡枝子的生长改善效果显著;低磷胁迫是酸性土壤上耐铝胡枝子生长的主要限制因子,增施磷肥效果明显;而对于铝敏感胡枝子,铝毒是其生长的首要限制因子,只有施用碱性物质后对其加磷,生物量才能提高^[48]。此外,耐铝胡枝子对其他养分的吸收利用能力也较强^[47-48]。该研究的意义在于认识到虽然铝毒害和磷缺乏是共存于酸性土壤上的植物生长主要限制因子,但是要根据不同植物品种的各自限制因子有所针对地进行土壤改良,挖掘植物生产潜力。

5 展望

酸性土壤中同时存在酸铝毒害、磷缺乏等多种胁迫因子。木本植物适应酸性土壤是长期适应进化的结果,有其自身的特点。结合国内外研究现状,木本植物适应酸性土壤的机制研究应加强以下几方面的研究:铝累积木本植物由于其对铝的高效吸收和累积特性(比如种子铝的高累积),是研究植物铝吸收和运输途径等的良好材料。因此,需加强新的适应酸性土壤木本植物资源的挖掘。木本植物吸收、运输和富集铝的形态对于适应酸铝土壤的机制研究至关重要,也将是未来的研究热点。本土木本植物在长期适应这种环境过程中形成了各种各样的应对策略,在这多种机制中哪种是主要的,哪种是次要的?抑或几种机制协同作用?上述问题值得进一步的研究。除了杨树外,木本树种一般不易于开展基因工程检验候选基因的影响;另一方面,杂交后代仅存在于小部分树种,因此,木本植物耐铝的分子机制研究仍有许多未知,需要有其他的方法来研究木本植物适应酸性土壤的

基因。木本植物适应酸性土壤的生态学特征对于酸性土壤生产力的提升具有重要意义,因此,对富铝环境群体适应机制的研究已经开启,比如菌根对植物耐铝的影响、高耐铝微生物与植物适应酸性土壤的协同作用等等。

参考文献:

- [1] von Uexküll HR, Mutert E. Global extent, development and economic impact of acid soils[J]. *Plant and Soil*, 1995, 171: 1–15
- [2] Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 459–493
- [3] 沈仁芳主编. 铝在土壤-植物中的行为及植物的适应机制. 1版[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 1–258
- [4] van Schöll L, Keltjens WG, Hoffland E, van Breemen N. Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195: 301–309
- [5] Oulehle F, Hruška J. Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic[J]. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2005, 99: 1 822–1 829
- [6] Chenery EM. Aluminum in plants and its relation to plant pigments[J]. *Annals of Botany*, 1948, 12: 121–136
- [7] Metali F, Salim KA, Burslem DFRP. Evidence of foliar aluminium accumulation in local, regional and global datasets of wild plants[J]. *The New Phytologist*, 2012, 193 (3): 637–649
- [8] Chen RF, Shen RF, Gu P, Wang HY, Xu XH. An investigation of aluminum tolerance species in acid soils of South China[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2008, 39: 1 493–1 506
- [9] Ma JF, Hiradate S, Matsumoto H. Internal detoxification mechanism of Al in hydrangea. identification of Al form in the leaves[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113: 1 033–1 039
- [10] Jansen S, Watanabe T, Dessein S, Smets E, Robbrecht E. A comparative study of metal levels in leaves of some Al accumulating Rubiaceae[J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(6): 657–663
- [11] Jansen S, Watanabe T, Caris P, Geuten K, Lens F, Pyck N, Smets E. The distribution and phylogeny of aluminium accumulating plants in the Ericales[J]. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 2004, 6(4): 498–505
- [12] Osawa H, Ikeda S, Tange T. The rapid accumulation of aluminum is ubiquitous in both the evergreen and deciduous leaves of Theaceae and Ternstroemiaceae plants over a wide pH range in acidic soils[J]. *Plant and Soil*, 2013, 363: 49–59
- [13] Horst WJ, Wang Y, 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: 185–197
- [14] Ryan PR, Tyerman SD, Sasaki T, Furuichi T, Yamamoto Y, Zhang WH. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62: 9–20
- [15] Delhaize E, Ma JF, Ryan PR. Transcriptional regulation of aluminium tolerance genes[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(6): 341–348
- [16] Brunner I, Sperisen C. Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 172
- [17] 杨建立, 何云峰, 郑绍建. 植物耐铝机理研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(6): 836–845
- [18] Ma JF, Ryan PR, Delhaize E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6: 273–278
- [19] 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[J]. *The Plant Journal*, 2004, 37(5): 645–653
- [20] 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[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2007, 48(8): 1 081–1 091
- [21] Magalhaes JV, Liu J, Guimarães CT, Lana UGP, Alves VM, Wang YH, Schaffert RE, Hoekenga OA, Piñeros 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[J]. *Nature Genetics*, 2007, 39(9): 1 156–1 161
- [22] Ryan PR, Raman H, Gupta S, Horst WJ, Delhaize E. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 340–351
- [23] Qin R, Hirano Y, Brunner I. Exudation of organic acid anions from poplar roots after exposure to Al, Cu and Zn[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(2): 313–320
- [24] Naik D, Smith E, Cumming JR. Rhizosphere carbon deposition, oxidative stress and nutritional changes in two poplar species exposed to aluminum[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29: 423–436
- [25] Hirano Y, Frey B, Brunner I. Contrasting reactions of roots of two coniferous tree species to aluminum stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 77: 2–18
- [26] Dong XY, Shen RF, Chen RF, Zhu ZL, Ma JF. Secretion of malate and citrate from roots is related to high Al-resistance in *Lespedeza bicolor*[J]. *Plant and Soil*, 2008, 306(1–2): 139–147
- [27] 陈志长, 赵学强, 沈仁芳. 胡枝子高质量 RNA 的提取及 ALMT 基因片段的克隆和表达分析[J]. *土壤*, 2011, 43(3): 433–438

- [28] Heim A, Brunner I, Frossard E, Luster J. Aluminum effects on *Picea abies* at low solution concentrations[J]. Soil Science Society of American Journal, 2003, 67: 895–898
- [29] Watanabe T, Osaki M, Yoshihara T, Tadano T. Distribution and chemical speciation of aluminium in the Al accumulator plant, *Melastoma malabathricum* L.[J]. Plant and Soil, 1998, 201: 165–173
- [30] Nagata T, Hayatsu M, Kosuge N. Identification of aluminium forms in tea leaves by ^{27}Al NMR[J]. Phytochemistry, 1992, 31: 1 215–1 218
- [31] Taylor GJ, McDonald-Stephens JL, Hunter DB, Bertsch PM, Elmore D, Rengel Z, Reid RJ. Direct measurement of aluminum uptake and distribution in single cells of *Chara corallia*[J]. Plant Physiology, 2000, 123: 987–996
- [32] Xia J, Yamaji N, Kasai T, Ma JF. Plasma membrane-localized transporter for aluminum in rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(43): 18 381–18 385
- [33] Huang CF, Yamaji N, Chen Z, Ma JF. 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
- [34] Stevens DP, McLaughlin MJ, Alston AM. Phytotoxicity of aluminium-fluoride complexes and their uptake from solution by *Avena sativa* and *Lycopersicon esculentum*[J]. Plant and Soil, 1997, 192: 81–93
- [35] 向勤程, 刘德华. 茶树富铝的研究进展及展望[J]. 茶叶通讯, 2003(2): 33–36
- [36] Wong MH, Fung KF, Carr HP. Aluminium and fluoride contents of tea, with emphasis on brick tea and their health implications[J]. Toxicology Letters, 2003, 137(1-2): 111–120
- [37] Shen RF, Ma JF. Distribution and mobility of aluminium in an Al-accumulating plant, *Fagopyrum esculentum* Moench[J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(361): 1 683–1 687
- [38] Ma JF, Hiradate S. Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench)[J]. Planta, 2000, 211(3): 355–360
- [39] Shen RF, Chen RF, Ma JF. Buckwheat accumulates aluminum in leaves but not in seeds[J]. Plant and Soil, 2006, 284(1–2): 265–271
- [40] Zeng QL, Chen RF, Zhao XQ, Shen RF, Noguchi A, Shinmachi F, Hasegawa I. Aluminum could be transported via phloem in *Camellia oleifera* Abel[J]. Tree Physiology, 2013, 33(1): 96–105
- [41] Zeng QL, Chen RF, Zhao XQ, Wang HY, Shen RF. Aluminium uptake and accumulation in the hyperaccumulator *Camellia oleifera* Abel[J]. Pedosphere, 2011, 21(3): 358–364
- [42] 曾其龙, 陈荣府, 赵学强, 董晓英, 沈仁芳. 油茶根系吸收铝导致生长介质酸化[J]. 土壤, 2012, 44(5): 834–837
- [43] Zhao XQ, Shen RF, Sun QB. Ammonium under solution culture alleviates aluminum toxicity in rice and reduces aluminum accumulation in roots compared with nitrate[J]. Plant and Soil, 2009, 315(1–2): 107–121
- [44] Zhao XQ, Guo SW, Shinmachi F, Sunairi M, Noguchi A, Hasegawa I, Shen RF. Aluminum tolerance in rice is antagonistic with nitrate preference and synergistic with ammonium preference[J]. Annals of Botany, 2013, 111(1): 69–77
- [45] Chen ZC, Zhao XQ, Shen RF. The alleviating effect of ammonium on aluminum toxicity in *Lespedeza bicolor* results in decreased aluminum-induced malate secretion from roots compared with nitrate[J]. Plant and Soil, 2010, 337: 389–398
- [46] Sun QB, Shen RF, Zhao XQ, Chen RF, Dong XY. Phosphorus enhances Al resistance in Al-resistant *Lespedeza bicolor* but not in Al-sensitive *L. cuneata* under relatively high Al stress[J]. Annals of Botany, 2008, 102: 795–804
- [47] 董晓英, 沈仁芳. 高铝低磷胁迫对胡枝子生长及矿质元素吸收的影响[J]. 土壤, 2009, 41(4): 562–565
- [48] 孙清斌, 董晓英, 沈仁芳. 施用磷、钙对红壤上胡枝子生长和矿质元素含量的影响[J]. 土壤, 2009, 41(2): 206–211

Advances in Adaptive Mechanisms to Acid Soils in Woody Plants ——With an Emphasis on Lespedeza (*Lespedeza bicolor*) and Oil Tea (*Camellia oleifera*)

CHEN Rong-fu, DONG Xiao-ying, ZHAO Xue-qiang, SHEN Ren-fang*

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

Abstract: The recent progresses on mechanisms of woody plants adaptation to acid soils were reviewed. This summary focused on organic acids secretion from woody plants roots under aluminum (Al) stress, mechanisms of Al uptake and transport, coadaptation mechanisms of woody plants to Al stress and different nitrogen or phosphorus stress, taking lespedeza (*Lespedeza bicolor*), a pioneer plant well adapted to acid infertile soils, and oil tea (*Camellia oleifera*), an Al hyperaccumulator, as examples. Woody plants could also be divided into Al accumulators and Al excluders according to Al accumulation in leaves, similar to herbs; The exudation of malate and citrate is one of the important Al-resistance mechanisms in *L. bicolor*; Oil tea could accumulate Al efficiently due to the efficient influx of Al^{3+} and Al-F, widespread across acid soils, into the roots and its efficient distribution and transport of Al by the coordination between xylem transport and phloem transport in specific seasons; Ammonium alleviated the toxicity of Al in *L. bicolor* in solution culture compared with nitrate; Phosphorus enhanced Al resistance in the Al-resistant *L. bicolor* species but not in the Al-sensitive *L. cuneata*. Further investigation on mechanisms of woody plants adaptation to acid soils will contribute to the complement and improvement of the theories on Al tolerance and transport and to provide theoretic foundation for mineral nutrients management in acid soils.

Key words: Acid soils; Aluminum (Al); Woody plants; Oil tea (*Camellia oleifera*); Lespedeza (*Lespedeza bicolor*); Adaptation mechanisms