

· 综 述 ·

植物适应酸铝胁迫机理的研究进展

邓晓霞, 李月明, 姚堃姝, 乔婧文, 王竞红, 蔺吉祥

东北林业大学 园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040

邓晓霞, 李月明, 姚堃姝, 乔婧文, 王竞红, 蔺吉祥. 植物适应酸铝胁迫机理的研究进展. 生物工程学报, 2022, 38(8): 2754-2766.

DENG XX, LI YM, YAO KS, QIAO JW, WANG JH, LIN JX. Advances in the mechanism of plant adaptation to acid aluminum stress. Chin J Biotech, 2022, 38(8): 2754-2766.

摘 要: 酸铝胁迫是限制植物正常生长发育的重要非生物胁迫因子, 严重制约了我国酸性土壤地区的农业生产水平。植物抵御酸铝胁迫的形式复杂多样, 如分泌有机酸、提高根际 pH、分泌黏液、细胞壁对 Al^{3+} 的固定、有机酸对细胞溶质中 Al^{3+} 的螯合与液泡区隔化等。现有研究多集中于常规生理特征分析, 缺乏深入的分子生物学解析。基于此, 本文对国内外植物适应酸铝胁迫机理的相关研究进行了归纳和总结, 从酸铝胁迫对植物生长与生理代谢的影响、植物适应酸铝胁迫最主要的两种生理机制 (Al 排除机制、Al 耐受机制) 以及分子水平上调控相关耐铝基因进行了综述。最后针对现有研究的不足提出了展望, 以期为深入揭示植物适应酸铝胁迫的机理以及挖掘适于酸土生长的优质作物资源提供理论依据。

关键词: 酸铝胁迫; Al 排除机制; Al 耐受机制; 耐铝基因; 转录调控

Advances in the mechanism of plant adaptation to acid aluminum stress

DENG Xiaoxia, LI Yueming, YAO Kunshu, QIAO Jingwen, WANG Jinghong, LIN Jixiang

College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China

Abstract: The aluminum stress in acidic soil areas of China is an important abiotic stress factor that hampers the normal growth and development of plants and seriously affects the agricultural yield. The forms of plant resistance to aluminum stress are complex and diverse, which include secretion of organic

Received: December 30, 2021; Accepted: March 21, 2022; Published online: April 12, 2022

Supported by: Natural Science Foundation of Heilongjiang Province, China (YQ2019C005)

Corresponding author: LIN Jixiang. E-mail: linjixiang@nefu.edu.cn

基金项目: 黑龙江省自然科学基金优秀青年基金 (YQ2019C005)

acids, increase of rhizosphere pH, secretion of mucus, cell wall fixation of Al^{3+} , organic acid chelation of Al^{3+} in cell solute, and vacuolar area isolation. Most of studies focus on analyzing conventional physiological characteristics, but in-depth molecular biological analyses are lacking. This review summarizes the mechanisms how plants adapt to acidic aluminum stress. This includes the effect of acid aluminum stress on plant growth and physiological metabolism, the two main physiological mechanisms of plant adaptation to acid aluminum stress (aluminum exclusion mechanism, aluminum tolerance mechanism), and the aluminum resistance related genes. Finally, this paper puts forward some prospects for further revealing the mechanism of plant adaptation to acid aluminum stress and excavating high-quality crops suitable for cultivation in acidic soils.

Keywords: acid aluminum stress; aluminum elimination mechanism; aluminum tolerance mechanism; aluminum resistance genes; transcriptional regulation

据统计, 目前全球可耕性土地中约有 30% 属于酸性土壤, 大部分位于热带和亚热带地区^[1]。在我国, 酸性土壤主要分布在长江以南等地, 约占全国土地总面积的 22%。从地带性土壤分区来看, 土壤酸化的研究多集中于南方, 但由于长期耕作和施肥不当, 近年来北方地区如黑龙江省的黑土与辽宁省的棕壤土也出现了酸化的趋势^[2]。土壤酸化是自然因素和人为因素综合影响下土壤酸度上升的过程。土壤中的离子进行迁移转换, 外源 H^+ 浓度升高与土壤盐基离子浓度降低。

铝是土壤中含量较为丰富的金属元素。在近中性或碱性土壤中, 铝主要以矿物的形式存在, 如氧化铝或铝硅酸盐, 具有非植物毒性^[3]。然而, 在低 pH 的酸性条件下, 铝溶解为 Al^{3+} , 而 Al^{3+} 会对植物生长发育产生巨大的不利影响。在酸性条件下, 铝胁迫会以多种方式影响植物, 如通过抑制根系生长, 进而抑制植物对水分和营养物质的吸收^[4]; 增加 Al^{3+} 在细胞壁和细胞质中的沉积, 导致细胞的延伸和分裂受到抑制; 损害光合系统的功能并降解质体色素, 导致叶片的光合作用下降; 积累活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 导致质膜中脂质

的过氧化和功能失调的细胞器的产生, 植物也因此会形成一些主要的抗氧化酶如超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 来缓解酸铝胁迫造成的 ROS 和自由基的增加。

此外, 为了抵御酸铝胁迫, 植物通常会以一定的生理适应机制来缓解其对自身造成的损害, 如分泌有机酸、提高根际 pH、分泌粘液的 Al 排除机制和细胞壁对 Al^{3+} 的固定、有机酸对细胞溶质中 Al^{3+} 的螯合、液泡区隔化的 Al 耐受机制^[5]。近年来, 国内外针对植物应答酸铝胁迫的分子机制也开展了大量研究, 鉴定出一系列耐铝基因以及 STOP1、ART1、WRKY 等转录因子在调控酸铝胁迫中发挥着重要的作用。这些耐铝基因的表达可能受到极其复杂的机制的调节, 涉及抑制因子和激活因子与其他耐铝基因共同调节, 并与其他控制应激反应的机制 (如植物激素和 ROS) 协同干扰。

目前, 酸铝胁迫对植物影响的研究仍多集中于植物生理生化参数的分析, 缺乏深入的分子机理阐述。基于此, 本文从酸铝胁迫对植物

生长发育的影响、植物适应酸铝胁迫的机理以及 Al 转录调控等方面进行了归纳与总结,并提出了研究展望,以期为深入揭示植物适应酸铝胁迫的机理以及挖掘适于酸土生长的优质作物资源提供理论依据。

1 酸铝胁迫对植物生长与生理代谢的影响

一般来说,酸铝胁迫对植物地上与地下器官均产生强烈的毒害作用,但对地上部分的危害一般会滞后于地下。对绝大多数植物来说,酸铝胁迫主要是抑制其根系生长,根是酸铝胁迫作用的首要部位,尤其是根部的远端过渡区(1–2 mm)和从根尖开始的伸长区(3–5 mm)。长期暴露于铝中的根系受损伤后,侧根数量会明显减少,生物量降低,植物对水和矿物质的吸收也因此受到抑制,并最终影响植物的生长与生产力。Dai 等^[6]探讨了酸铝胁迫对团花树(*Neolamarckia cadamba*)根生长的抑制作用,发现在 400 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 处理 4 d 后的主根(PR)长度仅为 0.13 cm,与未胁迫的对照组主根长度 0.70 cm 相比显著降低,由此表明主根长度随着铝浓度的增加会严重减少。此外,酸铝胁迫下叶片木质部组织中也能观察到铝的积累^[7],Rahman 等^[8]发现了酸铝胁迫下的叶片木质部组织中,山茶(*Camellia japonica*)比水稻(*Oryza sativa*)、大豆(*Glycine max*)和玉米(*Zea mays*)的铝积累量高,大豆、玉米低于 500 mg/kg,水稻低于 200 mg/kg,而山茶高达 13 500 mg/kg,叶片会因此表现出延迟成熟、变黄、叶脉变紫以及叶尖受损等特征。

光合作用是对金属胁迫极其敏感的生理过程,酸铝胁迫下植物的光合作用通常会大幅度下降。铝在植物不同部位吸收和积累时,也会影响细胞及细胞器,损害光合系统的功能并降

解质体色素。酸铝胁迫对植物光合作用的影响主要包括两个方面,即气孔因素和非气孔因素。气孔作为植物叶片与外界气体交换的通道,影响着光合作用等进程。Wong 等^[9]提出了气孔导度与光合速率之间遵循一定的线性关系,即光合作用正常时,气孔导度增大,而光合作用受到酸铝胁迫时,气孔导度减小,即受到气孔因素影响。然而李亚敏等^[10]对黄芩(*Scutellaria baicalensis*)酸铝胁迫的研究中发现,其气孔导度、蒸腾速率、光合速率均明显下降,而胞间 CO_2 浓度则升高,推测是非气孔因素抑制了叶片光合作用,肖宜安等^[11]对车前(*Plantago asiatica*)的研究也证实了此观点。此外,叶绿素含量、荧光参数的变化也可以一定程度反映酸铝胁迫对光合作用的影响。黄玉婷等^[12]发现酸铝胁迫会迫使植物叶绿素含量降低,究其原因是酸铝胁迫破坏了类囊体膜和叶绿素代谢途径;王一鸣等^[13]研究了酸铝胁迫对景天三七(*Sedum aizoon*)叶片光合特性的影响,结果表明总叶绿素含量与对照相比下降了约 50%;Wg 等^[14]测定可可豆(*Theobroma cacao*) Chl 荧光动力时发现,在酸铝胁迫下,随着铝浓度的增加, F_v/F_m 的比值下降,30 mg/L Al 浓度下其比值与对照相比下降 6%。上述研究证实了酸铝胁迫会使气孔导度减小、破坏类囊体膜与叶绿素代谢途径,并最终抑制植物的光合作用。

大量研究表明,酸铝胁迫会减弱植物的呼吸作用。何龙飞等^[15]对耐铝性不同的两种小麦进行铝处理,研究发现两种小麦的呼吸速率均下降;刘强等^[16]以耐铝性不同的两个烟草品种为供试材料也得到了相同的结论,这可能与线粒体膜上酶活性的下降有关。另外,酸铝胁迫也会对植物活性氧代谢产生一定的影响。植物在受到酸铝胁迫时,体内活性氧平衡会受到破坏,随着时间的延长与程度的加深,活性氧清

除系统的功能会逐渐降低,活性氧 (ROS) 以及自由基的积累也会随之增加,这些物质的产生与降解之间的不平衡,会导致氧化应激、酶失活、细胞膜脂质过氧化等^[17]。Awasthi 等^[18]发现,水稻在酸铝胁迫下根与茎中 SOD、CAT、APX 的活性随着铝浓度的增加而增加,100 $\mu\text{mol/L}$ Al 处理 24 h 后,根中的 SOD、CAT、APX 活性分别上升了 83.33%、47.65%、150.00%,茎中的 SOD、CAT、APX 活性分别上升了 38.50%、42.80%、87.50%,这表明水稻在酸铝胁迫下抗氧化酶的活性会增加; Pirzadah 等^[19]对荞麦 (*Fagopyrum esculentum*) 叶片在酸铝胁迫下的研究中发现,300 $\mu\text{mol/L}$ Al 水平下荞麦的 SOD、CAT、APX 活性与对照相比分别提高了 187.00%、69.27%、70.39%。总之,为了缓解酸铝胁迫造成的 ROS 和自由基的增加,植物会形成抗氧化酶 (SOD, POD, CAT, APX) 来消除其给植物带来的损伤,但是不能完全修复损伤。

2 植物适应酸铝胁迫的机理

2.1 Al 排除机制

在诸多植物适应酸铝胁迫生理策略中,根系分泌有机酸 (苹果酸、柠檬酸、草酸) 被认为是极其普遍且重要的机理,植物从根尖分泌有机酸来响应酸铝胁迫,从而阻止 Al^{3+} 进入根尖细胞。有机酸分泌与两类质膜定位转运体有关,即铝激活苹果酸转运体 (aluminum-activated malate transporter, ALMT) 和多药物及有毒化合物外排 (multidrug and toxic compound extrusion, MATE) 转运体。在小麦中, *TaALMT1* 被鉴定为苹果酸的外排基因,它作为膜定位转运体,在酸铝胁迫下参与苹果酸盐的外排,从而赋予了小麦耐铝性。Pereria^[20]以 20 个耐铝水平不同的小麦 (*Triticum aestivum*) 品种为材料测定其相对根长 (RRL) 的研究中显示,含 *TaALMT1* 的耐

铝基因型有着更大的 RRL,耐铝基因型的 RRL 为 67%,而铝敏感型的 RRL 仅为 18%。Silva 等^[21]以 ET8 与 ES8 小麦基因系为材料在水培条件下测定其 RRL 与苹果酸盐流出量,结果表明含 *TaALMT1* 的 ET8 基因系的 RRL 是 ES8 的 9 倍,且 ET8 的苹果酸盐流出量是 ES8 的 4 倍。其他物种如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、大豆、油菜、黑麦 (*Secale cereale*)、紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 中的 *AtALMT1*、*GmALMT1*、*BnALMT1/2*、*ScALMT1*、*MsALMT1* 基因均介导根系分泌苹果酸^[22-25]。拟南芥、高粱 (*Sorghum bicolor*)、玉米、小麦中的 *AtMATE1*、*SbMATE1*、*ZmMATE1*、*TaMATE1* 作为质膜外排转运体介导柠檬酸盐的分泌^[26-29]。除了苹果酸盐和柠檬酸盐外,荞麦 (*Fagopyrum esculentum*) 通过根系分泌草酸与 Al^{3+} 螯合,降低了酸铝胁迫对植物的危害,但目前调控草酸分泌的蛋白尚不明确^[30]。

根际 pH 的提高是植物的另一种 Al 排除机制。根际 pH 的提高可以降低铝的溶解度、活性和潜在毒性。Degenhardt 等^[31]发现,通过加速拟南芥 *alr-104 H⁺* 的内流,根际 pH 得到提高,突变体对 Al^{3+} 的耐受能力增强。在其他植物如小麦、荞麦中,耐铝型品种比铝敏感型品种有着较高的根际 pH 值,这可能是 H^{+} -ATP 酶参与了根际 pH 的调节^[32]。另外,黏液的形成也是一种 Al 排除机制。Geng 等^[33]以豌豆 (*Pisum sativum*) 为供试材料,通过比较根尖 Al^{3+} 的积累量来验证黏液保护根尖免受酸铝胁迫的作用,结果证实被破坏黏膜层的 Al^{3+} 积累量是未被破坏黏膜层的 3 倍; Ramos^[34]等以牧草 (*Urochloa brizantha*) 为实验材料,通过比较苏木精溶液对根尖的染色情况来评价黏液对根的保护作用,结果显示被破坏黏液层的根尖与未被破坏黏液层的相比染色更深,推测黏液有阻挡 Al^{3+} 进入根尖细胞的作用; Alves Silva 等^[35]

以蓖麻 (*Ricinus communis*) 种子为实验材料研究根尖黏液层与耐铝性的关系, 结果显示未被破坏黏液层的种子相对根长是被破坏黏液层种子的 2 倍, 表明了黏液层对植物响应酸铝胁迫的显著贡献。说明根尖分泌黏液与根际 pH 的提高在植物耐酸铝胁迫的机制中同样发挥着重要作用。

2.2 Al 耐受机制

酸铝胁迫对许多作物有着严重的毒害, 如水稻、小麦、玉米、荞麦和黑麦, 极低浓度的铝就能抑制根系的生长。当 Al^{3+} 进入植物后, 植物就会改变相关基因的表达模式和一些特殊机制来参与调节耐铝性。目前, Al 耐受机制主要包括细胞壁对 Al^{3+} 的固定、有机酸对细胞溶质中 Al^{3+} 的螯合和液泡区隔化等^[36]。

细胞壁在抵御酸铝胁迫的过程中有着极其重要的作用, 起着对 Al^{3+} 的固定功能, 一定程度提高植物的耐铝性。植物根细胞壁是与金属离子相互作用的主要场所, 其主要成分是果胶、纤维素、半纤维素, 植物吸收的约 99% 的 Al^{3+} 会沉积在细胞壁与细胞质中。纤维素被认为不与铝结合, 而带负电羧基的果胶和具有高度支化结构 (即带有大量官能性的端基, 具有较高的溶解性和较低的黏度) 的半纤维素都可以与 Al^{3+} 相互作用^[37]。很多研究显示, 根尖细胞果胶的含量、果胶甲基化的程度以及半纤维素的含量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。Nagayama 等^[38]发现, 水稻根系细胞壁中果胶的含量与其对 Al^{3+} 的耐受能力有着相关性, 果胶含量越低, 水稻对 Al^{3+} 的耐受性就越强; Eticha 等^[39]研究了玉米根尖细胞壁果胶含量及其甲基化程度与耐铝性的关系, 发现铝敏感型的植株比耐铝型的植株细胞壁中的果胶与低甲基化的果胶含量高 11.67%; Yang 等^[40]发现, STAR1 和 STAR2 调

控水稻根系细胞壁果胶中 UDP-葡萄糖的转运, 用来掩盖细胞壁上 Al^{3+} 的结合位点, 降低 Al^{3+} 在根系细胞壁的固定量, 减少铝在细胞壁的积累和损伤。半纤维素也被证明是铝结合的主要位点。半纤维素 (木葡聚糖)-纤维素网络是由木葡聚糖内水解酶 (XEH) 与木葡聚糖内转葡萄糖基酶 (XTH) 编码的木葡聚糖内水解酶 (XET) 催化的, 这两种酶通过切割和重新连接木葡聚糖链参与细胞膨胀。而酸铝胁迫会抑制 XTH 酶的表达, Zhu 等^[41]证明 Al^{3+} 会抑制 XTH31 在拟南芥根中的表达和活性, 并且 XTH31 的突变体可以通过降低细胞壁木葡聚糖含量、Al 结合能力来增强耐铝性。由此可见, 降低植物根尖细胞壁中果胶与半纤维素的含量能够减少根细胞壁中 Al^{3+} 的积累量, 从而增强植物对 Al^{3+} 的耐受力。

有机酸对细胞溶质中 Al^{3+} 的螯合作用与液泡区隔化也可以抵御酸铝胁迫。细胞溶质中有有机酸可以参与螯合 Al^{3+} , 降低 Al^{3+} 在细胞溶质中的含量, 从而减轻酸铝胁迫对植物的毒害。Jian 等^[42]以绣球花 (*Viburnum macrocephalum*) 为实验材料发现铝以 1:1 的 Al^{3+} -柠檬酸形式存在于细胞溶质中, 将该复合物应用于玉米酸铝胁迫的实验中, 结果表明其不会抑制玉米根系的生长, 而同浓度的单体铝则会抑制根系的生长。Ma 等^[43]还发现, 茶树、荞麦根尖分泌有机酸螯合 Al^{3+} , 转化为无毒性的复合物形式。OsNrat1 是质膜定位转运蛋白, 负责把 Al^{3+} 转运至细胞质中, 并在 OsALS1 的协同下将 Al^{3+} 转运至液泡中, 在水稻抵御酸铝胁迫中起着极其重要的作用^[44]。在水稻中, ALS3 是一种 ABC 转运蛋白, 主要在韧皮部中表达, 它被认为是 Al 的转运体, 将 Al^{3+} 从水稻的根尖转运到液泡中, 以保护敏感根尖免受酸铝胁迫的毒害^[45]。Inostroza-Blancheteau 等^[46]以荞麦为研究材料

发现, Al^{3+} 进入荞麦细胞后便与草酸按照 1:3 的比例整合成无毒复合物, 接着由根尖运输至根冠, 在木质部中该复合物转变为 1:1 的 Al^{3+} -柠檬酸形式, 然后以该形式运输至叶肉细胞中, 此时复合物又转变为 Al^{3+} -草酸形式, 最后将其贮存在液泡中。Gao 等^[47]以茶树为研究材料, 在亚细胞定位过程中发现约 88.00% 的 Al 贮存于叶片的液泡中, 推测液泡的区隔化是茶树耐酸铝胁迫的原因之一。然而直接的 Al 转运并不是调节酸铝胁迫的唯一途径, Mg^{2+} 的转运也可以减轻酸铝胁迫对植物的毒害。OsMGT1 是质膜定位转运蛋白, 是用来转运 Mg^{2+} 的。Chen 等^[48]将水稻根系中 *OsMGT1* 基因敲除后发现, 植物对 Mg^{2+} 的吸收量下降并增加了其对铝的敏感性。总之, 这种把螯合物由地下部分运输至地上部分, 然后再贮存在液泡中, 是植物抵御酸铝胁迫的有效方式。

3 耐铝基因的转录调控

现有关酸铝胁迫对植物影响的研究缺乏深入的分子机理阐述, 利用生理学手段结合分子生物学技术对植物适应酸铝胁迫机理的研究带来了极大的帮助。有研究表明, 转录因子可以通过调节相关耐铝基因的表达来增强植物对酸铝胁迫的耐受性^[49]。耐铝基因表达水平影响植物的耐铝程度, 其转录可能受到非常复杂机制的调节, 涉及抑制因子和激活因子与其他耐铝基因共同调节, 并与其他控制应激反应的机制协同干扰。

转录因子如 STOP1、ART1、WRKY 等充当环境信号的早期响应者, 并调节植物适应非生物胁迫的下游基因的表达。据报道, C_2H_2 型锌指蛋白转录因子在调节耐铝基因表达中起重要作用, 在拟南芥中, AtSTOP1 属于 C_2H_2 型锌

指转录因子家族, 它调节多种耐铝基因, 如 *ALS3*、*CIPK23*^[50]。此外, 耐铝基因 *ALMT1* 和 *MATE1* 的表达也受到 STOP1 的调节。Sasaki 等^[51]以耐铝型小麦 (ET8) 为实验材料构建 cDNA 文库, 分离植株根尖得到了由铝诱导的 *ALMT1* 基因, 并命名为 *TaALMT1*; 随后, 在拟南芥中, Hoekenga 等^[22]发现了 *TaALMT1* 的同源基因 *AtALMT1*, 该基因定位于 1 号染色体上的一个抗铝数量性状位点, *TaALMT1* 与 *AtALMT1* 均受 STOP1 的调节。Xu 等^[52]利用酵母双杂交技术在拟南芥根系 cDNA 文库中筛选到了一个与 STOP1 互作的蛋白 SIZ1, 研究发现酸铝胁迫通过抑制 SIZ1 介导的 STOP1 在 K40 和 K212 位点的 SUMO 化修饰来增强其转录活性, 进而促进苹果酸转运蛋白基因 *ALMT1* 的转录和苹果酸分泌, 最终实现植物解铝毒的目的。在拟南芥中, STOP2 是 STOP1 的同源物, 具有较短的 C 端, 它可以通过激活几种质子耐受基因的表达来挽救 STOP1 突变体中的质子耐受性, 可以说 STOP2 能够增强由 STOP1 控制的质子耐受机制。

Yamaji 等^[53]在水稻中发现了 STOP1 的同源物 ART1, 两种转录因子在抵御酸铝胁迫中有着类似的功能。微阵列分析表明, ART1 参与调控的 30 多个铝应答基因中, 有 10 个具有功能特征, 分别是 *OsSTAR1*、*OsSTAR2*、*OsNrat1*、*OsALS1*、*OsMGT1*、*OsFRDL4*、*OsFRDL2*、*OsCDT3*、*OsEXPA10* 和 *OsART2*。Huang 等^[54]报道了 ART1 可以调控 *OsSTAR1* 和 *OsSTAR2* 的表达, 它们形成复合物, 将 UDP-葡萄糖运输到细胞壁中, 以减轻铝对植物造成的损害; Xia 等^[55]证明了 *OsNrat1* 编码一种属于 Nramp 家族的质膜定位转运蛋白, 专门用来转运三价的铝离子, 在水稻中 *OsALS1* 编码液泡膜定位转运

蛋白,负责将 Al^{3+} 隔离到根的液泡中,保护根尖免受铝的毒害;Chen 等^[48]研究指出,OsMGT1 是水稻中 Mg^{2+} 的质膜定位转运体,可以通过增加 Mg^{2+} 的浓度来竞争 Al^{3+} 的结合位点,从而减轻酸铝胁迫对植物造成的损害;Yokosho 等^[56]研究指出,OsFRDL2 和 OsFRDL4 作为质膜外排转运体,负责 Al 激活条件下柠檬酸盐的释放,通过螯合根际的 Al^{3+} 减轻铝对植物的毒害;Xia 等^[44]研究发现,敲除 *OsCDT3* 的水稻与野生型水稻相比,其细胞壁和质膜中的 Al^{3+} 含量低,但根部细胞液中的 Al^{3+} 含量增加,表明 *OsCDT3* 位于质膜上,可通过直接结合 Al^{3+} 来阻止其进入根细胞,因此有助于水稻抵御酸铝胁迫;Che 等^[57]研究指出,*OsEXPA10* 是铝上调的扩展蛋白基因之一,参与正常根细胞伸长,但对铝耐受性的贡献很小,且 *OsART2* 是 *OsART1* 的同系物,由铝高度诱导^[58]。由此可见,ART1 调控着诸多耐铝基因的表达,它作为质膜定位转运蛋白通过转运 Al^{3+} 或 Mg^{2+} 等方式来减轻酸铝环境对植物造成的损害,因此该转录因子在植物抵御酸铝胁迫的过程中起着关键作用。

此外,转录调控机制还涉及抑制因子和激活因子与其他耐铝基因共同调节。除了 *ART1/STOP1* 转录因子外,WRKY 转录因子在调节耐铝基因表达中也起着重要作用。Ding 等^[59]通过酵母单杂交试验和 CHIP-qPCR 分析表明,插入突变体 WRKY46 的植株与野生型相比在酸铝胁迫下根系生长更好,研究证明 WRKY46 是 *ALMT1* 的抑制因子,WRKY46 的突变导致苹果酸分泌增多、根尖 Al^{3+} 积累量减少,从而赋予了植株耐酸铝胁迫的能力。而 Li 等^[60]通过使用突变和转基因互补分析来定义水稻中 WRKY 转录因子家族的另一个成员 *OsWRKY22* 在响应酸铝胁迫中的作用,研究表明 *OsWRKY22* 促进 *OsFRDL4* 基因表达,提高柠

檬酸分泌,从而增强水稻对酸铝胁迫的耐受性,因此 *OsWRKY22* 被称作水稻 Al 耐受性的正调控因子。

转录调控还与其他控制应激反应的机制协同干扰,例如包括 *ALMT* 在内的主要耐铝基因的转录也受植物激素和 ROS 的调控。就植物激素而言,Takatsuka 等^[61]研究指出,IAA 是植物根系发育和伸长的关键调节激素,IAA 在根系的浓度是由一系列 IAA 极性转运体 PIN 家族蛋白转运的, Al^{3+} 会干扰 PIN 的质膜定位,进而调节 IAA 从根尖到伸长区的运输,PIN 介导的 IAA 流动的中断是酸铝胁迫环境抑制根生长的原因之一;Yang 等^[62]将拟南芥的根暴露于 Al^{3+} 条件下,诱导了根尖过渡区 (TZ) 中 IAA 信号转导的局部增强,为了响应酸铝胁迫,*TAA1* 表达上调,并通过许多 IAA 反应因子 (ARF) 抑制 IAA 调节根生长,特别是 ARF10 和 ARF16,在细胞壁中起修饰作用;Kobayashi 等^[63]为了探索拟南芥中 *AtALMT1* 多重反应的机制分析了其在野生型植物、含有各种缺失启动子构建体的转基因植物以及对各种诱导物的信号转导存在缺陷的突变植物的表达模式,结果表明 *AtALMT1* 转录明显受到 IAA、ABA 的诱导,暗示了拟南芥在适应酸铝胁迫过程中 *AtALMT1* 表达的复杂调节。除植物激素外,转录调控机制还受到 ROS 调控的干扰,铝处理会上调各种基因的表达,基因的表达会赋予植物铝耐受性^[64]。*GST*、*POX*、*SOD1* 均可被铝诱导,而且对铝胁迫均有耐受性,其中 *GST*、*POX* 赋予了拟南芥耐受性,*SOD1* 赋予了芥菜 (*Brassica juncea*) 耐受性,这些结果表明铝诱导的 ROS 介导的基因有助于保护植物免受铝诱导的 ROS 损伤。

4 展望

植物适应酸铝胁迫的机理是一个多层次、

多途径、多基因控制的过程 (表 1)。酸铝胁迫可以抑制植物根系生长, 从而抑制其水分和矿物质的吸收, 并最终影响植物的生长与生产力, 不利于优质作物资源在酸土的生长。虽然国内外在植物抵御酸铝胁迫方面已经取得了一些进展, 如发现了 Al 排除机制与 Al 耐受机制, 并且越来越多的耐铝基因被鉴定出来, 但是仍有诸多机理未被阐明 (图 1)。今后综合运用生理学与分子生物学等技术为深入揭示植物适应酸铝胁迫的机理带来突破性的进展。基于现有研究存在的问题, 今后可以在下述几个方面进行更深入的研究。

(1) 酸铝胁迫诱导有机酸分泌涉及多层次的调控, 例如基因、蛋白、代谢等, 目前的研

究缺乏对不同层次调控的系统研究。本课题组从事植物抵御酸铝胁迫组学方面的研究, 已经发现了一些植物抵御酸铝胁迫的生理代谢过程。综合运用代谢组学、基因组学、蛋白质组学可以对有机酸分泌的激活机制作出进一步的阐述。如 STOP1 调控 *ALMT* 与 *MATE* 的表达, 这些基因可以激活有机酸的分泌, 未来的研究可以运用蛋白质组学重点围绕其来开展; 有机酸是三羧酸循环的中间产物, 在植物的新陈代谢中起着极其重要的作用, 根系分泌有机酸来抵御酸铝胁迫对于植物自身而言是一种能量的消耗, 因此为了防止有机酸的过度浪费, 应该精确调控有机酸的分泌, 柠檬酸螯合 Al 的能力强于苹果酸, 且植物也存在一定的负调控基因防止有机酸的过度分泌, 未来可以利

表 1 已发现的植物耐铝基因的名称、功能及来源作物

Table 1 Names, functions and source crops of the plant aluminum tolerance genes reported to date

Transcription factors	Genes	Function	Plant species
STOP1	<i>TaALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Triticum aestivum</i>
	<i>AtALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Arabidopsis thaliana</i>
	<i>GmALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Glycine max</i>
	<i>BnALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Brassica napus</i>
	<i>ScALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Secale cereale</i>
	<i>MsALMT1</i>	Regulates the transport of malic acid	<i>Medicago sativa</i>
	<i>AtMATE1</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Arabidopsis thaliana</i>
	<i>SbMATE1</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Sorghum bicolor</i>
	<i>ZmMATE1</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Zea mays</i>
	<i>TaMATE1</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Triticum aestivum</i>
ART1	<i>OsSTAR1</i>	Transport UDP-glucose to the cell wall	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsSTAR2</i>	Transport UDP-glucose to the cell wall	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsNrat1</i>	Transport Al ³⁺ to the cytoplasm	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsALS1</i>	Isolate Al ³⁺ into vacuoles	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsMGT1</i>	Transport of Mg ²⁺ to the cytoplasm	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsFRDL4</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsFRDL2</i>	Regulates the transport of citric acid	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsCDT3</i>	Combines Al ³⁺ in the rhizosphere	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsEXPA10</i>	Participate in root cell elongation	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsART2</i>	Regulates aluminum tolerance genes	<i>Oryza sativa</i>
WRKY	<i>OsWRKY22</i>	Positive regulator of aluminum tolerance	<i>Oryza sativa</i>
	<i>OsWRKY46</i>	Negative regulator of aluminum tolerance	<i>Oryza sativa</i>

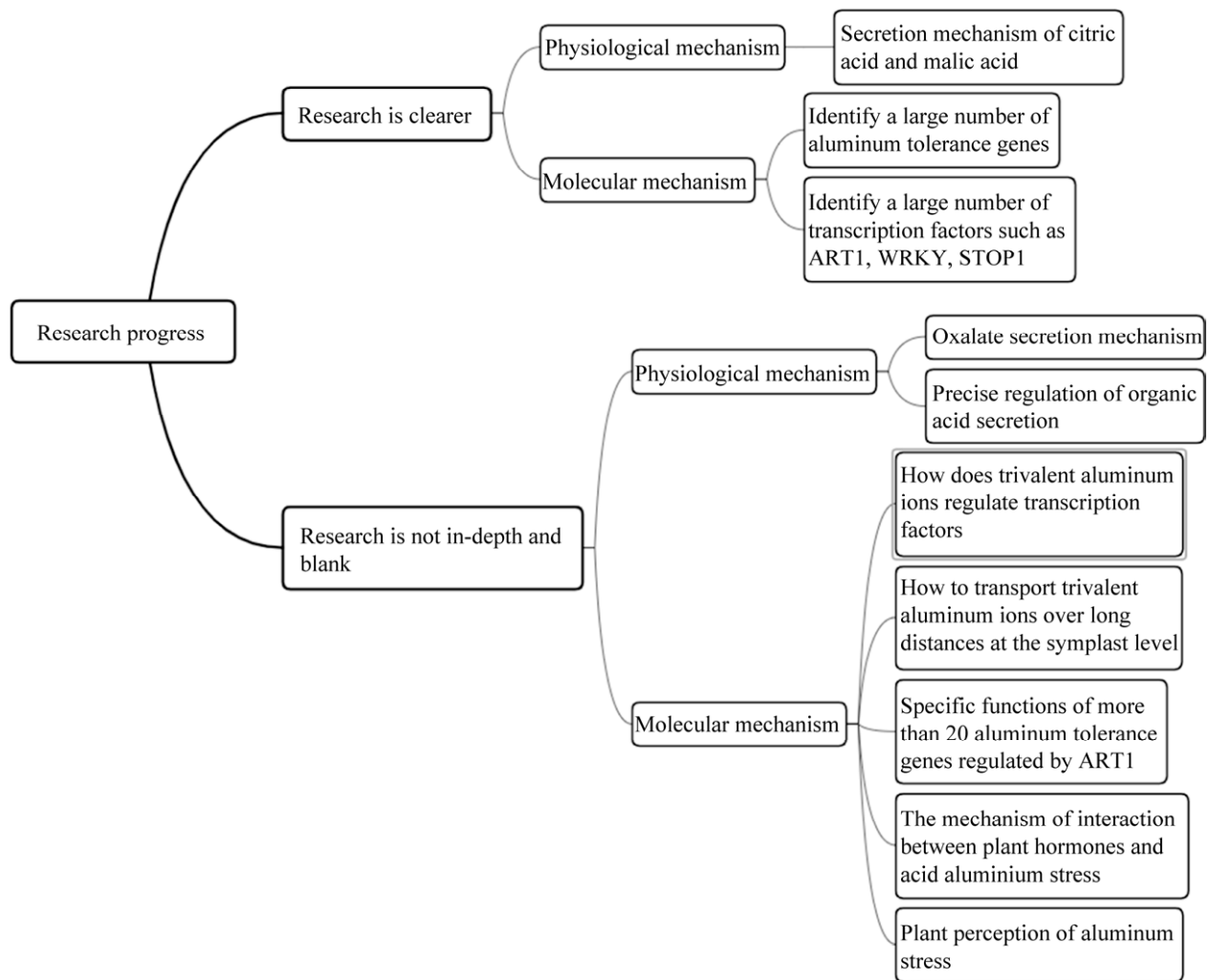


图 1 植物抵御酸铝胁迫的现有研究进展

Figure 1 Summary of the mechanisms how plants adapt to acid aluminum stress.

用代谢组学、生物工程手段通过改造启动子等策略提高植物抵御酸铝胁迫的能力；柠檬酸与苹果酸的分泌机制已经取得了实质性的进展，而对于调控草酸分泌相关的耐铝基因与具体机制的研究则相对滞后，因此可以运用基因组学深入揭示草酸介导的分泌机制。

(2) 现有研究在植物抵御酸铝胁迫的分子机理方面也取得了一些成果，尤其是在拟南芥、水稻等模式植物中鉴定出大量的耐铝基因，且 ART1、STOP1、WRKY 等调控耐铝基因的相关

转录因子也陆续被发现，为完整阐述植物抵御酸铝胁迫的机理，今后应更多地开展耐铝基因的克隆与挖掘，如克隆负责促进有机酸合成的基因，以培育耐铝品种；也能通过测定植物响应酸铝胁迫的变异情况，如利用转录组测序技术对植物进行转录组测序，得到差异表达基因，并筛选出与耐铝相关的基因；此外，还可以对植物表型与耐铝基因进行关联分析，这种方法可以对多个目标性状进行基因定位，精确且高效，有利于耐铝基因的挖掘和利用，这能够为

今后优质作物资源的选择和酸土耕作提供理论依据。

(3) 转录因子对耐铝基因的调控机制已经渐渐清晰, 但仍有诸多问题悬而未决。如目前尚不清楚 Al^{3+} 是如何调控转录因子的; STOP1 与其同源物是调节铝耐受的关键转录因子, 由它们调控的下游基因在植物抵御酸铝胁迫中 ART1 发挥着重要的作用, 除了其中 10 个是具有功能特征的基因外, 其他 20 多个基因的具体功能尚不清楚; 另外, Al^{3+} 地上部与地下部的胞内转运是由分布于质膜和液泡膜上的转运蛋白协同转运的, 如 STAR 和 ALS 转运蛋白, 它们如何在共质体层次长途转运 Al^{3+} 也仍需要进一步的探讨。因此, 今后有必要侧重于利用生物化学和遗传学方法对上述 3 个问题进行深入的研究。

(4) 近年来研究表明, 其他应激反应机制对耐铝基因功能的调控、植物对酸铝胁迫的感知以及铝与其他因素相互作用的研究还很少。如植物激素 (IAA) 的异常累积与酸铝胁迫抑制根生长有关, 表明耐铝基因的表达可能与其他应激反应机制存在相互作用, 目前的研究还无法阐明这种相互作用背后的分子机制。因此, 今后可以利用全基因组关联分析技术去揭示植物抵御酸铝胁迫的复杂机理; 植物对酸铝胁迫的感知以及这种信号下如何转导是科学研究的前沿问题, 目前的研究尚不能明确铝受体, 但是盐胁迫下传感器的发现为识别铝受体带来了启发, 未来的研究有必要侧重于在酸铝环境中植物早期对 Al^{3+} 的感应; 此外, 关于铝与其他制约因素相互作用的研究还很少, 植物适应酸铝胁迫的机制是一个多基因调控的过程, 然而目前提高耐酸铝胁迫的转基因植物主要集中在对单个基因的操作上, 因此, 利用全基因组测序、基因组编辑技术等分子育种结合常规育种

开发多种耐铝基因对于缓解南北方地区由于长期耕作和施肥不当等措施引起的土壤酸化趋势以及提高酸性土壤中植物的耐铝性至关重要。

REFERENCES

- [1] Huynh VB, Repellin A, Zuily-Fodil Y, et al. Aluminum stress response in rice: effects on membrane lipid composition and expression of lipid biosynthesis genes. *Physiol Plant*, 2012, 146(3): 272-284.
- [2] 刘颖. 浅析黑龙江省农田黑土酸化的原因及对策. *黑龙江农业科学*, 2010(5): 49-52.
Liu Y. Analysis on the reason and the countermeasures of black soil acidification in Heilongjiang province. *Heilongjiang Agric Sci*, 2010(5): 49-52 (in Chinese).
- [3] Zhang X, Long Y, Huang JJ, et al. Molecular mechanisms for coping with Al toxicity in plants. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(7): 1551.
- [4] Liu CJ, Liu YJ, Wang SW, et al. *Arabidopsis mgd* mutants with reduced monogalactosyldiacylglycerol contents are hypersensitive to aluminium stress. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 203: 110999.
- [5] Kochian LV, Piñeros MA, Liu JP, et al. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 571-598.
- [6] Dai BJ, Chen C, Liu Y, et al. Physiological, biochemical, and transcriptomic responses of *Neolamarckia cadamba* to aluminum stress. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(24): 9624.
- [7] Chandra J, Keshavkant S. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: a review. *Chemosphere*, 2021, 278: 130384.
- [8] Rahman MA, Lee SH, Ji HC, et al. Importance of mineral nutrition for mitigating aluminum toxicity in plants on acidic soils: current status and opportunities. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(10): 3073.
- [9] Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979, 282(5737): 424-426.
- [10] 李亚敏, 刘建中, 史永博, 等. 铝胁迫对黄芩幼苗气孔特性及光合作用的研究. *安徽农业科学*, 2011, 39(10): 5791-5793.
Li YM, Liu JZ, Shi YB, et al. Effects of aluminum stress on the stomatal characteristics and photosynthesis of *Scutellaria baicalensis* Georgi seedlings. *J Anhui Agric Sci*, 2011, 39(10): 5791-5793

- (in Chinese).
- [11] 肖宜安, 李晓红, 李蕴, 等. 铝胁迫对车前光合生理特性的影响. 井冈山大学学报(自然科学版), 2010, 31(1): 48-52.
Xiao YA, Li XH, Li Y, et al. Effects of aluminum stress on photosynthetic physiological characteristics of *Plantago asiatica*. J Jinggangshan Univ (Nat Sci), 2010, 31(1): 48-52 (in Chinese).
- [12] 黄玉婷, 吴亚, 刘大林, 等. 铝胁迫对草本植物生理的影响机制. 草业科学, 2018, 35(6): 1517-1527.
Huang YT, Wu Y, Liu DL, et al. Advances in the understanding of mechanisms underlying the effects of aluminum stress on herbaceous plant physiology. Pratacultural Sci, 2018, 35(6): 1517-1527 (in Chinese).
- [13] 王一鸣, 龙胜举, 陈延, 等. 土壤酸化对景天三七叶片光合特性及超微结构的影响. 浙江农业学报, 2019, 31(6): 915-921.
Wang YM, Long SJ, Chen Y, et al. Effect of soil simulated acidification on photosynthetic characteristics and ultrastructure of *Sedum aizoon* L. leaves. Acta Agric Zhejiangensis, 2019, 31(6): 915-921 (in Chinese).
- [14] Wg F, Fk W. Effects of high soil lead concentration on photosynthetic gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Brassica chinensis* L.. Plant Soil Environ, 2016, 61(No. 7): 316-321.
- [15] 何龙飞, 刘友良, 沈振国, 等. 铝胁迫对小麦根呼吸作用和一些线粒体结合酶活性影响. 作物学报, 2001(6): 857-861.
He LF, Liu YL, Shen ZG, et al. Effects of aluminum on respiratory rate and some mitochondrial enzymes activities of wheat roots. Acta Agronom Icasinica, 2001(6): 857-861.
- [16] 刘强, 柳正葳, 贺根, 等. 铝胁迫对烟草叶片呼吸作用和活性氧代谢的影响. 江西农业大学学报, 2017, 39(1): 37-42.
Liu Q, Liu ZW, He G, et al. Effects of aluminum stress on respiration and reactive oxygen metabolism in leaves of tobacco seedlings. Acta Agric Univ Jiangxiensis, 2017, 39(1): 37-42.
- [17] Liu JP, Piñeros MA, Kochian LV. The role of aluminum sensing and signaling in plant aluminum resistance. J Integr Plant Biol, 2014, 56(3): 221-230.
- [18] Awasthi JP, Saha B, Panigrahi J, et al. Redox balance, metabolic fingerprint and physiological characterization in contrasting north east Indian rice for aluminum stress tolerance. Sci Rep, 2019, 9(1): 8681.
- [19] Pirzadah TB, Malik B, Tahir I, et al. Aluminium stress modulates the osmolytes and enzyme defense system in Fagopyrum species. Plant Physiol Biochem, 2019, 144: 178-186.
- [20] Pereira JF. Initial root length in wheat is highly correlated with acid soil tolerance in the field. Sci Agric (Piracicaba, Braz), 2018, 75(1): 79-83.
- [21] Silva CMS, Zhang CY, Habermann G, et al. Does the major aluminium-resistance gene in wheat, *TaALMT1*, also confer tolerance to alkaline soils? Plant Soil, 2018, 424(1/2): 451-462.
- [22] Hoekenga OA, Maron LG, Piñeros MA, et al. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in *Arabidopsis*. PNAS, 2006, 103(25): 9738-9743.
- [23] Liang CY, Piñeros MA, Tian J, et al. Low pH, aluminum, and phosphorus coordinately regulate malate exudation through *GmALMT1* to improve soybean adaptation to acid soils. Plant Physiol, 2013, 161(3): 1347-1361.
- [24] Ligaba A, Katsuhara M, Ryan PR, et al. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells. Plant Physiol, 2006, 142(3): 1294-1303.
- [25] Chen Q, Wu KH, Wang P, et al. Overexpression of *MsALMT1*, from the aluminum-sensitive *Medicago sativa*, enhances malate exudation and aluminum resistance in tobacco. Plant Mol Biol Report, 2013, 31(3): 769-774.
- [26] Liu JP, Magalhaes JV, Shaff J, et al. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance. Plant J, 2009, 57(3): 389-399.
- [27] Magalhaes JV, Liu JP, Guimarães CT, et al. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in *Sorghum*. Nat Genet, 2007, 39(9): 1156-1161.
- [28] Garcia-Oliveira AL, Martins-Lopes P, Tolrá R, et al. Molecular characterization of the citrate transporter gene *TaMATE1* and expression analysis of upstream genes involved in organic acid transport under Al stress in bread wheat (*Triticum aestivum*). Physiol Plant, 2014, 152(3): 441-452.
- [29] Maron LG, Piñeros MA, Guimarães CT, et al. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of

- transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize. *Plant J*, 2010, 61(5): 728-740.
- [30] Wang H, Chen R F, Iwashita T, et al. Physiological characterization of aluminum tolerance and accumulation in tartary and wild buckwheat. *New Phytol*, 2015, 205(1): 273-279
- [31] Degenhardt J, Larsen PB, Howell SH, et al. Aluminum resistance in the *Arabidopsis* mutant *alr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH. *Plant Physiol*, 1998, 117(1): 19-27.
- [32] Yang Y, Wang QL, Geng MJ, et al. Rhizosphere pH difference regulated by plasma membrane H^+ -ATPase is related to differential Al tolerance of two wheat cultivars. *Plant Soil Environ*, 2011, 57(5): 201-206.
- [33] Geng MJ, Xu MM, Xiao HD, et al. Protective role of mucilage against Al toxicity to root apex of pea (*Pisum sativum*). *Acta Physiol Plant*, 2012, 34(4): 1261-1266.
- [34] Ramos FT, França MGC, Alvim MN, et al. Aluminum tolerance measured by root growth and mucilage protection in *Urochloa brizantha* and *Urochloa decumbens*. *J Plant Interact*, 2012, 7(3): 225-229.
- [35] Alves Silva GE, Toledo Ramos F, Faria AP, 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*). *Environ Sci Pollut Res*, 2014, 21(19): 11572-11579.
- [36] 张冉, 韩博, 任健, 等. 铝对植物毒害及草本植物耐铝毒机制研究进展. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2020, 35(2): 353-360.
- Zhang R, Han B, Ren J, et al. Research progress on aluminum toxicity to plants and mechanisms of aluminum tolerance in herbaceous. *J Yunnan Agric Univ Nat Sci*, 2020, 35(2): 353-360 (in Chinese).
- [37] Yang JL, Zhu XF, Peng YX, et al. Cell wall hemicellulose contributes significantly to aluminum adsorption and root growth in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1885-1892.
- [38] Nagayama T, Nakamura A, Yamaji N, et al. Changes in the distribution of pectin in root border cells under aluminum stress. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1216.
- [39] Eticha D, Stass A, Horst WJ. Cell-wall pectin and its degree of methylation in the maize root-apex: significance for genotypic differences in aluminium resistance. *Plant Cell Environ*, 2005, 28(11): 1410-1420.
- [40] Yang JL, Li YY, Zhang YJ, et al. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 602-611.
- [41] Zhu XF, Wan JX, Sun Y, et al. Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase17 interacts with xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase31 to confer xyloglucan endotransglucosylase action and affect aluminum sensitivity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2014, 165(4): 1566-1574.
- [42] Jian ZS, Feng MJ, Matsumoto. High aluminum resistance in buckwheat. I. Al-induced specific secretion of oxalic acid from root tips. *Plant Physiol*, 1998, 117(3): 745-751.
- [43] Ma JF, et al. Internal detoxification mechanism of Al in *Hydrangea* (identification of Al form in the leaves). *Plant Physiol*, 1997, 113(4): 1033-1039.
- [44] Xia JX, Yamaji N, Ma JF. A plasma membrane-localized small peptide is involved in rice aluminum tolerance. *Plant J*, 2013, 76(2): 345-355.
- [45] Huang CF, Yamaji N, Chen ZC, et al. A tonoplast-localized half-size ABC transporter is required for internal detoxification of aluminum in rice. *Plant J*, 2012, 69(5): 857-867.
- [46] Inostroza-Blancheteau C, Rengel Z, Alberdi M, et al. Molecular and physiological strategies to increase aluminum resistance in plants. *Mol Biol Rep*, 2012, 39(3): 2069-2079.
- [47] Gao HJ, Zhao Q, Zhang XC, et al. Localization of fluoride and aluminum in subcellular fractions of tea leaves and roots. *J Agric Food Chem*, 2014, 62(10): 2313-2319.
- [48] Chen ZC, Yamaji N, Motoyama R, et al. Up-regulation of a magnesium transporter gene *OsMG1* is required for conferring aluminum tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2012, 159(4): 1624-1633.
- [49] Wu LY, Guo YY, Cai SG, et al. The zinc finger transcription factor ATF1 regulates aluminum tolerance in barley. *J Exp Bot*, 2020, 71(20): 6512-6523.
- [50] Sawaki Y, Iuchi S, Kobayashi Y, et al. STOP1 regulates multiple genes that protect *Arabidopsis* from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiol*, 2009, 150(1): 281-294.
- [51] Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, et al. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *Plant J*, 2004, 37(5): 645-653.
- [52] Xu JM, Zhu JY, Liu JJ, et al. SIZ1 negatively regulates aluminum resistance by mediating the STOP1-ALMT1 pathway in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 2021,

- 63(6): 1147-1160.
- [53] Yamaji N, Huang CF, Nagao S, et al. A zinc finger transcription factor ART1 regulates multiple genes implicated in aluminum tolerance in rice. *Plant Cell*, 2009, 21(10): 3339-3349.
- [54] Huang CF, Yamaji N, Mitani N, et al. A bacterial-type ABC transporter is involved in aluminum tolerance in rice. *Plant Cell*, 2009, 21(2): 655-667.
- [55] Xia JX, Yamaji N, Kasai T, et al. Plasma membrane-localized transporter for aluminum in rice. *PNAS*, 2010, 107(43): 18381-18385.
- [56] Yokosho K, Yamaji N, Fujii-Kashino M, et al. Functional analysis of a MATE gene *OsFRDL2* revealed its involvement in Al-induced secretion of citrate, but a lower contribution to Al tolerance in rice. *Plant Cell Physiol*, 2016, 57(5): 976-985.
- [57] Che J, Yamaji N, Shen RF, et al. An Al-inducible expansin gene, *OsEXPA10* is involved in root cell elongation of rice. *Plant J*, 2016, 88(1): 132-142.
- [58] Che J, Tsutsui T, Yokosho K, et al. Functional characterization of an aluminum (Al)-inducible transcription factor, ART2, revealed a different pathway for Al tolerance in rice. *New Phytol*, 2018, 220(1): 209-218.
- [59] Ding ZJ, Yan JY, Xu XY, et al. WRKY46 functions as a transcriptional repressor of ALMT1, regulating aluminum-induced malate secretion in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2013, 76(5): 825-835.
- [60] Li GZ, Wang ZQ, Yokosho K, et al. Transcription factor WRKY22 promotes aluminum tolerance via activation of *OsFRDL4* expression and enhancement of citrate secretion in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2018, 219(1): 149-162.
- [61] Takatsuka H, Umeda M. Hormonal control of cell division and elongation along differentiation trajectories in roots. *J Exp Bot*, 2014, 65(10): 2633-2643.
- [62] Yang ZB, Geng XY, He CM, et al. TAA1-regulated local auxin biosynthesis in the root-apex transition zone mediates the aluminum-induced inhibition of root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26(7): 2889-2904.
- [63] Kobayashi Y, Kobayashi Y, Sugimoto M, et al. Characterization of the complex regulation of *AtALMT1* expression in response to phytohormones and other inducers. *Plant Physiol*, 2013, 162(2): 732-740.
- [64] 黎汤侃. 铝胁迫下四种桉树幼苗根尖抗氧化系统运作方式与评价[D]. 南宁: 广西大学, 2020.
- Li TK. Operation and evaluation of antioxidant systems in root tips of four *Eucalyptus* seedlings under aluminum stress[D]. Nanning: Guangxi University, 2020 (in Chinese).

(本文责编 郝丽芳)