

## 提高铝毒胁迫下植物氮磷利用的策略分析

赵学强, 沈仁芳\*

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

**摘要:** 氮肥和磷肥利用率低是全球农业生产面临的突出问题。当前作物高产主要依赖于大量化肥的施用, 这带来包括土壤酸化在内的一系列环境问题。铝毒是酸性土壤限制植物生长的主要因子。虽然在植物氮磷高效利用机制方面已开展了大量研究工作, 但是如何提高铝毒胁迫下植物氮磷利用并未得到关注。铝毒最明显的表型是抑制根系生长, 根系是植物吸收养分的主要部位, 所以铝毒与植物养分吸收效率密切相关。本文首先简要介绍了土壤铝毒的产生以及植物铝毒和耐铝机制, 然后深入分析了铝与氮、磷在土壤和植物中的相互作用, 最后提出了提高铝毒胁迫下植物氮磷利用的策略。

**关键词:** 铝毒; 铵态氮; 硝态氮; 磷效率; 酸性土壤

## Strategies for Increasing the Utilization of Nitrogen and Phosphorus by Plants under Aluminum Stress

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:** Low use efficiency of nitrogen (N) and phosphorus (P) is one serious problem in the productive system of global agriculture. High crop yield of current agriculture mainly depends on the application of large amounts of fertilizers, resulting in a series of environmental impacts including soil acidification. Aluminum (Al) toxicity is the primary factor limiting plant growth in acid soils. Much research has been done on the mechanisms of efficient utilization of N and P by plants, but less attention is paid to those mechanisms under Al stress. The obvious effect of Al toxicity on plants is the inhibition of root growth that is essential for the uptake of most nutrients from soils by plant roots, so Al toxicity is directly related to nutrient uptake efficiency. In this review, we first briefly introduced the occurrence of Al toxicity and how plants respond to this stress. Then, various interactions between Al and N, P in soil-plant system were summarized with regard to N and P efficiencies. Finally, two strategies were suggested to increase the utilization of N and P by plants under Al stress.

**Key words:** aluminum toxicity; ammonium-nitrogen; nitrate-nitrogen; phosphorus efficiency; acid soil

氮和磷是植物必需的两种大量元素, 参与植物的生长发育及体内各种各样的代谢过程。氮磷供应不足显著抑制植物生长发育, 降低作物产量。提高植物对氮和磷的利用效率是目前全球农业面临的重大挑战(Hirel等2007; Veneklaas等2012)。我国主要粮食作物的氮肥和磷肥利用率一般低于30% (张福锁等2008), 明显低于发达国家水平。为了提高植物氮磷效率, 围绕植物氮磷吸收利用机制已开展了大量研究工作(Vance等2003; Masclaux-Daubresse等2010)。然而, 这些研究主要集中在植物吸收、转运和利用氮磷的特异机制上, 并没有考虑土壤中其他胁迫因子对植物氮磷效率的影响。土壤是一个复杂的物理、化学和生物体系, 土壤中存在多种限制植物生长的因子, 一种限

制因子的存在经常会影响甚至改变另外一种限制因子的发生。

酸性土壤占世界陆地总面积的30%以上(von Uexküll和Mutert 1995), 我国酸性土壤面积约占全国陆地总面积的22.7% (沈仁芳2008)。由于人类活动的影响, 如氮肥施用和酸沉降, 酸性土壤面积仍在不断扩大(Guo等2010; Liang等2013b)。酸性土壤主要分布于热带和亚热带地区, 该区域水热资源丰富, 农业生产潜力较大。铝毒是酸性土壤限

收稿 2015-07-28 修定 2015-09-13

资助 中国科学院战略先导科技专项(XDB15030202)和国家自然科学基金(41230855)。

\* 通讯作者(E-mail: rfshen@issas.ac.cn; Tel: 025-86881563)。

制植物生长的主要因子(沈仁芳2008)。为了充分发挥酸性土壤植物生产潜力,以往研究主要侧重于提高植物耐铝能力(Kochian等2005; Ma等2014)。实际上,除铝毒外,酸性土壤还包括一系列植物生长的其他限制因子,如锰毒、铁毒、缺氮、低磷、钙镁缺乏等(Zhao等2014)。因此,要全面发挥酸性土壤的植物生产潜力,需要协同提高植物适应包括铝毒在内的这一系列限制因子的能力。

植物铝毒最主要的表型是根系生长受抑制(沈仁芳2008)。由于根系是植物吸收养分和水分的主要器官,根系受阻必然会降低植物养分吸收效率。因此,酸性土壤作物氮肥和磷肥利用率可能会低于30%,提高酸性土壤植物氮磷效率意义重大,但在铝毒条件下植物如何高效吸收和利用氮磷仍没有引起人们的关注。因此,系统分析铝毒胁迫下植物氮磷吸收和利用机制,有助于客观地提出提高酸性土壤植物氮磷利用的策略。

### 1 植物铝毒

铝是地壳中含量最丰富的金属元素,约占其总质量的8%。虽然土壤中铝含量很高,但通常条件下,其主要以铝硅酸盐和氧化物等形式存在于土壤固相部分中,这部分铝对植物一般不产生毒害。当土壤发生酸化,特别是土壤pH低于5.0时,铝会从固相土壤中水解、释放进入土壤表面阳离子交换位点或者土壤溶液中,使得土壤中活性铝浓度升高,达到一定浓度时就会对植物产生毒害(沈仁芳2008)。植物铝毒最初和最明显的特征是抑制根尖生长(Ryan等1993),这种抑制效果在铝处理几小时甚至几分钟后就能观察到。铝在植物体内的作用位点多种多样,细胞壁、细胞膜、液泡和细胞核等都可能成为铝攻击的对象(Matsumoto 2000; Kochian等2005)。具体来讲,铝能够影响根系构型、胼胝质形成、细胞骨架蛋白、细胞代谢过程、细胞壁组分、细胞膜电势、养分跨膜转运、脂质过氧化、信号传导,以及核酸结构等。

为了抵抗铝毒,植物在长期进化过程中形成了多种多样的耐铝机制,按解除毒害的部位可分为内部忍耐机制和外部排斥机制(Kochian等2005)。内部忍耐机制主要指进入细胞内的铝与有机酸、酚类物质等进行络合,或者被分隔在液泡内,达到减轻细胞内铝毒目的。外部排斥机制主要指通过改变根系细胞外环境阻止铝进入或靠近

根细胞,达到解铝毒目的。目前研究最为深入和广泛的外部排斥机制是铝胁迫诱导的植物根尖有机酸分泌,例如,胡枝子(*Lespedeza*)是一种酸性土壤先锋植物,耐铝胡枝子品种根系在铝胁迫下能够分泌大量的苹果酸和柠檬酸,将铝络合在根外介质中;而不耐铝胡枝子品种在铝胁迫下这两种有机酸的分泌量很低,所以受到的铝毒更严重(Dong等2008)。目前植物耐铝的分子生物学机制已取得多方面突破进展,多个耐铝基因已被分离和鉴定(Ryan等2011; Ma等2014),这为分子改良植物耐铝能力提供了大量基因资源。

### 2 铝毒与植物氮利用

氮是植物需求量最多的矿质营养元素。在整个陆地和海洋生态系统中,植物都会面临氮供应不足的问题(Vitousek和Howarth 1991)。氮缺乏也是酸性土壤植物生长的一个主要限制因子(Fageria和Baligar 2001)。不同于其他矿质营养元素,氮的一个突出特点是其在空气中含量很高(78%)。这样,一些土壤微生物和根瘤共生微生物能够通过生物固氮,为自然生态系统植物的生长提供大量氮源(陈文新等2002)。需要指出的是,固氮微生物大都属于细菌。由于细菌对土壤pH非常敏感,低pH下土壤细菌丰度显著降低(Rousk等2010)。因此,酸性土壤生物固氮量会较低,这进一步加剧了酸性土壤氮的缺乏。铝毒胁迫下,植物根系生长受到抑制,根系吸收氮能力降低。总之,上述分析表明氮缺乏是酸性土壤植物生长面临的一个突出问题,提高酸性土壤植物对氮的利用具有非常重要的意义。

提高酸性土壤植物对氮的利用,需要深入分析酸性土壤氮素供应和铝胁迫下植物对氮的利用特点。铵态氮和硝态氮是植物可以利用的两种主要无机氮源(Haynes和Goh 1978)。土壤中铵态氮和硝态氮的比例主要受土壤硝化过程的控制,氨氧化细菌和氨氧化古菌是调控土壤硝化过程的两种主要微生物种类。由于氨氧化细菌对土壤pH较为敏感,低pH条件下硝化作用受到抑制,酸性土壤硝化能力一般低于中性和石灰性土壤(Che等2015)。相对于中性和石灰性土壤,酸性土壤含有更高比例的铵态氮,提高酸性土壤植物对铵态氮的利用能力有助于酸性土壤植物氮效率的提高。然而,高浓度的铵态氮会对植物产生毒害(Britto和

Kronzucker 2002)。因此, 在解决酸性土壤铝和氮效率问题时, 不仅需要考虑铝毒, 还需要考虑植物对铵的利用。

在长期进化过程中, 植物形成了一些机制帮助植物协同克服铝毒和缺氮的问题。首先, 许多研究表明, 铵态氮能够减轻铝对植物的毒害, 相反, 硝态氮加重了这种毒害(McCain和Davies 1983; Rorison 1985; Klotz和Horst 1988; Cumming 1990; Antunes和Nunes 1997; Zhao等2009; Chen等2010)。其次, 一些研究发现, 在铵态氮供应下, 添加铝会改善植物的生长而不是抑制植物生长(Rorison 1985; Watanabe等1998; Zhao等2013)。最后, 在水稻上的研究结果以及对不同植物种类的分析表明, 耐铝植物一般偏好铵态氮, 不耐铝植物一般偏好硝态氮(Zhao等2013)。以前的研究也建议: 起源于酸性土壤的植物偏好铵态氮, 起源于中性和石灰性土壤的植物偏好硝态氮(Gigon和Rorison 1972; Rorison 1985; Falkengren-Grerup 1995; Marschner 1995)。这些分析综合表明, 对于植物来讲, 铝与铵态氮存在协同作用, 铝与硝态氮存在拮抗作用, 暗示着我们可以通过土壤养分管理和植物品种选育来协同提高酸性土壤植物耐铝能力和氮效率(Zhao和Shen 2013; Zhao等2014)。

### 3 铝毒与植物磷利用

磷也是植物必需的大量元素之一, 植物磷营养主要来源于土壤和肥料。磷是一种不可再生资源, 世界廉价磷矿2050年有可能被开采完(Vance等2003)。据估计, 世界30%的耕地存在缺磷问题(Vance等2003), 酸性土壤缺磷问题尤为严重。由于酸性土壤富铁铝化, 酸性土壤中磷很容易被铁和铝固定, 导致酸性土壤磷的生物有效性很低(张俊平等2008)。在我国南方酸性红壤区域, 大约30%~50%的农田土壤有效磷低于5 mg (磷)·kg<sup>-1</sup>, 处于植物生长的缺磷临界水平(Wilson等2004)。磷资源的短缺和酸性土壤磷缺乏的严重性将驱使人们进一步关注酸性土壤植物对磷的利用机制, 这一问题已开始引起国际植物界的重视(Kochian等2004; Ma和Ryan 2010; Zheng 2010), 目前这方面的突破仍不多。由于导致酸性土壤植物缺磷的土壤化学原理不同于中性和石灰性土壤, 酸性土壤植物磷高效利用机制也有可能不同于中性和石灰性土壤。

铝离子与磷酸根结合形成生物有效性较低的铝-磷形态, 一般认为铝是酸性土壤植物缺磷的一个主要诱因。另外, 根系构型特性与植物磷吸收效率有密切关系(严小龙等2000), 而铝毒的主要表现形式是抑制植物根系生长, 所以认为铝毒胁迫下根系的受损会导致植物磷吸收效率降低。理论上讲, 铝毒会导致植物缺磷, 但是实际情况与此并不完全一致。土壤中的铝能够降低磷的生物有效性, 这一点没有太多争议。然而, 对于吸收到植物体内的铝是否会导致植物缺磷, 目前观点仍不一致(Zhao等2014)。一般认为在铝毒胁迫下植物体内磷含量会降低, 但是在水培条件下开展的许多试验结果却表明: 铝增加了磷在多种植物根系的积累(Wright 1943; Wright和Donahue 1953; Clarkson 1966, 1967; Nichol等1993)。这些研究者认为铝可能将磷固定在根系, 降低了根系磷活性, 从而阻止了磷向地上部转运。然而, 也有一些研究表明, 低浓度铝不仅促进了磷在根系的积累, 而且促进了磷向地上部的转运(Randall和Vose 1963; Andrew和Berg 1973)。甚至有些研究表明铝能够刺激而不是抑制磷代谢(Tan和Keltjens 1990a, b), 他们认为铝毒不是诱导植物磷缺乏的原因, 因为植物铝毒和缺磷症状不一样。最近一个分根实验结果表明, 在根系一侧供铝能够提高根系另一侧的吸磷能力(Iqbal 2014), 进一步暗示着铝对植物吸磷的有益作用。铝离子为阳离子, 磷酸根为阴离子, 铝在植物根系积累提高根表面正电荷, 会促进带负电荷的磷酸根向根表的迁移, 所以铝提高了植物获得磷的能力。虽然土壤中的铝会引起植物缺磷, 但是植物体内的铝可能并不会导致植物缺磷, 植物体内积累少量铝甚至会提高植物对磷的吸收。

另外一个问题是: 增加磷的供应能否减轻植物铝毒? 因为磷酸根可以络合铝离子, 所以一般认为磷可以减轻铝毒。如果磷能够减轻植物铝毒, 那么增加磷的供应不仅可以降低铝毒危害, 同时也可改善植物磷营养, 起到双重效果。然而, 事实上磷不总是减轻植物铝毒, 这取决于磷的供应方式(张富林等2010; Chen等2012)。水培研究结果表明, 生长介质中的磷能够减轻铝对小麦的毒害(张富林等2010), 但是植物体内磷却会加重铝对小麦的毒害(张富林等2010; Shao等2015)。采用土培实

验对胡枝子的研究表明,仅向酸性土壤中添加磷肥没有改善不耐铝胡枝子的生长,这表明磷没有减轻铝毒,在铝毒条件下磷也没有起到改善胡枝子生长的作用;只有在加入石灰、提高土壤pH的条件下,向土壤中施入磷肥才改善了不耐铝胡枝子的生长,这表明消除铝毒限制因子后磷才能发挥作用(孙清斌等2009)。因此,增加磷的供应并不是总能够减轻植物铝毒。

由于酸性土壤铝毒和低磷胁迫的共存,植物在长期进化过程中形成了一些共有机制来适应这两种逆境。大量的结果已表明,铝毒胁迫下植物根系向外分泌有机酸,将铝络合在根外,被证明是许多植物重要的耐铝机制(Ma 2000)。同时,根系分泌有机酸也是许多植物应对低磷胁迫的一个重要机制,因为有机酸可以将土壤中的固定态磷释放出来,供植物使用(Neumann和Romheld 1999)。因此,酸性土壤植物根系分泌有机酸可以降低铝毒又可以活化土壤中固定态磷。如果能够增强根系有机酸分泌这一生理过程,那么有望同时提高植物耐铝能力和磷效率。相关研究结果确实也表明,通过将一个编码铝胁迫下小麦根系苹果酸外排的基因*TaALMT1*转入大麦中显著提高了大麦在酸性土壤上的生长和吸磷能力(Delhaize等2009),这为同时改善植物耐铝能力和磷效率提供了直接证据。一些分析也表明,耐铝能力和磷效率2个性状在植物中是偶联的。例如,耐铝植物一般比不耐铝植物含有较多的磷,即耐铝植物吸磷能力较强(de Miranda和Rowell 1989; Kolawole等2000; Zheng等2005; Yang等2011)。反过来,人们也注意到磷高效植物耐铝能力强于磷低效植物(Dong等2004; Liao等2006; Du等2009; Liang等2013a)。耐铝能力和磷效率在植物中关联的深层次遗传学和分子生物学机制仍有待进一步探明,这将为协同提高酸性土壤植物耐铝能力和磷效率提供重要遗传信息和基因资源。

#### 4 提高铝毒胁迫下植物氮磷利用的策略

以上分析表明,铝毒对植物氮磷利用具有重要影响,而且植物耐铝能力与氮磷效率具有一定关联,这为我们提高铝毒胁迫下植物氮磷利用提供了重要信息。依据土壤-植物系统铝与氮磷相互作用以及植物耐铝能力与氮效率和磷效率之间的关联特征,我们提出以下两种策略来提高铝毒胁迫

下植物氮磷效率,两种策略不是孤立的,而是相辅相成的。

(1)选育和种植既耐铝又氮磷高效的植物品种。耐铝植物一般偏好铵态氮且吸磷效率高,那么有可能选育出既耐铝又氮磷高效的植物品种。在酸性土壤区域种植这种类型的植物种类或品种不仅可以增强植物对铝毒的抵抗能力,而且可以提高植物氮磷效率,达到减少氮肥和磷肥用量、改善植物生长的目的,具有巨大的应用前景。在获得既耐铝又氮磷高效植物品种的基础上,如果能够进一步开展这些植物品种既耐铝又氮磷高效的分子生物学机制,那么有望获得新的基因资源,为分子育种提供重要信息。

(2)充分发挥酸性土壤中共存胁迫因子之间的相互作用。铝毒、铵态氮、低磷是酸性土壤中共存的3个因子,直接关系到植物耐铝能力和氮磷效率。铵态氮能够减轻铝毒,铝能够增强植物对铵态氮的利用,植物体内铝可以促进对磷的吸收,植物体内磷可以加重铝毒。因此,这3个胁迫因子之间存在协同作用,如果消除其中1个因子,可能会对另外1个因子不利。在野外自然生态体系酸性土壤调研过程中,经常会发现一些pH很低的土壤上植物生长茂盛,我们猜测这些植物可能充分利用了土壤中各种胁迫因子之间的协同作用,使得它们在酸性土壤上良好生长。传统的酸性土壤改良方式是施入石灰,这一措施虽然能够在短期内消除土壤中某一限制因子,但是从经济投入和环境因素多方面考虑存在很多缺点,不能阻止土壤酸化的长期趋势,也不能消除土壤中多种胁迫因子,不是可持续策略。如果能够在种植既耐铝且氮磷高效植物品种的基础上,充分利用酸性土壤中共存胁迫因子之间的协同作用,那么不仅可以减少经济投入和环境风险,降低化肥施用量,而且能够维持生态系统稳定性。这一策略不是刻意地去改良土壤,而是去充分利用土壤中现存因子之间的相互作用。

#### 5 结语和展望

虽然酸性土壤中存在包括铝毒和氮磷缺乏在内的多种胁迫因子,但是这些共存胁迫因子之间存在协同效应,同时,植物也具有一些特异机制来协同适应这些共存胁迫因子。这些知识有助于我们提出提高铝毒胁迫下植物氮磷利用策略,使得

植物更好地适应酸性土壤, 发挥酸性土壤植物生产潜力。目前这些协同作用和适应机制仍是一些表面现象, 将来需要进一步研究它们深层次的机理。目前已有不少关于植物氮磷高效品种筛选和相关机制的报道, 但是在酸性土壤上筛选氮磷高效植物品种的研究很少, 将来需加强这方面的研究。

同时需要指出的是, 虽然我们可以提出各种各样的策略来帮助植物适应酸性土壤, 但是在全球土壤酸化加速面前仍显得无能为力, 而且土壤酸化存在一定的恶性循环: 由于酸性土壤肥料利用率低, 为了获得高产, 人们会向酸性土壤施用更多化肥, 这会进一步加剧土壤酸化, 从而加剧铝毒的严重性, 铝毒降低植物吸收氮和磷的能力; 为保证植物获得足够养分, 人们会进一步增加化肥用量, 进一步加剧了土壤酸化……。解决这一问题的最佳途径可能是充分利用植物的自身能力和土壤胁迫因子之间的相互作用, 增强植物耐铝能力和氮磷利用效率, 减少化肥施用量, 从而可以减缓土壤酸化速率。由于铝胁迫下植物氮磷效率的提高受到土壤和植物多种因素影响, 铝毒胁迫下植物氮磷高效机制的研究比单一胁迫因子机制的研究复杂很多。因此, 提高铝毒胁迫下植物氮磷利用意义重大, 也具有很大挑战性。

### 参考文献

- 陈文新, 李阜棣, 闫章才(2002). 我国土壤微生物学和生物固氮研究的回顾与展望. 世界科技研究与发展, 24 (4): 6~12
- 沈仁芳(2008). 铝在土壤-植物中的行为及植物的适应机制. 北京: 科学出版社
- 孙清斌, 董晓英, 沈仁芳(2009). 施用磷、钙对红壤上胡枝子生长和矿质元素含量的影响. 土壤, 41 (2): 206~211
- 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文(2000). 植物根构型特性与磷吸收效率. 植物学通报, 17 (6): 511~519
- 张富林, 张启明, 赵学强, 沈仁芳(2010). 磷对植物铝毒害作用研究中两种磷铝处理方法比较. 土壤学报, 47 (2): 311~318
- 张福锁, 王激清, 张卫峰, 崔振岭, 马文奇, 陈新平, 江荣风(2008). 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径. 土壤学报, 45 (5): 915~924
- 张俊平, 朱峰, 张新明, 王长委, 廖宗文(2008). 酸性土壤固磷机理研究进展. 中国生态农业学报, 16 (1): 229~233
- Andrew CS, Berg PJV (1973). The influence of aluminium on phosphate sorption by whole plants and excised roots of some pasture legumes. Aust J Agric Res, 24: 341~351
- Antunes AMG, Nunes MA (1997). Effects of aluminum on nutrient solution pH and nitrate/ammonium uptake by triticale. J Plant Nutr, 20 (10): 1391~1401
- Britto DT, Kronzucker HJ (2002).  $\text{NH}_4^+$  toxicity in higher plants: a critical review. J Plant Physiol, 159: 567~584
- Che J, Zhao XQ, Zhou X, Jia ZJ, Shen RF (2015). High pH-enhanced soil nitrification was associated with ammonia-oxidizing bacteria rather than archaea in acidic soils. Appl Soil Ecol, 85: 21~29
- Chen RF, Zhang FL, Zhang QM, Sun QB, Dong XY, Shen RF (2012). Aluminium-phosphorus interactions in plants growing on acid soils: does phosphorus always alleviate aluminium toxicity? J Sci Food Agric, 92: 995~1000
- Chen ZC, Zhao XQ, Shen RF (2010). The alleviating effect of ammonium on aluminum toxicity in *Lespedeza bicolor* results in decreased aluminum-induced malate secretion from roots compared with nitrate. Plant Soil, 337: 389~398
- Clarkson DT (1966). Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. Plant Physiol, 41: 165~172
- Clarkson DT (1967). Interactions between aluminium and phosphorus on root surfaces and cell wall material. Plant Soil, 27 (3): 347~356
- Cumming JR (1990). Nitrogen source effects on Al toxicity in nonmycorrhizal and mycorrhizal pitch pine (*Pinus rigida*) seedlings. II. Nitrate reduction and  $\text{NO}_3^-$  uptake. Can J Bot, 68: 2653~2659
- de Miranda LN, Rowell DL (1989). Aluminium-phosphate interactions in wheat. New Phytol, 113: 7~12
- Delhaize E, Taylor P, Hocking PJ, Simpson RJ, Ryan PR, Richardson AE (2009). Transgenic barley (*Hordeum vulgare* L.) expressing the wheat aluminium resistance gene (*TaALMT1*) shows enhanced phosphorus nutrition and grain production when grown on an acid soil. Plant Biotechnol J, 7: 391~400
- Dong D, Peng X, Yan X (2004). Organic acid exudation induced by phosphorus deficiency and/or aluminum toxicity in two contrasting soybean genotypes. Physiol Plant, 122: 190~199
- Dong XY, Shen RF, Chen RF, Zhu ZL, Ma JF (2008). Secretion of malate and citrate from roots is related to high Al-resistance in *Lespedeza bicolor*. Plant Soil, 306: 139~147
- Du YM, Tian J, Liao H, Bai CJ, Yan XL, Liu GD (2009). Aluminium tolerance and high phosphorus efficiency helps *Stylosanthes* better adapt to low-P acid soils. Ann Bot, 103: 1239~1247
- Fageria NK, Baligar VC (2001). Improving nutrient use efficiency of annual crops in Brazilian acid soils for sustainable crop production. Commun Soil Sci Plant Anal, 32 (7-8): 1303~1319
- Falkengren-Grerup U (1995). Interspecies differences in the preference of ammonium and nitrate in vascular plants. Oecologia, 102: 305~311
- Gigon A, Rorison IH (1972). The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen. J Ecol, 60 (1): 93~102
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding KWT, Vitousek PM, Zhang FS (2010). Significant acidification in major Chinese croplands. Science, 327: 1008~1010
- Haynes RJ, Goh KM (1978). Ammonium and nitrate nutrition of plants. Biol Rev, 53: 465~510
- Hirel B, Le Gouis J, Ney B, Gallais A (2007). The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more

- central role for genetic variability and quantitative genetics with integrated approaches. *J Exp Bot*, 58 (9): 2369~2387
- Iqbal T (2014). A split-root experiment shows that translocated phosphorus does not alleviate aluminium toxicity within plant tissue. *Plant Soil*, 384: 21~36
- Klotz F, Horst WJ (1988). Effect of ammonium- and nitrate-nitrogen nutrition on aluminium tolerance of soybean (*Glycine max* L.). *Plant Soil*, 111: 59~65
- Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA (2004). How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 459~493
- Kochian LV, Piñeros MA, Hoekenga OA (2005). The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil*, 274: 175~195
- Kolawole GO, Tian G, Singh BB (2000). Differential response of cowpea lines to aluminum and phosphorus application. *J Plant Nutr*, 23: 731~740
- Liang C, Piñeros MA, Tian J, Yao Z, Sun L, Liu J, Shaff J, Coluccio A, Kochian LV, Liao H (2013a). Low pH, aluminum and phosphorus coordinately regulate malate exudation through *GmALMT1* to improve soybean adaptation to acid soils. *Plant Physiol*, 161: 1347~1361
- Liang LZ, Zhao XQ, Yi XY, Chen ZC, Dong XY, Chen RF, Shen RF (2013b). Excessive application of nitrogen and phosphorus fertilizers induces soil acidification and phosphorus enrichment during vegetable production in Yangtze River Delta, China. *Soil Use Manage*, 29: 161~168
- Liao H, Wan H, Shaff J, Wang X, Yan X, Kochian LV (2006). Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. *Plant Physiol*, 141: 674~684
- Ma JF (2000). Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants. *Plant Cell Physiol*, 41: 383~390
- Ma JF, Chen ZC, Shen RF (2014). Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants. *Plant Soil*, 381: 1~12
- Ma JF, Ryan PR (2010). Understanding how plants cope with acid soils. *Funct Plant Biol*, 37: iii~vi
- Marschner H (1995). *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd ed. London: Academic Press
- Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechorgnat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilisation in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Ann Bot*, 105: 1141~1157
- Matsumoto H (2000). Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *Int Rev Cytol*, 200: 1~46
- McCain S, Davies MS (1983). The influence of background solution on root responses to aluminium in *Holcus lanatus* L. *Plant Soil*, 73: 425~430
- Neumann G, Römheld V (1999). Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant Soil*, 211: 121~130
- Nichol BE, Oliveira LA, Glass ADM, Siddiqi MY (1993). The effects of aluminum on the influx of calcium, potassium, ammonium, nitrate, and phosphate in an aluminum-sensitive cultivar of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiol*, 101: 1263~1266
- Randall PJ, Vose PB (1963). Effect of aluminum on uptake and translocation of phosphorus<sup>32</sup> by perennial ryegrass. *Plant Physiol*, 38: 403~409
- Rorison IH (1985). Nitrogen source and the tolerance of *Deschampsia flexuosa*, *Holcus lanatus* and *Bromus erectus* to aluminium during seedling growth. *J Ecol*, 73: 83~90
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME J*, 4: 1340~1351
- Ryan PR, Ditomaso JM, Kochian LV (1993). Aluminum toxicity in roots: an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *J Exp Bot*, 44 (2): 437~446
- Ryan PR, Tyerman SD, Sasaki T, Furuichi T, Yamamoto Y, Zhang WH, Delhaize E (2011). The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. *J Exp Bot*, 62 (1): 9~20
- Shao JF, Che J, Chen RF, Ma JF, Shen RF (2015). Effect of *in planta* phosphorus on aluminum-induced inhibition of root elongation in wheat. *Plant Soil*, 395: 307~315
- Tan K, Keltjens WG (1990a). Interaction between aluminium and phosphorus in sorghum plants. I. Studies with the aluminium sensitive sorghum genotype TAM428. *Plant Soil*, 124: 15~23
- Tan K, Keltjens WG (1990b). Interaction between aluminium and phosphorus in sorghum plants. II. Studies with the aluminium tolerant sorghum genotype SC0283. *Plant Soil*, 124: 25~32
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytol*, 157: 423~447
- Veneklaas EJ, Lambers H, Bragg J, Finnegan PM, Lovelock CE, Plaxton WC, Price CA, Scheible WR, Shane MW, White PJ et al (2012). Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytol*, 195: 306~320
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13: 87~115
- von Uexküll HR, Mutert E (1995). Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil*, 171: 1~15
- Watanabe T, Osaki M, Tadano T (1998). Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils. *Soil Sci Plant Nutr*, 44 (4): 655~666
- Wilson MJ, He Z, Yang X (2004). *The Red Soils of China. Their Nature, Management and Utilization*. New York: Springer Science+Business Media
- Wright KE (1943). Internal precipitation of phosphorus in relation to aluminum toxicity. *Plant Physiol*, 18: 708~712
- Wright KE, Donahue BA (1953). Aluminum toxicity studies with radioactive phosphorus. *Plant Physiol*, 28: 674~680
- Yang LT, Jiang HX, Tang N, Chen LS (2011). Mechanisms of aluminum-tolerance in two species of citrus: secretion of organic acid anions and immobilization of aluminum by phosphorus in roots. *Plant Sci*, 180: 521~530
- Zhao XQ, Chen RF, Shen RF (2014). Coadaptation of plants to multi-

- ple stresses in acidic soils. *Soil Sci*, 179 (10-11): 503~513
- Zhao XQ, Guo SW, Shimachi F, Sunairi M, Noguchi A, Hasegawa I, Shen RF (2013). Aluminum tolerance in rice is antagonistic with nitrate preference and synergistic with ammonium preference. *Ann Bot*, 111: 69~77
- Zhao XQ, Shen RF (2013). Interactive regulation of nitrogen and aluminum in rice. *Plant Signal Behav*, 8 (6): 69~77
- Zhao XQ, Shen RF, Sun QB (2009). Ammonium under solution culture alleviates aluminum toxicity in rice and reduces aluminum accumulation in roots compared with nitrate. *Plant Soil*, 315: 107~121
- Zheng SJ (2010). Crop production on acidic soils: overcoming aluminium toxicity and phosphorus deficiency. *Ann Bot*, 106: 183~184
- Zheng SJ, Yang JL, He YF, Yu XH, Zhang L, You JF, Shen RF, Matsumoto H (2005). Immobilization of aluminium with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. *Plant Physiol*, 138: 297~303