森林土壤-植物系统铝毒害及防治研究进展

许小丽[1] 张金彪[1,2*]

([1]福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002; [2]福建农林大学生命科学学院, 福州 350002)

摘 要 铝是地壳中含量最丰富的金属元素。由于林地土壤酸化等环境因素的影响,使本来固定在森林土壤中的铝溶出而成为活性铝,对森林植物的潜在毒性增加。酸性土壤中活性铝对陆地生态系统的潜在毒性是20世纪70年代蔓延中欧的森林退化的主要因素之一,从而引起了各国的高度重视。开展森林土壤-植物系统铝毒害的研究,对森林资源保护和铝毒的评估及防治具有重要意义。本文综述了森林土壤中铝的化学形态及其分布、铝在森林植物中的积累和存在形态以及对森林植物的生长、生理生化进程、遗传因子的影响等方面的研究进展。此外,还从控制酸化进程、添加盐基离子、控制根际有机酸、接种菌根真菌、选择适当的植物类型和混交种植等方面介绍了减缓森林铝毒害的措施。在此基础上,本文从铝危害的阈值研究和铝毒风险评估、铝的亚细胞分布和化学形态与铝毒关系研究、减缓铝毒的新措施等方面提出了需进一步开展研究的方向。

关键词 铝; 化学形态; 土壤; 森林植物; 毒害

Research progress on aluminum toxicity and its control in forest soil-plant system. XU Xiao-li[1], ZHANG Jin-biao[1,2*] ([1]*College of Resource and Environmental Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou* 350002, *China*; [2]*College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou* 350002, *China*).

Abstract: Aluminum is the most abundant metal in the crust. More and more aluminum originally fixed in the forest soils has been transferred into active forms due to the environmental problems such as soil acidification, which led to the increase in its potential toxicity in forest plants. The potential toxicity of active aluminum in terrestrial ecosystems was a major factor leading to the forest degradation overspreading along Central Europe in the 1970s. This problem aroused concern in various countries. Studies on aluminum toxicity in forest soil-plant system are very important for the protection of forest resource, the evaluation of aluminum toxicity in forest ecosystems and its control. This paper summarized researches on the chemical forms and distribution of aluminum in forest soils, the accumulation and chemical forms of aluminum in forest plants, the effects of aluminum on the growth, physiological processes and genetic factors of forest plants. Furthermore, the alleviation measures, including the control of soil acidity, addition of base cations, control of organic acid in rhizosphere soil, inoculation of mycorrhizal fungi, selection of suitable plants and mixed plantation, were also described. Accordingly, some suggestions for further research in this field were proposed: the threshold value of aluminum toxicity and risk assessment of aluminum toxicity, the subcellular distribution and chemical forms of aluminum and their relationship with aluminum phytotoxicity, and new alleviation measures.

Key words: aluminum; chemical form; soil; forest plant; toxicity.

国家自然科学基金项目(31370609)资助。
收稿日期: 2016-08-13 接受日期: 2017-01-15
*通讯作者 E-mail: jbzhangfj@163.com

随着工业化发展和人类各种活动的增多,地球生态环境日益恶化,酸雨频繁沉降,环境酸化与危害已成为了全球共同关注的一项重要的环境问题(张振富等,2014)。酸沉降加速了土壤酸化进程,使本来固定在土壤中的铝溶出成为活性铝,同时也导致土壤中钙镁等盐基离子的流失(任继鹏等,2011)。据估计,全世界已有大约 40%~50%的潜在耕地面积为酸性土壤(Kochian *et al.*,2015),其中,60%分布在热带亚热带地区。全世界森林土壤总面积为 35×10^8 hm^2(FAO,1997),许多森林地区已酸化(Ito *et al.*,2011)。中国林业用地面积 2.85×10^8 hm^2,森林总面积 1.75×10^8 hm^2(国家林业局森林资源管理司,2005),已报道南方大部分林地酸化程度也已很严重,如广东酸性森林土壤比例达 99.01%,福建茶园土壤 pH 值在 4.5 以下的茶园占 86.9%,其中 pH 值低于 4.0 的严重酸化茶园占 28%(吴道铭等,2013)。土壤酸化往往与铝毒相伴而生,土壤中活性铝的增加能严重抑制植物的生长(Nguyen *et al.*,2005;杨梅等,2011;张慧敏等,2013)。酸性土壤中活性铝对陆地生态系统的潜在毒性是 20 世纪 70 年代蔓延中欧的森林退化的主要因素之一(Ulrich *et al.*,1980)。继 Ulrich 之后,Godbld 等(1988)、Markewitz 等(1998)、Lapenis 等(2004)和 Ito 等(2011)分别对德国索灵山地区的红树林土壤、美国南卡罗来纳州火炬松土壤、俄罗斯中西部地区的森林土壤和日本京都地区的森林土壤的酸化状况进行调查,进一步证实了世界各地森林土壤酸化的趋势以及由此导致的活性铝增加对森林系统的不利影响。铝中毒也是导致峨嵋山冷杉(*Abies fabri*)衰亡、重庆南山马尾松(*Pinus massoniana*)受害以及四川盆周山地杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林衰退的重要原因之一(杜晓明等,1996;朱晓帆等,1997;Liu *et al.*,2014)。有关森林土壤-植物系统铝毒害及其防治措施,已有很多报道,本文综述这方面的研究结果,以期为这一领域的进一步研究提供参考。

1 森林土壤中铝的化学形态和分布

铝是地壳中含量最丰富的金属元素,约占其质量的 7%左右(孔繁翔等,2000)。研究表明,土壤中的铝主要以其氧化物或铝硅酸盐等固定态铝形式存在。土壤中固定态的铝对植物没有毒害作用,但溶解态的铝则会对植物产生不同程度的影响(IQBAL,2012)。铝的生物有效性及毒性很大程度上取决于其在土壤中的化学形态及分布。

1.1 土壤中铝的化学形态的分类

土壤中铝的化学形态非常复杂,其划分也不统一(Álvarez *et al.*,2002;Zhou *et al.*,2011;Wang *et al.*,2015)。按提取测定的方法来分,林地土壤中铝的存在形态可分级为可交换态铝、有机态铝、氧化态铝、碳酸盐态铝和不溶态铝(王水良等,2010a)。但也有人把林地土壤中的铝分为可交换铝、有机结合铝、弱有机结合铝、无定形铝和晶体铝等(Álvarez *et al.*,2002)。此外,还有按水溶态铝、交换态铝、单聚体羟基铝、酸溶无机铝和腐殖酸态铝等来划分的(Zhou *et al.*,2011)。若按铝的化合状态来分,森林土壤中铝的形态则有 Al^{3+}、$Al(OH)^{2+}$、$Al(OH)_2^+$、$Al(OH)_3$、Al-OH 聚合物、Al-F 络合物、Al-SO_4 络合物、铝氧化物、铝硅酸盐、硫酸铝盐、磷酸铝盐、弱有机键合铝和强有机键合铝等(Parker *et al.*,1992;孔繁翔等,2000;王水良等,2010a;任继鹏等,2011)。土壤中不同形态的铝,对地上植物的危害也大不相同,一般认为,Al^{3+}、$Al(OH)^{2+}$、$Al(OH)_2^+$ 对植物的毒性是最强的(Ryan *et al.*,2009),被称为“活性铝”。其中,Al^{3+}的毒性比其他形态的活性铝大(柳若安等,1995)。

1.2 土壤类型和土壤性质对铝的化学形态的影响

土壤类型和土壤性质是影响土壤铝形态的重要因素。土壤类型不同,对铝的固定能力也不同。对黔西北茶园土壤活性铝形态分布的研究结果表明,不同类型土壤中的活性铝含量表现为黄壤>黄棕壤>棕壤>褐土(秦樊鑫等,2015);土壤交换态铝、吸附态羟基铝含量的排序为白鳝泥>黄泥土>黄砂泥土,有机配合态铝含量则为黄泥土>白鳝泥、黄砂泥土(肖厚军等,2009)。在土壤性质中,研究最多的是土壤酸度对铝的化学形态分布的影响,其与土壤的酸化程度密切相关。土壤酸度增加可促进土壤中活性铝离子溶出,使得土壤溶液中活性铝含量比例增加(Wang *et al.*,2015)。任继鹏等(2011)对华南和西南森林小流域的长期观测结果表明,土壤单体铝含量在不同流域的差异与土壤酸化密切相关,在土壤酸化过程中可交换铝含量有增加的趋势,并与土壤 pH 值呈显著负相关。在酸度高的土壤中,Al^{3+}是无机铝的主要形态,在酸度低的土壤中,无机铝以羟基结合铝为主。有机键合铝和无定型硅酸盐矿物铝含量随土壤 pH 值降低而显著下降,是土壤水中铝的重要来源。在黄壤中,交换性铝和吸附态羟基铝

含量与交换总酸呈显著正相关,而有机配合态铝则与交换总酸呈极显著负相关(肖厚军等,2009)。土壤有机质往往也是影响土壤铝形态分布的重要因子,总体上,土壤有机质与总活性铝的含量是正相关的,但不同铝形态与有机质之间的关系有所差异。有机络合态铝含量随有机质含量的增加而增加,交换性铝含量则减少(肖厚军等,2009;秦樊鑫等,2015),而谢忠雷等(1999)的研究表明,茶园土壤中交换态铝含量却是随着有机质含量的增加而增加的。阳离子交换量是在一定 pH 值下单位重量的土壤所保持的交换性阳离子总量。土壤交换性阳离子总量越大,意味着吸附能力越强。研究表明,土壤交换性阳离子含量与各铝形态含量呈正相关关系,与单聚体羟基铝和酸溶无机铝含量呈极显著正相关(李卿叁,2011)。氟离子、单宁酸等因能提供与铝形成络合物的阴离子,所以土壤中所含的氟或单宁酸也会影响土壤铝形态的分布,如低浓度的单宁酸可以提高土壤中各种形态铝的含量,但随着单宁酸量的增加,对各种形态铝含量都有抑制作用(苏有健等,2014)。此外,土壤氮磷等养分、土壤有机碳含量、土壤温度和土壤粒径等因子对土壤铝形态也都有不同程度的影响(李卿叁,2011;黄媛,2012;殷佳丽等,2015)。

1.3 种植年限和土壤利用方式对铝形态的影响

土壤的种植年限和利用方式也会影响土壤的铝形态。主要原因可能与其所导致的土壤酸化程度不同有关。如雷竹(*Phyllostachys praecox*)种植后,土壤酸化严重,随着种植年限的增加,土壤 pH 值线性下降,土壤交换性铝及络合态铝的含量则相应显著增加(季海宝等,2014)。对茶园土壤铝含量的调查也表明,茶园土壤总铝、可提取态铝、以及各种形态铝的含量总体均随茶树(*Camellia sineasis*)种植年限的延长而呈增加的趋势。研究还表明,在针叶林植被下土壤溶液中酸溶性铝、单核铝的含量高于阔叶林,多核铝则反之(王连峰等,2000)。在辐射松(*Pinus radiata*)的土壤中,水溶态铝和交换态铝含量都比橡树(*Quercus denlata*)和桉树(*Eucalyptus*)的高(Álvarez *et al.*,2002),但在没有植被的地方,水溶态铝含量则很低(Shao *et al.*,2012)。

1.4 季节对土壤铝形态的影响

此外,土壤溶解铝的形态及含量还与季节性变异有关(Tejnecky *et al.*,2010)。秋、冬季溶解铝含量偏高且单核铝/多核铝比值较高,而春、夏季偏低(王连峰等,2000)。Umemura 等(2003)的研究结果则是春夏之交铝离子的含量较高,这与此时期微生物比较活跃有关。在云杉(*Picea abies*)和山毛榉(*Fagus sylvatica*)的土壤中,活性态铝的含量也是夏天最高,而春天最低(Bradova *et al.*,2015)。

2 铝在森林植物中的积累和分布

林地土壤中的铝可以被森林植物所吸收,吸收量随土壤中铝浓度的增加而增加。动力学研究表明,油茶对铝的吸收为非代谢过程(Zeng *et al.*,2011),而龙眼(*Dimocarpus longan*)对铝的吸收特性取决于介质中铝的浓度,在低浓度铝时,属于主动吸收,在高浓度铝时则为非代谢过程的被动扩散。不同树种,对铝的吸收积累能力差异很大。茶树、多花野牡丹(*Melastoma affine*)、油茶(*Camellia oleifera*)等被证实是铝积累植物。在施铝的茶树中,老叶中的铝含量在 6000~7000 mg·kg^{-1}(孙婷等,2009),在油茶的老叶中,甚至可以累积高达 13000 mg·kg^{-1}的铝(Chen *et al.*,2008)。而在桉树、相思树(*Acacia formosa*)等铝排斥植物中,叶中含铝量则不超过 200 mg·kg^{-1}(谢正苗等,2002;陈荣府等,2015)。谢正苗等(2002)还发现,两种类型的植物对铝的吸收机制明显不同,铝积累植物根部的 pH 值很低,可以向土壤释放 H^+,使根际土壤 pH 值降低,于是土壤中更多的铝被活化溶出,因而使此类植物吸收和累积更多的铝;而铝排斥植物体内 pH 值很高,结果有净 H^+离子流从根际土壤流入根系,使根际土壤 pH 值提高,从而减少铝的吸收。铝积累木本植物另外还具有一个良好的运输机制:被根部吸收的铝,既可以通过木质部运输,也可通过韧皮部运输,两者配合密切,且铝在地上部各器官的重新分布也很迅速,保证了铝从根部到地上部的长距离运输及分配(陈荣府等,2015)。铝一般主要积累在根部,茎干次之,叶中铝含量最少,根吸收的铝转移到地上部的比例随介质铝浓度的提高而减小(肖祥希,2005;段小华等,2010)。然而,在铝积累木本植物中,这种分配会有所不同。如在茶树中,铝的分布为根>叶>茎(李海生等,2007),分布在老叶中的铝含量比新叶的高;但也有报道,茶树中铝的分布为老叶>根>新叶>粗枝>细枝(黄媛,2012)。在日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)中,铝主要积累在表皮细胞中;在黑松(*Pinas thunbergii*)中,铝则主要积累在根尖皮层、细胞壁和细胞腔中(Hirano *et al.*,2012)。

肖祥希等(2005)对铝在龙眼叶片亚细胞中分布的研究表明,铝大多沉积在细胞壁中,其所占比例在85%以上,紧接着依次为细胞质、叶绿体、线粒体,在核蛋白中的含量则最少。

铝在植物中的化学形态也决定了其毒性的大小。但有关铝在森林植物中化学形态的研究较少。Borer 等(2004)把红云杉(*Picea rubens*)叶中的铝分成水可提取态、乙酸可提取态和盐酸可提取态,并指出红云杉中各种形态的铝的生理作用是不同的,与植物能否正常生长及抗性大小密切相关。然而,虽然这种按溶解性来测定铝形态的方法可以给出植物中铝各形态大致的量值,但不能很确切地反映出铝在植物中的实际形态。所以,也有些学者借助核磁共振光谱(NMR)技术来直接表征铝在植物体内存在的实际形态。茶树为铝积累植物,其体内的化学形态备受关注。研究结果显示,茶树中的铝可以多种不同的有机或无机络合态形式存在,包括 Al-儿茶素、Al-草酸盐、Al-柠檬酸、Al-苹果酸、Al-磷酸和Al-F复合物等(Nagata *et al.*,1992;Morita *et al.*,2004;孙婷等,2009)。如在茶树老叶中,检测到了 Al-草酸(1∶1)复合物、Al-草酸(1∶2)复合物及 Al-磷酸复合物;在茶树根中,铝则主要以铝-草酸形态存在(Morita *et al.*,2008)。在其他木本植物中也有类似发现,如铝在绣球花(*Hgdrangea macrophylla*)叶片细胞中的化学形态主要为 Al-柠檬酸络合物(Ma *et al.*,1997),而在野牡丹叶片中则主要以 Al-草酸络合物的形式存在(Watanabe *et al.*,1998)。显然,在树体中有机酸与铝的这种络合作用,可避免铝离子对植物的直接伤害,达到解毒的目的,这被认为是其耐铝毒的重要机制之一(Morita *et al.*,2008;陈荣府等,2015)。对桉树根部铝形态的研究结果显示,铝在桉树根部主要以 Al-柠檬酸复合物的形态存在(Ikka *et al.*,2013),这与其在茶树根中的存在形态不同,因前者属于铝排斥植物,后者属于铝积累植物。此外,Tahara 等(2013)还在桉树根中分离得到一种新的铝配位体,叫月见草素 B,并已被证明与桉树的抗铝性有关。孙婷等(2009)发现,茶树中的铝不但可以络合态形式存在,还可以无机多聚体 $[AlO_4Al_{12}(OH)_{24}(H_2O)_{12}]^{7+}$ 即 Al_{13} 的形态存在,推测可能也与铝积累植物耐铝的机制有关。总之,铝在植物体中的存在形态与其抗铝性及抗铝机制密切相关,它们之间的关系仍有待进一步深入研究。

3 铝对森林植物的毒害

3.1 铝对森林植物生长的影响

过量的铝进入植物细胞后,可引起细胞膜、叶绿体等细胞结构的破坏,电解质外渗量增多,出现空泡,影响了细胞正常的生长和分裂,甚至导致细胞死亡(Tepper *et al.*,1989;Prabagar *et al.*,2011)。铝对森林植物生长的影响首先表现在根部,出现根系伸长受抑制、根尖发黑、侧根和根毛减少等铝毒症状(丁爱芳等,2001;张慧敏等,2013)。对昆明、南京和贵阳 3 个种源的喜树(*Camptotheca acuminate*)种子的研究发现,铝处理后 3 个种源的喜树胚根长、活力指数都显著下降,胚根根尖变黑、褐化(陈颖等,2011)。银杏(*Ginkgo biloba*)受铝毒害后出现根部无根毛、畸形膨大等症状(骆东奇等,2000)。不同树种,受害的阀值也不同。试验结果表明,杉木铝毒害的阈值是 $Al^{3+} \geqslant 1.39$ mmol · L^{-1}(土壤溶液中)(Liu *et al.*,2014),柳杉(*Cryptomeria fortunei*)耐铝阈值在 1.5~2.0 mmol · L^{-1}之间(蒋时姣等,2015),马尾松铝毒害的阈值浓度为 4.0 mg · L^{-1}(柳若安等,1995)。研究结果还表明,铝对森林植物的危害,不但与铝的浓度有关,而且随胁迫时间的增加而加剧。在胁迫的初期或低铝浓度下,植物的生长指标则反而有所促进(仝雅娜等,2010;陈颖等,2011)。

3.2 铝对森林植物生理生化的影响

铝对森林植物的毒害还体现在铝胁迫下植物体内各种生理生化指标的变化上(表 1)。从表 1 可见,铝对森林植物活性氧代谢、光合作用、氮代谢和矿质营养代谢等生理生化过程都有不同程度的影响。植物在正常代谢过程中和在各种环境胁迫下均能产生活性氧自由基。丙二醛(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等是标志植物活性氧代谢的重要指标(Fridovich,1978;Naik *et al.*,2009)。这些指标对环境的变化往往比较敏感,它们在逆境下的变化趋势和程度,可作为衡量植物受害及抗逆性的重要依据。在铝胁迫程度较低时,森林植物可通过增加抗氧化酶的合成,提高其活性来降低铝的毒害与损伤(吴若菁等,2009;Naik *et al.*,2009;陈颖等,2011),但在高浓度铝胁迫下,相关酶活性降低,细胞清除活性氧的能力下降,导致细胞膜受到了伤害(Nguyen *et al.*,2005;吴若菁等,2009;Naik *et al.*,2009;林思祖等,2010;冷华南等,

表1 铝对若干森林植物生理生化的影响

Table 1 Effect of aluminum on physiology and biochemistry of some forest plants

所属代谢	植物种类	涉及的生理生化指标	参考文献
活性氧代谢	桉树 *Eucalyptus camaldulensis*	抗坏血酸含量、脱氢抗坏血酸与抗坏血酸含量的比例、氧化型谷胱甘肽和还原型谷胱甘肽含量的比例↑	Nguyen *et al.*,2005
	马尾松 *Pinus massoniana*	SOD活性和POD活性↑↓,MDA含量↑	吴若菁等,2009
	美洲山杨 *Populus tremuloides*	CAD活性和APX活性↑	Naik *et al.*,2009
	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	SOD活性↓	林思祖等,2010
	毛竹 *Phyllostachys pubescens*	SOD活性≈,POD活性和MDA含量↑	冷华南等,2010
	喜树 *Camptotheca acuminate*	SOD活性↑↓,POD活性和MDA含量↑	陈颖等,2011
光合作用	山茶花属植物 *Camellia*	叶绿素含量和净光合速率↑↓	顾艳红等,2006
	油茶 *Camellia oleifera*	叶绿素a和b的含量、气孔导度及净光合速率↑↓,叶绿素a与叶绿素b的比值↓	贺根和等,2010
	桉树	叶绿素含量、净光合速率和蒸腾速率↓,叶绿素a与叶绿素b的比值↑	黄晓露等,2012
	可可树 *Theobroma cacao*	光合作用速率、气孔导度和蒸腾速率↓	Ribeiro *et al.*,2013
	桉树	净光合速率、蒸腾速率和叶绿素含量↓	Yang *et al.*,2015
	刺槐 *Robinia pseudoacacia*	叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素含量↑,叶绿素a与叶绿素b的比值↓	赵燕等,2015
氮代谢	红云杉 *Picea rubens*	腐胺含量和精氨酸脱羧酶活性↑	Minocha *et al.*,1996
	桉树	可溶性蛋白质含量↓	Basso *et al.*,2003
	龙眼 *Dimocarpus longan*	蛋白酶活性↑,可溶性蛋白质↓	肖祥希等,2006
	杉木	硝酸还原酶活性↓	苏小青等,2008
	桉树	脯氨酸含量↑	杨梅等,2011
矿质营养代谢	红云杉	钙和镁↓	Thornton *et al.*,1987
	黄皮 *Clausena lansium*	钾和钙↑↓	陈志澄等,2005
	茶树 *Camellia sinensis*	磷↑,钾、钙和镁≈	李海生等,2007
	胡枝子 *Lespedeza bicolor*	钙和镁↓,磷、钾、铁、铜和锌≈	董晓英等,2009
	茶树	磷、钾、铁和铜↑钙、镁和锌↓	段小华等,2010
	可可树	氮、磷、钾、钙和镁↓	Ribeiro *et al.*,2013

↑代表增加;↓代表降低,↑↓代表随铝浓度增加先增加而后降低,≈代表影响不大。

2010;陈颖等,2011)。铝对森林植物光合作用系统的影响也有类似情形,就是在低浓度铝作用下,叶绿素a、b的合成、气孔导度和净光合速率等光合作用指标提高,而在高浓度铝作用下,相关光合作用指标则降低(顾艳红等,2006;贺根和等,2010;Ribeiro *et al.*,2013;Yang *et al.*,2015)。值得注意的是,铝对森林植物叶片叶绿素a、b的影响程度不同,一般是叶绿素a与叶绿素b的比值增加(贺根和等,2010;赵燕等,2015),但也有相反的情况(黄晓露等,2012)。在植物生长发育过程中,氮素同化是一个十分重要的生理过程。铝能降低杉木幼苗硝酸还原酶活性,增加桉树叶中脯氨酸含量,提高红云杉细胞腐胺水平,加速精氨酸脱羧酶的活动(Minocha *et al.*,1996;苏小青等,2008)。铝胁迫下,龙眼幼苗叶和根中的蛋白酶活性显著增加,而可溶性蛋白质、热稳定蛋白质和热不稳定蛋白质含量均下降。低铝浓度时硝态氮的累积以及脯氨酸含量等的增加可能与森林植物的抗逆性有关(肖祥希等,2006;杨梅等,2011)。铝胁迫干扰了森林植物对氮素吸收、转化、蛋白合成等氮代谢过程,铝胁迫下森林植物体内各种氮代谢指标的变化,应是铝毒害和植物抗性共同作用的综合体现。铝对森林植物的毒害还表现在干扰植株对营养成分的吸收上(Thornton *et al.*,1987;Ribeiro *et al.*,2013)。研究结果表明,铝胁迫下,森林植物对各元素吸收增减、影响程度的大小依元素种类、植物类型、组织器官以及铝胁迫程度的不同而有所不同(Thornton *et al.*,1987;陈志澄等,2005;李海生等,2007;董晓英等,2009;段小华等,2010;Ribeiro *et al.*,2013)。对于植物的生长来说,氮、磷、钾、钙、镁、铜、锌、铁、锰等营养元素是不可缺少的,各自在植物体中发挥其特有的作用,铝胁迫下,植物营养成分的缺乏或比例失衡必然导致植物的各种代谢活动不能正常进行,最终对植物的生长造成危害。

3.3 铝对森林植物遗传因子的影响

从分子生物学角度看,铝对植物系统的危害还表现在对其遗传物质DNA和RNA及相关酶活性的影响上(Meriga *et al.*,2004;Achary *et al.*,2008)。进入细胞中的铝可与DNA的磷酸基部位结合,增加

DNA 双螺旋的刚性,降低模板的活性,使 DNA 解链复制困难,降低 DNA 的合成速度,基因表达明显改变(Matsumoto,1988;杨婉身等,2000;Grisel *et al.*,2010)。肖祥希等(2006)的研究发现,在铝胁迫下,龙眼叶片 DNA 和 RNA 的含量下降,RNase 活性和 DNase 活性则相应上升,进而使蛋白质合成受到抑制。当环境因素对生物的遗传物质具有遗传毒性时,会导致遗传损伤,产生微核(王映雪,2000)。在不同浓度的铝胁迫下,马尾松幼苗根尖细胞均会呈现出遗传损伤现象,产生染色体断裂、后期桥和落后染色体,进而染色体断片和落后染色体形成细胞微核,且随铝浓度的提高,细胞的微核率逐渐上升(吴若菁等,2009)。

总之,进入森林植物中的铝可通过与细胞中的胶质、脂质、蛋白质(包括酶蛋白)和核酸等生物大分子结合,破坏细胞及细胞器的结构,扰乱了细胞正常的吸收和代谢等生理生化进程,最终影响植物的个体生长乃至森林植物的整体退化。

4 影响铝毒害的因素和防治措施

4.1 控制土壤酸度

如前所述,土壤中铝的存在形态与土壤酸度密切相关。不同酸度下,铝胁迫对植物的危害不同。马尾松在酸雨-铝的胁迫下,随着 pH 值的下降,MDA 含量逐渐增加,SOD 活性下降,表明铝对马尾松的膜系统伤害随 pH 值的下降逐渐加重;随着 pH 值的下降,细胞的微核率上升,表明铝对马尾松的遗传毒害也随 pH 值的下降而逐渐加深(吴若菁等,2009)。因此,控制土壤酸化进程,可大大减少铝的毒害,也是遏止林地植物衰退的重要措施之一。石灰是碱性化合物,能够中和土壤的酸度,进而使铝沉淀,毒性降低(陈梅等,2002),是有效降低土壤酸度的农艺措施,对红壤酸化和铝毒有较好的防治效果。据报道(吴道铭等,2013),认为石灰石粉投放量为 15000 kg·hm^{-2}时效果最明显。重庆铁山坪森林土壤上一次性分别投放石灰石和菱镁矿,5 年后两者都能明显提高土壤 pH 值(段雷等,2011)。在亚热带丘陵地区红壤上长期(12 年)定位施用磷肥和有机肥被证明均能提高土壤 pH 值,提高幅度可达 1.56 个单位,其中,长期施用有机肥在改良红壤酸度和减轻铝毒上效果更佳,是良好的农艺措施(王小兵等,2011)。总之,石灰、有机肥、泥炭和磷肥的单独和复合处理均能明显地提高土壤 pH 值,降低土壤活性铝含量,有利于森林植物在酸铝土壤上的正常生长(杜晓明等,1996)。

4.2 添加盐基离子

研究表明,铝胁迫对森林植物钙镁积累的影响最大,导致植物因缺乏钙镁而受害。另一方面,土壤中钙镁钾等共存离子对铝在森林植物中的吸收和累积表现为抑制效应。所以,这些盐基离子的施入可以抑制植株根系对铝的吸收与积累,缓解或减轻铝毒的影响(van Schöll *et al.*,2004;王水良等,2010a)。钙镁还可能参与土壤阳离子交换反应,增加土壤离子强度,降低铝活性从而达到缓解效果(Zeng *et al.*,2005)。木荷(*Schima superba*)幼苗添加磷,能够缓解铝胁迫引起的光合色素含量和光合作用参数下降的趋势(王瑜等,2014)。其原因可能是由于 Al^{3+}可以与 PO_4^{3-}形成不溶性的磷酸铝沉淀,使根际 Al^{3+}的活性降低,从而降低了铝毒害(Mugwira *et al.*,1993)。SiO_3^{2-}也有类似的性质,可以与铝形成沉淀。许信玲等(2005)在龙眼幼苗上的实践表明,添加 $MgSO_4$、$CaCl_2$、KH_2PO_4处理减少了土壤活性铝的溶出和盐基离子的流失,土壤活性铝含量分别下降了 18.0%~25.1%,根、茎和叶的铝含量都有不同程度的下降。柳若安等(1995)的结果证明,施加 $CaCl_2$能拮抗铝对马尾松生长的抑制作用,不过,溶液中的摩尔浓度要达到铝的 5 倍以上才能抵消铝的抑制作用。此外,增施钙镁磷肥或硅酸盐等均可在一定程度上使酸性土壤中活性铝的含量降低(李航等,2011;王小兵等,2011)。总之,可以通过提高土壤钙、镁和钾水平、增施磷肥或钙镁磷肥、添加硅酸盐等农艺措施来减轻铝毒风险。

4.3 根际有机酸

当植物根系暴露于铝环境下时,一些植物能通过吸收根际 H^+使根尖周围 pH 值快速上升,从而刺激根系分泌草酸、苹果酸和柠檬酸等有机酸类的化感物质。这些有机酸可与活性铝形成有机配合物,形成无毒的有机态铝、沉积在胞质或液泡中,或固持在细胞壁或细胞膜上,从而在植物根际形成一个屏障,保护植物免受或减少铝的毒害(王水良等,2010b;Hirano *et al.*,2012),这是植物耐铝的重要机制。目前,在毛竹、杉木和马尾松等根系中,都检测到了有机酸(林立更等,2006;王水良等,2010b;刘颖坤等,2011)。与草本植物不同的是,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,使木本植物

在抗铝胁迫方面,更具有优势(陈荣府等,2015)。受上述铝耐性机制启发,人们可以采取两种办法来缓解铝毒:①调控植物有机酸的分泌和运输,即是将控制有机酸合成和运输的相关基因导入到植物体中,以增加有机酸的合成和分泌。目前,国内外在控制植物有机酸分泌和运输基因方面的研究很活跃,发现和克隆了许多相关的基因,如转运苹果酸的阴离子通道蛋白家族基因(ALMT)和柠檬酸转运通道蛋白家族基因(MATE)(林亚蒙等,2015)。这些基因在农作物上被研究较多,但在森林植物上目前还很少;②直接添加外源的有机酸。余健等(2005)研究了柠檬酸、草酸、乙酸和酒石酸等4种有机酸对南方酸性森林土壤pH值及铝形态变化的影响。结果表明,有机酸处理后,土壤中不同形态的铝都有向有机络合态铝转化的趋势。这种转化降低了土壤活性铝的含量,有利于减轻土壤铝对植物的危害。黄晓露等(2012)的试验结果则表明,添加对羟基苯甲酸、香草酸、苯甲酸、阿魏酸等4种外源酚酸,能使铝胁迫下的桉树叶片各项生理指标得到改善,对铝离子造成的伤害表现出一定程度的缓解作用。此外,还可通过添加富含络合阴离子的腐殖酸、有机肥等来有效减缓铝的毒害(张宏伟等,2003;王小兵等,2011)。

4.4 接种菌根真菌

外生菌根真菌是土壤中一类重要的微生物,能与70%~75%的森林树种形成外生菌根。大量的研究表明,外生菌根真菌在减轻和消除铝毒方面具有重要的作用(Heim *et al.*, 2003; 闫明等, 2007, Dudhane *et al.*,2012)。形成外生菌根结构是木本植物耐铝的一种重要外部排斥机制(陈荣府等,2015)。外生菌根抗铝作用的可能机理是:①增加植物对养分的吸收、增加激素的分泌以促进植物生长,从而稀释铝在植物体中的浓度;②排斥或吸附铝离子以阻止其向植物根系运输;③增加有机酸或其他有机物质的分泌以提高对铝离子的螯合和对钙、镁等离子的溶解能力等(辜夕容等,2005)。闫明等(2007)报道,接种丛枝菌根樟树(*Cinnamomum camphora*)幼苗在植株地上部分和地下部分的形态、生物量和不同器官的磷含量等大部分指标都比不接种的植株好,显示了一定的抗铝毒特性。对云杉幼苗接种外生真菌(*Hebeloma crustuliniforme*)后,其地上部生物量增加,而未接种的云杉地上部生物量明显下降(Heim *et al.*,2003)。此外,在酸性土壤中存在着一些高耐铝的微生物,这些微生物由于自身的特性对一定的铝毒能产生抗性,并参与了抵御铝毒害的过程,从而减轻了铝毒对植物的影响(魏世清等,2007)。由于许多森林树种根际都能生长繁殖外生菌根真菌,与农作物相比,这是森林土壤上治理铝毒的优势。给森林植物接种菌根真菌等生物措施是具有良好应用前景的防治措施之一。

4.5 选择合适的植物类型和种植模式

不同植物或同种植物不同基因型对铝的抗性不同。如日本柳杉和黑松对铝的反应也大不相同,黑松在铝浓度为0.5 mmol · L^{-1}时就表现出伤害反应,而日本柳杉在铝浓度为1.0 mmol · L^{-1}也下无变化(Hirano *et al.*,2012)。与其他植物相比,茶树对铝有很强的耐性,在高铝含量的强酸性土壤中也能生长良好(谢正苗等,2002)。在铝胁迫下,昆明、南京和贵阳3个种源的喜树种子的萌发都受到一定的抑制,但不同种源喜树种子发芽受影响的程度不同(陈颖等,2011)。因此,在酸性森林土壤上,可通过筛选耐铝性高的森林植物或品种,来有效解决铝毒害的问题。如前所述,已有很多抗铝相关的基因被发现和克隆,使得通过基因工程获得新的耐铝植物品种成为可能。由于这方面的研究主要集中在农作物上,而要把耐酸铝基因成功转移到森林植物中,尚有很多工作要做。

此外,不同混交种植措施,也可在一定程度上减缓铝的毒害,如杉木与木荷、毛竹、桤木(*Alnus cremastogyne*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、黄绒润楠(*Machilus grijsii*)、香樟(*Cinnamomum bodinieri*)等混交种植,则可提高土壤的pH值,进而降低土壤溶液的Al^{3+}含量和铝的毒害(季海宝等,2014;雷波等,2014)。所以,采用适当的混交种植技术,也是减缓铝毒的有效办法之一。

5 展 望

为了应对土壤酸化而引起的铝毒害问题,人们已在农作物等上做了较多研究。但有关森林植物铝毒害的研究还相对较少,也不够全面。森林土壤酸铝导致森林退化已是当前迫切需要解决或缓解的问题。现就目前在这个领域存在的问题以及将来相应的研究方向,提出以下观点和建议:①阈值研究和铝毒风险评估:土壤中的铝并不一定对植物有害,只有当其中的活性态的铝达到一定浓度时才开始危害植物的生长发育,而且依不同树木而不同。这就存在

一个铝毒害阈值的问题。然而,目前大多停留在水培试验上,在林木实践上的报道还较少(Liu *et al.*, 2014),这对森林植物的铝毒风险评估和防治是不利的。因此,将来应分别对各重要林木铝危害的阈值进行研究,同时还要对典型山地土壤中活性铝的含量和分布进行调查。有了这两方面的关键信息,才能更好地对森林植物铝毒风险做出正确评估;②铝的亚细胞分布和化学形态与铝毒关系研究:研究表明,铝在植物中的存在形态,也会直接影响铝的植物毒性(Borer *et al.*,2004)。目前,虽然在森林植物对铝的吸收积累以及铝对植物的生长、生理生化影响等方面已有较多报道,但有关铝在森林植物亚细胞中的分布、化学形态及与铝在植物体中的运输和毒性间关系的报道还不多。今后有必要加强这方面的研究,以便对铝毒害的机理有更深入的认识;③寻找减缓铝毒的新措施:虽然在消除或减缓酸铝对森林植物的危害方面也已有了一些应对措施,但各种方法都有其优点和局限性。通过筛选或借助基因工程选育耐铝森林植物或品种的途径,应是将来比较有效的解决方案。目前,在这方面研究较多的是小麦、玉米、水稻、荞麦、黄豆等农作物(Tian *et al.*, 2013),而涉及森林植物的较少,还有待各学科的科学家进一步的合作和深入研究,为森林铝毒的防治提供新的措施。

参考文献

陈 梅, 陈亚华, 沈振国, 等. 2002. 猪粪对红壤铝毒的缓解效应. 植物营养与肥料学报, **8**(2): 173-176.

陈荣府, 董晓英, 赵学强, 等. 2015. 木本植物适应酸性土壤机理的研究进展——以胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和油茶(*Camellia oleifera*)为例. 土壤, **47**(2): 252-258.

陈 颖, 徐彩平, 曹 影, 等. 2011. 铝处理对不同种源喜树种子萌发特性的影响. 东北林业大学学报, **39**(3): 15-18.

陈志澄, 陈海珍, 黄 辉, 等. 2005. 铝对亚热带果树幼苗生长影响的模拟研究. 农业环境科学学报, **24**(增刊): 34-37.

丁爱芳, 俞元春, 陈萍萍. 2001. 土壤铝对林木根系的影响. 浙江林学院学报, **18**(2): 11-14.

董晓英, 沈仁芳. 2009. 高铝低磷胁迫对胡枝子生长及矿质元素吸收的影响. 土壤, **41**(4): 562-565.

杜晓明, 田仁生. 1996. 重庆南山马尾松衰亡与铝中毒. 环境科学研究, **9**(6): 21-25.

段 雷, 马萧萧, 余德祥, 等. 2011. 酸化森林土壤投加石灰石和菱镁矿 5 a 后的化学性质变化. 环境科学, **32**(6): 1758-1764.

段小华, 邓泽元, 胡小飞, 等. 2010. 模拟酸雨和外源铝对茶树铝及一些营养元素吸收积累的影响. 农业环境科学学报, **29**(10): 1936-1942.

辜夕容, 梁国仕, 黄建国. 2005. 外生菌根提高植物抗铝性机理研究进展. 中国农学通报, **21**(9): 218-221.

顾艳红, 刘 鹏, 徐根娣, 等. 2006. 铝胁迫对山茶属植物光合特性的影响. 浙江林业科技, **26**(4): 15-18.

国家林业局森林资源管理司. 2005. 第六次全国森林资源清查及森林资源状况. 绿色中国, (1): 10-12.

贺根和, 刘 强, 彭水娥. 2010. 铝胁迫对野生油茶光合特性的影响. 湖北农业科学, **49**(7): 1593-1595.

黄晓露, 郭东强, 杨 梅, 等. 2012. 外源酚酸对铝处理下桉树幼苗叶片解剖结构与光合特征的影响. 安徽农业科学, **40**(19): 10196-10199.

黄 媛. 2012. 丘陵红壤区不同种植年限茶园土壤铝形态与茶树体铝分布格局(硕士学位论文). 南昌: 南昌大学.

季海宝, 孙 晓, 桂仁意, 等. 2014. 集约经营对雷竹林土壤与植株铝含量的影响. 林业科学, **50**(1): 15-20.

蒋时姣, 钟 宇, 刘海鹰, 等. 2015. 铝胁迫对柳杉组培苗生长及生理特性的影响.植物生理学报, **51**(2): 227-232.

孔繁翔, 桑伟莲, 蒋 新, 等. 2000. 铝对植物毒害及植物抗铝作用机理. 生态学报, **20**(5): 855-862.

雷 波, 刘 彬, 罗承德, 等. 2014. 杉木人工混交林对土壤铝毒害的缓解作用. 生态学报, **34**(11): 2884-2891.

冷华南, 郑康乐, 李国栋, 等. 2010. 毛竹种子萌发和幼苗生长对铝胁迫的反应. 浙江林学院学报, **27**(6): 851-857.

李海生, 张志权. 2007. 不同铝水平下茶对铝及矿质养分的吸收与累积. 生态环境, **16**(1): 186-190.

李 航. 2011. 硅钙铝交互作用对茶园土壤铝的吸附能力和活性的影响(硕士学位论文). 吉林: 吉林大学.

李卿叁. 2011. 杉木林生态系统转换对土壤铝形态的影响及其机制(硕士学位论文). 福建: 福建农林大学.

林立更, 林思祖, 郑燕萍, 等. 2006. 铝胁迫下 DL-异柠檬酸-γ-内酯对杉木根系分泌氨基酸的影响. 江西农业大学学报, **28**(1): 63-68.

林思祖, 曹光球, 何宗明, 等. 2010. 铝胁迫下 DL-异柠檬酸-γ-内酯对杉木幼苗 SOD 活性的影响. 福建林学院学报, **30**(2): 97-101.

林亚蒙, 王巧兰, 王承潇, 等. 2015. 铝胁迫诱导的植物有机酸分泌研究进展. 云南农业大学学报: 自然科学版, **30**(4): 634-641.

柳若安, 刘厚田. 1995. 酸度和铝对马尾松生长的影响. 植物学报, **37**(2): 154-158.

刘颖坤, 蔡莎艺, 喻卫武, 等. 2011. 超高效液相色谱测定铝胁迫下水培毛竹根系分泌物中有机酸. 浙江农林大学学报, **28**(4): 533-537.

骆东奇, 白厚义, 陈佩琼, 等. 2000. 不同抗铝处理对土壤-银杏系统的影响研究. 广西农业生物科学, **19**(3): 161-164.

秦樊鑫, 魏朝富, 黄先飞, 等. 2015. 黔西北茶园土壤活性铝的形态分布及影响因素. 环境科学研究, **28**(6): 943-950.

任继鹏, 张 逸, 钱 诚, 等. 2011. 南方酸性森林土壤中铝的形态分布与活化机理. 环境化学, **30**(6): 1131-

1135.
苏小青, 曹光球, 林思祖, 等. 2008. 铝胁迫条件下 DL-异柠檬酸-γ-内酯对杉木幼苗硝酸还原酶活性的影响. 中国农学通报, **24**(10): 192-196.
苏有健, 廖万有, 王烨军, 等. 2014. 单宁酸对不同 pH 茶园土壤中活性铝形态分布的影响. 中国生态农业学报, **22**(1): 22-30.
孙 婷, 刘 鹏, 郑人卫, 等. 2009. 茶树体内铝形态及铝累积特性. 作物学报, **35**(10): 1909-1915.
仝雅娜, 丁贵杰. 2010. 木荷和鹅掌楸萃取物及其活性铝溶液对马尾松种子发芽的影响. 浙江林业科技, **30**(2): 40-44.
王连峰, 潘根兴, 张乐华, 等. 2000. 酸沉降影响下庐山森林土壤溶液铝形态分异. 南京农业大学学报, **23**(3): 45-48.
王水良, 王 平, 王趁义, 等. 2010a 马尾松酸性根际环境中铝的化学行为——以重庆酸雨区马尾松林地土壤为例. 应用与环境生物学报, **16**(4): 523-528.
王水良, 王 平, 王趁义. 2010b. 铝胁迫下马尾松幼苗有机酸分泌和根际 pH 值的变化. 生态与农村环境学报, **26**(1): 87-91.
王小兵, 骆永明, 李振高, 等. 2011. 长期定位施肥对亚热带丘陵地区红壤旱地质量的影响 Ⅰ. 酸度. 土壤学报, **48**(1): 98-102.
王映雪. 2000. 微核技术在环境监测中的应用概况. 云南环境科学, **19**(4): 53-55.
王 瑜, 王思荣, 张玲玲, 等. 2014. 铝胁迫对木荷幼苗光合特性的影响及添加盐基阳离子和磷的调节作用. 热带亚热带植物学报, **22**(1): 61-67.
魏世清, 张 磊, 李艳宾, 等. 2007. 生物措施缓解酸性土壤铝毒害研究进展. 土壤, **39**(4): 536-540.
吴道铭, 傅友强, 于智卫, 等. 2013. 我国南方红壤酸化和铝毒现状及防治. 环境科学, **32**(6): 1758-1764.
吴若菁, 庄 捷, 黄 婧, 等. 2009. 马尾松幼苗对模拟酸雨与铝胁迫的响应及其抗性机制. 林业科学, **45**(12): 22-29.
肖厚军, 王正银, 何佳芳, 等. 2009. 贵州黄壤铝形态及其影响因素研究. 土壤通报, **40**(5): 1044-1048.
肖祥希. 2005. 龙眼幼苗铝吸收特性的研究. 林业科学, **41**(3): 43-47.
肖祥希, 刘星辉, 杨宗武, 等. 2006. 铝胁迫对龙眼幼苗蛋白质和核酸含量的影响. 林业科学, **42**(10): 24-30.
谢正苗, 黄铭洪, 叶志鸿. 2002. 铝超积累植物和铝排斥植物吸收和累积铝的机理. 生态学报, **22**(10): 1653-1659.
谢忠雷, 王胜天, 董德明, 等. 1999. 茶园土壤中铝的化学形态及其影响因素. 吉林大学自然科学学报, (3): 93-98.
许信玲, 肖祥希, 谢一青, 等. 2011. 果园土壤酸化及铝毒矫治的研究. 土壤, **37**(5): 541-544.
闫 明, 钟章成. 2007. 铝胁迫和丛枝菌根真菌对樟树幼苗生长的影响. 北京林业大学学报, **29**(4): 161-165.
杨 梅, 黄寿先, 方升佐, 等. 2011. 酸铝胁迫下 4 个速生桉优良无性系的生长反应. 植物营养与肥料学报, **17**(1): 195-201.
杨婉身, 陈 惠, 王晓丽, 等. 2000. 酸铝对杉木磷吸收和代谢的影响. 林业科学, **36**(3): 73-76.
殷佳丽, 郑子成, 李廷轩. 2015. 不同植茶年限土壤团聚体全铝和交换态铝的分布特征. 农业环境科学学报, **34**(5): 891-896.
余 健, 俞元春, 房 莉, 等. 2005. 有机酸对森林土壤 pH 及铝形态变化的影响. 福建林学院学报, **25**(3): 243-246.
张宏伟, 唐爱民, 陈 港, 等. 2003. 腐植酸共聚物对赤红壤中活性铝的影响. 华南农业大学学报, **24**(2): 93-94.
张慧敏, 刘东华. 2013. 铝毒对植物生物效应的研究进展. 中国园艺文摘, **29**(1): 61-63.
张振富, 王立军. 2014. 国内外酸雨研究状况分析. 林业勘查设计, (2): 56-57.
赵 燕, 李莎莎, 柳晨意, 等. 2015. 铝胁迫对刺槐幼苗光合色素和矿质元素含量的影响. 江苏农业科学, **43**(4): 200-202.
朱晓帆, 卢 红, 金 燕. 1997. 峨眉山冷杉衰亡与土壤铝活化的关系研究. 环境科学, **18**(4): 25-28.
Achary V, Jena S, Panda K, *et al*. 2008. Aluminium induced oxidative stress and DNA damage in root cells of *Allium cepa* L. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **70**: 300-310.
Álvarez E, Monterroso C, Fernández Marcos ML. 2002. Aluminium fractionation in Galician (NW Spain) forest soils as related to vegetation and parent material. *Forest Ecology and Management*, **166**: 193-206.
Basso LHM, Gonçalves AN, Silveira LV, *et al*. 2003. Aluminum effect on *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* shoots growth in vitro. *Scientia Forestalis*, **63**: 167-177.
Borer CH, Schaberg PG, DeHayes DH, *et al*. 2004. Accretion, partitioning and sequestration of calcium and aluminum in red spruce foliage: Implications for tree health. *Tree Physiology*, **24**: 929-939.
Bradova M, Tejnecky V, Boruvka L, *et al*. 2015. The variations of aluminium species in mountainous forest soils and its implications to soil acidification. *Environmental Science and Pollution Research*, **22**: 16676-16687.
Chen RF, Shen RF, Gu P, *et al*. 2008. An investigation of aluminum tolerance species in acid soils of South China. *Communations in Soil Science and Plant Analysis*, **39**: 1493-1506.
Dudhane M, Borde M, Jite PK. 2012. Effect of aluminium toxicity on growth responses and antioxidant activities in *Gmelina arborea* Roxb. inoculated with am fungi. *International Journal of Phytoremediation*, **14**: 643-655.
FAO. 1997. State of the World's Forests, 1997. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
Fridovich I. 1978. The biology of oxygen radicals. *Science*, **201**: 875-880.
Godbld DL, Fritz E, Huttermann A. 1988. Aluminum toxicity and forest decline. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **85**: 3888-3892.

Grisel N, Zoller S, Kuenzli-Gontarczyk M. 2010. Transcriptome responses to aluminum stress in roots of aspen (*Populus tremula*). *BMC Plant Biology*, **10**, doi: 10.1186/1471-2229-10-185.

Heim A, Brunner I, Frossard E, *et al*. 2003. Aluminum effects on *Picea abies* at low solution concentrations. *Soil Science Society of America Journal*, **67**: 895-898.

Hirano Y, Frey B, Brunner I. 2012. Contrasting reactions of roots of two coniferous tree species to aluminum stress. *Environmental and Experimental Botany*, **77**: 12-18.

Ikka T, Ogawa T, Li D, *et al*. 2013. Effect of aluminum on metabolism of organic acids and chemical forms of aluminum in root tips of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. *Phytochemistry*, **94**: 142-147.

IQBAL MT. 2012. Effect of Al compounds on soil pH and bioavailability of Al in two acid soils. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, **36**: 720-728.

Ito K, Uchiyama Y. 2011. Acidification and decline of trees in forests within the Precincts of Shrines in Kyoto (Japan). *Water, Air, and Soil Pollution*, **214**: 197-204.

Kochian LV, Pineros MA, Liu J, *et al*. 2015. Adaption to acid soils: The molecular basis for crop luminum resistance. *Annual Review of Plant Biology*, **66**: 571-598.

Lapenis AG, Lawrence GB, Andreev AA. 2004. Acidification of forest soil in Russia: From 1893 to present. *Global Biogeochemical Cycles*, **18**, doi:10.1029/2003GB002107.

Liu B, Luo C, Li X, *et al*. 2014. Research on the threshold of aluminum toxicity and the alleviation effects of exogenous calcium, phosphorus, and nitrogen on the growth of Chinese fir seedlings under aluminum stress. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **45**: 126-139.

Ma JF, Hiradate S, Matsumoto H. 1997. Internal detoxification mechanism of Al in *Hydrangea* (Identification of Al form in the leaves). *Plant Physiology*, **113**: 1033-1039.

Markewitz D, Richter DD, Allen HL, *et al*. 1998. Three decades of observed soil acidification in the Calhoun Experimental Forest: Has acid rain made a difference? *Soil Science Society of America Journal*, **62**: 1428-1439.

Matsumoto H. 1988. Changes of the structure of pea chromatin by aluminum. *Plant Cell Physiology*, **29**: 281-287.

Meriga B, Reddy BK, Rao KR, *et al*. 2004. Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Physiology*, **161**: 63-68.

Minocha R, Shortle WC, Coughlin D, *et al*. 1996. Effects of aluminum on growth, polyamine metabolism, and inorganic ions in suspension cultures of red spruce (*Picea rubens*). *Canadian Journal of Forest Research*, **26**: 550-559.

Morita A, Horie H, Fujii Y, *et al*. 2004. Chemical forms of aluminum in xylem sap of tea plants. *Phytochemistry*, **65**: 2775-2780.

Morita A, Yanagisawa O, Takatsu S, *et al*. 2008. Mechanism for the detoxification of aluminum in roots of tea plant (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze). *Phytochemistry*, **69**: 147-153.

Mugwira LM, Haque I. 1993. Screening forage and brow selegumes germplasm to nutrient stresses. III. Tolerance of *Sesbania* to aluminum and low phosphorus in soils and nutrient solution. *Journal of Plant Nutrition*, **16**: 51-66.

Naik D, Smith E, Cumming JR. 2009. Rhizosphere carbon deposition, oxidative stress and nutritional changes in two poplar species exposed to aluminum. *Tree Physiology*, **29**: 423-436.

Nagata T, Hayatsu M, Kosuge N. 1992. Identification of aluminum forms in tea leaves by ^{27}Al NMR. *Phytochemistry*, **31**: 1215-1218.

Nguyen NT, Hiep ND, Fujita K. 2005. Iron enhances aluminum-induced leaf necrosis and plant growth inhibition in *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant and Soil*, **277**: 139-152.

Parker DR, Bertsch PM. 1992. Formation of the "Al_{13}" tridecameic polycation under diverse synthesis conditions. *Environmental Science and Technology*, **26**: 914-921.

Prabagar S, Hodson M, Evans E. 2011. Silicon amelioration of aluminium toxicity and cell death in suspension cultures of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Environmental and Experimental Botany*, **70**: 266-276.

Ribeiro MAQ, Almeida AAF, Mielke MS, *et al*. 2013. Aluminum effects on growth, photosynthesis and mineral nutrition of cacao genotypes. *Plant Sciences*, **36**: 1161-1179.

Ryan PR, Raman H, Gupta S, *et al*. 2009. A second mechanism for aluminum resistance in wheat relies on the constitutive efflux of citrate from roots. *Plant Physiology*, **149**: 340-351.

Shao Y, Zhang W, Liu Z, *et al*. 2012. Responses of soil microbial and nematode communities to aluminum toxicity in vegetated oil-shale-waste lands. *Ecotoxicology*, **21**: 2132-2142.

Tahara K, Hashida K, Otsuka Y. 2013. Identification of a hydrolyzable tannin, oenothein b, as an aluminum-detoxifying ligand in a highly aluminum-resistant tree, *Eucalyptus camaldulensis*. *Physiologia Plantarum*, **163**: 683-693.

Tejnecky V, Drabek O, Boruvka L, *et al*. 2010. Seasonal variation of water extractable aluminium forms in acidified forest organic soils under different vegetation cover. *Biogeochemistry*, **101**: 151-163.

Tepper H, Yang C, Schaedle M. 1989. Effect of aluminum on growth of root tips of honey locust and loblolly pine. *Environmental and Experimental Botany*, **29**: 165-173.

Thornton F, Schaedle M, Raynal D. 1987. Effects of aluminum on red spruce seedlings in solution culture. *Environmental and Experimental Botany*, **27**: 489-498.

Tian Q, Zhang X, Gao Y, *et al*. 2013. Wheat genotypes differing in aluminum tolerance differ in their growth response to CO_2 enrichment in acid soils. *Ecology and Evolution*, **3**: 1440-1448.

Ulrich B, Mayer R, Khanna PK. 1980. Chemical changes due to acid precipitation in a loess derived soil in central Europe. *Soil Science*, **130**: 193-199.

Umemura T, Usami Y, Aizawa S, *et al*. 2003. Seasonal change in the level and the chemical forms of aluminum in soil solution under a Japanese cedar forest. *Science of the Total Environment*, **317**: 149-157.

van Schöll L, Keltjens WG, Hoffland E, *et al*. 2004. Aluminium concentration versus the base cation to aluminum ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Forest Ecology and Management*, **195**: 301-309.

Wang S, Wang P, Fan CQ. 2015. Distribution of aluminum fractionation in the acidic rhizosphere soils of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **46**: 2033-2050.

Watanabe T, Osaki M, Yoshihara T, *et al*. 1998. Distribution and chemical speciation of aluminium in the Al accumulator plant, *Melastoma malabathricum* L. *Plant and Soil*, **201**: 165-173.

Yang M, Tan L, Xu Y, *et al*. 2015. Effect of low pH and aluminum toxicity on the photosynthetic characteristics of different fast-growing eucalyptus vegetatively propagated clones. *PLoS ONE*, **10**, doi:10.1371/journal.pone.0130963.

Zeng GM, Zhang G, Huang GH, *et al*. 2005. Exchange of Ca^{2+}, Mg^{2+} and K^{+} and uptake of H^{+}, NH_4^{+} for the subtropical forest canopies influenced by acid rain in Shaoshan forest located in central south China. *Plant Science*, **168**: 259-266.

Zeng QL, Chen RF, Zhao XQ, *et al*. 2011. Aluminium uptake and accumulation in the hyperaccumulator *Camellia oleifera* Abel. *Pedosphere*, **21**: 358-364.

Zhou N, Liu P, Wang Z, *et al*. 2011. The effects of rapeseed root exudates on the forms of aluminum in aluminum stressed rhizosphere soil. *Crop Protection*, **30**: 631-636.

作者简介 许小丽,女,1990年生,硕士研究生,主要从事森林生态学研究。E-mail: xxfj2014@163.com

责任编辑 魏中青