

TOLERANTNOST GAJENIH BILJAKA NA ALUMINIJUM: GENETIČKA OSNOVA I NASLEĐIVANJE AI TOLERANTNOSTI

Ivica Đalović¹, Zed Rengel², Đorđe Jocković¹, Goran Bekavac¹

Izvod: Toksičnost aluminijumom se smatra najvažnijim faktorom koji ograničava rast biljaka na kiselim zemljištima. Između različitih biljnih vrsta, kao i različitih genotipova iste vrste, uočene su značajne varijacije toleranosti na aluminijum. Tolerantnost i osetljivost na Al je kompleksan fenomen, koji uključuje mnoge gene i mnogobrojne signalne mehanizme. Predlagano je nekoliko mehanizama na kojima se zasniva tolerantnost na Al, a jedan od najprihvatljivijih stavova je da tolerantni genotipovi gajenih biljaka luče organske kiseline koje obrazuju helatne komplekse sa Al iz rizosfere. Mehanizmi uključeni u tolerantnost na ovaj metal nisu na molekularnom nivou još uvek u potpunosti razjašnjeni. Ipak na ovom polju se ulažu veliki naponi kako bi se razumela molekularna osnova odgovora biljaka na stres izazvan Al i da bi se identifikovali geni odgovorni za tolerantnost.

Ključne reči: kiselina zemljišta, aluminijum, tolerantnost, kukuruz.

Uvod

Toksičnost aluminijumom (Al) se smatra najvažnijim faktorom koji ograničava rast biljaka na kiselim zemljištima (Kochian et al., 2005). Porast biljaka gajenih na zemljištima kisele reakcije je generalno redukovano usled rastvorljivosti Al pri niskoj pH vrednosti, a kao posledica toga dolazi do redukcije korenovog sistema i pojave širokog spektra simptoma povezanih sa nedostatkom hraniva koji dovode do smanjenja prinosa (Mossor–Pietraszewska, 2001).

Koliki je zapravo značaj razumevanja toksičnosti Al u kiselim zemljištima, kao i genetičke i fiziološke osnove tolerantnosti gajenih biljaka na ovaj metal najbolje se ogleda u činjenici da postoji veliki broj radova koji se bave ovom problematikom (Wang et al., 2006; Raman et al., 2006; Magalhaes et al., 2007; Claudio et al., 2008; Inostroza–Blancheteau et al., 2012). U poslednjih nekoliko decenija izvođeni su brojni eksperimenti u cilju otkrivanja prirode i broja gena uključenih u ispoljavanje tolerantnosti na Al kod gajenih biljaka. Navedena istraživanja najčešće su se odnosila na genetička proučavanja sa ciljem da identifikuju lokuse sa svojstvom tolerantnosti na Al, kao i molekularno mapiranje u cilju identifikacije DNK markera pogodnih za dijagnostifikovanje tolerantnosti na Al, potom izolaciju i karakterizaciju gena

¹ Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, Novi Sad, Srbija (maizescience@yahoo.com; ivica.djalovic@nsseme.com)

² School of Earth and Environment (M087), The University of Western Australia, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia & The UWA Institute of Agriculture (M082), The University of Western Australia, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia (zed.rengel@uwa.edu.au)

indukovanih Al toksičnošću, kreiranje i ocenu mutantnih biljaka i upotrebu transgenih biljaka u proučavanjima tolerantnosti na Al. Ova istraživanja ne samo da su imala praktičnu primenu u razvoju biljaka tolerantnih na prisustvo Al u kiselim zemljištima, već su značajno doprinela razumevanju kompleksnosti mehanizama tolerantnosti na Al (Samac & Tesfaye, 2003).

Između različitih biljnih vrsta, kao i različitih genotipova iste vrste, uočene su značajne varijacije tolerantnosti na Al (Đalović et al., 2010). Nasleđivanje i genetička osnova tolerantnosti na Al najviše je izučavana kod žitarica. Na osnovu početnih istraživanja zaključeno je da je kod nekih vrsta, kao što su pšenica i raž, tolerantnost na Al uslovljena dejstvom jednog ili više gena, dok je kod drugih vrsta kao što su pirinač i kukuruz kvantitativne prirode, uslovljena dejstvom većeg broja gena (Snowden & Gardner, 1993). Ipak u poslednje vreme sve više prevladava mišljenje da je tolerantnost na Al svojstvo uslovljeno dejstvom većeg broja gena (Vitarello et al., 2005). Molekularni markeri mogu da pomognu u iznalaženju novih izvora za identifikaciju gena za tolerantnost na Al, dok marker-asistirana selekcija (MAS) može da umanj ili čak da u potpunosti eliminiše potrebu za fenotipskim ispitivanjima (Maltais & Houde, 2002).

Cilj ovog rada bio je da se ukaže na važnost tolerantnosti gajenih biljaka na aluminijum sa posebnim osvrtom na genetičku osnovu i nasleđivanje Al tolerantnosti.

Genetička osnova tolerantnosti na aluminijum

Tolerantnost i osetljivost na Al je kompleksan fenomen, koji uključuje mnoge gene i mnogobrojne signalne mehanizme. Mehanizmi uključeni u otpornost i/ili tolerantnost na ovaj metal nisu na molekularnom nivou još uvek u potpunosti razjašnjeni. Ipak na ovom polju se ulažu veliki naponi kako bi se razumela molekularna osnova odgovora biljaka na stres izazvan Al i da bi se identifikovali geni odgovorni za tolerantnost (Rengel, 2004).

Veličina genoma i poliploidija ograničavaju razjašnjenje i razumevanje molekularno–genetičke i fiziološke osnove tolerantnosti na Al mnogih biljnih vrsta. Pored toga, mali broj istraživanja sprovedenih na izogenoj germplazmi ukazao je da postoji različit nivo tolerantnosti na Al, što u značajnom stepenu komplikuje molekularne i genetičke analize. Da bi razrešili ovaj problem nekoliko grupa istraživača je radilo na kreiranju mutantnih linija model biljke – *Arabidopsis thaliana*, koje mogu biti koristan sistem za molekularno–genetičke, kao i fiziološke analize tolerantnosti na Al (Panda & Matsumoto, 2007; Kobayashi et al., 2007; Sawaki et al., 2009).

Primenom QTL analize Ikka et al. (2008) su utvrdili da se na hromozomu 1 *arabidopsisa* nalaze geni za tolerantnost na Al. Naime, na ovom hromozomu je lociran QTL1 koji reguliše kapacitet otpuštanja malata u prisustvu Al, kao i QTL3 i QTL5 za koje se pretpostavlja da imaju ulogu u ispoljavanju tolerantnosti na ovaj metal, mada nisu povezani sa metabolizmom malata. Određene studije pokazuju da kod pojedinih biljnih vrsta postoji genetička povezanost između tolerantnosti na Al i tolerantnosti na kiselost zemljišta (Rorison, 2000).

Kod *arabidopsisa* stres izazvan Al indukuje lučenje visoke koncentracije malata i nešto niži nivo lučenja citrata sa vrha korena (Magalhaes et al., 2007). Lučenje malata u

prisustvu Al je kodirano genom *AtALMT1*, funkcionalnim homologom pšeničnog gena *TaALMT1* (Piñeros et al., 2009). Ekspresija *AtALMT1* gena zahteva prisustvo STOP1, transkripcionog faktora za koji se smatra da ima udela u ispoljavanju otpornosti na nisku vrednost pH i tolerantnost na Al. U odsustvu STOP1 ekspresija *AtALMT1* gena i lučenje malata sa korena kod *arabidopsisa* su u potpunosti suzbijeni, što ukazuje da je STOP1 esencijalan za normalno funkcionisanje *AtALMT1* gena. Komparativnim mapiranjem populacija sirka i *arabidopsisa* uočeno je da je *AtMATE* gen *arabidopsisa* funkcionalni homolog gena tolerantnosti na Al sirka *SbMATE*, kao i da lučenje citrata sa vrha korena ima značajan doprinos ukupnoj tolerantnosti ove biljne vrste na Al. Ovi zaključci su doneti na osnovu nekoliko dokaza: sekvenca *AtMATE* je ispoljila najveći stepen homologije sa sekvencom *SbMATE*, ekspresija *AtMATE* gena je najintenzivnija u korenu, gde se odigravaju primarni procesi koji uslovljavaju tolerantnost na Al, ekspresija *AtMATE* gena je indukovana stresom usled prisustva Al, kod individua koje poseduju *AtMATE-KD* gen, a koji je nastao kada je gen *AtMATE* pretrpeo inserciju timina u 5' promotornom regionu, lučenje citrata je aktivirano. Takođe je zanimljiva konstatacija da je *AtMATE* gen odgovoran za približno 30% ukupne tolerantnosti *arabidopsisa* na Al (Liu et al., 2009).

Kod *arabidopsisa* *AtFRD3* i *AtMATE* kodiraju citratne transportere koji su uključeni u različite biološke procese. *AtFRD3* je odgovoran za proboj citrata u tkivo ksilema, što olakšava transport gvožđa do tačaka rasta, dok je *AtMATE* odgovoran za lučenje citrata u rizosferu u cilju zaštite korena od štetnog dejstva Al. Da bi uopšte mogao da posreduje u transportu organskih kiselina od ćelija korena do rizosfere, aluminijumom aktiviran transporter mora biti lokalizovan ili u ćelijama epidermisa ili korteksa korena. Pored toga nedavna identifikacija gena *AtMATE* koji kodira citratni transporter *arabidopsisa* koji sa ranije okarakterisanim genom *AtMATE1* za malatni transporter, objašnjava regulaciju i interakciju aluminijumom aktiviranih malatnih i citratnih transportnih sistema koji uslovljavaju fiziološke mehanizme tolerantnosti na Al. Dokazano je da mehanizmi ekspresije ova dva gena ne utiču jedan na drugi. Ovo zapravo ukazuje da ni jedan od ova dva transportera nije zavistan od normalnog funkcionisanja drugog (Liu et al., 2009). Naime, iako je konvergentna evolucija predodredila da ova dva gena služe istoj svrsi, prema dosadašnjim saznanjima čini se da su ova dva sistema evoluirala nezavisno jedan od drugog (Ryan & Delhaize, 2010).

Geni za tolerantnost na Al kod kukuruza

Kod žitarica je uočen različit stepen tolerantnosti na aluminijum, pri čemu raž ispoljava najveću tolerantnost, dok ista dalje opada od ovska ka tritikaleu, pšenici i ječmu (Đalović et al., 2010). Genetička varijabilnost za tolerantnost na Al nije uočena samo između predstavnika različitih vrsta, već i u okviru iste vrste (Garvin & Carver, 2003). Predlagano je nekoliko mehanizama na kojima se zasniva tolerantnost na Al, a jedan od stavova je da tolerantni genotipovi luče organske kiseline, koje obrazuju helatne komplekse sa Al iz rizosfere (Ma et al., 2001).

Iako kukuruz spada u grupu žitarica koje imaju visok stepen tolerantnosti na toksično delovanje Al, gajenjem na kiselim zemljištima može doći do redukcije prinosa i do 70% (Krstić et al., 2012). Iz navedenih razloga, kukuruz je, kao i pšenica dugi niz

godina predmet oplemenjivačkih programa koji traže rešenje za povećanje tolerantnosti na Al, ili pak pokušavaju da objasne osnovu tolerantnosti (Pandey et al., 2007).

Najjači negativan efekat Al na biljke odražava se u inhibiciji rasta korena, što je široko prihvaćeno kao merilo Al stresa kod kukuruza (Cançado et al., 1999). Iako Al primarno ograničava rast korenovog sistema, javlja se čitav niz simptoma, kako na korenu, tako i u početnim fazama rasta (2–3 lista), koji se često poistovećuju sa nedostatkom hranljivih materija (Đalović et al., 2012; Yang et al., 2013). Na ćelijskom nivou, Al dovodi do peroksidacije lipida (Yamamoto et al., 2001), inositol 1,4,5–trifosfatne signalne transdukcije (Jones & Kochian, 1995), poremećaja citoplazmatične Ca homeostaze (Zhang & Rengel, 1999), promene organizacije mikrotubula i aktina tokom elongacije ćelija (Blancaflor et al., 1998) i formiranja i nakupljanja kaloze (Horst et al., 1999).

Aluminijum može dovesti do potpune promene u ekspresiji gena menjajući time kontrolu normalnih fizioloških procesa (Kochian et al., 2005). Uvrđeno je u više istraživanja da Al ima uticaj na ekspresiju nekoliko gena, uključujući i one koji su odgovorni za otpornost na patogene, mehaničke povrede i sintezu proteina čija je sinteza indukovana oksidativnim stresom (Ezaki et al., 2000; Ma et al., 2001; Watt, 2003; Xiao et al., 2005). Međutim, većina ovih istraživanja rađena su na pšenici i *arabidopsisu*, dok kod kukuruza koji ima bogatu germplazmu tolerantnu na Al, zna se veoma malo o genima koji se aktiviraju usled Al stresa, izuzev za gen koji kodira sintezu glutation S–transferazu, *GST27.2*, koji su u svojim istraživanjima detektovali Cançado et al. (2005).

Jorge & Arruda (1997) su ustanovili da usled izloženosti biljaka kukuruza aluminijumom dolazi do lučenja citrata i da je to lučenje veće kod tolerantnih genotipova, u odnosu na osetljive genotipove. Međutim, Piñeros et al., (2005), smatraju da se lučenje citrata javlja i kod tolerantnih i kod osetljivih genotipova. QTL koji su Ninamango–Cárdenas et al. (2003) locirali na hromozomu 8, nalazio se veoma blizu gena *idh1*. Ovaj gen kodira sintezu izocitrat–dehidrogenaze, enzima koji je uključen u biosintezu i oksidaciju aminokiselina u Krebsovom ciklusu. Kako je poznato da pojačana sinteza citrata kod transgenih biljaka duvana i papaje značajno povećava tolerantnost na Al (Fuente et al., 1997), lociranje ovog QTLa kod kukuruza jedan je od dokaza za mehanizam tolerantnosti na Al koji podrazumeva lučenje organskih kiselina i njihovo vezivanje sa jonima Al. Takođe i Sibov et al. (1999) su pored ostalih markera koje su locirali, detektovali i dva markera (*bnlg1154* locirali su na bin-u 6.05, a *umc1318* na bin-u10.01) na skoro identičnim lokacijama na kojima su i Sibov et al. (1999) locirali markere povezane sa Al tolerantnošću (*csu70* na bin-u 6.01 i *umc130* na bin-u 10.03), a jedan od tih lokusa (*csu359*) ima homeolognu sekvencu sa genom *wali 7* koji kodira Al indukovanu sintezu proteina kod pšenice (Davis et al., 1999).

U literaturi postoje različiti podaci o načinu nasleđivanja tolerantnosti na Al kod kukuruza. Pandey et al. (2007) smatraju da je tolerantnost na Al kod kukuruza osobina koja je verovatno uslovljena delovanjem jednog major dominantnog gena. Nakon 5 generacija samooplodnje biljaka kukuruza dobijenih iz kulture tkiva, Moon et al. (1997) su karakterizovali somaklonalnu varijantu (S1587–17) dobijenu u kulturi tkiva jedne na aluminijum tolerantne linije kukuruza – Cat–100–6. Varijanta dobijena kulturom tkiva je identifikovana na bazi slabog porasta korena u hranljivom rastvoru sa Al. Rezultati

ispitivanja F_2 populacije koja je nastala iz ukrštanja S1587–17 \times Cat–100–6 i povratnog ukrštanja, u hranljivom rastvoru sa Al, sugerišu da je tolerantnost na Al kod kukuruza pod kontrolom jednog semi–dominantnog gena, koji je nazvan *Alm1*. Međutim, ova istraživanja su obuhvatila male mapirajuće populacije (manje od 100 F_2 individua) ili je mapiranje rađeno na skoro identičnim roditeljima (tolerantna inbred linija i njena osetljiva somaklonalna varijanta). U kasnijim istaživanjama, na osnovu segregacione analize velikih $F_{2,3}$ populacija i uz primenu najnovijih molekularnih metoda, došlo se do zaključka da je tolerantnost na Al kvantitativna osobina, da je veoma kompleksna i da zavisi od aditivnog, odnosno dominantnog delovanja gena.

Sibov et al. (1999) su primenom *Bulk Segregation Analysis* (BSA) metode i RFLP markera identifikovali dva lokusa u liniji Cat–100–6. Jedan lokus je identifikovan na kratkom kraku hromozoma 10 i on je nazvan *Alm2*. Na kratkom kraku hromozoma 6 identifikovan je lokus *Alm1*, za koji su ustanovili da je odgovoran za veći deo fenotipske varijabilnosti ove osobine. Ninamango–Cárdenas et al. (2003) proučavali su tolerantnost na Al u $F_{3,4}$ generaciji koja je razvijena iz ukrštanja dve inbred linije, L53 (Al osetljiva) i L1327 (Al–tolerantna). Koristili su dva fenotipska pokazatelja tolerantnosti: relativna dužina korenka (RSRL) i net dužina korenka (NSRL). Na osnovu regresione analize identifikovali su 5 markera značajno povezanih sa osobinom NSRL i 7 markera povezanih sa RSRL i pri tome zaključili da ovi markeri objašnjavaju 50,17%, odnosno 40,00% ukupne fenotipske varijabilnosti tolerantnosti na Al kod ove populacije. Tri markera (*pnc003*, *umc043* i *p-bnlg161*) povezana su sa obe fenotipske osobine (RSRL i NSRL), dok su markeri *p-nc013* i *p-mmc241* identifikovani na istom binu-u (6.05). Takođe su detektovali i 5 QTL–ova koji su odgovorni za tolerantnost na Al. Ovi QTL–ovi locirani su na hromozomu 2 (*umc139*), 6 (*p-bnlg238* i *p-mmc241*) i 8 (*csu155* i *p-bnlg1828*) i objašnjavaju 60% fenotipske varijabilnosti. Zanimljivo je da su na istoj poziciji na kojoj je lociran QTL3 na hromozomu 6 u svojim istaživanjima Sibov et al. (1999) locirali drugi QTL povezan sa tolerantnošću na Al, što sugerise to da je moguće da se u ovom regionu nalaze geni za tolerantnost na Al. Region odgovoran za tolerantnost na Al, na hromozomu 8 u svom istaživanju detektovali su i Torres et al. (1997). Conceição et al., (2009) su radili genetičku analizu 60 F_3 familije koje su nastale ukrštanjem dve inbred linije (L10 i L8) koje su izabrane na osnovu razlike u toleranciji na Al (L10–osetljiva inbred linija, L8–tolerantna inbred linija) i njihovih kombinacionih sposobnosti.

U izučavanju tolerantnosti na Al od posebne važnosti su nedestruktivna, precizna merenja, što je od posebnog značaja u slučaju velikih populacija. Apsolutni rast korena u prisustvu Al i kontroli u kombinaciji sa indeksom tolerantnosti korena se često koristi u proceni tolerantnosti na Al. Indeks tolerantnosti korena (RTI) se izražava u procentima i predstavlja odnos između vrednosti porasta korena u stresnim uslovima i porasta korena u odsustvu Al. Visoka korelacija uočena između apsolutnog porasta korena i RTI ($r = 0.9$) i rezultati mapiranja koji ukazuju da se nalaze u istom regionu, čine ove parametre podесnim za procenu tolerantnosti na Al. Uočena je velika varijabilnost porasta korena u kontrolisanim uslovima, te RTI, koji reflektuje porast korena u stresnim uslovima u odnosu na kontrolu obezbeđuje verodostojnije rezultate odgovora korena na Al stres. Bojenje vrha korena hemotoksinom je druga široko primenjivana tehnika za ocenu tolerantnosti na Al. Stepен obojenosti korena

hemotoksinom predstavlja semi–kvantitativnu metodu za procenu koncentracije Al u korenu. Pored jednostavnosti ove metode, odlikuje je još to što je i brza i jeftina te se vrlo često koristi u praksi (Ma et al., 2005).

Zaključak

Genetička i fiziološka osnova tolerantnosti na Al proučavana je kod nekoliko kultura i biljaka modela. Kod različitih biljnih vrsta, kao i različitih genotipova iste vrste uočena je široka genetička varijabilnost u pogledu njihove tolerantnosti na prisustvo Al u hranljivoj sredini. Pažnju genetičara već duži niz godina privlači molekularna osnova tolerantnosti na Al. Izuzetan pomak u lociranju gena za tolerantnost na ovaj metal načinjen je primenom molekularnih markera. Iako mehanizmi uključeni u tolerantnost na ovaj metal nisu na molekularnom nivou još uvek u potpunosti razjašnjeni na ovom polju se ulažu veliki naponi kako bi se razumela molekularna osnova odgovora biljaka na stres izazvan Al i identifikovali geni odgovorni za tolerantnost.

Zahvalnica

Ovaj rad je deo projekta TR 31073 „Unapređenje proizvodnje kukuruza i sirka u uslovima stresa“ koji se finansira od strane Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije/This study is a part of the project TR 31073 „Improvement of maize and sorghum production under stress conditions“ financed by the Ministry of Education, Science and Technological Development of the Republic of Serbia.

Literatura

- Blancaflor E.B., Jones D.L., Gilroy S. (1998): Alterations in the cytoskeleton accompany aluminum–induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. *Plant Physiol.* 118: 159–172.
- Cançado G.M.A., Loguercio L.L., Martins P.R., Parentoni S.N., Borém A., Paiva E., Lopes M.A. (1999): Hematoxylin staining as a phenotypic index for aluminum tolerance selection in tropical maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 99: 747–754.
- Cançado G.M.A., Rosa-Junior V.E.D., Fernandez J.H., Maron L.G., Jorge R.A., Menossi M. (2005): Glutathione S–transferase and aluminum toxicity in maize. *Funct. Plant Biol.* 32: 1045–1055.
- Claudio I.B., Braulio S., Pilar U., Felipe A., Marjorie R.D. (2008): Resistance mechanisms of Aluminum (Al³⁺) phytotoxicity in cereals: physiological, genetic and molecular basis. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 57–71.
- Conceição L.D.H., Tessele C.S., Barbosa C., Neto J.F. (2009): Diallel analysis and mapping of aluminum tolerance in corn inbred lines. *Maydica* 54: 55–61.
- Davis G.L., McMullen M.D., Baysdorfer C., Musket T., Grant D., Staebell M., Xu G., Polacco M., Koster L., Melia–Hancock S., Houchins K., Chao S., Coe E.H. (1999): A maize map standard with sequenced core markers, grass genome reference points and 932 expressed sequence tagged sites (ESTs) in a 1736–locus map. *Genet. Soc. Amer.* 152: 1137–1172.

- Đalović I., Maksimović I., Kastori R., Jelić M. (2010): Mechanisms of Adaptation of Small Grains to Soil Acidity. Proc. Nat. Sci, Matica Srpska Novi Sad 118: 107–120.
- Đalović I., Jocković Đ., Dugalić G., Bekavac G., Purar B., Šeremešić S., Jocković M. (2012): Soil acidity and mobile aluminium status in pseudogley soils in Čačak–Kraljevo basin. Journal of the Serbian Chemical Society, 77 (6): 833–843.
- Ezaki B., Gardner R. C., Ezaki Y., Matsumoto H. (2000): Expression of aluminum-induced genes in transgenic *Arabidopsis* plants can ameliorate aluminium stress and/or oxidative stress. Plant Physiol. 122: 657–665.
- Fuente J.M., Ramírez-Rodríguez V., Cabrera-Ponce J.L., Herrera-Estrella L. (1997): Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. Science 276: 1566–1568.
- Garvin D.F., Carver B.F. (2003): Role of the genotype in tolerance to acidity and aluminum toxicity. In: Rengel Z. (eds). Handbook of Soil Acidity. pp. 387–407. New York–Marcel Dekker.
- Horst W.J., Schmohl N., Kollmeier M., Baluska F., Sivagura M. (1999): Does aluminum effect root growth of maize through interaction with the cell wall–plasma membrane–cytoskeleton continuum? Plant Soil 215: 163–174.
- Ikka T., Kobayashi Y., Tazib T., Koyama H. (2008): Aluminum-tolerance QTL in Cplumbia/Kashmir inbred population of *Arabidopsis thaliana* is not associated with aluminum-responsive malate excretion. Plant Science 175: 533–538.
- Inostroza-Blancheteau C., Rengel Z., Alberdi M., De La L.M.M., Aquea F., Arce-Johnson P., Reyes D.M. (2012): Molecular and physiological strategies to increase aluminum resistance in plants. Molecular Biology Reports 39: 2069–2079.
- Jones D.L., Kochian L.V. (1995): Aluminum inhibition 1,4,5-triphosphate signal transduction pathway in wheat roots: a role in Al toxicity? Plant Cell 7: 1913–1922.
- Jorge R.A., Arruda P. (1997): Aluminum – induced organic acid exudation by roots of an aluminum – tolerant tropical maize. Phytochemistry 45: 675–681.
- Kobayashi Y., Hoekenga O.A., Itoh H., Nakashima M., Saito S., Shaff J.E., Maron L. G., Pinos M.A., Kochian L.V., Koyama H. (2007): Characterization of *AtALMT1* expression in aluminum – inducible malate release and its role for rhizotoxic stress tolerance in arabidopsis. Plant Physiology 145: 843–852.
- Kochian L.V., Piñeros M.A., Hoekenga O.A. (2005): The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. Plant and Soil 274: 175–195.
- Krstić D., Đalović I., Nikezić D., Bjelić D. (2012): [Aluminium in Acid Soils: Chemistry, Toxicity and Impact on Maize Plants](#). In: ["Food Production – Approaches, Challenges and Tasks"](#). Edited by Anna Aladjadjiyan, ISBN 978–953–307–887–8, DOI: 10.5772/33077, pp. 231–242. InTech, January 1, 2012.
- Liu J., Magalhaes J.V., Shaff J., Kochian L.V. (2009): Aluminum – activated citrate and malate transporters from the *MATE* and *ALMT* families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance. The Plant Journal 57: 389–399.
- Ma H.X., Bai G.H., Carver B.F., Zhou L.L. (2005): Molecular mapping of quantitative trait locus for aluminum tolerance in wheat cultivar Atlass 66. Theor. Appl. Genet. 112: 51–57.

- Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. (2001): Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends Plant Sci* 6: 273–278.
- Magalhaes J.V., Liu J., Guimaraes C.T., Lana G.P., Alves M.C., Wang Y.H., Shaffert R.E., Hoekenga O.A., Piñeros M.A., Shaff J.E., Klein P.A., Carneiro N.P., Coelho C.M., Trick H.N., Kochian L.V. (2007): A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (*MATE*) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nat Genet* 9: 1156–1161.
- Maltais K., Houde M. (2002): A new biochemical marker for aluminium tolerance in plants. *Physiol. Plant.* 115: 81–86.
- Moon H.D., Ottoboni L.M.M., Souza A.P., Sibov S.T., Gaspar M., Arruda P. (1997): Somaclonal variation – induced aluminium-sensitive mutant from an aluminium-tolerant maize inbred line. *Plant Cell Rep.* 16: 686–691.
- Mossor-Pietraszewska T. (2001): Effect of aluminum on plant growth and metabolism. *Acta Biochimica Polonica* 48 (3): 673–686.
- Ninamango-Cárdenas F.E., Guimaraes C.T., Martins P.R., Parentoni S.N., Carneiro N.P., Lopes M.A., Moro J.R. (2003): Mapping QTLs for aluminum tolerance in maize. *Euphytica* 130: 223–232.
- Panda S.K., Matsumoto H. (2007): Molecular physiology of aluminum toxicity and tolerance in plants. *Bot. Rev.* 73: 326–347.
- Pandey S., Alberto L., Leon N., Keith D., Stephen F. (2007): Breeding Maize for Tolerance to Soil Acidity. *Plant Breeding Reviews* 28: 59–100.
- Piñeros M.A., Shaff J.E., Manslank H.S., Alves V.M.C., Kochian L.V. (2005): Aluminum resistance in maize cannot be solely explained by root organic acid exudation: A comparative physiological study. *Plant Physiol.* 137: 231–241.
- Piñeros M.A., Cancado G.M.A., Kochian L.V. (2009): Novel properties of the wheat aluminum resistance: a model incorporating the root cortex, epidermis and the external unstirred layer. *J. Exp. Bot.* 56: 1853–1865.
- Raman H., Raman R., Wood R., Martin P. (2006): Repetitive indel markers within the *ALMT1* gene controlling aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breed.* 18: 171–183.
- Rengel Z. (2004): Aluminium cycling in the soil–plant–animal–human continuum. *Biometals* 17: 669–689.
- Rorison I.H. (2000): The effect of soil acidity on nutrient availability and plant response, pp. 283–304. *In: Hutchinson T.C., Havas M. (eds.)* Effect of Acid Precipitation on Terrestrial Ecosystems. Plenum Pres.
- Ryan P.R., Delhaize E. (2010): The convergent evolution of aluminium resistance in plants exploits a convenient currency. *Functional Plant Biology* 37: 275–284.
- Samac D.A., Tesfaye M. (2003): Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils – a review. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 75: 189–207.
- Sawaki Y., Iuchi S., Kobayashi Y., Ikka T., Sakurai N., Fujita M., Shinozaki K., Shibata D., Kobayashi M., Koyama H. (2009): *STOP1* regulates multiple genes that protect Arabidopsis from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiology* 150: 281–294.
- Sibov S.T., Gaspar M., Silva M.J., Ottoboni L.M.M., Arruda P., Souza A.P. (1999): Two genes control aluminum tolerance in maize: genetic and molecular mapping analyses. *Genome* 42: 475–482.

- Snowden K.C., Gardner R.C. (1993): Five genes induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots. *Plant Physiol.* 103: 855–861.
- Torres G.A., Parentoni S.N., Lopes M.A., Paiva E. (1997): A search for RFLP markers to identify genes for aluminum tolerance in maize. *Brazil J. Genet.* 3: 459–465.
- Vitorello V.A., Capaldi F.R., Stefanuto V.A. (2005): Recent advances in aluminium toxicity and resistance in higher plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 17 (1): 129–143.
- Wang J., Raman H., Zhang G., Mendham N., Zhou M. (2006): Aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.): physiological mechanisms, genetics and screening methods. *J. Zhejiang Univ. Sci. B.* 10: 769–787.
- Watt D.A. (2003): Aluminum – responsive genes in sugarcane: identification and analysis of expression under oxidative stress. *J. Exp. Bot.* 54: 1163–1174.
- Xiao K., Bai G.H., Carver B.F. (2005): Nylon filter arrays reveal differential expression of expressed sequence tags in wheat roots under aluminium stress. *J. Integrat. Plant Biol.* 47: 839–848.
- Yamamoto Y., Kobayashi Y., Matsumoto H. (2001): Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiol.* 125: 199–208.
- Yang Z.B., Rao I.M., Walter J.H. (2013): Interaction of aluminium and drought stress on root growth and crop yield on acid soils. *Plant Soil* 372: 3–25.
- Zhang G., Rengel Z. (1999): Aluminum induces an increase in cytoplasmic calcium in intact wheat root apical cells. *Aust. J. Plant Physiol.* 26: 401–409.

TOLERANCE OF CULTIVATED PLANTS TO ALUMINUM: GENETIC BASIS AND INHERITANCE OF AL TOLERANCE

Ivica Đalović¹, Zed Rengel², Đorđe Jocković¹, Goran Bekavac¹

Summary: Aluminum toxicity is considered to be the most important factor limiting plant growth on the acid soils. Between different plant species and different genotypes of the same species considerable tolerance variation to aluminum have been observed. Tolerance and sensitivity to Al is a complex phenomenon, involving many genes and many signaling mechanisms. So far several mechanisms that explained tolerance to Al has been proposed and one of the most acceptable approaches is that tolerant genotypes of cultivated plants secrete organic acids which form chelate complexes with Al in the rhizosphere. The mechanisms involved in tolerance to the Al at the molecular level are not yet fully understood. However, in this area, efforts are made to understand the molecular basis of plant responses to stress caused by Al and to identify the genes responsible for plant tolerance.

Key words: acid soils, aluminium, tolerance, maize.