植物营养与肥料学报 2010,16(6):1527 - 1534
Plant Nutrition and Fertilizer Science

水稻根表铁膜形成机制及其生态环境效应

傅友强[1], 于智卫[1], 蔡昆争[2], 沈 宏[1]*
(1 华南农业大学资源环境学院,广东广州 510642; 2 华南农业大学农学院,广东广州 510642)

摘要: 许多水生植物的根系表面及其根际微环境都具有形成铁膜的能力,根表铁膜是植物适应水生环境的重要机制。本文叙述了水稻根表铁膜的形成条件、化学组成与空间分布,分析了根表铁膜形成的生理与分子机理。探讨了根系氧化酶、氧化性物质、根系泌氧能力、根际氧化性微生物活性及相关基因在铁膜形成过程中的作用; 在此基础上,进一步分析了水稻根表铁膜的营养效应和阻止重金属离子对根系的毒害效应。最后就根表铁膜的研究方法与调节机制进行了展望。

关键词: 水稻; 铁膜; 形成机制; 生态环境效应
中图分类号: S511.01; Q945　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1008-505X(2010)06-1527-08

Mechanisms of iron plaque formation on root surface of rice plants and their ecological and environmental effects: A review

FU You-qiang[1], YU Zhi-wei[1], CAI Kun-zheng[2], SHEN Hong[1]*
(*1 College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China*;
2 College of Agronomy, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract: Many aquatic plants can form iron plaque on their root surface and rhizosphere. Formation of iron plaque on root surface is an important mechanism for aquatic plants to adapt aquatic environmental stress. In this study, the conditions for iron plaque formation, their chemical components and spatial distribution are reviewed, and the molecular and physiological mechanisms of formation of iron plaque are elucidated. The roles of oxidase, oxidative substances, oxygen-excreted capacity of rice roots, oxidative microbes in the rhizosphere and process-related gene regulation in the formation of iron plaque on the surface of rice roots are discussed. Based on the above, the ecological and environmental effects of iron plaque including enhancement of nutrient uptake and avoiding heavy metal toxicity are analysed. Finally, analytical method for iron plaque measurement and their regulatory mechanisms are prospected for future study.

Key words: rice plants; iron plaque; formation mechanism; ecological and environmental effects

根表铁膜是水生植物适应环境胁迫的重要机制。许多水生植物都能形成铁膜,如苔草(*Carex tristachya* L.)、香蒲(*Typha latifolia* L.)、芦苇(*Phragmites australis* L.)、菹草(*Potamogeton crispus* L.)等[1-6]。这些植物为适应淹水环境,其地上部和根系的形态结构、生理特性均发生特殊的变化,其中最重要的是通气组织的大量形成。通气组织将大气中氧气通过叶片输送到根系,再由根系将这部分氧气和其它氧化性物质释放到根际环境,从而使淹水土壤中大量存在的还原性物质(如 Fe^{2+}、Mn^{2+}、有机质等)氧化[如 $4Fe^{2+} + O_2 + 10H_2O = 4Fe(OH)_3 + 8H^+$],导致铁锰氧化物在根表沉积,形成铁膜[5]。水稻根表铁膜主要由铁氧化物胶膜形成,该胶膜是一种两性胶体,能够通过吸附和共沉淀等作用影响多种元素在土壤中的化学行为和生物有效性,从而减少根系对毒害离子的吸收,维持正常生长[7-8]。

收稿日期: 2010-03-29　　**接受日期**: 2010-06-23
基金项目: 国家自然科学基金项目(30771294, 31071847); 农业部生态农业重点实验室开放项目;广东省高等学校高层次人才项目资助。
作者简介: 傅友强(1984—),男, 湖南新化人, 硕士研究生,主要从事水稻根际营养与环境胁迫方面的工作。E-mail: fyq040430@163.com
* 通讯作者 Tel: 020-85281822, E-mail: hshen@scau.edu.cn

因此,水生植物被广泛应用于处理自然和人工湿地中的矿藏污染、污水等[9-12]。这些植物既能快速指示受污染的环境,又可通过植物修复作用吸收污染物,净化环境[13-14]。水稻是中国乃至亚洲的主要粮食作物之一,在农业生产中占有非常重要的地位。由于工业污染、污水灌溉、化肥和杀虫剂施用等导致环境重金属和有机污染物日趋严重[15]。上世纪60年代,日本发生痛痛病,便是由于食用被Cd污染土壤生产的"镉米"所致[16]。因此,研究水稻根表铁膜对养分的吸收、富集和对重金属污染的控制已成为目前急需解决的问题,这对减少环境中有害物质进入食物链,保障食品安全,促进农业可持续发展具有非常重要的现实意义[15,17]。基于此,本文对水稻根表铁膜形成的诱导机制及铁膜的生态环境效应进行综述,并探讨了今后的研究方向。

1 根表铁膜形成机制

1.1 根表铁膜的化学组成与空间分布

大量研究表明,水稻根表铁膜由结晶态和无定型态铁氧化物或氢氧化物等组成,如磁赤铁矿(Maghemite, r-Fe_2O_3)、纤铁矿(Lepidocrocite, r-FeOOH)、赤铁矿(Hematite, a-Fe_2O_3)和针铁矿(Goethite, a-FeOOH)等[3,18-20]。此外,还含有大量金属离子,如:砷、汞、镍、铬、铝、镉、铅、锌等[21-23],这些金属与铁氧化物或氢氧化物共沉淀,共同构成铁膜的组成部分[24]。陈学萍等[25]采用扩展X-射线吸收光谱(EXAFS)对水稻根表铁膜进行研究发现,铁膜主要由水铁矿(Ferrihydrite)组成,并含有少量针铁矿和赤铁矿等晶体。通过X射线吸收边缘光谱(XANES)和EXAFS技术分析发现,铁膜中水铁矿占81%~100%,针铁矿占19%[26]。对其它植物的研究也有类似的发现,如:St-Cyr[1]和Batty等[19]研究发现,草芦(*Phalaris arundinacea* L.)根表铁膜主要由63%水铁矿、32%针铁矿和5%的菱铁矿(Siderite)组成。Hansel等[27]发现香蒲根表铁膜是由49%水铁矿、18%针铁矿和5%的菱铁矿组成的。水稻根表铁膜具有横向和纵向的不确定性分布,易受地上部高度、根系大小、根内孔隙、表皮结构等影响[28,29]。营养液栽培条件下,水稻根系也能形成铁膜,且不同根系类型、不同根系部位铁膜数量存在显著差异[30],这可能与人工诱导的根系氧化力,以及氧气在根表分布不同有关。一般情况下,水稻根表铁膜的纵向分布是从根尖1 cm以上的根段才开始形成;老根铁膜数量较多,新生根因通气组织未完全形成,铁膜数量较少。同一水稻根系,根尖铁膜数量很少或没有,而根毛区、根系基部是铁膜形成较多的部位[31]。Wang和Peverly[2]认为,水生植物根尖分泌的质子和Fe^{2+}氧化释放的质子降低了根尖pH值,溶解铁氧化物和氢氧化物,使得根尖铁膜很少或没有;而根系其它部位质子产生量少,根系周围CO_2和Fe^{2+}、Fe^{3+}反应,形成$FeCO_3$和$Fe(OH)_3$,在根系基部或距根尖较远的部位形成铁膜。另有认为,从水稻地上部下运的氧气主要目的是供根系正常的呼吸作用,根系基部细胞老化不需要太多的氧气,所以氧气分泌至根外多,使迁移至根表的Fe^{2+}氧化而沉积在根系表面;根尖属顶端分生组织,生命力旺盛,相对根基部其代谢活动需氧量大,运至根尖部位的氧大部分被消耗,只有很少一部分分泌至根外,所以根尖不形成铁膜或者铁氧化物的沉积量少。这些观点虽能有效地解释根尖没有铁膜,但对新生根基部没有铁膜,以及铁膜在根表不均匀分布却不能作有效解释。在水培条件下,芦苇根表铁膜并不渗入到细胞或组织内部,而主要是不均匀地沉积在细胞外[3,19]。Green和Etherington[32]研究发现,铁的沉积能延伸到水稻根系皮层,沿软组织轮廓即通气组织横隔膜分布,但未穿过内皮层;而田间水剑叶(*Acorus gramineus* L.)植物根系表面的铁膜沉积在根的内皮层、皮层和根毛基部。采集酸性泥炭土壤上生长的球根状灯心草(*Juncus effuses* L.)植物,发现根表铁膜多分布在周皮、外皮层和内皮层,而在皮层和薄壁组织铁膜分布较少[33-34]。

1.2 铁膜形成的生理机理

已有研究发现,植物根系氧化作用和根际Fe^{2+}浓度是其根表铁膜形成的两个重要条件;而且水稻根系存在氧化物酶系,能把Fe^{2+}氧化成Fe^{3+}[35]。近年研究发现,水稻根系氧化力主要由根系氧化酶、根系分泌氧化性物质、氧气和根际氧化性微生物等组成[36-41]。其中,根系氧化酶包括过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、谷胱甘肽过氧化物酶等[42-43]。根系分泌的氧化性物质有过氧化氢、乙醛酸、草酸、甲酸等,这些物质在酶作用下分解,除产生二氧化碳外,还可形成过氧化氢,进而释放氧气[44]。此外,附着在水稻根表的铁氧化细菌和甲烷氧化细菌对根表铁膜的形成也有积极作用[36,40]。目前,并不清楚这些物质如何调节铁膜的形成。Ando等[44]研究了生长3周的水稻幼苗,发现根系释放的氧气是其呼吸作用需要量的9倍,表明根系分泌的氧气可能是铁膜形成的主要机理。然而在沼湿草(*Mo-*

linia cerulean L.）和睡菜（*Mneyanthes trifoliata* L.）上，根系释放的氧气只占根际氧化作用的1/9，其余的氧化作用归功于根系分泌的氧化性物质。这些研究表明不同植物种类，其根系氧化机制存在差异，这些差异是否导致铁膜数量差异并不清楚。蔡妙珍等[45]以铁毒耐性不同的两个基因型水稻（Azucena，IR64）为研究材料，发现这两个品种在根系氧化力上差异不是很大，而根表铁膜的数量差异非常之大。认为氧化力不是导致根表铁膜数量差异的主要原因，根系表面积不同是导致铁膜数量差异的主要原因。因此，根系氧化力是否是根表铁膜形成的主要因素还有待进一步的研究。张西科等[46]发现不同基因型水稻根表形成铁膜的数量差异很大，5 个根系氧化能力不同的水稻品种中，根表形成铁膜数量越多的品种对磷、锌吸收能力越多。刘敏超[47]等发现，14 个水稻品种间根表铁膜的数量相差 2.6 倍，且生物量最大的阶段是形成铁膜数量最多的阶段。在水稻生长后期，根系供应氧能力下降，形成铁氧化物被还原，或根系老化分解导致铁膜退化[48]。Wang 和 Perverly[2] 利用 EDTA（Ethylene Diamine Tetraacetic Acid）和 BPDS（Bathophenanthroline Disulfonate）提取芦苇根表铁膜发现，芦苇根系各根段 Fe^{2+} 占总 Fe 的比例在 34%～70% 之间，且根尖或根中部的氧化力明显大于根基部，说明这与不同根段氧气或氧化性物质释放量有关。

最近研究发现，营养状况（如磷、硫、硅营养）显著影响水稻根表铁膜的形成[15,49]。我们的研究也表明，当营养液中缺磷时，水稻根系铁膜数量明显高于供磷时的铁膜数量（图 1A、B），且铁膜数量随营养液中磷浓度的增加而下降[26,50]；加硅处理明显降低水稻根表铁膜数量（图 1C）。通过显微镜放大 100 倍观察发现，水稻根表铁膜能够渗入到根系表皮细胞内部，呈现不均匀分布。缺磷条件下，在表皮与皮层细胞之间积累较多的铁膜，但未穿过皮层细胞（图 1B′），加硅处理明显降低铁膜在水稻根系表皮细胞的分布（图 1C′）。有趣的是，在根毛表面也有较多的铁膜。Hu 等[51]研究发现，增施硫肥显著增强水稻根际铁膜的形成，加硫处理的铁膜数量比对照高出 19.8%～48.7%。刘文菊等[39]发现，磷饥饿能显著诱导水稻根表铁膜的形成，他们对生长 1 周的水稻幼苗进行 3 周的缺磷处理，其根系铁膜形成量比正常供磷处理高出 57.5%～84.5%，这进一步说明磷饥饿在铁膜形成过程中的作用。

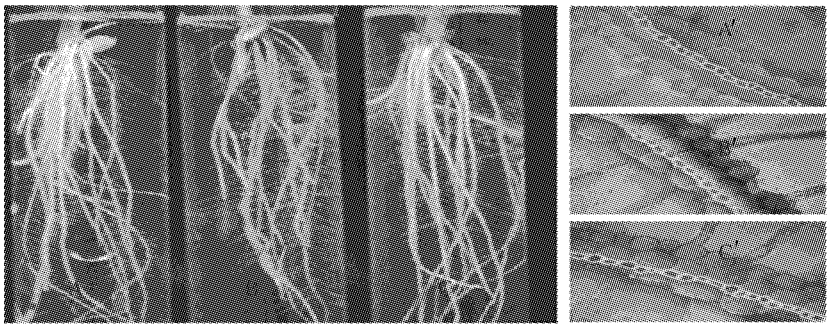

图 1　水稻根表铁膜的形成

Fig. 1　Formetion of iron plaque on root surface of rice seedling

［注（Note）：A－A′—正常供磷下的根表，无铁膜形成 No iron plaque on root surfaceunder phosphate supply；
B－B′—缺磷下的根表，大量铁膜形成 Large iron plaque on root surfaceunder phosphate deficiency；
C－C′—缺磷加硅处理的根表，铁膜形成较少 Few iron plaque on root surface under phosphate deficiency with silicate supply.］

1.3　铁膜形成存在的可能分子机理

缺磷增强水稻根系氧化力的生理反应已成事实，可以推测，缺磷诱导的、与根系氧化力密切相关的基因可能参与了铁膜形成的调节作用。研究发现，在水稻上，缺磷可增加水稻根系铁吸收运输基因和氧化酶基因如 Fe^{2+} 转运子基因（*OsIRT*1）、脂氧化酶基因（*Lipoxygenase* 2）、ACC 氧化酶基因（1-*Aminocyclopropane*-1-*carboxylate oxidase*）、酸氧化酶基因（*acid α-oxidase*）、贝壳酸氧化酶基因（*ent-kaureneoxidase*）的转录表达[52-53]，这些基因是否参与铁膜形成并不清楚。在菜豆上，Hernandez 等[54]发现，缺磷上调菜豆根系胁迫防预或次生代谢反应的基因如亚铁氧化酶基因（2*OG-Fe*（*II*）*oxygenase*）、过氧化物酶前体基因（*peroxidase precursor*）、几丁质乙醇脱氢酶基因［*Cinnamyl alcohol dehydrogenase*（*O*65152）］、ACC 氧化酶基因（*ACC oxidase*）、公认的氧化还原酶

基因(*putative oxidoreductase*)及细胞色素氧化酶基因(*Cyto P*4500 *monooxygenase*)[55-57]。由于这些基因大多参与缺磷诱导的氧化还原反应过程,可以推测,这些基因的表达可能影响根系的氧化作用。Cheng 等[58]和 Ishimaru 等[59]研究表明,除机制Ⅱ外,水稻根系具有类似机制Ⅰ的方式吸收二价铁离子。借助图位克隆的方法,Cheng 等[58]发现烟酰胺转氨酶基因(*NAAT*1)缺失,导致不能合成脱氧麦根酸和吸收三价铁离子。芯片结果看出,缺失 *NAAT*1 基因导致水稻根系铁转录调控因子和重金属转运子中 12 个基因(如 *OsIRO*2、*OsIRbHLH*1、*OsIRNLPl*、*OsNACl*、*OsIRT*1,2、*OsZIPL*1、*OsYSLl* 等)上调表达。烟酰胺合成酶基因在单子叶禾本科的缺铁胁迫应答反应中起关键作用,它的催化产物烟酰胺(NA)是铁及其他二价金属离子在体内吸收和转运的重要载体,且能与 Fe^{2+} 结合形成 Fe^{2+}-NA 复合物,这些基因可能与根系氧化力增强有关。Lee 等[60]将一个水稻烟酰胺合酶基因(*NAS*)转入突变体材料,显著提高了转基因水稻根系超氧化物歧化酶(SOD)活性,表明烟酰胺合酶基因对水稻根系氧化作用具有调节作用;但该基因是否参与低磷诱导水稻根系氧化力增强的调节过程还值得进一步研究。Cheng 等[58]对缺磷和供磷水稻幼苗进行正常铁处理 10 d 后发现,缺磷处理的水稻全铁和可溶性铁是供磷处理的 180% 和 140%。进一步研究看出,缺磷激活了根系 *OsNRAMP*1、*OsIRT*1、*ABC transporter* 基因等,这些基因的上调表达增加了水稻铁吸收,但并不清楚它们在水稻根表铁膜形成过程的作用。Inoue 等[61]检验了 18 个水稻 *OsYSLs* 基因在表皮、外皮层、皮层及中柱的表达,发现 *OsYSL*15 基因定位于细胞膜上,缺铁诱导该基因在表皮、外皮层及韧皮部细胞表达;而供铁时,该基因仅在韧皮部表达,说明该基因可能参与根表铁膜的形成过程。

2 根表铁膜的生态环境效应

植物根表铁膜对土壤阴、阳离子的吸附作用,在很大程度上取决于铁膜的厚度及外界环境条件。一方面,根表铁膜是根系的营养库,当植物需要养分时,能够活化铁膜中的养分元素供植物吸收利用;另一方面,根表铁膜是重金属的障碍层,形成的铁膜可以吸附、氧化-还原、固定土壤溶液中大量存在的金属毒害离子,减轻对植物的毒害作用[2,62]。

2.1 根表铁膜的营养效应

有研究认为,水稻根表铁膜能够在近根区域富集大量铁、磷、锌、镁、锰等必需的营养元素,当介质中养分缺乏时能够被植物活化吸收利用[5,63]。研究发现,形成铁膜的水稻植株体内镁、锌、磷、硫浓度要比无铁膜覆盖的高[64-65]。Chen 等[20]认为根表铁膜中的铁和土壤溶液中的铁之间存在着周而复始的循环,铁膜中的铁并不是一经沉积就被固定,铁膜不会阻碍根系对养分离子的吸收,相反在一定条件下根系铁膜促进了植物对铁、磷等养分的吸收[66]。蔡妙珍等[45]研究看出,根表覆有铁膜的水稻在含磷营养液中培养 24 h 后,其根表铁膜对磷的富集量是无铁膜水稻的 2 ~ 4 倍;同时还看出,水稻品种 IR64 根表铁膜数量大于 Azucena,IR64 根表铁膜对磷的富集作用明显高于覆铁膜的 Azucena。表明铁膜数量越多,对磷富集作用越强,即使淹水降低土壤磷有效性的条件下,水稻仍能吸收根表铁膜富集的磷,也能维持正常生长。Zhang 等[65]发现,当铁膜厚度在 0.2 ~ 24.5g/kg 之间时,随着铁膜数量增加,磷吸收量呈增加趋势,当膜厚度增加到 28.3 g/kg 时,植物体内磷含量不增加反而减少。对锌营养作用也有类似的报道[63,67-68]。原因在于铁氧化物胶膜有较多负电荷基团,使铁膜成为锌的富集库,从而增加了水稻对锌的吸收。但是,根表铁膜较多时,由于吸附在铁膜中的锌要经过解吸和跨越铁膜等复杂过程才能到达根表,故水稻对锌的吸收反而受到阻碍,不利于锌的吸收。因此,植物根表铁膜在一定程度上是植物的营养库,植物对营养元素的吸收与否取决于根表铁膜的厚度、养分元素的浓度等。

2.2 根表铁膜的保护效应

何春娥等[69]认为,铁膜保护植物免受或减少重金属毒害主要有外在抗性机制和内在耐受机制。外在抗性机制是指铁膜能吸附有毒元素或与之共沉淀,将重金属滞留在根系表面;内在耐受机制是指铁膜能够促使大量的铁进入植株体内,与重金属竞争代谢敏感位点,当重金属被吸收进入组织内部后,可通过内皮层和韧皮部的沉积作用,使重金属主要累积在不敏感部位,从而增加耐性[23,70]。田间观察发现,根表形成铁膜的水生植物能在重金属污染的土壤或强酸性的矿区土壤中生存[33,71]。这引起了许多生态和环境学家的重视,希望应用植物根表铁膜进行土壤植物修复,解决生态环境问题[72]。

Zhou 等[73]研究看出,水稻根表铁膜数量与其吸附铯的数量呈显著正相关,而水稻根内部和地上部铯含量却随铁膜数量的增加而下降,说明铁膜阻止了水稻对铯的吸收和向地上部运输[74]。也有报

道认为,根表覆有铁膜的植物能明显缓解铜的毒害作用,这可能是铁膜吸附铜,使铜在根皮层被铁钝化[75]。目前研究最多的是根表铁膜对重金属砷毒害的影响。Hossain 等[76]对水稻根表铁膜进行研究,发现砷在铁膜中的含量超过了根际土壤,说明铁膜具有明显聚集砷的能力,能降低湿地土壤中砷的移动性[77]。水稻根表铁膜可以累积大约 75%～89%砷,阻止该元素进入水稻根内[78]。更重要的是,铁膜对以阴离子形式存在的砷酸根和亚砷酸根具有较强地亲和力,可通过氧化-还原作用改变介质中砷的存在形态,将毒性很强的三价砷转化为毒性较弱的五价砷。降低砷对根系的毒害作用[16]。Batty 等[3]研究看出,铝与磷酸盐共沉淀于水生植物根面,形成铁膜的类似物。根表铁膜能减少水稻根系对铝的吸收和向地上部运输,且根尖铝的含量也显著低于无铁膜的含量[79]。这可能是铁膜降低铝诱导根系分泌的大量柠檬酸,阻止铝的毒害使之沉积于根表,同时二价铁能优先饱和根尖铝的结合位点,减少铝对根尖的毒害。

3　研究方法与展望

DCB 浸提法(Dithionite-Citrate-Bicarbonate)是传统测定植物根表铁膜厚度或数量的分析方法。由于 DCB 浸提法中加入了强还原剂连二亚硫酸钠,铁膜中的硫元素和多价态离子(如 Fe^{2+}、Fe^{3+}、As^{3+}、As^{5+}等)的含量不能测定[80-81]。因此,传统的测定方法已经不能满足复杂根表铁膜的研究要求。近年来,许多物理化学分析技术在矿物、植物样品上得到迅速的应用与发展。如三维透射电子显微技术(TEM)、X-射线吸收光谱分析(XAS)技术、X-射线吸收良好结构分析技术(XAFS)、X-射线微探针(EPXM)、X-射线荧光影像技术(XRF)和 XANES 分析技术等[23,82-83]。应用多领域多学科的先进技术全面探讨根表铁膜形成的机理及生态环境效应是今后研究的重要方向。如结合 DCB 方法和电子探针研究根表铁膜形态、数量;利用离子选择电极测定根系氧气释放的动态变化;利用色谱-质谱用仪测定根系和根分泌物中氧化性物质(如:甲酸、乙酸、丙醛酸、过氧化氢、谷胱甘肽、有机过氧化物、超氧阴离子等)的种类和数量,并对特异氧化性物质进行鉴定;利用组织化学原位染色测定根系氧化酶(如:超氧化物歧化酶、过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物等)活性变化。

总之,水稻根表形成铁膜适应淹水环境已经是客观事实,研究水稻根表铁膜的作用机理及其形成的调控机制对营养元素和重金属元素的吸收有重要的经济及生态学意义。但是,由于铁膜化学组成、空间分布及其生理和分子机理的不同而对元素吸收和积累的生态环境效应存在差异。今后应重点在分子生物学水平上研究铁膜的形成及作用机制,进一步明确铁膜存在的必要性,通过对根表铁膜进行合理调节,为选育对污染物低吸收、低积累的可食植物品种及提高食品质量,保证食品安全提供理论依据,为解决湿地系统中的重金属污染提供合理的防治和修复措施。

参 考 文 献:

[1] St-Cyr L, Fortin D, Campbell P. Microscopic observations of the iron plaque of a submerged aquatic plant (*Vallisneria americana Michx*)[J]. Aquat. Bot., 1993, 46(2): 155-167.

[2] Wang T G, Peverly J. Iron oxidation states on root surfaces of a wetland plant (*Phragmites australis*)[J]. Soil Sci. Soc. Am. J., 1999, 63(1): 247-252.

[3] Batty L, Baker A, Wheeler B. Aluminium and phosphate uptake by *Phragmites australis*: the role of Fe, Mn and Al root plaques [J]. Ann. Bot., 2002, 89(4): 443-449.

[4] Hupfer M, Dollan A. Immobilisation of phosphorus by iron-coated roots of submerged macrophytes[J]. Hydrobiology, 2003, 506-509(1): 635-640.

[5] Jiang F Y, Chen X, Luo A C. Iron plaque formation on wetland plants and its influence on phosphorus, calcium and metal uptake [J]. Aquat. Ecol., 2009, 43(4): 879-890.

[6] Xu D F, Xu J M, He Y, Huang P M. Effect of iron plaque formation on phosphorus accumulation and availability in the rhizosphere of wetland plants[J]. Water Air Soil Poll., 2009, 200(1-4): 79-87.

[7] Dong D M, Nelson Y, Lion L *et al*. Adsorption of Pb and Cd onto metal oxides and organic material in natural surface coatings as determined by selective extractions: new evidence for the importance of Mn and Fe oxides[J]. Water Res., 2000, 34(2): 427-436.

[8] Machado W, Gueiros B, Lisboa-Filho S *et al*. Trace metals in mangrove seedlings: role of iron plaque formation[J]. Wetlands Ecol. Manag., 2005, 13(2): 199-206.

[9] Markert B. Sample preparation (cleaning, drying, homogenization) for trace element analysis in plant matrices[J]. Sci. Tot. Environ., 1995, 176(1-3): 45-61.

[10] Whitton B, Kelly M. Use of algae and other plants for monitoring rivers[J]. Aust. J. Ecol., 1995, 20(1): 45-56.

[11] Zhong S Q, Wu Y P, Xu J M. Phosphorus utilization and microbial community in response to lead/iron addition to a waterlogged soil[J]. J. Environ. Sci., 2009, 21(10): 1415-1423.

[12] Brammer H, Ravenscroft P. Arsenic in groundwater: A threat to sustainable agriculture in South and South-east Asia[J]. Environ. Inter., 2009, 35(3): 647-654.

[13] Ellis J, Shutes R, Recitt D *et al*. Use of macrophytes for pollution treatment in urban wetlands[J]. Resour. Conser. Recycl., 1994, 11(1-4): 1-12.

[14] Haque N, Peralta-Videa J, Duarte-Gardea M *et al*. Differential effect of metals/metalloids on the growth and element uptake of mesquite plants obtained from plants grown at a copper mine tailing and commercial seeds[J]. Bioresour. Tech., 2009, 100(24): 6177-6182.

[15] 胡正义,夏旭,吴丛杨慧,樊建凌. 硫在稻根微域中化学行为及其对水稻吸收重金属的影响机理[J]. 土壤,2009,41(1): 27-31.
Hu Z Y, Xia X, Wu C Y H, Fan J L. Chemical behaviors of sulfur in the rhizosphere of rice and its impacts on heavy metals uptake in rice[J]. Soils, 2009, 41(1): 27-31.

[16] 段桂兰,王利红,陈玉,等. 水稻砷污染健康风险与砷代谢机制的研究[J]. 农业环境科学学报,2007,26(2): 430-435.
Duan G L, Wang L H, Chen Y *et al*. Health risk from consumption of rice with elevated arsenic and studies of arsenic metabolism in rice plants[J]. J. Agro-Environ. Sci., 2007, 26(2): 430-435.

[17] 徐加宽,杨连新,王余龙,王志强. 水稻对重金属元素的吸收与分配机理的研究进展[J]. 植物学通报,2005,22(5): 614-622.
Xu J K, Yang L X, Wang Y L, Wang Z Q. Advances in the study uptake and accumulation of heavy metal in rice (*Oryza sativa*) and its mechanisms[J]. Chin. Bull. Bot., 2005, 22(5): 614-622.

[18] Bacha P, Hua S, Markovitz A. Agal region mutant that requires camp for growth on galactose in an adenyl cyclase negative (*cya-delta*) background[J]. Mol. Gener. Gen., 1977, 150(2): 119-125.

[19] Batty L, Baker A, Wheeler B *et al*. The effect of pH and plaque on the uptake of Cu and Mn in *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel[J]. Ann. Bot., 2000, 86(3): 647-653.

[20] Chen C C, Dixon J, Turner F. Iron plaque on rice roots: Mineralogy and quantity influencing factors[J]. Soil Sci. Soc. Am J., 1980, 44: 635-639.

[21] Otte M, Kearns C, Doyle M. Accumulation of arsenic and zinc in the rhizosphere of wetland plants[J]. Bull. Environ. Contam. Toxic., 1995, 55(1): 154-161.

[22] Ye Z H, Baker A, Wong M H, Willis A. Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by *Typha latifolia* [J]. New Phytol., 1997, 136(3): 469-480.

[23] Hansel C, Fendorf S, Sutton S *et al*. Characterization of Fe plaque and associated metals on the roots of mine-waste impacted aquatic plants[J]. Environ. Sci. Tech. 2001, 35(19): 3863-3868.

[24] Sheoran A, Sheoran V. Heavy metal removal mechanism of acid mine drainage in wetlands: A critical review[J]. Miner. Engin., 2006, 19(2): 105-116.

[25] 陈学萍,朱永官,洪米娜,等. 不同肥处理对水稻根表铁和砷形态的影响[J]. 环境化学,2008,27(2): 231-234.
Chen X P, Zhu Y G, Hong M N *et al*. Characteristics of Fe and As in the rice rhizosphere with different fertileizer amend-ments[J]. Environ. Chem., 2008, 27(2): 231-234.

[26] Liu W J, Zhu Y G, Hu Y *et al*. Arsenic sequestration in iron plaque, its accumulation and speciation in mature rice plants (*Oryza sativa L.*)[J]. Environ. Sci. Tech., 2006, 40: 5730-5736.

[27] Hansel C, La Force M, Fendorf S *et al*. Spatial and temporal association of As and Fe species on aquatic plant roots[J]. Environ. Sci. Tech., 2002, 36(9): 1988-1994.

[28] Sand-Jensen K, Pedersen O, Binzer T *et al*. Contrasting oxygen dynamics in the freshwater isoetid Lobelia dortmanna and the marine seagrass *Zostera marina* [J]. Ann. Bot., 2005, 96(4): 613-623.

[29] Borum J, Sand-Jensen K, Binzer T *et al*. Oxygen movement in seagrasses[C]. Seagrasses: Biol., Ecol. Conser., 2006. 255-270.

[30] 刘文菊,朱永官. 湿地植物根表的铁锰氧化物膜[J]. 生态学报,2005,25(2): 359-363.
Liu W J, Zhu Y G. Iron and Mn plaques on the surface of roots of wetland plants[J]. Acta Ecol. Sin., 2005, 25(2): 359-363.

[31] Liu H J, Zhang J L, Zhang F S. Role of iron plaque in Cd uptake by and translocation within rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in solution culture[J]. Environ. Exper. Bot., 2007, 59: 314-320.

[32] Green M, Etherington J. Oxidation of ferrous iron by rice (*Oryza sativa L.*) roots: A mechanism for water logging tolerance[J]. J. Exper. Bot., 1977, 28: 678-690.

[33] Chabbi A. Juncus bulbosus as a pioneer species in acidic lignite mining lakes: interactions, mechanism and survival strategies[J]. New Phytol., 1999, 144(1): 133-142.

[34] Küsel K, Chabbi A, Trinkwalter T. Microbial processes associated with roots of bulbous rush coated with iron plaques[J]. Microb. Ecol., 2003, 46(3): 302-311.

[35] Crowder A, Macfis S M. Seasonal deposition of ferric hydroxide plaque on roots of wetland plant[J]. Can. J. Bot.-Revue Can. De Bot., 1986, 64: 2120-2124.

[36] Emerson D, Weiss J, Megonigal J. Iron-oxidizing bacteria are associated with ferric hydroxide precipitates (Fe-plaque) on the roots of wetland plants[J]. Appl. Environ. Microbiol., 1999, 65(6): 2758-2761.

[37] Weiss J, Emerson D, Backer S *et al*. Enumeration of Fe(II)-oxidizing and Fe(III)-reducing bacteria in the root zone of wetland plants: Implications for a rhizosphere iron cycle[J]. Biogeochemistry, 2003, 64(1): 77-96.

[38] Neubauer S C, Toledo-Duran G E, Emerson D *et al*. Returning to their roots: Iron-oxidizing bacteria enhance short-term plaque formation in the wetland-plant rhizosphere[J]. Geomicrobiol. J., 2007, 24: 65-73.

[39] 刘文菊,胡莹,朱永官,等. 磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成机理初探[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14: 22-27.

Liu W J, Hu Y, Zhu Y G *et al*. The mechanisms of iron plaque formation on the surface of rice roots induced by phosphorus starvation[J]. J. Plant Nutr. Fert. Sci., 2008, 14: 22-27.

[40] King G, Garey M. Ferric iron reduction by bacteria associated with the roots of freshwater and marine macrophytes[J]. Appl. Environ. Microbiol., 1999, 65(10): 4393-4398.

[41] 赵锋,王丹英,徐春梅,等. 水稻氧营养的生理、生态机制及环境效应研究进展[J]. 中国水稻科学,2009,23(4): 335-341.
Zhao F, Wang D Y, Xu C M *et al*. Research in progress on physiological and ecological response of rice to oxygen nutrition and its environment effects[J]. Chin. J. Rice Sci., 2009, 23(4): 335-341.

[42] 刘侯俊,张俊伶,韩晓日,张福锁. 根表铁膜对元素吸收的效应及其影响因素[J]. 土壤,2009,41(3): 335-343.
Liu H J, Zhang J L, Han X R, Zhang F S. Influences of iron plaque on element uptake by plants and its affecting factors[J]. Soils, 2009, 41(3): 335-343.

[43] 邢承华,蔡妙珍,刘鹏,徐根娣. 植物根表铁锰氧化物胶膜的环境生态作用[J]. 生态环境,2006,15(6): 1380-1384.
Xing C H, Cai M Z, Liu P, Xu G D. The role of iron and manganese plaques on wetland plant roots in environment and ecology [J]. Ecol. Environ., 2006, 15(6): 1380-1384.

[44] Ando T, Yoshida S, Nishiyama I. Nature of oxidizing power of rice roots[J]. Plant Soil, 1983, 72(1): 57-71.

[45] 蔡妙珍,罗安程,章永松,等. 水稻根表铁膜对磷的富集作用及其与水稻磷吸收的关系[J]. 中国水稻科学,2003,17(2): 187-190.
Cai M Z, Luo A C, zhang Y S *et al*. Adsorption of phosphate by iron plaque on rice roots in relation to phosphate uptake by rice [J]. Chin. J. Rice Sci., 2003, 17(2): 187-190.

[46] 张西科,尹君,刘文菊,等. 根系氧化能力不同的水稻品种磷锌营养状况的研究[J]. 植物营养与肥料学报,2002, 8(4): 54-57.
Zhang X K, Yin J, Liu W J *et al*. The nutritional status of P and Zn on rice cultivars with different oxidizing power of roots[J]. J. Plant Nutr. Fert. Sci., 2002, 8(4): 54-57.

[47] 刘敏超,李花粉,夏立江,杨林书. 根表铁锰氧化物胶膜对不同品种水稻吸镉的影响[J]. 生态学报,2001,21(4): 598-602.
Liu M C, Li H F, Xia L J, Yang L S. Effect of Fe, Mn coating formed on roots on Cd uptake by rice varieties[J]. Acta Ecol. Sin., 2001, 21(4): 598-602.

[48] St-Cyr L, Crowder A. Factors affecting iron plaque on the roots of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel[J]. Plant Soil, 1989, 116(1): 85-93.

[49] Guo W, Zhu Y G, Liu W J *et al*. Is the effect of silicon on rice uptake of arsenate (AsV) related to internal silicon concentrations, iron plaque and phosphate nutrition? [J]. Environ. Poll., 2007, 148: 251-257.

[50] Geng C N, Zhu Y G, Liu W J, Smith S. Arsenate uptake and translocation in seedlings of two genotypes of rice is affected by external phosphate concentrations[J]. Aquat. Bot., 2005, 83(4): 321-331.

[51] Hu Z Y, Zhu Y G, Li M *et al*. Sulfur (S)-induced enhancement of iron plaque formation in the rhizosphere reduces arsenic accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. Environ-mental Poll., 2001, 47(2): 387-393.

[52] Wasaki J, Yonetani R, Kuroda S *et al*. Transcriptomic analysis of metabolic changes by phosphorus stress in rice plant roots[J]. Plant Cell Environ., 2003, 26(9): 1515-1523.

[53] Zheng L Q, Huang F L, Narsai R *et al*. Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings[J]. Plant Physiol., 2009, 151(1): 262-274.

[54] Hernandez G, Ramirez M, Valdes-Lopez O *et al*. Phosphorus stress in common bean: Root transcript and metabolic responses [J]. Plant Physiol., 2007, 144(2): 752-767.

[55] Grotz N, Guerinot M L. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants[J]. Biochim. Biophys. Acta, 2006, 1763: 595-608.

[56] Walker E L, Connolly E L. Time to pump iron: iron-deficiency-signaling mechanisms of higher plants[J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2008, 11(5): 530-535.

[57] Jeong J, Guerinot M L. Homing in on iron homeostasis in plants [J]. Trends Plant Sci., 2009, 14(5): 280-285.

[58] Cheng L J, Wang F, Shou H X *et al*. Mutation in nicotianamine aminotransferase stimulated the Fe (II) acquisition system and led to iron accumulation in rice[J]. Plant Physiol., 2007, 145(4): 1647-1657.

[59] Ishimaru Y, Suzuki M, Tsukamoto T *et al*. Rice plants take up iron as an Fe^{3+}-phytosiderophore and as Fe^{2+}[J]. Plant J., 2006, 45: 335-346.

[60] Lee S, Jeon U S, Lee S J *et al*. Iron fortification of rice seeds through activation of the nicotianamine synthase gene[J]. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 2009, 106(51): 22014-22019.

[61] Inoue H, Kobayashi T, Nozoye T *et al*. Rice *OsYSL*15 is an iron-regulated iron(III)-deoxymugineic acid transporter expressed in the roots and is essential for iron uptake in early growth of the seedlings[J]. J. Biol. Chem., 2009, 284(6): 3470-3479.

[62] Ye Z, Baker A, Wong M *et al*. Zinc, lead and cadmium accumulation and tolerance in *Typha latifolia* as affected by iron plaque on the root surface[J]. Aquat. Bot., 1998, 61(1): 55-67.

[63] Otte M, Rozema J, Haarsma M. Iron plaque on roots of *Aster tripolium* L.: Interaction with zinc uptake [J]. New Phytol., 1989, 111: 309-317.

[64] Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.). Zinc uptake by Fe-deficient rice[J]. Plant Soil, 1998, 202(1): 33-39.

[65] Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.): Phosphorus uptake[J]. Plant Soil, 1999, 209(2): 187-192.

[66] Lucassen E, Smolders A, Roelofs J. Increased groundwater levels cause iron toxicity in *Glyceria fluitans* (L.)[J]. Aquat.

Bot., 2000, 66(4): 321-327.

[67] Xu D F, Li Y X, Zhao X L *et al*. Relationship between zinc uptake and accumulation of wetland plant and iron plaque on the root surface[J]. Acta Bot. Bor.-Occid. Sin., 2009, 29(1): 116-121.

[68] 张西科,张福锁,毛达如. 根表铁氧化物胶膜对水稻吸收Zn的影响[J]. 应用生态学报,1996,7(3): 262-266.
Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of root iron plaque on zinc uptake by rice[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 1996, 7(3): 262-266.

[69] 何春娥, 刘学军, 张福锁. 植物根表铁膜的形成及其营养与生态环境效应[J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1069-1073.
He C E, Liu X J, Zhang F S. Formation of iron plaque on root surface and its effect on plant nutrition and ecological environment[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2004, 15(6): 1069-1073.

[70] Peverly J, Surface J, Wang T. Growth and trace metal absorption by *Phragmites australis* in wetlands constructed for landfill leachate treatment[J]. Ecol. Engin., 1995, 5: 21-35.

[71] Chabbi A, Hines M, Rumpel C. The role of organic carbon excretion by bulbous rush roots and its turnover and utilization by bacteria under iron plaques in extremely acid sediments[J]. Environ. Exp. Bot., 2001, 46(3): 237-245.

[72] Huang Y G, Hu Y, Liu Y X. Combined toxicity of copper and cadmium to six rice genotypes (*Oryza sativa* L.)[J]. J. Environ. Sci., 2009, 21(5): 647-653.

[73] Zhou X B, Shi W M, Zhang L H. Iron plaque outside roots affects selenite uptake by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture[J]. Plant Soil, 2007, 290: 17-28.

[74] Zhou X, Shi W M. Effect of root surface iron plaque on Se translocation and uptake by Fe-deficient rice[J]. Pedosphere, 2007, 17: 580-587.

[75] Greipsson S. Effect of iron plaque on roots of rice on growth of plants in excess zinc and accumulation of phosphorus in plants in excess copper or nickel[J]. Comm. Soil Sci. Plant Anal., 1994, 25(15-16): 2761-2769.

[76] Hossain M, Jahiruddin M, Loeppert R *et al*. The effects of iron plaque and phosphorus on yield and arsenic accumulation in rice[J]. Plant Soil, 2009, 317: 167-176.

[77] Ultra V, Nakayama A, Tanaka S *et al*. Potential for the alleviation of arsenic toxicity in paddy rice using amorphous iron-(hydr)oxide amendments[J]. Soil Sci. Plant Nutr., 2009, 55(1): 160-169.

[78] Liu W J, Zhu Y G, Smith F *et al*. Do phosphorus nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture? [J]. New Phytol., 2004, 162: 481-488.

[79] Chen R F, Shen R F, Gu P *et al*. Response of rice (*Oryza sativa*) with root surface iron plaque under aluminium stress[J]. Aquat. Bot., 2006, 98(2): 389-395.

[80] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A *et al*. Do iron plaque and genotypes affect arsenate uptake and translocation by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture[J]. J. Exper. Bot., 2004, 55(403): 1707-1713.

[81] 高明霞,胡正义,王国栋. 水稻根表胶膜的浸提及其元素测定方法[J]. 环境化学,2007,26(3): 331-334.
Gao M X, Hu Z Y, Wang G D. The extraction and elemental analysis of iron plaque from the surface of rice roots[J]. Environ. Chem., 2007, 26(3): 331-334.

[82] Yun W, Pratt S, Miller R *et al*. X-ray imaging and microspectroscopy of plants and fungi[J]. J. Synchr. Rad., 1998, 5(6): 1390-1395.

[83] Suzuki Y, Kelly S, Kemner K *et al*. Radionuclide contamination: Nanometre-size products of uranium bioreduction[J]. Nature, 2002, 419(6903): 134.