植物营养与肥料学报 2008,14(1):22-27
Plant Nutrition and Fertilizer Science

磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成机理初探

刘文菊[1,2],胡 莹[2],朱永官[2],高如泰[1],赵全利[1]
(1 河北农业大学资源与环境学院,河北保定 071000;2 中国科学院生态环境研究中心,北京 100085)

摘要:采用溶液培养的方法,初步探索了磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成的机理。磷饥饿 24 h 后水稻的根表出现了明显的红棕色物质的沉积,扫描电镜的能谱分析结果显示,红棕色物质是铁的氧化物。针对这一现象,首先研究了没有水稻生长的正常磷营养液和缺磷营养液的变化,结果表明二者之间全波长的扫描图谱没有出现差异。采用酸碱混合指示剂的琼脂染色方法,观察了水稻根系表面及根际 pH 值的变化情况,并分别测定了正常磷营养(P)和缺磷(P0)2 种条件下水稻的根系活力。结果看出,缺磷时水稻根系活力高于磷营养正常的处理,尤其是基因型 Jin23A,其 P 和 P0 处理间根系活力差异极显著。水稻根表三价铁的浓度高于二价铁,并且缺磷根系表面三价铁和二价铁浓度均明显高于供磷处理;缺磷处理水稻根质外体沉积的铁浓度也明显高于供磷处理。因此,初步确定磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成是生物学基础上的化学反应过程。

关键词:磷胁迫;铁膜;根系活力;水稻根表
中图分类号:Q945.78;S511.01　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2008)01-0022-06

The mechanisms of iron plaque formation on the surface of rice roots induced by phosphorus starvation

LIU Wen-ju[1,2], HU Ying[2], ZHU Yong-guan[2], GAO Ru-tai[1], ZHAO Quan-li[1]
(*1 College of Resources and Environmental Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China;*
2 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract: The possible mechanisms of iron plaque formation induced by phosphorus (P) starvation for rice seedlings were studied in solution culture or agar culture. Rice roots appeared reddish after 24 h in nutrient solution without P, which might indicate that iron plaque was induced on the surface of rice roots; however, they remained white in solution with P. The rice roots growing in medium with P and without P were explored with Scanning Electron Microscope in accord with EDAX (SEM/EDAX) to confirm Fe existence in reddish materials on the root surface of rice. The results showed that there was iron in the reddish materials accumulated on the surface of rice root with P starvation. Iron plaque formation induced by P starvation was an interesting phenomenon observed during the experiments. A series of experiments had been done to find the possible mechanisms of iron plaque induced on the roots without P application. The value of pH and Eh in rhizosphere might be two main factors to induce iron plaque formation on the rice root surface. Furthermore, the changes of pH on the surface of rice root in agar with P and without P were investigated using pH indicators. The pH was lower in P0 treatment than that in P treatment. However, the oxidation of α-NA of intact rice root of P starvation for three genotypes was significantly stronger than that of P treatment. It suggested that P starvation enhanced the oxidizing ability of rice root. The results also showed that Fe concentrations in apoplast of root without P application were significantly higher than those with P treatment, and Fe (Ⅲ) concentrations were much higher than Fe(Ⅱ) concentrations on the surface of rice root. Therefore, the formation of iron plaque on rice root induced by P starvation might be the results of bio-chemical reactions occurred on the rice root surface between rice root and iron in nutrient solution.

Key words: P starvation; iron plaque; the oxidizing ability of root; root surface of rice

收稿日期:2006-12-25　　**接受日期**:2007-09-09
基金项目:国家自然科学基金项目(20477055;40673060)资助。
作者简介:刘文菊(1971—),女,博士,教授,主要从事植物营养与环境科学方面的研究。Tel:0312-7528210,E-mail:wenjuliu71@hotmail.com

水稻作为一种湿地植被,生育期内大部分时间生长在淹水环境中。淹水易造成土壤还原条件增强,Eh 值降低,提高了土壤中铁、锰的活性,使其固定的磷素得以释放,增加了土壤溶液中磷的有效性[1]。然而,也有研究认为淹水使土壤中结晶态氧化铁含量明显减少,无定形氧化铁和土壤对磷的吸附量急剧增加,磷解吸下降;落干则使之发生相反的变化。因此,土壤中的无定形氧化铁含量与土壤对磷的吸附之间存在着密切的相关关系[2]。Hu 等[3]从另一个角度阐述了铁氧化物和磷之间的关系,即生长在土培条件下的水稻根系,当土壤溶液中磷浓度较低时其表面可以形成红棕色的铁氧化物。本研究小组的液培试验也表明,在磷饥饿胁迫下,水稻根表可以产生铁氧化物膜(铁膜)[4]。正常条件下及低磷胁迫下水稻根系表面沉积的铁氧化物作为根际的一部分势必影响着根系对养分以及污染物的吸收与分泌[5-6]。但是,缺磷诱导根系颜色变化或者产生铁膜的机理现在仍不清楚。因此,本研究旨在从不同的角度初步探索磷饥饿诱导水稻根表产生铁膜的机理。

1　材料与方法

1.1　植物培养

供试水稻(*Oryza sativa* L.)品种为 Jin23A、CDR22、90-68-2,由中科院亚热带农业生态研究所的李达模研究员提供。种子经 30% H_2O_2 消毒 15min 后,用去离子水洗净,播于湿润的珍珠岩中发芽。在珍珠岩中生长 21d 后,挑选生长一致的 4 叶水稻苗移栽到 1/3 强度的营养液中培养。营养液配方是在 Hewitt[7] 的基础上修改的,培养器皿采用 500 mL 的 PVC 管(直径 7.5 cm;高 14 cm;每盆 2 株水稻苗)。

缺磷(P0)营养液组成:NH_4NO_3 4.4、K_2SO_4 2、$CaCl_2$ 4、$MgSO_4$ 1.5、KNO_3 1.4 mmol/L;Fe(Ⅱ)-EDTA 50、H_3BO_4 10、$ZnSO_4$ 1.0、$CuSO_4$1.0、$MnSO_4$ 5.0、Na_2MoO_4 0.5、$CoSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.2 μmol/L。

供磷(P)正常营养液的组成:除用 KH_2PO_4 1.3 和 NH_4NO_3 5 mmol/L 代替了缺磷营养液中的 NH_4NO_3 4.4 和 KNO_3 1.4 mmol/L 外,其它的组分与缺磷营养液一致。

所有营养液每 1 周换 2 次。用 0.1 mol/L KOH 或者 HCl 将 pH 值调到 5.5。营养液中提供的铁为 Fe^{2+},以 Fe(Ⅱ)-EDTA 的形式提供,因为淹水的水稻土中铁的主要存在形态为 Fe^{2+}。

试验在可控光温的生长室中进行,28℃/14h 光照和 20℃/10h 黑暗,光照强度为 260 ~ 350 μmol/($m^2 \cdot s$),相对湿度为 60%~70%。

1.2　试验设计

1.2.1　磷胁迫诱导水稻根表铁膜的形成　将均匀一致的水稻苗在完全营养液中预培养 7d,然后把所有的植株分为两组,一组为正常供磷(P 表示),即植株继续在 1/3 强度的完全营养液中培养 10d;另一组进行缺磷处理(P0 表示),即在缺磷营养液中生长 10d。收获后的一部分水稻冲洗干净后,立即冷冻干燥,然而用扫描电镜做根表形貌观察和能谱分析。

1.2.2　磷饥饿诱导水稻根表铁膜的形成是否属于纯化学反应的验证　水稻生长在 P0 营养液中,其根表可以形成红棕色的铁氧化物沉积,推测铁氧化物的形成和水稻的存在有关。因此设计两个处理:一是在 P0 和含 P 营养液中不种植水稻,另一个是在 P0 和含 P 营养液中种植水稻,二者放置在相同的条件下,观察红棕色物质形成的情况。如果在不种植水稻的 P0 营养液中发现有红棕色物质的形成,这说明该物质的形成是和水稻没有关系的纯化学反应,反之亦然。从而验证磷饥饿诱导水稻根表铁膜的形成是否属于纯化学反应。

1.2.3　根际或根表 pH 值的显色观察　将 1.5 g 琼脂分别加热溶解在 150 mL 的供磷或缺磷营养液中,营养液的 pH 值均为 5.5,待琼脂溶液冷却至 40 ~ 50℃时,加入甲基红和溴甲酚绿混合酸碱指示剂,最终浓度为 0.006%(W/V)搅拌均匀,使琼脂呈绿色。加入指示剂的琼脂溶液继续冷却,此时间内,将不同磷处理的水稻幼苗(品种为 90-68-2)从营养液中取出,用去离子水冲洗根系并用吸水纸轻轻吸干根系上的水分后,将幼苗的根系仔细地铺展在培养皿中,固定好地上部。待调好 pH 值的指示剂—琼脂混合液缓缓冷却至适温时,将其缓慢注入铺有根系的培养皿中。随着温度的继续降低,琼脂溶液凝固为琼脂板。显色 12h 后观察根系的颜色,酒红色显色的快慢和程度表示根系分泌的酸性物质使根表的 pH 值降低的程度。

1.2.4　根系活力的测定　在水稻幼苗缺磷处理后 2、6、8 和 16h,取 P 和 P0 处理的水稻活体根系采用 α-萘胺氧化法测定短期缺磷胁迫条件下水稻根系活力随时间的变化规律[8]。

1.2.5　不同磷营养状况下水稻根表铁形态的分析　首先,用紫外—可见光分光光度计在 190~900 nm 波长范围内固体扫描水稻(品种为 90-68-2)根系(根表面),即不同磷处理条件下生长的根系。其次,

用 EDTA－BPDS(Ethylenediamine tetra-acetic acid disodium － bathophenanthroline disulfonate)混合络合剂的方法测定根表面 Fe(Ⅱ)和 Fe(Ⅲ)的分布情况。具体操作步骤如下：磷营养设 3 个处理，正常供磷(P)、移栽后供磷 7d 后开始缺磷(P0－1)、移栽后供磷 14d 开始缺磷处理(P0－2)。将需要测定的水稻材料从营养液中转移至去离子水中 6h，以减少根表残留的营养液成分对分析结果的干扰[9]。

Fe(Ⅱ)和 Fe(Ⅲ)的提取过程：选用 EDTA(1.0 mmol/L)－BPDS(0.3 mmol/L)混合络合剂[9-14]。用纸轻轻吸干水稻根系表面的水分后，放入玻璃比色管中，加入混合提取剂 10 mL，立即用铝铂纸密闭遮光，以防止形成的 Fe(Ⅲ)－EDTA 见光还原为 Fe(Ⅱ)而影响测定结果的准确性。于室温下在水平摇床上以 125 r/min 的速度浸提 5h，然后静置 15h[9]。

Fe(Ⅱ)的测定：浸提结束后，尽快把提取液洗入 25 mL 干净的玻璃刻度试管中，定容至刻度。30min 后，在 535nm 的波长条件下，用紫外可见分光光度计测定 Fe(Ⅱ)－BPDS 的吸光值，BPDS－Fe(Ⅱ)的消光系数为 22.14/(mmol·cm)[9-10]。

Fe(Ⅲ)的测定：吸取提取液 1 mL 于 10 mL 干净的玻璃比色管中，加入 30 mmol/L NaS_2O_4 2 mL，加入混合络合剂 2 mL，放置 1 h 后比色测定溶液中 Fe(Ⅱ)－BPDS 的吸光值。通过测定值与 Fe(Ⅱ)含量的差值计算 Fe(Ⅲ)的浓度[9]。

1.2.6 不同磷营养状况下，水稻根系质外体中铁的测定 将水稻(品种为 90－68－2)植株在去离子水中生长 6h 后再进行测定。将根冲洗后轻轻吸干表面水分后，放入 15 mL 离心管中，在 0.1 mmol/L $CaSO_4$ 溶液中浸泡 30min；取出根系后转至 10 mL 的玻璃比色管中，加入 1.5 mmol/L 2，2'二联吡啶和 1 mmol/L $CaSO_4$，通氮气 5min；之后再加入连二亚硫酸钠(NaS_2O_4)使其最后浓度为 7.5 mmol/L，继续通入氮气 5min。于波长 520 nm 处比色测定 Fe(Ⅱ)－联吡啶络合物的吸光值，该络合物的消光系数为 8.65/(mmol·cm)[15-16]。

1.2.3、1.2.5、1.2.6 中所用水稻品种为 90－68－2，其它设计方案中所用品种为 Jin23A、CDR22 和 90－68－2。

2 结果与分析

2.1 缺磷诱导水稻根表红棕色物质的形成

磷饥饿 24h 后，水稻根表出现了明显的红棕色膜的包被，而磷营养正常的水稻根系仍保持原来的白色(图 1)。

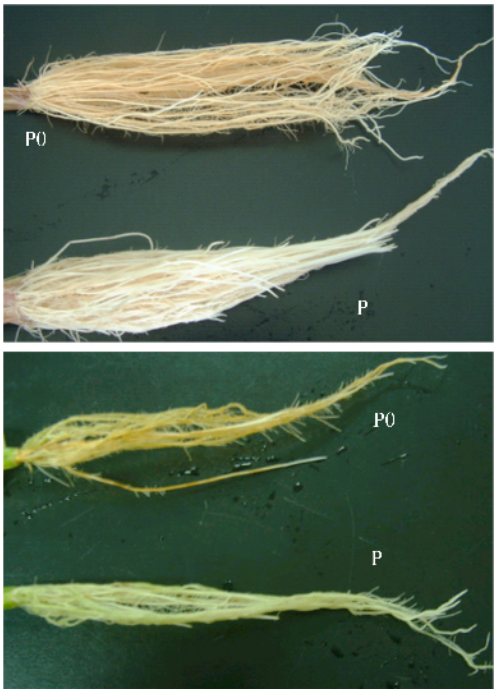

图 1 磷饥饿 24 小时后水稻根系的颜色变化

Fig.1 Rice roots appeared red after 24 h in nutrient solution without P (P0), but in the P treatment (P) they remained white

扫描电镜的能谱分析表明(图 2)，磷营养正常的水稻根系表面光滑，能谱并未检测到铁，而缺磷胁迫条件下，水稻根表诱导出大量的根毛并且能谱检测到了铁的存在。这说明磷饥饿诱导的，在水稻根表沉积而形成的红棕色膜为铁氧化物膜，简称铁膜。

2.2 无水稻生长的情况下，加磷和缺磷营养液的变化

按照常规化学反应理论，形成铁氧化物的主要控制条件是：氧化还原电位和 pH 值。本试验中营养液的 pH 值为 5.5，铁以 50 μmol/L Fe(Ⅱ)－EDTA 的形式加入。结果显示，在没有植物参与的条件下，同样的营养液和放置条件，3d 后(与有水稻种植时 3d 换一次营养液相对应)，液体全波长扫描图谱显示，P 和 P0 营养液的图谱没有差异；外观上两种营养液的颜色也没有差别，即在 P0 的营养液中没有出现三价铁氧化物的悬浮物或者沉淀。说明没有植物根系的作用，现有的纯化学条件(溶液中的溶解氧等)在 3d 时间内是不足以将 Fe(Ⅱ)氧化为高铁氧化物的。因此，缺磷诱导铁膜的形成应该是一个在生物学基础上进行的化学反应过程。

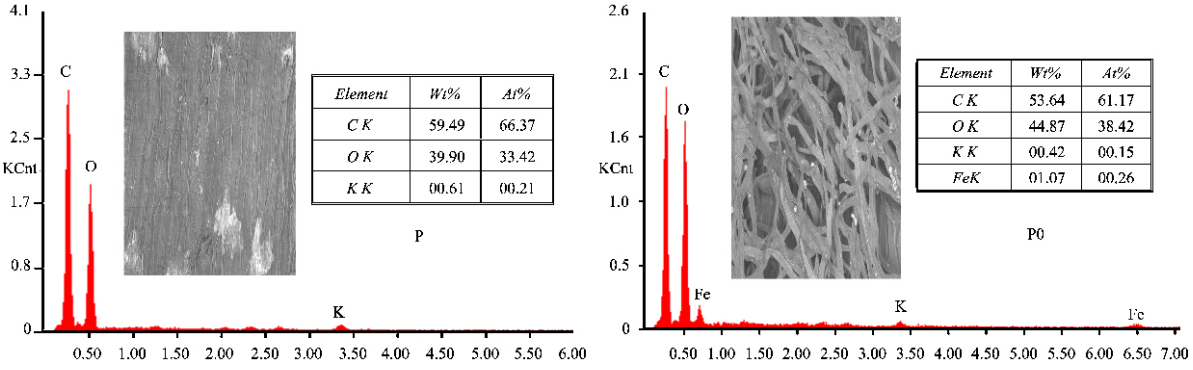

图 2　不同磷营养状况下,水稻根表面的电镜照片和相应的能谱分析图

Fig.2　The images and profiles of mineral elements on the surface of rice root growing in mediums with P (P) and without P (P0) using scanning electron microscope with EDAX

2.3　不同磷处理的水稻根表 pH 值的变化

采用酸碱指示剂琼脂染色的方法,观察了水稻根系对磷胁迫的颜色反应(图 3)。染色结果显示,缺磷水稻根系被染成酒红色的比例和程度要大于磷营养正常的根系(甲基红 – 溴甲酚绿酸碱混合指示剂的变色点为 5.1,pH > 5.1 呈绿色,pH < 5.1 呈酒红色),颜色反应还表明,2 种处理条件下新生的幼根基本呈原来的白色,而大部分的老根则被染为酒红色,并且缺磷处理根系表面被染成酒红色所需要的时间要比供磷处理短。

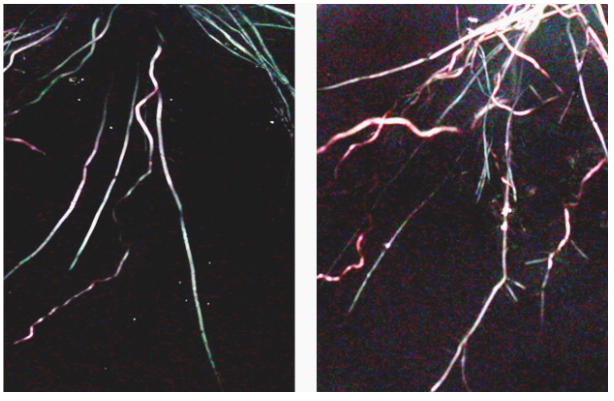

图 3　甲基红和溴甲酚绿的琼脂染色方法指示不同磷供应条件下水稻根系表面 pH 值的变化

Fig.3　The pH changes on the surfaces of rice roots growing in the agar mediums with P (P) and without P (P0) incorporated with pH indicators

2.4　不同磷营养状况下水稻根系活力的变化

利用活体根通过 α – 萘胺氧化法研究了不同时间段供磷不同的水稻根系活力(图 4)。随着根系在 α – 萘胺溶液中作用时间的延长,根系的活力呈增加的趋势。3 个水稻品种,在各个时间段,P0 处理的根系活力均高于 P 处理。但是品种间存在差异,Jin23A 在不同磷处理间根系活力差异达到了最大值,而其它两个品种 P 和 P0 处理间根系活力无明显差异。

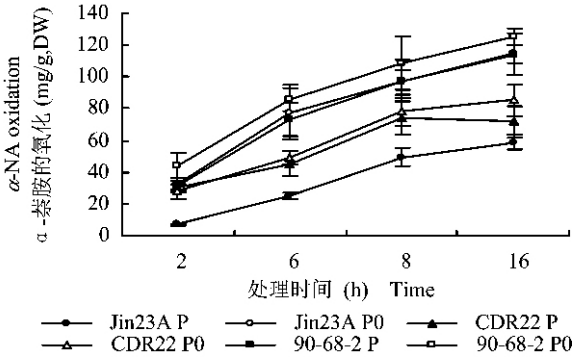

图 4　不同磷营养水稻根系活力的动态变化

Fig.4　The oxidation of α – NA of intact rice root with and without P

2.5　不同磷营养状况下水稻根表 Fe(Ⅱ)和 Fe(Ⅲ)的分布

分别取 3 个磷处理的水稻根系(干燥),对其表面进行固体全波长扫描,结果见图 5。

Fe(Ⅱ)和 Fe(Ⅲ)分别在 λmax = 720 nm 和 λmax = 450 nm 处有各自的专性吸收峰。二价铁的扫描结果看出,供磷处理的根系在 720nm 处几乎没有 Fe(Ⅱ)的反应信号,而缺磷两处理的根系在该处有一定的信号响应,二者之间差异不明显,但与三价铁在 450 nm 处的吸收值相比要低的多。图 5 还说明,3 个不同处理的根系对三价铁的响应要明显强于二价铁 在波长 450 nm 处,3 个处理根系的响应程度存在差异,强弱顺序为:P0-2 > P0-1 > P。说明缺磷处理

的水稻根表沉积了较多的三价铁的氧化物。但是，波长扫描的谱图只能定性分析水稻根表铁形态的存在情况。在此基础上，我们采用 EDTA – BPDS 混合络合剂的化学方法对根表铁的形态分布进行了定量分析。

图 6 表明，定量分析的结果进一步验证了定性波长扫描所显示的信息。总的趋势是：3 种磷处理条件下，根表 Fe(Ⅲ)的浓度要远远高于 Fe(Ⅱ)。其中，缺磷根系表面三价铁($P < 0.001$)和二价铁($P < 0.001$)的浓度均明显高于供磷处理。

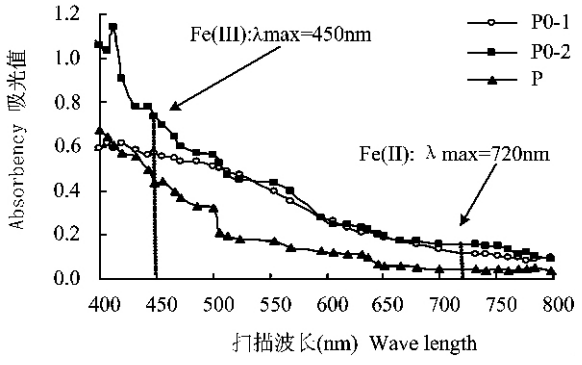

图 5 不同磷营养水稻根表不同形态铁的扫描图谱

Fig.5 Fe(Ⅱ) and Fe(Ⅲ) on the surface of rice root with and without P measured by UV spectrometer

(P :供磷处理 Supplying P；P0-1 :供磷一周后缺磷处理 P stress after P supplied one week；P0-2 :供磷 2 周后缺磷处理 P stress after P supplied two weeks。下同 The same below.)

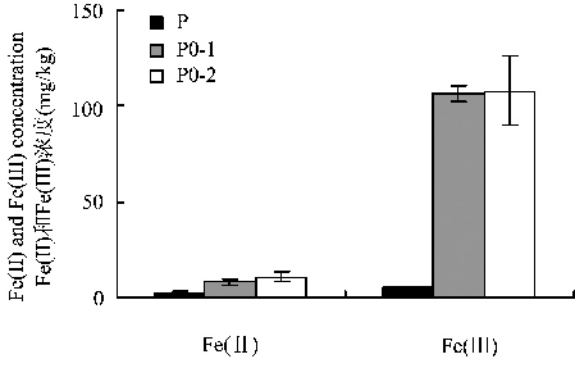

图 6 水稻根表 Fe(Ⅱ)和 Fe(Ⅲ)的分布

Fig.6 Fe(Ⅱ) and Fe(Ⅲ) concentrations accumulated on rice root surface

2.6 水稻根系质外体中铁的分析

缺磷处理根系质外体的铁浓度显著高于供磷处理(图 7)。缺磷程度越严重，质外体铁沉积的铁浓度就越高，P0-1 > P0-2。

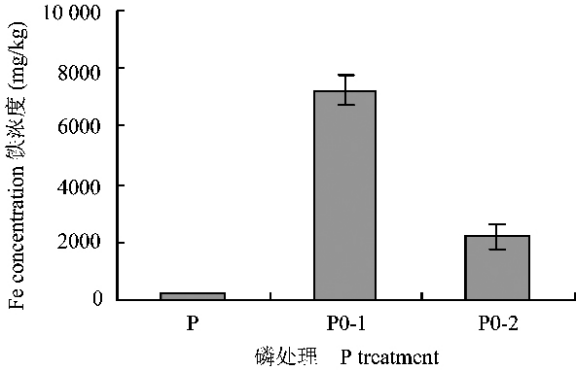

图 7 不同磷处理根系质外体铁的累积变化

Fig.7 Fe concentrations of in apoplast of rice root exposed to nutrient solutions with and without P

3 讨论

我们一系列的试验结果初步确定了磷饥饿诱导水稻根表铁膜的形成是根系生长诱导的化学反应过程。水稻根表或根际 pH 值的染色观察均显示铁膜的形成与 pH 值变化的关系不是很大，因为不论是营养液中还是根表，水稻生长一段时间后，pH 值都低于 5.5，在低于 5.5 的环境中，铁的氧化反应主要受氧化还原电位的控制。

众所周知，磷素跨膜是需要能量的，是和植物体内的生理代谢分不开的[17]。突然磷饥饿可以使水稻体内的磷外溢这一现象说明磷素的跨膜外运是受体内的信号调控的。调控磷素外运的信号系统是否也同样调控了根系释放氧化性物质的能力，需要进一步分析磷饥饿时根系的放氧能力(氧气和其它的氧化性物质，如过氧化氢和过氧化氢酶、过氧化物酶等)。根系活力是一个评价根系代谢状况(尤其是呼吸强度)的指标之一，它在一定程度上也可以反映根系释放氧化性物质的情况[18]。本试验结果表明，缺磷提高了根系活力，相应增加了根系释放氧化性物质的能力(图 6)。在此基础上，我们提出了一个假设：缺磷释放的氧化性物质在微酸的环境中可以把营养液中的 Fe(Ⅱ) – EDTA 氧化为三价铁而在根表沉积，新形成的铁氧化物可以作为催化剂，促进了下一轮氧化反应的进行，从而使二价铁向三价铁的转化处于一个良性循环的状态。二价铁和三价铁在根表分布的结果为这一假设提供了间接的证据。研究结果表明，缺磷处理的水稻根系表面沉积的三价铁浓度远远高于二价铁(图 6，图 7)。

然而，根表铁膜的形成也不能排除另外一种可能：供磷的营养液中，磷素可能和营养液中的铁及

其它离子(如铵根离子)结合形成配合物;如果形成的这种配合物的结合能力很强,营养液中存在的溶解氧也能将二价铁氧化为三价铁。而在缺磷的情况下,一是根系分泌的氧化性物质较多,二是营养液中没有磷素存在,缺少了形成稳定络合物的"桥梁",在这种环境中,二价铁较容易被氧化为三价铁而在根表沉积。但这只是另外一个假设,需要进一步研究确定。

总之,外界生长环境中缺磷可以诱导水稻根表形成铁膜这一现象是客观存在的,这一现象的出现并不是一个简单的原因可以解释的。初步确定磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成是根系活性诱导的化学反应过程。因此,本研究仅是对该现象形成机制的初步探索,希望在今后的研究中找到缺磷诱导水稻根表形成铁膜的直接证据。

参 考 文 献:

[1] 胡霭堂. 植物营养学(下册). 北京:北京农业大学出版社,1995.
Hu A T. Plant nutrition (First edition)[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1995.

[2] 苏玲,章永松,林咸永. 干湿交替过程中水稻土铁形态和磷吸附解吸的变化[J]. 植物营养与肥料学报,2001,7(4):410-415.
Su L, Zhang Y S, Lin X Y. Changes of iron oxides and phosphorus adsorption-desorption in paddy soils under alternating flooded and dried conditions[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2001, 7(4): 410-415.

[3] Hu Y, Li J H, Zhu Y G *et al*. Sequestration of As by iron plaque on the roots of three rice (*Oryza sativa* L) cultivars in a low-P soil with or without P fertilizer[J]. Environ. Geochem. Health, 2005, 27: 169-176.

[4] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A, Smith S E. Do phosphorus nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture[J] New Phytoll., 2004, 162: 481-488.

[5] Liang Y C, Zhu Y G, Xia Y *et al*. Iron plaque enhances phosphorus uptake by rice (*Oryza sativa*) growing under varying phosphorus and iron concentrations[J]. Ann. Appl. Biol., 2006, 149(3): 305-312.

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

[7] Hewitt E J. Sand and waterculture methods used in the study of plant nutrition (2 Ed.). Technical Communication No. 22[C]. Farnham Royal, UK: Commonwealth Agriculture Bureau. 4, 1966.

[8] 张志良. 植物生理学实验手册[M]. 北京:高等教育出版社,1998. 36-38.
Zhang Z L. The experimental guide for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 1998. 36-38.

[9] Wang T G, Peverly J H. Iron oxidation states on root surface of a wetland plant[J]. Soil Sci. Soc. Am. J., 1999, 63: 247-252.

[10] Wang T G, John H P. Screening a selective chelator pair for simultaneous determination of iron (Ⅱ) and iron (Ⅲ)[J]. Soil Sci. Soc. Am. J., 1998, 62: 611-617.

[11] 邹春琴,张福锁,Goldbach H E. 氮素形态对玉米根尖质外体铁组成影响的短期效应[J]. 科学通报,2001,46:2058-2061.
Zou C Q, Zhang F S, Goldbach H E. The short-term effects of nitrogen forms on Fe fractions in apoplast of root tips of corn[J]. Chin. Sci. Bull., 2001, 46: 2058-1061.

[12] Montas-Ramirez L, Claassen N, Moawad A M. Determination of Fe^{2+} in rice leaves (*Oryza sativa* L.) by using the chelator BPDS alone or combined with the chelator EDTA[J]. J. Plant Nutr., 2003, 26: 2023-2030.

[13] Marschner H, Römheld V, Ossenberg-Neuhaus H. Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants[J]. Z. Pflanzenphysiology, 1982, 105: 407-416.

[14] Nikolic M, Römheld V. Mechanism of Fe uptake by the leaf symplast: Is Fe inactivation in leaf a cause of Fe deficiency chlorosis[J]. Plant Soil, 1999, 215: 229-237.

[15] Bienfait H F, Van den Briel W, Mesland-Mul N T. Free space iron pools in roots: Generation and mobilization[J]. Plant Physiol., 1985, 78: 596-600.

[16] Strasser O, Kohl K, Romheld V. Over-estimation of apoplastic Fe in roots of soil grown plants[J]. Plant Soil, 1999, 210: 179-187.

[17] 陆景陵. 植物营养学(上册)[M]. 北京:中国农业大学出版社,2003.
Lu J L. Plant nutrition (Second edition)[M]. Beijing: China Agricultural Univeristy Press, 2003.

[18] Ando T, Yashda S, Nishiyama I. Nature of oxidizing power of rice roots[J]. Plant Soil, 1983, 72: 57-71.