

# 湿地植物通气组织和渗氧对其重金属吸收和耐性研究进展<sup>①</sup>

杨俊兴<sup>1</sup>, 任红艳<sup>1</sup>, 郭庆军<sup>1</sup>, Marc Peters<sup>1</sup>, 万小铭<sup>1</sup>, 徐汭祥<sup>1</sup>,  
朱光旭<sup>1</sup>, 张晗芝<sup>1</sup>, 魏荣菲<sup>1</sup>, 叶志鸿<sup>2\*</sup>

(1 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2 中山大学生命科学学院有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510006)

**摘要:** 湿地植物具有强大的通气组织和根部渗氧能力特征, 使得其根际微环境处于氧化状态从而适应湿地土壤浸水的环境。近年来, 湿地植物通气组织和渗氧在重金属吸收和耐性研究方面已引起了人们的关注, 并对此进行了相关的研究。本文分别对湿地植物通气组织和渗氧特征, 通气组织和渗氧对重金属吸收和耐性影响、对根际微环境影响等方面的研究进展和存在问题进行了综述, 并提出了该领域未来可能的研究方向。认为针对从通气组织和渗氧角度出发研究湿地植物重金属耐性机理, 应重点对湿地植物根际重金属的环境化学行为展开深入研究, 在研究方法和手段上应注重新技术的开发与应用。

**关键词:** 湿地植物; 土壤; 通气组织; 渗氧; 重金属; 耐性

**中图分类号:** X53

近年来, 利用人工湿地处理重金属污水的应用和研究日益受到重视<sup>[1]</sup>。湿地植物作为人工湿地的主要成分之一, 在提高湿地系统处理重金属污染物效率上起着至关重要的作用<sup>[2]</sup>。

由于间歇性或长期浸水, 湿地土壤具有缺氧、氧化还原势低、具植物毒性的还原物质(如  $Mn^{2+}$ 、 $Fe^{2+}$ 、 $S^{2-}$ 、 $HS^-$ )积累浓度较高等特点<sup>[3]</sup>。经过长期的自然选择过程, 湿地植物进化出一个强大的氧气运输系统: 植物地上部和地下部存在的通气组织(aerenchyma), 这个系统使得湿地植物一方面满足根部的有氧代谢, 另一方面将多余的氧气从根中渗出, 这个过程称之为渗氧(radial oxygen loss, ROL)<sup>[4]</sup>。渗氧的发生会氧化湿地浸水土壤中的根际, 导致根际土壤化学性质的明显变化, 如营养的可利用性、潜在毒性和还原性物质的浓度如铁和锰的氧化和沉淀<sup>[5]</sup>、硫的氧化<sup>[6]</sup>及微生物种群如氮化和去氮化等<sup>[7]</sup>都会明显受到渗氧的影响。此外, 渗氧还可以提高植物根部周围的异养呼吸和有机物的矿化<sup>[8]</sup>, 可以使得植物更能适应湿地环境。

目前, 越来越多的研究发现, 作为湿地植物的显著特征, 通气组织和渗氧对其重金属吸收和耐性有着重要作用<sup>[9-11]</sup>。湿地植物可与根际土壤中的物理化学作用共同影响根际重金属污染物的化学形态, 使重金

属污染物被固定或转化为低毒性的形式<sup>[12-13]</sup>。因此, 本文就国内外近年来湿地植物通气组织和渗氧与重金属污染的相关研究进行综述, 并对以后的研究趋势提出了一些看法。

## 1 湿地植物通气组织和根部渗氧特征

### 1.1 湿地植物的通气组织

通常以孔隙度(porosity)表示湿地植物通气组织的发达程度。大多数湿地植物根部都有比较发达的空气空间, 并与茎和叶的空气空间相连, 根部空气空间的体积与根部体积之比称之为孔隙度<sup>[14]</sup>。

不同植物及同一植物的不同生态型(或品种)之间根的孔隙度会存在较大的差异, 这种差异可能取决于根部细胞的排列方式<sup>[15]</sup>。通常湿地植物(指生长在潮湿到浸水土壤中的植物)根部的孔隙度(30% ~ 60%) > 中生植物(指既能忍耐潮湿又能忍耐干旱土壤条件的植物) > 旱生植物(通常指生长在干旱土壤条件的植物)(孔隙度 < 10%)<sup>[15]</sup>。

不同植物的孔隙度之间的差异可以由植物先天遗传因素造成的。在湿地植物中, 单子叶植物的孔隙度通常高于双子叶植物<sup>[16]</sup>。同时也受生境条件的影响, 同种植物的孔隙度也会因外界条件的不同而造

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(41201312, 41301547, 41350110531)、中国科学院“百人计划”项目、国家重点基础研究发展计划(973)项目(2014CB238906)和国家高技术研究发展计划(863)项目(2013AA06A211)资助。

\* 通讯作者(lssyzhh@mail.sysu.edu.cn)

作者简介: 杨俊兴(1978—), 男, 河南人, 博士, 助理研究员, 主要研究方向为污染生态学。E-mail: yangjx@igsnr.ac.cn

成差异<sup>[14]</sup>。浸水的无氧条件能诱导湿地植物和中间型植物根的孔隙度显著提高<sup>[15, 17]</sup>。并且,有研究表明气体在植物体内扩散或运输的效能与根的长度成反比,与根的孔隙度成正比<sup>[18-19]</sup>。此外,孔隙度较高的植物容易形成较深的根系和具有较强的耐浸水能力<sup>[13]</sup>。另外,湿地植物根部的孔隙度也与周围环境的氧化还原强度有一定的关系。有研究发现湿地植物根的孔隙度随着周围土壤氧化还原电势(Eh)的降低而升高<sup>[19-20]</sup>。

## 1.2 根部渗氧

国内外大量研究表明,不同植物间的渗氧能力会有很大的差别<sup>[11, 21-27]</sup>。Kludze 和 Delaune<sup>[21]</sup>对 *Cladium jamaicense* 和 *Typha domingensis* 的渗氧率测定,发现后者的渗氧率是前者的两倍多。杨俊兴<sup>[26]</sup>对 25 种湿地植物(包括不同科单子叶植物和双子叶植物)的根系渗氧量进行测定,结果显示,不同物种间的渗氧量差别很大,可达 10 倍以上。Carpenter 等<sup>[28]</sup>研究发现挺水植物的放氧率高于沉水植物的渗氧率。总的来说,沉水植物由于通气组织没有挺水植物发达,导致其对根际周围的氧化能力要低于挺水植物<sup>[29]</sup>。

湿地植物渗氧率的水平主要由 3 个因素决定:地上部分和根通气组织是否发达<sup>[30]</sup>; 根呼吸强度的强弱<sup>[28, 31]</sup>; 根基部是否有渗氧的屏障<sup>[32]</sup>。另外,除了这些影响因素外,外界环境的影响也比较重要。有研究发现浸水缺氧的条件可以使得许多植物发生渗氧<sup>[30, 33]</sup>。有实验证实水稻的渗氧随着土壤氧化还原强度(Eh)值的降低而升高<sup>[19]</sup>。植物毒素如有机酸也可以减少芦苇的渗氧<sup>[34]</sup>。此外,渗氧还受一些其他因素的影响,如根部周围土壤的需氧量、根的生物量以及根部输送氧气时受到的阻力等<sup>[15, 35-36]</sup>。由此可见,湿地植物的渗氧率(量)高低是由自身的生长状况和外界环境以及植物和周围环境相互作用来共同决定的<sup>[37]</sup>。

此外,Armstrong 等<sup>[38]</sup>利用圆筒状铂电极(cylindrical sleeving electrodes)法测定同一条根的不同部位后,发现不同部位放氧的速率是不同的。这种由于渗氧率在根中空间分布的不同就形成了 3 种不同的渗氧方式: 根的基部只有非常低的渗氧率; 根的不同区域的渗氧率是相似的; 根基部的渗氧率明显高于根尖<sup>[15]</sup>。通常认为较为耐浸的湿地植物趋向于减少氧气从根基部渗出(被认为是根基部区域存在一个不透性的渗氧屏障所导致),从而促进氧扩散到根尖而氧化根尖区域<sup>[17, 39]</sup>,进而氧化根的关键位点,使得根尖周围形成一个有氧的根际环境(氧化根际),这些特征使得湿地植物的根尖能够得到更多的氧气,从

而更耐浸水环境<sup>[15]</sup>。

## 2 湿地植物重金属吸收和耐性机理

### 2.1 湿地植物对重金属的吸收、累积和转运

大部分湿地植物如挺水植物是通过根来吸收重金属,而一些沉水植物则是通过茎叶和根共同来吸收重金属。研究表明,大多数湿地植物主要的重金属固定位置在根部<sup>[40-44]</sup>。当重金属从根表向根部木质部的导管转移过程中,内皮层和木栓化的凯氏带会起到一定的阻止作用<sup>[45]</sup>。

当重金属从湿地植物根部向地上部分转运后,一般是分布在茎部和叶。研究表明,不同种湿地植物对同一金属,以及同种植物对不同金属的转运能力均是不同的<sup>[41-42, 46]</sup>。一些湿地植物如浮萍(*Lemna minor*)和水葫芦(*Eichhornia crassipes*)能富集超过 0.5% 干重的重金属,它们富集 Cd 和 Cu 的浓度范围分别是 6 000 ~ 13 000 mg/kg 和 6 000 ~ 7 000 mg/kg,这些浓度已经超过其正常浓度的 1 000 倍<sup>[47-48]</sup>。另一些湿地植物能够在体内同时富集几种重金属而且对生长没有表现出抑制作用,如 *Wedelia trilobata* 和 *Polygonum hydropiperoides* 的根部能够同时富集 148 mg/kg Cd 和 95 mg/kg Cu<sup>[49]</sup>。

不同重金属在湿地植物体内的转运也是不同的。Fitzgerald 等<sup>[50]</sup>研究发现 Cu 主要集中在双子叶和单子叶植物的根部,而 Pb 则是集中在单子叶植物的根部和双子叶植物的地上部分。导致这种不同的原因可能与元素的活性/移动性、生物可利用性的差异有关<sup>[51]</sup>。

### 2.2 湿地植物对重金属的吸收和湿地土壤重金属的关系

关于湿地植物对重金属的吸收和其土壤重金属浓度之间的相关性的研究有大量的报道,但这些研究结果均发现二者间相关性较低<sup>[52-54]</sup>,其原因可能是这些研究都是考虑土壤总的重金属浓度,而忽略了土壤有效态的重金属浓度,因为土壤有效态的重金属也是影响植物吸收重金属的一个重要因素<sup>[52]</sup>。土壤重金属的有效性一般是取决于重金属的化学形态和土壤的物理和化学性质。

此外,湿地土壤 pH 和 Eh 的变化也会影响湿地植物对重金属的吸收。有研究发现水稻(*Oryza sativa* L.)在吸收 Pb 的同时伴随着根际土壤 pH 和 Eh 的降低;而在吸收 Cd 的时候,pH 降低,Eh 升高<sup>[55]</sup>。Gambrell<sup>[56]</sup>研究发现较低的 pH 会增加 Pb、Cd 和 Hg 在盐生沼泽植物体内的累积。Jackson<sup>[57]</sup>研究发现土壤重金属移动性在 Eh -150 ~ 200 mv 的范围是最

强的。Gambrell<sup>[56]</sup>研究还发现一些湿地植物在渍水条件下 (Eh 较低) 对 Cd 的吸收要低于非渍水条件 (Eh 较高)。但是也有不同的研究结果。Ye 等<sup>[58]</sup>则发现芦苇 (*Phragmites. australis*) 在渍水条件下对 Pb、Zn 和 Cd 的吸收要快于非渍水条件。

除以上因素外, 还有一些因素影响湿地植物对重金属的吸收, 如土壤颗粒大小、盐度、有机质含量、矿质组成等<sup>[59-60]</sup>。Otte 等<sup>[61]</sup>发现单子叶盐生沼泽植物的根部和地上部分对金属的分布是相似的, 但双子叶盐生沼泽植物的根部重金属浓度要高于地上部分 2~3 倍。Fitzgerald 等<sup>[50]</sup>还发现在低盐度的时候 Pb 主要分布在 *Aster tripolium* 的根部, 在高盐度的时候 Pb 则向地上部分转移。

### 2.3 湿地植物对根际重金属移动性研究

有研究发现淹水条件下, Cd、Pb 和 Zn 离子容易和土壤中的硫化氢形成难溶的金属硫化物, 降低了重金属的移动性<sup>[56]</sup>。

湿地植物由于根部渗氧导致根际环境不同于非根际, 从而导致根际土壤重金属发生一些变化。有一些研究发现湿地植物根际土壤重金属移动性要高于非根际。De Lacerda 等<sup>[62]</sup>研究红树植物 *Avicennia* 发现其根部放氧导致其根际金属硫化物减少, 而可交换态的重金属浓度增加。Wright 和 Otte<sup>[63]</sup>发现 *T. latifolia* 能够增加根际孔隙水中 Zn 的浓度。有报道发现, 与非根际土壤相比, 湿地植物根际土壤 Eh 的增加, 可溶性 Fe 的浓度也增加<sup>[64]</sup>。导致湿地植物根际重金属移动性增加的原因可能是在根际氧化的同时, pH 也随着降低, 这样会导致一些难溶的重金属转化成离子态, 从而增加重金属移动性<sup>[65]</sup>。另外一些研究则发现湿地植物渗氧氧化根表和根际土壤 Fe, 同时形成铁氧化物胶膜, 即铁膜, 通过铁膜吸附其他重金属, 降低了根际土壤重金属的移动性。一些重(类)金属如 Zn、As 等和铁氧化物有着较高的亲和力, 很容易被吸附在根表和根际土壤的铁膜上<sup>[66-67]</sup>。这样湿地植物根部渗氧则使得其根际和根表面一个吸附重金属的库, 非根际土壤中的重金属则是提供重金属的源<sup>[68]</sup>。

此外, 湿地植物对根际重金属移动性的影响不仅和其渗氧能力有关, 还与土壤的理化性质有关<sup>[69]</sup>。Wright 和 Otte<sup>[63]</sup>发现湿地植物 *Glyceria fluitans* 对其根际重金属移动性影响很小, 可能和其有较弱的渗氧能力有关。

### 2.4 湿地植物对重金属的耐性及策略研究

与旱生植物不同, 大量研究发现一些生存在金属污染环境中的湿地植物种群与生长在非污染地区的

种群的金属耐性程度并没有显著差别, 湿地植物对重金属的这种耐性称为固有(或先天)耐性 (constitutive tolerance), 已经证实具有对重金属有先天耐性的湿地植物有 *Typha. latifolia*, *P. Australia*, *G. fluitans*, *Leersia hexandra*, *Polypogon fugax*<sup>[40-42, 46, 70-73]</sup>。

目前关于湿地植物对某些重金属具有固有耐性的原因仍不清楚。Ye 等<sup>[41]</sup>认为宽叶香蒲 (*T. latifolia*) 对重金属的固有耐性可能主要是依赖于其排斥重金属的能力。Matthews 等<sup>[73]</sup>发现 *Carex rostrata* 对 Zn 有先天耐性, 其原因可能是其地上部分将 Zn 进行区域化。Doyle 和 Otte<sup>[68]</sup>认为湿地植物具有固有耐性的原因可能是和湿地植物根际生物地球化学性质有关, 其根际活动增加了重金属移动性, 使植物通过进化获得耐性。Deng 等<sup>[74]</sup>认为湿地植物在适应浸水的环境同时也获得了对 Fe 和 Zn 的耐性。但是目前关于湿地植物是否对重金属具有固有耐性机理的研究仍不多, 需要更多的研究来为湿地植物具有固有耐性这一结论提供理论支持。

目前, 根据前人研究结果, 湿地植物对重金属的耐性策略可以归纳为以下几种: ①排出体外。一些湿地植物如红树可以通过老叶的脱落或者一些特殊的器官如盐腺把重金属离子排出体外<sup>[75]</sup>。②根富集重金属离子。一些湿地植物能在根部积累大量重金属离子, 而限制向地上部分运输, 从而使地上部分免遭伤害, 一定程度上提高了植物的耐性<sup>[41-42, 46]</sup>。③与细胞壁结合。Vesk 等<sup>[76]</sup>发现 Cu 和 Zn 主要富集在浮水植物水葫芦 (*Eichhornia crassipes*) 根部细胞壁。MacFarlane 和 Burchett<sup>[75]</sup>对红树植物 (*Avicennia marina*) 研究发现 Cu、Pb 和 Zn 也主要富集在根部细胞壁。④进入液泡。液泡里含有的各种蛋白质、糖、有机酸、有机碱等都能与重金属结合而解毒, 因此液泡常被认为是分隔重金属元素的机构。Matthews 等<sup>[73]</sup>发现湿地植物 *G. fluitans* 根部能够吸收较多的 Zn, 这些 Zn 主要富集在根部细胞液泡中, 减少体内吸收过多的 Zn 而带来的毒害。⑤形成重金属络合物。高可辉等<sup>[77]</sup>对水稻幼苗用 Cd 处理发现, 幼苗体内巯基物质增加, 他们认为巯基物质增加可以和过多的 Cd 离子结合成毒性较小的螯合物, 在一定程度上减轻了 Cd 的毒性效应。⑥加强抗氧化系统。Fediuc 和 Erdei<sup>[78]</sup>对芦苇 (*P. australis*) 进行 Cd 处理研究发现, 芦苇是通过提高体内的谷胱甘肽还原酶 (GSH)、过氧化氢酶 (CAT) 和过氧化物酶 (POD) 来缓解 Cd 毒害。周守标等<sup>[79]</sup>对菰和菖蒲进行 Pb、Zn、Cu 和 Cd 处理研究发现, 在低浓度重金属处理条件下, 其叶片的超氧化物歧化酶 (SOD) 和 POD 活性升高,

而在中等浓度的重金属处理条件下,其叶片的 SOD 和 POD 活性降低,这是湿地植物体内抗氧化系统对重金属毒害的一种响应。⑦通过根部放氧形成根表铁膜。有一些研究认为湿地植物根部铁膜可以阻止重金属进入体内。Otte 等<sup>[66]</sup>发现湿地植物 *Aster tripolium* 根表铁膜可以阻止过多 Zn 的吸收,但是当根表铁膜数量较低时,可以促进对 Zn 的吸收。Greipsson<sup>[80]</sup>对水稻 (*O. sativa* L.) 的研究发现,在轻度毒性的 Cu 和 Ni 处理条件下,水稻的生长反而得到促进。综合以上研究,铁膜可以看作是重(类)金属(Cu、Fe、Zn、Ni、As 和 Cd)进入湿地植物体内的一道屏障<sup>[81-82]</sup>。

### 3 湿地植物通气组织和渗氧对重金属耐性影响

目前相关研究表明,湿地植物通气组织和渗氧对植物重金属耐性有重要作用<sup>[9, 11, 26, 83-84]</sup>。Mei 等<sup>[9]</sup>对 25 个水稻品种研究发现高渗氧能力的水稻品种在 As 污染土壤中生长有较高的产量。杨俊兴<sup>[26]</sup>通过水培试验研究发现具有高渗氧能力的湿地植物在受到 Zn 胁迫时,仍能保持较高的生物量和渗氧能力。结合前人研究结果,通气组织和渗氧提高耐性机理主要有以下4点:

(1) 重金属转运能力。Li 等<sup>[11]</sup>通过水培试验发现高渗氧能力的湿地植物具有较低的 As 转运能力,同时用土培试验进一步验证了这一结论。Wang 等<sup>[83]</sup>通过田间试验发现了高渗氧能力的水稻转运较少的 Cd 到地上部分,他们通过水培试验发现,高渗氧品种的水稻地下部分即根部、根表和根际铁膜中的 Cd 浓度要显著高于低渗氧水稻品种,但对地上部分测定发现,高渗氧品种的水稻秸秆和籽粒 Cd 含量显著低于低渗氧品种。有室内试验研究发现,高渗氧能力的水稻品种同样具有较低的 As 转运能力<sup>[9,12,84]</sup>。Mei等<sup>[12]</sup>研究发现,同一水稻品种根系的渗氧率在抽穗期要显著高于分蘖期,而且与低渗氧品种水稻相比,高渗氧品种的水稻根系渗氧率在抽穗期提高的幅度尤为明显。因此,他们认为高渗氧品种水稻根系渗氧能力在水稻抽穗期间的提高对降低其地上部分对 As 的吸收转运有着较为重要的作用。

(2) 铁膜。湿地植物根部的渗氧能力被认为是控制铁膜形成的最重要的生物因素<sup>[85]</sup>。最近, Pi 等<sup>[86]</sup>报道了湿地植物的渗氧能力与铁膜形成程度有显著正相关。因此,也可说铁膜的形成是湿地植物根部渗氧偶联的根际效应之一。此外,铁膜不仅是在根的表面形成,从铁膜的量和厚度来看,更主要的是在根际

形成<sup>[87]</sup>。

结合大量对铁膜的研究结果来看,总的观点认为浸水条件下湿地植物能通过渗氧在根表和根际形成较厚的铁膜,可作为重金属污染物(Zn、Pb、Cd、Cu 和 Ni 等)和类金属污染物(As)进入根系的屏障或富集库,减少了植物对重金属污染物向上的转运<sup>[5, 88-89]</sup>。有研究指出根表铁膜对重金属的吸附能力具有一定的饱和性,同时进一步指出吸附在根表铁膜上的比例一般小于总量的 50%,大部分累积在根部组织中<sup>[11, 66, 90]</sup>。与根表铁膜相比,有研究发现根际铁膜能吸附更多的重金属污染物<sup>[26, 91]</sup>。

(3) 根部渗氧屏障。有研究证实湿地植物在渗氧的同时,也通过对根部的结构进行调整对根部的渗氧量进行限制,即根部存在着限制渗氧的屏障,即渗氧屏障<sup>[17, 33, 39]</sup>。许多研究发现湿地植物根部表层有软木脂(suberin)和木质素(lignin)累积现象,并认为这种累积起着渗氧屏障的作用<sup>[14, 17, 27, 30, 76]</sup>。另外一些外界刺激如重金属胁迫也可以使湿地植物根部表层的软木脂和木质素累积,使得植物能够缓解重金属胁迫的威胁<sup>[92]</sup>。最近,有研究进一步证实红树植物在受到 Zn 和 Cu 胁迫时,根部外表皮木质化形成渗氧屏障的同时也降低了植物对 Zn 和 Cu 的吸收<sup>[93-94]</sup>。综合以上研究结果可见,湿地植物根部渗氧和渗氧屏障是协调的,渗氧屏障不仅使得湿地植物更适应浸水环境,而且会阻止过量重金属进入根内,起到一定的防御作用。

(4) 根际重金属移动性。最近, Yang 等<sup>[13, 95-96]</sup>通过根际袋和根际箱试验发现渗氧能力较强和根系生物量高的湿地植物可显著降低其根际 Pb、Zn 移动性。Mei 等<sup>[12]</sup>也发现高渗氧能力水稻能显著降低根际 As 的有效性。由此可见,湿地植物通过根系 ROL 对根际微环境的影响,如对 pH、Eh 和铁膜厚度等的影响会有效地降低根际重金属有效性,从而在一定程度上减少植物对重金属的吸收。

### 4 研究展望

近年来,虽然湿地植物在土壤重金属污染治理中的应用已引起广大环境工作者的重视,但研究大多仍集中在湿地植物对重金属的吸收、转运和累积以及生理机制、内部去毒化机制和耐性机理等方面。从湿地植物适应湿地环境的重要生理特征通气组织和渗氧的角度,来研究湿地植物耐性和根际重金属形态的动态变化过程的研究较少,而且大多数研究集中在室内模拟阶段,缺乏实地测定的数据,到目前为止还没有

类似的长期追踪报道。此外,从目前资料来看,湿地植物通过渗氧在根表和根际形成的铁膜对根际重(类)金属污染物的吸附是湿地植物去除重金属污染物的主要机制之一,但目前受研究手段限制,并没有得到重(类)金属在铁膜上吸附产物的精细结构,重(类)金属在铁膜上的吸附反应机制研究仍不明确。因此,在今后的研究中,应重点对湿地植物根际重金属的环境化学行为展开深入、长期、动态、系统的研究,如重金属在湿地植物根际形态动态变化及其影响因素(如通气组织、孔隙度、根际铁离子活度、铁膜成分及厚度、pH 和 Eh)等。另外,在研究方法和研究手段上,应注重新技术的开发与应用,如一些微观分析技术的应用,特别是同步辐射 X 射线吸收结构光谱分析能够为铁膜对重金属吸附微观结构提供最直接的证据,使得对湿地植物对根际重金属形态变化的认识提高到分子水平。

#### 参考文献:

- [1] Sheoran AS, Sheoran V. Heavy metal removal mechanism of acid mine drainage in 10 wetlands: A critical review[J]. *Minerals Engineering*, 2006, 19(2): 105–116
- [2] Ye ZH, Wong MH, Lan CY. Use of a wetland system for treating Pb/Zn mine effluent: A case study in southern China from 1984 to 2002[A] // Wong MH. *Wetland Ecosystems in Asia: Function and Management*[C]. Elsevier: Amsterdam, 2004, 413–434
- [3] Cronk JK, Fennessy MS. *Wetland Plants Biology and Ecology*[M]. Washington DC: CRC Press LLC, 2001
- [4] Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM. *Phragmites australis*: Venturi- and humidity-induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation[J]. *New Phytologist*, 1992, 120(2): 197–207
- [5] Wang T, Peverly JH. Iron oxidation states on root surfaces of a wetland plant (*Phragmites australis*) [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(1): 247–252
- [6] Joshi MM, Hollis JP. Interaction of beegiotoo and rice plant: Detoxification of hydrogen sulfide in the rice rhizosphere[J]. *Science*, 1977, 195(4 274): 179–180
- [7] Reddy KR, Patrick WH Jr, Lindau CW. Nitrification-denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands[J]. *Limnology and Oceanography*. 1989, 34: 1 004–1 013
- [8] McLatchey GP, Reddy KR. Regulation of organic matter decomposition and nutrient release in a wetland soil[J]. *Journal of Environmental Quality*, 1998, 27(5): 1 268–1 274
- [9] Mei XQ, Ye ZH, Wong MH. The relationship of root porosity and radial oxygen loss on arsenic tolerance and uptake in rice grains and straw[J]. *Environmental Pollution*, 2009, 157(8/9): 2 550–2 557
- [10] Liu Y, Tam NFY, Yang JX, Pi N, Wong MH, Ye ZH. Mixed heavy metals tolerance and radial oxygen loss in mangrove seedlings[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, 58(12): 1 843–1 849
- [11] Li H, Ye ZH, Wei ZJ, Wong MH. Root porosity and radial oxygen loss related to arsenic tolerance and uptake in wetland plants[J]. *Environmental Pollution*, 2011, 159(1): 30–37
- [12] Mei XQ, Wong MH, Yang Y, Dong HY, Qiu RL, Ye ZH. The effects of radial oxygen loss on arsenic tolerance and uptake in rice and on its rhizosphere[J]. *Environmental Pollution*, 2012, 165: 109–117
- [13] Yang JX, Liu Y, Ye ZH. Root-induced changes (pH, Eh, Fe<sup>2+</sup> and speciation of Pb and Zn) in rhizosphere soils of four wetland plants with different ROL[J]. *Pedosphere*, 2012, 22(4): 518–527
- [14] Jensen CR, Luxmoore RJ, Vangundy SD, Stolzy LH. Root air measurements by a pycnometer method[J]. *Agronomy Journal*, 1969, 61(3): 474–475
- [15] Colmer TD. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(1): 17–36
- [16] Justin SHFW, Armstrong W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding[J]. *New Phytologist*, 1987, 106(3): 465–495
- [17] Visser EJW, Colmer TD, Blom CWPM, Voeseek LACJ. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(11): 1 237–1 245
- [18] Pezeshki SR. Wetland plant responses to soil flooding[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46(3): 299–312
- [19] Colmer TD. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deepwater rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 301–309
- [20] Kludze HK, Delaune RD. Straw application effects on methane and oxygen exchange and growth in rice[J]. *Soil Science and Society of America*, 1995, 59(3): 824–830
- [21] Kludze HK, Delaune RD. Soil redox intensity effects on oxygen exchange and growth of cattail and sawgrass[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1996, 60: 616–621
- [22] Sorrell BK. Effect of external oxygen demand on radial oxygen loss by *Juncus* roots in titanium citrate solutions[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(12): 1 587–1 593
- [23] Wießner A, Kusch P, Kastner M, Stottmeister U. Abilities of helophyte species to release oxygen into rhizospheres with varying redox conditions in laboratory-scale hydroponic systems[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2002, 4(1): 1–15
- [24] Laskov C, Horn O, Hupfer M. Environmental factors regulating the radial oxygen loss from roots of *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton crispus*[J]. *Aquatic Botany*, 2006, 84(4): 333–340

- [25] 邓泓, 叶志鸿, 黄铭洪. 湿地植物根系泌氧的特征[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2007, 6: 69-76
- [26] 杨俊兴. 湿地植物通气组织和渗氧对其铅锌耐性的影响及机理研究(博士学位论文) [D]. 广州: 中山大学, 2008
- [27] 刘永. 常见红树植物根部渗氧在其重金属(Pb, Zn, Cu)和多环芳烃耐性中的作用及机理(博士学位论文) [D]. 广州: 中山大学, 2009
- [28] Carpenter SR, Elser JJ, Olson KM. Effects of roots of *Myriophyllum verticillatum* on sediment redox conditions[J]. Aquatic Botany, 1983, 17(3/4): 243-249
- [29] Barko JW, Smart RM. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants[J]. Journal of Ecology, 1983, 71: 161-175
- [30] Jackson MB, Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence[J]. Plant Biology, 1999, 1(3): 274-287
- [31] Armstrong W, Justin SHFW, Beckett PM. Root adaptation to soil waterlogging[J]. Aquatic Botany, 1991, 39(1/2): 57-73
- [32] Colmer TD, Gibberd MR, Wiengweera I A. The barrier to radial oxygen loss from roots of rice (*Oryza sativa* L.) is induced by growth in stagnant solution[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(325): 1 431-1 436
- [33] Armstrong W. The oxidising activity of roots in waterlogged soils[J]. Physiologia Plantarum, 1967, 20(4): 920-926
- [34] Armstrong J, Armstrong W. Rice and *Phragmites*: Effects of organic acids on growth, root permeability, and radial oxygen loss to the rhizosphere[J]. American Journal of Botany, 2001, 88(8): 1 359-1 370
- [35] Chabbi A, Mckee KL, Mendelsohn IA. Fate of oxygen losses from *Typha domingensis* (Typhaceae) and *Cladium jamaicense* (Cyperaceae) and consequences for root metabolism[J]. American Journal of Botany, 2000, 87(8): 1 081-1 090
- [36] Weis JS, Weis P. Metal uptake, transport and release by wetland plants: Implications for phytoremediation and restoration[J]. Environment International, 2004, 30(5): 685-700
- [37] Peter MB, Marleen K, Chris BRA. Radial oxygen loss, a plastic property of dune slack plant species[J]. Plant and Soil, 2005, 271(1-2): 351-364
- [38] Armstrong W, Strange ME, Cringle S, Beckett PM. Microelectrode and modeling study of oxygen distribution in roots[J]. Annals of Botany, 1994, 74: 287-299
- [39] McDonald MP, Galwey NW, Colmer TD. Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(3): 441-451
- [40] Taylor GJ, Crowder AA. Copper and nickel tolerance in *Typha latifolia* clones from contaminated and uncontaminated environments[J]. Canadian Journal of Botany, 1984, 62: 1 304-1 308
- [41] Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, Willis AJ. Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by *Typha latifolia*[J]. New Phytologist, 1997, 136(3): 469-480
- [42] Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, Willis AJ. Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel[J]. Annals of Botany, 1997, 80(3): 363-370
- [43] Cheng S, Grosse W, Karrenbrock F, Thoennesen M. Efficiency of constructed wetlands in decontamination of water polluted by heavy metals[J]. Ecological Engineering, 2002, 18(3): 317-325
- [44] Stoltz E, Greger M. Accumulation properties of As, Cd, Cu, Pb and Zn by four wetland plant species growing on submerged mine tailings[J]. Environmental and Experimental Botany, 2002, 47(3): 271-280
- [45] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. Cambridge: Academic Press, 1995
- [46] Deng H. Metal (Pb, Zn, Cu, Cd, Fe) Uptake, Tolerance and Radial Oxygen Loss in Typical Wetland Plants (Ph.D thesis)[D]. Hong Kong: Hong Kong Baptist University, 2005
- [47] Zayed A, Gowthaman S, Terry N. Phytoaccumulation of trace elements by wetland plants: I. Duckweed[J]. Journal of Environmental Quality, 1998, 27(3): 715-721
- [48] Zhu D, Schwab AP, Banks MK. Heavy metal leaching from mine tailings as affected by plants[J]. Journal of Environmental Quality, 1999, 28(6): 1 727-1 732
- [49] Qian JH, Zayed A, Zhu YL, Yu M, Terry N. Phytoaccumulation of trace elements by wetland plants: III. Uptake and accumulation of ten trace elements by twelve plant species[J]. Journal of Environmental Quality, 1999, 28(5): 1 448-1 455
- [50] Fitzgerald EJ, Caffrey JM, Nesaratnam ST, McLoughlin P. Copper and lead concentrations in salt marsh plants on the Suir Estuary, Ireland[J]. Environmental Pollution, 2003, 123(1): 67-74
- [51] Pichtel J, Kuroiwa K, Sawyerr HT. Distribution of Pb, Cd and Ba in soils and plants of two contaminated sites[J]. Environmental Pollution, 2000, 110(1): 171-178
- [52] Campbell PGC, Tessier A, Bisson M, Bougie R. Accumulation of copper and zinc in the yellow water lily, *Nuphar variegatum*: Relationships to metal partitioning in the adjacent lake sediments[J]. Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science, 1985, 42: 23-32
- [53] Jackson LJ, Kalff J, Rasmussen JB. Sediment pH and redox potential affect the bioavailability of Al, Cu, Fe, Mn and Zn to rooted aquatic macrophytes[J]. Canadian Journal of Fishery Aquatic Science, 1993, 50(1): 143-148
- [54] Cardwell AJ, Hawker DW, Greenway M. Metal accumulation in aquatic macrophytes from southeast Queensland, Australia[J]. Chemosphere, 2002, 48(7): 653-663
- [55] Reddy CN, Patrick WH Jr. Effect of redox potential and pH on the uptake of Cd and Pb by rice plants[J]. Journal of Environmental Quality, 1977, 6(3): 259-262.
- [56] Gambrell RP. Trace and toxic metals in wetland plants-a review[J]. Journal of Environmental Quality, 1994, 23: 883-891

- [57] Jackson LJ. Paradigms of metal accumulation in rooted aquatic vascular plants[J]. *The Science of the Total Environment*, 1998, 219(2/3): 223–231
- [58] Ye ZH, Wong MH, Baker AJM, Willis AJ. Comparison of biomass and metal uptake between two populations of *Phragmites australis* grown in flooded and dry conditions[J]. *Annals of Botany*, 1998, 82(1): 83–87
- [59] Salomons W, Förstner U. *Metals in the Hydrocycle*[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1984
- [60] Greger M. Metal availability and bioconcentration in plants[A] // Prasad MNV, Hagemeyer J. *Heavy Metal Stress in Plants—from Molecules to Ecosystems*[M]. Berlin: Springer, 1999
- [61] Otte ML, Bestbroers SJ, Van Der Linden JM, Rozema J, Broekman RA. A survey of zinc, copper and cadmium concentrations in salt marsh plants along the Dutch coast[J]. *Environmental Pollution*, 1991, 72(3): 175–189
- [62] De Lacerda LD, Carvalho C, Tanizaki K, Ovalle A, Rezende C. The biogeochemistry and trace metals distribution of mangrove rhizospheres[J]. *Biotropica*, 1993, 25(3): 252–257
- [63] Wright DJ, Otte ML. Wetland plant effects on the biogeochemistry of metals beyond the rhizosphere[J]. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 1999, 99B (1): 3–10
- [64] Chen RL, Barko JW. Effects of freshwater macrophytes on sediment chemistry[J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 1988, 4(3): 279–289
- [65] Jacob DL, Otte ML. Conflicting processes in the wetland plant rhizosphere: Metal retention or mobilization[J]? *Water, Air and Soil Pollution*, 2003, 3(1): 91–104
- [66] Otte ML, Rozema J, Koster L, Haarsma MS, Broekman RA. Iron plaque on roots of *Aster tripolium* L., interaction with zinc uptake[J]. *New Phytologist*, 1989, 111(2): 309–317
- [67] St-Cyr L, Campbell PGC. Metals (Fe, Mn, Zn) in the root plaque of submerged aquatic plants collected *in situ*: Relations with metal concentrations in the adjacent sediments and in the root tissue[J]. *Biogeochemistry*, 1996, 33(1): 45–76
- [68] Doyle MO, Otte ML. Organism-induced accumulation of iron, zinc and arsenic in wetland soils[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 96(1): 1–11
- [69] Brix H. Macrophyte-mediated oxygen transfer in wetlands: Transport mechanisms and rates[A] // Moshiri GA. *Constructed Wetland for Water Quality Improvement*[M]. C. Boca Raton., FL: RC Press, 1993
- [70] Mcnaughton SJ, Folsom TC, Lee T, Park F, Price C, Roeder D, Schmitz J, Stockwell C. Heavy metal tolerance in *Typha latifolia* without the evolution of tolerant races[J]. *Ecology*, 1974, 55(5): 1 163–1 165
- [71] Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, Willis AJ. Copper tolerance, uptake and accumulation by *Phragmites australis*[J]. *Chemosphere*, 2003, 50(6): 795–800
- [72] McCabe OM, Otte ML. The wetland grass *Glyceria fluitans* for revegetation of mine tailings[J]. *Wetlands*, 2000, 20(3): 548–559
- [73] Matthews DJ, Moran BM, Otte ML. Screening the wetland plant species *Alisma plantago-aquatica*, *Carex rostrata* and *Phalaris arundinacea* for innate tolerance to zinc and comparison with *Eriophorum angustifolium* and *Festuca rubra* Merlin[J]. *Environmental Pollution*, 2005, 134(2): 343–351
- [74] Deng H, Ye ZH, Wong MH. Lead, zinc and iron (Fe<sup>2+</sup>) tolerances in wetland plants and relation to root anatomy and spatial pattern of ROL[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(2/3): 353–362
- [75] Macfarlane AGR, Burchett MD. Cellular distribution of copper, lead and zinc in the grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh[J]. *Aquatic Botany*, 2000, 68(1): 45–59
- [76] Vesik PA, Nockold CE, Allaway WG. Metal localization in water hyacinth roots from an urban wetland[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(2): 149–159
- [77] 高可辉, 葛滢, 张春华. 缺硫对镉胁迫下水稻幼苗非蛋白巯基物质含量和谷胱甘肽转移酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(7): 1 796–1 802
- [78] Fediuc E, Erdei L. Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity and protective mechanisms induced in *Phragmites australis* and *Typha latifolia*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159(3): 265–271
- [79] 周守标, 王春景, 杨海军, 毕德, 李金花, 王影. 菰和菖蒲对重金属的胁迫反应及其富集能力[J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 281–287
- [80] Greipsson S. Effects of iron plaque on roots of rice on growth and metal concentration of seeds and plant tissues when cultivated in excess copper[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1994, 25(15/16): 2 761–2 769
- [81] Bostick BC, Hansel CM, La Force MJ, Fendorf S. Seasonal fluctuations in zinc speciation within a contaminated wetland[J]. *Environmental Science and Technology*, 2001, 35(19): 3 823–3 829
- [82] Hansel CM, Force MJ, Fendorf S, Sutton S. Spatial and temporal association of As and Fe species on aquatic plant roots[J]. *Environment, Science and Technology*, 2002, 36(9): 1 988–1 994
- [83] Wang MY, Chen AK, Wong MH, Qiu RL, Cheng H, Ye ZH. Cadmium accumulation in and tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) varieties with different rates of radial oxygen loss[J]. *Environmental Pollution*, 2011, 159(6): 1 730–1 736
- [84] Wu C, Ye ZH, Shu WS, Zhu YG, Wong MH. Arsenic accumulation and speciation in rice are affected by root aeration and variation of genotypes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2 889–2 898
- [85] Mendellshn A, Kleiss BA, Wakeley JS. Factors controlling the formation of oxidized root channels—a review[J]. *Wetlands*, 1995, 15(1): 37–46
- [86] Pi N, Tam NFY, Wong MH. Effects of wastewater discharge on formation of Fe plaque on root surface and radial oxygen loss of mangrove roots[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158(2): 381–387

- [87] Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, Willis AJ. Zinc, lead and cadmium accumulation and tolerance in *Typha latifolia* as affected by iron plaque on the root surface[J]. Aquatic Botany, 1998, 61(1): 55–67
- [88] Ye ZH, Whiting SN, Lin ZQ, Lytle CM, Qian JH, Terry N. Removal and distribution of iron, manganese, cobalt and nickel within a Pennsylvania constructed wetland treating coal combustion by-product leachate[J]. Journal of Environmental Quality, 2001, 30(4): 1 464–1 473
- [89] Hu ZY, Zhu YG, Li M, Zhang LG, Cao ZH, Smith FA. Sulfur (S)-induced enhancement of iron plaque formation in the rhizosphere reduces arsenic accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. Environmental Pollution, 2007, 147(2): 387–393
- [90] Liu JG, Leng XM, Wang MX, Zhu ZQ, Dai QH. Iron plaque formation on roots of different rice cultivars and the relation with lead uptake[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2011, 74(5): 1 304–1 309
- [91] Fan JL, Hu ZY, Ziadi N, Xia X, Wu CHY. Excessive sulfur supply reduces cadmium accumulation in brown rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Environmental Pollution, 2010, 158(2): 409–415
- [92] Ederli L, Reale L, Ferranti F, Pasqualini S. Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots[J]. Physiologia Plantarum, 2004, 121(1): 66–74
- [93] Cheng H, Liu Y, Tam NFY, Wang X, Li SY, Chen GZ, Ye ZH. The role of radial oxygen loss and root anatomy on zinc uptake and tolerance in mangrove seedlings[J]. Environmental Pollution, 2010, 158(5): 1 189–1 196
- [94] Cheng H, Tam NFY, Wang YS, Li SY, Chen GZ, Ye ZH. Effects of copper on growth, radial oxygen loss and root permeability of seedlings of the mangroves *Bruguiera gymnorhiza* and *Rhizophora stylosa*[J]. Plant and Soil, 2012, 359(1/2): 255–266
- [95] Yang JX, Ma ZL, Ye ZH, Guo XY, Qiu RL. Heavy metal (Pb, Zn) uptake and chemical changes in rhizosphere soils of four wetland plants with different ROL[J]. Journal of Environmental Sciences, 2010, 22(5): 696–702
- [96] Yang JX, Tam NFY, Ye ZH. Root porosity, radial oxygen loss and iron plaque on roots of wetland plants in relation to zinc tolerance and accumulation[J]. Plant and Soil, 2014, 374: 815–828

## Effects of Aerenchyma and Radial Oxygen Loss of Wetland Plants on Their Heavy Metal Uptake and Tolerance: A Review

YANG Jun-xing<sup>1</sup>, REN Hong-yan<sup>1</sup>, GUO Qing-jun<sup>1</sup>, MARC Peters<sup>1</sup>, WAN Xiao-ming<sup>1</sup>, XU Rui-xiang<sup>1</sup>, ZHU Guang-xu<sup>1</sup>, ZHANG Han-zhi<sup>1</sup>, WEI Rong-fei<sup>1</sup>, YE Zhi-hong<sup>2\*</sup>

(1 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2 State Key Laboratory for Bio-control and Guangdong Key Laboratory of Plant Resources, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510006, China)

**Abstract:** Wetland plants have a series of physiological and anatomical characteristics to adapt flooding conditions (or environments), e.g., aerenchyma in shoot and root and radial oxygen loss (ROL) from root can make their rhizospheric micro-environments under oxidation condition. Recently, the roles of root aerenchyma and ROL of wetland plants in their heavy metal uptake and tolerance have aroused great concern and a number of relevant researches have been conducted. This paper reviewed the research progress and some issues relating to characteristics of aerenchyma and ROL, the effects of aerenchyma and ROL on heavy metal uptake and tolerance, and the rhizospheric micro-environments of wetland plants. Finally, this paper also discussed the trends of future researches on aerenchyma, ROL, heavy metal uptake and tolerance of wetland plants. It suggested that in order to prove further the role of aerenchyma and ROL of wetland plant to heavy metal tolerance, the research on the environmentally chemical behaviors of heavy metals in rhizosphere of wetland plants should be emphasized, and more attention should be paid to the development and application of advanced research methods and tools.

**Key words:** Wetland plants, Soil, Aerenchyma, Radial oxygen loss (ROL), Heavy metal, Tolerance