

干湿交替对作物根际特征及铁膜形成的影响研究进展^①

于晓莉, 傅友强, 甘海华, 沈 宏*

(华南农业大学农学院, 广州 510642)

摘要: 铁膜普遍存在于水生植物的根系表面, 根际周围 Fe^{2+} 的浓度和根系氧化力决定了根表铁膜的数量。干湿交替是农业生产中常用的灌溉技术。在干湿交替过程中, 水分和氧气含量的变化导致根际土壤发生一系列物理、化学和生物学变化, 从而对根表铁膜的形成产生影响。本文综述了干湿交替过程对根际特征变化的影响, 分析了根表铁膜的形成条件、化学组成与空间结构和根表铁膜的形成过程, 并在此基础上探讨了干湿交替对铁膜形成的影响以及干湿交替诱导铁膜形成的可能机制。最后对干湿交替诱导铁膜形成的研究方法与应用前景进行了展望。

关键词: 干湿交替; 铁膜; 根际特征

中图分类号: S153; Q948.8

铁是岩石圈的主要元素之一, E. Gris 在 1843 年提出了铁对植物生长的必要性^[1], 这比其他微量元素如锰、锌提前了 50 年^[2]。尽管土壤中铁很丰富, 但是土壤水分状况的不同会导致铁的存在形态和溶解度发生变化。

在干旱、半干旱地区的石灰性土壤上, 铁基本上都是以 Fe^{3+} 的形态存在, 溶解度低, 土壤中可溶性铁的总量不足 10^{-10} mol/L, 而植物所需的铁约为 10^{-8} mol/L, 因此铁的低溶解度使植物容易出现缺铁症状^[3]。为了防止出现这种现象, 植物建立了两种从低溶解度土壤中吸收铁的机制。机制一是双子叶植物和非禾本科单子叶植物通过向根际释放质子或螯合剂, 加强铁的还原和吸收, 提高铁的溶解度; 机制二是禾本科植物通过分泌麦根酸类物质, 与 Fe^{3+} 形成复合物后被直接吸收^[1, 4]。

而在淹水环境下, 土壤中的氧气含量和氧化还原电位较低, Fe^{2+} 含量较高, 易造成毒害, 除此之外, 还会产生大量还原性植物毒素, 例如 Mn^{2+} 、 H_2S 和 CH_4 , 在一定程度上影响植物的正常生长^[5]。植物为了适应这种环境, 在根系氧化力的作用下, Fe^{2+} 连续氧化, 在其根表形成一层铁氧化物胶膜, 简称铁膜。此种铁膜不仅可以减缓还原性物质对植物的毒害, 作为屏障阻隔对重金属或其他有毒元素的吸收, 还可以作为储存库在植物养分缺乏时提供养分。

根际充足的 Fe^{2+} 和根系氧化力是影响铁膜形成的两个主要因素。干湿交替作为一种节水灌溉技术, 在影响根际特征的同时, 影响了铁膜形成。在干湿交替过程中, 排水灌水交替进行, 干旱排水时, 氧气含量增加, Eh 上升, 土壤处于氧化状态, 灌水期间, 氧气含量减少, Eh 下降, 处于还原状态, 此种循环导致根际土壤发生物理、化学和生物学的变化, 影响植物根系氧化力及基因表达, 进而影响根表铁膜的形成。

水资源在农业生产中占有至关重要的地位, 在我国, 农业用水占我国总用水量的 60% 以上^[6]。然而, 随着人口的增长、城镇和工业的发展, 以及人民生活水平的提高, 水资源短缺日益严重, 这对农业生产中节水灌溉技术的发展提出了更高的要求。干湿交替是农田管理中一种常见的节水灌溉技术, 能够有效节约水资源。与持续灌溉相比, 干湿交替不仅可以节约 42.8% ~ 53.7% 的水, 而且可以提高产量^[7-8]。本文通过综述干湿交替对植物根际特征变化的影响, 分析其对铁膜形成的影响, 探讨了干湿交替诱导根表铁膜形成的可能机理, 并根据根表铁膜特殊的物理屏障和养分库的功能, 提出通过干湿交替调控铁膜的形成, 阻隔重金属和有机污染物通过根系进入作物可食用部分, 对作物的安全生产具有重要意义。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31372125, 31071847)和广州市科技计划项目(2014J4100240)资助。

* 通讯作者(hshen@scau.edu.cn)

作者简介: 于晓莉(1992—), 女, 山东临沂人, 硕士研究生, 主要从事植物营养学研究。E-mail: yuxiaoli92@163.com

1 干湿交替对根际特征变化的影响

1.1 干湿交替对根际土壤理化性质的影响

在干湿交替过程中,土壤的氧气和水分状况发生变化,进而对根际土壤的物理化学性质产生一定影响,如土壤团聚体、土壤体积质量、土壤呼吸强度和土壤有机质等。干湿交替可以改变土壤的化学组成,Pires 等^[9-10]通过计算机断层扫描观察干湿交替对 3 种土壤化学组成的影响,发现经过 9 次干湿交替,3 种土壤中的 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 含量均明显升高。Ma 等^[11]发现干湿交替会降低土壤团聚体稳定性和抗张强度,而且随着干湿交替次数的增加,粗颗粒的数量逐渐降低。有研究表明,干燥土壤经过重新湿润后使土壤团聚体发生裂解,破坏了土壤稳定性,原因是干燥土壤在快速灌水后,存在于土壤孔隙中的空气被压缩,由此产生的巨大压力造成土壤颗粒的分散,引起团聚体的裂解,其裂解程度取决于土壤孔隙中空气的体积和湿润速度^[12-13]。土壤的胀缩性和土壤容积同样受到干湿交替的影响。排水时,土壤收缩,容积变小,土块较疏松的地方容易出现裂隙;灌水时,土壤膨胀,容积变大,排水时产生的裂隙可能闭合^[14-15]。尧水红^[16]通过室内模拟试验研究表明,经过 120 天干湿交替处理后,土壤体积、土壤总孔隙度、土壤机械稳定性、土壤近饱和含水量和土壤持水能力都受到不同程度的影响,培养过程中土壤体积和总孔隙度都是呈现先略有增加后降低然后逐渐趋于稳定的趋势,而土壤机械稳定性随着干湿交替次数的增加不断加强。

1958 年, Birch^[17]第一次提出干湿交替可以增加土壤矿质营养的有效性,之后的研究也得到了相同的结果,干湿交替可以加速土壤有机质的分解,提高土壤的矿化作用,而且随着干湿交替循环次数的增加,矿化作用不断增强^[13, 18]。然而,干湿交替提高矿质营养有效性的原因仍存在争议。一方面,有学者认为土壤呼吸作用的增强提高了土壤有机质的矿化作用。研究发现,干湿交替后,土壤的呼吸速率会在 3 h 时达到峰值,并在一定时间内保持稳定的呼吸强度^[19]。当干燥土壤再次湿润时,土壤中的有机质含量增高,呼吸作用的加强提高了矿质营养的有效性。另一方面,也有学者认为矿化作用的增强主要与土壤团聚体的稳定性有关^[20]。干湿交替过程引起土壤胶体的收缩和膨胀,使大团聚体裂解。当干燥土壤再湿润时,土壤快速吸水,土壤孔隙中的空气不能及时排出,土壤孔隙内外产生压力差,导致土壤团聚体膨胀裂解^[13]。土壤团聚体的裂解使部分有机质因团聚体的分散而

暴露,本来不能分解的有机质变得可被微生物利用。

1.2 干湿交替对根际微生物的影响

土壤理化性质与微生物活性有着密切的联系,彼此互相影响。有研究表明,土壤的类型和理化性质是微生物活性和群落结构的主要影响因素^[21-22]。干湿交替过程中土壤水分和氧气的变化影响着土壤水势、pH、氧化还原电位、化学组成等理化性质的变化,干湿交替可以通过影响土壤的理化性质影响根际微生物的活性和群落结构。

土壤在排水干燥过程中,水势降低,土壤微生物能够自动调节渗透压,在细胞内产生高浓度的溶质防止细胞脱水,如氨基酸、多元醇等。而土壤微生物为半透膜结构,细胞外水势的快速降低会导致细胞破裂死亡,因此,微生物活性随土壤含水量降低而降低^[23-24]。土壤的水分状况变化又会直接影响土壤的氧气含量,改变土壤的氧化还原状态,进而影响微生物活性及其群落结构。土壤干旱排水时,微生物数量下降,以好氧型微生物为主;当土壤复水湿润后,微生物数量迅速增加,此时微生物主要是厌氧型微生物。Denef 等^[13]及 Fierer 和 Schimel^[25]认为干湿交替使部分土壤微生物细胞膨胀裂解,导致细胞溶质向外运输,释放出有机碳和内渗透调节物质等,这些物质可以被剩余微生物利用,刺激它们的生长。

经过多次干湿交替,土壤微生物结构发生变化。Gordon 等^[26]发现,经过 4 次干湿交替循环,真菌的生物量呈现增加的趋势,在干旱条件下,真菌的丰富度明显高于细菌,这说明真菌的耐受力强于细菌,更容易适应低水势和干旱的土壤条件。这与富宏霖等^[27]的研究结果相同,随着土壤水分含量的减少,土壤真菌的数量增加,细菌数量减少。也有研究表明低水势会降低细菌生物量,而对真菌生物量没有影响,原因是在干湿交替过程中来源于真菌的麦角固醇的含量并没有发生变化^[20]。Williams^[28]的研究指出,在干湿交替过程中,真菌活动减少。这可能是因为细菌与土壤团聚体结合而受到保护,真菌位于土壤团聚体表面,易受水分状况变化的影响,因此,随着干湿交替次数的增加,细菌逐渐成为优势种群^[29]。

2 干湿交替对铁膜形成的影响

2.1 铁膜概述

水生植物为了适应淹水环境,在自然选择的过程中,根系和地上部逐渐形成发达的通气组织^[30]。在淹水条件下,通气组织将氧气由地上部运输到根系,保证植物的正常生长和根系的呼吸作用,多余的氧从根中渗出,与 Fe^{2+} 结合,将其氧化为 Fe^{3+} 并形成

氧化物或氢氧化物，沉降在根系表面，形成根表铁氧化物胶膜，简称铁膜^[31-34](图 1)。自 1961 年以来，越来越多的学者开始关注根表铁膜的形成，并在多种植物的根表发现了铁膜的存在(表 1)。

植物根表铁膜呈红棕色，主要由结晶态和无定形态铁氧化物或氢氧化物组成^[58-59]。植物种类、土壤环境等都会影响根表铁膜的结构和化学组成。Bacha 和 Hossner^[38]发现铁膜的组成主要为纤铁矿，而 Wang 和 John^[60]则认为 FeCO_3 是根表铁膜的主要形态。随着技术的发展，对根表铁膜成分的研究逐渐深入，通过 XANES 观察发现，藨草根表铁膜主要由 63% 的水铁矿、32% 的针铁矿以及少部分的菱铁矿组成，香蒲根表铁膜由 49% 的水铁矿、18% 针铁矿、28% 的纤铁矿和 5% 的菱铁矿组成^[54]。此外，大量研究发现，铁膜中还含有多种金属或非金属物质，如：Al、As、Ca、P、Pb、Si、Zn 等。铁膜在根表的分布是不均匀的，主要在距离根尖 1 cm 的部位形成，距离根尖越远，铁膜的颜色越深，根毛区和伸长区是铁膜形成较多的部位^[31, 61]。Chen 等^[35]发现，在新根的根尖和二级侧根等养分吸收的关键部位并没有铁膜的形成，因此推测铁膜的存在可能不

会影响根系对养分的吸收。通过电镜进一步观察发现，铁膜主要沉积在根毛、表皮和外皮层^[58]。铁膜不仅可以沉积在根表的表皮细胞，沿细胞壁形成光滑中空铁多面体，也可以沿外部细胞的切向壁向里凹陷，与土壤颗粒结合，形成铁细胞^[35, 58](图 1)。

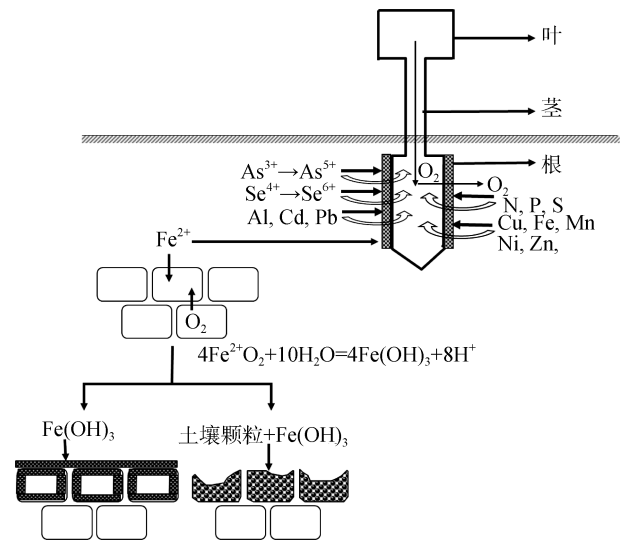


图 1 植物根表铁膜的形成(参考 Chen 等^[35]文献进行修改)
Fig. 1 The formation process of iron plaque

表 1 已发现根表覆有铁膜的植物
Table 1 Plant species with iron plaque formed on their roots

发现时间	植物种类	发现时间	植物种类
1961 年 ^[36]	燕麦 <i>Avena sativa</i>	1989 年 ^[47]	苔草 <i>Carex rostrata</i>
1961 年 ^[36]	雀麦 <i>Bromus japonicus</i>	1989 年 ^[48]	酸模 <i>Rumex acetosa</i>
1961 年 ^[36]	梯牧草 <i>Phleum pratense</i>	1990 年 ^[49]	大红树 <i>Rhizophora mangle</i>
1967 年 ^[37]	沼原草 <i>Molinia cearulea</i>	1991 年 ^[50]	紫苑 <i>Aster tripolium</i>
1967 年 ^[37]	眼子菜 <i>Potamogeton pectinatus</i>	1993 年 ^[51]	秋茄树 <i>Kandelia candel</i>
1970 年 ^[38]	欧石楠 <i>Erica cinerea</i>	1993 年 ^[52]	美洲苦草 <i>Vallisneria americana</i>
1977 年 ^[39]	水稻 <i>Oryza sativa</i>	1999 年 ^[53]	灯心草 <i>Juncus bulbosus</i>
1982 年 ^[40]	大米草 <i>Spartina alterniflora</i>	2001 年 ^[54]	藨草 <i>Phalaris arundinacea</i>
1982 年 ^[41]	半边莲 <i>Lobelia chinensis</i>	2003 年 ^[55]	菹草 <i>Potamogeton crispus</i>
1984 年 ^[42]	菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	2009 年 ^[56]	美人蕉 <i>Canna indica</i>
1985 年 ^[43]	剪股颖 <i>Agrostis gigantea</i>	2009 年 ^[56]	黄菖蒲 <i>Iris pseudacorus</i> L.
1986 年 ^[44]	云杉 <i>Picea asperata</i>	2009 年 ^[56]	水葱 <i>Scirpus tabernaemontani</i> Gmel
1986 年 ^[44]	松树 <i>Pinus resinosa</i>	2009 年 ^[56]	茭白 <i>Zizania cedu Ciflora</i> Turez
1987 年 ^[45]	香蒲 <i>Typhala tifolia</i>	2009 年 ^[57]	海草 <i>Cymodocea serrulata</i>
1988 年 ^[46]	芦苇 <i>Phragmites australis</i>		

2.2 根表铁膜形成的影响因素

根据目前国内外对铁膜的研究可以看出，根表铁膜是在多种因素的综合作用下形成的，特别是在土壤环境中，多种因素交互作用，相互影响，共同调控根表铁膜的形成。总的来说，影响铁膜形成的因素主要分为生物因素和非生物因素^[62]。非生物因素包括根

际周围的铁含量、氧气含量以及土壤或生长介质的物理化学性质，如土壤结构、有机质、pH、Eh、土壤肥力等^[62-63]。生物因素包括植物品种、根系氧化力、通气组织、根系孔隙度、根系泌氧能力以及根际微生物等。干湿交替作为一种特殊的水分管理模式，不仅能够改变影响铁膜形成的非生物因素，也能改变根系

氧化力,是影响根表铁膜形成的重要因素。

干湿交替是土壤淹水排水交替进行的过程,其氧化还原状态也在不断变化着。当土壤淹水时,氧气含量减少,处于还原状态,排水时则处于氧化状态。土壤淹水时的氧化还原电位在 0~200 mV 之间,而当土壤中的氧化还原电位在 120 mV 左右时,三价铁氧化物会被大量还原为 Fe^{2+} ,因此淹水土壤中含有丰富的 Fe^{2+} ,有利于铁膜的形成^[64]。Xu 和 Yu^[59]通过 N_2 冲洗的方式隔绝空气与营养液之间的气体交换,降低了氧化还原电位,诱导更多铁膜的形成,平均增幅为 31%,这说明了根表铁膜的形成与氧化还原电位呈负相关。Mendelsohn 等^[62]也发现低氧化还原电位可以促进水生植物根表铁膜的形成,这可能与低氧化还原电位时,根际周围有较多 Fe^{2+} 有关。植物根系局部氧化环境的形成包括两部分,一部分是植物自身分泌的氧,除了通过通气组织从地上部分输送下来氧气,植物根系分泌的一些氧化性物质,包括过氧化物酶类和过氧化氢酶,也可以将一些有机酸分解并释放出氧气,如根际中的乙醛酸、草酸和甲酸均可在酶的作用下分解,产生 CO_2 和过氧化氢,进而释放出氧气^[65];另一部分是土壤环境中的氧气。在干湿交替过程中,土壤在排水的过程中增加了根际周围氧气含量。排水时进入土壤的氧气和内源性氧化物将 Fe^{2+} 氧化为 Fe^{3+} 沉积在根系表面,进而促进根表铁膜的形成。然而,过多铁膜的形成又会阻止氧气的释放,成为根系泌氧的屏障,降低根际的氧气含量^[66-67]。所以我们猜测,植物根系本身可能存在一种根据铁膜厚度调节根系泌氧的机制,保持铁膜数量与根际氧气含量之间的平衡。

干湿交替过程通过土壤溶液中离子之间的相互作用改变了根际环境中养分离子,如铁、锰的存在形态,进一步影响了根表铁膜的形成和数量。苏玲^[68]发现土壤中氧化铁的形态在干湿交替过程中会发生变化,淹水后,土壤中结晶态氧化铁含量明显减少,同时无定形氧化铁含量大幅度提高,二者呈极显著的负相关;落干后,结晶态氧化铁含量增加,而无定形氧化铁含量减少,而且每次无定形氧化铁的增加量与结晶态氧化铁的减少量大致相当。已有研究发现结晶态铁和无定形铁与铁膜的形成密切相关,干湿交替可能通过改变根际铁的含量和形态,从而影响铁膜的形成^[58]。生长介质中的其他元素也会对铁膜的形成产生影响,如磷和硫。干湿交替降低磷的有效性,低磷铁比可以诱导铁膜的形成^[69-70]。土壤淹水后对磷的吸附能力增强,一方面是由于在淹水还原条件下土壤氧化铁等活化,形成大量无定形的铁氧化物及水化氧

化物,增加了土壤对磷的吸附位点;另一方面,淹水后土壤本身 Eh 下降也有利于土壤氧化铁对磷的吸附^[68]。在土壤中施硫肥可以促进水稻根表铁膜的形成,说明硫的存在有利于铁膜形成^[71]。但它们促进铁膜形成的具体机制还不清楚。

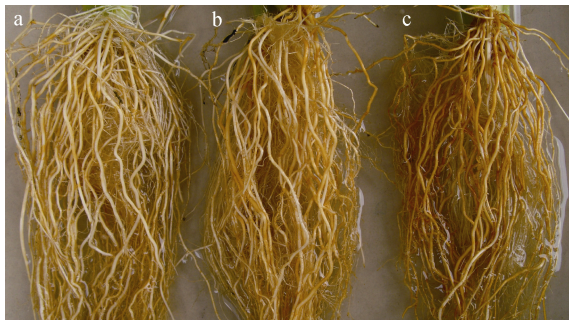
植物根系氧化力是影响铁膜形成的重要因素之一,干湿交替可能通过影响根系氧化力,进而影响铁膜的形成。干湿交替植物根系在淹水时产生氧化胁迫,体内产生过多的活性氧,诱导根系中主要抗氧化酶活性提高,如超氧化物歧化酶、过氧化物酶等,提高根系氧化力^[72]。研究发现,水稻长期处于淹水条件下会导致根系早衰,影响根系数量和根系质量,进而影响产量的形成^[73]。而经过干湿交替的水稻可以利用“超补偿效应”改善水稻的根系形态和活性,提高根系氧化力^[74]。有研究发现,旱后复水有利于新根的形成^[75]。这是因为长期的淹水条件会导致土壤氧气缺乏和根内有氧呼吸下降,适时干湿交替有利于及时补充土壤毛细管孔隙的氧气,增强根系活力。因此,干湿交替通过促进土壤孔隙的气体交换、改善土壤的通气状况,增强了植物的根系活力,进而促进根表铁膜的形成。

前面提到过,干湿交替会影响根际微生物的活性和群落结构,一定程度上提高微生物活性。而植物根系周围多种多样的微生物会影响铁膜的形成,特别是与铁的氧化还原有关的铁氧化细菌和铁还原细菌^[2]。Neubauer 等^[76]通过研究铁氧化细菌对灯心草根际铁的氧化速率和铁膜形成的影响发现,铁氧化细菌可以提高根际铁的氧化速率,影响铁膜的形成。在芦苇的根际周围也发现了促进铁膜形成的铁氧化细菌,Guo 和 Cutright^[77]的实验发现柠檬酸会抑制铁氧化细菌的生长,随着铁氧化细菌数量的降低,铁膜的数量也随之减少。以上研究说明,根际是铁氧化细菌生长的理想环境,它可以利用根系释放的氧气,调节铁的氧化和铁膜的形成^[78]。除了根际土壤,在根表铁膜中也发现了微生物的存在。Trolldenier^[79]在水稻根表铁膜中发现了细菌,但并不知道这种细菌是铁氧化细菌。Emerson 和 Southam^[80]在 4 种不同品种的水生植物根系中都发现了铁氧化细菌的存在,每克鲜根中铁氧化细菌的数量可达 10^5 ,在酸性条件下,嗜酸性铁氧化细菌-氧化亚铁硫杆菌能够提高铁的氧化力,进而促进铁膜的形成。这些研究进一步证明了在根表铁膜的形成过程中,微生物起到了一定的作用。

2.3 根表铁膜形成的可能机制

干湿交替是作物高产栽培中常用的灌溉技术,在干湿交替过程中,根际土壤发生一系列物理、化学和

生物学的变化,改变了根际周围的氧气、水分状况以及养分离子的形态和有效性,如铁、锰、磷等。我们通过研究水稻根表铁膜,发现干湿交替能够促进根表铁膜的形成,随着干湿交替次数的增加,形成的铁膜数量增多(图 2),这说明干湿交替可以诱导根表铁膜的形成。干湿交替改变了土壤的铁形态、水分状况和氧化还原状态,而铁膜形成的机理主要从植株对铁的吸收转运和根系氧化力两个方面进行探讨,所以我们猜测,干湿交替可能通过影响与这两个过程相关的基因表达诱导铁膜的形成。



(a: 长期淹水; b: 干湿交替 3 次; c: 干湿交替 5 次)

图 2 干湿交替对水稻根表铁膜形成的影响

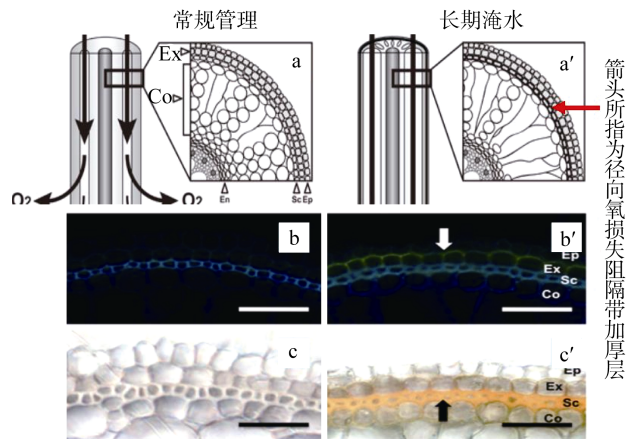
Fig. 2 Impacts of drying-wetting cycles on formation of iron plaque on root surface of rice seedlings

铁的吸收主要包括两个机制:机制 是双子叶植物和非禾本科植物吸收铁的主要机制,在缺铁时,植物根系会在基因水平作出响应,将根际土壤中的 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} 供植物吸收^[81-82];机制 植物主要包括禾本科植物如玉米、水稻、大麦、小麦等^[83]。研究发现,铁膜形成所需的铁主要是 Fe^{2+} ,因此猜测铁膜的形成主要与机制 有关。关于机制 在基因水平上已经进行了大量研究,主要包括 $Fe()$ 还原酶基因和 $Fe()$ 转运子。第一个 $Fe()$ 还原酶基因 *AtFRO2* 是从拟南芥中分离出的,铁缺乏可以诱导它的表达,由于它定位在植物的根表,能够将 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} 供植物吸收,很有可能与铁膜的形成有关^[84-85]。 $Fe()$ 转运子同样定位于表皮细胞,将产生的 Fe^{2+} 通过细胞质膜转运至细胞内^[86-87],所以我们推测,定位于表皮层的 $Fe()$ 转运子 IRT、NRAMP 以及其他转运子可能通过调控铁的转运速率参与铁膜的形成。

铁营养的改变也会影响根系基因的表达,造成多种基因的上调或下调^[88]。干湿交替条件下,根际土壤的铁形态发生改变,促进了 Fe^{2+} 与 Fe^{3+} 之间的循环,在保障铁呼吸持续进行的同时改变了铁的营养状况^[89]。铁缺乏时,水稻根系中的 *TOM1* 和大麦中的 *HvTOM1* 基因高度表达,促进铁的吸收,在植物中超表达这两个基因可以显著提高植物耐铁胁迫的能

力^[90]。铁离子运输基因 *FRD3* 和 *FRDL* 同样也会响应铁缺乏^[91-93]。在拟南芥中,*FRD3* 基因参与铁平衡的调节,其突变体会降低根系铁还原酶活力,降低根际 Fe^{2+} 的含量^[91]。缺氧处理时,水稻 *OsFRDL1* 基因表达量上升,与野生型相比,*Osfrdl1* 突变体 POD 活性下降,根表形成的铁膜较少,说明 *OsFRDL1* 基因可以提高根系氧化力,可能参与了氧缺乏条件下铁膜的形成过程^[94]。上述基因对土壤中铁的变化具有明确响应,干湿交替通过改变根际土壤的铁形态可能会影响这些基因的表达,然而这些基因是否参与铁膜的形成还有待进一步研究。

土壤水分状态的改变会影响植物体内多种基因的表达。水稻为了适应淹水环境,形成通气组织将 O_2 从地上部运输到根系,同时形成径向氧损失的阻隔带^[95],如图 3。然而,干湿交替打破了水稻长期淹水或落干的环境,可能在一定程度上影响水稻根系径向氧损失阻隔带的形成,进而影响胼胝质和木质素的累积及与其合成相关的基因表达,但目前并不清楚这些基因是否与铁膜的形成有关。



(a'中加厚的阻隔带主要由胼胝质(b-b'中箭头所指)和木质素(c-c'中箭头所指)组成,该图片引自 Nishiuchi 等^[95])

图 3 淹水胁迫诱导水稻根系基部径向氧损失阻隔带的形成
Fig. 3 Submergence stress induced the formation of radial oxygen loss barrier zone on rice root

干旱胁迫时,对水稻叶片进行全基因组分析,差异性表达基因共有 1 034 个,其中上调基因 892 个,下调基因 242 个,主要包括 *OsABA8ox*、*SUB1*、*SNAC1*、*NAC6*、*NAC10* 等^[96]。据报道,植物激素乙烯、脱落酸和赤霉素在响应土壤水分变化的过程中起着重要作用。研究发现,水稻中的乙烯响应基因 *SUB1* 参与了耐淹水胁迫^[97-98]。出现淹水胁迫时,*SUB1* 可以延缓叶片衰老,保持细胞内碳水化合物含量的稳定^[97]。在淹水胁迫得到减缓后,*SUB1A* 可以调控随之产生的氧化胁迫,增加活性氧清除酶的表达丰度,提高酶

活性,使其对氧化胁迫的耐受性增强^[99]。由于土壤淹水能明显提高土壤中 Fe^{2+} 的含量,旱后复水的水稻 *SUB1A* 基因能提高抗氧化酶表达丰度,进而提高酶活性,可以推测 *SUB1A* 在水稻根表铁膜形成过程中有一定功能。

在干旱胁迫时,植物会产生更多的脱落酸,它与植物体内干旱胁迫信号转导密切相关,其主要功能是调节植株体内水平衡和渗透压,在干旱胁迫时使气孔关闭,诱导相关基因—ABA8ox 家族的表达^[100]。在水稻中,ABA8ox 家族主要包括 *OsABA8ox1*, *OsABA8ox2* 和 *OsABA8ox3*。淹水胁迫时,*OsABA8ox1* 基因的表达导致脱落酸水平迅速下降^[101]。*OsABA8ox3* 基因在干旱复水后高度表达,调控脱落酸的合成和分解。干旱胁迫时 *OsABA8ox3* 基因的表达提高了超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性,降低脂质过氧化物丙二醛的含量,使水稻具有更高的抗氧化能力^[102]。NAC 是一个特殊的转录因子家族,在植物的生长发育和逆境应答调控中发挥重要作用。*SNAC1*、*NAC6*、*NAC10* 同属于 NAC 家族,在干旱胁迫时,它们可以调控气孔关闭,减少叶片的水分损失^[103]。这些基因与根际水分状况有关,因此可以推测干湿交替可能影响这些基因的表达,而它们又会影响氧化还原相关酶的活性,在诱导铁膜的形成过程中可能有一定作用,但其具体过程还需要进一步研究。

3 展望

近年来,随着节水农业的发展,干湿交替作为一种有效的节水灌溉方式,在调节养分吸收、提高抗逆性等方面扮演着重要角色,因而引起了越来越多的关注,一些学者探讨了干湿交替对根际特征的变化,并取得了一系列进展。我们发现,干湿交替可以诱导根表铁膜的形成,而铁膜在养分吸收和阻隔重金属上的重要作用决定了它具有良好的应用前景,对其研究也越来越深入。但仍有一些问题有待进一步探究,主要包括以下几个方面:

1) 铁膜形成的具体机制还不清楚,根据前人对铁吸收运输的相关基因以及淹水和干旱胁迫下相关基因的研究,利用分子生物学和生物信息学研究方法,寻找与干湿交替有关的差异表达基因,探讨干湿交替诱导根表铁膜形成的分子生理机制。

2) 干湿交替技术是除了施肥之外一项重要的农艺措施,在节水的同时可以提高作物品质,提高作物的抗病性和抗逆性,然而对于不同作物,其最适合的干湿交替程度和频率,以及最适合干湿交替的时期还

有待进一步探究。

3) 应用干湿交替技术,通过改变干湿交替的频率和强度调控铁膜的形成,并根据铁膜对养分的吸收和重金属的阻隔作用提高作物品质,降低作物可食用部分的重金属含量,为作物的安全生产提供新的方法与技术。

参考文献:

- [1] Ma J F, Ling H Q. Iron for plants and humans[J]. *Plant and Soil*, 2009, 325(1/2): 1–3
- [2] Weber K A, Achenbach L A, Coates J D. Microorganisms pumping iron: Anaerobic microbial iron oxidation and reduction[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(10): 752–764
- [3] 曹慧, 韩振海, 许雪峰, 等. 高等植物的铁营养. *植物生理学通讯*[J], 2002, 38(2): 180–186
- [4] Ma J F. Plant root responses to three abundant soil minerals: Silicon, aluminum and iron[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005, 24(4): 267–281
- [5] Cronk J K, Fennessy M S. *Wetland plants: Biology and ecology*[M]. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2001
- [6] Piao S L, Ciais P, Huang Y, et al. The impacts of climate change on water resources and agriculture in China[J]. *Nature*, 2010, 467(7311): 43–51
- [7] Lampayan R M, Samoy-Pascual K C, Sibayan E B, et al. Effects of alternate wetting and drying (AWD) threshold level and plant seedling age on crop performance, water input, and water productivity of transplanted rice in Central Luzon, Philippines[J]. *Paddy and Water Environment*, 2014, 13(3): 1–13
- [8] Dodd I C, Puertolas J, Huber K, et al. The importance of soil drying and re-wetting in crop phytohormonal and nutritional responses to deficit irrigation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, doi: eru532
- [9] Pires L F, Villanueva F C, Dias N M, et al. Chemical migration during soil water retention curve evaluation[J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2011, 83(3): 1 097–1 108
- [10] Pires L F, Prandel L V, Saab S C. The effect of wetting and drying cycles on soil chemical composition and their impact on bulk density evaluation: An analysis by using XCOM data and gamma-ray computed tomography[J]. *Geoderma*, 2014, 213: 512–520
- [11] Ma R M, Cai C F, Li Z X, et al. Evaluation of soil aggregate microstructure and stability under wetting and drying cycles in two Ultisols using synchrotron-based X-ray micro-computed tomography[J]. *Soil and Tillage Research*, 2015, 149: 1–11
- [12] 王健, 马璠, 张鹏辉, 等. 干湿交替对黄土崩解速度的影响[J]. *土壤学报*, 2015, 52(6): 1 273–1 279
- [13] Deneff K, Six J, Bossuyt H, et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12): 1 599–1 611

- [14] 杨绍镔, 黄元仿. 关于土壤收缩特征曲线的探讨[J]. 土壤通报, 2007, 38(4): 749–752
- [15] 吕殿青, 邵明安. 土壤干湿收缩特征研究进展[J]. 土壤通报, 2003, 34(3): 225–228
- [16] 尧水红. 干湿交替强度对旱地土壤结构形成及水稻秸秆分解过程的相互作用的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2005
- [17] Birch H F. Mineralisation of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions[J]. Plant and Soil, 1964, 20(1): 43–49
- [18] 王苑, 宋新山, 王君, 等. 干湿交替对土壤碳库和有机碳矿化的影响[J]. 土壤学报, 2014, 51(2): 342–350
- [19] 王君, 宋新山, 严登华, 等. 多重干湿交替格局下土壤 Birch 效应的响应机制[J]. 中国农学通报, 2013, 29(27): 120–125
- [20] Cosentino D, Chenu C, Le Bissonnais Y. Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2 053–2 062
- [21] Chiarini L, Bevivino A, Dalmastrì C, et al. Influence of plant development, cultivar and soil type on microbial colonization of maize roots[J]. Applied Soil Ecology, 1998, 8: 11–18
- [22] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, et al. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2 407–2 415
- [23] Van Gestel M, Merckx R, Vlassak K. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: The fate of fast-and slow-growing microorganisms in soils from different climates[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(1): 109–123
- [24] Xiang S R, Doyle A, Holden P A, et al. Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2 281–2 289
- [25] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil[J]. Soil Science Society of America Journal, 2003, 67(3): 798–805
- [26] Gordon H, Haygarth P M, Bardgett R D. Drying and rewetting effects on soil microbial community composition and nutrient leaching[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 302–311
- [27] 富宏霖, 王生荣, 韩士杰, 等. 土壤干湿交替对长白山阔叶红松林土壤微生物活性与区系的影响[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(7): 80–81
- [28] Williams M A. Response of microbial communities to water stress in irrigated and drought-prone tall grass prairie soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(11): 2 750–2 757
- [29] Zhang B, Yao S H, Hu F. Microbial biomass dynamics and soil wettability as affected by the intensity and frequency of wetting and drying during straw decomposition[J]. European Journal of Soil Science, 2007, 58(6): 1 482–1 492
- [30] Jackson M, 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] Taylor G J, Crowder A A, Rodden R. Formation and morphology of an iron plaque on the roots of *Typha latifolia* L. grown in solution culture[J]. American Journal of Botany, 1984, 71(5): 666–675
- [32] Du J, Yan C, Li Z. Formation of iron plaque on mangrove *Kandalar. Obovata* (S.L.) root surfaces and its role in cadmium uptake and translocation[J]. Marine Pollution Bulletin, 2013, 74(1): 105–109
- [33] Kjellberg Christensen K, Cathleen W. Formation of root plaques and their influence on tissue phosphorus content in *Lobelia dortmanna*[J]. Aquatic Botany, 1998, 61(2): 111–122
- [34] Chen C C, Dixon J B, Turner F T. Iron coatings on rice roots: Mineralogy and quantity influencing factors[J]. Soil Science Society of America Journal, 1980, 44(3): 635–639
- [35] Chen C C, Dixon J B, Turner F T. Iron coatings on rice roots: Morphology and models of development[J]. Soil Science Society of America Journal, 1980, 44(5): 1 113–1 119
- [36] Bartlett R J. Iron oxidation proximate to plant roots[J]. Soil Science, 1961, 92(6): 372–379
- [37] Armstrong W, Boatman D. Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration[J]. Journal of Ecology, 1967, 55(1): 101–110
- [38] Jones H E, Etherington J R. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging: I. The survival of *Erica Cinerea* L. and *E. Tetralix* L. and its apparent relationship to iron and manganese uptake in waterlogged soil[J]. Journal of Ecology, 1970, 58(2): 487–496
- [39] Bacha R E, Hossner L R. Characteristics of coatings formed on rice roots as affected by iron and manganese additions[J]. Soil Science Society of America Journal, 1977, 41(5): 931–935
- [40] Mendelssohn I A, Postek M T. Elemental analysis of deposits on the roots of *Spartina alterniflora* Loisel[J]. American Journal of Botany, 1982: 904–912
- [41] Sand-Jensen K, Prahll C, Stokholm H. Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes[J]. Oikos, 1982, 38(3): 349–354
- [42] Bienfait H F, Van den Briel M L, Mesland Mul N T. Measurement of the extracellular mobilizable iron pool in roots[J]. Journal of Plant Nutrition, 1984, 7(1–5): 659–665
- [43] McLaughlin B E, Van Loon G W, Crowder A A. Comparison of selected washing treatments on *Agrostis gigantea* samples from mine tailings near Copper Cliff, Ontario, before analysis for Cu, Ni, Fe and K content[J]. Plant and Soil, 1985, 85(3): 433–436
- [44] Levan M A, Riha S J. The precipitation of black oxide coatings on flooded conifer roots of low internal porosity[J]. Plant and Soil, 1986, 95(1): 33–42
- [45] Macfie S M, Crowder A A. Soil factors influencing ferric hydroxide plaque formation on roots of *Typha latifolia* L.[J]. Plant and Soil, 1987, 102(2): 177–184

- [46] St-Cyr L, Crowder A A. Iron oxide deposits on the roots of phragmites australis related to the iron bound to carbonates in the soil[J]. Journal of Plant Nutrition, 1988, 11(6-11): 1 253-1 261
- [47] Conlin T S, Crowder A A. Location of radial oxygen loss and zones of potential iron uptake in a grass and two nongrass emergent species[J]. Canadian Journal of Botany, 1989, 67(3): 717-722
- [48] Laan P, Smolders A, Blom C, et al. The relative role of internal aeration, radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood-tolerance of Rumex species[J]. Acta Botanica Neerlandica, 1989, 38(2): 131-145
- [49] Lacerda L D, Rezende. Metals reservoir in a red mangrove forest[J]. Biotropica, 1990, 22(4): 339-345
- [50] Otte M L, Dekkers I, Rozema J, et al. Uptake of arsenic by Aster tripolium in relation to rhizosphere oxidation[J]. Canadian Journal of Botany, 1991, 69(12): 2 670-2 677
- [51] Chiu C, Chou C. Oxidation in the rhizosphere of mangrove Kandelia candel seedlings[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1993, 39(4): 725-731
- [52] St-Cyr L, Fortin D, Campbell P. Microscopic observations of the iron plaque of a submerged aquatic plant Vallisneria americana Michx[J]. Aquatic Botany, 1993, 46(2): 155-167
- [53] Chabbi A. Juncus bulbosus as a pioneer species in acidic lignite mining lakes: interactions, mechanism and survival strategies[J]. New Phytologist, 1999, 144(1): 133-142
- [54] Hansel C M, Fendorf S, Sutton S, et al. Characterization of Fe plaque and associated metals on the roots of mine-waste impacted aquatic plants[J]. Environmental Science & Technology, 2001, 35(19): 3 863-3 868
- [55] Hupfer M, Anja D. Immobilisation of phosphorus by iron-coated roots of submerged macrophytes[J]. Hydrobiologia, 2003, 506(1): 635-640
- [56] Xu D, Xu J, He Y, et al. Effect of iron plaque formation on phosphorus accumulation and availability in the rhizosphere of wetland plants[J]. Water, Air, and Soil Pollution, 2009, 200(1-4): 79-87
- [57] Povidisa K, Delefosse M, Holmer M. The formation of iron plaques on roots and rhizomes of the seagrass Cymodocea serrulata (R. Brown) Ascherson with implications for sulphide intrusion[J]. Aquatic Botany, 2009, 90(4): 303-308
- [58] Pereira E G O, Oliva M A, Siqueira-Silva A I, et al. Tropical rice cultivars from lowland and upland cropping systems differ in iron plaque formation[J]. Journal of Plant Nutrition, 2014, 37(9): 1 373-1 394
- [59] Xu B, Yu S. Root iron plaque formation and characteristics under N₂ flushing and its effects on translocation of Zn and Cd in paddy rice seedlings (*Oryza sativa*)[J]. Annals of Botany, 2013, 111(6): 1 189-1 195
- [60] Wang T, John P. Iron oxidation states on root surfaces of a wetland plant (*Phragmites australis*)[J]. Soil Science Society of America Journal, 1999, 63(1): 247-252
- [61] Batty L C. Aluminium and phosphate uptake by *Phragmites australis*: The role of Fe, Mn and Al root plaques[J]. Annals of Botany, 2002, 89(4): 443-449
- [62] Mendelssohn I A, Kleiss B A, Wakeley J S. Factors controlling the formation of oxidized root channels: A review[J]. Wetlands, 1995, 15(1): 37-46
- [63] Chen X P, Kong W D, He J Z, et al. Do water regimes affect iron-plaque formation and microbial communities in the rhizosphere of paddy rice? [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(2): 193-199
- [64] 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): 1 069-1 073
- [65] 刘侯俊, 张俊伶, 韩晓日, 等. 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
- [66] Moller C L, Sand-Jensen K. Iron plaques improve the oxygen supply to root meristems of the freshwater plant, *Lobelia dortmanna*[J]. New Phytologist, 2008, 179(3): 848-856
- [67] Pi N, Tam N F Y, Wong M H. 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
- [68] 苏玲. 水稻土淹水过程中铁化学行为变化对磷有效性影响研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2001
- [69] 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(1): 22-27
- [70] 傅友强, 杨旭健, 吴道铭, 等. 磷素对水稻根表红棕色铁膜的影响及营养效应[J]. 中国农业科学, 2014, 47(6): 1 072-1 085
- [71] 孟冬梅, 朱永官, 周建国. 水稻根系通气组织与根表铁膜关系的研究[J]. 现代农业科学, 2008, 15(4): 55-58
- [72] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909-930
- [73] 曾翔, 李阳生, 谢小立, 等. 不同灌溉模式对杂交水稻生育后期根系生理特性和剑叶光合特性的影响[J]. 中国水稻科学, 2003, 17(4): 355-359
- [74] 杨菲, 谢小立. 稻田干湿交替过程生理生态效应研究综述[J]. 杂交水稻, 2010, 25(5): 1-4
- [75] Norwood M, Toldi O, Richter A, et al. Investigation into the ability of roots of the poikilohydric plant *Craterostigma plantagineum* to survive dehydration stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(391): 2 313-2 321
- [76] Neubauer S C, Toledo-Durán G E, Emerson D, et al. Returning to their roots: Iron-oxidizing bacteria enhance short-term plaque formation in the wetland-plant rhizosphere[J]. Geomicrobiology Journal, 2007, 24(1): 65-73
- [77] Guo L, Cutright T J. Effect of citric acid and rhizosphere bacteria on metal plaque formation and metal accumulation in reeds in synthetic acid mine drainage solution[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2014, 104: 72-78
- [78] Weiss J V, Emerson D, Megonigal J P. Geochemical control of microbial Fe(III) reduction potential in wetlands: Comparison of the rhizosphere to non-rhizosphere soil[J]. Fems Microbiology Ecology, 2004, 48(1): 89-100

- [79] Trolldenier G. Visualisation of oxidizing power of rice roots and of possible participation of bacteria in iron deposition[J]. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde, 1988, 151(2): 117–121
- [80] Nordstrom D K, Southam G. Geomicrobiology of sulfide mineral oxidation[J]. Reviews in mineralogy, 1997, 35: 361–390
- [81] Marschner H, Römheld V, Kissel M. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron[J]. Journal of Plant Nutrition, 1986, 9(3-7): 695–713
- [82] Hell R, Stephan U W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants[J]. Planta, 2003, 216(4): 541–551
- [83] Römheld V, Marschner H. Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses[J]. Plant Physiology, 1986, 80(1): 175–180
- [84] Nigel J R, Catherine M P, Connolly E L, et al. A ferric-chelate reductase for iron uptake from soils[J]. Nature, 1999, 397(6721): 694–697
- [85] Brumbarova T, Bauer P, Ivanov R. Molecular mechanisms governing Arabidopsis iron uptake[J]. Trends in Plant Science, 2015, 20(2): 124–133
- [86] Lane D J R, Merlot A M, Huang M L H, et al. Cellular iron uptake, trafficking and metabolism: Key molecules and mechanisms and their roles in disease[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research, 2015, 1853(5): 1 130–1 144
- [87] Kobayashi T, Nishizawa N K. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 131–152
- [88] Kobayashi T, Nakanishi Itai R, Nishizawa N K. Iron deficiency responses in rice roots[J]. Rice, 2014, 7(1): 1–11
- [89] 张天娇, 汤佳, 庄莉, 等. 干湿交替条件下不同晶型铁氧化物对水稻土甲烷排放的影响[J]. 环境科学, 2014, 35(3): 901–907
- [90] Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, et al. Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants[J]. Journal of Biological Chemistry, 2011, 286(7): 5 446–5 454
- [91] Durrett T P, Gassmann W, Rogers E E. The FRD3-mediated efflux of citrate into the root vasculature is necessary for efficient iron translocation[J]. Plant Physiology, 2007, 144(1): 197–205
- [92] Roschztardt H, Séguéla-Arnaud M, Briat J, et al. The FRD3 citrate effluxer promotes iron nutrition between symplastically disconnected tissues throughout Arabidopsis development[J]. The Plant Cell Online, 2011, 23(7): 2 725–2 737
- [93] Bashir K, Nishizawa N K. Iron proteins, plant iron transporters[M]//Encyclopedia of Metalloproteins. Springer: New York, 2013: 1 015–1 023
- [94] 沈宏, 杨旭健, 傅友强. 一个水稻铁转运基因(*OsFRDL1*)参与缺氧诱导根系铁膜形成的调节过程[J]. 科学通报, 2014, 59(9): 787–795
- [95] Nishiuchi S, Yamauchi T, Takahashi H, et al. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice[J]. Rice, 2012, 5(1): 1–14
- [96] 黄志炜. 干旱胁迫下水稻耐旱关键基因差异性表达及功能分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2014
- [97] Niroula R K, Pucciariello C, Ho V T, et al. SUB1A-dependent and -independent mechanisms are involved in the flooding tolerance of wild rice species[J]. The Plant Journal, 2012, 72(2): 282–293
- [98] Xu K, Xu X, Fukao T, et al. Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice[J]. Nature, 2006, 442(7103): 705–708
- [99] Fukao T, Xiong L. Genetic mechanisms conferring adaptation to submergence and drought in rice: Simple or complex?[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(2): 196–204
- [100] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 58(2): 221–227
- [101] Saika H, Okamoto M, Miyoshi K, et al. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice[J]. Plant and Cell Physiology, 2006, 48(2): 287–298
- [102] Cai S L, Jiang G B, Ye N H, et al. A key ABA catabolic gene, *OsABA8ox3*, is involved in drought stress resistance in rice[J]. PLoS One, 2015, 10(2): e0116646
- [103] Nakashima K, Tran L S, Van Nguyen D, et al. Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice[J]. The Plant Journal, 2007, 51(4): 617–630

Impacts of Drying-wetting Cycles on Changes of Rhizosphere Characteristic and the Formation of Iron Plaque: A Review

YU Xiaoli, FU Youqiang, GAN Haihua, SHEN Hong*

(College of Agriculture, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Iron plaque commonly forms on the surface of hydrophytes roots. The amount of iron plaque on the root surface depends on rhizosphere Fe^{2+} concentration and oxidative power of plant roots. Alternate drying and wetting technique has been widely used in the agriculture production. During the processes of drying and wetting, variations of soil moisture and oxygen content resulted in changes of soil physical, chemical and biological properties in rhizosphere, which influenced the formation of iron plaque. Impacts of drying-wetting cycles on rhizospheric characteristics were summarized in this paper. The chemical components and spatial structure of iron plaque were analyzed. The process of iron plaque formation and the factors affected the formation of iron plaque were also discussed. Based on the above discussion, the possible mechanisms for iron plaque formation as influenced by drying-wetting cycles were proposed. Finally the methods for studying iron plaque formation and its application in future were prospected.

Key words: Drying-wetting cycles; Iron plaque; Rhizosphere characteristic