

## **Penghalang Oksidatif Akar Padi terhadap Keracunan Besi**

### *Oxydative Barrier of Rice Roots against Iron Toxicity*

**Sujinah Sujinah**<sup>1\*</sup>, Rossa Diniaty<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Pusat Riset Tanaman Pangan, Organisasi Riset Pertanian dan Pangan, Badan Riset dan Inovasi Nasional (BRIN), Indonesia

<sup>2</sup>Jurusan Agroekoteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Mulawarman, Indonesia

<sup>\*</sup>Penulis untuk korespondensi: sujinah@brin.go.id

**Sitasi:** Sujinah, Diniaty R. 2022. Oxydative barrier of rice roots against iron toxicity. *In: Herlinda S et al. (Eds.), Prosiding Seminar Nasional Lahan Suboptimal ke-10 Tahun 2022, Palembang 27 Oktober 2022.* pp. 495-503. Palembang: Penerbit & Percetakan Universitas Sriwijaya (UNSRI).

### **ABSTRACT**

Most of the mineral soils in swamps contain iron and under anaerobic and low pH,  $Fe^{3+}$  is reduced to  $Fe^{2+}$  which is easily soluble and absorbed by roots. Excessive of  $Fe^{2+}$  cause toxicity plants which will interference various plant metabolism. Iron is absorbed by roots into the root tissue, then transported through the xylem to the shoots. Precipitation of  $Fe^{2+}$  in plant tissues causes excessive production of reactive oxygen species (ROS), especially hydroxyl radical ( $OH^{\cdot}$ ) through Fenton reaction, thereby damaging cell structures, membranes, DNA, and protein in plants. This paper will discuss how plant can avoid excess iron in the root area. The root tip is the first part that will get iron toxicity. At the tip of the root (root cap) produces cells called root border cells (RBCs) which play a role in protecting the roots from abiotic stress. In flooded conditions, there is a release of oxygen into the rhizosphere by aerenchyma, or called radial oxygen loss (ROL) which will induce the formation of iron plaque. The formation of iron plaque will the interfere with the absorption of root nutritions. One of the tolerance mechanisms that occur at the root level is the exclusion evasion through the ROL barrier and the entry of iron by forming lignin in the root cell wall.

Keywords: aerenchyma, iron plaque, lignin, radial oxygen loss (ROL)

### **ABSTRAK**

Sebagian besar tanah mineral pada lahan rawa mengandung besi dan pada kondisi anaerob dan pH rendah,  $Fe^{3+}$  direduksi menjadi  $Fe^{2+}$  yang mudah larut dan diserap oleh akar. Jumlah  $Fe^{2+}$  yang berlebihan menyebabkan tanaman keracunan yang akan mengganggu berbagai metabolisme tanaman. Besi diserap oleh akar ke dalam jaringan akar, kemudian ditransportasikan melalui xylem ke bagian tajuk. Pengendapan  $Fe^{2+}$  dalam jaringan tanaman menyebabkan produksi *reactive oxygen species* (ROS) yang berlebihan, terutama radikal hidroksil ( $OH^{\cdot}$ ) melalui reaksi Fenton sehingga merusak struktur sel, membran, DNA, dan protein pada tanaman. Makalah ini akan membahas tentang bagaimana tanaman dapat menghindari besi yang berlebih di daerah perakaran. Ujung akar merupakan bagian pertama yang akan mengalamai keracunan besi. Pada bagian ujung akar (*root cap*) memproduksi sel-sel yang disebut *root border cells* (RBCs) yang berperan melindungi akar dari cekaman abiotik. Pada kondisi tergenang, terjadi pelepasan oksigen ke rhizosfer oleh aerenkim, atau disebut dengan *radial oxygen loss* (ROL) yang akan menginduksi terbentuknya plak besi. Terbentuknya plak besi akan mengganggu proses penyerapan nutrisi akar. Salah satu mekanisme toleransi yang terjadi di tingkat perakaran

*Editor: Siti Herlinda et. al.*

*ISSN: 2963-6051 (print)*

*Penerbit: Penerbit & Percetakan Universitas Sriwijaya (UNSRI)*

adalah eksklusi penghindaran melalui penghalang ROL dan masuknya besi dengan membentuk lignin pada dinding sel akar.

---

Kata kunci: aerenkim, lignin, plak besi, radial oxygen loss (ROL)

## PENDAHULUAN

Salah satu upaya pengembangan pertanian dalam rangka mendukung ketahanan pangan adalah mengoptimalkan lahan sub optimal, termasuk lahan rawa pasang surut. Lahan rawa di Indonesia tersebar di beberapa pulau, yaitu Sumatera, Kalimantan, Sulawesi, dan Papua (Haryono *et al.*, 2013). Lahan pasang surut terdiri dari lahan gambut, lahan sulfat masam, lahan potensial, dan lahan salin yang masing-masing lahan memiliki ciri dan kendala dalam pemanfaatannya. Kendala peningkatan produktivitas di lahan rawa pasang surut yaitu tingkat genangan air yang bervariasi, kesuburan tanah yang rendah, reaksi tanah yang masam, adanya pirit, tingginya kadar Al, Fe, Mn, dan asam organik, kahat P, tertekannya aktivitas mikroba, serangan hama penyakit, dan pertumbuhan gulma yang pesat (Arsyad *et al.*, 2014).

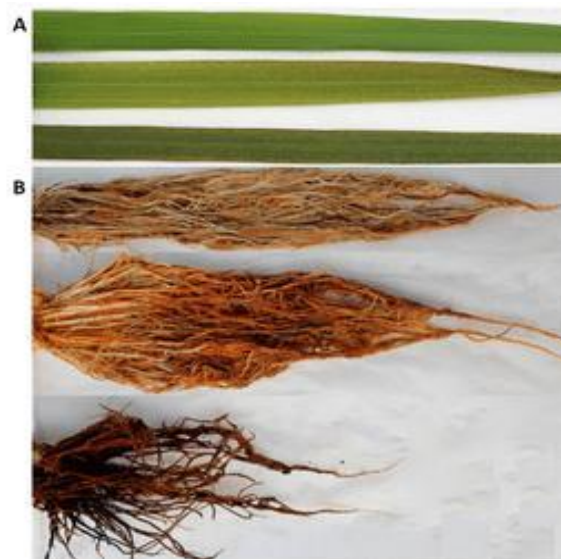
Besi merupakan hara mikro yang dibutuhkan oleh tanaman dalam berbagai proses fisiologis, diantaranya untuk respirasi, sintesis DNA, fotosintesis dan sintesis klorofil, (Rout dan Sahoo, 2015; Schmidt *et al.*, 2020). Penyerapan besi yang kurang dapat menyebabkan pertumbuhan terhambat. Namun demikian, terlalu banyak penyerapannya juga dapat bersifat racun. Keracunan besi pada tanaman padi dipengaruhi oleh lingkungan tumbuh dan juga kepekaan varietas padi terhadap kandungan besi tinggi. Sistem penggenangan pada lahan rawa menyebabkan keracunan besi muncul dan berdampak pada pertumbuhan tanaman. Oleh karena itu, pentingnya tanaman untuk mengatasi pada kondisi ketersediaan besi di tanah yang terbatas dengan meningkatkan mobilitasnya, dan membatasi penyerapan pada saat ketersediaan berlebihan.

Pada tanah dengan kondisi aerasi baik dengan pH netral, besi dalam bentuk teroksidasi  $Fe^{3+}$  yang memiliki kelarutan yang rendah. Sebaliknya, pada tanah yang tergenang, ketersediaan besi tidak terbatas karena potensi redoksnya cukup rendah sehingga mereduksi  $Fe^{3+}$  menjadi  $Fe^{2+}$  yang terakumulasi dalam larutan tanah dan bersifat mudah larut (Tian *et al.*, 2022). Tanaman padi sangat rentan terhadap keracunan besi pada saat budidaya dalam kondisi tergenang. Besi diserap akar tanaman dalam bentuk  $Fe^{2+}$  dan masuk ke dalam jaringan akar kemudian ditransportasikan ke dalam jaringan tanaman. Keracunan besi menyebabkan sebagian besar penurunan penyerapan nutrisi ke dalam tunas, yang dampak akhirnya terjadi penurunan hasil (Wu *et al.*, 2019). Namun demikian, beberapa galur/genotipe diketahui memiliki kemampuan toleran dalam menghadapi keracunan besi, diantaranya terlihat dari bronzing daun, panjang akar, dan biomassa. Hal ini disebabkan karena genotipe tersebut mengandung alel IRT (*Iron Regulation Transporter*) yang berperan dalam mempartisi toleransi besi (Maruapey *et al.*, 2020).

Penurunan hasil karena keracunan Fe disebabkan karena terganggunya proses metabolisme di dalam tanaman yang berakibat terjadinya perubahan karakter agronomi maupun fisiologi pada tanaman. Salah satu respon tanaman yang mengalami keracunan Fe adalah pada bagian akar terjadi penebalan berwarna coklat dan memendek (Stein *et al.* 2019). Akar yang berwarna coklat dilapisi oksida besi yang disebut plak besi. Terbentuknya plak besi dipengaruhi oleh  $O_2$  yang keluar ke rhizosfer pada bagian ujung-ujung akar (*root tip*) melalui aerenkim (Wu *et al.*, 2012). Oleh karena itu, perlu adanya penghalang (*barrier*) supaya  $O_2$  tidak keluar ke rhizosfer dan mencegah besi masuk ke akar. Salah satu penghalang tersebut adalah terbentuknya lignin pada dinding sel yang dapat menghambat masuknya besi ke akar (Stein *et al.*, 2019).

## **KERACUNAN BESI PADA TANAMAN PADI**

Tanah sulfat masam, tanah liat masam, dan gambut merupakan jenis-jenis tanah yang menyebabkan keracunan besi. Ion  $\text{Fe}^{2+}$  yang melimpah pada tanah-tanah tersebut diserap oleh akar padi sehingga tanaman padi dapat mengalami keracunan yang parah. Jumlah besi yang berlebihan pada tanaman menyebabkan rusaknya jaringan dan mengganggu homeostatis seluler (Aung & Masuda 2020). Besi dapat menghambat pembelahan sel dan pemanjangan akar primer (Li *et al.*, 2015). Kandungan besi yang berlebihan pada jaringan tanaman meningkatkan produksi *reactive oxygen species* (ROS), yang terbukti berkaitan dengan kerusakan sistem biologis seperti peroksidasi lipid, oksidasi protein, kerusakan asam nukleat, penghambatan enzim, dan akhirnya kematian sel (Onyango *et al.*, 2020). Peningkatan ROS yang berlebihan disebabkan oleh kekuatan katalis yang tinggi oleh Fe untuk menghasilkan radikal hidroksil ( $\text{OH}^{\cdot}$ ) dari reaksi hidrogen peroksida ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) yang disebut dengan reaksi Fenton (Fang *et al.*, 2001). Gejala yang muncul pada keracunan besi adalah pada daun padi adalah bercak coklat (*bronzing*) dan perakaran yang lebih pendek (Gambar 1). Hasil penelitian Koesrini *et al.* (2020), pada sawah bukaan baru yang memiliki kandungan  $\text{Fe}^{2+}$  sebesar 240 ppm tanaman padi menunjukkan gejala keracunan di fase vegetatif maupun generatif.



Gambar 1. Daun dan akar pada kondisi keracunan besi. (A) Daun yang menunjukkan gejala bronzing, daun sehat (atas) moderat (tengah), dan tinggi (bawah). Akar yang tidak keracunan (atas), keracunan moderat (tengah), dan keracunan parah (bawah) (Wu, 2016)

Pada kultivar yang rentan terhadap kelebihan besi, pada bagian pucuk dan akar padi biasanya mengandung besi yang lebih tinggi dibanding kultivar toleran, termasuk juga pada plak akarnya (Stein *et al.*, 2019; Bresolin *et al.*, 2019). Toleransi tanaman padi terhadap keracunan besi terdapat tiga kemungkinan, yaitu eksklusi Fe (menghindari masuknya Fe ke dalam jaringan tanaman), penyerapan Fe dan kompartementalisasi lebih lanjut (penyimpanan Fe dalam protein seperti Ferritin), dan penggunaan antioksidan sehingga mampu menyerap Fe yang berkaitan dengan spesies oxygen reaktif (ROS) (Wu *et al.*, 2014). Tabel 1 menunjukkan bahwa kedua kultivar memiliki kandungan Fe yang sebanding pada bagian tajuk dan akar, sedangkan pada kondisi Fe yang berlebihan akan menginduksi Fe pada tajuk dan akar. Pada kultivar toleran mampu menahan/menghindari masuknya Fe ke dalam jaringan, sehingga menunjukkan toleran yang eksklusi. Namun

demikian, suatu kultivar yang toleran dapat menggabungkan dua atau lebih mekanisme toleransi. Menurut Wu *et al.* (2014), toleransi eksklusi oleh akar dapat dicapai dengan meningkatkan kapasitas oksidasi, menghasilkan oksidasi Fe<sup>2+</sup> menjadi Fe<sup>3+</sup> yang lebih tinggi, pengendapan Fe dan pembentukan plak Fe, dan membatasi penyerapan Fe oleh sistem perakaran.

Tabel 1. Akumulasi Fe pada bagian tajuk, akar dan plak besi

Keterangan	EPAGRI 108 (toleran)		BR-IRGA 409 (rentan)	
	Kontrol	Fe (+)	Kontrol	Fe (+)
Tajuk (mg Fe g <sup>-1</sup> DW)	0,30 ± 0,02	1,25 ± 0,11	0,29 ± 0,03	2,04 ± 0,21
Akar (mg Fe g <sup>-1</sup> DW)	0,91 ± 0,16	1,97 ± 0,23	0,81 ± 0,15	2,58 ± 0,20
Plak besi (mg Fe g <sup>-1</sup> DW)	48,07 ± 0,94	88,81 ± 2,53	39,04 ± 2,58	104 ± 2,65

Sumber: Stein *et al.* (2019)

DW: berat kering

Fe (+) menunjukkan perlakuan penggunaan Fe pada 500 mg l<sup>-1</sup>

### PLAK BESI PADA AKAR

Secara umum, plak besi terbentuk pada permukaan akar yang tergenang (basah). Pada kondisi tergenang (anaerob), tanaman akan beradaptasi dengan mengembangkan aerenkim pada bagian batang untuk mentransfer O<sub>2</sub> dari hasil fotosintesis daun ke akar, sehingga akar tetap dapat melakukan respirasi. O<sub>2</sub> yang keluar melalui akar disebut *radial oxygen loss* (ROL). Terbentuknya plak besi merupakan hasil oksidasi Fe<sup>2+</sup> oleh O<sub>2</sub> dan mikroorganisme di rhizosfer menjadi Fe<sup>3+</sup> dan mengendap di permukaan akar menjadi besi oxyhidroksida (FeOOH) yang berwarna oranye (Khan *et al.*, 2016). Plak besi yang terbentuk sangat dipengaruhi oleh radial ROL. Plak besi yang berwarna oranye/kemerahan pada permukaan akar berkorelasi dengan jumlah O<sub>2</sub> di rhizosfer (Onyango *et al.*, 2020) dan konsentrasi ROL (Wu *et al.*, 2012, Wang *et al.*, 2013). Tabel 2 menunjukkan semakin besar ROL pada akar padi maka kandungan plak besi juga semakin besar.

Tabel 2. Besarnya ROL dan plak besi pada beberapa genotipe padi

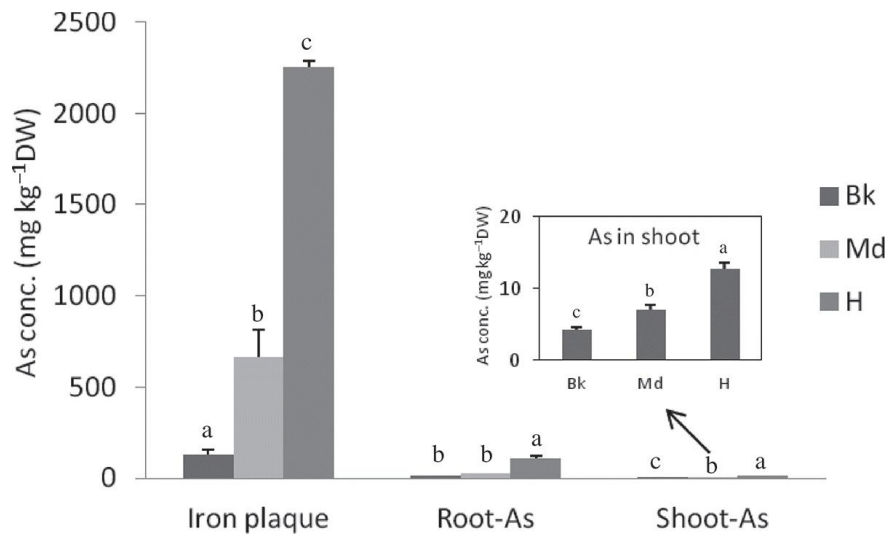
Genotipe	Tipe	ROL ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$ )	Plak besi (g kg <sup>-1</sup> )
Hejiang16	Japonica	8,9 ± 1,6 bcd	19,4 ± 5,7 abc
IAPAR9	Japonica	4,5 ± 1,6 e	12,5 ± 5,6 de
KINMAZE	Japonica	13,4 ± 1,3 a	18,3 ± 1,7 bcd
MANHAR	Indica	6,8 ± 1,0 de	15,6 ± 2,8 bcde
Nanyangzhan	Japonica	7,2 ± 1,2 cd	11,2 ± 2,0 e
TD71	Indica	11,2 ± 2,1 ab	25,1 ± 5,5 a
TORO2	Japonica	10,1 ± 1,7 bc	20,5 ± 2,5 ab
Xiushui11	Indica	9,7 ± 3,0 bc	13,6 ± 1,9 cde

Sumber: Wu *et al.* (2012)

Angka-angka pada kolom yang sama diikuti huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji LSD 5%, DW: berat kering

Plak besi pada akar berperan sebagai penghalang atau penyangga untuk mengurangi penyerapan logam yang bersifat fitotoksik ke dalam jaringan tanaman. Beberapa penelitian menunjukkan serapan logam berbahaya pada jaringan tanaman, seperti kadmium (Cd), arsen (As), dan timbal (Pb) rendah ketika plak besi tinggi karena kemampuan dari besi untuk mengikat sebagian besar logam melalui proses yang kompleks (Wu *et al.* 2012, Wang *et al.* 2013; Cheng *et al.* 2014). Namun demikian, gambar 2 terlihat bahwa pada tanah dengan kandungan arsen yang tinggi menunjukkan kandungan plak besi juga tinggi. Hal ini menunjukkan bahwa semakin besar plak besi pada akar maka kandungan logam

berat pada plak akar juga semakin tinggi. Rendahnya serapan logam berat ke dalam jaringan tanaman akan menguntungkan, karena risiko akumulasi logam berat ke dalam biji-bijian rendah sehingga pengaruhnya terhadap kesehatan manusia juga rendah.



Gambar 2. Konsentrasi arsen pada plak besi, akar, dan tajuk tanaman padi pada perbedaan tanah yang terkontaminasi arsen (Bk: 12,3 mg kg<sup>-1</sup>, Md: 154,4 mg kg<sup>-1</sup>, H: 231,6 mg kg<sup>-1</sup>) (Syu *et al.*, 2013)

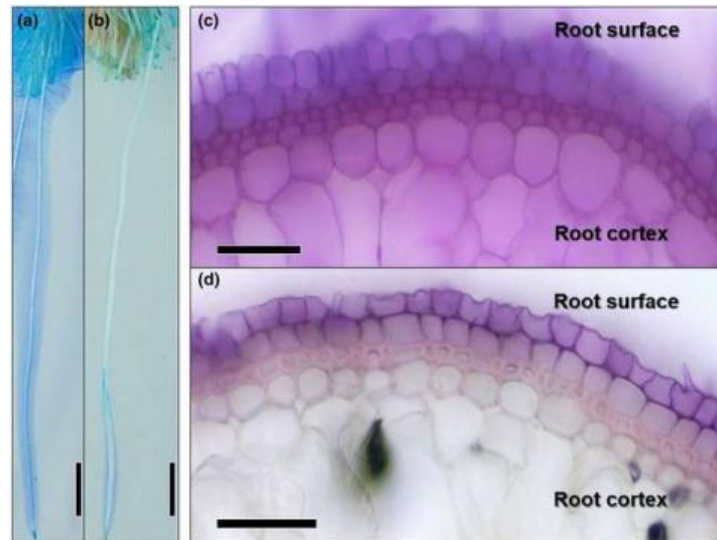
Sebagian peneliti setuju bahwa plak besi dapat menjadi penghalang serapan nutrisi dan logam berbahaya, namun sebagian juga percaya bahwa plak berperan sebagai reservoir nutrisi selama pasokannya berkurang. Hasil penelitian Jia *et al.* (2017), meningkatnya plak besi akan mendorong defisiensi P. Selain itu, pengaruh besi terhadap serapan hara tergantung pada jumlah plak besi pada akar. Pada plak besi yang rendah, serapan hara dapat meningkat, sebaliknya plak besi yang tinggi akan menghambat akumulasi dan translokasi. Namun demikian, sampai saat ini peran plak besi dalam penyerapan nutrisi dari akar ke tajuk masih kurang dipahami.

### LIGNIFIKASI DINDING SEL AKAR

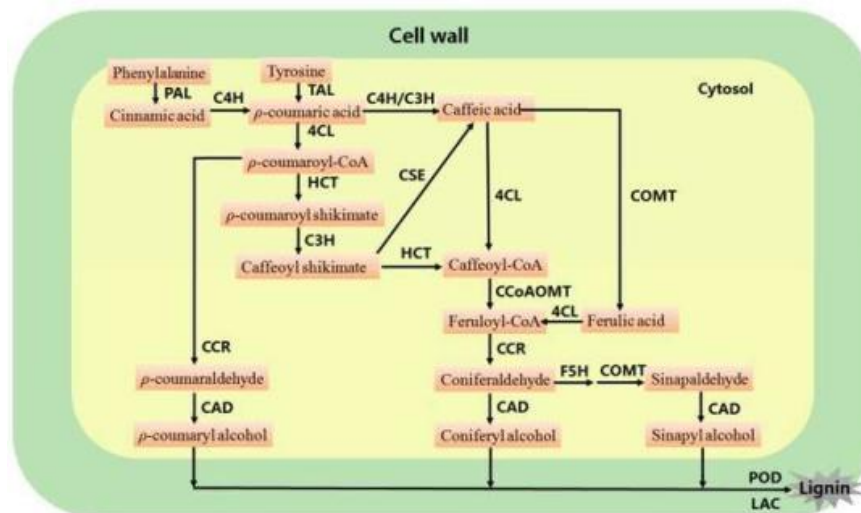
Salah satu mekanisme toleransi tanaman terhadap besi yang berlebihan adalah penghindaran. Tanaman akan membentuk penghalang (*barrier*) pada dinding sel untuk mengurangi pelepasan O<sub>2</sub> ke rhizosfer (Onyango *et al.* 2020) dan masuknya besi (Stein *et al.* 2019). Suberin dan lignin merupakan penghalang ROL dalam apoplas pada dinding sel eksodermis akar. Namun pada makalah ini akan membahas tentang lignin. Lignin memodulasi sistem transportasi air dan zat terlarut melalui sistem vaskuler, dan juga perlindungan terhadap patogen (Vanholme *et al.* 2019). Adanya penghalang ROL di akar akan sangat membatasi difusi O<sub>2</sub>, seperti yang terlihat pada gambar 3. Semakin sedikit ROL yang keluar dari akar, maka kemungkinan terbentuknya plak besi juga semakin kecil.

Lignin merupakan salah satu metabolit sekunder yang dihasilkan melalui jalur metabolisme fenilalanin/tirosin pada sel tanaman yang proses biosintesisnya sangat kompleks (Gambar 4) (Liu *et al.*, 2018). Menurut Stein *et al.* (2019), biosintesis lignin dipengaruhi oleh 42 gen yang mengalami *upregulasi* pada kondisi kelebihan Fe, diantaranya 4 enzim peroksidase, satu laccase, dan 3 protein dirigent. Selain itu, 2 enzim yang terlibat dalam biosintesis lignin, CaffeoylCoA *O*-methyltransferase and *O*-methyltransferase ZRP4 juga dipengaruhi oleh gen yang mengalami *upregulasi* pada genotipe toleran. Kultivar toleran terhadap keracunan besi disebabkan oleh adanya

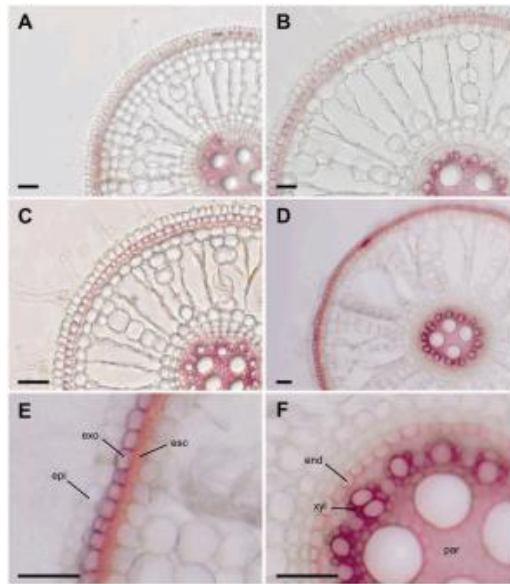
modifikasi dinding sel. Deposisi lignin pada akar meningkat di lapisan luar korteks (eksodermis dan sklerenkim), endodermis di sekitar silinder vaskuler, sel parenkim xilem primer, dan di parenkim empulur, yang terlihat pada gambar 5 (Stein *et al.* 2019). Peningkatan lignin pada bagian endodermis dan eksodermis kemungkinan dapat membatasi penyerapan Fe ke dalam akar dan translokasi ke tajuk.



Gambar 3. Visualisasi penghalang ROS pada tanaman padi. Akar adventif yang diberi metilen biru yang tanpa penghalang (a) dan adanya penghalang (b). Metilen biru tidak berwarna saat direduksi dan berubah warna saat oksidasi menunjukkan kebocoran O<sub>2</sub>. Tidak adanya penghalang pada eksodermis (c), dan adanya penghalang (d). Warna ungu mengindikasikan periodic acid (Ogorek *et al.* 2021)



Gambar 4. Biosintesis lignin secara umum pada tanaman tingkat tinggi. PAL, phenylalanine ammonia-lyase; TAL, tyrosine ammonia-lyase; C4H, cinnamate 4-hydroxylase; 4CL, 4-coumarate; CoA ligase; CCR, cinnamoyl-CoA reductase; HCT, hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/Quinatehydroxycinnamoyltransferase; C3H, *p*-coumarate 3-hydroxylase; CCoAOMT, caffeoyl-coA *O*-methyltransferase; F5H, ferulate 5-hydroxylase; CSE, caffeoyl shikimate esterase; COMT, caffeic acid *O*-methyltransferase; CAD, cinnamyl alcohol dehydrogenase; LAC, laccase; POD, peroxidase (Liu *et al.*, 2018)



Gambar 5. Perubahan lignin pada kelebihan Fe. Genotipe rentan (B) hampir tidak mengalami perubahan lignin dibanding dengan kontrol (A), namun pada genotipe toleran (D) terlihat perubahan lignin dibanding kontrol (C). Perubahan lignin terlihat pada bagian luar korteks (eksodermis dan sklerenkim) (E), endodermis, parenkim xylem, parenkim empulur (F) (Stein *et al.* 2019)

## UCAPAN TERIMA KASIH

Penulis mengucapkan terima kasih kepada Dr. Sintho Wahyuning Ardie, SP., M.Si atas saran dan masukannya dalam pembuatan makalah ini.

## KESIMPULAN

Pada kondisi tergenang, akar akan melepaskan O<sub>2</sub> ke rhizosfer melalui aerenkim sehingga terjadilah *radial oxygen loss* (ROL) yang pada kondisi kelebihan Fe akan membentuk plak besi. Terbentuknya plak besi akan menghalangi transport nutrisi dari tanah ke akar sehingga terjadilah ketidakseimbangan hara pada tanaman. Tanaman yang toleran terhadap Fe, dapat memodifikasi perubahan lignin pada dinding sel sebagai mekanisme eksklusi penghindaran, sehingga akan menghalangi Fe masuk ke akar.

## DAFTAR PUSTAKA

- Arsyad DM, Saidi BB, Enrizal. 2014. Pengembangan inovasi pertanian di lahan rawa pasang surut mendukung kedaulatan pangan. *Pengembangan Inovasi Pertanian*. 7 (4): 169-176.
- Aung MS, Masuda H. 2020. How does rice defend against excess iron? Physiological and molecular mechanism. *Frontiers in Plant Science*. 11: 1-8. DOI: 10.3389/fpls.2020.01102.
- Bresolin APS, dos Santos RS, Wolter RCD, de Sousa RO, da Maia LC, de Oliveira AC. 2019. Iron tolerance in rice: an efficient method for performing quickly early genotype screening. *BMC Research Notes*. 12: 1-6. DOI: 10.1186/s13104-019-4362-5.
- Cheng H, Wang M, Wong MH, Ye Z. 2014. Does radial oxygen loss and iron plaque formation on roots alter Cd and Pb uptake and distribution in rice plant tissues? *Plant Soil*. 375: 137-148. DOI: 10.1007/s11104-013-1945-0.

- Haryono, Noor M, Syahbuddin H, Sarwani M. 2013. *Lahan Rawa: Penelitian dan Pengembangan*. Jakarta: IAARD Press.
- Jia X, Otte ML, Liu Y, Qin L, Tian X, Lu X, Jiang M, Zou Y. 2018. Performance of iron plaque of wetland plants for regulating iron, manganese, and phosphorus from agricultural drainage water. *Water*. 10(1): 1-17. DOI: 10.3390/w10010042.
- Khan N, Seshadri B, Bolan N, Saint CP, Kirkham MB, Chowdhury S, Yamaguchi N, Lee DY, Li G, Kunhikrishnan A, Qi F, Karunanithi R, Qiu R, Zhu YG, Syu CH. 2016. Root iron plaque on wetland plants as a dynamic pool of nutrients and contaminants. *Advances in Agronomy*. 138: 1-96. DOI: 10.1016/bs.agron.2016.04.002.
- Koesrini, Saleh M, Hidayat AR. 2020. Peningkatan produktivitas padi melalui ameliorasi dan pemberian pupuk hayati di lahan rawa pasang surut tipe B. *J Pert Agros*. 22 (2): 186-194.
- Li G, Song H, Li B, Kronzucker HJ, Shi W. 2015. Auxin resistant1 and PIN-FORMED2 protect lateral root formation in Arabidopsis under iron stress. *Plant Physiol*. 169(4): 2608-2623. DOI:10.1104/pp.15.00904.
- Liu Q, Luo L, Zheng L. 2018. Lignins: biosynthesis and biological function in plants. *Int J Mol Sci*. 19 (335): 1-16. DOI:10.3390/ijms19020335.
- Maruapey A, Wicaksana N, Karuniawan A, Windarsih G, Utami DW. 2020. Swampy rice lines for iron toxicity tolerance and yield components performance under inland swamp at Sorong, West Papua, Indonesia. *Biodiversitas*. 21 (11): 5394-5402. DOI: 10.13057/biodiv/d211146.
- Ogorek LLP, Pellegrini E, Pedersen O. 2021. Novel function of the root barrier to radial oxygen loss-radial diffusion resistance to H<sub>2</sub> and water vapour. *New Phytologist*. 231: 1365-1376. DOI: 10.1111/nph.17474.
- Onyango DA, Entila F, Egdane J, Pacleb M, Katimbang ML, Dida MD, Ismail AM, Drame KN. 2020. Mechanistic understanding of iron toxicity tolerance in constraining rice varieties from Africa:2. Root oxidation ability and oxidative stress control. *Funct. Plant Biol*. 47: 145-155. DOI:10.1071/FP19054.
- Rout GR, Sahoo S. 2015. Role of iron in plant growth and metabolism. *Reviews in Agricultural Science*. 3-24. DOI: 10.7831/ras.3.1.
- Schmidt W, Thomine S, Buckhout TJ. 2020. Editorial: iron nutrition and interaction in plants. *Frontiers in Plant Science*. 10:1-4. DOI: 10.3389/fpls.2019.01670.
- Stein RJ, Duarte GL, Scheunemann L, Spohr MG, Junior ATA, Ricachenevsky FK, Rosa LMG, Zanchin NIT, dos Santos RP, Fett JP. 2019. Genotype variation in rice (*Oryza sativa* L.) tolerance to Fe toxicity might be linked to root cell wall lignification. *Frontiers in Plant Science*. 10 (746): 1-20. doi: 10.3389/fpls.2019.00746
- Syu CH, Jiang PY, Huang HH, Chen WT, Lin TH, Lee DY. 2013. Arsenic sequestration in iron plaque and its effects on As uptake by rice plants grown in paddy soils with high content of As, iron oxides, and organic matter. *Soil Science and Plant Nutrition*. 59 (3): 461-473. DOI: 10.1080/00380768.2013.784950
- Tian L, Yan B, Ou Y, Liu H, Cheng L, Jiao P. 2022. Effectiveness of exogenous Fe<sup>2+</sup> on nutrient removal in gravel-based constructed wetlands. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 19 (3): 1-16. DOI: 10.3390/ijerph19031475.
- Vanholme R, De Meester B, Ralph J, Boerjan W. 2019. Lignin biosynthesis and its integration into metabolism. *Curr Opin Biotechnol*. 56: 230-239. DOI: 10.1016/j.copbio.2019.02.018.



- Wang X, Yao H, Wong MH, Ye Z. 2013. Dynamic changes in radial oxygen loss and iron plaque formation and their effects on Cd and As accumulation in rice (*Oryza sativa* L.). *Environ Geochem Health*. 35 (6): 779-788. DOI: 10.1007/s10653-013-9534-y.
- Wu C, Ye Z, Li H, Wu S, Deng D, Zhu Y, Wong M. 2012. Do radial oxygen loss and external aeration affect iron plaque formation and arsenic accumulation and speciation in rice? *Journal of Experimental Botany*. 63 (8): 2961-2970. DOI:10.1093/jxb/ers017.
- Wu LB. 2016. Genetic and physiological analysis of the tolerance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) [Disertasi]. Bonn: Universitas Bonn.
- Wu LB, Holtkamp F, Wairich A, Frei M. 2019. Potassium ion channel gene OsAKT1 affect iron translocation in rice plants exposed to iron toxicity. *Frontiers in Plant Science*. 10 (579): 1-14. DOI: 10.3389/fpls.2019.00579.
- Wu LB, Shhadi MY, Gregorio G, Matthus E, Becker M, Frei M. 2014. Genetic and physiological analysis of tolerance to acute iron toxicity in rice. *Rice*. 7 (8): 1-12. DOI: 10.1186/s12284-014-0008-3.