

# 大豆铁元素吸收转运和利用生理与分子机制研究进展

鲁云, 姚术, 胡晓渝, 支现管, 王郭伋, 王龙龙, 王晓波, 李佳佳

(安徽农业大学农学院, 合肥 230036)

**摘要:** 铁是植物细胞生命过程中必不可少的微量元素之一, 参与呼吸作用、叶绿素生物合成、光合作用等生命过程。土壤中含有大量的铁元素, 但是有效铁の利用受到限制, 导致植物缺铁, 而植株缺铁直接关系到其生长发育和花粉活力及品质形成, 进而造成产量损失。解决该问题的重要举措在于提高大豆对铁元素的吸收转运和高效利用。因此, 掌握大豆铁吸收转运和利用规律并明确其分子遗传机制是实现大豆铁营养高效的重要前提。铁营养高效性属于数量性状, 受多基因控制, 基于其相关功能基因研究培育“高铁大豆”是未来热点之一; 此外, 通过轮回选择和定向选择也可以有效改良大豆的缺铁失绿症。基于此, 本文重点阐述了铁元素在大豆体内的作用、吸收、分配和转运及其过剩产生的毒害现象以及铁元素参与大豆固氮作用, 缺铁和高铁对大豆生长发育的影响等内容, 并综述了国内外大豆铁元素吸收、转运机制和分子调控机理方面的进展及重要科学问题, 旨在为大豆铁营养高效利用提供理论信息。

**关键词:** 大豆; 铁; 铁转运; 铁中毒; 缺铁失绿症

## Research Progress on Physiological and Molecular Mechanisms of Absorption, Transport and Utilization of Iron in Soybean

LU Yun, YAO Shu, HU Xiaoyu, ZHI Xianguan, WANG Guoji, WANG Longlong, WANG Xiaobo, LI Jiajia

(College of Agriculture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

**Abstract:** Iron is one of the essential trace elements in the life process of plant cells, which is involved in respiration, chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and other life processes. The soil contains a large amount of iron, but the use of available iron is limited, which leads to iron deficiency in plants. Iron deficiency in plants is directly related to their growth and development, pollen viability and quality formation, resulting in yield loss. An important measure to solve this problem is to improve the absorption and efficient utilization of iron in soybeans. Therefore, mastering the law of soybean iron absorption and utilization and clarifying the molecular genetic mechanism behind it are important prerequisites for achieving efficient utilization of iron in soybean. The high efficiency of iron nutrition is a quantitative trait controlled by multiple genes. Research and cultivation of “high-iron soybean” based on its related functional genes is one of the future hotspots. In addition, iron deficiency chlorosis in soybeans can be effectively improved through cycle selection and targeted selection. Based on this, this study focuses on the role, absorption, distribution, and transportation of iron in soybean, as well as the toxic phenomena caused by excess. It also discusses the involvement of iron in soybean nitrogen fixation, and the effects of iron deficiency and high iron on soybean growth and development. The progress and

收稿日期: 2024-02-07 网络出版日期: 2024-09-12

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240207001>

第一作者研究方向为大豆耐逆遗传育种, Email: 15705652352@163.com

通信作者: 李佳佳, 研究方向为大豆耐逆遗传育种, Email: lijia6862@163.com。

王晓波, 研究方向为大豆分子遗传育种, Email: wxbphd@163.com。

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2021YFD1201603-4); 安徽省自然科学基金项目(2208085MC61); 安徽省高校自然科学基金项目(KJ2021A0200); 安徽省现代农业产业技术体系建设专项; 安徽农业大学引进与稳定人才项目(yj2018-38)

**Foundation projects:** National Key Research and Development Program of China (2021YFD1201603-4); Natural Science Foundation of Anhui Province (2208085MC61); Natural Science Research Project of Colleges and Universities in Anhui Province (KJ2021A0200); Special Fund for Anhui Agriculture Research System; Talent Introduction and Stabilization Project of Anhui Agricultural University (yj2018-38)

important scientific problems of iron absorption, transport mechanism and molecular regulation mechanism in soybean at home and abroad are reviewed in order to provide theoretical information for the efficient utilization of iron nutrition in soybean.

**Key words:** soybean; Fe; iron transport; iron poisoning; iron deficiency chlorosis

大豆起源于我国,已有 5000 多年驯化历史,能够提供蛋白质、油脂、异黄酮和卵磷脂等重要营养资源<sup>[1]</sup>,在全球经济作物中扮演着不可替代的角色,为全球粮食生产提供重要保障。虽然“十三五”以来,我国对种植业结构进行了宏观调控并出台了相关政策大力支持大豆生产发展,但是目前其产业发展仍面临着诸多问题和挑战。耕地面积和土壤肥力是粮食综合生产能力的两大关键因素,当前我国大豆耕种面积相对较小,需求量却很高,供需矛盾日渐突出。近年来,我国大豆进口量占全球大豆贸易总量的 60% 以上,大豆自给率严重不足,单产低下导致其对外依存度过高,粮食安全“卡脖子”风险凸显<sup>[2]</sup>。

大豆高产优质与各营养元素之间密不可分。必需营养元素分为两类,一类是常量营养元素,包括氮(N)、磷(P)和钾(K),另一类是微量营养元素,包括钙(Ca)、镁(Mg)、铁(Fe)、硼(B)、锌(Zn)、锰(Mn)、铜(Cu)和钼(Mo),其中微量元素所占比例较低,但在植物生长发育中起着重要作用,缺乏微量元素影响其生长发育,过剩则会产生毒害作用<sup>[3]</sup>。外施肥可以在一定程度上缓解因营养元素缺失造成的危害,但无法根治元素缺失造成的严重后果。因此,挖掘调控大豆营养元素利用效率的关键基因并进行功能和遗传机制解析对大豆营养元素高效利用和品种改良具有重要意义。本文系统概述了铁元素对大豆生长发育及产量品质的重要影响及其吸收(地下部)、转运(地下部)和利用(地上部转运和吸收)的规律,重点对大豆铁高效利用的分子遗传机制研究进展进行了总结和展望。

## 1 铁元素在大豆中的作用

铁是地壳中含量第四丰富的元素,是植物生长发育的第三限制性元素。与许多生物一样,植物需要铁元素来催化氧化还原反应和其他重要生理过程,才能满足自身的生长发育<sup>[4-5]</sup>。研究表明,铁是植物正常生长发育所必需的矿质营养元素之一,铁会影响植物线粒体呼吸、光合作用、生物固氮、矿质营养的主动运输和免疫防御,间接影响植物生长发育,进而导致其产量和品质下降<sup>[6-7]</sup>。在最佳氮肥条

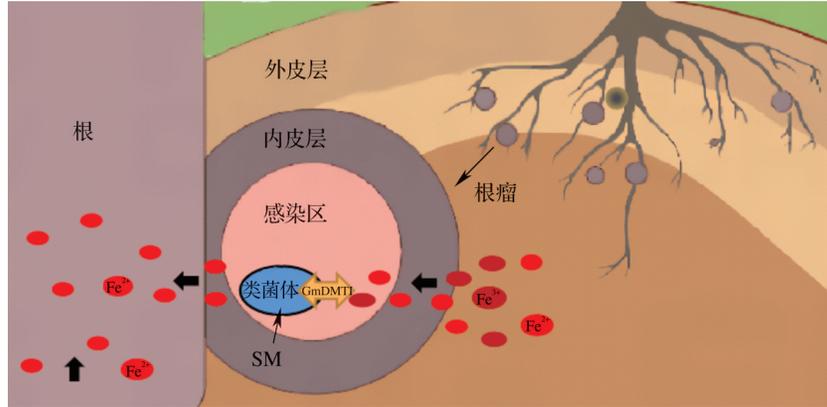
件下,铁元素的施加能够提高大豆的耐阴性,从而增加其产量组分和最终产量。缺铁对植物生长有着极大的影响,植物一旦缺铁,参与光合作用最重要的酶,如核酮糖 1,5 二磷酸加氧酶和羧化酶活性均显著下降<sup>[8-9]</sup>,同时叶片叶绿体基粒和基质片层数量减少,所有膜成分的光合电子传递链的电子载体和捕光色素也会同步下降<sup>[10]</sup>。缺铁显著影响大豆生长,可导致植株形态发育迟缓,直接影响产量。据统计,一般缺铁会造成大豆生产力显著下降,严重时将会损失 20%~30% 的产量<sup>[6,11]</sup>。

大豆是典型的固氮型作物,与根瘤菌存在共生关系,大豆为根瘤菌提供合适的固氮环境及生长所必需的碳水化合物,而根瘤菌将氮气转变成含氮化合物,满足豆科植物对氮元素的需求。当共生菌侵入豆科植物根毛时,内皮层根细胞的分裂和根瘤的形成标志着共生开始<sup>[12]</sup>。研究发现,铁对大豆固氮有一定作用<sup>[13]</sup>,同时整个固氮过程也增加了对铁的需求。铁不仅是合成铁蛋白(包括高丰度的豆血红蛋白)所必需的,也是拟杆菌电子传递链中合成细胞色素和固氮酶所必需的,同时也是根瘤生长发育所必需的<sup>[14]</sup>,但是根瘤表皮上没有检测到铁元素,这表明根瘤获取铁的主要途径不是从根际中直接摄取<sup>[15]</sup>。

大豆根瘤分为 3 个主要部分(图 1),即外皮层(Outer cortex)、内皮层(Endodermis)和感染区(Infection area)。铁元素在根瘤内先被运输到含铁蛋白的细胞和细胞器中,当类菌体感染根瘤后,在类菌体呼吸链的固氮酶和细胞色素存在的情况下,铁元素以  $\text{Fe}^{3+}$  和  $\text{Fe}^{2+}$  两种形式首先进入根瘤的感染细胞,由于共生关系的形成,类菌体被内化在豆科植物的根皮层细胞中,它们被共生体膜(SM, symbiotic membrane)包围,该膜形成一个界面,调节对类菌体的营养供应,因此,铁离子被类菌体吸收要通过该膜。虽然共生体和类菌体对  $\text{Fe}^{2+}$  的吸收速度比  $\text{Fe}^{3+}$  快,但是共生体对  $\text{Fe}^{2+}$  的摄取是否有利尚待确定<sup>[16]</sup>。相关研究还发现在大豆根瘤中存在一个  $\text{Fe}^{2+}$  的转运蛋白 GmDMT1 (*Glycine max* divalent metal transporter 1),该转运蛋白位于大豆共生体膜上,而共生体膜与根质膜一样具有三价铁还原酶活

性<sup>[14]</sup>。被类菌体感染的根瘤细胞的细胞质以及细胞外围的大量线粒体中均需要铁结合豆血红蛋白,而豆血红蛋白能够固定分子氮( $N_2$ ),在根瘤中引导 $O_2$ 被细菌呼吸,同时内环境需要保持微氧状态以保

护对 $O_2$ 敏感的固氮酶<sup>[16]</sup>。虽然当前关于铁如何通过根瘤膜运输到类菌体的研究是有限的,但对后续大豆铁元素与根瘤的相关研究也能提供一定思路。



SM:共生体膜

SM:Symbiotic membrane

图1 铁元素经过大豆根瘤运输至根部的整个过程

Fig.1 The whole process of iron element transport to the root through soybean nodules

## 2 大豆对铁元素的吸收及过剩产生的毒害现象

### 2.1 正常土壤环境中的大豆铁元素吸收机制

双子叶植物已经进化出还原机制来增强对土壤中Fe<sup>3+</sup>的吸收<sup>[17]</sup>。通过根到根际分泌质子和酚类化合物,在表皮细胞质膜结合质子泵(HA2, H<sup>+</sup>-ATPase 2)运输质子从而实现根际的酸化<sup>[18]</sup>,增加Fe<sup>3+</sup>的溶解度<sup>[19]</sup>(图2)。这涉及激活根中的三种铁螯合物还原酶Ferric chelate reductase(FCR)、Ferric reduction oxidase 2(FRO2)、Iron-regulated transporter 1(IRT1)<sup>[20-24]</sup>,植物的还原酶活性受到螯合物的稳定性常数和结合铁的功能基团数量以及络合分子极性的影响<sup>[25]</sup>,将Fe<sup>3+</sup>还原为Fe<sup>2+</sup>。该还原机制中存在一种金属转运蛋白,即大豆铁调节转运蛋白(GmIRT1, glycine max Iron-regulated transporter 1),GmIRT1不仅是这些调控网络的最终目标,也是金属传感机制的一部分<sup>[26-27]</sup>。苹果中存在SIZ/PIAS型SUMO E3连接酶(MdSIZ1),能够促进MdbHLH38和MdbHLH39的表达,从而激活FRO2和IRT1的转录<sup>[28]</sup>,Fe<sup>2+</sup>在IRT1的帮助下通过转录和翻译调节网络最终整合在根表皮中,植株缺铁可诱导IRT1表达以微调必需铁离子的吸收,然后通过根表皮细胞质膜运输<sup>[29]</sup>。

相较于双子叶植物,禾本科植物如水稻、大麦和玉米等主要通过螯合机制吸收铁。螯合机制离

不开植物高铁载体,植物的高铁载体涉及麦根酸(MA, mugineic acid)家族和燕麦酸家族的有机小分子(PS, plant siderophores)。PS作为强铁螯合剂,具有结合Fe<sup>3+</sup>高亲和力<sup>[30]</sup>。其由TOM转运蛋白(TOM, the translocase of the outer mitochondrial membrane)分泌到根际,通过YS1转运蛋白(YS1, yellow stripe 1)被吸收到根细胞中,然后再通过木质部将铁从根转移到老叶,进一步通过韧皮部转移到新叶<sup>[31-32]</sup>。水稻中螯合机制的上调基因OsHRZ1和OsHRZ2直接受两个bHLH转录因子的控制,即OsIRO2(铁相关转录因子)和OsFIT(缺铁诱导转录因子)<sup>[33]</sup>。

### 2.2 钙质土壤环境下大豆对铁元素的吸收情况

大豆缺铁受土壤和植物中的许多因素影响,铁的有效吸收取决于土壤的理化性质,钙质土壤覆盖了地球表面的30%,易形成难溶的Fe<sup>3+</sup>氢氧化物。因此,生长在这些土壤上的植物往往缺铁并产生脉间褪绿<sup>[19]</sup>。碳酸盐(CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>)是通过土壤中碳酸钙的分解以及在植株中硝酸盐过剩时产生的,碳酸钙在水中溶解成Ca<sup>2+</sup>和CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>。潮湿的田间条件导致碳酸盐生成增加并加剧缺铁症状。在缺铁环境下,当碳酸盐在高pH值的土壤中积聚时,碳酸盐和水溶液可以形成碳酸-氢碳酸酐动态平衡,可以在酸性和碱性环境中进行自动缓冲,并产生缓冲效应,土壤缓冲禁止质子从根部挤出以减少Fe<sup>3+</sup>还原成Fe<sup>2+</sup>被植株吸收<sup>[34]</sup>。

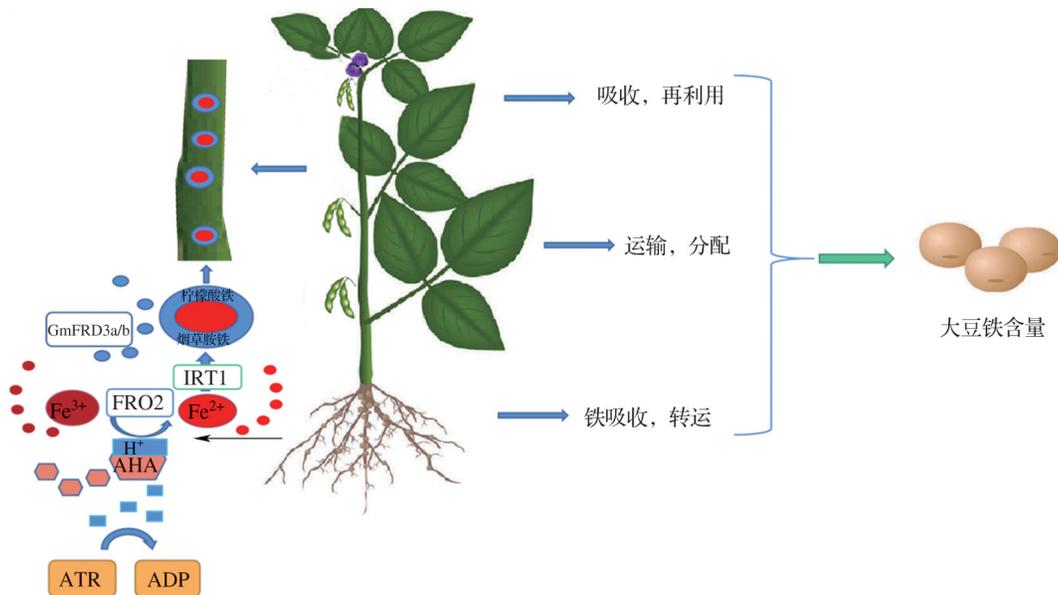


图2 正常土壤环境中大豆根部吸收铁元素至茎秆中以柠檬酸铁和烟草胺铁复合物的形式运输的整个过程

Fig.2 In normal soil environment, the whole process of iron absorption from soybean roots to stems in the form of iron citrate and tobacco amine iron complex is transported

### 2.3 大豆铁中毒

铁中毒是一种与土壤溶液中高浓度还原铁( $\text{Fe}^{2+}$ )相关的疾病综合症,过量的铁会生成活性氧而导致氧化细胞产生毒性,主要归因于活性氧与过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )反应生成羟基自由基( $\cdot\text{OH}$ ),羟基自由基是最活跃的活性氧<sup>[35]</sup>。虽然铁依赖的活性氧生成被认为是铁毒性的主要机制,但对酵母的研究表明,铁催化的活性氧生成可能不是铁毒性的原因<sup>[36]</sup>。植物对胁迫的响应是复杂的,这个过程需要多种代谢物之间的相互作用,当植物受到铁毒害胁迫时,反油酸增加,而亚油酸和亚麻酸减少<sup>[37]</sup>。铁的这种反应特性可以通过破坏脂质和蛋白质对细胞造成直接损伤,也可以调节生长和发育过程。在植物中,过多的铁可缓解由磷缺乏诱导的初生根生长停滞<sup>[38]</sup>。

当土壤中含有过量的铁元素时,会使大豆产生铁毒害。铁毒害在大豆中研究甚少,但不可被忽略。铁毒害的严重症状已经在水稻中被发现半个多世纪,相关研究中发现还原性亚铁在水稻湿土中的溶解度更大,从而导致水稻过量吸收产生铁毒害现象<sup>[39]</sup>。水稻铁毒害症状包括根部过度吸收 $\text{Fe}^{2+}$ 及其从顶叶易位到叶中,其中氧自由基的产生会损害细胞的结构成分及其生理过程,与这些过程相关的典型症状是稻叶“泛黄”和产量损失<sup>[40]</sup>。尽管在植物铁生物学和铁毒性领域进行了广泛的研究,但植物中调控高铁耐受性的主效基因尚未确定,且铁毒性的活性氧非依赖性机制仍不清楚<sup>[36]</sup>。拟南芥根对铁毒害的耐受性主要由S-亚硝基谷胱甘肽还原

酶(GSNOR, S-nitrosoglutathione reductase)通过抑制铁依赖性亚硝化和氧化性细胞毒性来维持根分生组织活性并防止细胞死亡。同时S-亚硝基谷胱甘肽还原酶也是豆科植物和单子叶植物等高等植物根对铁毒害产生耐受性所必需的,这为解决高铁条件下农作物的安全生产提供了具体方案<sup>[36]</sup>。

## 3 大豆缺铁失绿症及铁营养吸收利用的高效分子遗传机制研究

### 3.1 大豆缺铁失绿症

缺铁失绿症(IDC, iron deficiency chlorosis)是一种因缺铁而产生的严重症状,大豆产量损失与缺铁失绿症的严重程度呈正相关<sup>[41]</sup>。叶片缺铁检测一般通过测定叶绿素浓度来判定,其次可以通过类胡萝卜素含量鉴别<sup>[42]</sup>。缺铁失绿症的特征是早期复叶发育迟缓,发黄且静脉萎黄<sup>[43]</sup>。相关文献提及缺铁失绿症视觉等级分类及评分如图3所示, Bai等<sup>[43]</sup>将该症状分为9个等级, Merry等<sup>[44]</sup>将其进一步优化分为5个等级。复杂的遗传和环境互作导致大豆缺铁失绿症研究极其困难<sup>[41]</sup>。许多研究尝试从农艺性状中缓解缺铁失绿症,反复施用硫酸亚铁( $\text{FeSO}_4$ )缓解缺铁失绿症是当前使用最广泛的管理措施,但螯合铁来源不够经济,因此遗传耐受性才是最有效的预防措施,开发耐受缺铁失绿症品种是重中之重<sup>[45]</sup>。值得注意的是,大豆资源中有缺铁失绿症抗性的遗传变异比较丰富,因此培育抗缺铁失绿症品种的可能性较大<sup>[46]</sup>。

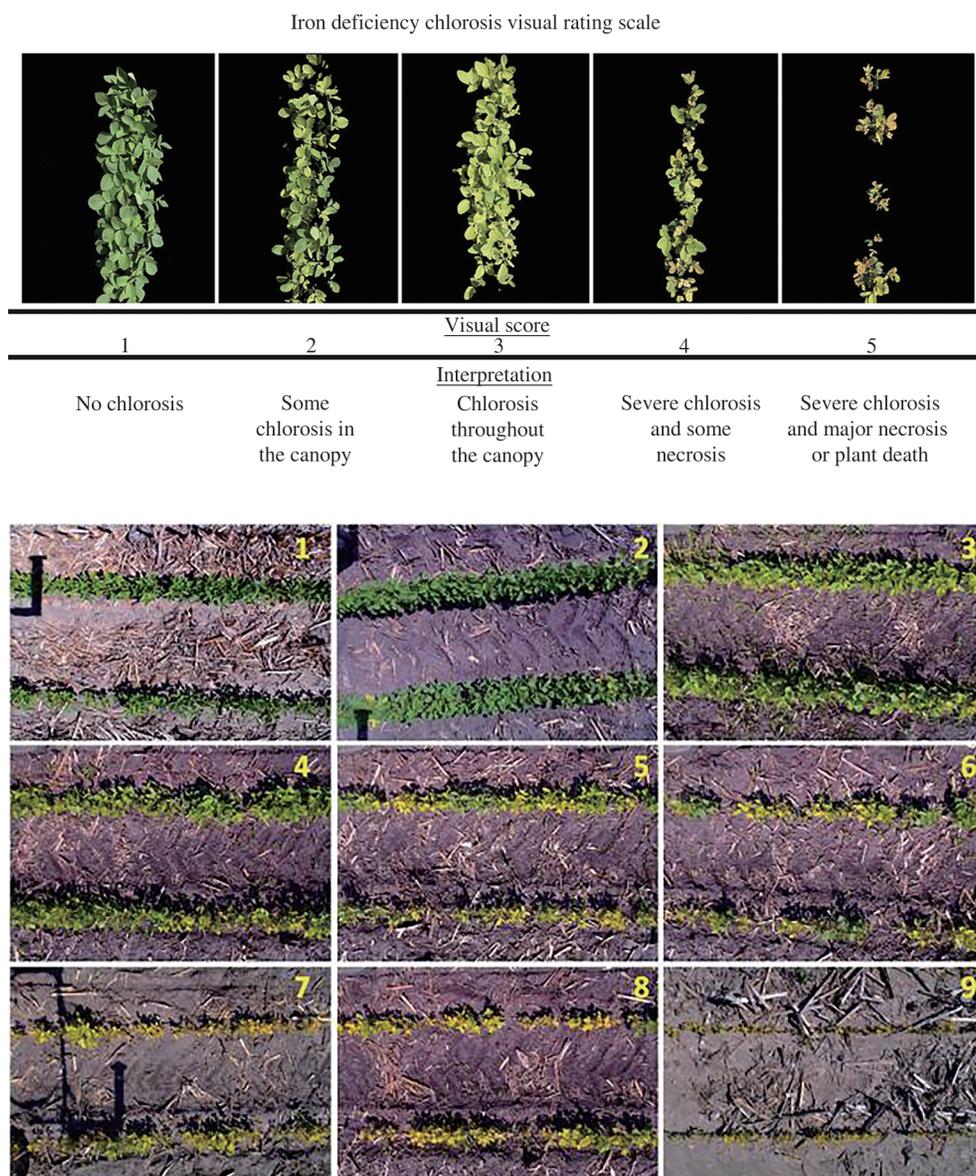


图3 缺铁失绿症5种等级<sup>[44]</sup>和9个等级的表型<sup>[43]</sup>

Fig.3 Phenotypic of 5 grades<sup>[44]</sup> and 9 grades of iron deficiency chlorosis<sup>[43]</sup>

### 3.2 缺铁失绿症的转录调控机制

在缺铁失绿症诱导的差异表达基因启动子区域发现了成髓细胞瘤(Myb)、螺旋-环-螺旋(bHLH)和延伸因子2(Elongation factor 2)转录因子结合位点,表明大豆响应缺铁失绿症的转录调控是复杂的<sup>[13]</sup>。最初对缺铁失绿症抗性的遗传研究表明该性状是由单一的隐性基因控制,但当前越来越多的研究发现缺铁失绿症的抗性是由许多基因控制的数量性状,并在许多遗传学研究中得到证实。相关研究发现,在Gm03、Gm05和Gm06染色体上存在IDC缺铁失绿症耐受性QTLs<sup>[46-47]</sup>。缺铁失绿症抗性QTL首次被报道存在于大豆Gm03染色体,该QTL解释了70%的表型变化<sup>[48-50]</sup>。根据定位和基因组分析,Gm03染色体抗性位点的候选基因为bHLH

转录因子家族,其在一个蛋白二聚区发生突变,推测这个突变体获得了对缺铁失绿症的抵抗性;在铁胁迫下,整个基因组的基因转录存在异常差异,部分反应似乎涉及到茎中柠檬酸盐-铁化合物的运输<sup>[4]</sup>。大豆根缺铁时,*GmIRT1*的表达被显著诱导,而一部分天然抗性相关巨噬细胞蛋白(NRAMP, natural resistance-associated macrophage protein)转运蛋白的成员(*GmNRAMP2a*、*GmNRAMP2b*、*GmNRAMP5a*、*GmNRAMP7*)显示下调趋势,一部分(*GmNRAMP5b*、*GmNRAMP6a*、*GmNRAMP6b*)被组成型表达。此外,缺铁导致大豆根中铁螯合还原酶活性和*GmFRO2*的表达均显著下降,表明大豆植株维持根际铁有效吸收的能力受损<sup>[51]</sup>。虽然已经发现了许多缺铁失绿症抗性QTLs,但大豆中与这些位点相

关的铁吸收效率生理基础研究较少。在Gm20染色体上鉴定到1个铁吸收效率位点,该位点与种子中的铁积累有关,在铁充足土壤条件下,携带Gm20位点等位基因的种子具有较高铁含量,但在种子内的沉积方式或机制尚未明确<sup>[52]</sup>。将其他铁吸收效率相关性状与已发现的缺铁失绿症抗性位点共定位,有利于更好地认识大豆铁吸收效率,并开发缺铁失绿症抗性品种,大豆铁营养高效利用及其遗传改良将有助于增加其产量和提高品质<sup>[53]</sup>。

### 3.3 铁吸收和转运相关基因研究

铁被根表皮细胞吸收后,将会通过共质体途径向维管结构运输铁元素,然后以 $\text{Fe}^{2+}$ 的形式通过铁转运蛋白从中柱内的薄壁细胞外排到木质部导管中,在此过程中,柠檬酸盐在磷酸盐依赖的质外体铁运输中发挥了重要作用<sup>[54-55]</sup>。铁在木质部导管中是以 $\text{Fe}^{3+}$ -柠檬酸盐或 $\text{Fe}^{3+}$ -柠檬酸盐/苹果酸盐混合物的形式运输到地上器官<sup>[56]</sup>。 $\text{Fe}^{3+}$ -柠檬酸和 $\text{Fe}^{3+}$ -苹果酸对光还原敏感<sup>[57]</sup>,这种反应对木质部中铁转运的影响尚不清楚。已有研究表明,铁在木质部中的转运是植物中铁分布的关键步骤,然而控制这一过程的机制在很大程度上仍未可知<sup>[58-59]</sup>。

叶片中来自木质部的铁通过烟酰胺转运蛋白YSL1 (Yellow stripe-like 1) 和YSL3 (Yellow stripe-like 3) 被转运至邻近的非维管组织<sup>[57]</sup>,或者沿着木质部导管输送到叶片外围的小脉,进而通过 $\text{Fe}^{2+}$ 转运蛋白OPT3 (Oligopeptide transporter 3) 转移到韧皮部,再转运到库组织。这些转运机制意味着铁在吸收到叶肉细胞中或装载到韧皮部之前,可能通过膜相关的铁螯合物还原酶(FROs, ferric-chelate reductase oxidase)或质外体中还原剂抗坏血酸盐一步步将 $\text{Fe}^{3+}$ 还原成 $\text{Fe}^{2+}$ <sup>[60]</sup>。

研究表明,两个编码铁氧化物酶基因(*LPR1*和*LPR2*)在拟南芥木质部铁转运调控中发挥关键作用<sup>[61]</sup>。敲除*LPR1*和*LPR2*增加了木质部汁液中 $\text{Fe}^{2+}$ 的比例,并导致铁沿维管束沉积,特别是在叶柄和叶片主脉中。在铁充足条件下,*lpr1*和*lpr2*突变体的根和成熟叶中表现出铁缺乏反应基因组成型表达和铁过度积累;但在低铁条件下,新叶和花序表现出缺铁失绿症症状。此外,*lpr1*和*lpr2*突变体的木质部和韧皮部汁液中铁浓度较低,并且铁在木质部中的转运被抑制。研究发现,*FRD3* (*Ferric reductase defective 3*) 基因介导柠檬酸运输铁元素到植株胚胎和花粉中,以满足生长需要<sup>[62]</sup>。拟南芥中的研究进一步证实,*AtFRD3* 基因在调控木质部铁

的转运过程中发挥重要作用<sup>[63]</sup>,但是植物根部向地上部传递铁营养信息的长距离信号通路尚未完全明晰。在大豆中,铁进入到根部后,就会在其木质部中以柠檬酸铁和烟草胺铁复合物的形式在整个植物体内运输。*FRD3* 转运蛋白的突变导致铁积累在根部的中央血管圆筒,并且无法将铁元素运输到地上部分,表明柠檬酸盐在木质部铁转运中起主导作用<sup>[63]</sup>;已有的研究表明,根冠高效铁转运效率需要大豆植株木质部存在较高的柠檬酸水平<sup>[4]</sup>,因此,柠檬酸盐在铁元素转运中起到关键作用。此外,碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)型转录因子也能够控制植株铁的吸收和转运,是拟南芥缺铁反应和稳态的主要调控因子<sup>[7,64]</sup>,大豆中同样发现bHLH结构域蛋白在缺铁情况下能够被特异性诱导,同时过表达*GmbHLH57*和*GmbHLH300*可增强大豆对缺铁的耐受性,结果表明这两个bHLH家族基因是参与大豆铁稳态的重要转录因子<sup>[5]</sup>。

### 3.4 FRD3 基因家族的相关研究

*FRD3* 是多药和毒素外排(MATE, multidrug and toxin efflux)家族的一员,包含12到14个跨膜结构域蛋白,具有高效铁螯合剂的外排转运体,能够运输小的有机化合物,对整个植物发育过程中维持铁稳态起着重要作用,有助于柠檬酸盐外排进入木质部<sup>[65]</sup>。柠檬酸是一种主要的铁螯合剂,通过*FRD3* 特异性运输到根木质部,是铁有效转移到地上部所必需的<sup>[63]</sup>,对于铁从根部转移到地上部并被叶细胞吸收非常重要<sup>[65]</sup>,*FRD3* 对柠檬酸的特异运输是植株整个发育过程中铁质外体运输的重要生理作用,并为多细胞生物在涉及细胞外循环的铁运输提供了一个经典模式。研究发现,*FRD3* 发生异常,将会导致多种金属元素的异常分布和积累<sup>[17,66]</sup>。*FRD3* 在各种作物铁转运中充当重要角色已被报道,如大豆*GmFRD3*、拟南芥*AtFRD3*、水稻*OsFRDL1* 以及花生*AhFRDL1* 负责释放植物体内柠檬酸到木质部<sup>[4,63,67-68]</sup>。拟南芥*AtFRD3* 及其水稻中同源基因*OsFRDL1* 是质膜柠檬酸外排转运体、铁稳态机制的重要组成部分<sup>[63,67]</sup>。大豆*GmFRD3* 与拟南芥*AtFRD3* 存在序列和功能相似性,在一些铁高效大豆基因型中,*GmFRD3b* 的表达上升导致木质部汁液中柠檬酸盐水平的升高,*GmFRD3b* 的表达降低,则柠檬酸盐和硝胺减少,造成铁在根部积累,无法转运到地上部<sup>[4]</sup>。尽管各种研究强调了*FRD3* 在植物内部铁转运中起到重要作用(表1),但目前利用*FRD3* 来提高植物中铁浓度以及进行育种改良尚未见报道<sup>[69]</sup>。

表1 大豆中鉴定到的与铁元素吸收相关基因

Table 1 Genes related to iron absorption identified in soybean

基因 Gene	蛋白功能注释 Protein function annotation	已知结果 Known results	参考文献 Reference
<i>GmIRT1</i> ( <i>Glyma.07G223200</i> )	铁离子转运体	锌、锰、钴和镉转运蛋白	[26]
<i>GmNRAMP2a</i> ( <i>Glyma.05G101700</i> )	铁离子转运体	天然抗性相关巨噬细胞转运蛋白	[70,51]
<i>GmNRAMP2b</i> ( <i>Glyma.17G165200</i> )	铁离子转运体	天然抗性相关巨噬细胞转运蛋白	[37,51,70]
<i>GmNRAMP7</i> ( <i>Glyma.06G115800</i> )	铁离子转运体	天然抗性相关巨噬细胞转运蛋白	[51,70]
<i>GmFRD3a</i> ( <i>Glyma.15G274600</i> )	铁离子转运体	影响木质部汁液中柠檬酸盐水平	[4]
<i>GmFRD3b</i> ( <i>Glyma.09G102800</i> )	铁离子转运体	影响木质部汁液中柠檬酸盐水平	[4]
<i>GmbHLH300</i> ( <i>Glyma.03G130600</i> )	铁稳态转录因子	参与大豆铁稳态的重要转录因子	[5]
<i>GmbHLH57</i> ( <i>Glyma.12G178500</i> )	铁稳态转录因子	参与大豆铁稳态的重要转录因子	[5]
<i>GmYSL7</i> ( <i>Glyma.11G203400</i> )	铁转运蛋白	运输整合的 $Fe^{2+}$ 和 $Fe^{3+}$ ,负责铁从植物根部到根瘤的运输	[71]

## 4 铁元素与其他金属元素间的相互作用

植物中不同金属元素间普遍存在相互作用。铁转运蛋白IRT1在植物中除了转运铁,同时还是锌、锰、钴和镉的转运蛋白<sup>[26]</sup>,IRT1的表达水平在转录和翻译后受到金属元素含量的调控,以最大限度地提高铁的吸收,同时限制锌、锰或钴的积累<sup>[72]</sup>。锌和铁是超氧化物歧化酶的辅助因子,可清除活性氧并介导氧化还原信号,锌和铁相互作用并在其吸收和运输中存在竞争关系,此外铁的补充量影响着锌的吸收,但铁不受大豆锌供应的影响<sup>[73]</sup>。大豆根系在高锌和低铁的环境条件下强烈激活了*FRO2*和*FIT1*(*Fe-deficiency induced transcription factor 1*)基因的表达<sup>[74]</sup>。铁利用率是植物钼代谢的重要调控元素,钼酸盐利用率在铁代谢中具有次要地位。施加钼肥可以增加大豆体内铁的分配,提高铁营养、抗氧化酶活性、氮同化和脱落酸含量,改善大豆生长和氧化耐受性<sup>[75]</sup>。缺铁和缺锰影响植物根系对磷的吸收<sup>[76]</sup>,植物中磷和铁之间的相互作用已经在许多研究中得到证实,有关研究发现植物中磷和铁元素之间具有拮抗作用,在磷有限的条件下,根系对铁的吸收和再分配具有重要影响,缺磷可以促进植物中铁的积累和利用<sup>[77]</sup>。此外,在铁限制条件下,磷高效吸收型大豆品种(即磷高效大豆)能够改善对铁的吸收,但是我国培育的磷高效大豆品种在生理和分子水平上对铁吸收和利用的具体机制仍未知<sup>[78]</sup>。

综上所述,植物生长、发育和繁殖需要多种不同金属元素,这些元素必须从土壤基质中迁移,并

作为金属离子被根部吸收。一旦被根部吸收,金属离子就会被维管组织分配到植物的不同部位<sup>[79]</sup>,某一元素缺少或过剩都会对植物生长发育造成严重影响。

## 5 展望

缺铁失绿症以及铁过多产生的毒害严重威胁到作物的生长发育以及产量和品质,大豆作为我国重要的经济作物,能够为人类和动物提供丰富的油脂和蛋白等营养物质。关于大豆铁吸收及如何从地下部向地上部转运和再分配的相关研究已经较为清晰,但目前有关 $Fe^{3+}$ 还原成 $Fe^{2+}$ 的相关酶、铁转运相关蛋白、控制柠檬酸盐及烟草胺铁运输的相关基因及其功能的研究报道甚少,铁如何通过众多根瘤膜转运到类菌体的研究是有限的,铁毒性的活性氧非依赖性机制也不清楚。铁是大豆正常生长代谢过程中关键酶活性所必需的微量营养素,不仅参与叶绿素合成、呼吸作用和氧化还原反应等生理过程,也是许多功能蛋白酶的重要辅助因子,同时能够提高非生物胁迫的耐受性<sup>[74]</sup>,在大豆铁高效利用性状形成研究中有一系列关键科学问题亟待回答。

近年来,中央一号文件多次提及“大豆玉米带状复合种植技术”,在该系统共生过程中,大豆会受到玉米遮光胁迫,冠层内的红光与远红光比率降低<sup>[80]</sup>,在氮肥最佳条件下,外施适量的铁肥能够有效提高大豆的耐阴性,从而增加其产量,而缺少铁元素则显著影响其生长发育,造成植株形态发育迟缓,降低花粉活性,直接影响产量,使其生产力显著下降<sup>[81]</sup>。此外,由于盐碱地富含钙质、磷素,易被钙质固定等不利因素,盐碱地环境下生长的大豆对铁

的利用尤为重要,因此鉴定和解析植株体内铁转运关键基因及其分子调控机制对于大豆铁高效利用及其产业化提质增效等具有重要价值。

几个世纪以来,缺铁性贫血(IDA, iron deficiency anemia)是一个全球日益严重的健康问题,影响着世界四分之一的人口,并严重威胁全世界人类健康,主要集中在学龄前儿童和妇女身上,已成为全球公共卫生问题<sup>[82]</sup>。世界卫生组织和其他政府机构联合制定了健康咨询,并在过去20年中多次尝试开发营养补充剂、优化膳食结构的预防策略和缓解措施,但并未显著改善全球人口的铁营养水平<sup>[83]</sup>。日常膳食中长期缺乏铁、锌、维生素A等必需微量营养素,也被称为“隐性饥饿”,水稻作为主食,其谷物中铁、锌与其他必需矿物质和维生素A原( $\beta$ -胡萝卜素)的含量显著增加,可以有效预防“隐性饥饿”。许多籼稻和粳稻品种已在全球范围内被生物强化(通过基因工程或分子育种)处理,俗称“高铁米”、“低植酸盐大米”、“高锌大米”和“高类胡萝卜素大米”(黄金大米)品种<sup>[84]</sup>。以大米为主食的发展中国家可开发和推广富含高铁的水稻品种(高铁米)并作为功能性粮食或替代主食,确保人们有足够的日常营养铁来源而避免出现缺铁性贫血症状<sup>[85]</sup>。相关研究发现玉米籽粒中的铁浓度与产量呈负相关<sup>[86]</sup>,而铁运输到籽粒中的过程尚未可知。

尽管育种家们很早就认识到选育耐低铁(铁有效)品种可以在根本上解决大豆缺铁失绿症,进而增加大豆产量,但直到20世纪70年代,国际上才开始重视这项研究<sup>[87]</sup>。大豆铁营养高效性属于数量性状,受多基因控制,早期的研究利用轮回选择法改良大豆的缺铁失绿症抗性,同时定向选择对大豆缺铁失绿症抗性育种也具有良好的作用和广阔前景<sup>[87]</sup>。当前,在不降低产量的条件下,加深籽粒铁含量的相关基因研究是未来的热点方向。Yan等<sup>[88]</sup>研究发现*ZmNAC78*的表达富集在玉米籽粒基部胚乳转移层,直接调控Fe转运蛋白的信使RNA丰度,能够调节籽粒中铁浓度,该研究结果为开发“高铁玉米”品种奠定了基础,同时也为“高铁大豆”育种提供了一定的思路和新的方向。

#### 参考文献

- [1] 汪明华, 李佳佳, 陆少奇, 邵文韬, 程安东, 王晓波, 邱丽娟. 大豆品种耐高温特性的评价方法及耐高温种质筛选与鉴定. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 891-902  
Wang M H, Li J J, Lu S Q, Shao W T, Cheng A D, Wang X B, Qiu L J. Construction of evaluation standard for tolerance to high-temperature and screening of heat-tolerant germplasm resources in Soybean. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(4): 891-902
- [2] 金武, 万明月, 李俊, 吕锬, 朱尚尚, 龙群, 陈林英, 苗龙, 高慧慧, 李佳佳, 邱丽娟, 王晓波. 大豆耐密植品种评价方法的建立及耐密种质的筛选. 植物遗传资源学报, 2022, 23(4): 1004-1015  
Jin W, Wan M Y, Li J, Lv K, Zhu S S, Long Q, Chen L Y, Miao L, Gao H H, Li J J, Qiu L J, Wang X B. Establishing an evaluation method for condensed planting and identification of elite germplasm resources in Soybean. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(4): 1004-1015
- [3] Templeton D M, Ariese F, Cornelis R, Danielsson L G, Muntau H, Leeuwen H P, Lobinski R. Guidelines for terms related to chemical speciation and fractionation of elements. Definitions, structural aspects, and methodological approaches (IUPAC Recommendations 2000). Pure and Applied Chemistry, 2000, 72(8): 1453-1470
- [4] Rogers E E, Wu X L, Stacey G, Nguyen H T. Two MATE proteins play a role in iron efficiency in soybean. Journal of Plant Physiology, 2009, 166: 1453-1459
- [5] Li L, Gao W W, Peng Q, Zhou B, Kong Q H, Ying Y H, Shou H X. Two soybean bHLH factors regulate response to iron deficiency. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60: 608-622
- [6] Raza M A, Feng L Y, Werf W, Iqbal N, Khan I, Khan A, Din A M U, Naeem M, Meraj T A, Hassan M J, Khan A, Lu F Z, Liu X, Ahmed M, Yang F, Yang W Y. Optimum strip width increases dry matter, nutrient accumulation, and seed yield of intercrops under the relay intercropping system. Food and Energy Security, 2020, 9(2): 199
- [7] Song H, Geng Q L, Wu X, Hu M, Ye M, Yu X, Chen Y L, Xu J N, Jiang L, Cao S Q. The transcription factor MYC1 interacts with FIT to negatively regulate iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal, 2023, 114(1): 193-208
- [8] Bertamini M, Nedunchezian N, Borghi B. Effect of iron deficiency induced changes on photosynthetic pigments, ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase, and photosystem activities in field grown grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. pinot noir) leaves. Photosynthetica, 2001, 39: 59-69
- [9] Wang Y W, Xu C, Li K, Cai X J, Wu M, Chen G X. Fe deficiency induced changes in rice (*Oryza sativa* L.) thylakoids. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24: 1380-1388
- [10] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, Shi L. Effects of iron deficiency on photosynthesis and photosystem II function in soybean leaf. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33: 53-60
- [11] Naeve S L. Iron deficiency chlorosis in soybean: Soybean seeding rate and companion crop effects. Agronomy Journal, 2006, 98: 1575-1581

- [12] Kaiser B N, Moreau S, Castelli J, Thomson R, Lambert A, Bogliolo S, Puppo A, Day D A. The soybean NRAMP homologue, *GmDMT1*, is a symbiotic divalent metal transporter capable of ferrous iron transport. *The Plant Journal*, 2003, 35: 295-304
- [13] Brear E M, Bedon F, Gavrin A, Kryvoruchko I S, Torres-Jerez I, Udvardi M K, Day D A, Smith P M C. *GmVTL1a* is an iron transporter on the symbiosome membrane of soybean with an important role in nitrogen fixation. *New Phytologist*, 2020, 228: 667-681
- [14] Brear E M, Day D A, Smith P M C. Iron: An essential micronutrient for the legume-rhizobium symbiosis. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 359
- [15] Rodriguez-Haas B, Finney L, Vogt S, Gonzalez-Melendi P, Imperial J, Gonzalez-Guerrero M. Iron distribution through the developmental stages of *Medicago truncatula* nodules. *Metallomics*, 2013, 5: 1247-1253
- [16] Jiang S Y, Jardinaud M F, Gao J P, Pecrix Y, Wen J Q, Mysore K, Xu P, Sanchez-Canizares C, Ruan Y T, Li Q J, Zhu M J, Li F Y, Wang E T, Poole P S, Gamas P, Murray J D. NIN-like protein transcription factors regulate leghemoglobin genes in legume nodules. *Science*, 2021, 374: 625-628
- [17] Kobayashi T, Nishizawa N K. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 131-152
- [18] Aksoy E, Maqbool A, Tindas İ, Caliskan S. Soybean: A new frontier in understanding the iron deficiency tolerance mechanisms in plants. *Plant and Soil*, 2017, 418: 37-44
- [19] Fourcroy P, Siso-Terraza P, Sudre D, Savirón M, Reyt G, Gaymard F, Abadía A, Abadía J, Álvarez-Fernández J, Briat J F. Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency. *New Phytologist*, 2014, 201: 155-167
- [20] Jeong J, Merkovich A, Clyne M, Connolly E L. Directing iron transport in dicots: Regulation of iron acquisition and translocation. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 106-113
- [21] Martin-Barranco A, Spielmann J, Dubeaux G, Vert G, Zelazny E. Dynamic control of the high-affinity iron uptake complex in root epidermal cells. *Plant Physiology*, 2020, 184: 1236-1250
- [22] Palmer C M, Guerinot M L. Facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5: 333-340
- [23] Vert G, Grotz N, Dedaldechamp F, Gaymard F, Guerinot M L, Briat J F, Curie C. *IRT1*, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth. *Plant Cell*, 2002, 14: 1223-1233
- [24] Santi S, Schmidt W. Dissecting iron deficiency-induced proton extrusion in *Arabidopsis* roots. *New Phytologist*, 2009, 183: 1072-1084
- [25] Inoue H, Higuchi K, Takahashi M, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa N K. Three rice nicotianamine synthase genes, *OsNAS1*, *OsNAS2*, and *OsNAS3* are expressed in cells involved in long-distance transport of iron and differentially regulated by iron. *The Plant Journal*, 2003, 36: 366-381
- [26] Dubeaux G, Neveu J, Zelazny E, Vert G. Metal sensing by the IRT1 transporter-receptor orchestrates its own degradation and plant metal nutrition. *Molecular Cell*, 2018, 69: 953-964
- [27] Chen Q Q, Wu W W, Zhao T, Tan W Q, Tian J, Liang C Y. Complex gene regulation underlying mineral nutrient homeostasis in soybean root response to acidity stress. *Genes*, 2019, 10: 402
- [28] Zhou L J, Zhang C L, Zhang R F, Wang G L, Li Y Y, Hao Y J. The SUMO E3 ligase *MdSIZ1* targets *MdbHLH104* to regulate plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activity and iron homeostasis. *Plant Physiology*, 2019, 179: 88-106
- [29] Morrissey J, Guerinot M L. Iron uptake and transport in plants: The good, the bad, and the ionome. *Chemical Reviews*, 2009, 109: 4553-4567
- [30] Kratena N, Draskovits M, Biedermann N, Oburger E, Stanetty C. Total synthesis of [<sup>13</sup>C<sub>2</sub>]-labeled phytosiderophores of the mugineic and avenic acid families. *Journal of Labelled Compounds and Radiopharmaceuticals*, 2023, 66 (13) : 428-434
- [31] Kakei Y, Ishimaru Y, Kobayashi T, Yamakawa T, Nakanishi H, Nishizawa N K. *OsYSL6* plays a role in the allocation of iron. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79: 583-594
- [32] Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, Takahashi M, Sato Y, Sato Y, Uozumi N, Nakanishi H, Nishizawa N K. Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286: 5446-5454
- [33] Liang G, Zhang H M, Li Y, Pu M N, Yang Y J, Li C Y, Lu C K, Xu P, Yu D Q. *Oryza sativa* fer-like deficiency-induced transcription factor (*OsFIT/OsbHLH156*) interacts with *OsIRO2* to regulate iron homeostasis. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62: 668-689
- [34] 张伟, 赵丽梅, 韩喜国, 徐长宏, 赵婧, 邱强, 闫晓艳, 张鸣浩. 石灰性土壤大豆缺铁矫正. *大豆科学*, 2011, 30(3): 463-467
- Zhang W, Zhao X M, Han X G, Xu C H, Zhao J, Qiu Q, Yan X Y, Zhang M H. Iron deficiency correction of soybean in calcareous soil. *Soybean Science*, 2011, 30(3): 463-467
- [35] Dixon S J, Stockwell B R. The role of iron and reactive oxygen species in cell death. *Nature Chemical Biology* Volume, 2014, 10: 9-17
- [36] Li B H, Sun L, Huang J Y, Göschl C, Shi W M, Chory J, Busch W. GSNOR provides plant tolerance to iron toxicity via preventing iron-dependent nitrosative and oxidative cytotoxicity. *Nature Communications*, 2019, 10: 3896
- [37] Turhadi T, Hamim H, Ghulamahdi M, Miftahudin M. Iron toxicity-induced physiological and metabolite profile variations among tolerant and sensitive rice varieties. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14: 12

- [38] 李俊成,于慧,杨素欣,冯献忠.植物对铁元素吸收的分子调控机制研究进展.植物生理学报,2016,52(6):835-842  
Li J C, Yu H, Yang S X, Feng X Z. Research progress on molecular regulation mechanism of iron absorption in plants. Plant Physiology Journal, 2016, 52(6): 835-842
- [39] Ponnampereuma F N, Bradfield R, Peech M. Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. Nature, 1955, 175: 265
- [40] Becker M, Asch F. Iron toxicity in rice-conditions and management concepts. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2005, 168(4): 558-573
- [41] O'Rourke J A, Charlson D V, Gonzalez D C, Vodkin L O, Graham M A, Cianzio S R, Grusak M A, Shoemaker R C. Microarray analysis of iron deficiency chlorosis in near-isogenic soybean lines. BMC Genomics, 2007, 8: 476
- [42] Nsiri K, Krouma A. The key physiological and biochemical traits underlying common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) response to iron deficiency, and related interrelationships. Agronomy, 2023, 13: 2148
- [43] Bai G, Jenkins S, Yuan W A, Graef G L, Ge Y F. Field-based scoring of soybean iron deficiency chlorosis using RGB imaging and statistical learning. Frontiers in Plant Science, 2008, 9: 1002
- [44] Merry R, Dobbels A A, Sadok W, Naeve S, Stupar R M, Lorenz A J. Iron deficiency in soybean. Crop Science, 2022, 62: 36-52
- [45] Singh S, Singh A L, Pal K K, Reddy K K, Gangadhara K, Dey R, Mahatma M K, Verma A, Kumar N, Patel C B, Thawait L K, Ahmed S, Navapara R, Rani K, Kona P. Accumulation of resveratrol, ferulic acid and iron in seeds confer iron deficiency chlorosis tolerance to a novel genetic stock of peanut (*Arachis hypogaea* L.) grown in calcareous soils. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2023, 29: 725-737
- [46] Merry R, Butenhoff K, Campbell B W, Michno J M, Wang D C, Orf J H, Lorenz A J, Stupar R M. Identification and fine-mapping of a soybean quantitative trait locus on chromosome 5 conferring tolerance to iron deficiency chlorosis. The Plant Genome, 2019, 12: 190007
- [47] Kaiser D E, Lamb J A, Bloom P R, Hernandez J A. Comparison of field management strategies for preventing iron deficiency chlorosis in soybean. Agronomy Journal, 2014, 106: 1963-1974
- [48] Lin S, Cianzio S, Shoemaker R. Mapping genetic loci for iron deficiency chlorosis in soybean. Molecular Breeding, 1997, 3: 219-229
- [49] Peiffer G A, King K E, Severin A J, May G D, Cianzio S R, Lin S F, Lauter N C, Shoemaker R C. Identification of candidate genes underlying an iron efficiency quantitative trait locus in soybean. Plant Physiology, 2012, 158: 1745-1754
- [50] Assefa T, Zhang J P, Chowda-Reddy R V, Lauter A N M, Singh A, O'Rourke J A, Graham M A, Singh A K. Deconstructing the genetic architecture of iron deficiency chlorosis in soybean using genome-wide approaches. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 42
- [51] Rahman M A, Bagchi R, El-Shehawi A M, Elseehy M M, Anee S A, Lee K W, Kabir A H. Physiological and molecular characterization of strategy-I responses and expression of Fe-transporters in Fe-deficient soybean. South African Journal of Botany, 2022 (1): 942-950
- [52] King K E, Peiffer G A, Reddy M, Lauter M, Lauter N, Lin S F, Cianzio S, Shoemaker R C. Mapping of iron and zinc quantitative trait loci in soybean for association to iron deficiency chlorosis resistance. Journal of Plant Nutrition, 2013, 36: 2132-2153
- [53] 王金生, 闫晓艳, 吴俊江, 蒲国锋, 刘庆莉. 大豆营养高效利用型品种筛选. 大豆科学, 2020, 39(5): 696-702  
Wang J S, Yan X Y, Wu J J, Pu G F, Liu Q L. Screening of soybean varieties with high nutrient utilization efficiency. Soybean Science, 2020, 39(5): 696-702
- [54] Robe K, Barberon M. Nutrient carriers at the heart of plant nutrition and sensing. Current Opinion in Plant Biology, 2023, 74: 102376
- [55] Hoehenwarter W, Mönchgesang S, Neumann S, Majovsky P, Abel S, Müller J. Comparative expression profiling reveals a role of the root apoplast in local phosphate response. BMC Plant Biology, 2016, 16: 106
- [56] Flis P, Ouerdane L, Grillet L, Curie C, Mari S, Lobinski R. Inventory of metal complexes circulating in plant fluids: A reliable method based on HPLC coupled with dual elemental and high-resolution molecular mass spectrometric detection. New Phytologist, 2016, 211: 1129-1141
- [57] Zheng Z, Wang Z, Wang X Y, Liu D. Blue light-triggered chemical reactions underlie phosphate deficiency-induced inhibition of root elongation of *Arabidopsis* seedlings grown in petri dishes. Molecular Plant, 2019, 12: 1515-1523
- [58] Chu H H, Chiecko J, Punshon T, Lanzirotti A, Lahner B, Salt D E, Walker E L. Successful reproduction requires the function of *Arabidopsis* *YELLOW STRIPE-LIKE1* and *YELLOW STRIPE-LIKE3* metal-nicotianamine transporters in both vegetative and reproductive structures. Plant Physiology, 2010, 154: 197-210
- [59] Kumar R K, Chu H H, Abundis C, Vasques K, Rodriguez D C, Chia J C, Huang R, Vatamaniuk O K, Walker E L. Iron-nicotianamine transporters are required for proper long distance iron signaling. Plant Physiology, 2017, 175: 1254-1268
- [60] Sági-Kazár M, Solymosi K, Solti Á. Iron in leaves: Chemical forms, signalling, and in-cell distribution. Journal of Experiment Botany, 2022, 73: 1717-1734
- [61] Xu Z R, Cai M L, Yang Y, You T T, Ma J F, Wang P, Zhao F J. The ferroxidases LPR1 and LPR2 control iron translocation in the xylem of *Arabidopsis* plants. Molecular Plant, 2022, 15 (12): 1962-1975
- [62] Roschztardt H, Séguéla-Arnaud M, Briat J F, Vert G, Curie

- C. The FRD3 citrate effluxer promotes iron nutrition between sympastically disconnected tissues throughout *Arabidopsis* development. *Plant Cell*, 2011, 23: 2725-2737
- [63] Green L S, Rogers E E. FRD3 controls iron localization in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2004, 136: 2523-2531
- [64] Wu H L, Ling H Q. FIT-Binding proteins and their functions in the regulation of Fe homeostasis. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 844
- [65] Durrett T P, Gassmann W, Rogers E E. The FRD3-mediated efflux of citrate into the root vasculature is necessary for efficient iron translocation. *Plant Physiology*, 2007, 144(1): 197-205
- [66] Rogers E E, Guerinot M L. FRD3, a member of the multidrug and toxin efflux family, controls iron deficiency responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1787-1799
- [67] Yokosho K, Yamaji N, Ma J F. *OsFRDL1* expressed in nodes is required for distribution of iron to grains in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(18): 5485-5494
- [68] Qiu W, Wang N Q, Dai J, Wang T Q, Kochian L V, Liu J P, Zuo Y. *AhFRDL1*-mediated citrate secretion contributes to adaptation to iron deficiency and aluminum stress in peanuts. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(10): 2873-2886
- [69] Wu T Y, Gruissem W, Bhulla N K. Facilitated citrate-dependent iron translocation increases rice endosperm iron and zinc concentrations. *Plant Science*, 2018, 270: 13-22
- [70] Kabir A H, Rahman M A, Rahman M M, Brailey-Jones P, Lee K W, Bennetzen J L. Mechanistic assessment of tolerance to iron deficiency mediated by *Trichoderma harzianum* in soybean roots. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, 133(5): 2760-2778
- [71] Wu X Y, Wang Y L, Ni Q H, Li H Z, Wu X S, Yuan Z X, Xiao R H, Ren Z Y, Lu J J, Yun J X, Wang Z J, Li X. *GmYSL7* controls iron uptake, allocation, and cellular response of nodules in soybean. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65: 167-187
- [72] Spielmann J, Cointy V, Devime F, Ravanel S, Neveu J, Vert G. Differential metal sensing and metal-dependent degradation of the broad spectrum root metal transporter IRT1. *The Plant Journal*, 2022, 112: 1252-1265
- [73] Natalia T O, Filipe A N, Sombir R, Arnon A S C, Pedro M R, Luiz R G G, Jiping L, Li L. Iron counteracts zinc-induced toxicity in soybeans. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 194: 335-344
- [74] Oliveira N T, Namorato F A, Rao S, Cardoso A A S, Rezende P M, Guilherme L R G, Liu J P, Li L. Iron counteracts zinc-induced toxicity in soybeans. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 194: 335-344
- [75] Moussa M G, Sun X C, Ismael M A, Elyamine A M, Rana M S, Syaifudin M, Hu C X. Molybdenum-induced effects on grain yield, macro-micro-nutrient uptake, and allocation in Mo-inefficient winter wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41: 1516-1531
- [76] Amine B E, Mosseddaq F, Naciri R, Oukarroum A. Interactive effect of Fe and Mn deficiencies on physiological, biochemical, nutritional and growth status of soybean. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 199: 107718
- [77] Guo M, Ruan W, Zhang Y, Zhang Y, Wang X, Guo Z, Wang L, Zhou T, Paz-Ares J, Yi K. A reciprocal inhibitory module for Pi and iron signaling. *Molecular Plant*, 2022, 15(1): 138-150
- [78] Qiu W, Dai J, Wang N Q, Guo X T, Zhang X L, Zuo Y M. Effects of Fe-deficient conditions on Fe uptake and utilization in P-efficient soybean. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 112: 1-8
- [79] DalCorso G, Manara A, Piasentin S, Furini A. Nutrient metal elements in plants. *Metallomics*, 2014, 6: 1770-1788
- [80] Cheng B, Wang L, Liu R J, Wang W B, Yu R W, Zhou T, Ahmad I, Raza A, Jiang S J, Xu M, Liu C Y, Yu L, Wang W Y, Jing S Z, Liu W G, Yang W Y. Shade-tolerant soybean reduces yield loss by regulating its canopy structure and stem characteristics in the maize-soybean strip intercropping system. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 848893
- [81] Nasar J, Wang J Y, Zhou F J, Gitari H, Zhou X B, Tabl K M, Hasan M E, Ali H, Waqas M M, Ali I, Jahan M S. Nitrogen fertilization coupled with foliar application of iron and molybdenum improves shade tolerance of soybean under maize-soybean intercropping. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1014640
- [82] McLean E, Cogswell M, Egli I, Wojdyla D, Benoist B. Worldwide prevalence of anaemia, WHO vitamin and mineral nutrition information system, 1993-2005. *Public Health Nutrition*, 2009, 12(4): 444-454
- [83] Mohamadi S, Yazdanfar N, Ebrahiminejad B, Shokri S, Pirhadi M, Sadighara P, Zeinali T. Evaluation of iron content in bakery flour samples of tehran, iran. *Heliyon*, 2023, 9(1): 12937
- [84] Majumder S, Datta K, Datta S K. Rice biofortification: High iron, zinc, and vitamin-a to fight against "hidden hunger". *Agronomy*, 2019, 9: 803
- [85] Wang Q, Chen M J, Hao Q Y, Zeng H L, He Y. Research and progress on the mechanism of iron transfer and accumulation in rice grains. *Plants*, 2021, 10: 2610
- [86] Bänziger M, Long J. The potential for increasing the iron and zinc density of maize through plant-breeding. *Food and Nutrition Bulletin*, 2000, 21(4): 397-400
- [87] 张国平, 马国瑞. 大豆铁营养的遗传和铁高效品种的选育. *大豆科学*, 1996, 15(2): 159-163  
Zhang G P, Ma G R. Inheritance of iron nutrition and breeding of iron efficient soybean varieties. *Soybean Science*, 1996, 15(2): 159-163
- [88] Yan P S, Du Q G, Chen H, Guo Z F, Wang Z H, Tang J H, Li W X. Biofortification of iron content by regulating a NAC transcription factor in maize. *Science*, 2023, 382: 1159-1165