

# 果树作物铁吸收、转运与分配分子机制的研究进展

宗亚奇<sup>1,2</sup> 张璐<sup>1,2</sup> 刘笑宏<sup>1,2</sup> 沙玉芬<sup>1,2</sup> 王建萍<sup>1,2</sup> 刘万好<sup>1,2</sup> 唐美玲<sup>1,2</sup> 宋志忠<sup>1,3</sup>

(1. 烟台大学 生命科学学院, 山东 烟台 264005; 2. 山东省烟台市农业科学研究院, 山东 烟台 265500;

3. 鲁东大学 农学院, 山东 烟台 264039)

**摘要:** 在果树生长发育所必需的微量元素中,铁(Fe)的需求量最大,铁元素参与果树生长过程中的众多生化途径和代谢反应。然而,土壤中的铁多为三价铁,并以铁螯合物形式存在,植物根际对其利用微乎其微。目前,研究植物铁吸收、转运和分配的分子机制是各领域的热点内容,对其关键基因的研究大多集中在拟南芥、番茄等模式植物中,在果树上的研究极其稀缺。因此,本文通过综述国内外对关键基因的克隆和功能分析,以期进一步明确果树作物铁吸收、转运与分配的分子机制,为解决多年生果树缺铁或挖掘铁高效利用种质资源提供理论依据。

**关键词:** 果树; 铁吸收; 铁转运; 分子机制

**中图分类号:** S66-3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-8020(2021)01-0053-04

铁(Fe)是植物矿物营养中研究最多的元素之一。尽管铁在栽培土壤中的丰度相对较高,但实际上植物在获取铁的过程中往往会受到损害,从而造成作物严重减产或品质降低。在影响铁营养问题的土壤性质中,碳酸钙(CaCO<sub>3</sub>)在30%的土地面积上广泛存在,并承担着主要角色,这种土壤被称为石灰性土壤。在石灰性土壤中,栽培植物对铁缺乏的敏感性各不相同,有些受影响较小,而另一些则表现出严重的缺绿症。

据统计,世界上具有潜在性缺铁的土壤约占总耕地面积的40%<sup>[1]</sup>,植物缺铁则是目前农业生产上最为普遍的问题之一。土壤缺铁导致作物中的铁含量严重降低,从而直接影响到人类的铁营养状况<sup>[2]</sup>,我国近五分之一的人群患有缺铁性贫血,城市中幼儿贫血率为12%,农村能达到25%以上。由于我国还处于社会主义初级阶段,人民物质生活还有待提高,如果简单地依靠改变膳食结构或保健品等成本较高的方法来改善人们的铁营养状况,对于大部分人来说还很难做到,所以从根本上,还是要解决作物缺铁问题。

以葡萄树为例,在葡萄的生长发育过程所必需的微量元素中铁元素的需求量最大<sup>[3]</sup>,其在促

进植物生长发育、花的形成及果实品质与产量等生理方面,在光合及呼吸作用、叶绿素的合成、DNA合成等生命活动中发挥了重要的作用。尽管铁元素在土壤里含量丰富,但多以Fe<sup>3+</sup>的铁螯合物形式存在<sup>[3]</sup>,只有少量铁可以溶解于土壤中被植物吸收,严重影响了植物根系对铁元素的利用效率。近年来,葡萄产业发展迅猛,葡萄缺铁失绿的问题,尤其在在我国北方石灰性土壤产区中成为亟待解决的问题<sup>[4]</sup>。葡萄对缺铁反应十分敏感<sup>[5]</sup>,当土壤含铁量低时,新梢的幼叶最先出现失绿黄化。当缺铁严重时,幼叶逐渐干枯脱落,进而导致呼吸及蒸腾作用降低,同化作用受到阻碍甚至停止<sup>[5]</sup>。由于葡萄缺铁导致营养不良,新梢发育缓慢,树势变弱,果实变小,对葡萄的品质及产量都有着极大的影响。

目前,铁元素的吸收、转运与分配机制的研究一直是植物营养学、植物分子生理学等各类植物学科及分子研究领域的热点内容。本文将结合国内外对模式植物和园艺植物铁元素吸收、转运与分配的分子机制的研究进行综述,为研究果树作物铁元素吸收、转运与分配的分子机制提供理论基础和技术支持。

收稿日期: 2020-09-02; 修回日期: 2020-11-05

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD1000500); 国家现代农业产业技术体系专项资金(CARS-29-16); 山东省重点研发计划(2019GSF107095、2018JHZ006); 山东省农业良种工程基金(2019LZGC009-2)

第一作者简介: 宗亚奇(1995—),女,山西大同人,硕士研究生,研究方向为葡萄铁吸收基因研究。E-mail: 13662036259@163.com

通信作者简介: 唐美玲(1976—),女,山东文登人,高级农艺师,博士,研究方向为葡萄栽培及育种。E-mail: tmling1999@163.com

### 1 植物的铁吸收机制

铁在好氧条件下只有微溶性,特别是在高 pH 值和石灰性土壤中。在正常 pH 值的土壤中,Fe<sup>2+</sup>和 Fe<sup>3+</sup>的浓度通常不超过 10<sup>-15</sup> mol · L<sup>-1</sup>,而植物正常生长所需铁浓度为 10<sup>-9</sup>~10<sup>-4</sup> mol · L<sup>-1</sup>[6],土壤中的铁含量远远不能满足植物生长需要。

Romheld 等首先提出高等植物为适应缺铁胁迫[7],从而得到两种根际铁吸收的机制,分别为双子叶植物和非禾本科单子叶植物的吸收机制一,如拟南芥、黄瓜等植物;禾本科植物的吸收机制二,如小麦、玉米等植物。铁吸收机制一,即在根际将 Fe<sup>3+</sup>还原为 Fe<sup>2+</sup>之后,由细胞膜上的铁转运载体运输到细胞内。与此同时还会伴随 H<sup>+</sup>和酚类物质的外排[8],促进铁的溶解,进而加速还原。Robinson 等首先从缺铁处理的拟南芥根系 cDNA 文库中筛选到了基因 FRO2,将 FRO2 基因转入到一个还原酶缺陷的突变体中[7],检测到低铁胁迫后的根系表面的 Fe<sup>3+</sup>螯合物还原酶的活性逐渐回到原本水平。铁吸收机制二,即通过一系列的酶促反应可以合成和分泌麦根酸类物质[8],得到的麦根酸类物质可以与根际的 Fe<sup>3+</sup>形成螯合物,由一种特殊的专一的吸收通道被植物根系吸收利用。水稻是一个特例,研究显示其吸收铁的方式是二者并存的。

山东烟台是世界知名的苹果、大樱桃、梨、葡萄和葡萄酒主产区之一。由于这些果树属于非禾本科植物,其根际对铁元素的吸收采取的是机制一,因此本文着重综述此机制下植物对铁的吸收、转运与分配基因的研究进展。

### 2 铁吸收、转运与分配基因的研究进展

#### 2.1 植物根际铁吸收机制一

植物根细胞的 H-ATP 酶向根际分泌 H<sup>+</sup>,降低 pH 值,促进土壤中铁的溶解。进而通过 Fe<sup>3+</sup>螯合还原酶 FRO 将 Fe<sup>3+</sup>-螯合物还原,使根系中的 Fe<sup>3+</sup>被还原为 Fe<sup>2+</sup>,再通过 Fe<sup>2+</sup>转运蛋白 IRT 进入植物根系,被植物吸收利用[9](图 1)。

姚利晓等[10]在资阳香橙中克隆了 5 个 FRO

基因进行表达分析和缺铁诱导。结果表明,这 5 个基因分别在根、茎、叶上都有较高表达,且在对幼苗进行缺铁诱导下,其 CjFRO4 基因在根中的表达量显著增加,可以推测该基因参与了根际对铁的吸收和转运。金昕等[11]在杜梨幼苗上克隆到二价铁转运基因 IRT1,定量分析结果表明在幼苗叶和茎中 IRT1 基因表达量极少,在根上的特异性强,且该基因的表达会受到缺铁的诱导,间接证明该基因可能参与 Fe<sup>2+</sup>的吸收和转运。

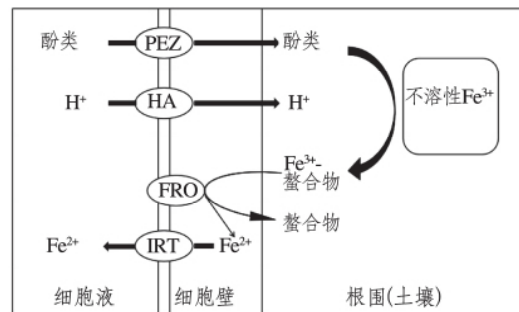


图 1 植物根际铁吸收机制一

Fig.1 The strategy I of iron uptake in plant rhizosphere

#### 2.2 植物体内铁转运的分子机制

植物根细胞的柠檬酸外流转运体 FRDL 向木质部分泌柠檬酸,柠檬酸可与 Fe<sup>3+</sup>形成螯合物在木质部中运输。木质部中的铁转运蛋白 FPN 在作用于铁从根到叶的远距离运输过程中。NRAMP 为金属内向运输载体,在植物茎部直接运输 Fe<sup>2+</sup>。木质部的铁通过韧皮部细胞上的流入转运子 YSL 转运到韧皮部,YSL 基因家族的成员广泛参与了这一过程[12](图 2)。

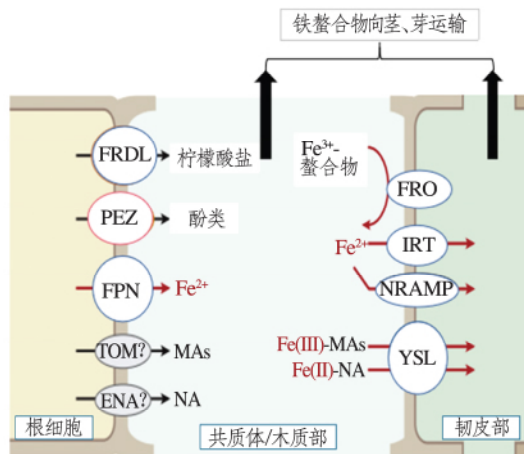


图 2 植物体内铁转运的分子机制

Fig.2 Molecular mechanism of iron transport in plants

Yokosho 等<sup>[13]</sup>在水稻中克隆到 *FRDL2* 基因, 该基因显示出柠檬酸盐的外排转运活性, 主要在根中表达, 其表达不是由缺铁诱导的, 基因敲除也并不影响铁从根向芽的转移。Morrissey 等<sup>[14]</sup>在拟南芥中发现 *FPN* 基因参与铁通过木质部从根到芽的传递, *FPN1* 基因在微管组织中表达, 其表达不受铁的调控。谢昶琰等<sup>[15]</sup>对杜梨幼苗进行铁胁迫处理, 观察 *IRT*、*FRO*、*FRDL*、*YSL*、*NRAMP1* 等基因的表达差异, 结果表明 *IRT*、*FRO* 基因表达上调, 加强了根系对铁的吸收; *NRAMP1* 基因的表达会随着缺铁处理的时间的延长而增加, 该基因可能作用于铁离子从根到叶的远距离运输; *YSL3* 在缺铁处理 8 天时表达量显著增加<sup>[15]</sup>, 表明其参与了铁在地上部分的转运。刘丽丽等<sup>[16]</sup>在小金海棠中克隆到 *YSL* 基因片段, 缺铁状况下在幼叶中的表达增加, 可能是为了卸载更多的铁进入叶肉细胞, 来满足低铁状况下幼叶对铁的正常的吸收和利用。当细胞内铁的含量超标时, 为了运输更多的  $Fe^{2+}$ -螯合物进入液泡等贮铁细胞器中, 该基因的表达增加, 避免了细胞受到毒害。

### 2.3 植物细胞内铁的运输和分配

铁进入细胞后需要被运输至各个细胞器进行分配利用, 包括进行各种生化反应; 或者储存起来形成细胞内的铁离子库<sup>[8]</sup>, 但当细胞质中的铁存贮过量时也会产生毒害。*NRAMP*、*PIC1* 和 *VIT* 等基因家族<sup>[17]</sup>近年来也纷纷被证实参与了铁在植物细胞内的转运和分配。

透性酶 PIC 是叶绿体内的铁转运体<sup>[17]</sup>。龚勋<sup>[18]</sup>在烟草中克隆到 *PIC1* 基因, 结果表明 *PIC* 基因可以将铁运输到叶绿体中, 调节铁稳态, 并影响植物的发育。目前线粒体中的铁转运分配等分子机制尚没有发掘出来。吴好等<sup>[19]</sup>对草莓幼苗进行缺铁处理, 但是线粒体内的铁含量没有明显变化, 猜测相关基因并不会受到铁的调控。Yokosho 等<sup>[20]</sup>对荞麦中一个属于铁转运蛋白的基因 *IREG1* 进行了功能鉴定, 该基因定位于液泡膜, 参与调节细胞中的铁向液泡的转运, 且表达不受缺铁的诱导。金属内向运输载体 *NRAMP1* 调节铁由液泡向胞质的转运, 铁运输载体 *VIT* 调节铁由胞质向液泡的转运<sup>[8]</sup>。潘海发<sup>[21]</sup>在小金海棠中克隆到了 *NRAMP1* 基因, 该基因受缺铁诱导, 参与铁的吸收转运, 还可以通过内吞转移铁至

其他细胞器来适应缺铁环境。Narayanan 等<sup>[22]</sup>在木薯上使用帕他汀启动子进行了过度扩张, *atvit1* 基因的表达与贮藏根铁浓度的增加呈正相关, 结果表明 *VIT* 基因参与介导铁的液泡固存。

## 3 展望

铁是一种具有多种细胞功能的必需微量营养素, 它的缺乏是全世界人类营养问题中最严重的问题之一。植物对作为自由离子的铁的吸收有两个主要障碍: 铁的不溶性和毒性。为了确保从土壤中获得铁, 并避免细胞中铁过量, 铁的摄取和体内平衡受到严格控制。植物在 pH 值适中的条件下, 通过根表面的螯合和还原系统, 减弱了氧化铁的极端不溶性。在细胞内, 复杂的螯合机制避免了铁氧化还原变化产生的高毒性羟基自由基。因此, 植物对铁的吸收、转运和分配是一个高度整合的过程。育种和生物技术已经开始改善作物在铁限制土壤中的铁效率和人类营养的铁强化。这些努力必须考虑分子和生理证据, 以克服铁代谢的固有障碍和问题。近年来, 关于高等植物铁调控的分子生物学研究取得了极大的进步, 但对于植物铁的吸收、转运与分配的关键基因的挖掘鲜少在果树作物上进行, 这为挖掘葡萄等非禾本科果树作物生长发育过程中重要的铁素利用基因资源, 和进一步明确果树作物铁吸收代谢的分子机制提供了广阔的研究前景。

### 参考文献:

- [1] ZHANG J, WU L H, WANG M Y. Iron and zinc biofortification in polished rice and accumulation in rice plant (*Oryza sativa* L.) as affected by nitrogen fertilization [J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science, 2008, 58(3): 267-272.
- [2] 张妮娜, 上官周平, 陈娟. 植物应答缺铁胁迫的分子生理机制及其调控 [J]. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(5): 1365-1377.
- [3] 李俊成, 于慧, 杨素欣, 等. 植物对铁元素吸收的分子调控机制研究进展 [J]. 植物生理学报, 2016, 52(6): 835-842.
- [4] 王翠玲, 杨晓明, 曹孜义. 缺铁黄化对葡萄生长及果实品质的影响 [J]. 果树学报, 2007(1): 26-29.
- [5] 杨炳荣. 葡萄缺铁原因分析及防治措施 [J]. 西北园艺(果树专刊), 2009(1): 54.
- [6] 刘克峰, 李素贞, 鄯晋杰, 等. 植物 *YSL* 家族基因研

- 究进展[J]. 生物技术通报 2017, 33(9): 1-9.
- [7] 李利敏, 吴良欢, 马国瑞. 植物吸收铁机理及其相关基因研究进展[J]. 土壤通报 2010, 41(4): 994-999.
- [8] 周晓今, 陈茹梅, 范云六. 植物对铁元素吸收、运输和储存的分子机制[J]. 作物研究, 2012, 26(5): 605-610.
- [9] 乔孟欣, 李素贞, 陈景堂. 植物铁还原酶基因 *FRO* 的研究进展[J]. 生物技术通报 2019, 35(7): 162-171.
- [10] 姚利晓, 陈善春, 何永睿. 资阳香橙铁螯合还原酶基因家族的克隆和分析[C]. 中国园艺学会 2014 年学术年会论文摘要集: 中国园艺学会 2014: 79.
- [11] 金昕, 刘娜, 申长卫, 等. 杜梨 IRT1 基因的克隆及表达分析[J]. 农业生物技术学报 2017, 25(5): 739-749.
- [12] 王哲, 孙亿敬, 李娇爱, 等. 高等植物铁元素的吸收、转位和调控[J]. 上海师范大学学报(自然科学版) 2017, 46(5): 729-739.
- [13] YOKOSHO K, YAMAJI N, KASHINO-FUJII M, et al. Retrotransposon-mediated aluminum tolerance through enhanced expression of the citrate transporter *OsfRDL4* [J]. *Plant Physiology* 2016, 172(4): 2327-2336.
- [14] MORRISSEY J, BAXTER I R, LEE J, et al. The ferroportin metal efflux proteins function in iron and cobalt homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell* 2009, 21(10): 3326-3338.
- [15] 谢昶琰, 金昕, 李岩, 等. 缺铁胁迫对杜梨幼苗生理及铁吸收和转运相关基因表达的影响[J]. 南京农业大学学报 2019, 42(3): 465-473.
- [16] 刘丽丽, 许雪峰, 孔瑾, 等. 小金海棠 *MxYSL1* 基因的克隆与表达分析[J]. 农业生物技术学报 2009, 17(2): 288-293.
- [17] 贾凯, 郭长虹. 高等植物体内铁运输机制研究进展[J]. 基因组学与应用生物学 2010, 29(6): 1152-1158.
- [18] 龚勋. 烟草叶绿体透性酶 *NiP1C1* 基因的克隆及其功能研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学 2015.
- [19] 吴好, 禹文雅, 李奕松. 缺铁胁迫对草莓幼苗光合特性及细胞器铁含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报 2013, 19(4): 918-925.
- [20] YOKOSHO K, YAMAJI N, MITANI-UENO N, et al. An aluminum-inducible *IREG* gene is required for internal detoxification of aluminum in buckwheat [J]. *Plant & Cell Physiology* 2016, 57(6): 1169-1178.
- [21] 潘海发. 小金海棠 *MxNRAMP1* 蛋白铁转运机制初探[D]. 北京: 中国农业大学 2015.
- [22] NARAYANANA N, BEYENEA G, CHAUHAN R D, et al. Overexpression of *arabidopsis* *VIT1* increases accumulation of iron in cassava roots and stems [J]. *Plant Science* 2015, 240: 170-181.

## Research Progress of Molecular Mechanisms towards Iron Uptake , Translocation and Distribution in Fruit Crops

ZONG Yaqi<sup>1,2</sup>, ZHANG Lu<sup>1,2</sup>, LIU Xiaohong<sup>1,2</sup>, SHA Yufen<sup>1,2</sup>,  
WANG Jianping<sup>1,2</sup>, LIU Wanhao<sup>1,2</sup>, TANG Meiling<sup>1,2</sup>, SONG Zhizhong<sup>1,3</sup>

(1. College of Life Science, Yantai University, Yantai 264005, China; 2. Yantai Academy of Agricultural Sciences, Yantai 265550, China;  
3. School of Agriculture, Ludong University, Yantai 264039, China)

**Abstract:** Among the trace elements necessary for fruit growth and development, iron (Fe) is the most needed element, which participates in many biochemical pathways and metabolic reactions during fruit growth and development. However, iron in soil is mostly trivalent and exists in the form of iron chelate, and the utilization of iron in plant rhizosphere is very little. At present, the research on the molecular mechanism of iron uptake, transport and distribution in plants is a hot topic in various fields. Most of the studies on key genes are focused on *Arabidopsis thaliana*, tomato and other model plants, but largely rare on fruit trees. Therefore, the molecular mechanism of iron absorption, transportation and distribution in fruit crops could be further clarified by summarizing the cloning and functional analysis of key genes at home and abroad, so as to provide theoretical basis for solving iron deficiency in fruit crops or mining iron efficient utilization germplasm resources.

**Keywords:** fruit crop; iron uptake; iron transportation; molecular mechanism