

# 果树缺铁研究进展

崔兴国

(衡水学院, 河北 衡水 053000)

**摘要:**对果树的缺铁危害,植物铁吸收机制进行了综述,并对目前国内外解决果树缺铁失绿多种途径的研究进展和应用前景进行了展望。

**关键词:**果树;缺铁胁迫;铁吸收机制

**中图分类号:**S66

**文献标识码:**A

**文章编号:**1002-2767(2010)06-0152-03

铁是植物生长发育必需的矿质元素,在光合、呼吸、氮的固定、蛋白质和核酸合成中发挥着重要作用。铁在地壳中含量丰富,但多以  $\text{Fe}^{3+}$  形式存在,这种形态的铁在中性和碱性土壤中的溶解度极低,从而限制了土壤中铁的有效性,造成全球性植物缺铁黄化现象,也是 21 世纪国内外植物营养研究热点之一。

## 1 果树缺铁危害

铁在植物体内能与有机组分发生螯合并具有活跃的价态变化(即  $\text{Fe}^{3+}$  和  $\text{Fe}^{2+}$ ),是其发挥多种生理作用的重要基础。

铁是合成叶绿素所必需的微量元素,多数植物体内的铁含量在  $100\sim 300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,主要集中于叶绿体中以铁蛋白、铁血红素、铁氧还蛋白及亚硝酸还原酶等形式存在。铁虽然不是叶绿素的组成元素,但叶绿素的合成需要铁的存在,因为叶绿素合成中某些酶的活性表达需要铁激活。在植物中以琥珀酸-CoA、甘氨酸等为底物,首先合成  $\alpha$ -氨基乙酰丙酮酸然后进一步合成叶绿素前体亚铁原卟啉,这一过程需要氨基乙酰丙酮酸合成酶、顺乌头酸酶的激活都需要铁的存在,缺铁时酶活性显著降低,反应不能正常进行,卟啉环和吡咯环都不能合成,从而限制了叶绿素的合成。许多果树缺铁时常出现新叶黄化现象。如葡萄缺铁时新梢的幼叶最先出现症状,叶肉呈淡绿色或黄色,仅沿

叶脉的两侧残留一些绿色。研究证实,缺铁胁迫不仅影响叶绿素的合成,还会对果肉细胞、栅栏细胞及主脉内薄壁细胞的形状和结构造成严重影响,破坏其中的叶绿体、核糖体等细胞器及膜的结构和功能,进而干扰果树一系列生理作用的正常进行。近年来在对眼虫藻(*Euglena*)缺铁研究中发现,缺铁时叶绿素分解同时叶绿体也解体,表明铁对叶绿体构造的影响比对叶绿素合成的影响更大。

作为叶绿体和线粒体内重要的电子传递体,铁氧还蛋白、铁硫蛋白、各种细胞色素、细胞色素氧化酶等都是含铁化合物,所以铁参与呼吸作用中的电子传递和氧化磷酸化,参与光合作用中的电子传递和光合磷酸化。果树缺铁失绿,会引起一系列氧化还原作用减弱,电子不能正常传递,ATP 合成减少,失绿果树的叶或根的呼吸速率会低于正常叶片,植物生长发育受阻,表现为植株矮小,开花结果少。

## 2 植物对铁的吸收

土壤中离子铁浓度非常低,尤其在石灰性土壤( $\text{pH } 7.4\sim 8.5$ )中更低,远不能满足植物需要。高等植物在长期的进化过程中,形成了一套高效吸收铁的特异机制,来主动调节铁的吸收,以使植物获得充足的铁营养。Romheld 和 Marschner 首先提出高等植物适应缺铁胁迫的铁素吸收机制有两种:机制 I 和机制 II 系统,为人们研究植物缺铁胁迫机理开辟了新思路,也为解决石灰性土壤上植物缺铁问题提供了重要的理论依据。

收稿日期:2010-03-03

作者简介:崔兴国(1963-),女,河北省冀州市人,学士,副教授,主要从事植物生理学方面教学和研究工作。E-mail:cui-xg2005@126.com。

## 2.1 机制 I 系统

双子叶植物和非禾本科单子叶植物对铁的吸收是一个复杂的协作反馈系统,由于外界可溶性铁的供应不足,这类植物先释放质子,造成土壤酸化,进而刺激植物释放根系分泌物与不溶性铁结合产生可溶性的铁螯合物,然后激活铁螯合物还原酶将可溶性的铁螯合物还原为可移动的  $\text{Fe}^{2+}$ ,供植物吸收。即此机制包括 3 个部分,其一,H-ATPase 泵系统,通过激活根细胞质膜上的这种特异蛋白,向膜外分泌  $\text{H}^+$ ,可使根际土壤酸化,提高根际土壤中铁的溶解度,增加植物的吸铁量;其二, $\text{Fe}^{2+}$  还原系统,细胞质膜外围的 pH 维持在较低范围内,有利于提高质膜上还原酶的活性,这种还原酶能催化电子从胞质中的还原态的吡啶核苷酸跨膜传递电子给胞外的  $\text{Fe}^{3+}$  螯合物,将其还原为可移动的  $\text{Fe}^{2+}$ 。中国农业大学的韩振海等研究了苹果活化和吸收铁的机制,提出根系是通过还原酶将  $\text{Fe}^{3+}$  螯合物还原;其三, $\text{Fe}^{2+}$  的转运系统,包括一系列铁转运蛋白,在质膜上  $\text{Fe}^{2+}$  转运蛋白作用下,将还原的  $\text{Fe}^{2+}$  转运进细胞内,再由其它转运蛋白输送到各细胞器和器官中。

根向外分泌  $\text{H}^+$  是机制 I 植物吸收铁的一个专性前提条件,也是这类植物的显著特征。目前,人们采用异源或同源功能互补法,已成功克隆了许多机制 I 的关键性基因,如 Robinson 等在拟南芥中分离克隆了  $\text{Fe}^{3+}$  还原酶基因(*Froh*) 在缺铁诱导下,此基因的 mRNA 在根和叶中积累,参与缺铁胁迫下,植物质膜上  $\text{Fe}^{3+}$  的还原作用,并介导铁的转运<sup>[1]</sup>。

## 2.2 机制 II 系统

为单子叶禾本科植物所特有的适应性反应,这类植物吸收铁主要依靠植物铁载体。所谓铁载体是一类低分子量的非蛋白氨基酸,对  $\text{Fe}^{3+}$  有极强的亲和力,其羟基、氨基和羧基易与  $\text{Fe}^{3+}$  形成共轭配位键,从而形成稳定的螯合物形式,通过螯合溶解活化土壤中难溶性的无机铁化合物,再由专一的转运蛋白,将铁载体转运进胞质中。在可溶性铁缺乏时,植物铁载体受其诱导在根系合成

大量的铁载体并分泌到根际土壤中,与土壤中不溶性的  $\text{Fe}^{3+}$  直接结合,形成铁载体-铁复合物,植物可以直接吸收利用铁载体-铁复合物。另一方面,在缺铁植物根系细胞质膜上存在专一性很强的  $\text{Fe}^{3+}$ -铁载体运载蛋白系统,铁载体将  $\text{Fe}^{3+}$  通过运载蛋白系统带入细胞内, $\text{Fe}^{3+}$  在胞内被还原成  $\text{Fe}^{2+}$ ,铁载体又可进入根际运载新的  $\text{Fe}^{3+}$ ,如此往复使得单子叶植物获得所需的铁。

植物铁载体的分泌主要在根尖,其分泌是个主动过程,随着离根尖距离的增加,植物铁载体的分泌量迅速降低。目前从大麦、燕麦、水稻中分离到的铁载体,已确定为麦根酸类物质,由甲硫氨酸与 ATP 一起经一系列中间步骤形成。近年来已分离鉴定并克隆了许多铁载体合成途径的关键性合成酶基因。禾本科植物通过铁载体的合成分泌,对根际难溶性铁的活化作用,以及根系质膜上专一性吸收系统来适应缺铁胁迫环境,由于不受土壤 pH 的影响,对解决石灰性土壤中植物铁素吸收意义更大。最近研究表明,水稻中除存在此机制外,同时还存在着亚铁离子转运系统,可直接从土壤中吸收  $\text{Fe}^{2+}$ <sup>[2]</sup>。

随着研究的深入又发现可能存在着机制 III, Mori 在植物中发现转铁蛋白血红蛋白,特别是发现 *Nramp* 基因家族在金属离子的转运,尤其是在铁离子代谢中起着重要的调控作用基础上,提出了植物中可能存在着另一种全新的铁吸收机制——吞噬作用,*Nramp* 基因作为一种高亲和性铁转运蛋白基因,将吞噬小体释放出的自由  $\text{Fe}^{3+}$  转入胞质中,然后再转入细胞器中,在高水平的大分子有机态铁存在时,这一内吞获铁机制可能更明显,现已将 *Nramp* 基因克隆<sup>[3]</sup>。

## 3 解决果树缺铁失绿的途径

常规方法即人们根据失绿的生态因素进行校正,如改良碱性土壤,降低石灰性土壤、盐碱土壤的 pH;在土壤中施用  $\text{Fe}^{2+}$  或  $\text{Fe}^{3+}$  螯合物;避开土壤,采用根外施肥如喷施或树干注射;嫁接换砧,使用铁高效砧木,已证实作为苹果砧木的小金海棠具有抗缺铁基因,中国农业大学的韩振海课

题组已选育出高效抗缺铁转基因品种<sup>[4]</sup>,柑橘砧木如香橙等,这些方法都有一定效果但又存在缺陷,不适合大面积推广。

利用禾本科植物在缺铁条件下大量分泌的铁载体能有效地活化根细胞质外体累积的铁,从而避免根际微生物的分解和土壤颗粒对铁载体的吸附固定,提高其作用效率,采取果树与铁高效基因型作物间作〔如果树与小麦间(套)作〕的耕作措施,小麦通过分泌的铁载体对自身和果树根系及根细胞质外体累积的难溶性铁进行活化,可有效克服小麦和果树的缺铁黄化现象。

人们希望根本解决果树缺铁病害,又不致影响土壤的生态环境,采用生物手段是最可行有效的途径。果树转基因技术的不断成熟,为改造不耐缺铁的果树材料提供了有利手段。八棱海棠是目前中国应用最广泛的苹果砧木之一,但其铁吸收能力较弱,把番茄的铁载体基因(*LeIRT<sub>2</sub>*)转入八棱海棠,结果表明:在低铁条件下,根系表现出较强的耐铁胁迫能力,叶片叶绿素含量和净光合速率、根系的质子分泌、铁螯合物还原酶活性等均高于非转基因八棱海棠<sup>[5]</sup>,用拟南芥铁螯合物还原酶基因(*FRO<sub>2</sub>*)转化八棱海棠表明在正常含铁条件和缺铁时,转基因八棱海棠叶片有效铁含量显著高于非转基因八棱海棠;在缺铁培养基中转基因八棱海棠植株生长良好,叶片正常绿色,说明转 *FRO<sub>2</sub>* 基因的八棱海棠在缺铁胁迫时,根系

*FRO<sub>2</sub>* 基因表达量增加,铁吸收能力和叶片中有效铁含量增加,使叶片避免或减轻缺铁黄化程度<sup>[5]</sup>。

采用基因工程方法合成麦根酸制高铁络合剂作为铁肥及开发微生物铁载体肥料,改善植物铁营养方面的研究近年也取得了明显成效,已证实各种微生物铁载体可以提高土壤中铁的移动性和溶解性,在缺铁胁迫条件下,微生物铁载体可充当植物铁螯合物还原酶的底物,还可被植物作为铁源直接利用<sup>[6]</sup>。随着研究的逐渐深入和技术的不断完善,对于根本解决果树的缺铁失绿问题研究具有广阔的应用前景。

### 参考文献:

- [1] 王傲雪,张红霞. 华子春植物富铁的基因工程[J]. 植物生理学通讯,2002,38(5):471-474.
- [2] 刘小丰,许兰珍,何永睿,等. 植物铁吸收机理及其相关基因在果树育种上的应用[J]. 安徽农业科学,2008,36(14):5876-5878.
- [3] 吴慧兰,王宁,凌宏清. 植物铁吸收、转运和调控的分子机制研究进展[J]. 植物学通报,2007,24(6):779-788.
- [4] 李凌,周泽扬,裴炎. 小金海棠和丽江山子的缺铁胁迫反应[J]. 园艺学报,2003,30(6):639-642.
- [5] 渠慎春,张君毅,陶建敏,等. 转基因铁载体(*LeIRT<sub>2</sub>*)八棱海棠对缺铁胁迫的响应[J]. 中国农业科学,2005,38(5):1024-1028.
- [6] 金亚波,韦建玉,王军. 植物铁营养研究进展 I 生理生化[J]. 安徽农业科学,2007,35(32):10215-10219.

## Research Development of Iron Deficiency in Fruit Tree

CUI Xing-guo

(Life Science Department of Hengshui University, Hengshui, Hebei 053000)

**Abstract:** Response of fruit tiron tree deficiency and iron uptake mechanism were reviewed. The progress and the application of approach to solve the problem of iron deficiency result in loss green in the leaf at home and a-broad and the development trend were prospected.

**Key words:** fruit; iron deficiency; iron uptake mechanism