

机理 I 植物根系铁吸收及缺铁感应信号研究进展

邓凌韦¹,张丽艳¹,马军韬¹,王永力¹,李 琬¹,王利军²,郑德刚¹

(1. 中国科学院 北方粳稻分子育种联合研究中心,黑龙江 哈尔滨 150086;2. 长江大学 生命科学学院,湖北 荆州 434025)

摘要:发展中国家及偏远地区人们普遍侧重植物性食物。植物类食物含铁量偏低,容易导致人体产生各种缺铁病症。缺铁病症尤其是缺铁性贫血严重影响着育龄妇女和儿童的身体健。虽然铁在土壤中含量丰富,但生物有效性低。目前缺铁是与缺氮和缺磷并列的、发生最为广泛、对植物生长发育影响最大的限制因子之一。因此,改善植物的铁营养成为了当今土壤和植物营养学研究热点。通过综述近年来机理 I 植物根系形态变化、铁吸收过程、应答缺铁胁迫调节网络及缺铁胁迫感应信号研究进展,为通过分子生物学手段解决植物缺铁问题提供理论依据。

关键词:缺铁;铁吸收;高铁还原酶;生长素

中图分类号:Q945 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2015)09-0140-07 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2015.09.0140

铁是生物体正常生理所必需的微量元素,是人体发育的“建筑材料”^[1],参与了植物多个生理过程。虽然铁在土壤中含量相当高,但有效浓度低^[2]。目前缺铁是与缺氮和缺磷并列的、发生最为广泛、对植物生长发育影响最大的限制因子之一^[3]。由于植物类食物含铁量偏低,容易造成人体铁摄入量不足,引起缺铁症状。据不完全统计,近 1/3 的世界人口存在着不同程度的缺铁病症,

其中 90% 的缺铁人群生活在经济落后地区及发展中国家^[4]。缺铁病症尤其是缺铁性贫血严重影响着育龄妇女和儿童的身体健。因此,如何改善植物的铁营养成为了当今土壤和植物营养学研究热点。

在总结大量相关研究工作的基础上,Römheld 和 Marschner 将植物的耐缺铁机理划分机理 I、机理 II 两种方式。双子叶植物和非禾本科植物采用先酸化根际土壤、将 Fe(III)还原成 Fe(II)再吸收的机理 I 方式适应低铁环境^[5],禾本科植物则采取分泌铁载体螯合 Fe(III)后直接吸收铁载体-Fe(III)复合物的机理 II 方式应答缺铁性胁迫^[6]。随着分子生物学的发展,人们对植

收稿日期:2015-03-23
第一作者简介:邓凌韦(1975-),女,四川省三台县人,博士,助理研究员,从事水稻育种研究。Email: lucydlw @ 163. com.

Effect of Climate Warming on Breeding of Rice Varieties in Heilongjiang Province

LI Da-lin¹, LI Xiu-ping², MA Wen-dong¹, YANG Qing¹, FENG Xi-jun³, WANG Cui¹, ZHANG Xian-guo¹
(1. Jiamusi Rice Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154026; 2. College of Life Sciences, Jiamusi University, Jiamusi, Heilongjiang 154007; 3. Mudanjiang Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Mudanjiang, Heilongjiang 157041)

Abstract: Breeding adapted varieties was very important for stable yield and yield increasing in Heilongjiang province. In order to further study the breeding of new rice varieties, the reality and trend of the climate warming in Heilongjiang province were analyzed, the effect on the rice production were studied to clear the requirements of agricultural production on rice varieties under the conditions of climate warming. The results showed that growth period should be extend, the vegetative growth should be coordinated with the reproductive growth, functional leaves should be survived longer, the stem should be stronger, and the weight of spike should be heavier, then the adapted varieties should have good tolerance to cold, heat and waterlogging.

Keywords: climate warming; rice; variety

物尤其是机理 I 植物适应缺铁胁迫机理不断深入。本文综述了近年来机理 I 植物根系铁吸收及缺铁感应信号研究进展,为通过分子生物学手段解决植物缺铁问题提供理论依据。

1 缺铁条件下,机理 I 植物根系形态变化

研究发现轻微缺铁就能诱导甜菜(*Beta vulgaris* L.)的转移细胞和根毛的发育。此外,垂叶榕(*Ficus benjamina*)的高铁还原酶(FRO:FERRIC REDUCTASE-OXIDASE)主要位于亚根尖的根毛发育区。所以有学者认为缺铁信号诱导植株增加侧根数量、促进亚根尖区域的根毛发育、分生区转移细胞,进而增加根系吸收面积、提高根系对铁的吸收效率^[3]。随着生物学研究的深入,人们发现 FRO 活性在野生型和少根毛突变体之间没有差异^[7],FRO 等缺铁应答基因受生长环境铁有效浓度诱导,只有在叶片极度失绿的情况下,才能检测到根毛 FRO,因而推测根毛形成可能只是缺铁胁迫的一个表型,而不是适应性表型^[8]。

2 机理 I 植物根系铁吸收过程

如图 1 所示,在缺铁条件下,机理 I 植物采用酸化、还原、吸收 3 个过程吸收根际铁。

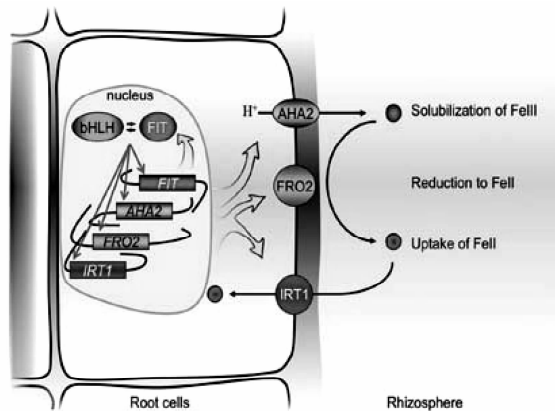


图 1 机理 I 植物根系吸收铁过程^[2]

Fig. 1 The process of iron(Fe) uptake in Strategy I plant

2.1 机理 I 植物酸化根际土壤、增加铁的生物有效性

AHA2 是 H^+ -ATP 酶,位于机理 I 植物质膜上,受缺铁信号诱导分泌质子^[9]。缺铁诱导的质子分泌集中在根尖区域^[10],Römhelt 和 Marschner 的研究证明即使在 pH7.8 的碱性土壤中,花生根尖区域根际土壤的 pH 为 5.5~6.0。说明在土壤中,机理 I 植物通过酸化作用将根尖区域根系土壤维持在低 pH 状态,确保这部分根际土壤中铁的有效性^[3]。

2.2 铁的还原

高价铁在还原之前发生螯合反应,所形成的螯合物不但能够将不溶性高价铁溶于水,而且能够自由进出细胞质外体,有助于机理 I 植物吸收铁^[9]。螯合剂具有品种特异性,黄素(flavins)是烟草、蕨藜状苜蓿的螯合剂。在培养基不含酚类物质条件下,铁不能在红车轴草(*Trifolium pratense*)根系质外体移动,说明酚类是红车轴草的铁螯合剂^[11]。黄素(flavins)、苯丙素(phenylpropanoids)等酚类(phenolic compounds)是拟南芥铁吸收所必需的化合物^[12]。

对于大部分机理 I 植物来说,缺铁信号能够强烈诱导 FRO,该酶所催化的高价铁还原是机理 I 植物吸收铁的限速步骤^[9]。近年克隆的机理 I 植物 FRO 基因。FRO 是一类跨膜蛋白,通过血红素功能团传递细胞质内 NADPH 的电子,将质外体的 Fe(III)螯合物还原成为 Fe(II)螯合物^[3]。拟南芥 FRO2 属于一个跨膜转运电子的 b2 型细胞色素超基因家族,编码产物含有 8 个跨膜结构域,胞质可溶部分含有 FAD 结合位点、NADPH 结合位点^[5]。AtFRO2 过表达显著地增强株系对缺铁胁迫的耐受能力。AtFRO2 功能缺失突变体 frd1 在低铁条件下极端失绿,甚至不能吸收可溶性 Fe(III)螯合物^[13]。AtFRO2 在根表皮细胞中高度表达,在花药花丝中能检测到表达信号。上述研究说明 AtFRO2 的正常表达是拟南芥启动吸铁级联反应的前提^[3]。拟南芥有 8 个 FRO 基因,除了 AtFRO1、AtFRO6,其余 6 个 FRO 基因编码蛋白都具有 Fe(III)还原酶活性^[5]。AtFRO3 受缺铁信号强烈诱导,主要在根中表达。AtFRO8 受衰老信号诱导,不受缺铁信号诱导,在根、茎、维管束、花、长角果中表达^[14]。应用荧光显微技术发现 AtFRO3、AtFRO8 共定位在线粒体上,暗示着这两个基因可能在维持线粒体铁动态平衡中发挥作用^[13]。AtFRO5、AtFRO6、AtFRO7 不受缺铁信号诱导^[13],只诱导 AtFRO6 基因表达^[15]。虽然 AtFRO5 在根中高表达,不过在茎中也有清晰的表达信号^[13],AtFRO6、AtFRO7 在茎、花、长角果中表达。这些研究结果说明 AtFRO5、AtFRO6、AtFRO7 可能在维持地上部分不同组织铁动态平衡中发挥作用。fro7 是 AtFRO7 功能缺失突变体,叶绿体含量比野生型减少了 30%,因而光合能力减弱、萌发幼苗不能在碱性土壤中生长。fro7 能在正常条件下生长,暗示着叶绿体可能存在着两种途径,分别吸收

Fe^{3+} 、 Fe^{2+} ^[16]。

除了拟南芥,在豌豆、番茄、黄瓜等机理Ⅰ植物中克隆到 *FRO* 基因(见表 1)。豌豆 Fe(III) 还原酶基因 *PsFRO1* 在根、根瘤及叶中表达。*PsFRO1* 在根表皮细胞高表达,受缺铁信号诱导;

表 1 机理Ⅰ植物 *FRO* 基因家族成员^[13]

Table 1 Summary of *FRO* family members characterized to date in StrategyⅠ plant

品种 Species	基因 Gene	特异性表达部位 Tissue-specific express	基因表达对低铁的反应 Response to iron deficiency
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtFRO1</i> ^a	在茎、长角果中表达	在检测条件下,表达量很低
	<i>AtFRO2</i> ^b	在根及花药花丝中表达,在根表皮细胞中高表达	低铁诱导 <i>AtFRO2</i> 基因表达
	<i>AtFRO3</i> ^c	在根维管束中表达,在侧根及根尖中高表达;铁充足条件下在子叶中表达,但缺铁条件下在叶片中表达	低铁、低铜都诱导 <i>AtFRO3</i> 基因表达
	<i>AtFRO4</i> ^d	在根、茎中表达	在检测条件下,表达量很低
	<i>AtFRO5</i> ^d	在根、茎表达,但在根部高表达	<i>AtFRO5</i> 基因表达不受铁调节
	<i>AtFRO6</i> ^e	在茎、花、长角果及茎生叶中表达	<i>AtFRO6</i> 基因表达不受铁调节;铜、光促进 <i>AtFRO6</i> 基因表达
	<i>AtFRO7</i> ^f	在茎、花、长角果中表达	<i>AtFRO7</i> 基因表达不受铁调节
	<i>AtFRO8</i> ^{c,g}	在根、茎、维管束、花、长角果中表达	<i>AtFRO8</i> 基因表达不受铁调节;叶片衰老诱导 <i>AtFRO8</i> 基因表达
豌豆 <i>Pisum sativum</i>	<i>PsFRO1</i> ^h	在根、根瘤及叶表达,在根表皮细胞的表达量最高	低铁诱导基因表达
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>LeFRO1</i> ⁱ	在根、子叶、叶片、花、幼果中表达	茎部 <i>LeFRO1</i> 组成性表达;根部 <i>LeFRO1</i> 受低铁诱导
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	<i>CsFRO1</i> ^j	只在根部表达	低铁诱导基因表达

2.3 铁的吸收

铁转运体(IRT; Iron-Regulated Transporter)位于质膜上,属于 ZIP(ZRT, IRT-like protein)家族的二价金属转运体,运输还原获得的 Fe(II) 螯合物进入细胞内部(见图 1、图 2)。拟南芥 *irt1* 是 IRT 功能缺失突变体,在缺铁条件下,叶片严重失绿、苗期致死^[18],说明 *AtIRT1* 也是根系吸收铁所必需的基因。酵母 *fet3Δfet4Δ* 是铁高亲和、低亲和和双重突变体,*AtIRT1* 的转基因系能够转运 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 和 Cd^{2+} 等多种二价金属离子,不过对 Fe^{2+} 的亲性和最高,且不能转运 Cu^{2+} 。*AtIRT1* 由高尔基体合成,运输至质膜行使功能,且很快就被泛素化失活。*AtIRT1* 胞质环上有 4 个泛素化位点,只有 K154、K179 在 IDFl(the RING-type E3 ubiquitin ligase IRT1 Degradation Factor 1)作用下泛素化的 *AtIRT1*^[19] 才能内吞进入高尔基体内部的分类核内体(sorting endosome),部分泛素化 *AtIRT1* 经由晚期核内体(late endosome)进入液泡(vacu-

PsFRO1 在根瘤固氮区的表达可能参与固氮作用^[17]。番茄 Fe(III) 还原酶基因 *LeFRO1* 在根、子叶、叶片、花、幼果中表达。黄瓜 Fe(III) 还原酶基因 *CsFRO1* 只在根中表达^[13]。

ole),部分泛素化的 *AtIRT1* 脱泛素化重新返回质膜行使功能^[20]。其余泛素形式的 *AtIRT1* 则滞留在质膜上,导致植株过量吸收铁或其它二价金属离子、延迟植株生长^[9]。FYVE1 过表达株系 *AtIRT1* 大多积累在质膜上、细胞内核体含量很少^[20]。SNX1 功能缺失阻碍了 *AtIRT1* 由高尔基体分类核内体向质膜再运送途径,进而提高了 *AtIRT1* 降解比率^[21]。这些研究结果说明 FYVE1、SNX1 可能调节相同的 *AtIRT1* 运输步骤(见图 2)。

3 机理Ⅰ植物根应答缺铁胁迫的调节网络

番茄 FER 是第一个克隆到的应答缺铁胁迫的调节子。FER 定位在细胞核,编码根特异的 bHLH 蛋白,在缺铁条件下,FER 诱导 *IRT1*、*NRAMP1* 等缺铁应答基因表达^[22]。*FIT1*、*FRU*、*HLH029* 是拟南芥 FER 同源基因。后期研究证明它们其实是相同基因,因而统一命名

FIT1 (FER-like iron-deficiency-induced transcription)^[23]。 *AtFIT1* 定位细胞核,编码产物属于 bHLH (helix-loop-helix) 蛋白。在缺铁条件下, *AtFIT1* 是诱导 *AHA2*、*FRO2*、*IRT1* 等基因高表达所必需的调节子,因而 *AtFIT1* 是机理 I

植物应答缺铁胁迫调节网络的关键基因^[24]。 *At-FIT1* 需要与四聚体 Ib bHLH (bHLH038、bHLH039、bHLH100、bHLH101) 其中一个亚基结合才能行使功能。缺铁信号诱导 bHLH 的编码基因在叶片中高度表达^[23]。

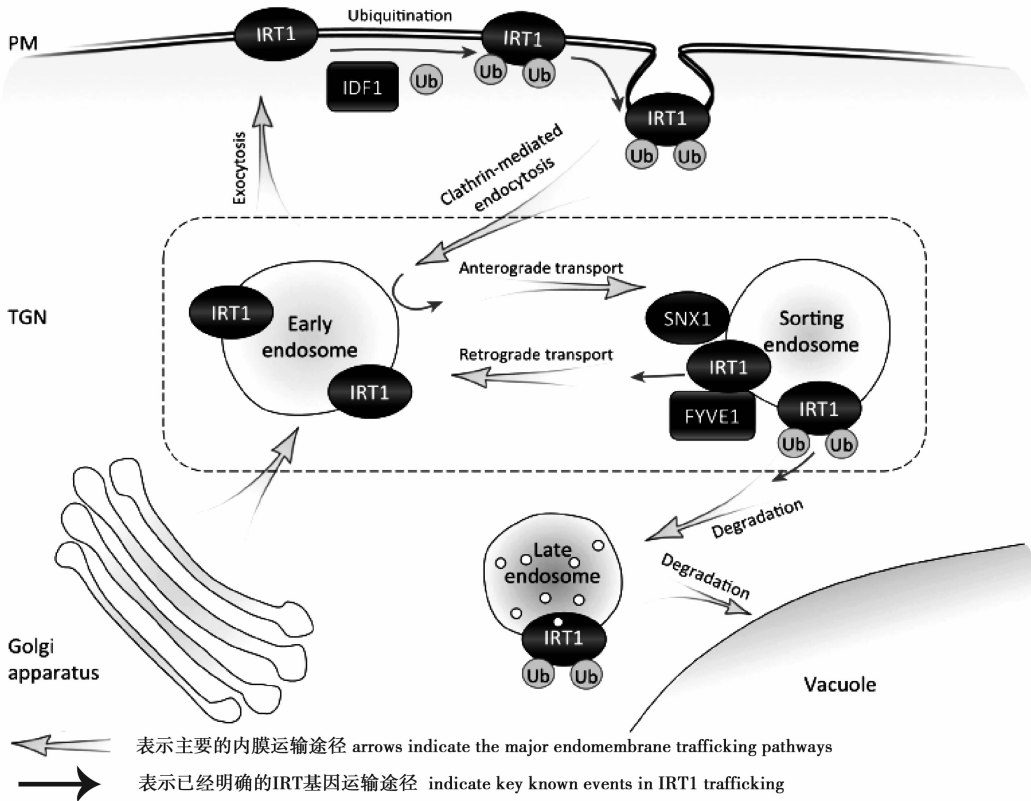


图 2 IRT1 胞间运输及稳定性调节^[9]
Fig. 2 Regulation of intracellular trafficking and stability of IRT1^[9]

GRF11 (Growth Regulation Fac-tor11) 基因位于 NO 信号途径下游 (见图 3), 编码的根特异表达的 14-3-3 蛋白^[25] 促进 *AtFIT1* 转录, 转录产物反馈结合启动子 E-box 原件上调 *GRF11* 基因表达, *GRF11* 不参与 *FIT* 转录调节。此外, NO 还能够延缓蛋白酶体调节的 *FIT* 降解、增强 *FIT* 蛋白稳定性^[26]。

乙烯信号转录因子 *EIN3* (ETHYLENE IN-SENSITIVE 3) 和 *EIL1* (*EIN3*-LIKE1) 与 *FIT* 结合 (见图 3), 正向调节 *AtFIT1* 转录, 从而促进铁吸收^[27]。

MED (Mediator) 连接 RNA polymerase II 和位点特异转录因子, 调节缺铁应答基因。 *MED16* 功能缺失突变体的 *FIT*、*FRO2*、*IRT1* 表达水平很低, 对缺铁胁迫表现出超级敏反应。 *MED16* 与 *MED25* 形成二聚体 (见图 3), 而 *MED25* 与乙烯

信号转录因子 *EIN3* / *EIL1* 结合^[9]。 *MED16* 促进 *FIT* - bHLH 复合体结合 *FRO2*、*IRT1* 启动子。 *MED16* 亚基直接作用生物钟 (circadian clock), 可能是昼夜节律和缺铁应答基因之间的连接桥梁^[28]。

4 缺铁胁迫感应信号

在植物的根部、茎部都存在着缺铁感应信号^[29]。粗略估计, 拟南芥经过缺铁 1 d 处理之后, 大约 40 个信号传导相关基因表达量发生改变。其中 MAP 激酶、MAP 激酶 (*MEK1*)、转录因子 (*Nitf*) 以及 14-3-3 蛋白等基因表达量受铁、磷、钾快速诱导, 且可维持一段时间, 说明这些基因是铁、磷、钾诱导途径共用的信号, 且在早期电子传递链中发挥作用^[1]。 *BHLH100* 是缺铁应答反应的标记基因, 即使在铁充足条件下, 该基因在尼克酰胺 (NA; nicotianamine) 缺陷突变体 *nas4x-1* 叶

片表达量上调,暗示着螯合剂 NA 是信号感应缺铁胁迫所必需的。*frd3* 基因编码 MATE 家族运

载体,负责向根木质部装载乙酸-铁复合物,*FRD3* 失活突变体组成性吸收铁^[30]。

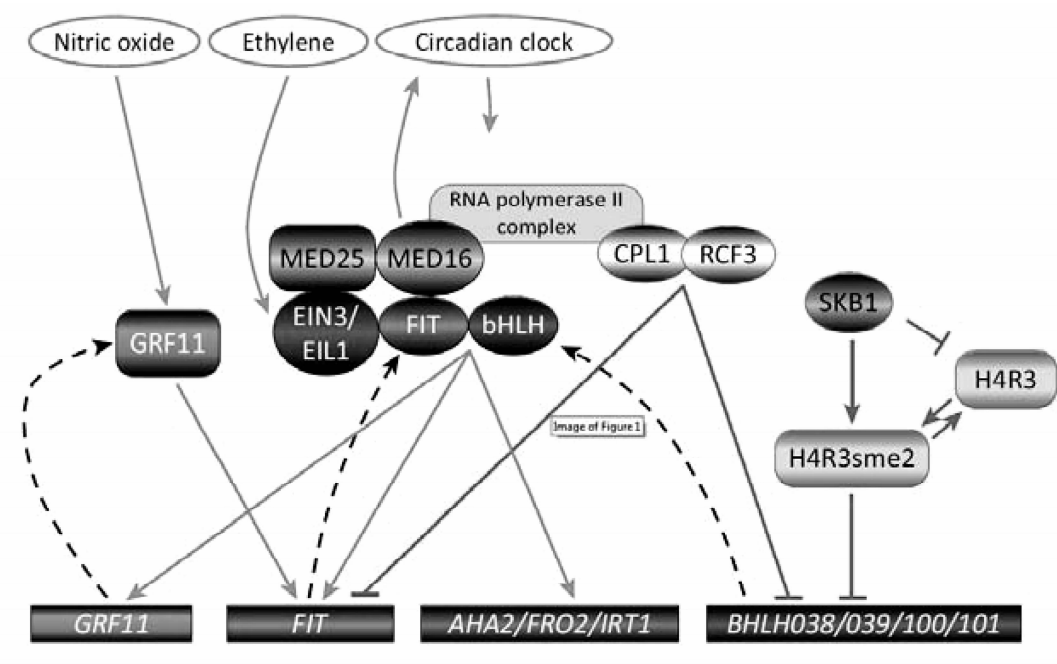


图 3 缺铁应答转录调节网络^[9]

Fig. 3 Regulatory networks governing Fe supply-dependent transcription

有的研究者推测参与植株缺铁胁迫的激素、一氧化氮(NO)可能是缺铁应答信号。在铁含量充足的条件下,NO 并不能诱导番茄根系产生缺铁相关响应;但缺铁条件下,根表皮细胞 NO 含量明显提高。应用 NO 清除剂能够显著抑制番茄应

答缺铁胁迫,而外源施加 NO 供体极大地提高了植株应答缺铁胁迫能力^[31],说明 NO 正向调节根系吸铁过程(见图 4),且植株 NO 快速合成过程先于缺铁应答反应^[9,30]。

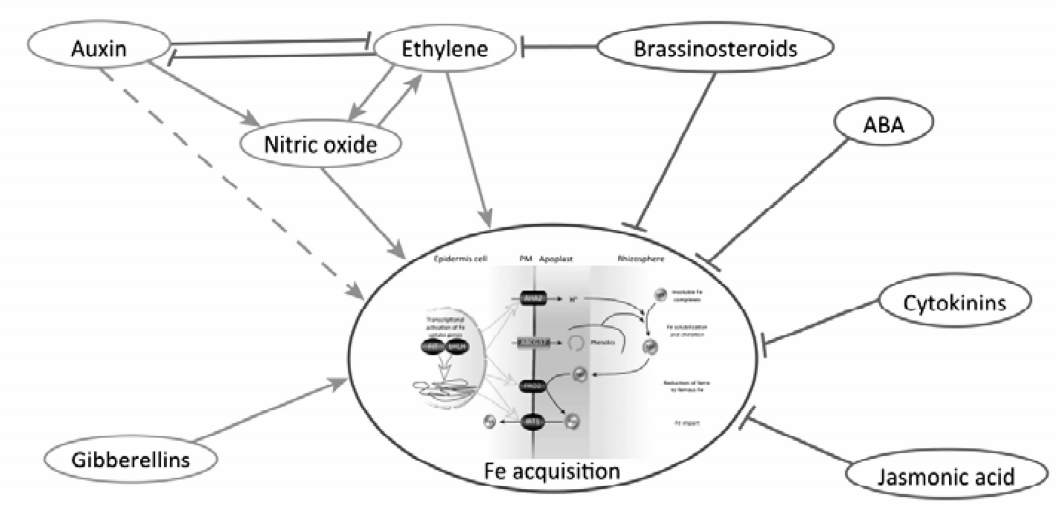


图 4 激素、NO 对铁吸收影响^[9]

Fig. 4 Interplay between hormones and nitric oxide (NO) in the regulation of Fe uptake

研究发现在缺铁条件下,向日葵根系的 IAA 含量显著提高。吲哚-3-丁酸(IBA)或 IAA 能够

诱导正常生长植株 *FOR* 表达。IAA 极性运输缺陷突变体即使在缺铁条件下也不能诱导 FIT 及

下游基因表达^[32]。IAA 极性运输抑制剂显著抑制缺铁植株 FOR 活性、质子分泌、亚根尖区域的根毛发育等缺铁应答反应^[1]。上述试验结果说明 IAA 是地上部感应信号^[1],正向调节植物缺铁应答反应^[9]。

缺铁植株根系乙烯含量显著提高,而乙烯合成抑制剂极大地钝化植株应答缺铁反应能力^[1]。Lingam 等研究证明乙烯促进根系吸收铁(见图 4)^[27]。

此外,IAA 和乙烯对 IRT1 拓扑影响效果截然相反,由于 IAA 能够促进侧根发育、在转录水平影响 AHA2 活性,因而推测 IAA 通过不同的途径调节缺铁应答反应^[9]。研究证明外源 IAA 促进植株体内乙烯、NO 积累^[1],说明 IAA 可能在乙烯、NO 信号途径上游调节植株对铁的吸收^[9]。

赤霉素(GA)正向调节 BHLH038、BHLH039、FRO2、IRT1 转录,但不能诱导 FIT 表达^[33]。目前知道 GA 正向调节缺铁应答反应,还需要进一步研究才能确定 GA 是否直接调节铁吸收反应^[9]。

ABA、细胞分裂素(cytokinins)、茉莉酸(Jasmonic acid)负向调节植株缺铁应答反应,且这种调节不受 FIT 表达量影响^[9]。BR 通过抑制乙烯合成降低缺铁黄瓜(*Cucumis sativus*) FRO2 活性。

综上所述,虽然目前发现了很多缺铁感应信号,但铁营养调控信号相当复杂,还存在着很多未知的问题需要研究者解答。

5 结论与讨论

虽然已经深入地研究了 FIT、bHLH038、bHLH039 等缺铁应答基因,不过人们还没清晰阐述缺铁应答机理。目前还不确定 bHLH 具体功能、FIT 是否直接作用 bHLH038 还是其它蛋白、叶片 bHLH 与何种蛋白互作等问题。另一些比较关键的问题是植物是否在转录后水平调节铁动态平衡、缺铁感应信号的本质是什么、信号如何在体内运输、信号之间怎样相互影响^[23]。综上所述,为了更加合理的利用资源、改善人类铁营养状况,人们还需要做更精细、深入地研究阐述植物应答缺铁胁迫机理。

参考文献:

[1] 刘凯,张祥喜,魏本华,等.铁的生理功能与高铁水稻的研究进展[J].江西农业学报,2008(20):22-26.
[2] Schmidt W. Iron solutions: acquisition strategies and signa-

ling pathway in plants[J]. Trends Plant Sci, 2003, 8: 188-193.
[3] 金崇伟. 机理 I 植物缺铁相应机制和信号调控途径[D]. 杭州:浙江大学,2008.
[4] Gregoire G B, Senadra D, Htut T. Improving iron and zinc value of rice for human nutrition[J]. Agriculture et Development, 1999, 23(9): 77-81.
[5] 段立红,丁红,李文学,等. 机理 I 植物铁吸收与运输的分子机制[J]. 植物营养与肥料学报,2007(13): 739-744.
[6] Kobayashi T, Nakanishi H, Nishizawa N. Recent insights into iron homeostasis and their application in graminaceous crops[J]. Proceedings of the Japan Academy Series B: Physical and Biological Sciences, 2010, 86: 900-913.
[7] Moog P, TAvd K, Bruggemann W, et al. Responses to iron deficiency in *Arabidopsis thaliana*: The Turbo iron reductase does not depend on the formation of root hairs and transfer cells[J]. Planta, 1995: 195.
[8] Chancy R, Chen Y, Green C, et al. Root hairs on chlorotic tomatoes are an effect of chlorosis rather than part of the adaptive Fe-stress-response[J]. Journal of Plant Nutrition, 1992, 165: 197-205.
[9] Tzvetina B, Petra B, Rumen I. Molecular mechanisms governing *Arabidopsis* iron uptake[J]. Trends in Plant Science, 2014: 1-10.
[10] Landsborg E. Transfer cell formation in the root epidermis: a prerequisite for Fe- efficiency[J]. Journal of Plant Nutrition, 1982, 5: 415-432.
[11] Jin C W, You G Y, He Y F, et al. Iron deficiency-induced secretion of phenolics facilitates the reutilization of root apoplastic iron in red clover[J]. Plant Physiology, 2007, 144: 278-285.
[12] Rodriguez-Clalma J, Lin W-D, Guin-Mau Fu, et al. Mutually exclusive alterations in secondary metabolism are critical for the uptake of insoluble iron compounds by *Arabidopsis* and *Medicago truncatula* [J]. Plant Physiology, 2013, 162: 1473-1485.
[13] Jeong J L E. Iron uptake mechanisms in plant: Functions of the FOR family of ferric reductases[J]. Plant Science, 2009, 176: 709-714.
[14] Dinnyen J R, Long T A, Wang J Y, et al. Cell identity mediates the response of *Arabidopsis* roots to abiotic stress[J]. Science, 2008, 320: 942-945.
[15] Feng H, An F, Zhang S, et al. Light-regulated, tissue and cell differentiation-specific expression of the *Arabidopsis* Fe(III)-chelate reductase gene AtFRO6[J]. Plant Physiology, 2006, 140: 1345-1354.
[16] Jeong J, Cohu C, Kerkeb L, et al. Chloroplast Fe(III) chelate reductase activity is essential for seedling viability under iron limiting conditions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2008, 105: 10169-10624.
[17] Waters B M, Blevins D G, Eide D J. Characterization of FRO1, a pea ferric-chelate reductase involved in root iron acquisition[J]. Plant Physiology, 2002, 129: 85-94.
[18] Vert G, Grotz N, Dédaldéchamp F, et al. IRT1, an Arabi-

- dopsis transporter essential for iron uptake from the soil and plant growth[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 1223-1233.
- [19] Shin L J, Lo J C, Chen G H, et al. a ring E3 ubiquitin ligase, regulates the degradation of iron-regulated transporter1 in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2013, 25: 3039-3051.
- [20] Barberon M, Dubeaux G, Kolb C, et al. Polarization of IRON-REGULATED TRANSPORTER 1 (IRT1) to the plant-soil interface plays crucial role in metal homeostasis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2014, 111: 8293-8298.
- [21] Ivanov R, Brumbarova T, Blum A, et al. SORTING NEXIN1 is required for modulating the trafficking and stability of the *Arabidopsis* IRON-REGULATED TRANSPORTER1[J]. *Plant Cell*, 2014, 26: 1294-1307.
- [22] Brumbarova T, Bauer P. Iron-mediated control of the basic helix-loop-helix protein FER, a regulator of iron uptake in tomato[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137: 1018-1026.
- [23] Rumen I, Tzvetina B, Petra B. Fitting into the Harsh Reality: Regulation of Iron-deficiency Responses in Dicotyledonous Plants[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5: 27-42.
- [24] Colangelo E P, Guerinot M L. The essential basic helix-loop-helix protein FIT1 is required for the iron deficiency response[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 3400-3412.
- [25] Brumbarova T, Bauer P, Ivanov R. Molecular mechanisms governing *Arabidopsis* iron uptake[J]. *Trends in Plant Science*, 2014: 1-10.
- [26] Sivitz A, Grinvalds C, Barberon M, et al. Proteasome-mediated turnover of the transcriptional activator FIT is required for plant iron-deficiency responses[J]. *The Plant Journal*, 2011, 66: 1044-1052.
- [27] Lingam S, Mohrbacher J, Brumbarova T, et al. Interaction between the bHLH transcription factor FIT and ETHYLENE INSENSITIVE3/ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1 reveals molecular linkage between the regulation of iron acquisition and ethylene signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2011, 23: 1815-1829.
- [28] Sunghyun Hong, Sun A Kim, Mary Lou Guerinot, et al. Reciprocal interaction of the circadian clock with the iron homeostasis network in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161: 893-903.
- [29] Wang Hong Yu, Marco Klatte, Marc Jakoby, et al. Iron deficiency-mediated stress regulation of four subgroup Ib BHLH genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 2007, 226: 897-908.
- [30] Rumen Ivanov, Tzvetina Brumbarova, Petra Bauer. Fitting into the harsh reality: regulation of iron-deficiency responses in dicotyledonous Plants[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5: 27-42.
- [31] Magdalena Graziano, Lorenzo Lamattina. Nitric oxide accumulation is required for molecular and physiological responses to iron deficiency in tomato roots[J]. *Plant Journal*, 2007, 52: 949-960.
- [32] Chen Weiwei, Yang Jianli, Qin Cheng, et al. Nitric oxide acts downstream of auxin to trigger root ferric-chelate reductase activity in response to iron deficiency in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2010, 154: 810-819.
- [33] Keita Matsuoka, Jun Furukawa, Haniyeh Bidadi, et al. Gibberellin-induced expression of Fe uptake-related genes in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Physiology*, 2014, 55: 87-98.

Research Progress on the Iron Uptake of Strategy I Plant and Iron Sensors to Iron Deficiency

DENG Ling-wei¹, ZHANG Li-yan¹, MA Jun-tao¹, WANG Yong-li¹, LI Wan¹, WANG Li-jun², ZHENG De-gang¹

(1. Rice Molecular Breeding in Northern Joint Research Center of Chinese Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086; 2. College of Life Science, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025)

Abstract: People in developing countries and remote areas generally focused on plant-based foods, whose iron content was low, and easily resulting in all kinds of iron deficiency disorders of human body. Iron deficiency symptoms especially iron-deficiency anemia severely affects women of childbearing age and children's health. The soil was much rich in iron, but the biological effectiveness was very low. The iron deficiency, as nitrogen deficiency and phosphorus deficiency, one of the most widely and seriously limiting factors of plant growth and development. Therefore, how to improve the plant iron nutrition is becoming a research focus in soil science and Plant nutrition. An overview of the strategy I plant root morphology change, iron acquisition process, adjustment network and induction signal of iron deficiency was provided, so as to provide the theory basis for solving the problem of plant iron deficiency by means of molecular biology.

Keywords: iron deficiency; iron uptake; ferric chelate reductase; auxin