

大豆铁元素吸收及稳态调控机制研究进展

张露^{1,2,3,4,5*}, 倪俏寒^{1,2,3,4,5}

¹陕西地建-西安交大土地工程与人居环境技术创新中心, 西安, 710115

²陕西地建土地工程技术研究院有限责任公司, 西安, 710021

³自然资源部退化及未利用土地整治工程重点实验室, 西安, 710021

⁴陕西省土地整治工程技术研究中心, 西安, 710021

⁵农业农村部耕地质量监测与保育重点实验室, 西安, 710021

发布日期: 2025年10月20日

摘要

大豆作为重要的粮油兼用作物, 其产量与品质深受铁元素供给的影响。铁不仅参与光合作用、呼吸代谢及抗氧化防御等关键生理过程, 也是豆科植物共生固氮系统中固氮酶和血红蛋白的核心组分, 对根瘤形成与固氮效率具有决定性作用。本文系统综述了大豆铁吸收、转运与稳态维持的分子机制, 重点阐述了策略I铁吸收途径中关键基因及其上游转录调控网络的调控作用; 同时, 探讨了共生固氮过程中铁感知与分配的特异性机制及最新研究进展。此外, 本文还论述了当前研究在大豆特异性调控因子挖掘、多元素互作机制、田间响应验证及籽粒铁积累调控等方面存在的瓶颈, 旨在为大豆铁高效遗传改良与共生固氮能力提升提供理论依据。

关键词

大豆; 铁; 共生固氮; 铁稳态; 分子机制

Research Progress on Iron Uptake and Homeostasis Regulation Mechanisms in Soybean

Lu Zhang^{1,2,3,4,5*}, Qiaohan Ni^{1,2,3,4,5}

¹Technology Innovation Center for Land Engineering and Human Settlements, Shaanxi Land Engineering Construction Group Co., Ltd and Xi'an Jiaotong University, Xi'an, 710115, China

²Shaanxi Provincial Land Engineering Construction Group Co., Ltd., Xi'an, 710021, China

³Key Laboratory of Degraded and Unused Land Consolidation Engineering, Ministry of Natural Resources, Xi'an, 710021, China

⁴Shaanxi Engineering Research Center of Land Consolidation, Xi'an, 710021, China

⁵Key Laboratory of Cultivated Land Quality Monitoring and Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Xi'an, 710021, China

文章引用: 张露, 倪俏寒. (2025). 大豆铁元素吸收及稳态调控机制研究进展. 農學輯要, 1(1), 9-16. ISSN Print: 3079-5486; ISSN Online: 3079-5494.
DOI: 10.63313/AGR.8001

Email: luluqiaofeng@126.com

Abstract

As an important grain and oil crop, the yield and quality of soybean are profoundly influenced by iron supply. Iron not only participates in key physiological processes such as photosynthesis, respiratory metabolism, and antioxidant defense, but also serves as a core component of nitrogenase and leghaemoglobin in the symbiotic nitrogen fixation system of legumes, exerting a decisive effect on nodule formation and nitrogen fixation efficiency. This article systematically reviews the molecular mechanisms underlying iron uptake, translocation, and homeostasis maintenance in soybean, with a focus on elaborating the regulatory roles of key genes and their upstream transcriptional regulatory networks in the Strategy I iron uptake pathway. Meanwhile, it discusses the specific mechanisms of iron sensing and allocation during symbiotic nitrogen fixation, as well as the latest research progress in this field. Furthermore, the article addresses the bottlenecks in current research, including the mining of soybean-specific regulators, multi-element interaction mechanisms, field response validation, and regulation of iron accumulation in seeds. The aim is to provide a theoretical basis for the genetic improvement of high iron efficiency and the enhancement of symbiotic nitrogen fixation capacity in soybean.

Keywords

Soybean; Iron; Symbiotic Nitrogen Fixation; Iron Homeostasis; Molecular Mechanism

Copyright © 2025 by author(s) and Erytis Publishing Limited.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



引言

大豆 (Glycine max) 原产于我国, 是具有较高营养及经济价值的粮油作物[1], 其产量和品质直接关系到人类膳食中蛋白质、脂肪的供给及粮食市场稳定与否。同时, 大豆能与根瘤菌建立共生关系, 通过根瘤中的固氮酶将空气中的游离氮转化为可利用的氨态氮, 能够减少对化学氮肥的依赖[2], 具有重要的生态价值。

1. 微量元素在植物中的作用

大豆等植物的生长发育与产量品质形成依赖于多种营养元素的协同供给, 其中微量元素是参与调控植物体内关键生理代谢过程所必需的一类低浓度营养元素[3], 主要包括铁、锌、锰、铜、硼、钼等, 其缺乏或失衡会导致植株出现生长受阻、抗逆性下降及产量品质降低等问题。

微量元素虽然在植物体内含量较低, 但对生长发育具有重要调节作用。其核心功能主要体现在作为酶或辅酶的组成成分、参与电子传递、维持细胞结构稳定、调控信号传导等方面[4]。例如, 铁元素是光合系统电子传递链的核心载体与叶绿素合成的关键催化剂, 能激活硝酸还原酶等关键酶, 调控氮素转化与利用, 缺铁会致植株叶片黄化、光合停滞, 抗逆性下降[5]。锰元素是光合作用中水光解与氧气释放的核心催化剂, 主要作用于光系统 II 的放氧复合体, 当植物缺锰时, 会造成光反应受阻、光合速率降低[6]。锌元素能对多种植物酶起激活作用, 同时提高植物的束缚水含量和保水能力, 缺锌时, 植株会出现小叶

和簇生现象,使产量下降[7-8]。硼元素参与提高硝酸还原酶等酶的活性,促进碳水化合物运输,缺硼会影响分生组织生长,同时植株抗逆性降低[9]。

2. 铁元素对大豆的重要性

2.1. 铁元素直接影响植株的生长发育

铁是所有生命形式不可或缺的微量元素。作为植物细胞中多种蛋白质或酶的关键成分或辅助因子,铁不仅对光合作用和线粒体呼吸等关键细胞过程具有调节功能,还在核苷酸的合成与修复,以及维持蛋白质结构完整性方面起着不可替代的作用[10]。

在高铁或高铁胁迫条件下,植物的叶片生长与生物量积累均受到抑制,表现出失绿症状与氧化胁迫,同时叶绿素含量、光合速率及蒸腾速率显著下降。过量铁对植物细胞具有毒害效应,主要表现为根系发育受阻、光合作用抑制及氧化损伤加剧等系统性毒害现象[11]。在缺铁环境中,植物感知胁迫信号后,与叶绿素前体合成相关酶的活性明显降低,从而阻碍叶绿素的生物合成,进一步影响光合作用[12]。缺铁植株典型症状为脉间失绿,即叶脉保持绿色而叶肉组织颜色浅淡,二者形成明显对比,严重缺铁时叶片整体黄化甚至白化。在重度缺铁条件下,叶绿素合成严重受阻,新叶发生系统性失绿,生物量显著减少,导致农作物产量和品质下降[13]。为应对铁胁迫,植物经过长期进化选择,形成了一套涵盖铁吸收、转运代谢、分配储存的完整网络机制,通过对这些过程的精准调控以维持体内的铁稳态[14]。

从植株生长层面来看,缺铁会导致大豆形态发育显著迟缓,出现地上部分常出现植株矮化、茎秆纤细、节间缩短等现象,新叶易表现出典型的缺铁性失绿,老叶则可能逐渐失绿枯萎。同时地下根系发育同样受阻,侧根萌发量减少、根毛密度降低,根系吸收面积与养分摄取能力弱化,形成生长迟缓与吸收能力下降的恶性循环[15]。这种生长异常直接传导至产量形成环节,缺铁会抑制大豆光合色素合成与光合酶活性,导致光合效率下降,同时阻碍碳水化合物等营养物质的转运与积累,最终造成结荚率降低、荚果饱满度不足[16]。据相关研究统计,即便处于一般程度的缺铁环境中,大豆的生产力也会出现明显下滑,而当缺铁胁迫达到严重程度时,大豆产量损失幅度可高达 20%~30%[17-18],对大豆生产的产量稳定性与经济效益构成直接威胁。

2.2. 铁是共生固氮过程中重要的微量元素

维持活跃共生关系的豆科植物对铁元素需求极高,这源于共生体系中大量关键共生蛋白均以铁为组成成分。在豆科植物中,固氮细菌的固氮酶和侵染根瘤细胞中的血红蛋白都是含铁蛋白质,因此铁含量直接调控固氮酶活性,进而影响共生固氮效率[19]。现有研究表明,窄叶羽扇豆等豆科植物在缺铁环境中无法形成根瘤,这凸显了铁元素在根瘤菌-宿主互作、感染过程及根瘤发育中的关键作用[20]。

豆科植物与共生固氮根瘤菌形成根瘤,这一过程需要充足的铁以确保共生关系建立和高效固氮。铁在豆科植物共生固氮过程中需求量不断攀升,不仅单独影响寄主植物与根瘤菌的生长,更会调控二者间的共生互作关系。研究表明,向大豆植株接种慢生型根瘤菌可诱导其产生缺铁应答反应[21]。该应答表现为植株根部向土壤释放氢离子、分泌酚类等还原性物质,同时根表面 Fe^{3+} 向 Fe^{2+} 的还原效率提升,并伴随有机酸在根组织内的积累,这些变化共同促进植株对铁元素的吸收[22]。

当根瘤菌与豆科植物启动共生固氮程序后,寄主植物需为根瘤的生长发育及功能行使提供全部所需铁元素。启动共生固氮的豆科植物对铁的需求显著增加,且依赖共生固氮获取氮素的植株,其对低铁环境的敏感性高于直接利用矿质氮素的植株[23]。在铁缺乏条件下,不同豆科植物的结瘤过程均会受抑制,固氮酶活性也显著下降,最终导致作物产量与品质受损[24]。

铁元素的需求量随根瘤发育阶段的不同而存在显著差异。以大豆为例, 其根瘤原基形成阶段对铁的需求较低; 进入 12 天龄的幼瘤期, 根瘤铁含量急剧上升; 至成熟阶段, 根瘤铁含量达到峰值, 占整株植物铁总量的 44%; 此后铁含量逐渐下降, 到种子成熟期时, 根瘤铁含量占比降至 27%[25]。

3. 大豆铁吸收转录调控网络研究进展

3.1. 植物铁吸收机制

尽管铁是地壳中含量第二丰富的金属元素, 但在大多数环境中它主要以难溶的三价铁形态存在, 导致细菌和植物难以直接吸收利用[26]。植物在进化过程中形成了两种吸收铁元素的机制, 分别被称为还原策略和螯合策略。这两种策略的核心区别体现在植物对铁元素的吸收形态上, 策略 I 主要吸收亚铁离子, 而策略 II 则吸收三价铁离子[27]。

策略 I 为大豆等双子叶植物及除草本植物外的单子叶植物所采用, 该策略下植物对铁元素的吸收过程包含酸化根际微环境、 Fe^{3+} 的还原转化、 Fe^{2+} 的跨膜转运三个核心步骤。当铁不足时, 植株根部细胞质膜上的 P 型 ATP 酶会主动将 H^+ 分泌至根际土壤。这一过程可降低根际土壤的 pH 值, 通过构建适宜的化学微环境, 显著提升土壤中铁元素的溶解性。植株根部的 Fe^{3+} 螯合还原酶 (Ferric Reduction Oxidase, FRO) 发挥催化作用, 将根际环境中以 Fe^{3+} 形态存在的化合物还原为 Fe^{2+} 形态, 该形态的铁更易被植物根部吸收和运输。植物根部细胞质膜上的 Fe^{2+} 转运蛋白 (Iron-Regulated Transporter, IRT) 将还原生成的 Fe^{2+} 跨膜转运后进入植株根系内部, 最终满足植物对铁元素的生理需求[28-29]。

策略 II 为禾本科植物所特有, 该策略使植物能够适应 pH 值更高的土壤环境。当铁不足时, 禾本科植物的铁吸收过程遵循铁载体的分泌与螯合、螯合物的特异性吸收、铁的转运与分配的逻辑路径。植株感知到土壤中的缺铁信号后, 会向根际主动分泌麦根酸类物质 (即植物铁载体)。这类载体能够活化土壤中难溶性的铁元素, 并与之结合形成稳定的 Fe^{3+} 八面体螯合物。禾本科植物具备针对此类三价铁螯合物的特异性吸收机制, 通过该机制摄取螯合物, 从而有效缓解铁营养匮乏的胁迫。在体内转运阶段, 上述螯合物首先从根表皮经由质外体途径运输至根的内皮层[30]。随后, 螯合物中的 Fe^{3+} 被还原为更易转运的 Fe^{2+} , 通过多种铁转运蛋白进入根细胞内部。在其他特异性转运蛋白的介导下, Fe^{2+} 被进一步分配到植物体内的不同细胞中, 为植物体的各项生理代谢活动提供铁元素支持[31]。

3.2. 大豆铁稳态调节的转录调控网络

3.2.1. 植物维持铁稳态的机制

为应对环境中铁水平的波动, 植物进化出感知铁状态并调控铁吸收与转运相关基因表达的机制, 这一过程受到转录水平的精密调控, 依赖于碱性螺旋-环-螺旋 (bHLH) 型转录因子参与, 并形成一个多层次的调控网络[32]。

从番茄中发现第一个关键的铁转录因子 FER (Ferritin) 以来, 在拟南芥等植物中陆续发现了多种参与缺铁反应的铁转运蛋白, 类 FER 缺铁诱导转录因子 (FIT) 是拟南芥中克隆的第一个参与铁稳态的调控基因[33]。缺铁条件下, FIT 与 Ib 亚族 bHLH 转录因子 (bHLH38/39/100/101) 相互作用形成异源二聚体, 调控铁吸收相关基因, 如铁还原酶 2 (FRO2) 和铁调控转运蛋白 1 (IRT1) 的表达[34]。FIT 和 Ib bHLH 转录因子的表达受上游 IVb 亚族 bHLH 转录因子 (bHLH121/URI) 和 IVc 亚族 bHLH 转录因子 (如 bHLH105/ILR3 和 bHLH115) 诱导。bHLH121/URI 被磷酸化后与 IVc 亚族 bHLH 转录因子相互作用, 诱导 Ib-bHLH 转录因子、POPEYE (PYE)、BRUTUS (BTS) 和 BRUTUS-LIKE (BTSL) 表达, 从而激活缺铁响应[35]。此外, 缺铁诱导的 IRON MAN (IMA) 肽与 bHLH105/bHLH115 竞争结合 BTS, 阻止

BTS 降解这些转录因子，进而触发缺铁响应。当铁充足时，BTS 和 BTSL 结合铁，与 IVc bHLH 转录因子、bHLH121/URI、FIT 等靶蛋白相互作用并对其进行泛素化修饰，导致这些蛋白通过蛋白酶体降解，从而关闭缺铁响应[36]。这种复杂的调控网络保证了植物在缺铁条件下铁吸收，又抑制了铁的过度积累，有利于植物在不同铁环境中的生长。

3.2.2. 共生固氮体系中的铁调控

全球土地盐碱问题显著，盐碱化环境会降低土壤中铁等微量必需养分的生物有效性，植株难以对这类养分进行有效摄取，进而引发其共生固氮能力的衰减，并最终造成作物产量下滑与品质劣变。而适宜的根瘤数量是决定共生固氮效率的首要因子[37]，因此，系统厘清铁等微量必需养分在大豆等豆科作物结瘤过程中的具体功能，深入解析其背后的分子调控机制，对于进一步提升这类作物的共生固氮效率，并在此基础上改善其产量与品质，具有至关重要的理论与实践意义。

共生根瘤形成对铁具有高度依赖性，铁是根瘤形成的关键驱动因子——即使在光照充足、低氮条件下，缺铁也无法形成共生根瘤[38]。在铁缺乏的生长条件下，大豆不同组织的铁含量呈现差异化下降趋势，其中根瘤中的铁含量仅出现 42% 的降幅，而根系与叶片的铁含量分别下降了 85% 和 71%，这一差异表明大豆体内存在一种优先向根瘤分配铁元素的调控机制，该机制可保障共生固氮过程的稳定进行[39]。GmYSL7 是控制从根到根瘤的铁吸收以及在大豆根瘤中分布的关键调节因子，具有铁响应性，并且将铁跨膜转运到根瘤的感染细胞中。铁充足的条件下，GmYSL7 在大豆幼嫩的根瘤中高表达，促进铁从根到根瘤中转运，增加根瘤细胞中的铁，保证根瘤发育和共生固氮作用对铁的需求；铁不足的条件下，GmYSL7 表达降低，减少铁从根到根瘤中的转运，植物可维持地上生长对铁的需求[40]。

铁状态是触发根瘤形成的必要信号，BTSa 通过整合根瘤菌侵染信号与铁状态信号，协调宿主响应以建立共生固氮关系。最新研究鉴定出的大豆铁传感器蛋白 GmBTSa 是一个 E3 泛素连接酶，但是与拟南芥同源蛋白 BTS 多泛素化修饰并降解底物调控植物对低铁响应不同，大豆的 GmBTSa 是通过特异地单泛素化修饰 GmNSP1a 促进其蛋白稳定性和转录活性来促进结瘤。在铁充足的条件下，GmBTS 在转录和翻译时都被根瘤菌诱导，在结合并感受铁后蛋白稳定性增强，通过单泛素化修饰 GmNSP1 促进其蛋白的稳定和转录活性，激活共生核心基因 GmNIN 的表达，进而促进根瘤菌侵染和根瘤的形成；而在缺铁条件下，GmBTS 蛋白变得不稳定造成对 GmNSP1 蛋白的单泛素化修饰作用减弱，导致 GmNSP1 蛋白的稳定性和转录活性下降，从而抑制共生信号以及结瘤过程[41]。

研究者借助转录组与蛋白质组联合分析技术，成功鉴定出 GmVTL1a、GmNRAMP3a 等多个在根瘤组织中高丰度表达的基因。后续的功能验证试验进一步证实 GmVTL1a 可介导铁元素跨共生体膜的转运过程，进行敲除处理会显著破坏大豆的共生固氮过程及尿素合成代谢，引发根瘤数量减少、鲜干重降低，同时造成植株生长发育停滞。此外，研究团队还成功筛选出 19 个与 GmVTL1a 存在共表达关系的转录因子以及 55 个潜在的 GmVTL1a 相互作用蛋白[39]，不仅为阐明大豆根瘤铁稳态维持的分子机制提供了全新认知视角，更为定向提升大豆固氮效率提供了潜在的基因靶点。

表 1. 已验证参与大豆铁稳态调节点的部分关键基因

Table 1. Validated Partial Key Genes Involved in the Regulation of Soybean Iron Homeostasis

基因	蛋白功能注释	在铁稳态调节中的作用	参考文献
GmIRT1(Glyma.07G223200)	锌/铁转运蛋白	受缺铁胁迫条件诱导，Fe ²⁺ 转运蛋白	[42]
GmFRO2(Glyma.07G067700)	铁还原氧化酶	受缺铁胁迫条件诱导，将 Fe ³⁺ 还原为 Fe ²⁺ 供植物吸收利用	[43]
GmYSL7(Glyma.11G203400)	铁转运蛋白	控制铁从大豆根部到根瘤的转运及在根瘤细胞中分布	[40]
GmbHLH300(Glyma.03G130600)	铁响应转录因子	负向调控大豆根瘤数目、固氮酶活性及	[40,44]

		根瘤中铁含量	
GmbHLH57(Glyma.12G178500)	铁响应转录因子	受缺铁胁迫条件诱导, 上调下游铁摄取基因, 增加铁含量	[44]
GmBTsSa(Glyma.05G237500)	E3 泛素连接酶	促进根瘤菌侵染和根瘤形成	[41]
GmVTL1a(Glyma.05G121600)	共生体膜上的铁转运体	介导铁元素跨共生体膜的转运过程	[39]
GmFER1(Glyma.18G205800)	铁储存蛋白	受缺铁胁迫条件诱导, 促进铁离子积累与分配	[45]

4. 展望

研究铁吸收机制, 可通过解析大豆高效获铁的分子逻辑, 指导培育铁吸收高效、抗缺铁胁迫的大豆品种, 从源头破解缺铁导致的产量瓶颈, 为稳定全球大豆产能、保障粮食供给提供支撑。同时, 大豆籽粒的铁含量与人类膳食营养密切相关, 明确铁吸收向籽粒转运的调控机制, 还能助力培育高籽粒铁含量品种, 改善膳食铁营养, 缓解全球缺铁性贫血等营养问题[46]。

铁是一种植物必需的矿质营养素, 铁元素缺乏导致植物的生长、产量和营养质量均受到不良影响。铁元素对共生关系的建立、发生以及功能的正常发挥必不可少[41]。缺铁造成有效根瘤数目大量减少、固氮酶活性大幅降低, 严重影响固氮效率。近年来, 大豆铁元素吸收转录调控机制的研究取得了显著进展, 明确了策略I吸收途径的核心基因及其调控因子, 初步构建了铁稳态调控网络, 已有研究表明根瘤菌宿主豆科植物的根系可精确感知外界铁水平变化, 协调根瘤形成信号通路, 进而决定根瘤数量和固氮量。然而, 关于根瘤形成过程中宿主如何基于铁有效性协调与根瘤菌的高耗能共生关系目前仍知之甚少。同时由于植物在共生过程中需要大量的铁, 根瘤菌侵染启动了植物对铁的吸收, 而这个过程如何发生、结瘤因子(Nod Factor, NF)否参与这一过程、NF 信号通路如何与铁吸收转录调控网络相互作用只得到了初步解析。

研究存在的瓶颈主要体现为大豆特有的转录调控节点尚未完全解析, 多数研究依赖拟南芥同源基因的预测, 缺乏对大豆特异性调控因子的系统挖掘; 土壤中多元素协同或拮抗效应普遍存在, 而铁与锌、磷、钼等其他元素的互作调控机制研究还有待进一步研究; 田间复杂环境下转录调控网络的响应机制尚不明确, 难以直接指导农业生产; 大豆种子铁积累的转录调控机制研究薄弱, 限制了高籽粒铁含量大豆品种的培育。对 BTS 等铁稳态核心蛋白的稳定性调控分子机制展开深入解析, 可为明晰根瘤形成及植物发育进程中铁水平响应调控网络提供关键支撑。例如当前在根瘤形成早期阶段, GmBTS 与 GmIMA 等肽在铁吸收调控中的互作关系尚未明确, 进一步探究大豆中各与铁稳态相关蛋白的互作模式, 对阐明共生关系建立过程中的铁信号感知机制及细胞铁稳态调控通路具有重要意义。

基金项目

项目名称: 陕西地建-西安交大土地工程与人居环境技术创新中心开放基金项目“植物与微生物对复合重金属污染土壤的抗性及其联合修复机理研究”(2024WHZ0241)

参考文献

[1] 高宇,孙晨棋,罗英,等.中国大豆种子处理剂应用现状及研究进展[J].大豆科学,2022,41(5):617-623.
[2] Graham P H, Vance C P.Legumes:Importance and constraints to greater use[J].Plant physiology,2003,131(3):872-877.
[3] 马琦琦,李丽君,王斌,等.微肥对植物生长作用及施用技术的研究进展[J].安徽农业科学,2022,50(13):4-6.
[4] 刘家友,杨国宝,王齐龙,等.减氮配施中微量元素肥对冬瓜产量和品质的影响[J].土壤,2023,55(1):30-36.
[5] 谢进,戴艳娇,宋荣,等.叶面喷施微肥对玉竹产量和品质的影响[J].湖南农业科学,2022(3):38-42.

- [6] 杨丽丽.铁,锰,锌缺乏下马铃薯试管苗差异蛋白质组分析[D].甘肃农业大学,2017.
- [7] Li M,Wang S,Tian X,et al.Zinc and iron concentrations in grain milling fractions through combined foliar applications of Zn and macronutrients[J].Field Crops Research,2016,187:135-141.
- [8] 张梦真,李亚婷,马超,等.施锌对作物生长发育及籽粒产量和品质的影响[J].河南农业,2022(7):25-26.
- [9] Will S, Eichert T, Fernández, Victoria,et al.Boron foliar fertilization of soybean and lychee:Effects of side of application and formulation adjuvants[J].Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2012,175(2):180-188.
- [10] Liang G.Iron uptake,signaling,and sensing in plants[J].Plant Communications,2022,3(5):100349.
- [11] Hirayama T,Lei G,Yamaji N,et al.The putative peptide gene FEP1 regulates iron deficiency response in Arabidopsis[J].Plant & cell physiology,2018,59(9):1739-1752.
- [12] Kobayashi T, Nishizawa N K.Iron sensors and signals in response to iron deficiency[J].Plant Science:An International Journal of Experimental Plant Biology,2014,224(13):36-43.
- [13] Hindt M N, Guerinet M L.Getting a sense for signals: Regulation of the plant iron deficiency response[J].Biochimica et Biophysica Acta,2012,1823(9):1521-1530.
- [14] Kobayashi T,Nishizawa N K.Iron uptake,translocation,and regulation in higher plants[J].Annu Rev Plant Biol,2012,63:131-152.
- [15] Bai G,Jenkins S,Yuan W,et al.Field-based scoring of soybean iron deficiency chlorosis using RGB imaging and statistical learning[J].Frontiers in Plant Science,2018,9:1002.
- [16] O'Rourke J A,Charlson D V,Gonzalez D O,et al.Microarray analysis of iron deficiency chlorosis in near-isogenic soybean lines[J].BMC Genomics,2007, 8(1):476.
- [17] Raza M A,Feng L Y,Werf W V D,et al.Optimum strip width increases dry matter,nutrient accumulation,and seed yield of intercrops under the relay intercropping system[J].Food and Energy Security,2020,9(2):199.
- [18] Naeve S L.Iron deficiency chlorosis in soybean:Soybean seeding rate and companion crop effects.Agronomy Journal,2006,98(6):1575-1581.
- [19] Tsai H H,Schmidt W.Mobilization of iron by plant-borne coumarins[J].Trends Plant Sci,2017,22(6):538-548.
- [20] Tang C,Robson A D,Dilworth M J.The role of iron in nodulation and nitrogen fixation in *Lupinus angustifolius* L[J].New Phytologist,1990,114(2):173-182.
- [21] Terry R E,Soerensen K U,Jolley D V.The role of active *Bradyrhizobium japonicum* in iron stress response of soybeans[J].Plant & Soil,1991,130:225-230.
- [22] Jolley V D,Brown J C,Davis T D,et al.Increased Fe-efficiency in soybeans through plant breeding related to increased response to Fe-deficiency stress. I. Iron stress response[J].Journal of Plant Nutrition,2008,9(3):373-386.
- [23] Zhang H,Li Y,Yao X,et al.Positive regulator of iron homeostasis,OsPRI1,Facilitates iron homeostasis[J].Plant Physiol,2017,175(1):543-554.
- [24] Slatni T,Krouma A,Aydi S.Growth,nitrogen fixation and ammonium assimilation in common bean(*Phaseolus vulgaris* L)subjected to iron deficiency[J].Plant Soil,2008, 312:49-57.
- [25] Burton J W,Harlow C,Theil E C.Evidence for reutilization of nodule iron in soybean seed development[J].Plant Nutr,1998,21(5):913-927.
- [26] Tejada-Jiménez M,Castro-Rodríguez R,Kryvoruchko I,et al.Medicago truncatula natural resistance-associated macrophage Protein1 is required for iron uptake by rhizobia-infected nodule cells[J].Plant Physiol,2015,168(1):258-272.
- [27] Römheld V,Marschner H.Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses[J].Plant Physiol,1986,80(1):175-180.
- [28] Bauer P,Bereczky Z.Gene networks involved in iron acquisition strategies in plants[J].Agronomie,2003,23(5-6):447-454.
- [29] Hell R,Stephan U W.Iron uptake,trafficking and homeostasis in plants[J].Planta,2003,216(4):541-551.
- [30] 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,2010,04:232-237.
- [31] Zhang J,Liu B,Li M,et al.The bHLH transcription factor bHLH104 interacts with IAA-LEUCINE RESISTANT3 and modulates iron homeostasis in Arabidopsis[J].Plant Cell,2015,27(3):787-805.
- [32] Colangelo E P,Guerinet M L.The essential basic helix-loop-helix protein FIT1 is required for the iron deficiency response[J].Plant Cell,2004,16(12):3400-3412.
- [33] Ling H Q,Bauer P,Bereczky Z,et al.The tomato fer gene encoding a bHLH protein controls iron-uptake responses in roots[J].Proc Natl Acad Sci USA,2002,99(21):13938-13943.
- [34] Wang N,Cui Y,Liu Y,et al.Requirement and functional redundancy of Ib subgroup bHLH proteins for iron deficiency

- responses and uptake in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(2), 503-513.
- [35] Gao F, Robe K, Bettembourg M, et al. The transcription factor bHLH121 interacts with bHLH105 (ILR3) and its closest homologs to regulate iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2020, 32(2): 508-524.
- [36] Li Y, Lu C K, Li C Y, et al. IRON MAN interacts with BRUTUS to maintain iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(39): e2109063118.
- [37] Oldroyd G E, Downie J A. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes. *Annu Rev Plant Biol*. 2008, 59(1): 519-46.
- [38] Siegl A, Afjehi-Sadat L, Wienkoop S. Systemic long-distance sulfur transport and its role in symbiotic root nodule protein turnover[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2024, 297: 1-11.
- [39] Li J, Kong Q H, Zhu J M, et al. Identification and functional verification of key iron homeostasis genes in soybean roots and nodules through integrated transcriptome and proteome analysis[J]. *The Plant Journal*. 2025, 123(3): e70406.
- [40] Wu X, Wang Y, Ni Q, et al. GmYSL7 controls iron uptake, allocation, and cellular response of nodules in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(1): 167-187.
- [41] Ren Z, Zhang L, Li H, et al. The BRUTUS iron sensor and E3 ligase facilitates soybean root nodulation by monoubiquitination of NSP1[J]. *Nature Plants*, 2025, 11(3): 595-611.
- [42] Dubeaux G, Neveu J, Zelazny E, et al. Metal sensing by the IRT1 transporter-receptor orchestrates its own degradation and plant metal nutrition[J]. *Molecular Cell*, 2018, 69(6): 953-964.
- [43] Rahman M A, Bagchi R, El-Shehawi A M, et al. Physiological and molecular characterization of strategy-I responses and expression of Fe-transporters in Fe-deficient soybean[J]. *South African Journal of Botany*, 2022, 147: 942-950.
- [44] Li L, Gao W, Peng Q, et al. Two soybean bHLH factors regulate response to iron deficiency: Role of two bHLH factors in soybean Fe homeostasis[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(7): 608-622.
- [45] Zhang Y, Liu S, Liang X, et al. GmFER1, a soybean ferritin, enhances tolerance to salt stress and root rot disease and improves soybean yield[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(8): 3094-3112.
- [46] King K E, Peiffer G A, Reddy M, et al. Mapping of iron and zinc quantitative trait loci in soybean for association to iron deficiency chlorosis resistance. *Journal of Plant Nutrition*, 2013, 36(14): 2132-2153.