中国科学: 生命科学 2026 年 第 56 卷 第 5 期: 1177 ~ 1186
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 华中农业大学作物遗传改良全国重点实验室专辑

铁驱动的大豆共生固氮: 分子机制与调控网络

邬馨莹*, 王志娟, 李霞*

作物遗传改良全国重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070
* 联系人, E-mail: wuxinying@mail.hzau.edu.cn; xli@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2025-08-12; 接受日期: 2025-11-07; 网络版发表日期: 2026-02-09
国家重点研发计划(批准号: 2023YFD1200600)和国家自然科学基金(批准号: 32472087, 32501896)资助

摘要 大豆-根瘤菌共生固氮体系是地球上最高效的生物固氮模式之一, 对农业可持续发展至关重要. 铁(Fe)是该体系的必需微量金属元素, 在固氮酶活性维持、电子链传递及根瘤微环境调控中发挥核心作用. 本文系统综述了铁驱动大豆共生固氮的分子机制与多层次调控网络的最新研究进展. 重点阐述了铁在根瘤发育不同阶段的转运、分配与稳态的分子机制, 探讨铁缺乏对共生固氮体系的影响, 以及氮-铁信号互作等调控途径. 虽然铁是地壳中含量最丰富的元素之一, 但土壤铁有效性差异大和根瘤铁再分配效率低下, 仍是限制大豆共生固氮效率提升的关键瓶颈. 未来研究应聚焦大豆固氮过程中的铁信号感知的分子基础、铁稳态调控网络与其他信号网络的交叉互作, 以及通过基因编辑技术优化铁利用效率的分子育种策略, 以支撑构建高效共生固氮体系, 并为培育高效固氮、高产大豆新品种及农业可持续发展提供新途径.

关键词 大豆, 共生固氮, 铁, 铁转运, 铁稳态调控

大豆是一种重要的粮油饲兼用作物, 可为全球提供约30%的食用油和近70%的植物蛋白. 作为典型的豆科植物, 大豆与根瘤菌形成的共生固氮体系可将大气中的氮气(N_2)转化为植物可利用的铵态氮(NH_3), 为其提供约70%氮素, 为植物生长及产量与品质提供营养支撑[1,2]. 豆科植物-根瘤菌共生固氮体系是自然界中固氮效率最高、固氮量最大的生物固氮系统, 每年可为全球农业贡献约25 Tg的氮素, 同时保持生态系统氮循环稳态及健康发展[3]. 共生固氮效率受多种环境因素调控, 其中Fe作为关键微量必需金属元素, 在根瘤发育、固氮酶复合体构成、电子传递、氧化还原等生物过程中发挥不可或缺的作用. 研究表明, 铁不仅直接参与固氮酶辅因子的合成, 还通过调控宿主植物与根瘤菌的信号交流影响共生体系的建立[4]. 近年来, 随着转录组学、代谢组学及单细胞测序等多组学技术的快速发展, 铁在宿主-微生物互作中的时空调控机制逐渐明晰.

铁在早期生命的化学活动中占据主导地位, 地球上大部分已知生命形式都依赖铁进行关键的生化活动, 因此, 被视为生命的“原始金属”[5]. 然而, 由于自然界的复杂性和地质条件的多样性, 铁在土壤中常出现分布不均的情况, 主要以不可溶性铁(Ⅲ)氧化物或铁(Ⅱ)氢氧化物的形式存在, 限制铁在植物生长中的利用[6,7]. 作为豆科植物, 大豆共生固氮特性使其对铁的需求具有独特性, 特别是在根瘤的形成和发育阶段, 充足的铁供应对维持根瘤菌的活性和根瘤的功能至关重

引用格式: 邬馨莹, 王志娟, 李霞. 铁驱动的大豆共生固氮: 分子机制与调控网络. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1177–1186
Wu X Y, Wang Z J, Li X. Iron-driven molecular network in soybean symbiotic nitrogen fixation (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1177–1186, doi: 10.1360/SSV-2025-0260

© 2026《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

要[4,8]. 根瘤约占豆科植物总生物量的5%, 却蕴含植物总微量元素的25%~30%, 其中铁元素在根瘤中的含量甚至占大豆中铁含量的44%, 凸显了其在共生固氮中的重要性[9,10]. 本文整合多学科研究成果, 系统阐述铁在大豆共生固氮体系中的转运及调控机制, 并展望其在作物改良及农业应用中的前景.

1 大豆共生固氮概述

在自然界中, 共生固氮是一种固氮效率最高的生物互利共生典范. 在漫长的进化过程中, 大豆等豆科植物逐渐演化出适应低氮环境的特征, 能够更高效地与根瘤菌建立互利共生关系. 这一协同进化过程不仅体现生物之间的相互依存, 也维系了生态系统平衡.

1.1 大豆根瘤形成的基础过程

在土壤氮素匮乏的条件下, 大豆植物的根系分泌出信号物质, 当根瘤菌感受到这些信号后, 它们便开始向植物的根部移动与定殖[11]. 随后根毛弯曲包裹菌体, 根瘤菌在此分裂增殖并分泌果胶酶等降解细胞壁, 细胞质膜内陷成管状, 此时根瘤菌持续分裂增殖并形成侵染线(infection threads, ITs). 这些ITs向下延伸穿过表皮细胞, 诱导根皮层细胞去分化及分裂, 形成根瘤原基[12]. 根瘤菌在原基中, 经内吞作用入细胞, 被植物来源的共生膜(symbiosome membrane, SM)包裹, 发育成类菌体[13]. 类菌体在共生体(symbiosome)内不断增殖, 最终形成成熟的根瘤[14]. 此时, 根瘤菌成为豆科植物的细胞内共生体并定殖在根瘤细胞中, 分化为具有形态变化的固氮类菌体(bacteriods)并合成固氮酶[15], 同时为协调固氮酶、宿主细胞及根瘤菌间不同的氧气需求, 根瘤细胞合成丰富的豆血红蛋白(leghemoglobins, Lbs)调控着微氧环境的平衡, 根瘤内部由白色转变为特有的粉红色, 开始具备固氮功能[16~18](图1).

1.2 大豆结瘤信号转导机制

接下来, 本文将进一步探讨大豆根瘤形成其背后的信号转导机制, 以揭示这些复杂生物过程的分子调控基础. 在低氮条件下, 大豆植物的根系分泌出信号物质-类黄酮(flavonoids, 如染料木黄酮和黄豆苷元). 当根瘤菌识别到这种信号物质后便会合成结瘤因子(Nod factors, NFs), NFs被大豆植物根毛表皮细胞上质膜定位的受体复合物-类受体激酶GmNFR1α/5α(soybean Nod factor receptors 1α/5α)识别后激活早期结瘤信号级联反应[19,20]. 初级转录因子GmNSP1与GmNSP2形成异源二聚体激活下游结瘤核心转录因子*GmNIN1a*的表达, 进而转录激活下游的正向调控因子, 如miRNA172c(miR172c)以及*GmENOD40*等根瘤形成相关基因表达, 促进大豆结瘤[21,22](图2). 由此可见,

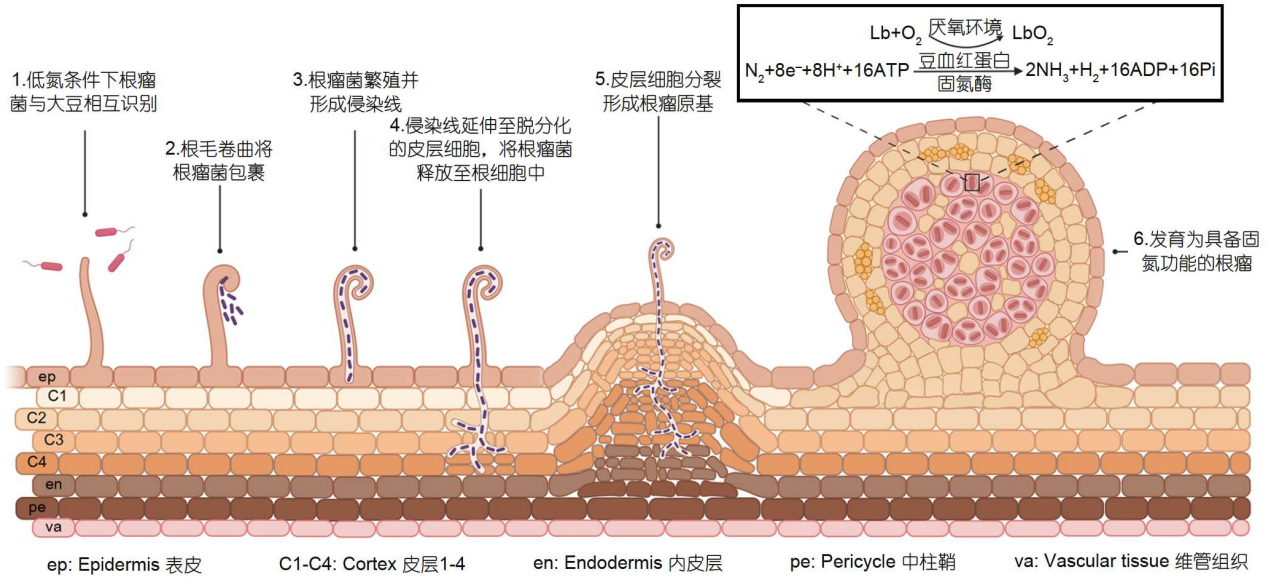


图 1 大豆根瘤形成过程
Figure 1 The formation process of soybean nodules

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

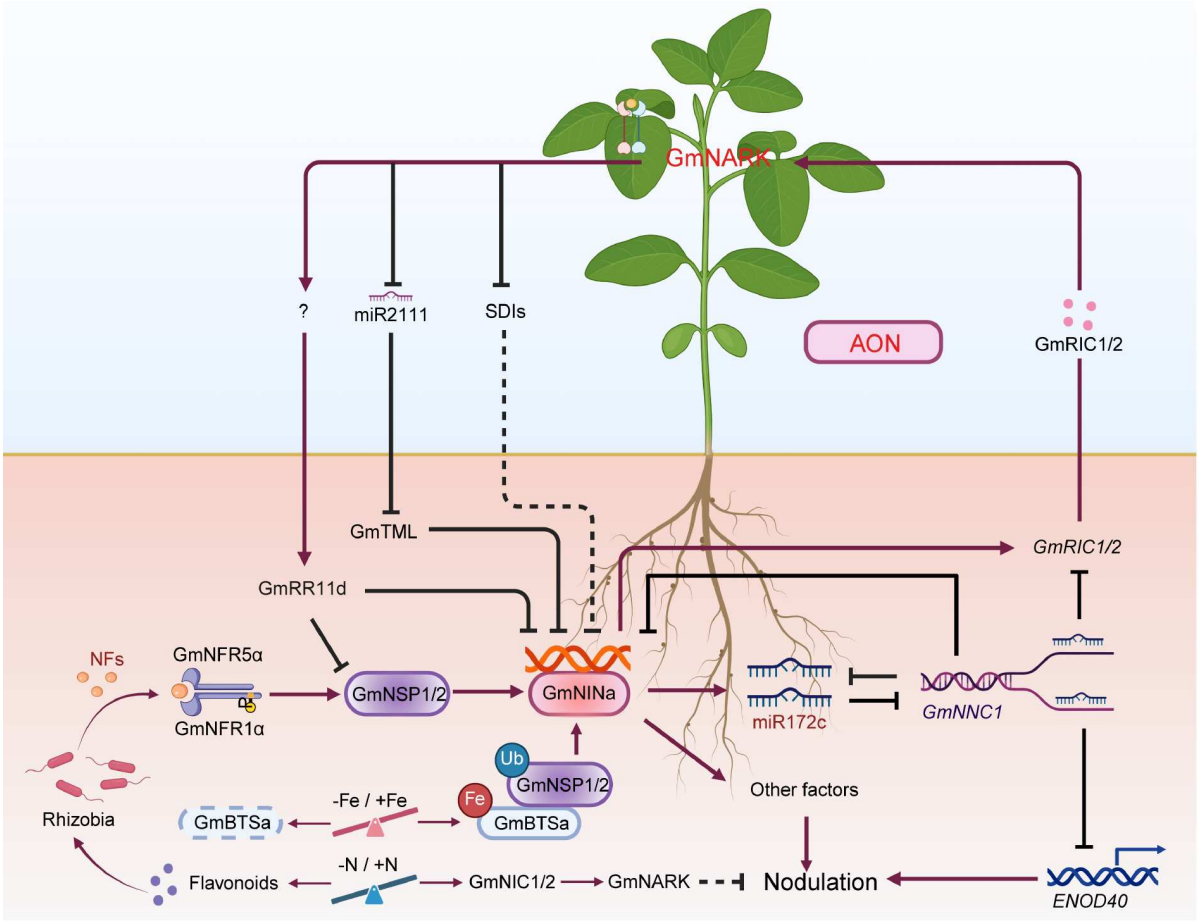


图 2　大豆结瘤调控系统
Figure 2　The regulatory system for soybean nodulation

大豆结瘤过程是一个涉及菌植互作、时空严格调控的复杂生物学过程.

由于结瘤是一个高耗能的过程，大豆还进化出结瘤自调控过程(autoregulation of nodulation, AON)负向调控结瘤过程，以保持根瘤数量稳态[23~26]. 在根瘤原基形成时，GmNINa通过直接及通过miR172c去除NNC1(nodule number control 1)抑制两条途径转录激活*GmRIC1/2*，这些GmRIC1/2小肽通过木质部运输至地上部分，并被叶片中的受体激酶GmNARK感知，抑制miR2111的生成，致使其靶基因*GmTML*(too much love)积累，抑制过度结瘤[25,26]. 此外，GmNARK还通过其他SDI(shoot-derived inhibitor)在根中诱导GmRR11d，GmRR11d通过直接抑制*GmNINa*及通过抑制GmNSP1转录活性, 负调控GmNINa-miR172c分子模块, 进而激活负向调控因子NNC1, 抑制结瘤. NNC1通过负反馈机制抑制miR172c的活性，从而强化对结瘤的抑制作用[27~29](图2). 此外，在高氮土壤环境下，硝态氮还能诱导*GmNIC1/2*的表达，通过GmNARK局部抑制植物生长与结瘤[30]. 因此，氮素被认为是共生固氮体系建立的原初驱动力.

2　铁是大豆-根瘤菌互作及结瘤的重要驱动力

除氮素外，根际铁在驱动大豆-根瘤菌共生及结瘤过程中亦具有关键作用. 然而，过去数十年，研究多聚焦于铁在豆科植物成熟根瘤固氮中的作用，对其在早期根瘤菌-豆科植物互作阶段的研究相对不足. 证据显示，在北方石灰性缺铁的土壤中，根瘤菌侵染效率降低，根瘤数量减少；尽管接种根瘤菌可改善植株干重

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

和根瘤性状, 但总体效果仍受铁浓度限制. 相对而言, 南方酸性土壤不仅提高大豆根瘤菌侵染效率和根瘤数量, 而且在施磷条件下, 接种根瘤菌能显著增加植株总吸氮量和干重, 并增强根际酸性磷酸酶活性[31]. 近期的研究通过水培和蛭石体系, 系统评估不同铁浓度对根瘤菌侵染过程及根瘤数量的影响. 结果表明, 即使在充足光照和低氮条件下, 缺铁也会完全抑制大豆-根瘤菌的共生结瘤过程, 凸显铁在结瘤过程中的关键驱动作用. 此外, 低铁和高铁胁迫均会抑制早期侵染事件和根瘤的形成; 仅当铁浓度适宜时, 大豆才能达到最佳结瘤状态, 表明铁的剂量对于大豆-根瘤菌共生关系的建立起着决定性作用[4,8].

铁调控大豆结瘤的分子机制涉及蛋白及转录多层次的信号网络, 确保共生过程的有效进行. 最近, Ren等人[4]揭示大豆通过Fe-BTSa/BTSb-NSP1模块感受铁信号并将其整合到结瘤信号途径, 进而控制结瘤过程对铁做出精准响应的分子机制. 他们证明GmBTSa(大豆BRUTUSa)是铁传感器, 能够结合铁及调控植物对铁响应的能力. 在低氮且铁充足的条件下, GmBTSa能结合Fe并维持自身稳定, 通过其RING结构域对结瘤关键转录因子GmNSP1进行单泛素化修饰, 增强其稳定性及对下游基因*GmNINa*的转录激活能力, 从而促进根瘤菌侵染和根瘤形成; 而在铁缺乏条件下, GmBTSa蛋白稳定性下降, 造成对GmNSP1蛋白的单泛素化修饰作用减弱, 进而导致GmNSP1蛋白的稳定性和转录活性下降, *GmNINa*的转录降低, 从而抑制共生信号以及结瘤过程. 该研究进一步证明, Fe-BTSa/BTSb-NSP1为核心模块调控菌植共生关系建立的分子机制在豆科植物中高度保守. 这一重要发现填补了研究者对铁作为必需微量元素在豆科植物-根瘤菌共生关系建立和根瘤形成中的作用及分子机制的认识空白.

然而, 这一机制与非豆科植物中BTS调控植物对铁响应的机制是不同的. 如在拟南芥中, 非共生相关的BTS和BTSL2(nsBTS, nonsymbiotic BTS)通过其HHE(haemerythrin)样结构域动态结合Fe^{2+}(还原态)和Fe^{3+}(氧化态)中心, 感知细胞内铁状态并通过多泛素化降解铁吸收相关转录因子, 进而抑制铁的摄取[32]. 这种功能分化主要源于豆科植物共生相关的BTS(sBTS, 如GmBTSa/b)与nsBTS的结构差异, 暗示豆科植物在进化中改变铁感应机制以适应共生过程对铁的需求[33], 这种机制差异暗示BTS蛋白在进化中可能通过结构微调实现功能特异性. 然而, BTS家族成员在不同植物中的泛素化类型(单泛素化*vs*.多泛素化)如何被调控, 以及铁结合是否改变BTS的构象, 进而影响其与底物的互作等问题, 仍有待阐明. 此外, 菌-植共生关系的建立与根瘤形成是涉及两种生物互作和新器官形态建成动态调控. 铁作为根瘤菌与植物细胞必需的微量养分, 在这些过程中的时空精准调控机制及分子网络尚待进一步解析. 对这些关键问题的回答, 将为阐明铁及其他营养元素对豆科植物-根瘤菌共生固氮的调控作用及其分子调控网络提供重要依据.

3 共生固氮过程中的铁吸收和转运机制

在豆科植物中, 铁元素在根瘤发育及共生固氮功能中的重要作用很早就受到关注. 这是因为铁除了作为根瘤菌和植物细胞生长发育的必需养分, 它还是根瘤共生固氮体系两个关键组分固氮酶(nitrogenase)和Lbs的必需组分[34,35]. 固氮酶是固氮微生物的核心组成部分, 由铁和钼铁蛋白两种蛋白组成, 铁是其不可或缺的组成部分[35,36]. Lbs则由血红素和球蛋白组成, 铁是血红素卟啉环必需组分[37]. 研究表明, 根瘤中约有24%的可溶性铁存在于Lbs中, 为固氮细胞提供氧并为固氮酶提供低氧环境[18]. 此外, 类菌体合成高氧亲和力的铁依赖的细胞色素氧化酶, 保证其在低氧环境中维持氧化呼吸和获取能量[38]. 缺铁可导致根瘤发育不良, 固氮酶活性下降50%以上[8,39]. 因此, 在根瘤发育过程中, 获取足量的铁对实现高效的固氮至关重要.

3.1 大豆根瘤形成初期的铁吸收

前期研究表明, 大豆根瘤发育过程中铁的吸收具有一定规律. 在接种根瘤菌第15天对进行单剂量铁处理时, 根瘤内铁的复合物(如血红素铁、非血红素铁、固氮酶等)的含量显著增加, 铁的含量达到最高峰, 根瘤约占植物总铁量的44%, 且根瘤的固氮能力也随之增强[34]. 因此, 在根瘤发育过程中, 铁被大量吸收并转运进根瘤和共生体, 这一过程对于根瘤共生固氮至关重要. 研究发现, 根瘤菌侵染百脉根(*Lotus japonicus*)的过程中, *LjIMA1*(Lotus Iron Man1)和*LjIMA2*基因在共生固氮阶段表达, 并在植物的茎和根中发挥系统性和局部调控作用, 促进植物内部铁向根瘤的积累. 此外, IMA小肽在调节氮-铁平衡方面具有保守作用, 表

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

明IMA介导的铁供应在与氮相关的生理过程的调控中起着关键作用[40]. 作为豆科植物的代表, 大豆具有与拟南芥相似的铁吸收转运机制, 即FRO2介导的Fe^{3+}还原铁吸收途径[41,42]. 然而, 由于以往研究未能提供大豆根系铁转运蛋白的定位结果, 关于大豆中负责从土壤中吸收铁的特定转运蛋白的身份仍未明确, 还未有任何证据表明IMA是否参与根瘤菌侵染大豆过程中为根瘤形成及固氮提供铁营养. 此外, 由于根瘤与土壤密切接触, 在缺铁条件下, 根瘤很可能会从周围土壤中直接吸收铁, 但根瘤中侵染细胞和类菌体中的铁则主要来源于宿主根系吸收[43].

Wu等人[8]的研究证实, GmYSL7(yellow stripe-like 7)是根瘤形成初期的关键铁转运蛋白, 在根瘤皮层和侵染细胞质膜及共生体膜上表达, 负责将铁从根部运输至根瘤细胞并跨膜进入侵染细胞(图3). 敲除*GmYSL7*导致根中铁积累而根瘤铁减少, 抑制固氮酶活性, 表明其在铁在大豆根和根瘤分配中的核心作用. 在缺铁条件下, 根瘤中铁稳态调控的核心转录因子GmbHLH300响应根瘤铁缺乏, 通过负调控*GmYSL7*、共生相关基因*ENOD93*和豆血红蛋白基因*GmLbs*的表达, 减少缺铁条件下铁从根向根瘤中铁的转运以平衡铁分配, 植物可维持地上生长对铁的需求, 从而实现资源优化; 相反, 在铁过量条件下, *GmYSL7*表达亦上升, 造成铁在根瘤中的大量积累, 抑制根瘤发育及功能[8]. 因此, 大豆根瘤中铁的摄取、分布和平衡是一个动态和精确调控过程, 但其背后的详尽机制尚待进一步阐明. 由于铁是地上叶片光合作用主要组分, 地上、地下及根瘤中铁的动态分布及其调控机制是一个重要研究方向, 地上-地下长距离信号及其在调控铁动态分布中的系统调控机制也需进一步解析.

3.2　大豆成熟根瘤细胞间铁转运

铁从根系转运至根瘤后, 通过不同的铁转运蛋白转运至共生体内并被进一步利用. 其中, GmNRAMP2b(*Glycine max* natural resistance-associated macrophage protein 2)(先前称为GmDMT1, *Glycine max* divalent metal transpoter 1)被Kaiser等人[44]报道定位于侵染细胞的共生体膜上, 负责将铁转运至共生体内. 随后Zhou等人[45]的研究纠正了这一结论, 证实GmNRAMP2b在非侵染细胞的液泡膜上表达, 介导铁从液泡释放至细胞质, 并通过细胞间运输满足侵染细胞的铁需求. 研究还发现, 根瘤内部铁稳态受氮的调

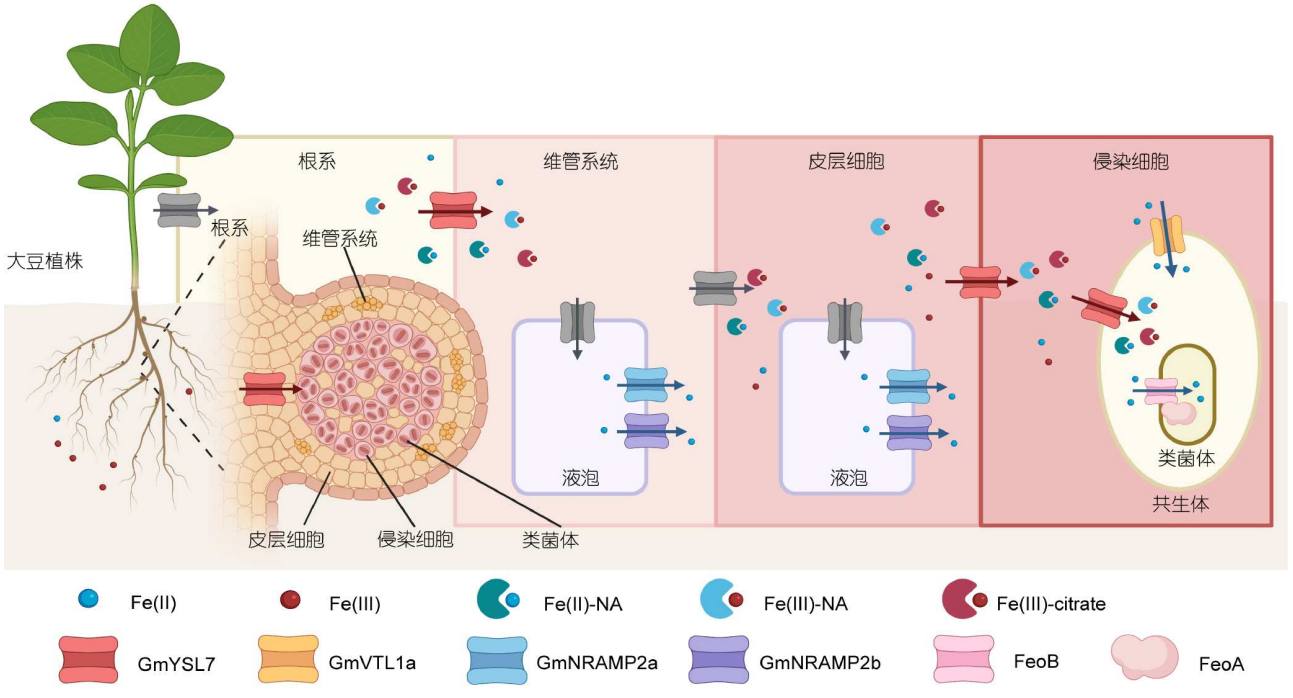


图 3　大豆根瘤铁吸收及转运过程
Figure 3　Process of iron absorption and transport in soybean nodules

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

控. 例如, 在高氮环境下, 无机氮通过激活GmNIGT1a/b转录因子抑制*GmNRAMP2a*/*b*的表达, 从而阻断铁向侵染细胞的转运[45]. 此外, 二价铁转运蛋白GmVTL1a与螯合态铁转运蛋白GmYSL7也定位在共生体膜上, 通过将侵染细胞中铁转运至共生体与类菌体空间, 维持固氮根瘤菌内的铁需求与稳态[8,46](图3).

最终, 在共生体空间内, 铁通过类菌体膜上的辅助蛋白(FeoA)和跨膜转运蛋白(FeoB)组成的FeoAB系统转运至类菌体内, 以维持类菌体的各种生命活动, 尤其是固氮酶的活性[47,48]. 上述宿主及根瘤菌铁转运蛋白的协同作用, 确保铁能够精准递送至共生固氮体系的关键功能位点(图3). 此外, 根瘤菌也可能通过分泌铁载体(siderophores)或血红素受体蛋白(如HmuR和ShmR)来调节对铁的获取[49,50]. 在根瘤菌中, 铁响应调节基因*IrrA*已被证明是一种重要的铁应答调节因子, 能够根据铁的可用性调节类菌体中共生固氮相关基因的表达. 例如, 根瘤菌*Sinorhizobium fredii*中的*irrA*突变会削弱其共生固氮活性[51]. 然而, 固氮根瘤菌对大豆根瘤中铁吸收转运的具体调节机制仍需进一步阐明.

3.3 大豆根瘤衰老后铁的外排

随着营养生长期向生殖生长期的转变, 大豆体内铁的“源”和“库”关系重新调整. 研究表明, 在接种根瘤菌36天后, 根瘤逐渐衰老并在77天后解体, 其共生固氮能力也逐渐减弱直至彻底消失; 此时根瘤中的铁含量也降至最低, 铁被释放以供给籽粒形成及养分储藏, 其对籽粒含铁总量的贡献高达59%[9,34,39]. 根瘤内铁浓度的变化与Lbs和固氮酶的代谢活动密切相关, 并涉及铁从根瘤向种子的再活化过程[9,52]. 尽管铁在根瘤衰老后铁向植物其他器官再分配的现象已被证实, 但铁在根瘤衰老后的外排和再利用的分子机制仍不清楚. 已有研究表明, 大豆中的锌/铁转运体GmZIP1, 可能在这一过程中发挥作用, 允许铁金属离子进行双向运输[53]; 然而, 迄今尚无确切证据表明大豆中存在用于特异调控根瘤中铁双向运输或外排的转运蛋白, 根瘤衰老引发的铁外排调控机制仍需进一步研究.

4 讨论与展望

铁是植物和微生物必需的微量元素, 在根瘤菌-豆科植物的互作及共生固氮中发挥着不可或缺的作用. 过去的几十年里, 研究者在大豆结瘤与共生固氮过程中铁信号感应、铁的吸收、运输和分配等机制方面取得了显著进展, 但仍存在若干未解问题. 具体包括:

(ⅰ) 对环境铁做出应答, 铁信号感应是关键. 前期已经证明铁感应器BTS通过单泛素化稳定NSP1, 进而调控*NIN*的表达促进结瘤. 除了激活结瘤信号通路, 铁的吸收转运至关重要. 是否BTS-NSP1参与*GmYSL7*等铁转运蛋白基因的转录激活? BTS作为一个铁感应器和单泛素化酶, 是否还有其他底物蛋白从而形成一个分子网络协同调控铁在结瘤与共生固氮中的吸收、转运与分配? 采用综合研究手段回答这些科学问题, 将有助于揭示结瘤与共生固氮过程中铁的应答及其对分子网络的重塑, 进而深入阐明铁在共生固氮中的调控机制, 为提升大豆固氮效率提供理论基础.

(ⅱ) 已有研究发现, 大豆根瘤中铁的吸收与转运依赖于GmYSL7, GmVTL1a和GmNRAMP2a/2b等转运蛋白作用[8,45,46]. 然而, 铁在根瘤中从维管束到根瘤皮层细胞、向液泡内转运以及衰老根瘤中铁的外排的具体路径仍不清楚, 是否其他金属转运蛋白(如OPT, FPN)参与结瘤与固氮根瘤中铁的转运仍需进一步探索. 未来可以利用空间离子组与荧光探针技术解析铁的空间分布, 为优化大豆铁吸收和分配提供新思路.

(ⅲ) 大豆共生固氮需要多种大量和微量养分, 环境因素(如氮肥、土壤pH)显著影响大豆共生固氮效率[45]. 前期研究结果证明, 无机氮通过GmNIGT1a/1b抑制*GmNRAMP2*的表达, 导致铁供应不足进而影响大豆共生固氮效率[45], 而铁充足条件下BTS通过稳定NSP1促进结瘤[4], 这一发现凸显了氮-铁信号交叉对话在共生固氮中的核心地位. 未来研究可整合多组学技术, 深入解析该交叉对话的关键节点(如GmBTSa-GmNIGT1互作), 并构建其分子调控网络模型. 然而, 如何在农业生产实践中协同调控氮肥施用与铁营养, 以减轻高氮对固氮的抑制? 农艺措施(如叶面补铁或根际微生物调控)的优化策略? 结合田间试验与多组学分析将为解决上述问题提供实践指导. 同时, 筛选共生固氮相关基因的优异等位变异, 并通过分子设计培育耐低铁、高固氮大豆新品种, 是提升固氮能力的重要方向. 针对高氮抑制问题, 可利用基因编辑(如靶向*GmNIGT1*或*GmNRAMP2*)创制“氮肥不敏感”大豆新种质, 以期实现固氮效率与产量的协同提升. 此外, 还需

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

探究其他营养元素(如锌)或环境信号(如光)通路是否参与并影响根瘤铁稳态的调控网络.

(ⅳ) 宿主植物与共生菌的相互作用对铁稳态调节的影响尚不明确. 产铁载体的根际微生物可能通过螯合土壤铁辅助宿主吸收[54], 但其对大豆根瘤铁分配的贡献及分子机制尚未阐明, 根瘤菌体内是否存在某种分泌物促进寄主植物向其供应铁元素还未有报道. 未来可以通过研究根际微生物(如产铁载体细菌)对宿主铁吸收的辅助作用, 设计微生物-植物联合增效方案.

(ⅴ) 作为模式豆科作物, 大豆根瘤铁调控机制的核心通路(如铁感应-转运模块)具有代表性, 可为其他豆科作物研究提供基础框架, 但难以涵盖所有物种的特异性机制. 其保守性主要体现在: (1) 铁对所有豆科根瘤功能具有普适性, 固氮酶活性严格依赖铁稳态[4,8,40]; (2) 铁感应器BTS与结瘤因子NSP1的互作模块在豆科中进化保守[40]; (3) 关键的铁转运功能由保守的共生体膜铁转运蛋白家族成员承担, 这在大豆(GmVTL1a)、百脉根(LjSEN1)、蒺藜苜蓿(MtVTL4/MtVTL8)和豌豆(PsVTL1)等豆科植物中均有体现[46]. 然而, 豆科作物间的显著差异可能导致铁调控路径分化: (1) 根瘤结构差异: 确定性根瘤(如大豆)分生组织短暂, 铁分配机制相对简单; 不确定型根瘤(如苜蓿)具有持久分生组织, 其铁的长距离转运与再循环可能涉及更复杂的层级调控. (2) 土壤适应性差异: 石灰性土壤适应型物种(如鹰嘴豆、菜豆)根系主要通过增强铁活化能力(如分泌植物铁载体、提高根际铁还原酶活性)及发展高效的铁分配策略来满足铁需求; 而酸性土壤适应型物种, 则侧重于维持根瘤内部的铁稳态(如调控铁输入、存储和利用), 以避免低pH环境下铁溶解度升高可能引发的毒害[55]. 这些适应性差异可能进一步导致物种间铁吸收优先级、转运蛋白表达模式及“源”“库”管理策略的特异性. 未来研究需整合跨物种比较基因组学、生理学与分子生物学方法, 系统解析根瘤发育结构特征及其宿主物种的长期生境适应性, 如何共同驱动了豆科植物铁吸收、转运与稳态调控网络的功能进化.

综上所述, 大豆根瘤是由宿主和类菌体组成的器官, 其功能及对铁养分的需求和稳态的维持受到植物发育时期及环境动态的严格调控. 大豆根瘤共生固氮过程中对铁的需求驱动受体蛋白、转运体、转录因子及相关响应基因表达, 并通过跨通路交叉互作实现铁的动态平衡. 铁信号感应及响应的分子机制研究进展以及未来重点方向的深入探索, 将为解析大豆及豆科植物共生固氮效率营养调控分子遗传基础提供宝贵的理论依据. 这些研究不仅为提升大豆等豆科作物养分利用效率、培育高效固氮高产优质的作物新品种提供重要靶点和研究方向, 同时也为开发新型栽培技术、实现精准调控铁元素的吸收利用提供全新思路.

参考文献

1 Peoples M B, Giller K E, Jensen E S, et al. Quantifying country-to-global scale nitrogen fixation for grain legumes: I. Reliance on nitrogen fixation of soybean, groundnut and pulses. Plant Soil, 2021, 469: 1–14

2 Ohyama T, Tewari K, Ishikawa S, et al. Role of nitrogen on growth and seed yield of soybean and a new fertilization technique to promote nitrogen fixation and seed yield. In Kasai Minobu, ed. Soybean—The Basis of Yield, Biomass and Productivity. London: IntechOpen, 2017

3 Zhong X, Wang J, Shi X, et al. Genetically optimizing soybean nodulation improves yield and protein content. Nat Plants, 2024, 10: 736–742

4 Ren Z, Zhang L, Li H, et al. The BRUTUS iron sensor and E3 ligase facilitates soybean root nodulation by monoubiquitination of NSP1. Nat Plants, 2025, 11: 595–611

5 Johnson J E, Present T M, Valentine J S. Iron: life’s primeval transition metal. Proc Natl Acad Sci USA, 2024, 121: e2318692121

6 Lei G J, Zhu X F, Wang Z W, et al. Abscisic acid alleviates iron deficiency by promoting root iron reutilization and transport from root to shoot in *Arabidopsis*. Plant Cell Environ, 2013, 37: 852–863

7 Krohling C A, Eutrópio F J, Bertolazi A A, et al. Ecophysiology of iron homeostasis in plants. Soil Sci Plant Nutr, 2016, 62: 39–47

8 Wu X, Wang Y, Ni Q, et al. GmYSL7 controls iron uptake, allocation, and cellular response of nodules in soybean. J Integr Plant Biol, 2023, 65: 167–187

9 Burton J W, Harlow C, Theil E C. Evidence for reutilization of nodule iron in soybean seed development. J Plant Nutr, 1998, 21: 913–927

10 O’Hara G W. Nutritional constraints on root nodule bacteria affecting symbiotic nitrogen fixation: a review. Aust J Exp Agric, 2001, 41: 417

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

11 Suzaki T, Ito M, Yoro E, et al. Endoreduplication-mediated initiation of symbiotic organ development in *Lotus japonicus*. Development, 2014, 141: 2441–2445

12 Tsyganova A V, Brewin N J, Tsyganov V E. Structure and development of the legume-rhizobial symbiotic interface in infection threads. Cells, 2021, 10: 1050–1082

13 Yang J, Lan L, Jin Y, et al. Mechanisms underlying legume-rhizobium symbioses. J Integr Plant Biol, 2022, 64: 244–267

14 Hirsch A M. Developmental biology of legume nodulation. New Phytol, 1992, 122: 211–237

15 Poole P, Ramachandran V, Terpolilli J. Rhizobia: from saprophytes to endosymbionts. Nat Rev Microbiol, 2018, 16: 291–303

16 Dakora F. A functional relationship between leghaemoglobin and nitrogenase based on novel measurements of the two proteins in legume root nodules. Ann Bot, 1995, 75: 49–54

17 Appleby C A. Leghemoglobin and *Rhizobium* respiration. Annu Rev Plant Physiol, 2003, 35: 443–478

18 Ott T, van Dongen J T, Gu¨nther C, et al. Symbiotic leghemoglobins are crucial for nitrogen fixation in legume root nodules but not for general plant growth and development. Curr Biol, 2005, 15: 531–535

19 Truchet G, Roche P, Lerouge P, et al. Sulphated lipo-oligosaccharide signals of *Rhizobium meliloti* elicit root nodule organogenesis in alfalfa. Nature, 1991, 351: 670–673

20 Bisseling T, Geurts R. Specificity in legume nodule symbiosis. Science, 2020, 369: 620–621

21 Hirsch S, Kim J, Muñoz A, et al. GRAS proteins form a DNA binding complex to induce gene expression during nodulation signaling in *Medicago truncatula*. Plant Cell, 2009, 21: 545–557

22 Xiao A, Yu H, Fan Y, et al. Transcriptional regulation of *NIN* expression by IPN2 is required for root nodule symbiosis in *Lotus japonicus*. New Phytol, 2020, 227: 513–528

23 Magori S, Kawaguchi M. Long-distance control of nodulation: molecules and models. Molecules Cells, 2009, 27: 129–134

24 Ferguson B J, Indrasumunar A, Hayashi S, et al. Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation. J Integr Plant Biol, 2010, 52: 61–76

25 Ferguson B J, Mens C, Hastwell A H, et al. Legume nodulation: the host controls the party. Plant Cell Environ, 2018, 42: 41–51

26 Gresshoff P M, Su C, Su H, et al. Functional genomics dissection of the nodulation autoregulation pathway (AON) in soybean (*Glycine max*). J Integr Plant Biol, 2025, 67: 762–772

27 Wang L, Sun Z, Su C, et al. A GmNINa-miR172c-NNC1 regulatory network coordinates the nodulation and autoregulation of nodulation pathways in soybean. Mol Plant, 2019, 12: 1211–1226

28 Wang Q, Huang Y, Ren Z, et al. Transfer cells mediate nitrate uptake to control root nodule symbiosis. Nat Plants, 2020, 6: 800–808

29 Chen J, Wang Z, Wang L, et al. The B-type response regulator GmRR11d mediates systemic inhibition of symbiotic nodulation. Nat Commun, 2022, 13: 7661

30 Reid D E, Ferguson B J, Gresshoff P M. Inoculation- and nitrate-induced CLE peptides of soybean control nark-dependent nodule formation. Mol Plant Microbe Interact, 2011, 24: 606–618

31 Wang Q, Liu Z, Chen K, et al. Effects of phosphorus application and rhizobial inoculation on nitrogen and phosphorus uptake in soybean aize intercropping systems in different soil types (in Chinese). Chin J Eco Agric, 2022, 30: 1913−1924 [王倩倩, 刘志强, 陈康 等. 不同土壤施磷和接种根瘤菌对大豆玉米间作系统氮磷吸收的影响. 中国生态农业学报, 2022, 30: 1913−1924]

32 Pullin J, Rodríguez-Celma J, Franceschetti M, et al. Iron-sensing and redox properties of the hemerythrin-like domains of *Arabidopsis* BRUTUS and BRUTUS-LIKE2 proteins. Nat Commun, 2025, 16: 3865

33 Smith P M C, González-Guerrero M. BRUTUS links iron with legume-rhizobia symbiosis. Nat Plants, 2025, 11: 389–391

34 Ragland M, Theil E C. Ferritin (mRNA, protein) and iron concentrations during soybean nodule development. Plant Mol Biol, 1993, 21: 555–560

35 Burén S, Jiménez-Vicente E, Echavarri-Erasun C, et al. Biosynthesis of nitrogenase cofactors. Chem Rev, 2020, 120: 4921–4968

36 Dixon R, Kahn D. Genetic regulation of biological nitrogen fixation. Nat Rev Microbiol, 2004, 2: 621–631

37 Vavilin D V, Vermaas W F J. Regulation of the tetrapyrrole biosynthetic pathway leading to heme and chlorophyll in plants and cyanobacteria. Physiol Plant, 2002, 115: 9–24

38 Preisig O, Zufferey R, Hennecke H. The *Bradyrhizobium japonicum* fixGHIS genes are required for the formation of the high-affinity cbb 3-type cytochrome oxidase. Arch Microbiol, 1996, 165: 297–305

39 Brear E M, Day D A, Smith P M C. Iron: an essential micronutrient for the legume-rhizobium symbiosis. Front Plant Sci, 2013, 4: 359–374

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

40 Ito M, Tajima Y, Ogawa-Ohnishi M, et al. IMA peptides regulate root nodulation and nitrogen homeostasis by providing iron according to internal nitrogen status. Nat Commun, 2024, 15: 733

41 Waters B M, Blevins D G, Eide D J. Characterization of FRO1, a pea ferric-chelate reductase involved in root iron acquisition. Plant Physiol, 2002, 129: 85–94

42 Andaluz S, Rodríguez-Celma J, Abadía A, et al. Time course induction of several key enzymes in *Medicago truncatula* roots in response to Fe deficiency. Plant Physiol Biochem, 2009, 47: 1082–1088

43 Slatni T, Dell'Orto M, Ben Salah I, et al. Immunolocalization of H^+-ATPase and IRT1 enzymes in N_2-fixing common bean nodules subjected to iron deficiency. J Plant Physiol, 2012, 169: 242–248

44 Kaiser B N, Moreau S, Castelli J, et al. The soybean NRAMP homologue, GmDMT1, is a symbiotic divalent metal transporter capable of ferrous iron transport. Plant J, 2003, 35: 295–304

45 Zhou M, Li Y, Yao X L, et al. Inorganic nitrogen inhibits symbiotic nitrogen fixation through blocking NRAMP2-mediated iron delivery in soybean nodules. Nat Commun, 2024, 15: 8946–8962

46 Liu S, Liao L L, Nie M M, et al. A VIT-like transporter facilitates iron transport into nodule symbiosomes for nitrogen fixation in soybean. New Phytol, 2020, 226: 1413–1428

47 Cartron M L, Maddocks S, Gillingham P, et al. Feo—transport of ferrous iron into bacteria. BioMetals, 2006, 19: 143–157

48 Sankari S, O''Brian M R. The *Bradyrhizobium japonicum* ferrous iron transporter FeoAB is required for ferric iron utilization in free living aerobic cells and for symbiosis. J Biol Chem, 2016, 291: 15653–15662

49 Amarelle V, O'Brian M R, Fabiano E. ShmR is essential for utilization of heme as a nutritional iron source in *Sinorhizobium meliloti*. Appl Environ Microbiol, 2008, 74: 6473–6475

50 Expert D, O'Brian M R. Molecular Aspects of Iron Metabolism in Pathogenic and Symbiotic Plant-Microbe Associations. Dordrecht: Springer Dordrecht, 2012

51 Crespo-Rivas J C, Navarro-Gómez P, Alias-Villegas C, et al. *Sinorhizobium fredii* HH103 RirA is required for oxidative stress resistance and efficient symbiosis with soybean. Int J Mol Sci, 2019, 20: 787–803

52 Rodríguez-Haas B, Finney L, Vogt S, et al. Iron distribution through the developmental stages of *Medicago truncatula* nodules. Metallomics, 2013, 5: 1247

53 Moreau S, Thomson R M, Kaiser B N, et al. GmZIP1 encodes a symbiosis-specific zinc transporter in soybean. J Biol Chem, 2002, 277: 4738–4746

54 Wang N, Wang T, Chen Y, et al. Microbiome convergence enables siderophore-secreting-rhizobacteria to improve iron nutrition and yield of peanut intercropped with maize. Nat Commun, 2024, 15: 839

55 Wang X, Tang C, Severi J, et al. Rhizosphere priming effect on soil organic carbon decomposition under plant species differing in soil acidification and root exudation. New Phytol, 2016, 211: 864–873

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260

Iron-driven molecular network in soybean symbiotic nitrogen fixation

WU XinYing*, WANG ZhiJuan & LI Xia*

College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan 430070, China

** Corresponding authors, E-mail: wuxinying@mail.hzau.edu.cn; xli@mail.hzau.edu.cn*

The soybean-rhizobia symbiotic nitrogen fixation system constitutes one of the most efficient biological nitrogen fixation mechanisms in nature and plays a critical role in advancing sustainable agricultural systems. Iron (Fe), an essential micronutrient, is indispensable to this symbiosis, where it contributes to the maintenance of nitrogenase activity, enables electron transfer via respiratory chains, and participates in the regulation of the microaerobic nodule environment. This review presents a systematic and comprehensive overview of recent advances in the molecular mechanisms and multilayered regulatory networks associated with iron-mediated nitrogen fixation in soybeans. Specifically, we examine the dynamic processes of iron transport, distribution, and homeostasis across different stages of nodule development, assess the adverse impacts of iron deficiency on symbiotic nitrogen fixation efficiency, and explore current understanding of the crosstalk between nitrogen and iron signaling pathways. Although iron is among the most abundant elements in the Earth's crust, its limited bioavailability in diverse soil conditions, coupled with inefficient intranodular iron remobilization, remains a significant constraint on optimizing nitrogen fixation performance. Future research should focus on elucidating the molecular mechanisms underlying iron signal perception in nodules, characterizing the integration of iron homeostasis with broader signaling networks, and implementing gene editing-enabled molecular breeding strategies to improve iron utilization efficiency. These endeavors are expected to facilitate the engineering of high-efficiency symbiotic nitrogen fixation systems and accelerate the development of high-yielding, nitrogen-fixing soybean varieties, thereby contributing to sustainable agricultural productivity.

soybean, symbiotic nitrogen fixation, iron, iron transport, iron homeostasis regulation

doi: 10.1360/SSV-2025-0260

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0260