

崔冬明,单晨,史利桦,等.生物源新型铁螯合剂研究进展及其应用[J].华中农业大学学报,2023,42(6):59-72.  
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.06.009

## 生物源新型铁螯合剂研究进展及其应用

崔冬明<sup>1</sup>,单晨<sup>1</sup>,史利桦<sup>1</sup>,王坤光<sup>1</sup>,豆哲超<sup>1</sup>,  
迟志广<sup>1</sup>,王国炜<sup>2</sup>,匡家灵<sup>3</sup>,左元梅<sup>1</sup>

1. 养分利用和管理国家重点实验室/中国农业大学资源环境学院/国家农业绿色发展研究院,北京100193;  
2. 西南大学资源环境学院,重庆400715; 3. 云南云天化股份有限公司研发中心,昆明650228

**摘要** 铁是所有生物正常发育所必需的微量元素之一,尤其是通过生物强化培育富含铁营养的农产品是解决人类铁营养“隐性饥饿”的重要技术途径,而螯合态铁肥由于见效快被广泛应用。因此,创制和研发新型微量元素螯合剂始终是国内外研究的竞争热点。麦根酸类植物铁载体和微生物铁载体等,能够高效螯合难溶铁并被植物高效吸收利用,是潜在的新型生物源螯合剂。该类新型铁肥在改善植物铁营养的同时不需要外源铁的投入,而是发挥菌株自身活性物质较强的螯合特性高效活化土壤中丰富的铁资源,为植物提供足够的生物有效铁。为进一步挖掘和研发新型生物源的绿色、高效且稳定的螯合剂,并为绿色智能肥料研发、实现绿色农业的可持续发展提供新途径和技术突破,本文基于近年来植物和微生物对铁营养吸收利用的分子生理机制的不断深入研究,从植物缺铁现状及诱因、改善铁营养的途径,到机理Ⅱ植物根系分泌物吸收利用铁分子生态优势以及微生物铁载体改善植物铁营养的潜力,对生物源新型铁螯合剂研究进展及其应用进行了系统综述。期望通过进一步的研究和开发,能够更深入地了解这些新型生物源螯合剂的作用机制以提高植物的铁营养吸收效率,为实现绿色农业的可持续发展提供新的解决方案。

**关键词** 铁营养;生物强化;生物源螯合剂;植物铁载体;微生物铁载体;“隐性饥饿”

**中图分类号** Q945.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)06-0059-14

铁(Fe)是所有生物生长发育所必需的微量元素,参与调节多种细胞过程。作为酶的重要辅因子,铁在调节光合作用、线粒体呼吸、DNA的合成与修复以及蛋白质结构稳定等方面发挥着重要作用<sup>[1]</sup>。虽然铁是地壳中第四大元素,在土壤中含丰富,但多以难被植物利用的氧化物或氢氧化物的形式存在,严重限制了植物对铁的高效吸收和利用,因而成为植物生长的第三大限制性营养元素<sup>[2]</sup>。植物作为人类和动物获取铁的重要来源,植物可食用部位缺铁会严重影响人类和动物的健康,进而引起人类微量元素缺乏症。据统计,全世界约有60%人口存在缺铁或潜在缺铁的问题,其中约25%的人口存在严重的缺铁性贫血问题<sup>[3]</sup>。发达国家通过增加饮食多样性、强化食品和膳食补充剂有效改善人体铁营养健康,而发展中国家主要以铁含量较低且人体利用效

率较低的谷类为主,人群铁摄入量往往不足而引发“隐性饥饿”<sup>[3]</sup>。生物强化旨在通过作物和土壤管理措施增加作物可食用部分微量元素含量,为提高作物铁含量,改善人体铁营养健康提供了可持续和经济有效的策略与技术途径<sup>[4]</sup>。生物强化途径包括遗传育种、基因工程、间作和施用微量元素肥料等,其中施用铁肥是农业改善植物铁营养最常用的快速有效方法之一。目前常用的铁肥主要包括无机铁肥、螯合铁肥和有机复合铁肥。无机铁肥成本低,但稳定性差,容易转化成难溶形态;有机复合铁肥成本低,铁含量低,效果不稳定;而螯合铁肥相对高效,可针对不同应用场景灵活选择相应的螯合剂,但常用的螯合剂如EDTA、EDDHA、DTPA等成本较高,且降解产物可能对环境造成污染<sup>[5]</sup>。因此,进一步挖掘和研制新型高效环境生物友好的微量元素螯合剂成

收稿日期:2023-11-10

基金项目:“十四五”国家重点研发计划项目(2023YFD1700203,2022YFD1901500/2022YFD1901501);国家自然科学基金项目(32372810);云天化科技人才与平台计划项目(202305AF150055)

崔冬明,E-mail:m15779090586@163.com

通信作者:左元梅,E-mail:zuoym@cau.edu.cn

为国内外研究的热点。近年来,植物根系分泌的麦根酸类(mugineic acids, MAs)和微生物分泌的铁载体(microbial siderophore, MS)等物质高效螯合活化土壤中难溶铁以促进植物吸收利用的相关研究取得了突破进展,为进一步研发绿色高效且可生物降解的新型生物源螯合剂提供了重要的理论和技术依据。本文基于近年来植物和微生物对铁营养吸收利用的分子生理机制的不断深入研究,对生物源新型铁螯合剂研究进展及其应用进行了系统综述,旨在进一步挖掘和研发新型生物源的绿色、高效且稳定的螯合剂,并为绿色智能肥料研发、实现绿色农业的可持续发展提供新途径和技术突破。

## 1 植物缺铁诱因及现状分析

全世界有超过8.2亿人患有慢性营养不良,20亿人缺乏微量元素(隐性饥饿)<sup>[6]</sup>,其中缺铁是全世界最常见的缺素症。缺铁严重影响人体健康,造成小红细胞性贫血以及免疫和内分泌功能受损<sup>[7]</sup>。缺铁性贫血是世界范围内普遍存在的营养健康问题,全世界约1/4的人患有缺铁性贫血<sup>[8]</sup>。根据国家卫健委公布的《中国居民营养与慢性病状况报告(2020年)》,我国6~17岁儿童与青少年贫血率为6.1%,18岁及以上年龄居民贫血率为8.7%,其中孕妇贫血率高达13.6%。植物中含有丰富的铁,是人体获取铁的重要来源,植物内铁含量与人体铁营养健康密切相关。因此,当前该领域的研究热点是如何提高农产品铁含量以改善人类铁营养状况,更是促进我国农作物化肥减施、绿色提质增效,实现农业绿色发展的重要技术难题。

铁是植物生长发育所必需的微量元素,参与维护和调节细胞多个生理功能和代谢途径,如在呼吸和光合作用中介导的电子传递系统发挥作用;铁还参与多种酶活性的调控过程,如过氧化物酶、细胞色素酶等功能的发挥<sup>[9]</sup>。尽管铁在土壤中含丰富,但满足植物吸收利用的有效铁浓度较低。铁在土壤中的溶解度和有效性受到多种因素的影响,包括土壤pH值、氧化还原电位、微生物调控、土壤有机质和通气量状况等<sup>[1]</sup>。一般而言,在pH 3到8之间,pH每升高1个单位,铁的活性下降约99.9%<sup>[10]</sup>。在pH较高的碱性土壤中,铁的生物可利用度较低,游离铁的总浓度一般不高于 $10^{-15}$  mol/L,而植物正常发育所需铁的浓度为 $10^{-9}$ ~ $10^{-4}$  mol/L,导致植物缺铁现象普遍存在,从而影响产量和品质<sup>[2]</sup>。全世界范围内,碱

性土壤面积约占农田面积的30%,占耕地面积的40%<sup>[11]</sup>。根据第二次全国土壤普查的结果,我国缺铁土壤主要分布于华北、西北等地的石灰性土壤,缺铁面积广,危害严重。其中陕西缺铁土壤面积比例超过60%,严重缺铁面积近30%<sup>[12]</sup>。因此,创建和研发高效改善植物铁营养以提高作物产量和品质的技术和产品,始终是国内外相关领域所关注的关键科学问题。

## 2 改善植物铁营养的主要技术途径及其产品

随着绿色革命的到来,培育的高产谷类作物虽然有效缓解了由人口增长引起的粮食危机,但微量元素摄取不足引发的“隐性饥饿”成为又一重大挑战<sup>[13]</sup>。一项为期120 a的研究记录显示,硬质白小麦品种的产量增加了175%,但铁和锌含量反而下降了11%~25%,这可能是由于谷粒尺寸的增加和现代品种中麸皮与胚乳比例的变化引起的“稀释效应”<sup>[14]</sup>。生物强化途径通过合理施肥、遗传育种、养分管理、间作种植、基因工程和生物技术等提高植物可食用部分微量元素含量<sup>[4]</sup>,以改善人类微量元素营养状况,生物强化在全球范围内已被证明是一项可持续战略。虽然各种技术途径和产品有效缓解了人们的铁和锌缺乏症,高效的微量元素铁肥和合理施用仍是最直接和快速有效的措施。

研究表明,通过土壤施用、叶面喷施、种子包衣等农艺措施,可提高作物籽粒中铁的含量<sup>[15]</sup>。一项基于施用铁/锌肥对水稻籽粒铁/锌浓度贡献的全球Meta分析表明,叶面喷施铁肥量为 $0.33$  kg/hm<sup>2</sup>,籽粒铁质量浓度增加了 $(9.62 \pm 4.18)$  mg/kg,但土壤施用铁肥或土壤与叶面联合施铁肥对籽粒铁质量浓度无显著影响<sup>[16]</sup>。土施铁肥没有显著提高水稻籽粒铁含量,一个潜在原因是常用的铁肥以硫酸亚铁为主,其稳定性较差,在高pH条件下易被固定或氧化成难以被植物利用的形式,导致作物补铁效果不理想<sup>[17]</sup>。除了硫酸亚铁外,其他类型的铁肥及施用方式在作物铁营养改善和产量提高<sup>[18-24]</sup>方面也发挥着重要作用(表1)。

目前,铁肥产品主要包括硫酸亚铁为主的无机铁肥、螯合铁肥、有机复合铁肥和纳米铁肥<sup>[25]</sup>,其中螯合铁肥应用较广,主要优点是其化学性质相对稳定,种类丰富,可适用于不同pH的土壤,同时易被植物吸收利用,能避免或者减少养分流失,提高肥料利

表1 不同铁肥处理对植物铁营养和产量的影响

Table 1 Effects of different iron fertilizer treatments on plant iron nutrition and yield

铁肥名称 Name of iron fertilizer	施用量 Application amount	作物 Crop	施用方式 Application pattern	对铁营养的影响 Effects on iron nutrition	对产量的影响 Effects on production	文献 References
硫酸亚铁 Ferrous sulfate	1 g/L	甘薯	叶面喷施	温室种植的3个品种甘薯块茎铁浓度平均提高了43.7%	略微提高了产量	[18]
硫酸亚铁 Ferrous sulfate	20 mg/kg	小麦	土壤施用	高盐胁迫促进籽粒积累铁	-	[19]
EDTA-Fe	4.09 mmol/L	马铃薯	叶面喷施	块茎铁含量提高54.98%	2年块茎产量平均提高52.61%	[17]
EDTA-Fe	6 mg/L	马铃薯	叶面喷施	-	块茎产量增加34.68%	[20]
EDDHA-Fe	30 g/株	梨树	土壤施用	叶片总叶绿素含量和活性铁含量分别增加542.0%和251.4%	单果质量和可溶性固形物含量增加22.1%和15.3%	[21]
纳米氧化铁 Nano-iron oxide	1.5 g/L	小麦	叶面喷施	显著提高了叶绿素含量	50 mmol/L盐胁迫下增产2.17%	[22]
纳米氧化铁 Nano-iron oxide	200 mg/L	大豆	叶面喷施	干旱和水份充足下总叶绿素含量提高29.91%和15.69%	干旱和水份充足下产量分别提高40.12%和32.6%	[23]
木质素磺酸铁 Iron lignosulfonate	37.87 mg/kg	花生	土壤施用	第一茬鲁花11地上部铁含量显著升高68.0%	-	[24]
-	0.33 kg/hm <sup>2</sup>	水稻	土壤施用	籽粒铁含量增加(5.32±4.34) mg/kg	-	[16]
-	0.33 kg/hm <sup>2</sup>	水稻	叶面喷施	籽粒铁含量增加(9.62±4.18) mg/kg	-	[16]
-	0.33 kg/hm <sup>2</sup>	水稻	土施+喷施	籽粒铁含量增加(5.37±4.32) mg/kg	-	[16]

注：“-”代表文献中未提及。下同。Note：“-” represents not mentioned in the literature. The same as below.

用率(表2)。螯合铁肥一般由对铁高度亲和的氨基多羧酸类(aminopolycarboxylic acids, APCAs)与无机铁盐中Fe<sup>3+</sup>螯合而成,常见的人工合成螯合剂包括:乙二胺四乙酸(EDTA)、乙二胺二邻羟苯基乙酸(EDDHA)、N-N'-二(2-羟苄基)乙二胺-N,N'-二乙酸(HBED)、二乙酸三胺五乙酸(DTPA)、羟乙基乙二胺三乙酸(HEDTA)等。这些螯合剂在不同土壤条件下螯合铁的能力和稳定性都不同,其中EDDHA-Fe是中性和碱性土壤中最有效的铁肥<sup>[25]</sup>。然而,APCAs在自然环境中降解产物可对水生生物和哺乳动物产生毒性,还会造成水体富营养化<sup>[5]</sup>,不符合我国农业绿色发展的要求。此外,APCAs合成成本较高,只有在经济价值较高的作物上才会施用。针对这些缺点,许多学者也做出了一些尝试。例如可降解的螯合剂如亚氨基二琥珀酸(IDHA),能在pH为7.5的营养液中为作物持续提供铁,但稳定性不如EDTA-Fe<sup>[26]</sup>。Piccinelli等<sup>[27]</sup>发现螯合剂H<sub>2</sub>bpcd与铁的螯合物Fe(bpcd)<sup>+</sup>带正电荷容易吸附在带负电荷土壤中,可缓慢释放铁肥,且H<sub>2</sub>bpcd对黄瓜和玉米幼苗没有毒性,表明Fe(bpcd)<sup>+</sup>也是潜在的绿色高效螯合铁肥。N,N-乙二胺二琥珀酸

(EDDS)、亚氨基二琥珀酸四钠(IDS)和N,N-二乙酸(GLDA)在环境中均具有较好的生物可降解性,但对重金属如Pb和Cd也具有很强的螯合去除能力<sup>[28]</sup>,容易造成潜在的重金属污染风险。

有机复合铁肥一般是由天然有机物与铁复合形成的铁肥,包括木质素磺酸铁、葡萄糖酸铁、腐殖酸铁等<sup>[25]</sup>。于会丽等<sup>[29]</sup>利用氨基酸类和糖醇类小分子有机物与硫酸亚铁螯合,形成的小分子有机螯合铁能够改善草莓果实品质,促进铁的吸收。但总体而言,有机复合铁肥在环境中易降解,铁含量低,性质不稳定,限制了其发展应用。

纳米颗粒的粒径小于100 nm,具有小尺寸效应、表面效应,增强了肥料的吸附性能,在土壤中可减少肥料的流失和淋失<sup>[3]</sup>,因此纳米铁肥也是重要研究方向。研究表明,纳米铁肥能够促进作物生长、提高生物量和叶片光合速率、提高抗逆胁迫能力等<sup>[30]</sup>。但由于纳米颗粒可能会通过食物链和食物网从植物转移到人体和动物,对生物和环境具有潜在毒性风险。因此,纳米肥料在推广前需要经过充分的风险评估。

综上所述,传统无机铁肥虽然成本低,但性质不稳定,在中性及石灰性土壤生物可利用度低;有机复

合铁肥铁含量低,易降解,效果不稳定,不利于市场推广应用;新型纳米铁肥高效,但具有潜在环境和生物毒性风险,缺乏相应的毒理及环境风险研究,还未

规模化市场应用(表2)。因此,开发绿色、高效、廉价的新型螯合剂仍然是解决植物微量元素缺乏问题的关键。

表2 不同铁肥的种类及其功能特性

Table 2 Types and characteristics of different iron fertilizers

铁肥种类 Type of iron fertilizer	功能特点 Functional characteristics
硫酸亚铁 Ferrous sulfate	在石灰性土壤中不稳定,常作为叶面肥,成本低
EDTA-Fe	在石灰性土壤中不稳定,常作为叶面肥,降解产物污染环境
EDDHA-Fe	在石灰性土壤中高度稳定,肥效快,成本高
HBED-Fe	在石灰性土壤中高度稳定,和EDDHA-Fe一样肥效高,比EDDHA-Fe长效
IDHA-Fe	IDHA-Fe和EDTA-Fe结构类似,容易降解,稳定性低,更适于叶面肥
[S,S]-EDDS-Fe	环保,生物可降解,稳定性低,土壤中Zn和Cu的生物利用效率低
铁胶体粒子/铁氧化物纳米粒子 Iron colloidal particles / iron oxide nanoparticles	肥料利用率高,长效,拥有良好的应用前景,但对生物和环境有潜在毒性风险,还需要更多的毒理学证据和相关风险评估
木质素磺酸铁 Iron lignosulfonate	天然螯合物,成本低,在石灰性土壤上不稳定,铁含量低

### 3 根系分泌物作为生物源新型螯合剂改善植物铁营养的优势与挑战

植物生长过程中根系向生长介质分泌或释放到根际周围的初生和次生代谢物质统称为根系分泌物<sup>[31]</sup>。根系分泌物包括低分子质量有机物质(如糖、氨基酸和有机酸)、高分子质量的黏胶物质(如蛋白质、酶和多糖)、根细胞脱落物及其分解产物、气体和质子等<sup>[31]</sup>。根系分泌物是植物与土壤相互交流的主要介质,对于土壤养分活化、植物养分吸收与生长和微生物招募等均有重要作用<sup>[32]</sup>。对于铁营养而言,植物根系分泌物通过酸化、还原、螯合等多种途径活化土壤难溶性铁,在改善植物铁营养和促进生长方面发挥重要作用。

#### 3.1 机理Ⅱ植物较机理植物Ⅰ吸收利用铁的分子生态优势

通常来说,根据植物获取铁的策略可分为机理Ⅰ植物和机理Ⅱ植物。在缺铁条件下,机理Ⅰ植物如拟南芥<sup>[33]</sup>和花生<sup>[34]</sup>等双子叶和非禾本科单子叶植物,通过AHA2( $H^+$ -ATPases)质子泵向根际释放 $H^+$ 酸化根际,或通过PDR9(pleiotropic drug resistance 9)分泌酚类物质提高铁的溶解性。游离的 $Fe^{3+}$ 经质膜蛋白FRO2(ferric reduction oxidase 2)还原为 $Fe^{2+}$ , $Fe^{2+}$ 通过质膜上IRT1(iron-regulated transporter 1)转运蛋白进入胞内(图1)。但是这一过程容易受土壤高pH抑制,影响植物对铁的吸收。因此,机理Ⅰ植物在高pH土壤容易表现缺铁黄化症状。最新研究表明,机理Ⅰ植物根系分泌的香豆素类在铁营养方面发挥着重要作用。在缺铁条件下,

参与香豆素类生物合成的基因受到强烈诱导<sup>[33]</sup>。将香豆素类合成基因*F6'H1*敲除,拟南芥在碱性土壤上的生长受到显著抑制<sup>[35]</sup>。秦皮素(fraxetin)、sideretin和七叶亭(esuletin)有助于拟南芥从钙质土壤中获取铁,而秦皮素可能是活化铁的主要香豆素<sup>[36]</sup>。秦皮素具有2个相邻的羟基,类似于细菌儿茶酚型铁载体,能够通过螯合和还原途径有效溶解铁氧化物<sup>[36-37]</sup>。另外,分泌香豆素能够在一定程度上绕过 $Fe^{3+}$ 还原吸收系统,使植物能够直接吸收铁 $Fe^{3+}$ 与香豆素的螯合物<sup>[38-39]</sup>,但仍需进一步确定螯合物的转运蛋白<sup>[40]</sup>。虽然香豆素类有助于机理Ⅰ植物铁营养吸收,但机理Ⅰ植物主要依赖 $Fe^{3+}$ 还原为 $Fe^{2+}$ 的吸收系统,该系统容易受到高pH环境的抑制,导致植物缺铁黄化现象普遍。

而主要通过螯合吸收铁的机理Ⅱ禾本科植物受环境pH的影响较小,在中性及高pH环境中依然保持铁高效吸收效率(图1)。因此,机理Ⅱ植物对铁的螯合吸收具有明显的生态优势。在缺铁条件下,禾本科植物如水稻<sup>[41]</sup>和玉米<sup>[42]</sup>等,能够合成一类对 $Fe^{3+}$ 具有高亲和力的小分子氨基酸——植物铁载体(phytosiderophores, PS)。PS经TOM1(transporter of mugineic acid 1)转运蛋白分泌至根际土壤,与 $Fe^{3+}$ 形成 $Fe^{3+}$ -PS螯合物,然后通过YS1/YSL(yellow stripe like transporter)转运蛋白运输至胞内。麦根酸类是最常见的植物铁载体,麦根酸的合成过程如下:麦根酸合成的前体物质L-甲硫氨酸(L-methionine, L-Met)在S-腺苷甲硫氨酸合成酶(sadenosyl-methionine synthase, SAMS)催化下生成S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosyl methionine, SAM),后由尼克酰胺

合成酶(nicotianamine synthase, NAS)将SAM三聚化合成尼克酰胺(nicotianamine, NA),NA再经尼克酰胺氨基转移酶(nicotianamine aminotransferase, NAAT)与脱氧麦根酸合成酶(2'-deoxymugineic acid synthase, DMAS)催化生成2'-脱氧麦根酸(2'-deoxymugineic acid, DMA)<sup>[43]</sup>。DMA是其他麦根酸类物质的前体,进一步可转化为麦根酸(mugineic acid, MA)、阿凡酸(avenic acid, AVA)、3-表-羟基麦根酸

(3-epihydroxymugineic acid, epi-HMA)、3-表-羟基脱氧麦根酸(3-epihydroxy 2'-deoxymugineic acid, epi-HDMA)等麦根酸类植物铁载体<sup>[1]</sup>。机理I植物根系分泌的香豆素类生理和分子机制以及麦根酸铁螯合物转运基因的最新进展,为理解植物吸收铁的生理分子机制提供了新依据(图1),而机理II植物高效螯合铁的生物化学机制为研发新型整合剂提供了重要理论和技术支撑。

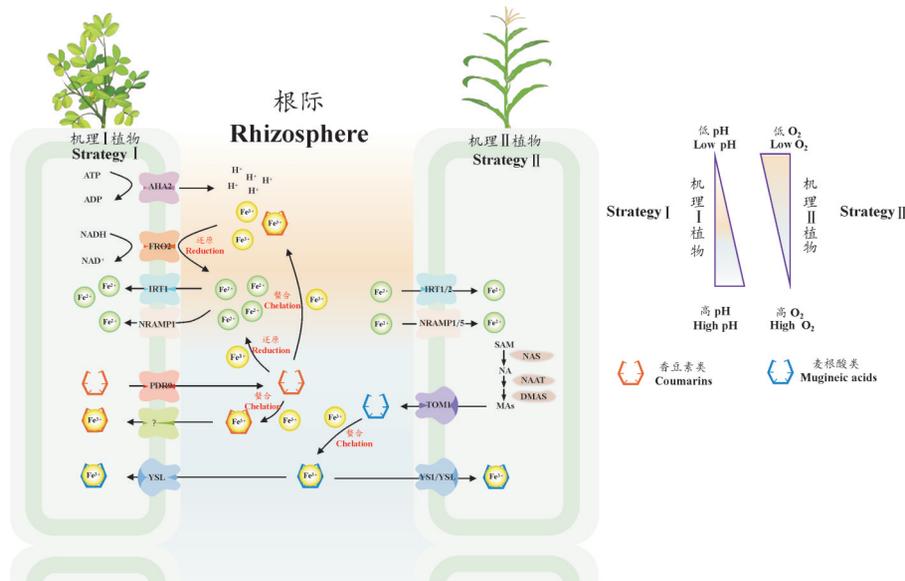


图1 植物吸收铁的生理分子机制

Fig. 1 Physiological and molecular mechanisms of iron uptake in plants

### 3.2 基于机理II植物根系分泌的植物铁载体研发新型微量元素整合剂及其应用

在中性及石灰性土壤上,基于铁螯合吸收途径代表着植物在进化过程中形成高效且广谱性的适应策略。在缺铁胁迫下,植物根系分泌物中的木瓜酸可与土壤中铁离子络合,提高铁的溶解性<sup>[44]</sup>。在缺磷胁迫下,酸性土壤中蚕豆根系通过分泌酒石酸螯合活化Fe-P、Al-P复合物增加对磷的吸收<sup>[44]</sup>。此外,不同种类植物其根系分泌物塑造了土壤化学生态多样性,促使了公共铁库的形成,使得易受缺铁胁迫的物种能够从中受益。Xiong等<sup>[34]</sup>通过同源克隆及数据库比对分析等方法,在花生基因组中获得了5个YSL同源基因,并且证明AhYSL1基因主要在花生根表皮细胞表达,AhYSL1能够专一性吸收转运麦根酸铁螯合物(DMA-Fe),表明机理II植物所螯合的PS-Fe可以被机理I植物吸收利用而改善铁营养<sup>[45]</sup>。此外,Suzuki等<sup>[46]</sup>在机理I植物橄榄(*Olea europaea* L.)中检测到内源性DMA,表明在非禾本科植物中存在麦根酸类植物铁载体的生物合成途

径。此外,缺铁的机理I番茄植株根分泌物中也发现了MA衍生物,基因组中存在*SITOM1*基因进一步表明番茄具有产生植物铁载体的可能性<sup>[47]</sup>。这些结果表明,除Fe<sup>3+</sup>还原吸收途径外,Fe<sup>3+</sup>螯合吸收途径对于机理I植物同样重要,这种非典型的铁获取机制代表的是一种补偿性、非诱导性的策略<sup>[40,48]</sup>,可能在特定条件下发挥关键作用,能够以更小的能量代价获取足够的铁。值得注意的是,Suzuki等<sup>[49]</sup>基于DMA的结构和功能特性化学合成其衍生物PDMA(proline-2-deoxymugineic acid),PDMA能够有效改善作物缺铁黄化,且比DMA稳定,可直接螯合土壤难溶铁,用量低持效期长。同时,蛋白结构解析的结果表明植物吸收转运PDMA的途径与DMA相同<sup>[50]</sup>,表明PDMA是一种高效的新型微量元素整合剂。更重要的是该整合剂能够显著改善机理I植物铁营养<sup>[51-52]</sup>。Ueno等<sup>[51]</sup>将PDMA-Fe施用于黄瓜根际,发现PDMA-Fe在改善黄瓜缺铁性黄化的效果上与EDDHA-Fe相似。Wang等<sup>[52]</sup>将PDMA施用于石灰性土壤中的花生根际,结果表明PDMA能够

有效溶解根际难溶铁,花生通过上调 *AhYSL1* 的表达进而改善铁营养;田间施用PDMA还显著提高了花生产量和籽粒微量元素含量,表明PDMA在实际农业生产中对于改善作物铁营养及提高产量方面具

有较大的潜力和优势(表3)。因此,基于根系分泌物理论创新研发新型螯合剂,既是国内外农业科技创新交叉前沿的挑战问题,也是促进我国绿色农业持续发展创新的重要技术途径。

表3 PDMA对于改善作物铁营养及提高产量方面的潜力与优势

Table 3 Potentials and advantages of PDMA for improvement of crop iron nutrition and yield

作物 Crop	栽培方式 Cultivation pattern	PDMA浓度/ ( $\mu\text{mol/L}$ ) Concentration of PDMA	对铁营养的影响 Effects on iron nutrition	对产量的影响 Effects on production	文献 References
水稻 Rice	盆栽试验 Pot experiment	30	新叶SPAD值持续提高,新叶活性铁含量显著增加	—	[49]
	田间试验 Field experiment	30	新叶SPAD值持续提高	—	
黄瓜 Cucumber	盆栽试验 Pot experiment	30	新叶SPAD值提高,新叶活性铁浓度增加2倍多	—	[51]
	水培试验 Hydroponic experiment	0.5	新叶SPAD值提高,新叶活性铁浓度增加, <i>CsFRO1</i> 与 <i>CsIRT1</i> 的表达量显著降低	—	
花生 Peanut	盆栽试验 Pot experiment	40	新叶SPAD值提高,新叶活性铁含量增长48.7%,铁还原酶活性和 <i>AhIRT1</i> 表达降低, <i>AhYSL1</i> 表达上调	—	[52]
	田间试验 Field experiment	40	新叶SPAD值提高,新叶活性铁含量增长50.3%	花生产量提高33.4%,籽粒产量提高38.2%	

#### 4 微生物铁载体作为生物源新型螯合剂改善植物铁营养的优势与挑战

植物根际是一个特殊的生态环境,富集了大量功能多样的微生物,这些微生物作为一个整体被统称为根际微生物组<sup>[53]</sup>。根际微生物是植物生长发育的重要组成部分,且基因数目远大于植物基因组,被称为植物的第二基因组<sup>[53]</sup>。与宿主相关的微生物群通常拥有比宿主多10~100倍的功能基因,因而极大提升了植物-微生物群整体的遗传和代谢潜力<sup>[54]</sup>。植物通过根系分泌物将光合固定的20%碳和15%氮分泌至根际滋养微生物<sup>[55]</sup>,而微生物可以通过增溶、矿化或分泌微生物铁载体活化植物不易获得的矿质养分,如无机磷酸盐和铁<sup>[56]</sup>。Jin等<sup>[57]</sup>发现在灭菌土壤中生长的机理I植物红三叶草与正常土壤相比出现明显缺铁症状,通过叶面喷施EDTA-Fe可得到有效缓解,说明微生物在红三叶草获取铁的过程中发挥着关键作用。Rroço等<sup>[58]</sup>发现当机理II植物高粱种植于灭菌土壤时,植株同样出现了明显的缺铁黄化症状。因此,无论是机理I植物还是机理II植物在铁吸收过程中都需要根际微生物的参与。根际微生物能够调控植物铁转运/吸收基因的表达,增强根际酸化、根系铁还原酶活性以及植物铁载体合

成能力,间接促进植物对铁的吸收;或者通过释放有机酸和质子酸化土壤,利用有机酸和微生物铁载体螯合铁,从而直接影响根际环境的物理化学特性,促进土壤中难溶铁的活化,提高植物对铁的生物可利用度<sup>[6]</sup>。近年来,大量的研究表明微生物分泌的铁载体在改善植物铁营养方面<sup>[59-76]</sup>发挥着重要作用(表4),这些研究为利用微生物铁载体作为生物源新型螯合剂改善植物铁营养提供了重要的理论和技术支撑。

##### 4.1 微生物铁载体的种类与合成途径多样性

微生物铁载体是微生物分泌的一类大小为400~1500 u的金属螯合剂,对 $\text{Fe}^{3+}$ 的亲合力极高( $K_f > 10^{30}$ ),但对 $\text{Fe}^{2+}$ 亲合力相对较弱<sup>[77]</sup>。根据铁载体的化学结构和铁螯合基团不同,可将铁载体分为四大类:羟肟酸类(hydroxamate)、儿茶酚类(catecholate)和羧酸盐类(carboxylate)和混合型(mixed)。羟肟酸类在自然界中较为常见,大多数含有C(=O)N-(OH)R基团,其中R是氨基酸或其衍生物,如desferrioxamine(DFO),是多种细菌可以产生并在科学研究中广泛使用的商业化铁载体<sup>[78]</sup>。每个羟肟酸基团的2个氧原子与 $\text{Fe}^{3+}$ 螯合形成六齿八面体络合物。儿茶酚类铁载体由儿茶酚和羟基基团组成,常见于肠道细菌。 $\text{Fe}^{3+}$ 能够与邻近的儿茶酚或羟基

表4 微生物铁载体对改善植物铁营养的效应及其机制分析

Table 4 Analysis of the effects and mechanisms of microbial siderophores on improving plant iron nutrition

微生物 Microorganism	铁载体名称 Name of siderophore	植物 Plant	对改善植物铁营养的效应与机制 Effects and mechanisms on improvement of plant iron nutrition	文献 References
<i>Pseudomonas fluorescens</i> C7R12, <i>Pseudomonas</i> sp. B4214, <i>Pseudomonas</i> sp. D426	Pyoverdine	豌豆	豌豆良好的铁源,促进了豌豆生长	[59]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> C7R12	Pyoverdine	拟南芥	促进根际(包括质外体)铁的活化,影响激素信号的调节	[60]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> ATCC13525	Pyoverdine	番茄	<i>SIFRO2</i> 和 <i>SIRT1</i> 表达降低,叶绿素合成增强,叶片和根系铁含量增加	[61]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> C7R12	Pyoverdine	拟南芥、烟草、大麦、小麦、苇状羊茅和黑麦草	植物直接吸收利用 pyoverdine-Fe,所有植物的铁浓度均提高	[62]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> C7R12	Pyoverdine	拟南芥	pyoverdine-Fe 提高了拟南芥铁含量,拟南芥通过非还原途径从中获取铁	[63]
<i>Pseudomonas putida</i> WCS358	Pyoverdine 和 pseudobactin	大麦	大麦良好的铁源	[64]
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> ATCC15926	Pyoverdine 和 pseudobactin	豌豆和玉米	竞争性抑制了豌豆和玉米对三价铁的吸收,减少叶绿素合成	[65]
<i>Streptomyces</i> spp.	Ferrioxamine B	洋葱	ferrioxamine B-Fe 提高了洋葱铁含量,洋葱通过非还原途径从中获取铁	[66]
<i>Streptomyces</i> spp.	Ferrioxamine B	黄瓜	根系吸收了 ferrioxamine B-Fe 的复合物,黄瓜可能通过蒸腾流将复合物转运到地上部	[67]
<i>Streptomyces</i> spp.	Ferrioxamine B	棉花和玉米	棉花和玉米良好的铁源	[68]
<i>Ustilago sphaerogena</i> ATCC 12421	Ferrioxamine B 和 ferrichrome A	燕麦	缺铁胁迫促进燕麦吸收 ferrioxamine B-Fe	[69]
<i>Rhizopus arrhizus</i>	Rhizoferrin	番茄、黄瓜、大麦和玉米	促进了大麦和玉米的生长,提高了番茄、大麦和玉米叶绿素的叶绿素浓度	[70]
<i>Rhizopus arrhizus</i>	Rhizoferrin	番茄	rhizoferrin-Fe 矫正番茄缺铁黄化的效果与 EDDHA-Fe 相似	[71]
<i>Streptomyces</i>	Desferrioxamine B	小麦	小麦通过麦根酸吸收铁的途径受到抑制	[72]
<i>Azotobacter vinelandii</i>	Azotochelin	大豆	SPAD 值和新叶铁含量增加	[5]
<i>Paraburkholderia graminis</i>	Gramibactin	玉米	总叶绿素和铁含量显著增加	[73]
<i>Citrobacter diversus</i>	Aerobactin	大豆	大豆良好的铁源,促进了大豆生长	[74]
<i>Penicillium chrysogenum</i>	—	黄瓜和玉米	铁载体混合物显著提高了植物叶绿素浓度	[75]
<i>Agrobacterium tumefaciens</i> B6	Agrobactin	豌豆和蚕豆	促进了对铁的吸收与叶绿素合成	[76]

注:“—”代表文献中未描述铁载体详细名称。Note:“-” represents that the name of the siderophore was not described in the literature.

基团结合,通过2个氧原子与铁螯合形成六齿八面体络合物<sup>[79]</sup>。羧酸盐类铁载体主要由少数细菌如金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、根瘤菌(*Rhizobium*)和真菌如毛霉菌目(Mucorales)产生,通过羧基和羟基与铁结合的方式络合铁<sup>[79]</sup>。而包含2种及以上铁螯合基团的铁载体,则被归类为混合型铁载体(表5)。

微生物铁载体通常由非核糖体肽合成酶(non-ribosomal peptide synthetases, NRPS)或聚酮合成酶(poly-ketide synthase, PKS)结构域与NRPS系统协同合成。部分铁载体也由于不依赖于NRPS和聚

酮合成酶的途径产生<sup>[80-82]</sup>。由氨基酸、羧酸和果酸组成的肽前体分子,被NRPSs或其他酶修饰最终形成铁载体<sup>[80]</sup>。不同超家族的外排泵介导了铁载体的胞外分泌,这个过程需要能量所驱动<sup>[83]</sup>。革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌对铁载体的吸收途径不同,主要是因为革兰氏阳性菌没有外膜,铁载体必须通过外膜转运<sup>[83-85]</sup>。在革兰氏阴性细菌中,主要通过外膜上的 $\beta$ 受体对铁载体的特异性识别。在与配体结合后,受体发生构象变化,将铁载体转移到周质空间。该过程由TonB复合物通过质子动力传递能量<sup>[84-85]</sup>。铁载体运输到细胞质基质后, $Fe^{3+}$ 被还原

表5 微生物铁载体与植物铁载体螯合铁的能力比较分析

Table 5 Comparative analysis of the ability of microbial siderophores and phytosiderophores to chelate iron

功能物质螯合剂 Functional chelator	稳定常数 Stability constants (lg $K_{Fe(III)}$ )	铁载体类型 Type of siderophore	来源 Origin
DMA	18.4	植物铁载体 Phytosiderophore	Maize
PDMA	17.1	植物铁载体衍生物 Derivative of phytosiderophore	-
Ferrioxamine B	31	羟肟酸型铁载体 Hydroxamate	<i>E. coli</i>
Ferrichrome	29	羟肟酸型铁载体 Hydroxamate	<i>Streptomyces</i>
Enterobactin	52	儿茶酚型铁载体 Catecholate	<i>Enterobacter</i>
Rhizobactin	19	羧酸盐型铁载体 Carboxylate	Rhizobium
Pyoverdine	24	混合型铁载体 Mixed	<i>Pseudomonas</i>
EDTA	30	氨基多羧酸 Aminopolycarboxylic acid	-
EDDHA	40	氨基多羧酸 Aminopolycarboxylic acid	-

注：“-”代表螯合剂来源于人工合成途径。Note：“-” represents that the chelator originates from the synthetic pathway.

成  $Fe^{2+}$ ，然后通常由 ATP-binding 转运体在内膜介导运输<sup>[84-85]</sup>。在某些特殊情况下， $Fe^{3+}$  在周质空间中被还原，只有  $Fe^{2+}$  被输入细胞质<sup>[86]</sup>。在革兰氏阳性菌中，不需要外膜受体，铁载体由横跨细胞膜的 ATP-binding 转运体直接运输至胞内<sup>[84]</sup>，但释放铁后铁载体下游通路还不清楚。在某些情况下，细菌可以通过特定的回收机制回收铁载体，而其他铁载体则经过水解释放铁<sup>[87]</sup>。

Fur (ferric uptake regulator) 作为一种铁载体合成的转录抑制因子和蛋白质的调节激活因子，精准调控着铁载体的合成、分泌和吸收过程，确保了细胞内的铁稳态<sup>[88]</sup>。当细胞内铁储备足够时，Fur 与细胞质中的  $Fe^{2+}$  结合，然后该复合物进一步与铁载体合成基因<sup>[88]</sup>或调节激活基因<sup>[89]</sup>的启动子区域结合，以阻止铁载体的合成。在限铁条件下，Fur 的抑制被解除，并诱导铁载体的合成。另一个调控铁载体的过程发生在铁载体进入细胞时，细胞质外 Sigma 因子或双组分系统作为识别位点，触发铁载体的合成<sup>[90]</sup>。因此，微生物铁载体种类和代谢途径的多样性决定其功能的多样性，微生物铁载体在医学、农业和环境科学等领域具有较大应用潜力。

#### 4.2 基于微生物铁载体理论创新研发新型生物源螯合剂的可行性

微生物铁载体能够高效螯合环境中的铁，一般利用带有负电荷的氧或氮原子作为电子供体，与外界三价铁形成强配合物<sup>[91]</sup>。在根际的铁载体作为“公共产品”，不仅能被微生物群落吸收利用，还能被植物根系所捕获。微生物铁载体与铁的螯合物能够被植物吸收利用，微生物铁载体在调控植物养分吸收方面已展现出良好的农业应用前景(表4)。Nithyapriya 等<sup>[92]</sup>将 *Bacillus subtilis* LSBS2 的铁载体分离

纯化后施用于芝麻根际，芝麻叶片及籽粒中的铁含量明显上升，显著促进植株发育。在缺铁条件下，Trapet 等<sup>[60]</sup>将 *Pseudomonas fluorescens* C7R12 的铁载体 pyoverdine (pvd) 施用于拟南芥根际，能够显著改善拟南芥铁营养，与植物生长及铁分配有关的基因表达明显上调，同时还诱导了植物系统抗性，激活了自身免疫功能。Sarwar 等<sup>[93]</sup>从花生根际筛选分离得到了多株高产铁载体的促生菌，将促生菌施用于土壤后促生菌保持了高效分泌铁载体的能力，促进了土壤中难溶铁的活化。土壤中铁离子常与磷酸根结合而被固定，根际微生物分泌的铁载体与铁螯合后，剩下的磷酸根离子可被植物直接吸收利用<sup>[94]</sup>。因此，微生物铁载体间接提高了植物对磷的吸收效率。有研究表明植物体内存在微生物铁载体吸收和运输系统，植物可通过该系统内化微生物铁载体螯合物<sup>[60,63,73]</sup>。与 EDTA-Fe 相比，荧光假单胞菌铁载体 pvd 与铁的螯合物 (pvd-Fe) 能更有效改善植物铁营养<sup>[62-63]</sup>。Yehuda 等<sup>[95]</sup>指出部分微生物铁载体螯合物通过配体交换形成 PS-Fe 进而被植物吸收，影响该过程的一个重要因素是螯合物与  $Fe^{3+}$  的稳定常数。但 pvd-Fe 的稳定常数 ( $10^{32}$ ) 明显高于 EDTA-Fe ( $10^{25}$ ) 或 PS-Fe ( $10^{18}$ )<sup>[62-63]</sup>，这表明植物通过 pvd-Fe 和 PS 之间的解离和配体交换获取铁的概率很小。Vansuyt 等<sup>[63]</sup>采用酶联免疫吸附并结合稳定同位素示踪技术证明了拟南芥能够吸收 pvd。敲除 *IRT1* 基因并未影响 pvd-Fe 改善植物铁营养，表明 pvd-Fe 中的铁并不是通过 *IRT1* 进入胞内。虽然 pvd-Fe 能够改善植物铁营养，且在植物体内能够检测到 pvd，但并没有直接的证据表明植物直接吸收 pvd-Fe，目前亟需更多的研究深入解析植物吸收转运微生物铁载体螯合物的机制。基于微生物铁载体对铁的高度亲和性，即使存在高浓度的其他金属离子微生物铁载

体也会选择性与 $Fe^{3+}$ 螯合<sup>[96]</sup>。因此,微生物铁载体作为生物螯合剂在防治植物缺铁黄化方面受到广泛关注。将微生物铁载体作为生物螯合剂用于改善植物铁营养,从而开发含有微生物铁载体的新型肥料是国内外研究的竞争热点<sup>[5,97]</sup>。

微生物铁载体不仅可作为生物螯合剂有效改善植物铁营养,同时也是一种潜在的生物防治剂。根际微生物群落丰富多样,与植物共生或互惠物种的铁载体通过与病原体的铁载体竞争土壤中的稀缺资源——铁,从而抑制病原体的生长以维护植物的健康发育<sup>[98]</sup>。*Pseudomonas aeruginosa* FP6分泌的铁载体对辣椒病原体*Rhizoctonia solani*和*Colletotrichum gloeosporioides*具有抗真菌活性<sup>[99]</sup>; *Emmia lac-*

*erate* SR5以过度生长的方式快速竞争营养和生存空间,分泌铁载体拮抗9种植物病原真菌<sup>[100]</sup>; *Pseudomonas syringae* BAF.1产生的铁载体在限铁条件下对尖孢镰刀菌的抑制率达95.24%<sup>[101]</sup>。另外,细菌分泌的铁载体通过生态位竞争,促进细菌定殖从而间接抑制病原菌<sup>[102]</sup>。铁营养的竞争优势增加了细菌在复杂环境中的适应能力,使细菌能够在复杂的环境中占据有利的生态位。

因此,鉴于微生物铁载体可以直接利用土壤中丰富的难溶性铁源并兼具生防功能,在生物环境友好和降低成本方面具有极大的优势和潜力(表6),有望成为人工合成螯合剂及农药的绿色替代品,应用前景广阔。

表6 微生物铁载体作为生物源螯合剂开发绿色智能肥料的特点和优势

Table 6 Characteristics and advantages of microbial siderophores as biochelators towards the development of green intelligent fertilizers

关键性能 Key performance	传统铁肥 Traditional fertilizers $FeSO_4$ / EDTA-Fe / EDDHA-Fe	植物铁载体类似物 Analog of phytosiderophore PDMA	微生物铁载体 Microbial siderophore
矫治植物缺铁及增产效果 Correction of iron deficiency in plants and its effect on yields	$FeSO_4$ 容易被固定,EDTA-Fe在石灰性土壤上不稳定,需要大量外源铁的投入,且改善铁营养及增产有限。EDDHA-Fe矫治植物缺铁及增产效果最佳	可利用土壤中充足的难溶铁,减少外源铁的添加,改善铁营养及增产效果优于传统铁肥	可利用土壤中充足的难溶铁,减少外源铁的添加,改善铁营养及增产效果等于或优于传统铁肥
成本 Costs	$FeSO_4$ 成本较低,EDTA-Fe次之,EDDHA-Fe较高,多用于经济作物	原料易得,可通过优化工艺降低成本,且减少外源铁的投入成本	生物工程技术可降低原料及合成成本,且减少外源铁的投入成本
稳定性 Stability	$FeSO_4$ 极不稳定,易被氧化和固定;EDTA-Fe在石灰性土壤上不稳定;EDDHA-Fe稳定性高	在土壤中可稳定存在一段时间	在土壤中可稳定存在一段时间满足植物需求
环境代价 Environmental impacts	EDTA-Fe降解产物容易造成环境污染	生物可降解,不会造成环境污染	生物可降解,不会造成环境污染
多功能性 Versatility	无	无	可诱导植物系统抗性,并可杀灭多种农业害虫及致病菌

## 5 展望

通过生物强化培育富含铁营养的食物是解决全球铁素“隐性饥饿”的重要技术途径,施用铁肥,特别是螯合态铁肥,则是当前应用最广泛的生物强化途径之一。但传统的铁螯合剂主要以EDTA、EDDHA、DTPA等人工合成螯合剂为主,成本高且不容易降解而存在污染环境的风险。因此,环境友好的铁螯合剂是铁肥发展的必然需求。植物分泌的麦根酸类和微生物的铁载体等新型铁肥在改善植物铁营养的同时可不需要外部铁的投入,借助菌株自身活性物质较强的螯合特性即可高效活化土壤中丰富的铁资源,为植物提供足够的生物有效铁,这为绿色智能肥料研发、实现绿色农业的可持续发展提供了新的途径和技术突破。这也将成为世界各国科学家针

对农作物微生物组中功能微生物知识产权、理论创新和应用创新的主要竞争热点,同时,也是解决我国农业生产中微量元素缺乏进而提质增效和实现绿色农业的重要技术保障。

## 参考文献 References

- [1] ZHANG X X, ZHANG D, SUN W, et al. The adaptive mechanism of plants to iron deficiency via iron uptake, transport, and homeostasis [J/OL]. International journal of molecular sciences, 2019, 20 (10) : 2424 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3390/ijms20102424>.
- [2] GUERINOT M L, YI Y. Iron: nutritious, noxious, and not readily available [J]. Plant physiology, 1994, 104(3):815-820.
- [3] 黄俊,张育维,汪洪.铁肥施用、生物强化与人体铁素营养[J].肥料与健康,2023,50(2):11-23. HUANG J, ZHANG Y W, WANG H. Iron fertilizer application, bio-fortification and hu-

- man iron nutrition[J]. Fertilizer & health, 2023, 50(2): 11-23 (in Chinese with English abstract).
- [4] ZUO Y M, ZHANG F S. Effect of peanut mixed cropping with gramineous species on micronutrient concentrations and iron chlorosis of peanut plants grown in a calcareous soil[J]. Plant and soil, 2008, 306(1): 23-36.
- [5] FERREIRA C M H, SOUSA C A, SANCHIS-PÉREZ I, et al. Calcareous soil interactions of the iron(III) chelates of DPH and Azotochelin and its application on amending iron chlorosis in soybean (*Glycine max*) [J]. Science of the total environment, 2019, 647: 1586-1593.
- [6] LURTHY T, PIVATO B, LEMANCEAU P, et al. Importance of the rhizosphere microbiota in iron biofortification of plants [J/OL]. Frontiers in plant science, 2021, 12: 744445 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.744445>.
- [7] BAILEY R L, WEST K P, BLACK R E. The epidemiology of global micronutrient deficiencies[J]. Annals of nutrition and metabolism, 2015, 66(Suppl. 2): 22-33.
- [8] MCLEAN E, COGSWELL M, EGLI I, et al. Worldwide prevalence of anaemia, WHO vitamin and mineral nutrition information system, 1993-2005[J]. Public health nutrition, 2009, 12(4): 444-454.
- [9] TRIPATHI D K, SINGH S, GAUR S, et al. Acquisition and homeostasis of iron in higher plants and their probable role in abiotic stress tolerance [J/OL]. Frontiers in environmental science, 2018, 5: 86 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2017.00086>.
- [10] SCHWERTMANN U. Solubility and dissolution of iron oxides [J]. Plant and soil, 1991, 130(1): 1-25.
- [11] SULLIVAN T S, GADD G M. Metal bioavailability and the soil microbiome [M]// SPARKS D L. Advances in agronomy. Amsterdam: Elsevier, 2019: 79-120.
- [12] 褚宏欣, 党海燕, 王涛, 等. 我国主要麦区土壤有效铁锰铜锌丰缺状况评价及影响因素 [J/OL]. 土壤学报, 2023; 1-10 [2023-11-10]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20230324.1008.002.html>. CHU H X, DANG H Y, WANG T, et al. Evaluations and influencing factors of soil available Fe, Mn, Cu and Zn concentrations in major wheat production regions of China [J/OL]. Acta pedologica sinica, 2023: 1-10 [2023-11-10]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20230324.1008.002.html> (in Chinese with English abstract).
- [13] WELCH R M, GRAHAM R D. Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective [J]. Journal of experimental botany, 2004, 55(396): 353-364.
- [14] MURPHY K M, REEVES P G, JONES S S. Relationship between yield and mineral nutrient concentrations in historical and modern spring wheat cultivars [J]. Euphytica, 2008, 163(3): 381-390.
- [15] PALCHOUDHURY S, JUNGJOHANN K L, WEERASENA L, et al. Enhanced legume root growth with pre-soaking in  $\alpha$ -Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> nanoparticle fertilizer [J]. RSC advances, 2018, 8(43): 24075-24083.
- [16] LIU L, CONG W F, SUTER B, et al. How much can Zn or Fe fertilization contribute to Zn and Fe mass concentration in rice grain? A global meta-analysis [J/OL]. Field crops research, 2023, 301: 109033 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109033>.
- [17] ZHANG R Y, ZHANG W N, KANG Y C, et al. Application of different foliar iron fertilizers for improving the photosynthesis and tuber quality of potato (*Solanum tuberosum* L.) and enhancing iron biofortification [J]. Chemical and biological technologies in agriculture, 2022, 9: 1-14.
- [18] SUN Y, MI W H, WU L H. Effects of foliar Fe and Zn fertilizers on storage root Fe, Zn, and beta-carotene content of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) [J]. Journal of plant nutrition, 2019, 42(1): 16-26.
- [19] MILASHI L R, JAVID M G, ALAHDADI I, et al. Alleviation of salt stress and improvement of Fe accumulation in wheat grain, using slow-release fertilizer enriched with Fe [J]. Journal of plant nutrition, 2020, 43(20): 2990-3001.
- [20] 安珍, 张茹艳, 周春涛, 等. 铁肥对马铃薯生理特性、产量及品质的影响 [J]. 江苏农业学报, 2022, 38(4): 931-938. AN Z, ZHANG R Y, ZHOU C T, et al. Effects of iron fertilizer on physiological characteristics, yield and quality of potato [J]. Jiangsu journal of agricultural sciences, 2022, 38(4): 931-938 (in Chinese with English abstract).
- [21] 郭献平, 郭鹏, 王东升, 等. Fe-EDDHA 矫治梨缺铁黄化病应用效果研究 [J]. 中国果树, 2022(10): 7-12. GUO X P, GUO P, WANG D S, et al. Study on the application effect of Fe-EDDHA in correcting iron deficiency chlorosis of pear [J]. China fruits, 2022(10): 7-12 (in Chinese).
- [22] BABAEI K, SEYED SHARIFI R, PIRZAD A, et al. Effects of bio fertilizer and nano Zn-Fe oxide on physiological traits, antioxidant enzymes activity and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress [J]. Journal of plant interactions, 2017, 12(1): 381-389.
- [23] DOLA D B, MANNAN M A, SARKER U, et al. Nano-iron oxide accelerates growth, yield, and quality of *Glycine max* seed in water deficits [J/OL]. Frontiers in plant science, 2022, 13: 992535 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.992535>.
- [24] 刘自飞, 云鹏, 王盛锋, 等. 木质素磺酸铁肥研制及其对花生的施用效果 [J]. 中国农业科技导报, 2016, 18(3): 126-133. LIU Z F, YUN P, WANG S F, et al. Preparing of iron lignosulfonate fertilizer and its effect on iron nutrition of peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Journal of agricultural science and technology, 2016, 18(3): 126-133 (in Chinese with English abstract).
- [25] 刘自飞, 高丽丽, 王盛锋, 等. 常见铁肥品种及其使用效果综述 [J]. 中国土壤与肥料, 2012(6): 1-9. LIU Z F, GAO L L, WANG S F, et al. Various types of iron fertilizers and their effi-

- ciency: a review[J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2012(6): 1-9 (in Chinese with English abstract).
- [26] VILLÉN M, GARCÍA-ARSUAGA A, LUCENA J J. Potential use of biodegradable chelate N-(1,2-dicarboxyethyl)-D,L-aspartic acid/Fe<sup>3+</sup> as an Fe fertilizer[J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2007, 55(2): 402-407.
- [27] PICCINELLI F, SEGA D, MELCHIOR A, et al. Regreening properties of the soil slow-mobile H<sub>2</sub>bpcd/Fe<sup>3+</sup> complex: steps forward to the development of a new environmentally friendly Fe fertilizer[J/OL]. Frontiers in plant science, 2022, 13: 964088 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.964088>.
- [28] GLUHAR S, KAURIN A, LESTAN D. Soil washing with biodegradable chelating agents and EDTA: technological feasibility, remediation efficiency and environmental sustainability [J/OL]. Chemosphere, 2020, 257: 127226 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.127226>.
- [29] 于会丽, 司鹏, 乔宪生, 等. 喷施不同铁肥对草莓铁养分吸收和品质的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2016(5): 73-78. YU H L, SI P, QIAO X S, et al. Iron absorption and quality of strawberry affected by different forms of foliar iron fertilizer[J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2016(5): 73-78 (in Chinese with English abstract).
- [30] CUI Z W, LI Y C, ZHANG H, et al. Lighting up agricultural sustainability in the new era through nanozymology: an overview of classifications and their agricultural applications [J/OL]. Journal of agricultural and food chemistry, 2022: 19 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c04882>.
- [31] HONG Y C, ZHOU Q, HAO Y Q, et al. Crafting the plant root metabolome for improved microbe-assisted stress resilience[J]. New phytologist, 2022, 234(6): 1945-1950.
- [32] 杜思垚, 方娅婷, 鲁剑巍. 根系分泌物对作物养分吸收利用的影响研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2023, 42(2): 147-157. DU S Y, FANG Y T, LU J W. Research progress on the effect of root exudates on crop nutrient absorption and utilization [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2023, 42(2): 147-157 (in Chinese with English abstract).
- [33] FOURCROY P, SISÓ-TERRAZA P, SUDRE D, et al. Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency[J]. New phytologist, 2014, 201(1): 155-167.
- [34] XIONG H C, KAKEI Y, KOBAYASHI T, et al. Molecular evidence for phytosiderophore-induced improvement of iron nutrition of peanut intercropped with maize in calcareous soil [J]. Plant, cell & environment, 2013, 36(10): 1888-1902.
- [35] SCHMID N B, GIEHL R F H, DÖLL S, et al. Feruloyl-CoA 6'-hydroxylase1-dependent coumarins mediate iron acquisition from alkaline substrates in *Arabidopsis* [J]. Plant physiology, 2014, 164(1): 160-172.
- [36] TSAI H H, RODRÍGUEZ-CELMA J, LAN P, et al. Scopoletin 8-hydroxylase-mediated fraxetin production is crucial for iron mobilization[J]. Plant physiology, 2018, 177(1): 194-207.
- [37] PATRICIA S T, RIOS JUAN J, JAVIER A, et al. Flavins secreted by roots of iron-deficient *Beta vulgaris* enable mining of ferric oxide via reductive mechanisms [J]. New phytologist, 2016, 209(2): 733-745.
- [38] ROBE K, CONEJERO G, GAO F, et al. Coumarin accumulation and trafficking in *Arabidopsis thaliana*: a complex and dynamic process[J]. New phytologist, 2021, 229(4): 2062-2079.
- [39] ROBE K, STASSEN M, CHAMIEH J, et al. Uptake of Fraxetin complexes, an IRT1 independent strategy for iron acquisition in *Arabidopsis thaliana* [DB/OL]. bioRxiv, 2021 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1101/2021.08.03.454955>.
- [40] CHAO Z F, CHAO D Y. Similarities and differences in iron homeostasis strategies between graminaceous and nongraminaceous plants[J]. New phytologist, 2022, 236(5): 1655-1660.
- [41] WANG S D, LI L, YING Y H, et al. A transcription factor OsBHLH156 regulates Strategy II iron acquisition through localising IRO2 to the nucleus in rice[J]. New phytologist, 2020, 225(3): 1247-1260.
- [42] NOZOYE T, NAKANISHI H, NISHIZAWA N K. Transcriptional analyses of maize YS1 and YS3 mutants reveal maize iron homeostasis[J]. Genomics data, 2015, 5: 97-99.
- [43] KOBAYASHI T, SUZUKI M, INOUE H, et al. Expression of iron-acquisition-related genes in iron-deficient rice is co-ordinately induced by partially conserved iron-deficiency-responsive elements [J]. Journal of experimental botany, 2005, 56(415): 1305-1316.
- [44] 吴清莹, 林宇龙, 孙一航, 等. 根系分泌物对植物生长和土壤养分吸收的影响研究进展[J]. 中国草地学报, 2021, 43(11): 97-104. WU Q Y, LIN Y L, SUN Y H, et al. Research progress on effects of root exudates on plant growth and soil nutrient uptake [J]. Chinese journal of grassland, 2021, 43(11): 97-104 (in Chinese with English abstract).
- [45] GRILLET L, SCHMIDT W. Iron acquisition strategies in land plants: not so different after all [J]. New phytologist, 2019, 224(1): 11-18.
- [46] SUZUKI M, NOZOYE T, NAGASAKA S, et al. The detection of endogenous 2'-deoxymugineic acid in olives (*Olea europaea* L.) indicates the biosynthesis of mugineic acid family phytosiderophores in non-graminaceous plants [J]. Soil science and plant nutrition, 2016, 62(5/6): 481-488.
- [47] ASTOLFI S, PII Y, MIMMO T, et al. Single and combined Fe and S deficiency differentially modulate root exudate composition in tomato: a double strategy for Fe acquisition? [J/OL]. International journal of molecular sciences, 2020, 21(11): 4038 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3390/ijms21114038>.
- [48] VÉLEZ-BERMÚDEZ I C, SCHMIDT W. Plant strategies to mine iron from alkaline substrates [J]. Plant and soil, 2023, 483(1/2): 1-25.
- [49] SUZUKI M, URABE A, SASAKI S, et al. Development of a

- mugineic acid family phytosiderophore analog as an iron fertilizer[J/OL]. Nature communications, 2021, 12: 1558 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21837-6>.
- [50] YAMAGATA A, MURATA Y, NAMBA K, et al. Uptake mechanism of iron-phytosiderophore from the soil based on the structure of yellow stripe transporter[J/OL]. Nature communications, 2022, 13: 7180 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34930-1>.
- [51] UENO D, ITO Y, OHNISHI M, et al. A synthetic phytosiderophore analog, proline-2'-deoxymugineic acid, is efficiently utilized by dicots[J]. Plant and soil, 2021, 469(1): 123-134.
- [52] WANG T Q, WANG N Q, LU Q F, et al. The active Fe chelator proline-2'-deoxymugineic acid enhances peanut yield by improving soil Fe availability and plant Fe status[J]. Plant, cell & environment, 2023, 46(1): 239-250.
- [53] 申建波, 白洋, 韦中, 等. 根际生命共同体: 协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新[J]. 土壤学报, 2021, 58(4): 805-813. SHEN J B, BAI Y, WEI Z, et al. Rhizobiont: an interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security[J]. Acta pedologica sinica, 2021, 58(4): 805-813 (in Chinese with English abstract).
- [54] WANG N R, HANEY C H. Harnessing the genetic potential of the plant microbiome[J]. The biochemist, 2020, 42(4): 20-25.
- [55] SASSE J, MARTINOIA E, NORTHEN T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? [J]. Trends in plant science, 2018, 23(1): 25-41.
- [56] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. Nature reviews microbiology, 2020, 18(11): 607-621.
- [57] JIN C W, HE Y F, TANG C X, et al. Mechanisms of microbially enhanced Fe acquisition in red clover (*Trifolium pratense* L.) [J]. Plant, cell & environment, 2006, 29(5): 888-897.
- [58] RROÇO E, KOSEGARTEN H, HARIZAJ F, et al. The importance of soil microbial activity for the supply of iron to sorghum and rape [J]. European journal of agronomy, 2003, 19(4): 487-493.
- [59] TRISTAN L, CÉCILE C, CHRISTIAN J, et al. Impact of bacterial siderophores on iron status and ionome in pea[J/OL]. Frontiers in plant science, 2020, 11: 730 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00730>.
- [60] TRAPET P, AVOSCAN L, KLINGUER A, et al. The *Pseudomonas fluorescens* siderophore pyoverdine weakens *Arabidopsis thaliana* defense in favor of growth in iron-deficient conditions[J]. Plant physiology, 2016, 171(1): 675-693.
- [61] NAGATA T, OBO T, AOZASA O. Efficacy of a bacterial siderophore, pyoverdine, to supply iron to *Solanum lycopersicum* plants[J]. Journal of bioscience and bioengineering, 2013, 115(6): 686-690.
- [62] SHIRLEY M, AVOSCAN L, BERNAUD E, et al. Comparison of iron acquisition from Fe - pyoverdine by strategy I and strategy II plants[J]. Botany, 2011, 89(10): 731-735.
- [63] VANSUYT G, ROBIN A, BRIAT J F, et al. Iron acquisition from Fe-pyoverdine by *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecular plant-microbe interactions, 2007, 20(4): 441-447.
- [64] DUIJFF B J, DE KOGEL W J, BAKKER P A H M, et al. Influence of pseudobactin 358 on the iron nutrition of barley [J]. Soil biology and biochemistry, 1994, 26(12): 1681-1688.
- [65] BECKER J O, MESSENS E, HEDGES R W. The influence of agrobactin on the uptake of ferric iron by plants[J]. FEMS microbiology letters, 1985, 31(3): 171-175.
- [66] MANTHEY J A, TISSERAT B, CROWLEY D E. Root responses of sterile-grown onion plants to iron deficiency 1 [J]. Journal of plant nutrition, 1996, 19(1): 145-161.
- [67] WANG Y, BROWN H N, CROWLEY D E, et al. Evidence for direct utilization of a siderophore, ferrioxamine B, in axenically grown cucumber [J]. Plant, cell & environment, 1993, 16(5): 579-585.
- [68] BAR-NESS E, HADAR Y, CHEN Y, et al. Iron uptake by plants from microbial siderophores [J]. Plant physiology, 1992, 99(4): 1329-1335.
- [69] CROWLEY D E, REID C P, SZANISZLO P J. Utilization of microbial siderophores in iron acquisition by oat [J]. Plant physiology, 1988, 87(3): 680-685.
- [70] YEHUDA Z, SHENKER M, HADAR Y, et al. Remedy of chlorosis induced by iron deficiency in plants with the fungal siderophore rhizoferrin [J]. Journal of plant nutrition, 2000, 23(11/12): 1991-2006.
- [71] SHENKER M, CHEN Y, GHIRLANDO R, et al. Chemical structure and biological activity of a siderophore produced by *Rhizopus arrhizus* [J]. Soil Science Society of America journal, 1995, 59(3): 837-843.
- [72] SADRARHAMI A, GROVE J H, ZEINALI H. The microbial siderophore desferrioxamine B inhibits Fe and Zn uptake in three spring wheat genotypes grown in Fe-deficient nutrient solution [J/OL]. Journal of plant nutrition, 2021: 1-11 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1080/01904167.2021.1899205>.
- [73] HERMENA R, ISHIDA K, GAMA S, et al. Gramibactin is a bacterial siderophore with a diazeniumdiolate ligand system [J]. Nature chemical biology, 2018, 14(9): 841-843.
- [74] CHEN L M, DICK W A, STREETER J G. Production of aerobactin by microorganisms from a compost enrichment culture and soybean utilization [J]. Journal of plant nutrition, 2000, 23(11/12): 2047-2060.
- [75] HÖRDT W, RÖMHELD V, WINKELMANN G. Fusarinines and dimerum acid, mono- and dihydroxamate siderophores from *Penicillium chrysogenum*, improve iron utilization by strategy I and strategy II plants [J]. Biometals, 2000, 13(1): 37-46.
- [76] BECKER J O, HEDGES R W, MESSENS E. Inhibitory effect of pseudobactin on the uptake of iron by higher plants [J]. Ap-

- plied and environmental microbiology, 1985, 49(5): 1090-1093.
- [77] DE SERRANO L O, CAMPER A K, RICHARDS A M. An overview of siderophores for iron acquisition in microorganisms living in the extreme [J]. *BioMetals*, 2016, 29 (4) : 551-571.
- [78] HIDER R C, KONG X L. Chemistry and biology of siderophores [J]. *Natural product reports*, 2010, 27(5) : 637-657.
- [79] RAYMOND K N, ALLRED B E, SIA A K. Coordination chemistry of microbial iron transport [J]. *Accounts of chemical research*, 2015, 48(9) : 2496-2505.
- [80] CROSA J H, WALSH C T. Genetics and assembly line enzymology of siderophore biosynthesis in bacteria [J]. *Microbiology and molecular biology reviews: MMBR*, 2002, 66 (2) : 223-249.
- [81] DONADIO S, MONCIARDINI P, SOSIO M. Polyketide synthases and nonribosomal peptide synthetases: the emerging view from bacterial genomics [J]. *Natural product reports*, 2007, 24(5) : 1073-1109.
- [82] CARROLL C S, MOORE M M. Ironing out siderophore biosynthesis: a review of non-ribosomal peptide synthetase (NRPS)-independent siderophore synthetases [J]. *Critical reviews in biochemistry and molecular biology*, 2018, 53 (4) : 356-381.
- [83] MIETHKE M, MARAHIEL M A. Siderophore-based iron acquisition and pathogen control [J]. *Microbiology and molecular biology reviews: MMBR*, 2007, 71(3) : 413-451.
- [84] KREWULAK K D, VOGEL H J. Structural biology of bacterial iron uptake [J]. *Biochimica et biophysica acta (BBA) - biomembranes*, 2008, 1778(9) : 1781-1804.
- [85] SCHALK I J, GUILLON L. Fate of ferrisiderophores after import across bacterial outer membranes: different iron release strategies are observed in the cytoplasm or periplasm depending on the siderophore pathways [J]. *Amino acids*, 2013, 44 (5) : 1267-1277.
- [86] GANNE G, BRILLET K, BASTA B, et al. Iron release from the siderophore pyoverdine in *Pseudomonas aeruginosa* involves three new actors: FpvC, FpvG, and FpvH [J]. *ACS chemical biology*, 2017, 12(4) : 1056-1065.
- [87] KRAMER J, OZKAYA O, KUMMERLI R. Bacterial siderophores in community and host interactions [J]. *Nature review microbiology*, 2020, 18(3) : 152-163.
- [88] TROXELL B, HASSAN H M. Transcriptional regulation by ferric uptake regulator (Fur) in pathogenic bacteria [J/OL]. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 2013, 3: 59 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2013.00059>.
- [89] LEONI L, ORSI N, DE LORENZO V, et al. Functional analysis of PvdS, an iron starvation sigma factor of *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Journal of bacteriology*, 2000, 182(6) : 1481-1491.
- [90] CORNELIS P. Iron uptake and metabolism in pseudomonads [J]. *Applied microbiology and biotechnology*, 2010, 86 (6) : 1637-1645.
- [91] SCHWYN B, NEILANDS J B. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores [J]. *Analytical biochemistry*, 1987, 160(1) : 47-56.
- [92] NITHYAPRIYA S, LALITHA S, SAYYED R Z, et al. Production, purification, and characterization of bacillibactin siderophore of *Bacillus subtilis* and its application for improvement in plant growth and oil content in sesame [J/OL]. *Sustainability*, 2021, 13 (10) : 5394 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.3390/su13105394>.
- [93] SARWAR S, KHALIQ A, YOUSRA M, et al. Screening of siderophore-producing PGPRs isolated from groundnut (*Arachis hypogaea* L.) rhizosphere and their influence on iron release in soil [J]. *Communications in soil science and plant analysis*, 2020, 51(12) : 1680-1692.
- [94] CUI K P, XU T, CHEN J W, et al. Siderophores, a potential phosphate solubilizer from the endophyte *Streptomyces* sp. CoT10, improved phosphorus mobilization for host plant growth and rhizosphere modulation [J/OL]. *Journal of cleaner production*, 2022, 367: 133110 [2023-11-10]. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.133110>.
- [95] YEHUDA Z, SHENKER M, ROMHELD V, et al. The role of ligand exchange in the uptake of iron from microbial siderophores by gramineous plants [J]. *Plant physiology*, 1996, 112 (3) : 1273-1280.
- [96] CRUMBLISS A L, HARRINGTON J M. Iron sequestration by small molecules: thermodynamic and kinetic studies of natural siderophores and synthetic model compounds [J]. *Advances in inorganic chemistry*, 2009, 61: 179-250.
- [97] VALVERDE S, ARCAS A, LÓPEZ-RAYO S, et al. Enantioselective separation of a novel iron chelate prototype with potential use as fertilizer by HPLC-DAD [J]. *ACS agricultural science & technology*, 2022, 2(6) : 1166-1170.
- [98] GU S H, WEI Z, SHAO Z Y, et al. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes [J]. *Nature microbiology*, 2020, 5(8) : 1002-1010.
- [99] SASIREKHA B, SRIVIDYA S. Siderophore production by *Pseudomonas aeruginosa* FP6, a biocontrol strain for *Rhizoctonia solani* and *Colletotrichum gloeosporioides* causing diseases in chilli [J]. *Agriculture and natural resources*, 2016, 50 (4) : 250-256.
- [100] 梁静盈, 梁俊峰, 陈言柳, 等. 撕裂蜡孔菌 (*Emmia lacerata*) SR5 抑菌特性及生防潜力评价 [J]. *微生物学通报*, 2023, 50 (7) : 2923-2936. LIANG J Y, LIANG J F, CHEN Y L, et al. Antifungal characteristics and biocontrol potential of *Emmia lacerata* SR5 [J]. *Microbiology China*, 2023, 50 (7) : 2923-2936 (in Chinese with English abstract).
- [101] YU S M, TENG C Y, LIANG J S, et al. Characterization of siderophore produced by *Pseudomonas syringae* BAF.1 and its inhibitory effects on spore germination and mycelium morphology of *Fusarium oxysporum* [J]. *Journal of microbiology*, 2017,

55(11):877-884.

[102] WENSING A, BRAUN S D, BUTTNER P, et al. Impact of siderophore production by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*

22d/93 on epiphytic fitness and biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* pv. *glycinea* 1a/96[J]. *Applied and environmental microbiology*, 2010, 76(9):2704-2711.

## Progress and application of novel iron biochelates

CUI Dongming<sup>1</sup>, SHAN Chen<sup>1</sup>, SHI Lihua<sup>1</sup>, WANG Kunguang<sup>1</sup>, DOU Zhechao<sup>1</sup>,  
CHI Zhiguang<sup>1</sup>, WANG Guowei<sup>2</sup>, KUANG Jialing<sup>3</sup>, ZUO Yuanmei<sup>1</sup>

1. *State Key Laboratory of Nutrient Use and Management/College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University/National Academy of Agriculture Green Development, Beijing 100193, China;*

2. *College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China;*

3. *Yunnan ICL YTH Phosphate Research and Technology Co., Ltd., Kunming 650228, China*

**Abstract** Iron is an essential micronutrient for the normal development of all living things. In particular, cultivating iron-rich seeds through biofortification is an important technical solution to solve the "hidden hunger" of human beings, and chelated iron fertilizer is widely used due to its high efficiency. Therefore, the research and development of novel micronutrient chelators is always a competitive hotspot in the world. The plant-secreted mugineic acids and microbial-secreted siderophores, which can efficiently activate insoluble iron to be bioavailable for plants, are potential novel biochelates, especially microorganisms that can efficiently secrete siderophores have application potential. These novel iron fertilizers can improve the iron nutrition of plants without external iron input, but can activate the rich iron resources in the soil effectively by utilizing the strong chelating property of the active substance of the strain itself, and provide enough bioavailable iron for plants. Therefore, these findings offer applied opportunities for novel biochelates to improve plant iron nutrition and crop yield and sustainable development of agriculture. To further explore and develop those novel and green biochelates, provide new pathways for the development of green intelligent fertilizer, and achieve the sustainable development of agriculture, based on the research progress of the molecular and physiological mechanism of iron uptake and utilization by plants and microorganisms, the research progress and application of novel iron biochelates from plants and microorganisms were reviewed. The study covers the status and causes plant iron deficiency, ways to improve iron nutrition, molecular ecological advantages of iron absorption and utilization by plant root exudates under mechanism II, as well as the potential of microbial siderophores to improve plant iron nutrition. It is expected that further research and development will lead to a deeper understanding of the mechanism of these novel biochelates to improve the efficiency of iron nutrient uptake in plants, and provide new ways for realizing the sustainable development of green agriculture. It is expected that further research and development will lead to a deeper understanding of the mechanism of these novel biochelates to improve the efficiency of iron nutrient uptake in plants, and provide new ways for realizing the sustainable development of green agriculture.

**Keywords** iron nutrition; biofortification; biochelates; phytosiderophores; microbial siderophores; "hidden hunger"

(责任编辑:边书京)