

· 综述 ·

提高植物体内铁再利用效率的研究现状及进展

郭世伟 邹春琴 江荣凤 张福锁

(中国农业大学资源与环境学院)

摘要 本文综述了植物对缺铁的反应, 铁在植物体内的运输以及植物体内铁再利用及其影响因素等方面的研究进展, 并结合本研究小组的工作, 对提高植物体内铁再利用效率的途径及其机理进行了探讨。

关键词 缺铁; 适应性反应; 铁再利用效率

分类号 Q 945.12

Advances in Improving Iron Reutilization Efficiency of Higher Plant

Guo Shiwei Zou Chunqin Jiang Rongfeng Zhang Fusuo

(College of Resource and Environmental Sciences, CAU)

Abstract Based on the advances in specific response to iron deficiency, uptake, transport and remobilization of iron in plants, and combined with our researches on iron reutilization, the approaches and their mechanism for improvement of iron nutritional efficiency in higher plants were discussed

Key words iron deficiency; specific response; iron reutilization efficiency

1 植物对缺铁的反应

1.1 铁在土壤中的存在形态与植物有效性

铁是最早被发现的植物必需营养元素。早在 19 世纪中叶, 法国化学家 Gris 就发现生长在石灰性土壤上的葡萄叶片失绿与缺铁有关, 并且喷施硫酸亚铁可使葡萄叶片复绿。1860 年植物学家 J. Sachs 首先证明了铁是植物生长发育的必需营养元素, 并且肯定了因营养缺乏而造成的植物生理性病害——缺铁黄化病。

土壤中全铁含量很高, 但有效铁含量却很低, 这主要是由铁在土壤中的化学性质以及一些相关因子所决定的。土壤中大部分铁存在于矿物的晶格中, 含铁的原生矿物包括铁镁硅酸盐, 如角闪石、辉石、黑云母等, 这些矿物与云母一起组成火成岩的主要铁源。铁也可存在于次生矿物的晶格中, 是许多粘土矿物的主要成分。土壤中可溶性无机态铁主要包括 Fe^{3+} 、 $\text{Fe}(\text{OH})^{2+}$ 、 Fe^{2+} 等。土壤中铁的溶解性主要受环境 pH 的影响, 在较高的 pH 条件下, 每增加 1 个 pH 单位, 溶液中铁的活性减少 1 000 倍^[1]。尤其在 pH 较高的石灰性土壤上, 可溶性铁含量极低, 这就是生长在石灰性土壤上的作物易缺铁的主要原因。同时气候因素也严重影响土壤中铁的可

收稿日期: 1998-03-10 修回日期: 2000-03-10

国家自然科学基金(39770424)和国家重点基础研究专项经费资助项目(G199901107)

邹春琴, 北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区), 100094

给性, 如低温和干旱条件下, 土壤中有效铁含量大大降低。据调查, 世界范围内 40% 以上的土壤严重缺铁^[2], 缺铁黄化已成为世界性植物营养失调问题。

1.2 植物对铁的吸收

一般而言, 铁可以 Fe^{2+} 、 Fe^{3+} 或铁的螯合物形式被植物吸收, 但主要是以 Fe^{2+} 的形式被吸收。 Fe^{3+} 在被吸收之前必须先还原, 吸收的 Fe^{2+} 在细胞质中又被氧化为 Fe^{3+} 并与柠檬酸结合形成柠檬酸铁被运至地上部^[3]。

植物在长期的进化过程中, 已逐渐形成了一些适应环境铁缺乏的机制。主要包括适应性机理和非适应性机理 2 种, 适应性机理明显受体内铁营养状况所调节, 非适应性机理则不受植物体内铁营养状况调控^[4]。适应性机理又划分为机理 I 与机理 II 2 种。机理 I 型植物主要包括双子叶和非禾本科单子叶植物, 适应缺铁的主要反应是根系分泌 H^+ 量增加, 还原能力升高, 使介质中的 Fe^{3+} 被还原为 Fe^{2+} 进而被吸收^[5]。机理 I 型植物在缺铁条件下根系还可分泌有机物质如有机酸、酚类等, 并在根系形成转移细胞^[6]。机理 II 型植物主要是禾本科植物, 其适应缺铁的主要反应是根系分泌植物铁载体 (phyto siderophore) 如麦根酸 (mugineic acids) 的量大大增加。植物铁载体与 Fe^{3+} 的螯合作用很强, 在土壤中这种螯合物移动至根表被质膜上的特定转移系统吸收, 植物铁载体又释放到土壤中, 而 Fe^{3+} 则被根系吸收^[5,6]。

1.3 植物体内铁运输

对于机理 I 型植物而言, Fe^{3+} 在根表被还原为 Fe^{2+} 后进入根系细胞质中^[7], 细胞质中的 Fe^{2+} 在进入木质部运输之前重新被氧化为高价铁形式而与柠檬酸结合在木质部中运输^[8]。机理 II 型植物由根系吸收的铁进入木质部运输有 2 种可能机制 (图 1): 与铁载体结合的 Fe^{3+} 在根细胞中被分解, Fe^{3+} 与烟酰胺或柠檬酸结合, 其中烟酰胺铁进入根细胞液泡中贮存, 而柠檬酸铁则进入木质部向地上部运输。与铁载体结合的 Fe^{3+} 直接穿越根系细胞而进入木质部运输^[9]。然而目前尚没有实验证据证实上述观点。

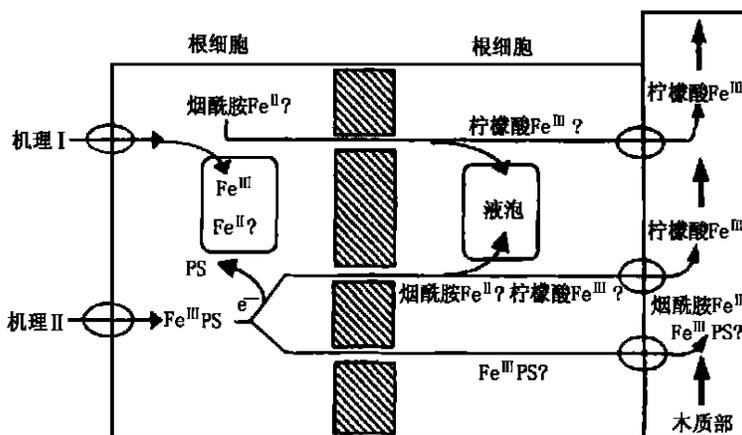


图 1 机理 I 和机理 II 型植物吸收铁在根细胞横向运输的可能机制 (PS 为植物铁载体)

铁在木质部导管中运输的动力主要来自于蒸腾作用和根压引起的拉力。蒸腾拉力主要是由于成熟叶片水分蒸发而引起的水势梯度所造成的, 根压则是由地上部与地下部的离子浓度

差所造成的。Fe³⁺ 由木质部运输至叶片中,再被还原为 Fe²⁺,一部分形成各种铁化合物参与代谢,执行其生理功能,另一部分则以植物铁蛋白的形式贮存。通常有 2 个方面因素影响铁在木质部的移动性: 铁在质外体及木质部导管中被固定的程度; 铁化合物在木质部中的溶解性^[9]。而上述 2 方面均与质外体 pH 大小有关,即降低质外体 pH 可提高铁的移动性^[10]。

随着研究不断深入,人们发现植物在遭受缺铁胁迫时,不仅根系出现了诸如机理 I、机理 II 的适应性反应,地上部分也相应发生了一定的适应性变化,即铁在韧皮部中的移动性大大提高。虽然过去一直认为铁在韧皮部中的移动性很差,几乎是不可再利用的。然而越来越多的研究表明,在一定条件下铁在韧皮部中的移动性增强,再利用率提高^[9,11]。给成熟叶片供应放射性铁后,在新叶和根中均可检测到放射性铁的存在^[12]。韧皮部中铁的移动性还与缺铁信号的传递有关,Mass 等发现生长于不缺铁和缺铁介质中的植物韧皮部汁液铁的浓度分别为 21 μmol·L⁻¹和 7 μmol·L⁻¹,因此推断可能是韧皮部中铁的浓度作为一个缺铁信号调节根系的一系列缺铁适应性反应。铁在韧皮部中的运输形态是 Fe³⁺ 形成的螯合物。铁跨越原生质膜的速率及数量是决定铁在韧皮部运输的关键因子,而该过程往往受 Fe³⁺ 的还原程度所调控^[11]。还原反应主要发生在沿导管的质外体/共质体界面上,并受质膜上的 Fe³⁺ 还原酶调节。有报道,进入细胞质中的 Fe²⁺ 以与烟酰胺结合的形式存在并分布在细胞质中。当植物遭受缺铁胁迫时,与烟酰胺结合的铁可能作为胞质中的铁库而被再利用(图 2,3)^[13]。

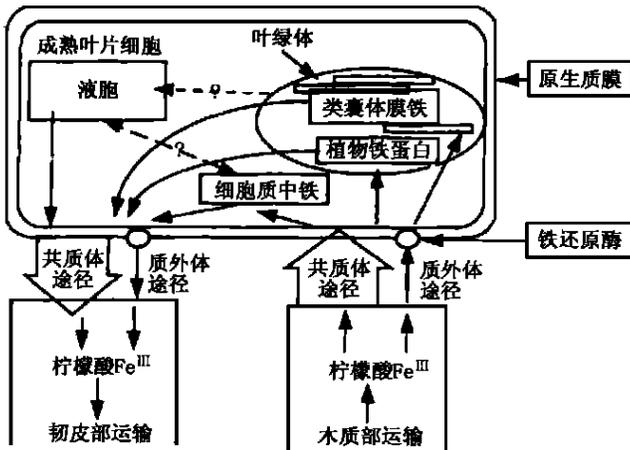


图 2 植物体内铁运输的可能途径

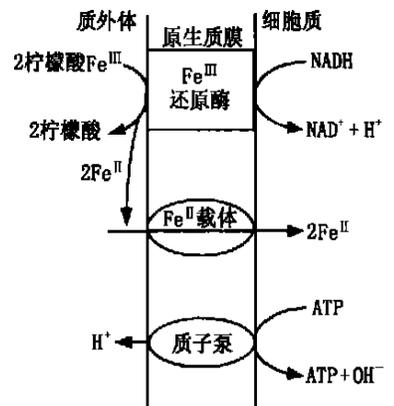


图 3 原生质膜上铁还原及吸收的模式图

大量资料报道了重碳酸盐和硝态氮抑制铁的韧皮部运输,而铵态氮和 pH 3.5 的溶液可以解除这种抑制^[14,15],原因主要是位于质膜上的铁还原酶活性受质外体 pH 控制,pH 6.5 时该酶活性达到最大值,其后随 pH 上升而下降^[16]。质子/硝酸盐跨越原生质膜的共运,导致质外体 pH 上升,抑制了铁还原酶的活性,造成铁在体内运输的减弱。由根系呼吸作用产生的 CO₂ 溶解了土壤中的 CaCO₃ 而形成大量的重碳酸盐,抑制并中和了由根系质子泵释放出的 H⁺,提高了质外体 pH,降低了原生质膜上的铁还原酶活性^[17]。植物吸收铵态氮的同时释放 H⁺,降低了质外体 pH,从而提高了铁还原酶活性,提高了铁在韧皮部的移动性。用荧光的方法测定质外体 pH 后发现质外体 pH 与新叶叶绿素含量有极显著的负相关(*r* = - 0.97),硝酸铵处理的质外体 pH 为最低,

而硝酸钙处理的为最高,这进一步证实了质外体 pH 与体内铁移动性的关系^[10]。

植物叶片中也有类似现象。研究者常发现缺铁失绿的叶片铁含量并不比不缺铁的低,有时甚至比绿色叶片还要高。也有一些文献报道了叶绿素与铁浓度之间没有相关性^[18]。用同位素自显影的方法研究发现重碳酸盐处理的葡萄失绿叶片,⁵⁹Fe在叶脉中分布,而非碳酸盐处理的叶片⁵⁹Fe则均匀地分布在整个叶片中,究其原因是由于碳酸盐处理提高了叶片质外体 pH,不利于铁的跨膜运输造成的,进一步研究发现失绿叶片用酸雾处理可使其复绿^[10]。Tagliavini 采用田间叶片喷施柠檬酸的方法矫正缺铁失绿现象收到了很好的效果^[19]。

质外体 pH 的变化不仅能影响铁的跨膜运输,同时也影响了淀积在质外体中铁的活化。研究中常发现失绿叶片植株的根系铁浓度很高,而将其转移至铵态氮或 pH 3.5 的介质中 3 d 后叶片即有复绿现象,并发现根系铁浓度大大降低,同时在介质中也检测到有铁的存在^[15],进一步研究表明这与 pH 降低引起的根系质外体铁的活化有关。被活化的铁一部分跨越原生质膜运至地上部参与叶绿素合成,另一部分则释放至介质中。Mengel 推测质外体铁的活化不仅仅是一个简单的溶解过程,而是一个与植物自身代谢有关的一系列复杂的反应。由此可知质外体 pH 与体内铁运输有着极为密切的关系,它首先影响了淀积在质外体中铁的活化,进一步影响了铁的跨膜运输。

2 植物体内铁的生理功能及其再利用

2.1 铁在植物体内的分布及存在形态

多数植物的铁含量在 $100\sim 300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}(\text{dw})$ 之间,不同植物种类和部位则有一定的差异,水稻、玉米的含铁量一般比较低,约为 $60\sim 180\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}(\text{dw})$,而且玉米茎节中常有大量铁淀积,叶片铁含量却很低。Terry 等报道叶片中 60% 的铁被固定在叶绿体的类囊体膜上,20% 在叶绿体基质中贮存,其余的 20% 则在叶绿体外。当植物受到缺铁胁迫时,叶绿体基质中的铁大部分被再利用,类囊体膜上的铁和叶绿体外的结构铁分别损失 51% 和 62%^[18]。

叶片中全铁含量的 9% 以铁血红素形式存在,19% 则以非铁血红素蛋白形式存在,主要包括铁氧还蛋白、类囊体组分、线粒体组分、(顺)乌头酸酶、硝酸还原酶、亚硫酸还原酶等^[23]。其余多以铁蛋白形式存在,铁蛋白含量约占叶片全铁含量的 63%^[20]。基质中铁的再利用主要表现为植物铁蛋白含量的降低,基质中的铁蛋白是一种铁磷蛋白,作为一种铁的贮库存在于叶绿体中,植物铁蛋白约占叶片全铁含量的 10%~35%^[21]。该比例的变化反映了植物的铁营养状况:介质供铁充足时比例较高,反之则低。植物不同部位也有类似趋势,生长旺盛的新生叶片叶绿体膜上的铁占较大比例,基质中的植物铁蛋白所占比例则较小,成熟叶片情况恰好相反^[18]。由此可见叶片中的植物铁蛋白含量并不是固定的,随介质供铁状况及自身代谢活性变化而显盈亏。

关于植物体内铁的价格问题目前由于分析上的困难还没有定论,主要是由于在提取二价铁的过程中,有可能将三价铁还原而被提取,影响了测定的准确性。然而通过光谱分析发现叶片中大部分铁以高价态存在,主要是铁硫蛋白、细胞色素和植物铁蛋白,也有一部分以亚铁形式存在,如血红素合成过程中所需的亚铁^[22]。不同价态铁在细胞中的转变机理目前尚停留在假说阶段,即:光合过程中的电子传递为高价铁的还原提供了还原剂;高价铁的还原是紫外光造成的光化学还原过程;硝酸还原酶对高价铁起着还原作用^[23];抗坏血酸上的某个

官能团作用的结果^[24]。然而上述各假说由于缺乏实验证据而一直没有被人们接受。

2.2 植物体内铁的生理功能

铁在植物体内的生理生化功能是建立在2个重要化学性质基础上的,即它能与有机组份发生螯合,并具有易变价的特性。总的来说,铁在植物体内的生理生化功能主要有以下3个方面。

参与叶绿素的合成。铁虽然不是叶绿素的组成成分,但铁在叶绿素前体的合成过程中必不可少。在高等植物中,叶绿素的合成是以 α -酮戊二酸,谷氨酰胺等五碳糖为底物,在 σ -氨基己酰丙酮酸合成酶的作用下首先合成叶绿素的前体,即 σ -氨基-酮戊酸或 σ -氨基乙酰丙酮酸,然后进一步合成亚铁原卟啉或吡咯环。这一过程与顺乌头酸酶活性或铁氧还蛋白的含量都有关系。植物缺铁时,该酶的活性显著降低,吡咯环和卟啉环都不能形成,从而限制了叶绿素的合成^[25]。

Terry发现,缺铁条件下生长旺盛的新生组织中铁与叶绿素的含量有很好的相关性,多数铁均分布于类囊体膜上,植物缺铁时,类囊体解体,铁与叶绿素含量相应降低。当植物处于缺铁介质中时,铁/叶绿素比值常保持恒定,进一步证实了上述观点^[18]。

参与光合作用。植物体内许多含铁的化合物都参与了光合作用过程中的一些反应,如细胞色素氧化酶复合体,铁氧还蛋白,血红素,豆血红素等。植物缺铁时,这些物质的含量及含铁酶的活性都降低,无疑会影响光合作用的正常进行^[26]。缺铁还会导致类囊体解体,叶绿素合成受阻,从而极大地抑制光合作用。植物缺铁时还会导致光合作用中电子传递链的中断,电子不能正常传递,影响了水的光解,阻断了光合作用的进行。植物体内铁主要通过上述3个方面来影响光合作用,进而影响到植物体内同化产物的合成。

参与呼吸作用。一些与呼吸作用有关的酶中都含有铁,如细胞色素氧化酶,过氧化物酶,过氧化氢酶等,铁常处于这些酶结构中的活性部位,植物缺铁时,这些酶的活性受到影响,并进一步使植物体内一系列氧化还原作用减弱,电子不能正常传递,呼吸作用受阻,ATP合成减少,植物生长发育及产量受到明显的影响。

2.3 植物体内铁的再利用

矿质养分的再利用是指单位源器官中某种矿质养分含量的净减少量^[8],矿质养分再利用效率的大小与其在韧皮部中的移动性有关。新生器官的蒸腾能力较弱,但对各种矿质养分及同化物的需求却很大,养分的输入主要依靠韧皮部,因此矿质养分的再利用对新生组织来说,有着重要的意义^[27]。大量元素如氮、磷、钾在韧皮部中的移动性很强,再利用效率也高,当叶片衰老或受到养分胁迫时,成熟器官中80%以上的钾被再利用。但钙在韧皮部中几乎不能移动,再利用效率也极低。

过去一直认为铁在韧皮部中很难移动,再利用效率低,然而近年研究表明,铁在韧皮部的移动性与许多因素有关,在某些条件下其移动性会明显增加^[11, 28, 29]。归纳起来,植物体内铁再利用效率的改变,与以下因素有关:

介质供铁状况。在正常供铁情况下,向营养液中加入⁵⁹FeEDTA后,3d之内在韧皮部也检测不到⁵⁹Fe。由此可知在外界供铁充足的条件下,铁在韧皮部的移动性很差。但是植物缺铁时,铁在韧皮部的移动性则大大提高,叶面喷施的⁵⁹Fe在2h内韧皮部汁液中就能检测到⁵⁹Fe^[18]。植物缺铁时,叶面喷施的铁有25%向生长活跃的幼嫩组织中转移^[30]。Terry等研究了植物在缺铁条件下细胞内各部位铁含量的变化时发现,叶绿体内基质片层结构上以贮存形式

存在的植物铁蛋白含量的变化最大。由此推测植物在缺铁条件下, 体内的贮存态铁被大量再利用^[18]。然而目前关于植物铁蛋白的降解、跨膜运输及其在韧皮部的装载机理还不甚清楚。

植物的代谢状况。这方面的研究不少, 如蒜苔在抽苔过程中, 随着细胞的衰老, 细胞内含物质大量向新生组织中转移^[31]; 洋葱抽苔时其鳞片叶表皮细胞随着细胞的衰退, 细胞质变得松散, 液泡中出现大量絮状物, 细胞器逐渐解体, 胞间连丝直径扩大^[32]; 在许多森林生态系统中, 随着温度的降低, 日照长度的变短, 叶片中大量元素如氮、磷、钾等大部分转移到生长旺盛的组织或器官, 部分微量元素如铁、锰、锌、钙也发生了再分配现象; 初生叶遮光可使遮光叶片中 34% 的铁转移到新生组织中被再利用, 改善菜豆新叶的铁营养状况^[28, 29]。由此可见, 衰老可促进器官中物质的转移, 提高难移动养分的再利用率。

质外体 pH。如前所述, 质外体 pH 主要通过 2 个方面影响铁的运输, 进而影响植物体内铁的再利用率。一方面是由于质外体 pH 对淀积在质外体中铁的活化有一定的调节作用; 另一方面则是质外体 pH 调节着原生质膜上铁还原酶的活性, 从而影响铁的跨膜运输。质外体 pH 可通过外源措施来调节, 介质供应铵态氮时, 质外体 pH 降低, 供应硝态氮或高浓度的碳酸盐时则升高; 另外也可用酸雾直接喷施叶片的方法降低质外体 pH, 提高体内铁的再利用率^[15, 18, 31]。

生长调节剂。生长调节剂主要通过调节体内代谢的途径来调节体内铁的再利用。用乙烯利处理基部, 可以促进株蒜生长, 其干重明显高于对照, 同时茎杆的枯萎明显早于对照。由此看出乙烯利不仅能促进器官的成熟, 同时也加速了成熟器官的衰老, 因而对成熟器官细胞内含物质的解体及外运有一定的影响。与乙烯利的作用相反, 细胞分裂素能延缓器官的衰老, 促进细胞分裂, 加速新生组织的生长, 增强了新生库对各种矿质养分的需求, 从而可调运体内矿质养分向其输入。郭世伟用外源乙烯利和细胞分裂素处理缺铁玉米植株时发现 2 种外源激素都能有效地提高玉米体内铁的再利用效率。

植物体内铁再利用的程度还与植物种类、基因型有关^[11, 31], 如铁高效型植物的铁再利用能力通常较强^[11]。

综上所述, 提高植物体内铁的再利用效率是研究植物铁营养的一个全新领域, 对产量的形成、优良品质的构成都有极为重要的意义, 同时也为挖掘植物自身潜力, 提高植物抗逆性提供了理论依据。

参 考 文 献

- 1 Lindsay W L, Schwab A P. The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *J Plant Nutr*, 1982, 5: 821~ 840
- 2 Chen Y, Barak P. Iron nutrition plants in calcareous soils. *Adv Agron*, 1982, 35: 217~ 240
- 3 Olsen R A, Miller R O. Absorption of ferric iron by plants. *J Plant Nutr*, 1986, 9 (3~ 7): 751~ 757
- 4 Romheld V, Marschner H. Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. In: Tinker B, Lauchli A, et al, eds. *Advances in Plant Nutrition*. Praeger Publishers, 1986, 155~ 192
- 5 Romheld V. Existence of two different strategies for the acquisition of iron in higher plants. In: Winkelmann G, van der Helm D, Neilands J B, eds. *Iron Transport in Microbes, Plants and Animals*. VCH, Weinheim, FRG. ISBN 3-527-26685-2 (Weinheim), 1987, 353~ 374
- 6 Welkie G W, Miller G W. Plant iron uptake physiology by nonsiderophore systems. In: Barton L L, Hemming B C, eds. *Iron Chelation in Plants and Soil Microorganisms*. Academic Press, Inc. Harcourt

- Brace Jovanovich, Publishers, 1993, 345~ 366
- 7 Romheld V, Marschner H. Mechanism of iron uptake by peanut: I Fe³⁺ reduction, chelate splitting and release of phenolics Plant Physiol, 1983, 71: 949~ 954
 - 8 Tiffin L O. Translocation of iron citrate and phosphorus in xylem exudate of soybean Plant Physiol, 1970, 45: 280~ 283
 - 9 Van Goor B J, Wiersma S D. Chemical forms of manganese and zinc in plant exsudates Physiol Plant, 1976, 36: 213~ 216
 - 10 Mengel K. Iron availability in plant tissues-iron chlorosis on calcareous soils In: Abadia J, ed Iron Nutrition in Soils and Plants, 1995, 389~ 371
 - 11 Mass FM, van deWetering P A M, Van Beusichem M L, Bienfait H F. Characterization of phloem iron and its possible role in the regulation of Fe- efficiency reaction Plant Physiol, 1988, 87: 167~ 171
 - 12 Ferrandon M, Channel A R. Cuticle retention, foliar absorption and translocation of Fe, Mn and Zn supplied in organic and inorganic form. J Plant Nutr, 1988, 11: 379~ 385
 - 13 Stephan U W, Scholz G W. Nicotianamine: mediator of transport of iron and heavy metals in the phloem? Physiol Plant, 1993, 88: 206~ 211
 - 14 Rutland R B, Bukovac M J. The effect of calcium bicarbonate on iron absorption and distribution by *chrysanthenum morifolium* (Ram.). Plant and Soil, 1971, 35: 225~ 236
 - 15 Mengel K, Geurtzen G. Relationship between iron chlorosis and alkalinity in *Zea mays*. Physiol Plant, 1988, 72: 460~ 465
 - 16 Holden M J, Luster D G, Chaney R L, Buckhot T J, Rodson C. Fe- chelate reeducates activity of plasma membranes isolated from tomato roots Plant Physiol, 1991, 97: 298~ 303
 - 17 Toulon V, Sentenac H, Thibaud J B. Role of apoplast acidification by the H⁺ pump. Effect on the sensitivity to pH and CO₂ of iron reduction Planta, 1992, 186: 551~ 556
 - 18 Tagliavini M. A acid spray regreening of kiwifruit leaves affected by lime induced Fe chlorosis In: Abadia D, ed Proc 7th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants 1994
 - 19 Terry N, Abadia J. Function of iron in chloroplasts J Plant Nutr, 1986, 9(3~ 7): 609~ 646
 - 20 Hewitt E J. Essential and functional metals in plants In: Robb D A, Pierpoint W S, eds Metals and Micronutrients Uptake and Utilization by Plants New York: Academic Press, 1983, 277~ 323
 - 21 Seckbach J. Ferretting out the secrets of plant ferritin-A review. J Plant Nutr, 5: 369~ 394
 - 22 Goodman B A, Dekock P C. Mossbauer studies of plants materials: I Duckweed, stock, soybean, and pea J Plant Nutr, 1983, 5: 319~ 324
 - 23 Campbell W H, Redinbaugh M G. Ferric-citrate reductase activity of nitrate reductase and its role in iron assimilation by plants J Plant Nutr, 1984, 7: 403~ 407
 - 24 Bienfait H F, Bino R J, van der Blik A M, Duivenvoorden J F, Fontaine J M. Characterization of ferric reducing activity in roots of Fe-deficient phaseolus vulgaris Physiol Plant, 1983, 59: 196~ 202
 - 25 Miller G W, Pushnik J C. Iron chlorosis, the role of iron in chlorophyll formation. Utah Sci, 1983, 44: 99~ 103
 - 26 Agarwala S C, Shama C P, Farooq S. Effect of iron supply on growth, chlorophyll, tissue iron and activity of certain enzymes in maize and radish. Plant Physiol, 1965, 40: 493~ 499
 - 27 Dickson R E, Vogelmann T C, Larson P R. Glutamine transfer from xylem to phloem and translocation to developing leaves of *Populus deltoides* Plant Physiol, 1985, 77: 412~ 417
 - 28 邹春琴. 提高玉米和菜豆铁营养效率的途径及其机理: [博士学位论文] 北京农业大学, 1995
 - 29 Zhang Ch D. Uptake, transport and remobilization of iron in bean plants: [Doctor-Thesis] Hohenheim: University Stuttgart, 1995
 - 30 Doney K C. Effects of various leaves of bicarbonate, phosphorus and pH on the translocation of foliar applied iron in plants Soil Sci, 1965, 89: 269~ 275
 - 31 姜成后. 大蒜植株中的细胞内含物由衰老叶片向顶端生长部位的循环转移. 北京农业大学学报, 1981, 7(1): 1~ 22