

植物吸收环境中金属元素的动力学模型

王宝利^{1,2}, 吴沿友¹, 刘丛强¹

(1. 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550002;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:植物吸收金属元素的过程主要是一个主动吸收过程。目前用离子载体学说解释离子主动吸收过程已经得到了广泛的认同;而且各种各样的酶参与了植物主动吸收金属离子的过程。本文对利用酶促反应动力学描述植物吸收环境中金属元素这一现象的可行性及应用现状作了讨论。

关键词:金属元素; 主动吸收; 离子载体; 酶促反应动力学

中图分类号:X142; **文献标识码:**A

植物在漫长的进化过程中形成了吸收、富集金属元素的能力,这一特性可用于植物修复,利用指示植物找矿,环境污水处理等。植物吸收金属元素动力学的研究,为富集植物种类的发现和筛选以及进一步的基因育种等提供理论依据。目前植物吸收金属元素的研究大都涉及离子的主动吸收过程,涉及到离子载体的研究,涉及到蛋白酶反应的研究。这一切都为用酶促反应动力学描述植物吸收环境中金属元素奠定了基础。本文简要讨论了吸收过程中动力学方面一些研究现状。

1 植物对环境中金属元素的吸收过程

金属元素是植物营养所必需的^[1]。如 Fe、Mn、Cu 等是许多酶反应的必需辅助因子;Zn 是维持某些蛋白质结构的重要因子。而且,近来在动物和植物中发现了金属离子参与了信号传递^[2,3]。植物对环境金属元素的生物吸收主要是指植物利用其新陈代谢产生的能量,通过离子转移系统把金属离子输送到细胞内部。生物吸收不同于生物吸附,生物吸附主要是指金属离子与生物体细胞壁表面上一些具有络合、配位能力的基团(巯基、羧基、羟基等)形成离子或共价键从而被吸附,或是被胞外分泌物或细胞壁上的腔洞捕获

而沉积。植物对环境中金属元素的吸收过程一般可分为三个阶段:金属元素的可溶化,植物对金属元素的捕获,植物对金属元素的摄入。

现以植物对铁元素的吸收为例说明植物对环境中金属元素的吸收过程。植物通过两种不同的方式吸收环境中的铁。禾本植物释放小分子量、高亲和力的三价铁螯合物——植物铁载体(phytosiderophores)。植物铁载体溶解植物根围中的三价铁,并被特殊的膜受体识别吸收^[4,5]。在双子叶植物和非禾本的单子叶植物中,结合在细胞质膜上的三价铁还原酶调节铁的吸收;细胞内 NADH 上的电子通过这种还原酶传递到^[6]植物根围中的植物铁载体上^[7],载体上的三价铁获得电子被还原成二价铁,从植物铁载体上释放随之被专一的传输蛋白送入细胞质中^[8]。植物对环境中金属元素的吸收过程受吸收的金属离子浓度影响。铁的缺乏可导致三价铁还原酶的活性几倍到十几倍的增高^[9,10],同时二价铁传输体(Fe^{2+} transporter)的活性也增高^[9],从而提高了对铁的亲和力。IRT1 基因是编码二价铁传输体的基因。当铁缺乏是 IRT1 高度表达,在铁缺乏植物中对二价铁传输体的诱导可增强对二价金属阳离子的吸收,包括 Cd^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Co^{2+} ^[11]。从以上的吸收过程可以看出,植物体中各种各样的酶或联合或单独地参与了对环境中金属元素的吸收,这是用酶促反应动力学定量描述植物吸收环境中的金属元素的基础。

收稿日期:2002-02-01;修回日期:2002-10-22

第一作者简介:王宝利(1976—),男,博士研究生,从事生物地球化学的研究。

2 酶促反应动力学的应用前提

酶是蛋白质,在温和的条件下催化生物体内的各种生化反应。酶促反应动力学(kinetics of enzyme-catalyzed reactions)是研究生化酶催化生化反应时反应速度及其影响因素的科学。这些因素主要包括酶的浓度、底物的浓度、pH、温度、抑制剂和激活剂等。Michaelis 和 Menten 提出了酶促反应动力学的基本原理,并归纳为一个数学表达式,即米氏方程:

$$V = V_{\max} [S] / (K_m + [S])$$

其中: V 为反应速率; V_{\max} 为最大反应速率; K_m 为米氏常数,即当酶反应速率达到最大反应速率一半时的底物浓度; $[S]$ 为底物浓度。米氏方程表明了底物浓度与酶反应速度间的定量关系,底物浓度与酶反应速度的关系如图 1 所示。由图 1 可知:当底物浓度较低时,反应速度与底物浓度呈正比关系,表现为一级反应;随着底物浓度的增加,反应速度不再按正比升高,反应表现为混合级反应;底物浓度继续加大,曲线为零级反应,这时酶已经被底物饱和。将米氏方程改写为:

$$1/V = (K_m/V_{\max}) \times (1/[S]) + 1/V_{\max}$$

利用双倒数作图法(图 2)可以求得 K_m 、 V_{\max} ; 从而可以对不同底物不同的酶进行横向和纵向比较。利用米氏方程也可以研究各种影响因素下底物和酶相互作用的定量关系。

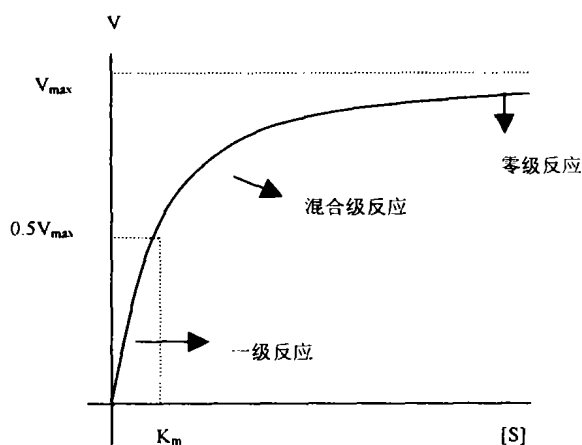


图 1 酶促反应速度与底物浓度的关系

Fig. 1. The relationship between reaction rate and substrate concentration in the process of enzyme-catalyzed reaction.

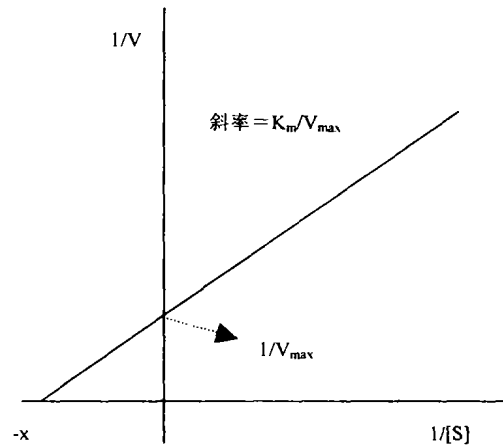


图 2 双倒数作图法

Fig. 2. The double reciprocal plot.

3 利用酶促反应动力学描述植物吸收金属元素的可行性

目前植物通过金属运送载体吸收金属离子^[12-15]已经达到了广泛的共识。植物中的金属运送载体是蛋白质。例如 IRT1 是编码 Fe^{2+} 传递体的基因,铁缺乏是 IRT1 高度表达^[11]; ZRT1 是编码二价锌传输体蛋白的基因。植物在吸收金属元素的过程中,影响能量供应、影响生长、影响外部介质的组成和浓度的因素都能影响植物细胞对金属离子的主动吸收;而且植物积累金属离子的能力与它合成蛋白质的能力密切相关。解释生物主动吸收机制的假说很多,如阴离子呼吸学说、生物泵和离子吸收的载体学说等等。离子吸收的载体学说能比较完善地从理论上解释关于离子主动吸收中的三个基本阶段,即离子的选择性吸收,离子通过质膜以及在质膜中转移,代谢作用对离子吸收的调节,其主要内容为:在质膜外侧的离子与某一带相反电荷的载体结合,形成离子-载体复合物,离子被携带透过质膜,在质膜内侧复合物解离,离子被俘获在细胞内,不易单独扩散,而载体可继续运载离子。载体具有某些专一性,每一种离子都有其适合的载体,每一载体可与某一或某几种化学性质近似的离子结合。载体运载消耗的能量,由呼吸过程来提供。这一切都与酶催化生化反应的情况类似。由此可见,用酶促反应动力学定量描述植物吸收金属离子这一现象是可行的。

用酶促反应动力学来描述植物对金属元素的

吸收特性,把整个植物细胞看作为一个统一的酶体系,金属元素是这一体系的作用底物。植物主动吸收金属元素的动力学可用类似于米氏方程的数学式表示:

$$V = V_{\max} [M] / (K_m + [M])$$

其中式中 V 是植物细胞吸收金属离子速率, V_{\max} 是植物细胞被金属离子饱和时吸收速率的最大值, K_m 是表征植物细胞和金属元素吸收关系的特征常数, $[M]$ 是植物细胞外可溶的金属离子的浓度。不同的植物对不同的金属元素的吸收特性是不同的,通过这一模式,就可以对不同的植物对不同的金属元素的吸收进行横向和纵向比较,为科学研究和生产实践提供数据依据。

4 利用酶促反应动力学研究植物吸收金属元素的应用现状

利用酶促反应动力学研究植物吸收金属元素现在主要有以下两个方面的应用。一方面主要是通过酶动力学参数,了解各个载体之间的相互关系^[9],胞外金属离子浓度对吸收的影响^[9,14],胞外不同金属离子之间的相互作用^[9,14,16]。结合在细胞质膜上的三价铁还原酶将植物铁载体上的三价铁还原成二价铁,通过二价铁传输体而被植物细胞吸收。衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 在铁缺乏诱导下对 Fe^{3+} 吸收的 K_m 和 V_{\max} 分别是 $31.5 \mu\text{mol}$ 和 $11 \times 10^{-6} \text{nmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; 对 Fe^{2+} 吸收的 K_m 和 V_{\max} 分别是 $3.75 \mu\text{mol}$ 和 $38.2 \times 10^{-6} \text{pmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, K_m 和 V_{\max} 值前者分别是后者的 10 倍和 250 倍左右。这说明 *Chlamydomonas reinhardtii* 对铁吸收的限速步骤在于二价铁传输体而不是三价铁还原酶^[9]。另一方面通过酶动力学参数可以了解不同种类植物对金属离子的吸收特性。例如通过十字

花科植物 *Thlaspi. Caerulescenes* 和 *Thlaspi. arvense* 根吸收 Zn^{2+} 的酶动力学研究(表 1),可知前者对 Zn^{2+} 高度富积,而且植物培养液中 Zn^{2+} 的浓度对 Zn^{2+} 吸收影响很大^[14]。

表 1: *Thlaspi. Caerulescenes* 和 *Thlaspi. arvense* 吸收 Zn 的动力学参数

Table 1. Kinetic parameters for *Thlaspi. Caerulescenes* and *Thlaspi. arvense* absorbing zinc by roots

| | <i>Thlaspi. Caerulescenes</i> | | <i>Thlaspi. arvense</i> | |
|---|-------------------------------|--------|-------------------------|-------|
| $[Zn] \mu\text{mol}$ | 0 | 1 50 | 0 | 1 10 |
| $K_m / \mu\text{mol}$ | 4 | 6 5 | 2 | 2 2 |
| $V_{\max} / \text{pmol} \times 10^{-6} \text{cell} \text{min}^{-1}$ | 244 | 271 76 | 80 | 43 43 |

5 结语

目前研究表明,植物吸收金属元素的过程属于可饱和的反应过程,可以用米氏方程^[17]来描述。若反应速率随着金属元素在植物体内的逐步积累受到抑制,再考虑热力学方面,这时就可以尝试用基本平衡方程(Equilibrium Based Equation)^[18]来描述植物吸收金属元素过程。 P 为气压, K 为平衡常数。

$$V = \frac{V_{\max} ([M] - P/K)}{K_m + ([M] + P/K)}$$

植物吸收金属元素的过程非常复杂,要想建立一个理想的动力学模型来描述这一过程,还需要以下几个方面的深入研究。一是植物吸收金属元素机理的进一步研究,这是建立模型的基础。二是环境因子对植物吸收金属元素过程的影响情况,这些影响是否具有共性。三是需要从地球化学、生物化学、物理化学等多种学科综合考虑,是否存在描述所有植物吸收金属元素的统一动力学模型。

参 考 文 献

- [1] Fox T C, Guerinot M L. Molecular biology of cation transport in plants[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1998, 49: 669 ~ 696.
- [2] Orgad S, Nelson H, Segal D, et al. Metal ions suppress the abnormal taste behavior of the *Drosophila* mutant malvolio[J]. *J. Exp. Biol.*, 1998, 201: 115 ~ 120.
- [3] Hirayama T, Kieber J J, et al. Responsive-to-antagonist1, a Menkes/Wilson disease-related copper transporter, is required for ethylene signaling in *Arabidopsis*[J]. *Cell.*, 1999, 97:383 ~ 393.
- [4] Chaney R L, Bell P F. Complexity of iron nutrition: lessons for plant-soil interaction research[J]. *J. Plant Nutr.*, 1987, 10: 963 ~ 994.
- [5] Bienfait H F. Mechanisms in Fe-efficiency reactions of higher plants[J]. *J. Plant Nutr.*, 1988, 11:605 ~ 629.

- [6] Buckhout T J, Bell P F, Luster D G, et al. Iron-stress induced redox activity in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) is localized on the plasma membrane[J]. *Plant Physiol*, 1989, 90: 151 ~ 156.
- [7] Chaney R L, Brown J C, Tiffin L. Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans[J]. *Plant Physiol*, 1972, 50: 208 ~ 213.
- [8] Fox T C, Shaff J E, et al. Direct measurement of ^{59}Fe -labeled Fe^{2+} influx in roots of pea using a chelator buffer system to control free Fe^{2+} in solution[J]. *Plant Physiol*, 1996, 111:93 ~ 100.
- [9] Eckhardt U, Buckhout T. Iron assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii* involves ferric reduction and is similar to Strategy I in higher plants [J]. *J. Exp. Bot.*, 1998, 49: 1 219 ~ 1 226.
- [10] Bienfait H F, Bino R J, et al. Characterization of ferric reducing activity in roots of Fe-deficient *Phaseolus vulgaris*[J]. *Plant Physiol*, 1983, 59: 196 ~ 202.
- [11] Cohen C K, Fox T C, et al. The role of iron-deficiency stress responses in stimulating heavy-metal transport in plants[J]. *Plant Physiol*, 1998, 116:1 063 ~ 1 072.
- [12] Maathuis F J M, Sanders D. Regulation of K^+ absorption in plant root cells by external K^+ : interplay of different plasma membrane K^+ transporters [J]. *J. Exp. Bot.*, 1997, 48:451 ~ 458.
- [13] Rugh C L, Wilde H D, et al. Mercuric ion reduction and resistance in transgenic *Arabidopsis thaliana* plants expressing a modified bacterial merA gene[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, 93: 3 182 ~ 3 187.
- [14] Pence N, Larsen P B, et al. The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97: 4 956 ~ 4 960.
- [15] Rogers E E, Eide D J, et al. Altered selectivity in an *Arabidopsis* metal transporter[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97:12 356 ~ 12 360.
- [16] Hershinkel M, Moran A, et al. A zinc-sensing receptor triggers the release of intracellular Ca^{2+} and regulates ion transport [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, 98:11 749 ~ 11 754.
- [17] Michaelis L, Menten M L. The kinetics of invertin action[J]. *Biochem. Z.*, 1913, 49:333 ~ 369.
- [18] Hoh C, Cord-Ruwisch R. Experimental evidence for the need of thermodynamic considerations in modelling of anaerobic environmental bioprocesses [J]. *Wat. Sci. Tech.*, 1997, 36:109 ~ 115.

THE KINETIC MODEL OF PLANTS ABSORBING THE METALLIC ELEMENTS IN THE ENVIRONMENT

Wang Baoli^{1,2}, Wu Yanyou¹, Liu Congqiang¹

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

Abstract

The process in which plants absorb metallic elements is mostly an initiative absorption process. Explaining this with the carrier theory of ions at present has already been commonly accepted. And various enzymes are involve in the initiative-absorption-process. This paper discusses the feasibility to use kinetics of enzyme-catalyzed reactions to describe the process.

Key words: metallic element; initiative absorption; ionic carrier; kinetics of enzyme-catalyzed reactions