

植物生长必需的微量营养元素——镍

张西科* 张福锁 李春俭

(北京农业大学植物营养系 北京 100094)

摘 要

自1975年首次发现镍是脲酶的组成成分以来,镍是否是植物生长所必需的营养元素一直为许多研究者所关注。越来越多的证据表明,镍可能是植物生长所必需的微量营养元素,这不仅是由于脲酶在植物体内的氮代谢过程中起着重要作用,而且是由于植物缺镍时生长发育受到抑制,甚至不能完成生命周期。本文总结了国际上有关方面的研究进展,并讨论了影响镍有效性的土壤条件。

关键词 镍;微量元素

镍是在地壳中含量较为丰富的矿质元素之一,也是植物体的组成成分,植物体内镍的含量一般为0.05—0.5mg/kg^[1]。植物对镍很敏感,当营养液中镍浓度超过1mg/kg时,有些植物就会出现中毒症状。但除了认识到镍在较高浓度时对植物生长有毒害作用及镍盐可作为杀菌剂外,很长一段时间里对镍的生物学意义不明确。人们起初把镍作为杀菌剂在作物上施用,发现同时对作物生长有促进作用,特别是少量的镍对松树幼苗、小麦、棉花、豌豆、向日葵的生长有刺激作用;此外,还发现镍可促进大豆、小麦、菜豆、豌豆种子的萌发^[2]。尽管如此,由于对镍在植物体内代谢过程中的作用尚不清楚,植物对镍的必需性一直没有能够得到确认。

自1975年发现镍是脲酶的组成成分以来,人们对镍在高等植物体中的作用有了新的认识,随后又发现镍还是几种氢化酶、脱氢酶及甲基酶的组分^[3-5]。Eskew等^[6]发现,缺镍的大豆由于植株体内脲酶活性受到抑制而使其叶中的尿素累积到毒害水平,叶尖出现坏死现象。Walker等^[7]用豌豆做试验发现在植物的生殖生长阶段镍参与了体内的氮代谢。Checkai等^[8]报道缺镍的番茄植株新生叶失绿,继而引起了分生组织坏死。80年代中期,Brown等^[9]在实验室条件下系统研究了镍对植物生长和代谢的影响,发现植物受镍影响的主要代谢过程包括种子萌发、衰老、氮代谢和铁吸收,并且发现缺镍时有些植物不能完成生命周期,进而指出了镍是植物生长所必需的微量营养元素^[10]。

1 镍在植物体中的作用

1.1 脲酶在植物代谢中的作用

镍是脲酶的组成成分,镍对植物体内代谢过程的参与是通过影响脲酶的活性来完成的。因此,植物对镍的必需性取决于脲酶是否参与植物体内的重要代谢过程。

* 现在河北大学农学系工作。

1975年,人们首次从刀豆中提纯了脲酶并鉴定了其组成成分。结果表明,脲酶蛋白(Mr590,000)由六个亚基组成,每个亚基含有2个镍原子和一个活性位点^[11]。镍原子间的距离小于0.6nm,每个镍原子分别同三个氮原子和三个氧原子结合在一起^[12]。镍在脲酶中的作用是专一的,Klucase^[13]发现在缺镍条件下,脲酶几乎没有活性,并且加入V、Sn、Cr或Pb等其它金属离子均不能替代镍而使其活性恢复。

大多数高等植物都含有脲酶,其作用是催化尿素分解成 NH_4^+ 和 H_2O 。尿素一般来自于酰胺(尿酸、尿囊素、尿囊酸)和胍(精氨酸、刀豆球蛋白和胍基丁胺)的代谢过程。在植物体内,酰胺和胍是氮的转运和贮存形式。豆科作物固定的氮大部分以酰胺形式转移到地上部。在大豆和豇豆体内,从衰老部分向种子等正在生长部位转移的氮大部分是酰胺的形式。尿素的另一个来源是精氨酸代谢过程。精氨酸是植物体内氮转运和贮存的主要化合物之一,是植物氨基酸的主要运输形式及某些植物地下器官的氮贮存形式。对379种植物的调查分析发现,精氨酸占种子中氨基酸的7.7%,精氨酸态氮占总氨基酸态氮的21.1%,居各种氨基酸之首^[14]。在精氨酸代谢过程中,束缚在胍基中的氮通过精氨酸酶和刀豆氨酸酶降解为脲酶的作用底物——尿素。

植物种子形成和萌发的过程是氮素代谢最旺盛的时期,这时各种含氮化合物的形成、转运、降解及累积都在剧烈进行。研究发现,无论是在氮化合物转移、累积的种子形成过程中,还是在氮化合物降解、运出的萌发过程中,精氨酸都居于代谢的中心地位^[15,16]。而精氨酸的降解产物是鸟氨酸和尿素。

从上述结果可以看出,在植物的氮代谢过程中,脲酶起着重要作用。其作用的底物——尿素来源于精氨酸和酰胺。前者是种子贮藏蛋白氨基酸中最丰富的含氮化合物,而后者不仅是核酸代谢过程中重要的氮源,也是大豆等豆科作物固定氮的主要转运形式。缺乏脲酶活性的植物会在种子中累积大量的尿素,或者在种子萌发时产生大量的尿素,这会严重阻碍种子的萌发。

1.2 含镍的其它酶类

脲酶是首先发现的含镍酶类,其后又陆续发现了一些含镍的酶及一些需镍的酶类(表1)。

表1 已发现的含镍酶类及需镍酶类

| 酶 | 存在生物 | 镍的作用 |
|-------|------------|---------------------------------|
| 脲酶 | 植物、微生物 | 酸性催化及 H_2O 激活作用 |
| 氢化酶 | 许多微生物及某些植物 | H_2 的束缚位点及片段 |
| 甲基辅酶 | 甲烷微生物 | 催化脱硫作用 |
| Co脱氢酶 | 甲烷微生物 | 催化巯基形成C-C键 |
| 肝脱氢酶 | 动物 | 未知,缺镍时活性受到抑制 |

从表1可以看出,镍是许多氢化酶的组成成分^[17,18]。氢化酶参与了电子传递过程中的许多步骤,为一些可以利用 H_2 的微生物提供能量。原来认为在高等植物中不存在氢化酶,但Hausinger(1987)报道,大麦根以及根尖组织中存在此类酶。目前已发现具有含镍氢化酶的微生物有35种,包括甲烷细菌、加氢氧化细菌、硫还原细菌以及光合需氧和固氮微生物等^[19]。氢化酶还普遍存在于能与高等植物共生固氮的微生物如根瘤菌中,其功能是参与由固氮酶产生的 H_2 的再循环反应。在这一过程中,伴随着 H_2 的氧化和ATP的合成反应,可

为根瘤菌的其它代谢活动提供能量。Evans等⁽¹⁷⁾通过营养液培养方法研究了Ni对大豆根瘤氢化酶活性的影响,发现加镍可以显著提高大豆结瘤微生物的氢化酶活性。这一结果与Arp⁽²⁰⁾发现的每mol氢化酶含有0.59g Ni的结论一致。

甲烷微生物都含有甲基—CoM还原酶,在该酶的催化下,甲烷细菌能够释放出甲烷。已证明这个酶的主要成分为 F_{430}^{55} ,其中含有镍,其它金属元素不能替代镍在 F_{430} 中的功能。此外,大多数甲烷细菌还含有含镍氢化酶和含镍氧化脱氢酶⁽²¹⁾,由此可见,镍是甲烷细菌必需的营养元素⁽²²⁾。

1.3 镍的其它生理作用

有些生物需要镍,但与尿素和 H_2 的代谢无关。Van Baalen和Donnell⁽²³⁾发现了一种微生物在以 NH_4^+ 为氮源时需要镍,但镍的作用不清楚。此外,有人发现镍对两种不含有脲酶的藻类的生长有刺激作用,缺镍时其细胞失绿,供镍后失绿症状消失⁽²⁴⁾,但镍在这里的作用也不清楚。

1.4 镍对植物生长的影响

已有许多实验证明豆科和禾本科作物在施用镍肥时可以促进生长⁽²⁵⁾。Bertrand和Wolf⁽²⁶⁾报道,豆科作物根瘤中的含镍量较根系高,而且在低镍土壤中施镍可以使大豆根瘤重量增加83%并增产25%。Horak(1985)发现许多豆科作物的籽粒中镍的含量比较高,而且镍对种子萌发过程中参与氮代谢的脲酶的活性起着关键作用。他把含镍量较高和较低的大豆种子分别接种根瘤菌后种植在含镍较少的土壤中,发现在萌发后的三天内,高镍种子的根系生长好于低镍种子,而且在最后收获时前者的生物量和籽粒产量分别高于后者52%和64%。他认为造成这一结果的原因是由于镍增加了脲酶的活性并改善了种子中氮的利用率⁽²⁷⁾。

Brown等研究了一些禾本科作物如小麦、大麦、燕麦等对镍的需求状况^(10,28,29),发现缺镍会导致燕麦早衰及大麦生长受阻;供镍可使大麦籽实产量提高,缺镍不严重时可以使大麦种子的活力及萌发率降低;严重缺镍可使种子完全丧失活力。这些结果说明镍是植物正常生长所必需的微量元素,缺镍使大麦不能完成正常的生长周期,Brown等发现镍还对植物根系对铁的吸收有影响。

2 植物体内及土壤中的镍

与植物必需的Mn、Cu、Zn等微量营养元素相比(表2),镍在植物体中的含量较低,一般为0.05—10mg/kg,平均为1mg/kg。在土壤中的含量随母质的不同而呈现出较大的差异,低的只有几mg/kg,高的可达1000mg/kg(Crowder和St.-Cry,1991)。

一般认为,镍是亲铁元素,土壤中镍大部分与铁锰氧化物结合在一起形成复合物或吸附在铁锰氧化物的表面。有人估计土壤中与铁、锰氧化物在一起的镍约占土壤中镍总量的15%—30%。此外,镍还可以与一些有机化合物形成高效的络合物,这种螯合态的镍在土壤中容易移动并容易被植物吸收。土壤溶液中镍的形态一般有 Ni^{2+} , $Ni(H_2O)_6^{2+}$, $Ni(OH)^+$ 和 $Ni(OH)_3$ 等。一般随土壤pH的升高,镍的有效性降低。

镍一般以离子形态被植物吸收,土壤中天然的有机或人工合成的螯合剂的存在会大大降低镍的吸收。在土壤pH低于5.5时,镍的有效性会大大提高。镍在植物木质部和韧皮部的可移动性比较高,在木质部汁液中,镍以有机离子复合物的形式存在。叶片衰老时,70%

以上的老叶中的镍可以重新活化转运到正在生长的部位, 施于叶片的镍也能很快地被植物吸收并转移。

表 2 土壤和植物中镍和其它金属元素的含量 (mg/kg)

| 元 素 | 土 壤 | | 植 物 | |
|-----|-----|----------|----------|-------|
| | 平均值 | 范 围 | 一般范围 | 中毒临界值 |
| Mn | 850 | 100—4000 | 15—100 | 500 |
| Zn | 50 | 10—300 | 8—15 | 500 |
| Cu | 20 | 2—100 | 4—15 | 30 |
| Ni | 40 | 10—1000 | 1 | 25 |
| Co | 8 | 1—40 | 0.05—0.5 | — |

参 考 文 献

- [1] Mishra, D. and Kar, M., *Bot. Rev.*, 1974, 40: 395—452.
- [2] Dixon, N. E., Gazzola, C., Blakeley, R. L. and Zerner, B. J., *J. Plant Nutr.* 10: 653—661.
- [3] Friedrich, C. G., Schneider, K. and Freidrich, B. J., *Bacteriol.* 1982, 152: 42—48.
- [4] Drake, H. L., Huo, S. L. and Wood, H. G. J., *Biol. Chem.*, 1980, 255: 7174—7180.
- [5] Ellefson, W. L., Whitman, W. B. and Wolfe, R. S., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1982, 79: 3707—3710.
- [6] Eskew, D. L., Welch, R. M. and Cary, E. E., *Science*, 1983, 222: 621—623.
- [7] Walker, C. D., Graham, R. D., Madison, J. T., Cary, E. E. and Welch, R. M., *Plant Physiol.*, 1985, 79: 474—479.
- [8] Checkai, R. T., Norvell, W. A. and Welch, R. M. *Agronomy Abstracts*, 1986, p. 195.
- [9] Brown, P. H., *Doctoral Thesis*, 1988, 43—151.
- [10] Brown, P. H., Welch, R. M. and Cary, E. E., *Plant Physiol.*, 1987, 85: 801—803.
- [11] Dixon, N. F., Blakeley, R. L. and Zerner, B., *Can J. Biochem.*, 1980, 58: 474—480.
- [12] Alagna, L., Hasnain, S. S., Piggott, B. and Williams, D. J., *Biochem.*, 1984, 220: 591.
- [13] Klucas, R. V., Hanus, F. J., Russell, S. A. and Evans, H. J., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1983, 80: 2253—2257.
- [14] Polacco, J. C. and Holland, M. A., *International Review of Cytology.*, 1993, 145: 65—103.
- [15] Kang, J. H. and Cho, Y. D., *Plant Physiol.*, 1990, 93: 1230—1234.
- [16] Stebbins, N., Holland, M. A., Cianzio, S. R. and Polacco, J. C., *Plant Physiol.*, 1991, 97: 1004—1010.
- [17] Evans, H. J., Harker, A. R., Rapen, H., Russell, S. A., Hanus, F. J. and Zuber, M., *Annu. Rev. Microbiol.*, 1987, 41: 335—361.
- [18] Walsh, C. T. and Orme—Johnson, W. H., *Biochemistry*, 1987, 26: 4901—4906.
- [19] Hausinger, R. P., *Microbiol. Rev.*, 1987, 51: 22—42.
- [20] Arp, D. J. *Arch., Biochem Biophys.*, 1985, 237: 504—512.
- [21] Hammel, K. E., Cornwell, K. L., Dickert, G. B. and Thauer, R. K. J., *Bacteriol.*, 1984, 157: 975—979.
- [22] Schonheit, P., Moll, J. and Thaver, R. K. *Arch., Microbiol.*, 1979, 123: 105—108.
- [23] Van Baalen, C. and O'Donnell, R., *J. Gen. Microbiol.*, 1978, 105: 351—353.
- [24] Soedor, G. J. and Engelmann, G. *Arch. Microbiol.*, 1984, 137: 85—87.
- [25] Dalton, D. A., Russell, S. A. and Evans, H. J., *Biofactors*, 1988, 1: 11—16.
- [26] Bertrand, D. and De Wolf, A., *C. R. Hebd., Agrochimica*, 12: 110—117.
- [27] Horak, O. *Phyton*, 1985, 25: 135—146.
- [28] Brown, P. H., Welch, R. M. and Madison, J. T., *Plant Soil*, 1990, 125: 19—27.
- [29] Brown, P. H., Welch, R. M., Cary, E. E. and Checkai, R. T., *J. of Plant Nutrition*, 1987, 10: 2125—2135.