

重金属污染对植物光合作用的影响^①

李裕红 黄小瑜

(厦门大学环境科学中心, 福建 厦门 361005)

摘要: 简要概述重金属污染对植物叶片的叶绿体超微结构、叶绿素含量、类囊体膜PS I、PS II 电子传递活性、希尔反应活力以及光合产物输配等植物光合作用特征的影响。

关键词: 重金属 植物 光合作用

光合作用是生物体将光能转化为化学能的过程, 是自然界中最重要的化学反应, 是生物界最基本的物质代谢和能量代谢, 是植物的基本生命活力。光合作用是绿色植物特有的功能, 它是在叶绿体内进行的。叶绿体的主要结构是由光合片层膜系统构成的类囊体, 所有的光合色素和大部分光合系统成员都附着在类囊体和片层膜上, 也就是类囊体膜上分布着光合色素系统和光合电子传递体, 类囊体和片层膜在光下完成光能向化学能的转变。光合色素系统分为光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II), 由 PS I 和 PS II 及电子传递体串联起来构成光合电子传递链。光合作用的整个过程包含两个部分: 光反应和暗反应。Hill 反应就在光反应过程中进行, 这个过程是光合作用中最有独特性和最本质的部分。高等植物的光合作用常受到各种不利环境因素的影响, 重金属污染就是其中因素之一。重金属一般是指密度在 $4.5 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 以上的金属, 重金属污染主要指铅、镉、铜、锌、砷、汞、铬等污染。重金属对农田的污染会导致重金属在作物根、茎、叶和籽粒中大量积累, 不仅会进入食物链, 危及人类的健康, 也会严重影响作物的生长发育, 造成产量的下降。因而, 从光合作用角度探讨重金属污染对植物生长、发育的伤害机理及植物对重金属胁迫的耐性机制具有重要意义。

1 重金属污染对植物叶片形态和叶绿体超微结构的影响

重金属对植物的伤害是破坏叶片的叶绿素结构, 降低了叶绿素的含量, 从而抑制了光合作用。林舜华等^[1] 用 Cd 0.01—5ppm 处理的植株, 在胁迫 7—8 天

后, 从 0.05ppm 开始, 叶色不同程度的发黄褪绿, 5ppm 浇灌的褪绿尤为显著。但随着植株的生长发育, 对重金属产生一定的抗性, 到 8 月中旬低浓度 1ppm 以下处理的植株叶片褪绿现象恢复, 而 1.5ppm 处理的受害加深了, 叶片继续褪绿, 5ppm 处理的植株尤其严重, 约 70% 以上的叶片褪绿, 叶脉之间呈现褐色斑纹。叶片生长缓慢, 植株矮小, 丛稀、绿叶减少、根系受抑制。

未受污染的正常叶片叶色浓绿, 叶绿体大多呈纺锤形, 沿细胞边缘排列, 这有利于吸收光能和光合产物迅速转运。基质浓厚, 基粒丰富, 基粒类囊体垛叠紧密整齐, 层数多, 类囊体腔小而扁平, 同一方向与长轴平行排列, 基质类囊体连接其间, 形成连续的膜体系, 表明这些细胞具有较强的光合作用能力。类囊体结构的完整有序, 对正常有效的的光能转化是非常有效的^[2]。类囊体垛叠紧密, 能使膜电荷保持稳定, 使膜成分区域化, 能更有效传递光能, 是光合系统处于较佳状态。类囊体粘连不利维持光合反映的区隔化^[3]。蒋文智等^[4] 研究表明, 经过重金属处理后, 叶绿体中的类囊体随着毒害的加重, 质壁分离, 质膜破损, 染色质呈凝胶状, 核仁消失, 核膜破裂。由于叶绿体双层膜结构遭破坏, 基粒垛叠结构解体, 直接影响到光合作用等功能使光合速率下降。

2 重金属污染对植物叶绿素含量与叶绿素吸收光谱的影响

叶绿素是光合作用的物质基础, 其含量高低将直接影响光合作用的强弱及物质合成速率的高低, 不同重金属离子对植物叶片叶绿素含量的影响存在明显

的差异。如王泽港等^[5] 以杂交稻协优 818 为材料, 应用示踪动力学方法研究了 Cu^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 3 种重金属离子对水稻叶片光合特性的影响。其试验结果表明 Cu^{2+} 在低浓度时引起叶片叶绿素含量降低, 而 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 在低浓度时, 则导致叶绿素含量增加; 高浓度时, 3 种重金属均引起叶绿素含量降低。同时, 低浓度时 3 种重金属离子均导致叶绿素 a/b 值升高; 高浓度时则均引起叶绿素 a/b 值下降, Cu^{2+} 对叶片叶绿素含量的影响最严重, Hg^{2+} 次之, Cd^{2+} 对叶绿素含量的影响最小。叶绿素 a/b 值因重金属离子种类、浓度不同而有不同的变化。重金属离子常在低浓度时, 导致叶绿素 a/b 值增加, 而随浓度升高, a/b 值下降。叶绿素 b 是集光色素, 叶绿素 a 既是天线色素, 又是参与光反应的中心色素, 因而其含量的高低对光合作用更为重要。a/b 值变化的大小表明了叶绿素 a 的含量相对变化大小。低浓度胁迫时, 叶绿素 a 表现出较强的耐性, 而随着胁迫浓度的增加, 叶绿体 a 的含量迅速下降, 导致 a/b 值降低, 从而使整体的光合速率下降。

研究表明无污染对照组和各种重金属离子处理的植物叶绿素的吸收光谱基本一致^[5], 即对照组与处理组之间仅仅是其吸收峰的高度不同, 而吸收峰所处位置却是相同的。同时, 从铜取代叶琳环中镁的叶绿素的吸收光谱来看, 其吸收光谱也存在 2 个吸收峰, 1 个在 400nm 之前, 1 个在 650nm 处, 与对照及 3 种重金属处理植株的叶绿素吸收峰位置存在明显的不同, 这表明重金属离子对叶绿素影响, 并不是由于取代叶绿素

① 泉州师范学院重点学科 (KX0609) 项目资助

叶环中的 Mg^{2+} , 而是通过其他途径如叶绿素合成酶或降解酶等而产生影响的。

3 重金属污染对植物类囊体膜 PS I、PS II 电子传递活性的影响

重金属对植物类囊体膜的 Fecy 光还原活性、MV 光还原活性都有抑制作用, Hg^{2+} 对植物 PS II 的抑制作用较对 PS I 大, 而且在较高浓度下 PS I 与 PS II 的活性都被严重抑制, 表明 Hg^{2+} 在电子传递链上的作用位点不止一处^[6], Mostafa 在研究 Hg^{2+} 对单细胞藻类毒害时发现, Hg^{2+} 对全电子传递和 PS II 介导的电子传递都有抑制, 而对 PS I 的电子传递速率没有影响, 它在不同位点阻断了电子流动, 抑制 PS II 的活性, 其作用位点既包括 PS II 的电子供体端, 又包括电子受体端^[7]。这表明同一种重金属离子对不同的植物光系统的抑制作用是有差别的, 但 Hg^{2+} 在萍蓬草光系统电子传递链上的作用位点目前尚不够清楚。杨丹慧^[8] 研究认为, Cd^{2+} 等重金属离子对高等植物叶绿体光合电子传递均有抑制作用, 且光合作用比呼吸作用对重金属离子具有更高的敏感性。大多数重金属离子对 PS II 的抑制作用远较对 PS I 显著, PS II 是对重金属离子作用最敏感的部位^[9]。慈敦伟等^[10] 运用叶绿素荧光动力学技术研究小麦幼苗对镉毒的光合响应特性, 结果发现, 在镉毒下小麦叶绿素荧光参数随着镉浓度的升高而显著下降。叶绿素荧光参数 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 随着镉浓度的升高而降低, 随着镉浓度的升高, PS II 的实际光化学效率 (Φ_{psII}) 逐渐降低, 叶片 PS II 光系统明显受损。

4 重金属污染对植物希尔反应活力的影响

希尔反应活力是反映叶片光合强度高低的一个重要指标。研究表明 Cu^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 均引起叶片希尔反应活力降低^[9], 即重金属污染明显影响光合作用。随着重金属处理浓度的增加, 希尔反应活力降低; 而以 Cu^{2+} 离子对希尔反应活力的影响最大, 其次为 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 在较低浓度 (40mg/kg) 下对水稻叶片希尔反应活力影响较小, 随处理浓度的增加希尔反应活力迅速降低。在处理浓度较低时, Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 能引起叶绿素含量增加, 但希尔反应活力并没有表现出相应的增加, 可能与重金属离子抑制了一些参与光合作用的酶 (如 Rubisco 酶等) 活性有关^[9]。

重金属离子可能和一些参与光合作用的重要生物大分子 (酶) 结合。进入细胞内的重金属离子 (如 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Hg^{2+}) 能与酶活性中心或蛋白质的巯基结合, 而且还能取代重金属蛋白中的必需元素 (如 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Fe^{2+} 等) 而导致生物大分子构象的改变, 造成酶活性的下降或丧失, 从而干扰细胞的正常代谢过程^[11]。Van Assche 和 Clijsters 认为重金属镉通过抑制原叶绿素酸酯还原酶活性引起植物光合能力下降^[12]。

5 重金属污染对植物光合产物输配的影响

葛才林等^[13] 应用示踪动力学方法研究了不同浓度的 3 种重金属离子 (Cu^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Cd^{2+}) 对小麦光合产物输配影响。研究表明重金属胁迫能影响光合产物在叶内的残留动态, 且叶内标记光合产物的放射性活度随时间的下降速率因重金属种类、胁迫浓度的不同而有所差异; 重金属胁迫明显影响小麦叶片光合产物的输出速率常数, 表明高浓度的重金属胁迫能明显抑制叶片光合产物的主动输出; 小麦叶中与光合同化物在叶内转化有关的各种酶对重金属胁迫的敏感性较高, 较低浓度 (50 mg/L) 的 Cu^{2+} 、 Cd^{2+} 就使小麦倒一叶和倒二叶 k_{21} (表示暂贮态物质被转为可输配态物质的速率常数) 和 k_{12} (每一个可输配态光合同化物被转化为暂贮态物质的速率常数) 大幅度降低, 100mg/L 的 Hg^{2+} 胁迫使小麦倒一叶 k_{21} 和 k_{12} 大幅度降低, 尤其当 Cu^{2+} 浓度达 150 mg/L 时, k_{21} 和 k_{12} 均等于零, 表明光合产物在叶内不同状态间的分配完全受阻, 使叶内的小分子糖类大量累积, 进而使叶片光合速率受糖浓度增高的反馈调节而大幅度下降, 表明重金属胁迫明显影响了小麦叶片光合产物在叶内的分配代谢; 重金属胁迫对库器官根系光合产物的输入产生明显影响, 具体表现为 Cu^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 能明显抑制光合产物向根系的积累, 3 种重金属离子对根系中标记光合产物积累动态的影响也有一定的差异。当根系中的标记光合产物的输入动态达坪区时, 随 3 种重金属离子胁迫浓度的增高, 其坪的高度也有明显降低。

叶绿体是与光合作用直接相关的细胞器, 叶绿体具有独立的基因组, 叶绿体基因组的功能与光合作用密不可分。叶

绿体基因的功能实现受到核基因在各个层次上的严格调控, 如转录水平的调节、转录后调节与修饰、翻译和翻译后修饰等, 任何影响这些叶绿体基因表达调控环节的重金属污染势必影响着叶绿体光合功能的实现, 虽然目前已对十几种叶绿体基因组进行了 DNA 测序和同源基因比较, 但对叶绿体基因组的研究还存在局限性, 研究重金属污染对叶绿体基因的表达与功能的影响, 在分子水平探讨重金属离子对光合作用的影响机理是值得迅速发展的研究工作。

参考文献:

- 林舜华, 黄银晓, 陈章龙等. 汞对水稻叶片光合作用的影响[J]. 环境科学学报, 1981, 1(4): 324-330
- 黎功潘, 蔡琬平, 吴亚君等. 叶绿体结构状态与光化学活性的关系[J]. 植物生理学报, 1987, 3: 295-301
- 钱露平, 叶济宇. 类囊体膜的垛叠、松散与他的功能关系[J]. 植物生理学报, 1985, 4: 344-350
- 蒋文智. 重金属镉对叶绿体超微结构的影响[J]. 广西科学, 1995, 2(2): 21-23, 20
- 王泽港, 骆剑峰, 刘冲. 单一重金属污染对水稻叶片光合特性的影响[J]. 上海环境科学, 2004, 23(6): 237-240
- 刘双, 陈国祥, 王娜. Hg^{2+} 对菠菜离体类囊体膜光化学活性和多肽组分的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(3): 30-33
- Mostafa M. Inhibition of the photosynthetic electron transports in the unicellular green alga *Chlorella Kessleri* by mercury at multiple sites[J]. Cytobios, 1999, 98(387): 25-37
- 杨丹慧. 重金属离子对高等植物光合膜结构与功能的影响[J]. 植物学通报, 1991, 8(3): 26-29.
- Marcelle R. Effects of stress on Photosynthesis[M]. Martin Nijhoff, The Hague, 1983: 371-382
- 慈敦伟, 姜东, 戴廷波等. 镉毒害对小麦幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(5): 88-91
- 罗立新, 孙铁铸, 靳月华. 镉胁迫对小麦叶片细胞膜过氧化的影响[J]. 中国环境学报, 1998, 18(1): 72-75
- Van Assche F, Clijsters H. Effects of metal on enzyme activity in plants[J]. Plant Cell Environ., 1990, 13: 195-206
- 葛才林, 蔡新华, 孙锦荷等. 重金属胁迫对小麦光合产物输配影响的示踪动力学研究[J]. 核农学报, 2002, 16(3): 167-173