

铅胁迫对植物光合作用影响的研究进展

张宝龙¹, 陈美静¹, 辛士刚², 陈强², 李雪妹¹, 李雪梅^{1*}

(1. 沈阳师范大学化学与生命科学学院, 辽宁沈阳 110034; 2. 沈阳师范大学实验中心, 辽宁沈阳 110034)

摘要 铅胁迫是影响植物正常生长发育的重要环境胁迫因素之一。从叶绿体超微结构、叶绿素含量、活性氧代谢、叶绿素荧光参数以及矿质元素方面, 分析了铅胁迫对植物光合作用的影响, 并且分析了光合作用中气孔限制因素与非气孔限制因素之间的关系。

关键词 铅胁迫; 光合作用; 气孔因素; 非气孔因素

中图分类号 S432.2⁺2 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)12-03468-03

Research Advances in Effect of Pb Stress on Photosynthesis of Plant

ZHANG Bao-long, LI Xue-mei et al (College of Chemical and Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang, Liaoning 110034)

Abstract Pb stress is one of the important factors of environmental stresses influence plant growth and development. Effect of Pb stress on photosynthesis are explained by structure of chloroplast, content of pigment, metabolism of active oxygen, chlorophyll fluorescence, mineral elements. The relationship between stoma and non-stoma limitation in photosynthesis is discussed.

Key words Pb stress; Photosynthesis effect; Stomatal factors; Non-stomatal factors

随着工业化的发展, 土壤和农作物面临越来越严重的重金属污染。重金属在生物体内富集, 最终通过食物链危害人类健康^[1]。土壤中的铅进入植物体内对植物光合作用造成损伤, 而光合作用是植物生存的能量和物质基础, 对植物健康生长有重要作用, 因此研究铅对植物光合作用的影响对预防和治理铅污染有着重要的意义。已有研究表明, 在被铅污染的土壤中, 植物生长的诸多代谢途径都会受到影响, 进而生长被抑制^[2-4]。笔者就铅胁迫对植物光合作用的影响以及光合作用中气孔限制因素与非气孔限制因素限制之间的关系进行了阐述, 为进一步研究铅胁迫对植物光合作用的影响提供理论基础, 也为今后防治铅污染提供参考。

1 铅胁迫对植物光合作用的影响

抑制植物光合作用的原因既有气孔因素又有非气孔因素。气孔因素是指气孔导度下降, CO₂ 进入叶片受阻而导致光合速率下降, 影响植物的光合作用, 使植物的生长受阻; 非气孔因素主要是指叶肉细胞光合活性受到限制, 从而影响植物的光合作用。铅胁迫降低植物的光合能力是通过影响气孔导度、破坏叶绿体结构和降低叶绿素含量等途径实现的^[5-7]。

1.1 铅胁迫下光合作用的气孔限制 叶片通过气孔与外界进行气体交换。气孔导度(*G_s*)是影响 CO₂ 从空气中向叶绿体光合部位扩散的因素之一。它的变化影响植物水分状况和碳同化。Wong 等^[8]认为, *G_s* 与光合速率相互影响, 即气孔导度在有利于光合作用时增大, 在不利于光合作用时减小, 两者存在一定的线性关系。李压藏等^[5]对山梨的研究证明了这一点。山梨叶片的净光合速率(*P_n*)持续下降, *G_s* 先升后降, 同时伴随着蒸腾速率(*T_r*)的升高。因此, 低浓度铅可

能刺激 *T_r* 和 *G_s* 增强, 随着铅浓度的增加, 过强的蒸腾作用导致 *G_s* 下降, 造成 *P_n* 下降。铅胁迫也有可能使得保卫细胞的结构发生改变, 增加气孔阻力, 阻碍叶片内外气体交换, 降低植物 *G_s*, 导致 *P_n* 下降, 抑制光合作用。

1.2 铅胁迫下光合作用的非气孔限制

1.2.1 铅胁迫对叶绿体超微结构的影响。 叶绿体是植物的重要功能细胞器, 与光合作用有密切联系。它由被膜、基质和类囊体组成, 正常情况下呈长椭圆形或梭形, 被膜双层和类囊体片层结构清晰, 基粒排列整齐、紧密, 内部含少量的高电子密度的小球形脂质球^[6,9]。在铅胁迫下, 植物叶绿体结构会发生改变^[7]。周朝彬等^[10]研究表明, 随着铅浓度的升高, 草木樨叶绿体超微结构受到破坏, 出现基粒片层消失、类囊体空泡、基粒垛叠混乱等现象, 最终导致叶绿体产生球形皱缩, 出现大量的脂质小球, 膜系统崩溃。叶绿体膜系统的受损和类囊体的破坏导致叶绿素含量的下降。这是导致植物光合作用效率降低的重要非气孔因素。而原海燕等^[6]研究表明, 当马蔺受到铅胁迫时并未造成植物叶绿体超微结构的破坏。这可能是与试验材料、处理方法不同有关。因此, 铅对于叶绿体超微结构的影响还需要进一步的研究。

1.2.2 铅胁迫对植物叶绿素含量的影响。 光合色素是在光合作用中参与吸收、传递光能或引起原初光化学反应的色素, 其含量直接影响植物的光合能力。尤其叶绿素, 对植物光合作用影响最为重要。韩金龙等^[11]研究发现, 在铅胁迫下糯玉米幼苗叶片中叶绿素含量随着铅胁迫浓度的升高而逐渐降低, 从而影响光合作用。在对紫穗槐幼苗进行铅胁迫后, 发现叶片叶绿素含量下降^[12]。袁红艳等^[13]对费菜的研究也表明, 在较高浓度的铅胁迫下, 叶绿素含量呈下降趋势。铅胁迫使得植物叶绿素含量降低的原因是多方面的。首先, 可能由于植物受到铅胁迫后体内活性氧自由基作用, 光合色素降解, 阻碍光合作用正常进行, 使得植物生长受到抑制; 也有可能是高浓度的铅破坏了叶绿素合成过程中所必需的叶绿素酸酯还原酶的活性, 影响氨基-r-酮戊酸的合成, 导致植物的叶绿素含量减少, 从而影响光合作用^[14-15]。Kupper

基金项目 国家自然科学基金资助项目(31270369, 31070285); 沈阳师范大学生态与环境中心主任基金项目(EERC-K-201302); 沈阳师范大学大学生课题。

作者简介 张宝龙(1988-), 男, 辽宁沈阳人, 硕士研究生, 研究方向: 生物化学与分子生物学、植物逆境生理方面的研究。* 通讯作者, 教授, 博士, 从事植物逆境生理方面的研究。

收稿日期 2014-04-09

等^[16]提出了一种可能导致叶绿素含量减少的原因,即 Pb^{2+} 可能取代叶绿素分子中的 Mg^{2+} ,使得叶绿素结构受到破坏,影响光合作用的正常进行。

1.2.3 铅胁迫对植物活性氧代谢的影响。在正常生长情况下,植物体内活性氧代谢保持平衡。当植物处于逆境时,活性氧的产生和清除之间的平衡被破坏,大量的活性氧产生和积累,导致膜脂过氧化,丙二醛(MDA)含量增加,膜的功能和结构遭到破坏,对植物造成伤害。因此,在铅胁迫下,叶绿体内的氧活化成活性氧,对叶绿体结构和功能产生不同程度的伤害。

超氧化物歧化酶(SOD)在植物清除活性氧方面起到重要作用。林杰等^[17]研究表明,在低浓度铅胁迫下,香根草叶片 SOD 活性先升高,随着铅浓度的继续增加,SOD 活性开始降低。朱启红等^[18]研究表明,蜈蚣草叶片 SOD 活性随着铅浓度增加呈下降趋势。杨楠等^[19]研究也证明在较高铅胁迫时,刺槐叶片 SOD 活性呈下降趋势。

过氧化氢酶(CAT)可以将 H_2O_2 分解为 H_2O 和 O_2 ,从而消除 H_2O_2 的毒害,是生物防御 H_2O_2 体系的关键酶之一;过氧化物酶(POD)的主要作用是将植物体内过多的 H_2O_2 还原为 H_2O 和 O_2 ,消除 H_2O_2 对植物的危害,POD 与 CAT 共同消除过量的 H_2O_2 ,使得 H_2O_2 维持在一个较低的水平^[20-21]。朱启红等^[18]研究表明,在低浓度铅胁迫下蜈蚣草的 POD 和 CAT 活性有所上升,随着铅浓度的增加,POD 和 CAT 活性呈下降趋势。这与韩金龙等^[11]对糯玉米幼苗的研究的结果相似。这是由于在低浓度铅胁迫下,活性氧清除酶系统被诱导而加快,但在较高浓度铅胁迫下,活性氧大量产生,并且细胞保护酶系统被破坏,活性氧代谢平衡被打破,细胞膜系统和大分子生命物质被破坏,破坏了光合器官及其功能,损害了光合作用。

1.2.4 铅胁迫对植物光合酶的影响。光合酶对光合作用非常关键,其活性直接影响光合速率,如 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、PEP 羧化酶。Rubisco 活性对光合作用的 CO_2 羧化阶段十分重要^[22]。在铅胁迫条件下,Pb 可能与蛋白质的巯基结合,从而影响酶活性^[23]。姚广等^[24]对玉米叶片的研究发现,其羧化效率显著下降,证明 Rubisco 活性受到抑制。目前,关于铅胁迫对植物光合酶活性的影响研究较少,有待于进一步研究。

1.2.5 铅胁迫对植物叶绿素荧光参数的影响。光合作用包括一系列复杂过程。植物在原初反应中将吸收的光能传递、转换为电能的过程中,以较长的荧光方式释放其中一部分光能。叶绿素荧光和光合作用有着十分密切的关系。叶绿素荧光参数可以反映出光合机构在逆境胁迫下的内在变化。在叶绿素荧光参数中,PSII最大光化学量子产量(F_v/F_m)是一个较恒定的参数,反映在无环境胁迫下经过充分暗适应的植物叶片 PSII最大的或潜在的量子效率;光化学淬灭系数(qP)在一定程度上反映 PSII反应中心的开放程度,PSII实际的电子传递的量子效率;PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})反映 PSII所吸收光中用于光化学部分的比率^[25-28]。王天弘^[28]研究表

明,在铅胁迫下互花米草 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 随着铅胁迫浓度的增加而降低。姚广等^[24]对铅胁迫下玉米幼苗的研究也证明铅胁迫使 Φ_{PSII} 下降。对茶条槭和五角槭进行铅胁迫的研究表明,随着铅浓度的增加,2个树种苗木叶片 F_v/F_m 先升后降, qP 和 Φ_{PSII} 逐渐下降^[29]。这说明在铅胁迫下植物叶片的光合机构受到一定程度的伤害,破坏了光能的吸收和转化效率,PSII活性中心受到损伤,PSII光合电子传递能力受到抑制,光化学反应的效率降低,最终导致植物叶片净光合速率的下降。

1.2.6 铅胁迫对光合作用相关矿质元素的影响。矿质元素对植物光合作用有着重要作用,例如 N 是植物体内的大量元素之一,参与组成光合色素、叶绿体的元素之一,通过调节叶绿体发育、叶绿素合成及相关酶活性影响光合作用; Ca^{2+} 是植物体生长发育所必须的元素之一,可以稳定细胞膜,调节植物的渗透压; K^+ 作为酶的活化剂活化植物代谢中的大部分酶,并且在包括蛋白质的合成、糖的协同运输等生理过程中起重要作用; Mg^{2+} 是叶绿素的重要组成成分,植物生长在缺镁的环境中会抑制叶绿素的合成,从而影响光合作用^[30-32]。童建华等^[33]研究发现,随着铅胁迫浓度的升高,水稻对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 等元素的吸收受到抑制,说明铅胁迫破坏了植物细胞内的矿质元素平衡。张志坚等^[32]研究表明,随着铅胁迫浓度的增加,菲白竹体内 K^+ 含量随着铅胁迫浓度的增加而下降, Na^+ 含量上升。植物体内 Na^+/K^+ 离子平衡对 Na^+/K^+ 的选择性吸收和在细胞原生质膜上的交换对维持植物抗逆性至关重要。 Na^+/K^+ 离子平衡被打破,对植物抗逆性造成损害^[34]。因此,铅可能通过抑制植物对矿质元素的吸收造成光合速率的降低。其他重金属对植物矿质元素吸收的影响研究也得到类似的结果^[35-36]。段昌群等^[37]提出植物受到重金属胁迫后,通过加速生理生化活动,产生大量代谢物与重金属络合以解毒,但使更多的重金属进入植物体内,最终对植物产生毒害作用。关于植物体内铅与其他矿质营养元素之间吸收效应的研究还有待进一步研究。

2 气孔限制因素与非气孔限制因素的关系

对植物光合作用影响的限制因素包括气孔限制和非气孔限制 2 种。气孔限制因素主要是指由气孔导度下降所导致的光合速率下降;非气孔限制因素主要是指叶肉细胞光合能力的损害,诸如叶绿体超微结构的破坏和活性氧代谢平衡的破坏等导致光合速率下降。气孔限制和非气孔限制对光合作用的影响是一个复杂的问题。Farquhar 等^[38]研究表明,通过胞间 CO_2 浓度(C_i)和 G_s 的变化趋势可检查气孔是否是造成 P_n 下降的原因。当 P_n 下降时,如果 C_i 下降而 G_s 升高,说明导致 P_n 下降的主要原因是气孔导度下降;反之,如果 C_i 升高,而 G_s 下降,说明叶肉细胞光合能力的损害是导致 P_n 下降的主要原因。韩红江等^[39]研究发现,在低浓度铅胁迫下,小麦的气孔导度仍维持着正常的光合作用,此时气孔因素没有限制光合作用,在高浓度铅处理下小麦叶片 P_n 下降,此时 C_i 升高, G_s 下降,表明高浓度铅对 P_n 表现出一定的抑制效应,此时小麦叶片光合作用的下降是由非气孔因素所致。李亚藏等^[5]对山荆子的研究也得到了相同的结果。因

此,在较低浓度铅胁迫时,气孔限制起主要作用;在重度铅胁迫时,以非气孔限制为主。因此,气孔限制和非气孔限制对光合作用的影响取决于铅胁迫的程度。

3 展望

光合作用是生物界赖以生存的基础,提供了生命的基础物质和生命活动所需的能量,是植物物质代谢和能量转化的最初来源^[40]。铅胁迫可以通过气孔因素和多种非气孔因素影响植物的光合作用。前人就铅对植物光合作用的胁迫伤害已开展了一些研究,为今后的研究提供很多理论和信息,但是研究结果多是关于气孔与非气孔因素结构、含量的变化,铅胁迫对光合作用的伤害机理及气孔与非气孔因素之间的关系仍有不明之处,有待进一步研究。分子生物学的发展为研究铅胁迫伤害机理提供了新的方法。如果可以从分子水平上提高植物抗重金属胁迫能力并将其应用到农作物上,那么将对缓解粮食危机起重要作用。因此,应结合分子生物学技术,更全面、系统、完善地研究铅胁迫对光合作用的伤害,加强叶绿素荧光特性、矿质元素吸收和光合酶活性等方面的研究,并探索缓解这种伤害的方法。

参考文献

[1] 梁桂莲,钱建平,张力.我国铅锌矿污染特点及修复技术[J].矿业研究与开发,2011,31(4):84-87.

[2] 陶玲,郭永春,李萍,等.铅胁迫对3种豆类作物生理特性的影响[J].中国农学通报,2012,28(33):78-83.

[3] 沙翠芸,孟庆瑞,王静,等.两种彩叶植物对铅胁迫的生理响应[J].西北林学院学报,2011,26(4):36-40.

[4] 王艳,辛士刚,马莲菊,等.剪股颖和高羊茅对铜、铅吸收及耐受性[J].应用生态学报,2007,18(3):625-630.

[5] 李亚藏,梁彦兰,王庆成.铅对山梨和山荆子光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].西北林学院学报,2012,27(5):21-25.

[6] 原海燕,郭智,黄苏珍.Pb污染对马蔺生长、体内重金属元素积累以及叶绿体超微结构的影响[J].生态学报,2011,31(12):3350-3357.

[7] 李牡丹.重金属Pb对芨芨草种子萌发及其幼苗生长的影响[D].北京:北京林业大学,2008.

[8] WONG S C, COWAN I R, FARQUHAR G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity[J]. Nature, 1979, 282: 424-426.

[9] 宇克莉,孟庆敏,邹金华.镉对玉米幼苗生长、叶绿素含量及细胞超微结构的影响[J].华北农学报,2010,25(3):118-123.

[10] 周朝彬,胡庭兴,胥晓刚,等.铅胁迫对草木樨叶中叶绿素含量和几种光合特性的影响[J].四川农业大学学报,2005,23(4):432-435.

[11] 韩金龙,王同燕,徐立华,等.铅胁迫对糯玉米幼苗叶片叶绿素含量及抗氧化酶活性的影响[J].华北农学报,2010,25(S1):121-123.

[12] 李永杰.土壤铅胁迫对紫穗槐幼苗叶片叶绿素的影响[J].中国园艺文摘,2013,29(8):27.

[13] 袁红艳,刘嘉琦,陆小平.铅胁迫对费菜叶绿素含量及抗氧化酶活性的影响[J].安徽农业科学,2010,38(23):12445-12447.

[14] 杨刚,伍钧,唐亚.铅胁迫下植物抗性机制的研究进展[J].生态学杂志,2005,24(12):1507-1512.

[15] PRASAD D D K, PRASAD A R K. Effect of lead and mercury on chlorophyll synthesis in mung bean seedlings[J]. Phytochemistry, 1987, 26(4): 881-883.

[16] KUPPER H, KUPPER F, SPILLER M. Environmental relevance of heavy metal-substituted chlorophylls using the example of water plants[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(2): 259-266.

[17] 林杰,柯金炼,魏道军.铅胁迫对香根草叶片膜系统及抗氧化系统的影响[J].福建农业学报,2009,24(3):254-257.

[18] 朱启红,夏红霞.铅胁迫对蜈蚣草抗氧化酶系统和叶绿素含量的影响[J].贵州农业科学,2012,40(4):56-58.

[19] 杨楠,王进鑫,周芙蓉,等.铅胁迫对刺槐和紫穗槐抗氧化酶活性的影响[J].干旱区资源与环境,2012,26(3):168-171.

[20] 王荣华,石雷,汤庚国,等.渗透胁迫对蒙古冰草幼苗保护酶系统的影响[J].植物学通报,2003,20(3):330-335.

[21] 褚妍,任非,赵贵林,等.渗透胁迫对植物抗氧化酶影响的研究进展[J].安徽农业科学,2011,39(3):1300-1302.

[22] 潘瑞焱.植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2008:78-89.

[23] VAN ASSCHE F, CLIJSTERS H. Effects of metal on enzyme activity in plants[J]. Plant, Cell & Environment, 1990, 13(3): 195-206.

[24] 姚广,高辉远,王未未,等.铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响[J].生态学报,2009,29(3):1162-1169.

[25] YORDANOV I, VELIKOVA V, TSONEV T. Influence of drought, high temperature, and carbamide cytokinin 4-PU-30 on photosynthetic activity of bean plants. I. Changes in chlorophyll fluorescence quenching[J]. Photosynthetica, 1999, 37(3): 447-457.

[26] 张荣佳,任非,白艳波,等.基于快速叶绿素荧光诱导动力学分析逆境对PSII影响的研究进展[J].安徽农业科学,2012,40(7):3858-3859,3864.

[27] 李晓,冯伟,曾晓春.叶绿素荧光分析技术及应用进展[J].西北植物学报,2006,26(10):2186-2196.

[28] 王天弘.铅镉污染对互花米草光合作用的影响[J].安徽农业科学,2013,41(16):7149-7152,7162.

[29] 李亚藏,梁彦兰,王庆成.铅污染对茶条槭和五角槭光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].湖南农业大学学报,2012,38(2):168-172.

[30] 白艳波,李娇,张宝龙,等.干旱胁迫对植物矿质元素影响的研究进展[J].生物技术通报,2013(3):15-18.

[31] 赵会娥,贺立源,章爱群,等.铅胁迫对植物光合作用的影响及其机理的研究进展[J].华中农业大学学报,2008,27(1):155-160.

[32] 张志坚,高健,蔡春菊,等.铅胁迫下菲白竹的矿质营养吸收和分配[J].林业科学,2011,47(1):153-157.

[33] 董建华,田梅,陈小飞,等.铅胁迫对水稻中铅和矿质元素含量的影响[J].湖南农业科学,2009(7):60-63.

[34] NIU X, BRESSAN R A, HASEGAWA P M, et al. Ion homeostasis in NaCl stress environments[J]. Plant Physiology, 1995, 109(3): 735-742.

[35] 王丽香,陈虎,郭峰,等.镉胁迫对花生生长和矿质元素吸收的影响[J].农业环境科学学报,2013,32(6):1106-1110.

[36] 贾荣,施国新,乔绪强,等.汞胁迫对菹草无菌苗生理代谢的影响[J].湖泊科学,2012,24(6):899-904.

[37] 段昌群,王焕校.重金属对蚕豆的细胞遗传学毒理作用和对蚕豆根尖微核技术的探讨[J].植物学报,1995,37(1):14-24.

[38] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.

[39] 韩红江,田琴,李维平.铅对小麦幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J].石河子大学学报,2012,30(1):18-22.

[40] 蒋高明.植物生理生态学[M].北京:高等教育出版社,2004:43-52.

(上接第3467页)

[2] 李加念,洪添胜,冯瑞珏,等.基于模糊控制的肥液自动混合装置设计与试验[J].农业工程学报,2013,29(16):22-30.

[3] 戴建军,樊小林,梁有良,等.应用电导法测定肥料溶液浓度标准曲线的校验研究[J].磷肥与复肥,2005,20(4):15-17.

[4] 刘振名,齐传辉,王云龙,等.基于P89C51的肥液浓度在线监测系统电路设计[J].农机化研究,2010(10):83-86.

[5] 苏瑞东.一种基于电涡流的电解质溶液电导率测量方法[J].仪器仪表学报,2010,31(3):678-681.

[6] 陈小平,陈红仙.水电导率的双频测定方法[J].仪器仪表学报,2006,27(5):520-522.

[7] 李琳,陈文芝.频率自适应电流源克服电容影响的电导率测量[J].仪器仪表学报,2007,28(12):2256-2259.

[8] SUDDUTH K A, KITCHEN N R, BOLLERO G A. Comparison of electromagnetic induction and direct sensing of electrical conductivity[J]. Agronomy Journal, 2003, 95(3): 472-482.

[9] 苏永慧,刘光明.电导率温度校正计算方法的改进[J].江苏环境科技,1997(3):45-47.