

## WPLYW NIKLU NA APARAT FOTOSYNTETYCZNY ROŚLIN

### Effect of nickel on the photosynthetic apparatus of plants

Maria DRAŹKIEWICZ

**Summary.** Uptake of toxic amounts of  $\text{Ni}^{2+}$  by plants leads to quantitative changes in the structure of the photosynthetic apparatus of plants, as well as to an inhibition of the light and dark phase of photosynthesis. Quantitative changes in the chemical composition of the photosynthetic apparatus consist in a decrease of the level of chlorophyll, carotenoids, polar lipids and the electron carriers: ferredoxin, plastocyanin and cytochromes (b<sub>6</sub>, f, b<sub>559</sub>). Photosystem I and II differ in their sensitivity to  $\text{Ni}^{2+}$  action, but on the basis of the presented hitherto results we can not find unequivocally which of the photosystems is more sensitive to the action of this cation.  $\text{Ni}^{2+}$  causes also a decrease of the Calvin-Benson's cycle enzyme activity, net photosynthesis and potential photosynthetic activity of leaves ( $R_{fd}$ ). The toxic effect of  $\text{Ni}^{2+}$  on photosynthesis is strengthened when this cation is added in pair with Cu or Cd, but diminished by the presence of Fe, Cr or Pb.

**Key words:** photosynthesis, nickel, photosystem I, photosystem II, photosynthetic electron transport, Calvin-Benson's cycle enzymes

*Dr Maria Drażkiewicz, Zakład Fizjologii Roślin, Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, Akademicka 19, 20–033 Lublin*

#### WSTĘP

Nikiel, trafiający do gleby jako zanieczyszczenie pochodzenia przemysłowego bądź rolniczego, jest łatwo pobierany przez system korzeniowy roślin i transportowany do łodygi i liści z sokiem ksylemowym. Przy umiarkowanym dostępie z zewnątrz, pierwiastek ten występuje w roślinach w kompleksach ze związkami organicznymi. Przy nadmiarze  $\text{Ni}^{2+}$  może on występować w roślinie w formie kationowej [10]. W takich warunkach wpływa hamująco na wzrost roślin [10, 14, 15, 18, 21] i ich metabolizm [9, 12, 16, 17, 25], w tym także na proces fotosyntezy [1, 2, 5, 6, 7, 11, 15, 19, 20].

#### ROZMIESZCZENIE NIKLU W LIŚCIACH I CHLOROPLASTACH

Istotne znaczenie dla przebiegu fotosyntezy w roślinach skażonych niklem ma jego stężenie

w liściach oraz rozmieszczenie w chloroplastach. W akumulacji tego pierwiastka przez liście ważną rolę odgrywa ich wiek. Liście starsze gromadzą go o około 30% więcej niż młodsze [1]. W chloroplastach  $\text{Ni}^{2+}$  jest związany głównie z lamellami (52%), w mniejszym stopniu ze strumą (35%), zaś osłonka skupia około 13%  $\text{Ni}^{2+}$  akumulowanego przez te organelle. Rozfrakcjonowanie lamelli wykazało, że kompleks II fotoukładu wiąże około 2-krotnie więcej (42%) niklu niż kompleks I fotoukładu (20%) [26].

#### WPLYW NIKLU NA SKŁAD CHEMICZNY APARATU FOTOSYNTETYCZNEGO ROŚLIN

Chloroplasty roślin uprawianych na podłożu zawierającym ponadprogowe stężenia  $\text{Ni}^{2+}$  posiadają mniej barwników fotosyntetycznych [6, 11, 19, 20, 26], lipidów [9] oraz przenośników elektronów: cytochromów, plastocjaniny i ferredoksyny [26] aniżeli rośliny kontrolne.

Tabela 1. Zmiany zawartości chlorofilu w liściach roślin traktowanych  $\text{Ni}^{2+}$  w zależności od stężenia kationu, czasu jego działania i stadium rośliny.

Table 1. Changes in the chlorophyll content in leaves of  $\text{Ni}^{2+}$  treated plants, depending on the cation concentration, time of its action and the particular plant stages.

| Roślina<br>Plant               | Stężenie $\text{Ni}^{2+}$<br>$\text{Ni}^{2+}$ concentration | Czas działania<br>$\text{Ni}^{2+}$ (dni)<br>Time of $\text{Ni}^{2+}$ action (days) | Stadium rośliny<br>Plant stage     | Chlorofil<br>(% kontroli)<br>Chlorophyll<br>% of control | Literatura<br>References  |
|--------------------------------|-------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------|
| <i>Ocimum basilicum</i> Benth. | 1 ppm                                                       | 14                                                                                 | wegetatywne<br>vegetative          | 77                                                       | Veeranjaneyulu i Das [26] |
| <i>Cajanus cajan</i> L.        | 20 mM                                                       | 10                                                                                 | wegetatywne                        | 100                                                      | Sheoran i in. [20]        |
|                                | 20 mM                                                       | 10                                                                                 | kwitnienie<br>flowering            | 100                                                      |                           |
|                                | 20 mM                                                       | 10                                                                                 | wypełnianie strąków<br>pod filling | 76                                                       |                           |
|                                | 20 mM                                                       | 4                                                                                  | wypełnianie strąków                | 84                                                       |                           |
|                                | 20 mM                                                       | 1                                                                                  | wypełnianie strąków                | 97                                                       |                           |
| <i>Phaseolus vulgaris</i> L.   | 500 $\mu\text{M}$                                           | 7                                                                                  | wegetatywne                        | 56                                                       | Krupa i in. [11]          |
|                                | 200 $\mu\text{M}$                                           | 7                                                                                  | wegetatywne                        | 72                                                       |                           |

Wpływ  $\text{Ni}^{2+}$  na zawartość chlorofilu w liściach jest zależny od wrażliwości rośliny na ten kation, jego dawki, czasu działania oraz stadium rozwojowego rośliny. Zależności te ilustruje Tabela 1. Obniżenie zawartości chlorofilu w liściach może być wynikiem inhibicji biosyntezy tego barwnika, bądź stymulacji jego degradacji. Przykłady hamowania rozkładu chlorofilu w wycinkach liści pszenicy i ryżu przez sole  $\text{Ni}^{2+}$  w stężeniu 1 mM (cyt. za [10]) sugerują, że przedstawiony w Tabeli 1 spadek zawartości tego barwnika jest raczej następstwem hamującego działania kationu na biosyntezę chlorofilu. Zagadnienie to wymaga jednakże szczegółowego zbadania. Wrażliwość chlorofilu *a* i *b* na działanie  $\text{Ni}^{2+}$  jest różna i zmienia się w miarę upływu czasu kontaktu tego kationu z rośliną (Tabela 2). Początkowo, większą wrażliwość wykazuje chlorofil *b*, zaś po upływie pewnego czasu, chlorofil *a*. Zagadnieniem dyskusyjnym pozostaje wrażliwość karotenoidów na działanie  $\text{Ni}^{2+}$ . Z badań prowadzonych na kukurydzy (Tabela 2) wynika, że karotenoidy są mniej wrażliwe aniżeli chlorofil (*a+b*), co stwierdzono także

w przypadku  $\text{Cd}^{2+}$ ,  $\text{Hg}^{2+}$  i  $\text{Zn}^{2+}$  [4, 8, 24]. Natomiast wyniki uzyskane w przypadku fasoli wskazują na silniejszy wpływ  $\text{Ni}^{2+}$  na poziom karotenoidów niż chlorofilu (*a+b*) [11].

Nikiel ingeruje w proces biosyntezy lipidów polarnych, powodując spadek ich zawartości w organach fotosyntetyzujących roślin nawet o około 90%. Kation ten silniej wpływa na biosyntezę monogalaktozydylacyloglicerolu i digalaktozydylacyloglicerolu niż fosfolipidów. Biosynteza fosfatydyloglicerolu i fosfatydylocholine hamowana jest w większym stopniu niż biosynteza fosfatydyloinozytolu i fosfatydyloetanalaminy [9]. Fosfatydyloglicerol warunkuje zdolność fotoukładu II do przenoszenia elektronów oraz szybkość transportu elektronów przez fotoukład I (cyt. za [3]). Natomiast fosfatydylocholina odgrywa istotną rolę w zwiększaniu aktywności fotoukładu II (cyt. za [3]). Hamowanie biosyntezy tych związków przez  $\text{Ni}^{2+}$  może zatem prowadzić do zakłóceń w fotosyntetycznym transporcie elektronów.

Mechanizm hamowania biosyntezy lipidów polarnych przez  $\text{Ni}^{2+}$  jest niejasny. Hamowanie

Tabela 2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy rosnącej na podłożu z  $\text{Ni}^{2+}$  (Drażkiewicz i Baszyński, nie publikowane); w nawiasach ( ) podano wartości względne.Table 2. The content of photosynthetic pigments in leaves of  $\text{Ni}^{2+}$  treated maize seedlings (Drażkiewicz i Baszyński, unpublished); relative values are given in brackets ( ).

| Stężenie $\text{Ni}^{2+}$                     | $\mu\text{M}$                              | mg/g świeżej masy liści<br>mg/g of leaf fresh weight |                                      |                            |
|-----------------------------------------------|--------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------------|----------------------------|
| $\text{Ni}^{2+}$ concentration, $\mu\text{M}$ | Chlorofil <i>a</i><br>Chlorophyll <i>a</i> | Chlorofil <i>b</i><br>Chlorophyll <i>b</i>           | Chlorofil (a+b)<br>Chlorophyll (a+b) | Karotenoidy<br>Carotenoids |
| 8 dni wzrostu<br>8 days of growth             |                                            |                                                      |                                      |                            |
| 0                                             | 1.62±0.31<br>(100)                         | 0.30±0.08<br>(100)                                   | 1.91±0.23<br>(100)                   | 0.36±0.07<br>(100)         |
| 100                                           | 1.20±0.06<br>(74)                          | 0.17±0.01<br>(57)                                    | 1.37±0.04<br>(72)                    | 0.31±0.02<br>(86)          |
| 200                                           | 0.90±0.08<br>(53)                          | 0.11±0.03<br>(37)                                    | 1.01±0.05<br>(53)                    | 0.28±0.02<br>(78)          |
| 10 dni wzrostu<br>10 days of growth           |                                            |                                                      |                                      |                            |
| 0                                             | 1.74±0.18<br>(100)                         | 0.34±0.11<br>(100)                                   | 2.08±0.09<br>(100)                   | 0.36±0.02<br>(100)         |
| 100                                           | 1.15±0.07<br>(66)                          | 0.15±0.05<br>(44)                                    | 1.30±0.03<br>(62)                    | 0.30±0.01<br>(83)          |
| 200                                           | 0.77±0.04<br>(44)                          | 0.15±0.07<br>(44)                                    | 0.92±0.03<br>(44)                    | 0.23±0.03<br>(64)          |
| 13 dni wzrostu<br>13 days of growth           |                                            |                                                      |                                      |                            |
| 0                                             | 1.69±0.02<br>(100)                         | 0.38±0.06<br>(100)                                   | 2.07±0.05<br>(100)                   | 0.33±0.03<br>(100)         |
| 100                                           | 1.16±0.14<br>(69)                          | 0.32±0.10<br>(84)                                    | 1.48±0.10<br>(71)                    | 0.25±0.01<br>(76)          |
| 200                                           | 0.92±0.27<br>(54)                          | 0.29±0.22<br>(76)                                    | 1.21±0.06<br>(58)                    | 0.22±0.00<br>(67)          |

to może być wynikiem interakcji metalu z enzymami włączonymi w ten proces, ich grupami aktywnymi: sulfhydrylowymi lub karboksylowymi, bądź metabolitami pośrednimi na szlaku biosyntezy lipidów. Większe powinowactwo tego kationu do ligandów zawierających tlen niż siarkę [25] sugeruje, że hamowanie biosyntezy lipidów polarnych może być w większym stopniu wynikiem interakcji  $\text{Ni}^{2+}$  z grupami karboksylowymi niż sulfhydrylowymi enzymów związanych z syntezą i acylacją kwasów tłuszczowych.  $\text{Ni}^{2+}$  powoduje ponadto wzmożoną peroksydację lipidów, prowadzącą do zwiększe-

nia przepuszczalności błon plazmatycznych [16], a także redukcję zarówno długości łańcucha jak i stopnia nienasylenia kwasów tłuszczowych w fosfolipidach plazmalemy w warunkach *in vivo* [18]. Występowanie analogicznych zmian pod wpływem tego kationu w fosfolipidach błon tylakoidowych mogłoby prowadzić do obniżenia płynności tych błon, a w następstwie tego do zakłóceń w fotosyntetycznym transporcie elektronów.

$\text{Ni}^{2+}$  powoduje zmiany w zawartości niektórych przenośników elektronów w błonach tylakoidowych. W największym stopniu wpływa on

na obniżenie poziomu cytochromu b<sub>6</sub> i ferredoksyny. W mniejszym stopniu jony tego metalu oddziałują na zawartość cytochromu b<sub>559</sub>, zaś w najmniejszym – na poziom plastocyaniny i cytochromu f [26].

#### INGERENCJA $Ni^{2+}$ W FOTOSYNTETYCZNY TRANSPORT ELEKTRONÓW

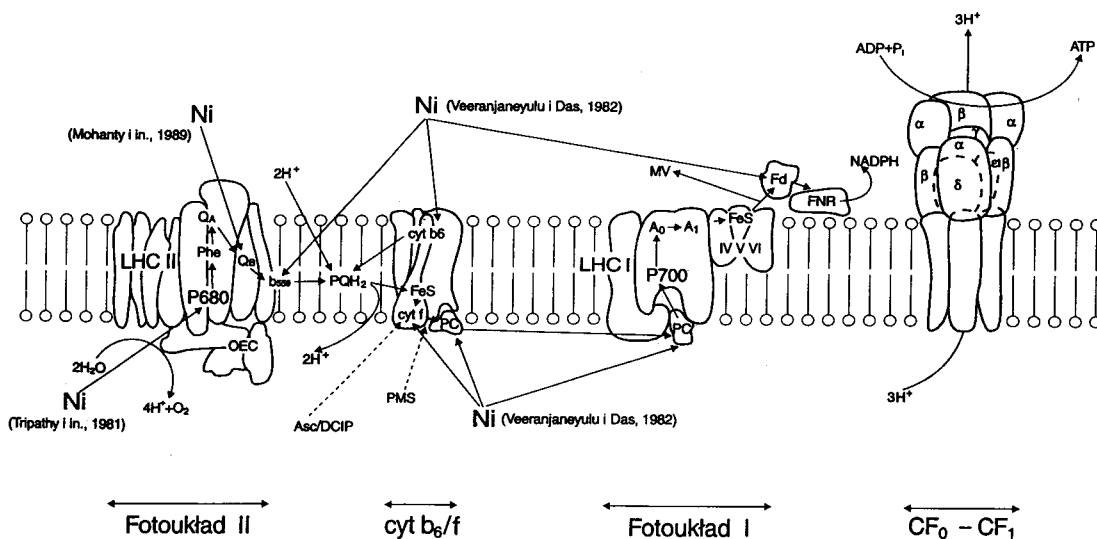
Informacje dotyczące tego zagadnienia pochodzą przede wszystkim z badań *in vitro*, w których chloroplasty, tylakoidy, bądź permeoplasty traktowane były  $Ni^{2+}$ . Rzadziej natomiast prowadzono doświadczenia *in vivo* mimo, iż w większym stopniu odzwierciedlają one sytuację występującą w warunkach naturalnych. Wykazano, że  $Ni^{2+}$  ingeruje w transport elektronów związany z fotoukładem II, co przejawia się w hamowaniu reakcji Hilla zarówno w warunkach *in vitro* [11, 13, 21, 22] jak i *in vivo* [11, 20]. Wprowadzenie sztucznych donorów elektronów, dostarczających elektrony bezpośrednio do centrum reakcyjnego fotoukładu II nie przywracało aktywności reakcji Hilla. Wnioskowano więc, że  $Ni^{2+}$  inaktywuje centrum reakcyjne tego fotoukładu albo przenośniki elektronów występujące po jego stronie akceptorowej, bądź wywołuje zmiany stosunku białek do lipidów w strukturze chloroplastów [13, 22]. Stały stosunek  $F_v/F_m^*$  niezależnie od stężenia  $Ni^{2+}$  sugeruje, że kation ten zasadniczo nie wpływa na cen-

trum reakcyjne II fotoukładu [11]. Podobnie, hipoteza zakładająca zmiany stosunku białek do lipidów w chloroplastach pod wpływem  $Ni^{2+}$  nie znalazła dotychczas potwierdzenia eksperymentalnego. Wykazano jedynie, iż w liściach roślin rosnących na podłożu z  $Ni^{2+}$  następuje spadek zawartości białek rozpuszczalnych [20] i hamowanie biosyntezy lipidów polarnych [9]. Natomiast wyniki uzyskane podczas pomiarów aktywności fotoukładu II metodą indukcji fluorescencji i termoluminescencji w błonach tylakoidowych *Pisum sativum* traktowanych  $Ni^{2+}$  sugerują, że kation ten hamuje transport elektronów na poziomie drugiego chinonowego akceptora elektronów Q<sub>B</sub> (Ryc. 1), poprzez bezpośrednią modyfikację miejsca Q<sub>B</sub> [13]. Ponadto ważną rolę w wywołanej obecnością  $Ni^{2+}$  inhibicji transportu elektronów odgrywa  $H^+$ . Wynikiem działania  $Ni^{2+}$  na błony tylakoidowe jest indukowanie ich wysokiego stanu energetycznego (gradientu protonów) [21].

$Ni^{2+}$  wpływa również na aktywność fotoukładu I. Znajduje to wyraz w hamowaniu zarówno reakcji DCIP→MV w chloroplastach jęczmienia i fasoli w warunkach *in vitro* i *in vivo* [11, 22] jak i reakcji PMS→MV oraz ASC→NADP (Ryc. 1) w permeoplastach sinicy *Cylindrospermum in vitro* [21]. Inhibicja reakcji DCIP→MV sugeruje, że transport elektronów związany z fotoukładem I blokowany jest na odcinku pomiędzy cytochromem f i centrami żelazowo-siarkowymi związanymi z podjednostkami IV-VI kompleksu fotoukładu I. W tym przypadku bezpośrednim miejscem działania  $Ni^{2+}$  może być zarówno cytochrom f jak i plastocyanina, na co wskazuje spadek poziomu tych przenośników elektronów w chloroplastach roślin rosnących na podłożu z  $Ni^{2+}$  [26]. Hamowanie reakcji ASC→NADP natomiast może być wynikiem oddziaływania  $Ni^{2+}$  zarówno na cytochrom f i plastocyaninę, jak też na ferredoksynę, której poziom także ulega obniżeniu u roślin traktowanych  $Ni^{2+}$  [26].

Niewątpliwie czynnikiem zakłócającym fotosyntetyczny transport elektronów jest niski poziom chlorofilu (*a+b*) w chloroplastach roślin rosnących na podłożu z  $Ni^{2+}$ . Krupa i in. [11] wykluczają możliwość destrukcyjnego działania

\*Stosowane skróty: ASC= askorbinian; b<sub>559</sub>= cytochrom b<sub>559</sub>; CF<sub>0</sub>-CF<sub>1</sub>= kompleks syntetazy ATP (CF<sub>0</sub>= część błonowa, CF<sub>1</sub>= czynnik sprzęgający); cyt f= cytochrom f; DCIP= 2,6-dichlorofenolindofenol; Fd= ferredoksyna; F<sub>m</sub>= fluorescencja maksymalna; FNR= oksydoreduktaza ferredoksyna-NADP; F<sub>v</sub>= fluorescencja zmienna; LHC I= kompleks fotoukładu I zbierający energię; LHC II= anteny energetyczne fotoukładu II; MV= metyloviologen; NAD-gly-P= aldehyd 3 – fosfoglicerynowy związany z dwunukleotydem nikotynamidoadeninowym; NADP-gly-P= aldehyd 3-fosfoglicerynowy związany z fosforanem dwunukleotydu nikotynamidoadeninowego; OEC= kompleks rozszczepiający wodę; P<sub>680</sub>, P<sub>700</sub>= centrum reakcyjne fotoukładu II i I; PC= plastocyanina; PGA= kwas 3-fosfoglicerynowy; PMS= metylosiarczan-N-metylofenazyniowy; PQ= plastochinon; PQH<sub>2</sub>= zredukowany plastochinon; Q<sub>A</sub>, Q<sub>B</sub>= pierwszy i drugi akceptor chinonowy II fotoukładu; R<sub>fd</sub>= indeks żywotności (miara potencjalnej aktywności fotosyntetycznej liści); RUBISCO= karboksylaza/oksygenaza rybulozobisfosforanowa



Ryc. 1. Miejsca ingerencji  $\text{Ni}^{2+}$  w fotosyntetyczny transport elektronów.

Fig. 1. Sites of  $\text{Ni}^{2+}$  interference in photosynthetic electron transport.

$\text{Ni}^{2+}$  na chlorofil anten energetycznych i centrum reakcyjnego II fotoukładu. Zatem stwierdzony pod wpływem  $\text{Ni}^{2+}$  spadek poziomu tego barwnika (Tabela 1, 2) może dotyczyć anten energetycznych i/albo centrum reakcyjnego I fotoukładu, bądź kompleksu chlorofil *a/b*-białko, zbierającego światło.

Obniżanie się zawartości cytochromu  $b_6$  w chloroplastach roślin traktowanych  $\text{Ni}^{2+}$  [26] sugeruje, że kation ten może wywoływać hamowanie fosforylacji cyklicznej (Ryc. 1). Wymaga to jednak potwierdzenia eksperymentalnego.

Nadal aktualne pozostają pytania: który z fotoukładów wykazuje większą wrażliwość na działanie  $\text{Ni}^{2+}$  oraz, czy istnieje współzależność pomiędzy prokariotyczną bądź eukariotyczną naturą rośliny a wrażliwością fotoukładów na  $\text{Ni}^{2+}$ . Rozstrzygnięcie tych kwestii wymaga badań na szerszym materiale roślinnym, w identycznym układzie doświadczalnym.

#### ODDZIAŁYWANIE $\text{Ni}^{2+}$ NA ENZYMY CYKLU CALVINA-BENSONA I FOTOSYNTEZĘ NETTO

$\text{Ni}^{2+}$  wpływa też na fazę ciemną fotosyntezy. Powoduje on obniżenie aktywności wszystkich enzymów cyklu Calvina-Bensona [20]. Stopień

obniżenia aktywności jest zależny od stężenia  $\text{Ni}^{2+}$  i stadium rozwojowego rośliny poddawanej działaniu tego kationu (Tab. 3). Utrata aktywności karboksylacyjnej RUBISCO w obecności  $\text{Ni}^{2+}$  jest związana z zastępowaniem przez  $\text{Ni}^{2+}$  kationów  $\text{Mg}^{2+}$  w potrójnym kompleksie RUBISCO- $\text{CO}_2$ - $\text{Mg}^{2+}$ , od utworzenia którego zależna jest aktywność tego enzymu [25].

$\text{Ni}^{2+}$  powoduje redukcję fotosyntezy netto w roślinach o 32–65%, zależnie od stężenia, stadium rozwojowego rośliny i wieku liści [1, 20]. Obniża też w znacznym stopniu wartość wskaźnika potencjalnej aktywności fotosyntetycznej liści  $R_{fd}$  [11]. Obniżenie tej wartości, podobnie jak wzrost wewnętrznego stężenia  $\text{CO}_2$  w liściach roślin rosnących na podłożu z  $\text{Ni}^{2+}$  [19, 20] wskazują na opóźnienie asymilacji  $\text{CO}_2$  w tych liściach. Niewątpliwie jest to efektem bezpośredniego działania  $\text{Ni}^{2+}$  na aktywność karboksylazy/oksygenazy rybulozobisfosforanowej i innych enzymów cyklu Calvina-Bensona [20] lecz może wynikać także z hamowania reakcji świetlnych, których produkty: NADPH i ATP są wykorzystywane w fazie ciemnej fotosyntezy. Krupa i in. [11] postulują natomiast możliwość hamowania fotosyntetycznego trans-

Tabela 3. Wpływ  $\text{Ni}^{2+}$  na aktywność enzymów cyklu Calvina – Bensona (wg Sheoran i in. [20]).Table 3. Effect of  $\text{Ni}^{2+}$  on the activity of the enzymes of Calvin – Benson's cycle (based on Sheoran et al. [20]).

| Enzymy<br>Enzymes                                                                | Wiek rośliny (dni)<br>Plant age (days)                                |     |    |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|-----|----|
|                                                                                  | 30                                                                    |     | 70 |
|                                                                                  | Stężenie $\text{Ni}^{2+}$ (mM)<br>$\text{Ni}^{2+}$ concentration (mM) |     |    |
|                                                                                  | 0.5                                                                   | 1.0 | 10 |
|                                                                                  | Spadek aktywności (%)<br>Activity decrease (%)                        |     |    |
| RUBISCO                                                                          | 23                                                                    | 34  | 9  |
| Kinaza fosfoglicerynianu<br>3-PGA kinase                                         | 2                                                                     | 19  | 20 |
| Dehydrogenaza aldehydu fosfo –<br>glicerynowego-NADP<br>NADP-gly-P dehydrogenase | 27                                                                    | 30  | 27 |
| Dehydrogenaza aldehydu fosfo –<br>glicerynowego-NAD<br>NAD-gly-P dehydrogenase   | 27                                                                    | 32  | 9  |
| Aldolaza<br>Aldolase                                                             | 27                                                                    | 30  | 19 |
| Fosfataza fruktozo-1,6-bisfos –<br>foranu<br>Fructose-1,6-bisphosphatase         | 16                                                                    | 32  | 11 |

portu elektronów na zasadzie sprzężenia zwrotnego wskutek ograniczenia pod wpływem  $\text{Ni}^{2+}$  zużycia ATP i NADPH w reakcjach cyklu Calvina-Bensona, co ilustruje Ryc. 2. Kation ten powoduje ponadto wyraźny spadek szybkości przewodnictwa szparkowego i transpiracji w liściach [19, 20]. Mechanizm hamowania fotosyntezy w roślinach rosnących na podłożu z  $\text{Ni}^{2+}$  jest więc bardziej złożony niż w warunkach *in vitro*.

Ryc. 2. Pośredni wpływ niklu na fotosyntetyczny transport elektronów *in vivo* (wg Krupa, nie publikowane).Fig. 2. An indirect *in vivo* effect of nickel on photosynthetic electron transport (according to Krupa, unpublished).

#### WPLYW OBECNOŚCI INNYCH METALI CIĘŻKICH NA TOKSYCZNOŚĆ $\text{Ni}^{2+}$ W STOSUNKU DO PROCESU FOTOSYNTETY

Na toksyczność  $\text{Ni}^{2+}$  duży wpływ wywierają inne metale ciężkie. Stwierdzono, że wcześniejsze wprowadzenie Fe do środowiska wzrostu *Chlorella vulgaris* łagodzi toksyczny wpływ  $\text{Ni}^{2+}$  na fotosyntetyczne pobieranie  $\text{CO}_2$  przez ten organizm. Natomiast zarówno  $\text{Cu}^{2+}$  jak i  $\text{Cd}^{2+}$  w obecności  $\text{Ni}^{2+}$  działają w sposób synergistyczny na omawiany proces [2, 12]. Toksyczność samego  $\text{Ni}^{2+}$  w stosunku do fotosyntetycznego wiązania  $\text{CO}_2$  przez *Nostoc muscorum* jest większa aniżeli w połączeniu z Cr oraz Pb [17].  $\text{Ni}^{2+}$  i  $\text{Zn}^{2+}$ , stosowane równocześnie w dawkach subkrytycznych mogą powodować wystąpienie objawów toksyczności u niektórych roślin, mimo że każdy z nich z osobna jest nieszkodliwy [10]. Można więc w tym przypadku

oczekiwać zakłóceń w przebiegu procesu fotosyntezy.

#### UWAGI KOŃCOWE

Wyniki uzyskane w dotychczasowych badaniach nad wpływem  $\text{Ni}^{2+}$  na proces fotosyntezy ukazują wielokierunkowość ingerencji tego metalu w omawiany proces. Zwracają ponadto uwagę na zależność toksyczności  $\text{Ni}^{2+}$  od stadium rozwojowego rośliny oraz obecności innych metali ciężkich w środowisku. Nie przynosi jednak odpowiedzi na wiele intrygujących pytań, dotyczących w szczególności mechanizmów ingerencji tego kationu w omawiany proces na poziomie molekularnym. Problemy te winny znaleźć rozwiązanie w przyszłych badaniach.

#### LITERATURA

- [1] AUSTENFELD F. A. 1979. Nettophotosynthese der Primär- und Folgeblätter von *Phaseolus vulgaris* L. unter dem Einfluß von Nickel, Kobalt und Chrom. *Photosynthetica* **13**: 434–438.
- [2] AZEED P. A., TRIPATHI A. K., BANERJEE D. K. 1986. Influence of heavy metals on carbon assimilation of blue green algae (*Cyanobacteria*). Abstracts 7th International Congress on Photosynthesis, Providence, USA: 301–319.
- [3] BASZYŃSKI T. 1986. Interference of  $\text{Cd}^{2+}$  in functioning of the photosynthetic apparatus of higher plants, *Acta Soc. Bot. Pol.* **55**: 291–304.
- [4] BASZYŃSKI T., WAJDA L., KRÓL M., WOLIŃSKA D., KRUPA Z., TUKENDORF A. 1980. Photosynthetic activities of cadmium-treated tomato plants. *Physiol. Plant.* **48**: 365–370.
- [5] BAZZAZ F. A., CARLSON R. W., ROLFE L. G. 1974. The effect of heavy metals on plants. Part I. Inhibition of gas exchange in sunflower by Pb, Cd, Ni i Tl. *Environ. Pollut.* **7**: 241–246.
- [6] BISHNOI N. R., SHEORAN I. S., SINGH R. 1993. Influence of cadmium and nickel on photosynthesis and water relations in wheat leaves of different insertion level. *Photosynthetica* **28**: 473–479.
- [7] CARLSON R. W., BAZZAZ F. A., ROLFE G. L. 1975. The effect of heavy metals on plants. II. Net photosynthesis and transpiration of whole corn and sunflower plants treated with Pb, Cd, Ni and Tl. *Environ. Res.* **10**: 113–120.
- [8] CLIJSTERS H., VAN ASSCHE F. 1985. Inhibition of photosynthesis by heavy metals. *Photosynth. Res.* **7**: 31–40.
- [9] KHAN A. A., MALHOTRA S. S. 1987. Effects of vanadium, nickel and sulphur dioxide on polar lipids biosynthesis in jack pine. *Phytochemistry* **26**: 1627–163.
- [10] KNYPL S. 1980. Czy nikiel jest pierwiastkiem niezbędnym dla roślin? *Wiad. Bot.* **24**: 17–30.
- [11] KRUPA Z., SIEDLECKA A., MAKSYMIEC W., BASZYŃSKI T. 1993. *In vivo* response of photosynthetic apparatus of *Phaseolus vulgaris* L. to nickel toxicity. *J. Plant Physiol.* **142**: 664–668.
- [12] MALLICK N., SINGH A. K., RAI L. C. 1990. Impact of bimetallic combinations of Cu, Ni and Fe on growth rate, uptake of nitrate reductase and urease activity of *Chlorella vulgaris*. *Biol. Metals* **2**: 223–228.
- [13] MOHANTY N., VASS I., DEMETER S. 1989. Impairment of photosystem 2 activity at the level of secondary quinone electron acceptor in chloroplast treated with cobalt, nickel and zinc ions. *Physiol. Plant.* **76**: 386–390.
- [14] MOYA J. L., ROS R., MARTINEZ-CORTINA C., SANZ A., PICAZO I. 1992. Influence of Cd and Ni on growth, net photosynthesis and carbohydrate in rice plants. *Physiol. Plant.* **85**: A77, poster 437.
- [15] MOYA J. L., ROS R., PICAZO I. 1993. Influence of cadmium and nickel on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution in rice plants. *Photosynth. Res.* **36**: 75–80.
- [16] PANDOLFINI T., GABRIELLI R., VERGANO O. 1992.  $\text{Ni}^{2+}$  effects on lipid peroxidation and the free radical defence in *Triticum aestivum* L. *Physiol. Plant.* **85**: A70, poster 395.
- [17] RAI L. C., RAIZADA M. 1989. Effect of bimetallic combinations of Ni, Cr and Pb on growth, uptake of nitrate and ammonia,  $^{14}\text{CO}_2$  fixation and nitrogenase activity of *Nostoc muscorum*. *Toxicology and Environmental Safety* **7**: 75–85.
- [18] ROS R., COOKE D. T., MARTINEZ-CORTINA C., PICAZO I. 1992. Nickel and cadmium related changes in growth, plasma membrane lipid composition, ATPase hydrolytic activity and proton-pumping of rice (*Oryza sativa* L. cv. Bahía) shoots. *J. Exp. Bot.* **43**: 1475–1481.
- [19] SHEORAN I. S., AGGARWAL N., SINGH R. 1990. Effects of cadmium and nickel on *in vivo* carbon dioxide exchange rate of pigeon pea (*Cajanus cajan* L.). *Plant Soil* **129**: 243–249.
- [20] SHEORAN I. S., SINGAL H. R., SINGH R. 1990. Effect of cadmium and nickel on photosynthetic carbon reduction cycle in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.). *Photosynth. Res.* **23**: 345–351.
- [21] SINGH D. P., KHARE P., BISEN P. S. 1989. Effect of  $\text{Ni}^{2+}$  and  $\text{Cu}^{2+}$  on growth, oxygen evolution and photosynthetic electron transport in *Cylindrospermum* IU 942. *J. Plant Physiol.* **134**: 406–412.
- [22] TRIPATHY B. C., BHATIA B., MOHANTY P. 1981. Inactivation of chloroplast photosynthetic electron-transport activity by  $\text{Ni}^{2+}$ . *Biochim. Biophys. Acta* **638**: 217–224.
- [23] TRIPATHY B. C., BHATIA B., MOHANTY P. 1984. Differential interactions of heavy metal ions on barley sub-

- chloroplast fragments. *Nat. Acad. Sci. Lett.* **7**: 355–359.
- [24] TUKENDORF A., BASZYŃSKI T. 1991. The *in vivo* effect of cadmium on photochemical activities in chloroplasts of runner bean plants. *Acta Physiol. Plant.* **13**: 51–57.
- [25] VAN ASSCHE F., CLUSTERS H. 1990. Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant Cell Environ.* **13**: 195–206.
- [26] VEERANJANEYULU K., DAS V. S. R. 1982. Intrachloroplast localization of  $^{65}\text{Zn}$  and  $^{63}\text{Ni}$  in a Zn-tolerant plant *Ocimum basilicum* Benth. *J. Exp. Bot.* **33**: 1161–1165.