

尖叶走灯藓 (*Plagiomnium cuspidatum*) 叶绿素荧光 对复合重金属胁迫的响应

衣艳君^{1,2}, 李芳柏¹, 刘家尧^{2,*}

(1. 广东省农业环境综合治理重点实验室, 广州 510650; 2. 青岛农业大学生命科学院, 青岛 266109)

摘要: 利用快速叶绿素荧光动力学技术研究了 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 四种重金属离子复合污染下尖叶走灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. 叶绿素荧光动力学以及叶绿素含量的变化。结果显示, 重金属胁迫导致尖叶走灯藓 PSII 反应中心的最大光化学效率 (F_v/F_m)、光合机构电子传递的量子产额 (ET_o/ABS)、捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的概率 (ET_o/TR_o)、单位叶面积的反应中心的数量 (RC/CS_o) 降低。重金属胁迫也显著降低尖叶走灯藓植物体叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量以及 Chla/b 的值, 降低的程度与重金属浓度和胁迫时间有关。尖叶走灯藓可以耐受 $10\mu\text{mol/L}$ 浓度的复合重金属污染, 在 $10\mu\text{mol/L}$ 浓度范围内, 尖叶走灯藓 PSII 最大光化学效率 F_v/F_m 、单位面积有活性反应中心的数目 RC/CS_o 、捕获的激子将电子传递到超过 Q_A 的其它电子受体的概率 ET_o/TR_o 以及用于电子传递的量子产额 ET_o/ABS 等与对照相比均无明显变化, 表明在此浓度范围内, 重金属不会对尖叶走灯藓的光合器官造成伤害。 $50\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度的重金属则造成光合系统的不可逆损伤。

关键词: 尖叶走灯藓; 重金属; 叶绿素荧光; 叶绿素含量

文章编号: 1000-0933(2008)11-5437-08 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Physiological response of chlorophyll fluorescence in moss *Plagiomnium cuspidatum* to mixture heavy metal solution

YI Yan-Jun^{1,2}, LI Fang-Bai¹, LIU Jia-Yao^{2,*}

1 Guangdong Key Laboratory of Agro-Environment Integrated Control, Guangzhou 510650, China

2 College of Life Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5437 ~ 5444.

Abstract: Chlorophyll-fluorescence were measured by a handy PEA fluorometer in moss *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. in response to a mixture heavy metal cations of Cu^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} and Pb^{2+} at concentrations of 0, 1, 5, 10, 50 and $100\mu\text{mol/L}$ respectively. Exposure in a mixture heavy metal solution 10-day period resulted in a decline of chlorophyll fluorescence and content of chlorophyll. Heavy metals used within $10\mu\text{mol/L}$, a little change of all the analyzed values of F_v/F_m , ET_o/ABS , ET_o/TR_o and RC/CS_o was observed compare with controls, but a dramatic decrease occurred when the metal concentration increased to 50 and $100\mu\text{mol/L}$. The result indicated that the photosynthetic apparatus of the moss

基金项目: 广东省农业环境综合治理重点实验室开放课题资助项目; 山东省自然科学基金资助项目 (Y2005D08); 青岛农业大学人才基金资助项目 (630744)

收稿日期: 2008-04-02; **修订日期:** 2008-09-24

作者简介: 衣艳君 (1963 ~), 女, 山东蓬莱人, 博士, 教授, 主要从事苔藓植物资源及其生理生态研究. E-mail: yijun1@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujy07@yahoo.com.cn

致谢: 本文得到山东农业大学高辉远教授的帮助, 谨表谢意。

Foundation item: The project was financially supported by the Open Research Project of Guangdong Key Laboratory of Agro-Environment Integrated Control, Natural Science Foundation of Shandong Province (No. Y2005D08) and Talent Foundation of Qingdao Agricultural University (No. 630744)

Received date: 2008-04-02; **Accepted date:** 2008-09-24

Biography: YI Yan-Jun, Ph. D., Professor, mainly engaged in the resource, physiology and ecology of bryophytes. E-mail: yijun1@yahoo.com.cn

Plagiomnium cuspidatum was not badly damaged when the mixed-heavy metal solution became lower than $10\mu\text{mol/L}$ concentrations, but the damage was not reversible up to 50 or $100\mu\text{mol/L}$.

Key Words: *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop.; heavy metal; chlorophyll fluorescence; content of chlorophyll

随着城市化、工业化等人类活动对全球环境的影响,环境的重金属污染和危害已成为世界范围内的一个日益突出的问题,利用生物进行污染的清除和监测是环境污染治理的有效方法之一。苔藓植物在形态和结构上的独特之处,不仅可以清除环境中的重金属污染,而且其在监测重金属污染时具有灵敏、精确、直接、采样容易等优点^[1~4]。在欧洲,广泛分布的塔藓 *Hylocomium splendens* 和赤茎藓 *Pleurozium schreberi* 被推荐并大规模应用^[5~6]。在我国,塔藓和赤茎藓仅在东北、西北、西南、新疆和西藏等高寒地区有分布,分布范围窄,选择在我国分布广泛、适用于监测或清除环境中重金属污染的藓类具有更为重要的意义。

尖叶走灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* 隶属于藓纲(Musci)提灯藓科(Mniaceae),植物体稀疏丛生,生殖枝直立,高2~3cm,不育枝常呈弧形弯曲,可长达10cm或更长。本种是世界广布种,我国从南到北都有分布,为阴湿或较干燥环境的藓类,土生或湿石生,有时生于腐木或老树干基部,生物量较大。有报道指出尖叶走灯藓对溶液中的重金属具有较强的吸收和富集能力,细胞中Cd、Pb的含量甚至可以比环境中的浓度高100多倍,但环境中高浓度的重金属则可导致细胞中毒^[7]。因此研究尖叶走灯藓对重金属的吸附特性及其耐性,可为苔藓植物在清除环境中重金属污染的应用提供依据。

叶绿素荧光因其对各种胁迫因子十分敏感,越来越多地将其作为鉴定植物抗逆性的理想指标和技术^[8~9]。快速叶绿素荧光诱导曲线包含了光系统II(PS II)光化学反应的大量信息,根据这些信息可以推测PS II复合体所处的生理状态^[8,10~12]。本实验研究了用 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 4种重金属离子混合来模拟复合重金属污染环境,研究尖叶走灯藓叶绿素荧光动力学以及叶绿素含量的变化,旨在探讨尖叶走灯藓对复合重金属胁迫的忍耐性以及与环境重金属浓度的关系。

1 材料和方法

1.1 实验材料

尖叶走灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., 采于山东曲阜孔林,引证标本:衣艳君 200604003,标本保存于青岛农业大学生命科学学院植物标本室。

1.2 方法

本实验所用的尖叶走灯藓均选取带叶的配子体不育枝,野外采集时选择长势正常均匀的枝条,测定其叶绿素荧光。然后将足够量的苔藓样品密封于塑料袋内带回室内用于实验。

1.2.1 重金属处理方法

野外采回的苔藓材料放入1/10 Hoagland 营养液中在光照培养箱中培养2d,然后挑选长势一致,长度约为3~5cm的枝条,进行复合重金属处理,具体方法如下:①先用自来水冲洗去尖叶走灯藓表面泥土,再用去离子水洗2遍,吸水纸吸去表面水分。②每份取鲜重为1.5g的分别放入500 ml含有 Pb^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Cu^{2+} 4种重金属的1/10 Hoagland 营养液(pH6.0)中处理,设6个处理,每一处理中4种重金属浓度相同,分别为0(对照),1,5,10,50, $100\mu\text{mol/L}$,连续通气、慢速震荡培养,并每天更换营养液,依次在0、1、2、4、7、10d后取样,定时测定其叶绿素荧光变化,并取部分材料去离子水洗净,测定叶绿素含量。每个处理3组重复。

1.2.2 叶绿素荧光动力学参数的测定

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线用便携式 Handy PEA 植物效率分析仪(Hansatech,英国)测定。正式实验前,首先在用不同强度的激发光强下测定苔藓的 F_v/F_m 的变化,确定出本试验所使用的饱和激发光为 $1,500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。然后经过不同时间的暗适应后,测定 F_v/F_m 的变化,确定出本试验所使用的充分暗适应时间为15min。测定时,将数个苔藓的叶片并排排列在暗适应夹中,让叶片完全充满直径5mm的暗适应夹

测量孔,将叶片充分暗适应 15min 后,启动 Handy PEA 的饱和脉冲光($1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)1s,测定苔藓叶片叶绿素荧光快速诱导动力学曲线。Handy PEA 的初始记录速度为每秒钟 10 万次,本试验记录从照光后的 $10\mu\text{s}$ 到 1s 的所有荧光参数。测定在约 25°C 室温下进行。所有数据均重复 5 次。根据测出的叶绿素荧光快速诱导动力学曲线,按照 Strasser 和 Strasser 的 O,J,I,P test 的分析方法计算各种荧光参数。其中:PSII 最大光化学效率 $F_v/F_m = TR_o/ABS = (F_m - F_o)/F_m$;单位面积有活性反应中心的数目 $RC/CS_o = \varphi_{P_o} \cdot (V_j/M_o) \cdot (ABS/CS_o)$;捕获的激子将电子传递到超过 Q_A 的其它电子受体的概率 $\varphi_o = ET_o/TR_o = (1 - V_j)$;用于电子传递的量子产额 $\varphi_{E_o} = ET_o/ABS = (1 - F_o/F_m) \cdot \varphi_o^{[8,12]}$ 。

1.2.3 叶绿素含量的测定

准确称取新鲜藓植物体 0.1g 于 25ml 容量瓶中,加入 5ml 二甲基亚砜, 65°C 暗保湿 6h 以上至叶片发白,然后用 80% 丙酮定容至 25ml,紫外可见分光光度计(Ultrospec 3300, Amersham Pharmacia, England)测定 663nm 和 645nm 处的光密度值,由 Arnon 公式计算叶绿素含量。

1.2.4 统计分析方法

实验数据均以平均数 $\pm$ 标准差 (Mean $\pm$ SD) 表示, $n = 3$ 或 5。显著性差异的比较采用非配对 t -检验 (Unpaired t -test)。 $P < 0.05$ 表示为统计学上具有显著性差异, $P < 0.01$, 表示为统计学上具有极显著性差异。用 GraphPad Prism 4 软件分析。

2 实验结果与分析

2.1 重金属胁迫下尖叶走灯藓的外表伤害症状

培养在 Pb^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Cu^{2+} 复合重金属溶液中的尖叶走灯藓从表观上看表现出一定的耐性,可以耐受低浓度 (1, 5, $10\mu\text{mol/L}$) 重金属,随着培养液中重金属浓度的增加和培养时间的延长,尖叶走灯藓植物体逐渐表现出伤害症状,呈现轻微失绿 ($10\mu\text{mol/L}$ 处理 10d 才出现轻微伤害症状),而在高浓度的重金属溶液中 (50, $100\mu\text{mol/L}$),尖叶走灯藓植物体很快失绿变黄。可以看出,尖叶走灯藓可以忍耐低浓度 (1, 5, $10\mu\text{mol/L}$) 复合重金属环境,在此浓度范围内研究尖叶走灯藓叶绿素荧光的变化可以探讨其对复合重金属污染的忍耐或伤害机制。

2.2 重金属胁迫过程中尖叶走灯藓快速叶绿素荧光诱导动力学

植物本身的生理变化如衰老或者逆境胁迫等都能够直接或间接地影响植物叶片光系统 II (PSII) 的功能。当环境条件变化时,叶绿素荧光的变化可以在一定程度上反映环境因子对植物的影响^[8,9]。图 1 表示不同浓度重金属和不同时间处理下尖叶走灯藓快速叶绿素荧光诱导曲线的变化,可以看出随处理浓度和时间的变化,尖叶走灯藓的叶绿素荧光强度和诱导曲线的形状都发生了大幅度的变化,反映了该种藓类的光合作用在重金属胁迫过程中的复杂变化。根据“JIP-TEST”理论^[8,10],对诱导曲线进行了细致深入的分析得出了大量有价值的参数,以此说明苔藓植物对重金属胁迫的响应机制。

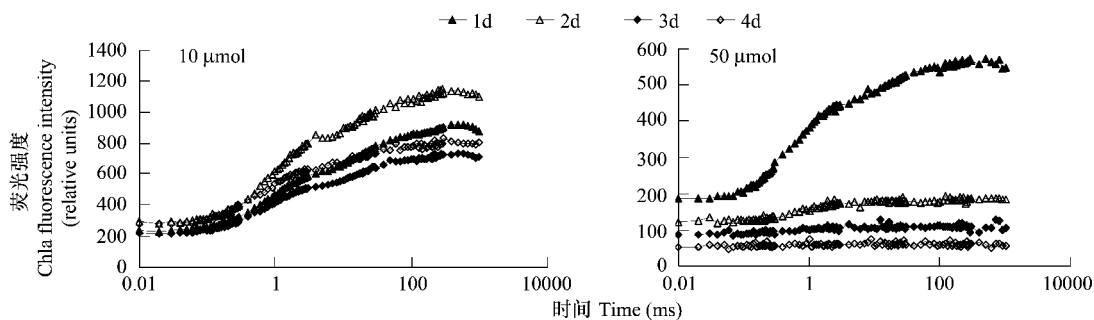


图 1 不同重金属处理浓度和处理时间条件下尖叶走灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

Fig. 1 The rapid fluorescence induction kinetics of *Plagiomnium cuspidatum* treated with metal in different concentration and time

2.2.1 重金属胁迫过程中尖叶走灯藓 F_v/F_m 的变化

叶绿素荧光的可变部分(F_v)与最大荧光值(F_m)的比值(F_v/F_m),反映 PSII 反应中心最大光能转换效率。重金属胁迫导致尖叶走灯藓 F_v/F_m 比值下降,下降程度与处理时间和处理浓度有关。统计结果表明,尖叶走灯藓的 F_v/F_m 比值与处理液中重金属的浓度密切相关,随处理液中重金属浓度的增加而极显著降低($P < 0.01$)。其中 5, 10 $\mu\text{mol/L}$ 和 50 $\mu\text{mol/L}$ 浓度处理组,尖叶走灯藓的 F_v/F_m 比值与处理时间也呈现极显著的负相关($P < 0.01$)。

图 2 表示不同浓度复合重金属处理过程中,尖叶走灯藓 F_v/F_m 随时间的变化曲线。结果显示,用 1, 5 $\mu\text{mol/L}$ 和 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的重金属溶液处理,尖叶走灯藓 PSII 反应中心最大光能转换效率均呈现下降-上升-下降的规律。即处理第 1 天出现明显下降,随后又恢复到较高水平,而后随处理时间的延长又表现出逐渐下降的趋势。处理第 1 天 F_v/F_m 的下降可能是由于植物体突然转入含重金属环境所致,适应环境后 F_v/F_m 又很快得到恢复,但随后 F_v/F_m 所呈现的下降趋势则是由于处理时间的延长和重金属浓度的增加。在实验时间范围内(10d),1, 5 $\mu\text{mol/L}$ 和 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度复合重金属溶液处理,尖叶走灯藓的 F_v/F_m 与对照相比无显著差异($P > 0.05$),50 $\mu\text{mol/L}$ 和 100 $\mu\text{mol/L}$ 重金属溶液处理,差异极显著($P < 0.001$)。50 $\mu\text{mol/L}$ 浓度复合重金属溶液处理,尖叶走灯藓的 F_v/F_m 比值随着处理时间的延长急剧下降,在处理的第 1 天就下降了 42.6%,并在随后较短的时间内降至最低,植物体在第 4 天死亡。在 100 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的复合重金属溶液中尖叶走灯藓难以生存。可见尖叶走灯藓可以耐受 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度范围内的复合重金属污染,处理液中 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度以内的复合重金属对尖叶走灯藓的最大光化学效率影响不大。

2.2.2 重金属胁迫过程中尖叶走灯藓性能指数的变化

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的光化学性能指数(Performance index)中包含了 3 个参数 TR_o/ABS 、 ET_o/TR_o 和 RC/CS ,这 3 个参数相互独立,可以更准确地反映植物光合机构的状态,它们对某些胁迫比 F_v/F_m 更敏感,能更好地反映胁迫对光合机构的影响^[12]。

ET_o/ABS 反映了光合机构电子传递的量子产额或 PSII 实际光化学效率,主要受反应中心的最大光化学效率,即最大捕光效率(TR_o/ABS)和反应中心捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的概率(ET_o/TR_o)的影响。重金属胁迫过程中尖叶走灯藓 PSII 的实际光化学效率的变化与 F_v/F_m 的变化基本相似(图 3),1, 5 $\mu\text{mol/L}$ 和 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度复合重金属溶液处理,在实验时间范围内(10d), ET_o/ABS 与对照相比均无显著变化($P > 0.05$)。所不同的是 50 $\mu\text{mol/L}$ 浓度复合重金属溶液处理,尖叶走灯藓的 ET_o/ABS

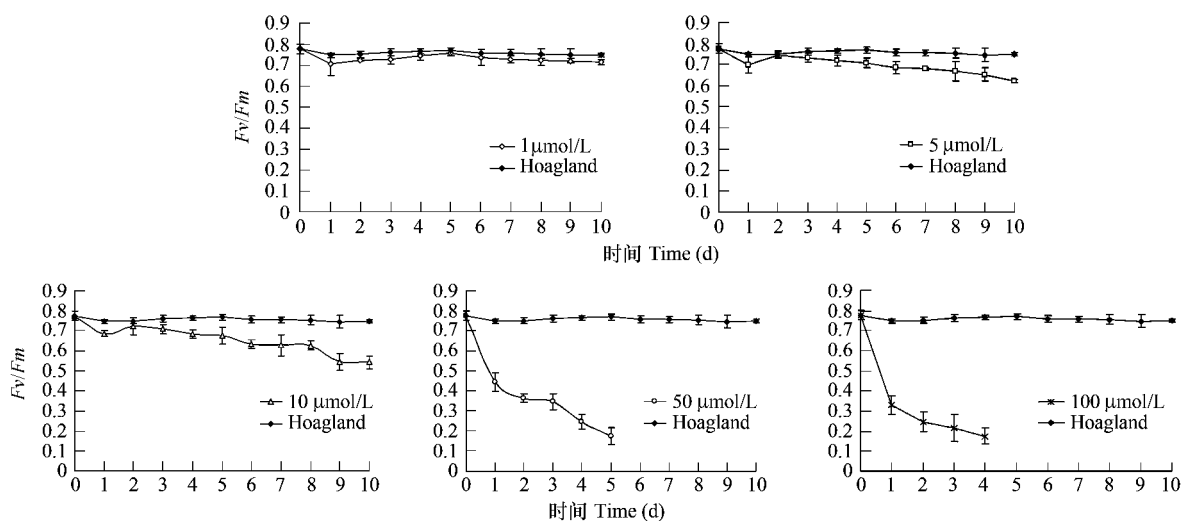


图 2 尖叶走灯藓的 F_v/F_m 随重金属处理时间和处理浓度的变化

Fig. 2 The time course of the F_v/F_m of *Plagiommum cuspidatum* during treated with metal in different concentration

Data were express as mean $\pm$ SD. $n = 5$

比值与处理时间已无相关性,表明尖叶走灯藓无法耐受 $50\mu\text{mol/L}$ 浓度的复合重金属胁迫。

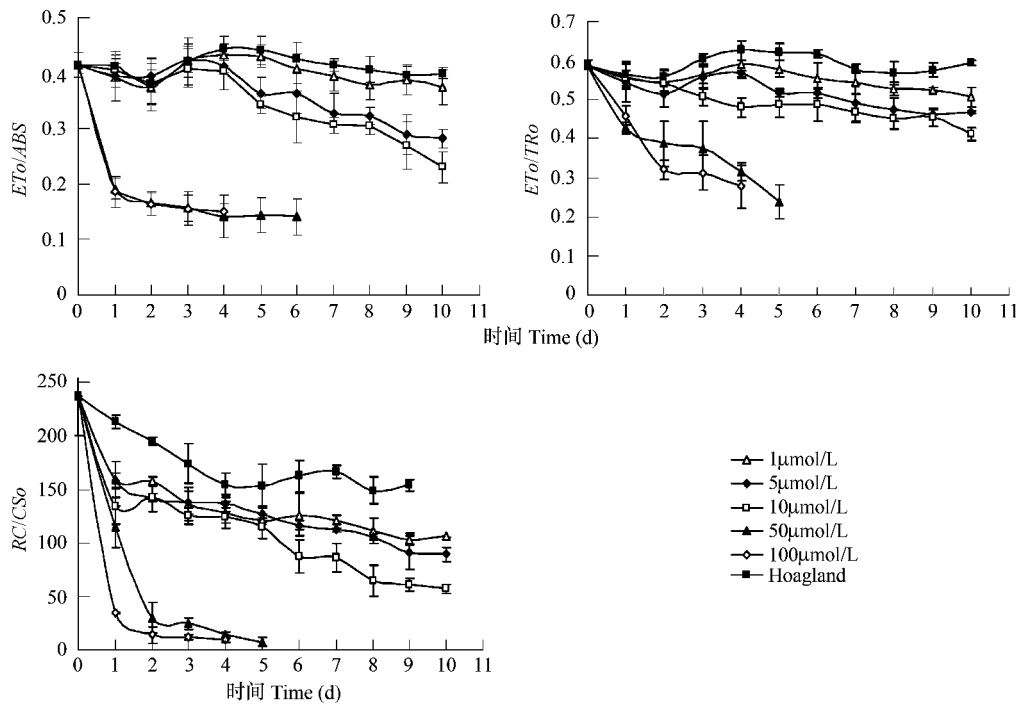


图3 重金属胁迫过程中叶走灯藓性能指数的变化

Fig. 3 Changes in the different Performance index of *Plagiomnium cuspidatum* during treated with metal

Data were express as mean $\pm$ SD. $n = 5$

重金属胁迫下尖叶走灯藓 ET_0/TR_0 比值的变化与 ET_0/ABS 比值的变化的基本相似(图3),所不同的是 $10\mu\text{mol/L}$ 浓度重金属溶液处理,在实验时间范围内,尖叶走灯藓的 ET_0/TR_0 与对照有了明显变化($P < 0.05$)。相关分析结果表明,各浓度处理组,尖叶走灯藓的 ET_0/TR_0 比值均与处理时间呈现负相关,表明重金属胁迫对尖叶走灯藓 PSII 反应中心受体侧的电子传递链影响更大些,重金属胁迫下尖叶走灯藓实际光化学效率的下降是由于捕获光能下降和电子传递速率下降两方面的原因造成的。

RC/CS_0 表示材料单位叶面积上反应中心的数量。实验结果表明,除了 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度处理组外,其它处理组尖叶走灯藓的 RC/CS_0 比值与处理时间均呈现极显著的负相关($P < 0.01$)。表明重金属胁迫下,PS II 反应中心的降解先于捕光能力的下降。对照组 RC/CS_0 比值下降,显示了液体环境对尖叶走灯藓亦有一定的影响。

2.3 重金属胁迫过程中尖叶走灯藓叶绿素含量的变化

叶绿体色素参与光合作用过程中光能的吸收、传递和转化,叶绿体色素的含量直接影响植物的光合能力。图4表示重金属胁迫过程中尖叶走灯藓叶绿素含量的变化,结果表明,重金属胁迫下尖叶走灯藓叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量都有所下降,下降的程度与重金属的浓度和处理时间有关。相关分析显示,对照组以及 $1, 5, 10\mu\text{mol/L}$ 浓度处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均与处理时间呈现显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)负相关,但是它们之间并无显著差异($P > 0.05$)。 $50\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度重金属处理与对照差异显著,叶绿素 a 降解明显。叶绿素 b 的降解在不同浓度复合重金属间变化不大。对照组叶绿素含量下降,也可能是由于液体培养环境的影响。

值得注意的是对照以及 $1, 5\mu\text{mol/L}$ 和 $10\mu\text{mol/L}$ 浓度处理组,尖叶走灯藓叶绿素 a/b 的比值下降程度较小,不与处理时间呈现负相关,表明其叶绿素 b 的降解要多于叶绿素 a 的降解,而 $50\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度处理,叶绿素 a 的降解明显高于叶绿素 b。表明高浓度重金属($50, 100\mu\text{mol/L}$)造成藓类大量聚光色素的破

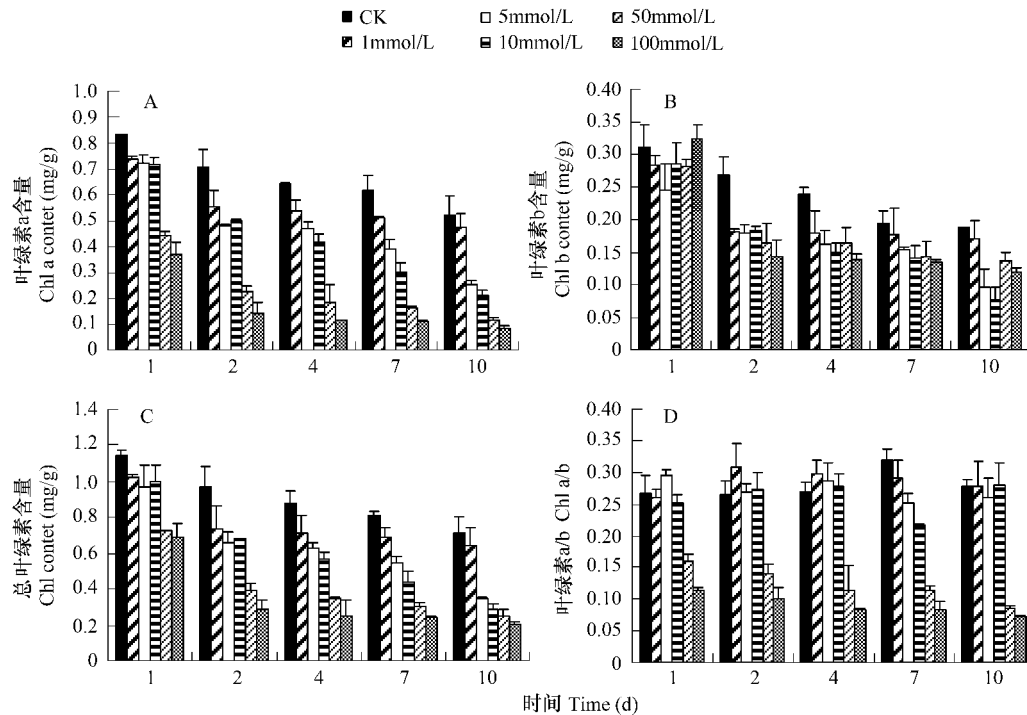


图4 重金属胁迫尖叶走灯藓叶绿素含量的变化

Fig. 4 Changes of the contents of chlorophyll in *Plagiomnium cuspidatum* during treated with metal

坏,但主要是严重破坏作用中心色素。

3 讨论

众多实验证明,重金属胁迫对植物的光合作用都是抑制的,并且降低效应与胁迫程度成正相关^[13]。重金属也导致苔藓植物的细胞膜受到伤害、光合功能和叶绿素含量下降^[14,15],受害程度与金属离子的种类和浓度有关^[1]。

叶绿素荧光动力学技术可以快速、灵敏、无损伤探测环境胁迫对植物光合作用的影响,因而越来越多地用于研究苔藓植物对环境胁迫的反应^[16~18]。Raua 等研究了水藓 *Fontinalis antipyretica* 在 Cu, Cd, Zn 和 Pb 污染条件下叶绿素荧光变化,结果表明重金属导致水藓 PSII 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 降低,降低幅度亦随环境重金属浓度的增加而加大^[18]。用复合重金属 (Pb²⁺ + Zn²⁺ + Cd²⁺ + Cu²⁺) 处理尖叶走灯藓的实验结果显示,复合重金属胁迫导致尖叶走灯藓 PSII 反应中心最大光能转换效率 (F_v/F_m) 降低,使尖叶走灯藓 PSII 反应中心受体侧的电子传递链 (ETo/TRo) 受到影响,降低了单位叶面积上反应中心的数量 (RC/CS_o),且 PS II 反应中心的降解先于捕光能力的下降。由于捕获光能下降和电子传递速率下降,造成了 PSII 实际光化学效率 (ETo/ABS) 的下降,可见重金属胁迫对苔藓植物光合作用的影响是多方面的,不仅影响光合电子传递、光合磷酸化等过程,同时也直接引发光合机构的损伤。

叶绿素作为光合作用中光能的吸收、传递和转化的载体,在植物光合作用中起着关键性的作用。从叶绿素含量的变化来看,重金属胁迫可以显著降低尖叶走灯藓植物体叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量。应该指出的是 1, 5 $\mu\text{mol/L}$ 和 10 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的复合重金属处理,尖叶走灯藓叶绿素 a/b 的比值下降程度较小, 50 $\mu\text{mol/L}$ 和 100 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的重金属处理,叶绿素 a/b 的比值则严重降低,说明叶绿素 a 的降解明显高于叶绿素 b,看来高浓度重金属 (50 $\mu\text{mol/L}$ 和 100 $\mu\text{mol/L}$) 能够影响藓类的大量聚光色素,更主要是严重破坏作用中心色素。叶绿素 a 的功能主要是将汇聚的光能转变为化学能进行光化学反应,而叶绿素 b 则主要是收集光能。保持体内有相对较高的叶绿素 a 含量可以保证植物体对光能的充分利用,提高转化率。有报道指出,重金属引起叶绿素含量降低,可能是抑制和影响了合成叶绿素必需的两个酶——原叶绿素酸酯还原酶

(protochlorophyllide reductase)和氨基- γ -酮戊酸(aminolaevulinic acid)的合成^[19]。重金属还可破坏叶绿体结构,使得基粒垛叠混乱,基粒片层消失,类囊体空泡化,甚至叶绿体外周的膜系统解体^[20]。

尖叶走灯藓对环境中的复合重金属具有相当的耐受能力,表观现象和荧光参数的变化说明,尖叶走灯藓可以耐受 $10\mu\text{mol/L}$ 浓度的复合重金属污染。体内相对较高的叶绿素尤其叶绿素 a 含量和光合机构的稳定并保持光能高效的吸收、转换和传递是尖叶走灯藓对环境中的复合重金属忍耐的基础,用叶绿素荧光参数(F_v/F_m 、 ET_o/ABS 、 ET_o/TR_o 、 RC/CS_o)可以说明尖叶走灯藓对环境中的复合重金属的忍耐机制,也可以作为鉴定和判断苔藓植物抗污染的快速方法。当然苔藓植物对重金属的忍耐机制是复杂的,有人认为是以一种被动的类似阳离子交换和形成复合物的方式积累金属元素,在苔藓细胞壁上有大量的有机基团,可以吸附金属离子^[1,21],使大多数苔藓植物细胞将重金属积累在细胞外,阻止重金属离子进入细胞原生质,使其免受伤害^[22,23],这可能是苔藓植物耐重金属的主要原因,也可以说明在一定范围内重金属离子不能进入细胞,就不会对苔藓植物的叶绿素和光合机构和功能造成伤害,保持较高的光合效率。在高浓度重金属胁迫下,尖叶走灯藓的叶绿素 a 降解,破坏 PS II 反应中心、捕光能力和电子传递速率下降,造成了实际光化学效率的下降,使光合系统的结构和功能受到了不可逆损伤,这对于探讨环境重金属污染治理的生物学措施,改善生态环境打下了一定基础。

References:

- [1] Tyler G. Bryophytes and heavy metals: a literature review. Bot. J. Linn Soc. , 1990,104: 31—253.
- [2] Onianwa P C. Monitoring atmospheric metal pollution: a review of the use of mosses as indicators. Environmental Monitoring and Assessment, 2001,71: 13—50.
- [3] Lee S L, Li X D, Zhang G. Biomonitoring of trace metals in the atmosphere using moss (*Hypnum plumaeforme*) in the Nanling Mountains and the Pearl River Delta, Southern China. Atmospheric Environment, 2005,39: 397—407.
- [4] Fernández J A, Aboala J R, Realb C. A new moss biomonitoring method for detecting sources of small scale pollution . Atmospheric Environment, 2007,41: 2098—2110.
- [5] Halleraker J H, Reimann C, De Caritat P. Reliability of moss (*Hylocomium splendens* and *Pleurozium schreberi*) as a bioindicator of atmospheric chemistry in the Barents region: interspecies and field duplicate variability. Sci. Total Environ. , 1998,218:123—139.
- [6] Gałuszka A. Distribution patterns of PAHs and trace elements in mosses *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. and *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. from different forest communities: A case study, south-central Poland. Chemosphere,2007, 67: 1415—1422.
- [7] Maevskaya Sm, Kardash A R, Demkiv O T. Absorption of cadmium and lead ions by gametophyte of the moss *Plagiomnium undulatum*. Russian Journal of Plant Physiology, 2001,48: 820—824.
- [8] Strasser B J, Strasser R J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. In: Mathis P ed. Photosynthesis: from Light to Biosphere. Dordrecht: KAP Press, 1995.5: 977—980.
- [9] Lichtenthaler H K, Miede J A. Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. Trends Plant Sci. , 1997, 2:316—320.
- [10] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991,42: 313—349.
- [11] Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U and Mohanty P eds. Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation . London and New York : Taylor and Francis, 2000. 445—483.
- [12] Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the Fast Chlorophyll Fluorescence Induction Dynamics Analysis in Photosynthesis Study. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005,31 : 559—566.
- [13] Jiang X Y, Zhao K F. Mechanism of heavy metal injury and resistance of plants. Chin J Appl Environ Biol. ,2001,7 :92—99.
- [14] Brown D H, Wells J M. Physiological effects of heavy metals on the moss *Rhytidiadelphus squarrosus*. Annals of Botany, 1990,66: 641—647.
- [15] Brown D H, Whitehead A. The effect of mercury on the physiology of *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. Journal Bryology, 1986,14: 367—374.
- [16] Csintalan Z, Proctor MCF , Tuba Z. Chlorophyll Fluorescence during Drying and Rehydration in the Mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.)

- Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. Ann. Bot., 1999, 84: 235—244.
- [17] Proctor M C F, Smirnoff N. Rapid recovery of photosystem on rewetting desiccation-tolerant mosses: chlorophyll fluorescence and inhibitor experiments. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 1659—1704.
- [18] Rau S, Miersch J, Neumann D. Biochemical responses of the aquatic moss *Fontinalis antipyretica* to Cd, Cu, Pb and Zn determined by chlorophyll fluorescence and protein levels. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 299—306.
- [19] Stobart A K, Griffiths W T, Ameen-Bukhari I, *et al.* The effect of Cd on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley. Plant Physiol, 1985, 63: 293—298.
- [20] Li R C. Effects of cadmium and lead on physiological and ultra-structural features in tobacco leaves. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24: 238—242.
- [21] Rühling Å, Tyler G. Sorption and retention of heavy metals in the woodland moss *Hylocomium splendens* (Hedw.). Oikos, 1970, 21: 92—97.
- [22] Vázquez M D, López J, Carballeira A. Uptake of Heavy Metals to the Extracellular and Intracellular Compartments in Three Species of Aquatic Bryophyte. Ecotoxicology and Environmental Safety, 1999, 44: 12—24.
- [23] Mouveta C, Claverib B. Localization of copper accumulated in *Rhynchosyrium riparioides* using sequential chemical extraction. Aquatic Botany, 1999, 63: 1—10.

参考文献:

- [24] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31: 559~566.
- [25] 江行玉, 赵可夫. 植物重金属伤害及其抗性机制. 应用与环境生物学报, 2001, 7: 92~99.
- [26] 李春荣. 镉和铅对烟草叶片生理生化和细胞亚显微结构的影响. 植物生态学报, 2000, 24: 238~242.