

# 氟污染对作物光合产物输配的影响

马飞, 欧明君, 葛才林, 王泽港

(扬州大学农学院农学系, 江苏 扬州 225009)

**摘要:** 通过盆栽实验研究了模拟大气氟污染对作物的伤害, 应用作物活体测量与示踪动力学分析技术, 建立叶片内光合产物输配的动力学模型, 通过对相应参数的分析得知: 低浓度氟促进有关合成酶的活性, 高浓度氟则相反; 低浓度氟对细胞质膜、叶绿体膜产生伤害, 阻碍光合产物的跨膜主动输送; 高浓度氟破坏了两膜的结构, 使跨膜被动迁移增大。通过对作物进行氟处理前后穗部和同一叶片内光合产物分配的研究得出: 氟影响光合产物在穗部的分配, 改变正常的分配模式, 并能改变同一叶片中光合产物的分布模式。

**关键词:** 氟; 示踪动力学; 参数

**中图分类号:** X503.231 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-0267(2001)02-0094-04

## Impacts of Fluorine Pollution on Transportation and Distribution of Photosynthates in Crops

MA Fei, OU Ming-jun, GE Cai-lin, WANG Ze-gang

(Department of Agronomy, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009 China)

**Abstract:** The inner injuries of crop development were investigated under a simulating atmosphere polluted with fluorine. The dynamic model of transportation and distribution of photosynthates was established using radioisotopes trace kinetic analyzing technique and measurement in vivo. The results showed that the fluorine with a low dose could enhance the activity of the synthetase, while the high dose hindered it. The fluorine with a low concentration could injured the plasma and chloroplast membrane, and counteract the active transportation across them, while the high dose may destroy the constitution of them, resulting in accelerating passive transportation across them. The studies of assimilate partition pattern demonstrated that the fluorine does not only affect the distribution of photosynthates in ears and transform the normal mode of distribution, but also transform the mode of distribution in the leaf itself.

**Keywords:** fluorine; tracerkinetics; coefficient

氟污染对农产品质量的危害已愈来愈成为人们关注的问题, 众多的专家学者广泛开展了氟对农业生产影响的研究。但是, 有关大气氟侵入植物体内的途径、作用机理, 尤其是对光合速率的影响及相关酶的活性, 同化物运输分配等生理指标的研究报道较少。本试验试图在前人研究的基础上, 利用示踪动力学, 结合 TP-802 作物多探头活体测量仪<sup>[1]</sup>的应用, 在同位素标记后测得经过不同时间氟处理后光合产物的输出与分配动态, 并定量研究有关生理参数的变化。期望在上述研究基础上明确氟污染对光合产物运输的影响, 为有效控制氟污染提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料

收稿日期: 2000-06-17

作者简介: 马飞, 女, 扬州大学农学院农学系农艺师。

小麦品种为鲁麦 22, 水稻品种为汕优 63, 均取自于扬州大学农学院同位素网室进行正常水肥管理的盆栽小麦和水稻。

### 1.2 试验处理

1.2.1 取密封性能好的小型塑料袋将供试材料的倒二叶或灌浆期的剑叶密封于塑料袋内, 然后向袋内引入  $1.48 \times 10^6 \text{Bq Na}^{14}\text{CO}_3$  溶液, 再加入  $0.5 \text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{SO}_4$  2 mL, 反应产生  $^{14}\text{CO}_2$ , 用人工光源完成  $^{14}\text{C}$  光合标记<sup>[2]</sup>, 备用。

1.2.2 在小麦、水稻的苗期用相同浓度 ( $34.5 \pm 1.0 \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$ ) 的氟对供试材料分别熏气 5、10、20 h, 在小麦灌浆期用同样浓度的氟对其熏气 12、24 h。熏气装置采用开顶式, 氢氟酸溶液在恒温下蒸发, 借助一定量的空气流动将 HF 气体送入熏气室内, 采用稳流装置控制空气流速, 以产生稳定的气流<sup>[3]</sup>。

### 1.2.3 氟浓度的测定

将自制的石灰滤纸安装在采样器上, 放入熏气

表 1 不同氟处理叶片中 <sup>14</sup>C 光合产物放射性残留比较 (cpm<sup>\*</sup>)

Table 1 Comparison of radioactivity of <sup>14</sup>C - photosynthates in leaves treated with various concentrations of fluorine

测样时间 /h	对照		熏气5 h		熏气10 h		熏气20 h	
	水稻	小麦	水稻	小麦	水稻	小麦	水稻	小麦
1	6 560	2 965	3 084	2 813	6 336	2 752	2 195	3 272
2	6 383	2 806	2 827	2 757	6 058	2 833	2 075	3 158
3	6 194	2 654	2 664	2 650	5 873	2 539	1 908	3 103
4	5 986	2 566	2 475	2 565	5 669	2 370	1 775	3 036
5	5 899	2 499	2 366	2 519	5 529	2 217	1 684	2 980
6	5 556	2 475	2 229	2 492	5 486	2 077	1 521	2 819
7	5 387	2 360	2 216	2 481	5 399	1 963	1 422	2 938
8	5 126	2 282	2 028	2 438	4 657	1 873	1 308	2 618
9	4 856	2 255	1 949	2 342	4 335	1 830	1 235	2 477
10	4 606	2 212	1 930	2 342	4 201	1 762	1 177	2 494
11	4 402	2 162	1 814	2 288	4 129	1 709	1 114	2 278
12	4 244	2 076	1 670	2 225	4 107	1 621	1 059	2 228
13	4 134	2 046	1 524	2 174	4 088	1 599	994	2 149
14	4 032	1 980	1 460	2 107	4 068	1 557	978	2 046
15	3 923	1 896	1 412	2 056	4 001	1 559	954	2 000

\*cpm 为样品进行放射性活度测量时每分钟的计数。

$k_1'$  为光合产物从叶绿体中输出的系数。其生理意义为每 4 个磷酸丙糖分子在单位时间内透过叶绿体膜被输送到细胞质中并合成一个蔗糖分子的几率。因此, 每一个磷酸丙糖分子在单位时间内透过叶绿体膜输送到细胞质中的几率应为  $k_1' = 4k_1$ , 它的大小反映了叶绿体膜对光合产物透性的大小。

$k_2$  为光合产物透过细胞质膜的输出系数。它的生理意义为细胞质中可输配光合产物分子 (主要指蔗糖) 在单位时间内被输出的几率, 它的大小与细胞质膜对光合产物的透性大小及胞间连丝的多少有关。

$k_3$  为光合产物转化为结构物质的系数。其生理意义为单位时间内细胞质中可输配光合产物合成大分子结构物质的几率, 大小与有关合成酶的活性有关。

根据上述隔室模型可建立如下微分方程组:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -k_1 X \\ \frac{dY}{dt} = -k_1 X - (k_2 + k_3) Y \\ \frac{dZ}{dt} = k_3 Y \end{cases}$$

设  $k_2 + k_3 = a$ , 解方程组得:

$$\begin{cases} X = A e^{-k_1 t} & (1) \\ Y = \frac{k_1 A_0}{a - k_1} e^{-k_1 t} - \frac{k_1 A_0}{a - k_1} e^{-at} & (2) \\ Z = \frac{k_3 k_3 A_0}{a - k_1} \left( \frac{e^{-at}}{a} - \frac{e^{-k_1 t}}{k_1} \right) + \frac{k_3}{a} A_0 & (3) \end{cases}$$

罩内采样。再将采样后的滤纸剪成 5.5 mm<sup>2</sup> 的小块, 放入 150 mL 塑料杯中, 加 50 mL 蒸馏水, 在超声波清洗器中提取 5 min, 按标准曲线绘制步骤, 测定毫伏值, 在标准曲线上查得氟含量。

### 1.3 测定方法

#### 1.3.1 源叶标记光合产物输出与动态的测定

在标记结束后, 将 TP-802 作物多探头活体测量仪的各探头分别固定在叶尖、叶中、叶鞘以及茎、穗等待测部位, 接通电源, 打印机自动打出测定数据 (cpm 值)。

#### 1.3.2 源叶醇溶物与醇不溶物的测定

将测定后的材料剪下, 烘干、称重, 分不同部位剪碎后, 称取 0.1 g 样品置于 10 mL 试管中, 加 5 mL 80% 的乙醇于 80 °C 水浴中提取 30 min, 重复提取 3 次, 洗涤 2 次, 合并提取液和洗涤液, 定容至 50 mL, 吸取 0.25 mL 于计数瓶中, 加 8—9 mL 闪烁液于 LS-8900 液闪仪上测定醇溶物的放射性活度。提取后的残渣加入 2 mL 60% 的高氯酸和 1 mL 30% 的过氧化氢, 在 70 °C 水浴中消化 2 h, 定容后在液闪仪上测定醇不溶物的放射性活度 (cpm 值)。

## 2 结果与分析

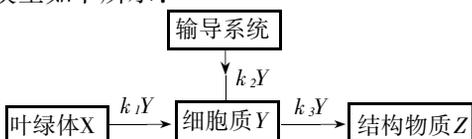
### 2.1 氟污染对标记光合产物在叶片中放射性残留的影响

对水稻、小麦进行不同时间的 HF 熏气处理后, 叶片中 <sup>14</sup>C 光合产物放射性活度残留如表 1 所示。

为进一步探讨氟污染对叶片中光合产物输出动态的影响, 对上述测定结果用示踪动力学的方法进行分析。

由于水稻、小麦叶片属于糖叶, 叶绿体中很少有淀粉的合成, 因此对光合产物在叶片中的行为作如下假设: 光合产物在叶绿体中形成, 形成后的磷酸丙糖透过叶绿体膜进入细胞中, 然后每 4 个磷酸丙糖分子在系列酶的作用下形成 1 个蔗糖分子。进入细胞质中的光合产物的 3 个去向是: a. 透过细胞膜进入到韧皮部运输; b. 合成转化为结构物质; c. 进行呼吸消耗 (测定表明由于呼吸作用而释放出的 <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 量很小, 可忽略不计)。

根据上述分析假设, 建立光合产物在叶片中行为隔室模型如下所示:



叶中标记光合产物的放射性活度随时间变化的理论动态方程为:

$$X_{\text{cmp}} = X + Y + Z = A e^{-k_1 t} + \frac{k_1 A_0}{a - k_1} \left[ \left(1 - \frac{k_3}{k_1}\right) e^{-k_1 t} - \left(1 - \frac{k_3}{a}\right) e^{-at} \right] + \frac{k_3 A_0}{a} \quad (4)$$

根据方程(4),对表1中的数据采用残数法(即指数剥离法),求出各个参数( $k_1, k_2, k_3$ )的初值,再将求得的初值代入方程(4)。设 $X(t)$ 为方程(4)在 $t$ 时刻叶片中 $^{14}\text{C}$ 放射性活度,设 $t$ 为1, 2, 3, …,  $n$ 小时,方程 $X(t)$ 值分别为 $X_{t_1}, X_{t_2}, X_{t_3}, \dots, X_{t_n}$ 。

叶片中 $^{14}\text{C}$ 光合产物放射性活度的实测值为 $X_{t_1}, X_{t_2}, X_{t_3}, \dots, X_{t_n}$ 。设目标函数 $F(\lambda) = \sum_{i=1}^n (x_{t_i} - x_{t_i})^2$ ,调整 $k_1, k_2, k_3$ ,可以找到 $F(\lambda)$ 为极小值的最佳拟合。设 $\lambda_* = k_*$ ,使得 $F(\lambda_*) = \min F(\lambda)$ ,此时 $k_*$ 为最佳拟合的最优解。

由于计算比较繁杂,可借助于计算机,利用QBASIC编程,将叶片 $^{14}\text{C}$ 光合产物放射性活度实测值输入电脑,求解出 $k_i$ 值如表2所示。

表2 水稻与小麦叶片各处理参数值

Table 2 Parameters of treated leaves for rice and wheat

参数	对照		熏气5 h		熏气10 h		熏气20 h	
	水稻	小麦	水稻	小麦	水稻	小麦	水稻	小麦
$K_1'$	0.176	0.200	0.284	0.146	0.272	0.224	0.260	0.252
$K_2$	0.905	0.410	0.789	0.381	0.395	0.650	1.110	0.715
$K_3$	0.116	0.120	0.130	0.140	0.126	0.090	0.072	0.061

由表2可以看出,水稻叶片反映光合产物转化为结构物质的有关酶活性的 $k_3$ 值,在熏气5 h、10 h时高于对照,而后出现下降趋势,20 h时低于对照。反映出 $k_3$ 值呈现一种先上升后下降的趋势。由此推论氟的浓度影响光合产物转化为结构物质的几率。低浓度氟有促进酶活性的趋势,使光合产物转化为结构物质的几率增大,随熏气时间的延长,氟在作物体内的积累量增大,则起抑制酶活性的作用,阻碍结构物质的合成。

董海京等的研究指出,经高浓度HF污染的水稻,它的有效穗数、空瘪率、千粒重、株高都明显地低于对照,低浓度HF处理的水稻不仅没有减产,反而起了一定的刺激作用,产量比对照高<sup>[4]</sup>。本试验的结果表明,低浓度氟促进叶片光合产物的形成,抑制光合产物的运输,促进结构物质的合成,高浓度氟则相反。我们不能否认这种低浓度氟处理对有关酶活性短

时间的提高,是细胞自身的一种保卫反应,那么氟对光合作用的影响是否主要是对酶的作用、是否是影响产量的主要因素等问题,还需深入探讨。

比较表2中水稻、小麦叶片中的 $k_2$ 值,发现在熏气5 h时下降,至10 h或20 h时又出现上升趋势。说明低浓度氟处理细胞质膜的主动透性降低,相反当氟积累到一定浓度后,光合产物由细胞质向外输出的几率增加,但可能不是膜主动透性增大的结果。作者认为,短时间处理构成膜的结构物质受损,膜中的载体蛋白质不再能正常的“识别”、“捕捉”和“释放”光合产物,载体蛋白对糖的主动运载能力下降,致使总的膜透性降低。当叶片中的氟达到一定的浓度后,细胞膜双分子层可能也有一定的损伤,主动运输不再是物质运输的主要形式。大部分物质由于浓度梯度的影响而向外进行跨膜的被动扩散,输出系数 $k_2$ 值增加,光合产物输出速率加大。

分析表2中的 $k_1'$ 值,可以发现水稻熏气5 h时 $k_1'$ 值最大,熏气时间延长, $k_1'$ 值波动不大。而小麦组5 h时 $k_1'$ 值降低,10 h、20 h时 $k_1'$ 值大于对照。可以认为此现象与细胞质膜透性的改变原理相同:低浓度由于生理伤害导致膜的主动透性降低,高浓度时叶绿体膜结构被不同程度破坏,使输出系数增大。因为水稻是氟的敏感作物,叶绿体又是对氟最为敏感的组织,通过对微观结构的观察,熏气5 h时水稻叶片叶尖部分的叶绿体膜已局部受损。此时被动扩散已成为光合产物运输的主要形式,叶片中氟的累积浓度再加大也不会改变它的运输方式,所以 $k_1'$ 值不再有大的波动。而小麦为氟的相对抗性作物,同样浓度熏气5 h,氟在叶片中的累积量不致于伤害膜结构,仅伤害了膜蛋白,影响了主动运输。熏气时间延长,膜局部破碎断裂,改变了光合产物的运输形式。

## 2.2 小麦灌浆期氟污染对光合产物在穗部分配的影响

小麦灌浆期用 $^{14}\text{CO}_2$ 标记剑叶,然后放入熏气罩内,熏气12 h、24 h,再分别取不同处理和对照各数株,采样后立即放入105℃的烘箱中杀青、烘干,分不同部位进行干燥测定。以穗顶部、中部、基部为横坐标,以上述3个部位的 $^{14}\text{C}$ 放射性活度占穗部总放射性活度的百分比为纵坐标,作图如图1、图2所示。

由图1、图2可得出如下结论:小麦灌浆中后期,对照株剑叶的光合产物在穗部的分配为基部>中部>顶部。而经氟处理过的植株,其剑叶的光合产物在穗部的分配,表现为中部>顶部>基部。

图 1 小麦灌浆期熏气 12 h 穗部  $^{14}\text{C}$  放射性活度分布  
Figure 1 Distribution of  $^{14}\text{C}$  radioactivity in starchy under fuming 12 hours with fluorine during grouting period

出现上述现象的原因可能是由于在正常情况下,当小麦处于灌浆中、后期时,穗的中、上部籽粒已被大量充实,淀粉合成酶活性开始下降。而穗下部籽粒正处于充实期,淀粉合成酶活性仍较大,致使中、后期剑叶光合产物主要向穗基部分配。但在较高浓度的氟污染情况下,活性高的淀粉酶首先受到抑制,导致穗基部的拉力降低,进入穗基部光合产物的量减少。

### 2.3 氟污染对叶片不同部位光合作用的影响

将水稻放入熏气罩内熏气 20 h,观察叶片,叶尖、叶缘出现坏死斑,取出后立即用  $^{14}\text{CO}_2$  进行光合标记,标记结束将 3 个计数管分别固定在叶尖、叶中、叶基部,用活体测量仪测定不同部位的  $^{14}\text{C}$  放射性活度,以叶尖、叶中、叶基为横坐标,以  $t$  时刻 3 个部位占叶片光合产物总量的百分比作图,如图 3 所示。

图 3 处理前后叶片中  $^{14}\text{C}$  放射性活度分布  
Figure 3 Distribution of  $^{14}\text{C}$  radioactivity in plant leaves before and after treatments

从图 3 中光合产物的分布可以看出,对照株光合产物主要分布在叶片的顶端,且光合产物的量远远大于叶中部和叶基部。而经氟处理后的叶片中,光合产物在叶中部的分布最多,其次为叶尖部和叶基部。由此可以认为,在正常情况下叶片中叶尖部的光合速率最大,光合作用最强,越靠近基部光合作用越弱,氟对叶片的伤害主要为叶尖部。周青曾指出,氟化物在叶片的积累量最高,并积聚在叶片的尖端和边缘<sup>[5]</sup>,究其原因,因为叶是植物吸收氟的主要器官,且氟被吸

图 2 小麦灌浆期熏气 24 h 穗部  $^{14}\text{C}$  放射性活度分布  
Figure 2 Distribution of  $^{14}\text{C}$  radioactivity in starchy under fuming 24 hours with fluorine during grouting period

收后随蒸腾液流移动,积累在叶片的尖端和边缘,极少向外输出<sup>[6]</sup>。可以认为,积累在叶尖部的氟破坏了叶绿体的结构,阻碍了光合作用,降低了光合速率,使光合产物的合成减少。而叶的光合作用又是以叶尖为中心的,所以叶尖部的组织受伤害,必然导致作物的产量下降。

通过对氟处理前后光合产物在叶片中不同部位分布的变化,验证了氟对叶片不同部位伤害的差异。以小麦灌浆期光合产物在穗部的分配为依据,得出了氟影响籽粒充实的结论。这方面的研究结果说明对同一器官,代谢越旺盛、有关酶活性越高的部位最先受到氟污染的伤害,且伤害程度愈大。即活性好的酶系统对氟污染较敏感,其具体机理需进一步探讨。

由于时间和试验条件的限制,本文只是就叶片中  $^{14}\text{C}$  的放射性强度一项指标来说明氟对酶活性、细胞质膜和叶绿体膜透性的影响,而有关酶活性及膜透性等数据需在今后的研究中进一步测定。

### 参考文献:

- [1]罗时石,龚 荐,葛才林,等. TP-801 作物多探头活体测量仪[J]. 核农学报,1991,12(2):84-86.
- [2]葛才林,罗时石,龚 荐,等. 作物叶片光合产物输出规律的示踪动力学研究[J]. 核技术,1992,16(12):751-757.
- [3]城乡建设环境保护部环境保护局编. 环境监测分析方法[M]. 北京:中国环境科学出版社,1986.218-223.
- [4]董海京,等. 氟化氢熏气对水稻叶片伤害阈值的研究[J]. 云南环保,1989,8(3):38-43.
- [5]周 青,等. 大气氟污染对农作物的危害[J]. 农业环境保护,1992,11(5):228-231.
- [6]陈宜宜,何增耀,叶兆杰,等. 植物吸收气态氟化物的初步研究[J]. 农业环境保护,1988,7(2):19-22.