

WPŁYW NIKLU NA APARAT FOTOSYNTETYCZNY ROŚLIN

Effect of nickel on the photosynthetic apparatus of plants

Maria DRAŹKIEWICZ

Summary. Uptake of toxic amounts of 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 (b₆, f, b₅₅₉). Photosystem I and II differ in their sensitivity to 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. 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 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 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 nikiem 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 Ni^{2+} jest związany głównie z lamellami (52%), w mniejszym stopniu ze strumą (35%), zaś osłonka skupia około 13% Ni^{2+} akumulowanego przez te organelle. Rozfrakcjonowanie lamelli wykazało, że kompleks II fotoukładu wiąże około 2-krotnie więcej (42%) niku niż kompleks I fotoukładu (20%) [26].

WPŁYW NIKLU NA SKŁAD CHEMICZNY APARATU FOTOSYNTETYCZNEGO ROŚLIN

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

Tabela 1. Zmiany zawartości chlorofilu w liściach roślin traktowanych Ni^{2+} w zależności od stężenia kationu, czasu jego działania i stadium rośliny.Table 1. Changes in the chlorophyll content in leaves of Ni^{2+} treated plants, depending on the cation concentration, time of its action and the particular plant stages.

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

Wpływ 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 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 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 Ni^{2+} . Z badań prowadzonych na kukurydzy (Tabela 2) wynika, że karotenoidy są mniej wrażliwe aniżeli chlorofil (*a+b*), co stwierdzono także

w przypadku Cd^{2+} , Hg^{2+} i Zn^{2+} [4, 8, 24]. Natomiast wyniki uzyskane w przypadku fasoli wskazują na silniejszy wpływ 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 monogalaktozylodiacylglicerolu i digalaktozylodiacylglicerolu niż fosfolipidów. Biosynteza fosfatydyloglicerolu i fosfatydylocholine hamowana jest w większym stopniu niż biosynteza fosfatydyloinozytolu i fosfatydyloetanolaminy [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 Ni^{2+} może zatem prowadzić do zakłóceń w fotosyntetycznym transporcie elektronów.

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

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

Stężenie Ni^{2+}	μM	mg/g świeżej masy liści mg/g of leaf fresh weight		
Ni^{2+} concentration, μM	Chlorofil <i>a</i> Chlorophyll <i>a</i>	Chlorofil <i>b</i> Chlorophyll <i>b</i>	Chlorofil (a+b) Chlorophyll (a+b)	Karotenoidy Carotenoids
8 dni wzrostu 8 days of growth				
0	1.62±0.31 (100)	0.30±0.08 (100)	1.91±0.23 (100)	0.36±0.07 (100)
100	1.20±0.06 (74)	0.17±0.01 (57)	1.37±0.04 (72)	0.31±0.02 (86)
200	0.90±0.08 (53)	0.11±0.03 (37)	1.01±0.05 (53)	0.28±0.02 (78)
10 dni wzrostu 10 days of growth				
0	1.74±0.18 (100)	0.34±0.11 (100)	2.08±0.09 (100)	0.36±0.02 (100)
100	1.15±0.07 (66)	0.15±0.05 (44)	1.30±0.03 (62)	0.30±0.01 (83)
200	0.77±0.04 (44)	0.15±0.07 (44)	0.92±0.03 (44)	0.23±0.03 (64)
13 dni wzrostu 13 days of growth				
0	1.69±0.02 (100)	0.38±0.06 (100)	2.07±0.05 (100)	0.33±0.03 (100)
100	1.16±0.14 (69)	0.32±0.10 (84)	1.48±0.10 (71)	0.25±0.01 (76)
200	0.92±0.27 (54)	0.29±0.22 (76)	1.21±0.06 (58)	0.22±0.00 (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 Ni^{2+} z grupami karboksylowymi niż sulfhydrylowymi enzymów związanych z syntezą i acylacją kwasów tłuszczowych. Ni^{2+} powoduje ponadto wzmożoną peroksydację lipidów, prowadzącą do zwiększe-

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

Ni^{2+} powoduje zmiany w zawartości niektórych przekaźników elektronów w błonach tylokoidowych. W największym stopniu wpływa on

na obniżenie poziomu cytochromu b₆ i ferredoksyny. W mniejszym stopniu jony tego metalu oddziałują na zawartość cytochromu b₅₅₉, zaś w najmniejszym – na poziom plastocyaniny i cytochromu f [26].

INGERENCJA Ni²⁺ W FOTOSYNTETYCZNY TRANSPORT ELEKTRONÓW

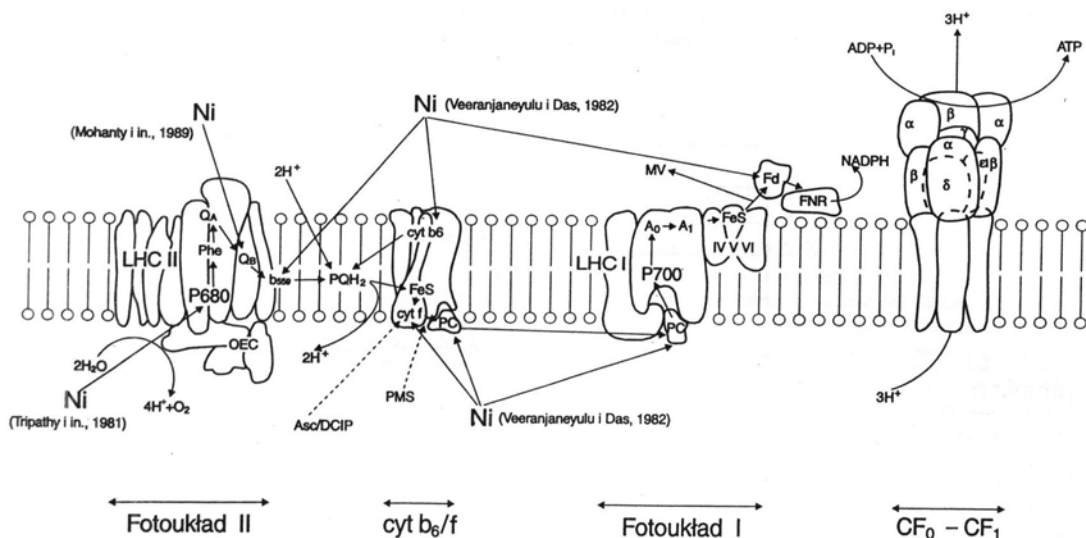
Informacje dotyczące tego zagadnienia pochodzą przede wszystkim z badań *in vitro*, w których chloroplasty, tylakoidy, bądź permeoplasty traktowane były Ni²⁺. Rzadziej natomiast prowadzono doświadczenia *in vivo* mimo, iż w większym stopniu odzwierciedlają one sytuację występującą w warunkach naturalnych. Wykazano, że Ni²⁺ 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 Ni²⁺ 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 Ni²⁺ 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 Ni²⁺ nie znalazła dotychczas potwierdzenia eksperymentalnego. Wykazano jedynie, iż w liściach roślin rosnących na podłożu z Ni²⁺ 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 Ni²⁺ sugerują, że kation ten hamuje transport elektronów na poziomie drugiego chinonowego akceptora elektronów Q_B (Ryc. 1), poprzez bezpośrednią modyfikację miejsca Q_B [13]. Ponadto ważną rolę w wywołanej obecnością Ni²⁺ inhibicji transportu elektronów odgrywa H⁺. Wynikiem działania Ni²⁺ na błony tylakoidowe jest indukowanie ich wysokiego stanu energetycznego (gradientu protonów) [21].

Ni²⁺ 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 Ni²⁺ może być zarówno cytochrom f jak i plastocyanina, na co wskazuje spadek poziomu tych przENOŚników elektronów w chloroplastach roślin rosnących na podłożu z Ni²⁺ [26]. Hamowanie reakcji ASC→NADP natomiast może być wynikiem oddziaływania Ni²⁺ zarówno na cytochrom f i plastocyaninę, jak też na ferredoksynę, której poziom także ulega obniżeniu u roślin traktowanych Ni²⁺ [26].

Niewątpliwie czynnikiem zakłócającym fotosyntetyczny transport elektronów jest niski poziom chlorofilu (*a+b*) w chloroplastach roślin rosnących na podłożu z Ni²⁺. Krupa i in. [11] wykluczają możliwość destrukcyjnego działania

*Stosowane skróty: ASC= askorbinian; b₅₅₉= cytochrom b₅₅₉; CF₀-CF₁= kompleks syntetazy ATP (CF₀= część błonowa, CF₁= czynnik sprzęgający); cyt f= cytochrom f; DCIP= 2,6-dichlorofenolindofenol; Fd= ferredoksyna; F_m= fluorescencja maksymalna; FNR= oksydoreduktaza ferredoksyna-NADP; F_v= 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; P₆₈₀, P₇₀₀= centrum reakcyjne fotoukładu II i I; PC= plastocyanina; PGA= kwas 3-fosfoglicerynowy; PMS= metylosiarczan-N-metylofenazyliowy; PQ= plastochinon; PQH₂= zredukowany plastochinon; Q_A, Q_B= pierwszy i drugi akceptor chinonowy II fotoukładu; R_{fd}= indeks żywotności (miara potencjalnej aktywności fotosyntetycznej liści); RUBISCO= karboksylaza/oksygenaza rybulozobisfosforanowa

Ryc. 1. Miejsca ingerencji Ni^{2+} w fotosyntetyczny transport elektronów.Fig. 1. Sites of Ni^{2+} interference in photosynthetic electron transport.

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

Obniżanie się zawartości cytochromu b_6 w chloroplastach roślin traktowanych 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 Ni^{2+} oraz, czy istnieje współzależność pomiędzy prokariotyczną bądź eukariotyczną naturą rośliny a wrażliwością fotoukładów na Ni^{2+} . Rozstrzygnięcie tych kwestii wymaga badań na szerszym materiale roślinnym, w identycznym układzie doświadczalnym.

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

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 Ni^{2+} i stadium rozwojowego rośliny poddawanej działaniu tego kationu (Tab. 3). Utrata aktywności karboksylacyjnej RUBISCO w obecności Ni^{2+} jest związana z zastępowaniem przez Ni^{2+} kationów Mg^{2+} w potrójnym kompleksie RUBISCO- CO_2 - Mg^{2+} , od utworzenia którego zależna jest aktywność tego enzymu [25].

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 CO_2 w liściach roślin rosnących na podłożu z Ni^{2+} [19, 20] wskazują na opóźnienie asymilacji CO_2 w tych liściach. Niewątpliwie jest to efektem bezpośredniego działania 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 Ni^{2+} na aktywność enzymów cyklu Calvina – Bensona (wg Sheoran i in. [20]).
Table 3. Effect of Ni^{2+} on the activity of the enzymes of Calvin – Benson's cycle (based on Sheoran et al. [20]).

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

portu elektronów na zasadzie sprzężenia zwrotnego wskutek ograniczenia pod wpływem 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 Ni^{2+} jest więc bardziej złożony niż w warunkach *in vitro*.



Ryc. 2. Pośredni wpływ niklu na fotosyntetyczny transport elektronów *in vivo* (wg Krupy, 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 Ni^{2+} W STOSUNKU DO PROCESU FOTOSYNTETY

Na toksyczność Ni^{2+} duży wpływ wywierają inne metale ciężkie. Stwierdzono, że wcześniejsze wprowadzenie Fe do środowiska wzrostu *Chlorella vulgaris* łagodzi toksyczny wpływ Ni^{2+} na fotosyntetyczne pobieranie CO_2 przez ten organizm. Natomiast zarówno Cu^{2+} jak i Cd^{2+} w obecności Ni^{2+} działają w sposób synergistyczny na omawiany proces [2, 12]. Toksyczność samego Ni^{2+} w stosunku do fotosyntetycznego wiązania CO_2 przez *Nostoc muscorum* jest większa aniżeli w połączeniu z Cr oraz Pb [17]. Ni^{2+} i 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 Ni^{2+} na proces fotosyntezy ukazują wielokierunkowość ingerencji tego metalu w omawiany proces. Zwracają ponadto uwagę na zależność toksyczności Ni^{2+} od stadium rozwojowego rośliny oraz obecności innych metali ciężkich w środowisku. Nie przynoszą 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. Nettphotosynthese 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 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. 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, $^{14}CO_2$ 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. Bahia) 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., BIEN P. S. 1989. Effect of Ni^{2+} and 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 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., CLIJSTERS 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}Zn and ^{63}Ni in a Zn-tolerant plant *Ocimum basilicum* Benth. *J. Exp. Bot.* **33**: 1161–1165.