

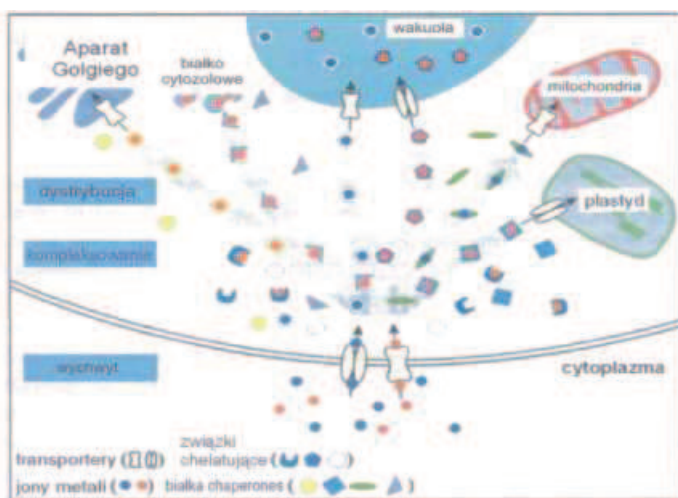
Dystrybucja biopierwiastków w roślinie

Słowa kluczowe: metale ciężkie, biopierwiastki, rośliny, transport jonów

Key words: heavy metals, bioelements, plants, ion transport

Po wychwycie przez transportery o wysokim powinowactwie, które odgrywają rolę specyficznych przenośników, jony metali w obrębie cytoplazmy są kompleksowane przez specyficzne związki chelatujące i białka opiekuńcze tzw. chaperones, po czym ulegają dalszej dystrybucji tzn. są transportowane do odpowiednich organelli, gdzie podlegają dalszym przekształceniom czy magazynowaniu lub bezpośrednio zostają włączane w procesy metaboliczne zachodzące w cytoplazmie – (rys. 1) [1–4].

Jony metali mogą także zostać przemieszczone kanałem apoplastycznym lub symplastycznym do cewek naczyniowych w walcu osiowym rośliny i w ten sposób być włączone w tzw. transport daleki jonów np. do liści czy kwiatów [3,5–7,9,10].



Rys. 1. Uproszczony schemat szlaków homeostazy metali w komórce roślinnej [4]

Losy metali ciężkich po dostaniu się do cytoplazmy komórek korzenia mogą być różne. Metale fizjologicznie niezbędne zostają włączane w cytoplazmie komórki korzenia w różnorodne procesy metabolizmu komórkowego. Przykładem może być włączanie Mo i Co w powstawanie enzymów molibdenowych uczestniczących w asymilacji azotu atmosferycznego, Cu w budowę enzymów łańcucha

oddechowego warunkujących prawidłowy transport elektronów, Mn w budowę centrów aktywnych różnych enzymów uczestniczących w reakcjach oksydoredukcyjnych czy Fe w syntezę chlorofilu. Mobilizowanie metali do udziału w wielu procesach metabolicznych, powoduje ich stopniowy deficyt w tkankach o zdolnościach do wybiórczej kumulacji, który jest motorem napływu nowych pierwiastków śladowych z roztworu glebowego do komórek korzenia zgodnie z ich gradientem stężeń [6].

Większość związków wybranych jonów ze względu na swoją reaktywność i ograniczoną rozpuszczalność wymaga stałego kompleksowania. Związki chelatujące przyczyniają się do detoksykacji metali przez buforowanie ich stężeń w cytozolu. Do wiązania różnych jonów rośliny wykorzystują: fitochelatyny, metalotioneiny, kwasy organiczne i aminokwasy [1–5,7,10–18].

Fitochelatyny (PC) są polimerami glutationu i należą do rodziny białek, zbudowanych z kwasu γ -glutaminowego, cysteiny i glicyny o strukturze: $(\gamma\text{-Glu-Cys-})_n\text{Gly}$. Występują tylko w organach wegetatywnych – korzeniach i liściach. Nazywane są także metalotioneinami III klasy, a także kadystynami u grzybów. U roślin rzędu *Fabales* (np. fasoli, koniczyny, soi) wykryto obecność homologów fitochelatyn homofitochelatyny, które różnią się od właściwych fitochelatyn występowaniem β -alaniny w miejscu glicyny. Wykazano, że metale ciężkie, takie jak Ag^+ , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} , Sb^{3+} , As^{3+} i As^{5+} mogą być kompleksowane przez fitochelatyny. Jednakże istnieją doniesienia literaturowe [2, 4], które poddają w wątpliwość rolę PC w detoksykacji Zn, Ni i Se. Synteza ich nie jest indukowana *de novo* przez metale, lecz powstaje z obecnego w komórkach glutationu. Tak więc w przeciwieństwie do metalotionein I i II klasy, fitochelatyny nie są produktami ekspresji genu a ich synteza nie jest związana z rybosomami. Fitochelatyny powstają w wyniku przeniesienia dwuaminokwasowego fragmentu $(\gamma\text{-Glu-Cys-})$ z donora na akceptorową cząsteczkę glutationu. Reakcja ta jest katalizowana przez syntetazę fitochelatynową, której aktywatorami są jony metali ciężkich według następującej kolejności: $\text{Cd}^{2+} > \text{Ag}^+ > \text{Pb}^{2+} > \text{Zn}^{2+} > \text{Cu}^{2+} > \text{Hg}^{2+} > \text{Au}^{2+}$ [1,4–5,7,10,11,13–16]. Chelatowanie metalu następuje w cytoplazmie komórki, gdzie obecny jest glutation, syntetaza fitochelatynowa i jony metali [1,2,5,13,20].

Prof. dr hab. J. Kwapuliński, dr R. Rochel, dr A. Michalewska, mgr J. Dunat – Śląski Uniwersytet Medyczny, Wydział Farmaceutyczny, Katedra i Zakład Toksykologii

Fitochelatynty są wykrywane głównie u roślin w kompleksach o niskiej masie cząsteczkowej (LMW) i o wysokiej masie cząsteczkowej (HMW) wiążących Cd. Zakłada się, że kompleksy LMW są tworzone w cytozolu i następnie transportowane do wakuoli, gdzie do nich jest inkorporowane więcej Cd^{2+} i siarczanu dla utworzenia kompleksu HMW, który jest główną formą magazynowania tego jonu [2, 4].

Dotychczas obecność fitochelatyn stwierdzono tylko u niektórych roślin, a mianowicie: *Rauwolfia serpentina*, a także *Silene cucubalis*, *Silene vulgaris*, *Zea mays*, *Nicotiana rustica*, *Triticum aestivum*, *Festuca rubra* i *Brasica napus* [11].

Metalotioneiny (MT) są białkami bogatymi w cysteinę, które wiążą metale w kompleksy metalo-tiolowe i dzielą się na dwie klasy. Charakteryzują się trzema domenami: N-końca (Cys-X-Cys), środkową (X-X-X) i C-końca (Cys-X-Cys). W skład środkowej domeny wchodzi aminokwasy aromatyczne i hydrofobowe, natomiast nie stwierdza się obecności cysteiny [4,15,16]. Są kodowane przez geny strukturalne, których ekspresje i transkrypcje regulują wewnątrzkomórkowe zmiany stężeń jonów metali [16]. U roślin występują białka podobne do metalotionein i jak dotąd ich funkcjonowanie stwierdzono dla jonów Zn^{2+} , Cd^{2+} i Cu^{2+} [2,4,11,]. Pierwszą metalotioneiną zidentyfikowaną u roślin było białko Ec pszenicy, które wiązało Zn^{2+} [4].

Obok omówionych polipeptydów wiążących metale ciężkie, istnieje jeszcze trzecia duża grupa związków chelatujących – kwasy organiczne i aminokwasy. Dzięki obecności ugrupowań karboksylowych tworzą z jonami metali kompleksy. Do tej grupy chelatujących kwasów należą: cytrynowy, jabłkowy, szczawiowy i malonowy. Zostają włączone w wiele procesów, w tym w zróżnicowaną tolerancję na metale, transport metali przez ksylem czy ich wakuolarną kompartmentację [4,13–16].

Wysunięto hipotezę, że kwas cytrynowy jest głównym ligandem dla Cd^{2+} i Zn^{2+} w niskich zakresach ich stężeń. Wskazuje się także na kwas cytrynowy jako na czynnik kompleksujący dla Ni^{2+} w roślinach hiperkumulujących Ni oraz na kwas malonowy jako na związek wiążący głównie Zn^{2+} [4,7].

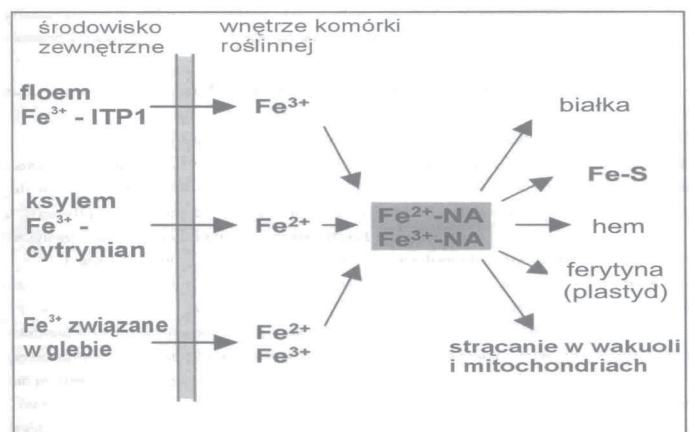
Hipotezę tę potwierdzają to wyniki badań, w których wzrost stężenia jonów Ni^{2+} i Zn^{2+} jest związany ze wzmożoną syntezą kwasu jabłkowego [14,16] i malonowego [16] w cytoplazmie oraz kwasu szczawiowego [16] i cytrynowego [14] w wakuolach. Natomiast chrom obecny jest w roślinie *Leptospermum scoparium* w postaci trójszczawianu [14].

Z punktu widzenia możliwości przyswojenia toksycznych metali przez człowieka ważny jest również rodzaj sprzęgania metalu z ligandem, jakim może być kwas organiczny.

Ma to duże znaczenie dla rozpuszczania takiego kompleksu w wodzie lub w soku żołądkowym. Dlatego podjęto badania nad wpływem pH na trwałość różnych kompleksów: kwas organiczny–metal. Z przeprowadzonych badań wynika, że najtrudniej rozpuszczalne związki tworzy kwas szczawiowy z Pb, Cd, Cu, Fe i Zn, kwas cytrynowy z Cd, Cu, Zn i Mn, kwas cytrynowy z Pb i Fe. Nieco lepiej są rozpuszczalne kompleksy kwasu winowego z Pb, Cu i Fe oraz kwasu bursztynowego z Cd, Cu i Fe. Dla przewidywania zachowania w organizmie człowieka kompleksu kwas organiczny–metal, należy brać pod uwagę nie tylko rozpuszczalność tego kompleksu, ale także wpływ np. flory bakteryjnej jelit czy witamin występujących w przewodzie pokarmowym [20].

Badania prowadzone nad niektórymi roślinami, np. *Alyssum lesbiacum* [2, 4] czy *A. murale* i *A. bertolonii* [4] świadczą o możliwości kompleksowania Ni^{2+} z aminokwasem histydyną. Zauważono, że wzrost syntezy tego aminokwasu jest proporcjonalny do poziomu Ni^{2+} w glebie, a zjawisko to w literaturze określane jest jako reakcja histydynowa. Jednakże ostatnie doniesienia literaturowe wskazują na to, że odpowiedź histydynowa nie musi być ogólnym mechanizmem tolerancji niklu u roślin. Analiza wyników badań innego hiperkumulatora Ni – *Thalyspi goesingense* jest potwierdzeniem tej hipotezy [4]. Stwierdzono również, że u *Thalyspi caerulescens* Zn był transportowany przez korzeń także z ligandem – histydyną [27]. Wskazuje się także na możliwość wiązania Cu^{2+} przez ten aminokwas [1,16].

Udział trójpeptydu–glutationu w detoksykacji ksenobiotyków np. metali ciężkich jest od dawna znany. Szczególne powinowactwo wykazuje w stosunku do Cu^{+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} , Zn^{2+} , Cr^{3+} , Se^{2+} i As^{5+} [13,17,19].



Rys. 2. Funkcje komórkowe nikotianaminy (Na) [3]

Innym ważnym aminokwasem o właściwościach kompleksujących jest nikotianamina (NA) (rys. 2), będąca prekursorem fitosideroforów. Największe powinowactwo wykazuje do jonów Fe^{2+} , lecz wiąże także Fe^{3+} i inne dwuwartościowe jony. Gdy jony żelaza dostaną się do symplastu korzenia przez opisane transportery w plazmalemmie i nie

są związane w strukturach docelowych, takich jak: hem, siarczki żelaza czy fitoferrytyna, muszą zostać osłonięte w cytozolu przed tlenem, aby nie dopuścić do wytrącania tego jonu w postaci soli i generacji wolnych rodników tlenowych. Funkcje takiego związku kompleksującego w translokacji żelaza pełni NA [3,12,18]. Ponadto uczestniczy w transporcie Cu i Zn w ksylemie oraz Cu, Zn i Fe^{2+} we floemie [3,12].

Białka opiekuńcze, zwane białkami *chaperones*, wiążą się z odpowiednim metalem na terenie cytoplazmy i dostarczają go do odpowiednich organelli przez lub do cytozolowych białek, których funkcjonowanie jest zależne od właściwości chemicznych jonu metalu [4, 22].

Dostępne informacje w piśmiennictwie poświęcają niewiele miejsca temu zagadnieniu. Wskazuje się na pewne podobieństwa pomiędzy ludzkimi białkami *chaperones* a występującymi u drożdży i roślin. Najlepiej poznanymi takimi biomolekułami są *chaperones* dla Cu. Ostatnio zidentyfikowano to białko u *Arabidopsis thaliana* i oznaczono CCH. Okazało się, że są zaangażowane w transfer Cu do pęcherzyków aparatu Golgiego i biorą udział w dostarczaniu tego kationu do białek szlaku wydzielania [2, 4]. Na identyfikację u roślin oczekują inne specyficzne białka opiekuńcze dla poszczególnych mikroelementów, co wydaje się być prawdopodobne, jeśli istnieje zidentyfikowany już szlak rozprowadzania Cu w roślinie [4].

Toksyczne jony metali, a także nadmiar jonów metali niezbędnych, musi zostać usunięty z cytoplazmy. Może to zostać osiągnięte przez ich kompartmentację lub wypływ. Głównym magazynem związków toksycznych w komórce jest wakuola, a organellą uczestniczącą w eliminowaniu nadmiaru jonów niezbędnych jest aparat Golgiego i retikulum endoplazmatyczne [4].

Transport jonów metali z cytoplazmy przez tonoplast do wakuoli odbywa się na drodze transportu aktywnego z udziałem przenośników – transporterów. Są to tzw. białka ABC zbudowane z integralnych i peryferycznych białek membranowych, które posiadają specyficzne domeny dla ATP oraz miejsca wiążące przenoszony substrat. Transportery ABC przyjęto określać mianem pomp GS–X lub pompami wykorzystującymi koniugaty glutationu [2, 4–6,13,].

Transport metali do wakuoli za pomocą pompy GS–X odbywa się dwuetapowo. Najpierw za pomocą enzymu transferazy glutationowej metal wiąże się z glutationem, po czym taka złożona cząsteczka jest przenoszona aktywnie z udziałem ATP do wakuoli. Panujące tu kwaśne pH sprzyja odłączeniu metalu od części białkowej kompleksu. Wolny jon metalu jest tu zazwyczaj stabilizowany przez różne ligandy a mianowicie kwasy organiczne (kwas cytrynowy, jabłkowy) lub aminokwasy (histydyna, cysteina). Natomiast część peptydowa może być z powrotem przeniesiona do cytoplazmy lub ulec degradacji przez enzymy wakuo-

larne – hydrolazy. Tym przenośnikiem transportowane są głównie kompleksy fitochelatyn z metalem [1, 2, 4, 5, 13, 15,19].

Ponadto wskazuje się także na istnienie u *Arabidopsis thaliana* w tonoplaście transportera typu ABC, oznaczonego AtMRPs, który uczestniczy w transporcie PC–Cd. Podobną aktywność transportową wykryto w tonoplaście komórek korzenia owsa, wskazując na istnienie transportera podobnego do HTM1 występującego u drożdży a transportującego PC–Cd [4].

Alternatywnym mechanizmem transportu w tonoplaście wakuol są transportery CDF – systemy ułatwiające dyfuzję kationów [2, 4]. Głównymi substratami dla tych słabo poznanych, z punktu widzenia mechanizmu transportu przenośników, jest Zn^{2+} i Cd^{2+} [4].

Do chwili obecnej zbadano jeden transporter typu CDF u *Arabidopsis thaliana* i nazwano go ZAT. Wskazuje się, że zaangażowany jest on w transport jonów Zn^{2+} [2, 4, 13, 23]. Natomiast w komórkach korzenia owsa i *Arabidopsis thaliana* stwierdzono obecność przenośnika CAX1 i CAX2 o aktywności antyportera Cd^{2+}/H^{+} [1,2,4,23]. Tłumaczy to większą inkorporację kompleksów PC–Cd jonami Cd^{2+} w trakcie tworzenia kompleksów HMW w wakuolach. Jednakże nie zostały opublikowane żadne dodatkowe dane popierające tę hipotezę [4]. Niektórzy autorzy sugerują również, że transporter CAX2 może funkcjonować jako przenośnik nie tylko dla Cd^{2+} lecz również dla Mn^{2+} [1, 23].

Wakuola, gromadząc różnorakie związki, nie tylko metali, staje się kompartmentem, który z jednej strony detoksykuje i oczyszcza roślinę z nadmiaru toksycznych substancji, a z drugiej mobilizuje ze swojego wnętrza substancje deficytowe dla innych części rośliny [6].

Drugim obok wakuoli przedziałem, który przyjmuje nadmiar jonów metali jest retikulum endoplazmatyczne (RE) [4, 12].

Potwierdzono, że w błonie pęcherzyków RE występuje transporter RAN1 zidentyfikowany u *Arabidopsis thaliana*, działający jako Cu–ATP–aza. Sugeruje się, że uczestniczy on w dostarczaniu Cu–CCH1 do białek szlaku wydzielania [4]. W innym miejscu donosi się o odkryciu u *Arabidopsis thaliana* innego transportera dla Cu – białka PAA1, należącego do grupy ATP–az typu P. Białko to zawiera wszystkie domeny charakterystyczne dla tego typu transportera, do których należą obszar fosforylacji, miejsce wiązania ATP, obszar transdukcji jonów oraz miejsce wiązania metalu. Uczestniczy on w przemieszczaniu Cu z cytozolu do różnych organelli [12].

W *Arabidopsis thaliana* zidentyfikowano także przenośnik ECA1 dla Mn i Ca, który jest zlokalizowany w błonach RE. Prawdopodobnie Mn może być magazynowany wewnątrz membran tego organellom [12].

Trzecim kierunkiem przenoszenia metali są naczynia rośliny, do których docierają one kanałem apoplastycznym lub symplastycznym. Obie przestrzenie są drogą tzw. bliskiego transportu jonów. Kanał apoplastyczny (AFS) transportuje wodę z jonami ze środowiska zewnętrznego do naczyń w walcu osiowym. Ruch wody jest spowodowany prądem transpiracyjnym wywołanym siłą ssącą transpiracji. Powoduje ona powstanie podciśnienia hydrostatycznego w naczyniach. Transpiracja jest procesem fizycznym, niezwiązanym z metabolizmem, więc woda wraz z jonami transportowana jest bez nakładów energii.

Drugim zjawiskiem warunkującym cyrkulację wody jest parcie korzeniowe. Powstaje na skutek aktywnego transportu różnych jonów, w tym pierwiastków śladowych, z komórek przyległych walca osiowego do ksylemu. W wyniku tego procesu powstaje różnica potencjału wody między komórkami walca osiowego a naczyniami, dzięki któremu woda biernie przenika do ksylemu. Przestrzeń symplasty transportuje metale poprzez cytoplazmę i plasmodesmy z komórki do komórki, aż do naczyń w walcu osiowym. Wydzielanie metali do wnętrza naczyń umiej-

scowione jest w tzw. komórkach przyległych i ma charakter transportu aktywnego [5,6].

Dostępne piśmiennictwo wskazuje na apoplastyczny transport Pb do granicy z entodermą a potem symplastem do wiązek ksylemu [7,9,11,].

W roślinach istnieje ciekawy mechanizm translokacji żelaza (tab.1) [3]. Wychwycone przez korzeń żelazo nie dociera bezpośrednio do wierzchołka wzrostu poprzez ksylem, jako miejsca największego zapotrzebowania na żelazo, lecz po remobilizacji ze starych liści – cewkami floemu. Wiąże się to z niekompletnymi strukturami ksylemu rosnących organów. Następnie cewkami floemu żelazo jest transportowane jako kompleks z NA lub ostatnio odkrytym białkiem transportowym ITP, należącym do rodziny białek zwanych dehydrynami. Wiąże on specyficznie Fe^{3+} , podczas gdy NA ma większe powinowactwo do Fe^{2+} . Alo-kacja żelaza ze starych liści zachodzi na drodze symplastycznej [3].

Szczegółowe założenia transportu żelaza z epidermy korzenia do naczyń ksylemu zachodzi kanałem

Tab. 1. Transport i rozmieszczenie żelaza w roślinach [3]

D	wewnątrz tkanek magazynujących	Fe^{2+}	NA	transport symplastyczny	C
	↑ pęczki, koniuszek pędu, nasiona	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	ITP NA	rozładunek floemu	
	↑ elementy sita	Fe^{3+}	ITP	transport floemowy	
	↑ komórki towarzyszące członki sita	$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$	NA ITP	załadunek floemu	
	↑ mezofil liścia → floem	Fe^{2+}	NA	transport symplastyczny	
	B	↑ symplast liścia	Fe^{2+}	NA	
↑ błona cytoplazmatyczna komórek liścia		$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	cytrynian→NA	redukcja żelaza	
↑ apoplast w liściu		Fe^{3+}	cytrynian	precypitacja (strącanie), fotoredukcja	
↑ parenchyma w ksylemie → apoplast w liściu		$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$	NA →cytrynian	rozładunek ksylemu	
↑ naczynia ksylemu → parenchyma w ksylemie		Fe^{2+}	NA	rozładunek ksylemu	
A		↑ naczynia ksylemu	Fe^{3+}	cytrynian	transport ksylemem
	↑ parenchyma w ksylemie → naczynia ksylemu	$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$	NA →cytrynian	wydzielanie do ksylemu	
	↑ symplast korzenia → parenchyma w ksylemie	Fe^{2+}	NA	symplastyczny transport radialny	
	↑ symplast korzenia	Fe^{2+}	NA	transport/metabolizowanie/magazynow.	
	↑ błona cytoplazmatyczna w ryzodermie korzenia	$Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$	NA	redukcja żelaza/wychwyty	
	↑ apoplast korzenia	Fe^{3+}	dyfuzja/magazynowanie/wytrącanie	

- A – wychwyty żelaza w korzeniu, translokacja do ksylemu
 B – translokacja korzeń-pęd
 C – demobilizacja z pędu i liści
 D – recyrkulacja pęd-korzeń

symplastycznym w formie kompleksów Fe^{2+} – NA (tab.1) [3]. Uwalnianie żelaza do naczyń ksylemu zachodzi prawdopodobnie przez wspomniane komórki przyległe, poprzez kanały jonowe kontrolowane przez zmiany napięcia błony. Istnieje zgodność co do tego, że żelazo ulega oksydacji po uwolnieniu do naczyń ksylemu i jest dalej transportowane w postaci kompleksu Fe^{2+} – cytrynian [3,24].

W naczyniach ksylemu kompleks Fe^{3+} – cytrynian ulega redukcji katalizowanej przez reduktazę chelatynową Fe^{3+} za pomocą energii świetlnej [3,25]. W dystrybucji żelaza z komórek przylegających do cewek floemu w liściu pośredniczy ponownie kompleks Fe^{2+} – NA, skąd żelazo jest transportowane do chloroplastów, gdzie zachodzi synteza chlorofilu, poprzez mechanizm uniportu zależny od potencjału [3, 26].

Transport metali poprzez wiązki naczyniowe wymaga sprzęgnięcia z różnymi ligandami, którymi mogą być kwasy organiczne lub aminokwasy. Ogranicza to wiązanie metali do jonowymiennych cząsteczek będących budulcem naczyń ksylemu [1, 24] oraz chroni cząsteczki jonów przed zmianami chemicznymi [3].

Czynnikiem chelatującym jony Ni^{2+} w wiązках ksylemu u *Allyssum lesbiacum* jest histydyna [1]. Innym czynnikiem wiążącym jony Ni^{2+} mogą być kwas cytrynowy, kwas malonowy lub peptydy.

U *Thalpsa caerulescens* w naczyniach ksylemu Zn był przenoszony jako wolny, uwodniony jon, zaś w liściach – w połączeniu z kwasami organicznymi [21]. Zasadniczym szlakiem transportu z korzenia do liści są naczynia – wiązki ksylemu, które przenoszą wodę i związki mineralne, w tym pierwiastki śladowe. Natomiast substancje pokarmowe wytworzone w liściu są przenoszone do poszczególnych organów rośliny przez wiązki floemu. Ponadto tą drogą migrują także związki toksyczne, w tym metale ciężkie zaabsorbowane przez blaszki liściowe. Te dwa niezależne układy przewodzące składają się na tzw. transport daleki [5,6].

Wytworzone w liściu w procesie fotosyntezy substancje pokarmowe są transportowane do rurek sitowych przez apoplast za pomocą dyfuzji ułatwionej z udziałem pompy H^+ – ATP-azy lub symplastem. W ślad za tym biernie przenika woda. Następnym tych zjawisk jest wzrost ciśnienia turgorowego w liściu. W innym organie rośliny, np. w komórce korzenia, dochodzi do wykorzystania lub zmagazynowania substancji pokarmowych po uprzednim ich przetransportowaniu z wiązek sitowych na drodze dyfuzji ułatwionej. Powoduje to obniżenie stężenia substancji pokarmowych w rurekach sitowych i obniżenie ciśnienia turgorowego. Ta różnica ciśnień turgorowych jest motorem przepływu całej zawartości rurek, a mianowicie wody i substancji pokarmowych, w tym pierwiastków śladowych [5,6].

LITERATURA

- [1] Stroński A.: Odporność roślin na stres wywołany przez metale ciężkie, *Biotechnologia*. 3(58), 124–134, 2002
- [2] Hall J. L.: Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance, *J. Exp. Bot.* 53, 366, 1–11, 2002
- [4] Clemens C.: Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis, *Plasma*. 4(212), 475–486, 2001
- [5] Kopcewicz J., Lewak S.: Fizjologia roślin, PWN, Warszawa, 2002
- [6] Czerwiński W.: Fizjologia roślin. PWN, Warszawa, 1980
- [7] Woźny A., Krzesłowska M.: Plant cell responses to lead, *Acta Soc. Bot. Pol.* 62(1–2), 101–105, 1993
- [8] Hell R., Stephan U.W.: Iron Uptake, trafficking and homeostasis in plants, *Plasma*. 4(216): 541–551, 2003
- [9] Wierzbicka M.: How lead loses its toxicity to plants, *Acta Soc. Bot. Pol.* 64(1), 81–90, 1995
- [10] Barciszewski J., Łastowski K., Twardowski T.: Nowe tendencje w biologii molekularnej i inżynierii genetycznej oraz medycynie. 1, SORUS, Poznań, 1996
- [11] Woźny A.: Ołów w komórkach roślinnych: pobieranie, reakcje, odporność. SORUS, Poznań, 1995
- [12] Fox Ch.T., Guerinot M.L.: Molecular biology of cation transport in plants, *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 49, 669–696, 1998
- [13] Wińska – Krysiak M., Gawroński S. W.: Mechanizmy ochronne roślin wykorzystywanych w procesie fitoekstrakcji, *Biotechnologia*. 4(55), 74–86, 2001
- [14] Harborne J.B.: Ekologia biochemiczna, PWN, Warszawa, 1997
- [15] Tukendorf A.: Fitochelaty – roślinne peptydy wiążące metale ciężkie, *Postępy biochem.* 39(1), 60–67, 1993
- [16] Tukendorf A.: Białka i peptydy wiążące metale ciężkie, *Postępy biochem.* 35, 141–153, 1989
- [17] Winiarska K.: Glutation: niezwykle funkcje pospolitego tripeptydu, *Postępy biochem.* 46(4), 318–326, 2000
- [18] Pich A., Manteuffel R., Hillmer S., Scholz G., Schmidt W.: Fe homeostasis in plant cells: Does nicotianamine play multiple roles in the regulation of cytoplasmic Fe concentration γ . *Plasma*. 6(213): 967–976, 2001
- [19] Meharg A.A., Hartley–Whitaker J.: Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species, *New Phytol.* 1(154), 29–43, 2002
- [20] Trętowska J., Kroszczyński W., Oprządek K., Syrocka K.: Metale i kwasy organiczne w liściach wybranych roślin, *Bromatol. Chem. Toksykol.* 22(3), 285–291, 1999
- [21] Lipińska B.: Rola białek szoku termicznego, *Postępy biochem.* 1–2, 32–42, 1990
- [22] Gonzalez A., Koreňkov V., Wagner G.J.: A comparison of Zn, Mn, Cd and Ca transport mechanisms in oat root tonoplast vesicles, *Physiol. Plantarum*. 2(106), 203–209, 1999
- [23] Kabata–Pendias A., Pendias H.: Biogeochemia pierwiastków śladowych, PWN, Warszawa, 1999
- [24] Larbi A., Morales f., López–Millan A.F., Gogorcena Y., Abadia A., Moog P.R., Abadia J.: Technical advance: reduction of Fe(III)–chelates by mesophyll leaf disks of sugar beet. Multicomponent origin and effects of Fe deficiency, *Plant Cell Physiol.* 42, 49–105, 2001
- [25] Shingles R., North M., McCarty R.E.: Ferrous ion transport across chloroplast inner envelope membranes, *Plant Physiol.* 128, 1022–1030, 2002
- [26] Lombi E., Zhao F.J., McGrath S.P., Young S.D., Sacchi G.A.: Physiological evidence for a high–affinity cadmium transporter highly expressed in *Thalpsa caerulescens* ecotype, *New Phytol.* 1(149), 53–60, 2001

„Trwały rozwój to rozwój, który wychodzi naprzeciw potrzebom teraźniejszości nie narażając możliwości przyszłych pokoleń w zaspokajaniu własnych potrzeb”.

Z raportu Światowej Komisji ds. Środowiska i Rozwoju – WCED