

Mechanizm pobierania metali ciężkich przez rośliny z gleby

Słowa kluczowe: mechanizm transportu, transportery roślinne, rośliny, metale ciężkie

Keywords: transport mechanism, plant transporters, heavy metals

W ostatnim czasie notuje się duże zainteresowanie wielu ośrodków badawczych problematyką intoksykacji i kumulacji metali ciężkich przez rośliny, które często wykorzystuje się jako bioindykatory wybranych pierwiastków. U podstaw tego zjawiska leży wiedza i zrozumienie procesów, które to umożliwiają. Główne zasoby pierwiastków stanowią gleba oraz pył osiadły na roślinach a w szczególności na liściach. W pierwszej kolejności najwięcej informacji zawiera piśmiennictwo o mechanizmie pobierania pierwiastków z gleby.

Roślina z warstwy przykorzennej gleby pobiera metale ciężkie wykorzystując dwa zasadnicze mechanizmy transportu: bierny i aktywny, a także towarzyszące im procesy fizykochemiczne w ryzosferze, mające na celu przeprowadzenie wstępnej modyfikacji transportowanych jonów [1–8].

Ten ostatni proces jest częścią zjawiska dostępności w fazie toksykologicznej. Proces pobierania i kumulacji w tkance korzenia odbywa się w dwóch oddzielnych częściach korzenia: jedna jest nazywana apoplastem, przestrzenią pozornie wolną (AFS) lub przestrzenią Donnana. Obejmuje tę część tkanek roślinnych stanowią ściany komórkowe zbudowane z pektyn i z celulozy oraz przestrzenie międzykomórkowe. Jony przenikają do niego łatwo, na drodze dyfuzji, która jest procesem nieselektywnym, tzn. dotyczy wszystkich jonów obecnych w roztworze glebowym. W przepływie jonów tym szlakiem istnieje w entodermie bariera w postaci pasemek Caspariego. Pokonanie tej przeszkody odbywa się prawdopodobnie na drodze dyfuzji ułatwionej lub wymusza transport metali poprzez drugi obszar – symplast. Zawiera on w sobie sumę protoplastów komórkowych, połączonych plasmodesmami, oddzielonych plazmolemmą od AFS. Ponieważ jest to błona selektywna, półprzepuszczalna, dlatego tylko niektóre jony mogą przez nią swobodnie przenikać drogą dyfuzji, a znaczna większość wymaga do jej pokonania nakładu energii, czyli przenoszona jest na drodze transportu aktywnego [1,2,4].

Kationy, przenikające z roztworu glebowego do apoplastu, czyli od stężenia większego do mniejszego, na powierzch-

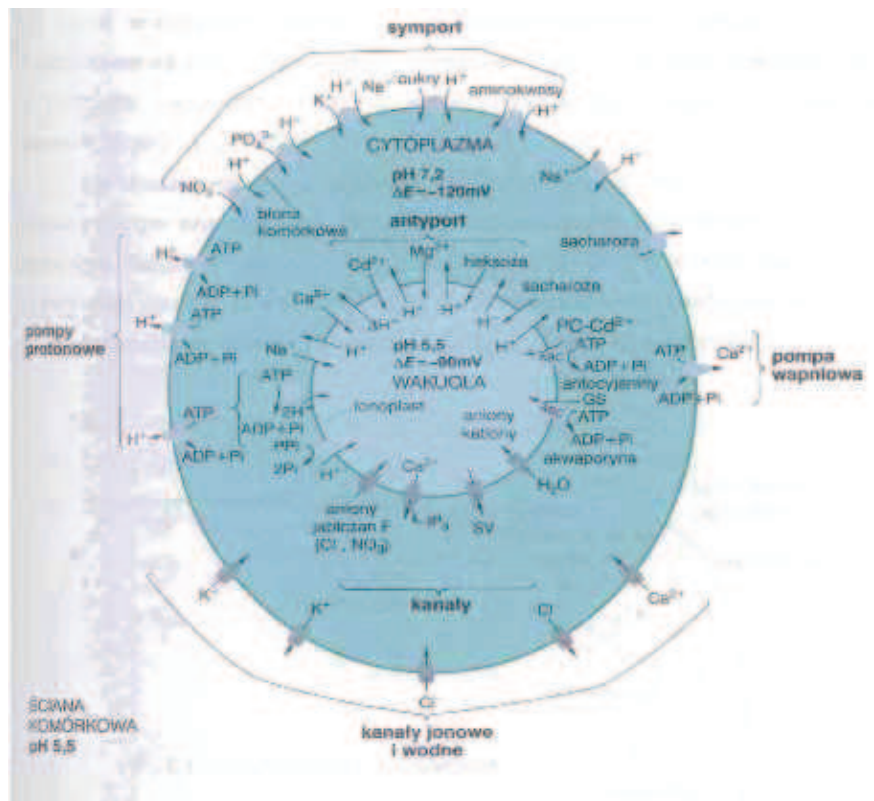
ni korzenia ulegają łatwo adsorpcji w wyniku działania sił adhezji o charakterze elektrostatycznym, powstałego na skutek występowania ujemnie naładowanych ugrupowań związków pektynowych ściany komórkowej i plazmalemy.

Reakcje te są odwracalne i często poszczególne jony mogą ulec wymianie na inne. Rzadko dochodzi do adsorpcji anionów, ponieważ protopektyny ścian komórkowych i najbardziej zewnętrzna część plazmalemy ma niewiele centrów o ładunku dodatnim. Jest to proces fizyczny, niewymagający nakładu energii, nazywany fazą nie metaboliczną, gdyż jony nie są jeszcze włączane w proces metaboliczny. Faza ta trwa bardzo krótko – do ustalenia się stanu równowagi dynamicznej pomiędzy roztworem glebowym a przestrzenią AFS. Tak więc w tym przedziale – apoplaste mamy do czynienia tylko z procesem dyfuzji prostej, a więc transportem biernym [1,2,4]. Coraz więcej dowodów wskazuje, że wychwytywanie jonów następuje w obwodowej części korzenia – w epidermie lub hypodermie [8,9].

Następnym etapem w wędrowce metali w tkankach korzeniowych jest przenikanie przez plazmalemmę do cytoplazmy komórki, a więc do drugiego kompartmentu – symplastu, co ma miejsce w głębszych warstwach kory pierwotnej [1,2,4,8,9].

Tylko niektóre metale mogą przenikać przez plazmalemmę, wykorzystując zmodyfikowany mechanizm dyfuzji, zwany dyfuzją ułatwioną. W tym mechanizmie dyfuzji uczestniczą specyficzne struktury białkowe – transportery – zwane permeazami. Transportowany metal przenika przez plazmalemmę zgodnie z gradientem stężeń. Wiązanie metalu z określonym miejscem struktury białkowej zmienia jego konformację, co jest sygnałem do przeniesienia transportowanej cząsteczki do cytoplazmy (symplastu). Po drugiej stronie plazmalemy dochodzi do odłączenia metalu od transportera i powrót jego do wyjściowej konformacji. W trakcie tego procesu metal musi pokonać dwie bariery energetyczne – pozbyć się otoczki hydratacyjnej przed połączeniem z transporterem i po przejściu błony ponownie ją utworzyć. Permeaza znacznie obniża te bariery energetyczne. Transportowi z udziałem przenośników towarzyszy symport lub antyport protonów, które

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

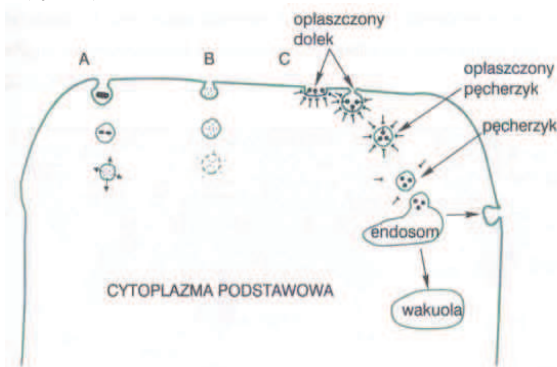


Rys. 1. Ogólny schemat przedstawiający różne typy przenośników funkcjonujących w błonie i tonoplaście komórek roślinnych [1]

dostarczają energii niezbędnej do funkcjonowania permeaz (rys. 1) [1,2,4].

Do chwili obecnej zlokalizowano i wyodrębniono kilka rodzajów transporterów jonów metali w błonie plazmatycznej [4,7,8,10,11].

Transport bierny może odbywać się także przez kanały jonowe zbudowane z integralnych białek błonowych podlegających często modyfikacjom. Ich otwieranie i zamykanie podlega kontroli fizjologicznej (np. przez receptory błonowe, zmiany napięcia błony, wtórne przekaźniki, białko G (rys. 2) [1].



Rys. 2. Transport roztworów i związków wielkocząsteczkowych przez błonę cytoplazmatyczną [1]

Jednak dla pokonania bariery plazmalemmy przez większość jonów jest wymagany określony nakład energii. Bariera plazmalemmy jest to błona półprzepuszczalna, a występujące pory są za małe dla przenikających jonów. W tym wypadku mamy do czynienia z różnorodnym mechanizmem transportu aktywnego.

Energię a więc kierunek i natężenie transportu warunkują gradient potencjału chemicznego H^+ , gradient ΔpH i gradient potencjału elektrycznego $\Delta \psi$. Powstają one dzięki występowaniu w plazmalemmy pompy protonowej $H^+ - ATP$ -azy, która transportuje jony H^+ cytoplazmy na zewnątrz komórki w sposób jednokierunkowy [1,2].

Transport aktywny zachodzi w dwóch etapach. W pierwszym, tzw. transporcie pierwotnym, powstaje gradient potencjału elektrochemicznego w wyniku działania pompy protonowej $H^+ - ATP$ -azy przy udziale ATP powstałej podczas fosforyzacji oksydacyjnej. Dzięki tej energii, w drugim etapie – transporcie wtórnym, protony powracają do komórki już zgodnie z gradientem stężeń, czemu towarzyszy transport jonów i cząsteczek. Ponieważ ten rodzaj transportu jest bezpośrednio związany z metabolizmem oddechowym, nazywany jest fazą metaboliczną. W określonych warunkach, po przekroczeniu granicznych stężeń danego metalu niszczących strukturę korzenia, transport z aktywnego może stać się bierny (rys. 1) [1,2,3,12].

W pewnych wypadkach transport drobnych cząstek może się odbywać w drodze endocytozy zależnej od receptorów błonowych. Zachodzi w wyspecjalizowanych okolicach plazmalemmy, tzw. dołkach spłaszczonych.

Od strony cytoplazmy występuje latryna, która jest spolimeryzowanym białkiem. Po zetknięciu się jonu z odpowiednim receptorem, spłaszczone dołki przekształcają się w pęcherzyk – endosom, który przemieszcza się w głąb cytoplazmy, gdzie ulega degradacji (rys. 2) [1,2,4].

Na drodze transportu biernego transportowane są: Pb, Cu, As, Mo i Cr. Świadczy o tym proporcjonalna ilość po-

branego metalu do jego stężenia w roztworze glebowym. Roztwór glebowy zawiera jony bezpośrednio biodostępne: jonowymiennie i adsorbowane. Ponadto znajdują się tam metale potencjalnie biodostępne w formie węglanów i połączeń organicznych, co uwidacznia się w razie obniżenia się odczynu gleby. Pozostałe metale ciężkie, w tym Co, Zn, Fe, Mn, Ni w przeważający sposób są pobierane przez korzeń na drodze transportu aktywnego, ale w pewnych warunkach po przekroczeniu stężeń krytycznych – mogą być transportowane biernie [3].

Dostępne piśmiennictwo niewiele miejsca poświęca badaniom mechanizmu transportu z gleby do korzenia i dotyczy

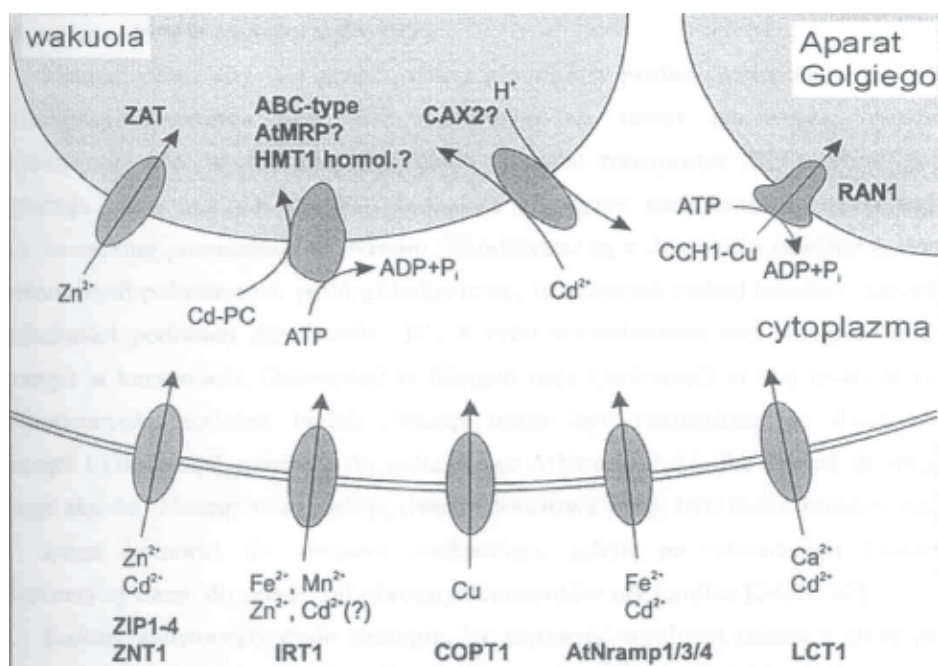
dwóch zasadniczych form transportu metali: biernego i aktywnego i to tylko dla niektórych pierwiastków śladowych.

Informacje związane z molekularnymi mechanizmami transportu, a co za tym idzie możliwością przenikania metali ciężkich do tkanek roślinnych stanowią coraz częściej zainteresowanie współczesnych naukowców. Ich badania zaowocowały odkryciem całych grup transporterów uczestniczących w wychwycie jonów metali, a znajdujących się w roślinach. Przykładem są: ATPazy typu P; system ułatwiający dyfuzję kationów – CDF (Cation Diffusion Facilitator), pompy wiążące metale – ABC (ATP-binding cassette), związane proteiny – ZIP (ZRT/IRT) a także białka naturalnej oporności związane z makrofagami tzw. proteiny Nramp (Natural resistance associated macrophage protein). Rysunek 3 przedstawia transportery, które występują w błonie cytoplazmatycznej i uczestniczą w wychwycie metali z gleby [5,7,8,11,13].

Badania nad gatunkiem *Arabidopsis thaliana* potwierdziły, iż w transporcie miedzi uczestniczy związek transportujący – COPT1. Posiada on domeny transmembrano-we, które wiążą kationy miedzi, a zawierają metioninę i serynę. Na obecność COPT1 natrafiono na terenie liści, łodygi i kwiatów, natomiast nie występuje on w korzeniu roślin co wskazuje jednoznacznie, że ten transporter nie uczestniczy w pobieraniu miedzi przez korzeń rośliny [8,11,13].

Ciągle nie jest wiadome, czy miedź przed transportem ulega redukcji analogicznie jak to ma miejsce w przypadku żelaza. Ponieważ jednak transporter miedzi znaleziony u *Arabidopsis thaliana* jest podobny do drożdżowego transportera Cu, dla którego substratem jest Cu^+ , może okazać się, że rośliny podobnie jak drożdże redukują miedź przed transportem. Ponadto wykazano, że niedobór Cu indukuje aktywność reduktazy chelatynowej Fe^{3+} w grochu, czego nie wywołuje niedobór innych kationów takich pierwiastków jak Ca, Mn i Zn. Znaleziono także kilka białek – transporterów: CTR2p i CTR3p, podobnych molekularnie do COPT1, a którym przypisuje się hipotetyczną rolę białek transportujących Cu, przy czym to ostatnie białko prawdopodobnie funkcjonuje w endocytarnej formie transportu Cu [8,13].

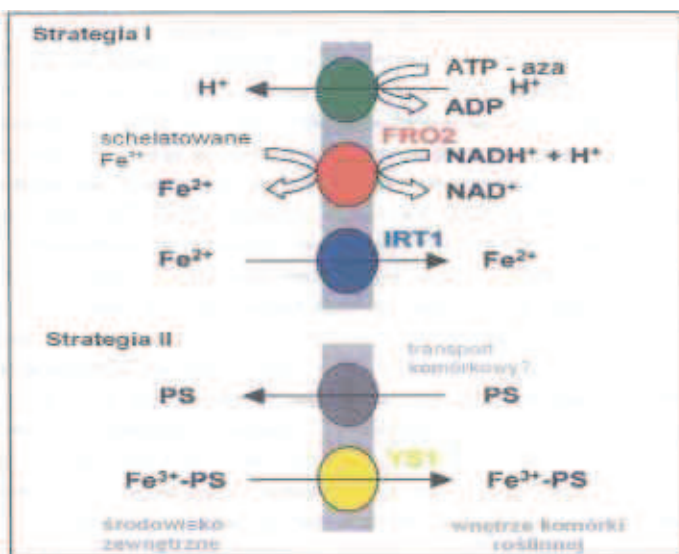
Mangan jest pobierany przez rośliny głównie w postaci wolnych jonów Mn^{2+} . W dostępnym piśmiennictwie brakuje obecnie informacji na temat wychwyty, transportu i redystrybucji Mn w roślinie. Wskazuje się, że transporter IRT1 obok żelaza transportuje także mangan [8,11,13].



Rys. 3. Przykładowe związki będące transporterami metali występujące w komórce roślinnej [11]

Jednakże najwięcej transporterów dla manganu należy do rodziny przenośników Nramp. Cechą charakterystyczną budowy tego transportera jest kanał składający się z dziesięciu domen transbłonowych połączonych pętlą glikosylową. Z ryżu wyizolowano trzy transportery dla Mn: OsNramp1 w korzeniach, OsNramp2 w liściach oraz OsNramp3 w obu tych częściach morfologicznych. Rodzina białek Nramp może być podzielona na dwie klasy: AtNramp1 i OsNramp1 należące do jednej oraz AtNramp 2–5 i OsNramp2 do drugiej. Sugeruje się, że Nramp transportują dwuwartościowe jony, być może między innymi Mn^{2+} spoza komórki do wnętrza makrofagu, gdzie po utworzeniu fagosomu jest wykorzystywany do produkcji obronnych enzymów np. katalaz [5,8,11,13].

Żelazo ze względu na swoje specyficzne właściwości fizykochemiczne determinowane przez rozpuszczalność, a co za tym idzie toksyczność, dość trudno wnika do korzenia rośliny. Dlatego też organizmy roślinne wytworzyły dwa mechanizmy odpowiadające za wychwyt żelaza przez korzenie zwane strategią I i strategią II (rys. 4). Wnikanie żelaza do tkanek rośliny uzyskuje się między innymi poprzez wzrost przez zakwaszenie gleby w procesie wydalania jonów H^+ przez korzeń. Żelazo jest metalem, który łatwo ulega utlenianiu i redukcji, zatem może pełnić także funkcję katalizatora wielu reakcji redox w skomplikowanych procesach metabolicznych. Jednakże te same właściwości predysponują go do działania jako komórkowa toksyna, kiedy nie jest odizolowany od wrażliwych komórkowych biomolekuł. Toksyczność żelaza polega na katalizowaniu powstawania niezwykle reaktywnego rodnika hydroksylowego w reakcji Fentona. Z tego powodu komórka musi ciągle utrzymywać żelazo w związanej formie, by uniknąć strącenia go, spowodowanego komórkowym pH, a także osłaniać żelazo przed działaniem wolnorodnikowym tlenem [7,8,13,14].



Rys. 4. Przebieg wyłapywania żelaza przez korzenie rośliny zgodnie z koncepcją strategii I i II [7]

Pobieranie żelaza rozpoczyna się właściwie w apoplacie komórek epidermalnych korzenia. Pierwiastek ten dyfunduje przez wolną przestrzeń apoplastyczną do plazmalemmy. W warunkach dostępu powietrza część żelaza ulega oksydacji i wytrąca się jako sól wodorotlenkowa lub fosforanowa, tworząc pule żelaza apoplastycznego, które obok żelaza nieschelatowanego może nie zostać w całości importowane z gleby przez różne systemy wychwyty [7].

Badania wyodrębniły grupę roślin, która preferują mechanizm zwany strategią I i są to: *Arabidopsis thaliana*, pomidor (*Lycopersicon esculentum*) i groszek (*Pisum sativum*). Zwiększenie dostępności żelaza Fe^{3+} rośliny uzyskują przez zakwaszenie środowiska, wydalając protony przez ATPazę typu P oraz przez redukcję Fe^{3+} . Reakcję tę katalizuje reduktaza chelatynowa $Fe(III)$ (FR02), związana z błoną cytoplazmatyczną, przekształcając jon Fe^{3+} do bardziej rozpuszczalnej formy Fe^{2+} . Reduktazy chelatynowe Fe^{3+} są integralnymi białkami błonowymi i należą do rodziny białek, które przenoszą elektrony z cytozolowego NADPH na FAD, a następnie przez grupy hemowe do akceptorów elektronów na zewnętrznej stronie plazmalemmy. W dalszym etapie następuje transport zredukowanego Fe^{2+} przy udziale transportera. IRT1 znalezione u *Arabidopsis thaliana*, pomidora lub groszku. Zarówno reduktaza chelatynowa Fe^{3+} jak i ekspresja transportera IRT1 dla Fe^{2+} są wzmocnione przy niedoborze żelaza [7,8]. Ponadto rośliny wykształciły inne adaptacje, by usprawnić proces wychwyty jonu, a mianowicie zmiany w morfologii korzenia, wykształcenie komórki transferowej a także wzrost stężenia ligandu – cytrynianu we flocie [7,13].

Podstawowy transporter żelaza IRT1 należący do rodziny transporterów ZIP, preferuje jon Fe^{2+} przed Fe^{3+} , a powinowactwo to wzmacnia obecność jonów Cu^+ , Cu^{2+} , Mn^{2+} oraz Zn^{2+} [5,7,8,11,13,15].

Sugeruje się, że wszystkie transportery należące do rodziny ZIP charakteryzują się obecnością ośmiu domen transbłonowych zawierające od 309 do 476 aminokwasów. Dwie z tych domen (II i IV) posiadają tzw. obszar zmienny, bogaty w histydyne, który może służyć jako miejsce wiążące metal [8]. Ponadto w korzeniach *Arabidopsis thaliana* wykryto homologiczny transporter żelaza oznaczany jako IRT2, ale jego funkcja nie została jeszcze dobrze zbadana [7,16]. Rośliny, które pobierają żelazo mechanizmem II strategii, to trawy i ważne rośliny uprawne jak kukurydza (*Zea mays*), pszenica (*Triticum aestivum*), jęczmień (*Hordeum vulgare*) i ryż (*Oryza sativa*). Ich korzenie uwalniają fitosiderofory (PS), ligandy o niskim ciężarze molekularnym, które są dla Fe^{3+} specyficzne. Ich biosynteza rozpoczyna się od połączenia trzech cząsteczek metioniny w nikotianaminę (NA) w jednym etapie enzymatycznym

katalizowanym przez syntetazę nikotianaminy. Prawdopodobnie NA służy także jako ligand do transportu innych mikroelementów. W dalszej kolejności NA ulega deaminacji do kwasu mugeinowego (MA), co katalizuje aminotransferaza nikotianaminowa. Molekuły tego kwasu są właściwymi sideroforami (PS), które wiążą Fe^{3+} dzięki obecności ugrupowań aminowych i karboksylowych [7, 8, 17]. Stwierdzono występowanie przenośnika dla PS- Fe^{3+} przede wszystkim w korzeniu, ale także w częściach nadziemnych roślin i opisano go jako YS 1. Po przetransportowaniu Fe^{3+} do wnętrza komórki może on być nadal wiązany przez NA, jak ma to miejsce u roślin strategii I i II. Jednak los importowanego Fe^{3+} , jako część kompleksu PS, jest obecnie niejasny. Być może, że NA jako czynnik chelatujący Fe^{3+} jest tymczasowym magazynem tego jonu do czasu, aż zostanie przeznaczony do dalszego transportu, w miejsce docelowego magazynowania lub wbudowania do białek funkcjonalnych [7].

Ponadto znaleziono w *Arabidopsis thaliana* przenośniki o wysokim powinowactwie dla Fe, należące do wspomnianej grupy transporterów Nramp AtNramp 1,3 i 4,5. Ulegają one ekspresji w korzeniach i liściach przy niedoborze żelaza [7,11]. Sugeruje się, że Nramp, podobnie jak w razie Mn, transportują także Fe spoza komórki do wnętrza makrofagu, gdzie po utworzeniu fagosomu jon Fe zostaje wydany i przeznaczony do produkcji enzymu przeciwutleniającego – dysmutazy ponadtlenkowej. Wychwyt Fe^{2+} przez makrofagi może pozwolić na produkcję toksycznych rodników hydroksylowych w reakcji Fentona, prowadząc do unicestwienia patogenów zawartych w fagosomie. Tak więc białka Nramp przyczyniają się, obok przenośników IRT1, do homeostazy żelaza [7,8]. Wydaje się, że pobieranie i transport jonów chromu jest powiązany z jonami żelaza, na co wskazuje stały stosunek Cr/Fe [3].

Cynk jest pobierany z gleby w postaci dwuwartościowych kationów i w takiej postaci pełni różne funkcje w organizmie rośliny. Niewiele prac jest poświęconych mechanizmom absorpcji i transportowi cynku w korzeniach rośliny. Obecnie praktycznie nie ma zgody co do tego, czy cynk jest wychwytywany i transportowany poprzez kanały jonowe, czy też przenośniki jonów i czy procesy te wymagają zaangażowania nakładów energetycznych [7].

W korzeniu *Arabidopsis thaliana* wyizolowano trzy transportery dla cynku, należące do rodziny transporterów ZIP: ZIP1, ZIP2 i ZIP3 [4,5,7,10,11,13] oraz ZIP4 zlokalizowany w korzeniu jak i w pędzie [4,10,11,13]. Rola przenośników ZIP w zaopatrywaniu roślin w Zn jest poparta wieloma publikacjami dotyczącymi homologów ZIP w różnych hiperakumulatorach – gatunkach *Thalspi*. Znaleziono tam przenośniki Zn oznaczono ZNT1, a ich ekspresja ma miejsce w korzeniu. Ponadto wskazuje się, że przenośnik IRT1 może okazać się także zaangażowany w transport cynku [4,5,10,11,13,15].

Do chwili obecnej jest nieznana żadna biologiczna funkcja potencjalnie toksycznych jonów Pb^{2+} , Cd^{2+} , As^{3+} i As^{5+} . Dlatego też jest mało prawdopodobne, aby istniały przenośniki specyficzne dla tych metali. Natomiast wydaje się, że te metale dostają się do komórki na drodze konkurencji, poprzez przenośniki kationów o szerokiej specyficzności w stosunku do transportowanego substratu [11,18–21]. Przykładowo potwierdzono natomiast konkurencję dla Ca–Pb, Ca–Cd [20] Zn–Cd [21] oraz As-P04s [19] na poziomie wychwyty przez korzeń.

Zauważono, że Cd może ograniczyć wychwyt żelaza przez transporter IRT1, co może sugerować, że Cd jest substratem dla tego transportera [8,11]. Ponadto stwierdzono, że transporter AtNramp3 oraz ZNT1 jest zaangażowany w wychwyt Cd^{2+} z gleby [4,5,10,11,13,21].

W korzeniu pszenicy znaleziono transporter LCT1, którego ekspresja wzrasta w obecności Cd^{2+} , dlatego zakłada się, że białko LCT1 może przenosić także jony Cd^{2+} , które to zjawisko zauważono u drożdży [11,20].

Pierwszy przykład roślinnego przenośnika prawdopodobnie uczestniczącego w wychwycie Pb^{2+} przedstawił Arazi i wsp. [4,5,11,13,20,22]. Odkryto go w gatunkach tytoniu (*Nicotiana*), w plazmalemmie korzenia i oznaczono jako NtCBP4. Jest to białko wiążące kalmodulinę, zależne od cyklicznych nukleotydów. Sugeruje się także hipotetyczny udział tego przenośnika w transporcie Ni^{2+} . Prowadzone badania udowodniły istnienie innego nieselektywnego kanału dla kationów – AtCNGC, prawdopodobnie transportującego jon Pb^{2+} [20].

Dostępne piśmiennictwo zawiera wiele informacji o mechanizmie wychwyty i translokacji ołowiu w obrębie korzenia, a także do części nadziemnych rośliny [3, 4,11,12,23]. Ołów jest pobierany z gleby przez korzeń za pomocą specyficznych transporterów zlokalizowanych w plazmalemmie oraz prawdopodobnie na drodze endocytozy [3,4,6, 11,12,23]. Jedne dane wskazują, że wnikanie może się odbywać na całej długości korzenia, w miarę równomiernie, jak u *Allium cepa* [9,12,23] a inne, że może być zawężone do określonych regionów części obwodowej korzenia, a mianowicie do strefy włóśnikowej, merystematycznej czy strefy bazalnej, czyli regionu znajdującego się w pobliżu hypokotyli np. u *Populus hybrida* [6,12,23]. Znaczna większość wychwyconego przez roślinę ołowiu jest deponowana w ścianach komórkowych komórek korzenia. Stanowi to rodzaj mechanizmu detoksyfikującego i ograniczającego penetrację tego toksycznego jonu do protoplastu [6,9].

Wielu autorów wskazuje na apoplastyczny transport Pb do granicy z entoderma, a potem symplastem, w głębszych warstwach kory do wiązek ksylemu [6,9,23]. Związki arsenu As^{5+} i As^{3+} są dostępne dla roślin w formie organicznej i nieorganicznej i mogą być transformowane jedna

w drugą przez drobnoustroje obecne w glebie. Związki As^{5+} są dominującą formą arsenu w glebie i uważa się je za analogi fosforanów, które konkurują z nimi o miejsca wychwyty w plazmalemmie korzenia. Prawdopodobnie w kontekście wzajemnych interakcji w czasie transportu między As^{5+} a fosforanami, duże znaczenie dla wychwyty As^{5+} mają grzyby mikoryzowe, które dostarczają roślinie fosforany potrzebne do ich odżywiania.

Jon As^{5+} jest transportowany poprzez plazmalemmę dzięki systemowi kotransportu fosforanów i sugeruje się, że jest to transport aktywny. Po dotarciu do wnętrza cytoplazmy może zastępować fosforany w biosyntezie ATP, tworząc niestabilny arsenoadenozynodifosforan, powodując przerwanie generacji energii w komórce. As^{5+} nie osiąga wysokiego poziomu w komórce, gdyż ulega redukcji do As^{3+} , być może z udziałem dwóch cząsteczek glutationu. Ten związek arsenu łatwo reaguje z grupami sulfhydrylowymi białek i enzymów, prowadząc do zahamowania ich funkcji a w konsekwencji do śmierci komórki [19].

LITERATURA

- [1] Kopcewicz J., Lewak S.: Fizjologia roślin. PWN, Warszawa, 2002
- [2] Czerwiński W.: Fizjologia roślin. PWN, Warszawa, 1980
- [3] Kabata-Pendias A., Pendias H.: Biogeochemia pierwiastków śladowych. PWN, Warszawa, 1999
- [4] Stroński A.: Odporność roślin na stres wywołany przez metale ciężkie. *Biotechnologia*, 3(58): 124–134, 2002
- [5] Hall J.L.: Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J. Exp. Bot.* 53, 366: 1–11, 2002
- [6] Woźny A., Krzesłowska M.: Plant cell responses to lead. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 62(1–2): 101–105, 1993
- [7] Hell R., Stephan U.W.: Iron Uptake, trafficking and homeostasis in plants. *Planta*, 4(216): 541–551, 2003
- [8] Fox Ch.T., Guerinet M.L.: Molecular biology of cation transport in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 49: 669–696, 1998
- [9] Wierzbicka M.: How lead loses its toxicity to plants. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 64(1): 81–90, 1995
- [10] Wińska – Krysiak M., Gawroński S. W.: Mechanizmy ochronne roślin wykorzystywanych w procesie fitoekstrakcji. *Biotechnologia*, 4(55): 74–86, 2001
- [11] Clemens C.: Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta*, 4(212): 475–486, 2001
- [12] Mical A., Czerpak R., Krotke A.: Wpływ ołowiu na niektóre procesy metaboliczne roślin. *Kosmos*, 46(2): 277–282, 1997
- [13] Michalewska A., Kwapuliński J., Rochel R., Kowol J.: Rola transporterów metali ciężkich w intoksykacji roślinnych surowców leczniczych. *Herba Polonica*, 51, 2, 95–103, 2004
- [14] Römheld V., Marschner H.: Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses. *Plant Physiol.*, 80: 175–180, 1986
- [15] Lasat M.M., Pence N.P., Garvin D.F., Ebbs S.D., Kochian L.V.: Molecular physiology of zinc transport in the Zn hiperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *J. Exp. Bot.*, 51, 342: 71–79, 2000
- [16] Varotto C., Maiwald D., Pesaresi P., Jahns P., Salamim F., Leister D.: The metal ion transporter IRT1 is necessary for iron homeostasis and efficient photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 31: 589–599, 2002
- [17] Kosegarten H., Koyro H.W.: Apoplastic accumulation of iron in the epidermis of maize (*Zea mays*) roots grown in calcareous soil. *Physiol. Plantarum.*, 4(113): 515–522, 2001
- [18] 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 *Thlaspi caerulescens* ecotype. *New Phytol.*, 1(149): 53–60, 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] Kim Y.Y., Yang Y.Y., Lee Y.: Pb and Cd uptake in rice roots. *Physiol. Plantarum.*, 3(116): 368–372, 2002
- [21] Hart J.J., Welch R.M., Norvell W.A., Kochian L.V.: Transport interactions between cadmium and [zinc in roots of bred and durum wheat seedlings. *Physiol. Plantarum.*, 1(116): 73–78, 2002
- [22] Arazi T., Sunkar R., Kaplan B., Fromm H.: A tobacco plasma membrane calmodulin-binding transporter confers Ni^{2+} tolerance and Pb^{2+} hypersensitivity in transgenic plants. *Plant J.*, 20: 171–182, 1999
- [23] Woźny A.: Ołów w komórkach roślinnych: pobieranie, reakcje, odporność. Poznań, SORUS 1995

Ogólnopolskie Towarzystwo Ochrony Ptaków na Międzynarodową konferencję ekologiczną nt. „Ptasie ostoje IBA (important bird areas) – ob. Szary objęte unijnym programem Natura 2000” w Warszawie, w dniu 28 września 2009 r.

Ambasada Niemiec oraz Polsko–Niemiecka Izba Przemysłowo–Handlowa n konferencję i wystawę „Nowoczesne technologie ochrony środowiska Made in Germany” w Warszawie, wystawa w dniu 30 września, konferencja w dniu 1 października 2009 r.

Zespół Automatyki w Transporcie Wydziału Transportu Politechniki Śląskiej na IX Międzynarodową konferencję „Telematyka systemów transportowych” w Gliwicach, w dniach 4–7 listopada 2009 r.

Wydział Zarządzania i Komunikacji Społecznej Uniwersytetu Jagiellońskiego na Konferencję „Komunikacja i jakość w zarządzaniu” w Krakowie, w dniach 6–7 listopada 2009 r.

Wydział Administracji i Nauk Społecznych Politechniki Warszawskiej na Ogólnopolską konferencję „Dwudziestolecie funk-

Zaprosili nas

cjonowania samorządu terytorialnego w Polsce” w Warszawie, w dniach 13–14 listopada 2009 r.

Instytut Filologii Polskiej Uniwersytetu Wrocławskiego na Konferencję naukową „Człowiek wobec natury. Humanizm wobec nauk przyrodniczych” we Wrocławiu, w dniach 2–3 grudnia 2009 r.

Wydział Pedagogiczny i Zakład Dydaktyki Chemii Uniwersytetu Pedagogicznego im. KEN w Krakowie na Konferencję naukową „Rola i zadania dydaktyk szczegółowych w kształceniu nauczycieli” w Krakowie, w dniach 10–11 grudnia 2009 r.

Dziekan Wydziału Architektury oraz pracownicy Katedry Sztuk Pięknych i Użytkowych Politechniki Śląskiej na uroczysty wernisaż wystawy poplenerowej „Zakopane w rysunkach 2009” w Gliwicach, w dniu 21 grudnia 2009 r.