

Rośliny w skażonym metalami ciężkimi środowisku przemysłowym. Część I. Pobieranie, transport i toksyczność metali ciężkich (śladowych)

Monika SIWEK

SIWEK M. 2008. **Plants in postindustrial sites, contaminated with heavy metals. Part I. Uptake, transport and toxicity of heavy (trace) metals.** *Wiadomości Botaniczne* 52(1/2): 7–22.

This paper summarizes the knowledge about increasing (trace) metals contamination of biosphere in aspect to the plant mineral content and the effect of metal's toxicity on plant. Anthropogenic enrichment of soil and air by chemical elements resulted from human activities as mining, smelting, pesticides or vehicle exhausts causes changes in the metal balance in ecosystems. There are some factors that affect metal uptake by plant – abiotic (e.g. soil structure, organic matter and pH, metal concentration and bioavailability, metal interaction) and biotic factors (e.g. root exudation or root structure). The root cell wall is the first place of the metal's exchange and accumulation. Transport of cations (radial and vertical) in roots take place mainly in apoplast. Endodermis is the important barrier for metal transport to shoots. The toxic metal's uptake and transport to cells take place mainly by the competition with nutrients for the same transmembrane carriers. Increasing concentration of heavy metals in plant cells, tissues and organs causes changes in plant morphology, physiology and ultrastructure, e.g. inhibition/reduction of stem and root growth, leaf necrosis and chlorosis, reduction in biomass yield, nutrient deficiency, damages of the photosynthetic apparatus, changes of rate of transpiration, necrosis of male and female archesporial cells in flower buds, disturbances/necrosis during male and female gametophyte development and embryogenesis, chromosome aberrations, alternation of RNA and DNA synthesis, inhibition of enzyme activities, blocking of essential functional groups in biomolecules or production of reactive oxygen species.

KEY WORDS: heavy metals, industrial human activity, mineral nutrition, phytotoxicity

Monika Siwek, Zakład Cytologii i Embriologii Roślin, Uniwersytet Jagielloński, ul. Grodzka 52, 30-044 Kraków, e-mail: monika.siwek@wp.pl

WSTĘP

Związki mineralne są niezbędne dla roślin, jednak zarówno ich niedobór, jak i nadmiar w środowisku powodują zaburzenia homeostazy,

a nawet śmierć wrażliwych osobników. Człowiek poprzez działalność przemysłową (przemysł górniczy, hutniczy, transport) szczególnie nasiloną w okresie Rewolucji Przemysłowej, zanieczyszcza biosferę. Obecnie na świecie, w tym

także w Polsce, prowadzi się liczne badania (zarówno *in vitro* jak i *in situ*) nad wpływem metali ciężkich na rośliny. Artykuł ten przedstawia różnorodne aspekty odżywiania mineralnego, pobierania i transportu metali oraz wpływu stresu jonowego na rośliny.

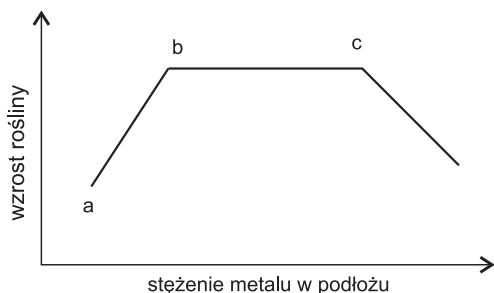
GOSPODARKA MINERALNA ROŚLIN

W organizmach roślinnych występuje cały szereg pierwiastków chemicznych, niezbędnych do prawidłowego wzrostu i rozwoju. Zasadniczym kryterium podziału pierwiastków występujących w organach roślinnych jest ich całkowita zawartość w suchej masie. Makroelementy stanowią powyżej 0,01% (N, P, S, K, Mg, Ca). Wchodzą one w skład związków organicznych w komórce, których przykładem mogą być białka, kwasy nukleinowe, strukturalne składniki ścian komórkowych, ATP, chlorofil, czy związki osmoregulacyjne. Mikroelementy występują w ilości od 0,01 do 0,00001% suchej masy roślinnej (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl, Ni); są głównie czynnikami aktywującymi enzymy oraz wpływają na prawidłowy przebieg reakcji biochemicznych na terenie komórki. Objawy wywołane brakiem lub niedoborem składników pokarmowych, w których przeważają chlorozy i nekrozy liści, są konsekwencją zaburzeń metabolicznych. Objawy te występują albo w młodych, rozwijających się liściach, albo w starszych, dojrziałych partiach rośliny, co ściśle jest związane z pojęciem ruchliwości pierwiastków i zjawiskiem reutilizacji, czyli możliwością ich ponownego wykorzystania. Do grupy pierwiastków ruchliwych (symptomy niedoboru obserwowane w starszych liściach), które w przypadku niedoboru łatwo są przemieszczane ze starszych partii do młodych liści i pędów i tam reutilizowane, należą: K, Mg, N oraz P. Natomiast grupę pierwiastków małoruchliwych, a tym samym nie podlegających ponownemu wykorzystaniu (symptomy niedoboru obserwowane w młodych liściach i pędach), stanowią Cu, S, Fe, Ca, B oraz Mn (Mengel, Kirkby 1983, Kopcewicz, Lewak 1998). Zapotrzebowanie roślin na dany pierwiastek nie

jest stałe. Zmienia się wraz z wiekiem rośliny, stanem jej zaopatrzenia w inne składniki pokarmowe, sezonem wegetacyjnym, a także zasobnością gleby. Zmienność ta jest cechą gatunkową, a rośliny różnią się pod względem indywidualnej wrażliwości na metale oraz zapotrzebowania na nie, warunkującego prawidłowy wzrost i rozwój. Zależność pomiędzy plonem a zawartością pierwiastka w roślinie i glebie przedstawia Ryc. 1.

Poziom optimum wzrostu rośliny, a także zakresy niedoboru i toksyczności, są zmienne w zależności od pierwiastka i badanego gatunku. Niski wzrost i symptomy niedoboru występują przy dawce (a) badanego pierwiastka i poziom ten określany jest jako ostry niedobór, przy wzroście dawki do punktu krytycznego (b) obserwuje się wzrost plonowania, po którym wraz z dalszym wzrostem dawki plon jest wysoki i nie zmienia się. Jest to poziom tolerancji danego gatunku na badany pierwiastek, obserwowany aż do punktu toksyczności (c), od którego następuje wraz ze wzrostem dawki spadek produkcji biomasy, mogący prowadzić przy bardzo wysokich dawkach pierwiastka do śmierci rośliny (Karweta 1978, Fabiszewski et al. 1983, Mengel, Kirkby 1983, Woźny 1997).

Do symptomów najczęściej wywołanych obecnością wysokich stężeń metali (Pb, Zn, Cr, Co i Cu, Mn) w glebie należą: spadek tempa lub/i zahamowanie wzrostu pędów, chlorozy, nekrozy liści, spadek liczby liści i przedwczesne ich starzenie, czerwone i purpurowe flawonoidowe przebarwienia liści barwnikami antocyjanowymi, deficyt makro- i mikroelementów (Pandey, Sharma 2002, Schützendübel, Polle 2002, Winkel-Shirley 2002 i lit. tam cyt., Rout, Das 2003 i lit. tam cyt., Patra et al. 2004 i lit. tam cyt., Rao 2006). Objawy te obserwowano m.in. u *Avena sativa*, *Triticum aestivum*, *Brassica oleracea*, *Mentha aquatica*, *Nasturtium officinale*, *Arabidopsis thaliana*, *Solanum tuberosum* (Sharma et al. 1995, Chatterjee, Chatterjee 2000, Aslan et al. 2003, Drażkiewicz et al. 2003, Sarkar et al. 2004). Wysokie stężenia metali (Cu, Pb, Al) powodują także spadek tempa wzrostu i biomasy korzeni, brązowienie wierzchołków



Ryc. 1. Zależność między produkcją biomasy, dawką pierwiastka w glebie i poziomem pierwiastka w roślinie: a-b – niedobór; b-c – zakres tolerancji; c – próg toksyczności (wg Mengel, Kirkby 1983, Prasad 2004, zmienione).

Fig. 1. Dose-response curves for metals in soil and in plant: a-b – deficiency, b-c – tolerance; c – toxicity threshold (after Mengel, Kirkby 1983, Prasad 2004, changed).

wzrostu, spadek gęstości włókników, co obserwowano m.in. u *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Eucalyptus camaldulensis* oraz *Melaleuca cajuputi* (Ouzounidou et al. 1995, Obtoucheva et al. 1998, Piechalak et al. 2002, Nguyen et al. 2003). Spadek świeżej i suchej masy roślin, zwiększający się wraz ze wzrostem poziomu Pb, Cd, Zn, Cu stwierdzono np. u *Helianthus annuus*, *Cucumis sativus*, *Zea mays*, *Brassica juncea*, *Medicago sativa* (Burzyński, Jakób 1983, Burzyński, Grabowski 1984, Cui et al. 2004, Peraltra-Videa et al. 2004, Qadir et al. 2004).

Oprócz ilościowego podziału pierwiastków pobieranych i wykorzystywanych przez rośliny istnieje kryterium fizjologiczne oraz kryterium preferencji lokalizacji (Siedlecka 1995, Woźny 1997, Krzesłowska 2004):

KRYTERIUM FIZJOLOGICZNE

Pierwszą grupę stanowią metale niezbędne w metabolizmie roślin, np. Zn, Mn, Cu, Ni, Fe, które pobierane w zbyt dużych, ponadprogowych ilościach wykazują symptomy toksyczności. Drugą grupę stanowią pierwiastki niewykorzystywane w metabolizmie roślin, balastowe: Cd, Pb, Hg, Al, Tl czy As, które pobierane już w niewielkich ilościach, znacznie mniejszych niż metale grupy pierwszej, są toksyczne dla roślin.

KRYTERIUM PREFERENCJI LOKALIZACJI

Pierwszą grupę stanowią metale: Cd, Fe, Cu, Co, Mo, które gromadzą się w większej ilości w korzeniach, ale pewna ich część transportowana jest do pędów. Do drugiej grupy pierwiastków należą: Pb, Sn, Ti, Ag, Zr, Cr, V, Ga, gromadzące się głównie w korzeniach, przy czym niewielkie ilości przedostają się do pędów. Ostatnią grupę pierwiastków stanowią Zn, Ni i Mn, które gromadzą się w porównywalnych stężeniach zarówno w korzeniach, jak i w pędach.

Pierwiastki wykazujące właściwości toksyczne, pod względem chemicznym należą do grupy metali ciężkich o ciężarze właściwym większym od 5 g/cm³. Jednak istnieją pierwiastki nie będące metalami ciężkimi, a wywołujące symptomy toksyczne np. Al (metal lekki), czy As (półmetal), dlatego Krzesłowska (2004) proponuje nazywać tę grupę pierwiastków toksycznych metalami śladowymi (ang. *trace metals*). Toksyczność tych metali jest ściśle związana z bezpośrednim ich oddziaływaniem na komórkę (organelle, błony, biocząsteczki) oraz z indukowaniem przez nie reaktywnych form tlenu (Bartels 2001, Hall 2002).

Toksyczność metali śladowych polega na ich interakcji z tiolowymi grupami funkcyjnymi szeregu enzymów, w tym również antyoksydacyjnych, hamowaniu lub zakłócaniu funkcji np. polimerazy DNA, RNA, ATPazy, enzymów syntezy kwasu jabłkowego i wielu innych (Sanità di Toppi, Gabbriellini 1999 i lit. tam cyt., Pandey, Sharma 2002, Schützendübel, Polle 2002, Prasad 2004). Toksyczność metali śladowych (Cu, Cr, Ni, Cd, Co, Pb, Zn) polega także na zastępowaniu przez nie metali właściwych w strukturach białek i w innych biomolekułach (np. Mg w chlorofilu, Ca w kalmodulinie), na ich preferencyjnym łączeniu się z O, N i S wielu molekuł; na ich interakcjach z grupami funkcyjnymi, np. z fosforanowymi ADP i ATP lub z grupami karboksylowymi. W konsekwencji zaburza to funkcjonowanie (w tym inaktywację) biocząsteczek, negatywnie wpływa na metabolizm białek, homeostazę Ca, biosyntezę

barwników fotosyntetycznych czy biosyntezę hemu. Toksyczne metale powodują hydrolizę chlorofilu, zamykanie aparatów szparkowych, spadek liczby i objętości chloroplastów, spadek produkcji ATP, czy wzrost sztywności ścian komórkowych. Metale obecne w komórce w toksycznych ilościach modyfikują ultrastrukturę komórki oraz negatywnie wpływają na takie procesy jak fotosynteza, oddychanie, czy transpiracja (Burzyński 1985, 1987, Wierzbińska 1995a, Woźny 1997, Schützendübel, Polle 2002, Krzesłowska 2004, Prasad 2004). Wyżej wymienione interakcje zaburzają homeostazę całej komórki, co obserwowano np. u *Pisum sativum*, *Brassica oleracea*, *Typha latifolia*, *Triticum aestivum*, *Pistia stratiotes*, *Datura* sp., czy *Elsholtzia haichowensis* (Poskuta et al. 1987, 1988, Sharma et al. 1995, Pandey et al. 2002, Manios et al. 2003, Vaillant et al. 2005). Metale śladowe (Zn, Pb, Cd, Cu, Hg, Cr, Co, Ni, Be) oddziałują również na jądra komórkowe i podziały komórki: powodują spadek aktywności mitotycznej oraz zaburzenia cytokinezy, uszkodzenia DNA, RNA, spadek aktywności transkrypcyjnej, kondensację chromatyny, aberracje chromosomowe, destrukcję otoczki jądrowej oraz zmniejszenie objętości jąder i zwiększenie liczby mikrojąder, obserwowane m.in. u *Phaseolus vulgaris*, *Allium cepa*, *Pisum sativum*, *Zea mays*, *Oryza sativa*, *Vicia faba*, *Triticum aestivum*, *Nigella sativa*, *Festuca rubra* (Das et al. 1997 i lit. tam cyt., Obtoucheva et al. 1998, Sanità di Toppi, Gabbrielli 1999 i lit. tam cyt., El-Ghamery et al. 2003, Rout, Das 2003 i lit. tam cyt.). Metale toksyczne (Fe, Cu, Zn, Cd, Hg, Pb, Al, Cr, Ni) generują reaktywne formy tlenu ROS i wolne rodniki FR, co prowadzi do powstania stresu oksydacyjnego – stanu, w którym w komórce powstaje więcej ROS i FR niż jest metabolizowanych. W ten sposób ROS i FR powodują peroksydację lipidów, co prowadzi do uszkodzenia błon komórkowych oraz błon wewnątrz komórki; uszkodzenia struktury kwasów nukleinowych, co może być powodem mutagenyzy; peroksydację białek prowadzącą do zmian struktury i ich inaktywację; inaktywację fotosyntetycznego łańcucha przenoszenia elektronów (Krzesłowska,

2004, Tripathi, Gaur 2004, Benavides et al. 2005, Hao et al. 2006). Stres oksydacyjny obserwowano np. u *Triticum aestivum*, *T. vulgare*, *Phaseolus aureus*, *Helianthus annuus*, *Nicotiana tabacum*, *Arabidopsis thaliana*, *Malva silvestris*, *Brassica juncea* (Sharma et al. 1995, Sanità di Toppi, Gabbrielli 1999, Langebartels et al. 2002, Qadir et al. 2004).

Wysoka zawartość metali ciężkich w glebie nie tylko wpływa na rośliny, ale także wpływa negatywnie na rozwój i działalność mikroorganizmów glebowych, ich liczebność i różnorodność gatunkową (Castro et al. 1997, Balabane et al. 1998, Errasquin, Vazquez 2003). Stres wywołany obecnością wysokich stężeń metali w podłożu negatywnie wpływa na symbiozę roślin motylkowych z bakteriami brodawkowymi. Powoduje obniżenie efektywności inokulacji *Rhizobium* korzeni rośliny, obniżenie tempa wzrostu i rozwoju brodawek oraz negatywnie wpływa na wiązanie wolnego azotu atmosferycznego przez bakterie (Yang et al. 1997, Andrade et al. 2004). Cd obecny w podłożu powodował zmiany w strukturze brodawek *Rhizobium*: pogrubienie ścian komórkowych, rozbudowanie przestworów międzykomórkowych i liczne degeneracje komórek w poszczególnych brodawkach. Metal ten powodował także obniżenie masy wszystkich brodawek w korzeniach *Lupinus albus* oraz jego akumulację w brodawkach, kilkakrotnie wyższą niż w korzeniach rośliny symbiotycznej (Carpenter et al. 2003).

W warunkach naturalnych o optymalnej strukturze i zasobności gleby, istnieją w komórce mechanizmy utrzymujące prawidłowy poziom jonów w różnych jej kompartmentach. Homeostaza ta zostaje zaburzona, gdy roślina pobiera toksyczne ilości metali, a mechanizmy naprawcze nie zapewniają przywrócenia równowagi. Może to prowadzić do zahamowania wzrostu, a nawet śmierci wrażliwych osobników (Zenk 1996, Briat, Lebrun 1999).

Stymulujący wpływ niewielkich ilości metali na takie procesy jak wzrost, kwitnienie czy kiełkowanie nasion nosi nazwę *hormesis*. Efekt toksyczności metali zależy od dawki. Małe dawki Cu, Cd, Zn i Ni powodowały stymulację

wzrostu pędów i korzeni, przyrost biomasy, stymulowały kiełkowanie nasion, wzrost hypokotyli i liścieni, podczas gdy zwiększone dawki tych samych jonów powodowały zahamowanie tempa wzrostu, a nawet śmierć siewek czy roślin, obserwowane u *Medicago sativa*, *Sorghum bicolor*, *Cucumis sativus*, *Elsholtzia haichowensis*. Efekt *hormesis* obserwowano również podczas kiełkowania pyłku i wzrostu łagiewek pyłkowych u *Poa depressa*, *Medicago hispida* i *Vicia tetrasperma* (Peralta et al. 2001, Xiong, Peng 2001, Alaoui-Sosse et al. 2004, Lou et al. 2004, Pinto et al. 2004).

POBIERANIE I TRANSPORT METALI

Roślina może pobierać metale w zależności od środowiska życia: z gleby, wody, powietrza, pożywki (Dinelli, Lombini 1996, Blair, Taylor 1997, Gardea-Torresdey et al. 1998, Manios et al. 2003). Rośliny wodne pobierają metale przez korzenie oraz pędy zanurzone w wodzie, których kutykula jest słabo rozwinięta i nie stanowi bariery uniemożliwiającej przenikanie metali (związków mineralnych oraz pierwiastków balastowych) do apoplastu i komórek rośliny (Aslan et al. 2003, Kamal et al. 2004). Rośliny lądowe pobierają metale głównie z roztworu glebowego poprzez system korzeniowy (Zenk 1996, Mejàre, Bülow 2001, Eapen, D'Souza 2005), ale absorbują je również z powietrza atmosferycznego (np. w okolicy emitorów hut metali i szlaków komunikacyjnych) przez aparaty szparkowe i powierzchnie liści w postaci gazowej lub jako metale rozpuszczone w wodzie opadowej (Garrec, Renard 1996, Hayian, Stuanes 2003, Bondada et al. 2004), przy czym emitowane pyły działające na rośliny drogą dolistną są wg Fabiszewskiego et al. (1983) nie mniej groźne niż metale pobierane z gleby przez korzenie. Obieg metali polega na ich przemieszczaniu w układzie: metal–atmosfera/woda, gleba, roślina. Roślina pobiera metale śladowe/toksyczne przez korzenie i pędy. Następnie może je wydzielić wtórnie do atmosfery przez aparaty szparkowe, np. Hg, As (Susarla et al. 2002). W wyniku sezonowego zrzucania

liści bądź obumierania całej rośliny, metale zaabsorbowane wcześniej przedostają się z powrotem do gleby. Toksyczne metale w ten sposób wtórnie wzbogacają glebę, stając się łatwiej dostępne i bardziej mobilne niż metale występujące w roztworze glebowym i mogą być ponownie absorbowane przez rośliny (Perronnet et al. 2000).

CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA POBIERANIE METALI Z GLEBY

Czynniki wpływające na pobieranie metali z gleby przez rośliny dzieli się na abiotyczne i biotyczne.

Czynniki abiotyczne

Właściwości chemiczne i fizyczne gleby są istotnym czynnikiem wpływającym na pobieranie związków mineralnych z gleby i należą do nich: sorpcja i wymiana jonów, tekstura gleby i pojemność wymienna w stosunku do kationów, struktura gleby, retencja wody i jej ruch, powietrze glebowe, odczyn gleby i ogólna zawartość metali (Piotrowska, Kabata-Pendias 1997, Nguyen et al. 2003, Duan et al. 2004, Pinto et al. 2004, Bednarek et al. 2005).

Struktura gleby, jej zdolność do tworzenia agregatów, korzystnie wpływa na wzrost roślin i pobieranie związków mineralnych. Strukturalność gleby wzrasta w miarę zwiększenia zawartości iłu koloidalnego, będącego miejscem wiązania jonów. Zawartość iłu koloidalnego wpływa więc korzystnie na procesy odżywiania mineralnego roślin. Lekkie gleby piaszczyste o niskiej zawartości koloidów są bezstrukturalne i mniej korzystne dla roślin. Ilość materii organicznej i kwasów próchnicowych w niej zawartych wpływa na dostępność metali. Ich nadmiar jest wiązany i unieruchamiany z kwasami próchnicowymi i stają się one mniej dostępne dla roślin. Ilość materii organicznej jest istotnym elementem detoksyfikacji gleb skażonych metalami śladowymi. Powietrze glebowe i tlen w nim zawarty są kolejnym czynnikiem wpływającym na wzrost roślin. Prawidłowe zaopatrzenie gleby w tlen warunkuje oddychanie korzeni roślin, które dostarcza energii do takich

procesów metabolicznych, jak np. aktywnego pobierania jonów (Uggla 1971, Mengel, Kirkby 1983, Kabata-Pendias 2004). Odczyn gleby jest jednym z najważniejszych czynników wpływających bezpośrednio na biodostępność metali i ich pobieranie przez korzenie roślin. Rozpuszczalność soli rośnie w miarę obniżania wartości pH. W warunkach wysokiego pH ograniczona jest dostępność dla roślin P, B, Mn, Cu, Zn. Odczyn gleby nie jest stały i zmienia się regularnie w okresie wegetacyjnym; wzrasta zimą i wiosną, a spada w lecie, w okresie nasilonej działalności mikroorganizmów wytwarzających kwasy oraz korzeni produkujących kwaśne wydzieliny. Odczyn roztworu glebowego nie jest także jednolity i zmienia się nawet w niewielkiej odległości, np. w wyniku miejscowego nasilania działalności mikroorganizmów ryzosfery oraz działalności korzeni. Gatunki wykazują różną zdolność do pobierania optymalnych ilości związków mineralnych, przy czym wartości te zmieniają się i zależą zarówno od warunków klimatycznych, jak i glebowych (Benavides et al. 2005). Wpływ pH na biodostępność i pobieranie metali zbadano np. u *Medicago sativa*, *Solanum tuberosum*, *Zea mays*, *Oryza sativa* (Gardea-Torresdey et al. 1998, Peralta-Video et al. 2002, Hayian, Stuanes 2003, Cui et al. 2004, Sarkar et al. 2004 i lit. tam cyt.). Do pozostałych czynników wpływających na pobieranie i akumulację metali w roślinach należą warunki pogodowe podczas wzrostu, wilgotność, temperatura, pora dnia i pora roku, co stwierdzono np. u *Pteris vittata*, *Salix pubescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Sorbus aucuparia* (Fabiszewski 1983, Fabiszewski et al. 1983, Tack, Werloo 1996, Bondada et al. 2004, Brekken, Steinnes 2004). Całkowita zawartość metali w glebie jest, obok odczynu, jednym z najważniejszych czynników wpływających na pobieranie metali i ich zawartość w roślinie (Jung, Thornton 1996). Wysoka ilość metali ciężkich w glebie ogranicza pobieranie mikro- i makroelementów, a także hamuje przemieszczanie się jonów potrzebnych do prawidłowego metabolizmu, takich jak Ca, Mg, Fe, Mn, P i Zn z korzeni do pędów (Ouzounidou et al. 1995, Arduini et al. 1998, Chatterjee, Chatterjee 2000,

Alaoui-Sosse et al. 2004). Jednak większość metali obecnych w glebie (ca 98%) jest niedostępna dla roślin z powodu unieczynnienia w humusie, związania ze składnikami nieorganicznymi oraz zaabsorbowania przez koloidy glebowe; tylko niewielka część jest rozpuszczona w wodzie glebowej (Woźny 1997). Mimo to, jak wynika z wielu badań, skład chemiczny biomasy zależy wprost proporcjonalnie od ilości składników mineralnych w glebie oraz od czasu ekspozycji rośliny na metale (Karweta 1978, Burzyński 1985, Poskuta et al. 1987, 1988, Sharma et al. 1995, Pich et al. 2001, Manios et al. 2003, An 2004, Kamal et al. 2004, Lou et al. 2004, Millis et al. 2004, Qadir et al. 2004). Zależność ta nie dotyczy hiperakumulatorów, roślin akumulujących wysokie wartości metali w organach nadziemnych, w których zawartość często przekracza zawartość badanego metalu w podłożu (Brooks et al. 1998, Zhao et al. 2000). Akumulacja metali w glebie i ich pobieranie przez rośliny zależy także od odległości od źródła emisji; im bliżej emitora, tym stężenia metali w glebie i w roślinności są wyższe (Kozlov et al. 1995, Martley et al. 2004).

W gospodarce mineralnej roślin występuje zjawisko antagonizmu jonów. Najbardziej widoczny antagonizm zachodzi pomiędzy kationami jedno- i dwuwartościowymi, ale obserwuje się go również pomiędzy kationami o tej samej wartościowości i anionami. Każdy metal ma określony, swoisty wzór pobierania, transportu i gromadzenia w roślinie (Eapen, D'Souza 2005), natomiast w obecności innych jonów w podłożu obserwuje się interakcje pomiędzy jonami. Oddziaływania te mogą mieć charakter obojętny, w którym obecność jednych jonów nie wpływa na pobieranie pozostałych z podłoża, synergistyczny, polegający na zwiększeniu pobierania jednego składnika w obecności innego lub antagonistyczny, polegający na ograniczeniu pobierania jednego pierwiastka w obecności innego. Te same kombinacje metali mogą oddziaływać synergistycznie względem siebie u jednego gatunku, a u innego antagonistycznie (Mengel, Kirkby 1983, Siedlecka 1995, Chacra-varty, Srivastava 1997, Gardea-Torresdey et al.

1997, Pich et al. 2001, Rout, Das 2003 i lit. tam cyt., Alaoui-Sosse et al. 2004, Sarkar et al. 2004). Przykładem pierwszego typu oddziaływania, w którym obecność jednego pierwiastka w podłożu nie wpływa na pobieranie innego, może być pobieranie K niezależnie od wysokich dawek Cu u *Zea mays*, czy niezależne od obecności w pożywce Ni, Mn, Mo, V pobieranie Cu u *Sinapis alba* (Ouzounidou 1995, Fergašová, Beinrohr 1998). Przykładem oddziaływań synergistycznych może być synergizm Cu i Cd w pobieraniu z gleby i akumulowaniu w tkankach *Cucumis sativus*, czy Zn w pobieraniu Mn u *Medicago sativa* (Hayian, Stuanes 2003, Peralta-Videa et al. 2004). Obecność wysokich stężeń metali w podłożu może także oddziaływać antagonistycznie na pobieranie i transport do pędów makro- i mikroelementów, powodując ich deficyt w roślinach. Przykładem tych oddziaływań może być antagonizm Al wobec Mn, Ca, Fe, P, K u *Triticum aestivum*, czy Cu i Cd wobec Ca, Mn i Zn u *Pinus pinea*, *P. pinaster* i *Fraxinus angustifolia* (Arduini et al. 1998, Nguyen et al. 2003). Natomiast wzrost stężenia w pożywce/glebie makro- i mikroelementów (Ca, Se, Mn) powoduje antagonistycznie spadek pobierania i akumulacji w roślinach metali ciężkich (Pb, Cd, Cr, Co, Ni, Zn). Zjawisko takie stwierdzono np. u *Hordeum vulgare*, *Festuca ovina*, *Medicago sativa*, *Pisum sativum*, *Allium sativum*, *Nasturtium officinale*, *Mentha aquatica*, *Brassica juncea*, *Solanum tuberosum* (Garland, Wilkins 1981, Glińska, Gabara 2002, Aslan et al. 2003, Bolan et al. 2003). Wiele prac poświęconych jest zagadnieniom użyźniania gleb metalonośnych nawozami, ograniczającymi pobieranie metali. Podkreśla się także rolę brasinosteroidów, które m.in. hamują pobieranie zbyt dużych ilości metali ciężkich przez korzenie z gleb bogatych w te pierwiastki (Rosik-Dulewska 1980, Khripach et al. 2000, Huang et al. 2003).

Czynniki biotyczne

Jednym z istotnych czynników wpływających na pobieranie metali z gleby jest gatunek/genotyp rośliny, a także struktura korzeni. W literaturze szeroko opisywane są różnice

w pobieraniu i akumulowaniu metali w zależności od gatunku oraz populacji roślinnej (Gregory, Bradshaw 1964, Hogan, Rauser 1979, Tack, Werloo 1996, Das et al. 1997 i lit. tam cyt., Monni et al. 2000, Pandey, Sharma 2002, Shu et al. 2002, Souza, Rauser 2003, Lehman, Rebele 2004, Vaillant et al. 2005). Wymagania wilgotności także wpływają na pobieranie metali; z badań wynika, że gatunki siedlisk suchych (*Berteroa incana*, *Helichrysum* sp.) pobierają więcej metali i tym samym są bardziej wrażliwe np. na Pb niż gatunki siedlisk wilgotnych (*Rumex aquatica*), których tolerancja na ten metal była najwyższa (Wierzbička, Potocka 2002). Rośliny wykazują selektywność w pobieraniu toksycznych metali. Przykładem mogą być rośliny wodne: *Mentha aquatica*, *Myriophyllum aquaticum* i *Ludwigia palustris*, które pobierały metale według wspólnego wzoru: $Fe > Hg > Cu > Zn$ (Kamal et al. 2004). Podobną selektywność $Zn > Co > Cu > Ni > Fe > Cr$ w pobieraniu metali i ich akumulacji stwierdzono u *Silene armeria*, *Salix* sp., *Populus nigra* (Dinelli, Lombini 1996). Korzenie roślin mają zdolność modyfikowania obszaru ryzosfery, zwiększając lub ograniczając pobieranie pierwiastków. W warunkach niedoboru związków odżywczych zwiększają biodostępność pierwiastków, natomiast w przypadku toksycznych zawartości biodostępnych metali powodują ich unieczynnianie w glebie (Prasad 2004).

MECHANIZMY POBIERANIA JONÓW I TYPY TRANSPORTU

Podstawowym procesem warunkującym homeostazę jonów metali w roślinie jest regulacja pobierania jonów przez korzenie. Ściana komórkowa jest miejscem wymiany jonów i akumulacji. Odznacza się także niskim stopniem powinowactwa i selektywności (Gwóźdź, Kopyra 2003). Pobieranie kationów przez korzenie może mieć charakter niemetaliczny, polegający na adsorpcji na drodze wymiany kationów. Jest to proces odwracalny, co wykazano w korzeniach siewek *Fagus* pobierających Cd. Transport radialny i wertykalny w korzeniu

odbywa się głównie przez apoplast. Istotnym ograniczeniem transportu radialnego jest endoderma, jej ściany wysycone są substancją hydrofobową ograniczającą transport wody i jonów metali (Burzyński 1987, Woźny, Krzesłowska 1993). Transport metali z korykalnych części korzenia do steli jest częściowo nie-metaboliczny poprzez apoplast z ominięciem pasm Caspary'ego ścian komórek endodermy, może także odbywać się w miejscach rozwoju korzeni bocznych lub poprzez apikalną część korzenia, w której endoderma nie jest jeszcze kompletna (Woźny 1997). Transport do wnętrza komórki, przez błony zachodzi na drodze dyfuzji prostej, ułatwionej poprzez udział białkowych przenośników oraz przez endocytozę. Metale balastowe wnikają do komórek poprzez transportery białkowe zlokalizowane w błonie komórkowej, transportery metali niezbędnych w komórce. Białka te zostały zidentyfikowane w błonie komórkowej, w tonoplaście, a także w błonach organelli komórkowych. W komórkach roślinnych obecne są następujące transportery białkowe: rodzina ZIP, grupa białek Nramp, rodzina COPT, ATPazy typu CPx, transportery ABC, grupa białek transportujących CDF, pompy protonowe i antyportery. Pobieranie i transport metali balastowych odbywa się na zasadzie współzawodnictwa z mikro- i makroelementami o transmembranowe nośniki charakteryzujące się szerokim zakresem specyficzności. W warunkach deficytu jonowego w komórce transportery te są syntetyzowane i aktywowane w błonach biologicznych i jako mało specyficzne transportują także pierwiastki śladowe występujące w nadmiarze (Mn, Zn, Cu, Fe, Ni) oraz metale balastowe (Co, Cd, Pb) (Briat, Lebrun 1999, Sanità di Toppi, Gabbriellini 1999, Clemens 2001, Krzesłowska 2004). Transport z korzeni do pędów odbywa się poprzez elementy trachealne, a także w pędach przez floem (Benavides et al. 2005). Jony metali w tym również metali balastowych w naczyniach i cewkach wiązane są z ligandami, np. kwasami organicznymi, histydyną lub fitochelatynami i transportowane do pędów. Skompleksowanie jonów z ligandami

ogranicza wiązanie metali do jonowymiennych elementów strukturalnych naczyń (Stroiński 2002). Transport ksylemowy jest szczególnie intensywny u hiperakumulatorów (np. *Alyssum lesbiacum*, *Thlaspi caerulescens*) (Małkowski, Kurtyka 2003). Pobieranie metali z naczyń ksylemu do pędów odbywa się poprzez transportery zlokalizowane w błonie komórkowej komórek pędów. W pędach metale obecne są nie tylko na terenie symplastu, ale również w apoplaście (Eapen, D'Souza 2005).

LOKALIZACJA METALI

Pobrane metale akumulują się w większej ilości w korzeniach niż w pędach, proporcjonalnie wraz ze wzrostem stężenia w podłożu (Cd, Pb, Cu, Zn, Ni); do 70–98% pobranych metali pozostaje w korzeniach. Gromadzenie metali w korzeniach stwierdzono np. u *Linum usitatissimum*, *Phragmites australis*, *Cajanus cajan*, *Pisum sativum*, *Zea mays*, *Sorghum bicolor* (Chacravary, Srivastava 1997, Rao, Sresty 2000, Piechalak et al. 2002). Pobrane metale u niektórych taksonów są transportowane i akumulują się w pędach, w większej ilości niż w korzeniach, co stwierdzono m.in. u *Oryza sativa* (Cu), *Salix atrocinerea* (Zn), *Lepidium sativum* (Cz) i *Sorghum bicolor* (Cd) (Álvarez et al. 2003, Bystrzejewska-Piotrowska, Urban 2003, An 2004).

W korzeniach metale (Pb, Cu, Cd) wiązane są głównie w ścianie komórkowej, np. u *Armeria maritima*, *Linum usitatissimum*, *Pisum sativum*, *Cucumis sativus*, *Elsholtzia haichowensis*, *Dianthus carthusianorum*. Mniej metali stwierdzono na terenie protoplastu: w jądrze komórkowym, wakuolach, ciałach tłuszczowych, peroksysomach, mitochondriach, diktiosomach, ER, AG, chloroplastach (Neuman et al. 1995, Wierzbicka 1995b i lit. tam cyt., 1998, Alaoui-Sosse et al. 2004, Baranowska-Morek, Wierzbicka 2004, Lou et al. 2004). W pędach metale (Cu, Cd, As, Cu, Fe, Zn, Ni) zlokalizowano w ścianie komórkowej, cytoplazmie i wakuolach w komórkach tkanek przewodzących, we włoskach i gruczołach wydzielniczych liści, w mezofilu,

w epidermie, np. u *Armeria maritima*, *Linum usitatissimum*, *Oryza sativa*, *Alyssum euboicum*, *Thlaspi pindicum*, *Empetrum nigrum* (Neuman et al. 1995, Lidon, Henriques 1998, Psaras et al. 2000, Glińska, Gabara 2002, Heuman 2002, Monni et al. 2002, Słysz, Wierzbička 2005, cyt. wg Abratowskiej 2006).

WPLYW METALI NA KWITNIENIE, STRUKTURY I PROCESY EMBRIOLOGICZNE ORAZ NA KIELKOWANIE NASION

Metale ciężkie negatywnie wpływają na kwitnienie, procesy związane z wykształcaniem i dojrzewaniem gametofitów (męskich i żeńskich), na rozwój zarodków, a także na kielkowanie nasion i rozwój siewek. U roślin ze stanowisk przemysłowych (hałdy, zwalowiska) ekstremalne warunki siedliskowe takie jak silne nasłonecznienie, niska wilgotność podłoża, deficyt związków odżywczych i wody (m.in. Gucwa-Przepióra, Turnau 2001, Grodzińska, Szarek-Lukaszewska 2002), mogą również negatywnie wpływać na procesy embriologiczne.

WPLYW METALI NA KWITNIENIE

W warunkach stresu jonowego stwierdzono skrócenie sezonu wegetacyjnego, opóźnienie rozpoczęcia fazy kwitnienia i zawiązywania nasion oraz przewagę rozmnażania wegetatywnego nad generatywnym w populacji *Convolvulus arvensis* wokół huty miedzi. Opóźnienie kwitnienia w wyniku stresu jonowego (Cu, Zn) stwierdzono także u *Hypochoeris radicata* i *Silene vulgaris*. W eksperymencie introdukcji *Ranunculus repens* w najbliższe okolice zbiornika poflotacyjnego „Żelazny Most” stwierdzono już w pierwszym sezonie wegetacyjnym śmierć części roślin, natomiast u pozostałych osobników zaobserwowano zahamowanie kwitnienia, brak wykształcenia rozłogów oraz śmierć w kolejnym sezonie wegetacyjnym (Fabiszewski 1983, Izmailow 2002b, Brun et al. 2003, Rout, Das 2003 i lit. tam cyt.).

WPLYW METALI NA STRUKTURY I PROCESY EMBRIOLOGICZNE

Badania embriologiczne roślin ze stanowisk przemysłowych, zanieczyszczonych metalami śladowymi i balastowymi wskazują, że faza haploidalna, podobnie jak faza diploidalna, jest wrażliwa na stres jonowy. W populacjach *Quercus robur* i *Q. cerris* eksponowanych na zanieczyszczenia gazowe i spaliny samochodowe, rosnących wzdłuż dróg, nie obserwowano żadnych zaburzeń zarówno w procesie mikrosporangogenezy, jak i mikrogametofitogenezy, mimo to kielkowanie pyłku i tempo wzrostu łagiewek pyłkowych było obniżone o ok. 20–30% (Ostrolucká 1989). Spadek kielkowania pyłku i tempa wzrostu łagiewek stwierdzono u osobników *Pinus sylvestris* i *P. nigra* z terenów silnie zanieczyszczonych. Najbardziej wrażliwa okazała się populacja *P. sylvestris* rosnąca wzdłuż głównego szlaku komunikacyjnego. Natomiast pewien stopień tolerancji i odporności wykazały: populacja hałdowa oraz inna, rosnąca w okolicy zakładów chemicznych (Ostrolucká et al. 1985). Po analizie żywotności pyłku szeregu gatunków z terenów przemysłowych (hałdy zakładów przemysłowych bogatych w Ni, Co, Cr; okolice huty aluminium i huty Pb-Cu) stwierdzono spadek żywotności pyłku; badane rośliny wykazywały różnice we wrażliwości na stres środowiskowy (Mičieta, Murín 1996).

U *Capsella bursa-pastoris*, kolonizującego stanowiska przemysłowe, zaburzenia wystąpiły w strukturze dojrzałych woreczków zalążkowych oraz na wczesnych etapach embriogenezy (do stadium zarodka globularnego). Dalsze stadia embriogenezy przebiegały prawidłowo (Izmailow 2002a). U *Conyza canadensis*, taksonu także charakteryzującego się szeroką amplitudą tolerancji na niesprzyjające warunki siedliskowe, zaburzenia stwierdzono w rozwoju zalążków oraz w embriogenezie, przy czym inaczej jak u *Capsella bursa-pastoris*, stwierdzono wysoką wrażliwość późnych stadiów rozwoju zarodka. Zaburzenia mikrosporangogenezy obserwowano sporadycznie, czego efektem była wysoka żywotność pyłku (90–93%) roślin z badanych

poprzemysłowych siedlisk (Izmailów 2004, 2006). U *Vicia cracca* z okolic zbiornika poflotacyjnego „Żelazny Most” zakłócenia w przeciekach były liczne (przedwczesna degeneracja tapetum, zaburzenia mejozy, degeneracje tetrad mikrospor), a żywotność pyłku była obniżona do 56%. Zakłócenia i nekrozy w zalążkach spowodowały obniżenie stosunku zawiązanych nasion do wytworzonych zalążków u osobników z terenu zanieczyszczonego do 59% (w kontroli – 87%) (Izmailów 2000). Negatywny wpływ skażonego środowiska na procesy rozwojowe (degeneracje przecików, zalążków, woreczków zalążkowych lub pojedynczych elementów) stwierdzono także u *Vicia cracca* z innych terenów przemysłowych (Bogacz, Kuta 2002). Zakłócenia i nekrozy w procesach embriologicznych zaobserwowano również u *Echium vulgare*. Zdegenerowane ziarna pyłku w kwiatach u osobników z okolic zbiornika poflotacyjnego „Żelazny Most” stanowiły do 90%. W zalążkach obserwowano degeneracje komórek nucellusa, nekrozy woreczków zalążkowych, nieprawidłowe prazarodki (brak suspensora), nekrotyczne rejony oraz przestwory międzykomórkowe w tkankach zarodka. Degeneracje i nieprawidłowy rozwój endospermy u badanego taksonu były także odpowiedzią na stresowe warunki zanieczyszczonego środowiska i stały się przyczyną obniżonej płodności populacji z zanieczyszczonych stanowisk (Izmailów, Biskup 2003, Biskup, Izmailów 2004). U *Chondrilla juncea* obserwowano zaburzenia w mikrosporogenezie i podczas dojrzewania pyłku. Zawijanie nasion obniżone do 54–57% w kolejnych sezonach wegetacyjnych było spowodowane zaburzeniami we wcześniejszych stadiach rozwojowych w zalążkach (na etapach rozwoju woreczka zalążkowego oraz w czasie embriogenezy) (Kościńska-Pająk 2000, Pająk 2002). Jedynie u *Chondrilla juncea* oraz *Cirsium arvense* ze stanowiska „Żelazny Most” stwierdzono występowanie coenocytowych prazarodków, powstałych przez zahamowanie tworzenia ścian komórkowych na wczesnych etapach embriogenezy. Według Czapik et al. (2002) zarodki takie nie mają szansy osiągnąć dojrzałości. Coenocytowe zarodki stwierdzono także u *Medicago lupulina*

(Siwek 2007). Z badań embriologicznych populacji tolerancyjnych na metale wynika, że również one są wrażliwe na stres środowiskowy. U *Viola guestphalica* z terenów metalonośnych stwierdzono obecność nekroz komórek somatycznych i generatywnych w organach reprodukcyjnych, obniżoną żywotność pyłku i zarodków. Spadek płodności *V. guestphalica* między innymi związany był z negatywnym wpływem metali obecnych w podłożu (Siuta et al. 2005). Podobnie populacja tolerancyjna *Viola tricolor* z hałdy galvanowej w Bolesławiu wykazywała zaburzenia w mikrosporogenezie, obniżoną żywotność pyłku do 73% oraz zakłócenia w megasporogenezie, degeneracje całych zalążków i zmniejszoną żywotność zarodków do 61% (Siuta et al. 2006). Stres jonowy (Cr, Zn, Cd i Pb) powodował spadek, a nawet zahamowanie produkcji nasion u *Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare*, *H. radicata*, *Senecio vulgaris* i *Andryala integrifolia* (Sharma et al. 1995, Brun et al. 2003).

WPLYW METALI NA KIELKOWANIE NASION

Wpływ metali ciężkich na kielkowanie wynika z utrudnienia przez nie wnikania wody do nasion, co jest przyczyną niskiego stopnia pęcznienia i w efekcie obniżenia tempa i stopnia kielkowania (w porównaniu do kontroli). Zależy również od taksonu, populacji oraz dawki metalu (Woźny 1997). Hamowanie kielkowania nasion proporcjonalnie do stężenia metali w pożywce (Cu, Cd, Cr, Cu, Ni, Zn) stwierdzono u *Medicago sativa*, *Triticum aestivum*, *Nigella sativa*, *Elsholtzia haichowensis* (Peralta et al. 2001, El-Ghamery et al. 2003, Lou et al. 2004).

Wydłużenie kielkowania nasion od kilku do kilkunastu dni stwierdzono u roślin okopowych, motylkowych, przemysłowych i zbóż nasadzonych na składowisku popiołu elektrowni „Halemba” (Rosik-Dulewska 1980). Podobnie opóźnienie kielkowania nasion stwierdzono u *Echium vulgare* z hałdy cynkowej (Izmailów, Biskup 2003). Wierzbicka i Obidzińska (1998) wykazały wpływ Pb na kielkowanie: procent kielkowania zależał od taksonu i przepuszczalności łupiny nasiennej. Najsilniejsze

zahamowanie kiełkowania wystąpiło u *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Raphanus sativus*, *Brassica napus* var. Zerowy, tj. u taksonów, których łupina nasienna była przepuszczalna dla Pb. Procent kiełkowania niezależny od inkubacji nasion w Pb stwierdzono u *Lactuca sativa*, *Soya hispida*, *Cucumis sativus*, *Triticum vulgare*, *Zea mays* i *Allium cepa*.

Toksyczne metale występujące w glebach poprzemysłowych nie tylko obniżają i opóźniają kiełkowanie, ale również wpływają na morfologię i anatomię siewek, co zaobserwowano u *Medicago lupulina* (morfologiczne zmiany w korzeniach, brak części apikalnej pędu, zdegenerowany merystem wierzchołkowy pędu, brak liścieni, chlorozy i nekrozy w liścieniach i pierwszych liściach, nietypowa anatomia liścieni, brak rozwijającej się tkanki przewodzącej). Zmiany rozwojowe siewek wynikały z zaburzeń powstałych na etapie embriogenezy (np. brak liścieni) oraz były skutkiem wpływu środowiska zewnętrznego, bezpośredniego kontaktu nasion z zanieczyszczoną glebą (np. nekrozy pierwszych liści) (Siwek et al. 2003). Siewki *Picea abies* z terenów poprzemysłowych także wykazały nieprawidłowości morfologiczne oraz aberracje chromosomowe (specyficzne i niespecyficzne) w komórkach korzeni (Bavcon et al. 1994). Nie zawsze jednak metale ciężkie powodują spadek tempa kiełkowania. Cd nie wpływał na stopień kiełkowania, natomiast obniżał tempo wzrostu siewek i produkcję biomasy młodych roślin *Zea mays*, *Triticum vulgare*, *Cucumis sativus* i *Sorghum bicolor* (An 2004). Autor uważa, że fazą bardziej wrażliwą na metale jest etap wzrostu i rozwoju siewki niż kiełkowanie. W populacjach tolerancyjnych na metale (Cr, Ni, Cu) *Echinochloa colona* i *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* stwierdzono nawet wyższy procent kiełkowania w glebie zawierającej metale niż w kontrolnej (Rout et al. 2000, Kozlov 2005).

PODZIĘKOWANIA. Składam serdeczne podziękowania Pani prof. dr hab. Romanie Izmailow za przeczytanie niniejszego manuskryptu oraz cenne rady i wskazówki. Dziękuję również Pani prof. dr hab. Elżbiecie Kucie za mobilizację do napisania powyższego artykułu.

LITERATURA

- ABRATOWSKA A. 2006. *Armeria maritima* – gatunek roślin przystosowanych do wzrostu na glebach skażonych metalami ciężkimi. *Kosmos* **55**(2–3): 217–227.
- ALAOU-SOSSÉ B., GENET P., VINIT-DUNAND F., TOUSSAINT M.-L., EPRON D., BADOT P.-M. 2004. Effect of copper on growth in cucumber plants (*Cucumis sativus*) and its relationships with carbohydrate accumulation and changes in ion contents. *Plant Sci.* **166**: 1213–1218.
- ÁLVAREZ E., MARCOS M. L. F., VAAMONDE C., FERNÁNDEZ-SANJURJO M. J. 2003. Heavy metals in the dump of an abandoned mine in Galicia (NW Spain) and in the spontaneously occurring vegetation. *Sci. Total Environ.* **313**: 185–197.
- AN Y. J. 2004. Soil ecotoxicity assessment using cadmium sensitive plants. *Environ. Pollut.* **127**: 21–26.
- ANDRADE S. A. L., ABREU C. A., DE ABREU M. F., SILVEIRA A. P. D. 2004. Influence of lead additions on arbuscular mycorrhiza and *Rhizobium* symbioses under soybean plants. *Appl. Soil Ecol.* **26**: 123–131.
- ARDUINI I., GODBOLD D. L., ONNIS A., STEFANI A. 1998. Heavy metals influence mineral nutrition of tree seedlings. *Chemosphere* **36**(4–5): 739–744.
- ASLAN M., ÜNLÜ M. Y., TÜRKMEN N., YILMAZ Y. Z. 2003. Sorption of cadmium and effects on growth, protein content and photosynthetic pigment composition of *Nasturtium officinale* R. Br. and *Mentha aquatica* L. *B. Environ. Contam. Tox.* **71**: 323–329.
- BALABANE M., FAIVRE D., VAN OORT F., DAHMANI-MULLER H. 1998. Mutual effects of soil organic matter dynamics and heavy metals fate in a metallophyte grassland. *Environ. Pollut.* **105**: 45–54.
- BARANOWSKA-MOREK A., WIERZBICKA M. 2004. Localization of lead in root tip of *Dianthus carthusianorum*. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 45–56.
- BARTELS D. 2001. Targeting detoxification pathways: an efficient approach to obtain plants with multiple stress tolerance? *Trends Plant Sci.* **6**(7): 284–286.
- BAVCON J., DRUŠKOVIČ B., PAPEŠ D. 1994. Germination of seeds and cytogenetic analysis of the spruce in differently polluted areas of Slovenia. *Phyton* **33**(2): 267–277.
- BEDNAREK R., DZIADOWIEC H., POKOJSKA U., PRUSINKIEWICZ Z. 2005. Badania ekologiczno-gleboznawcze. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- BENAVIDES M. P., GALLEGOS S. M., TOMARO M. L. 2005. Cadmium toxicity in plants. *Braz. J. Physiol.* **17**(1): 21–34.
- BISKUP A., IZMAILOV R. 2004. Endosperm development in seed of *Echium vulgare* L. (Boraginaceae) from polluted sites. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 39–44.
- BLAIR L. M., TAYLOR G. J. 1997. The nature of interaction between aluminum and manganese on growth and metal

- accumulation in *Triticum aestivum*. *Environ. Exp. Bot.* **37**: 25–37.
- BOGACZ A., KUTA E. 2002. Influence of an environment polluted with heavy metals (zinc and lead) on embryological processes in *Vicia cracca* L. W: Abstracts of a communications presented at the XXVth Conference on Embryology. Wrocław, Poland, May 20–22, 2002. *Zool. Pol.* **47**(Suppl.): 15.
- BOLAN N. S., ADRIANO D. C., MANI P. A., DURAISAMY A. 2003. Immobilization and phytoavailability; toxicity of cadmium in variable charge soils. II. Effect of lime addition. *Plant Soil* **251**: 187–198.
- BONDADA B. R., TU S., MA L. Q. 2004. Absorption of foliar-applied arsenic by the arsenic hyperaccumulating fern (*Pteris vitata* L.). *Sci. Total Environ.* **332**: 61–70.
- BREKKEN A., STEINNES E. 2004. Seasonal concentrations of cadmium and zinc in native pasture plants: consequences for grazing animals. *Sci. Total Environ.* **326**: 181–195.
- BRIAT J.-F., LEBRUN M. 1999. Plant response to metal toxicity. *Plant Biol. Pathol.* **322**: 43–54.
- BROOKS R. R., CHAMBERS M. F., NICKS L. J., ROBINSON B. H. 1998. Phytomining. *Trends Plant Sci.* **3/9**: 359–362.
- BRUN L. A., CORFF J. L., MAILLET J. 2003. Effects of elevated soil copper on phenology, growth and reproduction of five ruderal plant species. *Environ. Pollut.* **122**: 361–368.
- BURZYŃSKI M. 1985. Influence of lead on the chlorophyll content and on initial steps of synthesis in greening cucumber seedlings. *Acta Soc. Bot. Pol.* **54**(1): 95–105.
- BURZYŃSKI M. 1987. Wpływ ołowiu na procesy fizjologiczne roślin. *Wiad. Bot.* **31**(2): 87–96.
- BURZYŃSKI M., GRABOWSKI A. 1984. Influence of lead on NO₃⁻ uptake and reduction in cucumber seedlings. *Acta Soc. Bot. Pol.* **53**(1): 77–86.
- BURZYŃSKI M., JAKÓB M. 1983. Influence of lead on auxin-induced cell elongation. *Acta Soc. Bot. Pol.* **52**(3–4): 231–239.
- BYSTRZEJSKA-PIOTROWSKA G., URBAN P. 2003. Accumulation of cesium in leaves of *Lepidium sativum* and its influence on photosynthesis and transpiration. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **45**(2): 131–137.
- CARPENA R. O., VÁAQUEZ S., ESTEBAN E., FERNÁNDEZ-PASCUAL M., DE FELIPE M. R., ZORNOZA P. 2003. Cadmium-stress in white lupin: effects on nodule structure and functioning. *Plant Physiol. Biochem.* **41**: 911–919.
- CASTRO I. V., FERREIRA E. M., MCGRATH S. P. 1997. Effectiveness and genetic diversity of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* isolates in Portuguese soil polluted by industrial effluents. *Soil Biol. Biochem.* **29**(8): 1209–1213.
- CHACRAVARTY B., SRIVASTAVA S. 1997. Effect of cadmium and zinc interaction on metal uptake and regeneration of tolerant plant in linseed. *Agr. Ecosyst. Environ.* **61**: 45–60.
- CHATTERJEE J., CHATTERJEE C. 2000. Phytotoxicity of cobalt, chromium and copper in cauliflower. *Environ. Pollut.* **109**: 69–74.
- CLEMENS S. 2001. Molecular mechanism of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta* **212**: 475–486.
- CUI Y., DONG Y., LI H., WANG Q. 2004. Effect of elemental sulfur on solubility of soil heavy metals and their uptake by maize. *Environ. Int.* **30**: 323–328.
- CZAPIK R., IZMAŁOW R., KOŚCIŃSKA-PAJAK M. 2002. Developmental disturbance and degeneration of plant embryo in polluted environment. *Polish Bot. Stud.* **15**: 39–48.
- DAS P., SAMANTARY S., ROUT G. R. 1997. Studies on cadmium toxicity in plants: a review. *Environ. Pollut.* **98**: 29–36.
- DINELLI E., LOMBINI A. 1996. Metal distribution in plants growing on copper mine spoils in Northern Apennins, Italy: the evaluation of seasonal variations. *Appl. Geochem.* **11**: 375–385.
- DRAŻKIEWICZ M., SKÓRZYŃSKA-POLIT E., KRUPA Z. 2003. Response of the ascorbate-glutathione cycle to excess copper in *Arabidopsis thaliana* (L.). *Plant Sci.* **164**: 195–202.
- DUAN CH., HU B., GUO T., LUO M., XU X., CHANG X., WEN CH., MENG L., YANG L., WANG H. 2000. Changes of reliability and efficiency of micronucleus bioassay in *Vicia faba* after exposure to metal contamination for several generations. *Environ. Exp. Bot.* **44**: 83–92.
- DUAN L., HUANG Y., HAO J., XIE S., HOU M. 2004. Vegetation uptake of nitrogen and base cations in China and its role in soil acidification. *Sci. Total Environ.* **330**: 187–198.
- EAPEN S., D'SOUZA S. F. 2005. Prospect of genetic engineering of plants for phytoremediation of toxic metals. *Biotechnol. Adv.* **23**: 97–114.
- EL-GHAMERY A. A., EL-KHOLY M. A., EL-YOUSSEF M. A. A. 2003. Evaluation of cytological effects of Zn²⁺ in relation to germination and root growth of *Nigella sativa* L. and *Triticum aestivum* L. *Mutat. Res.* **537**: 29–41.
- ERRASQUÍN E. L., VÁZQUEZ C. 2003. Tolerance and uptake of heavy metals by *Trichoderma atroviride* isolated from sludge. *Chemosphere* **50**: 137–143.
- FABISZEWSKI J. 1983. Reagowanie populacji roślin na stresy jonowe. W: J. FABISZEWSKI (red.), Bioindykacja skażeń przemysłowych i rolniczych. Ossolineum, Wrocław, s. 47–56.
- FABISZEWSKI J., BREJ T., BIELECKI K. 1983. Fitindykacja wpływu hutnictwa miedzi na środowisko biologiczne. *Prace*

- Wrocławskiego Towarzystwa Naukowego, Ser. B. **207**: 1–110.
- FERGAŠOVÁ A., BEINROHR E. 1998. Metal-metal interactions in accumulation of V^{5+} , Ni^{2+} , Mo^{6+} , Mn^{2+} and Cu^{2+} in under- and above-ground parts of *Sinapis alba*. *Chemosphere* **36**: 1305–1317.
- GARDEA-TORRESDEY J. L., GONZALEZ J. H., TIEMANN K. J., RODRIGEZ O., GAMEZ G. 1998. Phytofiltration of hazardous cadmium, chromium, lead and zinc ions by biomass of *Medicago sativa* (Alfalfa). *J. Hazard. Mater.* **57**: 29–39.
- GARDEA-TORRESDEY J. L., TIEMANN K. J., GONZALEZ J. H., RODRIGEZ O. 1997. Phytofiltration of hazardous metal ions by alfalfa: a study of calcium and magnesium interferences. *J. Hazard. Mater.* **56**: 169–179.
- GARLAND C. J., WILKINS D. 1981. Effect of calcium on the uptake and toxicity of lead in *Hordeum vulgare* L. and *Festuca ovina* L. *New Phytol.* **87**: 581–593.
- GARREC J.-P., RENARD E. 1996. Absorption foliare de l'aluminium: Étude de la fixation et de la pénétration cuticulaire. *Environ. Exp. Bot.* **36**(4): 365–375.
- GLIŃSKA S., GABARA B. 2002. Influence of selenium on lead absorption and localization in meristematic cells of *Allium sativum* L. and *Pisum sativum* L. roots. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **44**: 39–48.
- GREGORY R. P. G., BRADSHAW A. D. 1964. Heavy metal tolerance in populations of *Agrostis tenuis* Sibth. and other grasses. *New Phytol.* **64**: 131–143.
- GRODZIŃSKA K., SZAREK-LUKASZEWSKA G. 2002. Hałdy cynkowo-ołowiowe w okolicach Olkusza – przeszłość, teraźniejszość i przyszłość. *Kosmos* **51**(2): 127–138.
- GUCWA-PRZEPIÓRA E., TURNAU K. 2001. Arbuscular mycorrhiza and plant succession on zinc smelter spoil heap in Katowice-Wełnowiec. *Acta Soc. Bot. Pol.* **70**(2): 153–158.
- GWÓDŹ E., KOPYRA M. 2003. Reakcje komórek roślinnych na metale ciężkie – aspekty biotechnologiczne. *Kultury in vitro i Biotechnologia Roślin* **3**: 107–123.
- HALL J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxication and tolerance. *J. Exp. Bot.* **53**(336): 1–11.
- HAO F., WANG X., CHEN J. 2006. Involvement of plasma-membran NADPH oxidase in nickel-induced oxidative stress in roots of wheat seedlings. *Plant Sci.* **170**: 151–158.
- HAYIAN W., STUANES A. O. 2003. Heavy metal pollution in air–water–soil–plant system of Zhuzhou city, Hunan Province, China. *Water Air Soil Pollut.* **147**: 79–107.
- HEUMANN H.-G. 2002. Ultrastructural localization of zinc in zinc-tolerant *Armeria maritima* ssp. *halleri* by autometallography. *J. Plant Physiol.* **159**: 191–203.
- HOGAN G. D., RAUSER W. E. 1979. Tolerance and toxicity of cobalt, copper, nickel and zinc in clones of *Agrostis gigantea*. *New Phytol.* **83**: 665–670.
- HUANG B., KUO S., BEMBENEK R. 2003. Cadmium uptake by lettuce from soil amended with phosphorus and trace element fertilizers. *Water Air Soil Pollut.* **147**: 109–127.
- IZMAIŁOW R. 2000. Reproduction of *Vicia cracca* L. in the polluted environment of the Legnica-Głogów Copper Basin (Poland). *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **42**(2): 125–133.
- IZMAIŁOW R. 2002a. Embryogenesis in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in polluted and disturbed sites. *Polish Bot. Stud.* **15**: 11–19.
- IZMAIŁOW R. 2002b. The Effect of soil from polluted sites on reproductive success in *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). *Polish Bot. Stud.* **15**: 5–10.
- IZMAIŁOW R. 2004. Rozwój zarodków *Erigeron canadensis* L. (Asteraceae) w warunkach skażonego środowiska. W: Przyroda Polski w europejskim dziedzictwie dóbr natury. Streszczenia referatów i posterów. 53 Zjazd Polskiego Towarzystwa Botanicznego, Toruń–Bydgoszcz, 6–11 wrzesień 2004, s. 10.
- IZMAIŁOW R. 2006. Disturbances in embryological processes in *Conyza canadensis* L. (Asteraceae) in the polluted environment. W: Abstract from the XXVII Conference on Embryology Plants–Animals–Humans. Zakopane, May 17–20, 2006, Poland. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **48**. Suppl. 1: 46.
- IZMAIŁOW R., BISKUP A. 2003. Reproduction of *Echium vulgare* L. (Boraginaceae) at contaminated sites. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **45**(1): 69–75.
- JUNG M. C., THORNTON I. 1996. Heavy metal contamination of soils and plants in the vicinity of a lead-zinc mine, Korea. *Appl. Geochem.* **11**: 53–59.
- KABATA-PENDIAS A. 2004. Soil-plant transfer of trace elements – an environmental issue. *Geoderma* **122**: 143–149.
- KAMAL M., GHALY A. E., MAHMOUD N., CÔTÉ R. 2004. Phytoaccumulation of heavy metals by aquatic plants. *Environment International* **29**: 1029–1039.
- KARWETA S. 1978. Wpływ emisji metali ciężkich na rośliny i ich siedliska. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.* **206**: 57–62.
- KHRIPACH V., ZHABINSKII V., DE GROOT A. 2000. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI Century. *Ann. Bot.* **86**: 441–447.
- KOPCEWICZ J., LEWAK S. (red.). 1998. Podstawy fizjologii roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- KOŚCIŃSKA-PAJĄK M. 2000. Microspores and pollen grain in triploid *Chondrilla juncea* L. from unpolluted and polluted areas. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **42**(2): 135–140.

- KOZLOV M. V. 2005. Pollution resistance of mountain birch, *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*, near the copper-nickel smelter: natural selection or phenotypic acclimation? *Chemosphere* **59**: 189–197.
- KOZLOV M. V., HAUKIOJA E., BAKHTIAROV A. V., SRTOGANOV D. N. 1995. Heavy metals in birch leaves around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, Northwestern Russia. *Environ. Pollut.* **90**: 291–299.
- KRZESŁOWSKA M. 2004. Metale śladowe. W: A. WOŹNY, K. PRZYBYŁ (red.), Komórki roślinne w warunkach stresu. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań, s. 103–165.
- LANGEBARTELS CH., WOHLGEMUTH H., KSCHIESCHAN S., GRÜN S., SANDERMANN H. 2002. Oxidative burst and cell death in ozon-exposed plants. *Plant Physiol. Biochem.* **40**: 567–575.
- LEHMANN C., REBELE F. 2004. Evaluation of heavy metal tolerance in *Calamagrostis epigeios* and *Elymus repens* revealed copper tolerance in a copper smelter population of *C. epigeios*. *Environ. Exp. Bot.* **51**: 199–213.
- LIDON F. C., HENRIQUES F. S. 1998. Role of rice vacuoles in copper toxicity regulation. *Environ. Exp. Bot.* **39**: 197–202.
- LOU L.-Q., SCHEN Z.-G., LI X.-D. 2004. The copper tolerance mechanisms of *Elsholtzia haichowensis*, a plant from copper-enriched soils. *Environ. Exp. Bot.* **51**: 111–120.
- MAŁKOWSKI E., KURTYKA R. 2003. Mechanizmy hyperakumulacji cynku i kadmu w roślinach. *Postępy Biologii Komórki* **30**: 483–496.
- MANIOS T., STENTIFORD E. I., MILLNER P. A. 2003. The effect of heavy metals accumulation on the chlorophyll concentration of *Typha latifolia* plants, growing in a substrate containing sewage sludge compost and watered with metaliferus water. *Ecol. Eng.* **20**: 65–74.
- MARTLEY E., GULSON B. L., PFEIFER H.-R. 2004. Metal concentrations in soils around the copper smelter and surrounding industrial complex of Port Kembla, NSW, Australia. *Sci. Tot. Environ.* **325**: 113–127.
- MEJÅRE M., BÜLOW L. 2001. Metal-binding proteins and peptides in bioremediation and phytoremediation of heavy metals. *Trends Biotechnol.* **19**(2): 67–73.
- MENGEL K., KIRKBY E. A. 1983. Podstawy żywienia roślin. PWRiL, Warszawa.
- MICIĘTA K., MURIN G. 1996. Microspore analysis for genotoxicity of a polluted environment. *Environ. Exp. Bot.* **36**: 21–27.
- MILLIS P. R., RAMSEY M. H., JOHN E. A. 2004. Heterogeneity of cadmium concentration in soil as a source of uncertainty in plant uptake and its implications for human health risk assessment. *Sci. Tot. Environ.* **326**: 49–53.
- MONNI S., BÜCKING H., KOTTKE I. 2002. Ultrastructural element localization by EDXS in *Empetrum nigrum*. *Micron* **33**: 339–351.
- MONNI S., SALEMAA M., WHITE C., TUUTTILA E., HUOPALAINEN M. 2000. Copper resistance of *Calluna vulgaris* originating from the pollution gradient of a Cu-Ni smelter, in southwest Finland. *Environ. Pollut.* **109**: 211–219.
- NEUMANN D., ZUR NIEDEN U., LICHTENBERGER O., LEOPOLD I. 1995. How does *Armeria maritima* tolerate high heavy metal concentration? *J. Plant Physiol.* **146**: 704–717.
- NGUYEN N. T., PRAVAT K., MOHAPATRA K., FUJITA K. 2003. Leaf necrosis is a visual symptom of the shift from growth stimulation to inhibition effect of Al. in *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant Sci.* **165**: 147–157.
- OBTOUCHEVA N. V., BYSTROVA E., IVANOV V. B., ANTIPOVA O. V., SEREGIN I. V. 1998. Root growth responses to lead in young maize seedlings. *Plant and Soil* **200**: 55–61.
- OSTROLUCKÁ M. G. 1989. Differentiation of male reproductive organs and oak fertility in urban environment. *Biologia, Bratislava* **44**(9): 793–799.
- OSTROLUCKÁ M. G., BOLVANSKÝ M., TOKÁR F. 1985. Vitality of Pine pollen (*Pinus sylvestris* L.) on sites with different ecological conditions. *Biologia, Bratislava* **50**(1): 47–51.
- OUZOUNIDOU G., ČIAMPOROVÁ M., MOUSTACAS M., KARATAGLIS S. 1995. Responses of maize (*Zea mays* L.) plants to copper stress – I. Growth, mineral content and ultrastructure of roots. *Environ. Exp. Bot.* **35**(2): 167–176.
- PAJĄK M. 2002. Płodność *Chondrilla juncea* L. w warunkach skażonego środowiska. W: Materiały z Sesji Naukowej „Hałda Poprzemysłowa – Obiekt Obserwacji Procesów Biologicznych”. Katowice, 11–12.06.2002. Uniwersytet Śląski w Katowicach, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Katedra Botaniki Systematycznej; Polskie Towarzystwo Botaniczne Oddział Śląsk. Abstrakt, s. 28.
- PANDEY N., SHARMA C. P. 2002. Effect of heavy metals Co^{2+} , Ni^{2+} , and Cd^{2+} , on growth and metabolism of cabbage. *Plant Sci.* **163**: 753–758.
- PATRA M., BHOWMIK N., BANDOPADHYAY B., SHARMA A. 2004. Comparison of mercury, lead and arsenic with respect to genotoxic effects on plant system and the development of genetic tolerance. *Environ. Exp. Bot.* **52**: 199–223.
- PERALTA J. R., GARDEA-TORRESDEY J. L., TIEMANN K. J., GOMEZ E., ARTEAGA S., RASCON E., PARSONS J. G. 2001. Uptake and effects of five heavy metals on seed germination and plant growth in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *B. Environ. Contam. Tox.* **66**: 727–734.
- PERALTA-VIDEA J. R., DE LA ROSA G., GONZALEZ J. H., GARDEA-TORRESDEY J. L. 2004. Effects of the growth

- stage on the heavy metal tolerance of alfalfa plants. *Adv. Environ. Res.* **8**: 679–685.
- PERALTA-VIDEA J. R., GARDEA-TORRESDEY J. L., GOMEZ E., TIEMANN K. J., PARSON J. G., CARRILLO G. 2002. Effect of mixed cadmium, copper, nickel and zinc at different pHs upon alfalfa growth and heavy metal uptake. *Environ. Pollut.* **119**: 291–310.
- PERRONNET K., SCHWARTZ CH., GÉRARD E., MOREL J.-L. 2000. Availability of cadmium and zinc accumulated in the leaves of *Thlaspi caerulescens* incorporated into soil. *Plant Soil* **227**: 257–263.
- PICH A., MANTEUFFEL R., HILLMER S., SCHOLZ G., SCHMIDT W. 2001. Fe homeostasis in plant cell: Does nicotianamine play multiple roles in the regulation of cytoplasmic Fe concentration? *Planta* **213**: 967–976.
- PIECHALAK A., TOMASZEWSKA B., BARALKIEWICZ D., MALECKA A. 2002. Accumulation and detoxification of ions in legumes. *Phytochemistry* **60**: 153–162.
- PINTO A. P., MOTA A. M., DE VERENNES A., PINTO F. C. 2004. Influence of organic matter on the uptake of cadmium, zinc, copper, and iron by sorghum plants. *Sci. Total Environ.* **326**: 239–247.
- PIOTROWSKA M., KABATA-PENDIAS A. 1997. Impact of soils amended with Zn and Pb smelter dust on Cd concentrations in potatoes. *J. Geochem. Explor.* **58**: 319–322.
- POSKUTA J. W., PARYS E., ROMANOWSKA E. 1987. The effects of lead on the gaseous exchange and photosynthetic carbon metabolism of pea seedlings. *Acta Soc. Bot. Pol.* **56**(1): 127–137.
- POSKUTA J. W., PARYS E., ROMANOWSKA E., GAJDZIS-GUJDAN H., WRÓBLEWSKA B. 1988. The effects of lead on photosynthesis, ^{14}C distribution among photoassimilates and transpiration of maize seedlings. *Acta Soc. Bot. Pol.* **57**(1): 149–155.
- PRASAD M. N. V. (ed.) 2004. Heavy metal stress in plants. From biomolecules to ecosystems. Springer-Verlag, Berlin–Heidelberg.
- PSARAS G. K., CONSTANTINIDIS T., COTSPOULOS B., MANETAS Y. 2000. Relative abundance of nickel in the leaf epidermis of eight hyperaccumulators: Evidence that the metal is excluded from both guard cells and trichomes. *Ann. Bot.* **86**: 73–78.
- QADIR S., QURESHI M. I., JAVED S., ABDIN M. Z. 2004. Genotypic variation in phytoremediation potential of *Brassica juncea* cultivars exposed to Cd stress. *Plant Sci.* **167**: 1171–1181.
- RAO M. K. K. (ed.) 2006. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. Springer, Netherlands.
- RAO M. K. K., SRESTY T. V. S. 2000. Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in response to Zn and Ni stress. *Plant Sci.* **157**: 113–128.
- ROSIK-DULEWSKA C. 1980. Rozwój i ocena jakościowa roślin uprawnych na składowisku popiołu elektrowni „Halemba”. *Arch. Ochr. Środ.* **80**(3–4): 51–64.
- ROUT G. R., DAS P. 2003. Effect of metal toxicity on plant growth and metabolism: I. Zinc. *Agronomie* **23**: 3–11.
- ROUT G. R., SAMANTARAY S., DAS P. 2000. Effect of chromium and nickel on germination and growth in tolerant and non-tolerant populations of *Echinochloa colona* (L.) Link. *Chemosphere* **40**: 855–859.
- SANITÀ DI TOPPI L., GABRIELLI R. 1999. Response to cadmium in higher plants. *Environ. Exp. Bot.* **41**: 105–130.
- SARKAR D., PANDEY S. K., SUD K. C., CHANEMOUGASOUNDHARAM A. 2004. In vitro characterization of manganese toxicity in relation to phosphorus nutrition in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Sci.* **167**: 977–986.
- SCHÜTZENDÜBEL A., POLLE A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by micorrhization. *J. Exp. Bot.* **53**: 1351–1365.
- SHARMA D. C., CHATTERJEE C. P., SCHARMA C. P. 1995. Chromium accumulation and its effects on wheat (*Triticum aestivum* L. cv. HD 2202) metabolism. *Plant Sci.* **111**: 145–151.
- SHU W. S., YE Z. S., ZHANG Z. Q., WONG M. H. 2002. Lead, zinc and copper accumulation and tolerance in populations of *Paspalum distichum* and *Cynodon dactylon*. *Environ. Pollut.* **120**: 445–453.
- SIEDLECKA A. 1995. Some aspects of interactions between heavy metals and plant mineral nutrients. *Acta Soc. Bot. Pol.* **64**(3): 265–272.
- SIUTA A., BOŻEK M., JĘDRZEJCZYK M., ROSTAŃSKI A., KUTA E. 2005. Is the blue zinc violet (*Viola guest-phalica* Nauenb.) a taxon of hybrid origin? Evidence from embryology. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **47**(1): 237–245.
- SIUTA A., LIBIK M., SZAREK-ŁUKASZEWSKA G., KONIECZNY R., KUTA E. 2006. Metal-tolerant genotype of *Viola tricolor* L. occurs on calamine spoil heap in Bolesław in the vicinity of Olkusz (S. Poland). W: Abstracts from the XXVII Conference on Embryology Plants–Animals–Humans. Zakopane, May 17–20, 2006, Poland, *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **48**, Suppl. 1: 31.
- SIWEK M. 2007. Procesy embriologiczne u *Armeria maritima* (Mill.) Willd. s.l. (Plumbaginaceae), *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek (Brassicaceae) i *Medicago lupulina* L. (Fabaceae) w warunkach siedlisk poprzemysłowych. Praca doktorska, Uniwersytet Jagielloński, Kraków.
- SIWEK M., IZMAIŁOW R., GUILBERT M. 2003. Seed germination and development of seedlings of *Medicago lupulina* L. (Fabaceae) in soil from the polluted sites. W: Abstracts from the International Conference – Biodiversity and ecotoxicology of the industrial areas in

- reference to their bio-reclamation. Katowice, June 5–6, 2003. Uniwersytet Śląski w Katowicach, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Katedra Botaniki Systematycznej; Polskie Towarzystwo Botaniczne Oddział Śląsk. Abstrakt, s. 81.
- SOUZA J. F., RAUSER W. E. 2003. Maize and radish sequester excess cadmium and zinc in different ways. *Plant Sci.* **165**: 1009–1022.
- STROIŃSKI A. 2002. Odporność roślin na stres wywołany przez metale ciężkie. *Biotechnologia* **3**: 124–134.
- SUSARLA S., MEDINA V. F., MCCUTCHEON S. C. 2002. Phytoremediation: An ecological solution to organic chemical contamination. *Ecol. Eng.* **18**: 647–658.
- TACK F. M., VERLOO M. G. 1996. Metal contents in stinging nettle (*Urtica dioica* L.) as affected by soil characteristics. *Sci. Total Environ.* **192**: 31–39.
- TRIPATHI B. N., GAUR J. P. 2004. Relationship between copper- and zinc-induced oxidative stress and proline accumulation in *Scenedesmus* sp. *Planta* **219**: 397–404.
- VAILLANT N., MONNET F., HITMI A., SALLONON H., COUDRET A. 2005. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress. *Chemosphere* **59**: 1005–1013.
- WIERZBICKA M. 1995a. How lead loses its toxicity to plants. *Acta Soc. Bot. Pol.* **64**(1): 81–90.
- WIERZBICKA M. 1995b. Oddziaływanie metali ciężkich na rośliny. *Kosmos* **44**: 693–651.
- WIERZBICKA M. 1998. Lead in the apoplast of *Allium cepa* L. root tips – ultrastructural studies. *Plant Sci.* **133**: 105–119.
- WIERZBICKA M., OBIDZIŃSKA J. 1998. The effect of lead on seed imbibition and germination in different plant species. *Plant Sci.* **137**: 155–171.
- WIERZBICKA M., POTOCKA A. 2002. Lead tolerance in plant growing on dry and moist soils. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **44**: 21–28.
- WINKEL-SHIRLEY B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* **5**: 218–223.
- WOŹNY A. 1997. Responses of plant cells to trace (heavy) elements of ecosystems. *Idee Ekol.* **10**: 35–57.
- WOŹNY A., KRZESŁOWSKA M. 1993. Plant cell responses to lead. *Acta Soc. Bot. Pol.* **62**(1–2): 101–105.
- XIONG Z.-T., PENG Y.-H. 2001. Response of pollen germination and tube growth to cadmium with special reference to low concentration exposure. *Ecotox. Environ. Safety* **48**: 51–55.
- YANG Z. Y., YUAN J. G., XIN G. R., CHANG H. T., WONG M. H. 1997. Germination, growth, and nodulation of *Sesbania rostrata* Grown in Pb/Zn Mine Tailings. *Environ. Manage.* **21**(4): 617–622.
- ZENK M. H. 1996. Heavy metal detoxification in higher plants – a review. *Gene* **179**: 21–30.
- ZHAO F. J., LOMBI E., BREEDON T., MCGRATH S. P. 2000. Zinc hyperaccumulation and cellular distribution in *Ara-bidopsis halleri*. *Plant Cell Environ.* **23**: 507–514.