

# Rośliny w skażonym metalami ciężkimi środowisku przemysłowym. Część II. Mechanizmy detoksyfikacji i strategie przystosowania roślin do wysokich stężeń metali ciężkich

Monika SIWEK

---

SIWEK M. 2008. **Plants in postindustrial site, contaminated with heavy metals. Part II. Mechanisms of detoxification and strategies of plant adaptation to heavy metals.** *Wiadomości Botaniczne* 52(3/4): 7–23.

On naturally enriched with heavy metals soil as well as on anthropogenic-made habitats such as mine dumps, tailings, spoil heaps, vicinity of smelters, extremely difficult conditions exist, affecting flora composition. On such sites metal tolerant populations have evolved. Specific adaptations for survival rely on two opposite strategies: metal avoidance and tolerance. Mechanisms of stress avoidance (true exclusion) are based on the limitation of metal's uptake (root level): by modifications in rhizosphere pH, increased release of metal chelators, mucilage or callose and mycorrhizal symbiosis. The strategy of metal tolerance consists in metal detoxification in symplast: (1) enhanced synthesis of phytochelatins, metallothioneins, organic acids, histidines that bound free toxic ions in cytosol, (2) vacuolar compartmentation (3) deposition of metals in cell walls, in senescent leaves, (4) activation of the antyoxidative system. The plant populations from metalliferous sites can uptake and accumulate metals in roots, with the restriction of transport to shoots (shoot excluders) or in shoots (accumulators). Hyperaccumulators are plants accumulating huge amount of metals in shoots. The most known hyperaccumulators are *Berkheya coddii*, *Thlaspi caerulescens* or *Cardaminopsis halleri* (*Arabidopsis halleri*).

KEY WORDS: detoxification mechanisms, heavy metals in environment, plant adaptation, tolerance

---

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

## WSTĘP

Naturalne tereny metalonośne a także obszary wtórnie wzbogacone w metale ciężkie w wyniku działalności człowieka (hałdy, zwałowiska, bezpośrednie sąsiedztwo hut, elektrowni itp.)

o ekstremalnych warunkach środowiskowych stanowią nową niszę ekologiczną, którą kolonizują rośliny, mimo że koszty wytworzenia tolerancji na metale są wysokie (Woźny 1997). Rośliny tych terenów wykształciły szereg mechanizmów adaptacyjnych, służących neutralizowaniu

szkodliwych wolnych jonów metali dostających się do komórek. W artykule zostały przedstawione wspomniane mechanizmy, a także typy strategii przystosowawczych, umożliwiających tym roślinom przetrwanie w trudnych warunkach.

### NATURALNE I ANTROPOGENICZNE ŹRÓDŁA METALI ŚLADOWYCH W GLEBIE

Roślinność zarówno z terenów metalonośnych naturalnych, jak i z tych o pochodzeniu antropogenicznym, charakteryzuje się małą różnorodnością w porównaniu do sąsiednich terenów niemetalonośnych. Wskazuje to na niską zdolność roślin do wykształcenia adaptacji i – w efekcie tolerancji. Obecność wysokich stężeń metali jest więc bezpośrednim czynnikiem ograniczającym kolonizację terenów bogatych w metale (Ernst 1999, Schwartz et al. 2001). Wu i Kruckenberg (1985), a także Wu i Lin (1990) tłumaczą niski stopień kolonizacji takich obszarów przez rośliny motylkowe z jednej strony niewystarczającą różnorodnością genetyczną i ograniczoną możliwością wyewoluowania cech tolerancji u roślin, a z drugiej strony koniecznością równoczesnego wytworzenia cech adaptacyjnych przez bakterie symbiotyczne.

Tereny metalonośne, ze względu na ich pochodzenie oraz czas kolonizacji przez rośliny, dzieli się na: (1) naturalne gleby metalonośne, na których występuje rdzenna flora metalofitów, (2) gleby metalonośne powstałe w wyniku działalności człowieka.

#### NATURALNE GLEBY METALONOŚNE NA ŚWIECIE

Na terenach, gdzie występują naturalne gleby metalonośne w toku ewolucji wykształciła się specyficzna flora przystosowana do wysokich stężeń metali, często zawierająca gatunki o statusie endemicznym. Wśród tych terenów można wyróżnić gleby serpentynowe (bogate w Ni, Cr, Mg) w Grecji, Nowej Kaledonii, Nowej Zelandii, we Włoszech, Kalifornii, płd. Afryce; gleby bogate w złoża Cu głównie na terenie centralnej i południowej Afryki (Kongo,

Zimbabwe, Zambia); gleby z wysoką zawartością Zn, Pb np. w centralnej Europie (Antonovics et al. 1971, Karataglis et al. 1982, Ernst 1999, Mesjasz-Przybyłowicz et al. 2004).

#### ANTROPOGENICZNE ŹRÓDŁA METALI W GLEBIE

##### Tereny przemysłowe

Liczne badania prowadzone są na terenie Europy, gdzie rewolucja przemysłowa w XIX wieku i w pierwszej połowie XX wieku doprowadziła do zanieczyszczenia środowiska oraz powstania antropogenicznych terenów metalonośnych – hałd i zwałowisk. Obszary takie występują w północnej Francji, Belgii, Holandii, Niemczech, Wielkiej Brytanii, w Alpach i Tatrach. Wykształciła się tam charakterystyczna flora metalofitów (obligatoryjnych lub fakultatywnych), której cechy przystosowawcze do trudnych warunków ekologicznych oraz wysokich zawartości metali w podłożu są utrwalone i ustabilizowane genetycznie. Rośliny te mają najczęściej status populacji i ekotypów tolerancyjnych.

Przykładem takich terenów w Polsce jest obszar „starej” hałdy w Bolesławiu, w okolicy Olkusza, powstałej w wyniku wydobywania złóż rud Zn-Pb. W wyniku procesów adaptacyjnych wykształciła się tam flora galmanowa. Rośliny występujące na tym terenie w odpowiedzi na długotrwałe deponowanie odpadów i naturalnej obecności minerałów pierwotnych i wtórnych zawierających cynk, ołów oraz srebro, a w wyniku przeróbki rud także innych toksycznych metali, wykształciły swoiste, utrwalone genetycznie cechy, które pozwalają populacjom prawidłowo funkcjonować i osiągać sukces reprodukcyjny (Wóycicki 1913, Dobrzańska 1955, Turner, Marshall 1971, Lefèbvre 1972, 1973, Lefèbvre et al. 1972, Baker 1978a, b, Lefèbvre, Andkakes 1978, Karataglis 1982a, Fabiszewski 1986, Lauranson et al. 1995, Wenzel, Jockwer 1999, Grodzińska et al. 2000, Brown 2001, Grodzińska, Szarek-Łukaszevska 2002, Wierzbicka, Rostański 2002).

### Tereny pod bezpośrednim oddziaływaniem przemysłu

Na terenie Polski występują złoża węgla kamiennego, brunatnego oraz złoża kruszców metali nieżelaznych (Górnośląski i Dolnośląski Okręg Przemysłowy). Ich intensywnej eksploatacji (głównie w XIX i XX w.) towarzyszyła i nadal towarzyszy produkcja znaczącej ilości odpadów poprzemysłowych deponowanych w formie zwalów nadpoziomowych: hałd, zwałowisk, wysypisk odpadów, osadników, które stały się widocznym elementem śląskiego krajobrazu oraz znaczącym źródłem zanieczyszczeń. Zarówno emisja zanieczyszczeń pyłowych do atmosfery (huty, kopalnie, elektrownie), jak i materiał deponowany na zwałowiskach, przyczyniły się do degradacji naturalnego środowiska przyrodniczego i tworzenia nowych antropogenicznych siedlisk. Badania na tych terenach dotyczą monitoringu zanieczyszczeń, analiz zmian i degradacji gleb, obserwacji zmian florystycznych rejonów wokół emitorów oraz spontanicznej sukcesji naturalnej na hałdach i zwałowiskach. Prowadzi się także próby rekultywacji tych obszarów poprzez szereg zabiegów mechanicznych poprawiających jakość gleby oraz nasadzenia roślin, w tym introdukcję gatunków odpornych na metale. W wyniku wydobywania i składowania odpadów i emisji zanieczyszczeń przez kopalnie i huty zmieniły się warunki hydrograficzne oraz właściwości fizyczne i chemiczne gleb. Zaobserwowano także zmiany w szacie roślinnej regionu będącej mozaiką roślinności synantropijnej, półnaturalnej i naturalnej. Wśród istotnych zmian we florze terenów skażonych wyróżnić można: ubożenie flory, apofityzację, zwiększenie udziału gatunków światłolubnych, mezofilnych oraz ekspansywnych. We florze dominują gatunki ruderalne, łąkowe i murawowe. Ze względu na formy życiowe dominują terofity i hemikryptofity. Tereny te są kolonizowane przez gatunki o niższych i średnich wymaganiach troficznych, o umiarkowanych wymaganiach względem pH gleby i zawartości azotu i o zwiększonej odporności na metale ciężkie w podłożu. Przykładami mogą być *Chamaenerion palustre*, *Betula*

*pendula*, *Populus tremula*, *Cardaminopsis arenosa*, *Silene vulgaris*, *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigejos*, *Agrostis capillaris* (*A. tenuis*) (Rosik-Dulewska 1980, Strzyszc 1980, Karczewska 1996, Rostański 1997, 2000, Ciepał 1999, Jędrzejczyk, Rostański 2001, Pasierbiński, Rostański 2001, Rostański, Kapa 2001, Tokarska-Guzik, Rostański 2001, Woźniak, Rostański 2001, Kasowska 2002, Sierka et al. 2002, Hernandez et al. 2003, Martley et al. 2004, Nadal et al. 2004).

### ENDEMIZM FLOR

Na terenach metalonośnych częstym zjawiskiem jest występowanie endemizmu. Wyróżnia się gatunki paleoendemiczne i neoendemiczne, w zależności od czasu pojawienia się gatunku na określonym, bogatym w metale terenie. Przykłady takich roślin to: *Viola calaminaria*, która występuje w Niemczech na glebach naturalnie bogatych w Zn i Pb i jest endemitem w rejonie Aachen/Liege; *Viola guestphalica*, która występuje tylko w Blankenrode i jest również endemicznym metalofitem. Na naturalnych glebach serpentynitowych o skrajnie trudnych warunkach bytowania roślin wykształciła się w toku ewolucji szacowanej na ok. 200–300 mln lat, flora odporna na wysokie stężenia metali (Ni, Cr, Mg, Co) oraz ubóstwo pierwiastków biogennych (N, P, K, Ca). Flora taka występuje np. na terenach Zimbabwe oraz w Południowej Afryce. Znanym jej przedstawicielem jest endemit – *Berkheya coddii*, roślina zdolna do hiperakumulacji Ni i skuteczna w fitoremediacji. Podobnie *Sebertia acuminata*, endemit, drzewo akumulujące Ni, występuje tylko w Nowej Kaledonii. *Quercus durata*, *Ceanothus jepsonii*, *Cupressus sargentii* mają swoje jedyne stanowiska na glebach serpentynitowych w Kalifornii, podczas gdy inne taksony (np. *Agrostis capillaris*) charakteryzują się szerokim spektrum tolerancji i występują zarówno na glebach metalonośnych (naturalnych, antropogenicznych) jak i niezanieczyszczonych.

Wśród endemitów związanych z terenami metalonośnymi można także wyróżnić gatunki

reliktowe, jak np. *Minuartia verna* subsp. *hercynica*, czy *Biscutella laevigata* związane z glebami metalonośnymi w Tatrach oraz na łańdziej w Bolesławiu (Gregory, Bradshaw 1964, Antonovics et al. 1971, Baker 1987, Godzik 1991, 1993, Ernst 1999, Grodzińska et al. 2000, Bothe et al. 2001, Nakonieczny et al. 2002, Mesjasz-Przybyłowicz et al. 2004).

### STRATEGIE PRZYSTOSOWANIA ROŚLIN DO WYSOKICH STĘŻEŃ METALI W PODŁOŻU – POZIOM KOMÓRKOWY

Szereg gatunków i populacji wykształciło mechanizmy adaptacyjne, które pozwalają im na utrzymanie prawidłowego funkcjonowania komórki i wytworzenie genotypów odpornych. Rośliny te wykształciły dwie przeciwstawne strategie odporności. Jedna polega na unikaniu pobierania metalu (ang. *stress avoidance*), druga opiera się na pobieraniu metali i neutralizowaniu ich w komórkach, poprzez wytworzenie specyficznych cech fizjologicznych (ang. *tolerance*) (Baker 1987, Wójcik, Tukendorf 1995, Hall 2002).

#### UNIKANIE CZYNNIKA STRESU

Strategia ta polega na wykształceniu mechanizmów zewnątrzkomórkowych zabezpieczających przed dostaniem się metali do cytoplazmy. Polegają one na ograniczaniu pobierania metali przez korzenie, ich gromadzeniu w apoplacie, modyfikowaniu struktury ściany komórkowej gromadzącej toksyczne jony oraz modyfikowaniu czynności błony komórkowej. Ważną rolę w strategii ograniczania pobierania metali stanowi ryzosfera. W warunkach nadmiaru metali w glebie korzenie roślin mają zdolność wydzielania określonych związków (śluz, kałoz, histydyna, kwasy organiczne), które wiążą metale i unieczynniają je, co chroni komórki korzenia od nadmiernego pobierania toksycznych substancji. Zmniejszenie dostępności jonów metali odbywa się także poprzez wytwarzanie wokół korzeni strefy utleniającej. Wówczas zredukowane formy metali utleniają się i stają się trudniej rozpuszczalne i mniej dostępne. Innym

способem na zmniejszenie toksyczności metali jest zdolność korzeni do modyfikacji kwasowości ryzosfery. Wzrost pH powoduje spadek dostępności metali. Utrzymywanie alkalicznego środowiska stwierdzono w ryzosferze w populacjach tolerancyjnych *Hordeum vulgare*, *Pisum sativum*, *Secale cereale* (Hodson, Evans 1995, Briat, Lebrun 1999, Sanità di Toppi, Gabrielli 1999 i lit. tam cyt., López-Bucio et al. 2000, Hall 2002, Cabala et al. 2004, Kabata-Pendias 2004, Benavides et al. 2005). Endoderma korzenia reguluje aktywny transport związków mineralnych do walca osiowego. Jest barierą zabezpieczającą przed dostaniem się nadmiernych ilości metali (Zn, Cu, Pb) z apoplastu do tkanki przewodzącej i w rezultacie do pędów. Barierę tę stwierdzono np. u *Allium cepa*, *Dianthus carthusianorum*, *Avicennia marina* i *Armeria maritima*. Obecność metali w wakuolach komórek endodermy oraz w pasmach Caspary'ego powodowała ograniczenie ich transportu do części nadziemnych (Wierzbicka 1995, Briat, Lebrun 1999, MacFarlane, Burchett 2000, Heumann 2002, Baranowska-Morek, Wierzbicka 2004, Benavides et al. 2005, Abratowska 2006). Metale obecne w korzeniach przemieszczają się w apoplacie oraz deponowane są w ścianie komórkowej. Fizyczne i chemiczne zmiany zachodzące w ścianie komórkowej mogą odgrywać ważną rolę w wykluczeniu metali z symplastu. Wiązanie w obrębie ściany komórkowej opisano dla Mn, Zn, Ni, Cu, Pb, Cr, Cd z resztami histydylowymi, pektynianami i hemicelulozami ściany u *Agrostis capillaris*, *Allium cepa*, *Dianthus carthusianorum*, *Phaseolus vulgaris* (Turner, Marshal 1971, Woźny 1997 i lit. tam cyt., Wierzbicka 1998, 1999, Antosiewicz, Wierzbicka 1999, Sanità di Toppi, Gabrielli 1999 i lit. tam cyt., Baranowska-Morek 2003). W tolerancyjnych populacjach ściany komórkowe w korzeniach są miejscem gromadzenia metali i uczestniczą w mechanizmie tolerancji na stres jonowy. W populacji *Agrostis capillaris*, tolerancyjnej na Zn, metal ten akumulował się w większym stopniu w ścianach komórkowych korzeni niż w przypadku roślin populacji *Agrostis capillaris* wrażliwej, nietolerancyjnej na Zn. Podobną,

zwiększoną akumulację cynku w korzeniach roślin tolerancyjnych w porównaniu z wrażliwymi stwierdzono u *Silene vulgaris* subsp. *humilis* (Turner, Marshal 1971, 1972, Hall 2002 i lit. tam cyt.). W strategii unikania istotną rolę może także odgrywać błona komórkowa, która poprzez zmiany struktury (głównie w składzie lipidowym i płynności frakcji lipidowej) redukuje transport pasywny. Może także zmniejszać pobieranie jonów, np. przez hamowanie aktywności błonowej ATPazy i innych transporterów białkowych bogatych w reszty SH, zmniejszenie pojemności jonowymiennej zwłaszcza w odniesieniu do kationów czy syntezę kalozy (Woźny, Krzesłowska 1993, Woźny 1997, Benavides et al. 2005).

Mikoryza arbuskularna (AM) może także być istotnym elementem pozakomórkowej strategii unikania metali przez rośliny, pozytywnie wpływając na wzrost, produktywność, sukcesję i konkurencyjność roślin. AM podtrzymuje też różnorodność gatunkową zbiorowisk. Grzybnia i arbuskule mogą stanowić apoplastyczny kompartment, gromadzący i unieczyniający metale obecne w toksycznych ilościach w rykosferze. Grzyby mikoryzowe mają poprzez to zdolność ograniczania transferu metali do pędów gospodarza. Nieliczne prace donoszą o wzroście zawartości metali ciężkich w roślinach pod wpływem AM (np. Schutzendubel, Polle 2002). Rośliny mikoryzowe są bardziej odporne na niedobory związków odżywczych, nieprawidłowe stosunki wodne, ataki patogenów oraz obecność metali ciężkich i ksenobiotyków w podłożu (Turnau 1993, Harrison 1997, Bothe et al. 2001, Turnau et al. 2002, Błaszowski 2004). W warunkach stresu jonowego badane były mikoryzy tworzone przez: *Trifolium pratense* i *T. repens* z *Glomus mosseae*, *Glycine max* z *Glomus macrocarpum*, *Zea mays* z *Glomus intraradices*, a także *Plantago lanceolata* z *Glomus* sp. (Chen et al. 2003, Vivas et al. 2003, Andrade et al. 2004, Jurkiewicz et al. 2004, Orłowska et al. 2005). Obecność mikoryz zależy od etapu kolonizacji terenu przemysłowego, bogatego w metale ciężkie. Nie obserwuje się jej w początkowych

stadiach sukcesji, kiedy kolonizują teren rośliny pionierskie, niemikoryzowe (*Gypsophila fastigiata*, *Reseda lutea*). Dopiero w późniejszych etapach sukcesji pojawia się wiele roślin zielnych tworzących mikoryzę (*Viola calaminaria*, *Agrostis capillaris*, *Armeria maritima*) (Ernst 1999, Kasowska 2002). Nie wszystkie jednak rośliny występujące na starych hałdach wykazują obecność mikoryz. Ważne dla tych siedlisk gatunki mikoryzowe, to np. *Cardaminopsis arenosa*, *Biscutella laevigata*, *Thlaspi calaminare*, *Cardaminopsis halleri*, *Minuartia verna* (Pawłowska et al. 1996, Hildebrandt et al. 1999).

#### WYKSZTAŁCENIE MECHANIZMÓW TOLERANCJI NA NADMIAR METALI W CYTOPLAZMIE

Mechanizmy tolerancji polegają na skutecznym neutralizowaniu jonów metali dostających się w ilościach toksycznych, ponadprogowych, do cytoplazmy. Zapewniają tym samym ochronę procesów metabolicznych oraz błon biologicznych przed uszkodzeniami. Mechanizmy te polegają na: (1) syntetyzowaniu szeregu związków w odpowiedzi na pojawienie się metali w komórce (metalotioneiny, fitochełaty, białka opiekuńcze, kwasy organiczne i nieorganiczne, fityniany, aminokwasy i ich pochodne) i ich wiązaniu z metalami, co umożliwia prawidłowy przebieg procesów metabolicznych, (2) kompartmentacji i deponowaniu kompleksów białko-metal w docelowych miejscach nieaktywnych metabolicznie, głównie w wakuolach, gdzie są sekwestrowane lub wtórnie wydalone z symplasty do apoplastu, (3) aktywacji systemu antyoksydacyjnego, wiążącego wolne rodniki i reaktywne formy tlenu (de Knecht et al. 1994, 1995, Zenk 1996, Leopold et al. 1999, Cobbett 2000, López-Bucio et al. 2000, Clemens 2001, Mejère, Bülow 2001, Neumann, zur Nieden 2001, Hall 2002, Piechalak et al. 2002, Winkel-Shirley 2002 i lit. tam cyt., Souza, Rauser 2003, Roosen et al. 2004, Sinha et al. 2005). Napływ jonów do cytoplazmy, ich wiązanie i transport do wakuoli jest istotnym etapem detoksyfikacji metali

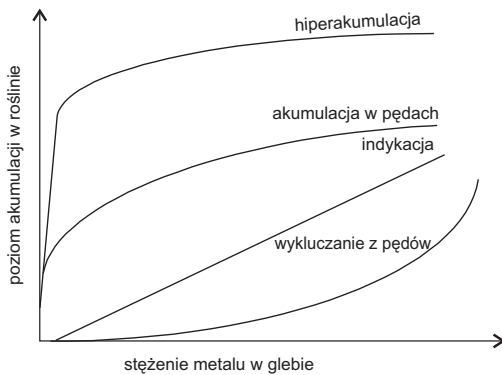
znajdujących się na terenie symplastu i wykształcenia tolerancji; kompartmentacja jonów w wakuolach dotyczy metali balastowych oraz ponadprogowych ilości związków odżywczych. W mechanizm deponowania metali w wakuolach zaangażowane są specyficzne transportery błonowe zlokalizowane w tonoplaście: ABC-transportery, CDF,  $Cd^{2+}/H^{+}$  antyport zależny od pH; liczniejsze i aktywniejsze w populacjach tolerancyjnych. W populacjach tolerancyjnych na metale nastąpił wzrost aktywności i liczby transporterów w tonoplaście, co zwiększa skuteczność sekwestrowania i detoksyfikowania jonów metali w wakuolach, w miejscach gromadzenia jonów i ich unieczynniania w formie związanej ze związkami nieorganicznymi i organicznymi, np. ze szczawianami czy związkami fenolowymi (Ernst et al. 1992, Neuman et al. 1995, Ernst 1999, Clemens 2001, Hall 2002, Mazen 2004, Eapen, D'Souza 2005). Wydzielanie nadmiaru jonów z cytoplazmy poprzez wtórny transport do ścian komórkowych jest kolejnym mechanizmem tolerancji. W korzeniach *Zea mays* Pb był transportowany wtórnie do ściany komórkowej z cytoplazmy w pęcherzykach diktiosomalnych wraz z materiałem do budowy ściany komórkowej i w ten sposób usuwany poza obręb protoplastu. Podobny mechanizm zaobserwowano w komórkach korzeni *Allium cepa*, gdzie Pb był wydalany z protoplastu do ściany komórkowej poprzez palczaste uwypuklenia błony komórkowej, plazmatubule (Wierzbicka 1995 i lit. tam cyt., 1998). Sekwestrowanie nadmiaru metali w pędach może zachodzić podobnie jak w korzeniach, w apoplaście i w ścianie komórkowej a także w wakuolach mezofilu i epidermy liści, we włoskach, gruczołach wydzielniczych czy w postaci kryształów soli na powierzchni komórek gruczołowych spodniej strony liści. Tak sekwestrowane w pędach metale (Pb, Cd, Cu, Mn, Fe, Zn i Ni) obserwowano m.in. u *Armeria maritima*, *Avicennia marina*, *Alyssum euboicum*, *A. heldreichii*, *A. lesbiacum*, *A. smolianum*, *Bornmuellera baldacii*, *B. tymphaea*, *Leptoplax emarginata*, *Thlaspi pindicum*, *Cardaminopsis halleri*, *Nicotiana tabacum*, *Brassica*

*juncea*, *Helianthus annuus*, *Nymphaea 'Aurora'* (Neuman et al. 1995, Küpper et al. 2000 i lit. tam cyt., MacFarlane, Burchett 2000, Psaras et al. 2000, Zhao et al. 2000, Lavid et al. 2001, Heuman 2002, Słysz, Wierzbicka 2005 za Abrotowską 2006). W populacjach tolerancyjnych obserwuje się także transport i akumulację metali do starszych liści. Taki model wydzielania metali (As, Cu, Co, Cr, Ni, Zn, Pb, Cd) z aktywnych metabolicznie młodych tkanek zaobserwowano u *Silene armeria*, *Holcus lanatus*, *Biscutella laevigata*, *Armeria maritima* (Dinelli i Lombini 1996, Ernst 1999, Bleeker et al. 2002, Pielichowska, Wierzbicka 2004, Szarek-Łukaszewska et al. 2004).

W organizmach żywych występują mechanizmy obronne przeciw toksycznym formom tlenu, zapobiegające utlenianiu składników błon i organelli komórkowych. Jest to system antyoksydacyjny, w skład którego wchodzi enzymy antyoksydacyjne oraz drobnocząsteczkowe antyoksydanty. Wiążą one nadmiar reaktywnych form tlenu (ROS, ang. *reactive oxygen species*) i wolnych rodników (FR, ang. *free radicals*), generowanych zwiększoną ilością metali śladowych w komórce. W przypadku dużej dawki metali aktywność enzymów antyoksydacyjnych może być zahamowana. Aktywność systemu antyoksydacyjnego w odpowiedzi na toksyczne metale (Cr, Cu, Zn, Ni, Cd) stwierdzono m.in. u *Pistia stratiotes*, *Arabidopsis thaliana*, *Brassica juncea*, *Cajanus cajan* (Rao, Sresty 2000, Mittler 2002, Drażkiewicz et al. 2003, Krzesłowska 2004, Patra et al. 2004 i lit. tam cyt., Qadir et al. 2004, Sinha et al. 2005). Wykształcenie mechanizmów tolerancji wiąże się bezpośrednio z uruchamianiem wewnątrzkomórkowych mechanizmów detoksyfikacji. Koszt wytworzenia takiej odporności jest duży, przejawia się słabszym tempem wzrostu i niższą produkcją biomasy u roślin tolerancyjnych. W wyniku przekroczenia określonego stężenia lub czasu ekspozycji, mechanizmy obronne mogą zostać zahamowane i wówczas dochodzi do anormalności struktur komórkowych a nawet do śmierci komórki (Woźny, Krzesłowska 1993, Wójcik, Tukendorf 1995, Woźny 1997).

## STRATEGIE PRZYSTOSOWANIA ROŚLIN DO WYSOKICH STĘŻEŃ METALI W PODŁOŻU – POZIOM POPULACYJNY

Populacje roślin występujących na glebach bogatych w metale wykształciły dwie przeciwstawne strategie przystosowawcze do wzrostu i sukcesu reprodukcyjnego na tych terenach: (1) unikanie czynnika stresowego (unikanie pobierania metali – ang. *true exclusion*), (2) akumulacja metalu/metali w poszczególnych organach (Wójcik, Tukendorf 1995, Kamal et al. 2004). Rycina 1 przedstawia strategie akumu-



Ryc. 1. Strategie przystosowania roślin do życia na glebach bogatych w metale (wg Prasad 2004, zmienione).

Fig. 1. Plant with different metal uptake characteristics (after Prasad 2004, changed).

lacji metali u roślin z terenów metalonośnych. Rośliny, które gromadzą metale w korzeniach i ograniczają ich transport do części nadziemnych wykazują strategię wykluczania metali z pędów (ang. *shoot excluders*). Akumulacja metali w pędach polega na gromadzeniu wysokich stężeń metali w częściach nadziemnych (ang. *accumulators*). Wśród roślin, które wykształciły tę strategię wyróżnia się hiperakumulatory gromadzące bardzo wysokie ilości metali w pędach (Gérard et al. 2000). Wśród roślin gromadzących metale w organach wyróżnia się także rośliny wskaźnikowe (indykatory), pobierające i gromadzące metale proporcjonalnie do ich zawartości w glebie.

## STRATEGIA WYKLUCZANIA (ANG. *TRUE EXCLUSION*)

Strategia ta polega na ograniczeniu pobierania metali z gleby. Opiera się na: (1) modyfikacji pH w ryzosferze, (2) wydzielaniu kwasów organicznych przez korzenie, wiążących i obniżających dostępność metali, (3) produkcji i wydzielaniu śluzów w szczytowych partiach korzeni, stanowiących barierę mechaniczną, (4) mikoryzie, w której komponent grzybowy wiąże i detoksyfikuje metale. Natomiast po przekroczeniu określonej dawki progowej, mechanizm ten zostaje zaburzony i metale są pobierane do organów roślinnych (Wójcik, Tukendorf 1995, Sanità di Toppi, Gabbriellini 1999).

## STRATEGIE AKUMULACJI

### Wykluczanie z pędów

Strategia ta (ang. *shoot exclusion*) polega na pobieraniu i akumulowaniu metali w korzeniach oraz na utrzymaniu stałej, niskiej zawartości metali w pędach, aż do pewnej krytycznej dawki metali w glebie. Strategię tę stwierdzono w odpornych na metale (Zn, Ni, Cd, Pb, Tl) populacjach *Silene maritima*, *S. cucubalus*, *S. vulgaris*, *Hordeum murinum*, *Achillea nobilis*, *Erysimum crepidifolium*, *Solanum tuberosum*, *Brassica oleracea*, *Armeria maritima*, *Plantago lanceolata*, *Thlaspi praecox*, *Medicago lupulina* (Baker 1978a, b, Karataglis, Alexiades 1982, Weatherford et al. 1997, Wenzel, Jockwer 1999, Szarek-Lukaszewska et al. 2004, Wierzbička et al. 2004, Vogel-Mikuš et al. 2005).

### Gromadzenie w pędach

Rośliny o takiej strategii gromadzą metale w pędach w ilościach wyższych niż zawartość w korzeniach. Wykształciły one szereg mechanizmów detoksyfikacyjnych pozwalających na pobieranie dużych ilości metali i równocześnie na utrzymanie niskiej ich zawartości w cytoplazmie, w obszarach aktywnych metabolicznie. Taką strategię przystosowania do wysokich zawartości metali w podłożu (Cu, Co, Zn, Fe, Tl, Pb, Mn) wykształciły rośliny uprawne,

jak np. marchew, brukiew, buraki pastewne i cukrowe, oraz *Silene armeria*, *Dianthus carthusianorum*, *Biscutella laevigata* (Rosik-Dulewska 1980, Dinelli, Lombi 1996, Wierzbicka et al. 2004).

### Hiperakumulatory

Rośliny gromadzące metale w pędach w ilościach ponadprogowych określane są mianem hiperakumulatorów. Stężenia progowe metali w liściach, po przekroczeniu których roślina uważana jest za hiperakumulatora są różne dla poszczególnych metali. Dla Hg stężenie progowe wynosi 0,01 mg/g suchej masy, dla Cd wynosi 0,1 mg/g suchej masy, dla Pb, Co, Cu, As, Se i Ni wynosi 1 mg/g suchej masy, natomiast dla Mn i Zn 10 mg/g suchej masy. Inną klasyfikacją hiperakumulacji jest stosunek zawartości metali w pędach do zawartości w korzeniach większy od 1, oraz stosunek zawartości metalu w pędach do zawartości w glebie także większy od 1. Znanych jest blisko 400 gatunków hiperakumulatorów, z czego 75%

Tabela 1. Przykłady roślin hiperakumulujących jony metali w częściach nadziemnych (wg Brooks et al. 1998, Wenzel, Jockwer 1999, Alkorta et al. 2004, Prasad 2004, Roosen et al. 2004, Ernst 2005).

Table 1. Examples of plants – hyperaccumulators of heavy metals in shoots (after Brooks et al. 1998, Wenzel, Jockwer 1999, Alkorta et al. 2004, Prasad 2004, Roosen et al. 2004, Ernst 2005).

Gatunek Species	Metal	Maksymalne stężenie mg/kg suchej masy
<i>Alyssum bertolonii</i>	Ni	13 400
<i>Berkheya coddii</i>	Ni	17 000
<i>Thlaspi goesingense</i>	Ni	12 400
<i>Cardaminopsis halleri</i>	Zn	29 230
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Zn	39 600
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Cd	7 400
<i>Thlaspi rotundifolium</i>	Pb	8 200
<i>Biscutella laevigata</i>	Pb	1 090
<i>Minuartia verna</i>	Pb	2 180
<i>Pteris vittata</i>	As	22 000
<i>Haumaniastrum robertii</i>	Co	10 200
<i>Ipomoea alpina</i>	Cu	12 300
<i>Macadamia neurophylla</i>	Mn	55 000
<i>Iberis intermedia</i>	Tl	3 070

stanowią gatunki akumulujące nikiel. Do hiperakumulatorów należą m.in. przedstawiciele rodzaju *Thlaspi*: *T. caerulescens*, *T. pindicum*, *T. praecox*, rodzaju *Alyssum*: *A. murale*, *A. lesbiacum*, a także *Cardaminopsis halleri*, *Brassica juncea*, *Viola calaminaria*, *Astragalus racemosus*, *Sebertia acuminata*, *Berkheya coddii*, *B. zeyheri* subsp. *rehmannii*, *Silene cobalticola*, *Haumaniastrum katangense*, *Ascolepis metal-lorum*, *Pteris vitata* (Baker et al. 1997, Wenzel, Jockwer 1999, Küpper et al. 2000, Assunção et al. 2003, Małkowski, Kurtyka 2003, McGrath, Zhao 2003, Fayiga et al. 2004, Poynton et al. 2004, Prasad 2004, Roosen et al. 2004, Eapen, D'Souza 2005). Przykłady roślin hiperakumulujących metale i ich zawartości w pędach przedstawia Tabela 1.

W populacjach roślin hiperakumulujących metale mechanizmy związane z absorpcją jonów z gleby, transportem z korzeni do części nadziemnych, w końcu z detoksyfikacją i kompartmentacją w pędach są bardziej efektywne niż te same procesy w populacjach nie będących hiperakumulatorami. Populacje *T. caerulescens* hiperakumulujące Zn i Cd wydzielają do ryzosfery związki obniżające pH środowiska oraz związki zwiększające biodostępność jonów i wzrost ich pobierania przez korzenie. W populacjach *T. caerulescens* i *C. halleri* stwierdzono większą liczbę transporterów (ZNT1, ZIP1-4, IRT1, LCT1, z rodziny AtNramp) na jednostkę powierzchni błony komórkowej korzeni oraz pędów. Zwiększona liczba transporterów związana była z wyższą ekspresją genów kodujących powyższe nośniki jonów, co powodowało zwiększone tempo pobierania jonów Zn, Cd, Fe i innych metali oraz ich transportu do pędów i ich sekwestracji w wakuolach. W populacjach *Thlaspi goesingense*, *Alyssum lesbiacum*, *A. bertolonii* i *A. murale* hiperakumulujących Ni, pobrane jony Ni transportowane były do pędów w naczyniach ksylemu w formie związanej z histydyną, szybciej i bardziej efektywnie niż w populacjach nie będących hiperakumulatorami. U *T. caerulescens* hiperakumulującego Zn, metal ten był wiązany i transportowany z kwasami organicznymi, fitynianami oraz



innymi niskocząsteczkowymi związkami. Cd u tego gatunku detoksyfikowany był za pomocą PCs i metalotionein (Clemens 2001, Clemens et al. 2002). W populacjach hiperakumulatorów stwierdzono także kilkakrotnie szybsze tempo przemieszczania się jonów z korzeni do liści. Skuteczniejsze są także w populacjach hiperakumulatorów mechanizmy kompartmentacji i sekwestracji jonów w miejscach ich depozycji: w wakuolach mezofilu liści (*Thlaspi caerulescens*), epidermie liści (*Cardaminopsis halleri*, *Berkheya coddii*), komórkach wydzielniczych epidermy, różnego rodzaju włoskach, np. wydzielniczych i wydzielania jonów w postaci kryształów na zewnątrz epidermy liści (*Cardaminopsis halleri*, *Alyssum lesbiacum*, *Bornmuellera baldacii*), sekwestrowanie w starszych liściach (*Biscutella laevigata*) (Küpper et al. 2000, Psaras et al. 2000, Zhao et al. 2000, Assunção et al. 2003, Ozturk et al. 2003, Robinson et al. 2003, Pieliowska, Wierzbicka 2004). Cechą hiperakumulatorów jest niska produkcja biomasy, co tłumaczy się zużyciem dużej ilości energii na procesy związane z sekwestracją i detoksyfikacją wysokich stężeń metali śladowych w pędach. Hiperakumulacja powstała na drodze ewolucji, prawdopodobnie poprzez presję selekcyjną i wykształcenie mechanizmów adaptacji, oferując hiperakumulatorom nowe nisze ekologiczne. Zespół cech pozwalających na hiperakumulowanie jonów wyewoluował prawdopodobnie niezależnie u szeregu rodzajów. Wysokie stężenia toksycznych jonów w pędach hiperakumulatorów stanowią także mechanizm obronny, ograniczający szkody wywołane przez fitofagi, dla których metale w tkankach roślin są toksyczne. Wyjątek stanowi *Berkheya coddii*, znana z koewolucji z chrząszczem *Chrysolina pardalina*, który wykształcił przystosowania do wysokich zawartości niklu i żywi się jedynie liśćmi tej rośliny (Nakonieczny et al. 2002, McGrath, Zhao 2003). Hiperakumulatory obecne są na terenach naturalnych, zasobnych w metale oraz na stanowiskach przemysłowych, skolonizowanych przez rośliny przystosowane do wysokich stężeń metali w podłożu. Występują na glebach serpentynitowych z wysoką zawartością

Ni, Co, Cr, galmanowych bogatych w Zn i Pb, a także na glebach bogatych w miedź, w Nowej Kaledonii, Australii, Europie (Niemcy, Wielka Brytania, Włochy, Grecja), w południowo-wschodniej Azji, Zimbabwie, Zambii, Kongo, południowej Afryce, Kalifornii, Brazylii czy Kanadzie (Baker et al. 1997, Psaras et al. 2000). Potencjalne zdolności hiperakumulowania metali można indukować doświadczalnie, w warunkach laboratoryjnych np. *Biscutella laevigata* ma potencjalne możliwości hiperakumulowania metali w nadziemnych organach. Także *Berkheya coddii* wykazała możliwość hiperakumulowania innych oprócz niklu metali w pędach (Mesjasz-Przybyłowicz et al. 2004, Pieliowska, Wierzbicka 2004). Hiperakumulatory stanowią grupę roślin wykorzystywaną do fitoremediacji a także do pozyskiwania metali z naturalnych terenów metalonośnych w technologii „biogórnictwa” (ang. *phytomining*). Biogórnictwo jest stosunkowo młodą dziedziną górnictwa na terenach, gdzie tradycyjne metody nie są opłacalne ze względu na obecność powierzchniowych, niezbyt zasobnych złóż metali; pozyskuje się w ten sposób Ni, Cr, Mg z gleb serpentynitowych, np. Ni (Kalifornia) przez uprawę *Streptoanthus polygaloides* czy *Alyssum bertolonii* (Raskin et al. 1997, Brooks et al. 1998, Wong 2003).

#### Biowskaźniki

Rośliny te pobierają i akumulują metale w pędach, proporcjonalnie do ich zawartości w glebie. Rośliny wskaźnikowe, bioindykatory, są to rośliny charakterystyczne, rosnące na określonym obszarze, z wysoką zawartością poszczególnych metali. Typ skażenia gleby można więc rozpoznać po obecności indyktorów na danym terenie, np. indykatorami gleb z naturalną, wysoką zawartością Cu są m.in. *Vellozia equisetoides* (Rodezja), *Elsholtzia haichowensis* (Chiny) i *Acrocephalus robertii* (Katanga), indykatorem Zn i Pb w Pirenejach jest *Armeria mulleri*, rośliną wskaźnikową złóż rud Co jest *Crotolaria cobalticola*, a Zn – *Cardaminopsis halleri*, *Betula pubescens* jest natomiast bioindykatorem środowiska zanieczyszczonego przez Cu oraz Ni. Indykatorem

wód zanieczyszczonych metalami ciężkimi jest *Eihchornia crassipes*, a biowskaźnikami gleb skażonych Zn i Pb są *Cardaminopsis arenosa*, *Silene vulgaris* i *Plantago lanceolata* (Antonovics et al. 1971, Lefèbvre 1972 i lit. tam cyt., Rosac et al. 1981 za Das et al. 1997, Mengel, Kirkby 1983, Fabiszewski 1986, Kozlov et al. 1995, Wierzbicka, Rostański 2002).

#### ADAPTACJE I WYKSZTAŁCENIE TOLERANCJI

##### Metalofity i ich klasyfikacja

Metalofity są to rośliny zdolne do wzrostu i reprodukcji na glebach bogatych w metale. Sukces kolonizacji tych terenów osiągnęły dzięki wykształceniu adaptacji na drodze silnej presji selekcji naturalnej w toku ewolucji (Ernst et al. 1992, Clemens 2001).

Według Antonovics'a (1971) populacje metalofitów obecne są tylko na glebach metalonośnych. Autor podaje następującą klasyfikację metalofitów (za Lambinon, Auquier 1964): I. Metalofity (ang. *metallophytes*) – taksony obecne wyłącznie na stanowiskach metalonośnych. Wśród nich wyróżnia się dwie grupy gatunków: (1) metalofity całkowite (ang. *absolute metallophytes*), taksony ściśle związane tylko z glebami metalonośnymi, np. *Viola calaminaria*, *Minuartia verna* subsp. *hercynica*, (2) metalofity lokalne (ang. *local metallophytes*), taksony obecne na danym, metalonośnym stanowisku oraz na obszarze niezanieczyszczonym, ale odległym geograficznie, np. *Armeria maritima*. II. Pseudometalofity (ang. *pseudometallophytes*) – taksony występujące zarówno na glebie metalonośnej jak również na glebie niezanieczyszczonej w tym samym regionie. Wśród pseudometalofitów autor wyróżnia trzy grupy gatunków: (1) taksony występujące licznie na terenie metalonośnym, lepiej rosnące niż na terenach niezanieczyszczonych, np. *Agrostis capillaris* i *Thymus pulegioides*, (2) taksony licznie obecne na stanowiskach metalonośnych, nie wykazujące żadnych różnic pomiędzy populacjami metalonośnymi i naturalnymi, np. *Genista tinctoria* i *Linum catharticum*, (3) zwykle rośliny ruderalne lub chwasty pojawiające się sporadycznie na stanowiskach

metalonośnych, wykazujące redukcję wzrostu i symptomy toksyczności wynikające z obecności metali w glebie.

##### Tolerancja

Wykształcenie tolerancji daje możliwość przeżycia osobnikom i kolejnej generacji roślin na stanowiskach bogatych w metale. Tolerancja objawia się różną odpowiedzią osobników na zwiększający się stres jonowy. Ekotypy tolerancyjne są mniej narażone na zwiększające się, toksyczne stężenie jonów w podłożu niż ekotypy nietolerancyjne, natomiast cechą ekotypów wrażliwych jest zahamowanie tempa wzrostu korzeni w obecności badanego metalu (Baker 1987, Macnair 1993). Jednym ze sposobów badania zakresu tolerancji pomiędzy roślinami z terenów skażonych, metalonośnych, a roślinami wrażliwymi na toksyczne jony jest oznaczanie indeksu tolerancji (IT). Oparty jest on na pomiarze tempa wzrostu i długości korzeni siewek rosnących w obecności metali, pochodzących z nasion roślin z populacji naturalnej oraz rosnącej na podłożu bogatym w metale. Stopień tolerancji ustala się także, badając tempo wzrostu całej rośliny i porównując wzrost korzeni do tempa wzrostu pędów w obecności metali w podłożu (Turner, Marshal 1972, Nicolls, McNeilly 1979, Karataglis 1980b, 1982b, Ernst et al. 1992).

Wyróżnia się trzy modele mechanizmu kontrolującego genetyczną tolerancję na metal/metale: (1) model jednego, głównego genu z możliwym udziałem innych genów o mniejszej sile, modyfikujących ekspresję genu głównego, (2) model wielogenowy, w którym wyróżnia się niewielką liczbę genów, z których każdy ma relatywnie duży wpływ na zmienność cech tolerancji, (3) model poligeniczny, gdzie tolerancja na metale jest związana z mniejszą lub większą liczbą genów; wpływ każdego z nich jest stosunkowo niewielki w odniesieniu do określonego elementu zmienności. W populacji *Silene vulgaris* oraz *Biscutella laevigata* tolerancyjnych na Pb, tolerancja opiera się na istnieniu dominującego genu, kontrolowanego przez małą grupę genów (Antosiewicz 1992, 1995, Macnair 1993, Woźny 1995 za Baranowską-Morek 2003).

Stopień tolerancji zależy od właściwości gleb; tolerancja populacji na dany metal jest tym wyższa, im wyższa jest jego zawartość w glebie. Według Karataglis i Panagiopoulou-Karataglis (1976) tolerancja na dany metal jest specyficzna, czyli nie oznacza wykształcenia tolerancji na inny metal, nieobecny w glebie, chociaż taką tolerancję można łatwiej indukować laboratoryjnie z populacji tolerancyjnej na obecność jakiegoś metalu w podłożu niż z populacji nietolerancyjnej. Populacje *Agrostis capillaris* i *Festuca rubra* tolerancyjne na Zn-Pb, wykształciły w warunkach laboratoryjnych także tolerancję w kierunku obecności jonów Cu w podłożu. Wykształcenie odporności na Cu było szybsze i skuteczniejsze w populacjach tolerancyjnych na metale niż w populacjach wrażliwych (Karataglis 1980a, 1982a). Tolerancja roślin na stres jonowy może być indukowana lub konstytucjonalna. Indukowana (ang. *inducible tolerance*) pojawia się u roślin na skutek kontaktu z wysokimi stężeniami metali w glebie. Wysoki poziom metali prowadzi do rozwoju populacji tolerancyjnej z tolerancyjnych mutantów populacji wyjściowej. Tolerancja indukowana ma podłoże genetyczne np. u *Echinochloa colona* na Cr i Ni w glebie. Tolerancja konstytucjonalna (ang. *constitutional tolerance*) występuje u roślin, które w środowisku naturalnym nie zetknęły się z takim stężeniem metali, które mogłyby wywołać presję selekcyjną; natomiast można ją wywołać w warunkach *in vitro*. W wytworzeniu tolerancji konstytucjonalnej ma znaczenie zdolność genotypu do wytworzenia adaptacji do warunków *in vitro* – obecności zwiększonej dawki metali w podłożu (Antosiewicz 1992, 1995, Wierzbicka 1999, Wierzbicka, Potocka 2002, Baranowska-Morek 2003). Tolerancja na więcej niż jeden metal w podłożu nosi nazwę zwielokrotnionej tolerancji (ang. *multiple tolerance*). Tego typu tolerancję wykazywała populacja *Agrostis gigantea*. Podobnie tolerancja na Cd u *Silene vulgaris* łączyła się także ze wzmoczoną tolerancją na Cu i Zn. Wykształcenie tolerancji na jeden metal obecny w podłożu, połączonej z tolerancją na inny metal, z którym roślina wcześniej nie miała kontaktu, nazwane zostało

współtolerancją (ang. *co-tolerance*). Przykładem są populacje *Agrostis capillaris* i *Festuca ovina* tolerancyjne na Pb i Zn, które wykazywały także współtolerancję na Cd (Simon, Lefebvre 1977, Hogan, Rauser 1979, Antosiewicz 1992, de Knecht et al. 1994).

Koszty wytworzenia tolerancji związane z zużywaniem dużej ilości energii na detoksyfikację wolnych jonów w symplazmie objawiają się niższym tempem wzrostu i niższą biomasą, karłowatością, rozbudowaną strefą korzeniową, ograniczonym wzrostem pędów oraz mniejszymi kwiatami u ekotypów tolerancyjnych w porównaniu z wrażliwymi, co stwierdzono m.in. u *Agrostis capillaris*, *Silene maritima*, *Quercus coccifera*, *Potentilla detomasii* i *Rumex acetosella* (Antonovics et al. 1971, Turner, Marshall 1971, Baker 1978a, b, Karataglis et al. 1982, Baker 1987, Macnair 1993).

#### Adaptacje

Populacje tolerancyjne wykazują szereg cech przystosowawczych, między innymi są bardziej odporne na deficyt związków odżywczych. W populacji *Holcus lanatus* tolerancyjnej na As wykształcenie adaptacji związane było z ograniczeniem pobierania nie tylko arsenianów, ale również fosforanów (ponieważ arsen pobierany był przez ten sam transporter) i tym samym zwiększeniem tolerancji na deficyt P. Populacja *Silene maritima* tolerancyjna na Zn, wykształciła tolerancję na deficyty związków odżywczych (P). Osobniki *Anthoxantum odoratum* tolerancyjne na Zn wykształciły odporność na uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego wywołane napływem jonów metali na teren cytoplazmy. Tolerancja u tego gatunku wiązała się z wykształceniem mechanizmów chroniących procesy syntezy i degradację chlorofilu (Karataglis, Panagiopoulou-Karataglis 1976, Baker 1978b, Antosiewicz 1995). Zmiany adaptacyjne w populacjach *Silene vulgaris* i *Dianthus carthusianorum* z terenów metalonośnych (hałda galmanowa w Bolesławiu) mają charakter mikroewolucyjny, cechy przystosowawcze wynikające z silnej presji selekcyjnej są utrwalone genetycznie. Do cech adaptacyjnych należą odporność na

suszę, silniejszy wzrost strefy korzeniowej, ograniczony wzrost pędów, wykształcenie cech kseromorficznych a także wydłużony czas kwitnienia. Cechy adaptacyjne wynikają nie tylko z obecności wysokich stężeń metali w podłożu, ale także z trudnych warunków ekologicznych, takich jak niska zawartość wody w podłożu, deficyt związków mineralnych, silne nasłonecznienie czy silne wiatry. Do cech adaptacyjnych populacji łąkowej *Silene vulgaris* należały: zmiany morfologii pędów (liczne, cienkie pędy, większa objętość miększa palisadowego i gąbczastego – grubsze liście), korzeni (gęste włóśniki), spadek biomasy, przyspieszenie wzrostu i wejścia w fazę generatywną – przyspieszenie kwitnienia, wzrost liczby kwiatów, produkcja większej liczby nasion, zwiększona odporność na stres osmotyczny, obecność metali w podłożu i brak związków odżywczych. Rośliny tej populacji wykazały strategię życiową typu „r”. Podobnie populacja galmanowa *Dianthus carthusianorum* wykształciła strategię życiową typu „r”. W populacji łąkowej *Biscutella laevigata*, cechy adaptacyjne wynikały z presji środowiska, ale nie były utrwalone genetycznie (Wierzbicka, Panufnik 1998, Wierzbicka 2002, Wierzbicka, Rostański 2002, Załęcka, Wierzbicka 2002, Pieli-chowska, Wierzbicka 2004, Wierzbicka, Pieli-chowska 2004).

PODZIĘKOWANIA. Chciałabym serdecznie podziękować Pani prof. dr hab. Romanie Izmaïłow za przeczytanie niniejszego artykułu oraz za cenne wskazówki i sugestie.

## LITERATURA

- ABRATOWSKA A. 2006. *Armeria maritima* – gatunek roślin przystosowanych do wzrostu na glebach skażonych metalami ciężkimi. *Kosmos* **55**(2–3): 217–227.
- ALKORTA I., HERNÁNDEZ-ALLICA J., GARBISU C. 2004. Plants against the global epidemic of arsenic poisoning. *Environ. Int.* **30**: 949–951.
- 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.
- ANTONOVICS J., BRADSHAW A. D., TURNER R. G. 1971. Heavy metal tolerance in plants. W: J. B. GRAGG (ed.), *Advances in ecological research* 7. Academic Press, London and New York, s. 1–85.
- ANTOSIEWICZ D. M. 1992. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals. *Acta Soc. Bot. Pol.* **61**: 281–299.
- ANTOSIEWICZ D. M. 1995. The relationships between constitutional and inducible Pb-tolerance and tolerance to mineral deficits in *Biscutella laevigata* and *Silene inflata*. *Environ. Exp. Bot.* **35**(1): 55–69.
- ANTOSIEWICZ D. M., WIERZBICKA M. 1999. Localization of lead in *Allium cepa* L. cells by electron microscopy. *J. Microsc.* **195**(2): 139–146.
- ASSUNÇÃO A. G., SCHAT H., AARTS M. G. M. 2003. *Thlaspi caerulescens*, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants. *New Phytol.* **159**: 351–360.
- BAKER A. J. M. 1978a. The uptake of zinc and calcium from solution culture by zinc-tolerant and non-tolerant *Silene maritima* With in relation to calcium supply. *New Phytol.* **81**: 321–330.
- BAKER A. J. M. 1978b. Zinc-phosphorus interaction in a zinc-tolerant and a non tolerant population of *Silene maritima* With. *New Phytol.* **81**: 331–339.
- BAKER A. J. M. 1987. Metal tolerance. *New Phytol.* **106**(Suppl.): 93–111.
- BAKER A. J. M., MOREL J.-L., SCHWARTZ C. 1997. Des plantes pour dépolluer les friches industrielles. *Biofutur* **169**: 30–33.
- BARANOWSKA-MOREK A. 2003. Roślinne mechanizmy tolerancji na toksyczne działanie metali ciężkich. *Kosmos* **52**: 283–298.
- BARANOWSKA-MOREK A., WIERZBICKA M. 2004. Localization of lead in root tip of *Dianthus carthusianorum*. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 45–56.
- BENAVIDES M. P., GALLEGOS S. M., TOMARO M. L. 2005. Cadmium toxicity in plants. *Braz. J. Physiol.* **17**(1): 21–34.
- BLEEKER P. M., ASSUNÇÃO A. G. L., TEIGA P. M., DE KOE T., VERKLEIJ J. A. C. 2002. Revegetation of the acidic, As contaminated Jales mine spoil tips using a combination of spoil amendments and tolerant grasses. *Sci. Tot. Environ.* **300**: 1–13.
- BLASZKOWSKI J. 2004. Przeszłość, terażniejszość i przyszłość klasyfikacji arbuskularnych grzybów mikoryzowych. *Kosmos* **53**(1): 17–24.
- BOTHE H., HILDEBRANDT U., OUZIAD F., LANDWEHR M., NAWRATH K. 2001. The colonization of plants from Central European heavy metal soils and salt marshes by arbuscular mycorrhizal fungi. *Minerva Biotechnol.* **13**: 65–67.

- 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. *Perspective* **3/9**: 359–362.
- BROWN G. 2001. The heavy-metal vegetation of north-western mainland Europe. *Bot. Jahrb. Syst.* **123**(1): 63–110.
- CABALA J., TEPER E., TEPER L., MAŁKOWSKI E., ROSTAŃSKI A. 2004. Mineral composition in rhizosphere of plants grown in the vicinity of a Zn-Pb ore flotation tailings pond. Preliminary studies. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 65–74.
- CHEN B. D., LI X. L., TAO H. Q., CHRISTIE P., WONG M. H. 2003. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. *Chemosphere* **50**: 839–846.
- CIEPAŁ R. K. 1999. Kumulacja metali ciężkich i siarki w roślinach wybranych gatunków oraz glebie jako wskaźnik stanu zagrożenia środowiska terenów chronionych województw śląskiego i małopolskiego. Prace Nauk. UŚ Kat., 1774. Wydaw. UŚ, Katowice.
- CLEMENS S. 2001. Molecular mechanism of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta* **212**: 475–486.
- CLEMENS S., PALMGREN M. G., KRÄMER U. 2002. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation. *Trends Plant Sci.* **7**: 309–315.
- COBBETT C. S. 2000. Phytochelatins and their roles in heavy metals detoxification. *Plant Physiol.* **123**: 825–832.
- DAS P., SAMANTARY S., ROUT G. R. 1997. Studies on cadmium toxicity in plants: a review. *Environ. Pollut.* **98**: 29–36.
- DE KNECHT J. A., VAN BAREN J., TEN BOOKUM W. M., WONG FONG SANG W. F., KOEVOETS P. L. M., SCHAT H., VERKLEIJ J. A. C. 1995. Synthesis and degradation of phytochelatins in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. *Plant Sci.* **106**: 9–18.
- DE KNECHT J. A., VAN DILLEN M., KOEVOETS P. L. M., SCHAT H., VERKLEIJ J. A. C., ERNST W. H. O. 1994. Phytochelatins in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. *Plant Physiol.* **104**: 255–261.
- 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.
- DOBZĄNSKA J. 1955. Badania florystyczno-ekologiczne nad roślinnością galmanową okolic Bolesławia i Olkusza. *Acta Soc. Bot. Pol.* **24**(2): 357–418.
- DRAŹKIEWICZ 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.
- EAPEN S., D'SOUZA S. F. 2005. Prospect of genetic engineering of plants for phytoremediation of toxic metals. *Biotechnol. Adv.* **23**: 97–114.
- ERNST W. H. O. 1999. Evolution of plants on soils anthropogenically contaminated by heavy metals. W: L. W. D. VAN RAAMSDONK, J. C. M. DEN NIJS (eds), Plant evolution in man-made habitats. Proceeding of VII<sup>th</sup> Symposium. IOPB. Amsterdam, s. 13–27.
- ERNST W. H. O. 2005. Phytoextraction of mine wastes – options and impossibilities. *Chemie der Erde Geochemistry* **65**: 29–42.
- ERNST W. H. O., VERKLEIJ J. A. C., SCHAT H. 1992. Metal tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* **41**(3): 229–248.
- FABISZEWSKI J. 1986. Heavy metal tolerance of *Cardaminopsis halleri* (L.) Hayek populations in the Polish Tatra Mts. *Acta Soc. Bot. Pol.* **55**(3): 421–428.
- FAYIGA A. O., MA L. Q., CAO X., RATHINASABAPATHI B. 2004. Effects of heavy metals on growth and arsenic accumulation in the arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. *Environ. Pollut.* **132**: 289–296.
- GÉRARD E., ECHEVARRIA G., STERCKEMAN T., MOREL J.-L. 2000. Cadmium availability to three plant species varying in cadmium accumulation pattern. *J. Environ. Qual.* **29**(4): 1117–1123.
- GODZIK B. 1991. Accumulation of heavy metals in *Biscutella laevigata* (Cruciferae) as a function of their concentration in substrate. *Polish Bot. Stud.* **2**: 241–246.
- GODZIK B. 1993. Heavy metals content in plants from zinc dumps and reference areas. *Polish Bot. Stud.* **5**: 113–132.
- 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-ŁUKASZEWSKA G. 2001. Response of mosses to the heavy metal deposition in Poland – an overview. *Environ. Pollut.* **114**: 443–451.
- GRODZIŃSKA K., KORZENIAK U., SZAREK-ŁUKASZEWSKA G., GODZIK B. 2000. Colonization of zinc mine spoils in southern Poland – preliminary studies on vegetation, seed rain and seed bank. *Fragm. Flor. Geobot.* **45**(1–2): 123–145.
- GWÓZDŹ 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.
- HARRISON M. J. 1997. The arbuscular mycorrhizal symbiosis: an underground association. *Trends Plant Sci.* **2**(2): 54–60.
- HERNANDEZ L., PROBST A., PROBST J. L., ULRICH E. 2003. Heavy metal distribution in some French forest soil: evidence for atmospheric contamination. *Sci. Total Environ.* **312**: 195–219.

- HEUMANN H.-G. 2002. Ultrastructural localization of zinc in zinc-tolerant *Armeria maritima* ssp. *halleri* by autometallography. *J. Plant Physiol.* **159**: 191–203.
- HILDEBRANDT U., KALDORF M., BOTHE H. 1999. The zinc violet and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Plant Physiol.* **154**: 709–717.
- HODSON M. J., EVANS D. E. 1995. Aluminium/silicon interactions in higher plants. *J. Exp. Bot.* **46**(283): 161–171.
- 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.
- JĘDRZEJCZYK M., ROSTAŃSKI A. 2001. Hałda pocynkowa – siedlisko introdukowanych taksonów *Viola guessthalica* Nauenb. i *Viola calaminaria* (Iging.) Lej. *Nat. Sil. Super. Supl.*: 45–54.
- JURKIEWICZ A., ORŁOWSKA E., ANIELSKA T., GODZIK B., TURNAU K. 2004. The influence of mycorrhiza and EDTA application on heavy metal uptake by different maize varieties. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 7–18.
- 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. *Environ. Int.* **29**: 1029–1039.
- KARATAGLIS S. S. 1980a. Selective adaptation to copper of populations of *Agrostis tenuis* and *Festuca rubra* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* **134**: 215–228.
- KARATAGLIS S. S. 1980b. Zinc and copper effects on metal-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis tenuis* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* **134**: 173–182.
- KARATAGLIS S. S. 1982a. Combined tolerance to copper, zinc and lead by population of *Agrostis tenuis*. *Oikos* **38**: 234–241.
- KARATAGLIS S. S. 1982b. Effect of aerial pollution on selection and evolution in *Festuca rubra*. *Environ. Pollut.* **27**: 1–8.
- KARATAGLIS S. S., ALEXIADES C. 1982. Environmental lead pollution. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **95**: 441–447.
- KARATAGLIS S. S., PANAGIOTOPOULOU-KARATAGLIS A. 1976. The effects of zinc on the leaves of the zinc-tolerant and non-tolerant genotypes of *Anthoxanthum odoratum*. *Sci. Ann. Fac. Phys. Math. Aristotelian Univ. Thessaloniki* **16**: 347–355.
- KARATAGLIS S. S., BABALONAS D., KABASAKALIS B. 1982. The ecology of plant populations growing on serpentine soils. *Phyton* **22**: 317–327.
- KARCZEWSKA A. 1996. Metal species distribution in top- and sub-soil in an area affected by copper smelter emissions. *App. Geochem.* **11**: 35–42.
- KASOWSKA D. 2002. Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fireloam mining in Lower Silesia (SW Poland). *Acta Soc. Bot. Pol.* **71**(2): 155–161.
- KOZLOV M. V., HAUKIOJA E., BAKHTIAROV A. V., STROGANOV 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*. Wyd. Nauk. UAM, Poznań, s. 103–165.
- KÜPPER H., LOMBI E., ZHAO F.-J., MCGRATH S. P. 2000. Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*. *Planta* **212**: 75–84.
- LAURANSON J., VEKEMANS X., LEFEBVRE C., JAY M. 1995. Flavonoid profiles variation in *Armeria maritima* (Mill.) Willd. *Biochem. Syst. Ecol.* **23**(3): 319–329.
- LAVID N., BARKAY Z., TEL-OR E. 2001. Accumulation of heavy metals in epidermal glands of the waterlily (Nymphaeaceae). *Planta* **212**: 313–322.
- LEFEBVRE C. 1972. *Armeria* sur une mine de cuivre au pays de Galles et sur une mine de zinc et plomb dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* **105**: 207–212.
- LEFEBVRE C. 1973. Population variation and taxonomy in *Armeria maritima* with special reference to heavy-metal-tolerant populations. *New Phytol.* **73**: 209–219.
- LEFEBVRE C., GORENFLOT R., ROUX M. 1972. Traitement numérique de populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. d'Europe Occidentale et Centrale. *Rev. Gen. Bot.* **79**: 341–356.
- LEFEBVRE C., ANDKAKES P. 1978. Note on some populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. from the south and the north of the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* **27**(1): 17–26.
- LEOPOLD I., GÜNTHER D., SCHMIDT J., NEUMANN D. 1999. Phytochelatins and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* **50**: 1323–1328.
- LOPEZ-BUCIO J., NIETO-JACOBO M. F., RAMIREZ-RODRIGEZ V., HERRERA-ESTRELLA L. 2000. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. *Plant Sci.* **160**: 1–13.
- MACFARLANE G. R., BURCHETT M. D. 2000. Cellular distribution of copper, lead and zinc in the grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Aquat. Bot.* **68**: 45–59.
- MACNAIR M. 1993. The genetics of metal tolerance in vascular plants. *New Phytol.* **124**: 541–559.
- MALIK A. 2004. Metal bioremediation through growing cells. *Environ. Int.* **30**: 261–278.
- MAŁKOWSKI E., KURTYKA R. 2003. Mechanizmy hyperakumulacji cynku i kadmu w roślinach. *Post. Biol. Komórki* **30**: 483–496.

- 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. Total Environ.* **325**: 113–127.
- MAZEN A. M. A. 2004. Calcium oxalate deposits in leaves of *Corchorus olitorius* as related to accumulation of toxic metals. *Russ. J. Plant Physiol.* **51**(2): 281–285.
- MCGRATH S. P., ZHAO F.-J. 2003. Phytoextraction of metals and metalloids from contaminated soils. *Curr. Opin. Biotech.* **14**: 277–282.
- MEJÅRE M., BÜLOW L. 2001. Metal-binding proteins and peptides in bioremediation and phytoremediation of heavy metals. *Trends Biotechnol.* **19**(2): 67–73.
- MENDEL K., KIRKBY E. A. 1983. Podstawy żywienia roślin. PWRiL, Warszawa.
- MESJASZ-PRZYBYŁOWICZ J., NAKONIECZNY M., MIGULA P., AUGUSTYNIAK M., TARNAWSKA M., REIMOLD W. U., KOEBERL C., PRZYBYŁOWICZ W., GŁOWACKA E. 2004. Uptake of cadmium, lead, nickel and zinc from soil and water solutions by nickel hyperaccumulator *Berkheya coddii*. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 75–85.
- MITTLER R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* **7**(9): 405–410.
- NADAL M., SCHUHMACHER M., DOMINGO J. L. 2004. Metal pollution of soil and vegetation in an area with petrochemical industry. *Sci. Total Environ.* **321**: 59–69.
- NAKONIECZNY M., MESJASZ-PRZYBYŁOWICZ J., AUGUSTYNIAK M., PRZYBYŁOWICZ W. 2002. Hyperakumulacja niklu a entomofauna gleb ultrazasadowych południowej Afryki. Hałda poprzemysłowa – obiekt obserwacji procesów biologicznych. Katowice, czerwiec 11–12. Abstrakt, s. 12.
- NEUMANN D., ZUR NIEDEN U. 2001. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. *Phytochemistry* **56**: 685–692.
- 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.
- NICHOLLS M. K., MCNEILLY T. 1979. Sensitivity of rooting and tolerance to copper in *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* **83**: 653–664.
- ORŁOWSKA E., JURKIEWICZ A., ANIELSKA T., GODZIK B., TURNAU K. 2005. Influence of different arbuscular mycorrhiza fungal (AMF) strains on heavy metal uptake by *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). *Polish Bot. Stud.* **19**: 65–72.
- OZTURK L., KARANLIK S., OZKULTU F., CAKMAK I., KOCHIAN V. 2003. Shoot biomass and zinc/cadmium uptake for hyperaccumulator and non-accumulator *Thlaspi* species in response to growth on a zinc-deficient calcareous soil. *Plant Sci.* **164**: 1095–1101.
- PASIERBIŃSKI A., ROSTAŃSKI A. 2001. Zróżnicowanie flory naczyniowej zwalowisk pogórnicych zlokalizowanych na terenach leśnych aglomeracji katowickiej. *Nat. Siles. Super. Supl.*: 19–31.
- 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.
- PAWŁOWSKA T., BŁASZKOWSKI J., RÜHLING Å. 1996. The mycorrhizal status of plants colonizing a calamine spoil mound in southern Poland. *Mycorrhiza* **6**: 499–505.
- PIECHALAK A., TOMASZEWSKA B., BARALKIEWICZ D., MALECKA A. 2002. Accumulation and detoxification of ions in legumes. *Phytochemistry* **60**: 153–162.
- PIELICHOWSKA M., WIERZBICKA M. 2004. Uptake and localization of cadmium by *Biscutella laevigata*, a cadmium hyperaccumulator. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 57–63.
- POYNTON C. Y., HUANG J. W., BLAYLOCK M. J., KOCHIAN L. V., ELLESS M. P. 2004. Mechanism of arsenic hyperaccumulation in *Pteris* species: root As influx and translocation. *Planta* **219**: 1080–1088.
- PRASAD M. N. V. (red.) 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., SRETTY 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.
- RAO M. K. K. (red.) 2006. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. Springer, Netherlands.
- RASKIN I., SMITH R. D., SALT D. E. 1997. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment. *Curr. Opin. Biotech.* **8**: 221–226.
- ROBINSON B. H., LOMBI E., ZHAO F. J., MCGRATH S. P. 2003. Uptake and distribution of nickel and other metals in the hyperaccumulator *Berkheya coddii*. *New Phytol.* **158**: 279–285.
- ROOSEN N. H., BERNARD C., LEPLAE R., VERBRUGGEN N. 2004. Evidence of copper homeostasis function of metallothionein (MT3) in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *FEBS Letters* **577**: 9–16.

- ROSIK-DULEWSKA C. 1980. Rozwój i ocena jakościowa roślin uprawnych na składowisku popiołu elektrowni „Halemba”. *Arch. Ochr. Środ.* **80**(3–4): 51–64.
- ROSTAŃSKI A. 1997. Rośliny naczyniowe terenów o wysokim stopniu skażenia metalami ciężkimi. *Acta Biol. Siles.* **30**(47): 56–82.
- ROSTAŃSKI A. 2000. Podsumowanie badań flory terenów przemysłowych na Górnym Śląsku (1989–1999). *Acta Biol. Siles.* **35**: 131–154.
- ROSTAŃSKI A., KAPA D. 2001. Flora naczyniowa terenów silnie skażonych cynkiem i ołowiem. *Nat. Siles. Super. Supl.*: 33–43.
- SANITÀ DI TOPPI L., GABRIELLI R. 1999. Response to cadmium in higher plants. *Environ. Exp. Bot.* **41**: 105–130.
- SCHÜTZENDÜBEL A., POLLE A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J. Exp. Bot.* **53**: 1351–1365.
- SCHWARTZ C., GÉRARD E., PERRONET K., MOREL J.-L. 2001. Measurement of in situ phytoextraction of zinc by spontaneous metallophytes growing on a former smelter site. *Sci. Total Environ.* **297**: 215–221.
- SIERKA E., ŚLIWIŃSKA-WYRZYCHOWSKA A., STODÓŁKA A. 2002. Próba porównania szaty roślinnej zwałowisk przemysłowych różnego pochodzenia. Hałda przemysłowa – obiekt obserwacji procesów biologicznych. Katowice, czerwiec 11–12. Abstrakt, s. 31.
- SIMON E., LEFÈVRE C. 1977. Aspects de la tolérance aux métaux lourds chez *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca ovina* L. et *Armeria maritima* (Mill.) Willd. *Oecol. Plant.* **12**(2): 95–100.
- SINHA S., SAXENA R., SINGH S. 2005. Chromium induced lipid peroxidation in the plants of *Pistia stratiotes* L.: role of antioxidants and antioxidant enzymes. *Chemosphere* **58**: 595–604.
- SIWEK M., LABERCHE J.-C., PARÉ J., IZMAŁOW R. 2006. Absorption and migration of heavy metals *Medicago lupulina* L., growing in polluted industrial areas. *Revue de Biologie végétales – Le Botaniste* **29**(1–2): 3–11.
- SOUZA J. F., RAUSER W. E. 2003. Maize and radish sequester excess cadmium and zinc in different ways. *Plant Sci.* **165**: 1009–1022.
- STRZYSCZ Z. 1980. Właściwości fizyczne, fizykochemiczne i chemiczne odpadów poflotacyjnych rud cynku i ołowiu w aspekcie ich biologicznej rekultywacji. *Arch. Ochr. Środ.* **80**(3–4): 19–50.
- SZAREK-LUKASZEWSKA G., SŁYSZ A., WIERZBICKA M. 2004. Response of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. to Cd, Zn and Pb. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **46**: 19–24.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., ROSTAŃSKI A. 2001. Możliwości i ograniczenia przyrodniczego zagospodarowania terenów przemysłowych. *Nat. Siles. Super. Supl.*: 5–17.
- TURNAU K. 1993. Mikoryza w siedliskach skażonych metalami toksycznymi. *Wiad. Bot.* **37**(1–2): 43–58.
- TURNAU K., JURKIEWICZ A., GRZYBOWSKA B. 2002. Rola mikoryzy w bioremediacji terenów zanieczyszczonych. *Kosmos* **51**: 185–194.
- TURNER R. G., MARSHALL C. 1971. The accumulation of <sup>65</sup>Zn by root homogenates of zinc-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* **70**: 539–545.
- TURNER R. G., MARSHALL C. 1972. The accumulation of zinc by subcellular fractions of roots of *Agrostis tenuis* Sibth. in relation to zinc tolerance. *New Phytol.* **71**: 671–676.
- VIVAS A., VÖRÖS I., BIRÓ B., CAMPOS E., BAREJA J. M., AZCÓN R. 2003. Symbiotic efficiency of autochthonous arbuscular mycorrhizal fungus (*G. mosseae*) and *Brevibacillus* sp. isolated from cadmium polluted soil under increasing cadmium levels. *Environ. Pollut.* **126**: 179–189.
- VOGEL-MIKUS K., DROBNE D., REGVAR M. 2005. Zn, Cd and Pb accumulation and arbuscular mycorrhizal colonisation of pennycress *Thlaspi praecox* Wulf. (Brassicaceae) from the vicinity of a lead mine and smelter in Slovenia. *Environ. Pollut.* **133**: 233–242.
- WEATHERFORD J., HAMMOND A., RATLIFF J. 1997. Investigation of the ability of plants found in western Kentucky to hyperaccumulate lead and aluminium from soils. *Microchem. J.* **56**: 93–102.
- WENZEL W. W., JOCKWER F. 1999. Accumulation of heavy metals in plants grown on mineralised soils of the Austrian Alps. *Environ. Pollut.* **104**: 145–155.
- WIERZBICKA M. 1995. How lead loses its toxicity to plants. *Acta Soc. Bot. Pol.* **64**(1): 81–90.
- WIERZBICKA M. 1998. Lead in the apoplast of *Allium cepa* L. root tips – ultrastructural studies. *Plant Sci.* **133**: 105–119.
- WIERZBICKA M. 1999. Comparison of lead tolerance in *Allium cepa* with other plant species. *Environ. Pollut.* **104**: 41–52.
- WIERZBICKA M. 2002. Przystosowania roślin do wzrostu na hałdach cynkowo-ołowiowych okolic Olkusza. *Kosmos* **51**: 139–150.
- WIERZBICKA M., PANUFNIK D. 1998. The adaptation of *Silene vulgaris* to growth on a calamine waste heap (S. Poland). *Environ. Pollut.* **101**: 415–426.
- WIERZBICKA M., POTOCKA A. 2002. Lead tolerance in plant growing on dry and moist soils. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **44**: 21–28.
- WIERZBICKA M., ROSTAŃSKI A. 2002. Microevolutionary changes in ecotypes of calamine waste heap vegetation



- near Olkusz, Poland: a review. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **44**: 7–19.
- WIERZBICKA M., PIELICHOWSKA M. 2004. Adaptation of *Biscutella laevigata* L., a metal hyperaccumulator, to growth on a zinc-lead waste heap in southern Poland. I: Differences between waste-heap and mountain populations. *Chemosphere* **54**: 1663–1674.
- WIERZBICKA M., SZAREK-ŁUKASZEWSKA G., GRODZIŃSKA K. 2004. Highly toxic thallium in plants from the vicinity of Olkusz (Poland). *Ecotox. Environ. Safety* **59**: 84–88.
- WINKEL-SHIRLEY B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* **5**: 218–223.
- WONG M. H. 2003. Ecological restoration of mine degraded soils, with emphasis on metal contaminated soils. *Chemosphere* **50**: 775–780.
- WOŹNIAK G., ROSTAŃSKI A. 2001. *Chamaenerion palustre* Scop. as a frequent apophyte in plant communities of post-industrial waste sites. *Nat. Siles. Super. Supl.*: 45–54.
- 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.
- WÓJCIK A., TUKENDORF A. 1995. Strategia unikania stresu w odporności roślin na metale ciężkie. *Wiad. Bot.* **39**(3–4): 33–40.
- WÓYCICKI Z. 1913. Obrazy roślinności Królestwa Polskiego. Zeszyt IV. Skład główny w księgarni E. Wendego i S-ki, Warszawa.
- WU L., KRUCKEBERG A. L. 1985. Copper tolerance in two legume species from a copper mine habitat. *New Phytol.* **99**: 565–570.
- WU L., LIN S.-L. 1990. Copper tolerance and copper uptake of *Lotus purshianus* (Benth.) Clem. & Clem. and its symbiotic *Rhizobium loti* derived from a copper mine waste population. *New Phytol.* **116**: 531–539.
- ZALĘCKA R., WIERZBICKA M. 2002. The adaptation of *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae) to growth on a zinc-lead heap in southern Poland. *Plant Soil* **246**: 249–257.
- 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.