

Strategije biljaka u borbi protiv fitotoksičnih koncentracija metala kao ključni preduslov uspešne fitoremedijacije: Ćelijski mehanizmi, deo I

Tolerancija biljaka na stres izazvan metalima je jedan od ključnih preduslova uspešne fitoremedijacije. Brojne biohemijske reakcije odvijaju se u biljkama koje doživljavaju metalni stres, tako da one biljke koje imaju bolju sposobnost da se "podese" prema toksičnim efektima, biće i sposobnije da opstanu na oštećenim mestima, te samim tim predstavljaju i bolje kandidate za fitoremedijaciju. Pokazalo se pri tome, da biljke poseduju čitav niz mehanizama koji se mogu uključiti u procese detoksifikacije i tolerancije prema metalnom stresu i to: vezivanje metala na ćelijski zid i izlučivanje ekstracelularnih ekskudata korena, upotreba mikoriza u restrikciji kretanja metala prema korenu, redukovano usvajanje, ili čak aktivno ispumpavanje metala iz citosola, popravka i zaštita plazma membrane, helatizacija metala u citosolu i kompartmentalizacija u vakuole.

Ključne reči: teški metali, biljke, tolerancija, fitoremedijacija

1. METALI I BILJKE

U ekološkom pogledu, svaki metal, ili metaloid koji prouzrokuje problem u životnoj sredini, odnosno onaj koji se ne može biološki uništiti, trebalo bi posmatrati kao teški metal. Teški metali su prirodne komponente Zemljine kore, ali su koncentracije nekih od njih, u mnogim ekosistemima, dostigle toksične nivoe, pre svega kao posledica antropogenih aktivnosti. Do današnjih dana, ukupno 53 elementa je svrstano u kategoriju teških metala, koja je preciznije definisana kao grupa elemenata čija je gustina veća od 5 g/cm³ [1].

Na osnovu svoje rastvorljivosti u fiziološkim uslovima, 17 teških metala može biti relativno lako dostupno živim ćelijama, te su zato oni od posebnog značaja za organizme i ekosisteme u celini. Među ovim metalima, Fe, Mo i Mn su važni kao mikronutrijenti, Zn, Ni, Cu, V, Co, W i Cr su toksični elementi sa manjim, ili većim značajem kao elementi neophodni u tragovima, dok As, Hg, Ag, Sb, Cd, Pb i U, nemaju nikakvu poznatu korisnu ulogu i oni su svi manje, ili više toksični po žive organizme [2]. Toksičnost koja se ispoljava prema biljkama poznata je kao fitotoksičnost [3-5].

Mnogi autori ukazuju da se osim Fe, Mn i Mo i elementi kao što su: Cu, Zn, Ni i Co mogu smatrati esencijalnim za normalan rast i metabolizam, jer je odavno poznato da su neophodni u brojnim fiziološkim procesima koji se odvijaju u biljkama [6-8]. Naime, većina ovih metala su kofaktori enzima i uključeni su u važne procese kao što su fotosinteza (Cu, Mn), transkripcija DNK (Zn), hidroliza uree u CO₂ i NH₃ (Ni), kao i nodulacija (stvaranje čvorova) kod leguminoza i fiksacija azota (Co, Zn); neki od

njih igraju važnu ulogu u cvetanju i produkciji semena, kao i porastu biljaka (Cu, Zn) (tabela 1) [5, 8].

Da bi se biljke normalno razvijale i rasle, one moraju održavati koncentracije ovih esencijalnih elemenata u okviru optimalnih vrednosti (stanje homeostaze). Međutim, kada njihove koncentracije pređu te vrednosti, metali mogu ispoljiti i svoje toksične efekte (fitotoksičnost), koji se obično ogledaju u redukovanoj biomasi, hlorozi lišća (smanjenje intenziteta fotosinteze), inhibiranju rasta korena, kao i morfološkim alteracijama (slika 1). Na celularnom nivou, posledice produžene izloženosti visokim koncentracijama metala mogu biti dezintegracija membrane, gubitak jona, peroksidacija lipida, degradacija DNK/RNK i konačno smrt ćelije (tabela 1). Međutim, treba istaći da je fitotoksičnost pre svega povezana sa neesencijalnim metalima kao što su to: As, Cd, Pb i Cr, koji uobičajeno imaju i veoma niske pragove toksičnosti (tabela 1) [4-11].

Brojne biohemijske reakcije postoje u biljkama koje trpe stres izazvan metalima, ili metaloidima. Većina ovih reakcija nastaje kao posledica zamene u katjonskim centrima proteina, zatim visokog afiniteta za vezivanje na tiolne grupe metabolički važnih molekula (blokiranje funkcionalnih grupa enzima), ili pak povećanja produkcije reaktivnih kiseoničnih vrsta, tj. radikala (*Reactive Oxygen Species*, ROS) (slika 2) [7, 9, 16].

Produkcija slobodnih radikala je inače efekat koji se uobičajeno javlja kod svih stresnih uslova koji se mogu pojaviti u okruženju biljke kao što su: izraženi salinitet zemljišta, suša, ekstremne temperature, napad različitih vrsta patogena, kao i preterane koncentracije teških metala [2]. Kao posledica nastalog oksidativnog stresa, javlja se akumulacija ROS molekula, koji pak dalje aktiviraju određeni odbrambeni mehanizam u biljci (slika 2), tako da se može reći da ROS imaju dvostruku ulogu: oni deluju i kao oksidacioni molekuli koji agresivno rea-

Adresa autora: Univerzitet u Beogradu, Tehnički fakultet u Boru, Bor, VJ12

Primljeno za publikovanje: 16. 10. 2013.

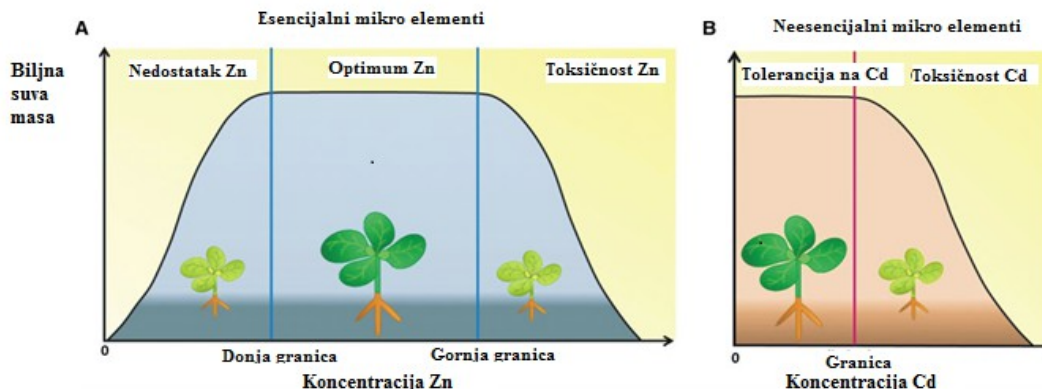
Prihvaćeno za publikovanje: 11. 01. 2014.

guju sa ćelijskim makromolekulima, ali i kao signalni molekuli koji pomažu biljci da oseti prisustvo metala. Preciznije rečeno, biljci je potrebno da oseti te sofisticirane promene u koncentracijama metala u svojim tkivima, odnosno promene koje se dešavaju već na nivou citoplazmatičnih koncentracija i

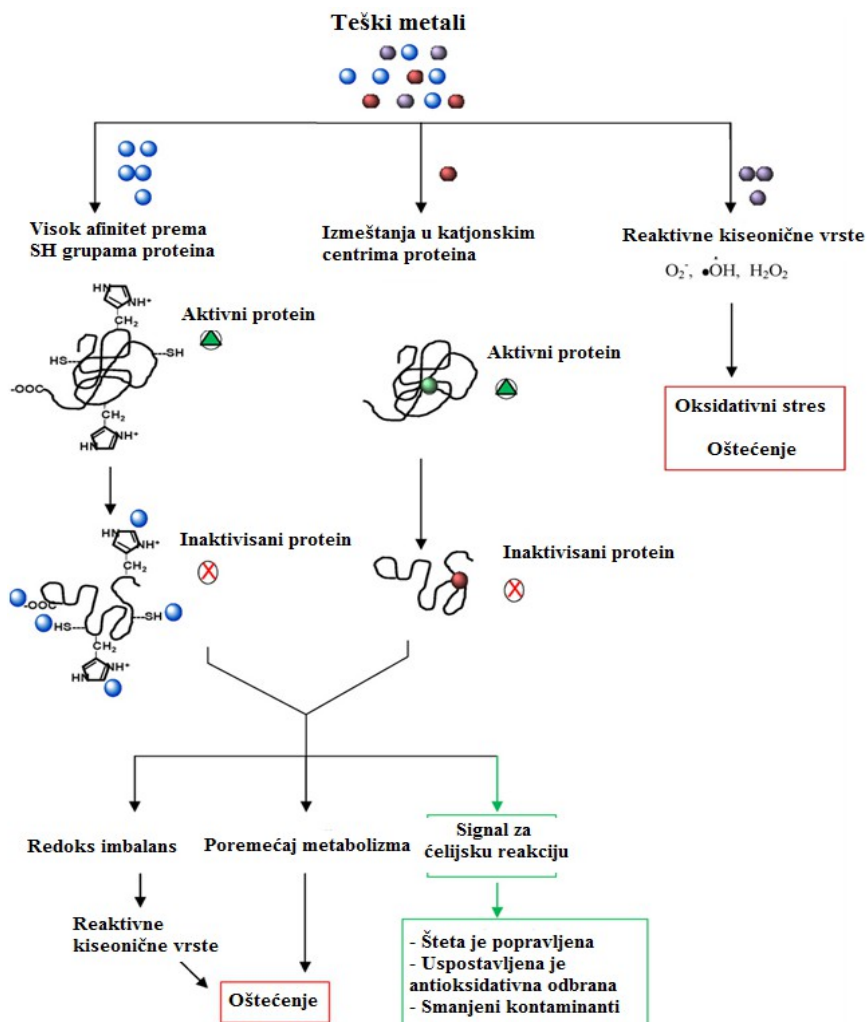
koncentracija u organelama, radi pripreme za detoksifikaciju. Biljka u ove procese uključuje i enzimske (superoksid-dismutaza, SOD, katalaza, itd.) i neenzimske molekule (askorbat i glutation, GSH) koji imaju sposobnost detoksifikacije ROS [2, 6, 7, 16].

Tabela 1 - Uloga metala u biljkama i mogući toksični efekti sa odgovarajućim koncentracijama

Metal	Funkcija u biljkama	Toksični efekti	Normalne koncentracije (mg/kg suve mase)	Prag toksičnosti u tkivu biljaka (mg/kg suve mase)
Cu	Redoks aktivan; odlučujući kofaktor komponenata lanca transporta elektrona u mitohondrijama i hloroplastu [5,10,11]; konstituent brojnih enzima; važna uloga u kvalitetu reprodukcije i roda biljne culture [5,8,12]; asimilacija CO ₂ i sinteza ATP [5,12,13].	Usporen biljni rast i hloroza lišća [5,12,13].	4-15[5] 5-20[11]	15-20[8] 2-100[11]
Mn	Konstituent enzima; aktivacija enzima; fotosinteza; neophodan u reproduktivnoj fazi; otpornost na biotičke i abiotičke stresove [5,8].	Redukcija fotosinteze i pojava nekrotičnih braon fleka na listovima [5].	15-100 [5] 20-1000 [11]	170-2000 [8] 300-500 [11]
Pb	/	Inhibicija enzimske aktivnosti vezivanjem na sulfhidrilne grupe, vodni disbalans, promene u permeabilnosti membrane i poremećaj mineralne ishrane [5,12,13].	1-13 [5] 0.2-20 [11]	10-20 [8] 30-300 [11]
Zn	Konstituent enzima i ćelijske membrane; aktivacija enzima; transkripcija DNK; učešće u reprodukciji i određivanju roda i kvaliteta biljnih kultura; otpornost na biotičke i abiotičke stresove; čvorovanje kod mahuna i fiksacija azota[5,8]; redoks neaktivan[10].	Ograničen rast korena i izdanka, kao i hloroza pre svega mladog lišća. Višak cinka može izazvati deficitarnost u bakru, manganu i fosforu[5,13].	8-100[5] 1-400[11]	150-200[8] 100-400[11]
As	/	Direktno - dezintegracija ćelijskih struktura, ili indirektno – zamena esencijalnih metala[3]. Redukcija rasta, bleđoća korena, venjenje lišća, pojava ljubičastog obojenja [3,4]. Kompeticija sa fosforom prilikom usvajanja [5].	0.02-7[5,11] 0.09-1.5[3,4]	>~20[8] 5-10[3] 5-20[11]
Fe	Redoks aktivan; odlučujući kofaktor komponenata lanca transporta elektrona u mitohondrijama i hloroplastu, te je važan za fotosintezu, respiraciju i asimilaciju sulfata[5,10,12].	Produkcija slobodnih radikala koja ireverzibilno oštećuje celularne strukture i membranu; redukcija fotosinteze i prinosa [5].	140[5]	/
Cd	/	Direktno - oštećenje ćelijske strukture, ili indirektno – zamena esencijalnih metala [12]. Inhibicija metabolizma gvožđa, hloroza; inhibicija disanja i transporta elektrona u procesu oksidativne fosforilacije; inhibicija transpiracije kao i stominih pokreta[5,8].	0.1-2.4[5,11]	5-10[8] 10-20[3,4] 5-30[11]
Cr	/	Hloroza i zaostajanje u rastu. Veće koncentracije mogu da utiču i na klijanje semena, vodni režim i sintezu hloroplasta [5,8].	0.2-1[5] 0.03-14[11]	1-2[8] 5-30[11]
Ni	Konstituent enzima; aktivacija urease [5,8,13,14].	Hloroza koja podseća na hlorozu izazvanu nedostatkom gvožđa. Nepovoljno utiče ne samo na translokaciju Fe, već i na samo njegovo usvajanje[8,14]; poremećaji u balansu nutritijenata, vode i funkciji ćelijske membrane [5,13-15].	1 [5] 0.02-5 [11]	20-30[8] 10 kod osetljivih vrsta [14] 50 kod umereno tolerantnih vrsta [14] 10-100 [11]
Hg	/	U dvovalentnom stanju remeti transpiracioni tok kod biljaka, interferiše sa mitohondrijalnom aktivnošću i oštećuje lipide membrane [5,13].	0.005-0.02 [5] 0.005-0.17 [11]	1-3 [11]



Slika 1 - Kriva zavisnosti mase biljaka od koncentracije metala (Zn i Cd). Za esencijalne mikronutrijenete postoji gornja granica rasta biljaka u odnosu na niske i visoke koncentracije metala. Kada su koncentracije Zn ispod donjih kritičnih vrednosti, biljke će ispoljavati deficit, ali ako su koncentracije iznad gornjih granica, biljke će pokazati toksičnost izazvanu viškom cinka. Kako bi se biljke normalno razvijale i rasle, one moraju održavati koncentracije esencijalnih mikronutrijenata u okviru optimalnih vrednosti. Neesencijaleni elementi nisu neophodni za rast biljaka. Kada je koncentracija Cd na primer, ispod graničnih vrednosti, biljke će biti tolerantne. U suprotnom, kada koncentracija Cd pređe granične vrednosti biljke će postati osetljive. Adaptirano iz [6]



Slika 2 - Toksični efekti teških metala u biljkama. Afinitet teškog metala za vezivanje na proteine promeniće njihovu aktivnost i prouzrokovati disbalans i prekide koji vode do makromolekularnih oštećenja. Međutim, ćelije se mogu "podesiti" prema toksičnim metalima i signalizirati određene reakcije kako bi prevenirale oštećenja. Adaptirano [16]. Ljubičaste sfere- metali koji imaju oksido-redukcijske sposobnosti; crvene i plave sfere- metali koji ne poseduju ove sposobnosti; zelene sfere- metalni centri u proteinima napadnuti od strane teških metala

Vrlo često, međutim u slučajevima velike izloženosti, bilo koji od navedenih poremećaja, može dovesti i do uginuća biljaka. I dok životinje i ljudi mogu da se kreću i tako izbegnu kontaminirane predele, sa biljkama to nije slučaj, tako da su one prinuđene da pronađu drugačiju vrstu taktike kako bi mogle da se izbore sa ovim problemom [6]. Neke biljke su u tome bile toliko uspešne, da su se razvile u takozvane tolerantne vrste, tj. vrste koje mogu opstati i razvijati se i na teško kontaminiranim terenima [3, 12, 17]. Brojne studije ukazuju da te biljne vrste ovo ostvaruju adaptiranjem mehanizama koji su uključeni u homeostazu. Strategija usvojena od strane biljaka kao odgovor na visoke koncentracije teških metala u okruženju, regulisana je na molekularnom nivou i ogleda se u izbegavanju usvajanja preteranih količina metala u samu citoplazmu (citosol), gde metali ustvari i ispoljavaju svoju fitotoksičnost. Pri tome, primećeno je da biljke poseduju čitav niz celularnih mehanizama koji se potencijalno mogu uključiti u proces ostvarivanja ovog cilja, praktično u proces detoksifikacije teških metala, odnosno u proces tolerancije prema metalnom stresu [18].

U odnosu na molekularne mehanizme koje koriste u postizanju svoje rezistentnosti/tolerantnosti prema metalnom stresu, tj. smanjenju negativnih posledica toksičnosti metala, biljke se mogu podeliti na četiri grupe: vrste osetljive prema metalima (*metal-sensitive species*), vrste rezistentne prema metalima – ekskluderi (*metal-resistant excluder species*), nehiperakumulatorske vrste tolerantne prema metalima (*metal-tolerant nonhyperaccumulator species*) i vrste hiper-tolerantne prema metalima (*metal-hypertolerant hyperaccumulator species*) [6].

Do današnjih dana ostalo je nerazjašnjeno da li je u proces detoksifikacije/tolerancije prema pojedinom metalu uključen samo jedan, ili više pomenutih mehanizama. Takođe je nedovoljno jasno kakvi su mehanizmi adaptacije uključeni u uslovima kada biljka raste na zemljištu koje je zasićeno prisustvom više teških metala. Postoji mišljenje da se u ovom slučaju razvija pojava poznata kao "kotolerancija" (*co-tolerance*) zasnovana na delovanju nedovoljno specifičnog mehanizma koji razvija otpornost prema širokom opsegu metala, ili pak pojava poznata kao "višestruka tolerancija" (*multiple tolerance*) koja uključuje seriju nezavisnih mehanizama specijalno razvijenih za svaki pojedini metal. Kako su dokazi za pojavu kotolerancije još uvek nedovoljno jaki, pretpostavlja se da je višestruka tolerancija onaj mehanizam koji je i realno moguć [2].

1.2. Mehanizmi mobilizacije metala od strane biljaka i usvajanje iz zemljišta

Efikasno usvajanje esencijalnih metala iz zemljišta neophodno je za normalan rast i razvoj biljaka, odnosno za održanje normalne homeostaze i svaka biljna vrsta u tom smislu, razvija odgova-

rajuće sposobnosti. Plazma-membrana korena biljke može se posmatrati kao prva živa struktura koja se nalazi na putu usvajanja metala u samu biljku [10]. Najaktivnije područje ovog procesa nalazi se 20-40 mm iznad korenove kape. Sa ove tačke, bilo koja apsorbovana supstanca može da prolazi u druge delove biljke kroz sva živa tkiva (simplast – floem i ćelijska citoplazma), ali i neživa tkiva (apoplast – ćelijski zidovi i ksilem) [19].

Smatra se da metali mogu da uđu u biljku pasivno, prodiranjem vode, putem apsorpcije u simplast korena vođeni gradijentom elektrohemijskog potencijala same plazma-membrane, ili pak aktivno, uz učešće proteina smeštenih u dvostrukom lipidnom sloju membrane koji omogućavaju transport metala kroz plazmalemu (tzv. transportni proteini, ili proteini-transporteri) [16, 20].

Naime, iako metalni joni mogu da difunduju u apoplast korena (prostor između ćelijskog zida i plazma-membrane), njihov dalji transport kroz apoplast je ustvari blokiran nepropusnim prostorom smeštenim u endodermalnom sloju tkiva korena (tzv. Kasparijev prostor). Na ovom mestu, metalni joni moraju dalje biti transportovani kroz plazma-membranu u simplastični prostor na jedan aktivan način. Ovaj transport u simplast epidermisa opet podrazumeva angažovanje transportnih proteina membrane. Familije proteina-transportera su brojne i uglavnom specifične za svaki pojedini metal. Tako na primer, Fe^{2+} se primarno usvaja transporterom visoke specifičnosti IRT1 koji pripada tzv. familiji ZIP-proteina (*Zinc-regulated transporter/Iron-regulated transporter Proteins*) koji omogućavaju transport dvovalentnih jona i kod korena i kod izdanka. Ekspresija (pojava) IRT1 je regulisana (dirigovana, uslovljena) nedostatkom Fe u zemljištu. Akumulacija Fe u tkivu biljke prilikom pojave IRT1, očigledno se javlja kao njen odgovor na izazvan stres. Ovo sve nameće zaključak o genetskoj kontroli ekspresije IRT1. Ovaj protein može transportovati i druge dvovalentne metalne jone, ali ne i Zn [10, 21]. Još uvek nije poznato koji su to tačno transporteri iz ZIP familije zaduženi za usvajanje Zn iz zemljišta, ali se pretpostavlja da i Ni koristi isti put ulaska u biljku [7].

ZIP transporteri takođe omogućavaju ulazak neesencijalnih jona Cd^{2+} u ćelije korena. U ovom slučaju radi se o više ortologa. Pri ovome, primećeno je da visoke koncentracije Fe u zemljištu često redukuju usvajanje Cd od strane biljaka [16, 22]. I drugi dvovalentni metali, kao što su Zn, Ca, Mg i Cu, takođe mogu da inhibiraju usvajanje Cd iz rizosfernog rastvora, među kojima nivo Ca ima najjači uticaj. Naime, kako oba ova jona mogu prolaziti kroz membranu i putem katjonskih kanala, to je njihova kompeticija jako izražena. Dodatno, kako i Cd i Zn mogu biti transportovani u biljku istim transporterom ZNT1 (*Zinc Transporter*), to je odnos ova dva elementa (Zn/Cd), veoma značajan za

eventualno kasnije ispoljavanje toksičnosti samog Cd [22].

Za razliku od Fe, Zn i Cd koji se usvajaju kao dvovalentni joni, Cu se izgleda usvaja kao Cu^+ i to pomoću proteina COPT1 (*Copper Transporter*). Kako se Cu u zemljištu uglavnom nalazi kao dvovalentni jon, to se Cu^{2+} prvo mora redukovati pomoću FRO2 enzima (feri-helat-reduktaza, koja inače redukuje i trovalentno Fe do dvovalentnog). Ipak, izgleda da je u nekim slučajevima moguće da se Cu usvaja i kao dvovalentni jon, jer je primećena akumulacija proteina ZIP familije u slučajevima deficijencije ovog jona [10].

Neesencijalni arsen(V) se od strane biljaka lako mobilise i usvaja kroz transportne kanale fosfata [3]. Zbog njihove hemijske sličnosti, As(V) se nadmeće sa fosfatima u procesu usvajanja i interferiše sa metaboličkim procesima, kao što je sinteza ATP-a (adenozin-trifosfat) i oksidativna fosforilacija [16].

Za olovo, kao još jedan izrazito toksičan element, biljke nemaju kanale za usvajanje i još uvek je nepoznato kako tačno ulazi u koren. Jedino se pouzdano zna da ovaj element može da ostane vezan na karboksilne grupe uronskih kiselina na površini korena. Količina olova koja se apsorbuje korenom uglavnom i ostaje u njemu, čineći tako koren prvom barijerom za dalju translokaciju Pb u nadzemne delove biljke, gde bi njegova fitotoksičnost mogla da dođe do fatalnog izražaja. U korenu, olovo se najvećim delom vezuje na ćelijski zid kao ekstraćelijski precipitat u vidu fosfata, ili karbonata [16].

I druge metalne forme uobičajeno formiraju sulfatne, fosfatne, karbonatne i druge precipitate. Ovi precipitati se dalje imobilise ne samo u apoplastičnim prostorima, kao što je ćelijski zid, već i u simplastičnim (unutarćelijskim) prostorima, kao što su vakuole [20]. Vakuole su ćelijske organele koje se smatraju rezervoarima za čuvanje metala i to pre svega u ćelijama semena, kome su zalihe metala neophodne u onim inicijalnim fazama razvoja, kada usvajanje iz okolne sredine još uvek nije moguće [10].

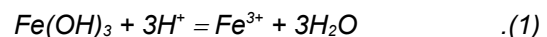
Iako su obično prisutni u zemljištu u dovoljnim količinama, metali su često teško dostupni usvajanju od strane biljaka, jer u podlozi predominantno postoje u svojim nerastvornim formama. Tako na primer, Zn i Cu su obično adsorbovani na česticama gline, CaCO_3 , ili organsku materiju, dok se Fe sreće najčešće u vidu svojih hidroksida. Primećeno je da visoke vrednosti parametara kao što su kapacitet izmene katjona (*cation exchange capacity*, CEC) i pH zemljišta, redukuju dostupnost većine metala, samim tim i mobilnost i izluženje [10]. Naime, primećeno je da usvajanje metala od strane biljaka više zavisi od njihovih biodostupnih frakcija, a manje od ukupne količine metala u zemljištu. U ovom smislu, Vamerali i sar. (2010) ističu da dostupnost metala zavisi od: intenziteta adsorpcije

metala na česticama zemljišta, sposobnosti biljaka da desorbuju i prenesu metale do svojih tkiva, ali i interakcije sa mikroorganizmima zemljišta [8].

Kako bi se izborile sa nedostupnošću metala, tj. kako bi ih učinile dostupnijim za usvajanje (biodostupnost), biljke su razvile različite mehanizme. Tako se na primer, biljke iz familije trava (*Poaceae*), tj. monokotiledone biljke, služe strategijom baziranom na helatizaciji metala, dok su dikotiledone biljke razvile strategiju baziranu na promeni oksidacionog stanja metala (praktično na redukciji). Takođe, biljke se sa ovim problemom mogu izboriti i pokušajem zakišeljavanja zemljišta [10].

1.2.1. Zakišeljavanje zemljišta

Kako bi prevazišle izazov nerastvorljivosti metala u alkalnom zemljištu, biljke mogu iskoristiti aktivnost svojih enzima ATP-aze da isporuče protone u rizosferno zemljište i tako smanje pH. Kako se pH zemljišta smanjuje, tako povećana koncentracija protona pomaže generisanju slobodnih jona metala [20]. Tako na primer, Palmer i Guerinot (2009) navode da se Fe^{3+} oslobađa iz nerastvornih oksida uz formiranje molekula vode [10]:



ATP-aze odgovorne za izlučivanje protona još nisu tačno detektovane, ali se pretpostavlja da bi one mogle biti neki od članova brojne AHA-familije (*Arabidopsis H⁺-ATPase*) Aktivnost ATP-aze mogu omogućiti uspostavljanje negativnog potencijala membrane, što takođe ima ulogu u upravljanju usvajanjem katjona [10].

1.2.2. Promena oksidacionog stanja metala

Jednom kada su oslobođeni iz nerastvornih zemljišnih helata, metali su mnogo dostupniji za usvajanje od strane biljaka. Međutim, proteini transporteri koji funkcionišu u ovom procesu, vrlo često imaju specifičan afinitet prema određenom oksidacionom stanju svakog pojedinog metala, a najčešće ih usvajaju kao dvovalentne jone. I dok se Zn u zemljištu uvek nalazi u svom oksidacionom stanju +2, Fe i Cu prvo moraju biti redukovani od strane odgovarajućih transportera IRT1 i COPT1, respektivno, kako bi u tako redukovanoj formi konačno mogli biti transportovani u unutrašnjost ćelije korena. Trovalentno Fe iz zemljišta redukuje se do Fe^{2+} enzimom gvožđe-helat-reduktaza, FRO2. Eksperimentalno je dokazano da se FRO2 uvek pojavljuje u plazma-membrani i pokazuje povećanu akumulaciju, upravo u uslovima nedostatka gvožđa. Kada je indukovano nedostatkom Fe, ovaj enzim je sposoban da redukuje i Cu, ali ipak, eksperimenta FRO2 nije dirigovana nedostatkom Cu [10].

1.2.3. Helatizacija

Nasuprot strategiji baziranoj na promeni oksidacionog stanja, biljne vrste iz porodice trava primarno koriste taktiku helatizacije. Ova taktika pod-

razumeva ekskreciju (izlučivanje) specifičnih helatora od strane biljaka u prostor rizosfere. Helatizacioni agensi namenjeni vezivanju Fe^{3+} -jona radi transporta u biljku, poznati su kao fitosiderofore. Fitosiderofore se sintetišu iz metionina, te pripadaju porodici mugeinske kiseline (MAS). Dokazano je da je ekspresija gena uključenih u biositezu MA dirigovana je nedostatkom Fe. Transport helatnog kompleksa Fe i MA (Fe-MA), vrši se pomoću membranskog transportnog proteina YS1 (*yellow-stripe 1-like*), koji je prvobitno bio detektovan kod kukuruza koji je rastao u uslovima nedostatka Fe. Kod nekih tipova duvana, izgleda da porodica MAS takođe igra ulogu i u mobilizaciji Zn (bez obzira da li biljke pate i od nedostatka Fe, ili ne). Za Cu, međutim, ne postoje podaci da fitosiderofore mogu uzeti učešće u procesu usvajanja [10].

Familija YS1 proteina transportuje kroz membranu korena i helate Cd [22]. Članovi YSL familije proteina uključeni su u distribuciju metala i kasnije, unutar biljnih tkiva [21]. Tako je jedno istraživanje kod pirinča pokazalo da fitosiderofore više služe za transport Zn između biljnih tkiva, nego za bolje usvajanje ovog metala iz zemljišta [10].

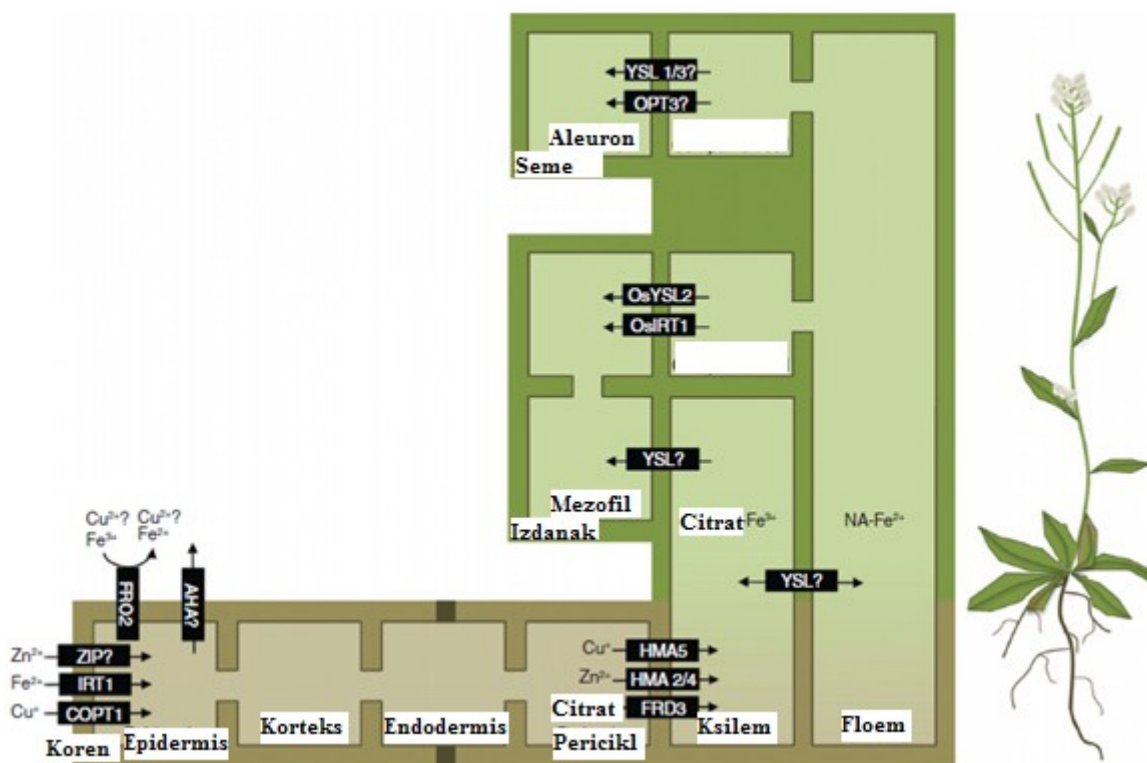
1.3. Transport metala među biljnim tkivima

Mnoge od esencijalnih uloga metala odvijaju se u fotosintetičkim tkivima nadzemnog dela biljke. Zbog toga se metali moraju transportovati iz korena

do onih tkiva u kojima su potrebni za normalno funkcionisanje biljke. Iz epidermalnih ćelija korena, metalni joni se dalje mogu kretati kroz simplastične prolaze do pericikla, kako bi bili ubačeni u ksilem [21]. Ovo je moguće ostvariti jedino aktivnim transportom. Metali dalje putuju kroz ksilem transpiracionim tokom, do nadzemnih delova. Kako se pojedina tkiva, kao što je tkivo semena, ne ishranjuju putem transpiracionog toka, to se ona moraju oslanjati na floem. Ovo se odnosi i na tkiva mladog lišća u razvoju, koja još uvek nemaju dobro oformljen ksilem (floem se diferencira mnogo brže u odnosu na ksilem) [10].

1.3.1. Transport koren-nadzemna tkiva

Tačan transporter koji prevodi Fe u ksilem još uvek nije poznat, ali je najverovatnije da se Fe transportuje u helatnom obliku do drugih molekula. Kao kandidati za helatizaciju pojavljuju se citrati i nikocian-amin (NA). NA je nađen u svim višim biljkama i služi kao prekursor u formiranju fitosiderofora kod trava. Međutim, pH koje vlada u ksilemu favorizuje helatizaciju Fe sa citratima, pre nego sa NA. Nesumnjiva je činjenica da Fe postoji u ksilemu pre svega kao Fe^{3+} -citrati (slika 3). Transporter citrata, feri-reduktaza FRD3, koja je smeštena na plazma-membrani pericikla korena i vaskularnog cilindra, je onaj protein koji isporučuje citrat u ksilem. Biljke koje nemaju ove proteine, hiperakumuliraju Fe u tkivu korena [10].



Slika 3 - Međučelijski transport metala u dikotiledonim biljkama. Adaptirano iz [10]. Oblast kvadrata, tamno braon boje, predstavlja Kasparijev prostor; FRO2 i AHA– enzimi koji doprinose boljem usvajanju metala; ZIP, IRT1, COPT1, HMAs, FRD3, YSL– proteini transporter; NA– nikocian-amin

Cink se isporučuje u ksilem na dugodometni transport preko HMA2 transportera (*Heavy Metal transporting ATP-ases*), koji su lokalizovani na plazma-membrani između korena i nadzemne vaskulature (slika 3). Generalno, HMAs proteini se dele u dve klase: oni koji transportuju monovalentne katjone (Cu/Ag grupa) i oni koji transportuju divalentne katjone (Zn/Co/Cd/Pb grupa) [22]. Ligandi koji bi mogli da omoguće transport Zn u nadzemne delove su NA i organske kiseline [10].

Da isporučivanje Cu u vaskulaturu takođe postoji kroz HMAs familiju proteina, pokazali su i eksperimenti: ekspresija HMA5 postoji u korenu samo u slučaju previsokih koncentracija ovog metala u tom delu biljke. Akumulacijom HMA5, biljka nastoji da te visoke koncentracije prevede iz korena u nadzemne delove. Tom prilikom, Cu se izgleda pre svega helatizuje na NA [10].

Biljke translociraju u svoje nadzemne organe čak i Pb, koje, kao ekstremno toksičan element inače nastoje da zadrže u korenu. Tako se preostalo nevezano Pb, preko Ca-kanala prvo prebacuje do Kasparijevog prostora endodermisa. Pri niskim koncentracijama Pb, ovaj prostor može da bude dobra barijera za dalje kretanje prema centralnog cilindra. Međutim, Pb se može helatizovati na fitohelatine i tako preneti u nove strukture. Takođe, neke biljke transportuju Pb do stabljika i listova u strukturama sličnim Pb-acetatu, Pb-nitratu i Pb-sulfidu [16].

1.3.2. Intracelularni transport

Kada su jednom transportovani u odgovarajuće tkivo, metali se moraju ispravno distribuirati i na celularnom nivou, tj. u samoj ćeliji, kako bi se njihovi neophodni nivoi osigurali u odgovarajućim delovima ćelije, ili pak kako bi se bezbedno uklonili njihovi viškovi. Tako na primer, Fe, Cu i Zn se moraju transportovati do hloroplasta, mitohondrija, ali i vakuola, što je sve takođe uslovljeno i omogućeno ekspresijom odgovarajućih proteina transportera [10].

2. STRATEGIJE BILJAKA U BORBI PROTIV TOKSIČNOSTI METALA NA CELULARNOM NIVOU

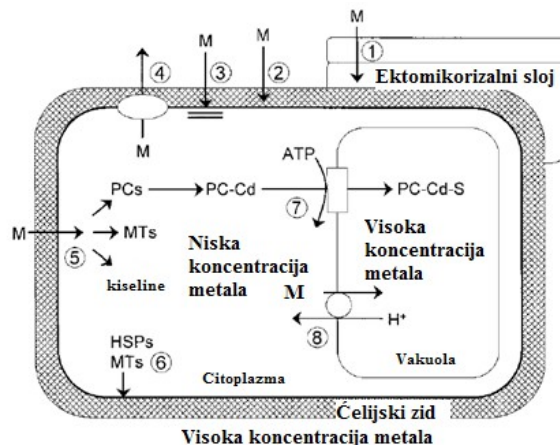
Iste osobine metala koje ih čine tako neophodnim za rast i razvoj biljke, takođe ih mogu učiniti visoko toksičnim kada se nađu unutar ćelije. Po [18], biljke mogu da poseduju čitav niz potencijalnih celularnih mehanizama koji su uključeni u procese detoksifikacije i tolerancije prema metalnom stresu, kao što su:

1. upotreba mikoriza u restrikciji kretanja metala prema korenu,
2. vezivanje metala na ćelijski zid i izlučivanje ekstracelularnih ekskudata korena,
3. redukovano usvajanje, ili čak ispumpavanje metala na plazma membrani korena,
4. helatizacija metala u citosolu različitim ligandima (peptidi bogati cisteinom: fitohelatini, PCs i

metalotioneini, MTs, kao i amino- i organske kiseline) radi:

- popravke proteina membrane koji su oštećeni stresom (MTs i HSPs (*Heat Shock Proteins*, proteini indukovani toplotnim šokom)) i

- kompartmentacije metala u vakuole fitohelatini i to transporterima lokalizovanim u tonoplastu (na primer: razmenjivač protona sa jonima metala, tj. antiporter: H^+ /katjon metala je protein koji je integralni deo fosfolipidne membrane i omogućuje aktivni transport dva jona u suprotnim pravcima, tj. omogućuje njihovu razmenu) (slika 4).



Slika 4 - Biljni celularni mehanizmi detoksifikacije i tolerancije na metale. Adaptirano [18]. M- metal; PCs- fitohelatini; MTs- metalotioneini; HSPs- proteini indukovani toplotnim šokom

2.1. Uloga mikoriza

Uloga gljiva koje žive na korenu biljaka (pre svega drveća i žbunja), a posebno ektomikoriza, još uvek je nedovoljno jasna u smislu efekata koji se pojavljuju prilikom usvajanja metala od strane biljaka. Brojna istraživanja koja su se bavila ovim pitanjem pružila su kontradiktorne rezultate. Tako na primer, pokazalo se da ektomikorizalna gljivica *Paxillus involutus* zadržava Zn, tj. ne dozvoljava njegov prodor u tkiva biljke crnog bora (*Pinus sylvestris*), dok jedna druga ektomikorizalna gljivica: *Thelephora terrestris*, zadržava samo manju količinu cinka i čak omogućava povećanje sadržaja ovog metala u domaćinu, tj. crnom boru [18]. Naime, gljive pre svega ostvaruju restrikciju kretanja metala prema korenu biljke-domaćina, što se realizuje kroz: apsorpciju metala na samom gljivičnom omotaču, redukovani pristup metala u apoplast korena (u skladu sa hidrofobnošću samog štita), helatizaciju ekskudatima gljiva i adsorpciju na spoljašnjem micelijumu [18].

2.2. Vezivanje metala na ćelijski zid i izlučivanje ekstracelularnih ekskudata korena

Vezivanje metala na ćelijski zid korena je još jedna kontroverzna tema, jer iako je ovaj biljni or-

gan u direktnom kontaktu sa zemljišnim rastvorom, adsorpcija metala na ćelijskom zidu mora da bude ograničenog kapaciteta, te zbog toga ima i ograničeni uticaj na aktivnost metala na površini plazma-membrane. Ipak, istraživanja su pokazala da metal-tolerantna vrsta, *Silene vulgaris* ssp. *humilis* akumulira brojne metale na ćelijskom zidu epidermisa, podjednako vezane na proteine, ili pak u vidu silikata [18].

Gallego i sar. (2012), takođe navode da je ćelijski zid korena identifikovan kao krucijalno mesto nagomilavanja kod biljaka, kao i da je ta depozicija jedan od odlučujućih mehanizama u toleranciji teških metala [22]. Pretpostavlja se, naime, da zbog svog negativnog naelektrisanja, ćelijski zid ima značajan kapacitet za vezivanje i zadržavanje teških metala. Analiza lokalizacije Cd elektronskim mikroskopom pokazala je da ćelijski zid korena sadrži najveći deo ovog metala u poređenju sa sadržajem u citoplazmi [16].

Mnogo pouzdaniji dokazi nađeni su na polju izlučivanja različitih ekskudata biljaka, za koje se pokazalo da mogu na više načina da deluju na metale iz zemljišta. Ekskudati biljaka uobičajeno sadrže ligande koji su pogodni za helatizaciju metala (brojne amino i organske kiseline, itd.), te se njihovim izlučivanjem u zemljište uobičajeno mobilišu mnogi metalni joni, koji na taj način postaju dostupniji za usvajanje. Jedno istraživanje biljaka, u cilju pronalazjenja dobrih hiperakumulatora Ni, pokazalo je da su čak i ne-hiperakumulatorske biljke imale visok sadržaj histidina i citrata (helatori Ni) u svojim ekskudatima [18].

2.3. Uloga plazmaleme

Visoke koncentracije teških metala (posebno Cu) mogu značajno uticati na funkciju plazmaleme. Tako je na primer, bilo pokazano da visoke koncentracije Cu, ali ne i Zn, izazivaju povećani efluks K^+ -jona iz korenja *Agrostis capilaris*. Sličan efekat Cu je pokazao i na druge jone, te se danas smatra da je ovo "curenje" jona glavni pokazatelj oštećenja membrane usled toksičnog dejstva Cu. Ovakvo oštećenje može biti rezultat različitih mehanizama uključujući oksidaciju i unakrsno vezivanje tiolnih grupa proteina, inhibiciju ključnih membranskih proteina, kao i promenu u sastavu i permeabilnosti lipida membrane. Kontradiktorno, tolerancija može obuhvatiti zaštitu integriteta plazma-membrane čak i putem povećanog curenja ćelijskog rastvora, mada u ovom smislu, još nema dovoljno dokaza [18].

Drugi faktor koji može biti uključen u održanje integriteta membrane u prisustvu teških metala može biti i poboljšana reparacija membrane posle njenog oštećenja. Ovo uobičajeno podrazumeva učešće proteina indukovanih toplotnim stresom (*Heat Shock Proteins*) i metalotioneina (MTs) [18].

Sledeći faktori koji igraju značajnu ulogu u homeostazi metala jesu prevencija, ili redukcija njihovog ulaska u biljnu ćeliju, ili pak aktivni efluks, odnosno izbacivanje metala ukoliko su već usvojeni u citosolu. Međutim, kako su mnogi od metala i esencijalni za biljke, to njihova potpuna ekskluzija nije moguća; selektivni efluks je mnogo verovatniji. Najjasniji primer redukovanog usvajanja kao mehanizma tolerancije stečenog adaptacijom vezan je za As: kod genotipa biljke *Holcus lanatus* koji je tolerantan prema ovom metaloidu, iznosi usvajanja su mnogo niži nego kod netolerantnog genotipa. Tolerantne biljke verovatno razvijaju supresiju transportnog sistema visokog afiniteta i to zajedno sa povećanom produkcijom fitohelatina (PCs), pošto se značajne količine As svakako još uvek mogu naći u citosolu. Alternativna strategija za kontrolu intracelularnih nivoa metala, aktivni efluks (*efluks pumping*) je mehanizam za koji postoji vrlo malo direktnih dokaza. Kod bakterija, međutim, ovo je osnova skoro svih rezistencija prema toksičnim jonima, gde su uključeni transporteri kao što su ATP-aze P-tipa, ili katjon/ H^+ antiporter. Kod biljaka, efluks transporteri koji su identifikovani su: CPx-ATP-aze, NRAMP (*Natural Resistance Associated Macrophage Protein*), familija proteina CDF (*Cation Diffusion Facilitator*) i familija ZIP proteina [18].

2.4. Uloga helatora metala

2.4.1. Proteini indukovani toplotnim šokom

Proteini indukovani toplotnim šokom (HSPs) su pronađeni u svim vrstama organizama, kao odgovor na stresne uslove, pa tako i u slučajevima metalnog stresa. Mogu biti različite molekulske mase, pa se razlikuju "sitni" i "krupni" HSPs. HSPs su odgovorni za normalno funkcionisanje proteina, ali imaju i ulogu u njihovoj zaštiti i reparaciji. U uslovima visokih koncentracija teških metala kao što su Cu i Cd na primer, primećena je povećana ekspresija ovih proteina kod mnogih metal-tolerantnih biljaka i to kako u nukleusu i citosolu, tako i u plazma-membrani (praktično, zaštita i unutrašnjosti ćelije i same membrane) [18].

2.4.2. Fitohelatini

Jedan od najvažnijih mehanizama u detoksifikaciji i toleranciji prema teškim metalima predstavlja stvaranje helata u citosolu ćelije. Ovo se odvija zahvaljujući prisustvu onih molekula koji imaju visok afinitet prema metalima, te tako grade sa njima odgovarajuće komplekse. Kao što je već istaknuto, potencijalni ligandi u ovom slučaju su amino-kiseline, organske kiseline i peptidi bogati cisteinom: fitohelatini (PCs) i metalotioneini (MTs).

PCs su peptidi sa opštom strukturom: $(\gamma\text{-Glu Cys})_n\text{Gly}$, gde je $n = 2-11$. Oni se indukuju u biljci vrlo brzo posle izlaganja metalnom stresu. PCs se

sintetišu uz enzim PC-sitaza koji se aktivira upravo u prisustvu metalnih jona koristeći kao supstrat molekul glutationa (Glu-Cys-Gly, GSH) [18]. Osim funkcije prekursora fitohelatina, GSH se danas smatra najvažnijim antioksidantom uključenim u ćelijsku odbranu od toksikanata; on funkcioniše kao direktni "hvatač" slobodnih radikala nastalih u biljci koja se razvija pod stresnim uslovima [1].

Koristeći biljku *Brassica juncea*, bilo je pokazano da se ovi peptidi brzo biosintetišu u ćeliji posle izlaganja visokim koncentracijama Cd i to čak u količini koja je teoretski bila dovoljna da helatizuje sav usvojeni Cd [18]. PCs helatizuju slobodne jone Cd preko tiolnih grupa cisteina, štiteći na taj način citosol od toksičnih efekata ovog opasnog polutanta, dok poslednji korak u Cd-detoksifikaciji uključuje akumulaciju helata Cd-PCs u vakuolama [22].

Osim Cd, PCs su važni i za detoksifikaciju od As, ali zato nije do kraja jasno kakvu ulogu igraju u detoksifikaciji Zn, Ni i Se. Takođe, njihova uloga u detoksifikaciji Cu još uvek nije dovoljno jasno potvrđena [18]. PCs takođe mogu helatizovati i druge ekstremno toksične metale, kao što je olovo [16]. Zna se još da PCs imaju ulogu ne samo u održanju homeostaze esencijalnih teških metala, već i metabolizmu sumpora [18].

2.4.3. Metalotioneini

Metalotioneini (MTs) su polipeptidi koji su lokalizovani u citosolu i mogu da helatizuju metalne jone formirajući komplekse. Oni se proizvode kao odgovor na metalni stres i mogu se klasifikovati u dve osnovne grupe. Klasa 1MTs poseduje ostatke cisteina koji se mogu porediti sa ostacima cisteina kod MTs sisara, dok se ova paralela ne može povući kod klase 2MTs. Mnoge više biljke imaju i više klase ove familije proteina, ali njihova potpuna uloga u detoksifikaciji teških metala tek treba da bude objašnjena. Smatra se da mogu imati značajnu ulogu u vezivanju Cd. Takođe se smatra ispravnim da oni mogu delovati u popravci oštećene membrane i kao antioksidansi [18, 22].

2.4.4. Organske kiseline i amino-kiseline

Karboksilne kiseline kao što su: limunska, jabučna i amino-kiseline poput histidina (His) i NA su helatori teških metala, tako da se pretpostavlja da mogu uzeti ušesča i u procesima detoksifikacije. Tako na primer, zapaženo je povećanje koncentracije His u ksilemu i do 36 puta veće u odnosu na normalno, onda kada je biljka hiperakumulator Ni, *Allysum lesbiacum*, bila izložena visokim nivoima ovog metala. Histidin takođe može biti i konstituent ekskudata korena [10, 18].

2.5. Kompartimentalizacija u vakuole

Većina stručne javnosti se slaže da opisani efluks jona kroz plazma-membranu i transport u vakuole predstavljaju dva najvažnija mehanizma tolerancije. Kompartimentalizacija u vakuole potvrđe-

na je u slučaju mnogih metala. Tako na primer, pomenuti mehanizam transporta Cd u vakuole fitohelatinima se pokazao uspešnim i u slučaju Zn, što je bilo potvrđeno eksperimentima sa Zn⁶⁵ obeležnim jonom. Međutim, izgleda da ovo nije slučaj kada je u pitanju jon Ni. Moguće je da se Ni i neki drugi metalni joni ubacuju u vakuole putem razmene sa jonima H⁺, tj. sistemom katjon/H⁺ antiportera, ali i ova pretpostavka još uvek nije nesumnjivo potvrđena [18]. Za Zn se pouzdano zna da se može prebaciti iz citosola u vakuolu putem Zn²⁺/H⁺ antiportera [1], a isto važi i za Cd (pomoću Cd/H⁺ antiportera) [22].

3. ZAKLJUČAK

Na ćelijskom nivou, više biljke mogu da iskoriste nekoliko mehanizama kako bi izbegle toksično dejstvo metala: smanjuju biodostupnost metala, kontrolišu inluks i promovišu efluks metala, helatizuju metale, sekvstriraju ih i kompartmentalizuju, ali i detoksifikuju nastale ROS.

Može se reći da se celularni mehanizmi tolerancije na metale pojednostavljeno mogu klasifikovati u dve osnovne kategorije. Jedna od strategija je održanje koncentracija toksičnih metala u citoplazmi niskim i to: prevenirajući transport metala kroz plazma-membranu, povećavajući vezivanje metalnih jona na ćelijski zid, redukujući usvajanje kroz modifikovane jonske kanale, ili isumpavajući metale van ćelije aktiviranjem efluks pumpi (poput bakterija kod kojih je ovaj mehanizam dominantan). Druga strategija je detoksifikacija metalnih jona koji su se već našli u citosolu kroz proces inaktivacije, preko helatizacije, ili konverzije toksičnog jona u manje toksičnu formu i kompartmentalizacije. Ovo je ujedno i najvažniji citoplazmatični mehanizam za homeostazu metala u biljkama koji, zahvaljujući svom relativno nespecifičnom načinu delovanja, obezbeđuje toleranciju i prema neesencijalnim metalima. Ma koju od strategija ubotrebile kako bi ograničile negativne efekte toksičnih metala, biljke "znaju" da odgovor na metal treba da bude striktno regulisan da smanji štetu, ali i da osigura adekvatnu homeostazu esencijalnih minerala. Zato je odgovor biljaka na "metalni" stres rezultat kombinacije ćelijskog transportnog mehanizma i aktivacije signalnih puteva. Ovi procesi očigledno najviše zavise od vrste biljke (genotipa), a svakako i vrste metala, pa je za dizajniranje jednog efikasnog postupka fitoremedijacije potrebno dobro poznavanje i razumevanje i jednog i drugog faktora.

LITERATURA

- [1] Sarma H, (2011) Metal Hyperaccumulation in Plants: A Review Focusing on Phytoremediation Technology. J Environ Sci Technol 4(2), 118-138.

- [2] Bhaduri AM and Fulekar MH, (2012) Antioxidant enzyme responses of plants to heavy metal stress. *Rev Environ Sci Biotechnol* 11, 55–69.
- [3] Alagić SČ, Šerbula SS, Tošić SB, Pavlović AN, Petrović JV, (2013) Bioaccumulation of Arsenic and Cadmium in Birch and Lime from the Bor Region. *Arch Environ Contam Toxicol* 65(4), 671-682.
- [4] Kabata-Pendias A, Pendias H (2001) Trace elements in soils and plants. CRC Press LLC, Boca Raton
- [5] Nagajyoti PC, Lee KD, (2010) Sreekanth TVM Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environ Chem Lett* 8, 199–216.
- [6] Lin Y-F, Aarts MGM, (2012) The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants. *Cell Mol Life Sci* 69, 3187–3206.
- [7] Rascio N, Navari-Izzo F, (2011) Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Sci* 180, 169-181.
- [8] Vamerli T, Bandiera M, Mosca G, (2010) Field crops for phytoremediation of metal-contaminated land. A review. *Environ Chem Lett* 8, 1-17.
- [9] Flora SJS, Mittal M, Mehta A, (2008) Heavy metal induced oxidative stress & its possible reversal by chelation therapy. *Indian J Med Res* 128, 501–523.
- [10] Palmer CM, Guerinot ML, (2009) Facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. *Nat Chem Biol* 5(5), 333-340.
- [11] Alloway BJ (1990), Heavy metals in soil. Blackie and Son Ltd, London, pp: 1-339
- [12] Maric M, Antonijevic M, Alagic S, (2013) The investigation of the possibility for using some wild and cultivated plants as hyperaccumulators of heavy metals from contaminated soil. *Environ Sci Poll Res* 20(2), 1181-1188.
- [13] Yadav SK, (2010) Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *S Afr J Bot* 76, 167–179.
- [14] Gonnelli C, Renella G (2012), Chromium and Nickel. In Alloway BJ (ed) *Heavy Metals in Soils. Trace Metals and Metalloids in Soils and their Bioavailability. Environmental Pollution* (22). Third Edition, Springer Dordrecht Heidelberg New York London, pp 313-334
- [15] Yusuf M, Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A, (2011) Nickel: An Overview of Uptake, Essentiality and Toxicity in Plants. *Bull Environ Contam Toxicol* 86(1), 1-17.
- [16] Peralta-Videa JR, Lopez ML, Narayan M, Saupé G, Gardea-Torresdey J, (2009) The biochemistry of environmental heavy metal uptake by plants: Implications for the food chain. *Int J Biochem Cell B* 41, 1665–1677.
- [17] Antonijevic MM, Dimitrijevic MD, Milic SM, Nujkic MM, (2012) Metal concentrations in the soils and native plants surrounding the old flotation tailings pond of the Copper Mining and Smelting Complex Bor (Serbia). *J Environ Monit* 14, 866-877.
- [18] Hall JL, (2002) Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J Exp Bot* 53 (366), 1-11.
- [19] Alagić S.Č, Dimitrijević M, Grujić A, (2014) Mehanizmi fitoremedijacije perzistentnih organskih zagađivača: trihlor-etilena i polihlorovanih bifenila iz kontaminiranih zemljišta. *Ecologica* 73(21), str 61 - 66
- [20] Marques APGC, Rangel AOSS, Castro PML, (2009) Remediation of Heavy Metal Contaminated Soils: Phytoremediation as a Potentially Promising Clean-Up Technology. *Crit Rev Env Sci Tec* 39, 622–654.
- [21] Verbruggen N, Hermans C, Schat H, (2009) Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants. *New Phytol* 181, 759–776.
- [22] Gallego SM, Pena LB, Barcia RA, Azpilicueta CE, Iannone MF, Rosales EP, Zawoznik MS, Groppa MD, Benavides MP, (2012) Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: Insight into regulatory mechanisms. *Environ Exp Bot* 83, 33-46.

ABSTRACT

PLANTS STRATEGIES AGAINST METAL PHYTOTOXICITY AS A KEY PREREQUISITE FOR AN EFFECTIVE PHYTOREMEDIATION: CELLULAR MECHANISMS, PART I

The tolerance of plants to metal stress is the key prerequisite for an effective phytoremediation. Numerous biochemical reactions occur in plants under metal stress, so those plants with better ability to adjust to the toxicity effects are able to survive in impacted sites and are better candidates for phytoremediation purposes. Plants pose a wide range of mechanisms which may be involved in metal detoxification/tolerance processes, such as: binding of metals to cell wall and excretion of root exudates, restriction of metal movement to roots by mycorrhizas, reduced influx

or even active efflux from the cytosol, reparation and protection of plazma membrane, chelation of metals in the cytosol and the compartmentation in the vacuole.

Keywords: *heavy metals, plants, tolerance, phytoremediation*

Scientific paper

Received for Publication: 16. 10. 2013.

Accepted for Publication: 11. 01. 2014.