

Aleksandra Zajączkowska, Jolanta Korzeniowska

*Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa – Państwowy Instytut Badawczy
w Puławach*

WPLYW NAWOŻENIA KRZEMEM NA ZMNIĘSZENIE SZKODLIWEGO WPLYWU METALI CIĘŻKICH DLA ROŚLIN*

Słowa kluczowe: metale ciężkie, toksyczność dla roślin, stres, krzem

Wstęp

Nadmiar metali ciężkich w glebach jest zagrożeniem zarówno dla wód, jak i dla całego łańcucha pokarmowego. Źródłem metali jest spalanie paliw, przemysł, górnictwo, a także wprowadzanie do gleby osadów ściekowych, nawozów i środków ochrony roślin (23). Zanieczyszczenia metaliczne są trwałe i toksyczne, przez co stwarzają problemy środowiskowe, wpływają negatywnie na rośliny, zwierzęta i ostatecznie na zdrowie ludzi (43, 54). Metale z gleby poprzez wymywanie w głąb profilu lub poprzez spływy powierzchniowe mogą przedostawać się do wód, a następnie zanieczyszczać Bałtyk (10). Rośliny rosnące w środowisku z nadmiarem metali ciężkich wykazują zmiany metabolizmu (3, 33), niższą produkcję biomasy (18, 28) oraz nadmierne gromadzenie metali w swoich tkankach (29, 53). Istnieje możliwość zapobiegania tym zmianom poprzez różne zabiegi agrotechniczne. Jedną z możliwości łagodzenia toksyczności metali ciężkich dla roślin jest nawożenie krzemem (22).

Krzem (Si) jest drugim po tlenie najbardziej rozpowszechnionym pierwiastkiem w skorupie ziemskiej i odgrywa bardzo ważną rolę w obiegu materii. Wchodzi w skład ponad 370 minerałów skałotwórczych i stanowi 26% całości skorupy ziemskiej. Jest jednym z podstawowych składników gleb i elementem niemal wszystkich skał macierzystych (9). Krzem nie występuje w stanie wolnym w przyrodzie, a w postaci krzemionki (SiO_2) lub krzemianów. Są to formy praktycznie nierozpuszczalne w wodzie, a w związku z tym niedostępne dla roślin. Jedyną przyswajalną formą Si jest kwas ortokrzemowy (H_4SiO_4). Mimo dużej zawartości Si w glebie pobieranie tego pierwiastka jest utrudnione, ponieważ uwalnianie kwasu krzemowego

* Opracowanie wykonano w ramach zadania 1.6 w programie wieloletnim IUNG-PIB.

z krzemionki oraz krzemianów jest procesem nadzwyczaj powolnym i ograniczonym (32). Kwas ortokrzemowy w momencie uwolnienia do roztworu glebowego staje się niestabilny, jego cząsteczki wykazują wysoką skłonność do polimeryzacji i bardzo łatwo przechodzi w nierozpuszczalne i niedostępne formy dla roślin. W związku z tym przyswajalna ilość krzemu dla roślin w glebach jest relatywnie niewielka i paradoksalnie rośliny rosnące na glebie zawierającej bardzo duże ilości Si mogą doświadczać jego niedoboru.

Chociaż Si nie był uważany za pierwiastek niezbędny dla roślin wyższych, udowodniono, że jest on korzystny dla zdrowego wzrostu i rozwoju wielu gatunków roślin, w szczególności jednoliściennych, takich jak ryż czy trzcina cukrowa (15, 16). Niektórzy autorzy uważają, że w najbliższej przyszłości Si może zostać uznany za pierwiastek niezbędny dla roślin (14, 33). Korzystne jego działanie jest szczególnie wyraźne u roślin narażonych na stres abiotyczny i biotyczny (15, 16, 37). W ciągu ostatnich dwóch dekad przeprowadzono wiele badań mających na celu wyjaśnienie roli Si w zwiększonej tolerancji i odporności roślin na stresy abiotyczne i biotyczne. W literaturze światowej znajdują się informacje dotyczące roli, jaką pełni Si w zwiększaniu tolerancji roślin na suszę (5), choroby (47), zasolenie (49). Stosunkowo najmniej jest poznany udział Si w łagodzeniu skutków toksyczności metali ciężkich. Niniejszy artykuł przedstawia najnowsze badania dotyczące możliwości zmniejszenia negatywnych skutków toksyczności Cd, Zn i Cu dla roślin poprzez egzogenną aplikację Si.

Zmniejszenie szkodliwego wpływu Cd na skutek aplikacji Si

Analizując literaturę światową na temat wpływu krzemu na łagodzenie toksyczności metali ciężkich, można stwierdzić, że najwięcej badań przeprowadzono na temat kadmu. Pierwiastek ten charakteryzuje się największą mobilnością ze wszystkich metali (7) i dlatego w łatwy sposób przedostaje się do roślin. Obecność Cd w roślinie powoduje zaburzenie wielu jej procesów metabolicznych i fizjologicznych (13, 45). Kadm przyczynia się również do zmniejszenia pobierania i rozprowadzania składników mineralnych i wody (11, 19). Prowadzi to do zahamowania wzrostu i rozwoju roślin, a nawet ich śmierci (25, 59).

Badania nad łagodzeniem przez Si stresu spowodowanego nadmiarem kadmu, o których donosi literatura prowadzone są w kulturach wodnych lub w wazonach wypełnionych glebą (tab. 1). W pierwszym przypadku Cd i Si są dodawane do pożywki wodnej, w drugim Cd jest dodawany do gleby, a Si aplikowany doglebowo lub dolistnie. Literatura opisuje różne efekty stosowania Si w sytuacji wystąpienia stresu Cd u roślin. Najczęściej prace donoszą o wpływie krzemu na: plon, zawartości Cd w różnych organach roślin, zawartość chlorofilu i aldehydu malonowego (MDA) w liściach, zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych, zmniejszenie transportu Cd z korzeni do pędów oraz immobilizację Cd w roślinach i w glebie.

Tabela 1

Wzrost plonu i spadek zawartości Cd w roślinach pod wpływem aplikacji Si w stosunku do obiektów z samym Cd

Autorzy, Roślina doświadczalna	Metoda	Skażenie Cd	Forma i sposób aplikacji Si	Dawka Si	Wzrost biomasy w % ¹	Zmniejszenie zawartości Cd w % ¹
Dresler i in., 2015 Kukurydza – siewki	kultury wodne	50 μM	K ₂ SiO ₃ do pożywki	0,1; 0,5; 1,5; 3,0 i 5,0 mM	pędy: nie korzenie: nie	pędy: nie korzenie: tak ³
Farooq i in., 2013 Bawełna – młode rośliny	kultury wodne	1 i 5 μM	Na ₂ SiO ₃ do pożywki	1 mM	liście: 31 ² /57 ³ łodygi: 26/35 korzenie: 25/61	liście: 30 ² /30 ³ łodygi: 30/40 korzenie: 20/30
Shi i in., 2005 Ryż – siewki	kultury wodne	27 μM	K ₂ SiO ₃ do pożywki	1,8 mM	pędy: 42	pędy: 24 korzenie: 21
Song i in., 2009 Kapusta chińska –siewki	kultury wodne	0,5 i 5,0 mg·L ⁻¹	K ₂ SiO ₃ do pożywki	1,5 mM	pędy: 13 ² /25 ³ korzenie: 22/41	pędy 15 ² /36 ³ korzenie: wzrost
Vaculic i in., 2009 Kukurydza – siewki	kultury wodne	5 μM	SiO ₂ + NaOH do pożywki	35 mM	pędy: 24 korzenie: 14	pędy: wzrost korzenie: wzrost
Vaculic i in., 2012 Kukurydza – siewki	kultury wodne	5 i 50 μM	SiO ₂ + NaOH do pożywki	5 mM	korzenie: 14 ² /28 ³	pędy: wzrost korzenie: 14
Hussain i in., 2015 Pszennica – dojrza – łość pełna	piasek wysycony pożywką	25; 50 i 75 μM	Na ₂ SiO ₃ do pożywki	1,5 mM	pędy: tak korzenie: tak	ziarno: tak słoma: tak/nie ⁶
Liang i in., 2005 Kukurydza – młode rośliny	wazony z glebą	20; 40 mg·kg ⁻¹	Na ₂ SiO ₃ doglebowo	50; 400 mg·kg ⁻¹	pędy: tak korzenie: tak	pędy: tak korzenie: tak
Liu i in., 2009 Ryż – siewki i dojrzałość pełna	wazony z glebą	5; 10; 20 i 30 mg·kg ⁻¹	zole Si dolistnie	5 mM	ziarno: tak słoma: tak	ziarno: tak słoma: tak
Naeem i in., 2014 Pszennica – dojrza – łość pełna	wazony z glebą	10 mg·kg ⁻¹	CaSiO ₃ doglebowo	50; 100 i 150 mg·kg ⁻¹	biomasa: nie	ziarno: tak słoma: tak korzenie: nie
Rizwan i in., 2012 Pszennica – młode rośliny	wazony z glebą	0,7 mg·kg ⁻¹	amorficzny Si, doglebowo	1; 10 i 15 t·ha ⁻¹	nie badano	pędy 15-36 ⁴ korzenie: wzrost
Treder i Cieśliński, 2005, Truskawka – dojrzałość pełna	wazony z glebą, 2 gleby	4,4; 8,8; 13, 2 i 17,6 μM Cd·kg ⁻¹	K ₂ SiO ₃ doglebowo i dolistnie	a) 16,7 mM·kg ⁻¹ gleby b) 16,7 mM·roślinie ⁻¹ c) 16,7+16,7	nie badano	łodygi: tak/nie ⁵ liście: tak/nie owoce: tak/nie,
Zhao i in., 2020 Ryż – dojrzałość pełna	wazony z glebą, 2 gleby	5 mg·kg ⁻¹	Na ₂ SiO ₃ doglebowo	90 i 120 mg·kg ⁻¹ SiO ₂	biomasa: 14,5–17,5/ 39,5–43,1 ^(4,5)	słoma: tak ziarno: tak korzenie: tak

¹Słów „nie” i „tak” użyto gdy odczytanie dokładnych wartości z wykresu było niemożliwe; ²dla pierwszej dawki Cd; ³dla drugiej dawki Cd; ⁴zależnie od dawki Si; ⁵zależnie od gleby i sposobu aplikacji; ⁶zależnie od odmiany

Źródło: opracowanie własne

Zmniejszenie spadku biomasy roślin

Kadm w podłożu powoduje zahamowanie wzrostu i rozwoju roślin, co objawia się depresją plonów. Aplikacja Si najczęściej zmniejsza ten spadek i powoduje, że na obiekcie Cd+Si uzyskuje się większe plony niż na obiekcie z samym Cd bez dodatku Si. Większość prac opisujących to zjawisko dotyczy reakcji siewek roślin rosnących w kulturach wodnych (tab. 1). Farooq i in. (17) wykazali, że dodanie Si do pożywki zanieczyszczonej Cd powodowało zmniejszenie depresji biomasy liści i korzeni. Biomasa roślin uzyskana na obiekcie Cd+Si była o 30–60% większa niż na obiekcie Cd bez Si, przy czym wyższa dawka Si powodowała większy korzystny efekt. Vaculik i in. (57) stwierdzili, że obiekt Cd+Si charakteryzował się o 24% większą biomasa pędów i 14% większą biomasa korzeni 13-dniowych siewek kukurydzy w porównaniu z obiektem z samym Cd. Również w badaniach Shi i in. (48), Songa i in. (52) oraz Hussain i in. (21) zastosowany Si zmniejszał depresję plonów młodych roślin ryżu, kapusty chińskiej i pszenicy spowodowaną toksycznością Cd.

Zmniejszenie spadku plonów na skutek aplikacji Si obserwowano również w badaniach prowadzonych w wazonach wypełnionych glebą (tab. 1). Liang i in. (34) stwierdzili, że wprowadzenie Si do gleby zanieczyszczonej Cd zmniejszało spadek plonów pędów i korzeni kukurydzy, co świadczy o wpływie Si na wzrost tolerancji kukurydzy na stres spowodowany przez ten pierwiastek. W badaniach Zhao i in. (60) dodatek Si do gleby spowodował wzrost plonów ryżu o 20–28% w stosunku do obiektów z Cd bez Si. Również Liu i in. (35) wykazali zmniejszenie spadku plonu ziarna i słomy ryżu wskutek dolistnej aplikacji zoli krzemowych.

Niekiedy jednak nie odnotowano korzystnego wpływu Si na biomasę roślin zatrutych Cd. Dresler i in. (12) nie wykazali dodatniego wpływu krzemu aplikowanego do pożywki na biomasę młodych, 10-dniowych siewek kukurydzy rosnących w kulturach wodnych z nadmiarem Cd. Jednak sam Si bez Cd działał na siewki korzystnie, powodując 34% wzrost biomasy pędów i 37% wzrost biomasy korzeni w stosunku do obiektu kontrolnego bez Si.

Zmiany zawartości kadmu w roślinach

Zawartość Cd w roślinach rosnących w podłożu zanieczyszczonym tym pierwiastkiem silnie wzrasta. Aplikacja Si zmienia zawartość tego metalu w roślinach (tab. 1). Zmiany te nie są jednak jednoznaczne, a autorzy informują o różnych wynikach. Najczęściej aplikacja Si w sytuacji stresu wywołanego nadmiarem Cd jest dla roślin korzystna i powoduje zmniejszenie zawartości tego metalu w roślinach, co ma dodatni wpływ na plony.

Farooq i in. (17) wykazali zmniejszenie zawartości Cd o ok. 30% w liściach, 30–40% w łodygach i 20–30% w korzeniach 2-miesięcznych roślin bawełny, a Shi i in. (48) – w korzeniach i pędach siewek ryżu uprawianych hydroponicznie, gdzie Cd i Si dodawano do pożywki. Zhao i in. (60) w badaniach wazonowych wykazali, że dogłębne zastosowanie Si zmniejszyło akumulację Cd w ziarnie, słomie

i korzeniach ryżu w porównaniu z obiektem bez dodatku Si w glebach zarówno kwaśnych, jak i zasadowych. Liu i in. (35) wykazali, że dzięki dolistnemu zastosowaniu Si w formie zoli zawartość Cd w ziarnie i słomie ryżu uprawianego na glebie skażonej Cd uległy znacznemu zmniejszeniu. Jednak zmniejszenie zawartości w słomie było znacznie mniejsze niż w ziarnie. Natomiast Dresler i in. (12), w zależności od dawki Si dodanej do pożywki zanieczyszczonej Cd, wykazali ok. 30% zmniejszenie akumulacji Cd w korzeniach, przy jednoczesnym braku zmian koncentracji tego metalu w pędach 10-dniowych siewek kukurydzy uprawianej hydroponicznie.

Nie zawsze jednak wyniki badań były tak jednoznaczne. Wielu autorów wykazało, że zmiany zawartości zależą od odmiany rośliny lub gleby, na której jest uprawiana. Hussain i in. (21) w doświadczeniu wazonowym badali wpływ Cd i Si na dwie odmiany pszenicy. Odmiana, która akumulowała znacznie większe ilości Cd reagowała na dodatek Si zmniejszeniem zawartości Cd w słomie, podczas gdy u drugiej odmiany akumulującej mniej Cd nie stwierdzono takiej reakcji na Si. Obie odmiany akumulowały zbliżone zawartości Cd w ziarnie i dodatek Si u obu odmian zmniejszał tę akumulację. Autorzy zalecają nawożenie krzemem pszenicy uprawianej na glebach o podwyższonej zawartości tego pierwiastka. Treder i Ciesliński (55) badali wpływ Si stosowanego doglebowo i dolistnie na zawartość Cd w roślinach truskawek rosnących na glebie piaszczystej i piaszczysto-gliniastej zanieczyszczonej Cd w warunkach doświadczenia wazonowego. Autorzy ci wykazali korzystne efekty zastosowania krzemu jedynie na glebie piaszczystej; były one zależne od poziomu zanieczyszczenia Cd i sposobu aplikacji Si. Przy dawce $17,6 \mu\text{M Cd} \cdot \text{kg}^{-1}$ w glebie piaszczystej zarówno aplikacja dolistna, jak i doglebowa Si były skuteczne w obniżaniu zawartości Cd w liściach truskawek w stosunku do obiektu kontrolnego bez Cd. Natomiast tylko doglebowa aplikacja Si obniżała zawartość Cd w owocach. Również Naeem i in. (40) w doświadczeniu wazonowym wykazali wpływ dodatku Si do gleby o podwyższonej zawartości Cd na zmniejszenie zawartości tego metalu w ziarnie i słomie 4 odmian pszenicy, przy czym większym dawkom Si odpowiadały większe spadki zawartości Cd. Autorzy ci nie zaobserwowali jednak wpływu Si na zmianę zawartości Cd w korzeniach.

Na uwagę zasługują wyniki badań, w których aplikacja krzemu powodowała zmniejszenie zawartości Cd w pędach przy równoczesnym wzroście zawartości tego metalu w korzeniach. W badaniach Songa (52), prowadzonych w kulturach wodnych, zawartość Cd w pędach kapusty chińskiej zmniejszyła się o 15–36%, ale wzrosła w korzeniach o 22–46%. Podobne wyniki spadku zawartości Cd w pędach przy jednoczesnym wzroście jego zawartości w korzeniach młodych roślin pszenicy uzyskali w badaniach wazonowych Rizwan i in. (44). Świadczy to o zatrzymywaniu Cd w korzeniach i zmniejszeniu transportu tego metalu z korzeni do pędów pod wpływem zastosowanego Si.

Zupełnie inne wyniki badań wpływu Si na rośliny poddane stresowi kadmowemu uzyskali Vaculic i in. (57). Autorzy ci pomimo korzystnego wpływu dodatku

Si na biomasę roślin, niespodziewanie wykazali wzrost zawartości Cd nie tylko w korzeniach, ale również w pędach 13-dniowych siewek kukurydzy uprawianej hydroponicznie. Autorzy wyjaśniają, że Si musi uruchamiać jakieś inne mechanizmy obronne w roślinie, niezwiązane ze zmniejszeniem pobierania Cd przez rośliny. Ci sami autorzy w kolejnych badaniach potwierdzili wzrost Cd w siewkach kukurydzy na skutek dodatku Si, ale tym razem przy spadku zawartości tego metalu w korzeniach (58).

Zmiany zawartości chlorofilu

Kadm powoduje zmniejszenie ilości chlorofilu a i b w liściach, co ma negatywny wpływ na fotosyntezę, a tym samym na plonowanie roślin. Krzem łagodzi te objawy, zmniejszając degradację chlorofilu. W badaniach Hussaina i in. (21) dodatek Si do pożywki zawierającej kadm ograniczał spadek zawartości chlorofilu a i b w liściach pszenicy.

Zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych

W wyniku zatrucia roślin kadmem dochodzi do stresu oksydacyjnego i powstawania reaktywnych form tlenu (ROS) w tkankach roślin. W zwalczaniu stresu kluczową rolę odgrywają enzymy antyoksydacyjne, takie jak: dysmutaza ponadtlenkowa (SOD), katalaza (CAT), peroksydaza gwajakolowa (POD) czy peroksydaza askorbinianowa (APX), redukujące ROS. Poziom aktywności tych enzymów może być wskaźnikiem nasilenia stresu. Wielu naukowców badało wpływ aplikacji krzemu przy stresie wywołanym nadmiarem kadmu na zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych, jednak wyniki ich prac nie są jednoznaczne (często były przeciwstawne). Farooq i in. (17) wykazali znaczny wzrost aktywności enzymów antyoksydacyjnych w roślinach zatrutych Cd w stosunku do roślin rosnących na pożywce bez Cd. Dodatek Si do pożywki z Cd powodował dalszy wzrost SOD, POD, CAT i APX w liściach i korzeniach bawełny. Autorzy stwierdzają, że świadczy to o wzroście aktywności tych enzymów na skutek aplikacji krzemu, a tym samym o zwiększeniu możliwości rośliny do walki ze stresem. Song i in. (52) wykazali natomiast znaczny spadek aktywności SOD, CAT i APX w liściach bawełny z obiektów zanieczyszczonych kadmem w stosunku do obiektu kontrolnego. Jednak podobnie jak w pracy Farooqa i in. (17) na obiektach z Cd + Si stwierdzano wzrost aktywności enzymów w stosunku do obiektów z samym Cd. W badaniach Hussaina i in. (21) z dwiema odmianami pszenicy stres spowodowany kadmem zmniejszał znacząco aktywność SOD w obu odmianach proporcjonalnie do zastosowanej dawki. Dodatek Si zapobiegał temu zmniejszeniu, a nawet zwiększał aktywność SOD w porównaniu z obiektem kontrolnym bez Cd. Inaczej było w przypadku aktywności POD. Kadm powodował zwiększenie aktywności POD w obu odmianach w stosunku do obiektu kontrolnego bez Cd, a dodatek Si jeszcze podnosił tę aktywność. Jednocześnie kadm powodował zwiększenie aktywności CAT u jednej odmiany, a zwiększenie u drugiej, a dodatek Si tylko u jednej z nich powodował wzrost aktywności CAT w stosunku do obiektu z samym Cd.

Zmiany zawartości MDA

Aldehyd malonowy (MDA) jest markerem stresu oksydacyjnego. Wzrost jego zawartości wskazuje na oksydatywne uszkodzenie lipidów (peroksydacja lipidów). Zmniejszenie się jego zawartości w tkankach świadczy o zmniejszeniu stresu. Song i in. (52) wykazali, że dodatek Cd do pożywki powodował 1,4–1,6 razy większą zawartość MDA w młodych roślinach bawełny, a dodatek Si zmniejszał tę zawartość o 13–22%. Również w badaniach Hussaina i in. (21) stres spowodowany kadmem skutkowało wzrostem zawartości MDA w liściach pszenicy, a dodatek Si do pożywki obniżał tę zawartość.

Zmniejszenie transportu Cd z korzeni do pędów

Jednym z mechanizmów tolerancji roślin na metale ciężkie jest ograniczanie transportu metali z korzeni do pędów poprzez zatrzymywanie i gromadzenie ich w korzeniach. Rośliny w ten sposób chronią aparat fotosyntetyczny, który metale mogłyby zakłócać. O zmniejszeniu przemieszczania się Cd z korzeni do pędów na skutek aplikacji Si donoszą Song i in. (52) i Rizwan i in. (44) w badaniach z kapustą chińską i pszenicą. Świadczy o tym według nich mniejsza zawartość Cd w pędach przy jednoczesnej większej jego zawartości w korzeniach na obiektach Cd + Si w porównaniu z obiektami z Cd bez Si. Również Naeem i in. (40) wykazali zmniejszenie transportu Cd z korzeni do pędów 4 odmian pszenicy rosnącej na glebie o podwyższonej zawartości Cd na skutek dodatku krzemu do gleby. Potwierdzeniem zmniejszenia transportu Cd z korzeni do pędów przez Si mogą być badania Shi i in. (48). Autorzy ci przy użyciu mikroskopu elektronowego wykazali silne osadzanie się krzemu w okolicach endodermy korzeni młodych siewek ryżu. Tak utworzona bariera fizyczna może według nich zmniejszać porowatość ścian komórkowych wewnętrznych tkanek korzenia, powstrzymując w ten sposób transport Cd przez apoplast.

Immobilizacja Cd w ścianach komórkowych pędów

Vacuolic i in. (56) sugerują, że zmniejszenie toksyczności Cd przez Si może być spowodowane zwiększonym wiązaniem tego metalu przez apoplast pędów, a nie apoplast korzeni. Badanie hydroponiczne prowadzone ze znacznym ^{109}Cd wykazały, że aplikacja Si nie wpływała na zmiany w rozmieszczeniu Cd w korzeniach, a zwiększała jego wiązanie w apoplaście pędów siewek kukurydzy. Podobne wyniki uzyskali Liu i in. (35). Stwierdzili oni, że zastosowanie Si w formie zoli znacznie zwiększyło zawartość Cd związanego w ścianach komórkowych młodych pędów ryżu rosnącego na pożywce zanieczyszczonej Cd w porównaniu z obiektami bez Si. Jednocześnie nie stwierdzono takiego efektu dla korzeni. Może to być jeden z mechanizmów łagodzenia toksyczności Cd przez Si. Powszechnie przyjmuje się, że sekwestracja metali ciężkich w mniej aktywnych metabolicznie częściach komórki, takich jak ściany komórkowe, jest ważnym mechanizmem tolerancji metali ciężkich przez rośliny (46, 36).

Immobilizacja Cd w glebie

Naeem i in. (40) wykazali, że dodatek Si (CaSiO_3) do gleby zanieczyszczonej Cd powodował immobilizację tego pierwiastka w glebie, która miała wpływ na zmniejszone pobieranie Cd przez korzenie pszenicy. Immobilizacja ta nie miała związku ze wzrostem pH gleby. Badania Naeema i in. (40) sugerują, że reakcje unieruchomienia metali w glebie alkalicznej powodowane przez Si są niezależne od pH gleby. Zhao i in. (60) tłumaczą korzystny efekt oddziaływania Si na rośliny poddane stresowi Cd spadkiem przyswajalności tego pierwiastka wskutek tworzenia się kompleksu Cd-Si, którego nie mogą pobierać rośliny ryżu.

Zmniejszenie szkodliwego wpływu Zn na skutek aplikacji Si

Cynk jest zaliczany do mikroelementów i w niewielkich ilościach jest niezbędny roślinom. Pierwiastek ten odgrywa ważną rolę w wielu procesach metabolicznych, takich jak aktywacja enzymów, synteza białek oraz metabolizm węglowodanów i lipidów. Jednak nadmiar Zn jest dla roślin toksyczny; powoduje zaburzenia metabolizmu, co ma odzwierciedlenie we wzroście i rozwoju roślin (6). Jednym z czynników łagodzących toksyczność Zn dla roślin może być egzogenna aplikacja Si. W ostatnich latach na świecie przeprowadzono szereg badań sprawdzających reakcję roślin na dodatek Si w warunkach stresu wywołanego nadmiarem cynku. Wszystkie badania były prowadzone w kulturach wodnych, gdzie Zn i Si dodawano do pożywki (tab. 2). Podobnie jak w przypadku toksyczności Cd, badano jak dodatek Si wpływał na: plon, zawartości Zn w różnych organach roślin, zawartość chlorofilu i aldehydu malonowego (MDA) w liściach, zmiany w strukturze chloroplastów i korzeni, zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych oraz immobilizację Zn w roślinach i w podłożu.

Tabela 2

Wzrost plonu i spadek zawartości Zn w roślinach pod wpływem aplikacji Si w stosunku do obiektów z samym Zn

Autorzy, Roślina doświadczalna	Metoda	Skażenie Zn	Forma i sposób aplikacji Si	Dawka Si	Wzrost biomasy w %	Zmniejszenie zawartości Zn w %
Anwaar i in., 2015 Bawełna – młode rośliny	kultury wodne	25; 50 μM	Na ₂ SiO ₃ do pożywki	1 mM	liście: 34 ¹ /76 ² łodygi: 26/111 korzenie: 21/62	liście: 19 ¹ /34 ² łodygi: 23/50 korzenie: 30/48
Gu i in., 2012 Ryż – 40-dniowe siewki	kultury wodne	200 μM	Kwas krzemowy do pożywki	0,5; 1,8 mM	liście: tak łodygi: tak korzenie: tak	liście: tak łodygi: tak korzenie: tak
Kaya i in., 2009 Kukurydza – 5-tygodniowe rośliny	wazony, podłoże wysyczone pożywką	0,5 mM	Na ₂ SiO ₃ do pożywki	1 mM	pędy: 40 korzenie: 52	pędy: 34 korzenie: 25
Mehrabanjoubani i in., 2015 Ryż – młode rośliny i dojrzałość pełna	kultury wodne	100 μM	Na ₂ SiO ₃ do pożywki	1,5 mM	pędy: tak korzenie: nie	pędy: tak korzenie: tak ziarno: nie
Song i in., 2011 Ryż – 14-dniowe siewki	kultury wodne 2 odmiany	2,0 mM	K ₂ SiO ₃ do pożywki	1,5 mM	pędy: tak korzenie: tak	pędy: tak korzenie: wzrost
Song i in., 2014 Ryż – 10-dniowe siewki	kultury wodne	2,0 mM	K ₂ SiO ₃ do pożywki	1,5 mM	Zn nie powodował spadku biomasy	pędy: tak korzenie: wzrost
Bokor i in., 2014 Kukurydza – 10-dniowe siewki	kultury wodne	182 μM	SiO ₂ +NaOH do pożywki	1; 2,5; 5 mM	pędy: spadek korzenie: spadek	pędy: tak korzenie: tak

¹ dla pierwszej dawki Zn, ²dla drugiej dawki Zn

Źródło: opracowanie własne

Zmniejszenie spadku biomasy roślin

W prowadzonych w kulturach wodnych badaniach Anwara i in. (2) dodanie 25 i 50 μM Zn do pożywki powodowało istotny spadek plonów liści, łodyg i korzeni młodych roślin bawełny. Dodatek Si zwiększał zdolność roślin do radzenia sobie z nadmiarem cynku i zmniejszał spadek biomasy (tab. 2). Na obiekcie Zn + Si plon liści był wyższy o 34–76%, łodyg o 26–116%, a korzeni o 21–62% niż na obiekcie z samym Zn. Podobne wyniki uzyskali Kaya i in. (24), gdzie Si podnosił o 42% plony pędów i o 50% plony korzeni 5-tygodniowych roślin kukurydzy w stosunku do obiektów z samym Zn.

W badaniach Songa i in. (51) dodatek Si znacznie łagodził spadek biomasy pędów i korzeni spowodowany nadmiarem Zn u dwóch odmian ryżu, przy czym efekt ten był większy dla pędów niż korzeni. Również Gu i in. (20) wykazali korzystny wpływ dodatku Si na biomasę 40-dniowych roślin ryżu poddanych stresowi cynkowemu w warunkach kultur wodnych. Wpływ ten był większy przy wyższej dawce Si i podobnie jak w badaniach Songa i in. (51), większy dla pędów niż korzeni. Zbliżone wyniki uzyskali Mehrabanjoubani i in. (39). Biomasa pędów

młodych roślin ryżu była istotnie większa na obiektach ze 100 μM Zn i dodatkiem Si w porównaniu z obiektem z samym Zn w pożywce, ale nie zaobserwowano istotnego wpływu Si na biomasę korzeni.

Zupełnie odmienne wyniki otrzymali Bokor i in. (4) w hydroponicznej uprawie kukurydzy. Nie tylko nie wykazali oni korzystnego działania Si na łagodzenie objawów toksyczności Zn, ale zaobserwowali negatywne działanie dodatku Si na plon suchej masy korzeni i pędów 10-dniowych siewek kukurydzy poddanej stresowi cynkowemu. Dawka 182 μM Zn powodowała 38% depresję plonów pędów w stosunku do obiektu kontrolnego bez Zn, a każda kolejna dawka Si jeszcze pogłębiała tę depresję, powodując największy 54% spadek przy 5,0 mM Si.

Zmiany zawartości Zn w roślinach

Nadmiar Zn w podłożu powoduje nadmierną koncentrację tego pierwiastka w roślinach, która może zakłócać różne przemiany metaboliczne. W tej sytuacji aplikacja krzemu prowadzi do zmian w pobieraniu i akumulacji Zn, na ogół łagodzących jego toksyczność (tab. 2). W badaniach Anwaara i in. (2) dodatek Si powodował znaczne zmniejszenie zawartości Zn w liściach, łodygach i korzeniach młodych roślin bawełny narażonych na stres wywołany nadmiarem cynku. Również Mehrabanjoubani i in. (39), Kaya i in. (24) oraz Gu i in. (20) sygnalizują istotne zmniejszenie zawartości Zn w pędach i korzeniach siewek ryżu na skutek zastosowania dodatku Si w sytuacji nadmiernej ilości Zn w podłożu. Ponadto we wspomnianych badaniach Gu i in. (20), gdzie stosowano 0, 5 i 1, 8 mM Si, wyższa dawka Si była bardziej efektywna niż niższa, powodując większy spadek zawartości Zn w roślinach. Większą efektywność wyższych dawek Si udowodnili również Bokor i in. (4). W badaniach z 10-dniowymi siewkami kukurydzy wykazali, że dodatek 5 mM Si powodował prawie dwukrotnie większy spadek zawartości Zn w korzeniach niż dodatek 1 mM Si.

Odmienne wyniki uzyskali Song i in. (51). W badaniach z dwiema odmianami ryżu zaobserwowano znaczny wzrost zawartości Zn w pędach i korzeniach 14-dniowych siewek ryżu rosnących na pożywce skażonej Zn. Dodatek Si do pożywki powodował dalszy wzrost zawartości Zn w korzeniach, ale przy jednoczesnym znacznym spadku w pędach. Wyniki te zostały potwierdzone przez późniejsze badania tych samych autorów (50). Sugerują one wpływ Si na zatrzymywanie Zn w korzeniach i ograniczanie jego transportu do pędów.

Zmiany zawartości chlorofilu

Nadmiar Zn w podłożu powoduje zmniejszenie ilości chlorofilu w liściach. Dodatek krzemu może łagodzić te niekorzystne zmiany. W badaniach Anwaara i in. (2) zawartość chlorofilu a i b w liściach bawełny istotnie spadała wraz ze wzrostem zawartości Zn w pożywce. Dodatek Si do pożywki powodował wzrost zawartości chlorofilu a i b w porównaniu z obiektem bez tego dodatku. Podobne wyniki dotyczące

liści 10-dniowych siewek ryżu uprawianych hydroponicznie uzyskali Song i in. (50) oraz Kaya i in. (24) w badaniach dotyczących 5-tygodniowych roślin kukurydzy.

Zmiany w strukturze chloroplastów

Według badań Songa i in. (50), przeprowadzonych przy użyciu mikroskopu elektronowego, chloroplasty młodych siewek ryżu uprawianego hydroponicznie nierównomiernie powiększyły swoją objętość, a ich grana była widocznie uszkodzona na skutek stresu wywołanego nadmiarem Zn. Dodanie do pożywki Si znacznie temu przeciwdziało. Uzyskane wyniki sugerują, że Si złagodził negatywny wpływ Zn na ultrastrukturę chloroplastów ryżu.

Lignifikacja korzeni

Nadmiar metali w podłożu może skutkować wzrostem lignifikacji korzeni. Bokor i in. (4) przy użyciu mikroskopu fluorescencyjnego wykazali wzrost lignifikacji korzeni 10-dniowych siewek kukurydzy poddanej stresowi cynkowemu w warunkach kultur wodnych. Jednocześnie autorzy ci nie wykazali korzystnego działania Si, przeciwdziałającemu temu zjawisku. Dodatek Si do pożywki nie powodował zmian w lignifikacji korzeni na obiektach z Zn.

Zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych

Na nadmiar cynku w podłożu, wywołującego stres oksydacyjny, rośliny reagują zmianą aktywności enzymów antyoksydacyjnych. W tej sytuacji dodatek Si do podłoża modyfikuje aktywność enzymów, przyczyniając się do łagodzenia stresu.

Anwaar i in. (2) wykazali znaczący wzrost aktywności SOD, POD, CAT i APX w liściach i korzeniach młodych roślin bawełny przy skażeniu pożywki $25 \mu\text{M}$ Zn, co wskazuje na walkę rośliny ze stresem wywołanym nadmiarem tego metalu. Jednak przy wzroście dawki do $50 \mu\text{M}$ Zn bawełna zareagowała znacznym spadkiem aktywności enzymów, co świadczy o ograniczonych możliwościach rośliny do walki ze stresem Zn. Dodanie Si do pożywki istotnie zwiększało aktywność enzymów, dowodząc pozytywnej roli tego pierwiastka w walce ze stresem oksydacyjnym.

Song i in. (51) badali wpływ Si na zmiany aktywności SOD, CAT i APX w korzeniach siewek ryżu w warunkach stresu wywołanego Zn. Autorzy ci wykazali niewielki spadek aktywności SOD i CAT oraz dużo większy APX na obiektach z $2 \mu\text{M}$ Zn w porównaniu z obiektem kontrolnym. Zastosowany dodatek Si znacznie zwiększał aktywność wszystkich 3 enzymów, nawet do poziomu dużo wyższego niż na obiektach kontrolnych bez Zn. Odmienne wyniki uzyskali Bokor i in. (4). Podobnie jak poprzedni autorzy wykazali oni spadek aktywności SOD i POD w korzeniach 10-dniowych siewek kukurydzy przy dawce $182 \mu\text{M}$ Zn w pożywce. Jednak dodatek Si nie złagodził tego spadku, wręcz przeciwnie – prowadził do dalszego istotnego spadku aktywności enzymów. Równocześnie Autorzy ci nie wykazali żadnych zmian aktywności CAT ani pod wpływem stresu Zn, ani dodatku Si.

Zmiany zawartości MDA

Anwaar i in. (2) informują, że nadmiar Zn w pożywce znacznie podniósł poziom MDA w korzeniach i liściach bawełny uprawianej hydroponicznie. Zastosowanie Si znacząco obniżało poziom MDA, co świadczy o hamowaniu w roślinach uszkodzeń oksydacyjnych lipidów spowodowanych toksycznością Zn. Znaczne obniżenie zawartości MDA w korzeniach 14-dniowych siewek ryżu przez dodatek Si w warunkach stresu cynkowego wykazali również Song i in. (51).

Immobilizacja Zn w roślinach

Gu i in. (20) uważają, że mechanizm łagodzenia toksyczności Zn przez Si w młodych siewkach ryżu związany jest między innymi z przemieszczaniem się Zn wewnątrz rośliny. Badania lokalizacji Zn prowadzone przy użyciu mikroskopu fluorescencyjnego oraz skaningowego wykazały możliwość formowania się nierozpuszczalnych kompleksów Si-Zn w ścianach komórkowych mniej aktywnych metabolicznie tkanek, szczególnie w sklerenchymie korzeni. Jednak Autorzy ci zauważają, że dodatek Si zwiększał frakcję Zn związaną ze ścianą komórkową nie tylko w korzeniach, ale również w łodygach oraz pochwach i blaszkach liściowych. Autorzy podsumowują, że tworzenie kompleksów Zn-Si w mniej aktywnych tkankach roślin jest odpowiedzialne za detoksykację i sekwestrację Zn. Również Neumann i Nieden (41) wykazali, że Si zwiększa tolerancję roślin na toksyczność Zn poprzez formowanie krzemianów Zn w cytoplazmie wewnątrz komórek. Formowanie krzemianów cynku jest częścią mechanizmu tolerancji roślin na ten metal i może łagodzić toksyczność Zn przez aplikację Si.

Immobilizacja Zn w podłożu

Aplikacja Si do podłoża skażonego Zn może prowadzić do wytrącania się nierozpuszczalnych soli cynkowo-krzemowych. Bokor i in. (4) informują o możliwości wytrącania się nierozpuszczalnego krzemianu cynku Zn_2SiO_4 przy aplikacji Si i Zn do pożywki w doświadczeniu prowadzonym w warunkach kultur wodnych.

Zmniejszenie szkodliwego wpływu Cu na skutek aplikacji Si

Miedź podobnie jak cynk zalicza się do mikroelementów i jest roślinom niezbędna do życia, uczestnicząc między innymi w transporcie elektronów podczas jasnej fazy fotosyntezy (38). Pomimo ważnej roli jaką odgrywa, jej nadmiar może powodować poważne uszkodzenia roślin (30). Pierwiastek ten jest powszechnie na świecie stosowany w fungicydach, co może prowadzić do jego nadmiernego gromadzenia się w glebie i toksycznego działania na rośliny. Według badań z ostatnich lat jednym ze sposobów ograniczania stresu wywołwanego przez nadmiar Cu w podłożu może być nawożenie roślin Si. Tak jak w przypadku Zn, wszystkie badania prowadzone były w warunkach kultur wodnych, gdzie Cu i Si dodawano do pożywki (tab. 3).

Autorzy badali wpływ Si na plon, zawartości Cu w różnych organach roślin, zawartość chlorofilu w liściach, zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych, zmiany w ekspresji genów oraz immobilizację Cu w roślinach.

Tabela 3

Wzrost plonu i spadek zawartości Cu w roślinach pod wpływem aplikacji Si w stosunku do obiektów z samą Cu

Autorzy, Roślina doświadczalna	Metoda	Skażenie Cu	Forma i sposób aplikacji Si	Dawka Si	Wzrost biomasy w %	Zmniejszenie zawartości Cu w %
Ali i in., 2016 Bawełna – 8-tygodniowe rośliny	kultury wodne	25 i 50 μM	Na_2SiO_3 do pożywki	1 mM	liście: 44 ¹ /65 ² łodygi: 18/14 korzenie: 76/98	liście: 46 ¹ /38 ² łodygi: 25/21 korzenie: 6/9
Collin i in., 2014 Bambus – 1-roczone rośliny	kultury wodne	1,5 i 100 μM	$\text{Si}(\text{KOH})_2$ do pożywki	1,1 mM	biomasa: nie	liście: 45 ¹ /nie ² łodygi: 47/24 korzenie: 60/ wzrost
Keller i in., 2015 Pszenvica – 20-dniowe rośliny	kultury wodne	7 i 30 μM	$\text{H}_4\text{SiO}_4 + \text{KOH}$ do pożywki	1 mM	Cu nie powodowała spadku biomasy	pędy: nie/tak korzenie: wzrost/tak
Oliva i in., 2011 Wrzosiec – 20/30-dniowe rośliny	kultury wodne	500 μM	Na_2SiO_3 do pożywki	0,5 i 1 mM	biomasa: tak	liście: nie ³ /62 ⁴ łodygi: nie/80 korzenie: wzrost
Vieira Filho i Monteiro, 2020 Proso olbrzymie – 45-dniowe rośliny	piasek wysycony pożywką	250; 500 750 μM	K_2SiO_3 do pożywki	1 i 3 mM	pędy: tak korzenie: tak	liście: tak korzenie: tak

¹dla pierwszej dawki Cu; ²dla drugiej dawki Cu; ³dla pierwszej dawki Si; ⁴dla drugiej dawki Si

Źródło: opracowanie własne

Zmniejszenie spadku biomasy

Podobnie jak w przypadku Cd i Zn, nadmierne ilości Cu w podłożu powodują zmniejszenie biomasy roślin, a dodatek Si łagodzi tę obniżkę (tab. 3). W badaniach Ali i in. (1) nadmiar Cu w pożywce powodował znaczny spadek biomasy 8-tygodniowych roślin bawełny rosnącej w warunkach kultur wodnych. Dodatek Si do pożywki zwiększał biomasę liści o 44–65%, łodyg o 14–18%, a korzeni aż o 76–98% w stosunku do obiektów z samą Cu bez dodatku Si. Korzystne działanie Si wykazali również Vieira Filho i Monteiro (58). W doświadczeniu z prosem olbrzymim (*Panicum maximum*) stosowali 3 dawki Cu – 250, 500 i 750 μM oraz 2 dawki Si – 1 i 3 mM. Plony pędów i korzeni prosa spadały systematycznie wraz ze wzrostem dawek Cu, a dodatek Si powodował zmniejszenie spadku plonów. Zaobserwowano, że przy najwyższej dawce Cu (750 μM) skuteczna była tylko wyższa dawka Si (3 mM), natomiast niższa dawka Si (1 mM) nie łagodziła spadku plonów. Również Oliva i in. (42) zaobserwowali znaczne zmniejszenie spadku biomasy wrzośca (*Erica andevalensis*) na skutek aplikacji Si do pożywki zawierającej 500 μM Cu.

Przeciwnie wyniki uzyskali Collin i in. (8). W badaniach tych autorów dodatek 1,1 mM Si do pożywki zawierającej 1,5 lub 100 μM Cu nie zmniejszał istotnie spadku

biomasy 1-letnich roślin bambusa uprawianych hydroponicznie. Natomiast na podstawie badań Kellera i in. (26) nie można wnioskować o skuteczności aplikacji Si. W ich doświadczeniu hydroponicznym nie zaobserwowano istotnego spadku biomasy 20-dniowych siewek pszenicy przy 7 i 30 μM Cu w pożywce.

Zmniejszenie zawartości Cu w roślinach

Rośliny rosnące przy nadmiarze Cu w podłożu akumulują znacznie większe ilości tego metalu w swoich tkankach w stosunku do roślin z obiektów kontrolnych. Dodatek Si często powoduje zmniejszenie zawartości, jednak mniej jednoznacznie niż było to w przypadku Cd czy Zn. Ali i in. (1) wykazali, że dodatek Si do pożywki zawierającej nadmiar miedzi zmniejszył zawartość Cu w liściach, łodygach i korzeniach bawełny o odpowiednio: 38–46%, 21–25% i 6–9% w stosunku do obiektu z samą Cu. Zwraca uwagę najmniejsza reakcja korzeni, co wskazuje na zatrzymywanie Cu w korzeniach, a tym samym ograniczanie jej transportu do pędów. Podobne wyniki uzyskali Oliwa i in. (42) w doświadczeniu z wrzoścem. Dodanie 1 mM Si do pożywki zawierającej 500 μM Cu powodowało zmniejszenie zawartości Cu w liściach wrzośca o 62%, a w łodygach o 80%. Jednocześnie dodatek Si powodował wzrost zawartości Cu w korzeniach. Sugeruje to, podobnie jak w badaniach Ali i in. (1), zmniejszenie transportu Cu z korzeni do pędów poprzez zatrzymywanie tego metalu w korzeniach. Również Vieira Filho i Monteiro (58) zaobserwowali większą efektywność Si w obniżaniu zawartości Cu w liściach niż korzeniach prosa olbrzymiego rosnącego przy nadmiarze Cu w pożywce. Autorzy ci wykazali, że dodatek Si obniżał zawartość Cu w liściach prosa przy wszystkich trzech poziomach zanieczyszczenia – 250, 500 i 750 μM , a w korzeniach jedynie przy najwyższym poziomie – 750 μM .

Nieco inne wyniki uzyskali Keller i in. (26), badając wpływ dodatku Si na zawartość Cu w pędach i korzeniach pszenicy. W badaniach stosowano dwie dawki Cu – 7 i 30 μM . Zastosowany Si obniżał zawartość Cu w pędach i korzeniach tylko w roślinach rosnących przy wyższej dawce Cu (30 μM). W przypadku mniejszej dawki (7 μM) dodatek Si nie zmieniał zawartości Cu w pędach oraz powodował wzrost jej zawartości w korzeniach w stosunku do obiektu bez Si. Jeszcze bardziej niejednoznaczne wyniki uzyskali Collin i in. (8). Autorzy ci badali wpływ dodatku Si na zawartość Cu w roślinach bambusa rosnącego przy mniejszej (1,5 μM Cu) i większej (100 μM) dawce Cu. Zastosowany Si obniżył zawartość Cu w liściach jedynie przy dawce 1,5 μM Cu, w łodygach obniżał przy obu dawkach, a w korzeniach przy dawce 1,5 μM Cu obniżył, a przy 100 μM Cu powodował jeszcze większy wzrost zawartości.

Zmiany zawartości chlorofilu

W badaniach Ali i in. (1) wykazano zmniejszenie zawartości chlorofilu a i b w liściach bawełny uprawianej hydroponicznie pod wpływem 25 i 50 μM Cu w pożywce w stosunku do obiektu kontrolnego. Dodatek Si do pożywki częściowo hamował ten proces. Rośliny bawełny z obiektów Cu + Si wykazywały istotnie

większą zawartość chlorofilu w stosunku do roślin rosnących na obiektach z samą Cu.

Mniej jednoznaczne wyniki uzyskali Keller i in. (26), którzy badali wpływ Si na zawartość chlorofilu a+b w liściach 20-dniowych siewek pszenicy uprawianej hydroponicznie przy 7 i 30 μM Cu w pożywce. W badaniach tych korzystne działanie Si wykazano jedynie przy 30 μM Cu. Przy dawce 7 μM Cu krzem nie tylko nie działał korzystnie, ale nawet obniżał zawartość chlorofilu w liściach w stosunku do obiektu z samą Cu.

Zmiany aktywności enzymów antyoksydacyjnych

W badaniach Ali i in. (1) zaobserwowano znaczny wzrost SOD, POD, CAT i APX w liściach i korzeniach młodych roślin bawełny w odpowiedzi na nadmiar Cu w pożywce. Dodatek Si do pożywki powodował dalszy wzrost aktywności tych enzymów w porównaniu z obiektem z samą Cu.

Zmiany ekspresji genów

Dodatek Si może zmienić ekspresję niektórych genów u roślin narażonych na nadmiar Cu w podłożu, co może mieć związek z tolerancją na stres wywołany nadmiarem tego metalu. Li i in. (31) w badaniach hydroponicznych z rzodkiewnikiem (*Arabidopsis thaliana*) wykazali wzrost ekspresji w korzeniach dwóch genów mających związek z transportem miedzi – COPT1 i HMA5 na skutek wysokiego poziomu Cu w pożywce, a dodatek Si redukował ekspresję tych genów. Sugeruje to, że aplikacja Si może poprawić odporność rzodkiewnika na stres Cu. Również Khandeker i in. (27) twierdzą, że Si wywołuje w roślinach zmiany pozwalające na skuteczniejszą reakcję na toksyczność Cu i że zmiany te występują na poziomie ekspresji genów.

Immobilizacja i ograniczanie transportu Cu w roślinach

Badania Collina i in. (8) nie wykazały bezpośredniego wpływu Si na łagodzenie stresu spowodowanego nadmierną ilością Cu u roślin bambusa. Autorzy ci, wykorzystując najnowsze techniki badawcze, takie jak skaningowy mikroskop elektronowy (SEM), fluorescencyjną analizę rentgenowską (XRF) czy rentgenowską spektroskopię absorpcyjną (XANES i EXAFS), wykazali, że główne strategie radzenia sobie bambusa z wysokimi stężeniami Cu w podłożu polegają na: sekwestracji Cu w korzeniach, wiązaniu Cu(II) z ligandami aminowymi i karboksylowymi oraz tworzeniu organicznych i nieorganicznych związków Cu-S. Natomiast aplikacja Si zwiększyła jedynie zawartość organicznych i nieorganicznych związków Cu-S w pędach, co nie miało wpływu na wzrost tolerancji roślin bambusa na nadmiar Cu.

Keller i in. (26), wykorzystując technikę fluorescencji rentgenowskiej, badali rozkład Cu w przekroju poprzecznym korzeni 20-dniowych siewek pszenicy uprawianej hydroponicznie z nadmiarem Cu w pożywce. Zaobserwowali oni, że na obiektach z samą Cu bez Si, Cu była zlokalizowana głównie w walcu osiowym, podczas gdy na obiektach Cu + Si – w pobliżu skórki korzeni. Wskazuje to na ograniczenie apoplastycznego transportu Cu w głąb korzenia poprzez unieruchomienie

jej w zewnętrznej cienkiej warstwie korzeni w pobliżu skórki. Oprócz tego przy użyciu rentgenowskiej spektroskopii fotoelektronowej (XPS) wykazano, że dodany Si osadza się w pobliżu endodermy korzeni, co może wpływać na ograniczenie przemieszczania się Cu poprzez tak pogrubioną endodermę. Ponadto dodatek Si zwiększał zawartość anionów organicznych w korzeniach, głównie cytrynianu. Może to wskazywać na zwiększone kompleksowanie jonów Cu w korzeniach w obecności Si, a tym samym jej unieruchamianie i dezaktywację.

Podsumowanie

W ostatnich latach pojawiło się wiele prac podejmujących temat wpływu egzogennej aplikacji Si na łagodzenie toksyczności metali dla roślin. Najwięcej prac dotyczy toksyczności Cd, a w dalszej kolejności Zn i Cu. Większość badań prowadzona była w środowisku kultur wodnych, gdzie metale i Si dodawano do specjalnie przygotowywanych pożywek wodnych zawierających komplet składników pokarmowych. Jedynie kilka prac dotyczących Cd omawia doświadczenia wazonowe, w których podłożem jest gleba. Doświadczenia w kulturach wodnych umożliwiają precyzyjne badania, jednak nie odzwierciedlają prawdziwych warunków wzrostu i rozwoju roślin. Autorzy najczęściej omawiają, jak w sytuacji nadmiaru metali w pożywce dodatek Si wpływa na: plonowanie roślin, zawartość metali w tkankach roślinnych, zawartość chlorofilu i aldehydu malonowego, zmiany aktywności enzymów oksydacyjnych i ekspresji genów, zmiany w strukturze chloroplastów i tkanek korzeni oraz immobilizację metali wewnątrz roślin i w podłożu. Wyniki omówionych w poprzednich rozdziałach prac nie są jednoznaczne, a nawet często sobie przeczą. Rozbieżności te są spowodowane przede wszystkim różnymi właściwościami poszczególnych metali, gatunkami roślin i ich fazami rozwojowymi oraz różnymi dawkami metali i krzemu używanymi w poszczególnych badaniach. Generalnie jednak można stwierdzić, że w sytuacji stresu wywołanego nadmiarem metali egzogenna aplikacja Si zwiększa tolerancję roślin na ich toksyczność poprzez zwiększoną akumulację metali w korzeniach, ograniczanie ich transportu z korzeni do pędów oraz immobilizację metali poprzez wytrącanie nierozpuszczalnych kompleksów w nieaktywnych metabolicznie częściach komórki. Jednak mechanizmy te nie są w pełni zrozumiałe i wciąż wymagają dalszych badań.

Literatura

1. Ali S., Rizwan M., Ullah N., Bharwana S.A., Waseem M., Farooq M.A., Farid M.: Physiological and biochemical mechanisms of silicon-induced copper stress tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Acta Physiol Plant*, 2016, **38(11)**: 262.
2. Anwaar S.A., Ali S., Ali S., Ishaque W., Farid M., Farooq M.A., Sharif M.: Silicon (Si) alleviates cotton (*Gossypium hirsutum* L.) from zinc (Zn) toxicity stress by limiting Zn uptake and oxidative damage. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2015, **22(5)**: 3441-3450.
3. Bączek-Kwinta R., Juzoń K., Borek M., Antonkiewicz J.: Photosynthetic response of cabbage in cadmium-spiked soil. *Photosynthetica*, 2019, **57(3)**: 731-739.

4. Bokor B., Vaculík M., Slovákóvá L., Masarovič D., Lux A.: Silicon does not always mitigate zinc toxicity in maize. *Acta Physiol Plant*, 2014, **36(3)**: 733-743.
5. Bukhari M. A., Ashraf M. Y., Ahmad R., Waraich E. A., Hameed M.: Improving drought tolerance potential in wheat (*Triticum aestivum* L.) through exogenous silicon supply. *Pak. J. Bot.*, 2015, **47(5)**: 1641-1648.
6. Chaney R. L.: Cadmium and zinc. Trace elements in soils, 2010, 409-440.
7. Clemens S.: Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie*, 2006, **88(11)**: 1707-1719.
8. Collin B., Doelsch E., Keller C., Cazevieuille P., Tella M., Chaurand P., Meunier J. D.: Evidence of sulfur-bound reduced copper in bamboo exposed to high silicon and copper concentrations. *Environ. Pollut.*, 2014, **187**: 22-30.
9. Conley D.J.: Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochem. Cycl.*, 2002, **16(4)**: 68-1.
10. Deluga W.: Znaczenie marketingu ekologicznego w zachowaniu czystości wód Morza Bałtyckiego. *Folia Pomer. Univ. Technol. Stetin. Oecon.*, 2018, 92, DOI: 10.21005/oe.2018.92.3.01.
11. Di Toppi L. S., & Gabbriellini R.: Response to cadmium in higher plants. *Environ. Exp. Bot.*, 1999, **41(2)**: 105-130.
12. Dresler S., Wójcik M., Bednarek W., Hanaka A., & Tukiendorf A.: The effect of silicon on maize growth under cadmium stress. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2015, **62(1)**: 86-92.
13. Ekmekçi Y., Tanyolac D., & Ayha B.: Effects of cadmium on antioxidant enzyme and photosynthetic activities in leaves of two maize cultivars. *J. Plant Physiol.*, 2008, **165(6)**: 600-611.
14. Epstein E., Bloom A.J.: Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Second edition, 2005.
15. Epstein E.: Silicon. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 1999, **50(1)**: 641-664.
16. Epstein E.: The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 1994, **91(1)**: 11-17.
17. Farooq M.A., Ali S., Hameed A., Ishaque W., Mahmood K., Iqbal Z.: Alleviation of cadmium toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes; suppressed cadmium uptake and oxidative stress in cotton. *Ecotox. Environ. Safe.*, 2013, **96**: 242-249.
18. Gołda S., Korzeniowska J.: Comparison of phytoremediation potential of three grass species in soil contaminated with cadmium. *Environmental Protection and Natural Resources; Journal of Institute of Environmental Protection-National Research Institute*, 2016, **27(1)**: 8-14.
19. Gomes M.P., & Soares A.M.: Cadmium effects on mineral nutrition of the Cd-hyperaccumulator *Pfaffia glomerata*. *Biologia*, 2013, **68(2)**: 223-230.
20. Gu H.H., Zhan S.S., Wang S.Z., Tang Y.T., Chaney R.L., Fang X.H., Qiu R.L.: Silicon-mediated amelioration of zinc toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Soil*, 2012, **350(1-2)**: 193-204.
21. Hussain I., Ashraf M.A., Rasheed R., Asghar A., Sajid M.A., Iqbal M.: Exogenous application of silicon at the boot stage decreases accumulation of cadmium in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains. *Braz. J. Bot.*, 2015, **38(2)**: 223-234.
22. Jia-Wen W.U., Yu S.H.I., Yong-Xing Z.H.U., Yi-Chao W.A.N.G., Hai-Jun G.O. N.G.: Mechanisms of enhanced heavy metal tolerance in plants by silicon: a review. *Pedosphere*, 2013, **23(6)**: 815-825.
23. Karczewska A.: Ochrona gleb i rekultywacja terenów zdegradowanych. Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego, 2012.
24. Kaya C., Tuna A.L., Sonmez O., Ince F., Higgs D.: Mitigation effects of silicon on maize plants grown at high zinc. *J. Plant Nutr.*, 2009, **32(10)**: 1788-1798.
25. Kaznina N.M., Titov A.F.: The influence of cadmium on physiological processes and productivity of Poaceae plants. *Biology Bulletin Reviews*, 2014, **4(4)**: 335-348.
26. Keller C., Rizwan M., Davidian J.C., Pokrovsky O.S., Bovet N., Chaurand P., Meunier J.D.: Effect of silicon on wheat seedlings (*Triticum turgidum* L.) grown in hydroponics and exposed to 0 to 30 μ M Cu. *Planta*, 2015, **241(4)**: 847-860.
27. Khandekar S., Leisner S.: Soluble silicon modulates expression of *Arabidopsis thaliana* genes involved in copper stress. *J. Plant Physiol.*, 2011, **168(7)**: 699-705.

28. Korzeniowska J., Stanisławska-Głubiak E.: Phytoremediation potential of *Phalaris arundinacea*, *Salix viminalis* and *Zea mays* for nickel-contaminated soils. Int. J. Environ. Sci. Technol., 2019, **16(4)**: 1999-2008.
29. Korzeniowska J., Stanisławska-Głubiak E., Igras J.: Applicability of energy crops for metal phytostabilization of soils moderately contaminated with copper, nickel and zinc. J. Food Agric. Environ., 2011, **9(3-4)**: 693-697.
30. Korzeniowska J., Stanisławska-Głubiak E.: Phytoremediation potential of *Miscanthus × giganteus* and *Spartina pectinata* in soil contaminated with heavy metals. Environ. Sci. Pollut. Res., 2015, **22(15)**: 11648-11657.
31. Li J., Leisner S.M., Frantz J.: Alleviation of copper toxicity in *Arabidopsis thaliana* by silicon addition to hydroponic solutions. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 2008, **133(5)**: 670-677.
32. Liang Y., Nikolic M., Bélanger R., Gong H., & Song A.: Silicon in agriculture. Dordrecht: Springer., 2015, **10**: 978-94.
33. Liang Y., Sun W., Zhu Y. G., Christie P.: Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. Environ. Pollut., 2007: **147(2)**: 422-428.
34. Liang Y., Wong J. W. C., Wei L.: Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. Chemosphere, 2005, **58(4)**: 475-483.
35. Liu C., Li F., Luo C., Liu X., Wang S., Liu T., Li X.: Foliar application of two silica sols reduced cadmium accumulation in rice grains. J. Hazard. Mater., 2009, **161(2-3)**: 1466-1472.
36. Liu C.P., Shen Z.G., Li X.D.: Accumulation and detoxification of cadmium in *Brassica pekinensis* and *B. chinensis*. Biol. Plant. 2007, **51**: 116-120.
37. Ma J. F., Mitani N., Nagao S., Konishi S., Tamai K., Iwashita T., Yano M.: Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. Plant. Physiol., 2004, **136(2)**: 3284-3289.
38. Maksymiec W.: Effect of copper on cellular processes in higher plants. Photosynthetica, 1998, **34(3)**: 321-342.
39. Mehrabanjoubani P., Abdolzadeh A., Sadeghipour H. R., Aghdasi M.: Impacts of silicon nutrition on growth and nutrient status of rice plants grown under varying zinc regimes. Theor. Exp. Plant Physiol., 2015, **27(1)**: 19-29.
40. Naeem A., Ghafoor A., Farooq M.: Suppression of cadmium concentration in wheat grains by silicon is related to its application rate and cadmium accumulating abilities of cultivars. J. Sci. Food Agric., 2015, **95(12)**: 2467-2472.
41. Neumann D., Nieden U.Z.: Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. Phytochem, 2001, **56**: 685-692.
42. Oliva S.R., Mingorance M.D., Leidi E.O.: Effects of silicon on copper toxicity in *Erica andevalensis* Cabezudo and Rivera: a potential species to remediate contaminated soils. J. Environ. Monit., 2011, **13(3)**: 591-596.
43. Puschenreiter M., Horak O., Friesl W., Hartl W.: Low-cost agricultural measures to reduce heavy metal transfer into the food chain – a review. Plant Soil Environ, 2005, **51(1)**: 1-11.
44. Rizwan M., Meunier J.D., Miche H., Keller C.: Effect of silicon on reducing cadmium toxicity in durum wheat (*Triticum turgidum* L. cv. Claudio W.) grown in a soil with aged contamination. J. Hazard. Mater., 2012, **209**: 326-334.
45. Rizzardo C., Tomasi N., Monte R., Varanini Z., Nocito F.F., Cesco S., Pinton R.: Cadmium inhibits the induction of high-affinity nitrate uptake in maize (*Zeamays* L.) roots. Planta, 2012, **236(6)**: 1701-1712.
46. Rogalla H., Römheld V.: Role of leaf apoplast in silicon mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. Plant Cell Environ., 2002, **25(4)**: 549-555.
47. Sakr N.: Silicon control of bacterial and viral diseases in plants. J. Plant Prot. Res., 2016, **56(4)**.
48. Shi X., Zhang C., Wang H., Zhang F.: Effect of Si on the distribution of Cd in rice seedlings. Plant Soil, 2005, **272(1-2)**: 53-60.
49. Sienkiewicz-Cholewa U., Sumińska J., Sacała E., Dziągwa-Becker M., Kieloch R.: Influence of silicon on spring wheat seedlings under salt stress. Acta Physiol. Plant, 2018, **40(3)**: 54.

50. Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y.: The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. PLOS ONE, 2014, **9(11)**; <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113782> .
51. Song A., Li P., Li Z., Fan F., Nikolic M., Liang Y.: The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. Plant Soil, 2011, **344(1-2)**: 319-333.
52. Song A., Li Z., Zhang J., Xue G., Fan F., Liang Y.: Silicon-enhanced resistance to cadmium toxicity in *Brassica chinensis* L. is attributed to Si-suppressed cadmium uptake and transport and Si-enhanced antioxidant defense capacity. J. Hazard Mater., 2009, **172(1)**: 74-83.
53. Stanisławska-Głubiak E., Korzeniowska J.: Phytotoxic thresholds for Zn in soil extracted with 1 M HCl. J Food Agric Environ, 2014, **12(1)**: 146-149.
54. Tóth, G., Hermann, T., Da Silva, M.R., Montanarella, L.: Heavy metals in agricultural soils of the European Union with implication for food safety. Environ. Int., 2016, **88**: 299-309.
55. Treder W., Cieslinski G.: Effect of silicon application on cadmium uptake and distribution in strawberry plants grown on contaminated soils. J. Plant Nutr., 2005, **28(6)**: 917-929.
56. Vaculík M., Landberg T., Greger M., Luxová M., Stolaríková M., & Lux A.: Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. Ann. Bot., 2012, **110(2)**: 433-443.
57. Vaculík M., Lux A., Luxová M., Tanimoto E., Lichtscheidl I.: Silicon mitigates cadmium inhibitory effects in young maize plants. Environ. Exp. Bot., 2009, **67(1)**: 52-58.
58. Vieira Filho L. O., Monteiro F. A.: Silicon modulates copper absorption and increases yield of Tanzania guinea grass under copper toxicity. Environ. Sci. Pollut. Res., 2020, **27**: 31221-31232.
59. Wahid A., Ghani A.: Varietal differences in mungbean (*Vigna radiata*) for growth, yield, toxicity symptoms and cadmium accumulation. Ann. Appl. Biol., 2008, **152(1)**: 59-69.
60. Zhao Y., Liu M., Guo L., Yang D., He N., Ying B., Wang Y.: Influence of silicon on cadmium availability and cadmium uptake by rice in acid and alkaline paddy soils. J. Soils Sediments, 2020, **4**: 1-11.

Adres do korespondencji:

mgr inż. Aleksandra Zajączkowska
IUNG-PIB
Zakład Herbologii i Technik Uprawy Roli
ul. Orzechowa 61, 50-540 Wrocław
e-mail: a.zajaczkowska@iung.wroclaw.pl

AUTOR	ORCID
Jolanta Korzeniowska	0000-0003-3701-9576
Aleksandra Zajączkowska	0000-0002-9237-5568