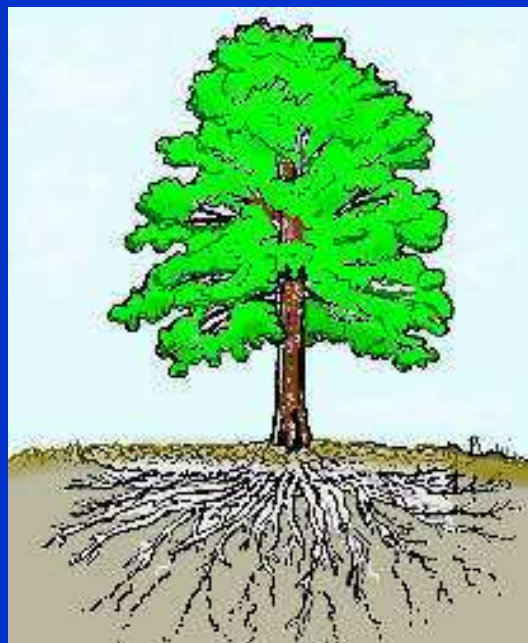




# XENOBIOCHEMIE ROSTLIN IV.



**Petr Soudek**

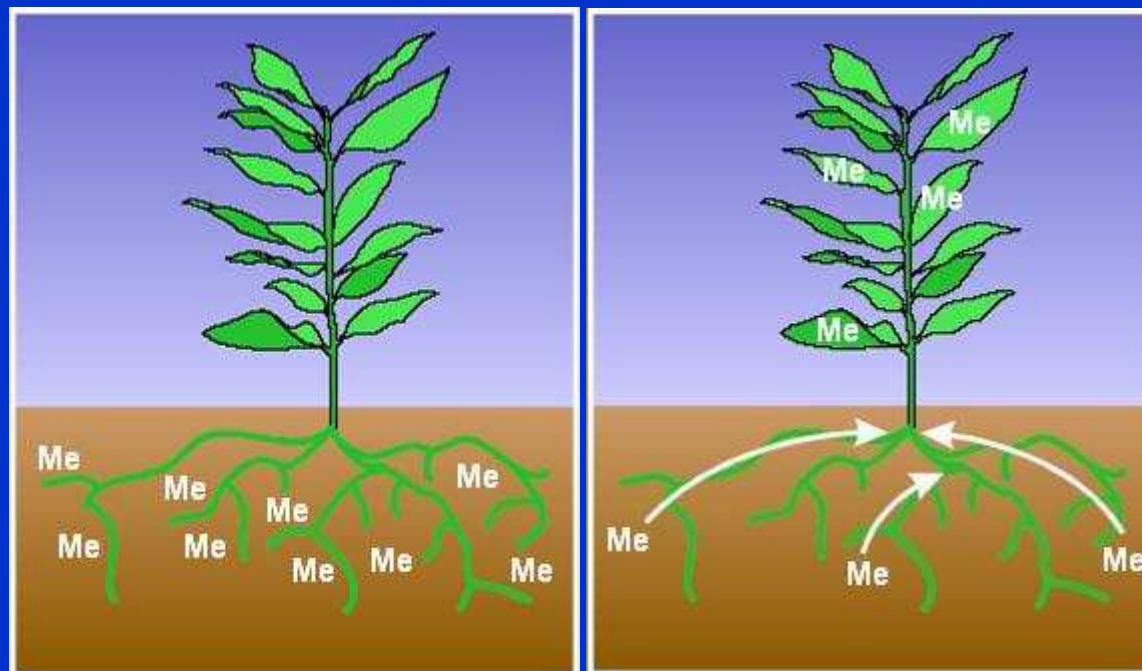




# MECHANISMUS



# FYTOREMEDIACE KOVŮ



Kov je odstraněn z půdy přesunem do rostlinných kořenů, stonků a listů. Rostlina je poté sklizena a odstraněna a plocha je znovu zazeleňována do té doby než je množství kovů v půdě nižší než přípustná hladina.

podle <http://www.unep.or.jp/letc/Publications/Freshwater/FMS2/2.asp>



# PROČ ROSTLINY PŘIJÍMAJÍ TOXICKÉ KOVY ?

- Esenciální micronutrienty: Fe, Zn, Mn, Ni, Mo a Cu
- Přenos kovů přes biologickou membránu pomocí proteinů s transportní funkcí
- Mechanismus příjmu je selektivní

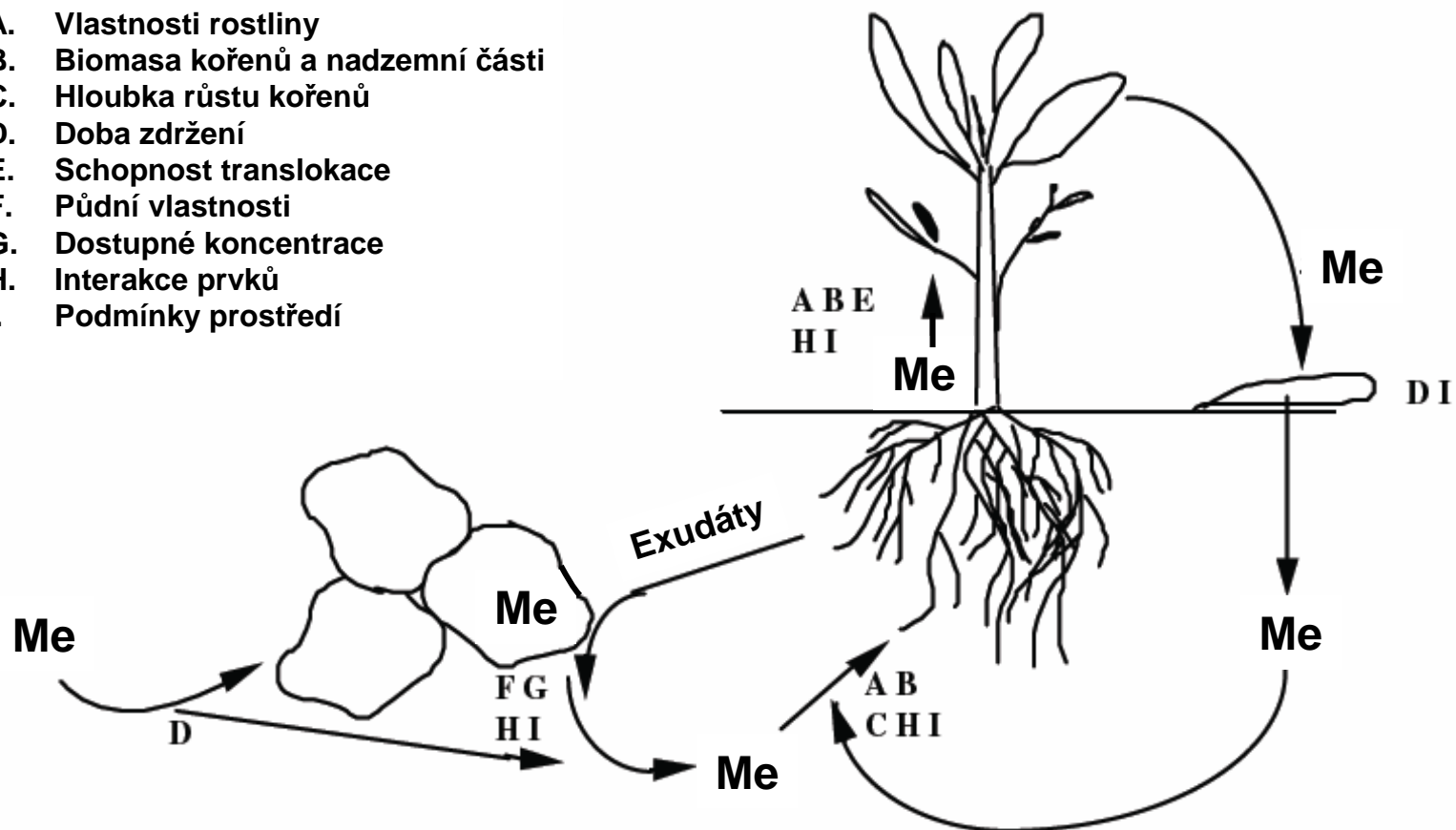




# FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍJEM KOVŮ

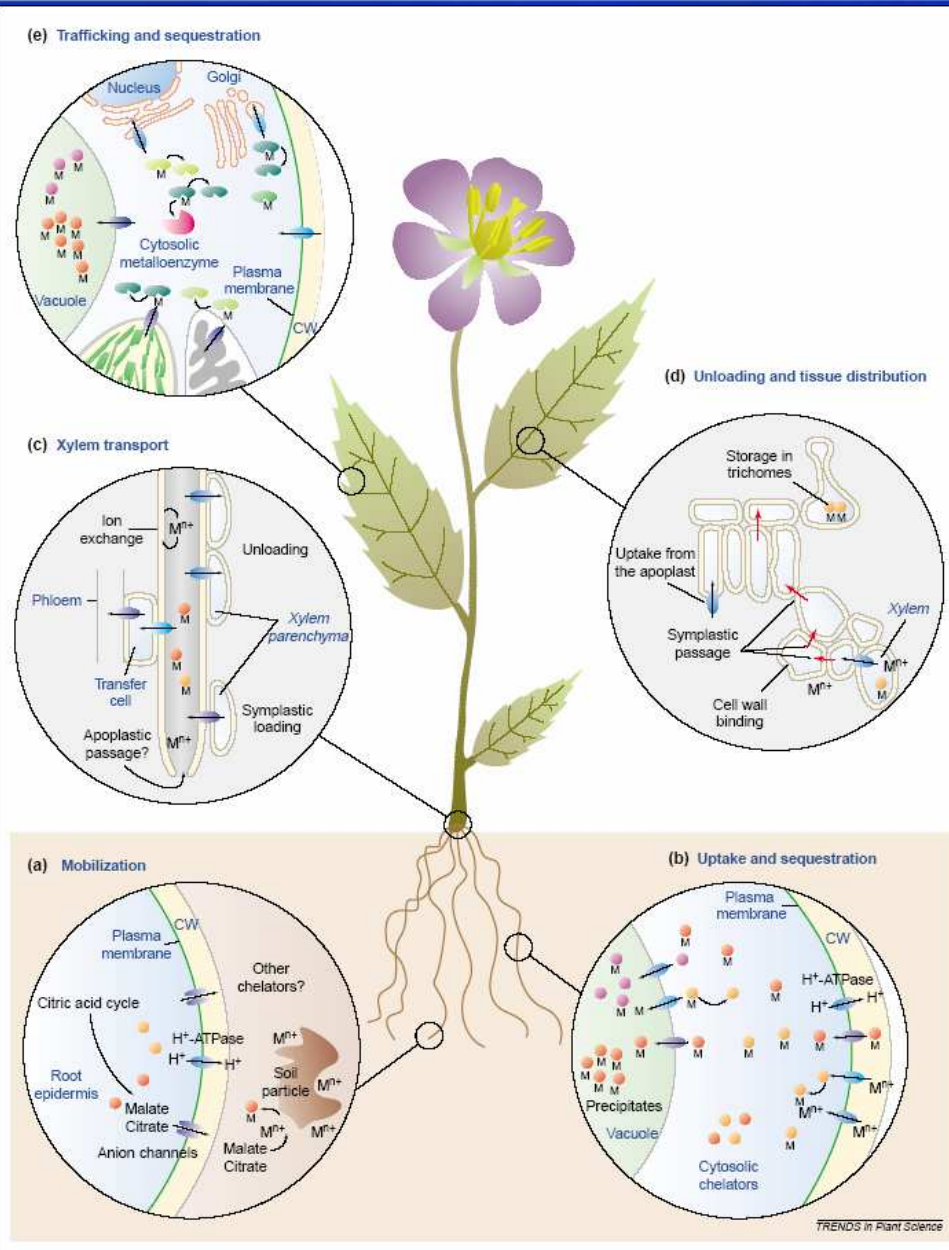


- A. Vlastnosti rostliny
- B. Biomasa kořenů a nadzemní části
- C. Hloubka růstu kořenů
- D. Doba zdržení
- E. Schopnost translokace
- F. Půdní vlastnosti
- G. Dostupné koncentrace
- H. Interakce prvků
- I. Podmínky prostředí





# MECHANISMUS PŘÍJMU KOVŮ



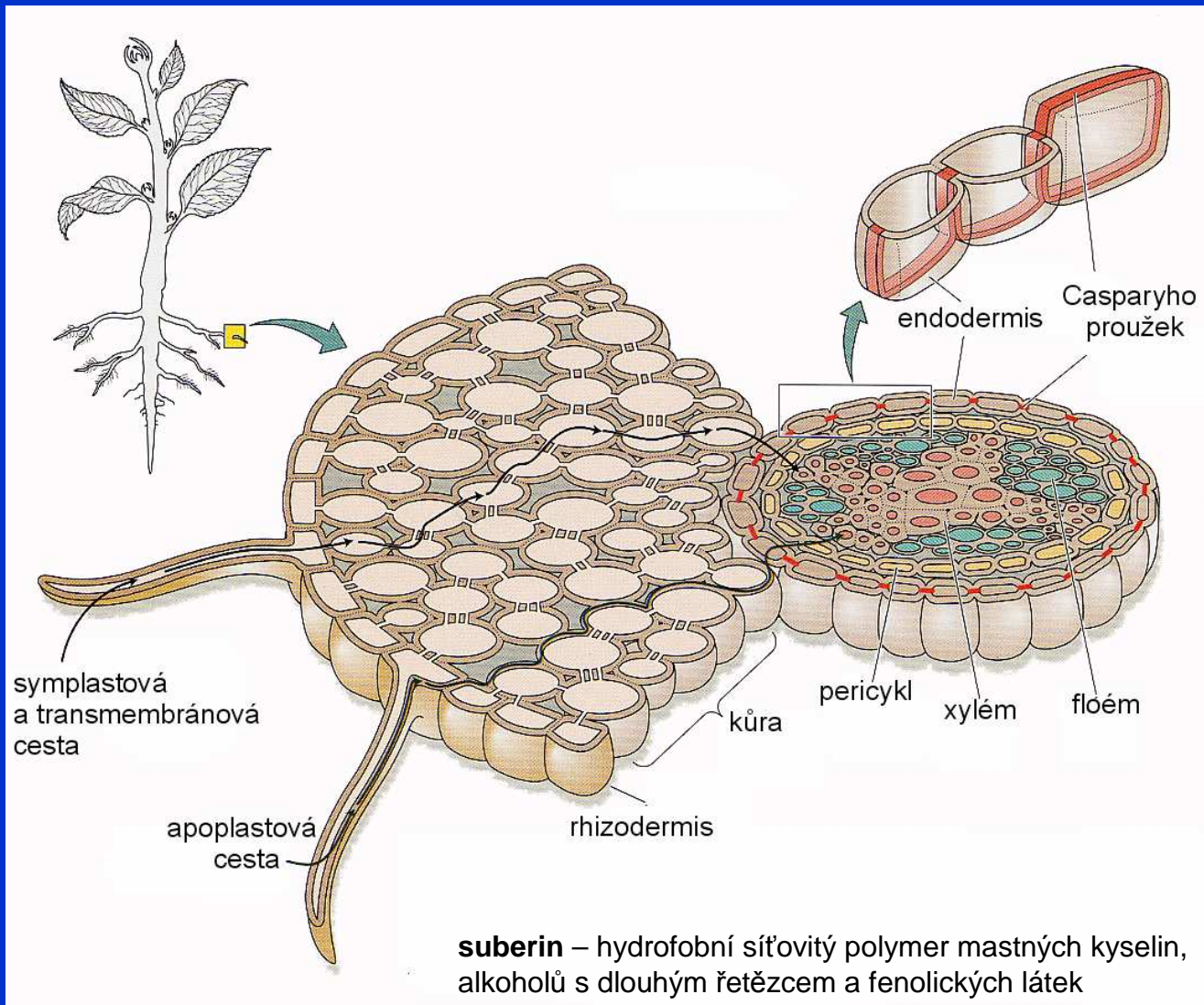
Clemens *et al.*, Trends in Plant Science (2002) 7, 309-315



## buněčná stěna je pro minerální látky propustná

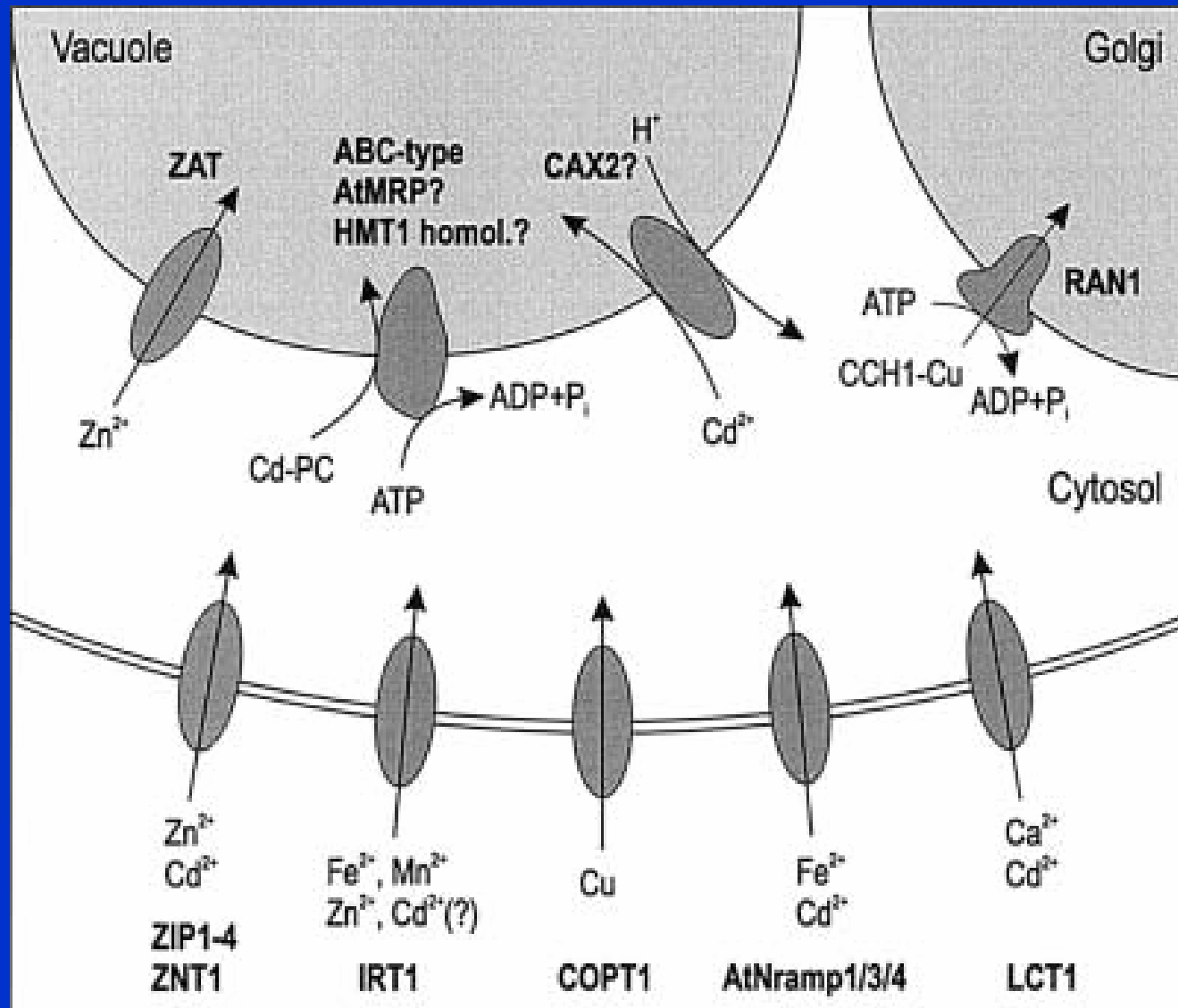
cesty : apoplast – symplast

bariéra – plazmatická membrána (Casparyho proužky)





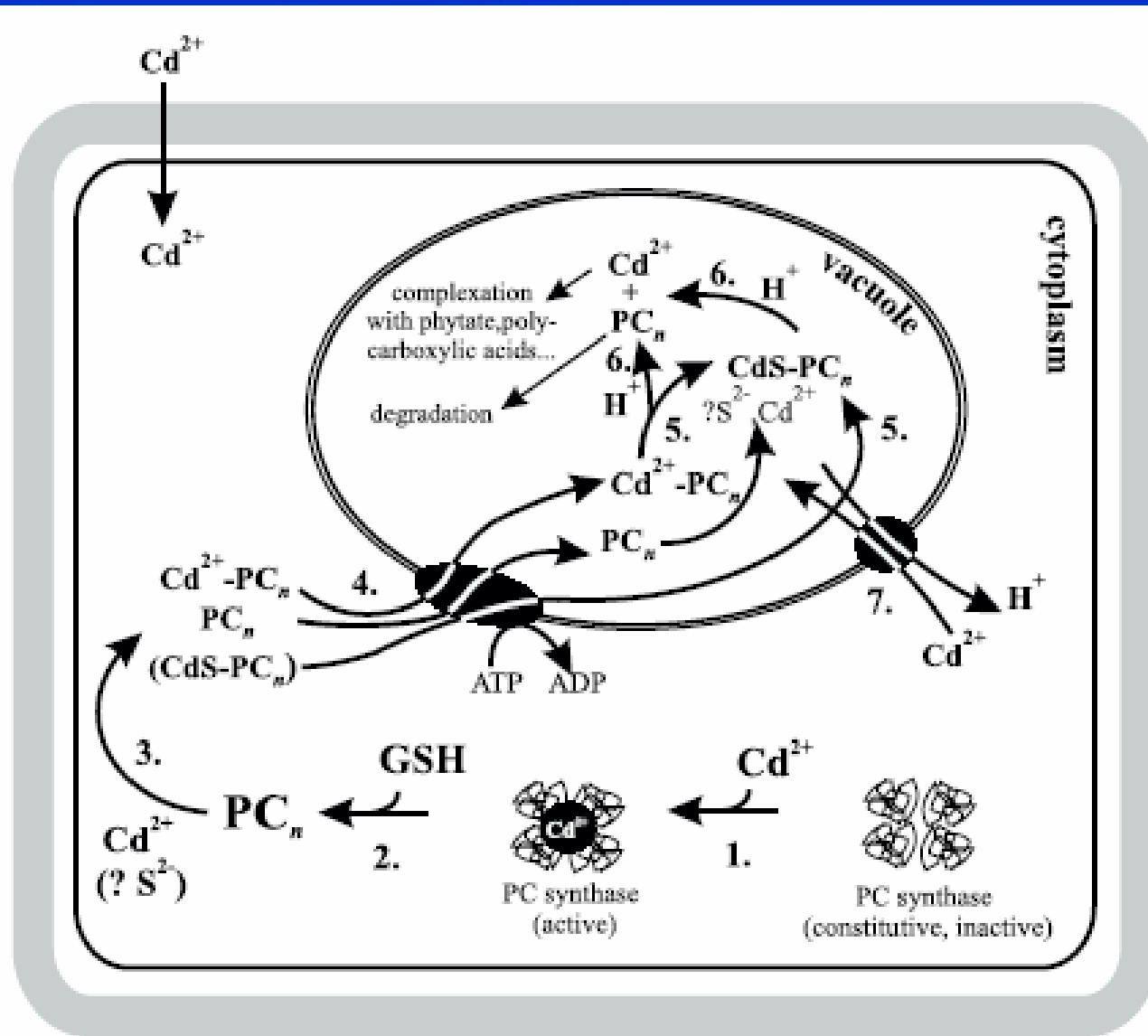
# ROSTLINNÉ TRANSPORTÉRY KOVŮ







# MODEL SYNTEZY FYTOCHELATINU





# BIOLOGICKÉ CHELATUJÍCÍ SLOUČENINY



**Organické kyseliny** (citónová, malonová nebo maleinová)



**Aminokyseliny** (cystein, histidin, methionin atd.)



**Fytochelatiny** (krátké polypeptidy,  $(\text{Glu-Cys})_n\text{-Gly}$ ,  $n = 2 - 11$ )

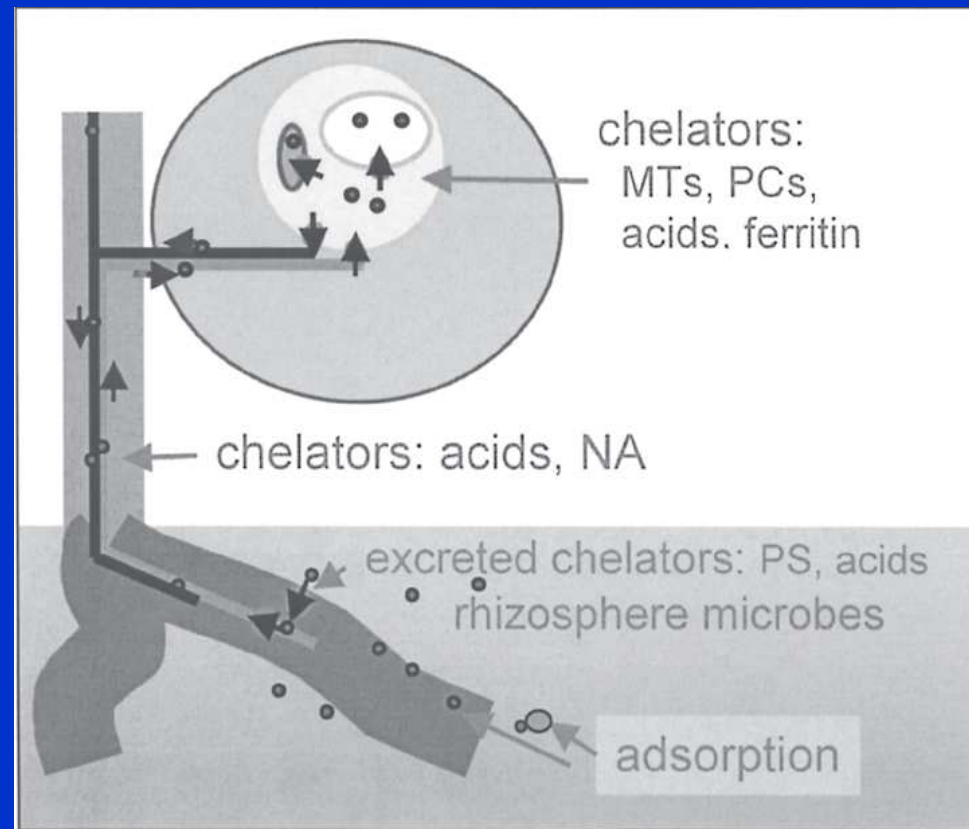


**Metalothioneiny** (genově kódované polypeptides)



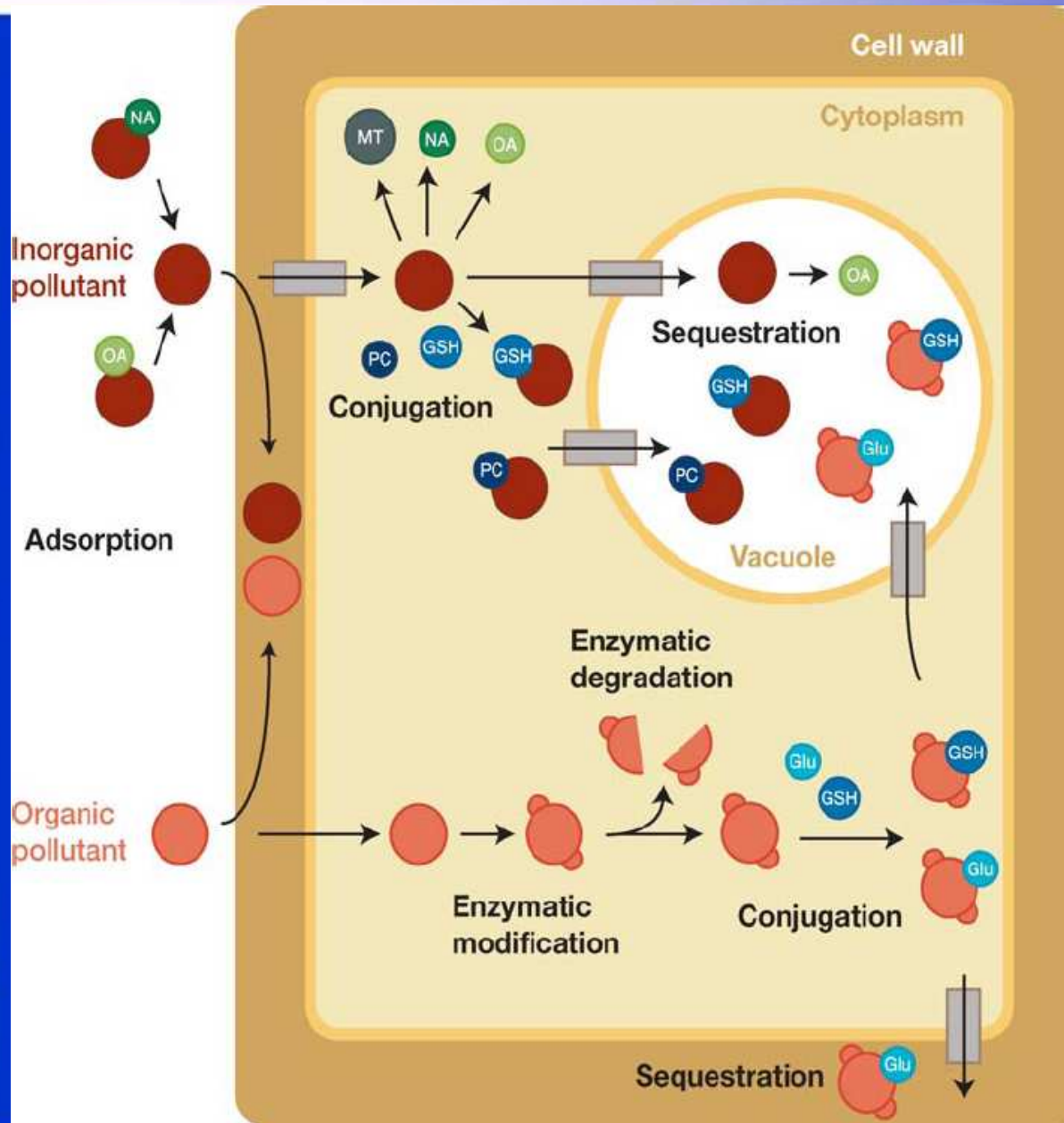
**Metallochaperony** (proteiny)

**„Heat shock“ proteiny**





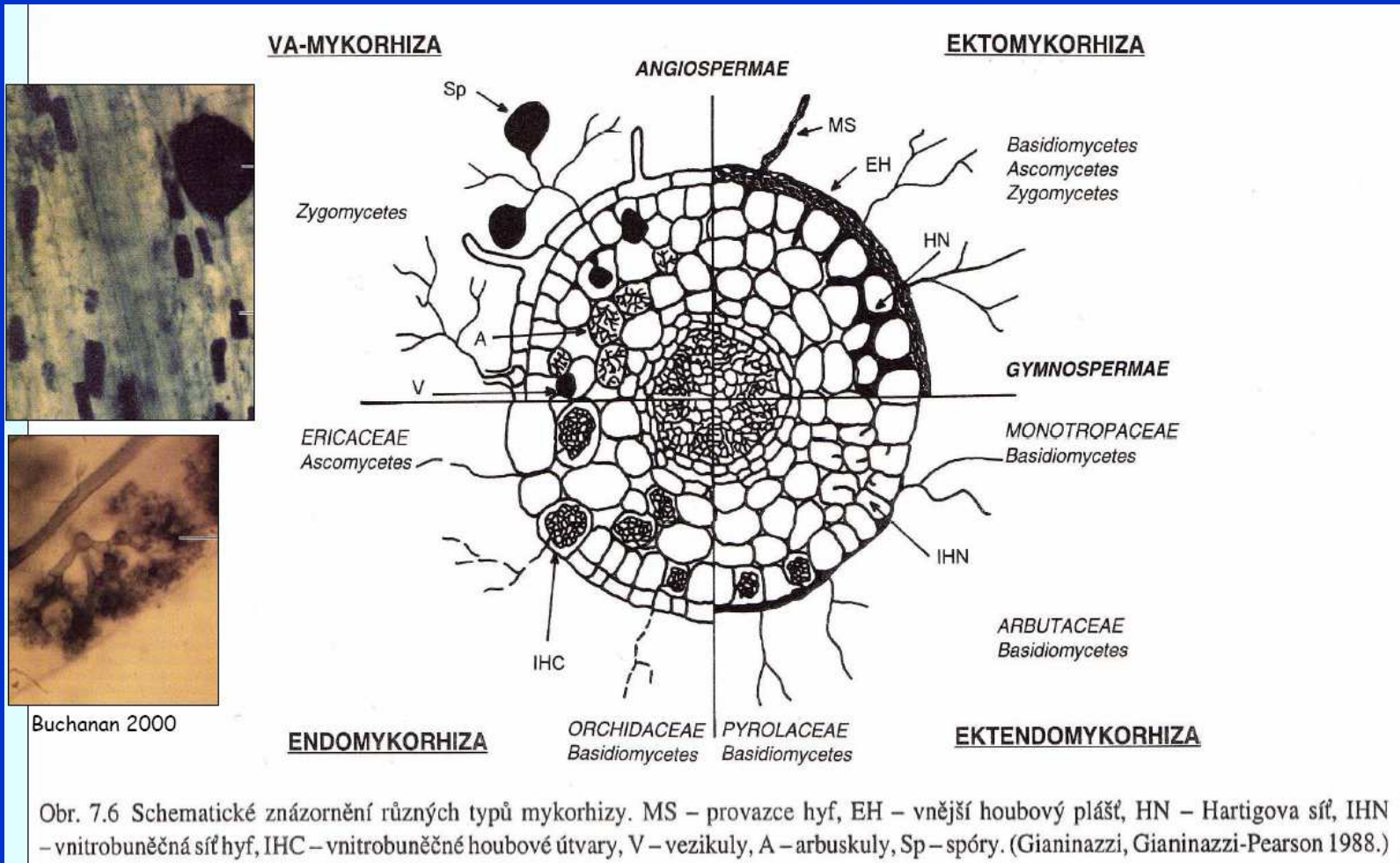
# MECHANISMUS DETOXIFIKACE



Pilon-Smits,  
Annu. Rev. Plant.  
Biol. (2005) 56,15-39

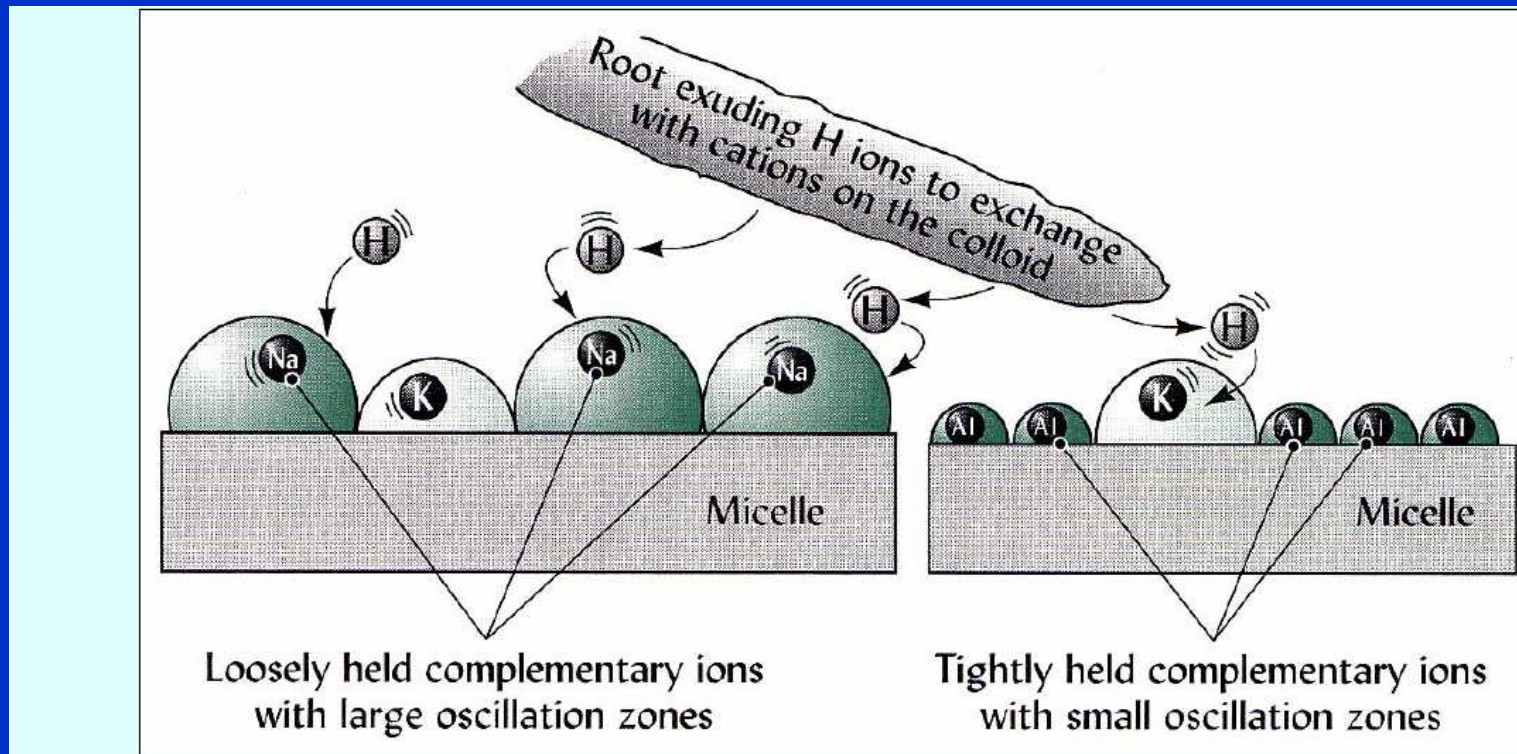


# MYKORHIZA

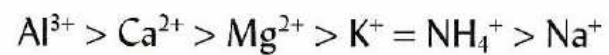




# KOŘENOVÉ EXUDÁTY



Brady a Weil 2002

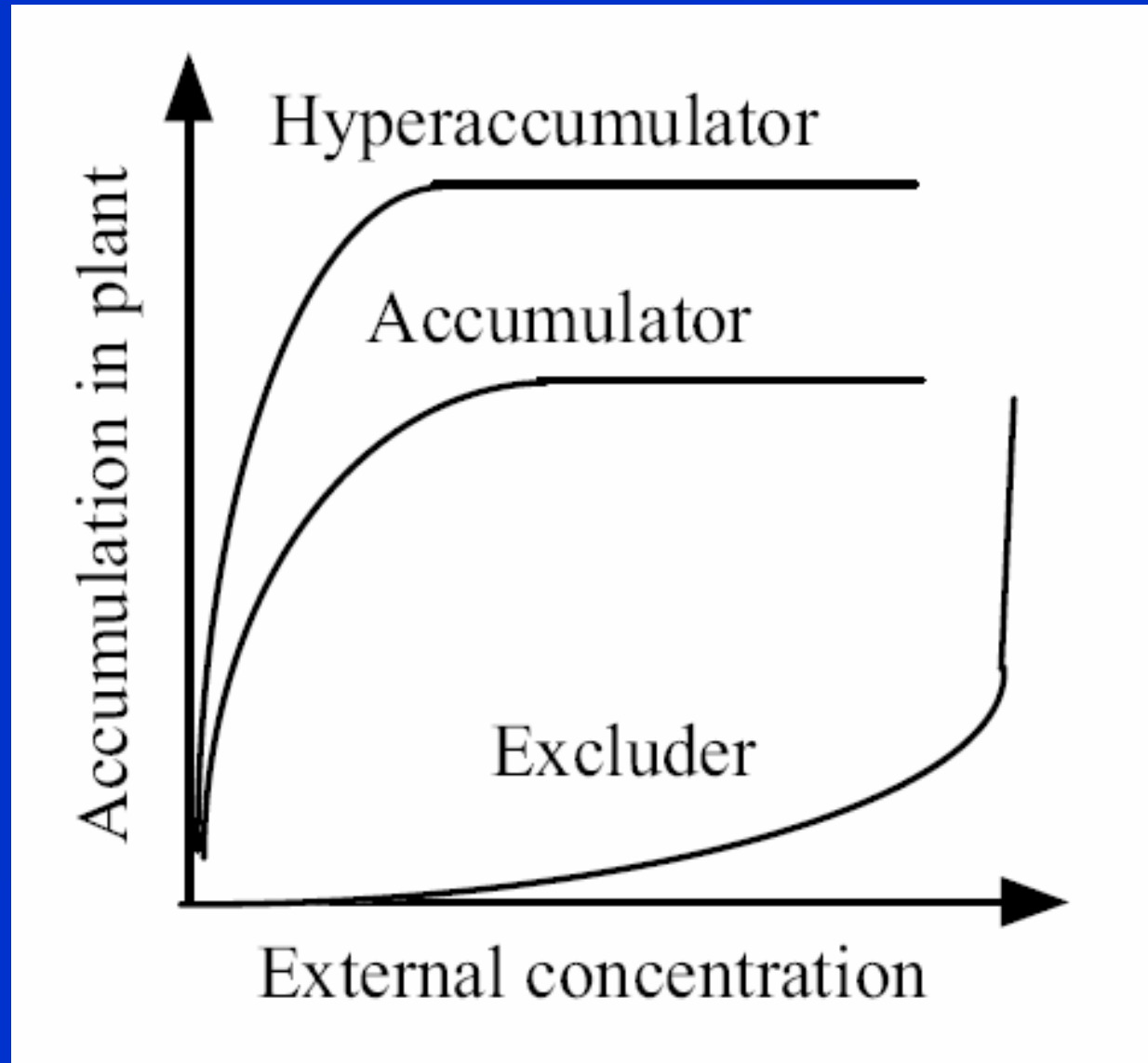




# HYPERAKUMULACE



# TYPY ROSTLIN





# HYPERAKUMULÁTORY



- První hyperakumulátor byl nalezen v roce 1948 Minguzzim and Vergnanem a jednalo se o hyperakumulátor niklu *Alyssum bertolonii*.
- *Alyssum murale* – druhá „niklová“ rostlina byla objevena ruským vědcem Doksopulem v roce 1961.
- V roce 1977 Brooks a kolektiv použili poprvé termín „hyperakumulátor“.
- Do roku 2005 bylo známo 450 hyperakumulujících rostlinných druhů.





# HYPERAKUMULÁTORY

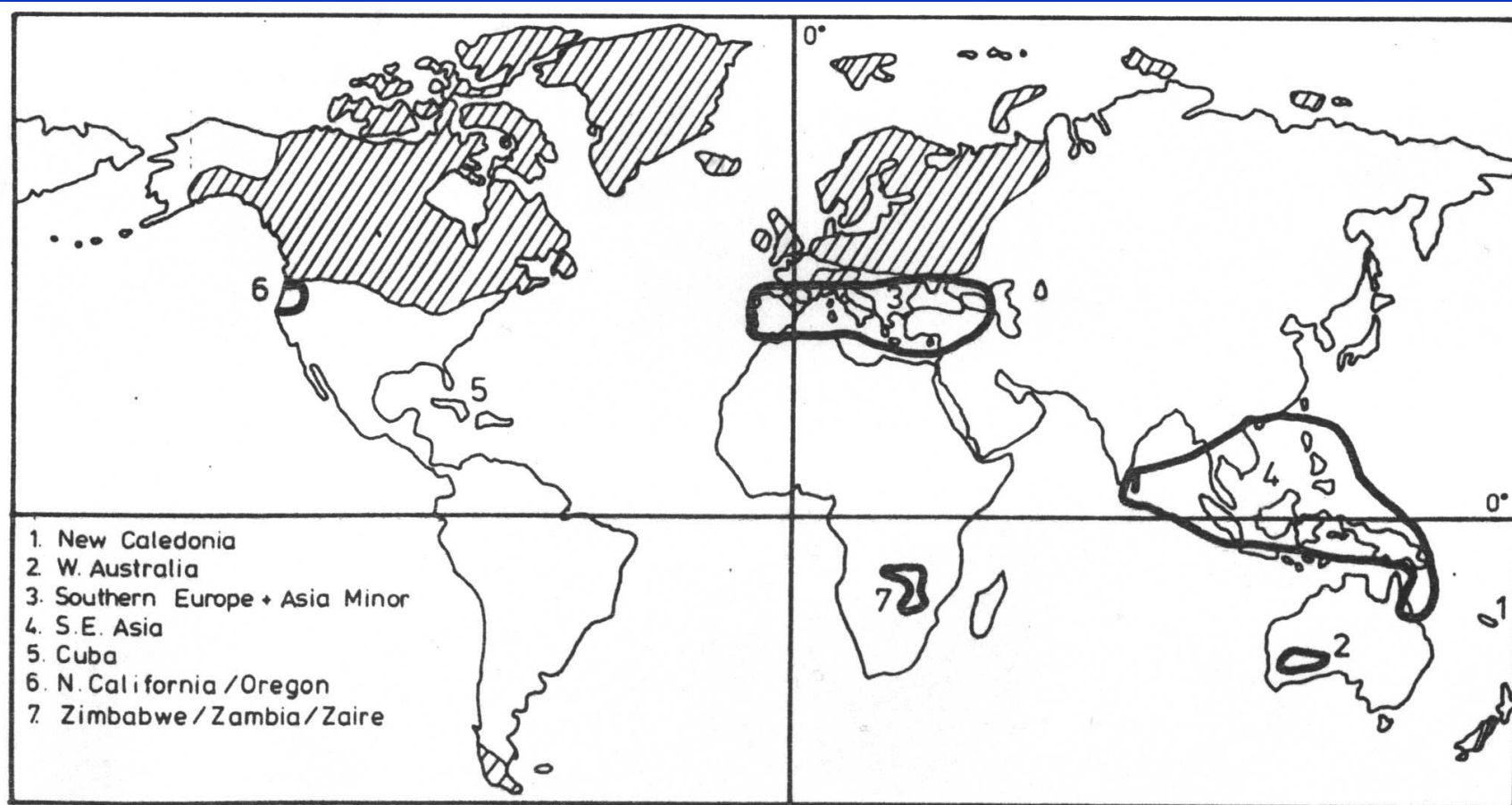


Prvek	Nízká		Normální	Vysoká	Hyperakumulátory
Mn	5	20	400	2000	10000 – 50000
Zn	5	20	400	2000	10000 – 50000
Cd	0.03	0.1	3	20	100 – 3000
Pb	0.01	0.1	5	100	1000 – 8000
Ni	0.2	1	10	100	1000 – 40000
Co	0.05	0.2	5	50	1000 – 10000
Cr	0.05	0.2	5	50	1000 – 2500
Cu	1	5	25	100	1000 – 12500
Se	0.01	0.1	1	10	100 - 6000

Všechna čísla jsou v  $\mu\text{g/g}$  DW rostliných listů



# ROZŠÍŘENÍ Ni HYPERAKUMULÁTORŮ



Šrafované oblasti – ledovec v průběhu poslední doby ledové

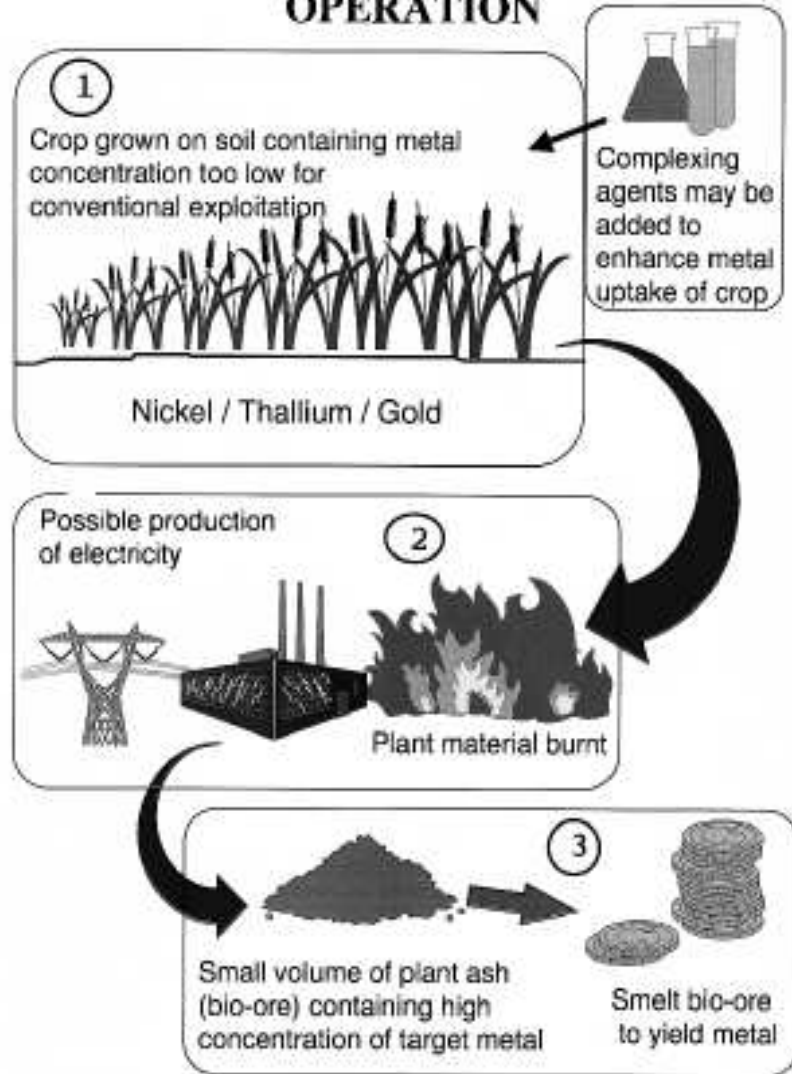
Baker and Brooks, Biorecovery (1989) 1,81-126



# FYTOMINING



## THE PHYTOMINING OPERATION



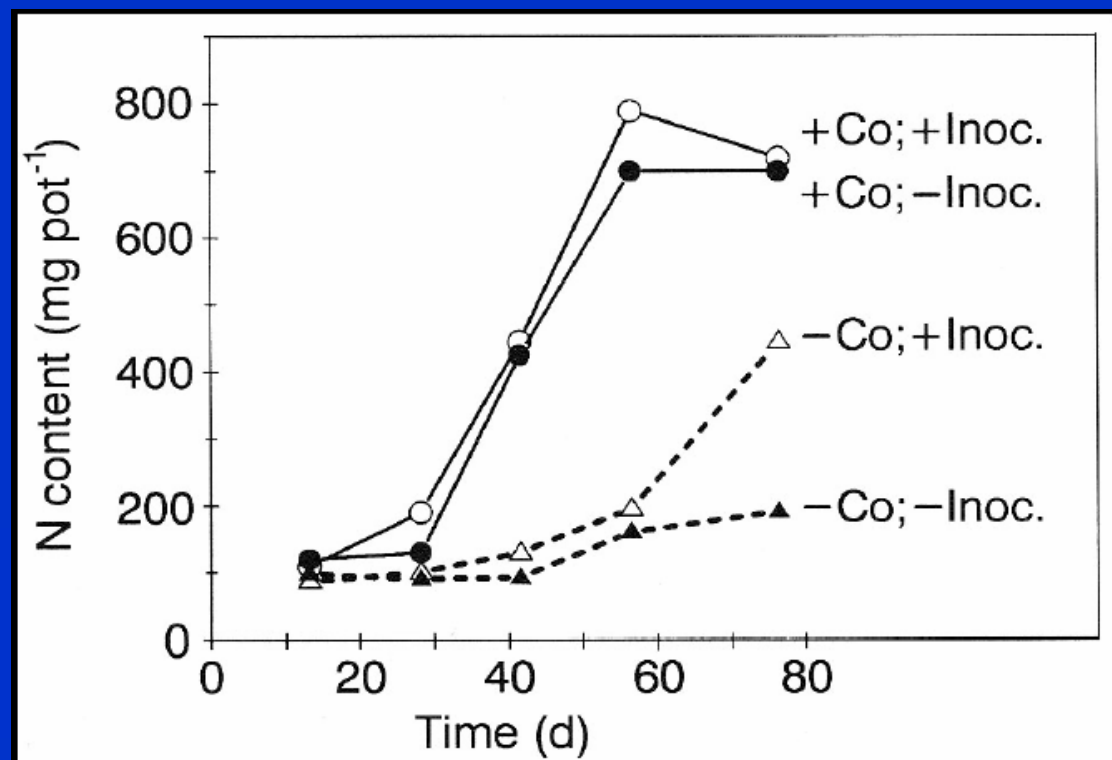


# TOXICITA A DEFICIENCE TĚŽKÝCH KOVŮ



# KOBALT

- přechodný prvek
- intenzita příjmu a distribuce v rostlině závislá na druhu
- požadavek především u rostlin se symbiotickou fixací N – projevuje se jako deficience N
- esenciální pro mikroorganismy (vit. B12 – kobalamin) – Co(II)





# KOBALT

## Hyperakumulace:

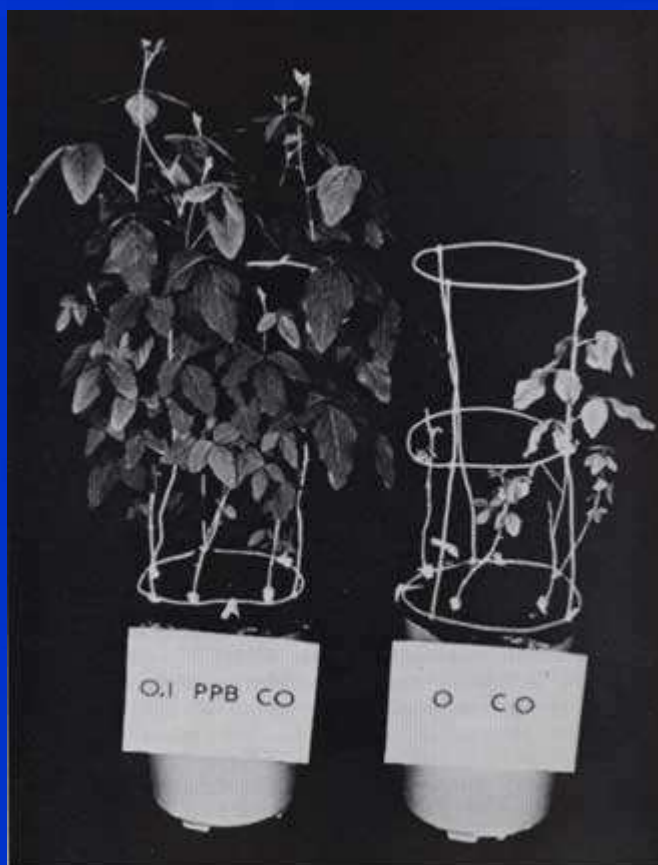
- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) Co
- 26 rostlinných druhů
- Lamiaceae, Scrophulariaceae
- *Crotalaria cobalticola* –  $3010\ \mu\text{g/g}$  DW (první Co hyperakumulátor)
- *Haumaniastrum robertii* –  $10200\ \mu\text{g/g}$  DW (nejvyšší obsah kobaltu, který byl nalezen, „měděná květina“, použitelná pro biogeochemickou prospekci kobaltu)



*Haumaniastrum robertii*



# KOBALT



*Vliv přidavku 0,1 ug Co / l do výživného roztoku na růst soji v symbióze s Rhizobium japonicum.*

## Deficience kobaltu

## Toxicita kobaltu





# KOBALT



## **Kobalt v rostlině:**

- stimulace prodlužovacího růstu izolovaných orgánů
- inhibice syntézy ethylénu
- oddálení senescence listů
- zvýšení odolnosti rostliny při vodním stresu
- vliv na akumulaci alkaloidů
- možná účast v syntéze chlorofylu b

## **Toxicita kobaltu:**

- nad  $0,4 \mu\text{g Co g}^{-1} \text{SH}$ , akumulátory  $4-10 \text{ mg Co g}^{-1} \text{SH}$
- inhibice aktivního transportu iontů
- mitotický jed
- narušení syntézy RNA, pokles obsahu DNA a RNA v buňce (aktivita nukleáz)
- opad listů, diskolorace, snížení růstu prýtu

## **Některé proteiny obsahující kobalt:**

Methionin syntáza

Ribonukleotidreduktáza (oxidace ribonukleotidu na deoxyribonukleotid)

Methylmalonyl-koenzym A mutáza (syntéza hemu u bakterie)





# MĚĎ

- 6  $\mu\text{g/g}$  SH
- podobné vlastnosti jako Fe
- účast v oxidoredukčních reakcích v buňce přechody  $\text{Cu(II)}$  a  $\text{Cu(I)}$
- příjem ve formě  $\text{Cu}^{2+}$ , dostupnost většinou nízká – tvorba komplexů
- pohyblivost Cu v rostlině malá, většina lokalizována v kořenech





# MĚĎ

## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) Cu
- 24 rostlinných druhů
- Cyperaceae, Lamiaceae, Poaceae, Scrophulariaceae
- Mnoho druhů jsou také hyperakumulátory kobaltu.
- *Ipomoea alpina* –  $12300\ \mu\text{g/g DW}$  (nejlepší hyperakumulátor mědi)
- *Aeollanthus biformifolius* –  $3920\ \mu\text{g Cu /g DW}$  a také  $2820\ \mu\text{g Co /g DW}$



*Celosia trigyna*



# MĚĎ



## Deficience mědi:

- poruchy tvorby reprodukčních orgánů
- zasychání špiček listů
- pokles lignifikace
- sterilita pylu

## Toxicita mědi:

- už při koncentraci vyšší než 20-30  $\mu\text{g/g}$  SH
- hyperakumulátoři mědi
- mechanismy tolerance podobné jako v případě těžkých kovů:
  - restrikce příjmu na plasmalemě
  - aktivní výdej z buňky
  - chelatace v prostoru buněčné stěny
  - vazba na složky buněčné stěny
  - chelatace v cytoplasmě
  - depozice do vakuoly



# MĚĎ



## Měď v rostlině:

- význam v oxido-redukčních reakcích
- 3 skupiny enzymů obsahujících měď:
  - **modré proteiny** – nemají oxidázovou aktivitu, účast v přenosu  $e^-$  (např. plastocyanin)
  - **nemodré proteiny** – peroxidázy, oxidují mono- a difenoly
  - **proteiny obsahující více atomů mědi** – oxidázy (např. askorbát oxidáza nebo difenoloxidáza)

## Některé proteiny obsahující měď:

### CuSOD

**Askorbát oxidáza** – oxidace askorbátu na dehydroaskorbát

**Diaminoxidáza** – degradace putrescinu a spermidinu

**Fenoloxidázy** – v buněčné stěně, syntéza ligninu



# CHROM

- Koncentrace Cr závislá na obsahu jeho rozpustných sloučenin v půdách
- Nejvíce Cr se kumuluje v kořenech, méně v listech a stoncích. Nejnižší obsahy byly zjištěny v zrně.
- Rostliny přijímají  $\text{Cr}^{6+}$ . Toxicita Cr závisí na stupni oxidace a přístupnosti přijatelných forem Cr.
- Chróm stimuluje vývoj rostlin a kladně působí na metabolismus cukrů.
- Toxické pro člověka jsou  $\text{Cr}^{6+}$ . Jejich účinek je vysvětlován změnou hemo-globinu na methemoglobin.
- Chróm silně kumulují: mrkev, brambory, okurky, kukuřice  
nekumulují : zelí, cibule, jablka.

**Toxicita chromu**





# CHROM

## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) Cr
- 10 rostlinných druhů



***Salsola kali***



***Leptospermum scoparium***

- Scrophulariaceae, Graminae, Poaceae, Fabaceae, Myrtaceae
- *Leptospermum scoparium* – 20000  $\mu\text{g/g}$  DW
- 48 000  $\mu\text{g/g}$  DW v *Sutera fodina*;  
30 000  $\mu\text{g/g}$  DW v *Dicoma niccolifera*
- Možná kontaminace vzorků  
sprašemi obsahujícími chrom

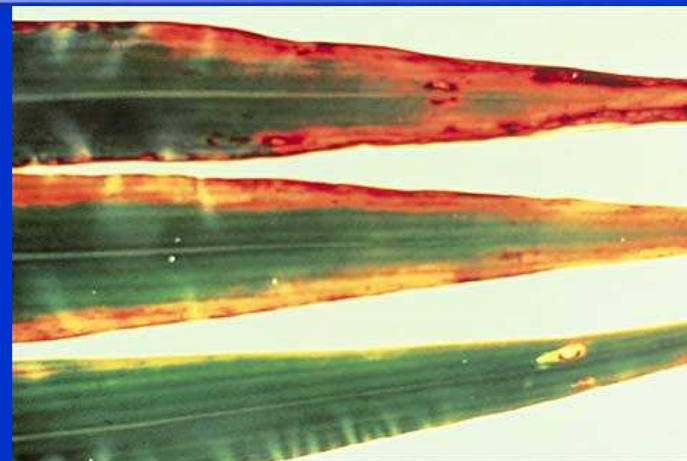




# OLOVO

## Toxicita olova

- Přítomno ve všech rostlinách.
- Běžný jeho obsah je 2-3 mg Pb.kg<sup>-1</sup>.
- Pb rostlina přijímá pasivně a
- Příjem ovlivňuje pH a teplota.
- V rostlinách je pevně vázáno a není pohyblivé.
- V malých koncentracích stimuluje růst [Pb(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>]
- Při vyšších koncentracích dochází k narušení metabolismu vápníku, inhibici enzymatických systémů, snížení příjmu CO<sub>2</sub> působí na buněčné dělení, omezují příjem vody.
- Při vysokých obsazích olova vznikají u rostlin chlorózy, přičemž pletiva kolem nervatury listů zůstávají zelená, později se zbarvují žlutozeleně a listy jsou zakrnělé.
- V bezprostřední blízkosti komunikací může obsah Pb dosáhnout 100-500 mg.kg<sup>-1</sup> sušiny.
- Nejcitlivější na kumulaci olova je zelenina listová.
- Olovo se kumuluje zejména v kostech, dále v játrech a ledvinách.
- Otrava se projevuje nervovými poruchami, poruchami trávicího ústrojí a v konečné fázi dochází k ochrnutí pánevních končetin.
- Olovo má rovněž mutagenní účinky.





# OLOVO

## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) Pb
- 4 rostlinné druhy
- Plumbaginaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae
- *Thlaspi rotundifolium* –  $8200\ \mu\text{g/g DW}$
- *Thlaspi alpestre* –  $2740\ \mu\text{g/g DW}$
- Olovo precipituje v rhizosféře – je minimalizován jeho příjem a transport do nadzemních částí rostlin







# MANGAN

- 50  $\mu\text{g/g}$  SH
- v rostlině v oxidačních stavech II, III, IV  
II a IV jsou stabilní  
III je nestabilní
- účast v oxidoredukčních reakcích v buňce přechody Mn(II) a Mn(III)
- tvorba komplexů MnATP
- příjem ve formě  $\text{Mn}^{2+}$ , dostupnost ovlivněna pH a redoxními podmínkami (podobně jako Fe)
- pohyblivost Mn v rostlině malá





# MANGAN

## Hyperakumulace:

- $>10\,000\ \mu\text{g/g}$  (1 %) Mn
- 11 rostlinných druhů
- Všechny druhy z Nové Kaledonie
- Apocynaceae, Cunoniaceae, Proteaceae
- *Macadamia neurophylla* –  $51800\ \mu\text{g/g}$  DW (nejlepší hyperakumulátor)





# MANGAN



## Mangan v rostlině:

- význam v oxido-redukčních reakcích
  - přímá součást některých enzymů:  
**SOD**

V rostlině je přítomno několik isoform SOD:

**FeSOD** – dominantní chloroplastová forma

**CuZnSOD** – chloroplastová, cytoplasmatická i mitochondriální

**MnSOD** – v mitochondriích a peroxisomech

## komplex vyvíjející kyslík

- aktivace enzymů
  - specifická:
    - malátdehydrogenáza
    - isocitrátdehydrogenáza
    - PEPkarboxykináza (pochvy cévních svazků)
  - méně specifická (aktivace i  $Mg^{2+}$ )



# NIKL



- požadavek rostliny nízký 0,005  $\mu\text{g/g}$  SH
- toxicita nad 10-50  $\mu\text{g/g}$  SH
- chemicky příbuzný Fe a Co
- v biologických systémech pouze především jako Ni(II), existuje i jako Ni(I) a Ni(III)
- tvorba stabilních komplexů (Cys a citrát)
- Ni je součástí řady enzymů (většina bakteriálních)

## Deficience niklu:

- přímé projevy nebyly popsány

## Toxicita niklu:

- např. při aplikaci kalu
- tolerance je charakteristická u rostlin na serpentinitech (vysoký obsah Fe, Mg, Ni, Cr a Co a velmi nízká konc. Ca) – schopnost hyperakumulace
- komplexace



# NIKL

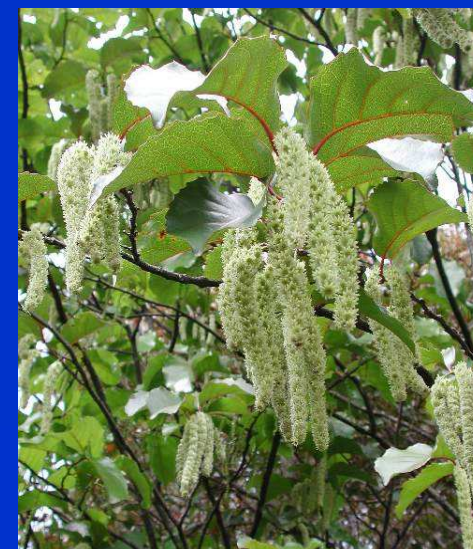
## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) Ni
- 290 rostlinných druhů
- Brassicaceae, Cunoniaceae, Euphorbiaceae, Violaceae, Flacourtiaceae
- *Psychotria douarrei* – 47500  $\mu\text{g/g}$  DW (nejlepší hyperakumulátor)
- Endemická flóra z Nové Kaledonie (okolo 50 druhů)
- *Sebertia acuminata* – 17750  $\mu\text{g/g}$  DW (modrozelený latex obsahuje nikl v množství 11200  $\mu\text{g/g}$  FW)



*Sebertia acuminata*

© Bernard Suprin



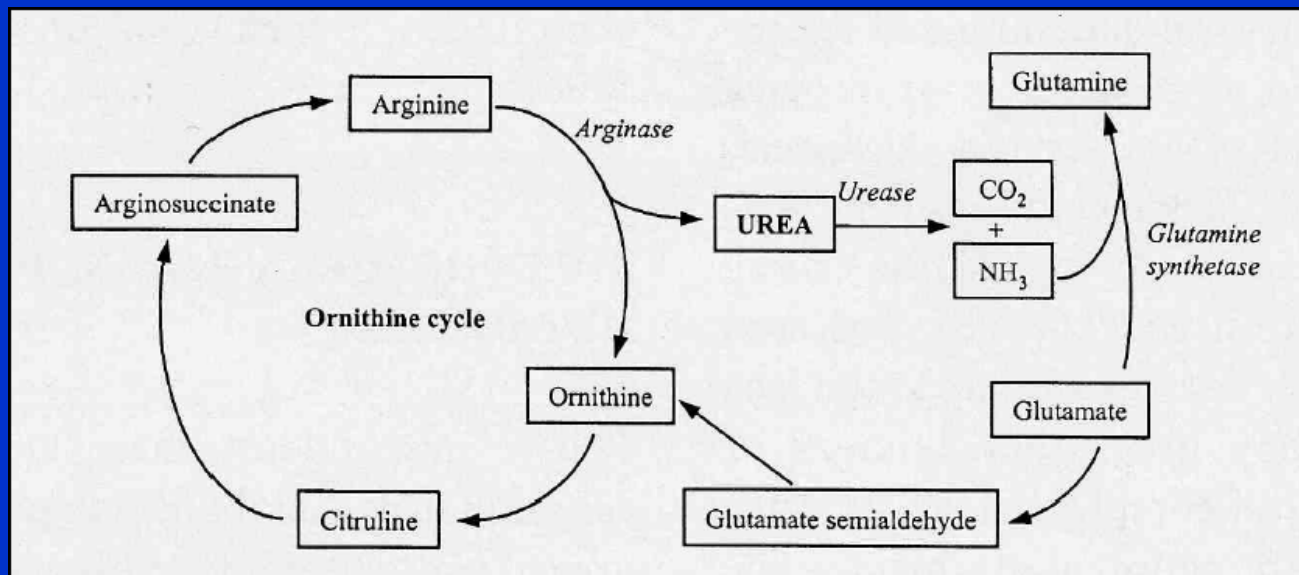
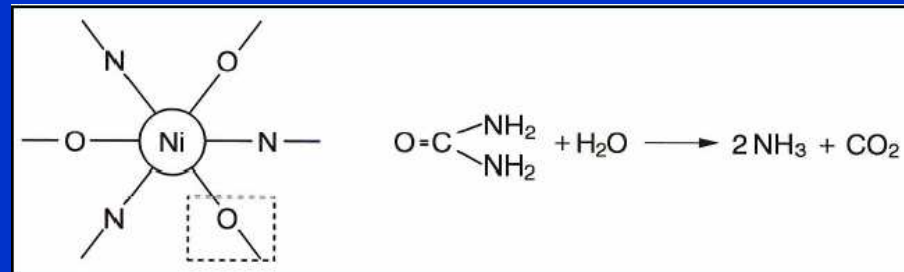
*Homalium austrocaledonicum*



# NIKL

## Nikl v rostlině:

- Ni je součástí řady enzymů (většina bakteriálních)
- u rostlin jediný známý enzym – **ureáza**
- hexamerní enzym, každá podjednotka 2 atomy Ni
- štěpení močoviny





# ZINEK

- obsah v rostlině kolem 20  $\mu\text{g/g}$  SH
- deficiencie při obsahu méně než 15-20  $\mu\text{g/g}$  SH, nad 200-300  $\mu\text{g/g}$  SH toxicita
- přijímán přednostně jako  $\text{Zn}^{2+}$ , při vyšším pH i jako  $\text{ZnOH}^-$
- v biologických systémech pouze jako  $\text{Zn(II)}$
- dobrá pohyblivost v rostlině, i ve floému
- v semenech ve formě fytátů





# ZINEK

## Hyperakumulace:

- >10 000  $\mu\text{g/g}$  (1 %) Zn
- 16 rostlinných druhů
- 10 z 16 druhů jsou rostliny rodu *Thlaspi*
- Brassicaceae, Violaceae
- *Thlaspi calaminare* – 39600  $\mu\text{g/g}$  DW (nejlepší hyperakumulátor)
- Kromě *Haumaniastrum katangense* jsou všechny rostlinné druhy z Evropy



*Thlaspi calaminare*





# ZINEK



## Deficience zinku:

- v přírodě častá (srážkami bohatá stanoviště, vápenité půdy), často společně s deficiencí Fe
- zkracování internodií, zmenšování listů chlorózy mladých listů

## Toxicita zinku:

- častým kontaminantem antropogenního znečištění
- zastavení elongace kořenů, chlorózy listů
- mechanismy tolerance:
- mykorrhiza
- sekvestrace do vakuoly

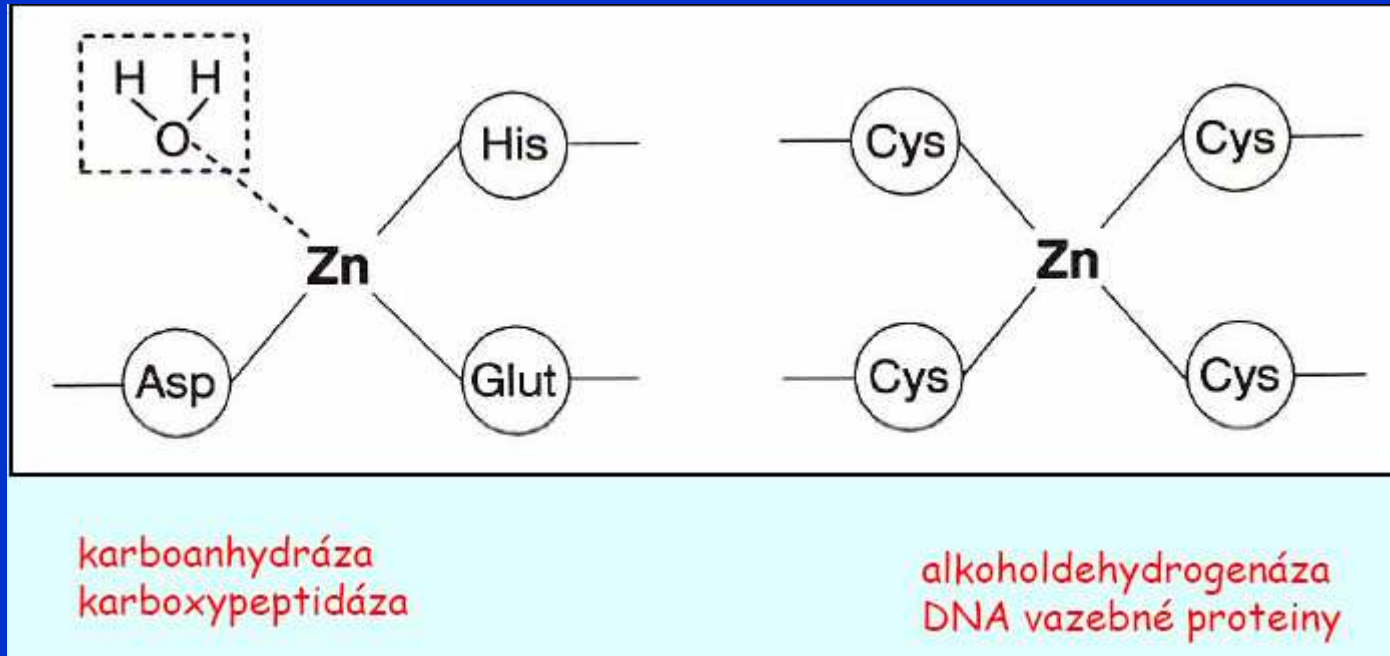


# ZINEK



## Zinek v rostlině:

- tvorba komplexů s N-, O- a S- ligandy
- strukturální i katalytická funkce v enzimech



Další enzymy obsahující Zn:

CuZnSOD

fosfolipázy

RNApolymeráza

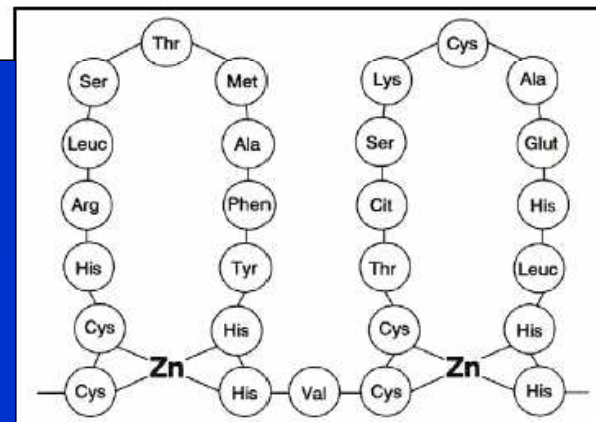
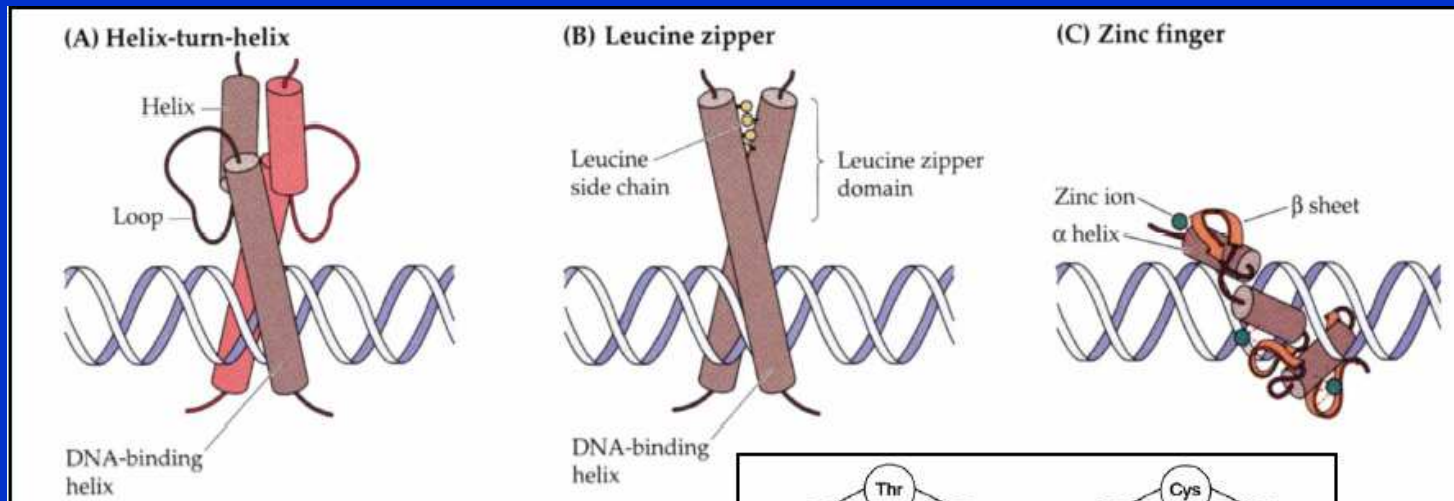
alkalická fosfatáza



# ZINEK

## Zinek v rostlině:

součást DNA vazebných proteinů – transkripční faktory

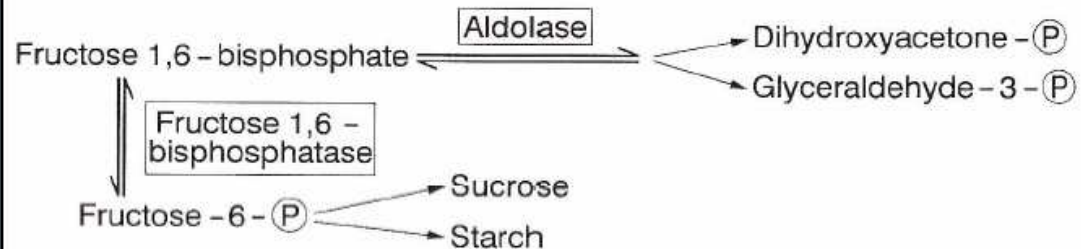
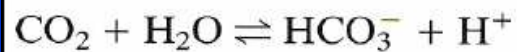




# ZINEK

## Zinek v rostlině:

- aktivace nebo modulace aktivity enzymů
  - např. pyrofosfatáza na tonoplastu (převládá  $Mg^{2+}$  dependentní forma) význam v syntéze proteinů
  - integrita ribosomů
  - při deficienci akumulace AK
- význam v metabolismu sacharidů
  - karboanhydráza, fruktoza-1,6-bisfosfatáza nebo aldoláza
- udržování integrity plasmalemy
  - komplexy s fosfátovými a SH skupinami fosfolipidů a membránových proteinů





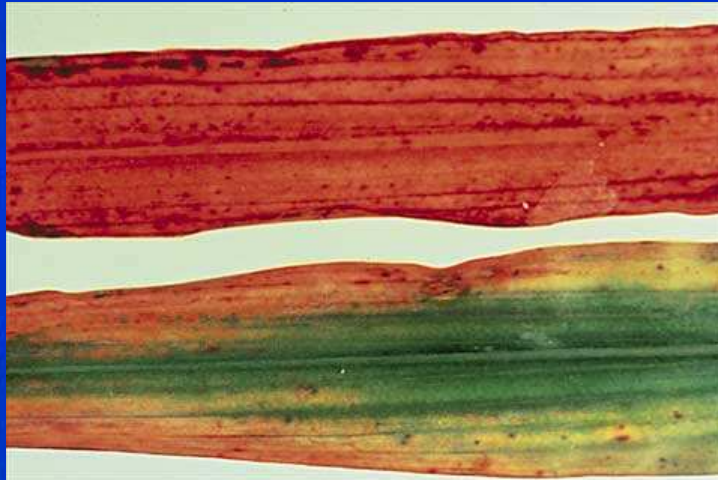
# KADMIUM



- Přijímá převážně jako kation  $Cd^{2+}$
- Pohyb Cd z kořenů do nadzemních částí je omezený. Lze ho snížit fosforečnou výživou, kde se předpokládá interakce Cd s P.
- V nízkých koncentracích je Cd běžnou součástí všech rostlinných tkání
- Bylo prokázáno, že Cd vede k syntéze cysteinu a methioninu v sóji.
- Příčina toxicity Cd je spojovaná s narušením enzymatické aktivity a syntézy antokyanu.
- Chlorofyl se vyznačuje schopností koncentrovat Cd.
- Symptomy toxicity kadmia: omezený růst, poškození kořenů, červenohnědé zbarvení listů, které přechází v chlorózu.
- Kadmium inhibuje také činnost nitrátreduktázy.
- Rostliny ke kadmiu citlivé: špenát, sója, kořenové zeleniny.
- Rostliny odolné: plodové zeleniny, brambory, tabák, kukuřici.
- Obecně vegetativní části rostlin obsahují větší množství Cd než semena a plody.
- Kadmium je pro živočišný organismus vysoce toxický prvek
- Negativně ovlivňuje metabolismus vápníku, porušuje činnost ledvin, vede ke vzniku plicního emfyzému a kardiovaskulárním poruchám.
- Kadmium se ukládá v játrech, ledvinách a slezině.



# KADMIUM



Toxicita kadmia





# KADMIUM

## Hyperakumulace:

- $>100 \mu\text{g/g}$  (0.01 %) Cd
- 1 rostlinný druh
- Brassicaceae
- *Thlaspi caerulescens* –  $3600 \mu\text{g/g}$  DW
- Také hyperakumulátor zinku



*Thlaspi caerulescens*





# SELEN



- Příjem selénu rostlinami je závislý na pH, teplotě.
- V malých dávkách stimuluje růst rostlin, ve vysokých působí toxicky.
- Nejvíce se Se ukládá ve vegetačním vrcholu, pak v semenech a v kořenech.
- Selén se chová podobně jako síra. V rostlinách např. selenocystin
- Toxicita selénu byla zjištěna u cibulovin.
- Se ve velmi malých dávkách nezbytný pro živočichy.
- Nedostatek způsobuje svalové onemocnění ("white muscle disease"), padání vlasů, srsti a peří.
- Vysoká koncentrace Se (kolem 5 ppm) toxická. Je známa jako "alkali disease" a u zvířat se objevuje v krmivech vypěstovaných na půdách bohatých Se. (deformace paznechtů a chrupu)
- Příjem selenu může být potlačen aplikací  $\text{SO}_4^{2-}$ , čehož se prakticky využívá na půdách s toxickým obsahem Se

**Toxicita selenu**







# SELEN

## Hyperakumulace:

- $>100 \mu\text{g/g}$  (0.01 %) Se
- 19 rostlinných druhů
- Asteraceae
- Nalezeny v Severní Americe
- *Astragalus pattersoni* – 2696  $\mu\text{g/g}$  DW (nejlepší hyperakumulátor)
- Hyperakumulátory Se byly nalezeny na pastvinách kde byly nemocné krávy
- Rostliny využitelné pro prospekci uranu (karnotit obsahuje selen)



*Astragalus bisulcatus*



# SELEN

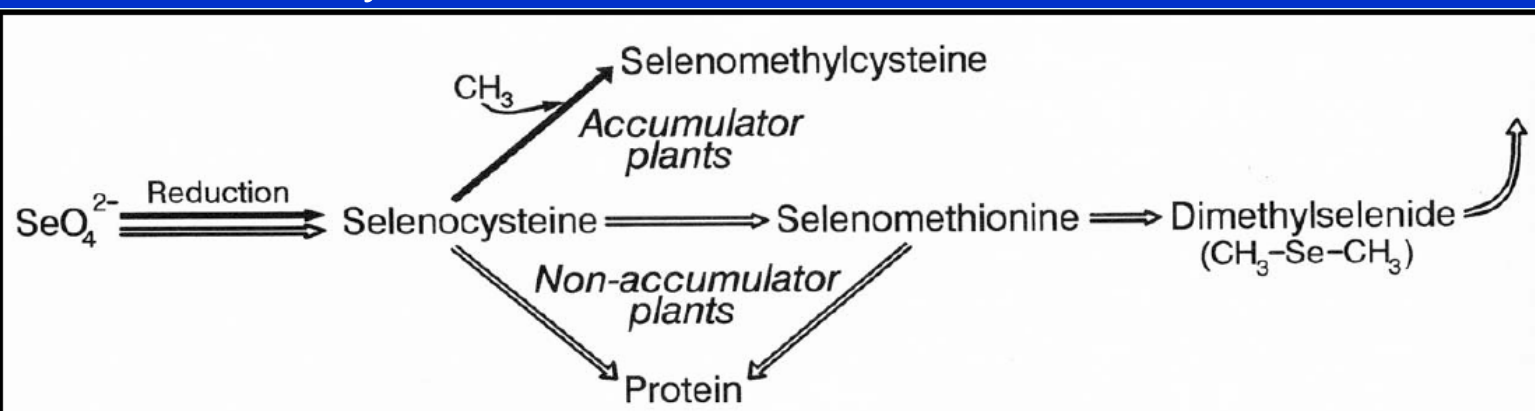


## Selen v rostlině:

- zvýšení antioxidační kapacity rostliny a schopnosti tolerovat UV stres

## Toxicita selenu:

- interakce s metabolismem S (vznik SeCys a SeMet)
- narušení funkce proteinů
- tolerance - kompartmentace Se ve vakuole
- přeměny SeCys a SeMet na neproteinogenní AK
- esencialita a toxicita Se pro živočichy
- součást glutathion peroxidázy
- akutní a chronické otravy - slepota, paralýza, smrt
- ztráta vitality





# ARSEN



- Arsen je součástí mnoha rostlin a
- Obsah se pohybuje od 0,09 - 1,5 ppm na sušinu.
- V rostlině je poměrně mobilní a byl zjištěn i v zrně ječmene.
- Nejvyšší obsahy byly nalezeny u listových zelenin a nízké u ovoce.
- Toxicita se projevuje u rostlin rostoucích na haldách rudných dolů nebo při používání kontaminovaných odpadních vod k závlaze.
- První příznaky jsou vadnutí listů, fialové zbarvení, plazmolýza buněk.
- Nejčastější příznaky toxicity jsou zpomalení růstu a snížení výnosu.
- Toxicitu arsenu lze zmírnit aplikací síry a fosforu.
- Otravy arzémem se projevují těžkými průjmy a nervovými poruchami



# ARSEN

## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) As
- 8 rostlinných druhů
- Polypodiaceae, Poaceae, Pinaceae, Campanulaceae, *Ericaceae*
- *Pteris vitata* –  $7526\ \mu\text{g/g}$  DW (nízká koncentrace v kořenech)
- *Pityrogramma calomelanos* –  $8350\ \mu\text{g/g}$  DW (vysoká koncentrace v listech, As ve formě arsenitanu)
- Řasy v říční vodě jsou schopny akumulovat od 500 do  $1500\ \mu\text{g/g}$  DW



*Pteris vitata*

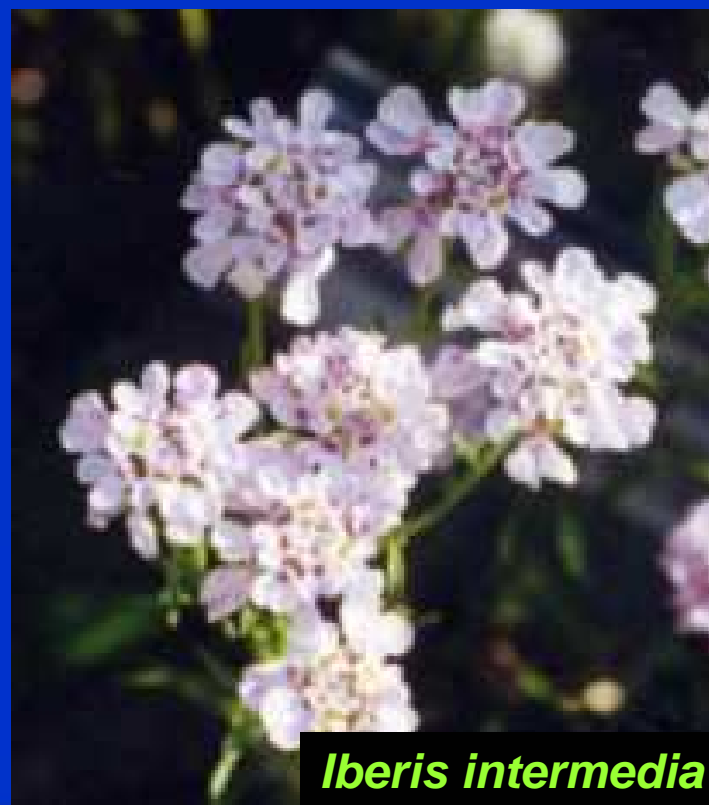




# THALLIUM

## Hyperakumulace:

- $>1\ 000\ \mu\text{g/g}$  (0.1 %) TI
- 1 rostlinný druh
- Brassicaceae
- *Iberis intermedia* –  $2132\ \mu\text{g/g}$  DW
- Roste na hlušině po dolování olova



*Iberis intermedia*



# RTUŤ



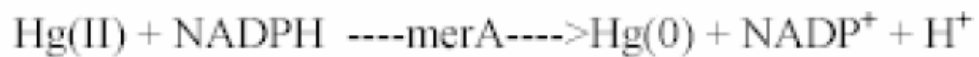
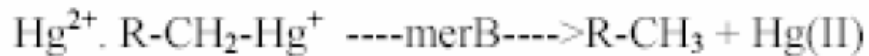
- Rostliny přijímají rtuť snadno
- Rtuť přijatá z půdy je kumulovaná v kořenech a může být translokována do nadzemních částí.
- Rostliny mohou přijímat Hg ve formě páry z ovzduší.
- V rostlině může být Hg přemísťována do různých tkání.
- Intenzívně se váže s atomy síry v aminokyselinách, bílkovinách a enzýmech.
- Rtuť omezuje: růst rostliny, vývin kořenů, fotosyntézu.
- Rtuť silně kumulují: mrkev, salát, houby, jablka, zelí, fazole.  
nekumulují: rajčata, okurky, řepa.
- Rtuť u člověka postihuje především nervový systém a dostavují se duševní deprese.
- Při otravách Hg dochází k vypadávání zubů a poruchám ledvin.



# RTUŽ

## Biomanipulace rostlin:

- transformace rostlin bakteriálními geny
  - ✓ **MerA** – Hg<sup>2+</sup> reduktáza
  - ✓ **MerB** – lyáza
- úspěšně u *Arabidopsis thaliana*, *Brassica*, *Nicotiana tabacum*, *Liriodendron tulipifera*
- zkouší se u mokřadních rostlin ( *Typha*, divocí příbuzní rýže , *Spartina* )



*Nicotiana tabacum*