

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Barbora Vávrová**

Role fytohormonů v odpovědi kořenového systému na podmínky prostředí  
The role of phytohormones in the root system response to environmental conditions

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Edita Tylová, Ph.D.

Praha, 2021

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3.5.2021

Podpis

## **Poděkování**

V první řadě bych chtěla poděkovat své školitelce RNDr. Editě Tylové, PhD. za její velkou trpělivost a laskavost, za cenné rady i za drobné úpravy textu. Dále bych ráda poděkovala své rodině a přátelům, kteří mě po celou dobu při psaní práce podporovali.

## **Abstrakt**

V rostlinných kořenech se v průběhu života rostlin vytváří několik významných anatomických struktur, jejichž přítomnost je klíčová pro fungování kořenového systému a přežití rostlin v proměnlivých podmínkách prostředí. Mezi tyto struktury, díky kterým se rostliny mohou adaptovat na různé stresové faktory stanoviště, patří apoplastické bariéry tvořené buňkami endodermis a exodermis. V těchto buněčných vrstvách dochází k modifikaci buněčné stěny. Těmito modifikacemi jsou Casparyho proužky a suberinové lamely, které blokují apoplastický transport a jsou nezbytné pro selektivní příjem látek. Druhou strukturou, jejíž přítomnost v kořenech je spojována především s růstem v zaplavených půdách, je aerenchym neboli pletivo obsahující velké množství mezibuněčných prostor. Kromě nepříznivých faktorů prostředí je tvorba těchto strukturních adaptací v posledních letech spojována s kyselinou abscisovou (ABA) a ethylenem. Tyto fytohormony, které jsou známé především díky své účasti v odpovědi na stres, jsou důležité i v mnoha vývojových procesech. Dosud publikované výsledky ukazují, že v nepříznivých podmínkách ABA v kořenech stimuluje ukládání suberinových lamel v endodermis. Ethylen naopak ukládání suberinu potlačuje, dokonce zřejmě reguluje degradaci již uložených suberinových lamel. V mnoha případech se ethylen velmi významně podílí na vzniku konstitutivního i indukovaného aerenchymu. Bakalářská práce shrnuje recentní poznatky o roli ABA a ethylenu v diferenciaci apoplastických bariér a aerenchymu v kořenech při působení různých stresových faktorů prostředí a přibližuje další role těchto fytohormonů v rostlině. Věnuje se také nejdůležitějším stresovým faktorům, které ovlivňují růst rostlin a anatomickou stavbu kořenů.

**Klíčová slova:** aerenchym, Casparyho proužky, endodermis, ethylen, exodermis, kyselina abscisová, stresové faktory prostředí

## **Abstract**

During their life cycle, plants form several important anatomical structures in roots, which are crucial for the proper function of the root system and for survival of plant organisms in variable environmental conditions. These structures enable plants to adapt to various stress factors of the environment. Among them, apoplastic barriers are very important. They are formed by cells of the endodermis and exodermis. These cell layers develop Casparian bands and suberin lamellae, modifications of cell walls, that block the apoplastic pathway and are necessary for selective nutrient uptake. Another structure is aerenchyma, a tissue containing many intercellular spaces, which is primarily associated with growth in flooded soils. Development of these structural adaptations is associated with the abscisic acid (ABA) and ethylene. These phytohormones are known mainly for their involvement in stress responses but they are also important in many developmental processes. Work published so far have shown that ABA stimulates deposition of suberin lamellae in the endodermis in unfavourable conditions. Ethylene on the other hand suppresses the deposition of suberin and can even trigger a degradation of previously developed suberin lamellae. In many cases ethylene plays a crucial regulatory role in development of constitutive and induced aerenchyma in roots. This bachelor thesis summarizes recent knowledge about the role of ABA and ethylene in apoplastic barriers and aerenchyma differentiation in roots grown under various environmental stress factors. It also summarizes other roles of these phytohormones in plant and describes the most important stress factors, which affect plant growth and root anatomical structure.

**Key words:** abscisic acid, aerenchyma, Casparian bands, endodermis, ethylene, exodermis, environmental stress factors

## Obsah

Seznam zkratk .....	1
1 Úvod.....	3
2 Stresové faktory prostředí ovlivňující anatomickou stavbu kořene .....	4
3 Apoplastické bariéry a aerenchym - struktury kořene významné v toleranci ke stresovým faktorům prostředí .....	6
3.1 Apoplastické bariéry.....	6
3.1.1 Casparyho proužky .....	7
3.1.2 Suberinová lamela.....	8
3.2 Aerenchym.....	9
4 Role fytohormonů v odpovědi rostliny na stresové faktory prostředí.....	10
4.1 Kyselina abscisová .....	11
4.1.1 Syntéza a signalizace .....	11
4.1.2 Procesy regulované prostřednictvím ABA .....	13
4.1.3 Význam ABA v regulaci růstu kořenového systému a utváření vnitřní struktury kořene.....	14
4.2 Ethylen.....	18
4.2.1 Syntéza a signalizace .....	18
4.2.2 Procesy regulované prostřednictvím ethylenu .....	19
4.2.3 Význam ethylenu v regulaci růstu kořenového systému a utváření vnitřní struktury kořene.....	20
5 Závěr.....	25
6 Seznam literatury.....	26

## Seznam zkratek

<b>1-MCP</b>	1-methylcyklopropen (z angl. 1-methylcyclopropene)
<b>ABA</b>	kyselina abscisová (z angl. abscisic acid)
<b>ABA-GE</b>	glukózový ester kyseliny abscisové (z angl. abscisic acid glucosyl ester)
<b>ABAld</b>	aldehyd kyseliny abscisové (z angl. abscisic aldehyde)
<b>ACC</b>	1-aminocyklopropan-1-karboxylová kyselina (z angl. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid)
<b>ACO</b>	ACC oxidáza (z angl. ACC oxidase)
<b>ACS</b>	ACC syntáza (z angl. ACC synthase)
<b>AIB</b>	inhibitor syntézy ethylenu (z angl. aminoisobutyric acid)
<b>AO</b>	aldehydoxidáza (z angl. aldehyd oxidase)
<b>AOA</b>	inhibitor syntézy ethylenu (z angl. aminooxy-acetic acid hydrochloride)
<b>ATP</b>	adenosintrifosfát (z angl. adenosin triphosphate)
<b>AVG</b>	inhibitor syntézy ethylenu (z angl. aminoethoxyvinylglycine)
<b>BY</b>	kultivar čínského zelí Biyu (z angl. salt-sensitive Chinese cabbage cultivar Biyu)
<b>CTR1</b>	enzym signalizace ethylenu (z angl. constitutive triple response 1)
<b>DPA</b>	kyselina dihydrofazeová (z angl. dihydrophaseic acid)
<b>DXP</b>	1-deoxy-D-xylulóza-5-fosfát (z angl. 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate)
<b>DXS</b>	DXP syntáza (z angl. DXP synthase)
<b>EIN2 a EIN4</b>	proteiny signalizace ethylenu (z angl. ethylene insensitive 2, 4)
<b>EIN3/EIL</b>	transkripční faktory ethylen-responzivních genů (z angl. ethylene insensitive 3-like)
<b>ERS1 a ERS2</b>	receptory ethylenu (z angl. ethylene response sensor 1, 2)
<b>ETR1 a ETR2</b>	receptory ethylenu (z angl. ethylene response 1, 2)
<b>GACC</b>	konjugát ACC (z angl. $\gamma$ -glutamyl-ACC)
<b>GPAT5</b>	gen pro enzym syntézy suberinu (z angl. <i>glycerol-3-phosphate acyltransferase 5</i> )
<b>HE</b>	ekotyp <i>Sedum alfredii</i> tolerantní k přítomnosti kadmia (z angl. hyperaccumulating ecotype)
<b>JA-ACC</b>	konjugát ACC (z angl. jasmonyl-ACC)
<b>MACC</b>	konjugát ACC (z angl. malonyl-ACC)
<b>MTA</b>	meziprodukt Yangova cyklu methioninu (z angl. 5'-methioninadenosin)

<b>NCED</b>	9-cis-epoxykarotenoiddioxygenáza (z angl. 9-cis-epoxycarotenoiddioxygenase)
<b>neoPA</b>	kyselina neofazeová (z angl. neophaseic acid)
<b>NHE</b>	ekotyp <i>Sedum alfredii</i> netolerantní k přítomnosti kadmia (z angl. nonhyperaccumulating ecotype)
<b>PA</b>	kyselina fazeová (z angl. phaseic acid)
<b>PDS</b>	fytoendesaturáza (z angl. phytoen desaturase)
<b>Pi</b>	fosfát (z angl. phosphate)
<b>PSY</b>	fytoensyntáza (z angl. phytoen sythase)
<b>PYL</b>	receptor ABA (z angl. pyrabactin resistance-like)
<b>PYR</b>	receptor ABA (z angl. pyrabactin resistance)
<b>QH</b>	kultivar čínského zelí Qinghua (z angl. salt-tolerant Chinese cabbage cultivar Qinghua)
<b>RBOH</b>	druh NADPH oxidázy (z angl. respiratory burst oxidase homolog)
<b>RCAR</b>	receptor ABA (z angl. regulatory component of ABA receptor)
<b><i>rcn1/OsAC05</i></b>	mutovaný gen syntézy ethylenu (z angl. <i>reduced culm number1/Oryza sativa ACC oxidase 5</i> )
<b>ROS</b>	reaktivní formy kyslíku (z angl. reactive oxygen species)
<b><i>SaCYP86A1</i></b>	gen kódující enzym syntézy suberinu (z angl. <i>Sedum alfredii cytochrom P450 86A1</i> )
<b><i>SaGPAT5</i></b>	gen kódující enzym syntézy suberinu (z angl. <i>Sedum alfredii glycerol-3-phosphate acyltransferase 5</i> )
<b><i>SaKCS20</i></b>	gen kódující enzym syntézy suberinu (z angl. <i>Sedum alfredii 3-ketoacyl-CoA synthase 20</i> )
<b>SAM</b>	meziprodukt syntézy ethylenu (z angl. S-adenosylmethionine)
<b>SDR</b>	enzym katalýzy ABA (z angl. short-chain dehydrogenase/reductase)
<b>SnRK2</b>	protein signalizace ABA (z angl. SNF1-related protein kinase)
<b>UV</b>	ultrafialové záření (z angl. ultraviolet radiation)
<b>WT</b>	rostliny divokého typu (z angl. wild type)
<b>ZEP</b>	enzym syntézy ABA (z angl. zeaxathinepoxydase)
<b>ZmPIP</b>	aquaporiny v kukuřici (z angl. <i>Zea mays</i> plasma membrane intrinsic protein)

# 1 Úvod

V posledních letech se stále častěji hovoří o globálních klimatických změnách a o tom, jaké tyto změny mají nebo budou mít dopady na životní prostředí. Podle různých studií dochází mimo jiné k častějším periodám suchých období s nedostatkem vody, která jsou na druhé straně doprovázena častějšími záplavami, a to i v oblastech, kterých se dříve extrémní počasí tolik netýkaly. V souvislosti s těmito problémy se také zvyšuje zastoupení soli v půdě. Kromě jiných negativních dopadů je těmito stresovými faktory ovlivněno i zemědělství. V oblastech postižených záplavami, suchem nebo zasolením klesají výnosy zemědělských plodin, což vede ke značným ekonomickým ztrátám a snížené produkci potravin (Dasgupta et al. 2014, Normile 2008, Zhang et al. 2018).

Je jasné, že podmínkám prostředí se musí organismy přizpůsobovat. V průběhu evoluce se proto u rostlin vyvinula řada mechanismů a strukturních i metabolických adaptací, které jim umožňují přežít v nepříznivých podmínkách. Díky výše zmíněným změnám prostředí se ale ve zvýšené míře setkávají s působením stresových faktorů i rostliny, které jim dříve tolik vystaveny nebyly. Je proto důležité porozumět mechanismům tolerance, výzkumy zaměřené na anatomické, morfologické i metabolické adaptace rostlin jsou velmi aktuální.

Tato bakalářská práce se soustředí na anatomické adaptace kořene a roli stresových hormonů ethylenu a kyseliny abscisové (ABA). V rámci práce budou popsány především modifikace buněčné stěny vytvářející apoplastickou bariéru (Casparyho proužky a suberinové lamely) a pletivo s velkými mezibuněčnými prostory (aerenchym). Důležitou otázkou také bude, jakou úlohu v utváření těchto strukturních adaptací kořene hrají výše zmíněné fytohormony.

Konkrétní cíle práce jsou:

1. shrnutí poznatků o strukturních adaptacích kořene (apoplastické bariéry, aerenchym), významných pro toleranci vůči nepříznivým faktorům prostředí
2. analýza role kyseliny abscisové a ethylenu v rostlině, s důrazem na význam těchto fytohormonů v regulaci utváření vnitřní struktury kořene

## 2 Stresové faktory prostředí ovlivňující anatomickou stavbu kořene

Stresových faktorů, které vedou k různým, ať už fyziologickým nebo anatomickým změnám u rostlin, je mnoho. Kromě abiotických faktorů, které budou rozebírány dále, na rostliny působí také biotické stresové faktory, např. herbivoři nebo fytopatogenní organismy, na ně se tato práce nicméně nesoustředí. Práce se zaměřuje na stresové faktory prostředí, které hrají významnou roli v indukci změn anatomické stavby kořenů, především zaplavení, sucho, zasolení, nedostatek živin a přítomnost toxických látek v půdě.

Prvním zmiňovaným faktorem je zaplavení. Rostliny vyskytující se na zaplavených stanovištích se musí vyrovnávat s hypoxií, což je stav, při kterém se rostlinné buňky musí vypořádat s deficitem kyslíku (Fukao & Bailey-Serres 2004). Zaplavením bývají postižené především kořeny, nicméně vodní sloupec může dosáhnout takové hladiny, že se pod vodou ocitnou i nadzemní orgány (Vreeburg et al. 2005). V kořenech během zaplavení klesá koncentrace kyslíku, což vede k nedostatku energie získávané respirací, ke které je kyslík potřebný. Aby byla odvrácena energetická krize, dochází v těchto buňkách ke stimulaci glykolýzy a fermentaci, které mohou probíhat anaerobně (Voeselek et al. 2006; Loreti et al. 2005). Kyslík může být dopravován do kořenů z nadzemních orgánů (Armstrong et al. 1994). K tomu, aby byl tento transport kyslíku do kořenů umožněn, se vytváří pletivo s velkými intercelulárními prostory – aerenchym (Jung et al. 2008). Také může docházet k morfologickým a anatomickým adaptacím listů a stonků jako je jejich prodlužování nebo natočení chloroplastů (Vreeburg et al. 2005).

Na druhé straně stojí sucho, které působí stres z nedostatku vody. Pro rostliny je tento faktor stresový hned z několika důvodů. Při nedostatku vody se snižuje množství listů (Krieg & Sung 1986) i jejich velikost (Liu & Stützel 2004), uzavírají se průduchy, aby nedocházelo k odparu vody (Tombesi et al. 2015), a zároveň je tak omezena fotosyntéza (Cechin et al. 2015). Dále je společně s vodou omezen příjem živin (Nawaz et al. 2012). Kromě listů se zastavuje také růst stonků, naproti tomu však rostliny investují zdroje do růstu kořenů, které se tak mohou dostat k zásobám vody v hlubších vrstvách půdy (Gargallo-Garriga et al. 2014; Xiong et al. 2006). Sucho také může vést ke zvýšené produkci ROS (reaktivní formy kyslíku), které ve zvýšeném množství mohou poškozovat buňky do té míry, že to může vést k nekróze rostlinných orgánů (Munné-Bosch & Alegre 2004). Rostliny také ztrácí turgor, který mechanicky rostlinné tělo zpevňuje. Důležitou adaptací na úrovni vnitřní struktury kořenů, která rostlinám poskytuje během sucha ochranu před ztrátou vody, je stimulace diferenciací apoplastických bariér

v kořenech (endodermis a exodermis), které zabraňují nekontrolovanému zpětnému toku vody zpět do půdy (Kreszies et al. 2019; North & Nobel 1991).

Dalším stresovým faktorem je zasolení půdy. V zasolených půdách je vysoké množství NaCl, který pochází z mateční horniny, v příbřežních oblastech z mořské vody nebo se v půdě hromadí kvůli používání nekvalitní zavlažovací vody v zemědělských systémech (Klay et al. 2010; Uri 2018). Kvůli zvýšené koncentraci solí v půdě dochází k osmotickému stresu a je omezeno čerpání vody kořeny rostlin, což může vést k problémům souvisejícím s nedostatkem vody (Munns et al. 1995). Pro udržení příjmu vody a turgoru buněk jsou důležité kompatibilní soluty jako prolin, glycin betain, glukóza či cukerné alkoholy, např. manitol nebo sorbitol (Bohnert & Shen 1998; Tester & Davenport 2003). Zasolení také může způsobit oxidativní stres, kdy se akumulují ROS (Mittler 2002), které ve zvýšeném množství mohou narušit metabolismus nebo poškozovat membrány (Sharma et al. 2012; Tanou et al. 2009). Zároveň je na zasolených stanovištích vysoký příjem iontů Na<sup>+</sup> pro rostlinu toxický, protože v důsledku kompetice s draselnými ionty o vazebná místa některých enzymů narušuje různé metabolické dráhy. To může vést k zpomalení růstu kořenů a dalším projevům toxicity sodíku (Lin & Kao 2001; Shelden et al. 2013). Kromě deficiencie draslíku sodík může způsobit i deficienci dalších prvků, ke kterým se kořen v důsledku kratší délky nedostane (Tester & Davenport 2003).

Pro rostlinu mohou být toxické i další prvky. Kromě nebiogenních těžkých kovů (např. kadmium, rtuť) (Dias et al. 2013; Chen et al. 2009) mohou být ve vyšších koncentracích toxické také kovy, které rostliny v malých dávkách potřebují jako esenciální mikroprvky (zinek, měď, nikl a další) (Andrejić et al. 2018; Aghajanzadeh et al. 2020; Rahman et al. 2005). Těžké kovy se do půdy mohou dostávat různými způsoby, například těžbou (Angelovičová & Fazekašová 2014), spalováním fosilních paliv (Mandal & Sengupta 2006), z odpadních vod (Balkhair & Ashraf 2016) nebo používáním pesticidů a hnojiv (Atafar et al. 2010). Zvýšené koncentrace jednotlivých prvků způsobují odlišné symptomy, přičemž některé účinky jsou podobné. Toxicita je obecně patrná v podobě zvýšení množství ROS v pletivech rostliny, poškození různých metabolických drah, chlorózy rostlinných orgánů, zastavení či zpomalení růstu nebo v některých případech zhoršeného příjmu nebo transportu jiných prvků (Mendoza-Cózatl et al. 2008; Zhou et al. 2007; Stadtman 1990; Reddy et al. 2005; Chatterjee & Chatterjee 2000; Rahman et al. 2005). K ochraně rostlin rostoucích v půdách se zvýšenou salinitou nebo obsahujících těžké kovy přispívá, podobně jako v případě nedostatku vody, existence apoplastických bariér v kořenech, které zabraňují přechodu těchto látek do středního válce apoplastickou cestou (Seregin et al. 2004; Karahara et al. 2004).

Nebezpečná může být pro rostlinný organismus rovněž deficiencie živin. Biogenní prvky v životě rostlin hrají roli v mnoha rozličných procesech, tvoří stavební prvky makromolekul rostlinného těla, fungují jako kofaktory různých enzymů, které se účastní důležitých procesů v metabolismu rostlin, jako je např. fotosyntéza, respirace nebo antioxidační ochrana. Rostlinné organismy při deficienci esenciálních minerálních prvků vykazují podobné příznaky jako při toxicitě, např. chlorózu (Gao & Shi 2007) nebo zastavení růstu (Yu & Rengel 1999). I se sníženou dostupností živin jsou spojeny změny na úrovni anatomické stavby kořene. Vznik aerenchymu by mohl mít význam ve zvýšení tolerance k deficienci fosforu nebo dusíku, jak poukazují někteří autoři (Fan et al. 2003; Saengwilai et al. 2014). Změny v postupu diferenciaci apoplastických bariér by zase mohly ovlivňovat propustnost apoplastu kořene a s ním i efektivitu příjmu živin. To souvisí s pozorováním, že se rychlost diferenciaci apoplastických bariér v kořenech mění při vystavení rostliny deficienci, i když se tato reakce různí podle toho, které prvky jsou v nedostatku (Armand et al. 2019; Barberon et al. 2016; Namyslov et al. 2020).

### **3 Apoplastické bariéry a aerenchym - struktury kořene významné v toleranci ke stresovým faktorům prostředí**

#### **3.1 Apoplastické bariéry**

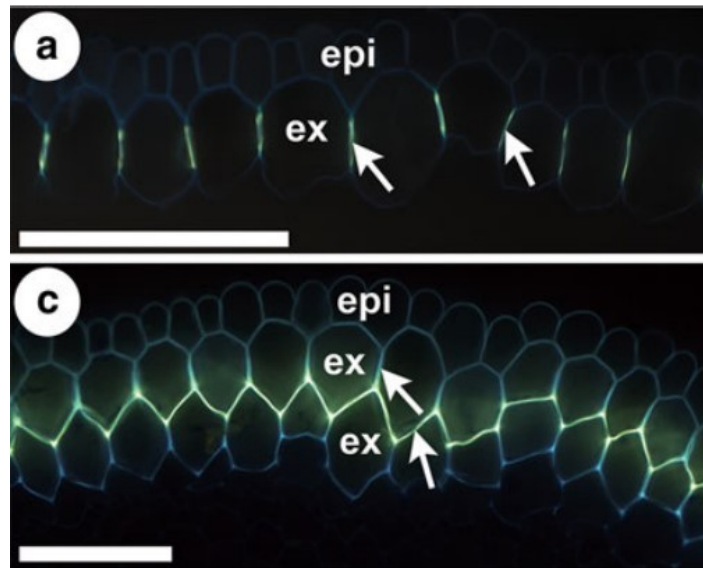
Rostliny coby sesilní organismy podléhají veškerým vlastnostem svého stanoviště, ze kterého nemohou jednoduše migrovat a vyhnout se podmínkám, které jsou pro ně nepříznivé. Mnoho stresových situací, kterým jsou rostliny vystavovány, souvisí s nedostatkem nebo naopak přebytkem různých prvků a sloučenin (Fukao & Bailey-Serres 2004; Dias et al. 2013). Aby byl příjem látek regulován, vyvinuly se u kořenů rostlin v průběhu evoluce anatomické struktury, apoplastické bariéry, které jsou pro selekci látek nezbytné. Jedná se o definované buněčné vrstvy, endodermis a exodermis. Endodermis je vnitřní vrstva primární kůry kořene a vytváří proto hranici mezi středním válcem a primární kůrou. Exodermis je pak podobnou hranicí mezi primární kůrou a rhizodermis. V buňkách endodermis i exodermis se v průběhu vývoje kořene utvářejí Casparyho proužky (Caspary 1865), suberinové lamely (Enstone & Peterson 2005), případně i terciární stěny (Meyer et al. 2009). Tyto modifikace buněčné stěny se podílejí na vzniku bariéry, jež umožňuje kontrolovat transport látek apoplastem kořene, což je nezbytné pro selekci látek (Krishnamurthy et al. 2009; Baxter et al. 2009; Peng et al. 2004).

### 3.1.1 Casparyho proužky

Casparyho proužky jsou struktury, které vznikají modifikací buněčné stěny endodermálních a exodermálních buněk kořene (Enstone et al. 2002; Song et al. 2019). Hlavními složkami Casparyho proužků jsou hydrofobní biopolymery lignin a suberin (Zeier & Schreiber 1997), i když lignin má zřejmě dominantní roli (Naseer et al. 2012). Lignin je polymer složený z jednotek monolignolů (koniferylalkohol, sinapylalkohol, *p*-kumarylalkohol) (Vanholme et al. 2010). Suberin je polyester obsahující složky lipidů a fenolů (Vishwanath et al. 2015).

V mnoha druzích rostlin jsou Casparyho proužky v endodermis přítomné již ve vzdálenosti 1 cm od kořenové špičky (Meyer et al. 2009). Casparyho proužky jsou bariérou pro apoplastickou cestu transportu látek, které tak musí z primární kůry do středního válce projít symplastem endodermálních buněk. Při průchodu přes plazmatickou membránu dochází k jejich selekci (Grebe 2011). Stejným způsobem Casparyho proužky také zabraňují zpětnému toku látek ze středního válce do primární kůry (Singh & Jacobson 1977). O významu endodermis pro fungování kořene svědčí její přítomnost v kořenech všech pozorovaných druhů rostlin, výjimkou jsou pouze plavuně (Damus et al. 1997).

Exodermis je tvořena buňkami svrchní vrstvy hypodermis, ve kterých dochází k tvorbě Casparyho proužků (Soukup et al. 2002). Exodermis může být jedno- i vícevrstevná (Enstone et al. 2002). Ve vícevrstevné exodermis se mohou tvořit Casparyho proužky ve tvaru písmene Y, což je ukázáno na obrázku 1. Exodermis netvoří všechny rostliny, u většiny krytosemenných rostlin se nicméně vyskytuje (Perumalla et al. 1990; Peterson & Perumalla 1990). K tvorbě Casparyho proužků dochází v exodermis, na rozdíl od endodermis, většinou několik centimetrů od kořenové špičky (Meyer et al. 2009), i když existují i výjimky. Tou jsou například mokřadní rostliny, u kterých může lignifikace se suberinizací proběhnout v exodermis dříve než v endodermis (Soukup et al. 2002). Přesto exodermis pravděpodobně není pro funkci kořene tak důležitá jako endodermis (Ma & Peterson 2003).



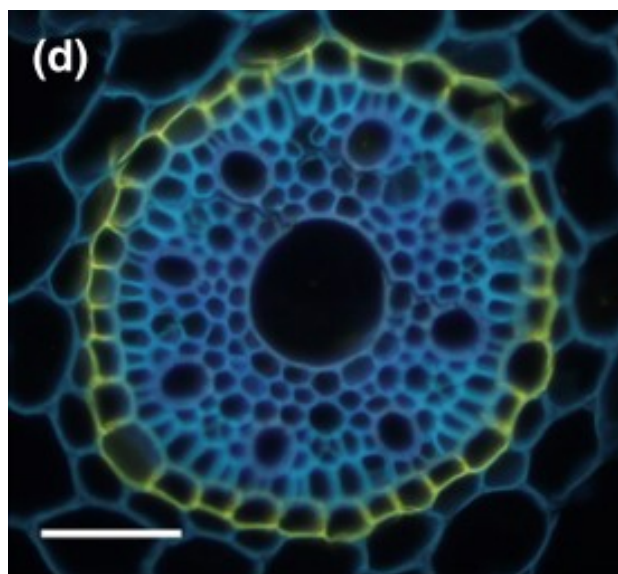
Obr. 1: Vývoj Casparyho proužků vícevrstevné exodermis v kořenech *Iris germanica*. (a,c) příčný řez kořenem, barveno berberin hemisulfát-anilinovou modří, žlutá fluorescence Casparyho proužků (označeny bílými šipkami), měřítko 100  $\mu\text{m}$ ; (a) první vrstva exodermis je diferencována ve vzdálenosti 80 mm od kořenové špičky, (c) druhá vrstva exodermis je diferencována ve vzdálenosti 120-170 mm od kořenové špičky a jsou již patrné Casparyho proužky ve tvaru písmene Y; *epi* epidermis, *ex* exodermis.

Převzato z: Meyer et al. (2011)

### 3.1.2 Suberinová lamela

Suberinová lamela patří, podobně jako Casparyho proužky, k modifikacím buněčné stěny buněk endodermis (obrázek 2) a exodermis, a je složena ze suberinu. Ukládá se z vnitřní strany buněčné stěny nad celou plasmatickou membránu (Vishwanath et al. 2015), kromě oblastí, kde se nachází plasmodesmy (Robards et al. 1973). Oproti Casparyho proužkům nemusí být suberinová lamela přítomna v každé endodermální buňce nebo v každém kořeni. V endodermis začíná tvorba suberinových lamel až po vzniku Casparyho proužků (Zeier et al. 1999), kdežto v exodermis se tyto anatomické struktury tvoří téměř souběžně (Soukup et al. 2002).

Funkcí suberinu v endodermis je podobně jako ligninu v Casparyho proužcích zabránění apoplastické cestě vody a živin z primární kůry do středního válce, exodermální suberin pak brání apoplastické cestě těchto látek z vnějšího prostředí do kořene (Baxter et al. 2009). Oproti Casparyho proužkům, které zabraňují transportu látek na úrovni prostoru buněčné stěny, ale suberinová lamela vzhledem k svému umístění brání látkám v přístupu k plasmatické membráně buněk endodermis a exodermis (Andersen et al. 2015). Díky suberinu mohou rostliny lépe odolávat abiotickým stresovým podmínkám (sucho, zasolení) i biotickým stresům (patogeny) (Vishwanath et al. 2015).

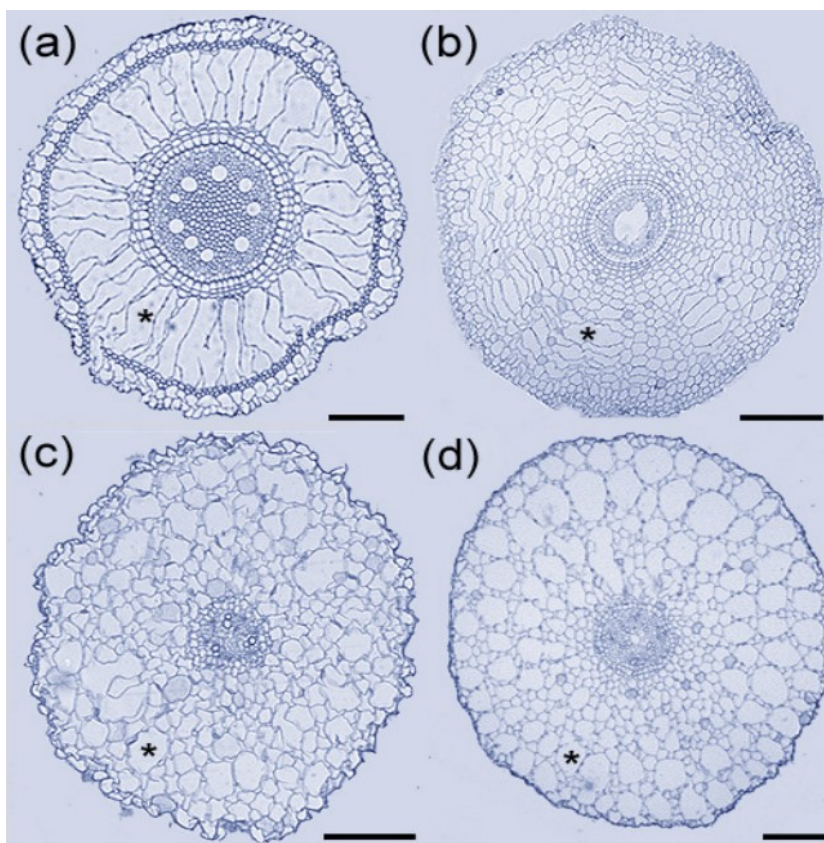


Obr. 2: Suberinové lamely v endodermis kořene *Hordeum vulgare*, (d) příčný řez kořenem, barveno fluorol yellow 088, žlutá fluorescence suberinových lamel, měřítko 50  $\mu\text{m}$ ; (d) plně suberinizovaná endodermis v polovině délky kořene.  
Převzato z: Kreszies et al. (2019)

### 3.2 Aerenchym

Aerenchym, typ parenchymatického rostlinného pletiva, je charakterizován tím, že jej z velké části tvoří prostory vyplněné vzduchem, interceluláry (Drew et al. 2000), které jsou v kořeni a prýtu navzájem propojené (Schussler & Longstreth 1996). Toto pletivo může vznikat několika způsoby, např. schizogenně a lyzigenně (Drew et al. 2000). Speciálním typem aerenchymu je aktinenchym, který vzniká jiným způsobem, kdy mezibuněčné prostory vznikají mezi cípy hvězdicovitě tvarovaných buněk (Darby 1860). Mezibuněčné prostory schizogenního aerenchymu vznikají oddělením buněk v místě střední lamely (Evans 2004). Interceluláry lyzigenního aerenchymu se tvoří tak, že je v některých buňkách parenchymu indukována programovaná buněčná smrt, tyto buňky se částečně rozpustí a v pletivu zůstanou přítomné zbytky buněčných stěn (Schussler & Longstreth 1996). Různé typy aerenchymatického pletiva a uspořádání lakun jsou na obrázku 3.

Přítomnost aerenchymu v rostlinách může být konstitutivní, a pletivo je tedy součástí normálního vývoje (Visser & Bögemann 2006). Nebo může být jeho tvorba indukována v odpovědi na stresové podmínky, např. při hypoxii (Yamauchi et al. 2016) nebo nedostatku živin (Postma & Lynch 2011). Aerenchym se tedy vytváří například u mokřadních rostlin, které rostou v zaplavené půdě, a musí se tak vyrovnávat s nedostatkem kyslíku. Díky propojeným intercelulárám může docházet k transportu plynů mezi prýtem a kořenem (Jung et al. 2008; Drew et al. 2000).



Obr. 3: Příčné řezy kořenem zobrazující typy uspořádání aerenchymu ve 4 druzích rostlin, (a, b, c, d) lakuny jsou označeny hvězdičkou, měřítko 150  $\mu\text{m}$ ; (a) lyzigenní aerenchym v kořeni *Paspalum dilatatum*, (b) lyzigenní aerenchym v kořeni *Cyperus eragrostis*, (c) lyzigenní aerenchym v kořeni *Lotus tenuis*, (d) schizogenní aerenchym v kořeni *Rumex crispus*.

Převzato z: Striker (2012)

#### 4 Role fytohormonů v odpovědi rostliny na stresové faktory prostředí

Fytohormony jsou organické látky, které hrají důležitou roli v růstových, vývojových a obranných procesech rostlin. Mají nízkou molekulovou hmotnost a v rostlinách jsou přítomny v malých koncentracích. K nejdůležitějším fytohormonům jednoznačně patří auxiny, cytokiny, gibbereliny, brasinosteroidy, kyselina abscisová a ethylen (Wani et al. 2016). Poslední dva jmenované jsou společně s dalšími molekulami označovány jako stresové fytohormony. Kromě jejich účasti v růstu a vývoji se značně podílí na odpovědi rostlinných organismů na stres (Hose et al. 2000; Liu et al. 2021). Ke stresovým fytohormonům se řadí také kyselina salicylová a kyselina jasmonová, přičemž obě tyto látky jsou důležité při vyrovnávání se především s biotickými stresovými faktory, jako je herbivorie (Schweiger et al. 2014) nebo působení fytopatogenních organismů (Métraux et al. 1990; Hase et al. 2008). Z tohoto důvodu nedostanou v práci větší prostor, který bude naopak věnován ABA a ethylenu, jejichž role je

významná v odpovědi na abiotické stresové faktory. V následujících kapitolách bude stručně nastíněna biosyntéza a metabolismus těchto dvou fytohormonů a budou shrnuty hlavní oblasti jejich působení v rostlinách s hlavním zaměřením na jejich roli v utváření vnitřní stavby kořenů.

## 4.1 Kyselina abscisová

### 4.1.1 Syntéza a signalizace

Kyselina abscisová je fytohormon objevený v 60. letech minulého století, který v řízení rostlinného vývoje hraje roli například v dormanci semen (Shuai et al. 2017). Dále je ABA v životě rostliny velmi důležitá při odpovědi na stresové podmínky způsobené UV zářením (Berli et al. 2010), suchem (Bauer et al. 2013), chladem (Huang et al. 2017), zasolením (Sripinyowanich et al. 2013) nebo přítomností patogenů (Adie et al. 2007), a proto také bývá označována stresovým hormonem.

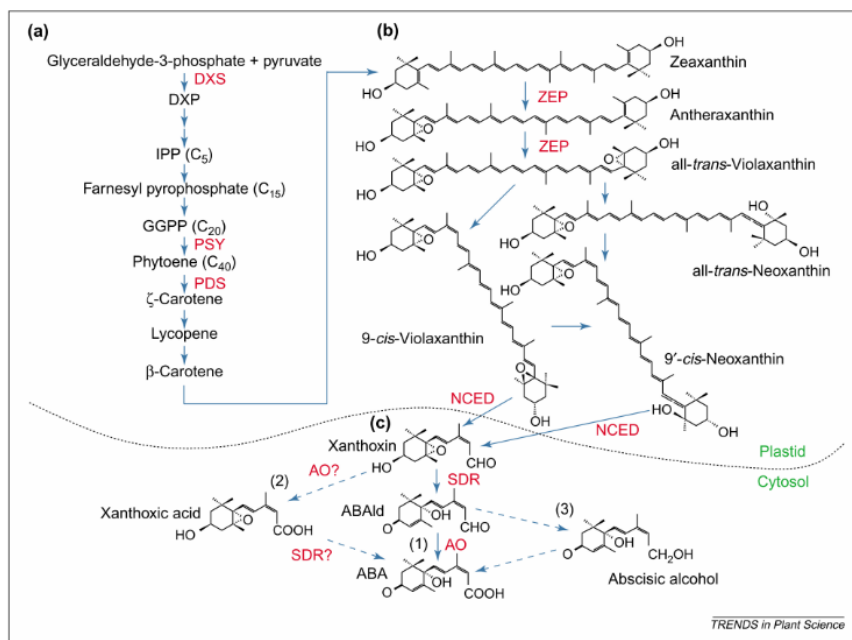
Z chemické podstaty je tento fytohormon seskviterpen, který se může vyskytovat ve dvou izomerech. Z těchto izomerů se v rostlinách přirozeně vyskytuje pouze *S*-(+)-ABA, druhá forma *R*-(-)-ABA se sice v rostlinách nenachází, ale při její aplikaci lze pozorovat podobné účinky (Lin et al. 2005).

Rozlišujeme dvě biosyntetické dráhy ABA, které se označují jako přímá a nepřímá dráha. Přímá dráha probíhá u fytopatogenních hub za účasti kyseliny mevalonové (Hirai et al. 2000). U rostlin byla pozorována dráha nepřímá vycházející ze syntézy karotenoidů. V první fázi, která probíhá v plastidu, je z pyruvátu a 3-fosfoglyceraldehydu dráhou procházející přes několik meziproductů syntetizován karotenoid fytoen s 40 atomy uhlíku. Fytoendesaturáza (PDS) katalyzuje přeměnu fytoenu na  $\zeta$ -karoten, dále dráha pokračuje přes lykopen a je ukončena syntézou  $\beta$ -karotenu (Seo & Koshiba 2002).

V plastidu navazuje na první fázi nepřímé dráhy fáze druhá, ve které je nejprve  $\beta$ -karoten přeměněn na zeaxanthin, z něhož je pomocí zeaxanthinepoxidázy (ZEP) přes několik vzniklých meziproductů (Seo & Koshiba 2002) syntetizován 9-cis-violaxanthin anebo 9'-cis-neoxanthin (Rock & Zeevaart 1991). Enzymem 9-cis-epoxykarotenoiddioxygenázou (NCED) je z těchto produktů odštěpen xanthoxin (Qin & Zeevaart 1999), který je transportován do cytosolu (Sindhu & Walton 1987).

Ve třetí, konečné fázi je xanthoxin v cytosolu přeměněn na ABA. Byly navrženy tři různé dráhy této přeměny. První dráha vede z xanthoxinu na aldehyd kyseliny abscisové katalýzou

enzymem SDR (short-chain dehydrogenáza/reduktáza) (Endo et al. 2014). Přeměna aldehydu kyseliny abscisové na ABA je katalyzována aldehyd oxidázou (AO) (Seo et al. 2000). Druhá dráha vede syntézu ABA z xanthoxinu přes xanthoxinovou kyselinu (Milborrow 2001). Třetí dráha vede přes aldehyd kyseliny abscisové a alkohol odvozený od kyseliny abscisové (Rock et al. 1991). Schéma biosyntézy ABA je na obrázku 4.



Obr. 4: Schéma biosyntetické dráhy kyseliny abscisové v rostlinách, (a,b) části dráhy probíhající v plastidu, (c) konečná fáze dráhy probíhající v cytosolu; červeným písmem jsou označeny enzymy, modré šipky značí jednotlivé kroky biosyntetické dráhy, (ABA) kyselina abscisová, (ABAld) aldehyd kyseliny abscisové, (AO) aldehyd oxidáza, (DXP) 1-deoxy-D-xylulóza-5-fosfát, (DXS) DXP syntáza, (GGPP) geranylgeranylpyrofosfát, (IPP) isopentenyl pyrofosfát, (NCED) 9-cis-epoxykarotenoiddioxygenáza, (PDS) fytoendesaturáza, (PSY) fytoensyntáza, (SDR) short-chain dehydrogenáza/reduktáza, (ZEP) zeaxanthinepoxidáza

Převzato z: Seo & Koshiba (2002)

Dalším důležitým procesem v metabolismu kyseliny abscisové je její katabolismus. V zásadě existují dva druhy reakcí, při kterých vznikají různé formy ABA. Prvním typem těchto reakcí jsou hydroxylace, tedy zavádění hydroxylové skupiny na různá místa řetězce této molekuly. Mezi tyto látky odvozené od ABA patří například kyselina fazeová (PA), kyselina dihydrofazeová (DPA) (Saito et al. 2004) nebo kyselina neofazeová (neoPA) (Zhou et al. 2004). PA a DPA byly dlouho považovány za neaktivní molekuly, ale nedávno se ukázalo, že PA může ovlivňovat expresi nejen ABA-responzivních genů ale i několika genů dalších, zatímco signalizace DPA je téměř zanedbatelná (Weng et al. 2016). Kyselina neofazeová je považována za neaktivní formu (Zhou et al. 2004). Druhým typem reakcí je konjugace, při které ABA

reaguje s glukózou a vzniká glukózový ester kyseliny abscisové (ABA-GE) (Xu et al. 2002), jehož inhibiční účinky na růst kořene a hypokotylu byly pozorovány u semenáčků *Lactuca sativa* (Kato-Noguchi et al. 2002). Ve formě ABA-GE je ABA skladována ve vakuole (Burla et al. 2013). Pomocí enzymu  $\beta$ -glukosidázy je ABA-GE hydrolyzován zpět na aktivní ABA (Lee et al. 2006). ABA-GE je také pravděpodobně formou ABA, která díky svým chemickým vlastnostem může být rostlinou transportována na dlouhé vzdálenosti (Sauter et al. 2002).

K pochopení toho, jak ABA v rostlinách funguje, je potřeba znát cestu její signalizace. Jadernými a cytosolickými receptory ABA jsou proteiny PYR (pyrabactin resistance), PYL (PYR-like) (Park et al. 2009) a RCAR (regulatory component of ABA receptor) (Ma et al. 2009). V případě, že na tyto receptory není ABA navázána, neinteragují tyto proteiny s protein fosfatázou typu 2C (PP2C), která tak zůstává v aktivním stavu a zanechává protein kinázy SnRK2 (SNF1-related protein kinase) neaktivní. Po navázání ABA na receptory PYR/PYL/RCAR dojde k inaktivaci PP2C, díky čemuž mohou být fosforylovány, tedy aktivovány SnRK2 (Park et al. 2009; Santiago et al. 2009; June & Page 2009), které dále aktivují transkripční faktory řídící expresi ABA-responsivních genů (Yoshida et al. 2015).

#### **4.1.2 Procesy regulované prostřednictvím ABA**

Kyselina abscisová ovlivňuje řadu procesů, které jsou klíčové pro růst a vývoj rostliny. Mezi tyto procesy patří dormance semen. Během dormance se zpomaluje nebo zastavuje metabolismus semen, což je důležité pro přečkání nepříznivých podmínek. ABA dormanci semen spouští a zároveň ji udržuje a zabráňuje klíčení. O tom svědčí například pozorování semen mutantních rostlin, které měly poškozenou biosyntetickou dráhu kyseliny abscisové (Frey et al. 2012). Tato semena klíčila dříve než semena rostlin divokého typu, někdy docházelo i k tzv. viviparii neboli klíčení semen na mateřské rostlině (Nakashima et al. 2009). Na kontrole dormance a klíčení se podílí i další fytohormony. Velmi důležitá je zde role giberelinů, které mají opačný efekt než ABA. Na rovnováze těchto dvou hormonů závisí, zda bude semeno v dormantní fázi (vyšší hladina ABA) nebo zda bude zahájen proces klíčení (vyšší hladina giberelinů) (Shuai et al. 2017). Ukazuje se, že pro dormanci semen je důležitý také auxin, který se společně s ABA podílí na udržování dormance (Liu et al. 2013; Shuai et al. 2017). Klíčení je řízeno také pomocí ethylenu (Linkies et al. 2009) a brassinosteroidů (Steber & McCourt 2001), které působí proti účinkům ABA, a dohromady s gibereliny řídí ztenčování a protržení endospermu, což umožňuje růst radikuly (Groot & Karssen 1987).

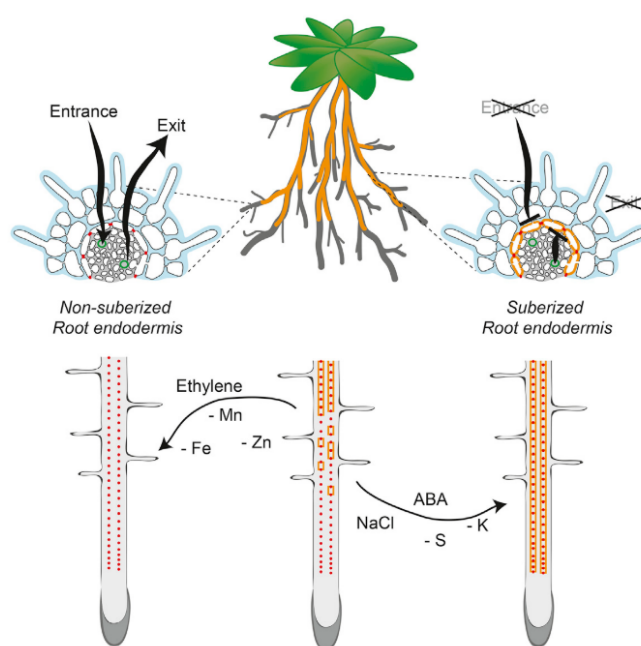
Dalším procesem, kterého se ABA účastní, je postgerminační zastavení růstu. Již vyklíčené semenáčky, které jsou vystaveny stresovým podmínkám, mohou za působení ABA znovu přejít do klidového stavu, dokud se podmínky prostředí opět nezlepší (Lopez-Molina et al. 2001; Wu et al. 2019; Yadukrishnan et al. 2020). Kyselina abscisová je důležitá také v regulaci senescence listů (Mao et al. 2017). Senescence obvykle nastává v konečném stádiu vývoje rostlinných orgánů nebo celého organismu. Je ovlivněna věkem (Lee et al. 2011), ale může být indukována vlivem nepříznivých podmínek (Lutts et al. 1996). Na řízení senescence se podílí několik fytohormonů. Kromě hladiny ABA (Mao et al. 2017) se zvyšuje také hladina ethylenu (John et al. 1995), kyseliny jasmonové (He et al. 2002) a kyseliny salicylové (Morris et al. 2000). Během senescence dochází k transportu živin do jiných částí rostlin a programované buněčné smrti, která vede k odumření orgánu (Guiboileau et al. 2010; Maillard et al. 2015).

V rostlinné fyziologii je kyselina abscisová zásadní pro vodní režim rostlin, protože řídí otevřenost průduchů (MacRobbie 1992). Pokud se rostlina nachází v podmínkách nedostatku vody, začne se v kořenech syntetizovat ABA, která je xylémem vedena do listů až ke svěracím buňkám průduchů (Zhang & Davies 1990). Tento fytohormon ovšem může být syntetizován i v samotných svěracích buňkách (Bauer et al. 2013). V nich ABA způsobí zvýšení aktivity kanálů, kterými ze svěracích buněk odchází ionty  $K^+$  (Lemtiri-Chlieh & MacRobbie 1994) a anionty (Roelfsema et al. 2004), což v důsledku sníženého osmotického tlaku vede k výtoku vody ze svěracích buněk. K zabránění zpětnému vtoku iontů  $K^+$  přispívá kromě ABA také zvýšená koncentrace  $Ca^{2+}$ , které inaktivují kanály sloužící k příjmu draselných iontů do buňky (Grabov & Blatt 1999; Zhang et al. 2001). Nakonec se sníží turgor svěracích buněk a dojde k uzavření průduchu, díky čemuž je omezena ztráta vody transpirací (Armstrong et al. 1995).

#### **4.1.3 Význam ABA v regulaci růstu kořenového systému a utváření vnitřní struktury kořene**

Kys. abscisová v kořenech reguluje např. reakci apoplastických bariér na nedostatek živin v prostředí. Vliv deficiencie živin na diferenciaci apoplastických bariér byl tématem práce Barberon et al. (2016). Nejprve byly vybrány rostliny s mutací v transportérech některých živin. Ukázalo se, že mutantní rostliny v transportérech síry a draslíku vykazují oproti kontrolním rostlinám brzké ukládání suberinu a vývoj suberinových lamel v endodermis kořene vedl rychleji do fáze, ve které byla suberinizace kontinuální. Na rozdíl od ukládání suberinu byla lignifikace Casparyho proužků u mutantních i kontrolních rostlin podobná. Poté byla sledována suberinizace u rostlin, které byly pěstovány v nedostatku živin. V kořenech rostlin rostoucích

v deficienci síry nebo draslíku se suberinové lamely vyvíjely podobně jako u mutantů. Dále se v této práci zkoumalo, jaké účinky má na syntézu suberinových lamel ABA. U kořenů, které rostly v podmínkách exogenně přidávané ABA, byla zvýšena exprese genu *GPAT5* (*glycerol-3-phosphate acyltransferase 5*), který kóduje jeden z enzymů syntézy suberinu (Belsson et al. 2007). Kromě buněk endodermis se v těchto kořenech ukládal suberin i ve stěnách buněk primární kůry mimo endodermis. Podle autorů tohoto článku je pravděpodobné, že při deficienci některých živin řídí tvorbu suberinových lamel právě ABA (Barberon et al. 2016). Na obrázku 5 je zobrazeno schéma účinku ABA na diferenciaci endodermálních suberinových lamel.



Obr. 5: Schéma suberinizace endodermis v závislosti na deficienci živin a působení fytohormonu, suberin je označen oranžovou barvou; levá část obrázku – degradace suberinu vlivem regulace ethylenem, pravá část obrázku – stimulace diferenciaci endodermis regulovaná ABA

Převzato z: Barberon et al. (2016)

Tento závěr podporuje i studie tvorby apoplastických bariér u dvou různě tolerantních ekotypů *Sedum alfredii* v reakci na přítomnost kadmia, kde byly sledovány změny koncentrace ABA (Tao et al. 2019). Pokud byly oba ekotypy pěstovány bez přítomnosti kadmia, nebyly pozorovány velké rozdíly v množství ABA. Po přidání kadmia do živného roztoku se hladina ABA u netolerantních rostlin (NHE – nonhyperaccumulating ecotype) se zvyšujícím se množstvím kadmia zvyšovala, u rostlin tolerantních (HE – hyperaccumulating ecotype) zůstávala nezměněna. Tvorba suberinových lamel v endodermis u NHE začala blíže

ke kořenové špičce a celkově byla zvýšena, u HE byly pozorovány pouze malé změny v ukládání suberinu. Sledovány byly také tři geny: *SaCYP86A1* (*Sedum alfredii* cytochrom P450 86A1), *SaGPAT5* (*Sedum alfredii* glycerol-3-phosphate acyltransferase 5) a *SaKCS20* (*Sedum alfredii* 3-ketoacyl-CoA synthase 20), jejichž exprese je pro tvorbu suberinu důležitá, neboť kódují enzymy účastníci se syntézy suberinu. U NHE se ukázala korelace mezi množstvím přítomné ABA a mírou exprese těchto tří genů. Tvorba Casparyho proužků v endodermis byla u NHE za přítomnosti kadmia také iniciována blíže kořenové špičce, kdežto u HE opět nebyla pozorována žádná změna. Při zvyšujícím se množství ABA se Casparyho proužky syntetizovaly oproti kontrolním rostlinám ke kořenové špičce blíže, výsledky ovšem nebyly signifikantní. Podle autorů je tedy možné, že se ABA na tvorbě Casparyho proužků podílí, ale její účinky jsou mnohem zřetelnější v syntéze suberinových lamel (Tao et al. 2019). ABA ovlivňuje suberinizaci kořene i v reakci na zvýšenou salinitu prostředí. Efekt zvýšené salinity byl zkoumán např. na dvou kultivarech čínského zelí – tolerantním Qinghua (QH) a senzitivním Biyu (BY) (Cao et al. 2020). U obou kultivarů se v přítomnosti vyšší koncentrace soli tvořily kratší kořeny včetně kořenů postranních a povrch kořenového systému byl výrazně menší, přičemž redukce těchto parametrů byla markantnější u BY. V QH byla oproti BY vyšší exprese genu pro NCED (enzym syntézy ABA) a naopak nižší exprese genu pro ABA 8'-hydroxylázu (enzym katabolismu ABA). Dále se v QH více exprimovaly například geny pro PYL (receptor ABA). Několik pozorovaných genů důležitých pro syntézu suberinu bylo rovněž v QH exprimováno více. Autoři této práce z výsledků usuzují, že ukládání suberinu je důležitou adaptací kořene na stres vyvolaný salinitou a že v syntéze suberinu hraje roli ABA (Cao et al. 2020).

V pracích zabývajících se vlivem sucha na anatomii kořene a ukládání apoplastických bariér jsou často pozorovány změny v hydraulické vodivosti kořene. Ve studii Zimmermann et al. (2000) byly tyto změny a jejich závislost na vývoji endodermis a exodermis analyzovány v kořenech kukuřice. Při pěstování rostlin v aeroponii byla kompletně diferencovaná endodermis pozorována blíže ke kořenové špičce než u rostlin pěstovaných v hydroponii. Exodermis se u semenáčků kultivovaných v hydroponii vůbec nediferencovala, exodermální suberinové lamely byly pozorovány jen u kořenů v aeroponii. Hydraulická vodivost kořene byla při aeroponii nižší než při hydroponii, s čímž souvisí právě rychlejší diferenciaci apoplastických bariér. Bariéry apoplastické cesty omezují zpětný tok vody z kořene do půdy v podmínkách sucha, zároveň však zabraňují transportu vody apoplastem do kořene. Účinky uzavřené apoplastické cesty tak musí být kompenzovány cestou symplastickou a transcelulární.

V posledně zmiňované cestě se uplatňuje činnost aquaporinů, membránových proteinů, které transportují molekuly vody. V kukuřici byla v oblasti kořene s diferencovanou endodermis i exodermis pozorována zvýšená exprese genů pro aquaporiny rodiny ZmPIP (*Zea mays* plasma membrane intrinsic protein), které byly lokalizované v buňkách tvořících exodermis a v buňkách primární kůry v okolí endodermis (Hachez et al. 2006). Podle Hose et al. (2000) kyselina abscisová s těmito vodními kanály interaguje. Když jsou rostliny vystaveny nedostatku vody, dochází k hromadění ABA v kořenech. Autoři zde ze svých výsledků usuzují, že v suchu ABA stimuluje aktivitu aquaporinů v kořeni, díky čemuž se zvýší hydraulická vodivost kořene, a je tak usnadněn příjem vody symplastickou a transcelulární cestou (Hose et al. 2000). ABA tedy ovlivňuje hydraulickou vodivost více způsoby a výsledný efekt (snížená nebo zvýšená hydraulická vodivost) zřejmě závisí mimo jiné na délce působení stresu sucha (Kuromori et al. 2018).

V souvislosti s rolí ABA v kořenovém systému při působení stresových faktorů je důležité alespoň stručně zmínit i její roli v utváření architektury kořenového systému. Např. v podmínkách sucha dochází k výrazným změnám architektury. Rostliny s menším počtem laterálních kořenů mají vyšší toleranci k nedostatku vody (Seo et al. 2009; Zhan et al. 2015). Význam ABA v regulaci těchto změn naznačuje několik skutečností. Podobné změny lze vyvolat exogenně přidávanou ABA. Mutantní rostliny, které na ABA dostatečně nereagují, vykazovaly vyšší citlivost v suchých podmínkách než mutanti, kteří mají k ABA naopak senzitivitu zvýšenou a k nedostatku vody byli tolerantnější. Při nedostatku vody je pro rostlinu nejspíš výhodné inhibovat růst laterálních kořenů a zdroje využít k prodlužování hlavního kořene, který se tak může v půdě dostat do větších hloubek, kde se pravděpodobně vyskytuje větší množství potřebné vody (Xiong et al. 2006). Vliv ABA na elongaci hlavního kořene byl sledován také v práci Saab et al. (1990) u kukuřice, kde snížené množství ABA vedlo k zastavení růstu kořene. U kořenů kukuřice a ječmene byla pozorována inhibice vývoje laterálních kořenů v suchých oblastech půdy, jež byla i zde regulována kyselinou abscisovou (Orman-ligeza et al. 2018). Dále bylo zjištěno, že ABA v regulaci růstu hlavního a laterálních kořenů při nedostatku vody spolupracuje s auxinem (Seo et al. 2009; Xu et al. 2013).

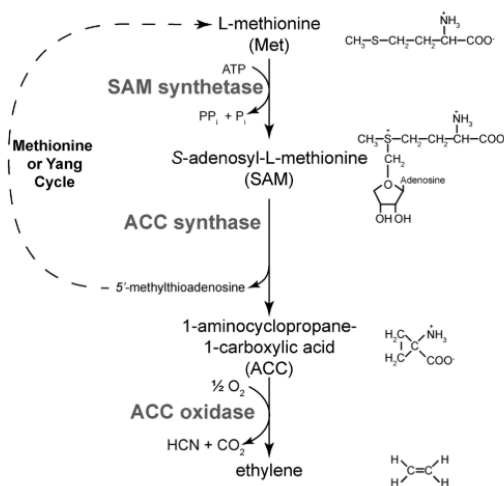
Co se týče role ABA v reakci rostliny na zaplavení a ve vývoji aerenchymu, byly pozorovány její negativní účinky na vznik sekundárního aerenchymu indukovaného zaplavením v hypokotylu sóji, pro jehož tvorbu je vyžadováno snížení koncentrace ABA (Arbona et al. 2017). Nicméně práce, které by analyzovaly roli ABA ve formování aerenchymu v kořenech,

v současné době pravděpodobně neexistují a tato otázka bude muset být zodpovězena v budoucích výzkumech.

## 4.2 Ethylen

### 4.2.1 Syntéza a signalizace

Druhým rostlinným hormonem, jehož roli v anatomické odpovědi kořenů na podmínky prostředí se bude tato práce věnovat, je ethylen. Ethylen je plyn patřící k nejjednodušším uhlovodíkům. Biosyntéza ethylenu je napojena na Yangův cyklus methioninu (Murr 1977). Methionin se pomocí enzymu S-adenosylmethionin syntetázy přemění na S-adenosylmethionin (SAM) (Markham et al. 1980), který se dále díky ACC syntáze (ACS) rozštěpí na 1-aminocyklopropan-1-karboxylovou kyselinu (ACC) a 5'-methioninadenosin (MTA) (Yu et al. 1979), který se dále účastní reakcí Yangova cyklu (Bakshi et al. 2015). Dalším enzymem, který je důležitý pro syntézu ethylenu, je ACC oxidáza (ACO). V buňce se ACO nachází v cytoplasmě (Hudgins et al. 2006), dále může být ACO lokalizována také na vnější straně plasmatické membrány (Ramassamy et al. 1998). ACC se působením ACC oxidázy rozštěpí na ethylen, CO<sub>2</sub> a HCN (Peiser et al. 1984), přičemž HCN je dále přeměněn na β-kyanoalanin (Miller & Conn 1980). Biosyntetická dráha ethylenu je znázorněna na obrázku 6.



Obr. 6: Schéma biosyntetické dráhy ethylenu v rostlinách, šipky značí jednotlivé kroky biosyntetické dráhy; (ATP) adenosintrifosfát, (PP<sub>i</sub>) pyrofosfát, (P<sub>i</sub>) fosfát, ostatní zkratky jsou vysvětleny v obrázku

Převzato z: Bakshi et al. (2015)

Je známo několik forem prekursoru ethylenu. Prvním z objevených konjugátů ACC je malonyl-ACC (MACC) (Philosoph-Hadas et al. 1985), který vzniká v cytosolu a bývá uložen

ve vakuole (Pedrenro et al. 1991). MACC může být za určitých podmínek, jako je jeho vysoká koncentrace, opět přeměněn na ACC, a nejspíš tak v některých případech slouží coby zásobní molekula ACC (Hanley et al. 1989; Jiao et al. 1986). Dalšími objevenými formami ACC je  $\gamma$ -glutamyl-ACC (GACC) (Martin et al. 1995) a jasmonyl-ACC (JA-ACC) (Staswick & Tirryaki 2004).

Kromě biosyntézy má v rozvoji poznání funkcí ethylenu v rostlinném organismu význam také porozumění jeho signalizaci. Receptory ethylenu, mezi které patří EIN4 (ethylene insensitive 4), ERS1 a ERS2 (ethylene response sensor 1, 2), ETR1 a ETR2 (ethylene response 1, 2), se nachází na membráně endoplasmatického retikula (Grefen et al. 2008) a Golgiho aparátu (Dong et al. 2008). Tyto receptory jsou navázány na kinázu CTR1 (constitutive triple response 1), která je v nepřítomnosti ethylenu aktivní (Clark et al. 1998; Huang et al. 2003). V tomto případě je protein EIN2 (ethylene insensitive 2) touto kinázou fosforylován a je neaktivní (Ju et al. 2012). Je obecně přijímáno, že po navázání ethylenu na receptor dojde k inaktivaci CTR1 (Müller et al. 2002), protein EIN2 je aktivován a může řídit transkripční faktory EIN3/EIL (ethylene insensitive 3/ethylene insensitive 3-like), a dochází tak k expresi genů řízených působením ethylenu (An et al. 2010).

V rostlině může být ethylen nebo jeho prekurzor transportován na krátké i dlouhé vzdálenosti. Samotný ethylen má coby plyn schopnost difúze a může se tak transportovat na krátké vzdálenosti mezi sousedícími buňkami, skrze aerenchym se takto může v rostlině pohybovat na dlouhé vzdálenosti (de Poel & Van Der Straeten 2014). Dokonce může ethylen difundovat i mimo rostlinu, ve které byl syntetizován. Jeho uvolňování do okolí má důležitý efekt například na okolní plody, jejichž zrání je tak urychlováno (Bregoli et al. 2002). Prekurzor ethylenu, ACC, může být na dlouhé vzdálenosti transportován xylémem např. v podmínkách hypoxie (Bradford & Yang 1980).

#### **4.2.2 Procesy regulované prostřednictvím ethylenu**

Ethylen se v rostlině účastní regulace řady procesů. Podílí se na regulaci dormance a klíčení semen, kde společně s gibereliny podporuje přechod z klidové fáze do procesu klíčení (Calvo et al. 2004; Corbineau et al. 1988). Ethylen je také známý jako hormon trojné odpovědi. Po vyklíčení roste semenáček ve tmě a působením ethylenu ustává dlouhivý růst kořene a hypokotylu, růst těchto orgánů pokračuje radiálně, a navíc se ohýbá vrchol hypokotylu s děložními lístky (Li et al. 2007; Guzman & Ecker 1990), které jsou tak společně s apikálním meristémem chráněny před možným poškozením (Béziat & Kleine-Vehn 2018). Dále se

v rostlinném vývoji ethylen účastní událostí spojených se zráním dužnatých plodů (Hiwasa et al. 2003; Xiao et al. 2013). Při tomto procesu dochází ke změnám barvy, kdy se rozpadá chlorofyl a akumulují se karotenoidy, částečně se degradují buněčné stěny buněk, uvolňují se aromatické látky a hromadí se cukry a další živiny (Giovannoni 2004). Na zrání plodů může dále navazovat abscise (Merelo et al. 2017), která postihuje také řadu dalších rostlinných orgánů, například listy (Agustí et al. 2008) nebo květy (Patharkar & Walker 2015). Během abscise dochází ke ztenčování buněčných stěn buněk v oblasti místa oddělení daného orgánu (Morre 1968). Abscise může být spuštěna v závislosti na stádiu senescence (Chatterjee & Leopold 1965) nebo v důsledku nedostatku vody (Patharkar & Walker 2016) či poranění (Orozco-Cárdenas & Ryan 2003). Tento děj je řízen rovnováhou mezi auxinem a ethylenem. Auxin abscisi zabraňuje, během zvyšující se hladiny ethylenu jsou ovšem inhibiční účinky auxinu potlačovány a může tak dojít k oddělení orgánu od organismu (Li & Yuan 2008).

Ukazuje se, že i samotná ACC má fyziologické účinky i bez toho, aby byla přeměněna na ethylen. Například ACC hraje roli v rostlinném rozmnožování, kde se podílí na atraktanci pylové láčky vajíčkem (Mou et al. 2020).

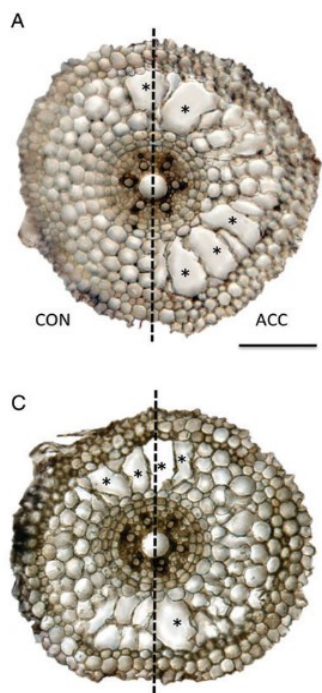
#### **4.2.3 Význam ethylenu v regulaci růstu kořenového systému a utváření vnitřní struktury kořene**

K nejdůležitějším adaptacím kořene, které ethylen reguluje, patří diferenciaci aerenchymu. Ethylen se podílí na vzniku konstitutivního aerenchymu i na vývoji aerenchymu indukovaném zaplavením (Yamauchi et al. 2016; Yuki Yoshi & Karahara 2014).

Vývoj aerenchymu byl studován např. v adventivních kořenech rýže kultivaru Shiokari a u kukuřice (Yamauchi et al. 2016). U rýže byly vybrány rostliny divokého typu (WT) a rostliny s mutací *rcn1/OsACO5* (*reduced culm number1/Oryza sativa ACC oxidase 5*), které oproti WT vykazovaly nižší expresi genů pro biosyntézu ethylenu. Rostliny divokého typu pěstované za přístupu vzduchu vytvářely ve svých kořenech méně aerenchymu než v podmínkách zaplavení, rostliny *rcn1* obsahovaly za obou podmínek podobné množství aerenchymu. Když byl do prostředí přidán 1-MCP (1-methylcyclopropene), což je inhibitor signalizace ethylenu (Serek et al. 1994), pak se u WT rostlin množství aerenchymu snížilo, u mutantních rostlin nebyla postřehnutá žádná změna. V kořenech kukuřice pěstované ve stejných podmínkách jako rýže aerenchym vzniká pouze při zaplavení, ale po aplikaci ACC se toto pletivo formovalo i u kořenů, ke kterým byl umožněn přístup vzduchu. Při sledování exprese genů se zjistilo, že *ACO* má u WT rýže vyšší míru exprese než u *rcn1* mutanta i kukuřice. Z výsledků vyplývá, že

se ethylen u tohoto kultivaru rýže podílí na tvorbě konstitutivního aerenchymu. Při aplikování 1-MCP došlo u WT ale pouze k částečné inhibici aerenchymu a konečné množství tohoto pletiva bylo stejné jako u *rcn1* mutanta. Vznik konstitutivního aerenchymu je tedy u kultivaru Shiokari částečně regulován ethylenem a zároveň i cestou, která je na ethylenu nezávislá. V kořenech kukuřice, která roste typicky v nezaplavovaných oblastech, se konstitutivní aerenchym nevytváří. Ze zmíněných výsledků lze usuzovat, že tvorba aerenchymu indukovaného vnějšími podmínkami je závislá na regulaci ethylenem. Autoři této práce také navrhli následující způsob, jakým se ethylen podílí na vzniku indukovaného aerenchymu. Díky tomu, že v rýži vzniká aerenchym konstitutivně, se může během zaplavení do kořenů rychleji transportovat kyslík, který je potřebný pro funkci ACO, a indukovaný aerenchym tak může v rýži vznikat rychleji než u kukuřice, kde se konstitutivního aerenchymu vytváří mnohem méně (Yamauchi et al. 2016).

O tom, že se ethylen podílí na tvorbě konstitutivního aerenchymu v kořenech rýže, referuje také práce (Yukiyoshi & Karahara 2014). Zde byly pro výzkum použity rostliny kultivaru Nipponbare, které byly pěstovány mezi dvěma plotnami agarů s různým složením. Z jedné strany byly kořeny obklopeny agarem obsahujícím ACC, ze strany druhé byla umístěna kontrolní agarová deska bez ACC. V kořenech se ze strany s přístupem k ACC formoval aerenchym dříve než v druhé části kořene na kontrolní straně. V případě, že byl k oběma stranám aplikován navíc 1-MCP, pak byly účinky ACC omezeny, což se projevilo zpomalením vývoje aerenchymu. Na kontrolní straně vznikala za těchto podmínek aerenchym také později, což naznačuje, že je ethylenem tvorba konstitutivního aerenchymu regulována (Yukiyoshi & Karahara 2014). Tvorba aerenchymu v kořenech rýže pěstované ve zmíněných podmínkách je zobrazena na obrázku 7.



Obr. 7: Tvorba aerenchymu v kořenech *Oryza sativa* pěstovaných v různých podmínkách, (CON) kontrolní strana, (ACC) strana obsahující  $1\mu\text{M}$  ACC, hvězdičky označují vzniklé lakuny, měřítko  $100\ \mu\text{m}$ ; (a) příčný řez kořenem ve vzdálenosti 35 mm od kořenové špičky pěstovaném mezi plotnou s ACC a kontrolní plotnou bez přidaného 1-MCP, (c) příčný řez kořenem ve vzdálenosti 40 mm od kořenové špičky pěstovaném mezi plotnou s ACC a kontrolní plotnou s přidaným 1-MCP

Převzato z: Yukiyoshi & Karahara (2014)

Pro vznik lysigenního aerenchymu v kořenech rýže v důsledku zaplavení byl navržen následující model (Yamauchi et al. 2017). Během zaplavení se v kořenech hromadí ethylen kvůli zhoršené difúzi do okolního prostředí a díky jeho zvýšené biosyntéze. V důsledku zvýšeného množství ethylenu se syntetizuje více proteinů RBOH (respiratory burst oxidase homolog), které v apoplastu redukuje molekulu kyslíku na superoxidový radikál, jenž se dále může přeměnit na jinou formu ROS, peroxid vodíku. Ten má schopnost dostat se přes plazmatickou membránu do cytosolu (Yamauchi et al. 2011). Vysoké množství ROS uvnitř buňky i v apoplastu vede k programované buněčné smrti buněk primární kůry a vzniku lysigenního aerenchymu (Yamauchi et al. 2017).

Ethylen se však na tvorbě aerenchymu nemusí podílet vždy. V práci (Visser & Bögemann 2006) byly analyzovány rozdíly ve tvorbě aerenchymu v kořenech *Juncus effusus* a kukuřice. V kořenech sítiny se aerenchym tvořil konstitutivně nezávisle na tom, v jakém prostředí rostliny rostly, pěstovány přitom byly jak v hydroponii, tak v odvodněných půdách. U rostlin pěstovaných v kontrolovaných podmínkách se po přidání ethylenu nezměnila míra elongace kořenů a množství i velikost mezibuněčných prostor zůstala také na stejné úrovni. Po aplikaci 1-MCP se žádný ze sledovaných parametrů rovněž nezměnil. Tyto výsledky svědčí o tom, že tvorba konstitutivního aerenchymu v sítině není závislá na ethylenu. V kořenech kukuřice pěstované ve stejných podmínkách ovšem byla situace odlišná. Při zvýšeném množství ethylenu se v kořenech zvýšila porozita primární kůry (zvětšilo se zastoupení aerenchymu) a

byl zastaven dlouhivý růst. Po následném přidání 1-MCP se aerenchym vytvářet přestal a elongaci nebylo vlivem ethylenu zabráněno (Visser & Bögemann 2006). Aerenchym v kořenech kukuřice byl zkoumán také v práci Lenochová et al. (2009). Rostliny byly pěstovány v podmínkách upravených tak, aby nebyly vystaveny stresovým faktorům. V kořenech byl sledován konstitutivní aerenchym. Pokud byl ke kořenům aplikován AOA (aminooxy-acetic acid hydrochloride), inhibitoru syntézy ethylenu, aerenchym se nevytvářel. V kukuřici tedy ethylen reguluje vznik konstitutivního aerenchymu (Lenochová et al. 2009).

Kromě vývoje aerenchymu hraje v kořenech ethylen roli i v regulaci diferenciaci apoplastických bariér. V práci Barberon et al. (2016) se kromě vlivu deficiencie některých prvků a působení ABA na vytváření apoplastických bariér v kořenech *Arabidopsis thaliana* zkoumalo také to, jakou roli má v jejich tvorbě právě ethylen. Při aplikaci ACC do růstového média došlo k tomu, že se již vytvořené suberinové lamely v endodermis zmenšovaly a v mladších částech kořene bylo jejich syntéze zabráněno. Podobný účinek měla na anatomii kořenů i deficiencie železa, manganu a zinku. U rostlin mutantních v signalizaci ethylenu (mutanti *etr1* a *ein3*) nacházejících se v nedostatku těchto živin nebyly pozorovány změny v množství suberinu. Při nedostatku železa byl k rostlinám aplikován AVG (aminoethoxyvinylglycine), což je inhibitor syntézy ethylenu, a ani v tomto případě nebyla suberinizace ovlivněna. Závislost tvorby Casparyho proužků na ethylenu nebyla pozorována. Podle autorů řídí degradaci suberinových lamel v endodermis při deficienci některých živin právě ethylen. Díky menšímu množství suberinu mohou živiny snáze přejít z apoplastu primární kůry do cytoplasmy endodermálních buněk, což usnadní jejich příjem do rostliny a umožní zlepšení růstu rostliny (Barberon et al. 2016). Schéma diferenciaci suberinových lamel v závislosti na ethylenu a deficienci živin je na obrázku 5.

O tom, že ethylen negativně reguluje diferenciaci apoplastických bariér, referuje i studie Liu et al. (2021), která se zabývala vlivem ethylenu na apoplastické bariéry v souvislosti s tolerancí *Sedum alfredii* ke kadmii. Stejně jako ve výše zmíněné práci (Tao et al. 2021) byly pro výzkum použity tolerantní (HE) a netolerantní (NHE) ekotypy. V podmínkách, kdy byly rostliny vystaveny kadmii, se aplikace ACC u NHE projevila v prodloužení vzdálenosti mezi kořenovou špičkou a místem, kde se v endodermis diferencovaly Casparyho proužky, u HE byly Casparyho proužky v přítomnosti i absenci kadmia vždy ve větší vzdálenosti od špičky než u NHE a aplikace ACC neměla na jejich diferenciaci vliv. Pokud bylo k rostlinám rostoucím v přítomnosti kadmia přidáno AVG, pak se vzdálenost Casparyho proužků od špičky u obou ekotypů snížila. Co se týče ukládání suberinových lamel, u obou rostlin v přítomnosti

kadmia vedla zvýšená koncentrace ACC ke zpoždění jejich diferenciaci a tloušťka buněčných stěn byla u endodermálních buněk menší. Při aplikaci AVG se suberinizace u obou ekotypů naopak zvýšila. Z výsledků vyplývá, že zvyšující se koncentrace ethylenu vede ke zpoždění formování apoplastických bariér (Casparyho proužků i suberinových lamel). V HE byla produkce ethylenu vždy vyšší než u NHE a díky vyšší absenci bariér je zde umožněn vstup kadmia do rostliny (Liu et al. 2021), kde se může následně v prýtu akumulovat (Sun et al. 2007). Oproti tomu relativně nižší množství ethylenu v NHE vede k tomu, že se v kořenech těchto rostlin Casparyho proužky a suberinové lamely syntetizují ve vývoji dříve, a je tak transport kadmia apoplastickou cestou zabráněno (Liu et al. 2021).

Ethylen má při deficienci živin kromě regulace syntézy apoplastických bariér roli také v utváření architektury kořenového systému. Ovlivňuje např. diferenciaci kořenových vlásků (Jung et al. 2009). V případě, že byly kořeny *Arabidopsis thaliana* vystaveny nedostatku draslíku, byl růst kořenových vlásků stimulován. V přítomnosti inhibitorů biosyntézy ethylenu AVG a AIB (aminoisobutyric acid) byl růst kořenových vlásků zastaven. Ovlivněna byla také délka hlavního kořene, jehož růst byl za nedostatku draslíku u rostlin divokého typu inhibován, avšak u mutantních rostlin insenzitivních k ethylenu růst kořene zastaven nebyl (Jung et al. 2009).

Změny na úrovni architektury kořenového systému *Arabidopsis thaliana* byly pozorovány také v případě toxicity kadmia. V rostlinách vystavených kadmii byla pozorována zvýšená exprese genů pro biosyntézu i signalizaci ethylenu. Elongace hlavního kořene byla u rostlin vystavených těmto podmínkám inhibována. Rostliny divokého typu vytvářely oproti rostlinám rostoucím v kontrolních podmínkách více laterálních kořenů a hustota kořenových vlásků byla taktéž zvýšena. Naproti tomu u rostlin mutantních v signalizaci ethylenu byl počet laterálních kořenů nižší a měly velmi málo kořenových vlásků, které navíc byly kratší (Abozeid et al. 2017).

## 5 Závěr

V práci byly shrnuty dosavadní poznatky o strukturních adaptacích kořene a roli ABA a ethylenu v jejich utváření. Prvními vybranými adaptacemi byly apoplastické bariéry, definované vrstvy buněk nazývané endodermis a exodermis. V buněčných stěnách těchto buněk se diferencují modifikace buněčné stěny, vznikající ukládáním biopolymerů ligninu a suberinu – Casparyho proužky a suberinové lamely, které vytváří bariéru transportu látek apoplastem. Díky tomu je na úrovni kořene umožněn selektivní příjem látek a zároveň je zabráněno jejich zpětnému toku. Tyto vlastnosti apoplastických bariér jsou v nepříznivém prostředí pro rostlinu velmi důležité. Druhou vybranou adaptací byl aerenchym, pletivo s velkými mezibuněčnými prostory, které může vznikat několika možnými způsoby. Toto pletivo je výhodnou adaptací především v podmínkách zaplavení, kdy je omezen transport plynů mezi kořeny a prostředím. Díky aerenchymu mohou být plyny rychle transportovány rostlinným tělem.

V nejdůležitější části práce byly analyzovány role dvou fytohormonů, kyseliny abscisové a ethylenu v rostlině, přičemž důraz byl kladen hlavně na jejich význam v regulaci utváření struktury kořene. Kyselina abscisová v kořenech stimuluje diferenciaci suberinových lamel v podmínkách deficiencie živin, toxicitě NaCl a v některých případech také při toxicitě kadmia. Často je ABA spojována se stresem způsobeným nedostatkem vody. Má klíčovou úlohu v procesu zavírání průduchů a pravděpodobně také stimuluje aktivitu aquaporinů v kořenech, čímž je usnadněn příjem vody. V suchu má ABA úlohu rovněž v inhibici růstu laterálních kořenů. Není známo, že by ABA v kořenech regulovala vznik aerenchymu. Etylen má významnou roli v tvorbě indukovaného a v některých případech také konstitutivního aerenchymu. V deficienci živin a toxicitě kadmia inhibuje ukládání suberinových lamel. Dále v nedostatku živin stimuluje nárůst počtu laterálních kořenů i kořenových vlásků.

Zmíněné poznatky by se daly využít například v zemědělství, kde by se ve vlastnostech kulturních plodin přihlíželo k tomu, aby byly pro pěstování vybírány například takové rostliny nebo kultivary, které by některý z těchto fytohormonů více syntetizovaly, a v důsledku toho byly odolnější vůči nepříznivým podmínkám stanoviště. V současné době je výzkumů zaměřených na to, jakou roli má kyselina abscisová nebo ethylen na diferenciaci apoplastických bariér, poměrně málo. Například účast těchto fytohormonů v procesech vedoucích k syntéze Casparyho proužků dosud téměř nebyla zkoumána, a tak bude úkolem budoucích výzkumů i na tuto otázku odpovědět.

## 6 Seznam literatury

- Abozeid, A., Z. Ying, Y. Lin, J. Liu, Z. Zhang, and Z. Tang. 2017. "Ethylene Improves Root System Development under Cadmium Stress by Modulating Superoxide Anion Concentration in *Arabidopsis thaliana*." *Frontiers in Plant Science* 8(February):253.
- Adie, B. A. T., J. Pérez-Pérez, M. M. Pérez-Pérez, M. Godoy, J. J. Sánchez-Serrano, E. A. Schmelz, and R. Solano. 2007. "ABA Is an Essential Signal for Plant Resistance to Pathogens Affecting JA Biosynthesis and the Activation of Defenses in *Arabidopsis*." *Plant Cell* 19(5):1665–81.
- Aghajanzadeh, T. A., D. H. Prajapati, and M. Burow. 2020. "Copper Toxicity Affects Indolic Glucosinolates and Gene Expression of Key Enzymes for Their Biosynthesis in Chinese Cabbage." *Archives of Agronomy and Soil Science* 66(9):1288–1301.
- Agustí, J., P. Merelo, M. Cercós, F. R. Tadeo, and M. Talón. 2008. "Ethylene-Induced Differential Gene Expression during Abscission of *Citrus* Leaves." *Journal of Experimental Botany* 59(10):2717–33.
- An, F., Q. Zhao, Y. Ji, W. Li, Z. Jiang, X. Yu, C. Zhang, Y. Han, W. He, Y. Liu, S. Zhang, J. R. Ecker, and H. Guo. 2010. "Ethylene-Induced Stabilization of ETHYLENE INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 Is Mediated by Proteasomal Degradation of EIN3 Binding F-Box 1 and 2 That Requires EIN2 in *Arabidopsis*." *Plant Cell* 22(7):2384–2401.
- Andersen, T. G., M. Barberon, and N. Geldner. 2015. "Suberization—the Second Life of an Endodermal Cell." *Current Opinion in Plant Biology* 28(December):9–15.
- Andrejić, G., G. Gajić, M. Prica, Ž. Dželetović, and T. Rakić. 2018. "Zinc Accumulation, Photosynthetic Gas Exchange, and Chlorophyll *a* Fluorescence in Zn-Stressed *Miscanthus × giganteus* Plants." *Photosynthetica* 56(4):1249–58.
- Angelovičová, L. and D. Fazekašová. 2014. "Contamination of the Soil and Water Environment by Heavy Metals in the Former Mining Area of Rudňany (Slovakia)." *Soil and Water Research* 9(1):18–24.
- Arbona, V., S. I. Zandalinas, M. Manzi, M. González-Guzmán, P. L. Rodríguez, and A. Gómez-Cadenas. 2017. "Depletion of Abscisic Acid Levels in Roots of Flooded Carrizo Citrange (*Poncirus trifoliata* L. Raf. × *Citrus sinensis* L. Osb.) Plants Is a Stress-Specific Response Associated to the Differential Expression of PYR/PYL/RCAR Receptors." *Plant Molecular Biology* 93(6):623–40.
- Armand, T., M. Cullen, F. Boiziot, L. Li, and W. Fricke. 2019. "Cortex Cell Hydraulic Conductivity, Endodermal Apoplastic Barriers and Root Hydraulics Change in Barley (*Hordeum vulgare* L.) in Response to a Low Supply of N and P." *Annals of Botany* 124(6):1091–1107.
- Armstrong, F., J. Leung, A. Grabov, J. Brearley, J. Giraudat, and M. R. Blatt. 1995. "Sensitivity to Abscisic Acid of Guard-Cell K<sup>+</sup> Channels Is Suppressed by *Abi1-1*, a Mutant *Arabidopsis* Gene Encoding a Putative Protein Phosphatase." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92(21):9520–24.
- Armstrong, W., R. Brandle, and M. B. Jackson. 1994. "Mechanism of Flood Tolerance Plants." *Acta Botanica Neerlandica* 43(4):307–58.

- Atafar, Z., A. Mesdaghinia, J. Nouri, M. Homaei, M. Yunesian, M. Ahmadimoghaddam, and A. H. Mahvi. 2010. "Effect of Fertilizer Application on Soil Heavy Metal Concentration." *Environmental Monitoring and Assessment* 160(1–4):83–89.
- Bakshi, A., J. M. Shemansky, C. Chang, and B. M. Binder. 2015. "History of Research on the Plant Hormone Ethylene." *Journal of Plant Growth Regulation* 34(4):809–27.
- Balkhair, K. S. and M. A. Ashraf. 2016. "Field Accumulation Risks of Heavy Metals in Soil and Vegetable Crop Irrigated with Sewage Water in Western Region of Saudi Arabia." *Saudi Journal of Biological Sciences* 23(1):32–44.
- Barberon, M., J. E. M. Vermeer, D. De Bellis, P. Wang, S. Naseer, T. G. Andersen, B. M. Humbel, C. Nawrath, J. Takano, D. E. Salt, and N. Geldner. 2016. "Adaptation of Root Function by Nutrient-Induced Plasticity of Endodermal Differentiation." *Cell* 164(3):447–59.
- Bauer, H., P. Ache, Si. Lautner, J. Fromm, W. Hartung, K. A. S. Al-Rasheid, S. Sonnewald, U. Sonnewald, S. Kneitz, N. Lachmann, R. R. Mendel, F. Bittner, A. M. Hetherington, and R. Hedrich. 2013. "The Stomatal Response to Reduced Relative Humidity Requires Guard Cell-Autonomous ABA Synthesis." *Current Biology* 23(1):53–57.
- Baxter, I., P. S. Hosmani, A. Rus, B. Lahner, J. O. Borevitz, B. Muthukumar, M. V. Mickelbart, L. Schreiber, R. B. Franke, and D. E. Salt. 2009. "Root Suberin Forms an Extracellular Barrier That Affects Water Relations and Mineral Nutrition in *Arabidopsis*." *PLoS Genetics* 5(5):e1000492.
- Belsson, F., Y. Li, G. Bonaventura, M. Pollard, and J. B. Ohlrogge. 2007. "The Acyltransferase GPAT5 Is Required for the Synthesis of Suberin in Seed Coat and Root of *Arabidopsis*." *Plant Cell* 19(1):351–68.
- Berli, F. J., D. Moreno, P. Piccoli, L. Hespanhol-Viana, M. F. Silva, R. Bressan-Smith, J. B. Cavagnaro, and R. Bottini. 2010. "Abscisic Acid Is Involved in the Response of Grape (*Vitis vinifera* L.) Cv. Malbec Leaf Tissues to Ultraviolet-B Radiation by Enhancing Ultraviolet-Absorbing Compounds, Antioxidant Enzymes and Membrane Sterols." *Plant, Cell and Environment* 33(1):1–10.
- Béziat, C. and J. Kleine-Vehn. 2018. "The Road to Auxin-Dependent Growth Repression and Promotion in Apical Hooks." *Current Biology* 28(8):519–25.
- Bohnert, H. J. and B. Shen. 1998. "Transformation and Compatible Solutes." *Scientia Horticulturae* 78(1–4):237–60.
- Bradford, K. J. and S. F. Yang. 1980. "Xylem Transport of 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid, an Ethylene Precursor, in Waterlogged Tomato Plants." *Plant Physiology* 65(2):322–26.
- Bregoli, A. M., S. Scaramagli, G. Costa, E. Sabatini, V. Ziosi, S. Biondi, and P. Torrigiani. 2002. "Peach (*Prunus persica*) Fruit Ripening: Aminoethoxyvinylglycine (AVG) and Exogenous Polyamines Affect Ethylene Emission and Flesh Firmness." *Physiologia Plantarum* 114(3):472–81.

- Burla, B., S. Pfrunder, R. Nagy, R. M. Francisco, Y. Lee, and E. Martinoia. 2013. "Vacuolar Transport of Abscisic Acid Glucosyl Ester Is Mediated by ATP-Binding Cassette and Proton-Antiport Mechanisms in *Arabidopsis*." *Plant Physiology* 163(3):1446–58.
- Calvo, A. P., C. Nicolás, O. Lorenzo, G. Nicolás, and D. Rodríguez. 2004. "Evidence for Positive Regulation by Gibberellins and Ethylene of ACC Oxidase Expression and Activity during Transition from Dormancy to Germination in *Fagus sylvatica* L. Seeds." *Journal of Plant Growth Regulation* 23(1):44–53.
- Cao, B., N. Li, and K. Xu. 2020. "Crosstalk of Phenylpropanoid Biosynthesis with Hormone Signaling in Chinese Cabbage Is Key to Counteracting Salt Stress." *Environmental and Experimental Botany* 179(August):104209.
- Casparry, R. 1865. "Bemerkungen Über Die Schutzscheide Und Die Bildung Des Stammes Und Der Wurzel." *Jahrbücher Für Wissenschaftliche Botanik* 4:101–24.
- Cechin, I., G. S. Cardoso, T. de Fátima Fumis, and N. Corniani. 2015. "Nitric Oxide Reduces Oxidative Damage Induced by Water Stress in Sunflower Plants." *Bragantia* 74(2):200–206.
- Chatterjee, J. and C. Chatterjee. 2000. "Phytotoxicity of Cobalt, Chromium and Copper in Cauliflower." *Environmental Pollution* 109(1):69–74.
- Chatterjee, S. K. and A. C. Leopold. 1965. "Changes in Abscission Processes with Aging." *Plant Physiology* 40(1):96–101.
- Chen, J., S. Shiyab, F. X. Han, D. L. Monts, C. A. Waggoner, Z. Yang, and Y. Su. 2009. "Bioaccumulation and Physiological Effects of Mercury in *Pteris vittata* and *Nephrolepis exaltata*." *Ecotoxicology* 18(1):110–21.
- Clark, K. L., P. B. Larsen, X. Wang, and C. Chang. 1998. "Association of the *Arabidopsis* CTR1 Raf-like Kinase with the ETR1 and ERS Ethylene Receptors." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(9):5401–6.
- Corbineau, F., R. M. Rudnicki, and D. Côme. 1988. "Induction of Secondary Dormancy in Sunflower Seeds by High Temperature. Possible Involvement of Ethylene Biosynthesis." *Physiologia Plantarum* 73(3):368–73.
- Damus, M., R. L. Peterson, D. E. Enstone, and C. A. Peterson. 1997. "Modifications of Cortical Cell Walls in Roots of Seedless Vascular Plants." *Botanica Acta* 110(2):190–95.
- Darby, J. 1860. "Botany of the Southern States: In Two Parts. Part I. Structural and Physiological Botany and Vegetable Products. Part II. Descriptions of Southern Plants. Arranged on the Natural System. Preceded by a Linnæan and a Dichotomous Analysis." *A.S. Barnes; H.L. Burr* 12.
- Dasgupta, S., M. Hossain, M. Huq, and D. Wheeler. 2014. "Climate Change, Soil Salinity, and the Economics of High-Yield Rice Production in Coastal Bangladesh." *World Bank Policy Research Working Paper* 7140.
- Dias, M. C., C. Monteiro, J. Moutinho-Pereira, C. Correia, B. Gonçalves, and C. Santos. 2013. "Cadmium Toxicity Affects Photosynthesis and Plant Growth at Different Levels." *Acta Physiologiae Plantarum* 35(4):1281–89.

- Dong, C. H., M. Rivarola, J. S. Resnick, B. D. Maggin, and C. Chang. 2008. "Subcellular Co-Localization of *Arabidopsis* RTE1 and ETR1 Supports a Regulatory Role for RTE1 in ETR1 Ethylene Signaling." *Plant Journal* 53(2):275–86.
- Drew, M. C., C. He, and P. W. Morgan. 2000. "Programmed Cell Death and Aerenchyma Formation in Roots." *Trends in Plant Science* 5(3):123–27.
- Endo, A., K. M. Nelson, K. Thoms, S. R. Abrams, E. Nambara, and Y. Sato. 2014. "Functional Characterization of Xanthoxin Dehydrogenase in Rice." *Journal of Plant Physiology* 171(14):1231–40.
- Enstone, D. E. and C. A. Peterson. 2005. "Suberin Lamella Development in Maize Seedling Roots Grown in Aerated and Stagnant Conditions." *Plant, Cell and Environment* 28(4):444–55.
- Enstone, D. E., C. A. Peterson, and F. Ma. 2002. "Root Endodermis and Exodermis: Structure, Function, and Responses to the Environment." *Journal of Plant Growth Regulation* 21(4):335–51.
- Evans, D. E. 2004. "Aerenchyma Formation." *New Phytologist* 161(1):35–49.
- Fan, M., J. Zhu, C. Richards, K. M. Brown, and J. P. Lynch. 2003. "Physiological Roles for Aerenchyma in Phosphorus-Stressed Roots." *Functional Plant Biology* 30(5):493–506.
- Frey, A., D. Effroy, V. Lefebvre, M. Seo, F. Perreau, A. Berger, J. Sechet, A. To, H. M. North, and A. Marion-Poll. 2012. "Epoxy-carotenoid Cleavage by NCED5 Fine-Tunes ABA Accumulation and Affects Seed Dormancy and Drought Tolerance with Other NCED Family Members." *Plant Journal* 70(3):501–12.
- Fukao, T. and J. Bailey-Serres. 2004. "Plant Responses to Hypoxia - Is Survival a Balancing Act?" *Trends in Plant Science* 9(9):449–56.
- Gao, L. and Y. Shi. 2007. "Genetic Differences in Resistance to Iron Deficiency Chlorosis in Peanut." *Journal of Plant Nutrition* 30(1):37–52.
- Gargallo-Garriga, A., J. Sardans, M. Pérez-Trujillo, A. Rivas-Ubach, M. Oravec, K. Vecerova, O. Urban, A. Jentsch, J. Kreyling, C. Beierkuhnlein, T. Parella, and J. Peñuelas. 2014. "Opposite Metabolic Responses of Shoots and Roots to Drought." *Scientific Reports* 4(1):1–7.
- Giovannoni, J. J. 2004. "Genetic Regulation of Fruit Development and Ripening." *Plant Cell* 16:170–81.
- Grabov, A. and M. R. Blatt. 1999. "A Steep Dependence of Inward-Rectifying Potassium Channels on Cytosolic Free Calcium Concentration Increase Evoked by Hyperpolarization in Guard Cells." *Plant Physiology* 119(1):277–87.
- Grebe, M. 2011. "Unveiling the Casparian Strip." *Nature* 473(7347):294–95.
- Grefen, C., K. Städele, K. Růžicka, P. Obrdlík, K. Harter, and J. Horák. 2008. "Subcellular Localization and in Vivo Interactions of the *Arabidopsis thaliana* Ethylene Receptor Family Members." *Molecular Plant* 1(2):308–20.
- Groot, S. P. C. and C. M. Karssen. 1987. "Gibberellins Regulate Seed Germination in Tomato by Endosperm Weakening: A Study with Gibberellin-Deficient Mutants." *Planta* 171(4):525–31.

- Guiboileau, A., R. Sormani, C. Meyer, and C. Masclaux-Daubresse. 2010. "Senescence and Death of Plant Organs: Nutrient Recycling and Developmental Regulation." *Comptes Rendus - Biologies* 333(4):382–91.
- Guzmán, P. and J. R. Ecker. 1990. "Exploiting the Triple Response of *Arabidopsis* to Identify Ethylene-Related Mutants." *The Plant Cell* 2(6):513–23.
- Hachez, C., M. Moshelion, E. Zelazny, D. Cavez, and F. Chaumont. 2006. "Localization and Quantification of Plasma Membrane Aquaporin Expression in Maize Primary Root: A Clue to Understanding Their Role as Cellular Plumbers." *Plant Molecular Biology* 62(1–2):305–23.
- Hanley, K. M., S. Meir, and W. J. Bramlage. 1989. "Activity of Ageing Carnation Flower Parts and the Effects of 1-(Malonylamino)Cyclopropane-1-Carboxylic Acid-Induced Ethylene." *Plant Physiology* 91(3):1126–30.
- Hase, S., S. Takahashi, S. Takenaka, K. Nakaho, T. Arie, S. Seo, Y. Ohashi, and H. Takahashi. 2008. "Involvement of Jasmonic Acid Signalling in Bacterial Wilt Disease Resistance Induced by Biocontrol Agent *Pythium oligandrum* in Tomato." *Plant Pathology* 57(5):870–76.
- He, Y., H. Fukushige, D. F. Hildebrand, and S. Gan. 2002. "Evidence Supporting a Role of Jasmonic Acid in *Arabidopsis* Leaf Senescence." *Plant Physiology* 128(3):876–84.
- Hirai, N., R. Yoshida, Y. Todoroki, and H. Ohigashi. 2000. "Biosynthesis of Abscisic Acid by the Non-Mevalonate Pathway in Plants, and by the Mevalonate Pathway in Fungi." *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry* 64(7):1448–58.
- Hiwasa, K., Y. Kinugasa, S. Amano, A. Hashimoto, R. Nakano, A. Inaba, and Y. Kubo. 2003. "Ethylene Is Required for Both the Initiation and Progression of Softening in Pear (*Pyrus communis* L.) Fruit." *Journal of Experimental Botany* 54(383):771–79.
- Hose, E., E. Steudle, and W. Hartung. 2000. "Abscisic Acid and Hydraulic Conductivity of Maize Roots: A Study Using Cell- and Root-Pressure Probes." *Planta* 211(6):874–82.
- Huang, X., H. Shi, Z. Hu, A. Liu, E. Amombo, L. Chen, and J. Fu. 2017. "ABA Is Involved in Regulation of Cold Stress Response in Bermudagrass." *Frontiers in Plant Science* 8:1613.
- Huang, Y., H. Li, C. E. Hutchison, J. Laskey, and J. J. Kieber. 2003. "Biochemical and Functional Analysis of CTR1, a Protein Kinase That Negatively Regulates Ethylene Signaling in *Arabidopsis*." *Plant Journal* 33(2):221–33.
- Hudgins, J. W., S. G. Ralph, V. R. Franceschi, and J. Bohlmann. 2006. "Ethylene in Induced Conifer Defense: cDNA Cloning, Protein Expression, and Cellular and Subcellular Localization of 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Oxidase in Resin Duct and Phenolic Parenchyma Cells." *Planta* 224(4):865–77.
- Jiao, X., S. Philosoph-Hadas, L. Su, and S. F. Yang. 1986. "The Conversion of 1-(Malonylamino)Cyclopropane-1-Carboxylic Acid to 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid in Plant Tissues." *Plant Physiology* 81(2):637–41.
- John, I., R. Drake, A. Farrell, W. Cooper, P. Lee, P. Horton, and D. Grierson. 1995. "Delayed Leaf Senescence in Ethylene-deficient ACC-oxidase Antisense Tomato Plants: Molecular and Physiological Analysis." *The Plant Journal* 7(3):483–90.

- Ju, C., G. M. Yoon, J. M. Shemansky, D. Y. Lin, Z. I. Ying, J. Chang, W. M. Garrett, M. Kessenbrock, G. Groth, M. L. Tucker, B. Cooper, J. J. Kieber, and C. Chang. 2012. "CTR1 Phosphorylates the Central Regulator EIN2 to Control Ethylene Hormone Signaling from the ER Membrane to the Nucleus in *Arabidopsis*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(47):19486–91.
- Jung, J., S. C. Lee, and H. K. Choi. 2008. "Anatomical Patterns of Aerenchyma in Aquatic and Wetland Plants." *Journal of Plant Biology* 51(6):428–39.
- Jung, J. Y., R. Shin, and D. P. Schachtman. 2009. "Ethylene Mediates Response and Tolerance to Potassium Deprivation in *Arabidopsis*." *Plant Cell* 21(2):607–21.
- Karahara, I., A. Ikeda, T. Kondo, and Y. Uetake. 2004. "Development of the Casparian Strip in Primary Roots of Maize under Salt Stress." *Planta* 219(1):41–47.
- Kato-Noguchi, H., Y. Tanaka, T. Murakami, S. Yamamura, and S. Fujihara. 2002. "Isolation and Identification of an Allelopathic Substance from Peel of *Citrus junos*." *Phytochemistry* 61(7):849–53.
- Klay, S., A. Charef, L. Ayed, B. Houman, and F. Rezgui. 2010. "Effect of Irrigation with Treated Wastewater on Geochemical Properties (Saltiness, C, N and Heavy Metals) of Isohumic Soils (Zaouit Sousse Perimeter, Oriental Tunisia)." *Desalination* 253(1–3):180–87.
- Kreszies, T., N. Shellakkutti, A. Osthoff, P. Yu, J. A. Baldauf, V. V. Zeisler-Diehl, K. Ranathunge, F. Hochholdinger, and L. Schreiber. 2019. "Osmotic Stress Enhances Suberization of Apoplastic Barriers in Barley Seminal Roots: Analysis of Chemical, Transcriptomic and Physiological Responses." *New Phytologist* 221(1):180–94.
- Kreszies, Tino, Nandhini Shellakkutti, Alina Osthoff, Peng Yu, Jutta A. Baldauf, Viktoria V. Zeisler-Diehl, Kosala Ranathunge, Frank Hochholdinger, and Lukas Schreiber. 2019. "Osmotic Stress Enhances Suberization of Apoplastic Barriers in Barley Seminal Roots: Analysis of Chemical, Transcriptomic and Physiological Responses." *New Phytologist* 221(1):180–94.
- Krieg, Daniel R. and J. F. M. Sung. 1986. "Source-Sink Relations as Affected by Water Stress." *Cotton Physiology* 1:73–77.
- Krishnamurthy, P., K. Ranathunge, R. Franke, H. S. Prakash, L. Schreiber, and M. K. Mathew. 2009. "The Role of Root Apoplastic Transport Barriers in Salt Tolerance of Rice (*Oryza sativa* L.)." *Planta* 230(1):119–34.
- Kuromori, T., M. Seo, and K. Shinozaki. 2018. "ABA Transport and Plant Water Stress Responses." *Trends in Plant Science* 23(6):513–22.
- Lee, I. C., S. W. Hong, S. S. Whang, P. O. Lim, H. G. Nam, and J. C. Koo. 2011. "Age-Dependent Action of an ABA-Inducible Receptor Kinase, RPK1, as a Positive Regulator of Senescence in *Arabidopsis* Leaves." *Plant and Cell Physiology* 52(4):651–62.
- Lee, K. H., H. L. Piao, H. Y. Kim, S. M. Choi, F. Jiang, W. Hartung, I. Hwang, J. M. Kwak, I. J. Lee, and I. Hwang. 2006. "Activation of Glucosidase via Stress-Induced Polymerization Rapidly Increases Active Pools of Abscisic Acid." *Cell* 126(6):1109–20.
- Lemtiri-Chlieh, F. and E. A. C. MacRobbie. 1994. "Role of Calcium in the Modulation of *Vicia* Guard Cell Potassium Channels by Abscisic Acid: A Patch-Clamp Study." *The Journal of Membrane Biology* 137(2):99–107.

- Lenochová, Z., A. Soukup, and O. Votrubová. 2009. "Aerenchyma Formation in Maize Roots." *Biologia Plantarum* 53(2):263–70.
- Li, J. and R. Yuan. 2008. "NAA and Ethylene Regulate Expression of Genes Related to Ethylene Biosynthesis, Perception, and Cell Wall Degradation during Fruit Abscission and Ripening in 'delicious' Apples." *Journal of Plant Growth Regulation* 27(3):283–95.
- Li, Y., B. Zhu, W. Xu, H. Zhu, A. Chen, Y. Xie, Y. Shao, and Y. Luo. 2007. "LeERF1 Positively Modulated Ethylene Triple Response on Etiolated Seedling, Plant Development and Fruit Ripening and Softening in Tomato." *Plant Cell Reports* 26(11):1999–2008.
- Lin, B. L., H. J. Wang, J. S. Wang, L. I. Zaharia, and S. R. Abrams. 2005. "Abscisic Acid Regulation of Heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: Effects of R(-) and S(+)-Isomers." *Journal of Experimental Botany* 56(421):2935–48.
- Lin, C. C. and C. H. Kao. 2001. "Relative Importance of Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, and Abscisic Acid in NaCl Induced Inhibition of Root Growth of Rice Seedlings." *Plant and Soil* 237(1):165–71.
- Linkies, A., K. Müller, K. Morris, V. Turečková, M. Wenk, C. S. C. Cadman, F. Corbineau, M. Strnad, J. R. Lynn, W. E. Finch-Savage, and G. Leubner-Metzger. 2009. "Ethylene Interacts with Abscisic Acid to Regulate Endosperm Rupture during Germination: A Comparative Approach Using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana*." *Plant Cell* 21(12):3803–22.
- Liu, F. and H. Stützel. 2004. "Biomass Partitioning, Specific Leaf Area, and Water Use Efficiency of Vegetable Amaranth (*Amaranthus* Spp.) in Response to Drought Stress." *Scientia Horticulturae* 102(1):15–27.
- Liu, X., H. Zhang, Y. Zhao, Z. Feng, Q. Li, H. Q. Yang, S. Luan, J. Li, and Z. H. He. 2013. "Auxin Controls Seed Dormancy through Stimulation of Abscisic Acid Signaling by Inducing ARF-Mediated ABI3 Activation in *Arabidopsis*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(38):15485–90.
- Liu, Y., Q. Tao, J. Li, X. Guo, J. Luo, R. Jupa, Y. Liang, and T. Li. 2021. "Ethylene-Mediated Apoplastic Barriers Development Involved in Cadmium Accumulation in Root of Hyperaccumulator *Sedum alfredii*." *Journal of Hazardous Materials* 403:123729.
- Lopez-Molina, L., S. Mongrand, and N. H. Chua. 2001. "A Postgermination Developmental Arrest Checkpoint Is Mediated by Abscisic Acid and Requires the ABI5 Transcription Factor in *Arabidopsis*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(8):4782–87.
- Loreti, E., A. Poggi, G. Novi, A. Alpi, and P. Perata. 2005. "A Genome-Wide Analysis of the Effects of Sucrose on Gene Expression in *Arabidopsis* Seedlings under Anoxia." *Plant Physiology* 137(3):1130–38.
- Lutts, S., J. M. Kinet, and J. Bouharmont. 1996. "NaCl-Induced Senescence in Leaves of Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars Differing in Salinity Resistance." *Annals of Botany* 78(3):389–98.
- Ma, F. and C. A. Peterson. 2003. "Current Insights into the Development, Structure, and Chemistry of the Endodermis and Exodermis of Roots." *Canadian Journal of Botany* 81(5):405–21.

- Ma, Y., I. Szostkiewicz, A. Korte, D. Moes, Y. Yang, A. Christmann, and E. Grill. 2009. "Regulators of PP2C Phosphatase Activity Function as Abscisic Acid Sensors." *Science* 324(5930):1064–68.
- MacRobbie, E. A. C. 1992. "Calcium and ABA-Induced Stomatal Closure." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 338(1283):5–18.
- Maillard, A., S. Diquélou, V. Billard, P. Lâiné, M. Garnica, M. Prudent, J. M. Garcia-Mina, J. C. Yvin, and A. Ourry. 2015. "Leaf Mineral Nutrient Remobilization during Leaf Senescence and Modulation by Nutrient Deficiency." *Frontiers in Plant Science* 6(May):317.
- Mandal, A. and D. Sengupta. 2006. "An Assessment of Soil Contamination Due to Heavy Metals around a Coal-Fired Thermal Power Plant in India." *Environmental Geology* 51(3):409–20.
- Mao, C., S. Lu, B. Lv, B. Zhang, J. Shen, J. He, L. Luo, D. Xi, X. Chen, and F. Ming. 2017. "A Rice Nac Transcription Factor Promotes Leaf Senescence via ABA Biosynthesis." *Plant Physiology* 174(3):1747–63.
- Markham, G. D., E. W. Hafner, C. W. Tabor, and H. Tabor. 1980. "S-Adenosylmethionine Synthetase from *Escherichia coli*." *Journal of Biological Chemistry* 255(19):9082–92.
- Martin, M. N., J. D. Cohen, and R. A. Saftner. 1995. "A New 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid-Conjugating Activity in Tomato Fruit." *Plant Physiology* 109(3):917–26.
- Mendoza-Cózatl, D. G., E. Butko, F. Springer, J. W. Torpey, E. A. Komives, J. Kehr, and J. I. Schroeder. 2008. "Identification of High Levels of Phytochelatins, Glutathione and Cadmium in the Phloem Sap of *Brassica napus*. A Role for Thiol-Peptides in the Long-Distance Transport of Cadmium and the Effect of Cadmium on Iron Translocation." *Plant Journal* 54(2):249–59.
- Merelo, P., J. Agustí, V. Arbona, M. L. Costa, L. H. Estornell, A. Gómez-Cadenas, S. Coimbra, M. D. Gómez, M. A. Pérez-Amador, C. Domingo, M. Talón, and F. R. Tadeo. 2017. "Cell Wall Remodeling in Abscission Zone Cells during Ethylene-Promoted Fruit Abscission in *Citrus*." *Frontiers in Plant Science* 8(February):126.
- Métraux, J. P., H. Signer, J. Ryals, E. Ward, M. Wyss-Benz, J. Gaudin, K. Raschdorf, E. Schmid, W. Blum, and B. Inverardi. 1990. "Increase in Salicylic Acid at the Onset of Systemic Vated by Treatment with Exogenous Salicylic Acquired Resistance in Cucumber." *Science* 250(4983):1004–6.
- Meyer, C. J., C. A. Peterson, and M. A. Bernards. 2011. "A Comparison of Suberin Monomers from the Multiseriate Exodermis of *Iris germanica* during Maturation under Differing Growth Conditions." *Planta* 233(4):773–86.
- Meyer, C. J., J. L. Seago, and C. A. Peterson. 2009. "Environmental Effects on the Maturation of the Endodermis and Multiseriate Exodermis of *Iris germanica* Roots." *Annals of Botany* 103(5):687–702.
- Milborrow, B. V. 2001. "The Pathway of Biosynthesis of Abscisic Acid in Vascular Plants: A Review of the Present State of Knowledge of ABA Biosynthesis." *Journal of Experimental Botany* 52(359):1145–64.

- Miller, J. M. and E. E. Conn. 1980. "Metabolism of Hydrogen Cyanide by Higher Plants." *Plant Physiology* 65(6):1199–1202.
- Mittler, R. 2002. "Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance." *Trends in Plant Science* 7(9):405–10.
- Morre, D. J. 1968. "Cell Wall Dissolution and Enzyme Secretion during Leaf Abscission." *Plant Physiology* 43:1545–59.
- Morris, K., S. A. H. Mackerness, T. Page, C. Fred John, A. M. Murphy, J. P. Carr, and V. Buchanan-Wollaston. 2000. "Salicylic Acid Has a Role in Regulating Gene Expression during Leaf Senescence." *Plant Journal* 23(5):677–85.
- Mou, W., Y. T. Kao, E. Michard, A. A. Simon, D. Li, M. M. Wudick, M. A. Lizzio, J. A. Feijó, and C. Chang. 2020. "Ethylene-Independent Signaling by the Ethylene Precursor ACC in *Arabidopsis* Ovular Pollen Tube Attraction." *Nature Communications* 11(1):4082.
- Müller, R., C. A. Owen, Z. T. Xue, M. Welander, and B. M. Stummann. 2002. "Characterization of Two CTR-like Protein Kinases in *Rosa hybrida* and Their Expression during Flower Senescence and in Response to Ethylene." *Journal of Experimental Botany* 53(371):1223–25.
- Munné-Bosch, S. and L. Alegre. 2004. "Die and Let Live: Leaf Senescence Contributes to Plant Survival under Drought Stress." *Functional Plant Biology* 31(3):203–16.
- Munns, R., D. P. Schachtman, and A. G. Condon. 1995. "The Significance of a Two-Phase Growth Response to Salinity in Wheat and Barley." *Functional Plant Biology* 22(4):561–69.
- Murr, D. P. 1977. "Methionine Metabolism in Apple Tissue." *Experientia* 33(12):1559–61.
- Nakashima, K., Y. Fujita, N. Kanamori, T. Katagiri, T. Umezawa, S. Kidokoro, K. Maruyama, T. Yoshida, K. Ishiyama, M. Kobayashi, K. Shinozaki, and K. Yamaguchi-Shinozaki. 2009. "Three *Arabidopsis* SnRK2 Protein Kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, Involved in ABA Signaling Are Essential for the Control of Seed Development and Dormancy." *Plant and Cell Physiology* 50(7):1345–63.
- Namyslov, J., Z. Bauriedlová, J. Janoušková, A. Soukup, and E. Tylová. 2020. "Exodermis and Endodermis Respond to Nutrient Deficiency in Nutrient-Specific and Localized Manner." *Plants* 9(2):201.
- Naseer, S., Y. Lee, C. Lapierre, R. Franke, C. Nawrath, and N. Geldner. 2012. "Casparian Strip Diffusion Barrier in *Arabidopsis* Is Made of a Lignin Polymer without Suberin." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(25):10101–6.
- Nawaz, F., R. Ahmad, E. A. Waraich, M. S. Naeem, and R. N. Shabbir. 2012. "Nutrient Uptake, Physiological Responses, and Yield Attributes of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Exposed to Early and Late Drought Stress." *Journal of Plant Nutrition* 35(6):961–74.
- Normile, D. 2008. "Reinventing Rice to Feed the World." *Science* 322(5900):375.
- North, G. B., & Nobel, P. S. 1991. "Changes in Hydraulic Conductivity and Anatomy Caused by Drying and Rewetting Roots of *Agave deserti* (Agavaceae)." *American Journal of Botany* 78(7):906–15.

- Orman-ligeza, B., E. C. Morris, B. Parizot, M. J. Bennett, T. Beeckman, X. Draye, and A. Ligeza. 2018. "The Xerobranching Response Represses Lateral Root Formation When Roots Are Not in Contact with Water." *Current Biology* 28(19):3165–73.
- Orozco-Cárdenas, M. L. and C. A. Ryan. 2003. "Polygalacturonase  $\beta$ -Subunit Antisense Gene Expression in Tomato Plants Leads to a Progressive Enhanced Wound Response and Necrosis in Leaves and Abscission of Developing Flowers." *Plant Physiology* 133(2):693–701.
- Park, S. Y., P. Fung, N. Nishimura, D. R. Jensen, H. Fujii, Y. Zhao, S. Lumba, J. Santiago, A. Rodrigues, T. -f. Chow, S. E. Alfred, D. Bonetta, R. Finkelstein, N. J. Provart, D. Desveaux, P. L. Rodriguez, P. McCourt, J. K. Zhu, J. I. Schroeder, B. F. Volkman, S. R. Cutler, B. .. Volkman, and S. R. Cutler. 2009. "Abscisic Acid Inhibits Type 2C Protein Phosphatases via the PYR/PYL Family of START Proteins." *Science* 324(5930):1068–69.
- Patharkar, R. O. and J. C. Walker. 2015. "Floral Organ Abscission Is Regulated by a Positive Feedback Loop." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(9):2906–11.
- Patharkar, R. O. and J. C. Walker. 2016. "Core Mechanisms Regulating Developmentally Timed and Environmentally Triggered Abscission." *Plant Physiology* 172(1):510–20.
- Pedrenro, M. A., M. Bouzayen, J. C. Pech, G. Marigo, and A. Latche. 1991. "Vacuolar Release of 1-(Malonylamino)Cyclopropane-1-Carboxylic Acid, the Conjugated Form of the Ethylene Precursor1." *Plant Physiology* 97(4):1483–86.
- Peiser, G. D., T. T. Wang, N. E. Hoffman, S. F. Yang, H. -w. Liu, and C. T. Walsh. 1984. "Formation of Cyanide from Carbon 1 of 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid during Its Conversion to Ethylene." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81(10):3059–63.
- Peng, Y. H., Y. F. Zhu, Y. Q. Mao, S. M. Wang, W. A. Su, and Z. C. Tang. 2004. "Alkali Grass Resists Salt Stress through High  $[K^+]$  and an Endodermis Barrier to  $Na^+$ ." *Journal of Experimental Botany* 55(398):939–49.
- Perumalla, C. J., C. A. Peterson, and Daryl E. Enstone. 1990. "A Survey of Angiosperm Species to Detect Hypodermal Casparian Bands. I. Roots with a Uniseriate Hypodermis and Epidermis." *Botanical Journal of the Linnean Society* 103(2):93–112.
- Peterson, C. A. and C. J. Perumalla. 1990. "A Survey of Angiosperm Species to Detect Hypodermal Casparian Bands. II. Roots with a Multiseriate Hypodermis or Epidermis." *Botanical Journal of the Linnean Society* 103(2):113–25.
- Philosoph-Hadas, S., S. Meir, and N. Aharoni. 1985. "Autoinhibition of Ethylene Production in Tobacco Leaf Discs: Enhancement of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic Acid Conjugation." *Physiologia Plantarum* 63(4):431–37.
- Van de Poel, B. and D. Van Der Straeten. 2014. "1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid (ACC) in Plants: More than Just the Precursor of Ethylene!" *Frontiers in Plant Science* 5(November):640.

- Postma, J. A. and J. P. Lynch. 2011. "Root Cortical Aerenchyma Enhances the Growth of Maize on Soils with Suboptimal Availability of Nitrogen, Phosphorus, and Potassium." *Plant Physiology* 156(3):1190–1201.
- Qin, X. and J. A. D. Zeevaart. 1999. "The 9-Cis-Epoxycarotenoid Cleavage Reaction Is the Key Regulatory Step of Abscisic Acid Biosynthesis in Water-Stressed Bean." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96(26):15354–61.
- Rahman, H., S. Sabreen, S. Alam, and S. Kawai. 2005. "Effects of Nickel on Growth and Composition of Metal Micronutrients in Barley Plants Grown in Nutrient Solution." *Journal of Plant Nutrition* 28(3):393–404.
- Ramassamy, S., E. Olmos, M. Bouzayen, J. C. Pech, and A. Latché. 1998. "1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Oxidase of Apple Fruit Is Periplasmic." *Journal of Experimental Botany* 49(329):1909–15.
- Reddy, A. M., S. G. Kumar, G. Jyothsnakumari, S. Thimmanaik, and C. Sudhakar. 2005. "Lead Induced Changes in Antioxidant Metabolism of Horsegram (*Macrotyloma uniflorum* (Lam.) Verdc.) and Bengalgram (*Cicer arietinum* L.)." *Chemosphere* 60(1):97–104.
- Robards, A. W., S. M. Jackson, D. T. Clarkson, and J. Sanderson. 1973. "The Structure of Barley Roots in Relation to the Transport of Ions into the Stele." *Protoplasma: An International Journal of Cell Biology* 77(2):291–311.
- Rock, C. D., T. G. Heath, D. A. Gage, and J. A. D. Zeevaart. 1991. "Abscisic Alcohol Is an Intermediate in Abscisic Acid Biosynthesis in a Shunt Pathway from Abscisic Aldehyde." *Plant Physiology* 97(2):670–76.
- Rock, C. D. and J. A. D. Zeevaart. 1991. "The *Aba* Mutant of *Arabidopsis thaliana* Is Impaired in Epoxy-Carotenoid Biosynthesis." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88(17):7496–99.
- Roelfsema, M. R. G., V. Levchenko, and R. Hedrich. 2004. "ABA Depolarizes Guard Cells in Intact Plants, through a Transient Activation of R- and S-Type Anion Channels." *Plant Journal* 37(4):578–88.
- Saab, I. N., R. E. Sharp, J. Pritchard, and G. S. Voetberg. 1990. "Increased Endogenous Abscisic Acid Maintains Primary Root Growth and Inhibits Shoot Growth of Maize Seedlings at Low Water Potentials." *Plant Physiology* 93(4):1329–36.
- Saengwilai, P., E. A. Nord, J. G. Chimungu, K. M. Brown, and J. P. Lynch. 2014. "Root Cortical Aerenchyma Enhances Nitrogen Acquisition from Low-Nitrogen Soils in Maize." *Plant Physiology* 166(2):726–35.
- Saito, S., N. Hirai, C. Matsumoto, H. Ohigashi, D. Ohta, K. Sakata, and M. Mizutani. 2004. "*Arabidopsis* CYP707As Encode (+)-Abscisic Acid 8'-Hydroxylase, a Key Enzyme in the Oxidative Catabolism of Abscisic Acid." *Plant Physiology* 134(4):1439–49.
- Santiago, J., A. Rodrigues, A. Saez, S. Rubio, R. Antoni, F. Dupeux, S. Y. Park, J. A. Márquez, S. R. Cutler, and P. L. Rodriguez. 2009. "Modulation of Drought Resistance by the Abscisic Acid Receptor PYL5 through Inhibition of Clade A PP2Cs." *Plant Journal* 60(4):575–88.
- Sauter, A., K. J. Dietz, and W. Hartung. 2002. "A Possible Stress Physiological Role of Abscisic Acid Conjugates in Root-to-Shoot Signalling." *Plant, Cell and Environment* 25(2):223–28.

- Schussler, E. E. and D. J. Longstreth. 1996. "Aerenchyma Develops by Cell Lysis in Roots and Cell Separation in Leaf Petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae)." *American Journal of Botany* 83(10):1266–73.
- Schweiger, R., A. M. Heise, M. Persicke, and C. Müller. 2014. "Interactions between the Jasmonic and Salicylic Acid Pathway Modulate the Plant Metabolome and Affect Herbivores of Different Feeding Types." *Plant, Cell and Environment* 37(7):1574–85.
- Seo, M., H. Koiwai, S. Akaba, T. Komano, T. Oritani, Y. Kamiya, and T. Koshiba. 2000. "Abscisic Aldehyde Oxidase in Leaves of *Arabidopsis thaliana*." *Plant Journal* 23(4):481–88.
- Seo, M. and T. Koshiba. 2002. "Complex Regulation of ABA Biosynthesis in Plants." *Trends in Plant Science* 7(1):41–48.
- Seo, P. J., F. Xiang, M. Qiao, J. Y. Park, Y. N. Lee, S. G. Kim, Y. H. Lee, W. J. Park, and C. M. Park. 2009. "The MYB96 Transcription Factor Mediates Abscisic Acid Signaling during Drought Stress Response in *Arabidopsis*." *Plant Physiology* 151(1):275–89.
- Seregin, I. V., L. K. Shpigun, and V. B. Ivanov. 2004. "Distribution and Toxic Effects of Cadmium and Lead on Maize Roots." *Russian Journal of Plant Physiology* 51(4):525–33.
- Serek, M., E. C. Sisler, and M. S. Reid. 1994. "Novel Gaseous Ethylene Binding Inhibitor Prevents Ethylene Effects in Potted Flowering Plants." *Journal of the American Society for Horticultural Science* 119(6):1230–33.
- Sharma, P., A. B. Jha, R. S. Dubey, and M. Pessarakli. 2012. "Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions." *Journal of Botany* 2012:34–59.
- Shelden, M. C., U. Roessner, R. E. Sharp, M. Tester, and A. Bacic. 2013. "Genetic Variation in the Root Growth Response of Barley Genotypes to Salinity Stress." *Functional Plant Biology* 40(5):516–30.
- Shuai, H., Y. Meng, X. Luo, F. Chen, W. Zhou, Y. Dai, Y. Qi, J. Du, F. Yang, J. Liu, W. Yang, and K. Shu. 2017. "Exogenous Auxin Represses Soybean Seed Germination through Decreasing the Gibberellin/Abscisic Acid (GA/ABA) Ratio." *Scientific Reports* 7(1):12620.
- Sindhu, R. K. and D. C. Walton. 1987. "Conversion of Xanthoxin to Abscisic Acid by Cell-Free Preparations from Bean Leaves." *Plant Physiology* 85(4):916–21.
- Singh, C. and L. Jacobson. 1977. "The Radial and Longitudinal Path of Ion Movement in Roots." *Physiologia Plantarum* 41(1):59–64.
- Song, C., W. Shen, L. Du, J. Wen, J. Lin, and R. Li. 2019. "Development and Chemical Characterization of Casparian Strips in the Roots of Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*)." *Trees - Structure and Function* 33(3):827–36.
- Soukup, A., O. Votrubová, and H. Čížková. 2002. "Development of Anatomical Structure of Roots of *Phragmites australis*." *New Phytologist* 153(2):277–87.
- Sripinyowanich, S., P. Klomsakul, B. Boonburapong, T. Bangyeekhun, T. Asami, H. Gu, T. Buaboocha, and S. Chadchawan. 2013. "Exogenous ABA Induces Salt Tolerance in Indica Rice (*Oryza sativa* L.): The Role of OsP5CS1 and OsP5CR Gene Expression during Salt Stress." *Environmental and Experimental Botany* 86:94–105.

- Stadtman, E. R. 1990. "Metal Ion-Catalyzed Oxidation of Proteins: Biochemical Mechanism and Biological Consequences." *Free Radical Biology and Medicine* 9(4):315–25.
- Staswick, P. E. and I. Tiryaki. 2004. "The Oxylin Signal Jasmonic Acid Is Activated by an Enzyme That Conjugate It to Isoleucine in *Arabidopsis*." *Plant Cell* 16(8):2117–27.
- Steber, C. M. and P. McCourt. 2001. "A Role for Brassinosteroids in Germination in *Arabidopsis*." *Plant Physiology* 125(2):763–69.
- Striker, G. G. 2012. "Flooding Stress on Plants : Anatomical, Morphological and Physiological Responses." *Botany* 1:3–28.
- Sun, Q., Z. H. Ye, X. R. Wang, and M. H. Wong. 2007. "Cadmium Hyperaccumulation Leads to an Increase of Glutathione Rather than Phytochelatins in the Cadmium Hyperaccumulator *Sedum alfredii*." *Journal of Plant Physiology* 164(11):1489–98.
- Tanou, G., A. Molassiotis, and G. Diamantidis. 2009. "Induction of Reactive Oxygen Species and Necrotic Death-like Destruction in Strawberry Leaves by Salinity." *Environmental and Experimental Botany* 65(2–3):270–81.
- Tao, Q., R. Jupa, Q. Dong, X. Yang, Y. Liu, B. Li, S. Yuan, J. Yin, Q. Xu, T. Li, and C. Wang. 2021. "Abscisic Acid-Mediated Modifications in Water Transport Continuum Are Involved in Cadmium Hyperaccumulation in *Sedum alfredii*." *Chemosphere* 268:129339.
- Tao, Q., R. Jupa, Y. Liu, J. Luo, J. Li, J. Kováč, B. Li, Q. Li, K. Wu, Y. Liang, A. Lux, C. .. Wang, and T. Li. 2019. "Abscisic Acid-Mediated Modifications of Radial Apoplastic Transport Pathway Play a Key Role in Cadmium Uptake in Hyperaccumulator *Sedum alfredii*." *Plant Cell and Environment* 42(5):1425–40.
- Tester, M. and R. Davenport. 2003. "Na<sup>+</sup> Tolerance and Na<sup>+</sup> Transport in Higher Plants." *Annals of Botany* 91(5):503–27.
- Tombesi, S., A. Nardini, T. Frioni, M. Soccolini, C. Zadra, D. Farinelli, S. Poni, and A. Palliotti. 2015. "Stomatal Closure Is Induced by Hydraulic Signals and Maintained by ABA in Drought-Stressed Grapevine." *Scientific Reports* 5(1):1–12.
- Uri, N. 2018. "Cropland Soil Salinization and Associated Hydrology: Trends, Processes and Examples." *Water (Switzerland)* 10(8):1030.
- Vanholme, R., B. Demedts, K. Morreel, J. Ralph, and W. Boerjan. 2010. "Lignin Biosynthesis and Structure." *Plant Physiology* 153(3):895–905.
- Vishwanath, S. J., C. Delude, F. Domergue, and O. Rowland. 2015. "Suberin: Biosynthesis, Regulation, and Polymer Assembly of a Protective Extracellular Barrier." *Plant Cell Reports* 34(4):573–86.
- Visser, E.J.W. and G. M. Bögemann. 2006. "Aerenchyma Formation in the Wetland Plant *Juncus effusus* Is Independent of Ethylene." *New Phytologist* 171(2):305–14.
- Voesenek, L. A. C. J., T. D. Colmer, R. Pierik, F. F. Millenaar, and A. J. M. Peeters. 2006. "How Plants Cope with Complete Submergence." *New Phytologist* 170(2):213–26.

- Vreeburg, R. A. M., J. J. Benschop, A. J. M. Peeters, T. D. Colmer, A. H. M. Ammerlaan, M. Staal, T. M. Elzenga, R. H. J. Staals, C. P. Darley, S. J. McQueen-Mason, and L. A. C. J. Voosenek. 2005. "Ethylene Regulates Fast Apoplastic Acidification and Expansin A Transcription during Submergence-Induced Petiole Elongation in *Rumex palustris*." *Plant Journal* 43(4):597–610.
- Wani, S. H., V. Kumar, V. Shriram, and S. K. Sah. 2016. "Phytohormones and Their Metabolic Engineering for Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants." *Crop Journal* 4(3):162–76.
- Weng, J. K., M. Ye, B. Li, and J. P. Noel. 2016. "Co-Evolution of Hormone Metabolism and Signaling Networks Expands Plant Adaptive Plasticity." *Cell* 166(4):881–93.
- Wu, J., Y. Ichihashi, T. Suzuki, A. Shibata, K. Shirasu, N. Yamaguchi, and T. Ito. 2019. "Abscisic Acid-Dependent Histone Demethylation during Postgermination Growth Arrest in *Arabidopsis*." *Plant Cell and Environment* 42(7):2198–2214.
- Xiao, Y. Y., J. Y. Chen, J. F. Kuang, W. Shan, H. Xie, Y. M. Jiang, and W. J. Lu. 2013. "Banana Ethylene Response Factors Are Involved in Fruit Ripening through Their Interactions with Ethylene Biosynthesis Genes." *Journal of Experimental Botany* 64(8):2499–2510.
- Xiong, L., R. G. Wang, G. Mao, and J. M. Koczan. 2006. "Identification of Drought Tolerance Determinants by Genetic Analysis of Root Response to Drought Stress and Abscisic Acid." *Plant Physiology* 142(3):1065–74.
- Xu, W., L. Jia, W. Shi, J. Liang, F. Zhou, Q. Li, and J. Zhang. 2013. "Abscisic Acid Accumulation Modulates Auxin Transport in the Root Tip to Enhance Proton Secretion for Maintaining Root Growth under Moderate Water Stress." *New Phytologist* 197(1):139–50.
- Xu, Z. J., M. Nakajima, Y. Suzuki, and I. Yamaguchi. 2002. "Cloning and Characterization of the Abscisic Acid-Specific Glucosyltransferase Gene from Adzuki Bean Seedlings." *Plant Physiology* 129(3):1285–95.
- Yadukrishnan, P., P. V. Rahul, N. Ravindran, K. Bursch, H. Johansson, and S. Datta. 2020. "CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 Promotes ABA-Mediated Inhibition of Post-Germination Seedling Establishment." *Plant Journal* 103(2):481–96.
- Yamauchi, T., I. Rajhi, and M. Nakazono. 2011. "Lysigenous Aerenchyma Formation in Maize Root Is Confined to Cortical Cells by Regulation of Genes Related to Generation and Scavenging of Reactive Oxygen Species." *Plant Signaling and Behavior* 6(5):759–61.
- Yamauchi, T., A. Tanaka, H. Mori, I. Takamura, K. Kato, and M. Nakazono. 2016. "Ethylene-Dependent Aerenchyma Formation in Adventitious Roots Is Regulated Differently in Rice and Maize." *Plant Cell and Environment* 39(10):2145–57.
- Yamauchi, T., M. Yoshioka, A. Fukazawa, H. Mori, N. K. Nishizawa, N. Tsutsumi, H. Yoshioka, and M. Nakazono. 2017. "An NADPH Oxidase RBOH Functions in Rice Roots during Lysigenous Aerenchyma Formation under Oxygen-Deficient Conditions." *Plant Cell* 29(4):775–90.
- Yoshida, T., Y. Fujita, K. Maruyama, J. Mogami, D. Todaka, K. Shinozaki, and K. Yamaguchi-Shinozaki. 2015. "Four *Arabidopsis* AREB/ABF Transcription Factors Function Predominantly in Gene Expression Downstream of SnRK2 Kinases in Abscisic Acid Signalling in Response to Osmotic Stress." *Plant, Cell and Environment* 38(1):35–49.

- Yu, Q. and Z. Rengel. 1999. "Micronutrient Deficiency Influences Plant Growth and Activities of Superoxide Dismutases in Narrow-Leafed Lupins." *Annals of Botany* 83(2):175–82.
- Yu, Y. B., D. O. Adams, and S. F. Yang. 1979. "1-Aminocyclopropanecarboxylate Synthase, a Key Enzyme in Ethylene Biosynthesis." *Archives of Biochemistry and Biophysics* 198(1):280–86.
- Yukiyoshi, K. and I. Karahara. 2014. "Role of Ethylene Signalling in the Formation of Constitutive Aerenchyma in Primary Roots of Rice." *AoB PLANTS* 6:1–9.
- Zeier, J., K. Ruel, U. Ryser, and L. Schreiber. 1999. "Chemical Analysis and Immunolocalisation of Lignin and Suberin in Endodermal and Hypodermal/Rhizodermal Cell Walls of Developing Maize (*Zea mays* L.) Primary Roots." *Planta* 209(1):1–12.
- Zeier, J. and L. Schreiber. 1997. "Chemical Composition of Hypodermal and Endodermal Cell Walls and Xylem Vessels Isolated from *Clivia miniata*: Identification of the Biopolymers Lignin and Suberin." *Plant Physiology* 113(4):1223–31.
- Zhan, A., H. Schneider, and J. P. Lynch. 2015. "Reduced Lateral Root Branching Density Improves Drought Tolerance in Maize." *Plant Physiology* 168(4):1603–15.
- Zhang, J. and W. J. Davies. 1990. "Changes in the Concentration of ABA in Xylem Sap as a Function of Changing Soil Water Status Can Account for Changes in Leaf Conductance and Growth." *Plant, Cell & Environment* 13(3):277–85.
- Zhang, J., S. Zhang, M. Cheng, H. Jiang, X. Zhang, C. Peng, X. Lu, M. Zhang, and J. Jin. 2018. "Effect of Drought on Agronomic Traits of Rice and Wheat: A Meta-Analysis." *International Journal of Environmental Research and Public Health* 15(5):839.
- Zhang, X., Y. C. Miao, G. Y. An, Y. Zhou, Z. P. Shangguan, J. F. Gao, and C. P. Song. 2001. "K<sup>+</sup> Channels Inhibited by Hydrogen Peroxide Mediate Abscisic Acid Signaling in *Vicia* Guard Cells." *Cell Research* 11(3):195–202.
- Zhou, R., A. J. Cutler, S. J. Ambrose, M. M. Galka, K. M. Nelson, T. M. Squires, M. K. Loewen, A. S. Jadhav, A. R. S. Ross, D. C. Taylor, and S. R. Abrams. 2004. "A New Abscisic Acid Catabolic Pathway." *Plant Physiology* 134(1):361–69.
- Zhou, Z. S., S. Q. Huang, K. Guo, S. K. Mehta, P. C. Zhang, and Z. M. Yang. 2007. "Metabolic Adaptations to Mercury-Induced Oxidative Stress in Roots of *Medicago sativa* L." *Journal of Inorganic Biochemistry* 101(1):1–9.
- Zimmermann, H. M., K. Hartmann, L. Schreiber, and E. Steudle. 2000. "Chemical Composition of Apoplastic Transport Barriers in Relation to Radial Hydraulic Conductivity of Corn Roots (*Zea mays* L.)." *Planta* 210(2):302–11.