

Univerzita Karlova Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Svobodová

Vývoj kořenového systému při působení sucha

Root system development under drought stress

Bakalářská práce

Školitel: **RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.**

Praha, 2021

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za jeho odborné vedení, pečlivost a trpělivost, se kterou mi pomáhal při zpracování této práce. Zároveň bych chtěla poděkovat své rodině za podporu, kterou mi věnovala nejenom při psaní závěrečné práce, ale i v průběhu celého studia.

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,

Podpis

Abstrakt

Rostliny aktivně reagují na podmínky okolního prostředí tak, aby docházelo k efektivnímu využívání všech dostupných zdrojů rostlinou a aby byla rostlina co nejodolnější vůči nepříznivým podmínkám, které mohou mít mnoho podob: zasolení půd, nedostatek vody, vysoké ozáření, vysoké nebo nízké teploty, nedostatek živin atd... Jednou z možných odpovědí na stres způsobený nedostatkem vody (DS) je i změna prostorového uspořádání kořenového systému (RSA). Jako výhodné v takové situaci bývá označováno „Steep, cheap and deep“ uspořádání RSA. Kořeny rostou téměř kolmo na povrch půdy (steep). Levný růst (cheap) – většina zdrojů je věnována na růst do co největší hloubky (deep), rostliny vytváří kořeny s menším průměrem a velkým množstvím aerenchymu. Rostliny se touto modulací RSA snaží dosáhnout do hlubších vrstev půdy, kde se vyskytují větší zásoby vody a využívají k tomu celou řadu mechanismů. Další přestavba RSA reagující na DS tím, že směřuje růst kořene do míst s vyšší koncentrací vody se nazývá hydrotropismus. Klíčovou signální drahou aktivující celou řadu genů podílejících se na odpovědi rostliny na DS je signální dráha kyseliny abscisové (ABA). Rostliny mají také epigenetické mechanismy, pomocí kterých jsou schopny si zapamatovat, že už se s daným stresovým faktorem v minulosti setkaly a při pozdějším vystavení tomu stejnému stresoru jsou schopny intenzivnější a rychlejší odpovědi.

Klíčová slova: architektura kořenové systému, nedostatek vody, stresové reakce, rezistence, kořeny, kyselina abscisová

Abstract

Plants actively react to the environmental conditions in such a way that they can use their resources efficiently and be resistant to suboptimal living conditions (e.g., high salinity, drought stress, high radiation, extremely high or low temperatures, insufficient nutrients etc.). One of the responses to drought stress (DS) is change in root system architecture (RSA). Optimized shape of RSA during drought stress can be under some situations “Steep, cheap and deep” ideotype. Steep – the roots grow in an angle ideally perpendicular to the soil surface. Cheap – most of the resources are spent on growing deeper while having small diameter and lots of aerenchym tissue. Plants with this RSA modulation try to reach deeper parts of the soil with greater water reservoirs and to achieve this, they use a wide range of mechanisms. Another change in RSA in reaction to drought stress, which directs the root to areas with more water is called hydrotropism. The key signal pathway which activates a large variety of drought responsive genes is the abscisic acid (ABA) pathway. Plants also have epigenetic mechanisms, which by remembering a stress factor they have already encountered, are capable of faster and more intensive response.

Key words: root system architecture, drought, stress reactions, resistance, roots, abscisic acid

Seznam použitých zkratek

ABA - kyselina abscisová

BS - buněčná stěna

CCFN - cortical cell file number – počet vrstev primární kůry

CK - cytokininy

CPK - calcium dependentní protein kináza

DS - stres způsobený nedostatkem vody

LR - postranní kořen

LRFC - zakladatelské buňky postranního kořene

LRP - primordium postranního kořene

PDs - plasmodesmy

QTL- quantitative trait locus

RAM - apikální meristém kořene

RLK - receptor-like kináza

RSA - architektura kořenového systému

TF - transkripční faktor

WT - původní genotyp

Obsah

1. Kořenový systém	2
1.1 Úvod	2
1.2 Vznik, evoluce a funkce	4
1.3 Architektura kořenového systému (RSA)	7
1.3.1 Prvky, které tvoří RSA	8
2. Působení stresu na kořenový systém	13
2.1 Obecné mechanismy přestavby RSA	13
2.2. Sucho, osmotický stres	14
2.2.1 Proč je to pro rostlinu stresující záležitost	14
2.2.2 Mechanismy umožňující zmírnit negativní působení stresoru	15
2.2.3 Percepce stimulu a signální dráhy	16
2.2.4 Regulace transkripce ovlivňující RSA	20
2.2.5 Stresová paměť (priming) a regenerace po odstranění stresoru	24
ZÁVĚR	25
Seznam použité literatury	26

1. Kořenový systém

1.1 Úvod

Nedostatek zdrojů potravin je spolu s růstem populace jeden z problémů současného světa. Studie z roku 2018 udávají, že více než 820 milionů lidí, necelých 11 % lidské populace, trpí hladem (FAO, 2019). Tato hrozba je s ohledem na nedostatek vody a živin v půdě, snižování kvality půdy a klimatické změny stále aktuálnější. Částí řešení může být překonání mezery mezi produkčním potenciálem, kdy rostliny rostou v optimálních podmínkách bez limitace živinami, vodou atd. a jejich skutečnou produkcí. Tento rozdíl se nazývá produkční mezera (yield gap) a například v Severní Americe byla tato produkční mezera v letech 1980-2000 u kukuřice (*Zea mays*) více než 2/3 produkčního potenciálu (Tollenaar, 1983; Tollenaar & Lee, 2002; Van Ittersum et al., 2013). Existují dva způsoby, jak produkční mezeru zmenšit. První z nich je zajistit efektivnější příjem zdrojů rostlinou, druhý způsob cílí na zlepšení fyziologického využití již získaných zdrojů (Lynch & Brown, 2012). Pro představu, efektivita využití dusíku (NUE) rostlinou závisí na poměru mezi N přijatým rostlinou a aplikovaným N (RE) a také na poměru mezi vytvořenou biomasou a přijatým N (IE). Existuje několik způsobů, jak zvýšit NUE. Například Salvagiotti et al. ve své studii popisují zvýšený příjem N rostlinou v závislosti na používání hnojiv obsahujících síru (Salvagiotti et al., 2009). Dalším ze způsobů zvýšení efektivity využití živin může být změna RSA například u fazole (*Phaseolus vulgaris*) (Bonser et al., 1996) (viz kapitola obecné mechanismy přestavby RSA).

Navýšení rostlinné produkce lze řešit například zlepšením zavlažování, užíváním hnojiv nebo vývojem pesticidů. Vylepšování těchto technik a využívání moderních technologií vedlo v druhé polovině minulého století k Zelené revoluci, kdy došlo k velkému nárůstu produkce plodin (Lynch, 2007). Tyto praktiky by však mohly mít negativní dlouhodobý vliv na produkci a vzhledem k celosvětově vzrůstající poptávce po potravinách využívání pouze těchto praktik přestává stačit. Přestože povrch naší planety pokrývá ze 70 % právě voda, tak jen velmi malé množství z toho objemu je vhodné pro suchozemské formy života. Z tohoto zlomku využitelné vody se celých 70 % celosvětově spotřebuje právě na zavlažování, které navíc může způsobit zasolení, podmáčení půd a vymývání hnojiv z půdy (*Koevoets et al., 2016). Dalším příkladem toho, proč by se měla hledat i jiná řešení problému nedostatečné produkce je i to, že v dnešní době používaná hnojiva obsahují mimo

jiné i fosfor, který se získává z fosfátových hornin - neobnovitelný zdroj, který by mohl být vyčerpán v následujících 50-100 letech (Cordell et al., 2009).

Mezi dlouhodobá řešení vedoucí ke stabilní produkci bez degradace půd patří změna využívaných plodin, například zvýšení podílu luštěnin v jídelníčku (Foyer et al., 2016), celkový příklon k vegetariánské stravě (mohla by se snížit poptávka po fosforu o 20-45%) (Cordell et al., 2009) nebo optimalizace vlastností rostlin, vedoucí k efektivnějšímu využití zdrojů prostředí. Rostliny jsou schopny reagovat v rámci své vývojové plasticity na podmínky prostředí aklimačními a adaptačními mechanismy, které vedou k toleranci nebo avoidanci působení stresových faktorů (Mickelbart et al., 2015). Pochopení těchto mechanismů může být prostřednictvím selekce na optimální vlastnosti nebo v budoucnu prostřednictvím cílených genetických modifikací využito k tvorbě kultivarů odolnějších vůči stresovým faktorům, se kterými se může rostlina potenciálně v prostředí potkat (Tollenaar & Lee, 2002). Selektivní šlechtění za účelem zvýšení produkce se používá po staletí, selekční kritéria se však v současné době mění. Současné šlechtitelské snahy ustupují od tradičního vytváření speciálních kultivarů pěstovaných za optimálních podmínek (selekční kritérium: množství nadzemní biomasy a plodin) spíše k vytváření kultivarů rezistentních k suboptimálním podmínkám a identifikaci genů zodpovědných za tyto vlastnosti (selekční tlak na optimální vlastnosti kořenového systému), tyto poznatky by měly vést ke stabilní produkci (Tollenaar & Lee, 2002). Adaptace rostlin na určitý abiotický stres je napříč různými druhy rostlin často podobná (*Comas et al., 2013). Může to být důsledek monofyletického původu druhů s danou adaptací nebo jako důsledek působení stejného selekčního tlaku na nepříbuzné druhy - konvergentní evoluce. Právě optimalizace pěstovaných druhů v kontextu agronomických postupů by mohla vést k druhé Zelené revoluci (Lynch, 2007).

Rostliny aktivně reagují na vnější podmínky prostředí. Reakce, které se týkají kořenového systému, mohou být například: změna poměru biomasy mezi nadzemní částí a kořeny (Passioura, 1983), vytváření hlubokého nebo mělkého kořenového systému, změna geometrie větvení - kořenového růstového úhlu (Uga et al., 2013), změna poloměru kořene, zastoupení určitých typů pletiv (Chimungu et al., 2014; M. Fan et al., 2003) nebo jejich hustota (*Lynch, 2007), délkou, počtem a místem větvení postranních kořenů (Bao et al., 2014; Kashiwagi et al., 2006), modifikací buněčné stěny (Kong et al., 2010) nebo tvorbou kořenového vlášení (Bao et al., 2014). Efektivnější příjem živin zajišťují u většiny vyšších

rostlin také interakce s mikroorganismy - vytváření mykorrhizy nebo symbióza s bakteriemi vážícími vzdušný dusík.

1.2 Vznik, evoluce a funkce

Zhruba před 470 miliony lety došlo k události, která ovlivnila prostředí Země, a bez které by život na planetě, jak ho dnes známe, neexistoval. V této době rostliny opouští vodní prostředí, začínají kolonizovat souš a postupně se tomuto prostředí přizpůsobují (Wellman & Gray, 2000; Algeo, 1998).

U evolučně nejpůvodnějších suchozemských rostlin (*Bryophyta*: hlevíky, játrovky, mechy) se vyskytují rhizoidy v dominantní haploidní fázi životního cyklu (gametofyt). Rhizoidy se vyvinuly u některých streptofytních řas a stejně jako kořeny slouží k ukotvení rostliny v půdě, ale na rozdíl od kořenů neslouží rostlině jako dominantní místo příjmu vody a živin, tyto rostliny je přijímají celým povrchem těla (*Jones & Dolan, 2012). U některých cévnatých rostlin (kapradiny a plavuně) se vyskytují jak rhizoidy ve fázi volně žijícího gametofytu, tak kořenové vlášení ve fázi sporofytu (*Jones & Dolan, 2012). Je možné, že podobná funkce, růst a vývoj rhizoidů a kořenového vlášení, je důsledkem stejného selekčního tlaku - vyvinuly se konvergentní evolucí a jedná se o analogické struktury.

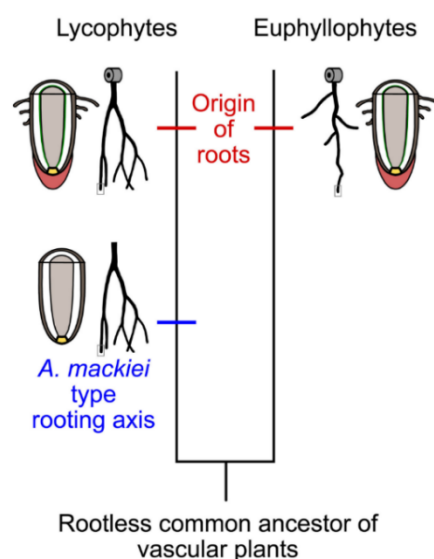
Suchozemské rostliny se vyvinuly ze streptofytních řas a sdílí spolu se svojí sesterskou skupinou spájivky (*Zygnematophyceae*), patřící mezi streptofytní řasy, několik společných vlastností. Například depozice kalózy na špičce rhizoidů u řasy *Spirogyra* (*Zygnematophyceae*) stejně jako v pylové láčce a u kořenového vlášení suchozemských rostlin dochází k ukládání kalózy a vrcholovému růstu při vzniku těchto struktur (Yamada et al., 2003). Některé geny účastníci se DS odpovědi rostlin (GRAS, PYR/PYL/RCAR) se objevují/expandují právě u posledního společného předka těchto skupin, což má souvislost s přechodem rostlin na souš (Cheng et al., 2019). V některých vlastnostech se však tyto sesterské taxony liší. Zdá se, že skupina *Zygnematophyceae* zredukovala některé vlastnosti (ztráta morfologické complexity), které měl poslední společný předek těchto dvou skupin (Donoghue & Paps, 2020).

Při přechodu rostlin na souš se některé osově orgány prvotních cévnatých rostlin přizpůsobují terestrickému způsobu života tím, že mění svoji stavbu za účelem efektivního využívání možností, které nabízí půdní prostředí - vzniká kořenový systém (Raven & Edwards,

2001). Kořeny v evoluci vznikly pravděpodobně několikrát nezávisle na sobě. Podle fosilních záznamů se kořeny vyvinuly minimálně dvakrát, u plavuní (lycophyta) a nezávisle na nich i u ostatních cévnatých rostlin majících pravé listy (euphyllophyta). Jedním z argumentů pro mnohonásobný vznik kořenů u suchozemských rostlin je ten, že poslední společný předek všech cévnatých rostlin neměl kořeny a k jejich vzniku tedy nejspíše došlo nezávisle až po divergenci na skupiny lycophyta a euphyllophyta. Společné vlastnosti jsou tak výsledkem konvergentní evoluce (Raven & Edwards, 2001; Hetherington & Dolan, 2018). Zároveň je možný i odlišný původ kořene u jednotlivých čeledí lycophytes s ohledem na variabilitu typů organizace jejich apikálních kořenových meristémů (RAM) (Fujinami et al., 2017). První fosilie kořenujících struktur cévnatých rostlin se objevily v časném devonu a nevytvářely ještě postranní kořeny ani kořenové vlášení (Hetherington & Dolan, 2018).

Evoluce apikálního meristému probíhala od meristémů tvořených jednou iniciálou např. u vranečků (Selaginellaceae) k evolučně pokročilejším meristémům, které jsou tvořeny mnoha iniciálami – např. u semenných rostlin (Raven & Edwards, 2001). Tato transformace souvisí s rozvojem symplastického propojení - plasmodesmů (PDs) a vznikem sekundárních plasmodesmů. RAMs s pouze primárními PDs (Fern type -Monilophyta, plavuně: Selaginellaceae) mají RAM s apikální iniciálou. U rostlin tvořících sekundární plasmodesmy (Seed-plant type- nahosemenné, krytosemenné, plavuně: Lycopodiaceae, Isoetaceae) vzniká komplexní skupina iniciál (Imaichi et al, 2018).

Nejstarší známý kořenový meristém můžeme nalézt ve fosilním záznamu před 407 miliony let (spodní devon) ve vrstvách oblasti Rhynie u plavuně *Asteroxylon mackeiei*. Jedná se o fosilie speciálních kořenících struktur, které vznikají z apikálního meristému. Podobně jako kořeny recentních plavuní tyto struktury neměly průduchy, listová primordia ani listy, vykazovaly pozitivní gravitropický růst a dokázaly se dichotomicky (izotomicky) větvit. Byly tvořeny z vodivých



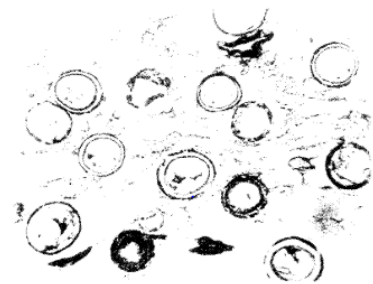
Obrázek 1: Nezávislý vznik kořenů u 2 skupin cévnatých rostlin s vyznačením nejstarší zaznamenané kořenící struktury u vyhynulého zástupce plavuní *A. mackeiei* (Hetherington, Dolan, 2018).

pletiv (které se vyskytovaly, stejně jako u recentních druhů, ve středu kořenové osy), základních pletiv, pletiv krycích (epidermis) a mnohobuněčného promeristému ve špičce kořene. Těmto kořenícím strukturám chybí kořenová čepička, která se vyskytuje u všech kořenů recentních cévnatých rostlin a je to jedna z charakteristik definující kořeny. Místo ní se na špičce kořene vyskytuje souvislá vrstva epidermis (Hetherington & Dolan, 2018).

Ve fosilním záznamu z Rhynie chert můžeme také nalézt doklad o symbiotickém vztahu houby *Palaeomyces* nacházející se v cortexu *Asteroxylonu* nebo ve stonku *Rhynie* (Pirozynski & Malloch, 1975).

Tato symbióza hub s primitivními rostlinami (arbuskulární mykorhiza) měla pravděpodobně klíčový vliv na kolonizaci souše rostlinami (Simon et al., 1993).

Vznikla pravděpodobně již mezi houbami a předchůdci suchozemských rostlin - řasami a vedla k překonání nepříznivých podmínek suchozemského prostředí a efektivnějšímu příjmu vody a živin z půdy (Pirozynski & Malloch, 1975).



Obrázek 2: Hyfy a spory houby *Palaeomyces gordonii* ve stonku *Rhynie* (Pirozynski & Malloch, 1975).

Z devonu pochází první důkazy o existenci dichotomicky se větvcích kořenů, z jednoho kořene tak zdvojením jeho RAM vzniknou dva stejné kořeny, každý s jedním novým RAM (exogenní větvení). Izotomické větvení je typ dichotomického větvení, obě nově vzniklé větve/kořeny jsou stejné na rozdíl od anizotomického dichotomického větvení, kdy jedna z větví může získat dominanci. Tento způsob větvení je typický pro skupinu lycophyta, vyskytuje se však i u euphyllophyt. Pro skupinu euphyllophyta je naopak typické tzv. endogenní postranní větvení, nový RAM je zakládán v pericyklu, nebo endodermis (u kapradin), vzniká nový postranní kořen odvětvující se z toho předchozího (Raven & Edwards, 2001; Hetherington & Dolan, 2019; Fairon-Demaret & Li, 1993). Rozdíl mezi oběma typy větvení je v místě vzniku větvení: exogenní větvení vzniká pouze v kořenové špičce rozdělením meristému, při endogenním postranním větvení dochází k iniciaci primordia postranního kořene (LRP) na proximální straně přechodové zóny (mezi RAM a elongační zónou). Dále se liší například počtem nově vzniklých RAM nebo mírou plasticity kořenového systému, která je prokazatelně vyšší u kořenů s endogenním postranním větvením (Baluška & Mancuso, 2013; *Motte & Beeckman, 2019).

V průběhu evoluce se měnil také průměr kořene. Ve fosilním záznamu mají první kořenící rostliny kořeny o maximálním průměru v řádu jednotek milimetru. Tento průměr se v průběhu evoluce zvětšuje. S těmito změnami souvisí i celková nadzemní biomasa, kterou je rostlina schopna vytvořit (na konci devonu mohou dosahovat průměry nadzemní části rostlin až 2 m oproti 3 mm v siluru) a hloubka zakořeňování, oboje během devonu roste. Evoluce rostlin v tomto období výrazně ovlivnila zvětrávání půd a složení zemské atmosféry. Zvýšená asimilace atmosférického CO₂, jeho koncentrace v atmosféře se snižuje, vede k ochlazení planety na konci devonu ([Raven & Edwards, 2001](#); [Algeo & Scheckler, 1998](#); [Mora et al., 1996](#)).

Většina rostlin má kořenový systém po celou délku života zanořený v půdě a vytváří jednobuněčné kořenové vlášení na jeho povrchu, které je důležité pro příjem živin a interakci se strukturou půdy. Mezi další funkce kořenového systému patří to, že ukotvuje rostlinu v půdě, produkuje fytohormony a další látky, které pak transportuje směrem k nadzemním částem, slouží jako zásobárna asimilátů a rostlina díky němu může vytvářet interakce s dalšími organismy (bakterie vázící vzdušný dusík, mykorhiza atd.).

1.3 Architektura kořenového systému (RSA)

Architektura kořenového systému je plastická, dynamická, komplexní struktura, kdy kořenový systém vykazuje určité uspořádání jednotlivých typů kořenů rostliny v čase a prostoru ([Y. Chen et al., 2018](#); [J. Zhu et al., 2011](#)). Výstavbou specifické RSA (v rámci možností své genetické výbavy) rostlina reaguje na podmínky okolního prostředí a optimalizuje své fitness.

Morfologie kořenového systému je velmi variabilní mezi taxony a v současné době neexistuje jednoduchá klasifikace pro její členění. Existují však dva základní typy architektury: allorhizní kořenový systém vytváří jeden dominantní osový kořen (hlavní kořen, na kterém se poté zakládají ostatní postranní kořeny). Tento typ se dominantně vyskytuje u krytosemenných dvouděložných a nahosemenných rostlin. Druhým typem je svazčitý kořenový systém (někdy označovaný jako homorhizní), složený převážně z adventivních kořenů, růst hlavního kořene není dominantní. Vyskytuje se zpravidla u plavuní, kapradin a krytosemenných jednoděložných rostlin ([Kevin Boyce & Leslie, 2012](#); [Augstein & Carlsbecker, 2018](#)).

RSA je velmi variabilní, obecně máme dva zdroje této variability: genotypovou variabilitu a fenotypovou plasticitu (Y. Chen et al., 2018). Za projev genotypové variability můžeme považovat právě tvorbu allorhizního nebo svazčitého kořenového systému. Fenotypová plasticita je příčinou toho, že dva geneticky identičtí jedinci mohou mít rozdílnou RSA v závislosti na prostředí, ve kterém se nachází (Osmont et al., 2007), díky tomu, že rostlina interaguje se svým prostředím, které často poskytuje heterogenní a suboptimální podmínky pro růst a vývoj rostlin. Rostliny jako sesilní organismy, nemohou před těmito nepříznivými podmínkami utéct, ale díky neukončenému růstu a tím i postembryonální modulaci uspořádání rostlinného těla, jsou schopny se lépe přizpůsobit daným podmínkám. RSA může být modulováno mnoha způsoby: iniciací nebo inhibicí růstu a zakládání postranních kořenů (LR) a změnou růstu primárního kořene, formováním adventivních kořenů, změnou růstového úhlu nebo modifikací délky kořenového vlášení (*Osmont et al., 2007).

1.3.1 Prvky, které tvoří RSA

Vznik biomasy kořene je výsledkem produkce nových buněk, jejich elongace a diferenciace. Část dceřiných buněk (vzniklých rozdělením iniciál) si ponechává dělivou schopnost (identitu iniciály), zatímco ostatní buňky se dále v omezené míře dělí a prostřednictvím elongace (majoritní podíl na tvorbě biomasy) a diferenciace se posléze stávají součástí trvalých pletiv. Vývoj rostliny i v postembryonální fázi umožňuje tvorbu nových orgánů - organogeneze je zachována po celý život. V rámci kořenového systému tak můžeme najít různé typy kořenů. Kořeny založené již v embryu (seminální), které se dále dělí na: primární kořen, založený z radikuly a ostatní seminální kořeny (adventivní), a kořeny založené postembryonálně: LRs vzniklé větvením primárního kořene nebo jiných LRs a ostatní kořeny vznikající mimo akropetální sekvenci (adventivní) (viz kapitola větvení kořenů). RSA je modulováno pomocí tvorby a větvení kořenů (kde a jak hustě budou zakládány postranní kořeny), elongace jednotlivých os a modulace úhlu pod kterým kořeny rostou nastavuje uspořádání kořenového systému.

1.3.1.1 Produkce buněk

Produkce nových buněk probíhá u rostlin v pletivech s trvalou dělivou aktivitou meristémů. Každý kořen má svůj RAM. RAM primárního kořene je zakládán již během embryonálního vývoje (Haecker et al., 2004). RAM postranních kořenů vznikají pravděpodobně nejpozději v VI stádiu vývoje LR odvětvením z již existujícího kořene, jsou aktivovány po emergenci LR

(Malamy & Benfey, 1997a) a jejich funkce, vznik, struktura a regulační mechanismy jsou podobné s těmi u RAM primárního kořene (ne všechny vlastnosti jsou sdíleny) (*Malamy & Benfey, 1997b). Délka meristémů může být regulována mnoha faktory, mezi ty klíčové patří rovnováha mezi cytokininovou (CK) a auxinovou signalizací, které prostřednictvím regulace buněčné proliferace a vstupu buněk do dalších kořenových zón (přechodová, elongační) ovlivňují rychlost růstu kořene (Dello Iorio et al., 2008).

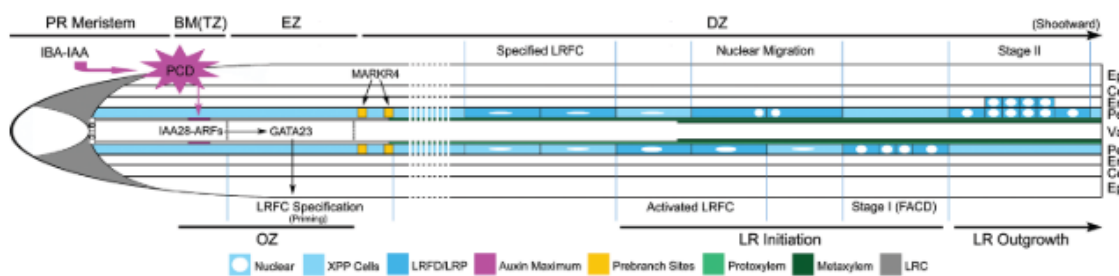
1.3.1.2 Elongace

Prodlužování buněk v elongační zóně má nejvýraznější efekt na tvorbu RSA, buňky zde velmi rychle rostou dominantně ve směru hlavní osy, prodlouží se až 3-4 x za 2 hodiny (z délky okolo 35 μ m na průměrnou délku mezi 100-130 μ m). Míra elongace je těsně spojena s etylenovou regulací, zvýšená koncentrace tohoto fytohormonu inhibuje elongační růst (Le et al., 2001). Buňky primární kůry *Arabidopsis thaliana* se mohou prodloužit až o dva řády při snížené koncentraci etylenu, do přechodové zóny vstupují buňky o průměrné velikosti 8 μ m - začíná prodlužování, které pokračuje v elongační zóně, celkově buňky se mohou se prodloužit až do velikosti 180 μ m (Le et al., 2004; Le et al., 2001). Začínají se zde projevovat růstové odpovědi na stimuly například zastavením nebo zpomalením elongace (Swarup et al., 2005). Pro starší rostlinné buňky je charakteristické splynutí malých vakuol (které můžeme pozorovat u mladších buněk) v jednu velkou centrální vakuolu vyplňující většinu buňky. Elongační zóna je charakteristická tím, že v důsledku vzniku této velké centrální vakuoly je jádro buňky přesunuto od jejího středu směrem k okraji (Baluška & Mancuso, 2013).

1.3.1.3 Větvení kořenů

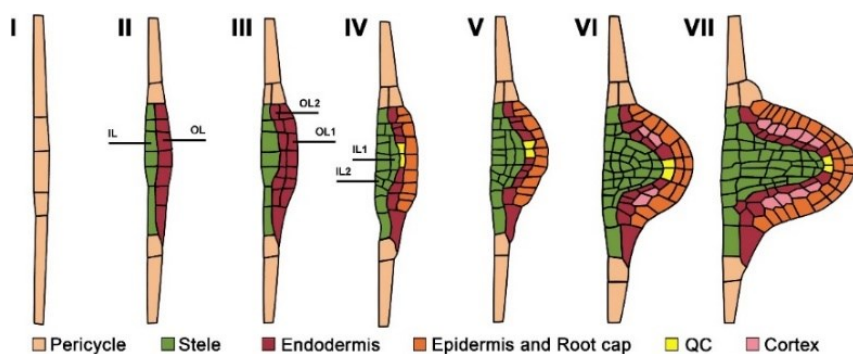
Postranní kořeny vznikají v akropetální sekvenci. LRs se zakládají na distální straně hlavního kořene, směrem k proximální straně nacházíme již dříve založené (čím dál starší) LR, u hranice hypokotylu s kořenem se tak nachází nejstarší LRs (Werner et al., 2003; Dubrovsky et al., 2006). Kořeny, které se zakládají mimo tuto popsanou akropetální sekvenci nebo zakládající se z jiných než kořenových částí rostliny, nazýváme adventivní. Jejich podíl na kořenovém systému je variabilní mezi různými taxony ale i genotypy jednoho druhu a je výrazně ovlivněn podmínkami prostředí - například dostupností fosforu a dalších živin v půdě (Miller et al., 2003).

Vznik LRů je vázáný na vývojové „okno“ (aby byla dodržena akropetální sekvence, nemohou LRy vznikat kdekoli) a existují mechanismy, které určují minimální vzdálenost mezi dvěma po sobě následujícími primordiemi LRů (Dubrovsky et al., 2006). Přechodová zóna kořene je místo, kde dochází ke specifikaci míst budoucího větvení. Tato zóna se vyznačuje výraznou reorganizací cytoskeletu, lokalizací jádra ve středu buňky a specifickou oscilací auxinových maxim a minim. V místech auxinových maxim dochází k odlišné expresi určitých genů (v porovnání s auxinovým minimem) a určení místa budoucího větvení. V blízkosti xylémového pólu v místech auxinových maxim dochází ke specifikaci buněk pericyklu na zakladatelské buňky postranního kořene (LRFCs), které dávají vznik aktivně se dělící populaci buněk LRPů. Na proximální straně přechodové zóny také dochází ke specifikaci buněk tvořících kořenové vlásky (trichoblastů) – vznikají z buněk epidermis (De Smet et al., 2007; Moreno-Risueno et al., 2010; *Baluška & Mancuso, 2013). V diferenační zóně poté dochází k iniciaci LR a k růstu kořenového vlášení (Aloni et al., 2006; Verbelen et al., 2006).



Obrázek 3: LRFC specifikace v přechodové zóně a následná iniciace LR v diferenační zóně (Du & Scheres, 2018).

Vzorec formování postranních kořenů je druhově specifický. U huseníčku je zpravidla rozdělený na následující základní vývojová stádia: 1) Jádra LRFČů migrují a buňky se začnou dělit antiklinálně (kolmo na povrch), 2) periklinální dělení dceřiných buněk – vznik vnější a vnitřní vrstvy LRP, 3-4) vznik 3 a 4 vrstevného LRP, 5-6) buňky LRP se dále dělí antiklinálně i periklinálně, LRP *Arabidopsis thaliana* musí prorůst skrze 3 vnější vrstvy hlavního kořene (endodermis, primární kůru a epidermis) na povrch-emergence, následuje aktivace meristému LR (Malamy & Benfey, 1997a). Enzymy, které remodelují buněčnou stěnu, umožňují separaci epidermálních buněk v místě nově vznikajícího LR a jsou regulovány auxinem (Laskowski et al., 2006).



Obrázek 4: Stádia iniciace LR definovaná Malamy & Benfey, 1997 (Torres-Martínez et al., 2019).

1.3.1.4 Mechanismy nastavující úhel RSA

Kořenový úhel určuje směr dalšího růstu kořene (horizontální x vertikální) a tedy i celkovou RSA. Úhly nastavují geometrický tvar, který zaujmají jednotlivé kořeny v reakci na podmínky prostředí. Rostlina má díky možnosti ovlivnění nastavení postranních kořenů vůči hlavnímu kořeni vysokou míru variability upořádání kořenového systému. U pšenice (*Triticum aestivum L.*), na které se dělal experiment s růstovým úhlem, po odstranění hlavního kořene nastává kompenzační růst a první pár seminálních kořenů změní svůj růstový úhel, nový směr růstu těchto kořenů je více vertikální a pravděpodobně tak alespoň částečně nahrazují funkci hlavního kořene (Nakamoto & Oyanagi, 1994). V reakci na DS rostliny mění kořenové úhly tak, aby bylo docíleno růstu kořenů směrem, kterým rostlina očekává větší zásoby vody. Větší zásoby vody se buď obecně vyskytují v hlubších vrstvách půdy, rostlina reaguje výraznější gravitropickou odpovědí - je vytvořen strmější kořenový systém (stejná odpověď je pozorována i při limitaci dusíkem) (Woriella, 1931; Trachsel et al., 2013) nebo na lokálních místech kdekoliv půdě, rostlina reaguje hydrotropickou odpovědí (Jaffe et al., 1985).

Na auxinu závislá gravitropická regulace směru růstu kořenů je evolučně poměrně starý mechanismus, který umožňuje rostlině orientovat se v prostoru půdního prostředí a nastavit tak uspořádání kořenového systému. Odpověď na gravitropický stimul vykazují jak rostliny s rhizoidy, tak i ty s pravými kořeny (cévnaté rostliny) (Braun, 2002; Friml et al., 2002). U rostlin s rhizoidy je gravitace vnímána prostřednictvím sedimentace statolitů, která je kontrolována komplexem tvořeným aktinem a myosinem, který je nasměruje do specifické oblasti plazmatické membrány obsahující membránově vázané receptory gravitace se kterými interagují 2-3 statolity, což vede k reorientaci růstu kořene pozitivně gravitropicky (Braun, 2002). Rostliny s pravými kořeny vnímají gravitaci prostřednictvím sedimentace

škrobových zrn v buňkách kolumely, což vede k polarizovanému umístění přenašečů pro auxin PIN-FORMED 3 (PIN3) na spodní stranu těchto buněk (Friml et al., 2002). To vede k polarizovanému toku auxinu po spodní straně kořene přenašečem PIN2 a AUXIN TRANSPORTER PROTEIN 1 (AUX1) do elongační zóny, kde dochází k odpovědi na gravitropický stimul prostřednictvím inhibice elongace buněk v místech zvýšené koncentrace auxinu, což způsobuje ohyb kořene (Swarup et al., 2005). Hluboce kořenící genotypy pšenice (*Triticum*, severní kultivary), vykazují větší růstový úhel kořenů než mělce kořenící genotypy (jižní kultivary) mající signifikantně menší růstový úhel. Hloubka zakořeňování pozitivně koreluje s velikostí růstového úhlu (Oyanagi et al., 1993).

V případě, že se v půdě nachází lokálně zvýšená koncentrace vody, rostlina cíleně směřuje růst kořenů směrem k tomuto vyššímu vodnímu potenciálu. Tento jev se nazývá hydrotropismus a může působit proti vertikálnímu gravitropickému růstu. Podle nejnovějších poznatků dochází k percepci vodního gradientu u *Arabidopsis thaliana* v elongační zóně dosud neobjevenými receptory (Dietrich et al., 2017). Rostliny následně prostřednictvím regulace koncentrace fytohormonů v určitých oblastech kořene a ovlivnění genové exprese vytvoří hydrotropickou odpověď. Jedním z fytohormonů podílejících se na hydrotropickém růstu jsou cytokininy. Na straně kořene s nižším vodním potenciálem dochází k nadprodukci cytokininových regulátorů odezvy TWO-COMPONENT RESPONSE REGULATOR 16,17 (ARR16, ARR17), což způsobuje zvýšenou odpověď na cytokininy, vyšší rychlost dělení buněk meristému na této straně a ohyb kořene směrem k vyššímu vodnímu potenciálu. Na asymetrické distribuci cytokininů v kořenové špičce se pravděpodobně podílí MIZU-KUSSEI2 (MIZ2) (Chang et al., 2019). Nadměrná exprese MIZ1 (MIZ1OEs) vede k zvýšené hydrotropické odpovědi (Miyazawa et al., 2012). Mutace *GNOM* (*miz2*) vede k úplné ztrátě schopnosti hydrotropického růstu, což dokazuje jeho zapojení v realizaci tohoto typu růstu. *GNOM* kóduje GUANINE-NUCLEOTIDE EXCHANGE FAKTOR (GEF), který aktivuje ADP-RIBOSYLATION FAKTOR (ARF) účastnící se transportu váčků (Miyazawa et al., 2009). Na hydrotropické odpovědi se podílí také fytohormon ABA, indukuje rozdílnou rychlost elongaci buněk na opačných stranách kořene, vedoucí k ohybu kořene směrem k vyššímu vodnímu potenciálu (Takahashi et al., 2002; Dietrich et al., 2017). Inhibice auxinové odpovědi vede k inhibici hydrotropické odpovědi, což značí zapojení také auxinu (ne však polárního toku auxinu) v této odpovědi (Kaneyasu et al., 2007).

2. Působení stresu na kořenový systém

2.1 Obecné mechanismy přestavby RSA

Stres je stav, ve kterém se nachází organismus při suboptimálních podmínkách prostředí. Rostlinné stresové faktory se rozdělují primárně na abiotické: chemické a fyzikální (nutriční deficience, nedostatek vody, zasolené půdy, zaplavení půdy, extrémní teploty nebo stres způsobený toxickými kovy) a biotické, způsobené například patogenními mikroorganismy a herbivory. Působení těchto stresorů se na rostlině projeví primárně změnou produkce biomasy, dochází k celkovému snížení biomasy nebo ke změně poměru biomasy nadzemní a podzemní části rostlin (root-shoot ratio), z důvodu limitace růstu některým ze zdrojů nebo zamezením správného fungování fyziologických procesů (např. působením toxických kovů), což může vyústit až v odumření organismu (Flowers & Yeo, 1989; Passioura, 1983). Některé rostliny jsou schopné těmto stresovým podmínkám odolávat, mohou být vůči nim rezistentní. Rezistence může vzniknout dvěma způsoby: avoidancí, což je schopnost vyhnout se přímému působení stresového faktoru a předejít tak jeho nepříznivým účinkům - prevence (například přečkávání období sucha v podobě semen). Druhým způsobem je tolerance, schopnost aktivně odolávat působení stresu.

Odpověď rostlin na stresor se může lišit v závislosti na mnoha proměnných, mezi které patří intenzita, charakter, četnost opakování (viz kapitola stresová paměť (priming) a regenerace po odstranění stresoru) a délka působení stresového faktoru, nebo senzitivita dané rostliny/kultivaru ke stresoru (Flowers & Yeo, 1989). Senzitivita se může měnit stejně jako odpověď v závislosti na růstové fázi ve které se daná rostlina nachází (Skórzyńska-Polit & Baszyński, 1995). Variabilita v odpovědi na působení rozdílnou intenzitou stresového faktoru je například v tom, že zatímco vysoká salinita má na rostliny negativní efekt z hlediska výrazného snížení produkce biomasy, mimo jiné z důvodu inhibice fotosyntézy a buněčné expanze (inhibice růstu kořenů i nadzemních částí) a urychlení senescence listů (Gerrit et al., 2004; Tattini et al., 1995; Munns, 2002), tak nízká koncentrace soli může mít pozitivní účinek, například ovlivněním délky hlavního kořene (Y. Wang et al., 2009), čemuž se říká hormeze. Jednou z prvních fází odpovědi, závislé na délce působení stresového faktoru, je změna genové exprese. U kukuřice (*Zea mays*) vystavené po dobu 5 dnů suchu došlo ke změně regulace u 27 % exprimovaných genů. Když se tyto výsledky porovnály s rostlinami,

které byly pěstovány na poli a vystaveny DS více než 5 týdnů, byla změna regulace genové exprese pouze 5 %. Geny, u kterých došlo ke změně regulace genové exprese, se přitom často mezi těmito dvěma experimenty lišily. Ze studie vyplývá, že rostlina má různé strategie jak se vypořádat s dlouhodobým a s krátkodobým působením stresorů (*Comas et al., 2013).

Mechanismy odolnosti k určitému typu stresoru mohou být u různých druhů rostlin často podobné, pravděpodobně z důvodu velkého selekčního tlaku na vyvinutí a přetrvání účinné obranné strategie. Například obecným mechanismem při nutriční deficienci je primárně přestavba RSA, protože právě kořeny jsou místem příjmu živin a právě selekcí na jejich vlastnosti se tento příjem optimalizuje. Obecný mechanismus přestavby RSA se může dále lišit v závislosti na tom, která z živin je limitující. Například opačný účinek limitace dusíkem a fosforem na RSA z důvodu odlišné distribuce těchto živin v půdě (Bonser et al., 1996; Trachsel et al., 2013). Při limitaci dusíkem kořeny změni růstový úhel až o 18°, rostou strměji a prohledávají tak místa s větší dostupností dusíku (Trachsel et al., 2013). Také na limitaci fosforem reaguje fazole (*Phaseolus vulgaris*) změnou růstového úhlu bazálních kořenů. Při jeho nedostatku je však, na rozdíl od limitace dusíkem, snížena gravitropická odpověď, kořeny tedy rostou více horizontálně, RSA je mělce kořenící ve prospěch efektivnějšího prohledávání vrchních vrstev půdy, kde se fosfor vyskytuje. (Bonser et al., 1996). Některé typy odpovědí rostlina vykazuje pouze při působení kombinací stresorů (např. DS a teplotní stres, často spolu souvisí), působením pouze jednoho ze stresorů nedojde k aktivaci daného regulačního mechanismu. Při DS došlo u kukuřice (*Zea mays*) ke změně exprese u 68 proteinů, při vysokých teplotách u 135 a kombinací těchto stresových faktorů ke změně exprese u 201 proteinů z nichž u 59 docházelo ke změně exprese výhradně při působení kombinací vysokých teplot a sucha. Pouze při kombinaci těchto stresorů dochází k výraznému zvýšení exprese například putative DEAD-box ATP-dependent RNA helicase family (F. Zhao et al., 2016). Tyto proteiny jsou exprimovány jak v kořenech, tak i v prýtu a přispívají například k indukci exprese genů souvisejících se stresem, omezení ztrát vody a celkově ke zvýšenému přežívání rostlin (M. Zhu et al., 2015).

2.2. Sucho, osmotický stres

2.2.1 Proč je to pro rostlinu stresující záležitost

Stres suchem je jednou z nejzávažnějších příčin vzniku produkční mezery (Mueller et al., 2012), jelikož se jedná o velmi častý stresový faktor na přirozených stanovištích a dostupnost

vody v čase (sezonní variabilita) a prostoru (heterogenita půdního prostředí) se může výrazně měnit. Voda je absolutně nezbytná pro správné fungování rostlinného organismu na všech jeho úrovních. Na biochemické úrovni (vytváří vodíkové můstky, stabilizace struktury molekul, ideální rozpouštědlo pro mnoho látek), úrovni buněčných procesů (vytváří optimální prostředí pro enzymatickou aktivitu, podílí se na udržování tvaru buňky) a na úrovni fyziologické (rozdává živiny a asimiláty z míst absorpce/produkce do míst jejich využití, pomáhá při termoregulaci). Některé rostliny dokážou odolávat nedostatku vody lépe, než jiné. Extrémním příkladem rostlin osidlující stanoviště s trvalým nedostatkem vody, které se těmito podmínkám dokázaly efektivně přizpůsobit, jsou xerofyty. Například kořenový systém xerofytů rostliny Vítečník sítinovitý (*Spartium junceum*) je velmi dobře vyvinut a rozvětven, jednotlivé kořeny se vyznačují nedovyvinutou endodermis a redukcí počtu kortikálních vrtev (Bezić et al., 2003).

2.2.2 Mechanismy umožňující zmírnit negativní působení stresoru

Rostliny se mohou vypořádávat s DS na několika úrovních:

Mezi biochemické odpovědi patří tvorba/akumulace kompatibilních solutů (osmolytů). Jedná se o nízkomolekulární látky, které jsou osmoticky aktivní (například prolin nebo cukry). Jejich akumulací v buňkách dojde ke snížení osmotického potenciálu kořene a tím k efektivnějšímu příjmu vody (Rizhsky et al., 2004; Szegletes et al., 2000). Dále také změna exprese různých proteinů, například: chaperonů, late embryogenesis abundant proteinů (LEA), asparagine syntetasy, aquaporinů a dalších, u některých zatím není známa přesná úloha při DS reakci, například B4F7X5, B6UAN2, C4J3S1 (Almoguera et al., 1993; Zhao et al., 2016; Henry et al., 2012; <https://www.uniprot.org/>).

Anatomické změny jsou další úrovní, na které mohou rostliny zefektivnit příjem látek z půdy při DS a patří mezi ně redukce počtu buněk primární kůry (cortical cell file number - CCFN), zvýšené množství aerenchymu (pletivo, jehož převládající část je tvořena mezibuněčnými prostory) v primární kůře kořene a současně s tím snížená velikost oblasti živých kortikálních buněk (LCA). Všechny tyto změny rostliny provádí za účelem minimalizování metabolických nákladů (zredukování zdrojů) potřebných na prohledávání půdy, zdroje jsou investovány do prodloužení kořene namísto do jeho robustnosti (J. Zhu et al., 2010; Jaramillo et al., 2013). Kortikální buňky kořene jsou uspořádány v kruzích, počet těchto vrstev vyjadřuje CCFN. Snížením CCFN se sníží metabolické náklady potřebné

k prohledávání půdy. Chimungu et al. ve své studii uvádí, že genotypy kukuřice (*Zea mays*) s redukovaným CCFN měli při DS hlubší zakořeňování (o 15-60%), lepší průduchovou vodivost (o 78%), výkonnější asimilaci CO₂ (36%) a někdy i více jak dvojnásobně větší nadzemní část biomasy než genotypy s mnoha CCNF (Chimungu et al., 2014). Ke změnám dochází nejenom v oblasti primární kůry kořene, ale také ve středním válci. Počet a průměr xylémových cév se snižuje primárně proto, že se jedná o další snížení metabolických nákladů do vytvořené biomasy kořene a také aby se zabránilo riziku kavitace (Henry et al., 2012). Další anatomickou změnou je také modifikace buněčné stěny (BS), v buňkách endodermis dochází ke zvýšené suberinizaci BS a naopak ve sklerenchymatických vrstvách (exodermis) ke snížené suberinizaci, což způsobuje snížené ztráty vody ovlivněním apoplastického transportu u rýže (*Oryza sativa*) (Henry et al., 2012).

V rámci morfologických změn dochází k přestavbě RSA a právě proto se budu dále ve své práci zabývat primárně morfologickými změnami (vše je však se vším propojeno a například bez uvolnění zdrojů z důvodu anatomických změn by některé přestavby RSA nebylo možno realizovat do takové míry, jakou pozorujeme). Rostliny jsou donuceny změnit RSA tak, aby kořeny dosahovaly do hlubších vrstev půdy a ty prohledávaly, protože voda je převážně uložena ve spodních vrstvách půdy, vrchní vrstvy se rychleji vysuší. Ideotyp pro rostlinu, která musí čelit DS (platí také pro limitaci dusíkem) proto charakterizují vlastnosti „Steep, cheap and deep“. Toho se rostlina snaží dosáhnout prodloužením délky hlavního kořene a zkrácením délky, změnou úhlu růstu a počtem postranních kořenů (*Comas et al., 2013; *Lynch, 2013). Extrémním příkladem hluboce kořenících rostlin jsou freatofyty (*Olneya tesota*, *Prosopis glandulosa* atd.), jedná se o adaptaci na pouštní a polopouštní podmínky, ve kterých se vyskytují (Nilsen et al., 1984). Kořeny takovýchto rostlin jsou schopné dorůst do hloubky i více než 70 m, aby dosáhly na zdroj podzemní vody (jedná se o extrémní hodnoty) (Y. Fan et al., 2017). Další morfologické změny vedoucí ke změně RSA mohou být způsobeny jako odpověď na hydrotropický stimul (viz kapitola mechanismy nastavující úhel RSA).

2.2.3 Percepce stimulu a signální dráhy

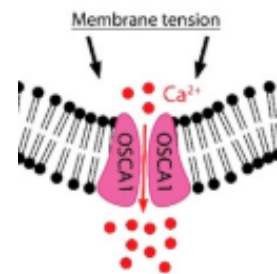
Když je v půdě nedostatek vody, snižuje se vodní potenciál půdy a na rostlinu začne působit (hyper)osmotický stres. Hodnota vodního potenciálu čisté vody je 0. Vodní potenciál se skládá z osmotického (čím větší je osmotický potenciál-stoupá se zvyšující se koncentrací rozpuštěných látek v roztoku, tím zápornější je vodní potenciál), tlakového, gravitačního a

matričního potenciálu. Voda má tendenci proudit po koncentračním gradientu ve směru snižujícího se vodního potenciálu. Při hyperosmotickém stresu voda proudí z buňky v rostlině není schopná vodu přijímat, klesá turgor a může dojít až k plazmolýze.

Rostlina vnímá gradient vodního potenciálu v elongační zóně kořene (Dietrich et al., 2017). Během osmotického stresu dochází v buňce ke změnám jejího objemu a tvaru a s tím související změně prostorového uspořádání buněčných struktur a vzdálenosti mezi enzymatickými komplexy vázanými na tyto organely nebo na plazmatickou membránu. Dále pak ke změně membránového napětí, osmotického potenciálu a charakteru BS, shlukování malých molekul a makromolekul a přerušení těsného kontaktu BS s plazmatickou membránou (ztráta vody způsobuje zmenšení objemu buňky na což reaguje plazmatická membrána, která se přizpůsobuje, zatímco BS svůj tvar nemění). Tyto změny jsou vnímány senzory, výzkum zaměřený na senzory sucha byl doposud (oproti studiu mechanismů transdukce signálu a následné reakce na signál) spíše opomíjen (Hsiao, 1973; Reiser et al., 2003). V minulosti došlo k objevení několika senzorů sucha u rostlin, avšak předpokládá se/není vyloučeno zapojení i dalších, prozatím neidentifikovaných senzorů. Zatím objevené senzory můžeme rozdělit podle typu na histidin kinázy, receptor-like kinase (RLKs), kanály pro vápníkové kationty (Ca^{2+}) a fosfolipázu C.

Histidin kinázy (HK) pravděpodobně nepatří mezi hlavní osmosenzory, avšak tato funkce se u nich vyskytuje a je evolučně konzervovaná od bakterií až po vyšší rostliny. U *Arabidopsis thaliana* byl identifikován osmosenzor HK1, který je exprimovaný převážně v kořenech a jedná se o TSC (dvoukomponentní signální systém), po detekci stimulu tedy dojde k autofosforylaci histidin kinázové domény, která poté fosforyluje aspartátový zbytek na regulátoru odpovědi a tím spouští signální MAPK kaskádu. Mutace *ahk1* vede k vyšší četnosti průduchů a k větším ztrátám vody (Urao et al., 1999; Nagaraj Kumar et al., 2013). Určitý osmosenzor se může vyskytovat zároveň u několika různých druhů, homology proteinu AHK1 se vyskytují u celé řady rostlinných druhů (např. *Arabidopsis halleri*, *Capsella rubella* a *Boechera stricta*) a zároveň geny pro různé osmosenzory se mohou vyskytovat v jedné rostlině současně (např. výskyt AHK1, PM19 a OSCA1 u *Arabidopsis thaliana*) (<https://phytozome.jgi.doe.gov>; <https://www.uniprot.org/>). Některé RLKs fungují jako receptory abiotických nebo biotických stresů (Chae et al., 2009). RLKs mohou být aktivovány vazbou ligandu (detekují tak změny charakteru BS během osmotického stresu nebo

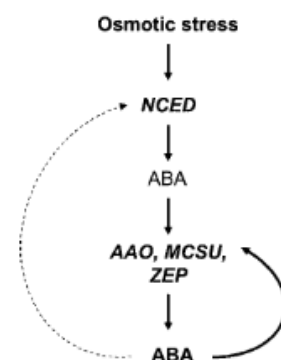
přítomnost fytohormonu, jehož zvýšená koncentrace je typická pro DS-ABA) a prostřednictvím fosforylace svých substrátů přenášejí signál dále do buňky (Haswell & Verslues, 2015; Feng et al., 2016; Hong et al., 1997). Příkladem RLK účastnící se signalizace při DS může být RPK1 (receptor-like protein kinase1) u *Arabidopsis Thaliana*, která je lokalizovaná v cytoplazmatické membráně a jejíž funkcí je detekce a transdukce ABA signálu. Exprese genu pro RPK1 je indukována ABA, dehydratací, vysokou koncentrací soli nebo také nízkými teplotami a jeho mutace vede ke snížené odpovědi na ABA signál (Osakabe et al., 2005; Hong et al., 1997). Mezi jedny z hlavních sensorů sucha patří mechanosenzitivní kanály na plazmatické membráně pro vápníkové kationty (Ca^{2+}). Prvním identifikovaným takovýmto senzorem byl kanál OSCA1, který je aktivován membránovým napětím způsobeným hyperosmolaritou, dalším kanálem je Calcium permeable Stress-gated cation Channel 1 (CSC1), po aktivaci těchto kanálů dochází ke zvýšení hladiny cytosolického vápníku (Hou et al., 2014; Yuan et al., 2014). Nedávno byla objevena funkce percepce sucha, ABA a vysokých koncentrací soli u fosfolipázy C (PLC) u rýže seté (*Oryza sativa*) OsPLC1 prostřednictvím tvorby Ca^{2+} signálu v reakci na tyto stimuly (L. Li et al., 2017). Nadměrná exprese tohoto genu kukuřice seté (*Zea mays*) ZmPLC1 v tabáku (*Nicotiana*) zvyšuje toleranci těchto transgenních rostlin vůči DS (Zhai et al., 2013). Na přenosu signálu se podílí enzymy MAP kinázy svojí fosforylační aktivitou, fytohormony, ROS (reactive oxygen species) a kationty Ca^{2+} (*J. K. Zhu, 2016). Odpovědi na DS můžeme rozlišit podle toho, zda jsou nebo nejsou závislé na signalizaci ABA:



Obrázek 6: Princip otevření kanálu OSCA1 (Lamers et al., 2020).

1. Odpovědi závislé na ABA signalizaci

Zvýšená koncentrace Ca^{2+} vede k jeho navázání na Ca^{2+} vazebné proteiny a spuštění fosforylační kaskády (calcium-dependent protein kinases - CPKs), fosforylace transkripčních faktorů (TF) a exprese genů pro enzymy biosyntézy ABA - NCED (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase). Zvýšení exprese těchto enzymů vede ke zvýšení koncentrace ABA v buňce, která indukuje expresi dalších enzymů účastnících se biosyntézy ABA: AAO (ABA aldehyde oxidáza), ZEP (zeaxanthin epoxidaza) a MCSU (molybden kofaktor

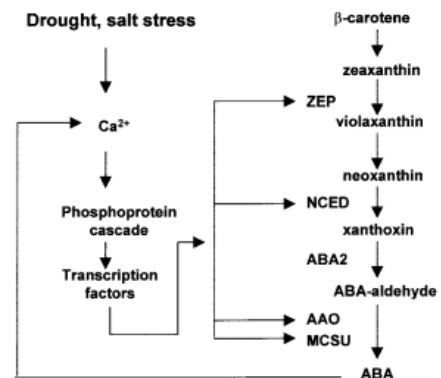


Obrázek 7: Pozitivní zpětná regulace biosyntézy ABA (Xiong et al., 2002).

sulfuráza) – pozitivní zpětná regulace díky které dochází ke zvýšené akumulaci ABA v buňce (Xiong, Lee, et al., 2002; Xiong, Schumaker, et al., 2002).

ABA se váže na jeden ze svých receptorů PYR/PYL/RCARs (PYRABACTIN RESISTENCE 1/PYRABACTIN RESISTENCE 1-Like/regulatory components of ABA receptor), což způsobí jeho konformační změnu, která umožní navázání PP2Cs (protein phosphatase 2C-negativní regulátor, bez přítomnosti ABA inhibuje defosforylací Snf1-related protein kinase- SnRK2s) (Ma et al., 2009; Park et al., 2009). Po této vazbě jsou proteiny PP2Cs inhibovány a je aktivována kináza SnRK2 (pozitivní regulátor), reguluje odpověď na osmotický stres prostřednictvím fosforylace svých substrátů (Umezawa et al., 2009).

Jako první nastává rychlá reakce na stres, snaha zabránit nadměrným ztrátám vody: SnRK2 fosforyluje transmembránové iontové kanály svěřacích buněk průduchů, například SLAC1 –aniontový kanál je aktivován fosforylací protein kinázou OST1 (SnRK2.6, open stomata1)(Geiger et al., 2009), KAT1-K⁺ influx kanál naopak fosforylace inaktivuje, draslík přestane proudit do svěřacích buněk průduchů, indukuje jejich zavírání (Sato et al., 2009), snížení vodivosti průduchů a ovlivnění transpirace. Následuje pomalá reakce, ta zahrnuje změnu exprese genů způsobenou posttranskripční modifikací (fosforylací) TFs AREB/ABFs (ABRE-binding factors) a jeho nadměrnou expresí (bez posttranskripční modifikace samo o sobě nedostatečné pro změnu exprese genů). Nadměrná exprese genu a fosforylace genového produktu AREB1 u transgenních rostlin *Arabidopsis thaliana* vede ke zvýšené toleranci vůči DS (Fujita et al., 2005). AREB/ABFs nasedají na element promotoru- ABRE (ABA responsive element), následuje exprese genu tvořících DS toleranci (Furihata et al., 2006). Patří mezi ně geny pro LEA proteiny - například RD29B, RAB18 (Furihata et al., 2006), TF nebo proteiny PP2C (Yoshida et al., 2010). Ca²⁺ (jejichž koncentrace se při osmotickém stresu zvyšuje) se váží na CPK4, CPK11, CPK32 lokalizované v jádru buňky. CPKs fosforylují ABA-responsive transcription factors (ABF1, ABF4) a tím je aktivují, dochází k transdukci ABA signálu. CPK12 interaguje, fosforyluje a tím aktivuje ABF a tím inhibuje ABA signalizaci, jedná



Obrázek 8: Regulace biosyntézy ABA zvýšenou hladinou cytosolického vápníku při osmotickém stresu (Xiong, Schumaker, et al., 2002).

se o negativní regulátor ABA signalizace (Choi et al., 2005; S. Y. Zhu et al., 2007; R. Zhao et al., 2011).

2) Odpovědi nezávislé na ABA signalizaci:

TFs NAC a DREB2 (DRE binding protein 2A) nasedají na promotory NACR (NAC recognition sequence) a DRE/CRT (dehydration-responsive element/C-repeat) a spouští expresi genů indukovanou osmotickým stresem -například RD29A (má minimálně dva cis- elementy, aktivace jednoho je závislá na ABA signalizaci, aktivace druhého je nezávislá) (Liu et al., 1998; Tran et al., 2004; Yamaguchi-Shinozaki & Shinozaki, 1994). Nadměrná exprese TFs DREB2A u transgenních rostlin *Arabidopsis thaliana* vede ke zvýšené toleranci vůči DS (Sakuma et al., 2006). Další odpovědí (nezávislou na ABA) je vazba Ca^{2+} na CPK4, CPK11 lokalizované v cytosolu buňky a následná regulace otvírání a zavírání průduchů (S. Y. Zhu et al., 2007).

2.2.4 Regulace transkripce ovlivňující RSA

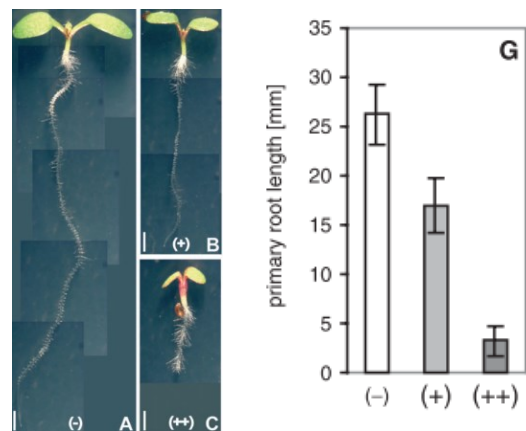
Vlastnosti kořenového systému jsou pod kontrolou mnoha genů, které mohou interagovat mezi sebou navzájem a jejich exprese může být také ovlivněna podmínkami prostředí. Další variabilitu je možné pozorovat díky posttranskripčním mechanismům, jako je alternativní splicing, který zvyšuje množství různých variant proteinů v organismech a v rostlinách může být využíván jako součást odpovědi na stres. To, že se nejedná o zanedbatelnou složku odpovědi dokazuje například studie, která objevila alternativní splicing pre-mRNA (zapojení SKIP komponenty spliceozomu) u mnoha genů účastnících se odpovědi na stres zasolením (Laloum et al., 2018). Dále uvádím příklady genů podílejících se na zvýšené DS toleranci v důsledku změny RSA.

Nadměrná exprese TFs ABSCISIC ACID INSENSITIVE4 (ABI4) v kořenech (jako důsledek zvýšené koncentrace ABA) způsobuje, že exprese PIN1 je inhibována. Inhibicí PIN1 dochází ke snížení polarizovaného toku auxinu a tím k inhibici vývoje LRů a zvýšené DS toleranci (Shkolnik-Inbar & Bar-Zvi, 2010). Dalším proteinem, který se podílí na represii vývoje laterálních kořenů z primordií při DS je LATERAL ROOT DEVELOPMENT 2(LRD2) (Deak & Malamy, 2005).

TFs E2F prostřednictvím genové exprese regulují buněčný cyklus a elongaci (proliferaci buněk) a ovlivňují i diferenciované buňky. AtE2Fa indukuje ektopické dělení diferencovaných buněk a endoreplikaci u *Arabidopsis thaliana*. AtE2Fc je naopak inhibitor buněčného dělení a

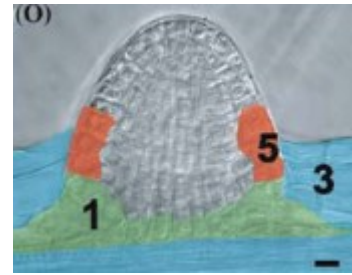
velikosti buněk (Del Pozo et al., 2002). AtE2F reguluje geny podílejících se na biosyntéze BS. Nadměrná exprese TF AtE2F způsobuje menší velikost diferencovaných buněk (Ramirez-Parra et al., 2004). Tento rok (2021) vydaná studie popisuje změnu exprese E2F v závislosti na zasolení, DS a denních cyklech u listoklasce jedlého (*Phyllostachys edulis*) (Long Li et al., 2021). TF E2F regulují mimo jiné expresi genů podílejících se na tvarování RSA - například minichromosomové maintenance (MCM) proteiny, které ovlivňují zakládání LRů (Ni et al., 2009).

Expresí mnoha genů (DWF4, DWF5, HYD1, BRI1, BZR1, BAK1, SERK1, BRH1, OPR2, MES3, JAZ12, OsPIN3a atd.) jejichž proteinové produkty jsou zapojeny do biosyntézy a signalizace brassinosteroidů, kyseliny jasmonové a salicylové, etylénu, CK, gibberelinů, ABA a auxinu je během DS zvýšená u transgenní rýže (*Oryza sativa*) s vneseným genem pro isopentenyltransferasu (IPT) - enzym účastnící se biosyntézy CK pod promotorem P_{SARK} indukovaným stresem. Uměle zvýšená biosyntéza CK tak výrazně ovlivňuje další fytohormony a zvyšuje toleranci vůči stresu tím, že oddaluje odpověď rostlin na DS (oddálením senescence, ovlivněním fotosyntézy a nesrolováním listů), což způsobuje vyšší výnosy zrna v porovnání s původním genotypem (WT). Transgenní rostlina při DS tedy dále investuje zdroje do zvětšování nadzemní biomasy, zatímco WT reaguje snížením ztrát vody a investicí do podzemní biomasy pro efektivnější příjem limitující vody. (Peleg et al., 2011). Vytvořením transgenních rostlin *Arabidopsis thaliana* s nadměrnou expresí CK oxidázy/dehydrogenázy *AtCKX* (*AtCKX1-AtCKX6*) došlo k ovlivnění vývoje rostliny (vývoj prýtu i kořenů a rozmnožování). *AtCKX* je katabolický enzym nevratně odbourávající CK, dochází k redukcí množství CK v rostlině. CK mají vliv na proliferaci meristemických buněk. Hlavní kořen klíčících rostlin *35S:AtCKX1* byl o 44 % delší ve srovnání s WT, tato změna je dána vyšším počtem dělicích se buněk v RAM u *35S:AtCKX1* (Werner et al., 2003). CK mají vliv také na formování primordií postranních kořenů, jejichž tvorbu za optimálních podmínek iniciují skrze ovlivnění exprese přenašečů auxinu a tedy auxinových maxim (Kuderová et al., 2008).



Obrázek 7: Nadprodukce CK (způsobená nadměrnou expresí IPT) ovlivňuje délku primárního kořene a četnost primordií postranních kořenů. Mírné (+) a silné zvýšení CK (++) v rostlině v porovnání s kontrolním vzorkem (-) (Kuderová et al., 2008).

Pšenice setá (*Triticum aestivum*) s vneseným chromozomálním segmentem (7DL) z *Agropyron elongatum* (TL) má vyšší toleranci vůči DS a vyšší podíl nadzemní i podzemní biomasy v porovnání s rodičovskou linií (P76) a WT. U P76 a WT došlo k výrazné změně RSA při DS v porovnání s podmínkami s dobrou dostupností vody (snížení délky hlavního a seminálních kořenů, snížení počtu a hustoty LRů) na rozdíl od rostlin TL, u kterých k výrazným změnám nedochází. Jedním z genů, u kterého byla pozorována rozdílná míra exprese při DS (při porovnání TL, P76 a WT), který se podílí na vývoji kořene a jehož lokalizace byla určena právě na translokovaný 7DL, byl ortholog genu KNOTTED-1-LIKE 3 (KNAT3) *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis thaliana* má ve svém genomu 8 KNAT homeoboxových genů podílejících se na vývoji apikálního meristému prýtu, listů a kořenů. V kořeni dochází k expresi pouze KNAT1, KNAT3, KNAT4, KNAT5 a KNAT6. U TL byla pozorována snížená exprese orthologu KNAT3 při DS v porovnání s P76 a WT, tento TF má funkci negativního regulátoru vývoje LRů u *Arabidopsis thaliana* a exprimuje se proximálně od elongační zóny (Placido et al., 2013; Truernit et al., 2006; Truernit & Haseloff, 2007; Lincoln et al., 1994). Dalším KNAT proteinem, podílejícím se na vývoji LRů, je TF KNAT6. Snížená exprese KNAT6 vede k celkovému zvýšení počtu LRů (Dean et al., 2004).



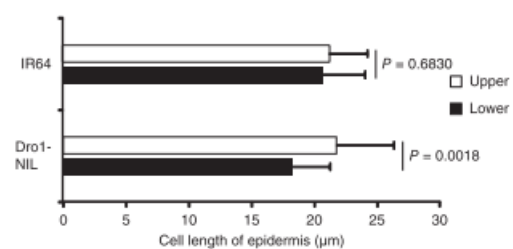
Obrázek 8: Oblast vzniku primordia postranního kořene s vyznačenou expresí KNAT proteinů, KNAT1 (zelená), KNAT5 (červená), KNAT3 (modrá) (Truernit et al., 2006).

Při dlouhodobém vystavení rostlin DS zvýšená exprese TFů MYB124/FLP a MYB88 indukuje expresi genů (VND6, MYB46) podílejících se na akumulaci celulózy a ligninu v sekundární BS jabloně (*Malus domestica*) (regulace formování xylému- větší průměr a hustota cév) a tím udržují hydraulickou vodivost kořenů (Geng et al., 2018). Mezi další vlastnosti, které mají vliv na DS toleranci a jsou ovlivněné MYB124 a MYB88, patří u *Arabidopsis thaliana*: ovlivnění gravitropické odpovědi rostlin (změna kořenového úhlu) regulací exprese přenašečů auxinu PIN3 a PIN7 (H. Z. Wang et al., 2015), ovlivnění proliferace mateřské buňky svěřacích buněk průduchů (transpirace) a ovlivnění vývoje postranních kořenů (Xie et al., 2010; Q. Chen et al., 2015).

Transgenní rostliny se zvýšenou expresí genu HOMEODOMAIN GLABROUS11 (HDG11)/ENHANCED DROUGHT TOLERANCE(EDT1) u *Arabidopsis thaliana* vykazují zvýšenou toleranci vůči DS. Tento gen kóduje TF nasedající na promotory genů kódujících proteiny,

ktelé mění RSA. Snížená exprese RGAL a IAA28 (TF zde zastává roli transkripčního represoru) způsobuje posílení giberelinové signalizace, podpoření formování LRů a větší kořenovou délku. Delece tohoto TF nemá na rostliny efekt, pouze jeho nadměrná exprese. HDG11 ovlivňuje nejenom vlastnosti kořene, ale také vlastnosti rostliny jako celku, které vedou ke zvýšené DS toleranci- snížená transpirace (zvýšená exprese ERECTA-regulace hustoty průduchů), akumulace prolinu (zvýšená exprese P5CS, kóduje enzym účastnící se biosyntézy prolinu) a ABA- amplifikace signálu (zvýšená exprese NCED3 a LOS5/ABA3) (Yu et al., 2008).

Zvýšená exprese QTL DEEPER ROOTING1 (DRO1) ovlivňuje růst buněk v kořenové špičce. Změna tohoto růstu vede k silnější reakci kořene na gravitaci, kořenový úhel se zvětšuje (mění se RSA) a vzniká vyšší tolerance rostliny vůči suchu. Velký efekt DRO1 na hluboké zakořeňování je ukázán na pokusu s různě hluboko kořenícími kultivary rýže: mělce kořenící IR64 a hluboce kořenící Kinandang Patong (KP). Jednonukleotidová delece v DRO1 u IR64 (DRO1-ir) způsobuje vznik nového stop kodonu-zkrácení proteinu a v důsledku toho mělké zakořeňování. Vnesením DRO1 z KB (DRO1-kp) do IR64 vznikne transgenní rostlina (DRO1-NIL), která vykazuje až dvojnásobně hlubší zakořeňování oproti kontrole. Největší podíl na této změně má pravděpodobně zhruba dvojnásobné zvětšení kořenového úhlu při DS u DRO1-NIL oproti IR64 (Uga et al., 2013).



Obrázek 9: Rozdíl v délce buněk epidermis spodní a vrchní části kořene u IR64 a Dro1-NIL v elongační zóně, po jejich pootočení o 90° horizontálním směrem (Uga et al., 2013).

Jedním ze substrátů kinázy SnRK2 je SWI/SNF ATPasa BRAHMA (BRM) remodelující chromatin, BRM je fosforylací inaktivován. BRM je inhibitor exprese TF ABI5 (stabilizuje nukleozom blízko začátku transkripce ABI5). Proto když dojde k inaktivaci BRM, je iniciována exprese ABI5 (jako důsledek zvýšené koncentrace ABA). Zároveň je BRM defosforylován (aktivován) PP2CA, které jsou aktivní při nízkých koncentracích ABA-exprese ABI5 je při přechodu zpět do nestresových podmínek opět inhibována (Peirats-Llobet et al., 2016; Han et al., 2012). TF ABI5 vykazuje vysokou míru homologie s TF AREBs, oba tyto TF se podílejí na regulaci exprese genů stresové odpovědi. Zvýšená exprese ABI5 vede k rezistenci rostlin vůči DS nejenom modulací RSA (negativní regulátor vývoje LRů v přítomnosti ABA), ale také udržováním rostlinného embrya v nevyklíčeném stavu v období sucha nebo regulací exprese LEA proteinů (Lopez-Molina et al., 2001; Finkelstein & Lynch, 2000; Lopez-Molina & Chua,

2000; Signora et al., 2001). BRM funguje také jako iniciátor genové exprese, například pro gen SCARECROW-LIKE 3 (SCL3). SCL3 je pozitivní regulátor signalizace giberelinů, ty inhibují DELLA proteiny (negativní regulátory růstu kořene) a tím indukují prodlužování kořenů (Z. L. Zhang et al., 2011; Archacki et al., 2013). Mimo výše zmíněné se podílí BRM také na udržení identity meristematických buněk ovlivněním exprese proteinů PIN a PLETHORA (*brm* mutantní rostliny vykazují zpomalený růst kořene) (Yang et al., 2015).

Dalším identifikovaný genem, jehož exprese se zvyšuje při působení ABA nebo polyethylenglykolem (PEG, používá se k navození osmotického stresu), který přispívá k zvýšené toleranci vůči osmotickému stresu u rýže (*Oryza sativa*) (nejenom) změnou RSA, je OsANN3. OsANN3 ovlivňuje ABA signalizaci a jeho nadprodukce vede k zvětšení délky kořenů a také iniciuje uzavírání průduchů (X. Li et al., 2019).

2.2.5 Stresová paměť (priming) a regenerace po odstranění stresoru

Rostliny mají mechanismy, které jim pomáhají vypořádat se s opakovaným působením stresoru tím, že si „zapamatují“, že se s daným stresovým faktorem již setkaly a pokud mu budou vystaveny opakovaně, stanou se vůči němu odolnější díky rychlejší nebo intenzivnější odpovědi (Verhagen et al., 2004). Pokusy na pšenici (*Triticum aestivum*) vystavené stresu suchem následovaného rehydratací ukazují, že kořenový systém a bazální meristematická pletiva (oblast proximálně od apikálního meristému kořene) jsou mnohem odolnější proti poškození při DS, než nadzemní části rostliny (Johnson et al., 2018).

Změny vzniklé působením stresoru mohou být přechodné (vznikají při působení stresu a po jeho ukončení se vrací do původního stavu), nebo trvalejší (po ukončení působení stresoru se nevrací do původního stavu, ale přetrvávají), čímž vzniká paměť (Ding et al., 2014). Jedním ze způsobů jak vytvořit stresovou paměť je zachování stresem indukovaných posttranslačních modifikací histonů a DNA methylace-dochází k přestavbě chromatinu, což ovlivňuje genovou expresi (Sani et al., 2013; Downen et al., 2012). Takto naučené informace mohou přetrvávat do dalších generací i v případě, že nedošlo k vystavení danému stresoru u následující generace prostřednictvím epigenetické paměti.



Obrázek 10: Rozdíl mezi rostlinou s vytvořenou DS pamětí a kontrolní rostlinou po vystavení dvoutýdennímu DS (Sani et al., 2013).

Jedná se o paměť daného jedince, ale i paměť mezigenerační (Sani et al., 2013). Dalším způsobem vzniku paměti je přetrvání vyšších hladin signálních molekul a TFs podílejících se na stresové signalizaci a odpovědi, nebo zastavení aktivity RNA polymerázy II a tím ovlivnění transkripce (Ding et al., 2012). V jedné z recentních studií uvádějí autoři změnu transkripce u 2 062 z 39 635 genů kukuřice (*Zea mays*) vystavených DS v porovnání s kontrolními rostlinami, jedná se o geny indukované/inhibované DS. U 816 z těchto 2 062 genů (přibližně 40%) prokázali paměť, u *Arabidopsis thaliana* se jednalo o přibližně 30%, to znamená, že se druhy v počtu a procentuálním zastoupením genů stresové paměti mohou výrazně lišit (Ding et al., 2014). Proteiny, jejichž exprese je ovlivněna pamětí se týkají především fotosyntézy, metabolismu, obrany proti stresu, chaperonů a buněčné stěny (X. Wang et al., 2014). Mimo jiné existuje celá řada genů (například: NCED1/2/3/4, TRAB1, SAPK6 atd.) se stresovou pamětí zapojených do biosyntézy, metabolismu nebo signální transdukce ABA a JA (P. Li et al., 2019), tyto signální dráhy se významně podílejí na modulaci RSA při DS. Porozumění fungování stresové paměti u rostlin může vést k porozumění zotavování se rostlin ze stresu. Za určitých okolností může být pro rostlinu přínosné nejenom uchovávat informace, ale i zapomínat to, co se naučila. Pro rostlinu by totiž určitě nebylo výhodné přizpůsobovat se suboptimálním podmínkám, které měly jen krátké jednorázové trvání na úkor maximalizace produkce za výrazně převládajících podmínek optimálních. Proces zapomínání je tedy velmi podstatnou strategií konceptu stresové paměti v rostlinné říši (Crisp et al., 2016).

ZÁVĚR

Optimalizace vlastností rostlin za účelem maximalizace produkce plodů a biomasy i za suboptimálních podmínek byla a je zcela jistě předmětem mnoha výzkumů. O tom, jaký dosah může mít bádání v této oblasti, svědčí i udělení Nobelovy ceny míru v roce 1970 panu Normanu Borlaugovi za jeho práci na vysoce rezistentních odrůdách pšenice. Díky existenci velkého množství genů, transkripčních faktorů, enzymů, signálních drah (převážně ABA) a interakcí (o některých z nich víme, objevení jiných nás teprve čeká) podílejících se na odpovědi rostlin na nedostatečné zásobení vodou a také vzhledem k tomu, že kořeny jsou podzemní orgány a že na rostlinu v jeden okamžik může působit více než pouze jeden stresový faktor, je studium mechanismů způsobujících změnu RSA při DS náročné.

Seznam použité literatury

(*Sekundární citace)

- Algeo, T. J., & Scheckler, S. E. (1998). Terrestrial-marine teleconnections in the devonian: Links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1365), 113–130.
- Almoguera, C., Coca, M. A., & Jordano, J. (1993). Tissue-specific expression of sunflower heat shock proteins in response to water stress. *The Plant Journal*, 4(6), 947–958.
- Aloni, R., Aloni, E., Langhans, M., & Ullrich, C. I. (2006). Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: Regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of Botany*, 97(5), 883–893.
- Archacki, R., Buszewicz, D., Sarnowski, T. J., Sarnowska, E., Rolicka, A. T., Tohge, T., Fernie, A. R., Jikumaru, Y., Kotlinski, M., Iwanicka-Nowicka, R., Kalisiak, K., Patryn, J., Halibart-Puzio, J., Kamiya, Y., Davis, S. J., Koblowska, M. K., & Jerzmanowski, A. (2013). BRAHMA ATPase of the SWI/SNF Chromatin Remodeling Complex Acts as a Positive Regulator of Gibberellin-Mediated Responses in Arabidopsis. *PLOS ONE*, 8(3), 1-12.
- Augstein, F., & Carlsbecker, A. (2018). Getting to the roots: a developmental genetic view of root anatomy and function from arabidopsis to lycophytes. *Frontiers in Plant Science*, 9(September), 1–15.
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2013). Root apex transition zone as oscillatory zone. *Frontiers in Plant Science*, 4(October), 1–15.
- Bao, Y., Aggarwal, P., Robbins, N. E., Sturrock, C. J., Thompson, M. C., Tan, H. Q., Tham, C., Duan, L., Rodriguez, P. L., Vernoux, T., Mooney, S. J., Bennett, M. J., & Dinneny, J. R. (2014). Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(25), 9319–9324.
- Bezić, N., Dunkić, V., & Radonić, A. (2003). Anatomical and chemical adaptation of *Spartium junceum* L. in arid habitat. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 45(2), 43–47.
- Bonser, A. M., Lynch, J., & Snapp, S. (1996). Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist*, 132(2), 281–288.
- Braun, M. (2002). Gravity perception requires statoliths settled on specific plasma membrane areas in characean rhizoids and protonemata. *Protoplasma*, 219(3–4), 150–159.
- Comas, L. H., Becker, S. R., Cruz, V. M. V., Byrne, P. F., & Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4(November), 1–16.
- Cordell, D., Drangert, J. O., & White, S. (2009). The story of phosphorus: Global food security and food for thought. *Global Environmental Change*, 19(2), 292–305.

- Crisp, P. A., Ganguly, D., Eichten, S. R., Borevitz, J. O., & Pogson, B. J. (2016). Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, 2(2), 1-14.
- De Smet, I., Tetsumura, T., De Rybel, B., dit Frey, N. F., Laplaze, L., Casimiro, I., Swarup, R., Naudts, M., Vanneste, S., Audenaert, D., Inzé, D., Bennett, M. J., & Beeckman, T. (2007). Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. *Development*, 134(4), 681–690.
- Deak, K. I., & Malamy, J. (2005). Osmotic regulation of root system architecture. *Plant Journal*, 43(1), 17–28.
- Dean, G., Casson, S., & Lindsey, K. (2004). KNAT6 gene of *Arabidopsis* is expressed in roots and is required for correct lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, 54(1), 71–84.
- Del Pozo, J. C., Boniotti, M. B., & Gutierrez, C. (2002). *Arabidopsis* E2F_c functions in cell division and is degraded by the ubiquitin-SCF^{AtSKP2} pathway in response to light. *The Plant Cell*, 14(12), 3057–3071.
- Dello Ioio, R., Nakamura, K., Moubayidin, L., Perilli, S., Taniguchi, M., Morita, M. T., Aoyama, T., Costantino, P., & Sabatini, S. (2008). A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem. *Science*, 322(5906), 1380–1384.
- Dietrich, D., Pang, L., Kobayashi, A., Fozard, J., Boudolf, V., Bhosale, R., Antoni, R., Nguyen, T., Hiratsuka, S., Fujii, N., Miyazawa, Y., Bae, T., Wells, D. M., Owen, M. R., Band, L. R., Dyson, R. J., Jensen, O. E., King, J. R., Tracy, S. R., Sturrock C. J., Mooney S. J., Roberts, J. A., Bhalerao, R. P., Dinneny J. R., Rodriguez P. L., Nagatani, A., Hosokawa, Y., Baskin, T. I., Pridmore, T. P., Veylder, L. D., Takahashi, H., & Bennett, M. J. (2017). Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism. *Nature Plants*, 3(6), 1–8.
- Ding, Y., Fromm, M., & Avramova, Z. (2012). Multiple exposures to drought “train” transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 3(740), 1-9.
- Ding, Y., Virilouvet, L., Liu, N., Riethoven, J. J., Fromm, M., & Avramova, Z. (2014). Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 14(141), 1-15.
- Donoghue, P., & Paps, J. (2020). Plant Evolution: Assembling Land Plants. *Current Biology*, 30(2), R81–R83.
- Downen, R. H., Pelizzola, M., Schmitz, R. J., Lister, R., Downen, J. M., Nery, J. R., Dixon, J. E., & Ecker, J. R. (2012). Widespread dynamic DNA methylation in response to biotic stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(32), E2183-E2191.
- Du, Y., & Scheres, B. (2018). Lateral root formation and the multiple roles of auxin. *Journal of Experimental Botany*, 69(2), 155–167.
- Dubrovsky, J. G., Gambetta, G. A., Hernández-Barrera, A., Shishkova, S., & González, I. (2006). Lateral root initiation in *Arabidopsis*: Developmental window, spatial patterning, density and predictability. *Annals of Botany*, 97(5), 903–915.

- Fairon-Demaret, M., & Li, C.-S. (1993). *Lorophyton goense* gen. et sp. nov. from the Lower Givetian of Belgium and a discussion of the Middle Devonian Cladoxylopsida. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77, 1-22.
- Fan, M., Zhu, J., Richards, C., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2003). Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, 30(5), 493–506.
- Fan, Y., Miguez-Macho, G., Jobbágy, E. G., Jackson, R. B., & Otero-Casal, C. (2017). Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(40), 10572–10577.
- FAO. (2019). *The state of food insecurity in the world. Safeguarding against economic slowdowns and downturns*.
- Feng, W., Lindner, H., Robbins, N. E., & Dinneny, J. R. (2016). Growing out of stress: The role of cell- and organ-scale growth control in plant water-stress responses. *The Plant Cell*, 28(8), 1769–1782.
- Finkelstein, R. R., & Lynch T. J. (2000). The Arabidopsis abscisic acid response gene ABI5 encodes a basic leucine zipper transcription factor. *The Plant Cell*, 12(4), 599–609.
- Flowers, T. S., & Yeo, A. R. (1989). Effects of Salinity on Plant Growth and Crop Yields. *Environmental Stress in Plants*, G19, 101–119.
- Foyer, Ch. H., Lam, H.-M., Nguen, H. T., Siddique, K. H. M., Varshney, R .K., Colmer, T. D., Cowling, W., Bramley, H., Mori, T. A., Hodgson, J. M., Cooper, J. W., Miller, A. J., Kunert, K., Vorster, J., Cullis, CH., Ozga, J.A., Wahlqvist, M. L., Liang, Y., Shou, H., Shi, K., Yu, J., Fodor, N., Kaiser, B. N., Wong, F.-L., Valliyodan, B., & Considine, M. J. (2016). Neglecting legumes has compromised human health and sustainable food production. *Nature Plants*, 2(8), 1–10.
- Friml J., Wisniewska J., Benkova, E., Mendgen K., & Palme K. (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. *Nature* 415(February), 806-809.
- Fujinami, R., Yamada, T., Nakajima, A., Takagi, S., Idogawa, A., Kawakami, E., Tsutsumi, M., & Imaichi, R. (2017). Root apical meristem diversity in extant lycophytes and implications for root origins. *New Phytologist*, 215(3), 1210–1220.
- Fujita, Y., Fujita, M., Satoh, R., Maruyama, K., Parvez, M. M., Seki, M., Hiratsu, K., Ohme-Takagi, M., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2005). AREB1 is a transcription activator of novel ABRE-dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 17(2), 3470–3488.
- Furihata, T., Maruyama, K., Fujita, Y., Umezawa, T., Yoshida, R., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006). Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(6), 1988–1993.
- Geiger, D., Scherzer, S., Mumm, P., Stange, A., Marten, I., Bauer, H., Ache, P., Matschi, S., Liese, A., Al-Rasheid, K. A. S., Romeis, T., & Hedrich, R. (2009). Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,

106(50), 21425–21430.

- Geng, D., Chen, P., Shen, X., Zhang, Y., Li, X., Jiang, L., Xie, Y., Niu, C., Zhang, J., Huang, X., Ma, F., & Guan, Q. (2018). MDMYB88 and MDMYB124 enhance drought tolerance by modulating root vessels and cell walls in apple. *Plant Physiology*, *178*(3), 1296–1309.
- Gerrit, W., Inzé, D., & Beemster, G. T. S. (2004). Cell Cycle Modulation in the Response of the Primary Root of Arabidopsis to Salt Stress. *Plant Physiology*, *135*(2), 1050–1058.
- Haecker, A., Groß-Hardt, R., Geiges, B., Sarkar, A., Breuninger, H., Herrmann, M., & Laux, T. (2004). Expression dynamics of WOX genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, *131*(3), 657–668.
- Han, S.-K., Sang, Y., Rodrigues, A., BIOL425 F2010, Wu, M.-F., Rodrigues, P. L., & Wagner, D. (2012). The SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA represses abscisic acid responses in the absence of the stress stimulus in arabidopsis. *The Plant Cell*, *24*(12), 4892–4906.
- Haswell, E. S., & Verslues, P. E. (2015). The ongoing search for the molecular basis of plant osmosensing. *The Journal of General Physiology*, *145*(5), 389–394.
- Henry, A., Cal, A. J., Batoto, T. C., Torres, R. O., & Serraj, R. (2012). Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *Journal of Experimental Botany*, *63*(13), 4751–4763.
- Hetherington, A. J., & Dolan, L. (2018). Stepwise and independent origins of roots among land plants. *Nature*, *561*(7722), 235–238.
- Hetherington, A. J., & Dolan, L. (2019). Rhynie chert fossils demonstrate the independent origin and gradual evolution of lycophyte roots. *Current Opinion in Plant Biology*, *47*, 119–126.
- Hong, S. W., Jon, J. H., Kwak, J. M., & Nam, H. G. (1997). Identification of a receptor-like protein kinase gene rapidly induced by abscisic acid, dehydration, high salt, and cold treatments in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, *113*(4), 1203–1212.
- Hou, C., Tian, W., Kleist, T., He, K., Garcia, V., Bai, F., Hao, Y., Luan, S., & Li, L. (2014). DUF221 proteins are a family of osmosensitive calcium-permeable cation channels conserved across eukaryotes. *Cell Research*, *24*(5), 632–635.
- Hsiao, T. C. (1973). Plant Responses to Water Stress. *Annual Review of Plant Physiology*, *24*(1), 519–570.
- Chae, L., Sudat, S., Dudoit, S., Zhu, T., & Luan, S. (2009). Diverse transcriptional programs associated with environmental stress and hormones in the arabidopsis receptor-like kinase gene family. *Molecular Plant*, *2*(1), 84–107.
- Chang, J., Li, X., Fu, W., Wang, J., Yong, Y., Shi, H., Ding, Z., Kui, H., Gou, X., He, K., & Li, J. (2019). Asymmetric distribution of cytokinins determines root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*. *Cell Research*, *29*(12), 984–993.
- Chen, Q., Liu, Y., Maere, S., Lee, E., Van Isterdael, G., Xie, Z., Xuan, W., Lucas, J., Vassileva, V., Kitakura, S., Marhavý, P., Wabnik, K., Geldner, N., Benková, E., Le, J., Fukaki, H., Grotewold, E., Li, C., Friml, J., ... Vanneste, S. (2015). A coherent transcriptional feed-

- forward motif model for mediating auxin-sensitive PIN3 expression during lateral root development. *Nature Communications*, 6, 1-12.
- Chen, Y., Rengel, Z., Palta, J., & Siddique, K. H. M. (2018). Efficient root systems for enhancing tolerance of crops to water and phosphorus limitation. *Indian Journal of Plant Physiology*, 23(4), 689–696.
- Cheng, S., Xian, W., Fu, Y., Marin, B., Keller, J., Wu, T., Sun, W., Li, X., Xu, Y., Zhang, Y., Wittek, S., Reder, T., Günther, G., Gontcharov, A., Wang, S., Li, L., Liu, X., Wang, J., Yang, H., Xu, X., Delaux, P.-M., Melkonian, B., Wong, G. K.-S., & Melkonian, M. (2019). Genomes of Subaerial Zygnematophyceae Provide Insights into Land Plant Evolution. *Cell*, 179(5), 1057-1067.
- Chimungu, J. G., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2014). Reduced root cortical cell file number improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology*, 166(4), 1943–1955.
- Choi, H.-I., Park, H. J., Park, J. H., Kim, S., Im, M. Y., Seo, H.-H., Kim, Y. W., Hwang, I., & Kim, S. Y. (2005). Arabidopsis calcium-dependent protein kinase AtCPK32 interacts with ABF4, a transcriptional regulator of abscisic acid-responsive gene expression, and modulates its activity. *Plant Physiology*, 139(4), 1750–1761.
- Imaichi, R., Moritoki, N., & Solvang, H. K. (2018) Evolution of root apical meristem structures in vascular plants: plasmodesmatal networks. *American Journal of Botany*, 105 (9) 1453–1468.
- Jaffe, M. J., Takahashi, H., & Biro, R. L. (1985). A Pea Mutant for the Study of Hydrotropism in Roots. *Science*, 230(4724), 445–447.
- Jaramillo, R. E., Nord, E. A., Chimungu, J. G., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2013). Root cortical burden influences drought tolerance in maize. *Annals of Botany*, 112(2), 429–437.
- Johnson, K. M., Jordan, G. J., & Brodribb T. J. (2018). Wheat leaves embolized by water stress do not recover function upon rewatering. *Plant Cell and Environment*, 41(11), 2704–2714.
- Jones, V. A. S., & Dolan, L. (2012). The evolution of root hairs and rhizoids. *Annals of Botany*, 110(2), 205–212.
- Kaneyasu, T., Kobayashi, A., Nakayama, M., Fujii, N., Takahashi, H., & Miyazawa, Y. (2007). Auxin response, but not its polar transport, plays a role in hydrotropism of Arabidopsis roots. *Journal of Experimental Botany*, 58(5), 1143–1150.
- Kashiwagi, J., Krishnamurthy, L., Crouch, J. H., & Serraj, R. (2006). Variability of root length density and its contributions to seed yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. *Field Crops Research*, 95(2–3), 171–181.
- Kevin Boyce, C., & Leslie, A. B. (2012). The paleontological context of angiosperm vegetative evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6), 561–568.
- Koevoets, I. T., Venema, J. H., Elzenga, J. T. M., & Testerink, C. (2016). Roots withstanding their environment: Exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 7(August), 1–19.
- Kong, F. J., Oyanagi, A., & Komatsu, S. (2010). Cell wall proteome of wheat roots under

- flooding stress using gel-based and LC MS/MS-based proteomics approaches. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1804(1), 124–136.
- Kuderová, A., Urbánková, I., Válková, M., Malbeck, J., Brzobohatý, B., Némethová, D., & Hejátko, J. (2008). Effects of conditional IPT-dependent cytokinin overproduction on root architecture of arabidopsis seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 49(4), 570–582.
- Laloum, T., Martín, G., & Duque, P. (2018). Alternative Splicing Control of Abiotic Stress Responses. *Trends in Plant Science*, 23(2), 140–150.
- Laskowski, M., Biller, S., Stanley, K., Kajstura, T., & Prusty, R. (2006). Expression profiling of auxin-treated Arabidopsis roots: Toward a molecular analysis of lateral root emergence. *Plant and Cell Physiology*, 47(6), 788–792.
- Le, J., Vandenbussche, F., Van Der Straeten, D., & Verbelen, J. P. (2001). In the early response of Arabidopsis roots to ethylene, cell elongation is up- and down-regulated and uncoupled from differentiation. *Plant Physiology*, 125(2), 519–522.
- Le, J., Vandenbussche, F., Van Der Straeten, D., & Verbelen, J. P. (2004). Position and cell type-dependent microtubule reorientation characterizes the early response of the Arabidopsis root epidermis to ethylene. *Physiologia Plantarum*, 121(3), 513–519.
- Li, Li, Wang, F., Yan, P., Jing, W., Zhang, C., Kudla, J., & Zhang, W. (2017). A phosphoinositide-specific phospholipase C pathway elicits stress-induced Ca²⁺ signals and confers salt tolerance to rice. *New Phytologist*, 214(3), 1172–1187.
- Li, Long., Shi, Q., Li, Z., & Gao, J. (2021). Genome-wide identification and functional characterization of the PheE2F/DP gene family in Moso bamboo. *BMC Plant Biology*, 21(1), 1–15.
- Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y., & Liu, L. (2019). Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. *Frontiers in Genetics*, 10(February), 1–16.
- Li, X., Zhang, Q., Yang, X., Han, J., & Zhu, Z. (2019). OsANN3, a calcium-dependent lipid binding annexin is a positive regulator of ABA-dependent stress tolerance in rice. *Plant Science*. 284(April), 212–220.
- Lincoln, C., Long, J., Yamaguchi, J., Serikawa, K., & Hake, S. (1994). A knotted1-like Homeobox Gene in Arabidopsis Is Expressed in the Vegetative Meristem and Dramatically Alters Leaf Morphology When Overexpressed in Transgenic Plants. *The Plant Cell*, 6(December), 1859–1876.
- Liu, Q., Kasuga, M., Sakuma, Y., Abe, H., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (1998). Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 10(8), 1391–1406.
- Lopez-Molina, L., Mongrand, S., & Chua N. H. (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), 4782–4787.
- Lopez-Molina, L., & Chua, N.-H. (2000). A Null Mutation in a bZIP Factor Confers ABA-Insensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 41(5), 541–547.
- Lynch, J. P. (2007). Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, 55(5), 493–512.
- Lynch, J. P. (2013). Steep, cheap and deep: An ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112(2), 347–357.
- Lynch, J. P., & Brown, K. M. (2012). New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1595), 1598–1604.
- Ma, Y., Szostkiewicz, I., Korte, A., Moes, D., Yang, Y., Christmann, A., & Grill, E. (2009). Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 324(5930), 1064–1068.
- Malamy, J. E., & Benfey, P. N. (1997a). Down and out in *Arabidopsis*: the formation of lateral roots. *Trends in Plant Science*, 2(10), 390–396.
- Malamy, J. E., & Benfey, P. N. (1997b). Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124(1), 33–44.
- Mickelbart, M. V., Hasegawa, P. M., & Bailey-Serres, J. (2015). Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nature Reviews Genetics*, 16(4), 237–251.
- Miller, C. R., Ochoa, I., Nielsen, K. L., Beck, D., & Lynch, J. P. (2003). Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: Potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. *Functional Plant Biology*, 30(9), 973–985.
- Miyazawa, Y., Moriwaki, T., Uchida, M., Kobayashi, A., Fujii, N., & Takahashi, H. (2012). Overexpression of MIZU-KUSSE11 enhances the root hydrotropic response by retaining cell viability under hydrostimulated conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 53(11), 1926–1933.
- Miyazawa, Y., Takahashi, A., Kobayashi, A., Kaneyasu, T., Fujii, N., & Takahashi, H. (2009). GNOM-mediated vesicular trafficking plays an essential role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots. *Plant Physiology*, 149(2), 835–840.
- Mora, C., Driese, S. G., & Colarusso, L. A. (1996). Middle to Late Paleozoic Atmospheric CO² Levels from Soil Carbonate and Organic Matter. *Science*, 271(5252), 1105–1107.
- Moreno-Risueno, M. A., Van Norman, J. M., Moreno, A., Zhang, J., Ahnert, S. E., & Benfey, P. N. (2010). Oscillating gene expression determines competence for periodic *Arabidopsis* root branching. *Science*, 329(5997), 1306–1311.
- Motte, H., & Beekman, T. (2019). The evolution of root branching: Increasing the level of plasticity. *Journal of Experimental Botany*, 70(3), 785–793.
- Mueller, N. D., Gerber, J. S., Johnston, M., Ray, D. K., Ramankutty, N., & Foley, J. A. (2012). Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*, 490(7419), 254–

- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 239–250.
- Nagaraj Kumar, M., Jane, W. N., & Verslues, P. E. (2013). Role of the putative osmosensor arabidopsis histidine kinase1 in dehydration avoidance and low-water-potential response. *Plant Physiology*, 161(2), 942–953.
- Nakamoto, T., & Oyanagi, A. (1994). The Direction of Growth of Seminal Roots of *Triticum aestivum* L. and Experimental Modification Thereof. *Annals of Botany*, 73(4), 363–367.
- Ni, D. A., Sozzani, R., Blanchet, S., Domenichini, S., Reuzeau, C., Cella, R., Bergounioux, C., & Raynaud, C. (2009). The Arabidopsis MCM2 gene is essential to embryo development and its over-expression alters root meristem function. *New Phytologist*, 184(2), 311–322.
- Nilsen, E. T., Sharifi, M. R., & Rundel, P. W. (1984). Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran Desert of California. *Ecology*, 65(3), 767–778.
- Osakabe, Y., Maruyama, K., Seki, M., Satou, M., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2005). Leucine-rich repeat receptor-like kinase1 is a key membrane-bound regulator of abscisic acid early signaling in arabidopsis. *The Plant Cell*, 17(4), 1105–1119.
- Osmont, K. S., Sibout, R., & Hardtke, C. S. (2007). Hidden branches: Developments in root system architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 58, 93–113.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T., & Wada, M. (1993). Relationship between root growth angle of seedlings and vertical distribution of roots in the field in wheat cultivars. *Japanese Journal of Crop Science*, 62(4), 565–570.
- Park, S., Fung, P., Nishimura, N., Jensen, D. R., Zhao, Y., Lumba, S., Santiago, J., Rodrigues, A., Alfred, S. E., Bonetta, D., Finkelstein, R., Provart, N. J., Rodriguez, P. L., Mccourt, P., Zhu, J., Schroeder, J. I., Volkman, B. F., & Cutler, S. R. (2009). Abscisic acid inhibits PP2Cs via the PYR/PYL family of ABA-binding START proteins. *Science*, 324(5930), 1068–1071.
- Passioura, J. B. (1983). Roots and Drought Resistance. *Agricultural Water Management*, 7, 265–280.
- Peirats-Llobet, M., Han, S.-K., Gonzalea-Guzman, M., Jeong, CH. W., Rodriguez, L., Belda-Palazon, B., Wagner, D., & Rodriguez P. L. (2016). A Direct Link between Abscisic Acid Sensing and the Chromatin-Remodeling ATPase BRAHMA via Core ABA Signaling Pathway Components. *Molecular Plant*, 9(1), 136–147.
- Peleg, Z., Reguera, M., Tumimbang, E., Walia, H., & Blumwald, E. (2011). Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotechnology Journal*, 9(7), 747–758.
- Pirozynski, & Malloch. (1975). The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *BioSystems*, 6, 153–164.
- Placido, D. F., Campbell, M. T., Folsom, J. J., Cui, X., Kruger, G. R., Baenziger, P. S., & Walia, H. (2013). Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat. *Plant Physiology*, 161(4), 1806–1819.

- Ramirez-Parra, E., López-Matas, M. A., Fründt, C., & Gutierrez, C. (2004). Role of an atypical E2F transcription factor in the control of Arabidopsis cell growth and differentiation. *The Plant Cell*, *16*(9), 2350–2363.
- Raven, J. A., & Edwards, D. (2001). Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*, *52*(March), 381–401.
- Reiser, V., Raitt, D. C., & Saito, H. (2003). Yeast osmosensor Sln1 and plant cytokinin receptor Cre1 respond to changes in turgor pressure. *The Journal of Cell Biology*, *161*(6), 1035–1040.
- Rizhsky, L., Liang, H., Shuman, J., Shulaev, V., Davletova, S., & Mittler, R. (2004). When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, *134*(4), 1683–1696.
- Sakuma, Y., Maruyama, K., Qin, F., Osakabe, Y., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006). Dual function of an Arabidopsis transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*(49), 18822–18827.
- Salvagiotti, F., Castellarín, J. M., Miralles, D. J., & Pedrol, H. M. (2009). Sulfur fertilization improves nitrogen use efficiency in wheat by increasing nitrogen uptake. *Field Crops Research*, *113*(2), 170–177.
- Sani, E., Herzyk, P., Perrella, G., Colot, V., & Amtmann, A. (2013). Hyperosmotic priming of Arabidopsis seedlings establishes a long-term somatic memory accompanied by specific changes of the epigenome. *Genome Biology*, *14*(6), 1-23.
- Sato, A., Sato, Y., Fukao, Y., Fujiwara, M., Umezawa, T., Shinozaki, K., Hibi, T., Taniguchi, M., Miyake, H., Goto, D. B., & Uozumi, N. (2009). Threonine at position 306 of the KAT1 potassium channel is essential for channel activity and is a target site for ABA-activated SnRK2/OST1/SnRK2.6 protein kinase. *Biochemical Journal*, *424*(3), 439–448.
- Shkolnik-Inbar, D., & Bar-Zvi, D. (2010). ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in Arabidopsis. *The Plant Cell*, *22*(11), 3560–3573.
- Signora, L., Smet, I. D., Foyer, Ch. H., & Zhang, H. (2001). ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in Arabidopsis. *Plant Journal*, *28*(6), 655–662.
- Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R. C., & Lalonde, M. (1993). Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, *363*, 67–69.
- Skórzyńska-Polit, E., & Baszyński, T. (1995). Photochemical activity of primary leaves in cadmium stressed *Phaseolus coccineus* depends on their growth stages. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *64*(3), 273–279.
- Swarup, R., Kramer, E. M., Perry, P., Knox, K., Leyser, H. M. O., Haseloff, J., Beemster, G. T. S., Bhalerao, R., & Bennett, M. J. (2005). Root gravitropism requires lateral root cap and epidermal cells for transport and response to a mobile auxin signal. *Nature Cell Biology*, *7*(11), 1057–1065.

- Szegletes, Z., Erdei, L., Tari, I., & Cseuz, L. (2000). Accumulation of osmoprotectants in wheat cultivars of different drought tolerance. *Cereal Research Communications*, 28(4), 403–410.
- Takahashi, N., Goto, N., Okada, K., & Takahashi, H. (2002). Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 216(2), 203–211.
- Tattini, M., Gucci, R., Coradeschi, M. A., Ponzio, C., & Everard, J. D. (1995). Growth, gas exchange and ion content in *Olea europaea* plants during salinity stress and subsequent relief. *Physiologia Plantarum*, 95(2), 203–210.
- Tollenaar, M. (1983). potential vegetative productivity in canada. *Canadian Journal of Plant Science*, 63(January), 1–10.
- Tollenaar, M., & Lee, E. A. (2002). Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research*, 75(2–3), 161–169.
- Torres- Martínez, H. H., Rodríguez-Alonso, G., Shishkova, S., Dubrovsky J. (2019). Lateral root primordium morphogenesis in angiosperms. *Frontiers in Plant Science*, 10(March) 1–19.
- Trachsel, S., Kaeppler, S. M., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2013). Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *Field Crops Research*, 140, 18–31.
- Tran, L. S. P., Nakashima, K., Sakuma, Y., Simpson, S. D., Fujita, Y., Maruyama, K., Fujita, M., Seki, M., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2004). Isolation and functional analysis of arabidopsis stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter. *The Plant Cell*, 16(9), 2481–2498.
- Truernit, E., & Haseloff, J. (2007). A role for KNAT class II genes in root development. *Plant Signaling and Behavior*, 2(1), 10–12.
- Truernit, E., Siemering, K. R., Hodge, S., Grbic, V., & Haseloff, J. (2006). A map of KNAT gene expression in the Arabidopsis root. *Plant Molecular Biology*, 60(1), 1–20.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., Inoue, H., Takehisa, H., Motoyama, R., Nagamura, Y., Wu, J., Matsumoto, T., Takai, T., Okuno, K., & Yano, M. (2013). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45(9), 1097–1102.
- Umezawa, T., Sugiyama, N., Mizoguchi, M., Hayashi, S., Myouga, F., Yamaguchi-Shinozaki, K., Ishihama, Y., Hirayama, T., & Shinozaki, K. (2009). Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(41), 17588–17593.
- Urao, T., Yakubov, B., Satoh, R., Yamaguchi-Shinozaki, K., Seki, M., Hirayama, T., & Shinozaki, K. (1999). A transmembrane hybrid-type histidine kinase in Arabidopsis functions as an osmosensor. *The Plant Cell*, 11(9), 1743–1754.
- Van Ittersum, M. K., Cassman, K. G., Grassini, P., Wolf, J., Tittonell, P., & Hochman, Z. (2013). Yield gap analysis with local to global relevance-A review. *Field Crops Research*, 143, 4–

17.

- Verbelen, J. P., De Cnodder, T., Le, J., Vissenberg, K., & Baluška, F. (2006). The root apex of *Arabidopsis thaliana* consists of four distinct zones of growth activities: Meristematic zone, transition zone, fast elongation zone and growth terminating zone. *Plant Signaling and Behavior*, 1(6), 296–304.
- Verhagen, B. W. M., Glazebrook, J., Zhu, T., Chang, H.-S., Van Loon, L. C., & Pieterse, C. M. J. (2004). The Transcriptome of Rhizobacteria-Induced Systemic Resistance in *Arabidopsis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(8), 895-908.
- Wang, H. Z., Yang, K. Z., Zou, J. J., Zhu, L. L., Xie, Z. D., Morita, M. T., Tasaka, M., Friml, J., Grotewold, E., Beeckman, T., Vanneste, S., Sack, F., & Le, J. (2015). Transcriptional regulation of PIN genes by FOUR LIPS and MYB88 during *Arabidopsis* root gravitropism. *Nature Communications*, 6(8822), 1-9.
- Wang, X., Vignjevic, M., Jiang, D., Jacobsen, S., & Wollenweber, B. (2014). Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett. *Journal of Experimental Botany*, 65(22), 6441–6456.
- Wang, Y., Li, K., & Li, X. (2009). Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*, 166(15), 1637–1645.
- Wellman, C. H., & Gray, J. (2000). The microfossil record of early land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1398), 717–732.
- Werner, T., Motyka, V., Laucou, V., Smets, R., Van Onckelen, H., & Schmölling, T. (2003). Cytokinin-Deficient Transgenic *Arabidopsis* Plants Show Multiple Developmental Alterations Indicating Opposite Functions of Cytokinins in the Regulation of Shoot and Root Meristem Activity. *The Plant Cell*, 15(11), 2532–2550.
- Woriella, W. W. (1931). Root Development in Hardy and Non-Hardy Winter Wheat Varieties. *Agronomy Journal*, 23(12), 1069.
- Xie, Z., Li, D., Wang, L., Sack, F. D., & Grotewold, E. (2010). Role of the stomatal development regulators FLP/MYB88 in abiotic stress responses. *The Plant Journal*, 64(5), 731–739.
- Xiong, L., Lee, H., Ishitani, M., & Zhu, J. K. (2002). Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the LOS6/ABA1 locus in *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry*, 277(10), 8588–8596.
- Xiong, L., Schumaker, K. S., & Zhu, J.-K. (2002). Cell signaling during drought and salt stress. *The Plant Cell*, 227–239.
- Yamada, S. Y., Sonobe, S., & Shimmen, T. (2003). Synthesis of a Callosic Substance during Rhizoid Differentiation in *Spirogyra*. *Plant and Cell Physiology*, 44(11), 1225–1228.
- Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (1994). A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *The Plant Cell*, 6(2), 251–264.
- Yang, S., Li, CH., Zhao, L., Gao, L., Lu, J., Zhao, M., Chen, Ch.-Y., Liu, X., Luo, M., Cui, Y., Yang, Ch., & Wu, K. (2015). The *Arabidopsis* SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase

- BRAHMA targets directly to PINs and is required for root stem cell niche maintenance. *The Plant Cell*, 27(6), 1670–1680.
- Yoshida, T., Fujita, Y., Sayama, H., Kidokoro, S., Maruyama, K., Mizoi, J., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2010). AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *The Plant Journal*, 61(4), 672–685.
- Yu, H., Chen, X., Hong, Y. Y., Wang, Y., Xu, P., Ke, S. D., Liu, H. Y., Zhu, J. K., Oliver, D. J., & Xiang, C. Bin. (2008). Activated expression of an Arabidopsis HD-START protein confers drought tolerance with improved root system and reduced stomatal density. *The Plant Cell*, 20(4), 1134–1151.
- Yuan, F., Yang, H., Xue, Y., Kong, D., Ye, R., Li, C., Zhang, J., Theprungsirikul, L., Shrift, T., Krichilsky, B., Johnson, D. M., Swift, G. B., He, Y., Siedow, J. N., & Pei, Z. M. (2014). OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in Arabidopsis. *Nature*, 514(7522), 367–371.
- Zhai, S., Gao, Q., Liu, X., Sui, Z., & Zhang, J. (2013). Overexpression of a *Zea mays* phospholipase C1 gene enhances drought tolerance in tobacco in part by maintaining stability in the membrane lipid composition. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 115(2), 253–262.
- Zhang, Z.-L., Ogawa, M., Fleet, Ch. M., Zentella, R., Hu, J., Heo, J.-O., Lim, J., Kamiya, Y., Yamaguchi, S., & Sun, T.-P. (2011). SCARECROW-LIKE 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(5), 2160–2165.
- Zhao, F., Zhang, D., Zhao, Y., Wang, W., Yang, H., Ta, F., Li, C., & Hu, X. (2016). The difference of physiological and proteomic changes in maize leaves adaptation to drought, heat, and combined both stresses. *Frontiers in Plant Science*, 7(October), 1-19.
- Zhao, R., Sun, H. L., Mei, C., Wang, X. J., Yan, L., Liu, R., Zhang, X. F., Wang, X. F., & Zhang, D. P. (2011). The Arabidopsis Ca^{2+} -dependent protein kinase CPK12 negatively regulates abscisic acid signaling in seed germination and post-germination growth. *New Phytologist*, 192(1), 61–73.
- Zhu, J., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2010). Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell and Environment*, 33(5), 740–749.
- Zhu, J., Ingram, P. A., Benfey, P. N., & Elich, T. (2011). From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(3), 310–317.
- Zhu, J. K. (2016). Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 167(2), 313–324.
- Zhu, M., Chen, G., Dong, T., Wang, L., Zhang, J., Zhao, Z., & Hu, Z. (2015). SIDEAD31, a putative DEAD-Box RNA helicase gene, regulates salt and drought tolerance and stress-related genes in tomato. *PLoS ONE*, 10(8), 1–20.
- Zhu, S. Y., Yu, X. C., Wang, X. J., Zhao, R., Li, Y., Fan, R. C., Shang, Y., Du, S. Y., Wang, X. F., Wu, F. Q., Xu, Y. H., Zhang, X. Y., & Zhang, D. P. (2007). Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 19(10), 3019–3036.

webové stránky/databáze:

(<https://phytozome.jgi.doe.gov>)

(<https://www.uniprot.org/>)