

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Michal Procházka

Heterogenita půdního prostředí a architektura kořenového systému

Heterogeneity of rhizosphere and root system architecture

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Edita Tylová, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování

Chtěl bych poděkovat svému školiteli RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za odborné vedení, jeho rady, trpělivost a velkou vstřícnost při psaní této práce. Dále děkuji RNDr. Editě Tylové, Ph.D.

Prohlášení

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

V Praze, dne 8. 1. 2021

.....

Podpis

Abstrakt

Jedním z problémů současnosti je zajištění potravinové bezpečnosti rostoucí lidské populace. Vzhledem ke globálnímu oteplování a změnám klimatických podmínek je pěstování rostlin, i za využití precizního zemědělství a šlechtitelství rostlin, stále náročnější. Pochopení komplexních interakcí půdního prostředí s rostlinami a mikroorganismy by mohlo přinést zlepšení stávajících zemědělských technik. Interakce by se potenciálně daly využít k modifikaci těchto tří složek (mechanicky, geneticky) pro zajištění nejvyšší rostlinné produkce za zachování, či snížení, stávajících negativních dopadů, které současné zemědělství na půdu má, jako je eutrofizace vod nebo eroze půdy. Předkládaná práce shrnuje pedogenetické procesy, některé odpovědi kořene na heterogenitu půdního prostředí a interakce v rhizosféře.

Klíčová slova:

Půdní heterogenita, pedogeneze, architektura kořenového systému, rhizosféra

Abstract

One of the major problems the world is currently facing is the provision of food security to the continuously growing human population. Global warming and climate changes are making plant production more challenging, in spite of the use of strict methods in agriculture and plant breeding. Understanding the complex interactions between the soil's environment, plants and microorganisms could lead to a breakthrough in today's agricultural techniques. These interactions could potentially be used to modify the 3 elements (mechanically, genetically) to ensure the best plant production, while maintaining or even lowering current negative impacts, such as eutrophication of waters or soil erosion. The thesis outlines processes of soil formation, root response to soil heterogeneity and interactions in the rhizosphere.

Key words:

Soil heterogeneity, pedogenesis, root system architecture, rhizosphere

Seznam použitých zkratk:

PAS (Periodic Acid Schiff)

LMWOS – Low Molecular Weight Organic Substances

USDA – United States Department of Agriculture – Ministerstvo zemědělství Spojených států amerických

SOM – soil organic matter – půdní organická hmota

FISH – Fluorescence *in situ* hybridization

RSA – Root System Architecture

RPE – Rhizosphere Priming Effect

Obsah

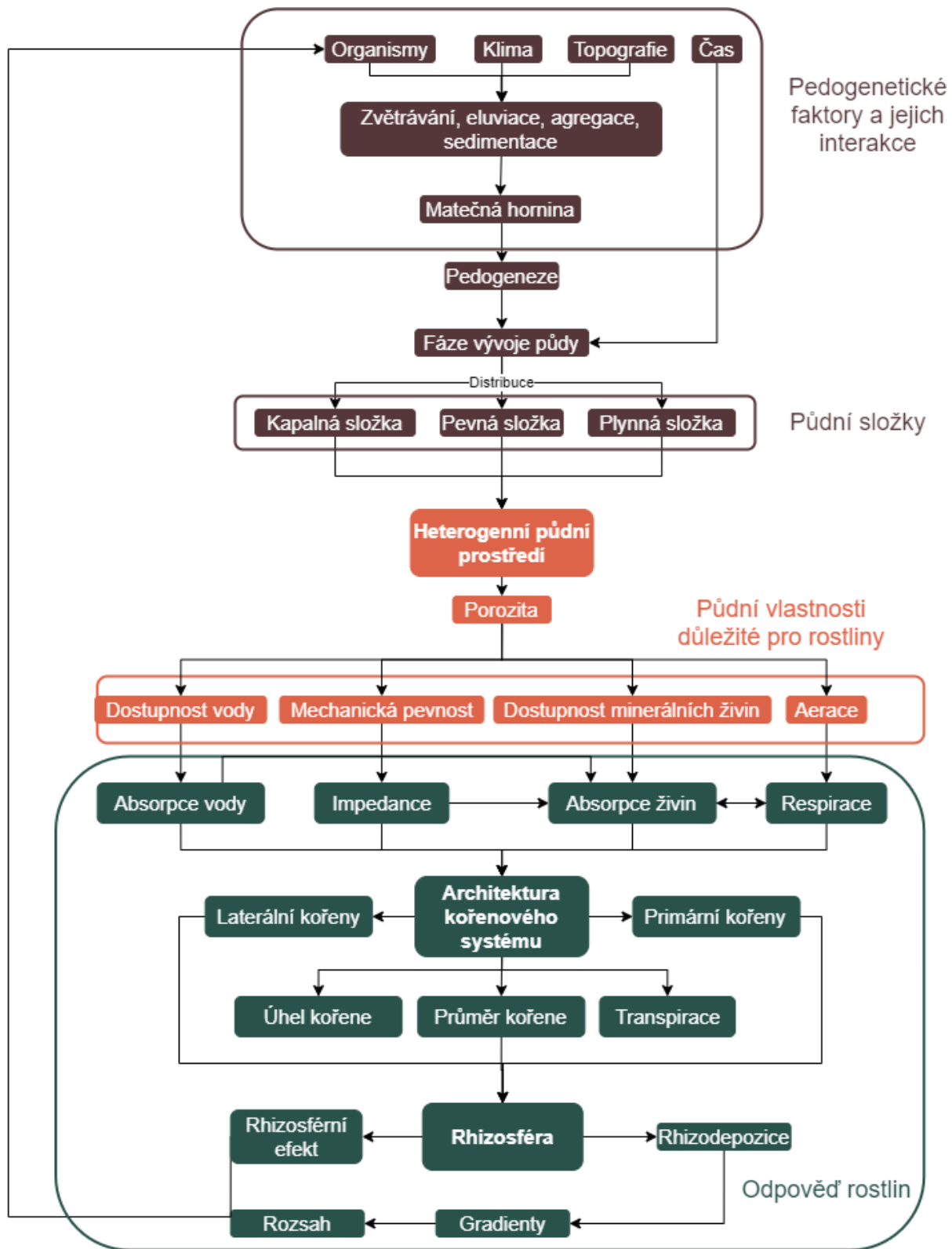
1 Úvod.....	1
2 Heterogenita půdního prostředí	3
2.1 Vznik a vývoj půdy	3
2.1.1 Transformace matečné horniny v regolit.....	3
2.1.2 Kolonizace regolitu a vznik půdy	4
2.1.3 Agregace půdních částic	5
2.2 Půdní voda	7
2.2.1 Infiltrace.....	7
2.2.2 Pohyb vody půdním profilem	7
2.2.3 Hystereze	8
2.3 Distribuce minerálních živin	9
3 Architektura kořenového systému	9
3.1 Kořenový systém a odpověď na exogenní podmínky.....	9
3.1.1 Nedostatek vody	10
3.1.2 Nedostatek minerálních živin	10
3.1.3 Kompaktní půda	11
4 Rhizosféra	11
4.1 Rozsah rhizosféry	11
4.1.1 Části rhizosféry.....	12
4.2 Gradienty v rhizosféře	14
4.2.1 Gradient vody	14
4.2.2 Gradient pH.....	15
4.2.3 Gradient exudátů.....	17
4.2.4 Gradient mucigelu a periferních buněk kořenové čepičky	18
4.2.5 Gradient bakteriálních populací.....	19
5 Závěr	21
6 Použitá literatura	22

1 Úvod

Půda je heterogenní systém, mění se v prostoru i čase (Lin, 2011). Na její vývoj mají vliv pedogenetické procesy, jako zvětrávání (Phillips et al., 2019), pohyby vody (Meij et al., 2018) a působení půdních organismů (Wilkinson et al., 2009) či antropogenní činností (Hu et al., 2018). Pedogenetické procesy v průběhu času vytváří, transformují a redistribuují jednotlivé půdní složky. Jejich heterogenní uspořádání vytváří prostředí pro život rostlin, kterým slouží jako mechanická opora a zdroj vody a minerálních živin. Půdní podmínky jsou však málo kdy optimální, půda může být příliš kompaktní, suchá, nebo chudá na živiny. Díky vysoké vývojové plasticitě jsou rostliny schopné maximalizovat zisk zdrojů skrze modifikaci kořenového systému (Atkinson et al., 2020; Gao et al., 2016; Kiba & Krapp, 2016) a nejbližšího okolí kořene (Neumann & Römheld, 1999; Zarebanadkouki et al., 2019).

Tato práce je rozdělena do tří celků, podle úrovní, na kterých se vybrané procesy projevují. (viz. 1. Tabulka). Jelikož je půda komplexní systém, je nutné si uvědomit, že všechny zmíněné procesy, probíhají v součinnosti a vzájemně se ovlivňují. Např. s nárůstem vodního obsahu vlivem srážek se kromě vodního potenciálu změny další parametry, jako hustota půdy, tepelná kapacita, aerace koncentrace solí, apod. (Jenny, 1941). Cílem této práce je představit dopad pedogeneze na heterogenitu půdy, její vliv na architekturu kořenového systému a působení rostliny na půdní prostředí.

Kapitola	Úroveň	Hlavní procesy	Parametry
Heterogenita půdního prostředí	km – m	Pedogenetické procesy – působení klimatu a topografie na matečnou horninu	Topografie, porozita, agregace, obsah minerálních živin a vody
Architektura kořenového systému	m – cm	Elongace kořene v porózním médiu, odpověď na exogenní faktory	Hustota půdy, distribuce minerálních živin a vody
Rhizosféra	cm – μm	Vznik koncentračních gradientů, modifikace půdních vlastností, absorpce vody a živin, interakce s mikroorganismy, rhizodepozice	Dostupnost vody a minerálních živin, pH, distribuce mikroorganismů



Obrázek 1. Vztahy mezi půdními složkami a procesy zodpovědné za půdní heterogenitu na třech úrovních a jejich provázanost. (převzato z Laliberté et al. 2013)

2 Heterogenita půdního prostředí

2.1 Vznik a vývoj půdy

Půda je otevřený systém tvořený pevnou, kapalnou a plynnou složkou organického či anorganického původu (Hartemink, 2016). Formování půdy začíná transformací matečné horniny působením pedogenetických faktorů, z nichž nejdůležitější je voda (Meij et al., 2018). Po dosažení určité porozity ji mohou kolonizovat první organismy a s jejich přísunem organické složky vzniká půdy. Následující vývoj je definovaný přesuny materiálu z a do půdního profilu, dále k transformaci a redistribuci jednotlivých složek napříč půdním profilem působením perturbací biotického, či abiotického původu (Hole, 1961). Tato dynamika popisuje progresivní a regresivní pedogenetický vývoj, který probíhá v půdách současně (Bajard et al., 2017; D. Johnson et al., 1987; Sommer et al., 2008). Progresivní pedogeneze vede k eluviaci – přesunu rozpustných složek do nižších profilů, horizonaci – vzniku půdních horizontů a rozšiřování půdního profilu shora, či zdola. Regresivní pedogeneze naopak způsobuje haploidizaci – ztrátu půdních horizontů, vznik retardantu – vrstev, které blokují progresivní vývoj a erozivní ztráty profilu (např. fragipan). Vznik půdy lze tedy považovat za prohlubování profilu a její vývoj je definován nelineární změnou jeho hloubky. Pro výzkum vývoje půdy se využívají tzv. chronosekvence – příbuzné vzorky půd, ovlivněné podobnými pedogenetickými faktory o určitém stáří, na kterých se zkoumá změna ve složení půdního profilu. Johnson & Watson-Stegner (1987) prezentují teoretický příklad chronosekvence, který dobře ilustruje průběh progresivního a regresivního vývoje půdy (viz. Obr. 2).

2.1.1 Transformace matečné horniny v regolit

Prvním předpokladem vzniku půdy, je transformace matečné horniny na regolit, který má vyšší porozitu. Ta má výrazný vliv na mechanickou pevnost (Heidari et al., 2014; Wu et al., 2017), na množství zadržované vody (Colombi et al., 2018; Jiang et al., 2020) a na povrch, ze kterého dochází k uvolňování minerálních živin. Za zvyšování porozity matečné horniny je zodpovědné fyzikálního (Eppes & Keanini, 2017) a chemické zvětrávání (Norton et al., 2014). To je zprvu způsobováno abiotickými procesy (tektonika, srážky, vítr, oxidace) teprve po dosažení určité porozity, je regolit kolonizován organismy, které jí dále modifikují. Intenzita fyzikálního zvětrávání závisí na přítomnosti mikroskopických prasklin (Scott & Wohl, 2019) a na pevnosti matečné horniny (např. síla potřebná k narušení mramoru (Schubnel et al., 2006) je až 3x vyšší než u vápence (Nicolas et al., 2017)). Náchylnost ke vzniku prasklin u všech typů hornin roste

se zvyšující se vlhkostí (Nara et al., 2017) a teplotou (Nara et al., 2011). Porozita u krystalických hornin, jako u žuly, je velmi nízká, kolem 1 % (Schild et al., 2001), zatímco u sedimentárního pískovce dosahuje 3 – 23 % (Heap et al., 2009). Působením klimatu jsou mikroskopické póry a praskliny infiltrovány vodou, která působí jak chemicky, tak fyzikálně. Byť je porozita žuly nízká, většina pórů kopíruje žíly biotitu (Schild et al., 2001), ve kterém při infiltraci vody dochází k vmezeření jejích molekul a zvýšení objemu biotitu až o 20 %, a tedy poklesu pevnosti horniny (Isherwood & Street, 1976; Yokoyama & Matsukura, 2006). Voda s sebou také přináší rozpuštěné soli, jejichž krystalizace uvnitř prasklin horninu mechanicky narušuje (Rodriguez-Navarro & Doehne, 1999). Obdobně působí cyklické střídání teplot, kdy dochází k zamrznání vody (nárůst porozity žuly vystavené 120 cyklům v rozmezí -30 °C a 20 °C každých 8 hodin, dosáhl 50 % (C. Liu et al., 2021)). Matečná hornina se časem dostává do fáze regolitu, kdy vzniká porózní matrix, ve které dochází ke gravitačnímu toku vody a její retenci (Jiang et al., 2020). V

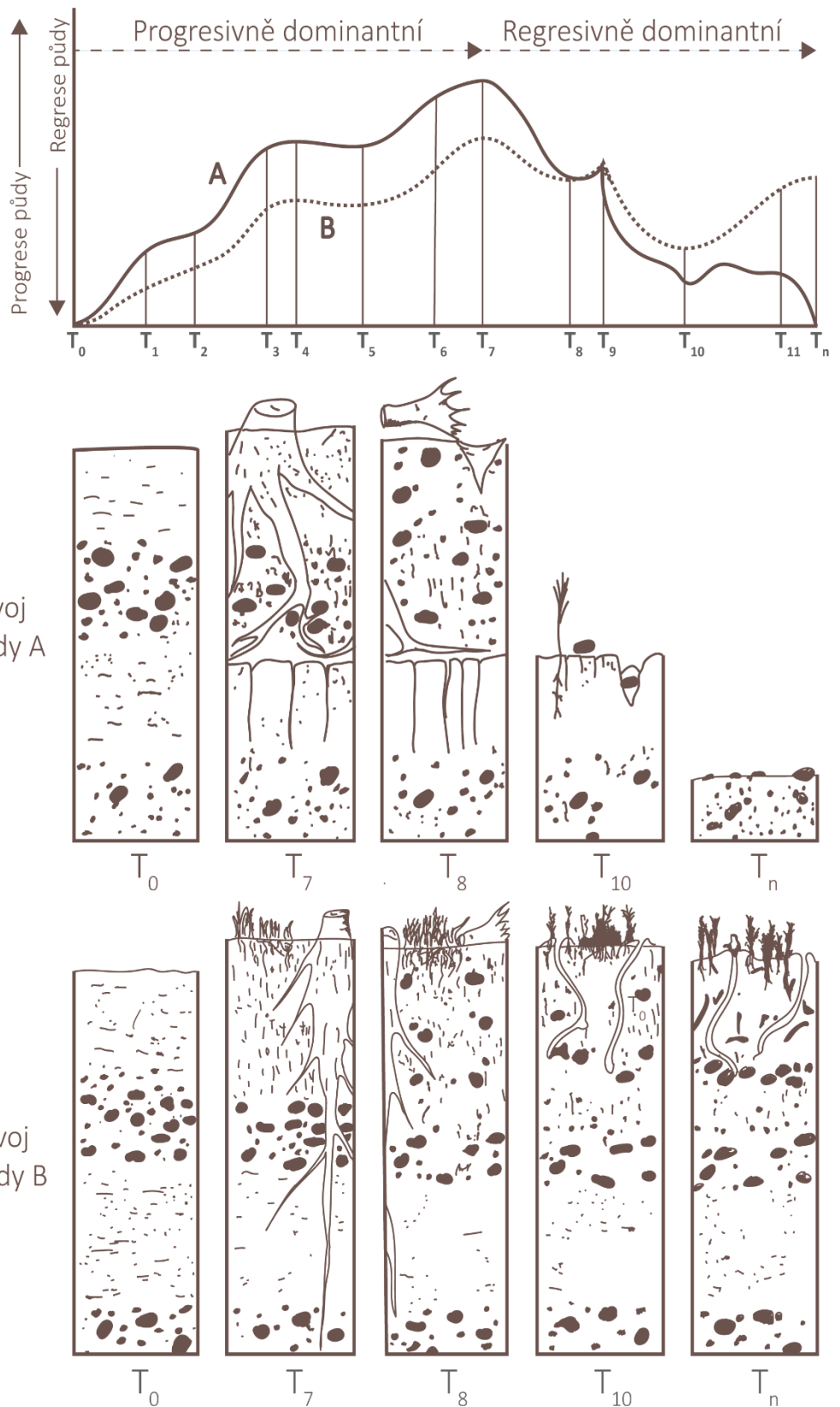
2.1.2 Kolonizace regolitu a vznik půdy

V této fázi začínají regolit, tvořený převážně menšími půdními částicemi (písek 2.0 – 0.05mm, spraš 0.05 – 0.002 mm a jíl < 0.002 mm (Soil Survey Staff, 1999)), kolonizovat organismy, jejichž přítomnost má vliv na zvětrávání, redistribuci půdy a erozi. Jelikož je půda mělká, vodní obsah nemusí být dostatečný. Kořeny rostliny penetrují půdu až k matečné hornině, kde je voda zadržována v mikropórech (Rempe & Dietrich, 2018; Witty et al., 2003). Tím způsobují další fragmentaci saprolitu (vrstva mezi regolitem a matečnou horninou), pod ním se nacházející matečné horniny, a prohlubují tak půdní profil (Hasenmueller et al., 2017). Kořeny působí na horninu rhizogenním zvětráváním (Garcia Arredondo et al., 2019). Příkladem je přeměna primárních minerálů na jílovité a jejich další modifikace v rámci rhizosféry (Khademi & Arocena, 2008). Na zvětrávání mají také vliv mykorrhizní houby, které pomáhají kořenům získávat těžko dostupné minerální živiny (Allen, 2007; Koele et al., 2014). Například hyfy (*Paxillus involutus*) v asociaci s kořeny borovice (*Pinus sylvestris*) jsou zodpovědné za silnou acidifikaci povrchu biotitu a následnou mobilizaci (50 – 65 %) K, (55 – 75 %) Mg, (80 – 85 %) Fe a (75 – 85 %) Al, z celkového obsahu vyskytujícího se ve svrchní vrstvě (40 nm) (Bonneville et al., 2011). Stejně tak bakterie (*Pseudomonas azotoformans*) při těsném kontaktu s biotitem mobilizují, (20 %) Fe a (71 %) Al z celkového obsahu (Wang et al., 2020).

2.1.3 Agregace půdních částic

Přítomnost organismů dále zvyšuje půdní porozitu agregací půdních částic (Feeney et al., 2006; Martens & Frankenberger, 1992; Zhang et al., 2008). Na úrovni kořenového systému dochází k agregaci půdních částic se SOM, vznikající z odumřelých částí kořenového systému s půdními částicemi nebo jejich spojování mucigelem (Angers et al., 1997; Mangalassery et al., 2013). Tím je dále zvyšována porozita, díky velikost mikro (20–250 μm) a makroagregátů (> 250 μm) (Regelink et al., 2015). Mucigel zvyšuje pevnost agregátů (zejména těch mezi 150 – 350 μm) (Brax et al., 2019). Použitím PAA (Polyacrylic acid), které má podobné vlastnosti jako mucigel došlo ke zvýšení stability agregátů ve vlhké písčité půdě ze 14.4 % na 82.7 %. U přirozeně stabilnější jílovité půdy vzrostla stabilita ze 71.2 % na 94.3 % (Buchmann et al., 2015). Kromě rostlin (Naveed et al., 2017) mají na agregaci vliv mykorrhizní houby (Moreno-Espíndola et al., 2007) a bakterie (Kaci et al., 2005). Přítomnost vegetace a asociovaných mikroorganismů tak zvyšuje stabilitu půdy a odolnost vůči erozi (Nciizah & Wakindiki, 2015). Haynes & Beare (1997) pozorovali efekt šesti druhů rostlin na půdní stabilitu. Při polní vodní kapacitě byl efekt minimální, jelikož voda zvyšuje kohezi půdních částic (Mullins & Panayiotopoulos, 1984), zatímco při vysušení půdy byl efekt výrazný a stabilita o 50–100% vyšší, v porovnání s kontrolou. Největší vliv měli *Fabaceae* - *Trifolium repens* a *Lupinus*. Zajímavé je že *Trifolium* ani *Lupinus* neměli největší kořenový systém. Autoři to vysvětlují vyšší koncentrací bakterií a asociací s hyfami hub. Při vysazení olše šedé (*Alnus incana*) inokulované *Melanogaster variegatus* došlo ke zvýšení stability půdních agregátů, zároveň délka kořenového systému na objem půdy (cm cm^{-3}) vzrostla až o 40 % v porovnání s rostlinou bez mykorrhizy (Graf & Frei, 2013). Autoři zastávají názor, že těchto interakcí lze využívat v eko-inženýrských aplikacích při stabilizaci svahů. Naopak Bast et al. (2014) tvrdí, že *in situ* nebylo dosaženo stejného efektu, na silně erodovaných svazích. To že rostliny v asociaci s houbami a bakteriemi zvyšují porozitu a stabilitu půdních agregátů také pozitivně ovlivňuje infiltraci a transport vody (Kodešová et al., 2009), výměna plynů mezi půdou a atmosférou (Mangalassery et al., 2013), stabilita půdních agregátů (J. Liu et al., 2021) a dostupnost minerálních živin (Zhong et al., 2019). Na základě pozitivní zpětné vazby tak dochází ke zvyšování půdní heterogeneity.

Obrázek 2 – Vývoj půd (A) a (B) začínající v identických podmínkách až na větší množství povrchové vody, které se dostává na půdu (A) vlivem rozdílné topografie. V časech $T_0 - T_7$ půdy prodělávají progresivní vývoj, který je u půdy (A) urychlen větší mírou eluviace. Malé množství materiálu přibývá v $T_0 - T_7$ vlivem nánosu větru a zaplavení. V $T_4 - T_5$, lze pozorovat slabý regresivní puls způsobený rostlinnou expanzí. Půda (A) je osídlena rostlinnými druhy, které produkují kyselejší opad, který posiluje eluviaci, navíc se mezi $T_2 - T_7$ vytváří fragipan. Období $T_7 - T_8$, je charakterizováno silným větrem, zodpovědným za vyvrácení stromů, které je ještě intenzivnější u půdy (A), kvůli přítomnosti fragipan. V $T_8 - T_9$, je obnoven progresivní vývoj doprovázen sukcesí nových druhů rostlin, která je v T_{10} přerušena antropogenní činností. V případě půdy (A) dojde k vykácení lesa a následné silné erozi, odkrytí aluviální fragipan (nezerodovanou horninu) a navrácení pedogenetického vývoje dané půdy na začátek. Půda (B) po vykácení (T_{10}) porůstá trávami a stává se útočištěm malých herbivorních obratlovců, jejichž činností dochází k dočasnému regresivnímu vývoji. Translokace půdy v $T_{11} - T_n$ dává vzniknout plně vyvinutým horizontům a půda (B) je v T_n velmi odlišná od půdy (A). Johnson & Watson-Stegner (1987)



2.2 Půdní voda

2.2.1 Infiltrace

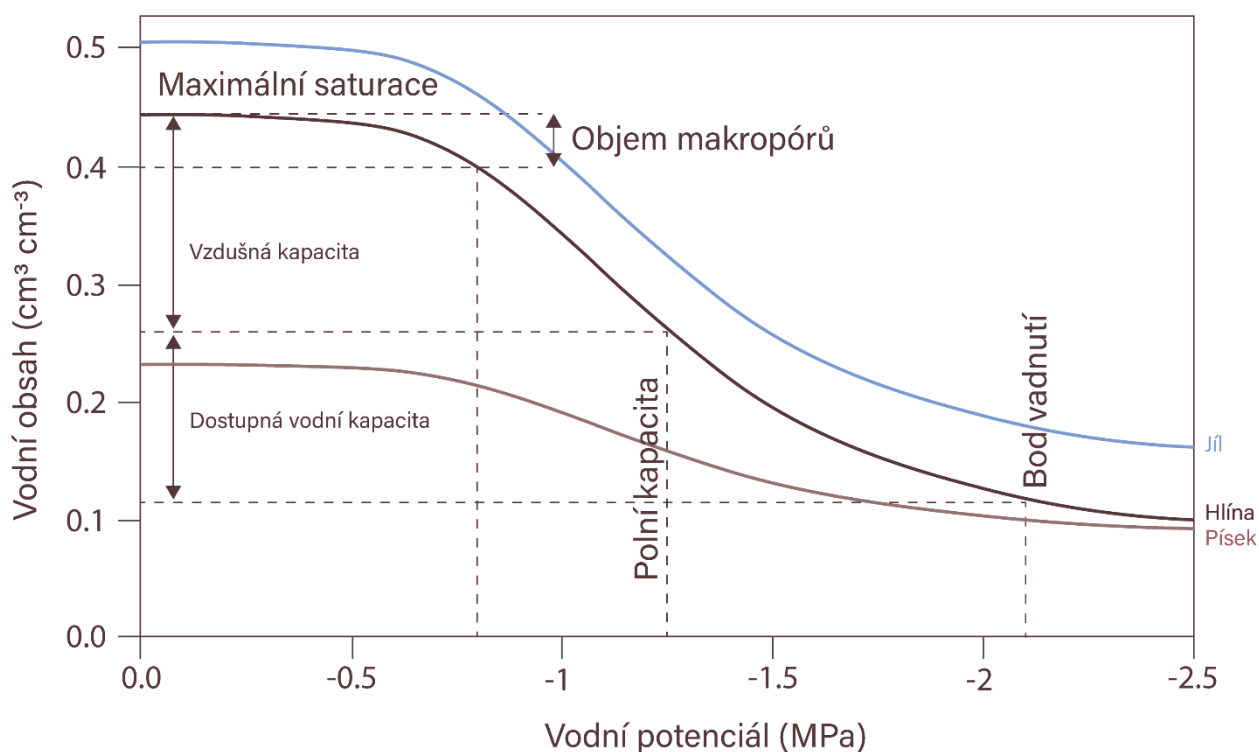
Míra infiltrace závisí na klimatu, intenzitě srážek (Diskin & Nazimov, 1996; Nguyen et al., 2018) a topografii dané oblasti (Guo et al., 2019). Negativní vliv na infiltraci má zvýšená hustota půdy (Gregory et al., 2006; Papierowska et al., 2020), množství organické hmoty ve formě listů, jehlic nebo rhizodepozitů (Holder, 2007; Naveed et al., 2019; Papierowska et al., 2020). Naopak SOM ve formě odumřelých kořenů má na infiltraci pozitivní vliv. V půdě porostlé tolicí (*Medicago sativa*) stoupla infiltrace o 27.7 %, (Guo et al., 2019). Opakováním cyklů zaplavení a vysušení také může zvyšovat rychlost infiltrace a infiltrační kapacita půdy (Cheng et al., 2020).

2.2.2 Pohyb vody půdním profilem

Pohyb vody závisí na hodnotě vodního potenciálu μ_w , jehož gravitační a matriční složka hraje největší roli (Philip, 1969). V nesaturované půdě nejdříve voda smáčí svrchní vrstvu a vlivem gravitace a kapilarity dochází ke vzniku mokré zóny. Za laboratorních podmínek Guo et al. (2020) pozorovali zprvu horizontální pohyb vody vlivem sorpce, který přechází ve vertikální infiltraci. Rychlost infiltrace je v této fázi nejrychlejší, jelikož jsou póry prázdné a vodní potenciál negativní. Po zaplnění pórů začne voda putovat dolů, jelikož gravitační potenciál roste s množstvím vody (vyšší vodní sloupec o větší hmotnosti). Rychlost infiltrace klesá, ale infiltrační rychlost zůstává konstantní, jelikož se jedná o saturovaný tok. Když mokrá zóna dosáhne na matečnou horninu, její pohyb se zastavuje, vodní potenciál se blíží nule a dosahuje maximální hodnoty saturace (viz. Obr. 3). V závislosti na porozitě lze u půd sledovat rozdílné retenční křivky (viz. Obr. 3). Kromě maximálního vodního obsahu, retenční křivky definují dvě důležité hodnoty. K ustálení polní kapacity dochází potom, co jsou makropóry vyprázdněny vlivem gravitace a zbylá voda se ztratí evaporací. Za tohoto matričního potenciálu je odpovídající vodní obsah dostupný rostlinám. Bod vadnutí je hodnota vodního potenciálu, kterou rostliny nejsou schopné překonat a tím pádem je pro ně voda nedostupná (viz. Obr. 3).

V rámci polní kapacity je za transport vody zodpovědná transpirace (Brooks et al., 2002). Intenzivně transpirující rostliny, během horkých dnů, vytahují vodu z hlubších půdních horizontů (Burgess et al., 1998). V noci, s poklesem transpirace se nadbytečná voda uvolňuje, čímž dochází k opětovné saturaci svrchního horizontu. Tento proces, tzv. hydraulický lift, je

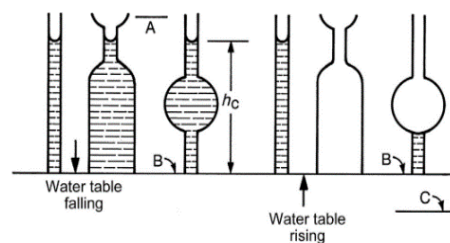
zodpovědný za diurnální i sezónní redistribuci vody napříč půdním profilem (Burgess et al., 1998; Ishikawa & Bledsoe, 2000).



Obrázek 3. Rozdílné retenční křivky pro jíl, hlínu a písek. Jejich rozdíl je důsledkem rozdílné porozity, která vychází z velikosti půdních částic. Závisí také na obsahu SOM. Jíl je navíc schopný vázat větší množství vody, než ostatní částice. (převzato z Martin 1962).

2.2.3 Hystereze

Skutečná vodní retenční se však, od té ideální zobrazené pomocí retenčních křivek, liší. Hlavním důvodem je hydraulická hystereze (Topp, 1971), která vzniká v důsledku neuniformního tvaru a průměru půdních pórů. Z čehož vychází rozdílné hodnoty kontaktních úhlů mezi vodou a povrchem pórů, rozdílné tvary menisků a heterogenní pohyb vody půdou (Gomez et al., 2013). Pro další informace se odkazují na (Zhou, 2013). Na Obr. 4 je jednoduchý model, který předpokládá pouze vertikální pohyb vody. V závislosti na směru pohybu, dochází k rozdílné saturaci. Při toku shora jsou póry plně saturované, zatímco při sorpci zespod jsou plně saturovány pouze kapilární póry o konstantním průměru. Širší póry zaplněny nejsou, jelikož kapilární síla není dostatečná.



Obrázek 4. Rozdílný průměr pórů a jejich vliv na vodní retenci v závislosti na klesání, či stoupání vodní hladiny. (převzato z Kirkham, 1961)

2.3 Distribuce minerálních živin

Na globální úrovni jsou N a P nejdůležitějšími živinami, vzhledem k jejich často limitujícím koncentracím (Fay et al., 2015). Dusík je majoritně produktem aktivity N_2 fixujících bakterií (Masson-Boivin & Sachs, 2018) a dekompozice SOM, při které dochází k jeho mineralizaci (Murphy et al., 2017). V porovnání s fosforem nedochází k jeho deficienci v mladých půdách. Naopak Fosfor se do půdy dostává zvětráváním matečné horniny a jeho koncentrace je proto fixní (Walker & Syers, 1976; Williams et al., 1967). V závislosti na původu matečné horniny (magmatická, sedimentární, metamorfovaná) je koncentrace značně rozdílná. Pokud je od začátku vzniku půdy přítomen v malém množství, silně to zpomaluje sukcesi organismů. V některých případech může koncentrace dosahovat pouhých $40 \mu\text{g P g}^{-1}$ půdy (G. Brown et al., 1984). I přes limitní koncentrace jsou tyto půdy často pokryté vysoce diverzifikovanou vegetací (Laliberté et al., 2013). Z chronosekvencí vyplývá že v průběhu času dochází k jeho výrazným ztrátám (Turner & Laliberté, 2015). Pokud je půda kolonizována organismy, ztráty se zpomalují vlivem jeho recyklace ve svrchních horizontech, kde dochází k mineralizaci SOM, stejně jako N a C.

Na globální úrovni lze pozorovat trendy v distribuci těchto dvou prvků (Augusto et al., 2017). Dostupnost dusíku je limitující hlavně, v suchých oblastech a klesá s rostoucí zeměpisnou šířkou, není tak závislá na fázi zvětrávání ani matečné hornině. Důvodem jsou nehostinné klimatické podmínky pro organismy zodpovědné za mineralizaci SOM. Dostupnost fosforu naopak vysvětluje matečná hornina a fáze zvětrávání. Zejména v oblasti tropického pásu, kde jsou půdy nejvíce zvětralé je jeho koncentrace v půdě minimální ve vysoké V oblasti tropického pásu je více limitující P.

3 Architektura kořenového systému

3.1 Kořenový systém a odpověď na exogenní podmínky

Hlavní funkcí kořenového systému je absorpce živin, vody a upevnění rostliny. Byť je jeho architektura (RSA) geneticky predeterminována a regulována na základě endogenních faktorů (Terpstra & Heidstra, 2009), které vytvářejí základní morfologii, dochází k její modifikaci v odpovědi na heterogenní distribuci zmíněných zdrojů (Malamy, 2005). Obecně se rostliny dělí podle RSA na alorhizní (typická pro dvouděložné a nahosemenné) a homorhizní (typická pro jednoděložné) (Osmont et al., 2007). Příčnou modifikace RSA je odpověď na stres z nedostatku živin (Gruber et al., 2013), vody (Gregory et al., 2006), kyslíku (Asady & Smucker, 1989) a

mechanické impedance (Tracy et al., 2012), které většinou vychází ze snížené půdní porozity (viz. Obr. 1). Zdrojem jejího snížení bývá často paradoxně intenzivní zemědělství, kdy ve snaze maximalizovat výtěžek, za využití těžkých strojů vzniká kompaktní půda (Alaoui & Diserens, 2018). Vzhledem k heterogenitě půdního prostředí jsou nejdůležitějšími parametry kořenového systému jeho povrch a objem půdy, který pokrývá. Povrch kořene definuje množství absorbovatelných zdrojů, naopak objem prozkoumané půdy definuje pravděpodobnost, se kterou tyto zdroje nalezneme. Zároveň s nárůstem obou parametrů roste objem rhizosféry a s ním vliv rostliny na půdní prostředí (viz. Rhizosféra). Limitace obou parametrů je dána investicí biomasy a funkční rovnováhou kořene a prýtu.

3.1.1 Nedostatek vody

Dostupnost vody závisí na míře infiltrace, na kterou má velký vliv přítomnost rostlin. Nedostatek vody vede k inhibici růstu laterálních kořenů (Xiong et al., 2006; Zhan et al., 2015) a prodlužování kořenového systému, tzv. „steep, cheap and deep“ ideotyp (Lynch, 2013). Tento ideotyp byl pozorován hlavně na kukuřici (*Zea mays*), za vodního stresu a nedostatku dusíku. Typické je právě snížení počtu laterálních kořenů, zvýšení úhlu, pod kterým kořeny rostou, což koreluje s hloubkou, které dosahují. Kořeny vykazují pozitivní hydrotropismus, který je doprovázen poklesem asymplastů v kolumele (Takahashi et al., 2003) jedná se o tradeoff mezi gravitropismem. V případě velkého sucha dochází až k PCD buněk kořenové čepičky (Duan et al., 2010). Zároveň ovlivňuje schopnost rostlin absorbovat minerální živiny (viz. níže).

3.1.2 Nedostatek minerálních živin

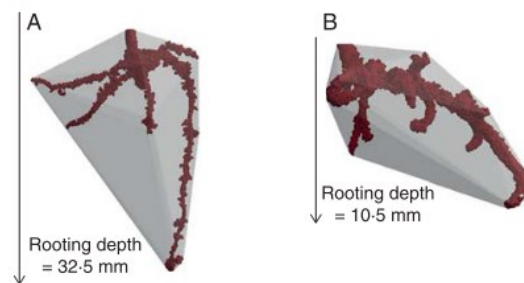
Nejdůležitější živiny, které mají vliv na rostlinou produkci jsou N a P. Předpokladem absorpce minerálních živin je jejich kontakt s povrchem kořene. Existují tři způsoby, kterými se minerální živiny dostávají k povrchu kořene (S. A. Barber et al., 1963; P. Marschner & Rengel, 2011). První je kořenový záchyt, jehož přínos živin není příliš významný, ale je důležitý ve vztahu k nárůstu objemu prozkoumané půdy. Většina živin je proto absorbována hromadným tokem vody a v ní rozpuštěných živin a difúzí (Barber et al., 1963; Barber, 1995). Autoři odhadují na základě dat ze 135 půd, že za přísun Ca a Mg, přítomných v půdě ve velkém množství, je zodpovědný hromadný tok. Naopak K a P přítomné v malém množství, se ke kořeni dostávají difúzí.

Většina výzkumu odpovědi RSA na nedostatek minerálních živin je prováděna na mladých rostlinách huseníčku (*Arabidopsis thaliana*), které rostou na agarových miskách, tyto odpovědi se však výrazně liší od těch *in situ*. Často dochází ke kompenzačnímu růstu v místech

bohatých na živiny (Drew, 1975). Hustší a delší kořenový systém pokryje větší objem půdy. Po nalezení místa se zvýšenou koncentrací živin dochází k lokálnímu zvýšení růstu a tvorbě postranních kořenů. V případě fosforu, který se nachází ve vyšších půdních horizontech Lynch & Brown (2001) pozorovali výraznější větvení kořene v zónách s vyšší koncentrací P, také úhel pod kterým kořeny rostly byl v zónách bohatých na fosfor nižší.

3.1.3 Kompaktní půda

Kompaktní půda má vyšší hustotu a kořeny musí překonávat větší mechanickou impedanci (Jin et al., 2013; Lipiec et al., 2012). Rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum*) rostoucí v kompaktní půdě měly kratší kořen až o 22 cm (viz. Obr. 5). Vzrostl také celkový průměr kořene i kořenové čepičky. Rozdíl v množství laterálních kořenů nebylo signifikantní, ale úhel, pod kterým LR rostly je bližší 90°. Celkový průměr kořene i kořenové čepičky byl větší, ale i přesto objem kořenového systému klesl a (Tracy et al., 2012). Nevýznamný rozdíl v rychlosti elongace kořenů autoři vysvětlují přítomností velkého množství horizontálně propojených pórů. To potvrzují



Obrázek 5 – Rozdílná RSA kořenového systému 10 denního rajčete (*Solanum lycopersicum*) v kompaktní (B) a nekompaktní (A) půdě. Obrázek pořízen pomocí X-Ray micro-computed tomography. (převzato z Tracy et al., 2012)

Atkinson et al. (2020), kteří pozorovali preferenční růst kořenů pšenice (*Triticale*) v makropórech (tzv. trematotropismus). Tento efekt byl výraznější v půdě o hustotě 1.6 g cm^{-3} , kdy 68.8 % kořenů interagovalo s póry, v porovnání s 1.2 g cm^{-3} , kdy interagovalo pouhých 12.5 %. Hustota půdy má vliv i na délku kořenových vlásků (Haling et al., 2014). Změny jsou pozorovatelné i na nadzemních částech rostliny. Listová plocha, počet listů a délka stonku u kukuřice (*Zea Mays*) a pšenice (*Triticale*), klesaly se zvyšující se hustotou půdy, naopak shoot/root ratio nepatrně rostlo o zhruba 6 % u (*Triticale*) a až o 22 % u (*Zea Mays*). Rostliny v kompaktní půdě prozkoumají menší objem půdy a vzhledem k poklesu povrchu kořenového systému, tak přichází o část absorpční kapacity. Což ve výsledku vede ke snížení produkce biomasy.

4 Rhizosféra

4.1 Rozsah rhizosféry

Termín rhizosféra poprvé použil Hiltner v roce 1904 (Darrah, 1993) pro popis objemu půdy, ve kterém rostliny ovlivňují mikroorganismy. V současnosti se za rhizosféru považuje objem

půdy, který se od té okolní liší řadou biochemických a fyzikálních vlastností, v důsledku růstu kořene, jeho absorpce vody a živin, respirace, rhizodepozice a interakce s bakteriemi a mykorrhizními houbami (Hinsinger et al., 2009; Kuzyakov & Razavi, 2019). Největším problémem ve studiu rhizosféry je její vizualizace. Rhizosféra je těžce pozorovatelná, jelikož se nachází pod povrchem půdy a její rozsah je malý a závisí na pozorovaném parametru. Vzhledem k tomu je jedinou možností, jak ji kvantifikovat sledováním jednotlivých procesů. Každý z nich poskytuje informaci o rozsahu a časové proměnlivosti rhizosféry ve formě koncentračního gradientu.

Jedním z pozorovatelných projevů rhizosférních procesů u některých čeledí rostlin (*Fabaceae* a *Poaceae*) je formace rhizosheats - pochev, tvořených půdními částicemi, slepenými rhizodepozity, které obalují kořeny (viz. Obr. 6) (L. K. Brown et al., 2017). První podmínkou jejich vzniku je vylučování mucigelu, který drží částice pohromadě. Stabilita půdních agregátů je proto v oblasti rhizosféry, v porovnání s okolní půdou, vyšší (Young et al., 2001). Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, díky agregaci jsou v rhizosféře lepší podmínky pro pohyb vody, živin a vzduchu.

Druhou podmínkou jejich vzniku je přítomnost kořenových vlásků, jejichž množství pozitivně koreluje s formací rhizosheats (Haling et al., 2014; Watt et al., 1994). V suché půdě je průměr rhizosheats až 5x větší než průměr kořene, zatímco ve vlhké pouze 1.5x větší. Zároveň rhizosheats vznikající v suché půdě silněji adherují (Watt et al., 1994), čemuž odpovídá jejich častější výskyt u trav aridních oblastí (Bailey & Scholes, 1997; L. K. Brown et al., 2017). Byť se jedná o projev rhizosférních procesů, rhizosheats nedefinují celkový rozsah rhizosféry. I v aktuální literatuře se stále vyskytuje záměna těchto termínů (York et al., 2016).



Obrázek 6 – Silně vyvinuté rhizosheats. (převzato z <https://soils.vidacycle.com/>)

4.1.1 Části rhizosféry

Rhizosféru lze rozdělit na (i) endosféru, (ii) rhizoplane a (iii) ektorhizosféru. Toto členění se používá k oddělení nik osídlených specifickými druhy bakterií (Dong et al., 2019). Byť to neodpovídá dříve uvedené definici, i vnitřní prostředí kořene lze do rhizosféry počítat. Endosféra, (dříve endorhizosféra (Balandreau & Knowles, 1978)) vymezuje oblast apoplastu vně endodermis, napříč primární kůrou kořene až po buňky rhizodermis. Je kolonizována

bakteriemi (Emami et al., 2019) a houbami (Sarkar et al., 2019). Rhizoplane je vymezeno povrchem kořene, včetně kořenových vlásků. Odděluje endosféru od ekorhizosféry a tvoří první bariéru pro vstup mikroorganismů (Barelli et al., 2018; Bolton et al., 1990). Ektorhizosféra se nachází vně rhizoplane a odpovídá původní definici. Určuje vnější rozsah rhizosféry a většina zmiňovaných gradientů vzniká právě v ní.

Výrazným rhizosférním procesem je vylučování nízkomolekulárních organických látek, tzv. rhizodepozice. Tyto látky jsou metabolizovány v krátké vzdálenosti od kořene mikroorganismy. Patří sem pasivně vylučované exudáty, aktivně vylučovaný mucigel, sekrece a enzymy. Rostlina vynakládá v průměru kolem 20 % celkového asimilovaného uhlíku právě na ni (J. M. Lynch & Whipps, 1990). Např. kukuřice (*Zea mays*) alokuje zhruba 28 % asimilátů do kořenů, z nichž je 52 % spotřebováno k rhizodepozici (Whipps, 1985). Zatímco Ječmen (*Hordeum vulgare*) alokuje 54 % asimilátů do kořenů a 21 % bude využito k rhizodepozici, více bude sloužit k respiraci 48 % (Whipps, 1984). Vzhledem k množství rhizodepozitů jsou děleny na základě svého původu, lokalizaci a mechanismu vylučování (Rovira et al., 1979). Rhizodepozity mají bezprostřední dopad na širokou škálu půdních vlastností jako je mobilizace živin (D. L. Jones & Darrah, 1994) a vody (Young, 1995), formaci agregátů (Haling et al., 2014) a sekvestraci uhlíku. Také mají přímý vliv na modulaci mikrobiálních populací a udržování jejich vysoké aktivity (Benizri et al., 2002; Huang et al., 2020). Germida & Siciliano (2001) pozorovali rozdílnou diverzitu bakteriálních populací u různých kultivarů pšenice (*Triticum*), což přisuzují specifickému spektru vylučovaných rhizodepozitů. To znamená, že rhizodepozice je druhově i genotypově specifická, a každá rostlina vytváří unikátní rhizosférní prostředí.

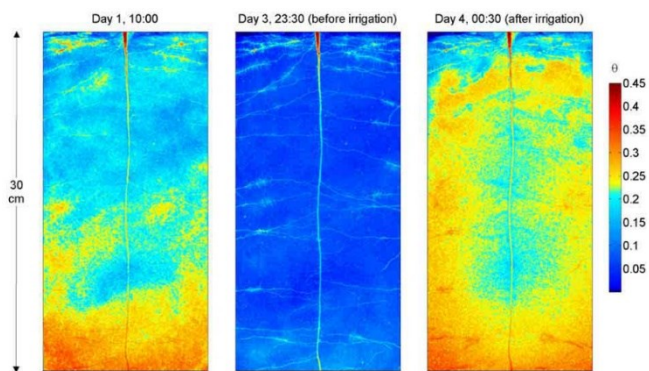
Modulace mikroorganismů rhizodepozity má vliv na tzv. rhizosphere priming effect – intenzivní mineralizaci SOM mikroorganismy. Přes malý objem půdy, který rhizosféra představuje, má tento efekt nepostradatelnou roli v globálních cyklech C, N a P (Finzi et al., 2015). Obsah těchto prvků v terestriálních ekosystémech je odhadován na 2767, 135 a 31 Gt, z nichž 77 %, 94 % a 67 % je uloženo právě v SOM (Jobbágy & Jackson, 2000; Y. Wang et al., 2010). Uhlíku v SOM je tak více než v rostlinné biomase a atmosféře (Schimel, 1995). Díky mineralizaci SOM mikroorganismy, a jejich zpětnému vstřebání rostlinami, jsou udržovány všechny terestriální ekosystémy na planetě. Intenzita tohoto efektu je druhově specifická (Xiaojuan Wang et al., 2016). Přítomnost kořenů zvyšuje dekompozici SOM. Na základě hodnot vylučovaného CO₂ z půdy, za využití ¹³C tracer metody (W. Cheng et al., 2003) pozorovali nárůst RPE mezi 0 - 380 %

4.2 Gradienty v rhizosféře

4.2.1 Gradient vody

Jednou z nejdůležitějších vlastností kořenů je absorpce vody. Její tok je poháněn transpiračním proudem, který vzniká za předpokladu dostatečně vlhké půdy a vysokého rozdílu hodnot vodního potenciálu mezi povrchem listů a okolním prostředím (Brooks et al., 2002). Vlivem absorpce vody vzniká v rhizosféře vodní gradient. Zajímavé je, že těsně po zavlažování, kdy je půda maximálně saturovaná, je vodní obsah v oblasti kořenů nižší. Naopak při vysušení je koncentrace vody těsně u kořene vyšší (Carminati, 2013). Tato dynamika vychází z vlastností mucigelu, který je za nízkého vodního potenciálu schopen absorbovat vodu, ale na druhou stranu při jeho kompletním vysušení působí krátkodobě hydrofobně. Je to podobné jako při infiltraci vody. Při nesaturovaném toku je mucigel schopný absorbovat velké množství vody. Jakmile se však stává půda a rhizosféra saturovanou, vzhledem ke složité struktuře struktuře působí mucigel jako částečná zábrana v toku vody. Rhizosféra je tak při nízkém matričním potenciálu více vodivá, ale při dostatku vody je vodivá méně (Carminati et al., 2011). Když je půda dlouhodobě vlhká je pravděpodobné, že nedochází k modifikaci rhizosféry, jelikož vylučování mucigelu je energeticky náročné a navíc by bylo nevýhodné (Carminati, 2013)

Efekt je však patrný při výrazných změnách vlhkosti, kdy se projevují hydrofobní vlastnosti mucigelu. Při poklesu vodního potenciálu se mucigel s vodou přesouvají do pórů o snižujícím se průměru. Dehydratovaný mucigel zvyšuje kohezi mezi půdními částicemi a mikroskopické póry ucpává, čímž snižuje hydraulickou konduktivitu rhizosféry (Mutez Ali Ahmed et al., 2016). S rostoucí koncentrací mucigelu roste i kontaktní úhel, pod kterým je smáčen vodou - míra repelence (Mutez Ali Ahmed et al., 2016; Benard et al., 2018). Tento jev se zdá neintuitivní, ale jelikož je tok vody oboustranný, snížení konduktivity zamezuje ztrátám vody skrze kořenový systém v extrémně suchých podmínkách. Plně dehydratovaný mucigel z kořenové čepičky kukuřice (*Zea*) má vodní potenciál kolem -11 MPa, daleko nižší než okolní půda (viz. V prvních 120 sekundách po rehydrataci zvyšuje svůj vodní obsah o 3000 %, oproti suché hmotnosti (Guinel &



Obrázek 7 – Změna ve vodním obsahu mezi rhizosférou a okolní půdou v závislosti na vodním stavu. Před zavlažováním je zřetelně vidět vyšší vodní obsah v rhizosféře, zatímco po zavlažování je kolem kořene nižší vodní obsah než v okolní půdě. (převzato Carminati, 2013)

McCully, 1986; McCully & Boyer, 1997). Pokud je tedy přísun vody stálý, je mucigel rehydratován a dále výrazně zvyšuje konduktivitu, jak bylo zmíněno výše. Počáteční obsah vody je v půdě s mucigelem (po plné hydrataci) 2–3x vyšší než v půdě bez mucigelu, a pokles vlhkosti je výrazně pomalejší (Mutez A. Ahmed et al., 2014).

Při vysušení půdy je zvýšený obsah vody pozorovatelný až do vzdálenosti 2 mm od povrchu kořene (Moradi et al., 2011). Vodní gradienty jsou velmi dynamické, jelikož na ně působí diurnální změny (Caldeira et al., 2014), morfologie kořene (Rudolph-Mohr et al., 2017) a variabilita půdního prostředí

4.2.2 Gradient pH

Ke vzniku pH gradientů přispívá vylučování H^+ a OH^- rostlinou, v důsledku zachování kation aniontové rovnováhy, a také jako odpověď na nedostatek živin, nebo přítomnost toxických koncentrací Fe, nebo Al. Rozdílnou změnu pH živného roztoku pozorovali už Hoagland & Broyer (1940), po vystavení kořenů ječmene (*Hordeum*) odlišným koncentracím solí. Riley & Barber (1971) tento proces zkoumali na sóje (*Glycine max*). Pozorovaný nárůst pH v rhizosféře přisoudili vstřebávání nitrátu, který byl jediným zdrojem dusíku. Většina prací zaměřených na toto téma se věnuje právě vlivu dusíku (Guerrero et al., 1998). Rostliny jej vstřebávají ve formě nitrátu (NO_3^-), amoniaku (NH_4^+) nebo aminokyselin (David L. Jones & Kielland, 2012), a lze tak sledovat oba typy odpovědi. Absorpci aniontů dochází k alkalizaci půdy, zatímco vstřebáváním kationtů k acidifikaci (Feng et al., 2020; Haynes, 1990; Magalhães & Huber, 1989; Van Beusichem et al., 1988). Rozsah a intenzita změn pH je druhově specifická (Rudolph et al., 2013; Xiaojuan Wang et al., 2016). Marschner & Romheld (1983) zkoumali změny pH na čtyřech druzích – na kukuřici (*Zea*), pšenici (*Triticum*), cizrně (*Cicer*) a jetelu (*Trifolium*). Zdroj dusíku byl dodáván ve formě nitrátu, amoniaku a N_2 . Výchozí hodnota pH u kukuřice zásobené nitrátem stoupla z 6 na 7.5 pH. Naopak při zásobení amoniakem pH kleslo z 6 na 4 jednotky. Při snížení koncentrace nitrátu o 75 % dochází k acidifikaci v apikálních částech kořenového systému kukuřice, zatímco v bazálních pH narůstá.

Při absorpci iontů je narušena rovnováha cytoplasmatického pH a vylučování H^+ a OH^- je důsledkem aktivace mechanismů zodpovědných za její ustálení (Haynes, 1990). Dalším mechanismem jsou fyzikální pH-staty spojené s transportem protonů a dalších iontů přes plasmatickou (Felle, 1991) nebo vakuolární membránu (Siebke et al., 1992; Song et al., 2004). Specifickým mechanismem pro rostliny jsou biochemické pH-staty (Davies, 1986; Raven, 1985). Při zvýšení pH dochází k syntéze organických kyselin z jejich neutrálních prekurzorů

(oxaloacetát z PEP, pomocí PEP karboxylázy). V případě nižšího pH je průběh opačný (pyruvát z malátu, pomocí malát dehydrogenázy).

K modifikaci pH rhizosféry dochází v případě Fe deficiencie. Existují dva typy odpovědi. Většina rostlin, vyjma *Poaceae*, patří k I. skupině, jejichž odpověď zahrnuje navýšení vyloučeného H^+ a redukčních látek v kořenech (J. C. Brown & Ambler, 1973) a vylučování chelatačních látek (J. C. Brown et al., 1991). Skupina II. vylučuje fyto siderofory a disponuje vysoce afinitním transportním systémem pro Fe^{3+} . Römheld et al. (1984) popisují zvýšené vylučování protonů kořeny kukuřice (*Helianthus annuus*), za Fe deficiencie nebo přidání amoniaku, či draslíku. U Fe deficientních kořenů byly protony vylučovány hlavně v apikální zóně kořene, což autor vysvětluje indukcí růstu tzv. rhizodermálních transferových buněk (Römheld & Kramer, 1983). Ty jsou uzpůsobené k přenosu látek na krátké vzdálenosti a mají vysokou H^+ -ATPázovou aktivitu (Haynes, 1990; V Römheld & Kramer, 1983).

Nedostatek P, stejně jako Fe, je doprovázen zvýšeným vylučováním H^+ (Bertrand et al., 1999; Neumann & Römheld, 1999). Rostliny rajčete (*Solanum*), cizrny (*Cicer*) a lupiny (*Lupinus*) pěstované v P deficientním roztoku snížily jeho pH z původních 7 na 4.0, 4.9 a 4.7 (Neumann & Römheld, 1999). Specifickou adaptací na P deficienci jsou proteoidní kořeny. V případě lupiny bílé (*Lupinus albus*), mohou dosahovat až 50 % celkové hmotnosti kořenového systému (Dinkelaker et al., 1989). V rhizosféře proteoidních kořenů dochází k intenzivní acidifikaci, vlivem zvýšené aktivity H^+ -ATPázy (Yan et al., 2002) a vylučování organických kyselin, zejména citronové, které vede k poklesu pH na 4.8 z původních 7.5 (Dinkelaker et al., 1989). Vylučování kyseliny citronové a jablečné dosahuje $7051 \text{ nmol (g FW)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $1539 \text{ nmol (g FW)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Massonneau et al., 2001). Dalším příkladem aktivní změny pH, je odpověď na Cu, Al (Caires et al., 2008) a Mn (Y. L. Huang et al., 2016) toxicitu. V kyselých půdách s vysokou koncentrací Cu, dochází k alkalizaci v rozmezí mez 1 – 2 pH (Bagayoko et al., 2000; Michaud et al., 2007). V půdě, osazené pšenicí (*Triticum durum*), vzrostla hodnota z původních 4.66 až na 7.3 pH.

Hlavní vliv na změnu pH má pufrační kapacita půdy a výchozí hodnota pH (Nye, 1981). Povrch půdních částic je při pH 6 variabilně nabitý, zatímco při vyšších, či nižších hodnotách má permanentní náboj (Nye, 1981; Schaller, 1987). U podzemnice (*Arachis*) byl maximální rozsah změn pH od povrchu kořene (2.8 mm) naměřen v půdě s výchozím pH 5.5. Nejmenší (1.4 mm), pak v půdě s iniciálním pH 3.9 (Schaller, 1987). Bravin et al. (2009) pozorovali nárůst pH dokonce ve vzdálenosti až 8 mm. Změna pH má také diurnální charakter. K největší acidifikaci dochází během dne kolem 14:40 (pH 5,92) a k největší alkalizaci v noci mezi 02:00 a 06:00, kdy pH roste na 6.92 (Rudolph et al., 2013).

4.2.3 Gradient exudátů

Exudáty jsou organické molekuly, které pasivně difundují z kořene do půdního prostředí. Míra exudace závisí na koncentračním gradientu daných látek, permeabilitě plasmatické membrány a lokalizaci látek v rámci rostlinných pletiv. Mezi hlavní exudáty, označované jako LMWOS, patří jednoduché cukry, aminokyseliny a organické kyseliny. Jejich koncentrace uvnitř kořene je až o tři řády vyšší než v rhizosféře (Hertenberger et al., 2002). Přítomnost rostlin proto obecně zvyšuje koncentraci cukrů a aminokyselin zhruba o 60 % a 207 %, v porovnání s volnou půdou bez vegetace (Hertenberger et al., 2002).

Další osud LMWOS je ovlivněn adsorpcí na povrchích půdních částic, či organické hmoty, která je stabilizuje v půdě a dělá z nich biogenně dostupný zdroj organického C (Dippold et al., 2014). Nejdůležitější jsou aminokyseliny, jelikož obsahují také N. Jones & Hodge (1999) demonstrovali, že sorpční síla aminokyselin (lysin > glycin > kys. glutamová) je opačná k jejich mikrobiální absorpci (kys. glutamová > glycin > lysin). To podporuje představu, že org. kyseliny a ostatních LMWOS jsou z části adsorbovány a následně metabolizovány mikroorganismy. Rostliny také mohou LMWOS reabsorbovat, ale jelikož mikroorganismy kompletně pokrývají objem ektorhizoséry, absorbují je daleko intenzivněji. Fischer et al. (2010) zkoumali tyto procesy na alaninu, glukóze a acetátu značených ^{14}C . Koncentrace látek klesaly na specifické minimální hodnoty ^{14}C aktivity (%) odpovídající jejich množství. V sterilizovaných vzorcích půdy aktivita klesla pouze vlivem sorpce, zatímco v nesterilizovaných vzorcích i vlivem absorpce organismy (např. aktivita glukózy klesla během 21 min na 6 %). Autoři vypočítali, že 28.5 % glukózy bylo respirováno jako CO_2 , 5.7 % se rozpustilo v roztoku, 59.1 % bylo inkorporováno do mikrobiální biomasy a 6.7 % bylo adsorbováno (Fischer et al., 2010). Biodegradace cukrů i aminokyselin tak převládá nad jejich adsorpcí (Fischer et al., 2010; Jones et al., 2005)

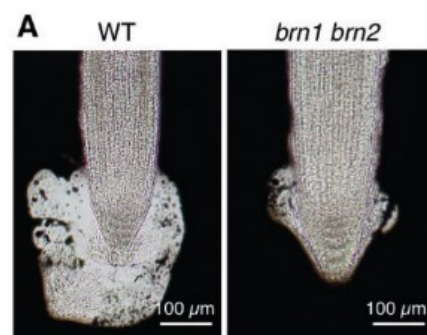
K aktivnímu vylučování aminokyselin dochází např. při odpovědi rostlin na Al toxicitu, ke které dochází v kyselých půdách (Kochian et al., 2004). Hliník se z půdních částic při poklesu pH pod 5 uvolňuje do roztoku ve formě Al^{3+} , která dále reaguje s dostupnými ligandy (Kinraide, 1991). Tyto produkty inhibují růst kořene (Kollmeier et al., 2000; Rufty et al., 1995), aktivitu H^+ -ATPázy (Ahn et al., 2002), absorpci kationtů (Ahn et al., 2002) a narušují pH rovnováhu (Lindberg & Strid, 1997). Rostliny aktivně vylučují organické kyseliny (citronovou, šťavelovou a jablečnou), které chelatují toxické Al produkty (jak bylo pozorováno na sóji (Shen et al., 2005), nebo kukuřici (Piñeros et al., 2002)). Aminokyseliny jsou také schopné mobilizovat

minerální živiny. A nebo způsobovat přeměnu primárních minerálů na jílovité a jejich další modifikace v rámci rhizosféry (Khademi & Arocena, 2008)

4.2.4 Gradient mucigelu a periferních buněk kořenové čepičky

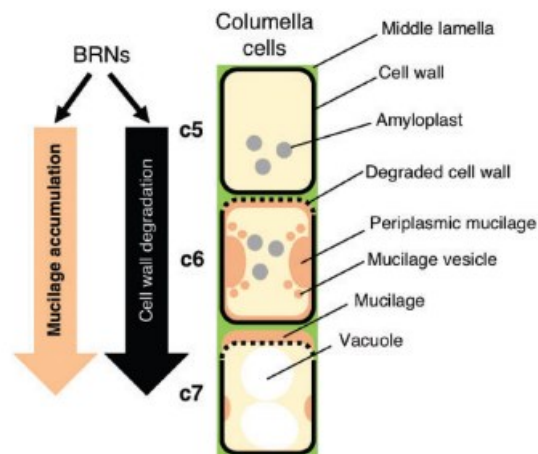
Mucigel je tvořen převážně polysacharidy (~ 94 %) (Nazari et al., 2020; Paull & Jones, 1975) a z části proteiny (~ 1 – 5 %) (Knee et al., 2001). Oproti exudátům, je jeho vylučování vždy aktivní. Mucigel zvyšuje kohezi půdních částic na mikroskopické úrovni (Zhang et al., 2008) a celkově mění strukturu půdy v rámci rhizosféry (Czarnes et al., 2000; Morel et al., 1991). Tím ovlivňuje její chemické a fyzikální vlastnosti, z nichž nejdůležitější je struktura půdních částic.

Stejně jako exudáty, i mucigel je vylučován převážně v apikální části kořene (viz. Obr. 8). U kukuřice (*Zea Mays*) byly pozorovány hypertrofované cisterny Golgiho komplexu, velké množství váčku a PAS pozitivní oblasti v periplasmatickém prostoru proximálních buněk (Guinel & McCully, 1986; James Morré et al., 1967). U huseničky (*Arabidopsis*) se podařilo lokalizaci těchto oblastí upřesnit. Při použití PI (propidium iodid), jsou viditelné periplasmatické struktury v šesté řadě buněk od klidového centra (c6). Další barvení rutheniovou červení a PI s vápenatými ionty naznačuje, že jsou tyto struktury bohaté na pektinové polysacharidy (Maeda et al., 2019). Kromě produkce mucigelu, autoři zkoumali vývoj buněk kolumely. Během produkce dochází k dezintegraci buněčné stěny. Buňky (c6) mají v porovnání s (c5) ztenčenou BS. Na hranici mezi (c6) a (c7) je střední lamela a buněčná stěna již zcela rozložená a prostor je vyplněn mucigelem (viz. Obr 9) (Maeda et al., 2019). Za akumulaci periplasmatického mucigelu jsou zodpovědné transkripční faktory BRN1 a BRN2. Rozsah zóny mucigelu a krajních buněk, kolem kořenové čepičky, byl u mutantních rostlin výrazně menší (Maeda et al., 2019). Jak kořen roste, mucigel je tlačěn distálně od kořenové čepičky, a jeho koncentrace je nepatrně vyšší 1–2 cm za ní. Radiálně je koncentrační gradient pozorovatelný do vzdálenosti 0.4 mm (Holz et al., 2018)



Obrázek 8. Rozdíl v množství mucigelu mezi WT a knockout mutanty. (převzato Maeda et al., 2019)

Periferní buňky se neustále oddělují od povrchu kořenové čepičky, čímž snižují mechanickou impedanci vyvíjenou půdou na kořen (Bengough & McKenzie, 1997). Množství odloučených buněk se pohybuje v rozmezí 0 – 10000 denně a je druhově specifické (Hawes & Pueppke, 1986). Čím kompaktnější půda je, tím intenzivněji jsou u kukuřice (*Zea*) nové buňky kořenové čepičky vytvářeny - 2100 buněk den⁻¹ pro kompaktní půdu, proti 1570 buňkám den⁻¹ pro nekompaktní půdu (Iijima et al., 2003). I po jejich odpojení od kořenové čepičky zůstávají aktivní několik dní (Stubbs et al., 2004). A organické látky, které aktivně vylučují modulují interakci kořene s půdními organismy. Slouží například k asociaci kořenů s dusík fixujícími bakteriemi, jak bylo demonstrováno na *Rhizobium leguminosarum* v přítomnosti hrachu (*Pisum*) (Zhu et al., 1997). Můžou také sloužit jako „slepé cíle“ chránící pletiva kořene před patogenními bakteriemi. Přítomnost periferních buněk u sóji (*Glycine max*) zabraňuje kolonizaci kořenové čepičky patogenem *Phytophthora parasitica* (Ropitiaux et al., 2020)



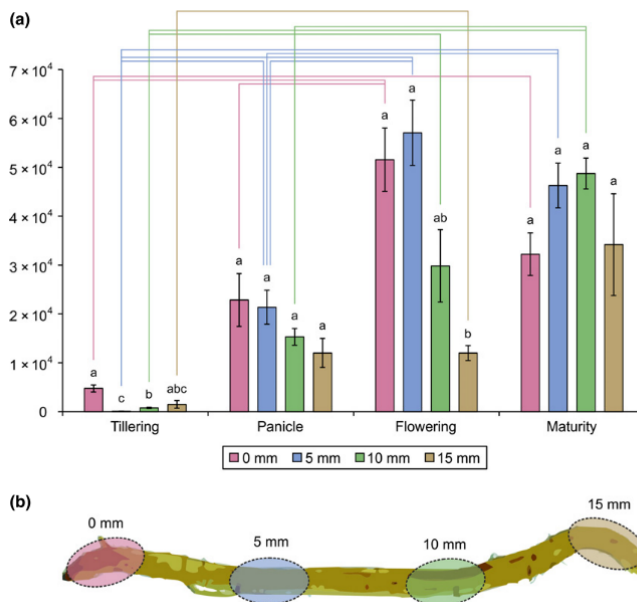
Obrázek 9. Vývoj kolumely, desintegrace BS a vylučování mucigelu. (převzato z Maeda et al., 2019)

4.2.5 Gradient bakteriálních populací

Gradientsy bakterií v rhizosféře jsou velice dynamické, vzhledem ke jejich exponenciálnímu růstu (Van Bodegom, 2007) a asociací s určitou zónou kořene. Jednotlivé populace se vyskytují v nikách (endosféra, rhizoplane, ektorhizosféra), definovaných pH a distribucí rhizodepozitů, jejichž koncentrace rychle klesá s rostoucí vzdáleností od kořene, málo z nich lze detekovat pouze 4 mm od povrchu kořene (Schweinsberg-Mickan et al., 2010). Na základě koncentrace rhizodepozitů lze předpokládat nejvyšší bakteriální koncentraci blíže u epidermis, což potvrzují (Wang et al., 2018). Zajímavé je že naopak diverzita bakterií směrem k endoféře klesá (Chen et al., 2016). Tuto skutečnost si vysvětlují primární sukcesí různých bakterií, jejich následnou selekcí a ustálením nik v závislosti na jejich specializaci - koptrofové obsazují endosféru, zatímco oligotrofové ektorhizosféru (Edwards et al., 2015).

Na dynamice bakteriálních gradientů se podílí skutečnost, že dochází k neustálé elongaci kořene, což vede ke vzniku longitudinálních rozdílů (Dupuy & Silk, 2016). Bakterie adherující k povrchu kořene (rhizoplane) jsou asociovány s určitou zónou kořene (meristematickou, elongační, maturační). S jeho růstem dochází k jejich přesunu a naředění. Watt, Hugenholtz, et al. (2006) pomocí FISH kvantifikovali *Pseudomonas* a filamentární bakterie na povrchu kořene pšenice (*Triticum*), kdy hustota dosahovala $15.4 \cdot 10^5$ buněk na mm^2 a bakterie se nacházely v biofilmu vzdáleném $11 \mu\text{m}$ od povrchu kořene. Největší koncentrace jak *Pseudomonas*, tak *Aktinomyces* bakterií, byla pozorovatelná na povrchu kořenové čepičky, kde se bakterie shlukovaly. Elongační zóny byly nejméně kolonizované. V průběhu vývoje kořene se koncentrace *Pseudomonas* výrazně nelišila, zatímco filamentární bakterie v elongační zóně nebyly přítomné. Ty se naopak přesunuly na odumřelé buňky vznikající během elongace kořene. Toto částečně vysvětluje model podle Dupuy & Silk (2016). Vysoká koncentrace bakterií je během elongace přesouvána k elongační zóně, kde narůstá povrch daleko rychleji a hustota bakterií klesá.

Bakteriální populace vykazují „clustering“ (Schmidt et al., 2018), což odpovídá vzdálenosti jejich interakčních schopností, které dosahují průměrně $4\text{--}5 \mu\text{m}$, $37 \mu\text{m}$ v elongační zóně a $78 \mu\text{m}$ v maturační zóně (Gantner et al., 2006). Jejich výskyt byl pozorován zejména ve spojích mezi sousedními buňkami, kde se usazuje mucigel a exudáty, což je pozorovatelné i na listech (Esser et al., 2015). Heterogenní rozložení bakteriálních populací se kromě vzdálenosti od kořenové čepičky mění s vývojovou fází rostliny (Schmidt & Eickhorst, 2014). Jelikož autoři pozorovali vývoj bakteriálních populací až po dospělost rostliny, sledovali homogenizaci zprvu nejednotné populace (viz. Obr. 10).



Obrázek 10. Nárůst bakteriální populace v zónách kořene během vývoje rostliny. (převzato z Schmidt & Eickhorst, 2014)

5 Závěr

Půda je velmi heterogenní prostředím, které výrazně ovlivňuje růst rostliny, a zároveň je rostlinou intenzivně ovlivňováno. Tato práce shrnuje vybranou část interakcí probíhajících v půdním prostředí na makroskopické a mikroskopické úrovni. Je vidět, že vlastnosti rostlin a asociovaných mikroorganismů mají zásadní dopad na vývoj půdy a globálně tak ovlivňují distribuci C a N, a jsou důležitou částí jejich cyklů. Zásadní roli hraje v tomto ohledu rhizosféra, ve které se většina interakcí odehrává a stojí na ní fungování celého terestriálního ekosystému. Rhizosféra je předmětem intenzivního výzkumu, který je v současné době limitován zobrazovacími metodami. Většina autorů však zastává postoj, že lepší pochopení rhizosféry je předpokladem pro výrazný posun ve zvýšení rostlinné produkce a půdní rekultivaci. Kromě rhizosféry je však stále nutný pokrok i v ostatních oblastech. Při procházení literatury pro mne bylo překvapením, že existuje velmi nerovnoměrný posun znalostí a výzkumu v jednotlivých oblastech a že dlouho známé procesy nejsou stále přesně definovány. Příkladem může být rozdíl mezi informacemi o transportu živin ke kořeni kořenovým záchytem, hromadným tokem a difúzí, v porovnání se znalostmi o endogenní regulaci odpovědi na jejich přísun. Zatímco informace o transportu nebyly od prvních publikací v 70. letech téměř aktualizovány a většina současných prací a učebnic se odkazuje na původní práce, výzkum hormonální odpovědi a genové regulace se neustále posouvá. Budoucí výzkum týkající se všech zmíněných procesů se musí zaměřit na jejich lepší kvantifikaci pomocí zobrazovací techniky s vysokým rozlišením, která pomůže odhalit jak prostorové, tak časové změny. Získaná data je nutné integrovat do modelů, které budou následně aplikovatelné na široké spektrum problémů, týkajících se daných procesů. Nerovnoměrný posun ve výzkumu je způsoben zejména nedostatečnou rozlišovací schopností zobrazovací techniky a kapacitou výpočetní techniky, která je pro zpracování tak velkého množství informací potřeba.

6 Použitá literatura

- Ahmed, Mutez A., Kroener, E., Holz, M., Zarebanadkouki, M., & Carminati, A. (2014). Mucilage exudation facilitates root water uptake in dry soils. *Functional Plant Biology*, *41*(11), 1129–1137. <https://doi.org/10.1071/FP13330>
- Ahmed, Mutez Ali, Kroener, E., Benard, P., Zarebanadkouki, M., Kaestner, A., & Carminati, A. (2016). Drying of mucilage causes water repellency in the rhizosphere of maize: measurements and modelling. *Plant and Soil*, *407*(1–2), 161–171. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2749-1>
- Ahn, S. J., Sivaguru, M., Chung, G. C., Rengel, Z., & Matsumoto, H. (2002). Aluminium-induced growth inhibition is associated with impaired efflux and influx of H⁺ across the plasma membrane in root apices of squash (*Cucurbita pepo*). *Journal of Experimental Botany*, *53*(376), 1959–1966. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf049>
- Alaoui, A., & Diserens, E. (2018). Mapping soil compaction – A review. In *Current Opinion in Environmental Science and Health* (Vol. 5, pp. 60–66). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2018.05.003>
- Allen, M. F. (2007). Mycorrhizal Fungi: Highways for Water and Nutrients in Arid Soils. *Vadose Zone Journal*, *6*(2), 291–297. <https://doi.org/10.2136/vzj2006.0068>
- Angers, D. A., Recous, S., & Aita, C. (1997). Fate of carbon and nitrogen in water-stable aggregates during decomposition of ¹³C¹⁵N-labelled wheat straw in situ. *European Journal of Soil Science*, *48*(2), 295–300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1997.tb00549.x>
- Asady, G. H., & Smucker, A. J. M. (1989). *Compaction and Root Modifications of Soil Aeration*.
- Atkinson, J. A., Hawkesford, M. J., Whalley, W. R., Zhou, H., & Mooney, S. J. (2020). Soil strength influences wheat root interactions with soil macropores. *Plant Cell and Environment*, *43*(1), 235–245. <https://doi.org/10.1111/pce.13659>
- Augusto, L., Achat, D. L., Jonard, M., Vidal, D., & Ringeval, B. (2017). Soil parent material—A major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, *23*(9), 3808–3824. <https://doi.org/10.1111/gcb.13691>
- Bagayoko, M., Alvey, S., Neumann, G., & Buerkert, A. (2000). Root-induced increases in soil pH and nutrient availability to field-grown cereals and legumes on acid sandy soils of Sudano-Sahelian West Africa. *Plant and Soil*, *225*(1–2), 117–127. <https://doi.org/10.1023/A:1026570406777>
- Bailey, C., & Scholes, M. (1997). Rhizosphere occurrence in South African grasses. *South African Journal of Botany*, *63*(6), 484–490. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30803-6](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30803-6)
- Bajard, M., Poulénard, J., Sabatier, P., Develle, A. L., Giguet-Covex, C., Jacob, J., Crouzet, C., David, F., Pignol, C., & Arnaud, F. (2017). Progressive and regressive soil evolution phases in the Anthropocene. *Catena*, *150*, 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.11.001>
- Balandreau, J., & Knowles, R. (1978). The rhizosphere. In *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology* (Vol. 4, pp. 243–268). Elsevier.
- Barber, S. A., Walker, J. M., & Vasey, E. H. (1963). Mechanisms for the Movement of Plant Nutrients from the Soil and Fertilizer to the Plant Root. *Journal of Agricultural and Food*

Chemistry, 11(3), 204–207. <https://doi.org/10.1021/jf60127a017>

- Barber, Stanley A. (1995). *Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach*. John Wiley & Sons.
- Barelli, L., Moreira, C. C., & Bidochka, M. J. (2018). Initial stages of endophytic colonization by metarhizium involves Rhizoplane colonization. *Microbiology (United Kingdom)*, 164(12), 1531–1540. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000729>
- Bast, A., Wilcke, W., Graf, F., Lüscher, P., & Gärtner, H. (2014). The use of mycorrhiza for eco-engineering measures in steep alpine environments: effects on soil aggregate formation and fine-root development. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39(13), 1753–1763. <https://doi.org/10.1002/esp.3557>
- Benard, P., Zarebanadkouki, M., Hedwig, C., Holz, M., Ahmed, M. A., & Carminati, A. (2018). Pore-Scale Distribution of Mucilage Affecting Water Repellency in the Rhizosphere. *Vadose Zone Journal*, 17(1), 170013. <https://doi.org/10.2136/vzj2017.01.0013>
- Bengough, A. G., & McKenzie, B. M. (1997). Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L.) root growth. *Journal of Experimental Botany*, 48(309), 885–893. <https://doi.org/10.1093/jxb/48.4.885>
- Benizri, E., Dedourge, O., Dibattista-Leboeuf, C., Piutti, S., Nguyen, C., & Guckert, A. (2002). Effect of maize rhizodeposits on soil microbial community structure. *Applied Soil Ecology*, 21(3), 261–265. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00094-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00094-X)
- Bertrand, I., Hinsinger, P., Jaillard, B., & Arvieu, J. C. (1999). Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite. *Plant and Soil*, 211(1), 111–119. <https://doi.org/10.1023/A:1004328815280>
- Bolton, H., Elliott, L. F., Turco, R. F., & Kennedy, A. C. (1990). Rhizoplane colonization of pea seedlings by *Rhizobium leguminosarum* and a deleterious root colonizing *Pseudomonas* sp. and effects on plant growth. *Plant and Soil*, 123(1), 121–124. <https://doi.org/10.1007/BF00009936>
- Bonneville, S., Morgan, D. J., Schmalenberger, A., Bray, A., Brown, A., Banwart, S. A., & Benning, L. G. (2011). Tree-mycorrhiza symbiosis accelerate mineral weathering: Evidences from nanometer-scale elemental fluxes at the hypha-mineral interface. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75(22), 6988–7005. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.08.041>
- Bravin, M. N., Tentscher, P., Rose, J., & Hinsinger, P. (2009). Rhizosphere pH gradient controls copper availability in a strongly acidic soil. *Environmental Science and Technology*, 43(15), 5686–5691. <https://doi.org/10.1021/es900055k>
- Brax, M., Köhne, M., Kroener, E., & Schaumann, G. E. (2019). Potential of NMR relaxometry to unravel the properties of mucilage in several pore sizes. *Geoderma*, 340, 269–278. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.01.013>
- Brooks, J. R., Meinzer, F. C., Coulombe, R., & Gregg, J. (2002). Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology*, 22(15–16), 1107–1117. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1107>
- Brown, G., Mitchell, D. T., & Stock, W. D. (1984). Atmospheric Deposition of Phosphorus in a Coastal Fynbos Ecosystem of the South-Western Cape, South Africa. *The Journal of*

Ecology, 72(2), 547. <https://doi.org/10.2307/2260065>

- Brown, J. C., & Ambler, J. E. (1973). "Reductants" Released by Roots of Fe-Deficient Soybeans 1. *Agronomy Journal*, 65(2), 311–314. <https://doi.org/10.2134/agronj1973.00021962006500020037x>
- Brown, J. C., Von Jolley, D., & Lytle, C. M. (1991). Comparative evaluation of iron solubilizing substances (phytosiderophores) released by oats and corn: Iron-efficient and iron-inefficient plants. *Plant and Soil*, 130(1–2), 157–163. <https://doi.org/10.1007/BF00011870>
- Brown, L. K., George, T. S., Neugebauer, K., & White, P. J. (2017). The rhizosheath – a potential trait for future agricultural sustainability occurs in orders throughout the angiosperms. *Plant and Soil*, 418(1–2), 115–128. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3220-2>
- Buchmann, C., Meyer, M., & Schaumann, G. E. (2015). Characterization of wet aggregate stability of soils by H-NMR relaxometry. *Magnetic Resonance in Chemistry*, 53(9), 694–703. <https://doi.org/10.1002/mrc.4147>
- Burgess, S. S. O., Adams, M. A., Turner, N. C., & Ong, C. K. (1998). The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia*, 115(3), 306–311. <https://doi.org/10.1007/s004420050521>
- Caires, E. F., Pereira Filho, P. R. S., Zardo Filho, R., & Feldhaus, I. C. (2008). Soil acidity and aluminium toxicity as affected by surface liming and cover oat residues under a no-till system. *Soil Use and Management*, 24(3), 302–309. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2008.00166.x>
- Caldeira, C. F., Jeanguenin, L., Chaumont, F., & Tardieu, F. (2014). Circadian rhythms of hydraulic conductance and growth are enhanced by drought and improve plant performance. *Nature Communications*, 5(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms6365>
- Carminati, A. (2013). Rhizosphere wettability decreases with root age: a problem or a strategy to increase water uptake of young roots? *Frontiers in Plant Science*, 4(AUG), 298. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00298>
- Carminati, A., Schneider, C. L., Moradi, A. B., Zarebanadkouki, M., Vetterlein, D., Vogel, H.-J., Hildebrandt, A., Weller, U., Schüler, L., & Oswald, S. E. (2011). How the Rhizosphere May Favor Water Availability to Roots. *Vadose Zone Journal*, 10(3), 988–998. <https://doi.org/10.2136/vzj2010.0113>
- Chen, L., Brookes, P. C., Xu, J., Zhang, J., Zhang, C., Zhou, X., & Luo, Y. (2016). Structural and functional differentiation of the root-associated bacterial microbiomes of perennial ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.004>
- Cheng, Q., Tang, C.-S., Xu, D., Zeng, H., & Shi, B. (2020). Water infiltration in a cracked soil considering effect of drying-wetting cycles. *Journal of Hydrology*, 125640. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125640>
- Cheng, W., Johnson, D. W., & Fu, S. (2003). Rhizosphere Effects on Decomposition. *Soil Science Society of America Journal*, 67(5), 1418–1427. <https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1418>
- Colombi, T., Torres, L. C., Walter, A., & Keller, T. (2018). Feedbacks between soil penetration resistance, root architecture and water uptake limit water accessibility and crop growth – A vicious circle. *Science of the Total Environment*, 626, 1026–1035.

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.129>

- Czarnes, S., Hallett, P. D., Bengough, A. G., & Young, I. M. (2000). Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science*, *51*(3), 435–443. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2000.00327.x>
- Darrah, P. R. (1993). *The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach*.
- Davies, D. D. (1986). The fine control of cytosolic pH. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 67, Issue 4, pp. 702–706). <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1986.tb05081.x>
- Dinkelaker, B., Römheld, V., & Marschner, H. (1989). Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). In *Plant, Cell & Environment* (Vol. 12, Issue 3, pp. 285–292). <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1989.tb01942.x>
- Dippold, M., Biryukov, M., & Kuzyakov, Y. (2014). Sorption affects amino acid pathways in soil: Implications from position-specific labeling of alanine. *Soil Biology and Biochemistry*, *72*, 180–192. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.015>
- Diskin, M. H., & Nazimov, N. (1996). Ponding time and infiltration capacity variation during steady rainfall. *Journal of Hydrology*, *178*(1–4), 369–380. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(95\)02798-X](https://doi.org/10.1016/0022-1694(95)02798-X)
- Dong, C. J., Wang, L. L., Li, Q., & Shang, Q. M. (2019). Bacterial communities in the rhizosphere, phyllosphere and endosphere of tomato plants. *PLoS ONE*, *14*(11), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223847>
- Drew, M. C. (1975). Comparison of the effect of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytologist*, *75*(3), 479–490. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1975.tb01409.x>
- Duan, Y., Zhang, W., Li, B., Wang, Y., Li, K., Sodmergen, T., Han, C., Zhang, Y., & Li, X. (2010). An endoplasmic reticulum response pathway mediates programmed cell death of root tip induced by water stress in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, *186*(3), 681–695. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03207.x>
- Dupuy, L. X., & Silk, W. K. (2016). Mechanisms of Early Microbial Establishment on Growing Root Surfaces. *Vadose Zone Journal*, *15*(2), vzj2015.06.0094. <https://doi.org/10.2136/vzj2015.06.0094>
- Edwards, J., Johnson, C., Santos-Medellín, C., Lurie, E., Podishetty, N. K., Bhatnagar, S., Eisen, J. A., Sundaresan, V., & Jeffery, L. D. (2015). Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(8), E911–E920. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414592112>
- Emami, S., Alikhani, H. A., Pourbabaei, A. A., Etesami, H., Sarmadian, F., & Motessharezadeh, B. (2019). Effect of rhizospheric and endophytic bacteria with multiple plant growth promoting traits on wheat growth. *Environmental Science and Pollution Research*, *26*(19), 19804–19813. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-05284-x>
- Eppes, M. C., & Keanini, R. (2017). Mechanical weathering and rock erosion by climate-dependent subcritical cracking. *Reviews of Geophysics*, *55*(2), 470–508. <https://doi.org/10.1002/2017RG000557>

- Esser, D. S., Leveau, J. H. J., Meyer, K. M., & Wiegand, K. (2015). Spatial scales of interactions among bacteria and between bacteria and the leaf surface. *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(3), fiu034.
- Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., Lind, E. M., MacDougall, A. S., Seabloom, E. W., Wragg, P. D., Adler, P. B., Blumenthal, D. M., Buckley, Y. M., Chu, C., Cleland, E. E., Collins, S. L., Davies, K. F., Du, G., Feng, X., ... Yang, L. H. (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, *1*(7), 15080. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.80>
- Feeney, D. S., Crawford, J. W., Daniell, T., Hallett, P. D., Nunan, N., Ritz, K., Rivers, M., & Young, I. M. (2006). Three-dimensional microorganization of the soil-root-microbe system. *Microbial Ecology*, *52*(1), 151–158. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9062-8>
- Felle, H. H. (1991). The Role of the Plasma Membrane Proton Pump in Short-term pH Regulation in the Aquatic Liverwort *Riccia fluitans* L. *Journal of Experimental Botany*, *42*(5), 645–652. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.5.645>
- Feng, H., Fan, X., Miller, A. J., & Xu, G. (2020). Plant nitrogen uptake and assimilation: regulation of cellular pH homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, *71*(15), 4380–4392. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa150>
- Finzi, A. C., Abramoff, R. Z., Spiller, K. S., Brzostek, E. R., Darby, B. A., Kramer, M. A., & Phillips, R. P. (2015). Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology*, *21*(5), 2082–2094. <https://doi.org/10.1111/gcb.12816>
- Fischer, H., Ingwersen, J., & Kuzyakov, Y. (2010). Microbial uptake of low-molecular-weight organic substances out-competes sorption in soil. *European Journal of Soil Science*, *61*(4), 504–513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01244.x>
- Gantner, S., Schmid, M., Dürr, C., Schuegger, R., Steidle, A., Hutzler, P., Langebartels, C., Eberl, L., Hartmann, A., & Dazzo, F. B. (2006). In situ quantitation of the spatial scale of calling distances and population density-independent N-acylhomoserine lactone-mediated communication by rhizobacteria colonized on plant roots. *FEMS Microbiology Ecology*, *56*(2), 188–194. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2005.00037.x>
- Gao, W., Hodgkinson, L., Jin, K., Watts, C. W., Ashton, R. W., Shen, J., Ren, T., Dodd, I. C., Binley, A., Phillips, A. L., Hedden, P., Hawkesford, M. J., & Whalley, W. R. (2016). Deep roots and soil structure. *Plant, Cell & Environment*, *39*(8), 1662–1668. <https://doi.org/10.1111/pce.12684>
- Garcia Arredondo, M., Lawrence, C. R., Schulz, M. S., Tfaily, M. M., Kukkadapu, R., Jones, M. E., Boye, K., & Keiluweit, M. (2019). Root-driven weathering impacts on mineral-organic associations in deep soils over pedogenic time scales. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *263*, 68–84. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2019.07.030>
- Germida, J. J., & Siciliano, S. D. (2001). Taxonomic diversity of bacteria associated with the roots of modern, recent and ancient wheat cultivars. *Biology and Fertility of Soils*, *33*(5), 410–415. <https://doi.org/10.1007/s003740100343>
- Gomez, H., Cueto-Felgueroso, L., & Juanes, R. (2013). Three-dimensional simulation of unstable gravity-driven infiltration of water into a porous medium. *Journal of Computational Physics*, *238*, 217–239. <https://doi.org/10.1016/j.jcp.2012.12.018>

- Graf, F., & Frei, M. (2013). Soil aggregate stability related to soil density, root length, and mycorrhiza using site-specific *Alnus incana* and *Melanogaster variegatus* s.l. *Ecological Engineering*, 57, 314–323. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.037>
- Gregory, J. H., Dukes, M. D., Jones, P. H., & Miller, G. L. (2006). Effect of urban soil compaction on infiltration rate. *Journal of Soil and Water Conservation*, 61(3).
- Gruber, B. D., Giehl, R. F. H., Friedel, S., & von Wirén, N. (2013). Plasticity of the Arabidopsis root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiology*, 163(1), 161–179. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218453>
- Guerrero, J. L. G., Martínez, J. J. G., & Isasa, and M. E. T. (1998). *Mineral Nutrient Composition of Edible Wild Plants*.
- Guinel, F. C., & McCully, M. E. (1986). Some water-related physical properties of maize root-cap mucilage. *Plant, Cell and Environment*, 9(8), 657–666. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1986.tb01624.x>
- Guo, Lei, Liu, Y., Wu, G.-L., Huang, Z., Cui, Z., Cheng, Z., Zhang, R.-Q., Tian, F.-P., & Honghua He. (2019). *Preferential water flow: Influence of alfalfa (Medicago sativa L.) decayed root channels on soil water infiltratio*.
- Guo, Li, Lin, H., Fan, B., Nyquist, J., Toran, L., & Mount, G. J. (2019). Preferential flow through shallow fractured bedrock and a 3D fill-and-spill model of hillslope subsurface hydrology. *Journal of Hydrology*, 576, 430–442. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.06.070>
- Guo, Z. Q., Lai, Y. ming, Jin, J. fang, Zhou, J. rong, Zhao, K., & Sun, Z. (2020). Effect of particle size and grain composition on two-dimensional infiltration process of weathered crust elution-deposited rare earth ores. *Transactions of Nonferrous Metals Society of China (English Edition)*, 30(6), 1647–1661. [https://doi.org/10.1016/S1003-6326\(20\)65327-4](https://doi.org/10.1016/S1003-6326(20)65327-4)
- Haling, R. E., Brown, L. K., Bengough, A. G., Valentine, T. A., White, P. J., Young, I. M., & George, T. S. (2014). Root hair length and rhizosheath mass depend on soil porosity, strength and water content in barley genotypes. *Planta*, 239(3), 643–651. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-2002-1>
- Hartemink, A. E. (2016). The definition of soil since the early 1800s. In *Advances in Agronomy* (Vol. 137). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.12.001>
- Hasenmueller, E. A., Gu, X., Weitzman, J. N., Adams, T. S., Stinchcomb, G. E., Eissenstat, D. M., Drohan, P. J., Brantley, S. L., & Kaye, J. P. (2017). Weathering of rock to regolith: The activity of deep roots in bedrock fractures. *Geoderma*, 300, 11–31. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.03.020>
- Hawes, M. C., & Pueppke, S. G. (1986). Sloughed Peripheral Root Cap Cells: Yield From Different Species and Callus Formation From Single Cells. *American Journal of Botany*, 73(10), 1466–1473. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb10892.x>
- Haynes, R. J. (1990). Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: A critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. In *Plant and Soil* (Vol. 126, Issue 2, pp. 247–264). <https://doi.org/10.1007/BF00012828>
- Haynes, R. J., & Beare, M. H. (1997). Influence of six crop species on aggregate stability and some labile organic matter fractions. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(11–12), 1647–1653.

[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00078-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00078-3)

- Heap, M. J., Baud, P., & Meredith, P. G. (2009). Influence of temperature on brittle creep in sandstones. *Geophysical Research Letters*, *36*(19). <https://doi.org/10.1029/2009GL039373>
- Heidari, M., Khanlari, G. R., Torabi-Kaveh, M., Kargarian, S., & Saneie, S. (2014). Effect of Porosity on Rock Brittleness. *Springer*. <https://doi.org/10.1007/s00603-013-0400-0>
- Hertenberger, G., Zampach, P., & Bachmann, G. (2002). Plant species affect the concentration of free sugars and free amino acids in different types of soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *165*(5), 557–565. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200210\)165:5<557::AID-JPLN111557>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200210)165:5<557::AID-JPLN111557>3.0.CO;2-G)
- Hinsinger, P., Bengough, A. G., Vetterlein, D., Young, I. M., Bengough, A. G., Vetterlein, D., & Young, I. M. (2009). *Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance*. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9885-9>
- Hoagland, D. R., & Broyer, T. C. (1940). Hydrogen-ion Effects and the Accumulation of Salt by Barley Roots as Influenced by Metabolism. *American Journal of Botany*, *27*(3), 173. <https://doi.org/10.2307/2436481>
- Holder, C. D. (2007). Leaf water repellency of species in Guatemala and Colorado (USA) and its significance to forest hydrology studies. *Journal of Hydrology*, *336*(1–2), 147–154. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.12.018>
- Hole, F. D. (1961). *A classification of pedoturbations and some other processes and factors of soil formation in relation to isotropism and anisotropism*.
- Holz, M., Leue, M., Ahmed, M. A., Benard, P., Gerke, H. H., & Carminati, A. (2018). Spatial distribution of mucilage in the rhizosphere measured with infrared spectroscopy. *Frontiers in Environmental Science*, *6*(AUG), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00087>
- Hu, W., Tabley, F., Beare, M., Tregurtha, C., Gillespie, R., Qiu, W., & Gosden, P. (2018). Short-Term Dynamics of Soil Physical Properties as Affected by Compaction and Tillage in a Silt Loam Soil. *Vadose Zone Journal*, *17*(1), 180115. <https://doi.org/10.2136/vzj2018.06.0115>
- Huang, J., Liu, W., Deng, M., Wang, X., Wang, Z., Yang, L., & Liu, L. (2020). Allocation and turnover of rhizodeposited carbon in different soil microbial groups. *Soil Biology and Biochemistry*, *150*, 107973. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107973>
- Huang, Y. L., Yang, S., Long, G. X., Zhao, Z. K., Li, X. F., & Gu, M. H. (2016). Manganese Toxicity in Sugarcane Plantlets Grown on Acidic Soils of Southern China. *PLOS ONE*, *11*(3), e0148956. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148956>
- Iijima, M., Barlow, P. W., & Bengough, A. G. (2003). *Root cap structure and cell production rates of maize (Zea mays) roots in compacted sand*. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00860.x>
- Isherwood, D., & Street, A. (1976). Biotite-induced grossification of the Boulder Creek Granodiorite, Boulder County, Colorado. *Geological Society of America Bulletin*, *87*(3), 366. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1976\)87<366:BGOTBC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1976)87<366:BGOTBC>2.0.CO;2)
- Ishikawa, C. M., & Bledsoe, C. S. (2000). Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: Evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, *125*(4), 459–465.

<https://doi.org/10.1007/s004420000470>

- James Morr , D., Jones, D. D., & Mollenhauer, H. H. (1967). Golgi apparatus mediated polysaccharide secretion by outer root cap cells of *Zea mays* - I. Kinetics and secretory pathway. *Planta*, *74*(3), 286–301. <https://doi.org/10.1007/BF00384849>
- Jenny, H. (1941). *Factors of soil formation - A System of Quantitative Pedology*.
- Jiang, Z., Liu, H., Wang, H., Peng, J., ... J. M.-N., & 2020, U. (2020). Bedrock geochemistry influences vegetation growth by regulating the regolith water holding capacity. *Nature.Com*. <https://www.nature.com/articles/s41467-020-16156-1>
- Jin, K., Shen, J., Ashton, R. W., Dodd, I. C., Parry, M. A. J., & Whalley, W. R. (2013). *How do roots elongate in a structured soil?* <https://doi.org/10.1093/jxb/ert286>
- Jobb gy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, *10*(2), 423–436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Johnson, D. L., & Watson-Stegner, D. (1987). *Evolution model of pedogenesis*.
- Johnson, D., Science, D. W.-S.-S., & 1987, U. (1987). Evolution model of pedogenesis. *Journals.Lww.Com*. https://journals.lww.com/soilsci/Abstract/1987/05000/EVOLUTION_MODEL_OF_PEDOGENESIS.5.aspx
- Jones, D. L., & Darrah, P. R. (1994). Amino-acid influx at the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in the rhizosphere. *Plant and Soil*, *163*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00033935>
- Biodegradation kinetics and sorption reactions of three differently charged amino acids in soil and their effects on plant organic nitrogen availability, *31 Soil Biology and Biochemistry* 1331 (1999). [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00056-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00056-5)
- Jones, D. L., Kemmitt, S. J., Wright, D., Cuttle, S. P., Bol, R., & Edwards, A. C. (2005). Rapid intrinsic rates of amino acid biodegradation in soils are unaffected by agricultural management strategy. *Soil Biology and Biochemistry*, *37*(7), 1267–1275. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.023>
- Jones, David L., & Kielland, K. (2012). Amino acid, peptide and protein mineralization dynamics in a taiga forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *55*, 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.06.005>
- Kaci, Y., Heyraud, A., Barakat, M., & Heulin, T. (2005). Isolation and identification of an EPS-producing *Rhizobium* strain from arid soil (Algeria): Characterization of its EPS and the effect of inoculation on wheat rhizosphere soil structure. *Research in Microbiology*, *156*(4), 522–531. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.01.012>
- Khademi, H., & Arocena, J. M. (2008). Kaolinite formation from palygorskite and sepiolite in rhizosphere soils. *Clays and Clay Minerals*, *56*(4), 429–436. <https://doi.org/10.1346/CCMN.2008.0560404>
- Kiba, T., & Krapp, A. (2016). Plant Nitrogen Acquisition Under Low Availability: Regulation of Uptake and Root Architecture. *Plant and Cell Physiology*, *57*(4), 707–714.

<https://doi.org/10.1093/pcp/pcw052>

- Kinraide, T. B. (1991). Identity of the rhizotoxic aluminium species. In *Plant-Soil Interactions at Low pH* (pp. 717–728). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3438-5_80
- Kirkham, D. (1961). Lectures on agricultural drainage. *Institute of Land and Reclamation, College of Agriculture, Alexandria University, Alexandria*.
- Knee, E. M., Gong, F. C., Gao, M., Teplitski, M., Jones, A. R., Foxworthy, A., Mort, A. J., & Bauer, W. D. (2001). Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 14(6), 775–784. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.6.775>
- Kochian, L. V., Hoekenga, O. A., & Piñeros, M. A. (2004). How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 55, pp. 459–493). Annu Rev Plant Biol. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655>
- Kodešová, R., Vignozzi, N., Rohošková, M., Hájková, T., Kočárek, M., Pagliai, M., Kozák, J., & Šimůnek, J. (2009). Impact of varying soil structure on transport processes in different diagnostic horizons of three soil types. In *Journal of Contaminant Hydrology* (Vol. 104, Issues 1–4, pp. 107–125). <https://doi.org/10.1016/j.jconhyd.2008.10.008>
- Koele, N., Dickie, I. A., Blum, J. D., Gleason, J. D., & de Graaf, L. (2014). Ecological significance of mineral weathering in ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal ecosystems from a field-based comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 69, 63–70. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.041>
- Kollmeier, M., Felle, H. H., & Horst, W. J. (2000). Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum? *Plant Physiology*, 122(3), 945–956. <https://doi.org/10.1104/pp.122.3.945>
- Kuzyakov, Y., & Razavi, B. S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135(December 2018), 343–360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Laliberté, E., Grace, J. B., Huston, M. A., Lambers, H., Teste, F. P., Turner, B. L., & Wardle, D. A. (2013). How does pedogenesis drive plant diversity? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(6), 331–340. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.02.008>
- Lin, H. (2011). Three Principles of Soil Change and Pedogenesis in Time and Space. *Soil Science Society of America Journal*, 75(6), 2049–2070. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0130>
- Lindberg, S., & Strid, H. (1997). Aluminium induces rapid changes in cytosolic pH and free calcium and potassium concentrations in root protoplasts of wheat (*Triticum aestivum*). *Physiologia Plantarum*, 99(3), 405–414. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb00554.x>
- Lipiec, J., Horn, R., Pietrusiewicz, J., & Siczek, A. (2012). Effects of soil compaction on root elongation and anatomy of different cereal plant species. *Soil and Tillage Research*, 121, 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.still.2012.01.013>
- Liu, C., Wang, D., Wang, Z., Ke, B., Li, P., & Yu, S. (2021). Dynamic splitting tensile test of granite under freeze-thaw weathering. *Soil Dynamics and Earthquake Engineering*, 140, 106411.

<https://doi.org/10.1016/j.soildyn.2020.106411>

- Liu, J., Hu, F., Xu, C., Wang, Z., Ma, R., Zhao, S., & Liu, G. (2021). Comparison of different methods for assessing effects of soil interparticle forces on aggregate stability. *Geoderma*, *385*, 114834. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114834>
- Lynch, J. M., & Whipps, J. M. (1990). *Substrate flow in the rhizosphere*. 1–10.
- 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. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs293>
- Lynch, J. P., & Brown, K. M. (2001). Topsoil foraging - An architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*, *237*(2), 225–237. <https://doi.org/10.1023/A:1013324727040>
- Maeda, K., Kunieda, T., Tamura, K., Hatano, K., Hara-Nishimura, I., & Shimada, T. (2019). Identification of periplasmic root-cap mucilage in developing columella cells of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, *60*(6), 1296–1303. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz047>
- Magalhães, J. R., & Huber, D. M. (1989). Ammonium assimilation in different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture. *Fertilizer Research*, *21*(1), 1–6. <https://doi.org/10.1007/BF01054728>
- Malamy, J. E. (2005). Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. In *Plant, Cell and Environment* (Vol. 28, Issue 1, pp. 67–77). <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01306.x>
- Mangalassery, S., Sjögersten, S., Sparkes, D. L., Sturrock, C. J., & Mooney, S. J. (2013). The effect of soil aggregate size on pore structure and its consequence on emission of greenhouse gases. *Soil and Tillage Research*, *132*, 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.still.2013.05.003>
- Marschner, H., & Romheld, V. (1983). *In vivo Measurement of Root-induced pH Changes at the Soil-Root Interface: Effect of Plant Species and Nitrogen Source*. 241–251. [https://doi.org/10.1016/S0044-328X\(83\)80083-X](https://doi.org/10.1016/S0044-328X(83)80083-X)
- Marschner, P., & Rengel, Z. (2011). Nutrient Availability in Soils. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition* (pp. 315–330). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00012-1>
- Martens, D. A., & Frankenberger, W. T. (1992). Decomposition of bacterial polymers in soil and their influence on soil structure. *Biology and Fertility of Soils*, *13*(2), 65–73. <https://doi.org/10.1007/BF00337337>
- Martin, R. T. (1962). Adsorbed Water on Clay: a Review. In *Clays and Clay Minerals* (Issue 2). Pergamon Press Ltd. <https://doi.org/10.1016/b978-1-4831-9842-2.50007-9>
- Masson-Boivin, C., & Sachs, J. L. (2018). Symbiotic nitrogen fixation by rhizobia — the roots of a success story. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 44, pp. 7–15). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.12.001>
- Massonneau, A., Langlade, N., Léon, S., Smutny, J., Vogt, E., Neumann, G., & Martinoia, E. (2001). Metabolic changes associated with cluster root development in white lupin (*Lupinus albus*)

- L.): Relationship between organic acid excretion, sucrose metabolism and energy status. *Planta*, 213(4), 534–542. <https://doi.org/10.1007/s004250100529>
- McCully, M. E., & Boyer, J. S. (1997). The expansion of maize root-cap mucilage during hydration. 3. Changes in water potential and water content. *Physiologia Plantarum*, 99(1), 169–177. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03445.x>
- Copper uptake and phytotoxicity as assessed in situ for durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) cultivated in Cu-contaminated, former vineyard soils, 298 *Plant and Soil* 99 (2007). <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9343-0>
- Moradi, A. B., Carminati, A., Vetterlein, D., Vontobel, P., Lehmann, E., Weller, U., Hopmans, J. W., Vogel, H. J., & Oswald, S. E. (2011). Three-dimensional visualization and quantification of water content in the rhizosphere. *New Phytologist*, 192(3), 653–663. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03826.x>
- Morel, J. L., Habib, L., Plantureux, S., & Guckert, A. (1991). Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant and Soil*, 136(1), 111–119. <https://doi.org/10.1007/BF02465226>
- Moreno-Espíndola, I. P., Rivera-Becerril, F., de Jesús Ferrara-Guerrero, M., & De León-González, F. (2007). Role of root-hairs and hyphae in adhesion of sand particles. In *Soil Biology and Biochemistry* (Vol. 39, Issue 10, pp. 2520–2526). <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.04.021>
- Mullins, C. E., & Panayiotopoulos, K. . (1984). *The strength of unsaturated mixtures of sand and kaolin and the concept of effective stress*.
- Murphy, C. J., Baggs, E. M., Morley, N., Wall, D. P., & Paterson, E. (2017). Nitrogen availability alters rhizosphere processes mediating soil organic matter mineralisation. *Plant and Soil*, 417(1–2), 499–510. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3275-0>
- Nara, Y., Kashiwaya, K., Nishida, Y., & li, T. (2017). Influence of surrounding environment on subcritical crack growth in marble. *Tectonophysics*, 706–707, 116–128. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2017.04.008>
- Nara, Y., Morimoto, K., Yoneda, T., Hiroyoshi, N., & Kaneko, K. (2011). Effects of humidity and temperature on subcritical crack growth in sandstone. *International Journal of Solids and Structures*, 48(7–8), 1130–1140. <https://doi.org/10.1016/j.ijsolstr.2010.12.019>
- Naveed, M., Ahmed, M. A., Benard, P., Brown, L. K., George, T. S., Bengough, A. G., Roose, T., Koebernick, N., & Hallett, P. D. (2019). Surface tension, rheology and hydrophobicity of rhizodeposits and seed mucilage influence soil water retention and hysteresis. *Plant and Soil*, 437(1–2), 65–81. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03939-9>
- Naveed, M., Brown, L. K., Raffan, A. C., George, T. S., Bengough, A. G., Roose, T., Sinclair, I., Koebernick, N., Cooper, L., Hackett, C. A., & Hallett, P. D. (2017). Plant exudates may stabilize or weaken soil depending on species, origin and time. *European Journal of Soil Science*, 68(6), 806–816. <https://doi.org/10.1111/ejss.12487>
- Nazari, M., Riebeling, S., Banfield, C. C., Akale, A., Crosta, M., Mason-Jones, K., Dippold, M. A., & Ahmed, M. A. (2020). Mucilage Polysaccharide Composition and Exudation in Maize From Contrasting Climatic Regions. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.587610>

- Nciizah, A. D., & Wakindiki, I. I. C. (2015). Physical indicators of soil erosion, aggregate stability and erodibility. In *Archives of Agronomy and Soil Science* (Vol. 61, Issue 6, pp. 827–842). Taylor and Francis Ltd. <https://doi.org/10.1080/03650340.2014.956660>
- Neumann, G., & Römheld, V. (1999). Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant and Soil*, *211*(1), 121–130. <https://doi.org/10.1023/A:1004380832118>
- Nguyen, P., Thorstensen, A., Sorooshian, S., Hsu, K., AghaKouchak, A., Ashouri, H., Tran, H., & Braithwaite, D. (2018). Global precipitation trends across spatial scales using satellite observations. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *99*(4), 689–697. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-17-0065.1>
- Nicolas, A., Fortin, J., Regnet, J. B., Verberne, B. A., Plümper, O., Dimanov, A., Spiers, C. J., & Guéguen, Y. (2017). Brittle and semibrittle creep of Tavel limestone deformed at room temperature. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, *122*(6), 4436–4459. <https://doi.org/10.1002/2016JB013557>
- Norton, K. P., Molnar, P., & Schlunegger, F. (2014). The role of climate-driven chemical weathering on soil production. *Geomorphology*, *204*, 510–517. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.08.030>
- Nye, P. H. (1981). Changes of pH across the rhizosphere induced by roots. In *Plant and Soil* (Vol. 61, Issues 1–2, pp. 7–26). <https://doi.org/10.1007/BF02277359>
- Osmont, K. S., Sibout, R., & Hardtke, C. S. (2007). Hidden branches: Developments in root system architecture. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 58, pp. 93–113). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.104006>
- Papierowska, E., Szatyłowicz, J., Ruta, M., Łachacz, A., Gnatowski, T., & Stańczyk, T. (2020). *Water repellency of soils on unpaved roads in coniferous forests*.
- Paull, R. E., & Jones, R. L. (1975). Studies on the secretion of maize root-cap slime - III. Histochemical and autoradiographic localization of incorporated fucose. *Planta*, *127*(2), 97–110. <https://doi.org/10.1007/BF00388371>
- Philip, J. R. (1969). *Theory of Infiltration* (Vol. 5, pp. 215–296). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-1-4831-9936-8.50010-6>
- Phillips, J. D., Pawlik, Ł., & Šamonil, P. (2019). Weathering fronts. In *Earth-Science Reviews* (Vol. 198, p. 102925). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.102925>
- Piñeros, M. A., Magalhaes, J. V., Carvalho Alves, V. M., & Kochian, L. V. (2002). The physiology and biophysics of an aluminum tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize. *Plant Physiology*, *129*(3), 1194–1206. <https://doi.org/10.1104/pp.002295>
- Raven, J. A. (1985). *pH regulation in plants*.
- Regelink, I. C., Stoof, C. R., Rousseva, S., Weng, L., Lair, G. J., Kram, P., Nikolaidis, N. P., Kercheva, M., Banwart, S., & Comans, R. N. J. (2015). Linkages between aggregate formation, porosity and soil chemical properties. *Geoderma*, *247–248*, 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.01.022>
- Rempe, D. M., & Dietrich, W. E. (2018). Direct observations of rock moisture, a hidden

- component of the hydrologic cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(11), 2664–2669. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800141115>
- Riley, D., & Barber, S. A. (1971). Effect of Ammonium and Nitrate Fertilization on Phosphorus Uptake as Related to Root-Induced pH Changes at the Root-Soil Interface. In *Soil Science Society of America Journal* (Vol. 35, Issue 2, pp. 301–306). <https://doi.org/10.2136/sssaj1971.03615995003500020035x>
- Rodriguez-Navarro, C., & Doehne, E. (1999). Salt weathering: Influence of evaporation rate, supersaturation and crystallization pattern. *Earth Surface Processes and Landforms*, 24(2–3), 191–209. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9837\(199903\)24:3<191::aid-esp942>3.0.co;2-g](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9837(199903)24:3<191::aid-esp942>3.0.co;2-g)
- Römheld, V., & Kramer, D. (1983). Relationship between proton efflux and rhizodermal transfer cells induced by iron deficiency. *Elsevier*. <https://sci-hub.do/https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0044328X83800208>
- Römheld, Volker, Müller, C., & Marschner, H. (1984). Localization and capacity of proton pumps in roots of intact sunflower plants. *Plant Physiology*, 76(3), 603–606. <https://doi.org/10.1104/pp.76.3.603>
- Ropitiaux, M., Bernard, S., Schapman, D., Follet-Gueye, M. L., Vicré, M., Boulogne, I., & Driouich, A. (2020). Root Border Cells and Mucilage Secretions of Soybean, Glycine Max (Merr) L.: Characterization and Role in Interactions with the Oomycete Phytophthora Parasitica. *Cells*, 9(10), 2215. <https://doi.org/10.3390/cells9102215>
- Rovira, A., Foster, R., Interface, J. M.-T. soil-root, & 1979, U. (1979). Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. *Elsevier*. <https://sci-hub.do/https://www.sciencedirect.com/book/9780123255501/the-soil-root-interface>
- Rudolph-Mohr, N., Tötze, C., Kardjilov, N., & Oswald, S. E. (2017). *Mapping water, oxygen, and pH dynamics in the rhizosphere of young maize roots*.
- Rudolph, N., Voss, S., Ahmad B.Moradi, Nagl, S., & Oswald, S. E. (2013). *Spatio-temporal mapping of local soil pH changes induced by roots of lupin and soft-rush*.
- Rufty, T. W., MacKown, C. T., Lazof, D. B., & Carter, T. E. (1995). Effects of aluminium on nitrate uptake and assimilation. *Plant, Cell and Environment*, 18(11), 1325–1331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00192.x>
- Sarkar, D., Rovenich, H., Jeena, G., Nizam, S., Tissier, A., Balcke, G. U., Mahdi, L. K., Bonkowski, M., Langen, G., & Zuccaro, A. (2019). The inconspicuous gatekeeper: endophytic *Serendipita vermifera* acts as extended plant protection barrier in the rhizosphere. *New Phytologist*, 224(2), 886–901. <https://doi.org/10.1111/nph.15904>
- Schaller, G. (1987). pH changes in the rhizosphere in relation to the pH-buffering of soils. In *Plant and Soil* (Vol. 97, Issue 3, pp. 439–444). <https://doi.org/10.1007/BF02383234>
- Schenck zu Schweinsberg-Mickan, M., Joergensen, R. G., & Müller, T. (2010). Fate of ¹³C- and ¹⁵N-labelled rhizodeposition of *Lolium perenne* as function of the distance to the root surface. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(6), 910–918. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.02.007>

- Schild, M., Siegesmund, S., Vollbrecht, A., & Mazurek, M. (2001). Characterization of granite matrix porosity and pore-space geometry by in situ and laboratory methods. *Geophysical Journal International*, *146*(1), 111–125. <https://doi.org/10.1046/j.0956-540X.2001.01427.x>
- Schimel, D. S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, *1*(1), 77–91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1995.tb00008.x>
- Schmidt, H., & Eickhorst, T. (2014). Detection and quantification of native microbial populations on soil-grown rice roots by catalyzed reporter deposition-fluorescence in situ hybridization. *FEMS Microbiology Ecology*, *87*(2), 390–402. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12232>
- Schmidt, H., Nunan, N., Höck, A., Eickhorst, T., Kaiser, C., Wobken, D., & Raynaud, X. (2018). Recognizing patterns: Spatial analysis of observed microbial colonization on root surfaces. *Frontiers in Environmental Science*, *6*(JUL). <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00061>
- Schubnel, A., Walker, E., Thompson, B. D., Fortin, J., Guéguen, Y., & Young, R. P. (2006). Transient creep, aseismic damage and slow failure in Carrara marble deformed across the brittle-ductile transition. *Geophysical Research Letters*, *33*(17), L17301. <https://doi.org/10.1029/2006GL026619>
- Scott, D. N., & Wohl, E. E. (2019). Bedrock fracture influences on geomorphic process and form across process domains and scales. *Earth Surface Processes and Landforms*, *44*(1), 27–45. <https://doi.org/10.1002/esp.4473>
- Shen, H., Long, F. H., Sasaki, T., Yamamoto, Y., Shao, J. Z., Ligaba, A., Xiao, L. Y., Sung, J. A., Yamaguchi, M., Hideo, S., & Matsumoto, H. (2005). Citrate secretion coupled with the modulation of soybean root tip under aluminum stress. Up-regulation of transcription, translation, and threonine-oriented phosphorylation of plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiology*, *138*(1), 287–296. <https://doi.org/10.1104/pp.104.058065>
- Siebke, K., Yin, Z. H., Raghavendra, A. S., & Heber, U. (1992). Vacuolar pH oscillations in mesophyll cells accompany oscillations of photosynthesis in leaves: Interdependence of cellular compartments, and regulation of electron flow in photosynthesis. *Planta*, *186*(4), 526–531. <https://doi.org/10.1007/BF00198032>
- Soil Survey Staff. (1999). *Soil Taxonomy*.
- Sommer, M., Gerke, H. H., & Deumlich, D. (2008). Modelling soil landscape genesis - A “time split” approach for hummocky agricultural landscapes. *Geoderma*, *145*(3–4), 480–493. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.01.012>
- Song, C. P., Guo, Y., Qiu, Q., Lambert, G., Galbraith, D. W., Jagendorf, A., & Zhu, J. K. (2004). A probable Na⁺(K⁺)/H⁺ exchanger on the chloroplast envelope functions in pH homeostasis and chloroplast development in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(27), 10211–10216. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403709101>
- Stubbs, V. E. C., Standing, D., Knox, O. G. G., Killham, K., Bengough, A. G., & Griffiths, B. (2004). Root border cells take up and release glucose-C. *Annals of Botany*, *93*(2), 221–224. <https://doi.org/10.1093/aob/mch019>

- Takahashi, N., Yamazaki, Y., Kobayashi, A., Higashitani, A., & Takahashi, H. (2003). Hydrotropism interacts with gravitropism by degrading amyloplasts in seedling roots of *Arabidopsis* and radish. *Plant Physiology*, *132*(2), 805–810. <https://doi.org/10.1104/pp.018853>
- Terpstra, I., & Heidstra, R. (2009). Stem cells: The root of all cells. In *Seminars in Cell and Developmental Biology* (Vol. 20, Issue 9, pp. 1089–1096). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.09.012>
- Topp, G. C. (1971). Soil-Water Hysteresis: the Domain Theory Extended to Pore Interaction Conditions. *Soil Science Society of America Journal*, *35*(2), 219–225. <https://doi.org/10.2136/sssaj1971.03615995003500020017x>
- Tracy, S. R., Black, C. R., Roberts, J. A., Sturrock, C., Mairhofer, S., Craigon, J., & Mooney, S. J. (2012). Quantifying the impact of soil compaction on root system architecture in tomato (*Solanum lycopersicum*) by X-ray micro-computed tomography. *Annals of Botany*, *110*(2), 511–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs031>
- Turner, B. L., & Laliberté, E. (2015). Soil Development and Nutrient Availability Along a 2 Million-Year Coastal Dune Chronosequence Under Species-Rich Mediterranean Shrubland in Southwestern Australia. *Ecosystems*, *18*(2), 287–309. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9830-0>
- Van Beusichem, M. L., Kirkby, E. A., & Baas, R. (1988). Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Uptake, Assimilation, and Distribution of Nutrients in *Ricinus communis*. *Plant Physiology*, *86*(3), 914–921. <https://doi.org/10.1104/pp.86.3.914>
- Van Bodegom, P. (2007). Microbial maintenance: A critical review on its quantification. In *Microbial Ecology* (Vol. 53, Issue 4, pp. 513–523). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9049-5>
- van der Meij, W. M., Temme, A. J. A. M., Lin, H. S., Gerke, H. H., & Sommer, M. (2018). On the role of hydrologic processes in soil and landscape evolution modeling: concepts, complications and partial solutions. In *Earth-Science Reviews* (Vol. 185, pp. 1088–1106). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.09.001>
- Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, *15*(1), 1–19. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(76\)90066-5](https://doi.org/10.1016/0016-7061(76)90066-5)
- Wang, Xiaojuan, Tang, C., Severi, J., Butterly, C. R., & Baldock, J. A. (2016). Rhizosphere priming effect on soil organic carbon decomposition under plant species differing in soil acidification and root exudation. In *New Phytologist* (Vol. 211, Issue 3, pp. 864–873). <https://doi.org/10.1111/nph.13966>
- Wang, Xiaoting, Chen, R., Jing, Z., Yao, T., Feng, Y., & Lin, X. (2018). Root derived carbon transport extends the rhizosphere of rice compared to wheat. *Soil Biology and Biochemistry*, *122*, 211–219. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.024>
- Wang, Y.-L., Sun, L.-J., Xian, C.-M., Kou, F.-L., Zhu, Y., He, L.-Y., Sheng, X.-F., & Kelly, R. M. (2020). Interactions between Biotite and the Mineral-Weathering Bacterium *Pseudomonas azotoformans* F77 Downloaded from. *Am Soc Microbiol*. <https://doi.org/10.1128/AEM.02568-19>
- Wang, Y., Pak, B. C., Wang, Y. P., Law, R. M., & Pak, B. (2010). A global model of carbon, nitrogen

- and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 7, 2261–2282. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2261-2010>
- Watt, M., Hugenholtz, P., White, R., & Vinall, K. (2006). Numbers and locations of native bacteria on field-grown wheat roots quantified by fluorescence in situ hybridization (FISH). *Environmental Microbiology*, 8(5), 871–884. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00973.x>
- Watt, M., McCully, M. E., & Canny, M. J. (1994). *Formation and Stabilization of Rhizosheaths of Zea mays 1*.
- Whipps, J. M. (1984). *Environmental Factors Affecting the Loss of Carbon from the Roots of Wheat and Barley Seedlings*.
- Whipps, J. M. (1985). *Effect of CO₂ Concentration on Growth, Carbon Distribution and Loss of Carbon from the Roots of Maize*.
- Wilkinson, M. T., Richards, P. J., & Humphreys, G. S. (2009). Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. In *Earth-Science Reviews* (Vol. 97, Issues 1–4, pp. 257–272). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2009.09.005>
- Williams, J. D. H., Syers, J. K., & Walker, T. W. (1967). Fractionation of Soil Inorganic Phosphate by a Modification of Chang and Jackson's Procedure. *Soil Science Society of America Journal*, 31(6), 736–739. <https://doi.org/10.2136/sssaj1967.03615995003100060012x>
- Witty, J. H., Graham, R. C., Hubbert, K. R., Doolittle, J. A., & Wald, J. A. (2003). *Contributions of water supply from the weathered bedrock zone to forest soil quality*. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00051-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00051-X)
- Wu, X., Wei, Y., Wang, J., Wang, D., She, L., Wang, J., & Cai, C. (2017). Effects of soil physicochemical properties on aggregate stability along a weathering gradient. *Catena*, 156, 205–215. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.04.017>
- Xiong, L., Wang, R. G., Mao, G., & Koczan, J. M. (2006). Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. *Plant Physiology*, 142(3), 1065–1074. <https://doi.org/10.1104/pp.106.084632>
- Yan, F., Zhu, Y., Müller, C., Zörb, C., & Schubert, S. (2002). Adaptation of H⁺-pumping and plasma membrane H⁺ ATPase activity in proteoid roots of white lupin under phosphate deficiency. *Plant Physiology*, 129(1), 50–63. <https://doi.org/10.1104/pp.010869>
- Yokoyama, T., & Matsukura, Y. (2006). Field and laboratory experiments on weathering rates of granodiorite: Separation of chemical and physical processes. *Geology*, 34(10), 809–812. <https://doi.org/10.1130/G22625.1>
- York, L. M., Carminati, A., Mooney, S. J., Ritz, K., & Bennett, M. J. (2016). The holistic rhizosphere: integrating zones, processes, and semantics in the soil influenced by roots. *Journal of Experimental Botany*, 67(12), 3629–3643. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw108>
- Young, I. M. (1995). Variation in moisture contents between bulk soil and the rhizosheath of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Wembley). *New Phytologist*, 130(1), 135–139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb01823.x>
- Young, I. M., Crawford, J. W., & Rappoldt, C. (2001). New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil. *Soil and Tillage Research*, 61(1–2), 33–45.

[https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(01\)00188-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00188-X)

- Zarebanadkouki, M., Fink, T., Benard, P., & Banfield, C. C. (2019). Mucilage Facilitates Nutrient Diffusion in the Drying Rhizosphere. *Vadose Zone Journal*, *18*(1), 1–13.
<https://doi.org/10.2136/vzj2019.02.0021>
- Zhan, A., Schneider, H., & Lynch, J. P. (2015). Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology*, *168*(4), 1603–1615.
<https://doi.org/10.1104/pp.15.00187>
- Zhang, B., Hallett, P. D., & Zhang, G. (2008). Increase in the fracture toughness and bond energy of clay by a root exudate. *European Journal of Soil Science*, *59*(5), 855–862.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01045.x>
- Zhong, Q., Zhang, S., Chen, H., Li, T., Zhang, C., Xu, X., Mao, Z., Gong, G., Deng, O., Deng, L., Zhang, Y., Pu, Y., & Wang, L. (2019). The influence of climate, topography, parent material and vegetation on soil nitrogen fractions. *Catena*, *175*, 329–338.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.12.027>
- Zhou, A. N. (2013). A contact angle-dependent hysteresis model for soil-water retention behaviour. *Computers and Geotechnics*, *49*, 36–42.
<https://doi.org/10.1016/j.compgeo.2012.10.004>
- Zhu, Y., Pierson, L. S., & Hawes, M. C. (1997). *Induction of microbial genes for pathogenesis and symbiosis by chemicals from root border cells*.
https://www.researchgate.net/publication/13814821_Induction_of_microbial_genes_for_pathogenesis_and_symbiosis_by_chemicals_from_root_border_cells