

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Hana Nováková

Postranní kořeny a jejich vznik

Lateral roots and their origin

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Praha, 2013

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

V Sokolově, 21.8.2013

Podpis:

Velmi děkuji svému školiteli RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za cenné rady, vstřícnost a trpělivost při zpracování této práce.

Abstrakt

Vznik postranních kořenů je jedním z určujících faktorů struktury celkové architektury kořenového systému rostlin. Jednotlivé druhy rostlin se liší v místě iniciace postranních kořenů v podélné i příčné rovině mateřského kořene. Tato práce krátce shrnuje poznatky vztahující se ke vzniku a vývoji postranních kořenů u modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* a na vzorku několika druhů kapradin a jednoděložných a dvouděložných rostlin z dostupné literatury nastiňuje variabilitu, která se projevuje především během iniciace postranních kořenů. U kapradin se místo iniciace nachází v endodermis mateřského kořene, u ostatních druhů se tvoří primordium postranního kořene z buněk pericyklu, které se nacházejí v určitém postavení vůči cévním elementům v centrálním válci mateřského kořene. Dalším velmi variabilním prvkem při vzniku postranních kořenů je vzdálenost místa iniciace od apikálního meristému kořene, která souvisí s místem přijetí auxinového signálu kompetentními buňkami a zároveň i rychlostí růstu a postupu buněk od apikálního meristému mateřského kořene.

Klíčová slova: postranní kořen, primordium, pericykl, endodermis

Abstract

The origin of lateral roots is one of the determinants of the structure of the overall architecture of the root system of plants. Individual plant species differs in point of initiation of lateral roots in the longitudinal and transverse plane of the parent root. This paper briefly summarizes the findings relating to the establishment and development of lateral roots in the model of plant *Arabidopsis thaliana* and on the sample of several species of ferns and monocots and dicots of literature outlines the variability that manifests itself especially during initiation of lateral roots. The ferns initiation site located in the endodermis of the parent root, for other species to form the lateral root primordium of pericycle cells that are found in a certain position in relation to vascular elements in the central cylinder of the parent root. Another highly variable factor in the development of lateral root initiation site is the distance from the root apical meristem, which is related to the place of the auxin signal competent cells and also the rate of growth and progress of cells from the parent root apical meristem.

Key words: lateral root, primordium, pericycle, endodermis

Obsah

1. Úvod	9
2. Vznik postranních kořenů u modelové rostliny <i>Arabidopsis thaliana</i>	11
2.1. Anatomické uspořádání kořene	11
2.2. Buňky pericyklu	12
2.3. Fáze vzniku postranních kořenů	13
2.4. Prorůstání primordia pletivy mateřského kořene	17
2.5. Vznik apikálního meristému postranního kořene	18
2.6. Regulace vzniku postranních kořenů	20
3. Vznik postranních kořenů u vybraných druhů	23
3.1. Vznik postranních kořenů u jednoděložných a dvouděložných rostlin	24
3.1.1. <i>Zea mays</i>	25
3.1.2. <i>Allium cepa</i>	28
3.1.3. <i>Ipomoea purpurea</i>	30
3.1.4. <i>Convolvulus arvensis</i>	31
3.1.5. <i>Raphanus sativus</i>	32
3.1.6. <i>Pontederia cordata</i>	33
3.1.7. <i>Musa</i>	34
3.1.8. <i>Typha glauca</i>	35
3.2. Vznik postranních kořenů u kapradin	37
3.2.1. <i>Ceratopteris richardii</i>	37
3.2.2. <i>Marsilea quadrifolia</i>	39
4. Závěr	41
5. Seznam použité literatury	43

1. Úvod

Kořeny mají rozhodující význam pro rostliny, zajišťují těmto přisedlým organismům příjem živin a vody, které jsou následně rozváděny do celého těla rostliny. Kořeny dále slouží k upevnění a stabilizaci rostlin v podkladu, ukládají v sobě zásobní látky či mají potenciál pro vznik nejrůznějších symbiotických vztahů ať už s houbovými či bakteriálními organismy.

Architektura kořenového systému je u většiny rostlin tvořena hlavním kořenem, jenž má původ v embryonální radikule, u dvouděložných rostlin zpravidla přetrvává během celého života rostliny. Narozdíl od živočichů dochází u rostlin k organogenezi i během postembryonálního vývoje, neboť jsou nuceny přizpůsobovat svou morfologii okolnímu proměnlivému prostředí. Z primárních kořenů vyrůstají postembryonálně postranní kořeny prvního řádu, jejichž dalším větvením vznikají postranní kořeny druhého, třetího a vyšších řádů. Na rostlině mohou také vyrůst adventivní kořeny, které mohou vznikat na nejrůznějších orgánech rostliny, často v reakci na poranění pletiva. Celková architektura kořene je u jednotlivých taxonů rostlinné říše vysoce variabilní (Laskowski et al. 2013), tuto variabilitu kořenových systémů s rozmanitě uspořádanými a strukturovanými kořeny ještě navíc rozšiřují nejrůznější metamorfózy kořenů, které mohou mít různé specializované funkce.

Při absorpci živin se uplatňuje další ze schopností kořenového systému a tou je plasticita růstu, která se projevuje především v heterogenním půdním prostředí, kde bývají nerovnoměrně distribuovány živiny a voda a také teplota, provzdušněnost, vlhkost nebo salinita půdy (Benková et al. 2010). Plastický růst kořenového systému zahrnuje prodlužování kořenů a vznik postranních a adventivních kořenů a bývá orientován do oblastí v půdě, kde je zvýšená koncentrace vody a živin (Drew et al. 1973). Ukázalo se však, že plastický růst kořenového systému nemusí být za všech okolností pro rostliny výhodný. Naopak může vést k odklonu kořenů ke krátkodobým zdrojům živin v půdě, jejichž pozice se mohou měnit rychleji než je rychlost přirůstajících kořenů (Lynch et al. 2013).

Pochopení a prozkoumání tvorby celkové architektury kořenového systému a aplikace těchto poznatků v šlechtitelských programech se stává významným nástrojem v boji proti nedostatečným výnosům v agrosystémech rozvojových zemí světa. Lynch ve své práci z roku 2007 dokonce používá výraz „druhá zelená revoluce“ (Lynch et al. 2007), z čehož můžeme usuzovat, jak velkou naději tyto šlechtitelské možnosti vzbuzují. Vědci se pokoušejí

identifikovat optimální architekturu kořenového systému tzv. ideotyp, který by zajišťoval rostlině dostatek vody a živin pro růst za nepříznivých podmínek prostředí (při nedostatku srážek a nízké úrodnosti půdy) a s nedostatečným zavlažováním a hnojením (Lynch et al. 2012; Wasson et al. 2012).

U kukuřice jakožto hlavní globální plodiny byl navržen tzv. SCD (steep, cheap and deep) ideotyp, který by měl mít anatomické a fyziologické vlastnosti vhodné pro získávání živin z hlubších vrstev půdy. SCD je charakteristický dlouhými axiálními kořeny s omezeným počtem dlouhých postranních kořenů. Kořeny SCD by měly rychleji prorůst do hloubky a tak efektivněji zachytávat dusičnany, které se vlivem srážek vymývají do hlubších částí půdy a zároveň by tak dlouhé kořeny nebyly citlivé na sucho ve svrchních částech půdy (Wiesler et al. 1994a sekundárně v Lynch et al. 2013; Lynch et al. 2013). Také u pšenice bylo potvrzeno, že hlubší kořeny zajišťují lepší zachytávání vody a dusíku (Wasson et al. 2012). Cesta k vyšlechtění a produkci optimalizovaných kultivarů je velmi náročná a překračuje téma této práce, přesto je vhodné si uvědomit, jaký význam a možnosti skýtá pochopení tvorby celkové architektury kořenového systému, včetně jeho nezanedbatelné součásti - postranních kořenů.

Klíčovou událostí při vzniku architektury kořenového systému je tvorba postranních kořenů. Pravidelnost, frekvence vzniku a způsob uspořádání postranních kořenů modulují do značné míry celý kořenový systém a jsou jedním z faktorů podléjících se na vysoké variabilitě kořenových systémů napříč rostlinnými druhy. Postranní kořeny jsou oblíbeným modelovým systémem rostlinné organogeneze, avšak jejich vývoj je dosud nejdetailněji popsán především na modelové rostlině *Arabidopsis thaliana*. Tato práce pojednává o vzniku postranních kořenů u *Arabidopsis* a zmiňuje mechanismy, které se při jejich vývoji uplatňují. Těžištěm práce je však srovnání se vznikem postranních kořenů u dalších druhů z dostupné literatury, s důkazem kladeným na umístění primordií postranních kořenů v pletivu mateřského kořene a ve vztahu k poloze cévních svazků v mateřském kořeni.

Primordia, ze kterých vznikají postranní kořeny, jsou tvořena hluboko uvnitř pletiva mateřského kořene, narozdíl od listových primordií, jejichž vznik je ektogenní. Endogenní vznik postranních kořenů může mít více příčin. Jako nejpravděpodobnější se jeví počáteční ochrana vznikajících pletiv včetně tvořícího se apikálního meristému postranního kořene nadložními pletivy mateřského kořene. Další příčinou může být postupné přizpůsobování postranního kořene prorůstajícího pletivy mateřského kořene zrnitosti a struktuře půdy. U většiny doposud zkoumaných druhů rostlin je původ primordií lokalizován v pericyklu, nejsvrchnější vrstvě buněk centrálního válce, u kapradin vznikají primordia postranních kořenů v endodermis. Během studia postranních kořenů se ukázalo, že jejich tvorba

precizně regulovaná a buňky, které jsou kompetentní k založení primordií postranních kořenů, jsou u různých druhů charakteristické svou polohou vůči cévním svazkům v centrálním válci. Avšak sekvence událostí, kterými procházejí postranní kořeny od své iniciace až do vyzrání a vynošení z pletiv mateřského kořene, je téměř shodná napříč druhy, které byly za tímto účelem studovány (MacLeod et al. 1979). Zároveň bylo zjištěno, že navzdory odlišné ontogenezi primárního a postranních kořenů, je jejich morfologie z hlediska uspořádání souborů buněk srovnatelná (Dolan et al. 1993).

2. Vznik postranních kořenů u modelové rostliny *Arabidopsis thaliana*

Arabidopsis thaliana (Huseníček rolní) je nejznámější modelovou rostlinou, patří do čeledi *Brassicaceae* a doposud je nejdetailněji prostudovaným druhem při studiu organogeneze u rostlin, zahrnujícím i vznik postranních kořenů. Informace o vzniku postranních kořenů u dalších druhů, včetně těch agronomicky významných, jsou v literatuře oproti *Arabidopsis* výrazně méně zastoupeny. *Arabidopsis thaliana* je charakteristickým modelovým organismem. Má krátkou generační dobu, je snadno kultivovatelná v laboratorních podmínkách a je prostorově nenáročná. Díky malé velikosti genomu byla *Arabidopsis* vybrána jako první rostlinný druh pro kompletní sekvenaci DNA a od známého genetického pozadí se dále odvíjí i množství popsanych mutantů, využitelných při studiu. V neposlední řadě usnadňuje výzkum tohoto druhu i jednoduchá a pravidelná stavba těla.

2. 1. Anatomické uspořádání kořene

Uspořádání buněk v primárním i postranních kořenech *Arabidopsis* je jednoduché a předvídatelné (Dolan et al. 1993). Ve středu kořene se nachází centrální válec s floémovými a xylémovými cévními svazky a buňkami parenchymu. Pletivo centrálního válce ohraničuje jeho nejsvrchnější vrstva buněk: pericykl. U huseníčku je tvořen pouze jednou vrstvou buněk. Uspořádání cévních svazků je diarchní. Centrální válec je obklopen třemi jednovrstevnými vrstvami buněk, které za sebou následují v tomto pořadí směrem ven: endodermis, primární kůra, epidermis. Díky jednoduchému uspořádání lze ve vertikální rovině vysledovat provazce buněk až k jejich incíálám v apikálním meristému kořene. Apikální meristém kořene

Arabidopsis má čtyři sady iniciál, jedna dává vzniknout buňkám centrálního válce, další tvoří primární kůru spolu s endodermis, třetí sada tvoří buňky kolumely (střední sloupek) a z poslední sady vznikají buňky epidermis a kořenové čepičky (Dolan et al. 1993). Iniciály v meristému postranních kořenů vznikají postembryonálně, narozdíl od iniciál apikálního meristému primárního kořene, které jsou ustanoveny během embryogeneze (Scheres et al. 1994). Přestože je ontogeneze primárních a postranních kořenů odlišná, jejich anatomie je při srovnání distálních konců velmi podobná (Dolan et al. 1993).

2. 2. Buňky pericyklu

U *Arabidopsis thaliana* dochází k iniciaci postranních kořenů výhradně v buňkách pericyklu, které jsou přilehlé ke xylémovým svazkům. Buňky pericyklu na floémových pólech nejsou kompetentní pro iniciaci postranních kořenů. Kompetentní buňky pro iniciaci postranních kořenů zůstávají přilehlé ke xylému a toto jejich umístění se nemění ani po změně koncentrace živin, hormonálních podmínek ani stresem (Parizot et al. 2008). Teprve další bádání může objasnit umístění kompetentních buněk ve vztahu k cévním svazkům.

Ukázalo se že pericykl je tvořen dvěma populacemi buněk, které jsou blízce spojené s přilehlými cévními elementy (Parizot et al. 2008). Mezi těmito typy buněk pericyklu byly nalezeny morfologické, genetické a ultrastrukturální rozdíly (Casero et al. 1989; Lloret et al. 1989; Casero et al. 1998; Dubrovsky et al. 2000; Beeckman et al. 2001). Nejvýznamnější specifikum buněk pericyklu na xylémových pólech tkví v jejich zachované schopnosti dělení, ačkoli ostatní buňky pericyklu tuto schopnost během postupu z apikálního meristému kořene ztratily (Dubrovsky et al. 2000; Beeckman et al. 2011). Kvůli probíhajícím příčným dělením jsou buňky pericyklu naproti xylému kratší než ostatní buňky v pericyklu (Laskowski et al. 1995, Beeckman et al. 2001). Přestože jsou buňky naproti xylému kompetentní k dělení, odlišují se od dělicích se meristemických buněk v apikálním meristému tím, že jsou vysoce vakuolizované (Dubrovsky et al. 2000). Buňky pericyklu přilehlé k protoxylému navíc obsahují ve své denzní cytoplazmě mnoho ribozómů, naproti tomu buňky na floémovém pólu obsahují jednu velkou centrální vakuolu a menší množství ribozómů v parietální cytoplazmě, což odpovídá diferencovanému stavu těchto buněk (Parizot et al. 2008). Množství ribozómů u kompetentních buněk v pericyklu zřejmě souvisí se zvýšenou proteosyntézou, která zajišťuje

dostatek proteinů coby materiálu pro udržení integrity buněk během častého mitotického dělení.

Jednu z příčin získání kompetence buněk, nacházejících se v odlišném postavení vůči cévním svazkům, navrhl Beeckman (2001): buňky pericyklu naproti floémovým svazkům zůstávají v G₁ fázi buněčného cyklu, a ty které jsou přilehlé ke xylému postupují přes S fázi do G₂ fáze (Dubrovsky et al. 2000; Beeckman et al. 2001). V této fázi se nacházejí bezprostředně před M fází, což může u těchto buněk usnadňovat nabytí kompetence pro inekvální dělení a tvorbu zakladatelských buněk postranních kořenů, poté co dostanou signál pomocí lokálního zvýšení auxinového maxima (viz kapitola 2.6). Dosud však není jasné, jaký mechanismus je zodpovědný za upřednostnění jednoho ze dvou typů buněk pericyklu jakožto budoucích zakladatelských buněk postranních kořenů. Další otázkou kterou musíme zodpovědět je, jak souvisí iniciace postranních kořenů s vodivými pletivami a jejich diferenciací. U mutantu *ahp6* (*Arabidopsis thaliana* histidine phosphotransfer proteins) a transgení Pro35S-VND7:SRDX (Vascular-related NAC-Domain7 fused to strong repression domain SRDX) mají kořeny narušenou diferenciaci protoxylému, ale nedochází u nich k poškození diferenciaci buněk pericyklu ani iniciaci postranních kořenů, což naznačuje, že protoxylém není nepostradatelný pro vznik postranních kořenů (Benková et al. 2010). Přesto je iniciace postranních kořenů ovlivněna uspořádáním cévních svazků, neboť u mutantu *lonesome highway* (*lhw*), který je charakterizován tvorbou pouze jednoho xylémového a jednoho floémového svazku, dochází k iniciaci postranních kořenů pouze na jedné straně buněk pericyklu přilehlých k tomuto jedinému xylémovému svazku (Parizot et al. 2008).

2.3. Fáze vzniku postranních kořenů

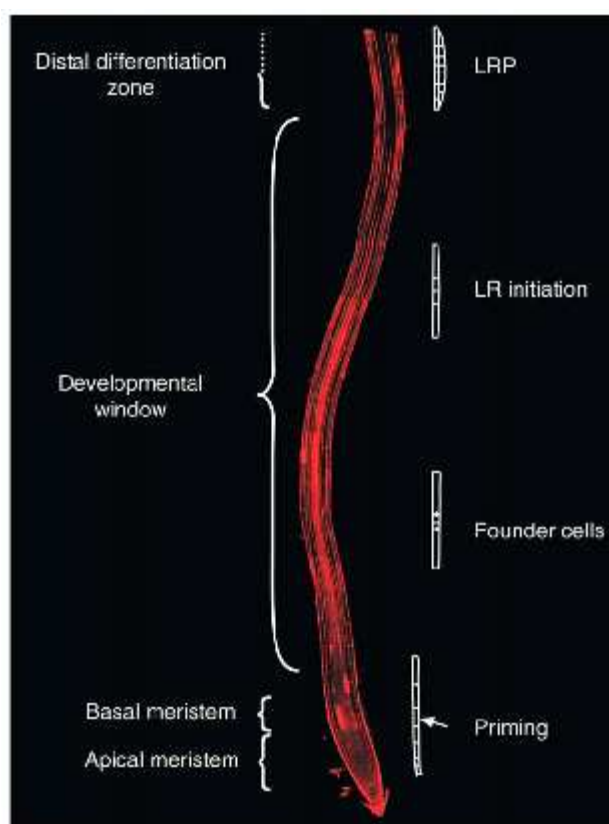
Podle studie na druzích *Arabidopsis thaliana* a *Raphanus sativus* z roku 1995 se vývoj postranních kořenů skládá ze dvou základních etap: vznik primordia bez anatomicky definovaného meristému a následný vznik apikálního meristému, který je schopen produkovat buňky postranního kořene (Laskowski et al. 1995). Další studie na druhu *Arabidopsis thaliana* identifikovalo ve vývoji *postranních kořenů* osm vývojových stádií (viz obrázek 3) (Malamy et al. 1997). Primordia *postranních kořenů* vznikají v akropetálním směru, takže nejmladší primordium je umístěno v distální části kořene (Laskowski et al. 1995). Ovšem následný vývoj primordia už neprobíhá v striktně akropetálním směru, např. mezi dvěma

vzniklými postranními kořeny se mohou objevit primordia v počátečních fázích vývoje (Dubrovsky et al. 2006).

Prvotní událostí ještě před samotnou iniciací postranního kořene je tzv. priming buněk pericyklu v dosahu xylému, což je příprava těchto buněk na jejich novou identitu tzv. zakladatelských buněk. Priming je závislý na oscilační akumulaci auxinu v přilehlých xylémových buňkách. Buňky které přijmou tento auxinový signál, mohou získat kompetenci pro iniciaci postranních kořenů, tzn. zvyšuje se u nich pravděpodobnost, že se budou podílet na iniciaci postranních kořenů. K primingu dochází v oblasti nazývané „bazální meristéma“, což je oblast nacházející se v distální části apikálního meristému mateřského kořene (viz obrázek 1). K této oscilaci dochází s cca 15 hodinovou periodou (viz kapitola 2.6, De Smet et al. 2007).

K iniciaci postranních kořenů dochází v diferenciační zóně mateřského kořene, ovšem pouze některé z kompetentních buněk v pericyklu se stanou zakladatelskými buňkami postranních kořenů. Během iniciace činí průměrná délka zakladatelských buněk naproti xylému 200 μm , což je u buněk s proliferační aktivitou v přirozených podmínkách naprosto unikátní délka (Dubrovsky et al. 2000). Při iniciaci postranních kořenů současně dochází k lokálnímu zvýšení hladiny auxinu v zakladatelských buňkách (De Smet et al. 2007). Zakladatelské buňky v pericyklu přilehlé k protoxylému se nejprve asymetricky dělí a tak tvoří primordium postranního kořene (Laskowski et al. 1995). K tomuto dělení dochází často ve třech sousedících souborech buněk pericyklu (Dubrovsky et al. 2000).

Dubrovsky (2001) rozlišuje u *Arabidopsis* v tomto případě dva druhy iniciace: tzv. „podélně bicelulární“, kdy se inekválně dělí během iniciace postranních kořenů dvě sousední

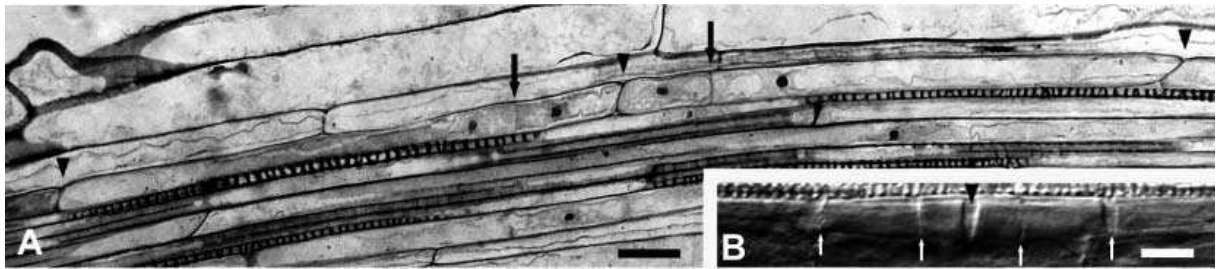


obrázek 1

Časoprostorová kontrola organogeneze postranních kořenů. K primingu dochází v bazálním meristému mateřského kořene, následuje dělení zakladatelských buněk.

Převzato z Benková et al. 2010

buňky pericyklu nacházející se nad sebou (viz obrázek 2A) a „podélně unicelulární“ kdy je zakladatelskou jedna buňka (Dubrovsky et al. 2001). Tento typ iniciace postranních kořenů byl nalezen také u pšenice (Demchenko et al. 1999 sekundárně v Dubrovsky et al. 2001). Unicelulární typ iniciace bývá detekován v rostlinných preparátech snadněji, proto se neví, který z těchto dvou typů iniciace je reálně frekventovanější v pericyklu jednotlivých rostlinných druhů.



obrázek 2

Inekvální dělení buněk pericyklu u *Arabidopsis thaliana*.

A. Na snímku je podélný řez mateřským kořenem, který odhaluje pohled na „podélně bicelulární“ iniciaci postranních kořenů, zahrnující první asymetrické antiklinální dělení zakladatelských buněk.

B. Zde je vidět druhá série asymetrického antiklinálního dělení. (Šipky označují umístění buněčných stěn vzniklých těmito sériemi dělení).

převzato z Dubrovsky et al. 2001

U asymetrického antiklinálního dělení bicelulárního typu jsou tedy zakladatelskými buňkami dvě buňky pericyklu nacházející se na podélné ose mateřského kořene nad sebou. Buňky se nejprve rozdělí tak, že jejich kratší deriváty tvoří centrum primordia a na okrajích tohoto centra projdou buňky následným asymetrickým antiklinálním dělením (viz obrázek 2B) (Dubrovsky et al. 2001). Ještě před asymetrickým dělením zakladatelských buněk dojde k synchronizovanému posunu jader ke společné buněčné stěně těchto dvou sousedících buněk (Benková et al. 2010; Dubrovsky et al. 2001). Dosud však není známo, jaké mechanismy jsou zapojeny do synchronizovaného posunu těchto jader, případně zda a jakým způsobem je do tohoto posunu zapojen auxin.

Popis fází tvorby primordia byl převzat z práce Malamy et al. (1997) (schéma jednotlivých fází vývoje postranních kořenů viz obrázek 3).

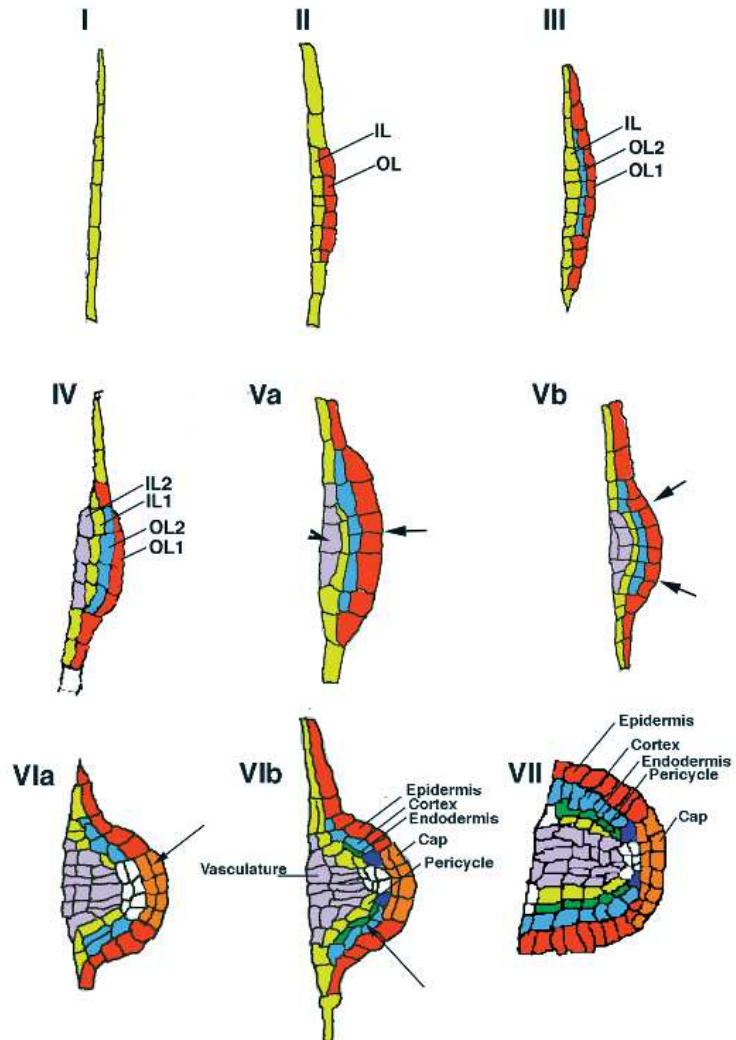
Fáze I. Po vytvoření 8-10 krátkých nad sebou ležících buněk pericyklu příčným dělením, se tyto deriváty rozpínají v radiálním směru.

Fáze II. Primordium je následným periklinálním dělením rozděleno na dvě vrstvy: vnitřní (IL: inner layer) a vnější (OL: outer layer). Buňky umístěné na okrajích primordia se obvykle nedělí a zároveň nově vytvořené buňky v obou vrstvách radiálně expandují, čímž se primordium začíná vyklenovat.

obrázek 3

Model vývoje primordia postranního kořene u *Arabidopsis thaliana*. Stejně barvy odpovídají stejným buněčným typům. Bílé buňky na špičce primordia jsou zřejmě iniciály a buňky klidového centra. Bílé buňky na bázi primordia se nepodařilo identifikovat. Ve skutečnosti není vývoj postranních kořenů takto pevně ohraničený, vzniku a prorůstání pletiva se účastní okolní pletiva mateřského kořene. (popis vrstev se nachází v textu)

Převzato z Malamy et al. 1997



Fáze III. Následuje další periklinální dělení pouze vnější vrstvy (OL), což má za následek vznik tří vrstev: OL1, OL2, IL. Konvexita primordia se stále zvyšuje díky tomu, že se některé buňky na periferii primordia nedělí.

Fáze IV. Vnitřní vrstva se dělí periklinálně. Primordium je tvořeno čtyřmi vrstvami: OL1, OL2, IL1, IL2. V tomto stádiu vývoje proniká primordium do nadložní vrstvy endodermis.

Fáze V. Centrální buňka v OL1 a v OL2 se dělí antiklinálně, takto vytvořené čtyři deriváty mají kubický tvar. Buňky které jsou přilehlé k centrálním buňkám vnějších vrstev se také dělí, dále se dělí radiálně expandované buňky vrstvy IL2 a díky tomu tlačí na vrstvy buněk nad sebou. Primordium v této fázi vývoje dosáhne poloviny primární kůry mateřského kořene.

Fáze VI. V další fázi dochází k několika událostem přibližně ve stejnou dobu. OL2 se dělí periklinálně a tak tvoří novou vnitřní vrstvu buněk OL2a, druhá vrstva se nazývá OL2b. Čtyři buňky v centru OL1 se dělí také periklinálně. Primordium prorůstá celou primární kůrou a dostává se do vrstvy buněk epidermis. Buňky vrstvy IL2 nacházející se ve středu primordia mají protáhlý tvar, který je typický pro vodivé elementy.

Fáze VII. Primordium se začíná podobat špičce primárního kořene. Jsou v něm rozeznatelné tři vrstvy buněk, které korespondují s epidermis, primární kůrou a endodermis obklopující základy cévních svazků. Na špičce primordia se vytváří struktura podobná kořenové čepičce.

Fáze VIII. V poslední fázi se primordium stává stále více komplexnější, jak v něm další buňky podstupují antiklinální dělení. Vytváří se kořenová čepička složená ze tří vrstev buněk. Ta může být vizualizována díky přítomnosti barvitelných škrobových zrn v jejích buňkách (Laskowski et al. 1995). V tomto stádiu se primordium postranního kořene vynořuje ven z pletiv mateřského kořene (Malamy et al. 1997).

K emergenci postranního kořene nemusí docházet kontinuálně, Dubrovsky (2006) zjistil, že primordia mohou setrvat v určité fázi vývoje a až později se mohou vynořit z pletiv mateřského kořene (Dubrovsky et al. 2006). Tento pozdější nástup emergence, případně pozastavení vývoje primordií umožňuje další růstovou plasticitu kořenového systému. První vynořená primordia *Arabidopsis* byla pozorována ve vzdálenosti přibližně 20 mm od kořenové špičky mateřského kořene (Casimiro et al. 2001). Rapidní růst primordia postranního kořene do délky je zapříčiněn především expanzí buněk v bazální části primordia, bylo zjištěno, že během vynořování prochází postranní kořene obdobím nízké mitotické aktivity (Celenza et al. 1995).

2.4. Prorůstání primordia pletivy mateřského kořene

Mechanismus prorůstání primordia postranního kořene pletivy mateřského kořene byl dlouho zahalen tajemstvím. Až v posledních letech se podařilo odhalit pozadí procesů podléjících se na prorůstání postranních kořenů prostřednictvím remodelace buněčných stěn v buňkách ležících nad primordiem. U *Arabidopsis* musí primordium postranního kořene prorůst třemi vrstvami pletiv mateřského kořene: endodermis, primární kůrou a epidermis. Tato nadložní pletiva se prorůstání primordia postranního kořene účastní aktivně, dochází u nich k separaci buněk (Peret et al. 2009). U některých druhů bylo pozorováno dělení buněk endodermis

mateřského kořene (Clowes et al. 1978; Lloret et al. 2002) nebo v primární kůře (Byrne et al. 1977; Casero et al. 1995). Má se za to, že produkce malých buněk a radiálních stěn, může usnadňovat emergenci postranních kořenů (Peret et al. 2009).

Další změnou, kterou během emergence postranních kořenů procházejí nadložní pletiva, je oslabení pevných spojů mezi buňkami za pomoci remodelace buněčných stěn (Peret et al. 2009). Nutnost remodelace buněčných stěn byla prokázána při vynořování postranních kořenů v adventivních kořenech rýže ošetřených sulfidem. Toxicita sulfidu způsobuje suberinizaci a tloušťnutí buněčných stěn buněk v exodermis a epidermis, jediná vrstva pletiva, která zůstane neovlivněna sulfidem je mezodermis. Vývoj primordií postranních kořenů není ovlivněn až do té chvíle, kdy budoucí postranní kořen dosáhne vrstvy exodermis, kde je jeho růst skrze dvě vnější vrstvy mateřského kořene blokován. Postranní kořen zareaguje na tuto překážku překvapivě a začne růst směrem vzhůru prostřednictvím mezodermis primárního kořene (Armstrong et al. 2005). V nedávné době byly identifikovány geny pro hydrolitické enzymy, které jsou zapojeny do remodelace buněčných stěn v nadložních pletivech primordia: PG (polygalakturonáza) (González et al. 2007), EXP17 (expanzin) (Neuteboom et al. 1999), XTR6 (xyloglukan/xyloglukosyl transferáza) (Swarup et al. 2008), PLA2 (pektát lyáza) (Swarup et al. 2008) a GLH17 (glykosylhydroláza) (Swarup et al. 2008). Tyto geny pro remodelaci buněčných stěn jsou indukovány auxinem (viz kapitola 2.6).

2.5. Vznik apikálního meristému postranního kořene

Během vývoje primordia dochází ke vzniku autonomního meristému postranního kořene, kdy je primordium již nezávislé na hormonech obsažených v kultivačním médiu. Apikální meristéum je tvořeno souborem buněk, tzv. iniciál, které jsou schopny kontinuálního dělení a jejich deriváty tvoří hlavní část orgánu. Podle studie Laskowski z roku 1995 dochází ke vzniku apikálního meristému přibližně v době, kdy je primordium tvořeno ze tří až pěti vrstev buněk. Tato událost ještě není synonymem pro počátek dělení iniciál v apikálním meristéumu postranního kořene, spíše se jedná o autonomii primordia v regulaci buněčných dělení, která vedou ke vzniku iniciál (Malamy et al. 1997; Laskowski et al. 1995). Organizované dělení iniciál získává exkluzivitu při růstu postranního kořene až po fázích prorůstání mateřskými pletivy a ještě krátkém úseku růstu vynořeného postranního kořene, kdy je hlavním hybnou silou růstu prodlužování buněk v bazální části postranního kořene. Po této fázi se počet buněk

ve vnější vrstvě postranního kořene rapidně zvyšuje, což naznačuje aktivaci apikálního meristému postranního kořene (Malamy et al. 1997).

Aktivace meristému až po vynoření postranního kořene z pletiv mateřského kořene je podporována objevem mutace v genu RML1 (ROOT MERISEMLESS1), kdy dochází k iniciaci postranního kořene, ale tento postranní kořen roste pouze do délky 2 mm a následně zastavuje svůj vývoj, což je zapříčiněno neschopností mutantu vytvořit funkční apikální meristém kořene (Cheng et al. 1995). Sekvenční analýza odhalila, že gen RML1 kóduje první enzym biosyntézy glutathionu tzv. γ -glutamylcystein synthetázu (May et al. 1994 sekundárně ve Vernoux et al. 2000). Mutace v genu RML1 vede k redukci aktivity enzymu γ -glutamylcystein synthetázy, což má za následek výrazné snížení koncentrace intracelulárního glutathionu (Vernoux et al. 2000). Glutathion (GSH) je jedním z nejvýznamějších nízkomolekulárních antioxidantů nejen u rostlin a působí při uchovávání a transportu redukované síry, při syntéze proteinů a nukleových kyselin a jako modulátor enzymové aktivity (May et al. 1998 sekundárně ve Vernoux et al. 2000).

Ukázalo se, že vady při růstu kořenů u mutace rml1 nejsou zapříčiněny pouze metabolickými defekty způsobenými poškozením biochemických procesů vyžadujících GSH, ale jsou způsobeny zastavením buněčného dělení v kořeni. Při studiu těchto jevů u huseníčku a tabáku, bylo zjištěno, že je určitá koncentrace intracelulárního glutathionu nutná pro normální postup buněk v buněčném cyklu, podle citované studie při přechodu z G₁ do S fáze. GSH má zřejmě nepřímý vliv na buněčný cyklus buněk v kořeni prostřednictvím modulace procesů přenosu signálů za pomoci redukční kapacity své thiolové skupiny (Vernoux et al. 2000). Intracelulární koncentrace GSH modulující aktivaci buněčného cyklu buněk reagujících na růstové faktory byla nalezena také u živočišných buněk (Liang et al. 1989 a Suthantiran et al. 1990 sekundárně ve Vernoux et al. 2000), což může naznačovat, že by GSH modulace přenosu signálů mohla být mechanismem, který se vyskytuje u všech organismů.

Meristém vzniká v dvoukrokovém procesu, který zahrnuje vznik populace aktivovaných rychle se dělících buněk a následnou organizaci meristému, kdy jsou ustanoveny iniciály (Laskowski et al. 1995). Ustanovení meristému také předchází diferenciaci pletiv nového postranního kořene, podobně jako je tomu při embryonálním vzniku radikuly. Ve zralém postranním kořeni jsou to už dělící se iniciály, které udržují organizovanost postranních kořenů tím, že vytvářejí strukturované soubory jednotlivých buněčných typů (Malamy et al. 1997).

2.6. Regulace vzniku postranních kořenů

Větvení kořenového systému je nezbytnou událostí probíhající u rostlin jakožto sesilných organismů. Během vzniku postranních kořenů dochází ke kontinuální integraci vnějších vstupů, což rostlině umožňuje dostatečně rychle reagovat na změny v jejím prostředí. U rostlin proto vznikly důležité kontrolní a regulační mechanismy zahrnující několik fází: iniciace, organogeneze a emergence postranních kořenů. Tyto kontrolní mechanismy rozhodují o tom, kde a kdy dojde k iniciaci postranního kořene nebo může dojít k pozastavení vývoje primordia, jako to bylo popsáno při mapování primordií a postranních kořenů na primárních kořenech *Arabidopsis* nebo u druhu *Linum usitatissimum* (Ploshchinskaya et al. 2003; Dubrovsky et al. 2006, Benková et al. 2010).

Vznik postranních kořenů je regulován vnějšími faktory prostředí, jako je např. dostupnost a distribuce živin, fotosyntetická aktivita rostliny (Drew et al. 1973; Reed et al. 1998). Mezi další vnější faktory, které působí na vznik a růst postranních kořenů, řadíme ještě dostupnost vody, teplotu, sucho nebo salinní stres (Benková et al. 2010). Z živin účastnících se regulace vzniku a vývoje postranních kořenů jsme prozatím nejdetailněji obeznámeni s rolí dusičnanů (NO_3^-) (Bouguyon et al. 2012). Na růst postranních kořenů mají rozdílný vliv různé koncentrace živin. To je velmi dobře vidět právě na příkladu regulace vzniku postranních kořenů pomocí NO_3^- . Nižší lokalizované koncentrace NO_3^- (mezi 0,5 až 10 mM) působí jako signální molekuly a stimulují růst postranních kořenů při emergenci a elongaci, naproti tomu dusičnany působící systémově a vysoké koncentrace NO_3^- (nad 10mM) inhibují růst postranních kořenů ve fázi odpovídající aktivaci apikálního meristému primordia po vynoření postranního kořene z pletiv mateřského kořene (Bouguyon et al. 2012). Stimulace růstu postranních kořenů částečně vysvětluje adaptivní růst kořenového systému v reakci na heterogenní distribuci jedné z živin (Bouguyon et al. 2012).

Vnitřní faktory regulace vzniku postranních kořenů jsou reprezenovány především tzv. fytohormony. Klíčovým hormonem regulace vzniku a vývoje postranních kořenů je auxin. Nejvýznamnějším auxinem u rostlin je IAA (kyselina indol-3-octová), která má význam při iniciaci i následném vývoji primordia postranních kořenů (Blakely et al. 1988; Laskowski et al. 1995). Auxin byl v posledních letech ve středu zájmu rostlinných biologů. *Arabidopsis thaliana* je hojně využívaný model pro sledování multifunkčnosti auxinu jakožto prostředku hormonální regulace. Primordium postranního kořene začne syntetizovat auxin až během závěrečné fáze svého vývoje, takže je nejprve závislé na příjmu auxinu z pletiv mateřského

kořene (Bhalerao et al. 2002). Auxin je syntetizován u mladého semenáčku *Arabidopsis* ve vyvíjejících se dělohách a pravých listech.

Do kořenů je auxin dopravován tzv. akropetálním transportem směrem ke kořenové špičce prostřednictvím floému. V kořenové špičce dochází v buňkách kolumely k redistribuci auxinového toku do bazipetálního směru prostřednictvím buněk kolumely a epidermis (Benková et al. 2010). Polárním transportem se přepravuje auxin pomocí specifických přenašečů, které se nacházejí na membránách buněk (Friml et al. 2003). AUX a LAX jsou přítokovými přenašeči a PIN proteiny jsou výtokovými přenašeči (Casimiro et al. 2001).

AUX1 (AUXIN RESISTANT 1) patří mezi permeázy. Geny pro AUX1 jsou exprimovány v buňkách obou protofloémových pólů v centrálním válci *Arabidopsis* a následně jsou tyto transportéry lokalizovány asymetricky na bazálních cytoplazmatických membránách těchto buněk ve vztahu k apikálnímu meristému kořene, kde se účastní akropetálního transportu auxinu ze sítkovic floému do kořenové špičky. Zároveň je AUX1 exprimován v postranních buňkách kořenové čepičky, buňkách kolumely a epidermis, kde tento přenašeč usnadňuje bazipetální transport auxinu (Swarup et al. 2001). LAX3 (LIKE AUX 1) gen je homologní s AUX1, je exprimován v buňkách primární kůry a epidermis ležících přímo nad nově vznikajícím primordiím. U buněk ve kterých se exprimuje LAX3 dochází k separaci buněčných stěn, což může usnadňovat prorůstání postranního kořene nadložními pletivy mateřského kořene. Tyto změny v nadložních pletivech jsou dány tím, že LAX3 působí na prostorovou expresi několika tříd enzymů podílejících se na remodelaci buněčných stěn buněk nadložních pletiv, a tak podporující emergenci postranních kořenů (Swarup et al. 2008). PIN proteiny jsou homologní s bakteriálními transportéry a nacházejí se na cytoplazmatické membráně buněk protoxylému a pericyklu, lokalizace PIN proteinů koreluje se směrem toku auxinu (Friml et al. 2003). PIN proteiny se účastní tvorby auxinových gradientů v kořeni (Friml et al. 2002). V roce 1974 bylo navrženo, že je polární transport auxinu zajišťován právě asymetrickou lokalizací přítokových a vtokových transportérů na membránách buněk (Rubery et al. 1974 sekundárně ve Swarup et al. 2001), což potvrdilo několik studií na druhu *Arabidopsis* (Galweiler et al. 1998 a Müller et al. 1998 sekundárně ve Swarup et al. 2001).

Bylo zjištěno, že priming kompetentních buněk pro vznik postranních kořenů u *Arabidopsis* koreluje s auxinovým oscilačním maximem. Po akumulaci auxinu mohou kompetentní buňky pericyklu pro iniciaci postranních kořenů vstoupit do buněčného cyklu. Tato akumulace auxinu v místě primingu může být částečně vysvětlena změnami v umístění auxinových přenašečů PIN. Nicméně regulace této specifikace zakladatelských buněk postranních kořenů dosud zůstává nevysvětlená (Benková et al. 2010). Při testování účinků

inhibitoru transportu auxinu NPA (kyselina naftyloctová) v kořenech semenáčků *Arabidopsis* bylo zjištěno, že ošetření kořene pomocí NPA blokuje iniciaci postranních kořenů, tím že snižuje transport IAA akumulovaného v kořenové špičce do oblasti bazálního meristému, kde dochází k primingu (Casimiro et al. 2001). Získ kompetence k iniciaci buňkami pericyklu přilehlých ke xylému je tedy závislý na bazipetálním transportu auxinu (Casimiro et al. 2001; Bhalerao et al. 2002).

Obdobné účinky transportu auxinu byly studovány také u druhu *Zea mays*, jakožto zástupce jednoděložných rostlin. Jansen et al. (2012) detekoval v kořenech mladých semenáčků kukuřice několik auxinových responzivních maxim. Jedno z nich bylo objeveno asi 5 mm od kořenové špičky a autoři této práce se domnívají, že pravděpodobně souvisí s přijetím kompetence k iniciaci postranních kořenů buňkami pericyklu naproti floému (Jansen et al. 2012). Přestože je ještě nutné odpovědět na otázku, zda má dané maximum oscilační charakter jako je to u *Arabidopsis* (De Smet et al. 2007), zdá se že toto auxinové maximum může být analogií auxinového maxima v primárním kořeni *Arabidopsis*, což naznačuje obdobný způsob regulace získání kompetence pro iniciaci postranních kořenů u buněk jednoděložných a dvouděložných rostlin (Jansen et al. 2012).

Bylo zjištěno, že akropetální transport IAA odvozené z nadzemních částí rostliny je nezbytný pro emergenci postranních kořenů během raného vývoje semenáčků *Arabidopsis*. Hlavním zdrojem tohoto auxinu jsou první vyvíjející se listy (Bhalerao et al. 2002). Tato závislost na auxinu syntetizovaném v nadzemních částech rostliny trvá 10 dní od počátku klíčení a je ukončena výrazným zvýšením schopnosti kořenového systému samostatně syntetizovat auxin, konkrétně IAA (Bhalerao et al. 2002). Auxinové responzivní maximum u kukuřice bylo nalezeno rovněž ve špičce vyvíjejícího se primordia postranního kořene a v mateřském kořeni na úrovni stéle tam, kde vzniká cévní propojení s postranním kořenem. Druhé ze jmenovaných maxim se vyskytuje zejména na xylémových pólech. Auxinové responzivní maximum může mít roli při tvorbě cévního spojení mezi mateřským a postranním kořenem (Jansen et al. 2012).

Na regulaci vzniku postranních kořenů se podílejí ARF (Auxin Response Factors) transkripční faktory a AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (AUX/IAA), což jsou inhibitory ARF. Auxinovou odezvou zprostředkovávají dobře charakterizované signální dráhy zahrnující auxinem podporovanou interakci Aux/IAA represorových proteinů s auxinovým receptorem TIR1 (F-box komponenta komplexu ubiquitin ligázy). Tato interakce má za následek degradaci Aux/IAA proteinů, což uvolňuje transkripční regulátory ARF (Auxin Response

Factors) (Benková et al. 2010). ARF transkripční faktory aktivují geny, které jsou nezbytné pro iniciaci postranních kořenů (Okushima et al. 2005).

KRP proteiny (KIP RELATED PROTEINS) mají na svědomí regulaci vzniku postranních kořenů zacílenou na průchod kompetentních buněk pericyklu buněčným cyklem. KRP2 proteiny za nepřítomnosti auxinového signálu zabráňují přechodu kompetentních buněk pericyklu z G₁ do S fáze prostřednictvím inhibice cyklin dependentních kináz účastnících se právě regulace buněčného cyklu. Exprese genů KRP proteinů byla nalezena v ne zcela diferencovaných částech mateřského kořene ředkvičky v buňkách pericyklu přilehlých k floému, tedy v místech, kde nedochází k iniciaci postranních kořenů. Ve starších částech kořene, kde nedochází k iniciaci postranních kořenů, se exprese KRP2 genů rozšiřuje i do buněk pericyklu naproti xylému, případně do všech buněk pericyklu (Himanen et al. 2002).

V roce 2004 byla zveřejněna práce charakterizující geny aktivované během počátečních fází tvorby postranních kořenů, během analýz exprimovaných genů bylo nalezeno množství genů, jejichž role při vzniku postranních kořenů jsou prozatím neznámé (Himanen et al. 2004). Také integrace regulačních drah působících při vzniku postranních kořenů je dosud nepochopená.

3. Vznik postranních kořenů u vybraných druhů

Vznik postranních kořenů napříč rostlinnými druhy je z určitých hledisek velmi variabilní. Jak již bylo řečeno, u krytosemenných rostlin dochází ke vzniku primordií postranních kořenů v buňkách pericyklu (Esau et al. 1965), u kapradin jakožto zástupců nižších cévnatých rostlin se zakladatelské buňky rekrutují většinou z endodermis (Ogura et al. 1938 sekundárně v Esau et al. 1965). Rozdíly mezi druhy také tkví v zapojení dalších pletiv mateřského kořene do tvorby postranních kořenů. Ať už při vzniku cévního propojení, či při zapojení derivátů nadložních pletiv do vývoje pletiv primordia (Mallory et al. 1970). Avšak největší proměnlivost nacházíme v umístění postranních kořenů na podélné ose mateřského kořene a v pozici vůči cévním svazkům.

U většiny studovaných dvouděložných a u některých jednoděložných druhů dochází k iniciaci postranních kořenů v buňkách pericyklu nacházejících se proti xylémovým pólům např.: *Pisum sativum* (Popham et al. 1955; Rost et al. 1988), *Allium Cepa* (Casero et al. 1993), *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus* (Casero et al. 1995), *Lactuca sativa* (Zhang et al. 1999),

Musa acuminata (Riopel et al. 1966), *Alpinia speciosa*, *Heliconia aurantiaca*, *Eichhornia crassipes*, *Ravenala madagascariensis* a *Zingiber* (Riopel et al. 1969). U některých jednoděložných rostlin vznikají primordia z buněk pericyklu naproti floému např. *Zea mays* (Casero et al. 1995), *Daucus carota* (Lloret et al. 1989), *Oryza sativa* (Nishimura et al. 1982 sekundárně v Casero et al. 1995), *Triticum vulgare* (Foard et al. 1965), *Bromus* (Esau et al. 1957).

K iniciaci postranních kořenů může docházet u různých druhů na různých úrovních podélné osy mateřského kořene. Určení místa iniciace je poněkud komplikováno ve starších studiích, kde není jasně určeno, která událost je považována za iniciální (Casero et al. 1993). Primordia postranních kořenů mohou u některých *Cucurbitaceae* např. u druhu *Cucumis sativus* (Dubrovsky et al. 1986) a u druhů *Pistia stratiotes* a *Eichhornia crassipes* (Clowes et al. 1982) vznikat už během embryonálního vývoje v pletivech radikuly. U dalších druhů vznikají primordia postranních kořenů v apikálním meristému mateřského kořene např. u: *Fagopyrum esculentum* (Gulyaev et al. 1964; sekundárně v Dubrovsky et al. 1986), *Ipomoea purpurea* (Seago et al. 1973), *Ipomoea batatas* (Hayward et al. 1932), *Typha glauca* (Seago et al. 1990), *Arachis hypogaea* a *Victoria trickeri* (Mallory et al. 1970), dále u některých druhů z čeledí *Araceae* (Clowes et al. 1961), *Pontederiaceae* (Mallory et al. 1970; Charlton et al. 1975) a *Cucurbitaceae* (Mallory et al. 1970; Demchenko et al. 1999 sekundárně v Dubrovsky et al. 2000). Přesto u většiny studovaných druhů je běžná iniciace postranních kořenů nad elongační zónou mateřského kořene (Lloret et al. 2002).

3.1. Vznik postranních kořenů u jednoděložných a dvouděložných rostlin

V této části bude prezentován vznik postranních kořenů a související události u různých krytosemenných rostlin. Studie zabývající se tímto tématem pokrývají dosud jen velmi malý zlomek rostlinných druhů i čeledí a většina prací se zaměřuje na modelovou rostlinu *Arabidopsis thaliana* nebo agronomicky významné druhy. Také je důležité si uvědomit, že jednotlivé studie nesledují žádný společný koncept, ale jsou zaměřeny pokaždé na ověření určité hypotézy nebo osvětlení nějaké události, ke které dochází během vzniku postranních kořenů.

3.1.1. *Zea mays*

Zea mays (Kukuřice setá) patří mezi jednoděložné rostliny a je zástupcem čeledi *Poaceae*. Kořenový systém druhu *Zea mays* je rozdělen na embryonální a postembryonální kořeny. Embryonální kořenový systém je tvořen jedním primárním kořenem (radikula) a proměnlivým počtem seminálních kořenů – v některých případech mohou být tyto kořeny zachovány během celého životního cyklu rostliny nebo dochází k jejich zániku po vytvoření adventivních kořenů (Hochholdinger et al. 2004). Postembryonální kořenový systém je tvořen adventivními kořeny. Kořeny vyrůstající z podzemních uzlin se nazývají „crown roots“ (korunní kořeny), naproti tomu kořeny které vyrůstají z nadzemních nodů jsou nazývány jako tzv. „brace roots“ (podpěrné kořeny). Zralé primární kořeny kukuřice mají na příčném průřezu polyarchní organizaci stél. Obvykle bývá v primárních kořenech pozorováno 6-10 metaxylémových elementů každý s dvěma až třemi xylémovými póly, které se střídají s floémem. Pletivo kořene je na průřezu tvořeno vnější vrstvou epidermis, která je v mladších částech kořene tvořena trichoblasty a atrichoblasty, později je tato krátkodobá epidermis nahrazena lignifikovanými a suberinovanými buňkami exodermis. Pod epidermis je uloženo několik vrstev parenchymatických buněk střední části primární kůry, po nichž následuje jednovrstevná endodermis. Vnitřní pletivo kořene je tvořeno buňkami cévních svazků a parenchymem a celý tento centrální válec obklopuje jednovrstevný pericykl (Hochholdinger et al. 2004).

Postranní kořeny vyrůstají ze všech typů kořenů a mají velký potenciál pro větvení a příjem vody a živin, a proto mají v kořenech kukuřice svůj nezastupitelný význam (Hochholdinger et al. 2004). Ve studiích zabývajících se vznikem postranních kořenů u kukuřice byly zkoumány postranní kořeny vyrůstající z primárních kořenů mladých semenáčků (Bell et al. 1970; Clowes et al. 1978 ; Jansen et al. 2012). Ke vzniku postranních kořenů dochází v buňkách pericyklu naproti floémovým pólům a současně v dosahu dvou xylémových pólů (Casero et al. 1995). Buňky pericyklu naproti xylému jsou zapojeny do vzniku primordií postranních kořenů, ale nejsou kompetentní pro iniciaci primordia postranního kořene (Jansen et al. 2012).

Pericykl je u *Zea mays* tvořen dvěma odlišnými buněčnými populacemi: buňky pericyklu naproti floému mají výrazně větší plochu průřezů na příčných řezech a jsou kratší než buňky pericyklu naproti xylému v zóně diferenciacce (Jansen et al. 2012). K tomuto odlišení rozměrů buněk pericyklu, ve kterých se iniciuje vznik postranních kořenů, dochází i u *Arabidopsis*,

ačkoli mají zakladatelské buňky odlišnou pozici vůči cévním svazkům (Laskowski et al. 1995). Buňky pericyklu přilehlé k floému u *Zea mays* se také vyznačují tenčími buněčnými stěnami bez **autofluorescence** narozdíl od tlustých autofluorescenčních stěn buněk na xylémových pólech (Bell et al. 1970; Jansen et al. 2012). Dosud není známo, jaké konkrétní modifikace se podílejí na těchto změnách složení buněčných stěn v buňkách pericyklu.

U kukuřice nastává iniciace postranních kořenů v oblasti kde jsou buňky okolních pletiv mateřského kořene již téměř diferencované (Bell et al. 1970). První asymetrické antiklinální dělení zakladatelských buněk bylo nalezeno u Jansena (2012) přibližně 11,9 mm od kořenové špičky. Diferencované buňky pericyklu byly nalezeny 350 μm od kořenové špičky (Jansen et al. 2012). K diferenciaci protofloému dochází přibližně 700-900 μm od apexu a protoxylém dozrává ve vzdálenosti až 5-10 mm od kořenové špičky (Bell et al. 1970). Jedním z náznaků iniciace je výrazný nárůst bazofilie cytoplazmy u dvou buněk pericyklu. U těchto buněk dochází dále k úbytku materiálu v buněčných stěnách, takže se ztenčují. K iniciaci postranních kořenů nedochází jako u *Arabidopsis* v přísně akropetální sekvenci, primordia se objevují na podélných řezech často ve shlucích a není neobvyklý výskyt tří primordií postranních kořenů na jednom podélném řezu kořenem (Bell et al. 1970).

Nejprve projdou dvě sousední buňky pericyklu nacházející se nad sebou téměř synchronním asymetrickým antiklinálním buněčným dělením. Dvě zakladatelské buňky vzniklé asymetrickým dělením mají hlavní význam při tvorbě primordia, radiálně expandují a poté se dál dělí (Bell et al. 1970; Casero et al. 1995). Dvě krátké zakladatelské buňky byly pozorovány u kukuřice ve vzdálenosti 12-15 mm za kořenovou špičkou a jejich následné periklinální dělení v 21-24 mm od apexu (Casero et al. 1995). Periklinálním dělením zakladatelských buněk vznikají dceřinné buňky. Větší a více vakuolizované buňky mají jádra umístěná blíže k endodermis a samotné buňky se nacházejí blíže k centrálnímu válci než ostatní buňky vzniklé periklinálním dělením. Tyto větší buňky se mohou podílet na vzniku cévního propojení s hlavním kořenem. Dvě menší dceřinné buňky blíže endodermis a primární kůře s centrálními jádry a malými vakuolami se dělí dále v rychlém sledu a dávají vzniknout většině vytvářeného primordia postranního kořene (Bell et al. 1970; Casero et al. 1995).

Autofluorescence je schopnost některých látek uvnitř živých organismů emitovat záření s odlišnou vlnovou délkou, než je vlnová délka záření, které bylo přijato. Emitované záření je detekovatelné, což umožňuje vizualizaci daných struktur *in vivo*. V tomto případě se jedná o autofluorescenci složek sekundárních buněčných stěn.

Spolu s počátečním dělením zakladatelských buněk dochází také k dělení sousedních parenchymatických buněk centrálního válce, některé z těchto buněk se podílejí na tvorbě cévního propojení postranního a mateřského kořene. Také buňky endodermis mateřského kořene se dělí antiklinálně a vytvářejí vrstvu kubických buněk na povrchu primordia (Bell et al. 1970). Dříve se usuzovalo, že tato původem endodermální vrstva tvoří dočasnou strukturu nazývanou jako „digestive poche“ (z francouzštiny „trávicí kapsa“), pod kterou vzniká kořenová čepička, která kapsu nahradí (Van Tieghem et al. 1888 sekundárně v Bell et al. 1970). Novější studie ovšem prokázaly, že tato vrstva buněk pocházejících z endodermis mateřského kořene je součástí primordia pouze v počátečních fázích jeho vzniku a je odstraněna během emergence postranních kořenů (Clowes et al. 1978). Buňky endodermis přilehlé ke špičce primordia postranního kořene se dělí antiklinálně a později i periklinálně na špičce primordia postranního kořene a tvoří strukturu podobnou kořenové čepičce (Bell et al. 1970). Tato struktura je později nahrazena buňkami, které jsou produkovány iniciálami epidermis a primární kůry. Tímto dělením vznikají iniciály postranní kořenové čepičky odvozené pouze od buněk pericyklu a endodermální pokrytí na povrchu primordia je odstraněno. (Clowes et al. 1978). Kořenová čepička postranního kořene je zpočátku svého vývoje těsněji přiblížená k meristému primordia postranního kořene pravděpodobně v důsledku tlaku pletiv mateřského kořene na prorůstající primordium postranního kořene a dokud nedojde k emergenci postranního kořene, nedochází k erozi buněk čepičky ani k jejich sekreci (Bell et al. 1970).

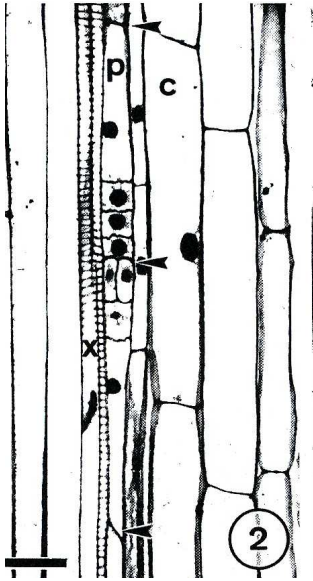
Prorůstání primordia postranního kořene pletivy mateřského kořene je usnadněno jak mechanickými, tak enzymatickými pochody (Bell et al. 1970). Enzymatické procesy zajišťují např. degradaci pektinu a dalších složek ve stěnách buněk pletiv mateřského kořene, kterými roste primordium postranního kořene. Jedním z nepřímých důkazů enzymatického působení na nadložní pletiva primordia je neobvyklý cylindrický tvar buněk epidermis v distálních 0,5 mm primordia postranního kořene. Takto silně polarizované buňky odkazují k sekreční či absorpční funkci. Bylo prokázáno, že sekretují polysacharid, který je odlišný od polysacharidu sekretovaného buňkami kořenové čepičky (Bell et al. 1970). Při prorůstání primární kůrou mateřského kořene primordium parenchymatické buňky stlačuje, dochází k rozložení jejich střední lamely, zhroucení buněk a hromadění materiálu zničených buněk na špičce primordia. Bell (1970) uvádí, že růst postranních kořenů subepidermálními vrstvami a vrstvou epidermis je tedy mnohem více závislý na mechanickém tlaku, neboť u těchto vrstev dochází k jejich částečné lignifikaci (Bell et al. 1970). Tento údaj však nebyl v novější literatuře potvrzen. Navíc je známo, že k lignifikaci epidermis dochází ve starších částech

kořene, ve kterých již nemusí docházet k emergenci postranních kořenů, což by mohlo zpochybnit relevanci této informace. Prorůstáním postranního kořene dochází k vyboulení mateřského kořene a tato výduť se může protáhnout až o 200 μm . Poničené buňky epidermis se hromadí na bocích vynořujícího se primordia, kde patrně zajišťují jeho ochranu během fáze rychlého růstu postranního kořene, kdy buňky v bazální části postranního kořene značně expandují ve směru podélné osy postranního kořene, takže je kořenová špička postranního kořene rychle odnášena od mateřského kořene, až se přibližně ve vzdálenosti 1,5 mm od hlavního kořene růst opět zpomalí (Bell et al. 1970).

3.1.2. *Allium cepa*

Allium cepa (*Cibule kuchyňská*) patří mezi *Amaryllidaceae*. Studované postranní kořeny druhu *Allium cepa* pocházejí z mateřských adventivních kořenů, které vyrostly z báze stonku (Pulgarín et al. 1988; Casero et al. 1993). Cibule má jednovrstevný pericykl (Casero et al. 1989). U tohoto druhu dochází ke vzniku primordií v buňkách pericyklu přilehlých ke xylémovým pólům (Lloret et al. 1989). Postranní kořeny se začínají vyvíjet ve značné vzdálenosti od kořenové špičky (Pulgarín et al. 1988), kde jsou buňky pericyklu již značně prodloužené a vakuolizované (Van Tieghem et al. 1888 sekundárně v Pulgarín et al. 1989). Po elongaci ve vzdálenosti 6-7 mm za špičkou adventivního kořene jsou buňky pericyklu více než 200 μm dlouhé a obsahují eliptické jádro a velké vakuoly zaplňující většinu objemu buňky. Jádra dvou iniciálních buněk se přibližují ke své společné buněčné stěně, posléze dojde u těchto buněk a asymetrické radiální expanzi, výrazněji na koncích, kde se nacházejí jádra, což předchází asymetrickému antiklinálnímu dělení.

K prvnímu inekválnímu dělení dochází obvykle současně u páru zakladatelských buněk a vzniká čtveřice dceřinných buněk. Pár krátkých buněk obklopených seshora a zezdola dvěma delšími buňkami. Delší buňky pericyklu se mohou ještě dál asymetricky dělit, takže vznikne skupina až šesti krátkých buněk obklopených dvěma delšími buňkami na obou koncích této skupiny (Casero et al. 1993). Tyto buňky jsou pouze 30-50 μm dlouhé. (Lloret et al. 1989; Casero et al. 1993) Kratší buňky pericyklu mají sférické jádro umístěné uprostřed a delší buňky jej mají přesunuté směrem k těmto kratším buňkám, také se tato skupina krátkých buněk vyznačuje radiální expanzí, která je rozšířena až do přilehlých konců dvou delších okrajových buněk (viz obrázek 4) (Casero et al. 1993).



obrázek 4

Podélný řez adventivním mateřským kořenem *Allium cepa*. Zde je vidět první periklinální dělení jedné z krátkých buněk vzniklých asymetrickým antiklinálním dělením. Skupina krátkých buněk pericyklu a části přilehlých delších buněk na okrajích prošly buněčnou expanzí. Šipky označují původní buněčné stěny zakladatelských buněk. Starší buněčné stěny jsou širší než ty nově vytvořené.

p: pericykl, **c:** primární kůra

převzato z Casero et al. 1993

K prvnímu periklinálnímu dělení dojde v jedné z centrálních buněk skupiny (Casero et al. 1993). Primordia vytvořená v pericyklu naproti jednomu protoxylémovému pólu tvořila řadu nad sebou umístěných primordií na podélné ose mateřského kořene. Vznikly takto tři řady naproti třem xylémovým pólům a tyto řady se lišily ve své produkci primordií. Dvě sousední řady byly tvořeny největším množstvím primordií, ve zbývajících řadách bylo poměrně málo primordií postranních kořenů. Je tedy pravděpodobné, že dané protoxylémové póly naproti řadám s velkým počtem primordií se nacházejí podél floémového provazce, který slouží k transportu indukčního agens - auxinu (Pulgarín et al. 1988).

V dostupné literatuře nejsou zmínky o mechanismech podílejících se na prorůstání postranních kořenů cibule nadložními pletivy mateřského kořene. U příbuzného druhu *Allium porrum* byla objevena zvýšená aktivita polygalakturonázy během prorůstání primordia postranního kořene. Polygalakturonáza je enzym štěpící neesterifikované pektiny, které se nacházejí ve středních lamelách buněk v pletivech mateřského kořene nad prorůstajícím postranním kořenem (Peretto et al. 1992). Je možné že tento i další podobné hydrolytické enzymy se podílejí i na prorůstání primordií u *Allium cepa*, neboť geny pro enzymy účastnící se štěpení složek buněčných stěn byly nalezeny i u *Arabidopsis* (viz kapitola 2.4; Peret et al. 2009). Další studie mohou potvrdit či vyvrátit tuto domněnku.

3.1.3. *Ipomoea purpurea*

Ipomoea purpurea (L.) Roth (Povijnice nachová) se řadí k čeledi *Convolvulaceae*. Tato jednoletá bylina má rozvětvený vláknitý kořenový systém složený z hlavního kořene, který má svůj původ v radikule a z postranních kořenů druhého a vyšších řádů (Seago et al. 1971). Zralé stéle kořene je diarchní až pentarchní. Pericykl povijnice bývá jednovrstvý nebo dvouvrstvý v závislosti na délce primárního kořene. K iniciaci postranních kořenů dochází v pericyklu primárního kořene naproti nediferencovaným buňkám xylémových svazků, tedy poměrně blízko apexu (Seago et al. 1973), podobně jako u příbuzného druhu *Ipomoea batatas* (Hayward et al. 1932). *Ipomoea purpurea* patří k několika dalším rostlinným druhům, u kterých dochází k iniciaci postranních kořenů v apikálním meristému mateřského kořene (Iliina et al. 2012).

Nejprve se buňky pericyklu dělí antiklinálně. Několik antiklinálních a periklinálních dělení dává vzniknout hlavní části postranního primordia. První periklinální dělení tvoří dvouvrstevné primordium. K další řadě periklinálního dělení dojde ve vnitřní vrstvě primordia a těsně po něm následuje periklinální dělení ve vnější vrstvě primordia. Primordium v této fázi tvoří iniciály budoucího postranního kořene: dvě vnitřní vrstvy jako iniciály cévních svazků, třetí vrstva jako iniciály primární kůry a vnější vrstva buněk jako iniciály kořenové čepičky a epidermis (Seago et al. 1973). V raných fázích dělení buněk pericyklu dochází rovněž k antiklinálnímu dělení buněk v endodermis mateřského kořene. Stejně jako u kukuřice (Bell et al. 1970; Clowes et al. 1978), dochází u *Ipomoea purpurea* ke vzniku uniseriální vrstvy endodermálních buněk na povrchu vyvíjejícího se primordia (Seago et al. 1973). Dělení této vrstvy se zastavuje ještě před vynořením primordia z pletiv mateřského kořene.

Seago et al. se ve své práci věnoval vzniku a aktivitě primárních meristémů v primordiích postranních kořenů u povijnice. Periklinálním dělením vzniká dvouvrstvý základní meristéum, nad nímž se nachází jedna vrstva iniciálních buněk primární kůry, z nichž se na okrajích meristému následným periklinálním dělením tvoří čtyři vrstvy buněk budoucí primární kůry. Vrstvu iniciál primární kůry přímo překrývá iniciální komplex epidermis a kořenové čepičky a ten postupně produkuje periklinálním dělením dvě vrstvy kořenové čepičky. Na bocích v bazální části komplexu těchto iniciál vzniká protoderm, u něhož dochází pouze k antiklinálnímu dělení a z nějž se diferencují buňky. Když je délka primordia větší než jeho šířka, dojde k nárůstu počtu a průměru buněk také v prokambiu. (Seago et al. 1973)

Během emergence je umístění iniciál v postatě stejné jako u primordia z 4-5 vrstev buněk. Na špičce primordia se nachází třívrstvý iniciální komplex epidermis a kořenové čepičky, v nejsvrchnější vrstvě tohoto komplexu jsou iniciály epidermis a kořenové čepičky. Pod tímto komplexem se vyskytuje jedna vrstva kortikálních iniciál na špičce základního meristému s iniciálami středního válce s cévními svazky, tyto iniciály se po emergenci postranních kořenů rozdělí periklinálně do dvou vrstev. V době emergence postranních kořenů je většina pletiv primordia dosud mitoticky aktivní, kromě vnější vrstvy kořenové čepičky, endodermálního pokrytí a buněk cévního propojení. V pletivech nově vznikajícího postranního kořene, který prochází emergencí, se zpočátku nenacházejí žádné diferencované vodivé elementy. Nejprve vyžívají vodivé elementy odvozené z pletiva protoxylému mateřského kořene. Krátce po emergenci dojde k dělení buněk v kořenové čepičce, až je tvořena ze 3-4 vrstev buněk a rovněž dochází k postupnému zvyšování průměru primordia postranního kořene na úrovni iniciál. V této době také vznikají iniciály buněk kolumely příčným dělením v komplexu iniciál epidermis a kořenové čepičky. Prodlužování buněk kolumely je sníženo během následné fáze elongace postranního kořene. K vývoji a zvětšení klidového centra pravděpodobně dochází až po emergenci postranního kořene (Seago et al. 1973).

3.1.4. *Convolvulus arvensis*

Convolvulus arvensis (Svlačec rolní) je dalším zástupcem čeledi *Convolvulaceae*.

U svlačce jsou práce týkající se vzniku postranních kořenů zaměřeny na porovnání se vznikem endogenních pupenů (Bonnnett et al. 1966) a na změny především v primární kůře mateřského kořene během prorůstání primordia (Bonnnett et al. 1969). Kořenový systém svlačce je tvořen hlavním kořenem a jeho postranními větvemi, kořenový systém může být tvořen také adventivními kořeny. Některé z postranních kořenů, které se nacházejí na živinami dobře zásobených pozicích se značně rozrůstají a stávají se permanentní součástí kořenového systému (Frazier et al. 1943).

K iniciaci postranních kořenů dochází v pravidelném intervalu dělení v buňkách pericyklu naproti zralému protoxylému (Van Tieghem et al. 1888 sekundárně v Bonnnett et al. 1966). Během dělení buněk pericyklu a následném vzniku primordia postranních kořenů, současně dochází k radiálnímu dělení a zvětšování buněk v endodermis mateřského kořene, která tvoří vrstevnatý povrchu pronikajícího primordia (Bonnnett et al. 1966). Tomuto dělení

předcházejí změny buňkách endodermis a v jejich buněčných stěnách, jejichž součástí jsou i Casparyho proužky.

Původně vysoce vakuolizované buňky endodermis s parietální cytoplazmou dosáhnou plně meristemického stavu, kdy obsahují jen malé vakuoly a větší množství cytoplazmy. Postupně je z okrajů směrem dovnitř ukládán materiál buněčných stěn do oblasti Casparyho proužků, dochází k tvorbě nové cytoplazmatické membrány, která je vzálena od Casparyho proužků nacházejících se v tloušťce buněčné stěny (Bonnett et al. 1969). Dochází k poškození Casparyho proužků, Bonnett (1969) však uvádí, že tento proces nestudoval natolik detailně, aby mohl navrhnout příčinu tohoto děje. Casparyho proužky se tedy v pozdějších fázích vývoje primordia postranního kořene nacházejí uprostřed materiálu nových buněčných stěn, takže se buňky endodermis od sebe oddalují a vznikají mezi nimi intracelulární prostory uvnitř s poničeným materiálem Casparyho proužků.

Tyto procesy probíhají souběžně s příčným a radiálním dělením buněk v jednovrstevném obalu z buněk endodermis, nakonec následuje i tangenciální dělení buněk, které ústí v tvorbu vícevrstevného endodermálního obalu. Nově vytvořené buněčné stěny neobsahují oblasti s vlastnostmi Casparyho proužků (Bonnett et al. 1969). U buněk primární kůry dochází k degradaci protoplastu a centrální vakuoly a následnému stlačování buněčných stěn postupujícím primordiem. Buněčné stěny těchto zhroutených buněk se hromadí na špičce prorůstajícího primordia (Bonnett et al. 1969). V buněčných stěnách buněk endodermis pokrývajících primordium na rozhraní s primární kůrou byly nalezeny výrazně tmavé struktury v blízkosti aktivních vezikulů u přilehlých cytoplazmatických membrán. Tyto vezikuly mohou usnadňovat transport degradačních proteinů např. hydroláz do prostředí buněk endodermis (Bonnett et al. 1969).

3.1.5. *Raphanus sativus*

Raphanus sativus L. (Ředkev setá) je rostlinou z čeledi *Brassicaceae*. Postranní kořeny ředkve vyrůstají z mateřského kořene, jehož původ je v radikule klíčící rostliny. Organizace stéle kořene ředkve je podobně jako u *Arabidopsis* diarchní (Blakely et al. 1982; Dolan et al. 1993). Pericykl a endodermis jsou jednovrstevné a primární kůra je tvořena čtyřmi vrstvami parenchymatických buněk. Primordia postranních kořenů vznikají v buňkách pericyklu přilehlých k protoxylémovým svazkům, v místě kde buňky pericyklu prošly elongací (Blakely

et al. 1982). Stejně jako u *Arabidopsis* vykazují buňky pericyklu přilehlé ke xylému častější dělení a mají kratší délku než buňky přilehlé k floému (Laskowski et al. 1995). Blakely et. al. (1982) ve své studii určil šest stádií vzniku primordia postranních kořenů u druhu *Raphanus sativus*, narozdíl od studie Laskowski (1995), která považuje za stěžejní dvě fáze: vznik primordia postranního kořene a následný vznik meristému primordia postranního kořene. První stádium je charakteristické dělením zakladatelských buněk a druhé dělením iniciálních buněk (Laskowski et al. 1995).

Blakely (1982) ve své práci popisuje šikmé buněčné stěny v buňkách pericyklu a jejich následné dělení, které vedlo ke vzniku klínovitých buněk. Casero (1993) se domníval, že toto dělení je ve skutečnosti asymetrickým dělením, které je považováno za prvotní viditelnou iniciální událost během vzniku postranních kořenů, což ve své práci z roku 1995 potvrdil (Blakely et al. 1982; Casero et al. 1993; Casero et al. 1995).

První stádium vzniku primordia postranního kořene se podle Blakely (1982) objevuje přibližně ve vzdálenosti 2 cm od kořenové špičky. Toto stádium by se dalo podle vzhledu přirovnat ke 2. fázi vzniku primordia postranního kořene u *Arabidopsis* podle Malamy (1997), kde vznikly periklinálním dělením dvě vrstvy primordia (Malamy et al. 1997). U ředkve stejně jako u *Arabidopsis* (Malamy et al. 1997) se narozdíl od jiných druhů krytosemenných rostlin (Seago et al. 1973; Bonnett et al. 1966; Bell et al. 1970) endodermis nepodílí na vývoji primordia postranního kořene (Blakely et al. 1982).

3.1.6. *Pontederia cordata*

Pontederia cordata (L.) (Modráška srdčitá) je jednoděložná vodní rostlina z čeledi *Pontederiaceae*. Kořenový systém modrášky je homorhizický. Z báze rhizomů (oddenků) vyrůstají adventivní kořeny, z nichž vznikají postranní kořeny. Primordia postranních kořenů u druhu *Pontederia* vznikají blízko apexu. Počáteční buněčná dělení byla nalezena přibližně 300 μm od iniciál apikálního meristému mateřského kořene.

U tohoto druhu dochází k iniciaci postranních kořenů v buňkách pericyklu. Na této úrovni kořene ještě nedošlo ke konečné diferenciaci protoxylému a protofloému (Charlton et al. 1975). Přesto lze uvést, že buňky pericyklu podstupující iniciaci postranních kořenů se nacházejí v blízkosti očekávaných protoxylémových svazků a mezi očekávanými protofloémovými elementy (Van Tieghem et al. 1888 sekundárně v Charlton et al. 1975).

Primordia postranních kořenů vznikají v řádcích podél jednotlivých svazků ve velmi pravidelném pořadí (Charlton et al. 1975). Prvním detekovaným signálem iniciace je podle práce Charltona (1975) radiální expanze buněk pericyklu přilehlých k protoxylému (Charlton et al. 1975). Novější práce na jiných druzích se však shodují, že prvním anatomickým důkazem iniciace postranních kořenů je podélné asymetrické dělení zakladatelských buněk (Casero et al. 1993; Casero et al. 1995, Dubrovsky et al. 2000), takže můžeme předpokládat, že podobně je to i u druhu *Pontederia*. Poté následuje postupné dělení buněk vedoucí ke vzniku postranního kořene (Charlton et al. 1975).

3.1.7. Musa

Musa (Banánovník) je jednoděložná rostlina z čeledi *Musaceae*. Kořenový systém banánovníku sestává z mnoha adventivních kořenů, které vyrůstají ze rhizomu (Riopel et al. 1964). Z těchto adventivních kořenů posléze vyrůstají postranní kořeny. Studie citované v této práci sledovaly distribuci primordií postranních kořenů podél mateřských kořenů a při tomto studiu používaly rostliny vyššího stáří než je obvyklé u prací zabývajících se vznikem postranních kořenů (Riopel et al. 1966; Draye et al. 1999). K iniciaci postranních kořenů dochází akropetálně v apikální oblasti primárních kořenů (Charlton et al. 1982). Postranní primordia mohou být detekována v pericyklu cca 450-1200 μm od apikálního meristému. (Draye et al. 1999).

Místem iniciace postranních kořenů jsou buňky pericyklu naproti protoxylémovému pólu s protofloémem po stranách primordia budoucího postranního kořene (Esau et al. 1965; Charlton et al. 1982). Protoxylém i protofloém jsou v místě počátečního dělení primordia postranního kořene ještě nezralé, přesto se dají jasně odlišit od okolních pletiv (Riopel et al. 1964). V adventivních kořenech je přibližně 28-34 xylémových pólů a naproti nim mohou vyrůstat jednotlivá primordia postranních kořenů (Riopel et al. 1966). U banánovníku se vynořují postranní kořeny z pletiva primárních adventivních kořenů přibližně 12-30 cm za kořenovou špičkou (Laville et al. 1964 sekundárně v Draye et al. 1999).

3.1.8. *Typha glauca*

Typha glauca (L.) (Orobinec) je jednoděložná rostlina z čeledi *Typhaceae*. Tento druh je sterilním hybridem vzniklým křížením druhů *Typha angustifolia* x *T. latifolia*. Postranní kořeny tohoto druhu mají svůj původ v adventivních kořenech jako je tomu u ostatních jednoděložných rostlin. Práce zaměřená na vznik postranních kořenů u tohoto druhu se zabývá především vznikem a vývojem primárních meristémů v primordiu postranního kořene (Seago et al. 1990). Tato studie vznikla v době, kdy bylo za prvotní anatomický důkaz iniciace postranních kořenů považováno periklinální dělení buněk pericyklu. Důkaz předcházejícího antiklinálního dělení byl přednesen až v práci publikované o tři roky později (Casero et al. 1993).

K iniciaci postranních kořenů dochází v buňkách pericyklu naproti protoxylémovému pólu s nezralými protoxylémovými elementy a mezi dvěma protofloémovými póly, které na úrovni prvního periklinálního dělení primordia postranního kořene již obsahovaly zralé elementy protofloému. Toto periklinální dělení bylo pozorováno přibližně 1-2 mm od kořenové špičky mateřského kořene. Po následujících buněčných děleních ve vnitřní vrstvě periklinálně rozdělených buněk primordia, kdy je primordium tvořeno třemi až čtyřmi vrstvami buněk odvozených z pericyklu, se periklinálním dělením ve vnější vrstvě primordia odvozuje protoderm, v nejnvnitřnější vrstvě se buněčným dělením v různých rovinách odvozuje prokambium, nad nímž se nachází základní meristém a protoderm (Seago et al. 1990). Na vzniku primordia se u *Typha glauca* rovněž podílí kromě buněk pericyklu také endodermis mateřských adventivních kořenů (Van Tieghem et al. 1888 sekundárně v Seago et al. 1990). Její role pokrytí primordia je jako u jiných zkoumaných druhů pouze přechodná (Seago et al. 1973; Seago et al. 1990). Současně s dělením buněk v pericyklu dochází k periklinálnímu a antiklinálnímu dělení buněk v endodermis mateřského kořene, která tvoří endodermální povrch na povrchu primordia postranního kořene.

Na počátku je základní meristém/protoderm tvořen jednou vrstvou buněk, ale poté co primordium pronikne do poloviny mateřské primární kůry, je základní meristém/protoderm tvořen vnitřní a vnější vrstvou (viz obrázek 5). Buňky ve vnějších vrstvách vnitřního základního meristému tvoří budoucí primární kůru s podélně přilehlými buňkami tvořícími svazky rafidů. Během prorůstání primordia dochází k dělení buněk endodermálního povrchu a tedy i jeho rozšiřování spolu s rostoucím primordiem postranního kořene. Byly nalezeny degradované buňky na povrchu prorůstajícího primordia postranního kořene náležející nejen k

obrázek 5

Apikální meristém postranního kořene *Typha glauca* s viditelnými třemi meristematickými vrstvami na jejichž vrcholech se nacházejí iniciály.

ca: kalyptragen, **m:** základní meristém/ protoderm, **pro:** prokambium, **og:** vnější vrstva základního meristému

převzato ze Seago et. al. 1990

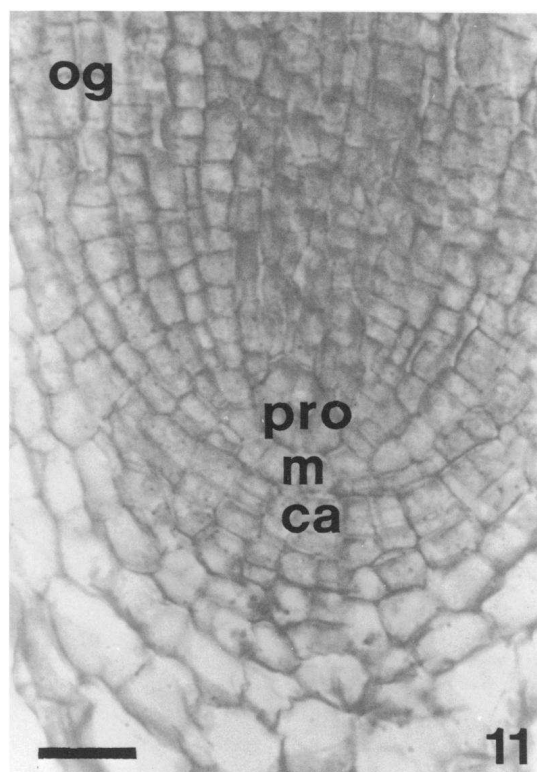
mateřské primární kůře, ale také zničené buňky vnější vrstvy endodermálního obalu přilehající k rostoucímu primordiu (Seago et al. 1990).

Ukázalo se že komplex základní

meristém/protoderm produkuje buňky, které

postupně nahrazují buňky endodermálního pokryvu. Tyto deriváty podstupují periklinální a antiklinální dělení a tvoří kalyptragen, který po emergenci postranního kořene vytváří kořenovou čepičku, jejíž pletivo je kompletně odvozené ze zakladatelských buněk pocházejících z pericyklu, stejně jako to bylo zjištěno i u dalších druhů (Clowes et al. 1978; Seago et al. 1990). V této době se zastavuje dělení buněk endodermálního pokryvu.

V nově vynořeném postranním kořeni byla nalezena otevřená konfigurace kořenového apikálního meristému, neboť dochází k nahrazení vrstvy endodermálního pokryvu buňkami základního meristému/protodermu. Později dochází opět ke vzniku uzavřeného meristému, který byl přítomen již v raných fázích vývoje primordia postranního kořene. U většiny vynořených postranních kořenů o studované délce 1-3 cm se vyskytuje uzavřená organizace apikálního meristému, který je tvořen třemi vrstvami: prokambium, protoderm/základní meristém a kalyptragen - iniciální vrstva kořenové čepičky (viz obrázek 5) (Seago et al. 1990). Podobná změna organizace apikálního meristému během vynořování postranních kořenů byla pozorována u druhu *Ipomoea purpurea*, ovšem u něj nedošlo k nahrazení endodermálního pokryvu, který byl u druhu *Ipomoea* jednovrstevný a během emergence došlo k jeho odloučení (Seago et al. 1973). Jednotlivé iniciály se na špičce dělí antiklinálně a jejich proximálně vzdálené deriváty se dělí i periklinálně, takže mohou tvořit vrstevnatá pletiva uvnitř postranních kořenů (Seago et al. 1990).



3.2. Vznik postranních kořenů u kapradin

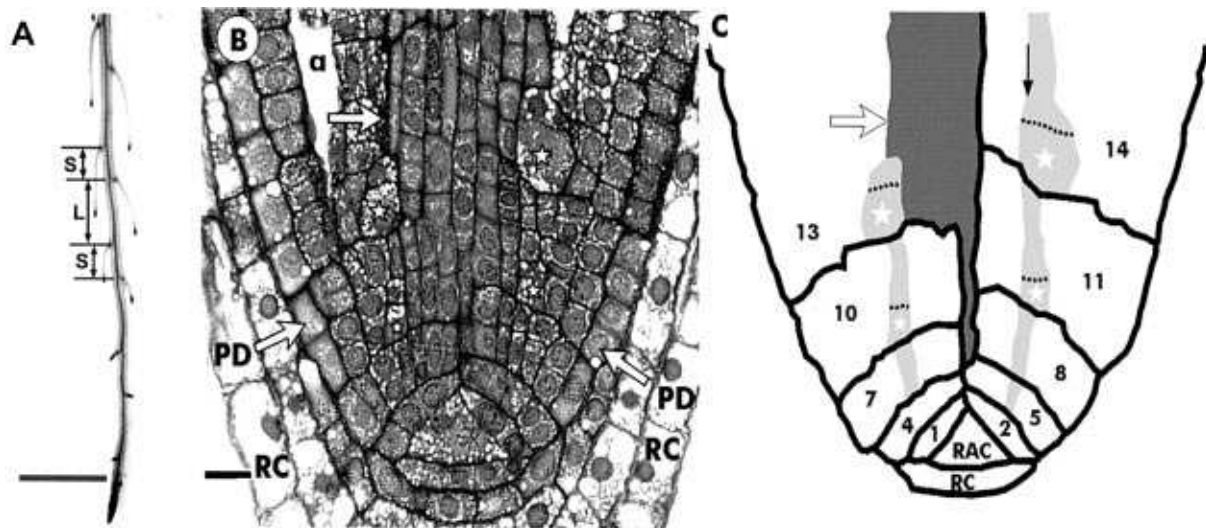
Většina prací o vzniku kořenového systému resp. postranních kořenů se týká krytosemenných rostlin a jak již bylo napsáno, dosud je nejprozkoumanějším druhem modelová rostlina *Arabidopsis thaliana*, neboť má velmi pravidelné a jednoduché uspořádání pletiv (Dolan et al. 1993). Kapradiny představují také dobrý model orgánové ontogeneze, neboť jejich vývojová anatomie umožňuje přesnou analýzu vzniku postranních kořenů (Hou et al. 2004), narozdíl od krytosemenných rostlin, kde postranní kořeny nemusí vždy vyrůstat podle přesného schématu (Charlton et al. 1996 sekundárně v Dubrovsky et al. 2000). Velmi pravidelný postup dělení buněk včetně vzniku postranních kořenů u kapradin byl nalezen u druhu *Ceratopteris*, který je zapříčiněn pravidelným dělením apikální buňky kořene (Mallory et al. 1970; Hou et al. 2004). Postranní kořeny vznikají stejně jako u krytosemenných rostlin endogenně v mateřském kořeni, narozdíl od postranních kořenů u krytosemenných dochází u kapradin k iniciaci primordií v endodermis. (Malamy et al. 2009)

3.2.1. *Ceratopteris richardii*

Ceratopteris richardii je homorhizická kapradina patřící do čeledi *Pteridaceae*. U *Ceratopteris* vznikají všechny kořeny ze stonků tzv. „shoot borne roots“ a „leaf borne roots“ (Hou et al. 2002). „Shoot borne“ kořeny studované v citované studii od Hou (2004) vznikají z expandované mateřské apikální buňky kořene RAMC, která se vyvíjí těsně pod bází listového primordia a pod vrstvou protodermu v blízkosti stonkového apexu (Hou et al. 2002; Hou et al. 2004). K odvození RAMC spolu s listovou apikální buňkou dochází během každého plastochronu oddělením společného merofytu těchto dvou apikálních buněk z jedné ze stěn stonkové apikální buňky (Hou et al. 2002). RAMC se po svém odvození několikrát dělí a tvoří řadu derivátů a mezi nimi i tetrahedrální kořenovou apikální buňku RAC. Všechna pletiva kořene kromě kořenové čepičky vznikají dělením RAC na třech proximálních stěnách této buňky (Hou et al. 2002).

Ke vzniku postranních kořenů dochází v akropetálním směru a iniciace primordií nastává v buňkách endodermis velmi blízko kořenové špičky, přibližně 70 μm od apikální buňky kořene, v místě kde ještě nejsou diferencovaná vodivá pletiva (Mallory et al. 1970), ani endodermis (Hou et al. 2004). Postranní kořeny vznikají naproti budoucím protoxylémovým

pólům, jejichž uspořádání je v mateřském kořeni diarchní (Mallory et al. 1970). Prvním anatomickým znakem iniciace je buněčná expanze buňky endodermis ve spodní části příslušného merofytu (viz obrázek 6B,C). Ukázalo se že k iniciaci postranních kořenů dochází pouze ve dvou ze tří po sobě následujících merofytech, což může být příčinou pravidelného střídání dlouhých a krátkých úseků mezi po sobě následujícími postranními kořeny (viz obrázek 6A) (Hou et al. 2004).



obrázek 6

Časný vývoj primordia postranního kořene *Ceratopteris richardii*:

A: střídající se krátké (S) a dlouhé (L) segmenty mezi postranními kořeny na podélné ose mateřského kořene.

B+C: podélné řezy mateřského kořene, jedna LRMC (**bílá hvězdička**) vzniká na spodní straně každých dvou ze tří po sobě následujících merofytů. LRMC prochází buněčnou expanzí, která je lépe viditelná na nákresu C. Čísla označují pořadí po sobě následujících merofytů, které se odvozují z kořenové apikální buňky (RAC).

a: aerenchym, **PD:** protoderm, **RC:** kořenová čepička

Převzato z Hou et al. 2004

Vznik postranních kořenů u *Ceratopteris* může být rozdělen do tří vývojových stádií, což se liší od počtu stádií nalezených u krytosemenné *Arabidopsis* (Malamy et al. 1997; Laskowski et al. 1995; Hou et al. 2004). Při vzniku postranních kořenů dochází nejprve k expanzi buňky endodermis na spodku daného merofytu, během expanze této buňky podstupují přilehlé endodermální iniciály další buněčná dělení (Hou et al. 2004). Tato expandující buňka se nazývá mateřskou buňkou postranního kořene (LRMC = lateral root mother cell), která je charakteristická svou velikostí a pozicí (Hou et al. 2002).

1. fáze vývoje postranních kořenů u *Ceratopteris* je tedy buněčná expanze LRMC. Vývoj postranních kořenů postupuje do 2. fáze ještě před plnou diferenciací přilehlého xylému mateřského kořene.

Během **2. fáze** dochází ke čtyřem buněčným dělením. V první řadě dochází k asymetrickému šikmému dělení LRMC, ze kterého vznikají dvě dceřinné buňky – zakladatelská buňka a dceřinný merofyt. Zakladatelská buňka se dál dělí dvakrát asymetricky a tvoří dva další dceřinné merofyty. Zakladatelská buňka je tedy obklopena třemi merofyty a má tvar čtyřstěnu, jehož vrchol je orientován směrem k centrálnímu válci (Hou et al. 2004). Tvar čtyřstěnu má také kořenová apikální buňka (RAC) (Hou et al. 2002). Čtvrté dělení, které probíhá u zakladatelské buňky, je periklinální a tvoří první merofyt kořenové čepičky postranního kořene. Po tomto dělení je zakladatelská buňka ustanovena jako apikální buňka mateřského kořene LRAC (lateral root apical cell). LRAC již není v kontaktu s buňkami mateřského kořene, neboť je zcela obklopena dceřinnými merofyty.

3. fáze vývoje postranních kořenů je charakterizována dobře definovanou LRAC a dělením na všech čtyřech stranách této buňky a následným dělením těchto merofytů (Hou et al. 2004).

3.2.2. *Marsilea quadrifolia*

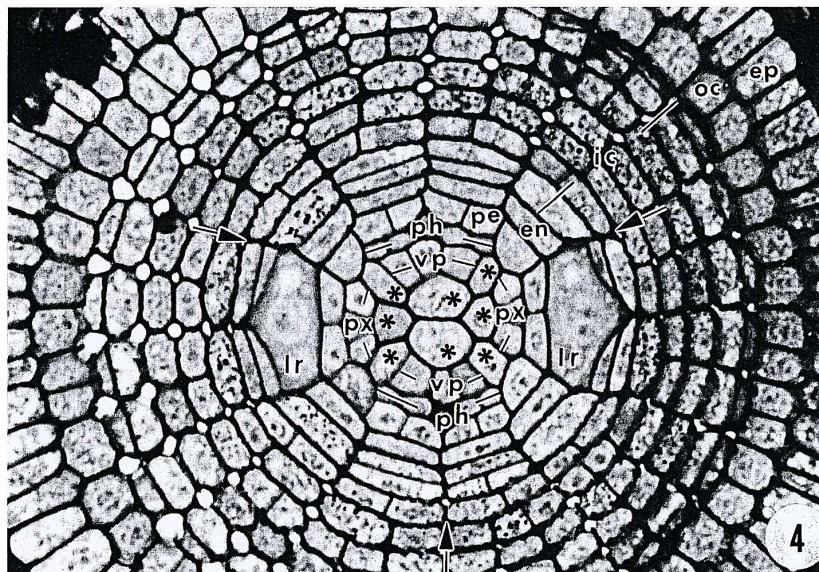
Marsilea quadrifolia (Marsilka čtyřlístá) je vodní kapradina z čeledi *Marsileaceae*. Práce zabývající se tvorbou postranních kořenů u Marsilky je zaměřená na vývoj postranních kořenů a jeho srovnání se vznikem mateřského kořene. Kořenový systém sestává z adventivních kořenů, které jsou diarchní, což naznačuje že postranní kořeny vyrůstají ve dvou podélných řadách na mateřském kořeni. K iniciaci postranních kořenů dochází u marsilky v endodermis naproti protoxylémovým pólům jako je tomu u druhu *Ceratopteris* (Lin et al. 1991; Mallory et al. 1970). V místě iniciace postranních kořenů jsou viditelné definované iniciály epidermis, vnější a vnitřní primární kůry, endodermis, pericyklu, xylému, floému a parenchymu centrálního válce mateřského kořene (viz obrázek 7).

Ke vzniku primordia postranního kořene dochází v přesně definovaném pořadí dělení buněk. Nejprve dojde u zakladatelské buňky v endodermis k vakuolizaci a zvětšení, což je u kapradin pokládáno za první anatomický důkaz iniciace *postranních kořenů* (Lin et al. 1991; Hou et al. 2004). Zvětšené buňky endodermis se dělí čtyřikrát asymetricky.

obrázek 7

Uspořádání buněčných pletiv a primordií postranních kořenů na příčném řezu mateřského kořene *Marsilea quadrifolia*.

*: metaxylémové elementy, **vp**: parenchym centrálního válce, **px**: protoxylém, **ph**: floém, **pe**: pericykl, **en**: endodermis, **lr**: zakladatelská buňka postranního kořene, **ic** + **oc**: vnitřní a vnější primární kůra, **ep**: epidermis
převzato z Lin et al. 1991



První dělení zakladatelské buňky v endodermis odděluje dceřinnou buňku směrem k bázi kořene, osa tohoto dělení je téměř příčná vůči podélné ose mateřského kořene, zatímco druhé a třetí dělení je šikmo podélné na ose mateřského kořene. K těmto dělením dochází vždy ve směru hodinových ručiček, pokud je pozorujeme v podélné rovině z centra mateřského kořene směrem k dělicím se buňkám. Dělení LRAC po směru hodinových ručiček bylo nalezeno také u druhu *Ceratopteris thalictroides* (Hou et al. 2004). Čtvrté dělení je tangenciálně (tečně) podélné a odděluje plochou buňku paralelní k povrchu mateřského kořene. První tři asymetrická dělení tvoří tři merofyty a čtvrté dělení odděluje budoucí merofyt kořenové čepičky. V centru čtyř nově vzniklých merofytů se nachází tetrahedrální apikální buňka postranního kořene tzv. LRAC (lateral root apical cell). Po prvních čtyřech děleních se LRAC dělí dělí opět čtyřikrát a tvoří další sérii merofytů, kdy čtvrtý merofyt je ustanoven jako merofyt kořenové čepičky. Dělení merofytů pokračuje tangenciálně a radiálně v příčné rovině primordia a tvoří iniciály všech vrstev v novém postranním kořeni (Lin et al. 1991).

Lin a Raghavan (1991) uvádějí, že ke vzniku cévního propojení mezi postranním kořenem a mateřským kořenem dochází díky dělení buněk pericyklu mateřského kořene, které započne v době, kdy LRAC produkuje třetí sérii merofytů v primordiu postranních kořenů (Lin et al. 1991). Radiální dělení buněk pericyklu produkuje krátké polyhedrální buňky, které se prodlužují ve směru podélné osy kořene mateřského kořene. Postranní kořeny vznikají u marsilky na protoxylémovém pólu endodermis, protoxylémové cévní elementy postranních kořenů se přímo spojují s s protoxylémovými elementy v mateřském kořeni prostřednictvím výše zmíněných derivátů vzniklých z buněk pericyklu. Spojení floému mezi postranním

kořenem a mateřským kořenem je komplikovanější, neboť se cévní elementy v postranním kořeni nenacházejí v těsné blízkosti floémových elementů mateřského kořene. Floémové elementy v postranním kořeni jsou ve dvou seskupeních, a proto jsou s floémem mateřského kořene spojeny na dvou úrovních: nad a pod úrovní xylému. Buňky pericyklu mateřského kořene se na okraji spojení dělí asymetricky a produkují malé buňky směrem k primordiu postranního kořene. Tyto buňky se dále dělí periklinálně, přičemž vnější dceřinná buňka tvoří propojení floému a vnitřní dceřinná buňka se účastní propojení xylému. Prorůstání primordia pletivy mateřského kořene je stejně jako u jiných druhů usnadněno buněčným dělením a buněčnou smrtí buněk primární kůry mateřského kořene (Lin et al. 1991).

4. Závěr

Vznik a vývoj postranních kořenů je velmi detailně popsán u modelové rostliny *Arabidopsis thaliana*. O dalších druzích existují spíše útržkovité informace, v několika případech jsou již zastaralé, jako například názor překonaný až pracemi z roku 1993 a 1995 (Casero et al. 1993; Casero et al. 1995), že první periklinální dělení buněk pericyklu je prvotním znakem iniciace postranních kořenů. Dnes považujeme za první viditelný znak iniciace postranních kořenů inekvální dělení zakladatelských buněk.

Tato práce shrnuje dostupné informace o vzniku a vývoji postranních kořenů modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* a mechanismech spojených s emergencí postranních kořenů. Dále stručně osvětluje regulaci vzniku postranních kořenů, která je součástí velmi sofistikovaných a integrovaných regulačních drah v rostlinách. Hlavním těžištěm práce je nastínění variability vzniku postranních kořenů u vybraných druhů jednoděložných a dvouděložných rostlin a dvou zástupců kapradin. Variabilita v umístění zakladatelských buněk na podélné ose kořene, které jsou charakterizovány iniciálním inekválním dělením, je dána rozdílnými vzdálenostmi od apikálního meristému kořene, kde kompetentní buňky pericyklu přijmou signál auxinového oscilačního maxima a zřejmě i rychlostí růstu a prodloužení mateřského kořene, respektive kam až mohou budoucí zakladatelské buňky doputovat na podélné ose kořene.

Specifická poloha zakladatelských buněk v pericyklu, či u kapradin v endodermis vůči umístění cévních elementů u jednotlivých druhů je, zdá se komplikovanější. V citovaných studiích nebyla nalezena jediná zmínka o možných rozdílech v umístění zakladatelských

buněk a z nich vzniklých primordií vůči floému a xylému u jednoho druhu. Rovněž se podle dostupných informací jeví, že se ani v rámci čeledi nevyskytují rozdíly v umístění primordia postranního kořene vůči cévním svazkům. U druhů *Ipomoea purpurea*, *Ipomoea batatas* a *Convolvulus arvensis* z čeledi *Convolvulaceae* vznikají primordia postranních kořenů z buněk pericyklu přilehlých k protoxylému. Další čeledí, ve které dochází ke vzniku primordií postranních kořenů dle dostupných informací výhradně naproti floému, jsou *Poaceae* se zástupci *Zea mays*, *Triticum vulgare*, *Oryza sativa* a *Bromus*. Zda je tato domněnka obecně platná pro všechny čeledi, mohou v budoucnosti ověřit další studie na větším množství zástupců jednotlivých čeledí.

Nicméně nejméně nejasné jsou příčiny rozdílné polohy primordií vůči floému a xylému v celé rostlinné říši. Zda je konkrétní druh jednoděložný či dvouděložný zřejmě nijak neovlivňuje tuto variabilitu. Záhada odlišného umístění primordií naproti xylému a floému by mohla být rozluštěna pomocí funkční analýzy genomu buněk pericyklu naproti xylému a floému v místech získání kompetence k prvnímu inekválnímu dělení.

Seznam použité literatury:

ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. Rice: Sulfide-induced Barriers to Root Radial Oxygen Loss, Fe²⁺ and Water Uptake, and Lateral Root Emergence. *Annals of Botany*. 2005-01-09, vol. 96, no. 4, p. 625–638.

BEECKMAN, T.; BURSENS, S.; INZÉ, D. The pericycle cycle in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*. 2001-01-03, vol. 52, no. suppl 1, p. 403–411.

BELL, J. K.; MCCULLY, M. E. A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays*. *Protoplasma*. 1970-06-01, vol. 70, no. 2, p. 179–205.

BENKOVÁ, E.; BIELACH, A. Lateral root organogenesis - from cell to organ. *Current opinion in plant biology*. 2010-12, vol. 13, no. 6, p. 677–683.

BHALERAO, R. P. et al. Shoot-derived auxin is essential for early lateral root emergence in Arabidopsis seedlings. *The Plant Journal*. 2002, vol. 29, no. 3, p. 325–332.

BLAKELY, L. M., et al. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. I. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals. *Botanical Gazette*, 1982, 341-352.

BLAKELY, L. M. et al. Experimental Studies on Lateral Root Formation in Radish Seedling Roots II. Analysis of the Dose-Response to Exogenous Auxin. *Plant Physiology*. 1988-01-06, vol. 87, no. 2, p. 414–419.

BONNETT, H. T.; TORREY, J. G. Comparative Anatomy of Endogenous Bud and Lateral Root Formation in *Convolvulus arvensis* Roots Cultured In vitro. *American Journal of Botany*. 1966-05-01, vol. 53, no. 5, p. 496–507.

BONNETT, H. T. Cortical Cell Death During Lateral Root Formation. *The Journal of Cell Biology*. 1969-01-01, vol. 40, no. 1, p. 144–159.

BOUGUYON, E.; GOJON, A.; NACRY, P. Nitrate sensing and signaling in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2012-08, vol. 23, no. 6, p. 648–654.

BYRNE, J. M.; PESACRETA, T. C.; FOX, J. A. Vascular Pattern Change Caused by a Nematode, *Meloidogyne incognita*, in the Lateral Roots of *Glycine max* (L.) Merr. *American Journal of Botany*. 1977-09, vol. 64, no. 8, p. 960.

CASERO, P. J. et al. Changes in cell length and mitotic index in vascular pattern-related pericycle cell types along the apical meristem and elongation zone of the onion root. *Protoplasma*. 1989-02-01, vol. 153, no. 1-2, p. 85–90.

CASERO, P. J. et al. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in adventitious roots of *Allium cepa*. *Protoplasma*. 1993-09-01, vol. 176, no. 3-4, p. 138–144.

CASERO, P. J.; CASIMIRO, I.; LLORET, P. G. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, and *Daucus carota*. *Protoplasma*. 1995-03-01, vol. 188, no. 1-2, p. 49–58.

CASERO, P. J.; CASIMIRO, I.; KNOX, J. P. Occurrence of cell surface arabinogalactan-protein and extensin epitopes in relation to pericycle and vascular tissue development in the root apex of four species. *Planta*. 1998-01-01, vol. 204, no. 2, p. 252–259.

CASIMIRO, I. et al. Auxin Transport Promotes Arabidopsis Lateral Root Initiation. *The Plant Cell Online*. 2001-01-04, vol. 13, no. 4, p. 843–852.

CELENZA, J. L.; GRISAFI, P. L.; FINK, G. R. A pathway for lateral root formation in *Arabidopsis thaliana*. *Genes & Development*. 1995-01-09, vol. 9, no. 17, p. 2131–2142.

CLOWES, F. A. L. Duration of the Mitotic Cycle in a Meristem. *Journal of Experimental Botany*. 1961-01-05, vol. 12, no. 2, p. 283–293.

CLOWES, F. A. L. Chimeras and the Origin of Lateral Root Primordia in *Zea mays*. *Annals of Botany*. 1978-01-07, vol. 42, no. 4, p. 801–807.

CLOWES, F. A. L. Changes in Cell Population Kinetics in an Open Meristem During Root Growth. *New Phytologist*. 1982, vol. 91, no. 4, p. 741–748.

DEMCHENKO, N. P.; DEMCHENKO, K. N. Resumption of DNA Synthesis and Cell Division in Wheat Roots as Related to Lateral Root Initiation. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2001-11-01, vol. 48, no. 6, p. 755–764.

DE SMET, I. et al. Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. *Development*. 2007, vol. 134, no. 4, p. 681–690.

DOLAN, L. et al. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. *Development*. 1993-09-01, vol. 119, no. 1, p. 71–84.

DRAYE, X.; DELVAUX, B.; SWENNEN, R. Distribution of Lateral Root Primordia in Root Tips of *Musa*. *Annals of Botany*. 1999-09-01, vol. 84, no. 3, p. 393–400.

DREW, M. C.; SAKER, L. R.; ASHLEY, T. W. Nutrient Supply and the Growth of the Seminal Root System in Barley I. THE EFFECT OF NITRATE CONCENTRATION ON THE GROWTH OF AXES AND LATERALS. *Journal of Experimental Botany*. 1973-01-12, vol. 24, no. 6, p. 1189–1202.

DUBROVSKY, J. G. et al. Origin of tissues of embryonic lateral root in the cucumber, tissue interactions and positional control in development. překlad z ruštiny v 1986: Plenum Publishing Corporation, 17: 119-128

DUBROVSKY, J. G. et al. Pericycle Cell Proliferation and Lateral Root Initiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2000-12-01, vol. 124, no. 4, p. 1648–1657.

DUBROVSKY, J. G. et al. Early primordium morphogenesis during lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 2001-11-01, vol. 214, no. 1, p. 30–36.

DUBROVSKY, J. G. et al. Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008-06-24, vol. 105, no. 25, p. 8790–8794.

ESAU, K. (1957) *Hilgardia* 27, p. 15 – 69

ESAU, K. (1965) *Plant Anatomy*. New York: John Wiley and Sons, Inc.

FOARD, D. E.; HABER, A. H.; FISHMAN, T. N. Initiation of Lateral Root Primordia without Completion of Mitosis and without Cytokinesis in Uniseriate Pericycle. *American Journal of Botany*. 1965-07, vol. 52, no. 6, p. 580.

FRAZIER, JOHN C. Nature and rate of development of root system of *Convolvulus arvensis*. *Botanical Gazette*, 1943, 417-425.

FRIML, J. et al. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical–basal axis of Arabidopsis. *Nature*. 2003-11-13, vol. 426, no. 6963, p. 147–153.

FUKAKI, H.; TASAKA, M. Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*. 2009-03-01, vol. 69, no. 4, p. 437–449.

GONZÁLEZ-CARRANZA, Z. H.; ELLIOTT, K. A.; ROBERTS, J. A. Expression of polygalacturonases and evidence to support their role during cell separation processes in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*. 2007-10-01, vol. 58, no. 13, p. 3719–3730.

HAYWARD, H. E. The seedling anatomy of *Ipomoea batatas*. *Botanical Gazette*, 1932, 400-420.

HIMANEN, K. et al. Auxin-Mediated Cell Cycle Activation during Early Lateral Root Initiation. *The Plant Cell Online*. 2002-01-10, vol. 14, no. 10, p. 2339–2351.

HIMANEN, K. et al. Transcript profiling of early lateral root initiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2004-04-06, vol. 101, no. 14, p. 5146–5151.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*. 2004-04, vol. 162, no. 1, p. 9–24.

HOCHHOLDINGER, F. et al. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends in Plant Science*. 2004-01, vol. 9, no. 1, p. 42–48.

HOU, G.; HILL, J. P. Heteroblastic Root Development in *Ceratopteris richardii* (Parkeriaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 2002-05, vol. 163, no. 3, p. 341–351.

HOU, G.; HILL, J. P.; BLANCAFLOR, E. B. Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in *Ceratopteris richardii*. *Journal of Experimental Botany*. 2004-01-03, vol. 55, no. 397, p. 685–693.

CHARLTON, W. A. Distribution of lateral roots and pattern of lateral initiation in *Pontederia cordata* L. *Botanical Gazette*, 1975, 225-235.

CHARLTON, W. A. Patterns of Distribution of Lateral Root Primordia. *Annals of Botany*. 1983-01-04, vol. 51, no. 4, p. 417–427.

CHENG, J. C.; SEELEY, K. A.; SUNG, Z. R. RML1 and RML2, Arabidopsis Genes Required for Cell Proliferation at the Root Tip. *Plant Physiology*. 1995-01-02, vol. 107, no. 2, p. 365–376.

- ILINA, E. L. et al.** Composite Cucurbita pepo plants with transgenic roots as a tool to study root development. *Annals of Botany*. 2012-01-07, vol. 110, no. 2, p. 479–489.
- JANSEN, L. et al.** Phloem-associated auxin response maxima determine radial positioning of lateral roots in maize. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012-05-06, vol. 367, no. 1595, p. 1525–1533.
- LASKOWSKI, M. J. et al.** Formation of lateral root meristems is a two-stage process. *Development*. 1995-01-10, vol. 121, no. 10, p. 3303–3310.
- LIN, B. L.; RAGHAVAN, V.** Lateral root initiation in *Marsilea quadrifolia*. I. Origin and histogenesis of lateral roots. *Canadian Journal of Botany*. 1991-01-01, vol. 69, no. 1, p. 123–135.
- LLORET, P. G. et al.** The Behaviour of Two Cell Populations in the Pericycle of *Allium cepa*, *Pisum sativum*, and *Daucus carota* During Early Lateral Root Development. *Annals of Botany*. 1989-01-04, vol. 63, no. 4, p. 465–475.
- LLORET, P. G.; CASERO, P. J.** Lateral root initiation. *Plants roots. The hidden half*, 2002, 127-156.
- LYNCH, J. P.; BROWN, K. M.** New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012-05-06, vol. 367, no. 1595, p. 1598–1604.
- LYNCH, J. P.** Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*. 2013-01-17.
- MACLEOD, R. D.; THOMPSON, A.** Development of Lateral Root Primordia in *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*: Rates of Primordium Formation and Cell Doubling Times. *Annals of Botany*. 1979, vol. 44, no. 4, p. 435–449.
- MALAMY, J. E.; BENFEY, P. N.** Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development*. 1997-01-01, vol. 124, no. 1, p. 33–44.
- MALAMY, J. E.; RYAN, K. S.** Environmental Regulation of Lateral Root Initiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2001-01-11, vol. 127, no. 3, p. 899–909.
- NEUTEBOOM, L. W. et al.** A Novel Subtilisin-like Protease Gene from *Arabidopsis thaliana* is Expressed at Sites of Lateral Root Emergence. *DNA Research*. 1999-01-01, vol. 6, no. 1, p. 13–19.
- OKUSHIMA, Y. et al.** AUXIN RESPONSE FACTOR 2 (ARF2): a pleiotropic developmental regulator. *The Plant Journal*. 2005, vol. 43, no. 1, p. 29–46.
- PARIZOT, B. et al.** Diarch Symmetry of the Vascular Bundle in *Arabidopsis* Root Encompasses the Pericycle and Is Reflected in Distich Lateral Root Initiation. *Plant Physiology*. 2008-01-01, vol. 146, no. 1, p. 140–148.
- PÉRET, B. et al.** *Arabidopsis* lateral root development: an emerging story. *Trends in Plant Science*. 2009-07-01, vol. 14, no. 7, p. 399–408.
- PÉRET, B.; LARRIEU, A.; BENNETT, M. J.** Lateral root emergence: a difficult birth. *Journal of Experimental Botany*. 2009-09-01, vol. 60, no. 13, p. 3637–3643.

- PERETTO, R. et al.** Expression and localization of polygalacturonase during the outgrowth of lateral roots in *Allium porrum* L. *Planta*. 1992-09-01, vol. 188, no. 2, p. 164–172.
- PLOSHCHINSKAYA, M. E.** Different Ways of Formation of Root System in Plants, Maize and Flax Seedlings Taken as Examples. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2003-09-01, vol. 34, no. 5, p. 300–305.
- POPHAM, R. A.** Levels of Tissue Differentiation in Primary Roots of *Pisum sativum*. *American Journal of Botany*. 1955-06, vol. 42, no. 6, p. 529.
- PULGARIN, A. et al.** Branching Pattern in Onion Adventitious Roots. *American Journal of Botany*. 1988-03, vol. 75, no. 3, p. 425.
- REED, R. C.; BRADY, S. R.; MUDAY, G. K.** Inhibition of Auxin Movement from the Shoot into the Root Inhibits Lateral Root Development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 1998-01-12, vol. 118, no. 4, p. 1369–1378.
- RIOPEL, J. L.** The Distribution of Lateral Roots in *Musa Acuminata* “Gros Michel.” *American Journal of Botany*. 1966-04, vol. 53, no. 4, p. 403.
- RIOPEL, J. L.** Regulation of lateral root positions. *Botanical Gazette*, 1969, 80-83.
- ROST, T. L.; JONES, T. J.; FALK, R. H.** Distribution and Relationship of Cell Division and Maturation Events in *Pisum sativum* (Fabaceae) Seedling Roots. *American Journal of Botany*. 1988-10, vol. 75, no. 10, p. 1571.
- SABATINI, S. et al.** An Auxin-Dependent Distal Organizer of Pattern and Polarity in the *Arabidopsis* Root. *Cell*. 1999-11-24, vol. 99, no. 5, p. 463–472.
- SEAGO, J. L.** Developmental Anatomy in Roots of *Ipomoea Purpurea*. I. Radicle and Primary Root. *American Journal of Botany*. 1971-08, vol. 58, no. 7, p. 604.
- SEAGO, J. L.** Developmental Anatomy in Roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and Development of Secondary Roots. *American Journal of Botany*. 1973-08, vol. 60, no. 7, p. 607.
- SEAGO, J. L.; MARSH, L. C.** Origin and Development of Lateral Roots in *Typha glauca*. *American Journal of Botany*. 1990-06, vol. 77, no. 6, p. 713.
- SCHERES, B. et al.** Embryonic origin of the *Arabidopsis* primary root and root meristem initials. *Development*. 1994-01-09, vol. 120, no. 9, p. 2475–2487.
- SCHERES, B.; BENFEY, P. N.** Asymmetric Cell Division in Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1999, vol. 50, no. 1, p. 505–537.
- SWARUP, R. et al.** Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Genes & Development*. 2001-10-15, vol. 15, no. 20, p. 2648–2653.
- SWARUP, K. et al.** The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nature Cell Biology*. 2008-08, vol. 10, no. 8, p. 946–954.
- VERNOUX, T. et al.** The ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2 Gene Defines a Glutathione-Dependent Pathway Involved in Initiation and Maintenance of Cell

Division during Postembryonic Root Development. *The Plant Cell Online*. 2000-01-01, vol. 12, no. 1, p. 97–109.

WASSON, A. P. et al. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*. 2012-01-05, vol. 63, no. 9, p. 3485–3498.

ZHANG, H.; FORDE, B. G. Regulation of Arabidopsis root development by nitrate availability. *Journal of Experimental Botany*. 2000-01-01, vol. 51, no. 342, p. 51–59.