

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Obor: Biologie



Zuzana Blascheová

**Apoplastické bariéry kořene v nepříznivých podmínkách
prostředí**

Root apoplastic barriers in adverse environmental conditions

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Edita Tylová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Praha, 2014

Abstrakt

Nepříznivé podmínky prostředí (např. toxicita těžkých kovů, zasolení či zaplavení) mohou výrazně ovlivnit průběh diferenciací apoplastických bariér v kořeni. Apoplastické bariéry, exodermis a endodermis, se svou odpovědí na okolní podmínky prostředí liší. Výskyt exodermis je variabilnější a při svém vývoji výrazněji reaguje na okolní podmínky. Přítomnost již diferencovaných bariér má vliv na funkční vlastnosti jako je příjem, akumulace a vstup látek do kořene.

Klíčová slova: apoplastické bariéry, těžké kovy, diferenciací, kořen, Casparyho proužky, suberinové lamely

Abstract

Differentiation of apoplastic barriers in roots is affected by adverse environmental conditions (e.g. heavy metal toxicity, salinity or flooding). The apoplastic barriers, exodermis and endodermis, differ from each other in response to environmental conditions. The exodermis is more affected by these conditions and its occurrence is more variable. The presence of differentiated barriers affects root transport features like uptake, accumulation and entrance of pollutants or nutrients.

Key words: apoplastic barriers, heavy metals, differentiation, root, Casparian strips, suberin lamellae

Poděkování:

Na tomto místě bych velmi ráda poděkovala své školitelce RNDr. Editě Tylové, Ph.D. za její obrovskou trpělivost, čas a cenné rady při psaní práce. Děkuji také mé rodině a blízkým za podporu, kterou mi poskytují během mého studia.

Prohlášení:

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

V Praze dne:

Podpis:

Seznam použitých zkratk

CASPs	z angl. Casparian strip membrane domain proteins
Lsi1	z angl. Low silicon rice1
QAI	z angl. 2-(8-quinolylazo)-4,5-(diphenyl)imidazole
PEG	polyetylenglykol
PTS	z angl. 8-hydroxy-1,3,6-pyrenetrisulphonate
ROL	z angl. radial oxygen loss

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Apoplastické bariéry v kořeni	8
2.1	Endodermis	8
2.2	Exodermis	11
3	Vliv podmínek prostředí na utváření apoplastických bariér v kořenech rostlin	13
3.1	Kadmium a další těžké kovy	13
3.2	Hliník	19
3.3	Zaplavení a hypoxie.....	19
3.4	Nízký vodní potenciál.....	20
3.5	Salinita	21
4	Vliv změn v diferenciaci endodermis a exodermis na funkční vlastnosti kořene.....	25
4.1	Propustnost apoplastu	25
4.2	Přijem živin a hydraulická vodivost kořenů	27
4.3	Akumulace polutantů v rostlině.....	28
5	Závěr	31
6	Seznam literatury	32

1 Úvod

Kořen je rostlinný orgán, jehož prostřednictvím rostlina získává z půdy vodu a minerální látky. Transport látek kořenem probíhá symplastickou a apoplastickou cestou (Taiz a Zeiger 2010). Pohyb látek symplastem umožňují plasmodesmata, která propojují buňky mezi sebou. Látky putující apoplastem procházejí buněčnými stěnami a nevstupují přes plasmatickou membránu do buněk.

Vrstvy se specifickou strukturou, exodermis a endodermis, v kořeni fungují jako apoplastické bariéry. Na průběh jejich vývoje v kořeni působí okolní podmínky prostředí (Degenhardt a Gimmler 2000; Enstone a Peterson 2005; Meyer et al. 2009; Meyer et al. 2011a). Funkce a přítomnost endodermis je pro rostliny klíčová. Proti tomu je výskyt exodermis daleko variabilnější. Slouží především jako ochranná vrstva a je více ovlivňována nepříznivými podmínkami prostředí, na které při svém vývoji výrazněji reaguje. Existuje mnoho stresových faktorů ovlivňujících utváření těchto bariér v kořeni. Významným problémem je toxicita látek, které se nacházejí v půdě. Rostliny v tomto případě hrají klíčovou roli, neboť jejich prostřednictvím tyto látky vstupují do potravního řetězce. Nezanedbatelnou část těchto látek tvoří těžké kovy. Ty mají vliv na změny ve vývoji apoplastických bariér (Vaculík et al. 2009; Lux et al. 2011a; Redjala et al. 2011; Vaculik et al. 2012). Ovšem stejně jako těžké kovy ovlivňují jejich vývoj i další kovy či esenciální mikroprvky, pokud jsou přítomny ve vysokých koncentracích. Mezi další stresové faktory řadíme například zaplavení a s ním související nedostatek kyslíku, nízký vodní potenciál či salinitu.

V okamžiku, kdy je ovlivněn vývoj apoplastických bariér v exodermis a endodermis, mají tyto změny v diferenciaci dopad i na funkční vlastnosti kořene. Dochází k ovlivnění propustnosti apoplastu, příjmu látek do rostliny a jejich akumulaci (Zimmermann a Steudle 1998; Meyer et al. 2011b; Redjala et al. 2011).

Nastíněnými problémy se budu ve své práci zabývat. Pokusím se o shrnutí dosavadních poznatků o vývoji apoplastických bariér při působení různých stresových faktorů, ačkoli toto téma není častým předmětem experimentů. V další části pak uvedu, jaký dopad tyto změny, související právě s přítomností bariér v kořeni, mají na transportní vlastnosti kořene.

2 Apoplastické bariéry v kořeni

Tyto bariéry se nazývají endodermis a exodermis. Jsou to vrstvy buněk, které mají v buněčných stěnách vyvinuty Casparyho proužky. V dalších stádiích vývoje může docházet k ukládání suberinu a druhotnému tloušťnutí.

2.1 Endodermis

Endodermis je vrstva primární kůry nacházející se nejbližší střednímu válci, klíčová pro funkci kořene v transportu živin. Buňky tvořící endodermis přiléhají těsně k sobě a nenacházejí se mezi nimi mezibuněčné prostory. V této vrstvě procházejí buněčné stěny strukturními změnami/modifikacemi, které se rozdělují do tří fází – vznik Casparyho proužků, ukládání suberinových lamel a ukládání sekundární buněčné stěny (vznik U-ztlustlin) (Enstone et al. 2003).

V první fázi dochází ke vzniku Casparyho proužků v příčných a radiálních stěnách. Jsou to bariéry znemožňující volný průchod iontům apoplastickou cestou až do středního válce. Zároveň brání také zpětnému toku iontů z apoplastu stéle do apoplastu primární kůry. Přes tuto bariéru do stéle nepronikají hyfy mykorhizních hub (Dommergues 2012), patogenní druhy hub jsou ale schopné stéle kolonizovat (Holden 1976). Proužky se vyvíjejí zhruba 10 mm od kořenové špičky, synchronně ve všech buňkách endodermis (Enstone et al. 2003). Zakládají se jako krátké struktury podobné tečkám, které se následně prodlužují, ale většinou nezabírají více než třetinu až polovinu radiálních stěn (Enstone et al. 2003; Karahara et al. 2004). V jedné stěně se někdy mohou vyskytovat i dva paralelní proužky (Ma a Peterson 2003). Casparyho proužky vznikají díky impregnaci primární buněčné stěny a pro správnou lokalizaci ukládání proužků jsou důležité transmembránové proteiny z rodiny CASPs (Casparian strip membrane domain proteins) (Roppolo et al. 2011; Alassimone et al. 2012; Naseer et al. 2012; Geldner 2013).

Pro tvorbu Casparyho proužků (Obr.1) je důležitý především biopolymer lignin, který je jejich dominantní složkou (Zeier a Schreiber 1997; Zeier a Schreiber 1998; Enstone et al. 2003; Naseer et al. 2012). Lignin se nejčastěji podílí na impregnaci buněčné stěny. Je to hydrofobní heteropolymer přispívající k mechanické odolnosti a pevnosti stěn nezbytné např. pro vedení vody cévami xylému nebo přispívající k ochraně proti mikroorganismům (Campbell a Sederoff 1996). Lignin je odvozen od L-fenylalaninu a jeho základními složkami jsou tři monolignoly neboli skořicové alkoholy, které mají aromtická jádra a liší se jen

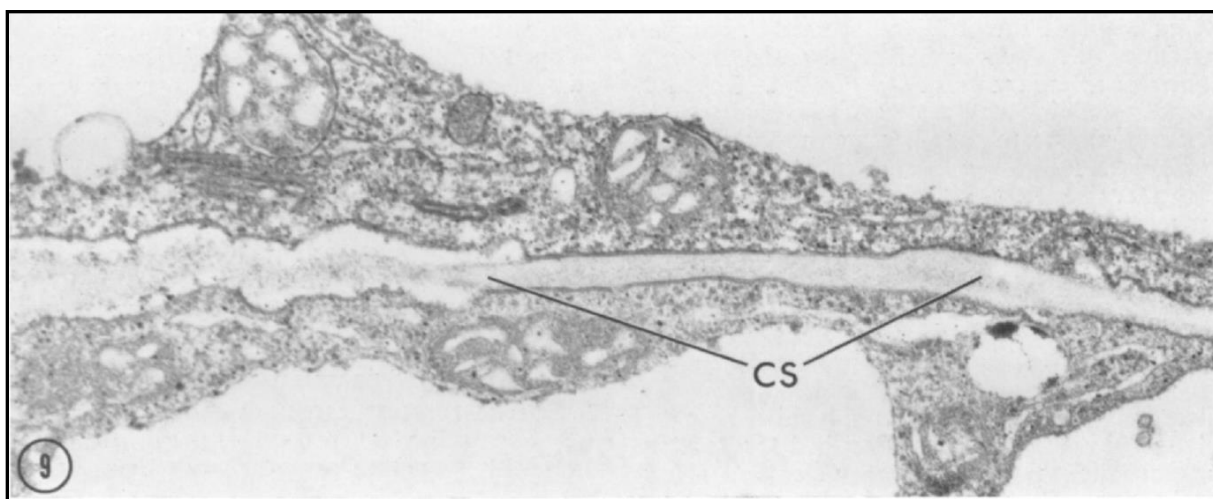
podjednotkami na nich navázanými. Jsou to p-kumarylalkohol, koniferylalkohol a sinapylalkohol, jejichž polymerací vzniká lignin (Whetten a Sederoff 1995; Campbell a Sederoff 1996). Z monolignolů vznikají podjednotky (p-hydroxyfenyl, guaiacyl a syringyl). Jejich poměr a vazby určují charakter ligninu (Whetten a Sederoff 1995; Campbell a Sederoff 1996; Zeier et al. 1999b).

U některých druhů byl popsán také výskyt suberinu v Casparyho proužcích (Zeier a Schreiber 1997; Zeier et al. 1999a), někdy dokonce o stejném obsahu jako lignin, např. u hrachu (*Pisum sativum*) (Zeier et al. 1999a). Suberin je polymer podobný voskům se dvěma doménami: polyfenolickou a polyalifatickou (Zeier et al. 1999b; Kolattukudy 2001; Bernards 2002). Polyfenolické domény suberinu jsou odvozeny od kyseliny skořicové a domény polyalifatické jsou tvořeny mastnými kyselinami (Kolattukudy 2001). Jeho složení bylo zkoumáno u různých druhů rostlin, např. kukuřice (*Zea mays*) (Schreiber et al. 1999; Zimmermann et al. 2000), klívie (*Clivia minata*) (Zeier a Schreiber 1997) či bramboru (*Solanum tuberosum*) (Razem a Bernards 2002). K ukládání suberinu může docházet v rámci normálního vývoje, nebo může být indukována působením stresových podmínek (Kolattukudy 2001). Protože je suberin velmi hydrofobní, jeho ukládání omezuje nekontrolovaný transport vody, iontů a plynů v rostlině (Kolattukudy 2001; Enstone et al. 2003; Franke a Schreiber 2007). Ačkoli byl výskyt suberinu v Casparyho proužcích modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* vyloučen (Naseer et al. 2012), u ostatních rostlin jeho výskyt ještě není zcela vyjasněn. Lignin je na rozdíl od suberinu pro vznik Casparyho proužků nezbytný, což bylo prokázáno u *Arabidopsis* inhibicí dráhy syntézy ligninu (Naseer et al. 2012). Casparyho proužky jsou tvořeny polymerem identickým nebo složením velmi podobným ligninu, který se nachází v ostatních typech buněk rostliny (Naseer et al. 2012). Významnou charakteristikou endodermálních buněk v prvním stádiu vývoje je také adheze plasmatické membrány k buněčné stěně v místech, kde se nacházejí Casparyho proužky. Tato skutečnost byla podložena pozorováním páskové plazmolýzy u kukuřice, kdy i při plazmolýze zůstává plasmatická membrána přilnutá ke Casparyho proužkům (Enstone a Peterson 1997; Karahara et al. 2004).

Sekundárním stadiem ve vývoji endodermis je ukládání suberinových lamel. Ukládají se mezi plasmalemu a primární buněčnou stěnu po celém povrchu buňky. Jsou tvořeny především suberinem, ale v menším množství i ligninem (Zeier a Schreiber 1998; Zeier et al. 1999a; Zeier et al. 1999b). Charakteristický vzhled lamel tvoří dojem světlých a tmavých pruhů, které se pravidelně střídají. Toto je připisováno složení suberinu, který je tvořen střídajícími se oblastmi polyalifatických a polyfenolických domén (Bernards 2002). Složení

lamel se významně neliší mezi jednoděložnými a dvouděložnými rostlinami (Zeier et al. 1999a). Lamely svou přítomností blokují vstup iontů k plasmatické membráně endodermálních buněk (Geldner 2013), čímž přispívají k omezení vstupu iontů z apoplastu dále do kořene, tedy k funkci endodermis jako apoplastické bariéry. Zároveň se podílí na ochraně pericyklu a cévních svazků proti vysychání, kdy může dojít k odumření rhizodermis a primární kůry kořene (Enstone et al. 2003). Narozdíl od Casparyho proužků se lamely nemusí vytvořit ve všech kořenech. Stejně tak se nutně netvoří ve všech buňkách endodermis a na rozdíl od Casparyho proužků se neukládají synchronně ve všech endodermálních buňkách. Některé buňky endodermis mohou mít funkci propustných buněk. Jejich vývoj je oproti ostatním buňkám zpožděný. Nedochází u nich k uložení lamel (Peterson a Enstone 1996). Propustné buňky se často nacházejí v oblasti přiléhající k protoxylémovým pólům (Esau 1965; Enstone et al. 2003).

Třetím stupněm vývoje endodermis je ukládání vrstev sekundární buněčné stěny, které tvoří terciární vrstvu s předpokládanou funkcí mechanické podpory. U většiny dvouděložných k této modifikaci stěny nedochází, vyskytuje se spíše u jednoděložných. Hlavní složku vrstvy tvoří celulóza (Enstone et al. 2003). Dále se ve větší míře může vyskytovat lignin, zatímco suberin se v ní nenachází vůbec či ve velmi zanedbatelném množství (Zeier a Schreiber 1998; Zeier et al. 1999a; Zeier et al. 1999b). Tyto vrstvy se ukládají nerovnoměrně, nejtenčí jsou na vnější tangenciální straně endodermálních buněk. Díky podobě s písmenem U se nejčastěji označují jako U-ztlustliny (Zeier et al. 1999b).



Obr.1 Casparyho proužek (CS) v endodermis pelargonie (*Pelargonium hortorum*). Zvětšení: 40 700x. (převzato z Haas et al. 1976)

2.2 Exodermis

Exodermis je vnější vrstvou primární kůry (kortexu). Jedná se vlastně o hypodermis s vyvinutými Casparyho proužky v příčných a radiálních stěnách buněk této vrstvy a vyvinutými suberinovými lamelami. Na rozdíl od endodermis se nemusí v rostlinách nutně vyskytovat, přesto je relativně rozšířená (Perumalla et al. 1990; Peterson a Perumalla 1990; Hose et al. 2001). Exodermis je důležitá struktura oddělující vnitřní vrstvy kořene od vnějšího prostředí, která reguluje pohyb látek z rhizosféry do apoplastu primární kůry. Pokud je exodermis zcela vyvinutá, buňky dalších vrstev primární kůry nejsou přímo vystaveny působení látek rozpuštěných v půdě (Enstone et al. 2003). Tvoří bariéru, která ovlivňuje průchod vody a rozpuštěných látek dále do kořene (Hose et al. 2001; Enstone et al. 2003; Ma a Peterson 2003).

V porovnání s endodermis se exodermis vyvíjí daleko nepravidelněji (Hose et al. 2001) a později než endodermis. Ale nemusí tomu tak být vždy. Např. u mokřadních rostlin se naopak diferencuje dříve (Soukup et al. 2002). Exodermální Casparyho proužky zabírají téměř celý rozsah radiálních stěn (Enstone et al. 2003), na rozdíl od endodermálních, které zabírají cca 1/3 rozsahu stěn (Karahara et al. 2004). Jejich vývoj probíhá nepravidelně a náhodně, není synchronní ve všech buňkách exodermis. Stejně tak i vývoj suberinových lamel, jejich uložení v exodermis následuje okamžitě po uložení Casparyho proužků (Perumalla a Peterson 1986). Podobně jako endodermis může exodermis postoupit do třetího stádia vývoje, uložení terciární stěny, která bývá hodně lignifikovaná (Enstone et al. 2003). Postupným vznikem Casparyho proužků a suberinových lamel dochází ke snižování propustnosti exodermis pro látky pohybující se apoplastem (Hose et al. 2001; Enstone et al. 2003).

Exodermis se v rostlinách vyskytuje jako uniformní nebo dimorfní (Peterson a Enstone 1996; Ma a Peterson 2003). Uniformní exodermis je tvořena stejně velkými, prodlouženými buňkami, které jsou většinou vždy suberinizovány, ač k tomu dochází postupně. Nachází se např. u kukuřice (*Zea mays*) či slunečnice (*Helianthus annuus*) (Enstone et al. 2003). Tento typ exodermis může tvořit více vrstev - vícevrstevná exodermis (Hose et al. 2001). Vícevrstevná exodermis se vyskytuje například u kosatce (*Iris germanica*) (Meyer et al. 2009). Dimorfní exodermis je tvořena dlouhými a krátkými buňkami, které se střídají podél osy kořene. Vyskytuje se např. u cibule (*Allium cepa*) (Enstone et al. 2003). Krátké buňky slouží jako propustné a většinou nemají suberinové lamely (Ma a Peterson 2003) či dochází ke

zpoždění jejich vývoje (Hose et al. 2001). K ukládání lamel naopak dochází v dlouhých buňkách (Ma a Peterson 2003).

3 Vliv podmínek prostředí na utváření apoplastických bariér v kořenech rostlin

Diferenciace apoplastických bariér je výrazně ovlivněna podmínkami prostředí. Působení stresových faktorů jako například zasolení, sucho, přítomnost toxických látek nebo hypoxie obecně stimuluje diferenciaci bariér (Enstone et al. 2003). Podmínky prostředí mají daleko větší vliv na vývoj exodermis, která je ve svém vývoji daleko variabilnější než endodermis (Enstone 1998; Zimmermann a Steudle 1998; Hose et al. 2001).

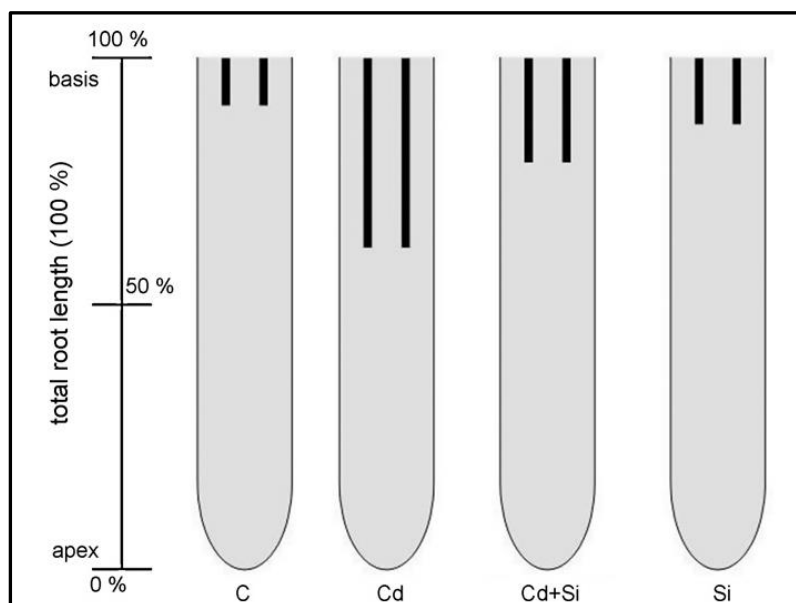
3.1 Kadmium a další těžké kovy

Toxicita látek v prostředí je jedním z významných faktorů ovlivňujících rozsah diferenciace apoplastických bariér v kořenech rostlin. Akcelerace vývoje bariér v odpovědi na přítomnost toxických látek může představovat důležitý mechanismus ochrany kořenů proti vstupu polutantů do vnitřních pletiv rostliny. Významnou skupinu polutantů představují těžké kovy. Do této skupiny řadíme kovy s hustotou vyšší než cca $4,0 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, například kadmium (Cd), olovo (Pb) nebo chrom (Cr) a další významné kontaminanty životního prostředí včetně některých esenciálních mikroprvků (Zn, Cu, Fe, Ni), které ve vyšší koncentraci mohou na rostliny působit toxicky (Sanita di Toppi a Gabrielli 1999; Nagajyoti et al. 2010). Velkým současným problémem mnoha zemí je kontaminace zemědělských půd právě těžkými kovy. K tomu velkou měrou přispívají antropogenní činnosti, kvůli nimž se těžké kovy dostávají do biosféry (Shallari et al. 1998; Herawati et al. 2000; Nagajyoti et al. 2010). Vstupují do potravního řetězce a dochází k jejich hromadění v těle zvířat a člověka. Některé těžké kovy jsou pro rostliny a živočichy esenciální. Tyto kovy (Cu, Zn, Fe, Mn and Mo) se podílejí na biochemických a fyziologických funkcích v organismech. Jakmile se ale vyskytnou ve vyšších koncentracích, stávají se toxickými (Nagajyoti et al. 2010).

Kadmium (Cd), těžký kov o hustotě $8,6 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, je jedním z nejnebezpečnějších toxických kovů pro organismy. Kvůli odpadu z průmyslu či používání fosfátových hnojiv s vyšším obsahem Cd, se Cd uvolňuje do prostředí. Kadmium vstupuje do potravního řetězce skrze rostliny a následně se dostává do těla člověka, kde se hromadí (Sanita di Toppi a Gabrielli 1999; He et al. 2005). Jedná se totiž o kumulativní jed. Dosud nebyla prokázána žádná biologická funkce kadmia v organismech (Benavides et al. 2005). Ovšem kvůli chemickým vlastnostem může Cd prostupovat z půdy do rostlin, ačkoli pro ně není esenciální či prospěšné (Kirkham 2006; Lux et al. 2011a). Kadmium se dostává z půdy do rostliny, v kořeni postupuje apoplastickou či symplastickou cestou a dále do stonku. Může způsobit

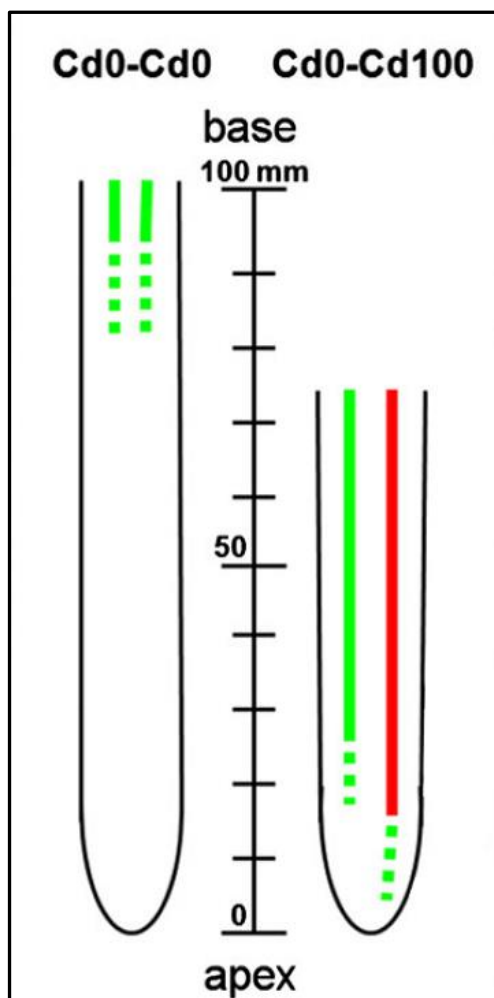
zpomalení růstu. Při vyšších koncentracích i smrt buněk či celé rostliny (Benavides et al. 2005). V půdě využívané k zemědělství je doporučená koncentrace Cd nižší než 3 µg/g půdy (Lux et al. 2011a).

Rozsah diferenciacie apoplastických bariér, tj. exo a endodermis, může hrát důležitou roli v ochraně vnitřních pletiv proti toxicitě Cd (Lux, Šottníková et al. 2004). Při působení kadmia dochází k urychlení vývoje bariér, diferencované bariéry se u sledovaných rostlin nachází blíže kořenové špičce. Tento posun byl dobře dokumentován např. u kukuřice seté (*Zea mays*). Kukuřice pěstovaná v hydroponii po dobu 10 dní v 5 µM Cd(NO₃)₂·4H₂O měla zcela vyvinuté endodermální suberinové lamely blíže kořenové špičce než kontrolní rostliny, přibližně v 60% celkové délky kořene. U kontroly se plně diferencované suberinové lamely nacházely až cca v 90% celkové délky kořene od špičky (Obr.2) (Vaculík et al. 2009). Posun v diferenciaci bariér byl pozorován také při nerovnoměrném působení kadmia (pouze z jedné strany kořene). Rostliny kukuřice byly umístěny mezi dvě vrstvy agaru. Rostliny vystavené stresu z Cd měly z jedné strany agar bez obsahu Cd a z druhé agar obsahující 50 µmol Cd(NO₃)₂·4H₂O nebo 100 µmol Cd(NO₃)₂·4H₂O. Všechny stresované rostliny měly nepravidelně vyvinutou endodermis. Její vývoj byl urychlen v částech kořenů přímo vystavených působení Cd (Obr.3 a 4). Suberinové lamely se na straně kořene vystavené Cd zakládaly již 0,5 cm od špičky, kdežto na straně druhé mělo ve vzdálenosti 1 cm jen 10% buněk lamely. Až ve 2 cm měly lamely všechny buňky z této strany kořene. Dále došlo k lignifikaci vnitřních pletiv primární kůry. U kontroly nevystavené působení kadmia z žádné strany se plně diferencované lamely vyskytovaly až 10 cm od špičky (Lux et al. 2011a).

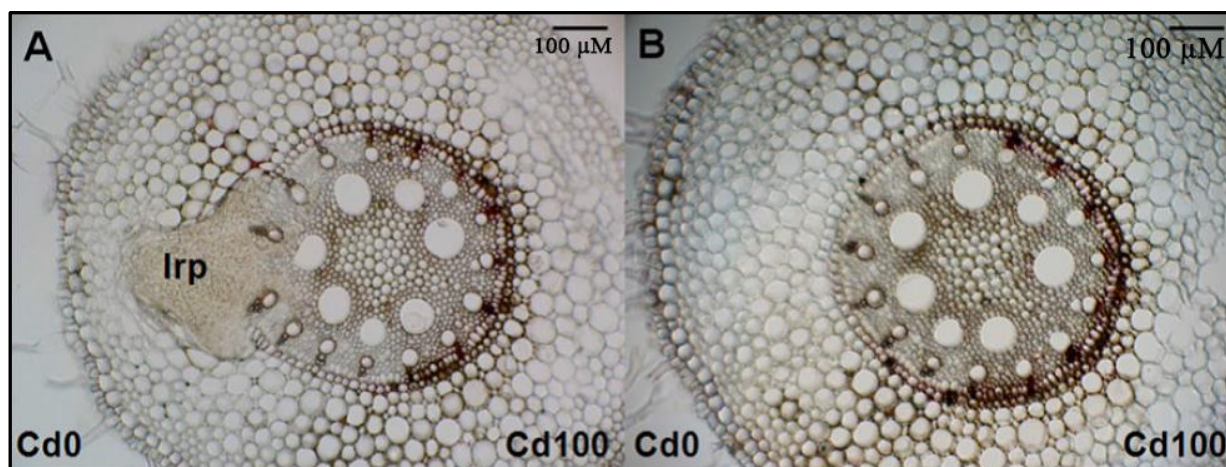


Obr.2 Změny ve vývoji suberinových lamel v endodermis kukuřice po 10 dnech kultivace v hydroponii. Porovnání kontrolních rostlin (C) s rostlinami vystavenými působení kadmia (Cd), křemíku (Si) či obou těchto prvků zároveň (Cd+Si).

Pruhy představují plně vyvinuté suberinové lamely. (převzato z Vaculík et al. 2009)



Obr.3 Ilustrace vývoje suberinových lamel v kořenech kukuřice (*Zea mays*) pěstovaných 2 dny mezi vrstvami agaru. Vlevo vyobrazení kořene kontrolní rostliny, vpravo kořen vystavený z jedné strany působení 100 μM Cd (na této straně suberinové lamely znázorněny červenou barvou) (převzato z Lux et al. 2011a a upraveno)



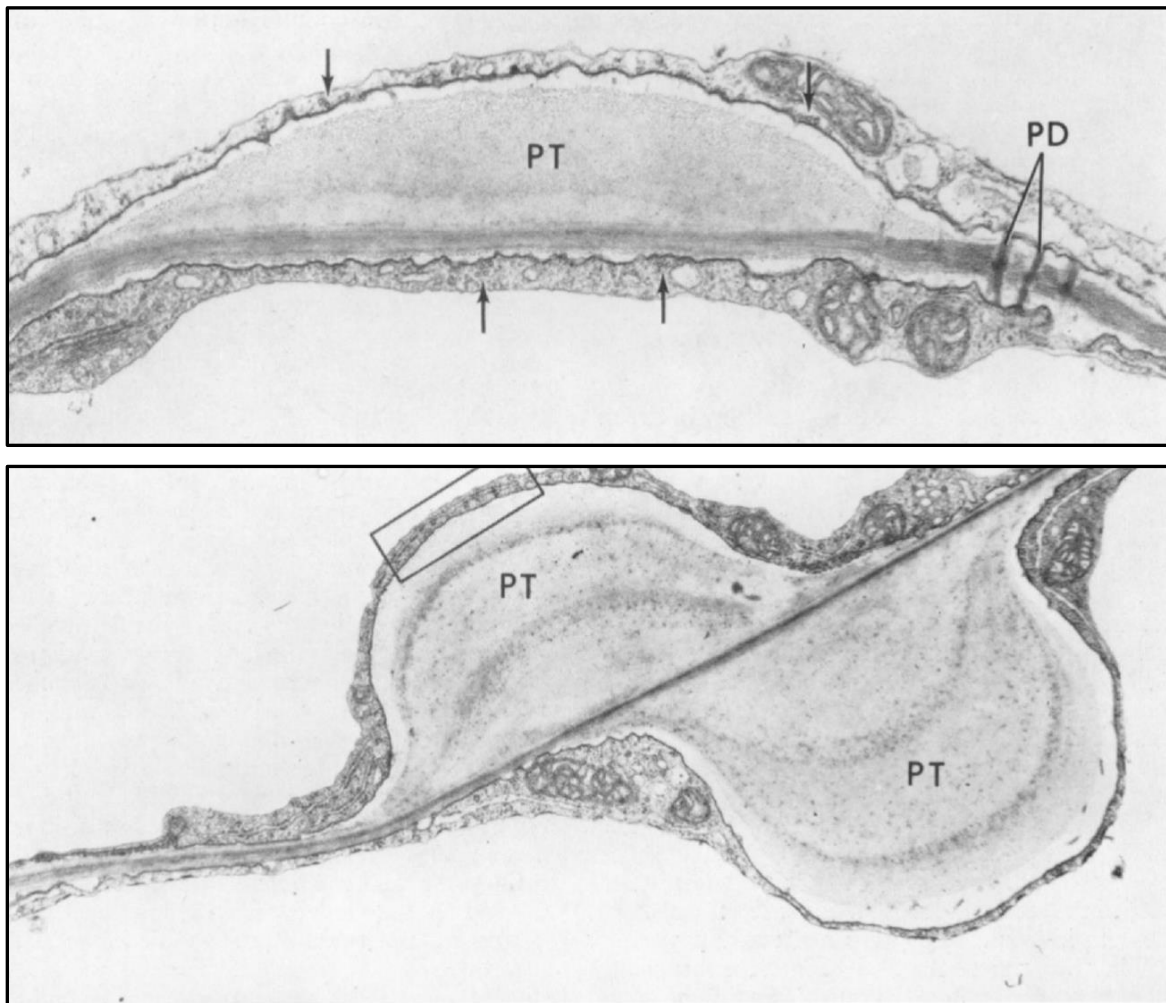
Obr.4 Řezy kořenem kukuřice vystavené z jedné strany působení 100 μM Cd. Řezy pocházejí 20 mm od kořenové špičky. Je patrná asymetrická lignifikace. Primordia postranních kořenů (lpr) se nacházela pouze v částech nevystavených působení kadmia (převzato z Lux et al. 2011a a upraveno)

Stimulace tvorby bariér byla popsána také u dalších druhů. U léčivé rostliny *Merwillia plumbea* původem z jižní Afriky se po růstu v hydroponii, v reakci na působení Cd ($5 \text{ mg Cd}\cdot\text{l}^{-1}$), rychle vytvořil hypodermální periderm blízko kořenové špičky (Lux et al. 2011b). U klonu vrby jívy (*Salix caprea*) se zvýšenou schopností akumulace Cd a Zn, izolovaného ze stanoviště s vysokým obsahem těžkých kovů (v důlní oblasti v okolí Kutné Hory) byla dokonce popsána konstitutivně urychlená diferenciací exodermis oproti klonu z lokality nezátížené kontaminací těžkými kovy (Vaculik et al. 2012). Casparyho proužky v exodermis se i v kontrolních podmínkách tvořily blíže špičce kořene než Casparyho proužky v endodermis. U klonu z nekontaminované lokality tomu bylo naopak. Po vystavení obou klonů působení Zn, Cd či obou těchto prvků došlo u klonu z nekontaminované lokality k posunu v diferenciaci Casparyho proužků blíže ke špičce oproti kontrolním podmínkám (Vaculik et al. 2012).

V důsledku působení Cd může také docházet ke změnám chemického složení bariér. (Schreiber et al. 1999) pozorovali u kukuřice pěstované 6 dní v přítomnosti $100 \text{ }\mu\text{M CdCl}_2$ jako reakci na stresový faktor nárůst suberinu i ligninu v endodermis. Došlo k uložení přibližně o 3 vrstvy více suberinu a rozsah lignifikace se asi dvakrát zvětšil. Při růstu ve strusce ze spalovny komunálních odpadů, kde kromě těžkých kovů spolupůsobily i další faktory (salinita, vysoké pH a mechanický stres) došlo u rostlin kukuřice k uložení masivnějších U-ztlustlin v endodermis. Vrstva endodermis stresovaných rostlin navíc obsahovala větší množství ligninu než kontrola. Zároveň došlo i ke změně v zastoupení jednotlivých složek ligninu v endodermis. Oproti kontrole došlo ke zvýšení obsahu guaiacylových podjednotek a snížení obsahu syringylových podjednotek.

Další modifikace byla patrná v radiálních stěnách buněk rhizodermis. Ve starší části kořene, asi ve vrchní třetině, se nacházely phi-ztlustliny (Degenhardt a Gimmler 2000). Phi-ztlustliny (Obr.5 a 6) se svými vlastnostmi výrazně odlišují od Casparyho proužků, ačkoli se také řadí mezi modifikace buněčné stěny. Mohou se objevit v tangenciálních, radiálních i transversálních stěnách buněk a k jejich lignifikaci dochází velmi brzy během jejich vývoje, jak bylo pozorováno např. u *Pelargonía* (Haas et al. 1976; Fernandez-Garcia et al. 2009). Na rozdíl od Casparyho proužků nedochází k přilnutí plasmalemy k místům, kde došlo ke vzniku ztlustlin. Phi-ztlustliny jsou asociovány s mikrotubuly. Celkový vzhled ztlustlin je nepravidelný a zvlněný v porovnání s hladkými Casparyho proužky (Haas et al. 1976). Výsledky ukazují, že ztlustliny také tvoří bariéru pro vstup vody apoplastickou cestou (Lopez-Perez et al. 2007). Phi-ztlustliny již byly popsány u několika druhů rostlin (Haas et al. 1976;

Degenhardt a Gimmler 2000; Gerrath et al. 2002; Gerrath et al. 2005; Lopez-Perez et al. 2007; Fernandez-Garcia et al. 2009).



Obr.5 a 6 Phi-ztlustliny (PT) v primární kůře (Obr.5) a hypodermis (Obr.6) kořene pelargonie. Dále jsou patrné plasmodesmy (PD) a mikrotubuly (šipky). (převzato z Haas et al. 1976)

Efekt vysoké koncentrace (100 μ M Cd) byl zkoumán i u rákosu obecného (*Phragmites australis*). Exodermis rostlin kontrolních i vystavených působení Cd byla tvořena 3-4 vrstvami tlustostěnných buněk. Počet vrstev buněk i struktura byly tedy u obou variant stejné, ale u varianty vystavené působení Cd došlo v exodermis, endodermis a pokožce k výrazné lignifikaci narozdíl od kontroly. K lignifikaci došlo v místech, která normálně tvoří absorpční a elongační zónu kořene. Toto brzké ukládání ligninu lze vykládat jako obrannou reakci rostliny. Ovšem řezy kořenem po obarvení QAI (2-(8-quinolylozo)- 4,5-(diphenyl)imidazol) ukázaly přítomnost Cd převážně v parenchymatických buňkách pod exodermis. Rákos je tedy

schopný hromadit Cd a tím snižovat množství Cd transportované do stonku (Ederli et al. 2004).

K podobným změnám ve vývoji apoplastických bariér, které u rostlin vyvolává vystavení toxicitě kadmia, nastávají i při působení dalších těžkých kovů, včetně esenciálních mikroprvků. Příkladem je zinek. Zinek je prvek pro rostliny esenciální, ale jakmile je přítomen ve vysokých koncentracích, je pro rostliny stejně toxický podobně jako Cd (Davis-Carter a Shuman 1993; Rout a Das 2003). Proto i následkem jeho působení nastává urychlený vývoj bariér. Topoly (*Populus × euramericana*, klon I-214) rostoucí v hydroponii byly vystaveny působení 1 mM Zn. Při těchto podmínkách nedošlo k vývoji exodermis, vyvinula se pouze endodermis, jejíž vývoj byl urychlen. Suberinové lamely se pod vlivem Zn vyvinuly 3,5x blíže kořenové špičce než u kontroly. V místě, kde se u stresovaných rostlin nacházely diferencované suberinové lamely, byly u kontroly pouze Casparyho proužky. Zn se nacházel hlavně k okrajovým pletivech než ve středním válci, takže endodermis zřejmě fungovala jako bariéra jeho vstupu dále do rostliny (Stoláriková et al. 2012).

U obou zmíněných prvků, Cd a Zn, byl popsán jejich vliv v kombinaci s vlivem křemíku (Si). Ačkoli je Si pro rostliny prospěšný (Epstein 1999; Ma 2004), neřadí se mezi prvky pro rostliny esenciální (Marschner 1995). Změny ve vývoji apoplastických bariér byly pozorovány u rostlin kukuřice, ke kterým byl do kultivačního roztoku s Cd přidán i křemík. Cílem experimentu bylo zjistit, jak se v závislosti na tom změnil příjem Cd. U rostlin umístěných v roztoku s Cd i Si se vyskytovaly vyvinuté suberinové lamely dál od kořenové špičky než u kultivace obsahující v roztoku pouze Cd (Vaculík et al. 2009). Myšlenka experimentu vychází z práce (Lux et al. 2004), kde došli k tomu, že existuje vztah mezi vývojem apoplastických bariér v kořeni a translokací Cd do stonku. Křemík se zřejmě podílí na mechanismu, který buď zabraňuje postupu Cd rostlinou nebo díky němu dochází k detoxifikaci. Tento mechanismus přispívá ke snížení toxického efektu Cd na rostliny kukuřice.

Díky Si se také zvýšila tolerance vůči Zn u kultivarů rýže (*Oryza sativa L.*), odolného a citlivého k působení Zn. V přítomnosti Si se významně se snížila koncentrace Zn v stoncích kultivarů, za což by mohlo být odpovědné snížení transportu Zn z kořene. Celkově byl efekt zmírňující toxicitu Zn patrný u kultivaru odolného vůči Zn (Song et al. 2011).

3.2 Hliník

Hliník je nejvíce zastoupeným kovem v půdě. Jeho toxicita se projevuje především v podmínkách nízkého pH, kdy se ve zvýšené míře uvolňuje do půdního roztoku v toxické formě hlinitého kationtu (Al^{3+}). Nejvíce je toxicita Al patrná na kořenech. Postihuje růst rostliny, především dochází k inhibici prodlužování kořene (Kollmeier et al. 2000; Rout et al. 2001; Barcelo a Poschenrieder 2002; Zobel et al. 2007; Poschenrieder et al. 2008). Zvýšený výskyt Al ovlivňuje buněčné dělení v kořeni, hlavně v kořenových špičkách (apikálním meristému) a postranních kořenech. Dochází i k narušení aktivity Golgiho aparátu v buňkách kořenové čepičky (Rout et al. 2001; Doncheva et al. 2005). Jednou z příčin zpomalení či zastavení prodlužovacího růstu je také inhibice basipetálního transportu Al z meristému do elongační zóny, jak bylo pozorováno u kukuřice (Kollmeier et al. 2000; Doncheva et al. 2005). Kromě výše uvedených vlivů na celkový růst kořene je dokumentován i vliv hliníku na diferenciaci bariér. Tropická rostlina *Colocasia esculenta* byla vystavena působení 9000 μM Al po dobu pěti dní. V endodermis se Casparyho proužky u stresované rostliny vyvinuly 3 mm, kdežto u kontroly až 10 mm od kořenové špičky. I v exodermis se Casparyho proužky vyvinuly. U kontrolních rostlin se nacházely 30-40 mm od kořenové špičky a u stresovaných asi 10 – 20 mm od špičky (Kawasaki et al. 2008). Působení hliníku tedy vyvolává velmi podobný posun ve vývoji bariér jako těžké kovy.

3.3 Zaplavení a hypoxie

Významným stresovým faktorem ovlivňujícím růst a diferenciaci kořenů je i zaplavení, se kterým se potýkají hlavně rostliny rostoucí v zaplavovaných oblastech či mokřadech. Se zaplavením jsou spojeny dva hlavní typy stresu – nedostatek kyslíku a přítomnost toxických redukovaných sloučenin v rhizosféře kořenů. U kukuřice vystavené hypoxii v hydroponické kultivaci se Casparyho proužky v endodermis vyvinuly stejně jako ostatním nestresovaným rostlinám a nebyla patrná žádná odlišnost. Vlivem hypoxie ale došlo k redukci tvorby suberinových lamel v endodermis, z čehož je patrné, že vývoj suberinových lamel v endodermis kukuřice je ovlivněn podmínkami prostředí více než vývoj Casparyho proužků (Enstone a Peterson 2005). Současně došlo ke stimulaci ukládání suberinových lamel v kořenech kukuřice vystavené stagnantní hypoxii, jelikož se podílejí na ochraně proti ztrátám kyslíku v důsledku jeho unikání z kořenů do okolní rhizosféry (tzv. radiální ztráty kyslíku, ROL) (Enstone a Peterson 2005). V primární kůře pšenice (*Triticum aestivum*) si po 10 dnech v hypoxických podmínkách zachovaly svou strukturu právě pouze buňky exodermis a

endodermis, jejichž buněčné stěny byly v porovnání s kontrolou tlustší. U exodermis došlo ke zvýšení obsahu celulosy a tím i mechanické opory rostliny (Albrecht a Mustroph 2003). Kromě hypoxie je se zaplavením spojena i přítomnost toxických redukovaných sloučenin v rhizosféře, např. krátkých organických kyselin, sulfidů, či redukovaných forem železa nebo manganu. Působení sulfidů a organických kyselin také způsobuje posun v diferenciaci bariér (Armstrong a Armstrong 2001; Armstrong a Armstrong 2005).

Význam exodermis v reakci rostliny na zaplavení dokládá konstitutivní urychlení vývoje exodermis oproti endodermis u mokřadních rostlin, které je dobře dokumentované např. u rákosu (*Phragmites australis*). Lignifikace i suberinizace stěn exodermálních buněk u rákosu byla patrná 10 mm od kořenové špičky i v dobře provzdušněných podmínkách. Casparyho proužky se nacházely téměř ve všech radiálních stěnách exodermálních buněk, ale záhy byly nahrazeny impregnacemi ve tvaru písmene Y. Ve stejné vzdálenosti jako Casparyho proužky se vyvinuly i suberinové lamely pokrývající oblast celé buněčné stěny. Exodermis se u rákosu vyvinula velice rychle a dříve než endodermis (Soukup et al. 2002).

3.4 Nízký vodní potenciál

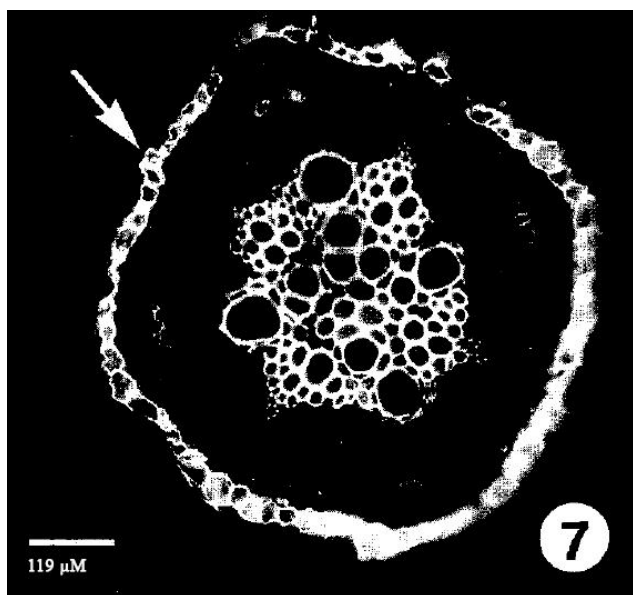
Především u kukuřice byl opakovaně prokázán výrazný rozdíl mezi hydroponicky pěstovanými rostlinami a rostlinami z aeroponie, kdy jsou kořeny pouze mlženy aerosolem živného roztoku a nejsou v něm přímo ponořeny (Zimmermann et al. 2000; Redjala et al. 2011).

Vývoj apoplastických bariér prokazatelně stimuluje i dočasné vystavení kořenů nižšímu vodnímu potenciálu. V některých případech byly pozorovány i změny chemického složení bariér. Tuto skutečnost dokumentují experimenty s kořeny kosatce, kde části kořenů vystavené působení atmosférických podmínek vykazovaly urychlený vývoj bariér (exodermis) oproti kořenům kompletně ponořeným v živném roztoku. V kořenech kosatců (*Iris germanica*) se vyvíjí multiseriální (vícevrstevná) exodermis. Pokud ale byly hydroponicky kultivované kořeny vystaveny atmosférickým podmínkám (částečně vynořeny nad hladinu kultivačního roztoku) došlo k rychlejšímu vzniku druhé vrstvy exodermis. Ta se svým vzhledem podobala více exodermis rostlin rostoucích v půdě než v hydroponii. Endodermis se ve všech podmínkách chovala stejně a žádné změny patrné nebyly (Meyer et al. 2009; Meyer et al. 2011b).

U kosatce byly prokázány i změny v chemickém složení multiseriální exodermis. Vystavení působení atmosféry na část kořene kosatce rostoucího v hydroponii mělo vliv na složení exodermálního suberinu. Obsahoval o 40% více rozpustných alifatických sloučenin, z čehož 1/3 monomerů tvořily alkany. Takové složení měla i druhá vrstva exodermis, ale třetí se již podobala exodermis z hydroponie. V reakci na působení atmosférických podmínek došlo v těchto částech kořenů ke zvýšení množství uložených složek tvořících alifatickou doménu suberinu (Meyer et al. 2011a).

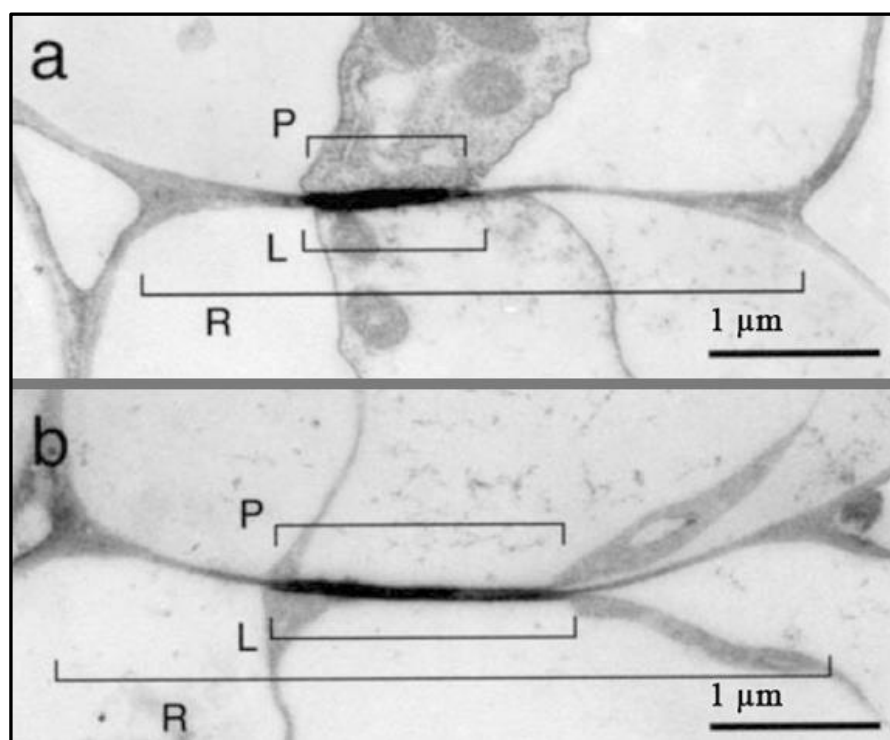
3.5 Salinita

Podobně jako u jiných typů stresů, reagují kořeny rostlin na zasolení zrychleným vývojem apoplastických bariér. V některých případech dokonce dochází k diferenciaci exodermis, přestože v kontrolních rostlinách se netvoří vůbec. Stimulační efekt salinity na vývoj bariér byl dokumentován např. pro rostliny bavlníku (*Gossypium hirsutum*), které byly vystaveny působení nižšího (100 mM NaCl) a vyššího (200 mM NaCl) stupně zasolení (Reinhardt a Rost 1995). Zvýšená salinita způsobila zrychlený vývoj Casparyho proužků i suberinových lamel v endodermis, tento efekt byl patrný pouze u mladých kořenů pětidenních rostlin, zatímco u starších kořenů 14denních rostlin se již neprojevil. Vliv stáří je možno vysvětlit rozdílnou rychlostí růstu kořenů. Starší kořeny 14denních rostlin již rostly pomaleji ve srovnání s mladými kořeny 5denních rostlin, proto se diferencovaná pletiva nacházela blíže kořenové špičce. Ve stresovaných rostlinách, především ve variantě s 200 mM NaCl, se také nacházelo méně propustných buněk v endodermis. V některých případech, patrně např. u řezu kořenem 14denní rostliny 250 mm od kořenové špičky vystavené 100 mM NaCl (Obr.7), se dokonce vytvořil téměř souvislý kruh buněk endodermis obsahujících suberinové lamely a propustné buňky se vyskytovaly jen ve velmi malém počtu. Ještě výraznější efekt salinity byl pozorován v exodermis. Exodermis se u kontrolních rostlin vůbec nevyvinula a u většiny rostlin vystavených 100 mM NaCl k jejímu vývoji také nedošlo. Při vysoké salinitě (200 mM NaCl) se diferencovala exodermis neohledě na stáří rostlin (rychlosti růstu kořenů). V tomto případě se ale nedal odlišit vývoj Casparyho proužků od vývoje lamel, neboť k jejich uložení zřejmě došlo velmi záhy po sobě. Suberinové lamely se nacházely 50 mm od špičky (Reinhardt a Rost 1995).



Obr.7 Řez kořenem 14denní rostliny bavlníku (*Gossypium hirsutum*) vystavené 100 mM NaCl, 250 mm od kořenové špičky. V endodermis se vytvořil téměř souvislý kruh suberinových lamel (upraveno a převzato z Reinhardt a Rost 1995)

Podobné změny jsou dokumentovány také u kukuřice (*Zea mays*) v podmínkách 100 mM a 200 mM NaCl. S rostoucí koncentrací NaCl se Casparyho proužky zakládaly blíže ke kořenové špičce v endodermis, i exodermis a snížil se počet a délka endodermálních buněk nacházejících se mezi kořenovou špičkou a nejnižším místem výskytu Casparyho proužků. Zároveň se zvětšila průměrná šířka Casparyho proužků v endodermis (obr.8), což může napomáhat funkci proužku jako apoplastické bariéry (Karahara et al. 2004).



Obr.8 Casparyho proužky v radiálních (*R*) stěnách endodermis kukuřice. Jsou označena lignifikovaná místa (*L*) a místa adheze plasmatické membrány (*P*). *a* řez 13 mm od kořenové špičky kontrolní rostliny *b* řez 7 mm od kořenové špičky rostliny rostoucí

za přítomnosti 200 mM NaCl (převzato z Karahara et al. 2004 a upraveno)

Přítomnost diferencovaných Casparyho proužků blíže kořenové špičce byla u kukuřice a cibule (*Allium cepa*) navozena také aplikací nepenetrujícího osmotika PEG (polyetylen glykol), kde opět korespondovala také s pomalejším růstem kořenů stresovaných rostlin (Perumalla a Peterson 1986).

Akcelerace vývoje bariér byla popsána i u mokřadních rostlin, např. u rýže (Krishnamurthy et al. 2009) nebo i halofytního mangrovníku *Kandelia candel* (Hwang a Chen 1995). U rýže (*Oryza sativa*), byl srovnáván vliv salinity u tří kultivarů, lišících se celkovou tolerancí vůči zasolení (tolerantního, středně tolerantního a citlivého kultivaru). Měsíc staré rostliny pěstované hydroponicky nebo v půdě byly vystaveny stresu 200 mM NaCl na 2 dny nebo 50 mM až 100 mM NaCl po dobu jednoho týdne. Po krátkodobém působení 200 mM NaCl nebyly pozorovány signifikantní anatomické změny, po dlouhodobějším působení mírnější salinity došlo u všech kultivarů k posunu lokalizace diferencovaných Casparyho proužků blíže ke špičce kořene v endodermis i exodermis. V endodermis tolerantního i citlivého kultivaru došlo k začátku vývoje bariér ke stejnému posunu směrem ke kořenové špičce. Lišily se pouze vůči kontrolním rostlinám. Co se týče exodermis, byl vývoj u rostlin stresovaných zasolením oproti kontrole také urychlen. Zatímco u kontrolních rostlin začal vývoj bariér pouze u tolerantního kultivaru, u stresovaných rostlin se bariéry plně vyvinuly u obou kultivarů (citlivého i tolerantního). Vývoj exodermis se navíc lišil mezi citlivým a tolerantním kultivarem. V nejmladších částech kořene (v pozici 10 mm od kořenové špičky) zabíraly proužky u tolerantního kultivaru Pokkali exodermální Casparyho proužky většinu radiálních stěn, u citlivého kultivaru IR20 byly drobné a špatně viditelné. Vývoj suberinových lamel kontrolních rostlin probíhal rychleji u citlivého kultivaru Pokkali, kde ve vzdálenosti 50 i 100 mm od špičky bylo možné nalézt vyvinuté lamely. Lamely tolerantního kultivaru IR20 se v této vzdálenosti nacházely pouze v některých buňkách (Krishnamurthy et al. 2009). Mezi jednotlivými kultivary rýže se lišilo i složení suberinu. Kultivary byly pěstovány v hydroponii a v půdě. Rostliny z půdy měly vyšší obsah alifatického i aromatického suberinu, ale způsob jeho ukládání se od hydroponie nelišil. Endodermis tolerantních a středně tolerantních kultivarů obsahovala více suberinu než kultivar citlivý na zasolení (Krishnamurthy et al. 2009). Na základě uvedených informací lze říci, že rozdíly v toleranci kultivarů byly podmíněny změnami v diferenciaci a složení bariér.

Také u dalších druhů byl prokázán vliv salinity na složení pletiv. V kořenech brukve řepky (*Brassica napus L.*) rostoucích v hydroponii a vystavených zasolení ($150 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ NaCl), se obsah ligninu v pletivech zvýšil o 34% oproti kontrole. Po přidání Si ($2 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ Na_2SiO_3) se obsah ligninu snížil (Hashemi et al. 2010).

V důsledku zasolení byly pozorovány i další anatomické změny. Podobně jako při dalších stresech (Degenhardt a Gimmler 2000) se u některých druhů v reakci na zasolení tvoří phi-ztlustliny. U rostlin brokolice (*Brassica oleracea L. var. Italica*) vystavené působení 80 mM NaCl došlo k uložení phi-ztlustlin na více místech než u kontroly a byly tlustší, přičemž tloušťka pokračovalo s rostoucí dobou působení NaCl (Lopez-Perez et al. 2007). U brokolice se i po vystavení 80 mM NaCl nacházela souvislá vrstva endodermis. Ve většině buněk se nacházely suberinové lamely, které byly vyvinutější u rostlin vystavených zasolení (Fernandez-Garcia et al. 2009). Vrstva buněk s phi-ztlustlinami má funkci bariéry, která se podílí na kontrole vstupu sodíku dále k endodermis. Ovšem hlavní bariérou pro pohyb kationtů stále zůstávají Casparyho proužky (Fernandez-Garcia et al. 2009).

Celkově lze shrnout, že u rostlin stresovaných vyššími koncentracemi NaCl dochází nejen k diferenciaci apoplastických bariér blíže ke kořenové špičce, ale i k jejich zesilování. Dále je zřejmé, že anatomické změny bariér v reakci na salinitu jsou pomalým procesem a vyžadují několik dní na to, aby se projevíly (Reinhardt a Rost 1995; Krishnamurthy et al. 2009). Je také patrné, že na efektu salinity se spolupodílí další faktory, především rychlost růstu kořenů a s tím související rychlost produkce nových buněk kořenovým meristémem (Reinhardt a Rost 1995; Karahara et al. 2004).

4 Vliv změn v diferenciaci endodermis a exodermis na funkční vlastnosti kořene

Exodermis a endodermis fungují jako bariéry vstupu látek do rostliny, což bylo opakovaně prokázáno v řadě prací (Peterson et al. 1981; Gierth et al. 1999; Krishnamurthy et al. 2009; Meyer et al. 2011b; Redjala et al. 2011). Do jaké míry jsou bariéry vyvinuty a jak časně k dokončení jejich vývoje dojde, má vliv na další funkční vlastnosti kořene. Jak bylo shrnuto výše, různé podmínky prostředí mají vliv na vývoj apoplastických bariér. Ve chvíli kdy je ovlivněn jejich vývoj, má tato skutečnost dopad i na příjem látek do rostliny. Tento efekt je možno dokumentovat s pomocí různých metodických přístupů. Propustnost apoplastu kořene pro látky difundující z rhizosféry lze sledovat s pomocí tzv. apoplastických sond (tracerů), látek jejichž pohyb kořenem lze následně detekovat histochemicky. Dále je možno kvantifikovat příjem látek z prostředí na základě jejich akumulace v rostlině nebo měřit lokální rychlosti příjmu látek v různých částech kořene např. s využitím mikroelektrod nebo radioizotopů. Je možné měřit hydraulickou vodivost kořene či detekovat únik kyslíku z vnitřních pletiv kořene do rhizosféry.

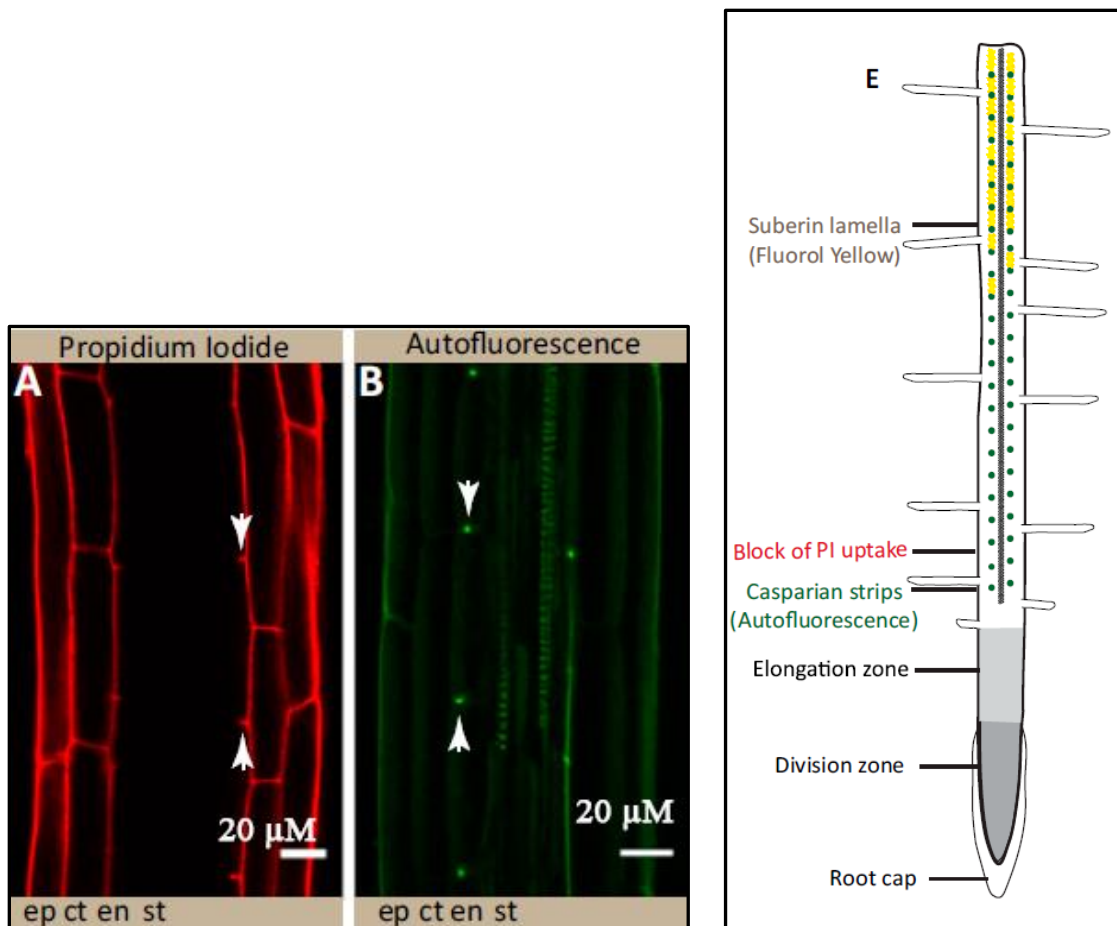
4.1 Propustnost apoplastu

Přítomnost exodermis většinou dokáže omezit nebo zastavit tok apoplastem, což bylo opakovaně prokázáno s použitím různých apoplastických sond. U kosatce (*Iris germanica*) byla difuze berberinu zastavena na úrovni exodermis, kde byly vyvinuty pouze Casparyho proužky (Meyer et al. 2011a). Také propustnost pro vodu, etanol a NaCl byla za přítomnosti multiseriální exodermis velmi redukována. Po následném mechanickém narušení její celistvosti se limitující vliv na vstup těchto látek do kořene ztratil (Meyer et al. 2011b). U rákosu (*Phragmites australis*) exodermis zastavila ztráty kyslíku z kořene, u glycerie (*Glyceria maxima*) alespoň přispěla ke snížení těchto ztrát (Soukup et al. 2007). S použitím apoplastického traceru Tinopal CBS (disodium 4,4'-bis(2-sulfostyryl)bifenyl) byla limitující funkce prokázána u kukuřice (*Zea mays*) a cibule (*Allium cepa* L.), kde se postup traceru zastavil v místě hypodermis s vyvinutými Casparyho proužky (Peterson et al. 1982). Naopak u rostlin kukuřice pěstovaných v hydroponii přítomnost exodermis tok apoplastické sondy PTS (8-hydroxy-1,3,6-pyrenetrisulphonate) do kořenů nijak neovlivnila (Zimmermann a Steudle 1998).

Roli v propustnosti apoplastu ovšem nehraje jen exodermis, ale také další povrchové vrstvy kořene. U rákosu a rýže se propustnost pro kyslík snížila v důsledku lignifikace a suberinizace buněčné stěny v epidermis špiček adventivních a hypodermis postranních kořenů. Ztráty kyslíku byly měřeny pomocí mikroelektrody (Armstrong a Armstrong 2001). Těsné bariéry proti ROL (radiální ztráty kyslíku) se nacházely v basálních částech kořene rýže pěstované bez přístupu kyslíku. Bariéry zvýšily jejich odolnost vůči ztrátám kyslíku z aerenchymu do média (Colmer 2002). Ke snížení ztrát kyslíku došlo kvůli modifikacím (suberinizace, tloušťnutí buněčné stěny a občasně lignifikaci buněčných vrstev) na povrchu v apikální části adventivních kořenů. Změny nastaly v reakci na působení 0,174 mM sulfidu (Armstrong a Armstrong 2005).

Propustnost apoplastu je variabilní, ale jako bariéra redukující či zamezující vstupu dále do rostliny funguje většinou až endodermis. Endodermis rapidně zredukovala tok sondy PTS do kořene kukuřice (Zimmermann a Steudle 1998). Pomocí sond PTS (8-hydroxy-1,3,6-pyrenetrisulphonate) a Tinopal CBS (disodium 4,4'-bis(2-sulfostyryl)bifenyl) byla dokázána nepropustnost endodermis u kukuřice a bobu obecného (*Vicia faba*). V endodermis byly vyvinuty pouze CP (Peterson et al. 1981). V kořenech huseníčku (*Arabidopsis thaliana*) propidium iodid (Obr.9 a 10), apoplastická sonda, neprostoupil přes endodermis, ačkoli ještě také nedošlo k uložení suberinu podobně jako u kukuřice a bobu (Naseer et al. 2012). U kukuřice a rýže prokázal výskyt sraženin, že Casparyho proužky v endodermis nepředstavují úplně nepropustnou bariéru pro tok vody a iontů jako např. Cu^{2+} (Ranathunge et al. 2005).

Slabým místem propustnosti apoplastu se ukázala být místa, kde prorůstaly ven postranní kořeny (Armstrong et al. 2000; Armstrong a Armstrong 2005).



Obr.9 a 10 V kořeni huseníčku byl propidium iodid neprostoupil do stéle (A). Autofluorescence ukázala, kde se již nacházely Caspariovy proužky (B). Stele (st), endodermis (en), cortex (ct), epidermis (ep) (převzato z Naseer et al. 2012 a upraveno)

4.2 Příjem živin a hydraulická vodivost kořenů

Diferenciace apoplastických bariér je jedním z faktorů, které se ovlivňují příjem živin do rostliny. To bylo potvrzeno u rýže, u níž byl příjem iontů (NH_4^+ a NO_3^-) rychlejší v mladších částech kořenů, protože v jejich starších částech již byla diferencovaná sklerenchymatická vrstva ve vnější části primární kůry, která mohla příjem iontů limitovat. U kukuřice se tato vrstva nevyskytovala. Často je pozorován intenzivnější příjem NH_4^+ u kořenové špičky, zatímco rychlost příjmu NO_3^- se podél podélné osy kořene neliší. Tento trend se projevil i v kořenech kukuřice (Colmer a Bloom 1998). Stejně tak ječmen (*Hordeum vulgare*), který netvoří exodermis (Kamula et al. 1994), nevykazoval změnu v příjmu (Henriksen et al. 1992). Příjem iontů byl měřen po celé délce kořenů pomocí selektivních mikroelektrod. V nepřítomnosti bariér byl u rostlin trend upřednostňovat příjem NH_4^+ , pokud

byly dostupné NH_4^+ i NO_3^- . Příjem NH_4^+ byl nejvyšší blízko kořenové špičky. Naproti tomu příjem NO_3^- rostl v basální části kořene (Henriksen et al. 1992; Colmer a Bloom 1998; Taylor a Bloom 1998). Jinak ale lze říci, že příjem obou iontů je dynamický proces, jenž fluktuuje jak v krátkých časových úsecích, tak vzdálenostech od špičky (Henriksen et al. 1992).

Přítomnost bariér ovlivňuje také hydraulickou vodivost kořenů, neboť v jejich přítomnosti se snižuje. Vodivost se lišila u rostlin kukuřice pěstovaných v hydroponii a aeroponii, jelikož rostliny z aeroponie měly vyvinutou exodermis. Její přítomností se vodivost oproti rostlinám z hydroponie snížila (Zimmermann a Steudle 1998).

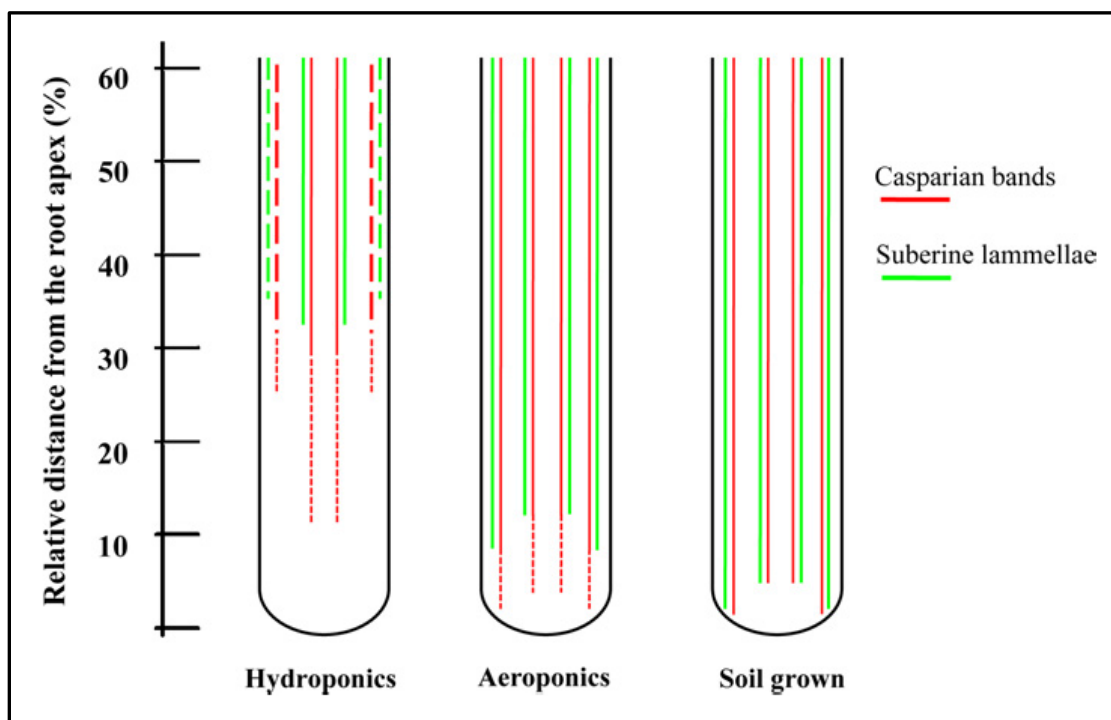
4.3 Akumulace polutantů v rostlině

Při regulaci příjmu polutantů do rostliny a jejich akumulace byl také prokázán vliv apoplastických bariér. Častým záměrem experimentů bylo porovnávání příjmu polutantů mezi rostlinami stejného či jiného druhu, lišících se ve schopnosti příjmu či akumulaci těchto látek. Apoplastické bariéry mohou ovlivňovat příjem polutantů pouze svou přítomností v kořeni, ale také svou vzdáleností od kořenové špičky či plochou, kterou v kořeni zabírají.

Že pouhá přítomnost bariér v rostlině má podíl na snížení a zpomalení vstupu polutantů do rostliny, dokazují následující práce.

Vliv Al byl pozorován na rostlinách rýže (*Oryza sativa*) se zvýšenou citlivostí k tomuto polutantu a kontrolou. Oproti rostlinám divokého genotypu (wild type) měly mutantní rostliny (mutant *c68*, Al-sensitivní) některé buňky exodermis přeměněny na buňky sklerenchymatické a v jejich elongační zóně se nacházely buňky exodermis a epidermis velmi neuspořádané a menší v porovnání s kontrolou. V experimentu bylo použito značení na exodermální protein *Lsi1* (Low silicon rice1). *Lsi1* je kanál pro transport kyseliny křemičité (Yamaji a Ma 2007; Yamaji et al. 2008). Protein se v buňkách divokého genotypu a mutantních rostlin, kde nedošlo k přeměně, nacházel v exodermis. Ovšem tam, kde došlo ke vzniku dvou vrstev buněk podobných sklerenchymatickým z exodermálních, se protein *Lsi1* nacházel ve vnější vrstvě buněk. Z toho je patrné, že po změně exodermálních buněk na buňky podobné sklerechymatickým, částečně identitu exodermis přebraly buňky epidermální. Fluorescenční značení prokázalo, že u divokého genotypu se průnik Al do rostliny zastavil o exodermis, kdežto u mutantu prostoupil Al dále do rostliny. To bylo zřejmě způsobeno diskontinuitou exodermis u mutantních rostlin a tedy snížené funkci jako bariéry. Ta by jinak více přispěla k obraně proti vstupu Al (Huang et al. 2009).

Z následujících experimentů vyplývá, že čím blíže kořenové špičce jsou bariéry vyvinuty a čím větší plochu zabírají, tím méně polutantů se dostává do kořene. To bylo patrné u příjmu Cd do rostlin kukuřice. Kukuřice byla pěstována v hydroponii, aeroponii a půdě za přítomnosti 1 μM Cd. Rostliny z hydroponie měly bariéry vytvořeny ve větší vzdálenosti od kořenové špičky, čímž se lišily od rostlin z aeroponie a půdy (Obr.11). Zároveň kukuřice z hydroponie přijaly o 79% více Cd než z aeroponie a stejně tak celkový obsah Cd v jejich kořenech byl vyšší než u aeroponie (Redjala et al. 2011).



Obr.11 Porovnání diferencovaných apoplastických bariér kukuřice z hydroponie, aeroponie a kultivace v půdě za přítomnosti 1 μM Cd. (převzato z Redjala et al. 2011)

Rozdíly byly patrné i mezi klony vrby (*Salix spp.*), které se lišily schopností akumulace a translokace Cd, a také citlivostí vůči tomuto kovu. Při experimentu bylo prováděno pozorování bez přímého použití Cd. U klonů s vysokou tolerancí k Cd zabírala exodermis a endodermis větší plochu v porovnání s proporcemi ostatních pletiv než u klonů citlivých k Cd. U rostlin vyznačujících se nízkou schopností akumulace Cd vývoj Caspariovy proužky začal blíže ke kořenové špičce než u klonů s vysokou schopností akumulace. Ačkoli se tato vzdálenost lišila jen málo, i toto mohlo ovlivnit akumulaci Cd. Klonům s nízkou schopností translokace Cd se suberinové lamely v endodermis vyvinuly nejbližší kořenové špičce, cca 2 mm. Dále bylo pozorováno, že velikost kořenových čepiček u jednotlivých klonů vrby se značně lišila, ale souvislost se schopností akumulace Cd či citlivostí vůči Cd prokázána nebyla (Lux et al. 2004).

Role apoplastických bariér byla porovnána u příjmu Cd a Pb. Z výsledků experimentu vyplývá, že k narušení kořene působením Cd dochází při nižších koncentracích než narušení působením Pb. Jejich příjem při koncentraci, která nebyla letální, byl limitován díky endodermálním Casparyho proužkům a plasmalemě, jež plnily funkci bariéry. V případě, kdy byly kořeny vystaveny působení roztoků se stejným inhibičním vlivem na růst kořene, jejich distribuce v kořeni byla podobná. K prostoupení obou prvků přes endodermis kořene kukuřice došlo až při působení takových koncentrací, které způsobily po 24 hodinách inhibici růstu kořenů (10^{-4} M $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ a 10^{-2} M $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$) (Seregin et al. 2004).

I u rostlin rýže vystavených zasolení se s rostoucí šířkou apoplastických bariér snižoval příjem Na^+ , což zapříčinilo zvýšení možnosti přežití těchto rostlin vystavených vysokému zasolení. Zároveň byla patrná negativní korelace mezi množstvím uloženého suberinu v endodermis a akumulací Na^+ (Krishnamurthy et al. 2009).

5 Závěr

Diferenciace apoplastických bariér v kořeni je ovlivněna nepříznivými podmínkami prostředí. Z výše uvedených informací vyplývá, že vystavení stresujícím podmínkám způsobuje urychlení diferenciace bariér i změny v jejich chemickém složení.

Vliv těžkých kovů jako kadmium či zinek vyvolává podobnou odpověď v diferenciaci bariér jako hliník, jenž se k těžkým kovům neřadí. Ovšem posun ve vývoji bariér po působení těchto tří kovů je téměř srovnatelný.

Při porovnání s jinými druhy stresů, jako je zvýšená salinita, nízký vodní potenciál či zaplavení a hypoxie, je zřejmé, že všechny způsobují zrychlení ve vývoji bariér, stejně jako vliv těžkých kovů. Zda se dříve vyvine exodermis či endodermis se u jednotlivých stresů může lišit, ačkoli exodermis je všeobecně ve svém vývoji více variabilní. Na změnu podmínek prostředí více reaguje exodermis, ale většina publikovaných prací se bohužel věnuje spíše endodermální vrstvě.

Diferenciaci bariér pod vlivem působení kadmia se hodlám nadále věnovat experimentálně. Konkrétně s důrazem na diferenciaci v postranních kořenech, které zatím v tomto ohledu zůstávají téměř neprobádanou oblastí.

6 Seznam literatury

Alassimone J, Roppolo D, Geldner N, Vermeer JE (2012) The endodermis--development and differentiation of the plant's inner skin. *Protoplasma* 249: 433-443

Albrecht G, Mustroph A (2003) Localization of sucrose synthase in wheat roots: increased in situ activity of sucrose synthase correlates with cell wall thickening by cellulose deposition under hypoxia. *Planta* 217: 252-260

Armstrong J, Armstrong W (2001) Rice and Phragmites: effects of organic acids on growth, root permeability, and radial oxygen loss to the rhizosphere. *American Journal of Botany* 88: 1359-1370

Armstrong J, Armstrong W (2005) Rice: sulfide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe²⁺ and water uptake, and lateral root emergence. *Annals of botany* 96: 625-638

Armstrong W, Cousins D, Armstrong J, Turner D, Beckett P (2000) Oxygen distribution in wetland plant roots and permeability barriers to gas-exchange with the rhizosphere: a microelectrode and modelling study with *Phragmites australis*. *Annals of botany* 86: 687-703

Barcelo J, Poschenrieder C (2002) Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. *Environmental and Experimental Botany* 48: 75-92

Benavides MP, Gallego SM, Tomaro ML (2005) Cadmium toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17: 21-34

Bernards MA (2002) Demystifying suberin. *Canadian Journal of Botany* 80: 227-240

Campbell MM, Sederoff RR (1996) Variation in Lignin Content and Composition (Mechanisms of Control and Implications for the Genetic Improvement of Plants). *Plant physiology* 110: 3

Colmer T (2002) Aerenchyma and an Inducible Barrier to Radial Oxygen Loss Facilitate Root Aeration in Upland, Paddy and Deep-water Rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of botany* 91: 301-309

Colmer T, Bloom A (1998) A comparison of NH₄⁺ and NO₃⁻ net fluxes along roots of rice and maize. *Plant, cell & environment* 21: 240-246

Davis-Carter JG, Shuman LM (1993) Influence of texture and pH of kaolinitic soils on zinc fractions and zinc uptake by peanuts. *Soil Science* 155: 376-384

Degenhardt B, Gimmler H (2000) Cell wall adaptations to multiple environmental stresses in maize roots. *Journal of experimental botany* 51: 595-603

Dommergues YR (2012) Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants. Elsevier

Doncheva S, Amenos M, Poschenrieder C, Barcelo J (2005) Root cell patterning: a primary target for aluminium toxicity in maize. *Journal of experimental botany* 56: 1213-1220

Ederli L, Reale L, Ferranti F, Pasqualini S (2004) Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots. *Physiologia Plantarum* 121: 66-74

Enstone DE, Peterson C. A. (1998) Effects of exposure to humid air on epidermal viability and suberin deposition in maize (*Zea mays* L.) roots. *Plant, cell & environment* 21: 837-844

Enstone DE, Peterson CA (1997) Suberin deposition and band plasmolysis in the corn (*Zea mays* L.) root exodermis. *Canadian Journal of Botany* 75: 1188-1199

Enstone DE, Peterson CA (2005) Suberin lamella development in maize seedling roots grown in aerated and stagnant conditions. *Plant, cell & environment* 28: 444-455

Enstone DE, Peterson CA, Ma F (2003) Root Endodermis and Exodermis: Structure, Function, and Responses to the Environment. *Journal of Plant Growth Regulation* 21: 335-351

- Epstein E (1999) Silicon. *Annual review of plant biology* 50: 641-664
- Esau K (1965) *Plant anatomy*
- Fernandez-Garcia N, Lopez-Perez L, Hernandez M, Olmos E (2009) Role of phi cells and the endodermis under salt stress in *Brassica oleracea*. *The New phytologist* 181: 347-360
- Franke R, Schreiber L (2007) Suberin--a biopolyester forming apoplastic plant interfaces. *Current opinion in plant biology* 10: 252-259
- Geldner N (2013) The endodermis. *Annual review of plant biology* 64: 531-558
- Gerrath JM, Covington L, Doubt J, Larson DW (2002) Occurrence of phi thickenings is correlated with gymnosperm systematics. *Canadian Journal of Botany* 80: 852-860
- Gerrath JM, Matthes U, Purich M, Larson DW (2005) Root environmental effects on phi thickening production and root morphology in three gymnosperms. *Canadian Journal of Botany* 83: 379-385
- Gierth M, Stelzer R, Lehmann H (1999) An analytical microscopical study on the role of the exodermis in apoplastic Rb⁺ (K⁺) transport in barley roots. *Plant and Soil* 207: 209-218
- Haas DL, Carothers ZB, Robbins RR (1976) Observations on the phi-thickenings and Casparian strips in *Pelargonium* roots. *American Journal of Botany*: 863-867
- Hashemi A, Abdolzadeh A, Sadeghipour HR (2010) Beneficial effects of silicon nutrition in alleviating salinity stress in hydroponically grown canola, *Brassica napus* L., plants. *Soil Science and Plant Nutrition* 56: 244-253
- He ZL, Yang XE, Stoffella PJ (2005) Trace elements in agroecosystems and impacts on the environment. *Journal of trace elements in medicine and biology : organ of the Society for Minerals and Trace Elements* 19: 125-140
- Henriksen GH, Raman DR, Walker LP, Spanswick RM (1992) Measurement of net fluxes of ammonium and nitrate at the surface of barley roots using ion-selective microelectrodes II. Patterns of uptake along the root axis and evaluation of the microelectrode flux estimation technique. *Plant physiology* 99: 734-747
- Herawati N, Suzuki S, Hayashi K, Rivai I, Koyama H (2000) Cadmium, copper, and zinc levels in rice and soil of Japan, Indonesia, and China by soil type. *Bulletin of environmental contamination and toxicology* 64: 33-39
- Holden J (1976) Infection of wheat seminal roots by varieties of *Phialophora radicola* and *Gaeumannomyces graminis*. *Soil biology and biochemistry* 8: 109-119
- Hose E, Clarkson D, Steudle E, Schreiber L, Hartung W (2001) The exodermis: a variable apoplastic barrier. *Journal of experimental botany* 52: 2245-2264
- Huang CF, Yamaji N, Nishimura M, Tajima S, Ma JF (2009) A rice mutant sensitive to Al toxicity is defective in the specification of root outer cell layers. *Plant & cell physiology* 50: 976-985
- Hwang Y-H, Chen S-C (1995) Salt tolerance in seedlings of the mangrove *Kandelia candel* (L.) Druce, Rhizophoraceae. *Bot. Bull. Acad. Sin* 36: 25-31
- Kamula SA, Peterson CA, Mayfield CI (1994) Impact of the exodermis on infection of roots by *Fusarium culmorum*. *Plant and Soil* 167: 121-126
- Karahara I, Ikeda A, Kondo T, Uetake Y (2004) Development of the Casparian strip in primary roots of maize under salt stress. *Planta* 219: 41-47
- Kawasaki M, Takatsuji A, Taniguchi M, Miyake H (2008) Localization of Casparian bands and crystal cells in relation to aluminum distribution in the primary root of eddo under aluminum treatment. *Plant production science* 11: 238-242
- Kirkham MB (2006) Cadmium in plants on polluted soils: Effects of soil factors, hyperaccumulation, and amendments. *Geoderma* 137: 19-32
- Kolattukudy PE (2001) Polyesters in higher plants. *Biopolyesters*. Springer, pp 1-49
- Kollmeier M, Felle HH, Horst WJ (2000) Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal

auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum? *Plant physiology* 122: 945-956

Krishnamurthy P, Ranathunge K, Franke R, Prakash HS, Schreiber L, Mathew MK (2009) The role of root apoplastic transport barriers in salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta* 230: 119-134

Lopez-Perez L, Fernandez-Garcia N, Olmos E, Carvajal M (2007) The Phi Thickening in Roots of Broccoli Plants: An Acclimation Mechanism to Salinity? *International Journal of Plant Sciences* 168: 1141-1149

Lux A, Martinka M, Vaculik M, White PJ (2011a) Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of experimental botany* 62: 21-37

Lux A, Šottníková A, Opatrna J, Greger M (2004) Differences in structure of adventitious roots in *Salix* clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity. *Physiologia Plantarum* 120: 537-545

Lux A, Vaculik M, Martinka M, Liskova D, Kulkarni MG, Stirk WA, Van Staden J (2011b) Cadmium induces hypodermal periderm formation in the roots of the monocotyledonous medicinal plant *Merwillia plumbea*. *Annals of botany* 107: 285-292

Ma F, Peterson CA (2003) Current insights into the development, structure, and chemistry of the endodermis and exodermis of roots. *Canadian Journal of Botany* 81: 405-421

Ma JF (2004) Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition* 50: 11-18

Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press Ltd., London, San Diego

Meyer CJ, Peterson CA, Bernards MA (2011a) A comparison of suberin monomers from the multiseriate exodermis of *Iris germanica* during maturation under differing growth conditions. *Planta* 233: 773-786

Meyer CJ, Peterson CA, Steudle E (2011b) Permeability of *Iris germanica*'s multiseriate exodermis to water, NaCl, and ethanol. *Journal of experimental botany* 62: 1911-1926

Meyer CJ, Seago JL, Jr., Peterson CA (2009) Environmental effects on the maturation of the endodermis and multiseriate exodermis of *Iris germanica* roots. *Annals of botany* 103: 687-702

Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM (2010) Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environmental Chemistry Letters* 8: 199-216

Naseer S, Lee Y, Lapierre C, Franke R, Nawrath C, Geldner N (2012) Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 10101-10106

Perumalla C, Peterson CA (1986) Deposition of Casparian bands and suberin lamellae in the exodermis and endodermis of young corn and onion roots. *Canadian Journal of Botany* 64: 1873-1878

Perumalla CJ, Peterson CA, Enstone DE (1990) A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. I. Roots with a uniseriate hypodermis and epidermis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 103: 93-112

Peterson CA, Emanuel ME, Humphreys G (1981) Pathway of movement of apoplastic fluorescent dye tracers through the endodermis at the site of secondary root formation in corn (*Zea mays*) and broad bean (*Vicia faba*). *Canadian Journal of Botany* 59: 618-625

Peterson CA, Emanuel ME, Wilson C (1982) Identification of a Casparian band in the hypodermis of onion and corn roots. *Canadian Journal of Botany* 60: 1529-1535

Peterson CA, Enstone DE (1996) Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiologia Plantarum* 97: 592-598

Peterson CA, Perumalla CJ (1990) A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. II. Roots with a multiseriate hypodermis or epidermis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 103: 113-125

Poschenrieder C, Gunse B, Corrales I, Barcelo J (2008) A glance into aluminum toxicity and resistance in plants. *The Science of the total environment* 400: 356-368

Ranathunge K, Steudle E, Lafitte R (2005) A new precipitation technique provides evidence for the permeability of Casparian bands to ions in young roots of corn (*Zea mays* L.) and rice (*Oryza sativa* L.). *Plant, cell & environment* 28: 1450-1462

Razem FA, Bernards MA (2002) Hydrogen peroxide is required for poly (phenolic) domain formation during wound-induced suberization. *Journal of agricultural and food chemistry* 50: 1009-1015

Redjala T, Zelko I, Sterckeman T, Legué V, Lux A (2011) Relationship between root structure and root cadmium uptake in maize. *Environmental and Experimental Botany* 71: 241-248

Reinhardt D, Rost T (1995) Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots. *Environmental and experimental Botany* 35: 563-574

Roppolo D, De Rybel B, Tendon VD, Pfister A, Alassimone J, Vermeer JE, Yamazaki M, Stierhof YD, Beeckman T, Geldner N (2011) A novel protein family mediates Casparian strip formation in the endodermis. *Nature* 473: 380-383

Rout G, Samantaray S, Das P (2001) Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie* 21: 3-21

Rout GR, Das P (2003) Effect of Metal Toxicity on Plant Growth and Metabolism: I. Zinc. *Agronomie* 23: 3-11

Sanita di Toppi L, Gabbrielli R (1999) Response to cadmium in higher plants. *Environmental and Experimental Botany* 41: 105-130

Seregin I, Shpigun L, Ivanov V (2004) Distribution and toxic effects of cadmium and lead on maize roots. *Russian Journal of Plant Physiology* 51: 525-533

Shallari S, Schwartz C, Hasko A, Morel J (1998) Heavy metals in soils and plants of serpentine and industrial sites of Albania. *Science of the total environment* 209: 133-142

Schreiber L, Hartmann K, Skrabs M, Zeier J (1999) Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *Journal of experimental botany* 50: 1267-1280

Song A, Li P, Li Z, Fan F, Nikolic M, Liang Y (2011) The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant and Soil* 344: 319-333

Soukup A, Armstrong W, Schreiber L, Franke R, Votrubova O (2007) Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *The New phytologist* 173: 264-278

Soukup A, Votrubová O, Čížková H (2002) Development of anatomical structure of roots of *Phragmites australis*. *New Phytologist* 153: 277-287

Stoláriková M, Vaculík M, Lux A, Di Baccio D, Minnocci A, Andreucci A, Sebastiani L (2012) Anatomical differences of poplar (*Populus* × *euramericana* clone I-214) roots exposed to zinc excess. *Biologia* 67: 483-489

Taiz L, Zeiger E (2010) *Plant Physiology*

Taylor A, Bloom A (1998) Ammonium, nitrate, and proton fluxes along the maize root. *Plant, cell & environment* 21: 1255-1263

Vaculik M, Konlechner C, Langer I, Adlassnig W, Puschenreiter M, Lux A, Hauser MT (2012) Root anatomy and element distribution vary between two *Salix caprea* isolates with different Cd accumulation capacities. *Environmental pollution* 163: 117-126

- Vaculík M, Lux A, Luxová M, Tanimoto E, Lichtscheidl I (2009) Silicon mitigates cadmium inhibitory effects in young maize plants. *Environmental and Experimental Botany* 67: 52-58
- Whetten R, Sederoff R (1995) Lignin biosynthesis. *The Plant Cell* 7: 1001
- Yamaji N, Ma JF (2007) Spatial distribution and temporal variation of the rice silicon transporter Lsi1. *Plant physiology* 143: 1306-1313
- Yamaji N, Mitatni N, Ma JF (2008) A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *The Plant Cell Online* 20: 1381-1389
- Zeier J, Goll A, Yokoyama M, Karahara I, Schreiber L (1999a) Structure and chemical composition of endodermal and rhizodermal/hypodermal walls of several species. *Plant, cell & environment* 22: 271-279
- Zeier J, Ruel K, Ryser U, Schreiber L (1999b) Chemical analysis and immunolocalisation of lignin and suberin in endodermal and hypodermal/rhizodermal cell walls of developing maize (*Zea mays* L.) primary roots. *Planta* 209: 1-12
- Zeier J, Schreiber L (1997) Chemical composition of hypodermal and endodermal cell walls and xylem vessels isolated from *Clivia miniata* (identification of the biopolymers lignin and suberin). *Plant physiology* 113: 1223-1231
- Zeier J, Schreiber L (1998) Comparative investigation of primary and tertiary endodermal cell walls isolated from the roots of five monocotyledonous species: chemical composition in relation to fine structure. *Planta* 206: 349-361
- Zimmermann HM, Hartmann K, Schreiber L, Steudle E (2000) Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.). *Planta* 210: 302-311
- Zimmermann HM, Steudle E (1998) Apoplastic transport across young maize roots: effect of the exodermis. *Planta* 206: 7-19
- Zobel RW, Kinraide TB, Baligar VC (2007) Fine root diameters can change in response to changes in nutrient concentrations. *Plant and Soil* 297: 243-254