

Skrytý život rostlin – kořeny v interakci s rhizosférou

Kořeny jsou obvykle skrytou, přesto zcela zásadní částí rostliny. Umožňují její ukotvení v půdě, a proto bývá kořen prvním rostoucím orgánem při klíčení. Zajišťují příjem vody a dalších látek z půdního prostředí (blíže v článku str. XXXII kuléru), což je nezbytným předpokladem pro rozvoj a přežití prýtu, tvořeného stonkem a listy. Kořen a prýt se tak vyvíjejí koordinovaně ve vzájemné funkční rovnováze a komunikaci. Kořeny jsou zpravidla heterotrofní a jejich metabolismus závisí na přísunu energie (asimilátů) z fotosyntetizujících částí rostliny. Investice do tvorby kořenového systému proto podléhá přísné regulační kontrole a citlivě reaguje na podmínky prostředí, které také aktivně ovlivňuje.

Množství živé hmoty v podzemí zhruba odpovídá viditelné, nadzemní části. Třeba u trav tvoří kořenový systém běžně 20–50 % z celkové biomasy jedince. Pokud ale rostlinu pěstujeme při výrazném nadbytku živin, např. v hydroponické kultuře, k zajištění požadavků dostačuje mnohem menší kořenový systém, který může být redukován na pouhých 5 %. Naopak v podmínkách nedostatku živin a vody tvoří významnou část rostliny – až 90 %. Architektura kořenového systému určuje efektivitu využívání půdních zdrojů, kompetici o ně, interakci s půdními organismy nebo přežívání nepříznivých podmínek. Je proto důležitým prvkem určujícím produktivitu rostlin, což platí i pro klíčové zemědělské plodiny, zajišťující obživu stále rostoucí lidské populace. Kořenový systém se tak stává nejen zajímavým objektem experimentální biologie, ale je mu věnována pozornost při výběru vhodných genotypů pro zvýšení zemědělské produkce a efektivitu využití hnojiv, zvláště v kontextu omezení půdních zdrojů, měnící se kvality půdy, dostupnosti a distribuce vodních srážek nebo změn klimatu.

Jak to bylo s kořeny

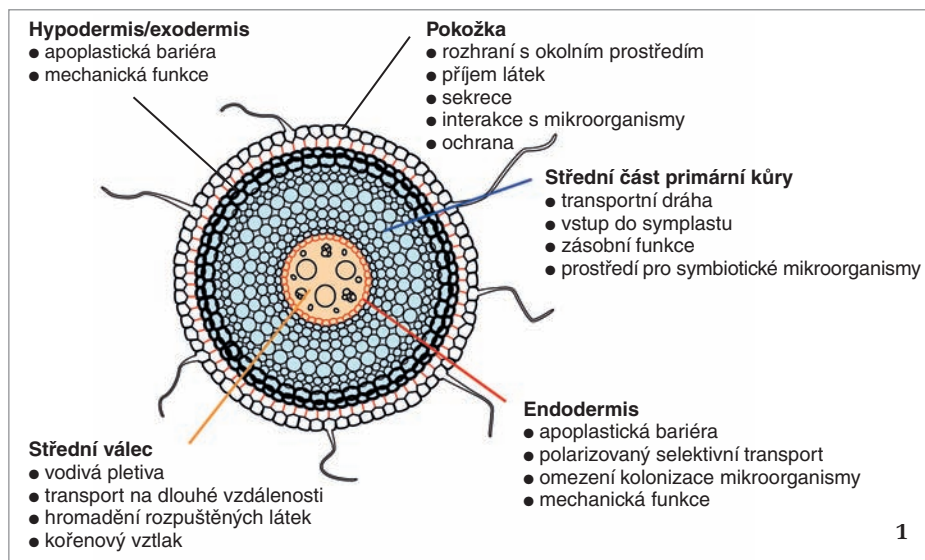
Kořeny se během evoluce objevily následkem kolonizace suchozemského prostředí. Přizpůsobily se růstu v mechanicky pevné půdě a modifikovaly uspořádání apikálního meristému, větvení a anatomickou strukturu tak, aby byly v těsném kontaktu s půdními částicemi a efektivně získávaly zdroje poskytované půdou. Mezi podmínky, které spoluvytvářely výrazný selekční tlak, patří imobilizace živin v půdě v důsledku adsorpce na půdní částice a jejich nerovnoměrné rozmístění v prostoru, omezená dostupnost vody a mechanický tlak působící na rostoucí pletiva. První suchozemské rostliny, jejichž přítomnost se předpokládá zhruba před 470 miliony let, byly mechorosty (hlevíky – Anthocerotophyta a játrovky – Marchantiophyta) bez těla rozlišeného na kořen a prýt. Jejich stélky rostoucí po povrchu půdy pravděpodobně využívaly ke zvýšení kontaktu s půdním prostředím rhizoidy – jednobuněčné výrůstky podobné kořenovým vláskům, stejně jako jejich recentní příbuzní. Pozdější suchozemské rostliny postupně zvětšovaly své tělo, vznikla komplikovanější

ší struktura pletiv, ale byly stále tvořeny nerozlišenými osovými orgány. Příkladem může být *Aglaophyton major*, rostoucí na Zemi asi před 400 miliony let. Ani u těchto rostlin ještě nenajdeme vyvinutý specializovaný kořen, komunikace s půdním prostředím však byla usnadněna nejen rhizoidy, ale také mykorhizou – funkční asociací rostlin a hub, jejichž hyfy násobně rozšiřují dosažitelný objem půdy. Je zřejmé, že právě mykorhiza a její časný rozvoj u rostlin dobývajících souš se stala důležitým faktorem podílejícím se na utváření struktury kořene. V této době se objevily skupiny rostlin (např. rod *Zosterophyllum*), u nichž se některé větve osových orgánů zužovaly, zkracovaly a směřovaly do půdy. Fosilie těchto struktur bohužel nemají potřebné detaily a nelze tak posoudit, do jaké míry již odpovídaly struktuře „moderních“ kořenů. Nicméně se předpokládá, že právě taková modifikace stojí na počátku vzniku kořene. První suchozemské rostliny, u kterých nacházíme „moderní“ kořen (ca před 380 miliony let), byly kapradorosty (Pteridophyta), zahrnující přesličky, plavuně a kapradiny. Při střídání diploidních a haploidních generací, které jsou v rámci jejich vývojového cyklu oddělené, byly gametofyty bezkořenné, kdežto objemnější diploidní sporofyty již nesly kořeny a listy. Lze předpokládat, že struktura těchto kořenů odpovídala jejich dnes žijícím příbuzným – plavuním (*Lycopodium*), vranečkům (*Selaginella*) a sídlatkám (*Isoetes*).

Struktura kořene a její vznik

Pokud mluvíme o kořeni, máme tím na mysli mnohobuněčný orgán se specifickými vlastnostmi, jako jsou diferenciace radiálního cévního svazku, přítomnost endodermis, vnitřní (endogenní) vznik postranních kořenů, tvorba kořenové čepičky, gravitropní odpověď, produkce kořenových vlásků a dalších. Vnitřní struktura kořene je velmi variabilní a odráží vývojovou plasticitu rostlin, kterou můžeme sledovat v rámci evoluce i během vývoje jedince. Přesto lze definovat „obecné“ uspořádání kořene cévnatých rostlin, které charakterizuje několik koncentricky uspořádaných vrstev (obr. 1).

Kořenová pokožka je přizpůsobena příjmu látek a interakci s půdním prostředím. Ve srovnání s prýtem má povrch výrazně propustnější pro vodu a v ní rozpuštěné látky. Některé z jejích buněk mohou vytvářet kořenové vlásky, výběžky pokožkových buněk podobné rhizoidům. Rostou specifickým mechanismem, kdy je materiál nově vznikající buněčné stěny transportován a ukládán do místa špičky, která se lokalizovaně prodlužuje „apikálním růstem“. Jejich podobnost s rhizoidy fylogeneticky původnějších taxonů potvrzuje i vysoce konzervovaný molekulární mechanismus jejich vzniku jdoucí napříč suchozemskými rostlinami, takže ho najdeme u dvouděložného huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) i u mechu čepenky odstálé (*Physcomitrella patens*). U současných cévnatých rostlin je tvorba kořenových vlásků omezena pouze na pokožku kořene, kde



1 Schéma radiálního uspořádání pletiv kořene. Orig. A. Soukup

vznikají až v určité vzdálenosti za vlastním apikálním meristémem kořene. Tato pozice je vcelku logická, protože kořen prodirajíc se mechanicky hutným prostředím půdy by tyto jemné struktury (průměr pouhých 10–15 μm a délka do několika mm) „otřhal“. Proto k jejich tvorbě dochází v pokožkových buňkách až po ukončení prodlužovacího (elongačního) růstu kořene. Vlázky mají životnost jen v řádech dnů, najdeme je pouze v mladších částech kořene, kde zpravidla vymezují oblast nejintenzivnějšího příjmu látek z okolního prostředí. Jejich hlavní funkcí je zajištění efektivního kontaktu s půdními částicemi. Vylučují značné množství slizovitého mucigelu. Tento silně hydratovaný polysacharidový gel, až 99 % jeho hmotnosti je voda, vytváří „adhezni můstky“ k půdním částicím a roztoku s rozpuštěnými minerálními živinami na jejich povrchu.

Rostliny jsou aktivními hráči

Kořen z okolního prostředí nejen získává vodu a minerální látky, ale také své okolí (rhizosféru) aktivně ovlivňuje. Význam působení rostliny na půdní prostředí je dobře patrný v historické perspektivě, kdy právě rozvoj suchozemských rostlin měl značný vliv na globální geochemické cykly Země, urychloval zvětrávání hornin, byl klíčový pro vytvoření půdního horizontu, změnil rozložení uhlíku a kyslíku v atmosféře a výrazně ovlivnil klima na Zemi v posledních zhruba 400 milionech let.

Změny rhizosféry v důsledku aktivity kořenů zahrnují celou řadu procesů. Jedním z dominantních mechanismů je uvolňování vodíkových kationtů (H^+) nebo hydroxylových aniontů (OH^-) z buněk kořene a následná změna pH okolního prostředí; většinou nepřesahuje rozdíl 0,5–1 pH a zasahuje pouze do vzdálenosti 2–3 mm od povrchu kořene. Přesto je s ohledem na celkový povrch kořenového systému významným faktorem ovlivňujícím rovnováhu mezi ionty v rhizosféře, a tím dostupnost živin, nebo naopak toxických iontů. Některé obilniny tak např. mohou upravit pH blízké rhizosféry a zvýšením její zásaditosti minimalizovat toxické působení nadbytku iontů železa (Fe^{2+}) nebo hliníku (Al^{3+}), naopak okyselením zvýšit dostupnost Fe^{2+} či manganu (Mn^{2+}) v případech jejich nedostatku. Rozsah těchto změn je druhově specifický a závisí na chemických a fyzikálních vlastnostech půdy – např. kyselosti nebo zásaditosti, přítomnosti amonných (NH_4^+) či dusičnanových iontů (NO_3^-), dostupnosti vody atd.

Kořeny do okolního prostředí uvolňují také množství organických látek. Jejich spektrum zahrnuje např. sacharidy, polysacharidy, aminokyseliny, krátké organické kyseliny, fenolické látky, enzymy a neenzymatické peptidy, fytohormony. Působení těchto látek bývá omezeno na krátké vzdálenosti, protože jejich difuze probíhá relativně pomalu, a navíc jsou často metabolizovány půdními mikroorganismy. Zvláště u nízkomolekulárních látek (cukrů, organických kyselin, peptidů) může být jejich životnost v půdě pouhé minuty až hodiny. Jejich úloha je velmi variabilní, a proto si uvedeme jen několik příkladů. Fytosiderofory (např. nikotinamin, kyselina muginová, kyselina avenová) jsou vylučovány rostlinami při nedostatku železa a zinku. Jejich chelatační schopnost (vytvoření chemické vazby za vzniku rozpustného komplexu) výrazně zlepšuje pohyblivost těchto iontů, a tím i jejich dostupnost v půdním roztoku. Organické kyseliny (citronová, šťavelová, jablečná) také chelatují ionty kovů a jejich uvolněním z pevnějších chemických vazeb je činí dostupnějšími. To zároveň zlepšuje dostupnost fosfátů, jejichž pohyblivost v půdě je kvůli vazbě s ionty kovů výrazně omezena. Sekretované organické kyseliny slouží ale i jako ochrana, protože chelatují fytotoxické ionty (např. Al^{3+}). Jiné vylučované látky mohou zprostředkovat přenos informací. Příkladem fytohormonů vylučovaných kořeny do okolního prostředí jsou strigolaktony – karotenoidům strukturně příbuzné látky, z nichž se během evoluce vyvinuly důležité součásti komunikačního systému s dalšími organismy. Mohou podporovat růst mykorrhizních hub, některých skupin půdních bakterií nebo semen parazitických rostlin, které tak vyhledávají své hostitele. Bílkoviny vylučované kořeny do půdního prostředí často působí jako exoenzymy – proteiny se specifickou aktivitou. Nedostatek fosfátů např. v půdě stimuluje sekreci kyselých a alkalických fosfatáz či fytáz, uvolňujících fosfát z organických látek, a tím zvyšují jeho dostupnost. Jiné skupiny enzymů (např. chitinázy) hrají roli v signalizaci přítomnosti houbových hyf v blízkosti kořene a identifikaci potenciálního symbiotického partnera nebo patogenu. Dosah enzymatického působení je obvykle 1–5 mm od povrchu kořene, v závislosti na podmínkách prostředí. Přítomnost enzymů v půdě přitom není jen otázkou sekrece kořenů, ale také mikrobiální aktivity v půdním prostředí, kterou kořen ovlivňuje vylučováním organických látek – exudátů.

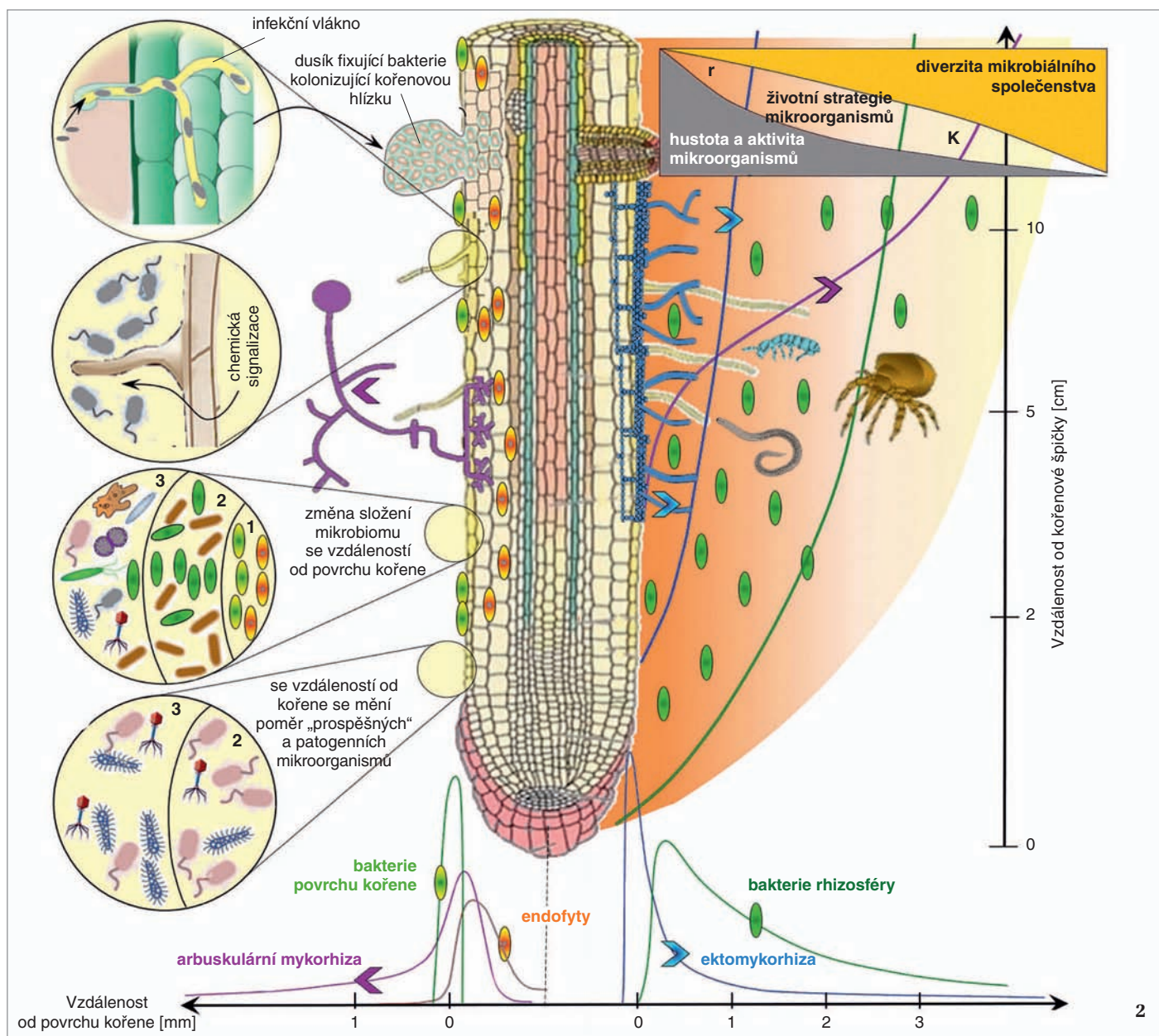
Tvorba exudátů a mucigelu je energeticky náročný proces. Odhaduje se, že 20–40 % uhlíku fixovaného rostlinou při fotosyntéze se uvolňuje touto cestou, což není z pohledu ekonomie rostliny rozhodně zanedbatelný vklad. Proto musí být tato investice v rovnováze s přínosem, kterým je pro rostlinu zpravidla získání přístupu k limitujícím zdrojům a zisk konkurenceschopnosti v kompetici s jinými organismy. Sekrece v rámci kořenového systému není rovnoměrná. Je specifická pro jednotlivé typy kořenů, ale i jejich zonaci podél hlavní osy. Nejvyšší aktivitu většinou zaznameneáme v mladých částech kořene.

Rhizosféra a interakce s dalšími organismy
Výše uvedené příklady mají ukázat rhizosféru jako heterogenní a velmi dynamické rozhraní mezi rostlinou a jejím prostředím. Zároveň ale jde o bohaté mikrostaniště pro další půdní organismy. Právě distribuce živých organismů a jejich interakce s rostlinou je velmi zajímavým aspektem funkce kořenového systému. Specifické podmínky tohoto prostředí výrazně zvyšují četnost mikroorganismů oproti okolní půdě a ovlivňují složení tohoto společenstva. V prostoru mezi endodermis a okolní půdou tak vznikají specifické domény (oblasti) kolonizované různými mikroorganismy – např. endofyty; hlízko-

vými bakteriemi, mykorrhizními houbami, bakteriemi povrchu kořene, bakteriemi a houbami rhizosféry nebo vzdálené „volné“ půdy (obr. 2). Jejich umístění a kolonizace specifickými skupinami mikroorganismů jsou dány různými fyzikálně-chemickými podmínkami (pH, redoxní potenciál, koncentrace CO_2 , O_2), dostupností a složením organických látek (exudátů) sloužících jako potrava nebo mezidruhová signalizace či přímou interakcí s pletivou kořene. Tato společenstva jsou velice dynamická v čase i prostoru, mění se s průběhem diferenciací kořene a posouvají se spolu s jeho růstem. Rychlost růstu kořene je velmi variabilní, ale pokud si jako příklad uvedeme přibližně 1 mm za hodinu nebo 20 mm za den, získáme rozumnou představu. Zajímavá je také četnost a diverzita mikroorganismů. Zatímco jejich počet klesá od kořene směrem do půdy, druhová diverzita má přesně opačný trend. Tato distribuce je výsledkem zmíněného působení rostliny na půdní prostředí. Někteří autoři dokonce mluví o aktivní podpoře „prospěšných“ mikroorganismů v blízkosti kořene. V rámci takto obecně definovaného rámce jsou samozřejmě výrazné mezidruhové rozdíly a ovlivnění podmínkami prostředí. Rostlina není pasivním hráčem a ukazuje se, že složení a intenzita uvolňování exudátů do rhizosféry jsou rostlinou kontrolovány právě v závislosti na dostupnosti limitujících zdrojů a potřebě měnit okolní prostředí a jeho živou složku (biotu).

Hledání zdrojů v podzemním labyrintu

Několikrát jsme se zmínili o heterogenitě půdního prostředí. Na rozdíl od vodního, kde je koncentrace rozpustných látek poměrně homogenní nebo tvoří pozvolné gradienty, dochází v půdním prostředí s adsorpcí látek na pevné částice a omezenou rychlostí difuze k výraznému prostorovému rozrůznění. Živiny a voda jsou často lokalizovány do „kapes“ rozmístěných v objemu půdy. Vznik, růst jednotlivých kořenů a jejich větvení tvoří hlavní mechanismy určující výslednou architekturu kořenového systému, která je do určité míry geneticky determinována. Vývojová plasticita vznikajícího kořenového systému ale umožňuje přizpůsobit se podmínkám prostředí. Výsledná architektura kořenového systému představuje klíčový faktor určující schopnost rostliny hledat a využít „kapsy“ s vysokým obsahem živin. K regulačním mechanismům lokalizovaného růstu se řadí např. vývoj postranních kořenů v místech s vyšší nabídkou NO_3^- . Dusičnany jsou nejen klíčovou živinou, ale také signální molekulou, jejíž přítomnost má silný stimulační efekt na tvorbu postranních kořenů u rostlin s celkovou nízkou vnitřní koncentrací NO_3^- . Tuto odpověď zprostředkují dusičnanové přenašeče rodiny NRT. Jejich dvojitá funkce umožňuje transportovat kromě dusičnanových iontů také fytohormon auxin a regulovat tímto způsobem růstovou aktivitu apikálního meristému v postranních kořenech. V prostředí s nízkou dostupností NO_3^- jeho nedostatek potlačuje dělení buněk meristému. Naopak lokální přítomnost dusičnanu v prostředí omezí odtok auxinu z meristému a stimuluje jeho aktivitu, což se projeví růstem postranních kořenů právě v oblasti půdy



2 Schematické znázornění proměnlivosti mikrobiálních společenstev v rhizosféře. Barevné křivky zobrazují relativní přítomnost vybraných typů organismů. Upraveno podle: Y. Kuzyakov a B. S. Razavi (2019)

bohaté nitrátem. To ale neplatí, pokud rostlina žije v prostředí s vysokou dostupností dusíku a její vnitřní stav ukazuje, že další hledání tohoto zdroje by bylo pouhým mrháním biomasou. V takovém případě je tvorba postranních kořenů potlačena již na počátku jejich vývoje (během prorůstání z mateřského kořene) na základě systémové odpovědi zprostředkované mimo jiné geny skupiny *CLAVATA*, které kódují extracelulární signální peptidy a jejich receptory.

Navigace rostliny v podzemí má kromě dostupnosti živin řadu dalších vstupů a signálů, na něž kořen reaguje směrovaným růstem. Jedním z dlouho známých je gravitropická reakce. „Buňky s přepadavým škrobem ve službách recepce směru tíže (statocyty),“ popsal ve střední části kořenové čepičky již v r. 1901 prof. Bohumil Němec. Teprve později byla tato odpověď spojena s polárním transportem auxinu,

který je u modelového huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*) určen umístěním auxinového přenašeče PIN3, směřujícího tok auxinu. Změna v lokální koncentraci auxinu způsobuje rozdílné prodlužování buněk v kořenové špičce a její ohyb ve směru působení gravitace. V podmínkách mechanicky hustého prostředí bez dostupnosti světla je tento způsob navigace velmi efektivní. Samozřejmě ne všechny kořeny rostou přímo dolů. Nastavení kompenzačního úhlu vůči tomuto směru pro jednotlivé typy a řády kořenů také patří k zásadním prvkům prostorového uspořádání kořenového systému. Na toto nastavení má vliv prostředí, např. dostupnost N a P jsou významnými faktory, jejichž vliv na úhel větvení a směr růstu je opět zprostředkován auxinem a jeho signální drahou. Nastavení směru růstu postranních kořenů souvisí s antagonistickou úlohou cytokininu vůči auxinu. Cytokininová signalizace v horní části vznikajícího kořenového primordia potlačuje účinek auxinu na prodlužování buněk, a brání tak ohybu ve směru gravitace – kompenzuje gravitropickou reakci.

Přestože kořeny často rostou v prostředí, kde světlo není běžným faktorem, jsou schopny ho vnímat a mají receptory světla,

které vnímají také jeho spektrální složení. Aktivace těchto receptorů směrovaným zdrojem světla podobně jako gravitropická reakce mění polární tok auxinu, a tím i růstový ohyb kořene. Účelem takové reakce může být únik z povrchu půdy. Kořeny mohou vnímat také gradient vlhkosti v půdě a směrovat svůj růst za zdroji vody. Tato hygotropická odpověď nevyžaduje redistribuci auxinového toku jako u předchozích zmiňovaných faktorů a zdá se tedy, že mechanismus této odpovědi je odlišný. Recentně bylo ukázáno, že i živinový gradient může vyvolat směrovanou odpověď a méně než mikromolární rozdíl v koncentraci NH_4^+ na jedné a druhé straně kořene je rostlina schopna zaznamenat a reagovat „nutritropicky“ směrováním růstu ke zdroji (Yamazaki a kol. 2020).

Tato převážně skrytá stránka rostlinného života je zajímavou a rychle se rozvíjející oblastí rostlinné biologie. Její výsledky zároveň osvětlují klíčové body, na nichž závisí schopnost rostliny přežít v podmínkách měnícího se prostředí.

Doporučenou literaturu uvádíme na webové stránce Živy. K tématu také např. Živa 2007, 4: 150–152; 2020, 1: 6–9.