Tvorba rhizosheath a její role v adaptaci rostlin na abiotický stres

Podle literární rešerše:
Rhizosheath Formation and Its Role in Plant Adaptation to Abiotic Stress
Li, Y.; Hong, Y.; Chen, Y.; Zhu, N.; Jiang, S.; Yao, Z.; Zhu, M.; Ding, J.; Li, C.; Xu, W.; et al.
Agronomy 2024, 14, 2368.
Přeložili a zpracovali: Ludvík Tvarůžek a Dominik Bleša

Souhrn: Rhizosheath (je v překladu česky někdy označováno jako kořenová pochva nebo kořenový obal), je vrstva půdy pevně přiléhající ke kořenům, chránící rostliny před abiotickým stresem a dalšími nepříznivými podmínkami tím, že vytváří most mezi kořenovým systémem rostliny a půdou. Snižuje tvorbu velkých mezer mezi kořenem a půdou a usnadňuje tak transport vody na rozhraní kořen-půda. Slouží také jako vhodné místo pro rhizobakterie podporující růst rostlin v okolní půdě, které rostlinám usnadňují absorpci vody a živin z ní. Tato recenze porovnává rozdíl mezi rhizosheath a rhizosférou a shrnuje různé fyziologické mechanismy tvorby rhizosheath a popisuje možné příčiny tvorby rhizosheath u rostlin. Shrnuje chemické a fyzikální faktory, které určují tvorbu rhizosheath, a zaměřuje se na důležité funkce této struktury u rostlin vystavených abiotickému stresu, zejména při stresu ze sucha, nedostatku fosforu, stresu z vysokého obsahu hliníku a stresu zasolením. Pochopení rolí, které hraje rhizosheath a mechanismů jeho tvorby, poskytuje nové perspektivy pro zlepšení tolerance rostlin vůči stresu v přírodních podmínkách, což může snižovat dopady rostoucích stresových podmínek prostředí spojených s probíhající globální změnou klimatu.
Klíčová slova: kořenová pochva, mikrobiální metabolity, abiotický stres, kořenové vlásky, fytohormony

Abstract: The rhizosheath, the layer of soil tightly attached to the roots, protects plants against abiotic stress and other adverse conditions by providing a bridge from the plant root system to the soil. It reduces theformationofairgapsbetweentherootandsoilandfacilitatesthetransportationofwaterat the root–soil interface. It also serves as a favourable niche for plant-growth-promoting rhizobacteria in the surrounding soil, which facilitate the absorption of soil water and nutrients. This review compares the difference between the rhizosheath and rhizosphere, and summarises the molecular and physiological mechanisms of rhizosheath formation, and identifying the causes of rhizosheath formation/non-formation in plants. We summarise the chemical and physical factors (root hair, soil related factors, root exudates, and microorganisms) that determine rhizosheath formation, and focus on the important functions of the rhizosheath in plants under abiotic stress, especially in drought stress, phosphorus deficiency, aluminium stress, and salinity stress. Understanding the roles played by the rhizosheath and the mechanisms of its formation provides new perspectives for improving plant stress tolerance in the field, which will mitigate the increasing environmental stress conditions associated with on-going global climate change.
Key Words: rhizosheath; microbial metabolites; abiotic stress; root hair; phytohormone

Rozdíl mezi rhizosheath a rhizosférou

Rhizosféra je definována jako oblast půdy ve větším poloměru (obvykle několik milimetrů) od kořene rostliny, která je ovlivněna kořenovým systémem, včetně oblasti půdy zásobované kořenovými exudáty a oblasti pod vlivem kořenů (například oblasti s vyčerpáním živin). Vzhledem k tomu, že většina suchozemských rostlin je kolonizována mykorhizními houbami, je pojem rhizosféry používán tak, aby zahrnoval objem půdy, který je ovlivněný hyfami těchto hub za kořeny; tento objem půdy se označuje jako „mykorhizosféra“. Rhizosheath je těsnější struktura přimknutá k povrchu kořenů, je to půda související s objemem kořenového válce (například v poloměru od 0 do 0,5 mm od kořenů sledované rostliny), a tedy oblast půdy v oblasti rhizosféry, která je pevně vázána na kořenový systém.

Faktory ovlivňující tvorbu rhizosheath

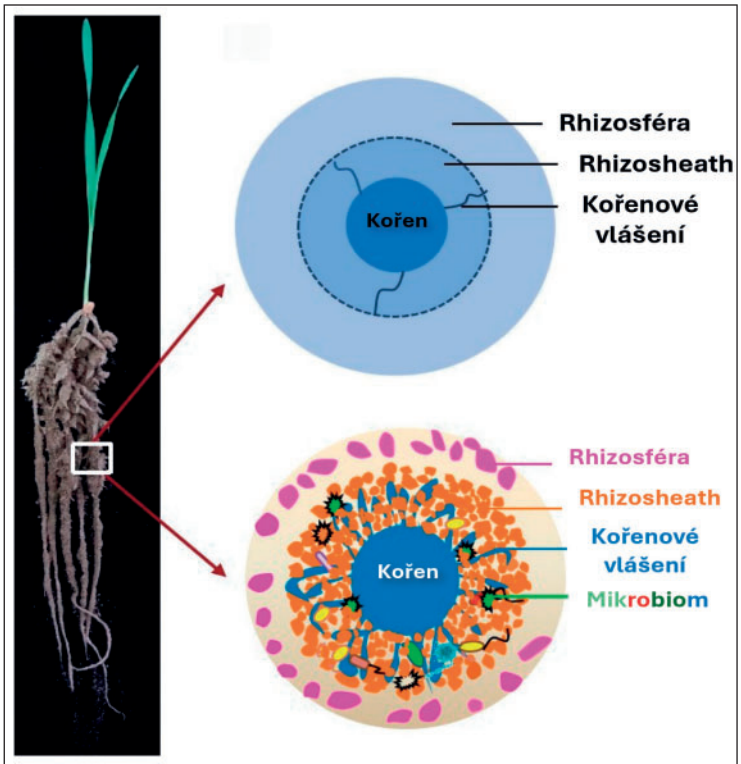
Vlastnosti kořenů

Mezi důležité vlastnosti ve vztahu k tvorbě rhizosheath patří délka kořenů, jejich rozpětí, počet a hustota kořenových vlásků a délka postranních kořenů [Fitter a kol., 1991]. Kořenové vlásky jsou trubkovité, jednobuněčné struktury produkované epidermálními buňkami kořenů, které obklopují půdní částice kolem kořenů [Dolan a Costa, 2001]. Jako hlavní místa příjmu vody a živin hrají kořenové vlásky významnou roli při tvorbě rhizosheath a pro její stabilitu [Peterson a Farquhar, 1996, Brown a kol., 2017]. Například u pšenice byla zjištěna přímá vazba mezi velikostí rhizosheath a délkou a četností kořenových vlásků. (Delhaize a kol., 2015, Opoku a kol., 2022). Výsledky potvrzují, že existuje korelace mezi tvorbou rhizosheath a vývojem kořenových vlásků v závislosti na rostlinném druhu. Liu a kol. [2019] zjistili, že exprese několika genů souvisejících s vývojem kořenových vlásků u prosa italského (*Setaria italica L.)* je zvýšena během tvorby rhizosheath, což naznačuje roli těchto genů v regulaci vývoje rhizosheath. Tato tvorba může být také ovlivněna bočními kořeny [Liu a kol., 2019]. Jsou zapotřebí další studie, aby se objasnilo, zda a jak boční kořeny jeho tvorbu regulují.

Vlastnosti půdy

Kromě kořenových vlásků je tvorba rhizosheath ovlivněna texturou půdy, velikostí částic, stabilitou agregátů, obsahem organické hmoty (OM) a četností vlhkých a suchých období [Cheraghi a kol., 2023]. Bailey a kol. 1997] zkoumali 130 druhů divokých trav a zjistili, že čím vyšší je obsah písku v půdě, tím větší je rozsah rhizosheath. Haling a kol. [2014] porovnali různé půdní kapacity písčitohlinitých půd a zjistili průkazně větší tvorbu rhizosheath u ječmenů v půdách s nízkou kapacitou (1,2 g/cm^3) než v půdách s kapacitou vysokou (1,4 g/cm^3).

Bylo prokázáno, že kořenové sekrety mění velikost půdních částic v blízkosti kořenů, což způsobuje zmenšování půdních částic ulpívajících na kořenech. Tyto studie zdůrazňují význam interakce mezi fyzikálními a chemickými vlastnostmi půdy při tvorbě rhizosheath.



Obr. 1: Rozdíl mezi rhizosférou a rhizosheathem spočívá v míře vazby půdy ke kořeni. Rhizosféra je obecně oblast půdy ovlivněná kořenem, jeho exudáty a mikrobiální aktivitou. Rhizosheath naproti tomu představuje užší a fyzicky pevně vázanou vrstvu půdních částic ulpívajících přímo na povrchu kořene, zpravidla prostřednictvím kořenového vlášení, slizovitých exudátů a mikrobiálních biofilmů. Převzato a upraveno z Li et al., 2024.

Kořenové exudáty

Kořenové exudáty (tj. metabolity nezbytné pro růst a vývoj buněk) [Chai a Schachtman, 2022], a zejména sliz, hrají důležitou roli při podpoře tvorby rhizosheath [Ndour a kol., 2020, Rahim a kol., 2024]. Sliz je gelovitá substance, která se skládá z polysacharidů, proteinů a lipidů, uvolňovaných ze špiček kořenů do půdy (Sliz bohatý na hydroxylové skupiny se váže na půdní částice prostřednictvím vodíkových vazeb, což vede k agregaci kořenů s půdou [Albalasmeh Ghezzehei, 2014]. Na rozdíl od sušší půdy obklopující kořeny je vlhkostní chování a obsah vody v tomto pouzdře podobné jako u kořenů [Ma a kol., 2011]. Sliz v prostoru rhizosheath omezuje tvorbu vzduchových mezer kolem kořenového systému zlepšuje schopnost kořenového systému rostliny absorbovat vodu [Carminati a kol., 2017].

Ahmed a kol. [2014] zjistili, že sliz uvolňovaný do rhizosféry rostlinami a mikrobiomy radikálně mění hydrodynamické vlastnosti půdy v oblasti rhizosféry zvýšením obsahu vody v rhizosféře a jejím hydrofobním účinkem. Zvýšení hydrofobnosti půdy zvyšuje schopnost půdy zadržovat vodu a snižuje její odpařování [Liyanage, a Leelamanie, 2016, Rye a Smettem, 2017]. Kromě toho je sliz schopen absorbovat značné množství vody [Cheraghi, 2023]. Vysoká schopnost slizu zadržovat vodu mu umožňuje zadržovat vodu během delších období vysychání půdy [Capitani a kol., 2013, McCully a Boyer, 1997]. Přítomnost slizu může také zvlhčovat půdu kolem kořenových špiček a zlepšovat odolnost vůči suchu [Brown a kol., 2017, Carminati a kol., 2011].

Tyto vlastnosti slizu společně vysvětlují výrazně vyšší obsah vlhkosti v půdě s rhizosférou než v půdě sypké [Moradi a kol., 2012, Young, 1995].

Mikrobiální metabolity

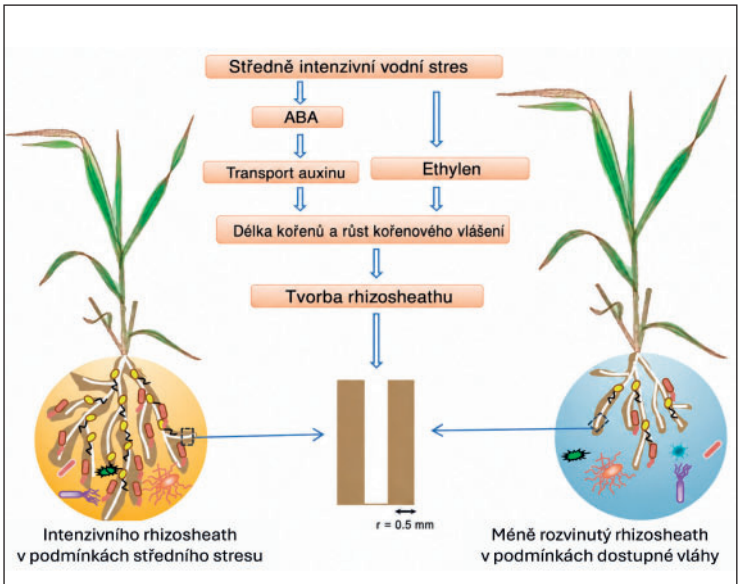
Mnoho mikroorganismů má schopnost ovlivňovat syntézu fytohormonů (včetně auxinu, cytokininů, giberelinu a ethylenu) nebo tyto hormony syntetizovat samy, čímž ovlivňují vývoj a růst rostlin [Cheraghi a kol., 2023] (obrázek 3). Například bylo prokázáno, že dva bakteriální kmeny izolované z rhizosheath (*Chryseobacterium culicis a Paenibacillus polymyxa*) mohou produkovat IAA a zvýšit tvorbu rhizosheath ječmene [Xu a kol., 2023]. Mikrobiomy mohou také ovlivňovat tvorbu rhizosheath jinými způsoby. Například byla popsána schopnost některých mikroorganismů usnadňovat mikrobiální interakce v rhizosféře [Yuan a kol., 2017] a kořenovou sekreci [Phillips, 2007, Phillips a kol., 2008] prostřednictvím produkce těkavých organických sloučenin (VOC) a tím ovlivňovat tvorbu rhizosféry, jedná se však o složitý komplex specificky působících látek se složitou identifikací.

Význam rhizosheath při suchu

Sucho je hlavní abiotický stresor ovlivňující výnosy plodin. Rhizosheath je ochranný mechanismus, který umožňuje rostlinám zlepšit jejich toleranci vůči suchu, protože jeho obsah vody je vyšší než v jiných částech půdního horizontu. Toto poprvé prokázal Price v roce 1991 na základě analýzy kořenové struktury trav v pouštích severní Afriky. Bylo rovněž prokázáno, že je reakce rhizosheath na sucho odrůdově specifická [Steiner a kol., 2024].

Za podmínek silného sucha jsou odrůdy rostlin s větší vrstvou rhizosheath schopny lépe uspokojit své transpirační a nutriční nároky [Basirat a kol., 2019].

Stres ze sucha má tendenci zmenšovat kořenový systém a vytvářet vzduchové mezery mezi kořeny a půdou, které brání transportu vody a živin. Jak půda vysychá, půdní sliz se stává koncentrovanějším a tím více želatinujícím (obrázek 1). Růst kořenových vlásků je ovlivňován růstovými hormony (obrázek 2). Pronikání slizu do prostor mezi půdními částicemi přilnutými ke kořenům podporuje přilnavost půdních částic k sobě navzájem a k povrchu kořene, což v konečném důsledku podporuje tvorbu rhizosheathu (obrázek 3).

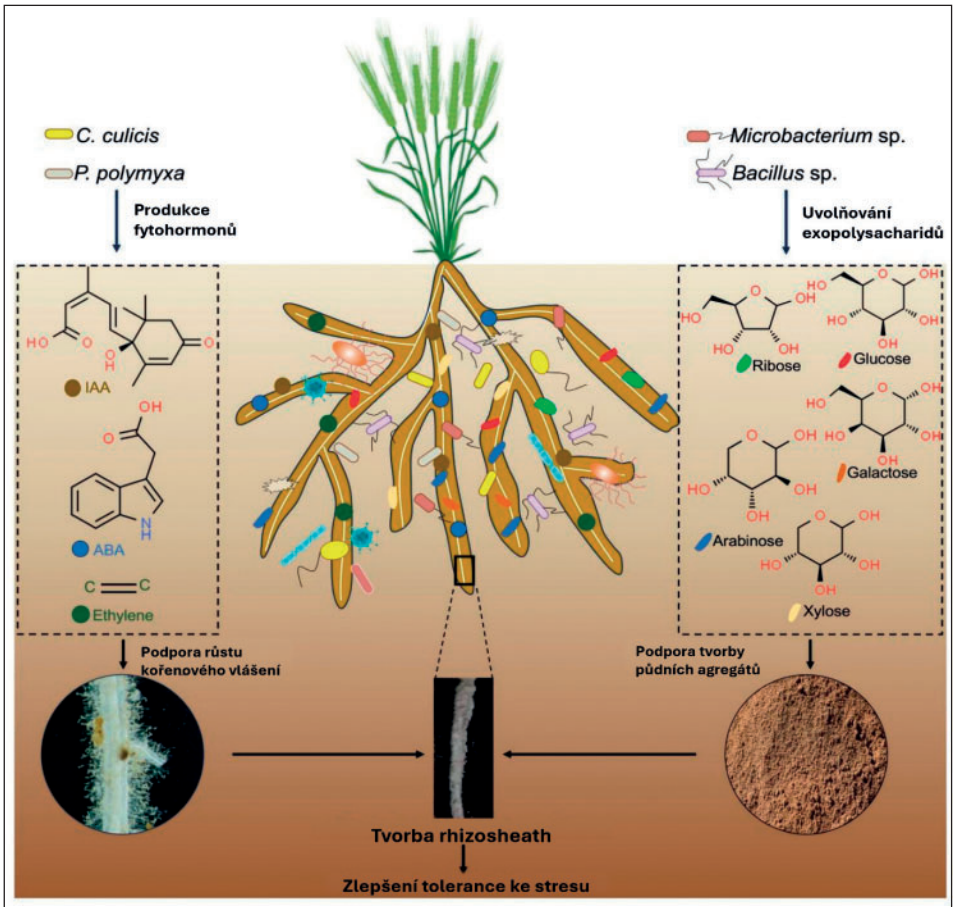


Obr. 2: Tvorba rhizosheathu při středně intenzivním vodním stresu je zprostředkována ABA (kyselinou abscisovou) a transportem auxinu, které se podílejí na regulaci růstu kořenů a kořenového vlášení. Převzato a upraveno z Li et al., 2024.

A právě podmínky prostředí při vývoji stupňujícího se sucha, popřípadě nedostatku živin, poškození kořenů a zvýšených hladin oxidu uhličitého v atmosféře, pravděpodobně stimulují rostliny k uvolňování translokaci více poduktů fotosyntézy do rhizosféry (Nguyen, 2003; Albalasmeh a Ghezzehei, 2014). Interakce mezi kořeny, půdou a mikroorganismy mohou probíhat v přítomnosti silných a hustých kořenových vlášení a tím dávat vznik agregaci půdy kolem kořenových systémů, čímž se na povrchu kořene vytváří pochvovitá struktura – rhizosheath. Tato pak působí jako most mezi kořeny a půdou a ovlivňuje pohyb vody a živin v mezikořenovém prostoru (North a Nobel, 1997). Co se týče růst podporujících bakterií v půdě, tyto nalézají v prostředí rhizosheathu příhodné prostředí. Mezi jejich funkce patří indukce akumulace osmolytů a fytohormonů (obrázek 3); zlepšení hustoty kořenových vlášení a regulace aktivace a vypínání genů zapojených do stresové reakce [Brown et al., 2017, Etesami, 2021].

Význam rhizosheath při nedostatku fosforu

Rostliny přijímají fosfor z půdy převážně ve formě anorganického fosfátu, který se v půdě snadno fixuje, takže je jeho biologická dostupnost značně omezená. Rostliny dokáží ve stavu deficitu tohoto makroprvku upravit strukturu s cílem zlepšení jeho příjmu. Vyšší tvorba kořenových vlásků i intenzivnější větvení kořenů a s tím související vznik rhizosheath slouží právě k zvýšení příjmu deficitního fosforu, což v konečném důsledku upravuje příjem živin kořeny. Tato schopnost rhizosheath zmírňovat stres z nedostatku fosforu byla prokázána například u ječmene, pšenice a bílé lupiny (Lupinus albus L.) [Haling a kol., 2013, Aslam a kol., 2022, Brown a kol., 2012]. Koncentrace fosforu v půdě v oblasti rhizosheath je výrazně vyšší než v půdě sypké [Luo a kol., 2013], což může být způsobeno sekrety uvolňovanými rostlinou nebo endofyty. Za nízké dostupnosti fosforu jsou kořeny rostlin schopny okyselit rhizosféru nebo vázat její živiny uvolňováním exudátů [Nazari, 2021]. Uvolňování nízkomolekulárních karboxylátů (≤3 karboxylové skupiny) v kořenových exudátech, včetně malátu, citrátu a oxalátu, představuje klíčovou strategii rostliny pro zvýšení příjmu fosforu. Tyto sloučeniny vytěsňují imobilizovaný fosfor z anorganických a organických sloučenin obsahujících fosfor v půdě, čímž pak zvyšují množství fosforu dostupného pro kořeny [Lambers a kol., 2006]. Kromě toho mohou také mikroby v rhizosheath pomáhat rostlinám odolávat účinkům stresu z nedostatku fosforu [Aslam a kol., 2022]. Hallama a kol. [24] a Pang a kol. [113] uvádějí výrazně vyšší obsah fosforu v mikrobiální biomase v půdách rhizosheath než ve vnější rhizosféře a ostatní půdě.



Obr. 3: Mikrobiální metabolity podporují tvorbu rhizosheathu rostlin stimulací růstu kořenového vlášení a tvorby půdních agregátů. Kořeny rostlin uvolňují exudáty, které za stresových podmínek indukují akumulaci bakterií odolných vůči suchu, včetně bakterií produkujících fytohormony (zejména auxin, kyselinu abscisovou a ethylen) a exopolysacharidy. Bakterie *Chryseobacterium culicis* a *Paenibacillus polymyxa* izolované z rhizosheathu jsou schopny produkovat IAA a podporovat tvorbu rhizosheathu. Bakterie produkující fytohormony stimulují růst kořenového vlášení, a tím podporují vznik rhizosheathu. Převzato a upraveno z Li et al., 2024

Závěr

Rhizosféra je jedním z nejsložitějších ekosystémů na Zemi a je po dlouhou dobu předmětem výzkumu v oborech ekologie mikroorganismů. Naproti tomu rhizosheath, jakožto struktura půdní vrstvy v rhizosféře, která je nejtěsněji spojena s kořenovým systémem, si prozatím získala mnohem menší zájem. Rhizosheath je adaptivním znakem kořenů, jehož tvorba je kvalitativně ovlivněna fyzikálními, chemickými a biologickými faktory. Informace uvedené v tomto literárním přehledu ukazují, že rhizosheath je obzvláště důležitý pro obranyschopnost rostlin proti několika typům abiotických stresů. Podpora tvorby rhizosheath může být schůdným přístupem k dosažení zemědělské udržitelnosti při pěstování ve změněném klimatu. Existuje představa, že modelování tvorby rhizosheath v závislosti na klimatu a půdě by mohlo být výzvou pro budoucí výzkum, jehož výsledky by mohli zemědělci přímo aplikovat v terénu.

Přehled použité literatury dostupný na: https:// doi.org/10.3390/ agronomy14102368