

Univerzita Karlova

Přírodovědecká Fakulta

Studijní program: Speciálně chemicko-biologické programy

Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Petr Střelec

Experimentální kultivační systémy při výzkumu kořenového systému

Experimental cultivation systems in root system research

Bakalářská práce

Vedoucí: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení:

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

V Praze, dne 04.08.2022

.....

Petr Střelec

Poděkování:

Rád bych poděkoval panu RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za odborné vedení, veškeré rady, pomoc a nesmírnou trpělivost při vedení této práce.

Abstrakt

Rostoucí povědomí o důležitosti kořenů rostlin přispělo k neustálému vývoji pěstitelských metod, které umožňují efektivnější výzkum kořenů. Vzhledem ke své přisedlé povaze se rostliny při absorpci vody a iontů spoléhají na kořeny (Meister et al., 2014). V důsledku toho se kořeny rostlin musí přizpůsobit řadě nepříznivých podmínek, jako je zasolení půdy, sucho a vysoké teploty.

Aby vědci lépe porozuměli reakci kořenů a podpořili rozvoj zemědělství, simulují různé stresory v kontrolovaných podmínkách. Nově vyvinuté transparentní půdy a bezpůdní kultivace mají za cíl překonat omezení tradičního pěstování v půdě, které zahrnuje ne vždy přesnou kontrolu, heterogenitu podmínek a často také destruktivní odběr vzorků kořenů (Gregory et al., 2009). Při plánování pokusu je zásadní zvolit vhodnou kultivační metodu, aby byl zajištěn úspěch. Cílem této práce je poskytnout ucelený přehled o výhodách a omezeních běžně používaných pěstebních technik při výzkumu rostlinného stresu.

Transparentní půda spolehlivě napodobuje mechanické vlastnosti půdy, zároveň umožňuje snadný přístup ke kořenům a použití mnoha vizualizačních technik. Na druhou stranu si stále zachovává potřebu větší kultivační plochy stejně jako půda. Další nevýhodou je zvýšená cena (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014). Naproti tomu techniky bez půdy, konkrétně hydroponie a aeroponie, umožňují vertikální kultivaci, minimalizují nároky na prostor a snižují spotřebu vody (Lakhari et al., 2018; von Bieberstein et al., 2014). Jejich nevýhodou jsou technické nároky a prozatímni neschopnost kultivovat všechny druhy rostlin. Obě kultivační metody se však stále vyvíjejí a již usnadnily výzkum mnoha témat, včetně, ale nikoli výhradně, kořenových mikrobiomů (Bergmann et al., 2016; O'Neill et al., 2014), kořenových fenotypů (L. Ma et al., 2019; Nagel et al., 2009; Rascher et al., 2011) a vlivu abiotických stresorů (Kabiri et al., 2014; Li et al., 2019; Ye et al., 2003).

Klíčová slova: kořeny rostlin, environmentální stres, transparentní půda, bezpůdní kultivace, hydroponie, aeroponie, sucho, osmotický stres, salinita, teplotní stres

Abstract

The growing awareness of plant root importance has contributed to the continuous development of cultivation methods that facilitate more efficient and effective root research. Due to their sessile nature, plants rely extensively on roots for water and ion absorption (Meister et al., 2014). As a result, plant roots must adjust to an array of unfavorable conditions such as salinity, drought, and high temperatures.

To better understand root response and promote agricultural development, researchers simulate various stressors in controlled conditions. More recently developed transparent soils and soilless cultures aim to overcome the limitations of traditional soil cultivation, which include imprecise variable control, heterogeneous conditions, and destructive root sampling (Gregory et al., 2009). When planning an experiment, it is crucial to select an appropriate cultivation method to ensure success. The aim of this thesis is to provide a comprehensive overview of the benefits and limitations of commonly used cultivations techniques in plant stress research.

Transparent soil reliably mimics the mechanical properties of soil whilst allowing for easy root access and use of numerous visualization techniques. On the other hand, it still maintains the need for a larger cultivation area just like soil. The added disadvantage is increased price (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014). In contrast, soil-less techniques, namely hydroponics and aeroponics, allow for vertical cultivation, minimize space demands, and reduce water usage (Lakhiar et al., 2018; von Bieberstein et al., 2014). Their downsides are certain technical requirements and the inability to sustain all plant species. Both cultivation methods are, however, still evolving and have already facilitated research into numerous topics, including but not exclusive to, root microbiomes (Bergmann et al., 2016; O'Neill et al., 2014), root phenotypes (L. Ma et al., 2019; Nagel et al., 2009; Rascher et al., 2011), and effects of abiotic stressors (Kabiri et al., 2014; Li et al., 2019; Ye et al., 2003).

Keywords: plant roots, environmental stress, transparent soil, soil-less cultivation, hydroponics, aeroponics, drought, osmotic stress, salinity, temperature stress

Seznam zkratk

Zkratka - Anglické znění - Překlad

DWC - Deep water culture - Kultura v hluboké vodě

NFT - Nutrient film technique - Technika nutričního filmu

PEG - Polyethylenglykol - Polyetylén glykol

Ψ_w - Water potential - Vodní potenciál

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 1 |
| 2. Rostlinné kořeny | 2 |
| 3. Metody pěstování rostlin pro jejich výzkum | 5 |
| 3.1. Tradiční pěstování v substrátu | 5 |
| 3.2. Transparentní substrát..... | 7 |
| 3.3. Bezpůdní kultivace | 9 |
| 4. Kultivační systémy při studiu stresových faktorů v půdním prostředí | 14 |
| 4.1. Salinita a osmotický stres | 14 |
| 4.2. Stres suchem | 17 |
| 4.3. Teplotní stres..... | 21 |
| 5. Závěr..... | 23 |
| 6. Bibliografie | 24 |

1. Úvod

Rostlinné kořeny jsou klíčovou, avšak často skrytou součástí rostlinného organismu. Poskytují aktivní rozhraní mezi pletivou rostlin a půdou. Z důvodu sesilní povahy rostlin je na jejich kořenový systém vyvíjen nárok obstarat veškerou potřebnou vodu a živiny z půdy (Judd et al., 2015; Meister et al., 2014). Kořeny se během evoluce adaptují k podmínkám půdního prostředí, ale jejich růst je taktéž během ontogeneze ve velké míře ovlivňován právě heterogenním půdním prostředím a uzpůsobuje se tak, aby kořeny dosáhly míst bohatých na potřebné zdroje (Meister et al., 2014; Sainju et al., 2017). Není snadné vytvořit rovnováhu mezi kořenovou architekturou s postačujícím přístupem k živinám a řádnou oporou, aniž by rostlina musela vynaložit přílišné množství energie. Kořeny poskytují rozhraní mezi rostlinou a růstovým médiem (většinou půdou) (Judd et al., 2015). Ačkoliv jsme zatím nebyli schopni rozluštit jejich přesnou evoluční historii, na význam kořenového systému pro přežití v suchozemských podmínkách, poukazují i fosilní nálezy, které potvrzují, že se kořeny vyvinuly alespoň dvakrát (Augstein & Carlsbecker, 2018).

Ačkoliv se na první pohled může zdát, že výzkum kořenů má význam pouze pro laboratorní práce, opak je pravdou. Znalosti o funkci kořenů a jejich fenotypů nám mohou pomoci při šlechtění odolnějších a přizpůsobitelnějších kultivarů (Lynch, 2022). Tím přispívají ke zvýšení zemědělské produkce, boji se škůdci a fytoextrakci.

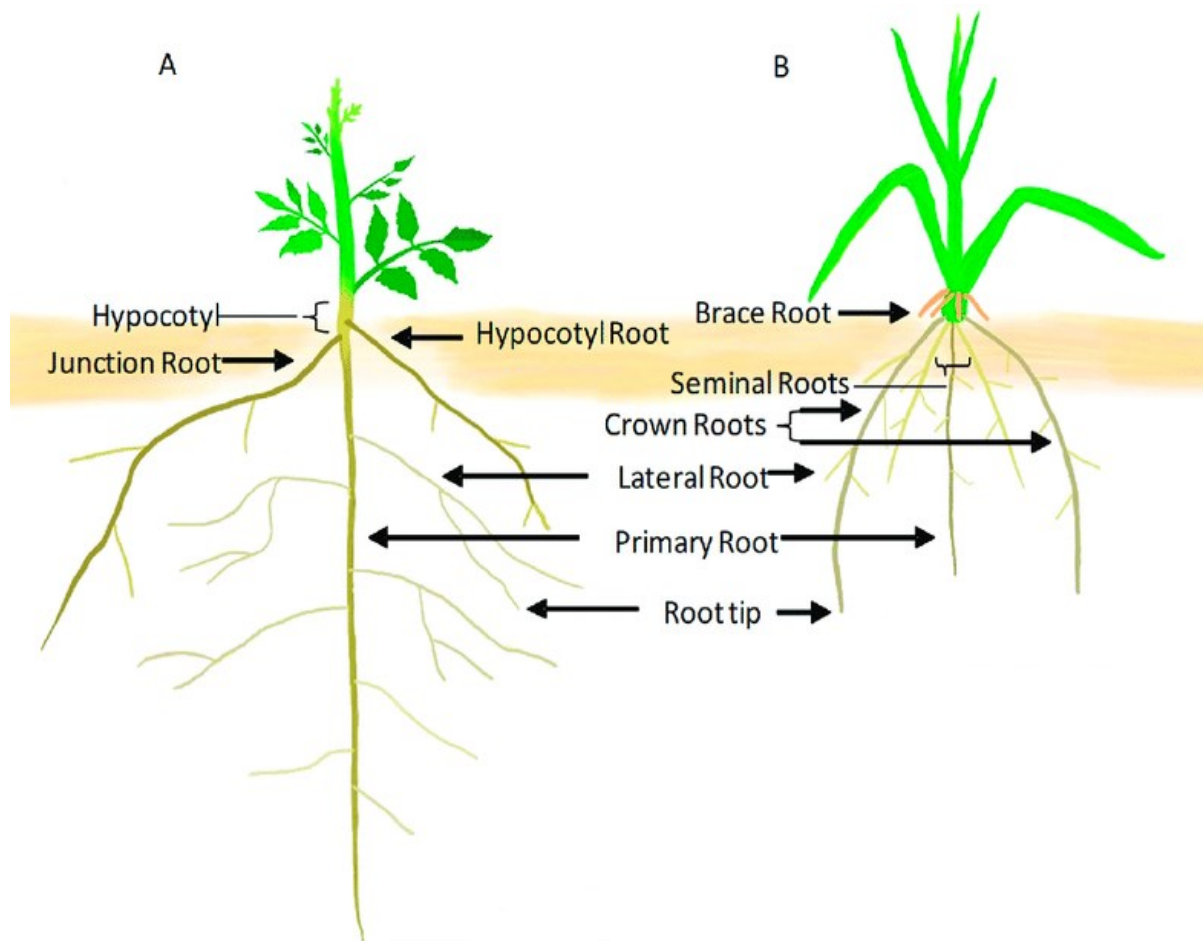
Významnou překážkou studia kořenů je jejich samotná kultivace, sklizení a měření, bez toho, aniž bychom poškodili rostlinný materiál. Proto bylo mnoho kultivačních metod vytvořeno přesně pro umožnění efektivního výzkumu kořenů. Tato práce se bude zaměřovat na využití kultivačních systémů při experimentálních kultivacích rostliny a jejich využití ve výzkumu odpovědí kořenového systému rostliny na podmínky prostředí.

2. Rostlinné kořeny

Rostliny jsou sesilní organismy, tím pádem jsou nucené se adaptivním růstem přizpůsobit heterogenitě prostředí a změnám v lokální dostupnosti zdrojů. K získávání vody, živin a energii bez možnosti pohybu je třeba konstantních úprav uspořádání jejich rostlinného těla. Biotické faktory a abiotické faktory ovlivňují prostorovou distribuci a formování kořenového systému (Meister et al., 2014). Morfologie kořenového systému tak odpovídá na potřeby rostliny a zároveň dostupnost potřebných látek v okolí (Judd et al., 2015).

Hlavními mechanismy, které přispívají k vysoké míře adaptability kořenového systému jsou větvení, produkce laterálních kořenů a kořenových vlásků, tvorba růstových os, nastavení úhlů větvení a tloušťky kořenů. Větvení kořenů je kontinuální proces, který nevyžaduje ukončení větvení kořenu předchozího řádu. Postupně se produkují jemnější a jemnější kořeny což drasticky snižuje spotřebu energie a investici biomasy (Robin et al., 2021). Frekvence, s kterou se tvoří laterální kořeny není nijak vázána na specifický počet buněčných dělení nebo vzdálenost, ale na konkrétní interakci faktorů vnitřního z vnějšího prostředí - např. transport a syntéza auxinu, vnímání gravitace, míru zavlažení a mechanické stimuly (Dastidar et al., 2012). Díky laterálním kořenům může rostlina prozkoumat velký objem půdy (von Wangenheim et al., 2020). Naopak, tvorbou silnějších kořenů (růst primárních pletiv) se může systém rychle přizpůsobit na mechanický stres nebo nízkou hladinu kyslíku (Potocka & Szymanowska-Pulka, 2018). V neposlední řadě, kořenové vlásky výrazně zvyšují absorpční povrch, zlepšují kontakt s půdními částicemi a jejich zakládáním rostlina zvyšuje příjem důležitých iontů jako jsou Ca^{2+} , K^+ , NH_4^+ , NO_3^- , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cl^- a H_2PO_4^- (Gilroy & Jones, 2000).

Nejčastěji jsou kořenové soustavy rozděleny do dvou kategorií podle jejich morfologie, tap root systém a vláknitý kořenový systém (viz. Obrázek 1). Toto dělení je trochu zjednodušené, nicméně dostačující pro potřeby této kapitoly. Vlákňitý kořenový systém je evolučně starší a vyskytuje se hlavně u jednoděložných rostlin a kaprad'orostů (Oloyede, 2012). Skládá se z mnoha adventivních kořenů, které mají podobnou délku a tvar. U kořenového systému tap root (někdy také označovaného jako allorhizní) se tvoří dominantní hlavní kořen, ze kterého se odvětvují kořeny postranní. Tap root se vyskytuje především u nahosemenných a dvouděložných rostlin (Santos Teixeira & ten Tusscher, 2019).



Obrázek 1 Adaptováno z: (M. Sharma et al., 2021). Diagram znázorňující dva hlavní typy kořenových systému dle jejich morfologie. A - kořenový systém tap root; B - vláknitý kořenový systém.

Role jednotlivých kořenů v rámci kořenového systému se mohou lišit. Nejjemnější kořeny se primárně účastní absorpce a transportu, zatímco kořeny nižšího řádu postupně ztrácejí své absorpční funkce a hrají důležitější roli v transportu, stabilitě a distribuci jemnějších kořenů vyšších řádů (Augstein & Carlsbecker, 2018; Wang et al., 2019). Vývoj nových laterálních kořenů je z velké míry závislý na půdním prostředí. Větvení kořenů se zvyšuje v oblastech bohatých na živiny nebo kvůli kompenzačnímu růstu v reakci například na herbivorii (McNickle & Evans, 2018). Nové kořeny vyrůstají z mateřského v místech, které přijdou do kontaktu s vodou (von Wangenheim et al., 2020). Tato adaptivní odpověď na okolí, zvaná hydropatterning, indukuje větvení a je v rostlinné říši vysoce konzervovaná. Vývojová kompetence hydropatterningu je ale zároveň do značné míry omezena na meristematickou zónu. Vodní gradienty jsou rozpoznány na kořenové špičce, zanechávajíc poziční informaci později spouštějící iniciaci růstu laterálního kořene (Morris et al., 2018).

Důkladná znalost rostlinných kořenů nám dovoluje zdokonalování zemědělských technologií. Potenciálně tak ovlivňuje komerční pěstování (Ahmadloo et al., 2018; Lynch, 2022). Je proto nutné porozumět faktorům, které ovlivňují kořenový systém a jejich funkci (Judd et al., 2015). Hlavně se jedná o úhel růstu kořene, poměr axiálních kořenů a hustotu větvení laterálních kořenů. Strmější růst kořenů je důležitý nejen pro schopnost vyrovnat se se suchem, ale zároveň pro získávání N, jelikož se N ve většině typů půd rychle mění na nitrát, který prosakuje do nižších vrstev (Lynch, 2022). Přesná fenotypizace kořenů je obtížná a vyžaduje specifické techniky kultivace umožňující vizualizaci a kvantifikaci změn v architektuře kořenového systému

3. Metody pěstování rostlin pro jejich výzkum

Metody pro studium a kvantifikaci architektury kořenového systému rostlin a jejich vlastností se v průběhu let vyvíjely. Mnohé z tradičně používaných technik (vykopávání kořenů z půdy, používání rhizotronů, jejich dokumentace a odhad délky v jednotlivých tloušťkových kategoriích) jsou časově náročné a nákladné, a to i po příchodu počítačových systémů schopných provádět charakterizaci kořenů (Judd et al., 2015). K dalšímu usnadnění a zjednodušení výzkumu kořenů se používají alternativní metody kultivace rostlin. Jednou z jejich hlavních výhod je snadnější přístup ke kořenovým systémům rostlin, což nám umožňuje studovat neporušený nebo alespoň méně poškozený kořenový systém. Následující kapitoly se zaměří na různé metody používané pro experimentální kultivace rostlin a jejich srovnání.

3.1. Tradiční pěstování v substrátu

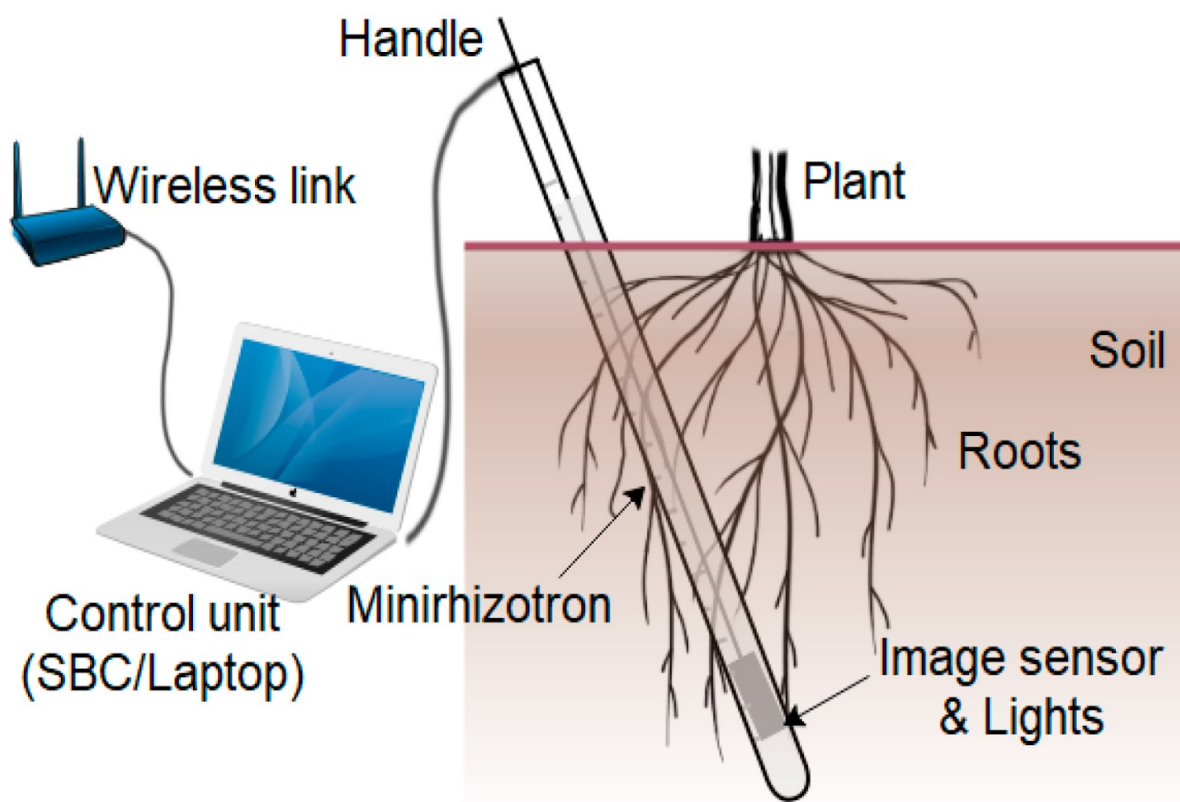
Konvenční nebo také moderní industriální zemědělství bývá definováno pěstováním plodin v půdě se zavlažováním a aktivním využitím hnojiv, pesticidů a herbicidů (Barbosa et al., 2015). Jedná se o "přirozený systém" k němuž se kořenový systém adaptoval během evoluce, zahrnující široké spektrum interakcí (O'Neill et al., 2014). Studium kořenového systému v půdním prostředí je výhodné v tom, že můžeme rostliny pozorovat v "přirozeném prostředí" a zkoumat tak jejich interakci s abiotickou i biotickou složkou okolního substrátu. Avšak, při pěstování v substrátu je jen stěží možné udržet plně standardizované parametry substrátu (vlhkost, pH, mechanické vlastnosti, koncentrace živin) konstantní a homogenní (Bergmann et al., 2016; Valentine et al., 2012). To taktéž vede k tomu, že není možné studovat pouze jeden typ stresoru izolovaně od ostatních. Například není možno zkoumat stres suchem bez navození mechanického stresu vysychajícím substrátem (Osmolovskaya et al., 2018).

Změny půdních vlastností, jako pH, objemu vody, dostupnosti kyslíku, pevnosti, hustoty a velikosti agregátu mohou ovlivnit růst kořenového systému a míru příjmu živin a vody kořeny (Schmidt et al., 2012; Valentine et al., 2012). Kořenový systém konstantě vyhledává živinová ložiska a interaguje s okolním substrátem. Zatímco kořeny mění fyzické a chemické vlastnosti půdy kolem nich, jejich architektura je sama o sobě pozměňována dostupností živin a vody, elementární toxicitou nebo přílišným zasolením (H. F. Downie et al., 2015). Zároveň, prostorové variace ve vlastnostech půdy jsou jedním z hlavních důvodů, proč je tak

složité studovat kořeny v terénních podmínkách (Meister et al., 2014). Avšak, ani pěstování rostlin v květináčích není ideální, jelikož může velice jednoduše docházet k zamotání a poškození kořenů z důvodů omezení objemu pro jejich růst, hmotnosti zeminy a nedostatečnému odtoku vody (Adekunle et al., 2016).

Tradiční metody měření kořenů pěstovaných v půdě zahrnují extrakci a vymývání kořenů jsou destruktivní a pomalé, avšak potřebné z důvodu neprůhlednosti daného substrátu (Gregory et al., 2009). Nicméně nedávné technologické pokroky včetně skenerů, fluorescence a na radiaci založených skenovacích technik dovolují nedestruktivní průzkum kořenového růstu a interakcí mezi půdou a kořeny. Tyto zobrazovací techniky poskytují pohled na strukturu půdy, fyziologické procesy a další (H. F. Downie et al., 2015).

Další moderní metodou pro zkoumání kořenových systémů jsou minirhizotrony (viz. Obrázek 2). Avšak i tato metoda, využívající kameru spuštěnou do skleněné trubice zanořené do půdy má své nedostatky. A to především pozorovatelnost pouze kořenů těsně se dotýkající trubice a neschopnost rozeznat od sebe kořeny různých rostlin (Rahman et al., 2020).



Obrázek 2 Adaptováno z: (Rahman et al., 2020). Schéma terénního použití minirhizotronu.

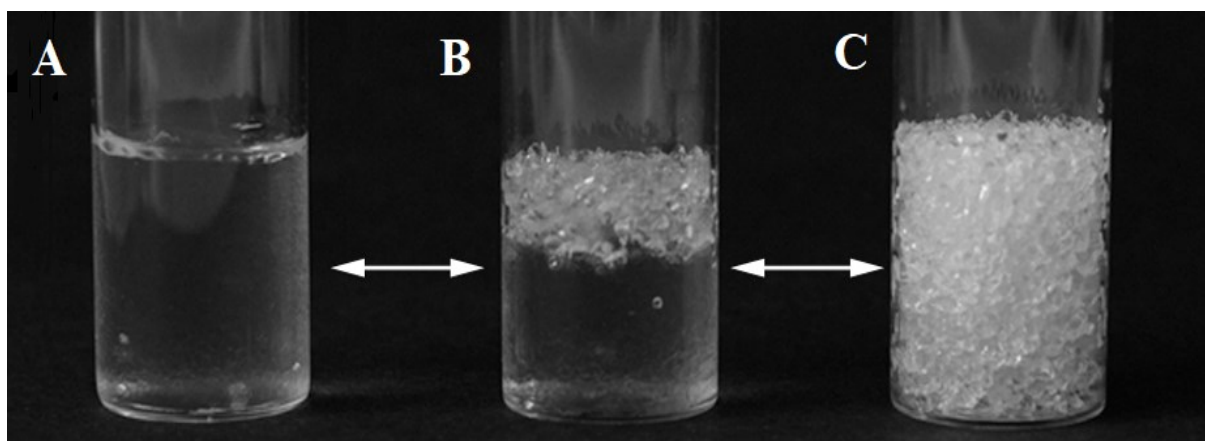
3.2. Transparentní substrát

Jedním z možných řešení neprůhlednosti půdy je vývoj heterogenních, poréznych a průhledných polymerů, které lze použít k napodobení půdních podmínek při výzkumu kořenů – transparentní půda (H. Downie et al., 2012). Transparentní půda umožňuje zobrazení kořenů rostlin *in situ* (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014) a použití mnoha technik, jako je konfokální laserová skenovací mikroskopie, optická projekční tomografie a mikroskopie se světelným plátem, které lze použít v kombinaci s fluorescencí k vytváření 3D snímků. Váleček fytagelu, ve kterém semenáček roste, je pomocí v skleněné kapiláry nebo průsvitné pipetové špičky umístěn dovnitř mikroskopu, který s celou rostlinou pomalu otáčí a tvoří tak 3D záznam povrchu kořene (H. F. Downie et al., 2015).

Existují různé typy transparentní půdy. Jedním z příkladů je Nafion, syntetický fluoropolymer na bázi sulfonovaného tetrafluorethylenu. Umožňuje kontrolu vlhkosti, protože se jedná o granulovaný, vodou nenasycený substrát, avšak pro zobrazování může být nasycen roztokem s odpovídajícím indexem lomu (viz. Obrázek 3), tak aby dosaženo jeho transparentnosti (H. Downie et al., 2012; H. F. Downie et al., 2015; Helen F. Downie et al., 2014).

Další, levnější, typ průhledné zeminy se vyrábí sférikací hydrogelů biopolymerů. Vyrábí se kapáním směsi alginátu a gellanu (1:4) do roztoku $MgCl_2$ za konstantního míchání. To vytvoří průhledné gelové kuličky, které jsou následně ponořeny do živného roztoku dle potřeby. Rostlina roste v průhledné nádobě kompletně naplněné tímto substrátem (L. Ma et al., 2019). K dispozici jsou také transparentní křemičité substráty (práškový nebo granulovaný amorfni oxid křemičitý), které výzkumníkům umožňují modelovat růst rostlinných kořenů v substrátech jako např. jíl a hrubozrnný písek (Sadek et al., 2002; Yuan et al., 2019).

Průhledná půda je vhodná pro růst různých rostlin. Již byly úspěšně vypěstovány *L. sativa* (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014) *N. tabacum*, *N. benthamiana*, *A. thaliana*, *P. multiflora* (O'Callaghan et al., 2018) a *G. Max* (L. Ma et al., 2019).



Obrázek 3 Adaptováno z: (H. Downie et al., 2012). Pěstební nádoby naplněné transparentním substrátem. A- transparentní substrát je plně zalit vhodným médiem a proto plně transparentní, je tak připraven k vizualizaci. B- transparentní substrát je částečně zalitý médiem. C- transparentní substrát je plně dehydratován, v tomto stavu je neprůhledný.

Strukturální podobnost průhledné půdy s normální půdou má četné výhody. Dají se s ní modelovat různé typy půd dle velikosti částic, což vytváří požadovanou porozitu (H. Downie et al., 2012). Narozdíl od aeroponie poskytují kořenovému systému mechanickou oporu, která je přirozenější než agarová plotna. Je lepší než dříve používaný fytigel a agar ve formě litých ploten, což jsou homogenní pěstební média nasycená vodou, která ve vyšších vrstvách nepropouštějí ke kořenům dostatek kyslíku a při růstu pouze na povrchu omezují kořenový systém na 2D strukturu. Zároveň mají výrazně odlišnou mechanickou odolnost a komplikují tak interpretaci výsledků (H. F. Downie et al., 2015). Další nevýhodou gelových růstových médií v porovnání s transparentním substrátem, je jejich nepropustnost pro většinu forem radiace, což bránilo vizualizaci kořenů. Naopak kultivační systémy, které umožňují snadný přístup ke kořenům a jejich extrakci, jako je hydroponie a aeroponie, neposkytují kořenové růstové podmínky srovnatelné s podmínkami v substrátu. V těchto systémech jsou kořeny buď plně suspendovány nebo částečně podpíraný inertními substráty, což vede ke změně struktury kořenového systému a kořenových fenotypů (L. Ma et al., 2019). Transparentní půda může spolehlivě napodobovat typické podmínky, je kompatibilní s mnoha vizualizačními technikami a zároveň poskytuje homogenní rozptýlení živin a adekvátní kontrolu vlhkosti. To umožňuje například studium populací mikrobů a hlístic v rhizosféře *in situ* (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014; O'Callaghan et al., 2018). Na druhé straně transparentní půda stále nese některé nevýhody spojené s používáním půdy při pěstování rostlin, jako je potřeba velkých pěstebních prostor, a přináší nové problémy, například vysoká cena substrátu.

3.3. Bezpůdní kultivace

Tyto techniky jsou využívány pro studium mnoha aspektů výzkumu rostlinné biologie, výživy, toxicity těžkých kovů, vlivu abiotických stresorů, funkci kořenů a kořenové anatomie.

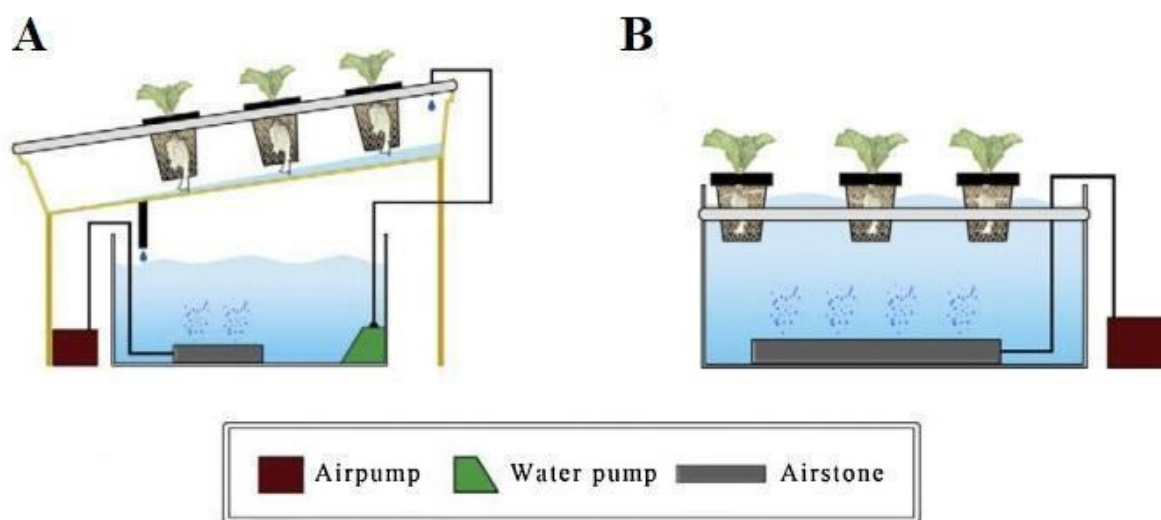
Nejčastěji využívanými systémy jsou hydroponie a aeroponie. Velice důležitým benefitem těchto metod je nízká spotřeba vody (Barbosa et al., 2015), živin a elektřiny na jednotku plochy (U. Sharma et al., 2018). V komerčních kultivacích tyto systémy ušetří až 99 % vody, 50 % živin a 45 % času v porovnání s pěstováním rostlin v půdě (Lakhari et al., 2018).

Hydroponie je metoda pěstování rostlin bez využití půdy. Rostliny jsou pěstovány s kořeny kontinuálně nebo přerušovaně vystavenými minerálnímu roztoku živin (Sankhalkar et al., 2019; von Bieberstein et al., 2014). Zároveň je kořenům poskytováno dostatečné množství kyslíku, aby se předešlo hypoxii. Parametry média jako pH, teplota a osvětlení jsou optimalizovány pro zajištění vyhovujících podmínek růstu. Tyto parametry musejí být konstantně monitorovány. Je nezbytné zamezit hlavně kontaminaci a hypoxii růstového média. Narozdíl od hypoxie, které lze předcházet poměrně jednoduchým mechanickým provzdušňováním, (Adil & Jeong, 2018) předcházení kontaminacím je obtížné. Vyžaduje naprostou pečlivost při dodržování hygieny v kultivačních prostorách, bariéry pro zabránění vniku létavého hmyzu a filtrační systémy přívodu vody a vzduchu (Koseki et al., 2011).

Hydroponie původně vznikla jako zemědělská metodika pro kultivaci plodin (Sankhalkar et al., 2019). Oporu rostlinám mohou poskytovat organické a anorganické materiály jako písek, expandovaný jíl, štěrk, minerální vata, perlit, rašeliník, kokosové vlákno, kůra (Adekunle et al., 2016; Sankhalkar et al., 2019). Či už jsou pro růst kořenů využity různé materiály, nebo jsou kořeny ponechané ve volném prostoru, manipulace s nimi je zpravidla jednoduchá a nenáročná. Během jejich odběru nedochází k vážnému poškození jak kořenů, tak ani zbytku rostliny (Lakhari et al., 2018; Vaughan et al., 2011).

Hydroponické systémy dělíme na otevřené a uzavřené, v závislosti, na tom, zdali je médium v rámci systému recyklováno. Kultura s médiem využívá inertních struktur k poskytnutí podpory pro kořeny, plochu pro kultury bakterií a fyzickou filtraci roztoku např. skelná vata (Yep & Zheng, 2019). Nejčastější typy těchto systémů jsou nutrient film technique (NFT), deep water culture (DWC) (viz. Obrázek 4). NFT využívá konstantního mělkého proudu roztoku skrz kanály, objem roztoku je kontrolován sklonem kanálů a silou pumpy. Růst tedy probíhá v podmínkách bohatých na kyslík. Nevýhodou je náchylnost stále namáčených částí kořenů k plísním. DWC bývá definována jako systém s konstantní hladinou cirkulující vody, kdy jsou kořeny úplně ponořené do roztoku a zbytek rostliny je suspendován na plovoucí

platformě. Nároky na okysličování živného roztoku jsou zvýšené, jelikož celý kořenový systém je konstantně ponořen. Zatímco, malé rostliny a rostliny s krátkou kultivační dobou (okurky, ředkvičky) si v tomto systému vedou dobře, velké rostliny a rostliny s dlouhou kultivační dobou v DWC neprospívají (Lee & Lee, 2015). Navíc je tento systém náchylný k řasové kontaminaci a jejich následnému rychlému růstu, což vede ke změně koncentrace rozpuštěného kyslíku a pH média (Bawiec et al., 2019).



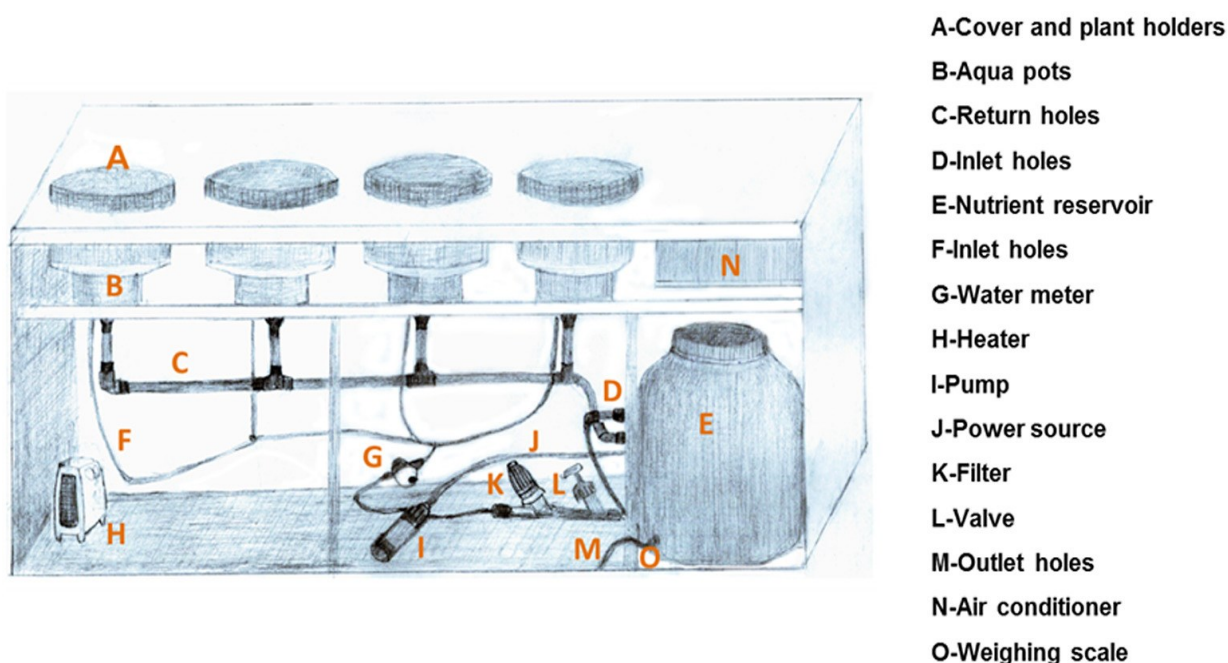
Obrázek 4 Adaptováno z (Lee & Lee, 2015). Diagram znázorňující dva hlavní typy hydroponických systémů dle metody zavlažování rostlinných kořenů kultivačním médiem. A- hydroponický systém typu NFT. B- hydroponický systém typu DWC.

V aeroponických systémech volně visí kořenové systémy v tmavých komorách a jsou poprašovány jemnými kapénkami živného roztoku, (Ritter et al., 2001; von Bieberstein et al., 2014) ideálně 30-100 mikronů v průměru, zatímco nadzemní část rostliny roste nad rozprašovací komorou (viz. Obrázek 5) (Lakhiar et al., 2018). Nároky na čistotu a okysličení roztoku jsou stejné jako u hydroponie. Podobně jako u rostlin v půdě i v aeroponických systémech je dostupnost živin úměrná objemu živného roztoku, se kterým přijdou kořeny do styku (He et al., 2007). Stejně jako u hydroponických technik je před umístěním do systému potřeba naklíčit semena externě (Vaughan et al., 2011).

Aeroponické systémy byly úspěšně využity pro studium růstových modelů nedestruktivně, hlavně díky schopnosti pozorovat a manipulovat s celou rostlinou (Erel et al., 2019). Již řadu let jsou využívány jako výzkumný nástroj v kořenové fyziologii a jsou doporučenou technikou pro přesnou a jednoduchou kontrolu a manipulaci živin, koncentraci plynů, teploty a vlhkosti

kultivačních podmínek (Tafesse et al., 2021). Využití aeroponických systémů jako výzkumného nástroje demonstrovalo absenci dalších stresorů, například hypoxie, nevhodného zalévání a ukládání soli v kořenové zóně (Albornoz & Heinrich Lieth, 2015; Sagers et al., 2017; Tafesse et al., 2021). Mechanické vlivy jsou minimalizované, což zabraňuje využití aeroponie pro jejich výzkum, ale otevírá nové možnosti odebráním velice proměnlivého prostředí (Tafesse et al., 2021).

Zároveň, absence substrátu, chovajícího se jako vyrovnávacího elementu, vystavuje rostlinu nebezpečí úplného kolapsu během krátkého období. Například při výpadku proudu nebo technické poruše. Navíc tyto systémy vyžadují konstantní údržbu a některé komponenty jsou náchylné k selhání nebo únavě materiálu. Porucha nebo ucpání zamlžovacích trysek může omezit přístup rostliny k vodě, způsobit vadnutí a napáchat tak nevratné škody (Tafesse et al., 2021).



Obrázek 5 Adaptováno z (Tafesse et al., 2021). Diagram znázorňující aeroponický systém a jeho základní komponenty (A-O).

Bezpůdní metody kultivace rostlin jsou schopny zprostředkovat i růst větších kořenových systémů, ulehčují tak měření a monitorování kořenové architektury. Dále umožňují mnohem přesnější opakování pokusů ve velkém měřítku, čímž hodnotně přispívají k výzkumu (Gregory et al., 2009).

Pro měření struktury kořenových systémů pěstovaných mimo půdu je možné použít různé metody. Jednou je i nově vyvinutá metodika založená na kořenové kapacitanci, která nabízí rychlý a nedestruktivní postup pro poměrně přesný odhad velikosti kořenového systému za využití minimálního vybavení (Aulen & Shipley, 2012; Erel et al., 2019). Sledování kořenové kapacitance představuje hodnotný přístup nedestruktivního měření kořenového vývoje v aeroponických systémech a otevírá nové příležitosti pro kontinuální pozorování kořenového růstu (Erel et al., 2019). Při testech na rostlinách pěstovaných v půdě, avšak neobstála (Aulen & Shipley, 2012). Metoda je založená na měření kapacitance mezi elektrodou vloženou k základnou stonku a elektrodou ponořenou do substrátu nebo média. Výzkum ukazuje, že změřená kapacitance je nepřímo úměrná vzdálenosti mezi elektrodami. Během měření může snadno dojít k artefaktům, což je nevýhodou této metody (Dietrich et al., 2013).

Bezpůdní metody jsou obecně optimální pro výzkum rostlin, jelikož nabízí prostředí schopné zamezit přístup půdních parazitů, kontaminaci jinými organismy a poskytnout rigorózně kontrolovaný ekosystém (von Bieberstein et al., 2014). Díky tomu se chemické postřiky využívají jen v případě selhání mechanických bariér (sítky, filtry) a nezasahují do výsledků experimentů (Adekunle et al., 2016). Taktéž je možné volně manipulovat s podmínkami v kultivačním systému (Lakhari et al., 2018). V případě výzkumu příjmu minerálních látek rostlinou jsou bezpůdní metody nepostradatelnými nástroji, jelikož umožňují přesnou kontrolu koncentrace mikro a makro elementů v prostředí.

I přes jejich neustálý vývoj a velký potenciál, bezpůdní metody pěstování rostlin sebou nesou problémy, které mohou odradit od jejich výběru pro experiment. Největšími nevýhodami jsou změna morfologie a interakce rostlinných kořenů se substrátem. Neopomenutelná je však i technická náročnost řešení rizik spojených s tvorbou nedostatku kyslíku a rozsáhlé negativní následky kontaminace systému (Lakhari et al., 2018).

Častým a významným problémem hydroponických systémů je také kontaminace média řasami. Hlavními počátkami kontaminace jsou nádrž s médiem, minerální vata držící rostlinu nebo rostlina samotná. Řasové nánosy působí ve studiích komplikace snižováním schopnosti kořenů přijímat živiny a následně ovlivňují růst rostliny. Zároveň pozměňují složení média, mohou vypouštět toxické produkty a indukují změny transkriptomu a proteomu rostlin (Conn et al., 2013). Úspěch hydroponie proto závisí na zdraví semenáčků, řádné sterilizaci semen a údržbě média.

V neposlední řadě, s vyšší technickou náročností jde ruku v ruce těžší škálování pokusů, časové vytížení při zajišťování sterility systému a dražší specializované materiály (Conn et

al., 2013). Navíc, jelikož jsou tyto systémy závislé na konstantním přísunu elektřiny, jakýkoliv dlouhodobější výpadek proudu zastaví dodávku živin a případného umělého osvětlení, což by mělo permanentní následky na růst zkoumaných rostlin a výsledky experimentu (Lakshari et al., 2018).

Hydroponické kultury umožňují vizualizaci celého kořenového systému, a proto jsou často využívány pro studium raného vývoje rostlin (Watt et al., 2006). Avšak hydroponicky pěstované rostliny neodpovídají chováním a strukturou kořenového systému reálným, půdním podmínkám, kvůli nedostatku opory a nepřírodnému způsobu zavlažování (Kiyomiya et al., 2001; Nagel et al., 2009). Transparentní substrát nabízí alternativu kompenzující tento nedostatek (Nagel et al., 2009). Ve výzkumu byl tento model využit pro pěstování rostlin na zkoumání kořenového fenotypu (L. Ma et al., 2019) nebo taky mnoho studií zaměřujících se na různé aspekty rostlinných interakcí s kořenovými mikroorganismy (Jones et al., 2021; K. Sharma et al., 2020).

Vývoj hydroponie, aeroponie a transparentních substrátů umožňuje lépe studovat rostliny v různých podmínkách. Přináší ale také překážky v podobě určitých fyziologických a morfologických změn (Kiyomiya et al., 2001; Nagel et al., 2009). Nadcházející kapitoly proto pojednávají o rostlinných stresorech a možnostem jejich studia.

4. Kultivační systémy při studiu stresových faktorů v půdním prostředí

Podmínky a procesy, které se vyskytují blízko povrchu kořene, v rhizosféře, ovlivňují morfologii, růst a funkci kořenů (Gregory et al., 2009). Abiotické faktory, jako je nedostatek vody, mohou způsobit drastické změny v struktuře kořenového systému rostliny. V suchých klimatech s dobře odvodněnou půdou se rostliny spoléhají na podzemní vodu a mají tak hluboké kořeny. Naopak např. v půdě, která je permanentně smáčená mají rostliny povrchové kořeny, aby se vyhnuli hypoxii (Fan et al., 2017; Sainju et al., 2017). Navíc, biologické agens, jako jsou bakterie a houby, v půdě vytvářejí úzké vztahy s kořeny rostlin a ovlivňují jejich vývoj a růst. Optimální reakce kořenů na vnější podmínky je nezbytná pro přežití rostlin (Augstein & Carlsbecker, 2018).

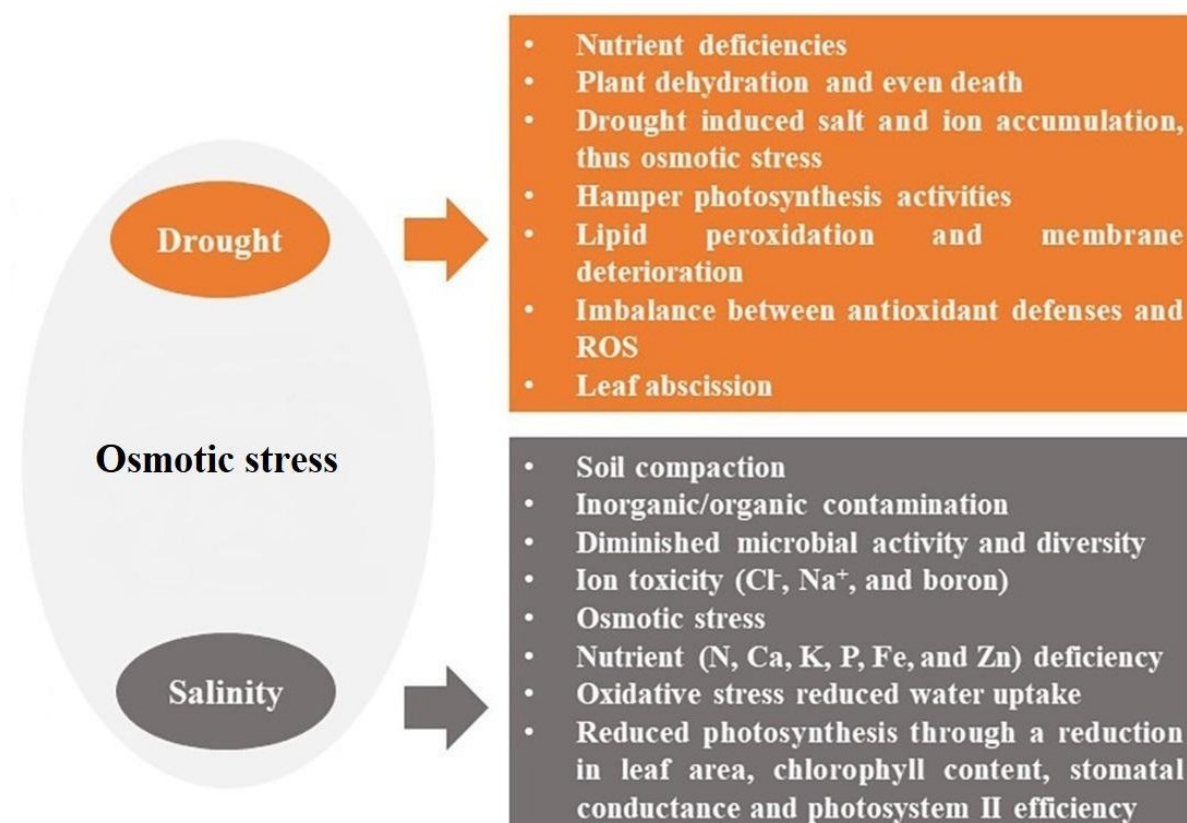
Zemědělské plodiny jsou vystaveny působení různých stresorů, jako jsou extrémní teploty, zasolení půdy, UV, hypoxie, toxické kovy a sucho. Přibližně 75% světové půdní plochy je ovlivněno nedostatkem vody a jen 13% orné půdy se může pyšnit oproštěním se od tohoto nedostatku. Růst globálních teplot způsobený změnami klimatu bude nadále tuto situaci zhoršovat (Shehzad et al., 2021). Voda a N jsou jedny z hlavních limitujících zdrojů v zemědělské produkci. Oba zdroje mají tendenci procházet hlouběji do půdy a stávají se tak méně dostupné. Boj s těmito stresory pomocí zavlažování a hnojení drasticky zasahuje do našeho životního prostředí a není dlouhodobě udržitelný (Lynch, 2022).

Vztah mezi různými abiotickými stresy má často nepředvídatelné následky. Jeden z nich může navodit jiný, například zvýšená teplota navozující vodní stres a zvyšující míru evapotranspirace. Mimoto se vyskytují synergistické následky. Například osmotický stres může zhoršit poškození v přítomnosti tepelného stresu (Shehzad et al., 2021). Jejich studium je příležitostí pro selekci vhodných genotypů s vyšším potenciálem pro přežití a zemědělskou produkci. Pro ilustraci významu experimentálních systémů byly vybrány osmotický stres, stres suchem a teplotní stres.

4.1. Salinita a osmotický stres

Zasolení půdy se globálně stalo jedním z hlavních environmentálních a socioekonomických problémů a projekce předpokládají další zhoršení (Hassani et al., 2021). Přílišné zasolení půdy, často efekt umělé závlahy a následné evaporace vody, ovlivňuje rostlinnou morfologii, metabolismus, produkci biomasy a maximální dosažitelnou rychlost fotosyntézy (viz.

Obrázek 6) (Li et al., 2019). Vysoké koncentrace solí navozují osmotický stres a mohou vést až ke odumření rostliny (Chen et al., 2009; Suwa et al., 2010).



Obrázek 6 Adaptováno z (Y. Ma et al., 2020). Schéma zobrazující následky stresu suchem a stresu zasolením na fyziologické procesy v rostlině.

Osmotický stres je následkem změny koncentrace rozpuštěných látek v substrátu, která navozuje změnu v pohybu vody přes rostlinné membrány. Osmotický stres se dá navodit suchem, zmrazením nebo zasolením (J. Liu et al., 2015; Shehzad et al., 2021). Ve výzkumu se pro jeho navození nejčastěji využívají soli nebo jiné osmoticky aktivní látky, např. mannitol, dextran nebo polyethylenglykolu (PEG), jelikož snižují vodní potenciál (Ψ_w) v okolí kořenů (J. Liu et al., 2015; Y. Ma et al., 2020; Tavakkoli et al., 2010). V mnohých studiích jsou využívány a vzájemně porovnány oba způsoby navození osmotického stresu (Alam et al., 2002; Kayacetin et al., 2020; Yadav et al., 2017).

Reakce rostlinného růstu na osmotický stres byla charakterizována jako kombinace snížení turgoru, omezení buněčné expanze, omezení růstu kvůli míře fotosyntézy a akumulaci iontů ovlivňující produkci některých metabolitů (Albornoz & Heinrich Lieth, 2015; Hassani et al.,

2021; Li et al., 2019). Ve výsledku dochází k vyšší energetické investici do kořenového systému, pro přizpůsobení struktury na kompenzaci nižší dostupnosti vody a vylučování solí, aby byl zajištěn dostatečný příjem vody a došlo k eliminaci osmotického stresu. Stále jsou však přesné mechanismy této odezvy nejasné (Erel et al., 2019; Rossi et al., 2015).

Ačkoliv mnoho studií zabývajících se zasolením vyvolaným stresem usuzuje, že chování rostliny v hydroponickém systému přesně napodobí polní podmínky, vztah mezi vodou a rostlinou se liší mezi hydroponickými systémy a půdou. V bezpůdním systému je příjem vody snižován pouze osmotickým potenciálem, který je generován solemi a udržován na konstantní úrovni, zatímco v půdě, matriční potenciál půdy (složka Ψ_w) ovlivňuje dostupnost vody a její příjem. Tento efekt může být horší v půdách s vysokou koncentrací Na^+ , které snižují dostupnost půdní vlhkosti a následný růst rostliny (Tavakkoli et al., 2010).

Z experimentů Tavakkoli a týmu (Tavakkoli et al., 2010) se jeví, že zasolení ovlivňuje rostliny pěstované bezpůdními technikami jinak než ty pěstované v půdě. Zatímco Cl^- ionty se v pletivech akumulují v obou systémech podobně, koncentrace Na^+ byla úměrná objemu vody v tkáních, a proto v hydroponických pokusech koncentrace Na^+ stoupala rychleji a dosáhla vyšší hladiny než u půdní kultivace. Důvodem se zdá být negativní náboj koloidních částic, který vychytává Na^+ . Pevná půdní matrix může ovlivnit zasolení dvěma hlavními způsoby. Zaprvé kationtovou výměnou komplexů soli ovlivňuje relativní aktivitu kationtů a aniontů v půdním roztoku (Chi Lin & Huei Kao, 2001), což se v hydroponii neděje. Zadruhé, důležitou vlastností zasolení v polních podmínkách jsou často přehlížené fyzické efekty solí, které s charakteristikami solného roztoku určují Ψ_w a příjem vody. Rostliny pěstované v zasolených půdách se musí vyrovnat nejen s efekty zasolení ale i Ψ_w půdy, zatímco v hydroponii je příjem vody limitován jen osmotickým potenciálem živného roztoku (Tavakkoli et al., 2010).

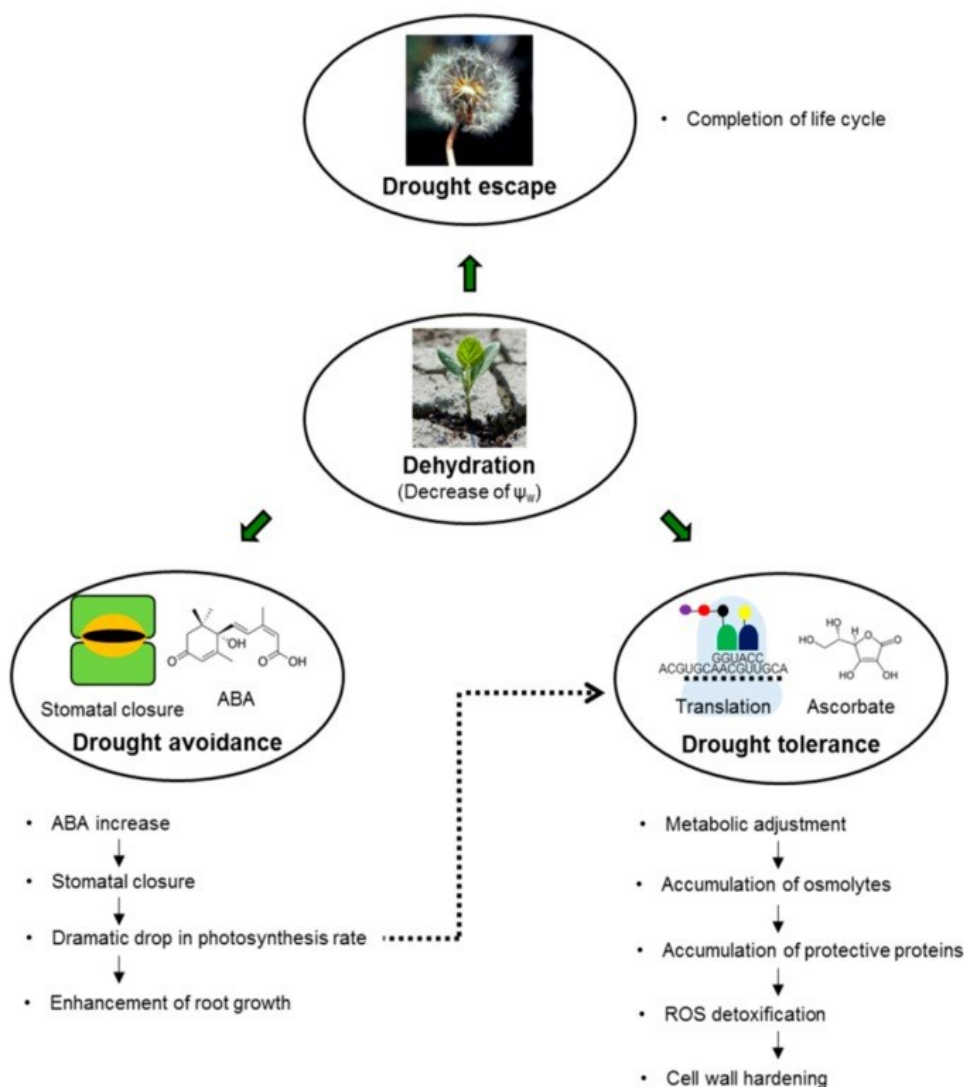
Hlavním překážkou v tomto výzkumu, jsou technické výzvy při kvantifikaci a popisu kořenové biomasy. Běžné metody jsou buďto destruktivní a náročné na práci (shovelomika), neposkytují dostatek informací (minirhizotron), nebo vyžadují vysoce sofistikované a nákladné vybavení (MRI nebo micro CT). Alternativním přístupem monitorování kořenového vývoje je měření kořenové kapacitance rostlin v aeroponickém systému (Erel et al., 2019).

4.2. Stres suchem

Dostupnost vody je zásadní pro prakticky všechny složky rostlinné fyziologie (Hazzouri et al., 2020). Sucho je nejdůležitějším a nejčastějším abiotickým stresem, který omezuje zemědělskou produkci narušováním růstu, vodních poměrů a efektivitu využívání vody v rostlinách (Bahavar et al., 2009; Carneiro-Carvalho et al., 2020). Změna klimatu je hlavním problémem, kterému čelí vodní zdroje v 21. století a může prodloužit trvání a závažnost sucha (Hosseini et al., 2017). Reakce rostlin na stres způsobený suchem závisí na druhu a genotypu, délce a závažnosti nedostatku vody, věku a stádiu vývoje (Kabiri et al., 2014).

Deficit vody ovlivňuje metabolismus, fyziologii a morfologii rostlin. Hlavními důsledky stresu ze sucha jsou snížená rychlost fotosyntézy a fixace dusíku, snížené dělení a prodlužování buněk, navození osmotického stresu, nižší turgor a růst rostlin (Bahavar et al., 2009; Hosseini et al., 2017; Y. Ma et al., 2020). Ke snížení míry fotosyntézy dochází z několika důvodů. Za prvé, hydroaktivní uzávěr průduchů snižuje přívod CO₂ do listů. Dále nedostatek vody mění vlastnosti a strukturu cytoplazmy a aktivitu enzymů. V neposlední řadě jsou při nedostatku vody struktury jako kutikula a buněčné stěny méně propustné pro CO₂ (Kabiri et al., 2014). Délka kořene vykazuje složitější chování, kde se za mírného sucha průměrná délka kořenů prodlužuje, protože se snaží hledat vodu, ale za velkého sucha se naopak snižuje (A. Ahmad et al., 2021; Carneiro-Carvalho et al., 2020).

Rostliny si vyvinuly komplexní řadu mechanismů k udržení vysokého Ψ_w v podmínkách sucha (Hazzouri et al., 2020). Obvykle se jedná o kombinaci strategií vyhýbání se stresu, tolerance a obnovy (viz. Obrázek 7). Udržení Ψ_w je dosaženo minimalizací ztrát vody transpirací a maximalizací příjmu.



Obrázek 7 Adaptováno z (Osmolovskaya et al., 2018). Schéma znázorňující tři možné odpovědi rostliny na stres suchem: únik, vyhýbání se, tolerance.

Aby se udržel turgor buněk při vodním stresu, buňky akumulují sloučeniny, jako jsou rozpustné sacharidy a prolin (A. Ahmad et al., 2021). Proces akumulace nízkomolekulárních osmolytů je znám jako osmotická úprava (A. Ahmad et al., 2021; Hosseini et al., 2017).

Si je považován za antistresové činidlo, které může snížit transpiraci, poškození buněčné membrány a zvýšit relativní obsah vody v listech v rostlinách. Si se může akumulovat v rostlinných pletivech a působí jako fyzická bariéra, která snižuje transpiraci kutikuly, a tak omezuje ztráty vody, Kromě toho se Si ukládá v xylému a zabraňuje zhroucení vodivých

pletiv při vysoké transpiraci v důsledku sucha, což vede ke zvýšení efektivity využití vody v rostlině (Carneiro-Carvalho et al., 2020).

Pro kultivaci rostlin pro výzkum sucha jsou používány jak substrátové, tak hydroponické a aeroponické kultury. Konvenční půdní systémy mají řadu výhod. Nejzřetelnější je těsná podobnost experimentálních podmínek se skutečným suchem v přírodě a zemědělství. Tyto modely adekvátně simulují krátkodobé sucho, které je v evropské zemědělské praxi vzhledem k měnícím se povětrnostním podmínkám nejčastějším případem (Osmolovskaya et al., 2018). Avšak obtížnost ovládnutí Ψ_w substrátu, prováděno změnami frekvence zavlažování, představuje zásadní omezení tohoto přístupu i přes poměrně snadný způsob gravimetrického měření hmotnostních změn (Bittelli, 2010). Reprodukovatelnost a předvídatelnost takových experimentů je vždy sporná (Verslues et al., 2006).

Z tohoto důvodu modely založené na vodní kultivaci, které mají předvídatelně snížený Ψ_w nutričního roztoku, mohou být pro vědecké účely velice výhodné. Existují dva způsoby, jak lze simulovat sucho ve vodních kulturách. Za prvé, kořeny rostlin v kultivačním systému mohou být vystaveny suchu, jsou-li části rostlinných kořenů odhalené na vzduch snížením průtoku kultivačního média (NFT, aeroponie) po dobu až osmi hodin. Délka expozice kořenů vzduchu umožňuje kontrolovat závažnost simulovaného sucha podle trvání a opakování procesu dehydratace. K monitorování se využívá skutečnosti, že Ψ_w listů alespoň do určité míry odpovídá indexu dostupnosti vody pro rostliny (Koyama et al., 2012; Osmolovskaya et al., 2018). Jedna ze studií, která tuto metodu využívala, se zabývala výzkumem vlivu sucha na antioxidační systém kořenů listové zeleniny (Koyama et al., 2012).

I přes jednoduchost výše uvedeného přístupu jsou pro dosažení požadované hodnoty Ψ_w rostlinné rhizosféry nejčastěji používány osmoticky aktivní látky měnící osmotický tlak okolí a snižující dostupnost vody. K podobným událostem dochází v půdě při poklesu obsahu vody, takže popsané podmínky dobře odpovídají přirozenému suchu. Tato strategie umožňuje přesné nastavení Ψ_w a efektivní sledování jeho úrovně, což vede k vysoké přesnosti, reprodukovatelnosti a mezi experimentální srovnatelnosti získaných dat (Hellal et al., 2018; Sunaina et al., 2016).

Je však zásadní vybrat vhodný osmolyt. Nízkomolekulární osmolyty (např. chlorid sodný) snadno pronikají buněčnými stěnami a plazmatickými membránami, zvyšují intracelulární osmotický tlak a vedou k zvýšení turgoru. Na druhé straně neiontové osmolyty příbuzné sacharidům (např. sorbitol a mannitol) se samy o sobě snadno účastní buněčného metabolismu, a tak mohou přímo ovlivnit výsledky experimentu (Osmolovskaya et al., 2018).

Díky cis-hydroxylové skupině se ochotně váží na kyselinu boritou a znemožňují tak například spolehlivý výzkum toxicity boru (Coskun et al., 2014).

Z tohoto důvodu je výhodné a vhodné použití biologicky inertních polymerních osmolytů. V současné době modely stresu ze sucha spoléhají na pravděpodobně nepropustný vysokomolekulární osmolytový PEG s průměrnou molekulovou hmotností 6 kDa nebo více (Zhong et al., 2018). Důležité je, že modely založené na roztoku s PEG umožňují sledování vzpamatovávání zkoumaných rostlin ze stresu suchem jejich přenosem do živného roztoku bez PEG. Jedním problémem, který je v modelu PEG dosud nedostatečně prozkoumán, je schopnost PEG tvořit komplexy s kovovými ionty, a tedy měnit dostupnost různých iontů pro rostlinu. Nicméně i za sucha se dostupnost iontů nakonec mění a snižuje (Osmolovskaya et al., 2018). Další neopomenutelnou komplikací je neblahý vliv PEG na integritu membrán. V jejich výzkumu, Schapire a tým zjistili, že pěstování rostlin v 30% roztoku PEG snižuje integritu plazmatických membrán kořenů, což vede k úniku elektrolytů přes membránu (Schapire et al., 2008).

Navzdory širokému použití mají modely založené na PEG určitá vnitřní omezení, která je třeba vzít v úvahu při plánování experimentů. Za prvé, živné roztoky obsahující PEG se vyznačují zvýšenou viskozitou, která snižuje difúzi kyslíku ke kořenům, a může způsobit hypoxii. Aby se tomu zabránilo, je třeba zajistit dodatečné provzdušňování. (Verslues et al., 2006) Avšak, je technicky náročné, aby malé modelové rostliny byly zásobovány vzduchem jednotlivě a může tak docházet k jejich hypoxii (Conn et al., 2013). Dalším možným problémem je absorpce a akumulace PEG o molekulové hmotnosti 4–8 kDa v kořenech rostlin, což může vést k poškození. Tyto PEG se hromadí v extracelulárních prostorách což snižuje jejich osmotický potenciál a vede k odvodnění buněk. Doprovodná částečná kořenová dysfunkce může nepředvídatelně ovlivňovat pozorované stresové reakce (Osmolovskaya et al., 2018).

Je však důležité zmínit systémy, které využívají inertní substrát, jako je vermikulit nebo perlit, jako náhražky půdy. Sucho je jednoduše navozeno úpravou zalévání. Výhodou tohoto přístupu je, že kořeny experimentálních rostlin lze snadno a bez poškození vytáhnout, aby bylo možné zkoumat změny Ψ_w rostliny související se suchem (Seminaro et al., 2017) nebo oxidační a metabolické reakce na kořenové úrovni (N. Ahmad et al., 2016). Určitou nevýhodou je naopak to, že zálivka se na rozdíl od půdní kultury neprovádí vodou, ale živným roztokem, takže dopad sucha zastavením zálivky je doprovázen vznikem dalšího stresového faktoru, tedy nedostatek minerálních prvků (Osmolovskaya et al., 2018).

4.3. Teplotní stres

Rostliny pod vlivem teplotního stresu vykazují nižší míru klíčení, poruchy růstu, sníženou fotosyntetickou aktivitu a problémy s příjmem živin (Kai & Iba, 2014; H. Liu et al., 2011). Globální změna klimatu a nárůst teploty vytváří předpoklady pro působení tohoto faktoru v širším měřítku. Zároveň může docházet k peroxidaci tuků a úniku elektrolytů. Tyto projevy jsou spojené s tvorbou reaktivních forem kyslíku. Může docházet jak k vratným, tak nevratným poškozením podle délky působení a míry výkyvu teploty. Kořeny bývají náchylnější k teplotním změnám než stonek, i proto poměr masy kořenů a stonku vysoce závisí na teplotě (Ye et al., 2003).

Půda v přirozených podmínkách vykazuje výrazný teplotní gradient a denní oscilace, což má na růst značný vliv (Kai & Iba, 2014). Naopak, laboratorní podmínky udržují konstantní a rovnoměrné teploty v celém kořenovém pásmu (He et al., 2007). Tento neobvyklý teplotní režim, kterému jsou kořeny vystaveny v laboratorních podmínkách, může být zdrojem nesrovnalostí mezi poznatky z terénu a laboratoře (Nagel et al., 2009).

Teplotní stres způsobuje snížení schopnosti přijímat makronutrienty a Fe (Aidoo et al., 2019) a musíme proto brát v potaz celkovou kořenovou plochu i s kořenovými vlásky, což je v půdních systémech velice obtížné (Lay et al., 2002). Je také důležité poukázat na to, že i když dlouhodobé působení chladu indukuje pomalejší růst, kvůli snížení exportu cytokininů a gibberelinů z kořenů a zvýšení exportu růstových inhibitorů z kořenů do zbytku rostliny, krátkodobé ošetření kořenů chladnějším médiem se prokázalo jako efektivní způsob akumulace užitečných látek v rostlině, což je mnohem náročnější při využití půdy jako substrátu (Chadirin et al., 2011). Mírný stres tak může být využit jako prostředek pro zlepšení kvality rostlin.

Úspěch hydroponických systémů ve vědě leží v udržování konstantního pH, teploty, obsahu kyslíku a elektrické vodivosti média (Shehzad et al., 2021). Využitím bezpůdních technik pro studium vysoké teploty kořenové zóny se minimalizuje vodní stres během experimentu, jelikož rostlinné kořeny nemají fyzické bariéry mezi nimi a roztokem. Výsledkem je vyšší dostupnost vody pro kořeny (Witbooi et al., 2021). Zároveň nedochází k ovlivnění kořenového chování rhizosférou, k čemuž by docházelo v půdních kulturách (Lay et al., 2002). Naopak, terénní experimenty jsou podrobeny heterogenním půdním podmínkám a podnebí, které mohou ovlivnit přesnost selekce stresového faktoru (Shehzad et al., 2021). Bezpůdní systémy dovolují kultivaci za rozdílných teplotních podmínek po celý rok. Zároveň umožňují chlazení média, které je méně energeticky náročné než chlazení vzduchu ve skleníku, tj. testování lokalizovaného působení vysoké teploty na nadzemní a podzemní

části rostliny (Chadirin et al., 2011). Chlazením kořenové část v bezpůdných systémech, zatímco je zbytek rostliny vystaven fluktuujícím vyšším teplotám, jsme schopni přesněji najít optimální podmínky pro danou rostlinu (Lay et al., 2002).

Navzdory tomu, některé rostlinné druhy vykazují slabý růst v hydroponických systémech kvůli nízké dostupnosti živin, hypoxii a častým řasovým kontaminacím (Shehzad et al., 2021). Kontaminaci řasami se dá zabránit opatřením kultivačních nádob víkem z černého, neprodyšného materiálu, například PET (Pant et al., 2018).

5. Závěr

V závěru, tato práce nabízí stručný, ale důkladný přehled kultivačních systémů využívaných při kořenovém výzkumu a jejich využití ve zkoumání rostlinného stresu.

První část práce poukazuje na rozdíly mezi půdou, transparentním substrátem a bezpůdními kultivačními systémy. I když jsou novodobější kultivační metody dražší a technicky náročnější, v porovnání s pěstováním v půdě mají značné výhody. Transparentní substrát vyrobený z polymerů nebo silikátů má s půdou mnoho společného. Jeho průhlednost nabízí mnoho možností, jak monitorovat rostlinné kořeny za použití nedestruktivních metod (H. Downie et al., 2012; Helen F. Downie et al., 2014).

Pro studie s velkým počtem rostlin je však vhodnější použít vertikální farmy založené na bezpůdních systémech jakými jsou hydroponie a aeroponie. Velikou výhodou daných systémů je možnost přesně manipulovat s jednotlivými aspekty živného média (pH, teplota, osmotický tlak, koncentrace iontů) (von Bieberstein et al., 2014). V návaznosti na tento fakt je možné využít bezpůdní systémy na výzkum vlivu jednotlivých abiotických stresorů na rostlinné kořeny bez zanesení souvisejících stresorů do systému (např. zkoumání stresu suchem bez změny mechanických vlastností substrátu) (Kabiri et al., 2014; Li et al., 2019; Ye et al., 2003).

Abiotické stresory se z důvodu globálního oteplování stávají mimořádně důležitými tématy vědeckého bádání. Jako reprezentativní příklady byly pro tuto práci vybrány stres ze sucha, osmotický stres a teplotní stres. Jejich působení na rostlinu má neblahý dopad na vývoj, architekturu a funkci kořenového systému což následně ovlivňuje celou rostlinu a ohrožuje její schopnost přežít. Druhá půlka této práce se zaměřuje na následky abiotického stresu na kořeny a následnou odpověď rostliny. Nejzásadnějšími efekty abiotického stresu na rostlinu je snížení fotosyntetické aktivity, změna turgoru, zpomalení růstu a menší produkce biomasy (A. Ahmad et al., 2021; Hosseini et al., 2017; Li et al., 2019). Studium abiotických stresů má zásadní aplikace při výběru vhodných genotypů pro zemědělskou produkci. Navzdory tomu, že transparentní substrát a bezpůdní kultivační systémy mají významný přínos pro výzkum kořenů, je potřeba další optimalizace těchto metod pro širší škálu rostlin a přesnější implementaci poznatků pro agrikulturní využití.

6. Bibliografie

- Adekunle, S. M., Wan Daud, W. M. N., Abd Halim, M. R., & Sulaiman, Z. (2016). Effect of soilless media on growth and some physiological traits of rubber (*Hevea brasiliensis*) seedlings - Universiti Putra Malaysia Institutional Repository. *International Journal of Agricultural, Forestry & Plantation*, 3, 95–100. <http://psasir.upm.edu.my/id/eprint/55634/>
- Adil, M., & Jeong, B. R. (2018). In vitro cultivation of *Panax ginseng* C.A. Meyer. *Industrial Crops and Products*, 122, 239–251. <https://doi.org/10.1016/J.INDCROP.2018.05.076>
- Ahmad, A., Aslam, Z., Naz, M., Hussain, S., Javed, T., Aslam, S., Raza, A., Ali, H. M., Siddiqui, M. H., Salem, M. Z. M., Hano, C., Shabbir, R., Ahmar, S., Saeed, T., & Jamal, M. A. (2021). Exogenous salicylic acid-induced drought stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under hydroponic culture. *PLOS One*, 16(12). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0260556>
- Ahmad, N., Malagoli, M., Wirtz, M., & Hell, R. (2016). Drought stress in maize causes differential acclimation responses of glutathione and sulfur metabolism in leaves and roots. *BMC Plant Biology*, 16(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/S12870-016-0940-Z/FIGURES/8>
- Ahmadloo, F., Calagari, M., Salehi, A., & Goodarzi, G. R. (2018). Investigation of rooting and growth characteristics of poplar clones in hydroponic and soil cultures. *Journal of Forest Science*, 64 (2018)(No. 5), 207–215. <https://doi.org/10.17221/1/2018-JFS>
- Aidoo, M. K., Sherman, T., Lazarovitch, N., Fait, A., & Rachmilevitch, S. (2019). Physiology and metabolism of grafted bell pepper in response to low root-zone temperature. *Functional Plant Biology*, 46(4), 339–349. <https://doi.org/10.1071/FP18206>
- Alam, M. Z., Stuchbury, T., & Naylor, R. E. L. (2002). Effect of NaCl and PEG Induced Osmotic Potentials on Germination and Early Seedling Growth of Rice Cultivars Differing in Salt Tolerance. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 5(11), 1207–1210. <https://doi.org/10.3923/PJBS.2002.1207.1210>
- Albornoz, F., & Heinrich Lieth, J. (2015). Over fertilization limits lettuce productivity because of osmotic stress. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 75(3), 284–290. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392015000400003>
- Augstein, F., & Carlsbecker, A. (2018). Getting to the roots: a developmental genetic view of root anatomy and function from arabidopsis to lycophytes. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1410. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2018.01410/BIBTEX>
- Aulen, M., & Shipley, B. (2012). Non-destructive estimation of root mass using electrical capacitance on ten herbaceous species. *Plant and Soil*, 355(1–2), 41–49. <https://doi.org/10.1007/S11104-011-1077-3/FIGURES/3>

- Bahavar, N., Ebadi, A., Tobeh, A., & Jamaati-e-, S. (2009). Effects of Nitrogen Application on Growth of Irrigated Chickpea (*Cicer arietinum* L.) under Drought Stress in Hydroponics Condition. *Research Journal of Environmental Sciences*, 3(4), 448–455.
<https://doi.org/10.3923/RJES.2009.448.455>
- Barbosa, G. L., Almeida Gadelha, F. D., Kublik, N., Proctor, A., Reichelm, L., Weissinger, E., Wohlleb, G. M., & Halden, R. U. (2015). Comparison of Land, Water, and Energy Requirements of Lettuce Grown Using Hydroponic vs. Conventional Agricultural Methods. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 12(6), 6879. <https://doi.org/10.3390/IJERPH120606879>
- Bawiec, A., Garbowski, T., Pawęska, K., & Pulikowski, K. (2019). Analysis of the Algae Growth Dynamics in the Hydroponic System with LEDs Nighttime Lighting Using the Laser Granulometry Method. *Water, Air, and Soil Pollution*, 230(1), 1–11.
<https://doi.org/10.1007/S11270-018-4075-8/TABLES/1>
- Bergmann, J., Verbruggen, E., Heinze, J., Xiang, D., Chen, B., Joshi, J., & Rillig, M. C. (2016). The interplay between soil structure, roots, and microbiota as a determinant of plant–soil feedback. *Ecology and Evolution*, 6(21), 7633–7644.
<https://doi.org/10.1002/ECE3.2456>
- Bittelli, M. (2010). Measuring Soil Water Potential for Water Management in Agriculture: A Review. *Sustainability 2010, Vol. 2, Pages 1226-1251*, 2(5), 1226–1251.
<https://doi.org/10.3390/SU2051226>
- Carneiro-Carvalho, A., Anjos, R., Lousada, J., Marques, T., Pinto, T., & Gomes-Laranjo, J. (2020). Ecophysiological study of SiK impact on *Castanea sativa* Mill. tolerance to drought stress. *Photosynthetica*, 58(5), 1078–1089.
<https://doi.org/10.32615/PS.2020.030>
- Chadirin, Y., Hidaka, K., Takahashi, T., Sago, Y., Wajima, T., & Kitano, M. (2011). Application of temperature stress to roots of Spinach I. Effect of the low temperature stress on quality. *Environmental Control in Biology*, 49(3), 133–139.
<https://doi.org/10.2525/ECB.49.133>
- Chen, W., Zou, D., Guo, W., Xu, H., Shi, D., & Yang, C. (2009). Effects of salt stress on growth, photosynthesis and solute accumulation in three poplar cultivars. *Photosynthetica 2009 47:3*, 47(3), 415–421. <https://doi.org/10.1007/S11099-009-0063-Y>
- Chi Lin, C., & Hwei Kao, C. (2001). Relative importance of Na⁺, Cl⁻, and abscisic acid in NaCl induced inhibition of root growth of rice seedlings. *Plant and Soil 2001 237:1*, 237(1), 165–171. <https://doi.org/10.1023/A:1013321813454>
- Conn, S. J., Hocking, B., Dayod, M., Xu, B., Athman, A., Henderson, S., Aukett, L., Conn, V.,

- Shearer, M. K., Fuentes, S., Tyerman, S. D., & Gilliam, M. (2013). Protocol: Optimising hydroponic growth systems for nutritional and physiological analysis of *Arabidopsis thaliana* and other plants. *Plant Methods*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-9-4/COMMENTS>
- Coskun, Y., Olgunsoy, P., Karatas, N., Bulut, F., & Yasar, F. (2014). Mannitol Application Alleviates Boron Toxicity in Wheat Seedlings. <Http://Dx.Doi.Org/10.1080/00103624.2013.867054>, 45(7), 944–952. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.867054>
- Dastidar, M. G., Jouannet, V., & Maizel, A. (2012). Root branching: mechanisms, robustness, and plasticity. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*, 1(3), 329–343. <https://doi.org/10.1002/WDEV.17>
- Dietrich, R. C., Bengough, A. G., Jones, H. G., & White, P. J. (2013). Can root electrical capacitance be used to predict root mass in soil? *Annals of Botany*, 112(2), 457–464. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCT044>
- Downie, H. F., Adu, M. O., Schmidt, S., Otten, W., Dupuy, L. X., White, P. J., & Valentine, T. A. (2015). Challenges and opportunities for quantifying roots and rhizosphere interactions through imaging and image analysis. *Plant, Cell & Environment*, 38(7), 1213–1232. <https://doi.org/10.1111/PCE.12448>
- Downie, H., Holden, N., Otten, W., Spiers, A. J., Valentine, T. A., & Dupuy, L. X. (2012). Transparent Soil for Imaging the Rhizosphere. *PLOS One*, 7(9), e44276. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0044276>
- Downie, Helen F., Valentine, T. A., Otten, W., Spiers, A. J., & Dupuy, L. X. (2014). Transparent soil microcosms allow 3D spatial quantification of soil microbiological processes in vivo. *Plant Signaling & Behavior*, 9(10). <https://doi.org/10.4161/15592316.2014.970421>
- Erel, R., Le, T. T., Eshel, A., Cohen, S., Offenbach, R., Strijker, T., & Shtein, I. (2019). Root Development of Bell Pepper (*Capsicum annuum* L.) as Affected by Water Salinity and Sink Strength. *Plants*, 9(1), 35. <https://doi.org/10.3390/PLANTS9010035>
- Fan, Y., Miguez-Macho, G., Jobbágy, E. G., Jackson, R. B., & Otero-Casal, C. (2017). Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(40), 10572–10577. https://doi.org/10.1073/PNAS.1712381114/SUPPL_FILE/PNAS.1712381114.SD01.PDF
- Gilroy, S., & Jones, D. L. (2000). Through form to function: Root hair development and nutrient uptake. *Trends in Plant Science*, 5(2), 56–60. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(99\)01551-4](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01551-4)

- Gregory, P. J., Bengough, A. G., Grinev, D., Schmidt, S., Thomas, W. T. B., Wojciechowski, T., & Young, I. M. (2009). Root phenomics of crops: opportunities and challenges. *Functional Plant Biology*, 36(11), 922–929. <https://doi.org/10.1071/FP09150>
- Hassani, A., Azapagic, A., & Shokri, N. (2021). Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century. *Nature Communications*, 12(1), 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26907-3>
- Hazzouri, K. M., Flowers, J. M., Nelson, D., Lemansour, A., Masmoudi, K., & Amiri, K. M. A. (2020). Prospects for the Study and Improvement of Abiotic Stress Tolerance in Date Palms in the Post-genomics Era. *Frontiers in Plant Science*, 11, 293. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.00293/BIBTEX>
- He, J., Chua, N. Y. A., & Qin, L. (2007). Interaction Between Iron Stress and Root-Zone Temperature on Physiological Aspects of Aeroponically Grown Chinese Broccoli. <https://doi.org/10.1080/01904160701742121>, 31(1), 173–192. <https://doi.org/10.1080/01904160701742121>
- Hellal, F. A., El-Shabrawi, H. M., Abd El-Hady, M., Khatab, I. A., El-Sayed, S. A. A., & Abdelly, C. (2018). Influence of PEG induced drought stress on molecular and biochemical constituents and seedling growth of Egyptian barley cultivars. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 16(1), 203–212. <https://doi.org/10.1016/J.JGEB.2017.10.009>
- Hosseini, F., Mosaddeghi, M. R., & Dexter, A. R. (2017). Effect of the fungus Piriformospora indica on physiological characteristics and root morphology of wheat under combined drought and mechanical stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 107–120. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2017.06.005>
- Jones, C. Y., Engelhardt, I., Patko, D., Dupuy, L., Holden, N., & Willats, W. G. T. (2021). High-resolution 3D mapping of rhizosphere glycan patterning using molecular probes in a transparent soil system. *The Cell Surface*, 7, 100059. <https://doi.org/10.1016/J.TCSW.2021.100059>
- Judd, L. A., Jackson, B. E., & Fonteno, W. C. (2015). Advancements in Root Growth Measurement Technologies and Observation Capabilities for Container-Grown Plants. *Plants*, 4(3), 369. <https://doi.org/10.3390/PLANTS4030369>
- Kabiri, R., Nasibi, F., & Farahbakhsh, H. (2014). Effect of exogenous salicylic acid on some physiological parameters and alleviation of drought stress in *Nigella sativa* plant under hydroponic culture. *Plant Protection Science*, 50 (2014)(No. 1), 43–51. <https://doi.org/10.17221/56/2012-PPS>
- Kai, H., & Iba, K. (2014). Temperature Stress in Plants. *ELS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.A0001320.PUB2>

- Kayacetin, F., Efeoglu, B., & Alizadeh, behrouz. (2020). Effect of NaCl and PEG-Induced Osmotic Stress on Germination and Seedling Growth Properties in Wild Mustard (*Sinapis arvensis* L.). *Anadolu*, 28(1), 62–68. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=TR2020C00080>
- Kiyomiya, S., Nakanishi, H., Uchida, H., Tsuji, A., Nishiyama, S., Futatsubashi, M., Tsukada, H., Ishioka, N. S., Watanabe, S., Ito, T., Mizuniwa, C., Osa, A., Matsuhashi, S., Hashimoto, S., Sekine, T., & Mori, S. (2001). Real Time Visualization of ¹³N-Translocation in Rice under Different Environmental Conditions Using Positron Emitting Tracer Imaging System. *Plant Physiology*, 125(4), 1743. <https://doi.org/10.1104/PP.125.4.1743>
- Koseki, S., Mizuno, Y., & Yamamoto, K. (2011). Comparison of two possible routes of pathogen contamination of spinach leaves in a hydroponic cultivation system. *Journal of Food Protection*, 74(9), 1536–1542. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-11-031>
- Koyama, R., Itoh, H., Kimura, S., Morioka, A., & Uno, Y. (2012). Augmentation of Antioxidant Constituents by Drought Stress to Roots in Leafy Vegetables. *HortTechnology*, 22(1), 121–125. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.22.1.121>
- Lakhari, I. A., Gao, J., Syed, T. N., Chandio, F. A., & Buttar, N. A. (2018). Modern plant cultivation technologies in agriculture under controlled environment: a review on aeroponics. *Plant-Environment Interactions*, 13(1), 338–352. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1472308>
- Lay, P. T., He, J., & Sing, K. L. (2002). Effects of root-zone temperature on the root development and nutrient uptake of *Lactuca sativa* L. “Panama” grown in an aeroponic system in the tropics. *Journal of Plant Nutrition*, 25(2), 297–314. <https://doi.org/10.1081/PLN-100108837>
- Lee, S., & Lee, J. (2015). Beneficial bacteria and fungi in hydroponic systems: Types and characteristics of hydroponic food production methods. *Scientia Horticulturae*, 195, 206–215. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2015.09.011>
- Li, Y., Niu, W., Cao, X., Wang, J., Zhang, M., Duan, X., & Zhang, Z. (2019). Effect of soil aeration on root morphology and photosynthetic characteristics of potted tomato plants (*Solanum lycopersicum*) at different NaCl salinity levels. *BMC Plant Biology*, 19(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/S12870-019-1927-3/FIGURES/5>
- Liu, H., Wang, X., Wang, D., Zou, Z., & Liang, Z. (2011). Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Industrial Crops and Products*, 33(1), 84–88. <https://doi.org/10.1016/J.INDCROP.2010.09.006>
- Liu, J., He, H., Vitali, M., Visentin, I., Charnikhova, T., Haider, I., Schubert, A., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H. J., Lovisolo, C., & Cardinale, F. (2015). Osmotic stress represses

- strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress. *Planta*, 241(6), 1435–1451.
<https://doi.org/10.1007/S00425-015-2266-8>
- Lynch, J. P. (2022). Harnessing root architecture to address global challenges. *The Plant Journal*, 109(2), 415–431. <https://doi.org/10.1111/TPJ.15560>
- Ma, L., Shi, Y., Siemianowski, O., Yuan, B., Egner, T. K., Mirnezami, S. V., Lind, K. R., Ganapathysubramanian, B., Venditti, V., & Cademartiri, L. (2019). Hydrogel-based transparent soils for root phenotyping in vivo. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 166(22), 11063–11068.
https://doi.org/10.1073/PNAS.1820334116/SUPPL_FILE/PNAS.1820334116.SM03.MP4
- Ma, Y., Dias, M. C., & Freitas, H. (2020). Drought and Salinity Stress Responses and Microbe-Induced Tolerance in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1750.
<https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.591911/BIBTEX>
- McNickle, G. G., & Evans, W. D. (2018). Toleration games: compensatory growth by plants in response to enemy attack is an evolutionarily stable strategy. *AoB PLANTS*, 10(4).
<https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLY035>
- Meister, R., Rajani, M. S., Ruzicka, D., & Schachtman, D. P. (2014). Challenges of modifying root traits in crops for agriculture. *Trends in Plant Science*, 19(12), 779–788.
<https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2014.08.005>
- Morris, E., Couvreur, V., Sturrock, C., Draye, X., & Bennett, M. (2018). Hydropatterning: water availability regulates lateral root branching. *20th EGU General Assembly*.
<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2018EGUGA..20..732M/abstract>
- Nagel, K. A., Kastenholz, B., Jahnke, S., Van Dusschoten, D., Aach, T., Mühlich, M., Truhn, D., Scharr, H., Terjung, S., Walter, A., & Schurr, U. (2009). Temperature responses of roots: Impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping. *Functional Plant Biology*, 36(11), 947–959. <https://doi.org/10.1071/FP09184>
- O’Callaghan, F. E., Braga, R. A., Neilson, R., MacFarlane, S. A., & Dupuy, L. X. (2018). New live screening of plant-nematode interactions in the rhizosphere. *Scientific Reports*, 8(1), 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18797-7>
- O’Neill, T. M., Deery, S. J., Scott, G., & Dickinson, M. (2014). Monitoring tomato root microorganisms. *Acta Horticulturae*, 1044, 81–88.
<https://doi.org/10.17660/ACTAHORTIC.2014.1044.8>
- Oloyede, F. (2012). Survey of ornamental ferns, their morphology and uses for environmental protection, improvement and management | Semantic Scholar. *Ife Journal of Science*, 14, 245–252. <https://www.semanticscholar.org/paper/Survey-of->

ornamental-ferns%2C-their-morphology-and-
Oloyede/dcba838ae10e6f663e81e5eab96f8e2964b0c883

- Osmolovskaya, N., Shumilina, J., Kim, A., Didio, A., Grishina, T., Bilova, T., Keltsieva, O. A., Zhukov, V., Tikhonovich, I., Tarakhovskaya, E., Frolov, A., & Wessjohann, L. A. (2018). Methodology of Drought Stress Research: Experimental Setup and Physiological Characterization. *International Journal of Molecular Sciences*, *19*(12), 4089. <https://doi.org/10.3390/IJMS19124089>
- Pant, T., Agarwal, A., Bhoj, A. S., Prakash, O., & Dwivedi, S. K. (2018). Vegetable Cultivation under Hydroponics in Himalayas : Challenges and Opportunities. *Defence Life Science Journal*, *3*(2), 111. <https://doi.org/10.14429/DLSJ.3.12575>
- Potocka, I., & Szymanowska-Pulka, J. (2018). Morphological responses of plant roots to mechanical stress. *Annals of Botany*, *122*(5), 711–723. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCY010>
- Rahman, G., Sohag, H., Chowdhury, R., Wahid, K. A., Dinh, A., Arcand, M., & Vail, S. (2020). SoilCam: A Fully Automated Minirhizotron using Multispectral Imaging for Root Activity Monitoring. *Sensors*, *20*(3), 787. <https://doi.org/10.3390/S20030787>
- Rascher, U., Blossfeld, S., Fiorani, F., Jahnke, S., Jansen, M., Kuhn, A. J., Matsubara, S., Mrtin, L. L. A., Merchant, A., Metzner, R., Mller-Linow, M., Nagel, K. A., Pieruschka, R., Pinto, F., Schreiber, C. M., Temperton, V. M., Thorpe, M. R., Van Dusschoten, D., Van Volkenburgh, E., ... Schurr, U. (2011). Non-invasive approaches for phenotyping of enhanced performance traits in bean. *Functional Plant Biology*, *38*(12), 968–983. <https://doi.org/10.1071/FP11164>
- Ritter, E., Angulo, B., Riga, P., Herrán, C., Relloso, J., & San Jose, M. (2001). Comparison of hydroponic and aeroponic cultivation systems for the production of potato minitubers. *Potato Research*, *44*(2), 127–135. <https://doi.org/10.1007/BF02410099>
- Robin, A. H. K., Irving, L. J., Crush, J., Schnyder, H., Lattanzi, F. A., & Matthew, C. (2021). Time course of root axis elongation and lateral root formation in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Plants*, *10*(8). <https://doi.org/10.3390/PLANTS10081677/S1>
- Rossi, L., Francini, A., Minnocci, A., & Sebastiani, L. (2015). Salt stress modifies apoplastic barriers in olive (*Olea europaea* L.): a comparison between a salt-tolerant and a salt-sensitive cultivar. *Scientia Horticulturae*, *192*, 38–46. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2015.05.023>
- Sadek, S., Iskander, M. G., & Liu, J. (2002). Geotechnical properties of transparent silica. *Canadian Geotechnical Journal*, *39*(1), 111–124. <https://doi.org/10.1139/T01-075>
- Sagers, J. K., Waldron, B. L., Creech, J. E., Mott, I. W., & Bugbee, B. (2017). Salinity tolerance of three competing rangeland plant species: Studies in hydroponic culture.

- Ecology and Evolution*, 7(24), 10916–10929. <https://doi.org/10.1002/ECE3.3607>
- Sainju, U. M., Allen, B. L., Lenssen, A. W., & Ghimire, R. P. (2017). Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates. *Field Crops Research*, 210, 183–191. <https://doi.org/10.1016/J.FCR.2017.05.029>
- Sankhalkar, S., Komarpant, R., Dessai, T. R., Simoes, J., & Sharma, S. (2019). Effects of Soil and Soil-Less Culture on Morphology, Physiology and Biochemical Studies of Vegetable Plants. *Current Agriculture Research Journal*, 7(2), 181–188. <https://doi.org/10.12944/CARJ.7.2.06>
- Santos Teixeira, J. A., & ten Tusscher, K. H. (2019). The Systems Biology of Lateral Root Formation: Connecting the Dots. *Molecular Plant*, 12(6), 784–803. <https://doi.org/10.1016/J.MOLP.2019.03.015>
- Schapiro, A. L., Voigt, B., Jasik, J., Rosado, A., Lopez-Cobollo, R., Menzel, D., Salinas, J., Mancuso, S., Valpuesta, V., Baluska, F., & Botella, M. A. (2008). Arabidopsis Synaptotagmin 1 Is Required for the Maintenance of Plasma Membrane Integrity and Cell Viability. *The Plant Cell*, 20(12), 3374. <https://doi.org/10.1105/TPC.108.063859>
- Schmidt, S., Bengough, A. G., Gregory, P. J., Grinev, D. V., & Otten, W. (2012). Estimating root–soil contact from 3D X-ray microtomographs. *European Journal of Soil Science*, 63(6), 776–786. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2389.2012.01487.X>
- Seminario, A., Song, L., Zulet, A., Nguyen, H. T., González, E. M., & Larrainzar, E. (2017). Drought stress causes a reduction in the biosynthesis of ascorbic acid in soybean plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1042. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.01042/BIBTEX>
- Sharma, K., Palatinszky, M., Nikolov, G., Berry, D., & Shank, E. A. (2020). Transparent soil microcosms for live-cell imaging and non-destructive stable isotope probing of soil microorganisms. *ELife*, 9, 1–28. <https://doi.org/10.7554/ELIFE.56275>
- Sharma, M., Singh, D., Saksena, H. B., Sharma, M., Tiwari, A., Awasthi, P., Botta, H. K., Shukla, B. N., & Laxmi, A. (2021). Understanding the intricate web of phytohormone signalling in modulating root system architecture. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(11). <https://doi.org/10.3390/IJMS22115508>
- Sharma, U., Kataria, V., & Shekhawat, N. S. (2018). Aeroponics for adventitious rhizogenesis in evergreen haloxeric tree *Tamarix aphylla* (L.) Karst.: influence of exogenous auxins and cutting type. *Physiology and Molecular Biology of Plants : An International Journal of Functional Plant Biology*, 24(1), 167–174. <https://doi.org/10.1007/S12298-017-0493-0>
- Shehzad, M., Gul, R. S., Rauf, S., Clarindo, W. R., Al-Khayri, J. M., Hussain, M. M., Munir, H., Ghaffari, M., Nazir, S., & Hussain, M. (2021). Development of a robust hydroponic

- method for screening of sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions for tolerance to heat and osmotic stress. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/S41598-021-81072-3>
- Sunaina, Amist, N., & Singh, N. B. (2016). PEG imposed water deficit and physiological alterations in hydroponic cabbage . | Semantic Scholar. *Plant Physiology*, 6, 1651–1658. <https://doi.org/10.22034/IJPP.2016.539831>
- Suwa, R., Nguyen, N. T., Saneoka, H., Moghaieb, R., & Fujita, K. (2010). Effect of salinity stress on photosynthesis and vegetative sink in tobacco plants. *Http://Dx.Doi.Org/10.1111/j.1747-0765.2006.00024.X*, 52(2), 243–250. <https://doi.org/10.1111/J.1747-0765.2006.00024.X>
- Tafesse, E. G., Aidoo, M. K., Lazarovitch, N., & Rachmilevitch, S. (2021). Aeroponic systems: A unique tool for estimating plant water relations and NO₃ uptake in response to salinity stress. *Plant Direct*, 5(4), e00312. <https://doi.org/10.1002/PLD3.312>
- Tavakkoli, E., Rengasamy, P., & McDonald, G. K. (2010). The response of barley to salinity stress differs between hydroponic and soil systems. *Functional Plant Biology*, 37(7), 621–633. <https://doi.org/10.1071/FP09202>
- Valentine, T. A., Hallett, P. D., Binnie, K., Young, M. W., Squire, G. R., Hawes, C., & Bengough, A. G. (2012). Soil strength and macropore volume limit root elongation rates in many UK agricultural soils. *Annals of Botany*, 110(2), 259–270. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCS118>
- Vaughan, M. M., Tholl, D., & Tokuhisa, J. G. (2011). An aeroponic culture system for the study of root herbivory on *Arabidopsis thaliana*. *Plant Methods*, 7(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-5/COMMENTS>
- Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal : For Cell and Molecular Biology*, 45(4), 523–539. <https://doi.org/10.1111/J.1365-313X.2005.02593.X>
- von Bieberstein, P., Xu, Y. M., Leslie Gunatilaka, A. A., & Gruener, R. (2014). Biomass Production and Withaferin A Synthesis by *Withania somnifera* Grown in Aeroponics and Hydroponics. *HortScience*, 49(12), 1506–1509. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.49.12.1506>
- von Wangenheim, D., Banda, J., Schmitz, A., Boland, J., Bishopp, A., Maizel, A., Stelzer, E. H. K., & Bennett, M. (2020). Early developmental plasticity of lateral roots in response to asymmetric water availability. *Nature Plants* 2020 6:2, 6(2), 73–77. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0580-z>
- Wang, H., Wang, Z., & Dong, X. (2019). Anatomical structures of fine roots of 91 vascular

- plant species from four groups in a temperate forest in Northeast China. *PLOS One*, 14(5), e0215126. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0215126>
- Watt, M., Silk, W. K., & Passioura, J. B. (2006). Rates of root and organism growth, soil conditions, and temporal and spatial development of the rhizosphere. *Annals of Botany*, 97(5), 839–855. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCL028>
- Witbooi, H., Bvenura, C., Oguntibeju, O. O., & Kambizi, L. (2021). The role of root zone temperature on physiological and phytochemical compositions of some pigmented potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars. [Http://www.Editorialmanager.Com/Cogentagri](http://www.editorialmanager.com/cogentagri), 7(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2021.1905300>
- Yadav, P. V., Khatri, D., & Nasim, M. (2017). Salt and PEG Induced Osmotic Stress Tolerance at Germination and Seedling Stage in *Camelina sativa*: A Potential Biofuel Crop. *Research Journal of Seed Science*, 10(1), 27–32. <https://doi.org/10.17311/rjss.2017.27.32>
- Ye, Z., Huang, L., Bell, R. W., & Dell, B. (2003). Low root zone temperature favours shoot B partitioning into young leaves of oilseed rape (*Brassica napus*). *Physiologia Plantarum*, 118(2), 213–220. <https://doi.org/10.1034/J.1399-3054.2003.00085.X>
- Yep, B., & Zheng, Y. (2019). Aquaponic trends and challenges – A review. *Journal of Cleaner Production*, 228, 1586–1599. <https://doi.org/10.1016/J.JCLEPRO.2019.04.290>
- Yuan, B., Xiong, L., Zhai, L., Zhou, Y., Chen, G., Gong, X., & Zhang, W. (2019). Transparent Synthetic Soil and Its Application in Modeling of Soil-Structure Interaction Using Optical System. *Frontiers in Earth Science*, 7, 276. <https://doi.org/10.3389/FEART.2019.00276/BIBTEX>
- Zhong, Y. P., Li, Z., Bai, D. F., Qi, X. J., Chen, J. Y., Wei, C. G., Lin, M. M., & Fang, J. B. (2018). In Vitro Variation of Drought Tolerance in Five *Actinidia* Species. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 143(3), 226–234. <https://doi.org/10.21273/JASHS04399-18>

*Sekundární zdroje