

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie (BBI)



Lukáš Bourdais

Význam kořenových exudátů rostlin pro poutání uhlíku do půdní biomasy
The role of plant root exudates for soil carbon sequestration

Bakalářská práce

Školitelka: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Praha, 2024

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, 30.04.2024

Podpis

Poděkování

Chtěl bych tímto poděkovat své školitelce, paní prof. RNDr. Janě Albrechtové Ph.D., za její velkou pomoc při psaní této práce, za její hodnotné rady a za to, že se mnou vydržela až do poslední chvíle. Poděkování patří také mé rodině, partnerce a přátelům, kteří mě po celou dobu psaní podporovali. Děkuji též mé konzultantce paní Mgr. Zuzaně Lhotákové Ph.D.

Grantová podpora:

Práce byla vypracována v rámci řešení projektu CZ.02.01.01/00/22_008/0004635: „AdAgriF – Pokročilé metody redukce emisí a sekvestrace skleníkových plynů v zemědělské a lesní krajině pro mitigaci změny klimatu“, MŠMT – Operační program Jan Amos Komenský.

Abstrakt

Globální klimatická změna je proces, který již dnes ovlivňuje většinu z nás a bude nás ovlivňovat se silící intenzitou i do budoucna. Velmi důležitým způsobem, jakým je možné snížit koncentraci CO₂ v atmosféře je poutání (sekvence) uhlíku do jiných zásobníků, než je ten atmosférický, především do půdy. Jedním ze způsobů, kterým je toho možné dosáhnout, je zvýšení sekvence uhlíku do půdní biomasy pomocí kořenových exudátů. Kořenové exudáty jsou uvolňovány kořeny rostlin do půdy z důvodů prospěšných pro rostlinu a jsou zároveň dobrým zdrojem uhlíku pro rhizosféru (půdu v nejbližším okolí kořene, kterou ovlivňují kořenové exudáty). Rhizosféra je tak vhodným životním prostředím pro mnoho mikroorganismů, které hrají velkou roli při půdní sekvestraci uhlíku. V práci popisují složení a význam kořenových exudátů pro rostlinu, význam hraničních buněk kořenové čepičky a buněk jim podobných, význam exudovaných uhlíkatých látek v půdě pro mikroorganismy a význam mikroorganismů pro poutání uhlíku a mineralizaci CO₂ v půdě. Význam exudátů a mikroorganismů v koloběhu uhlíku v půdě je diskutován s důrazem na půdní organický uhlík asociovaný s minerály a půdní agregáty. Dále se práce věnuje významu exudátů pro rhizosféru priming efekt a jeho mechanismy. Tuto problematiku, je kvůli její důležitosti v koloběhu uhlíku, třeba dále studovat, a to s multidisciplinárním přístupem.

Klíčová slova

Hraniční buňky kořenové čepičky, koloběh uhlíku v půdě, kořenové exudáty, půdní agregáty, půdní mikroorganismy, rhizodepozice, rhizosféra, rhizosféru priming efekt, sekvence uhlíku, zásobník uhlíku v půdě.

Abstract

Global climate change is a process that affects us all today and will continue to affect us with increasing intensity in the future. An important way to reduce the concentration of CO₂ in the atmosphere is the sequestration of carbon in pools other than the atmosphere, primarily in the soil pool. One way to achieve this is by increasing the carbon sequestration into the soil biomass using root exudates. Root exudates are released by plant roots into the soil to be beneficial to the plant and are also a good source of carbon for the rhizosphere (the soil in the immediate vicinity of the root system affected by its exudates). The rhizosphere is thus a suitable environment for microorganisms that play a major role in the soil carbon sequestration. In this thesis, I describe the composition and the role of root exudates for the plant, the importance of root border cells and border-like cells, the importance of exuded carbon compounds for microorganisms in the soil and their importance for carbon sequestration and CO₂ mineralization in the soil. The role of root exudates and microorganisms in the soil carbon cycle is discussed with an emphasis on mineral-associated soil organic carbon and soil aggregates. This thesis also discusses the role of exudates for the rhizosphere priming effect and its mechanisms. This topic needs to be studied further with an interdisciplinary approach due to its importance in the carbon cycle.

Key words

Border cells, carbon sequestration, plant root exudates, rhizodeposition, rhizosphere, rhizosphere priming effect, soil aggregates, soil carbon cycle, soil carbon pool, soil microorganisms.

Seznam zkratek

AGP – arabinogalaktanový protein

AK – aminokyseliny

BC – z anglického “border cells” – hraniční buňky

BLC – z anglického “border-like cells” – buňky hraničním buňkám podobné

DIC – z anglického “dissolved inorganic carbon” – rozpuštěný anorganický uhlík

exDNA – extracelulární diribonukleová kyselina

MASOC – z anglického “mineral associated soil organic carbon” – půdní organický uhlík asociovaný s minerály

MO – mikroorganismy

PE – rhizosférní priming efekt

ppm – z anglického “parts per million” – 1 ppm je 1 miliontina z celkového množství

SIC – z anglického “soil inorganic carbon” – půdní anorganický uhlík

SOC – z anglického “soil organic carbon” – půdní organický uhlík

Obsah

1. Úvod	1
2. Kořenové exudáty	3
2.1. Mucigel	5
2.2. Hraniční buňky kořenové čepičky (BC) a jejich role v exudaci	7
2.3. Buňky hraničním buňkám kořenové čepičky podobné (BLC)	9
3. Rhizodepozice: transport uhlíku do rhizosféry	10
3.1. Exudace sacharidů	13
3.2. Exudace aminokyselin	13
3.3. Exudace organických kyselin	14
3.4. Další exudované látky: strigolaktony, fenolické látky	15
4. Koloběh uhlíku v půdě	16
4.1. Půdní organický uhlík asociovaný s minerály (MASOC)	20
4.2. Půdní agregáty	21
5. Rhizosférní priming efekt (PE)	24
5.1. Mechanismy priming efektu	25
5.2. Faktory ovlivňující intenzitu rhizosférního priming efektu	26
6. Závěr	28
7. Literatura	29

1. Úvod

Probíhající globální klimatická krize a úloha člověka v ní je již desítky let známým faktem, o kterém již nelze pochybovat. Jejimi projevy jsou například globální oteplování, větší nepředvídatelnost a intenzita extrémních meteorologických událostí, přírodních živlů a s tím spojené přírodní, ekonomické i humanitární katastrofy. Jedním z hlavních hybatelů klimatické krize je vysoká koncentrace CO₂, metanu a dalších skleníkových plynů v atmosféře, která se rychlým tempem zvyšuje vlivem jevů spojených s lidskou činností. Zvyšování koncentrace skleníkových plynů ústí v rapidní zesilování tzv. skleníkového efektu, který zvyšuje teplotu povrchu Země a snižuje vyzařování infračerveného záření – tepla – do vesmíru. Od začátku industriální revoluce (rok cca 1750) se průměrná globální koncentrace CO₂ v ovzduší zvedla z cca 280 ppm (parts per milion) o již více než 50 % na cca 422 ppm v lednu roku 2024 (Lan et al., 2024). To znamená, že dnešní koncentrace CO₂ v atmosféře je nejvyšší za několik milionů let (The CenCO2PIP Consortium, 2023). Je tedy zcela zásadní podnikat kroky, které mohou vést ke snížení koncentrace CO₂ v ovzduší, a to jak snížením emisí, tak sekvestrací (poutáním) uhlíkatých látek do půdy a dalších vhodných zásobníků.

Je velmi složité odhadnout přesné množství uhlíku (C) uloženého v půdě a dle mého názoru momentálně neexistuje takový přesný odhad. Jakékoliv odhadované množství C v půdě je však několikanásobně větší než množství C v atmosféře, což poukazuje na důležitost zásobníků C v půdě (více v kapitole 4.) To také znamená, že jakákoliv změna v půdních zásobnících C se může několikanásobnou silou promítnout do koncentrace CO₂ a dalších plynů v atmosféře. V roce 2015 vznikla v Paříži na COP21 (“Conference of Parties 21”) iniciativa “4per1000” (4 z 1000), která navrhla, že by stačilo pomocí změn v zavedených zemědělských praktikách zvyšovat půdní zásobník C o 0,4 % ročně a vyrovnalo by to roční emise CO₂ způsobené lidským přičiněním (Rumpel et al., 2020*). Tato iniciativa byla od doby vydání kritizována za celou řadu chyb, mezi hlavní z nich patří nesprávné výpočty a zanedbání celé řady faktorů, avšak i přes tyto nepřesnosti ukazuje, že toto je také cesta, jak snižovat koncentraci skleníkových plynů v atmosféře (Rumpel et al., 2020*). Podle studie od Lal et al. (2018) by při využití správných technik mohlo lidstvo do roku 2100 do globálních terestrických ekosystémů sekvestrovat množství C, které je ekvivalentní cca 150 ppm CO₂ v atmosféře.

Podle aktuálních odhadů je terestrickými ekosystémy globálně zadržováno více CO₂, než je jimi uvolňováno zpět do atmosféry, slouží tak jako sink (tedy místo spotřeby) atmosférického uhlíku (Friedlingstein et al., 2020). Schopnost ekosystémů poutat CO₂ je ale omezená a u některých ekosystémů je již dnes odhadováno, že kvůli různým vnitřním změnám, včetně reakce vegetačního pokryvu na různé stresové faktory klimatické změny, vypouštějí více CO₂, než zachytávají. Například podle Denning (2021) je část tropických deštných lesů v Amazonii již dnes zdrojem CO₂. Oproti tomu

lesy ve vyšších zeměpisných šířkách a lesy mírného pásu jsou podle stejné studie momentálně dobrým sinkem CO₂.

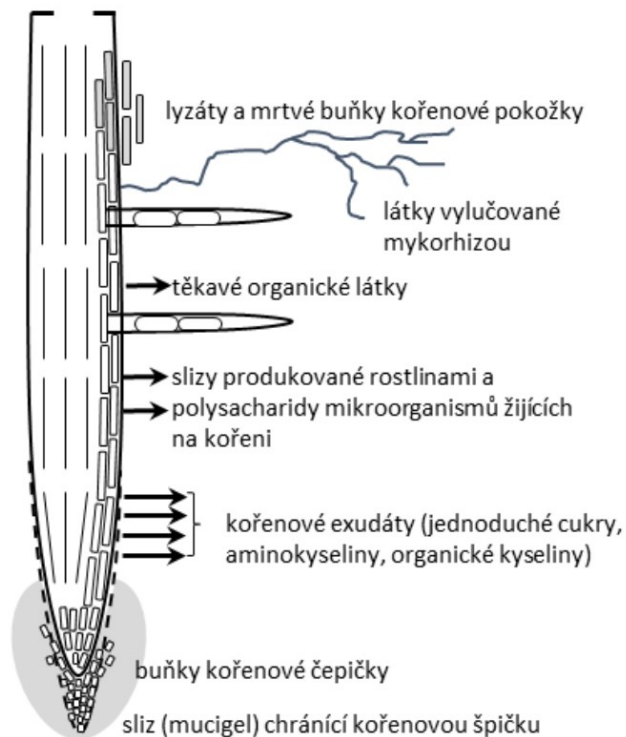
Exudace kořeny je velmi zásadní proces, kterým se do půdy dostává nejvíce organického C. Je to již dlouho známý proces, kterému se postupně začal přikládat větší význam a dostává čím dál více pozornosti (více v kapitole 2). Velmi důležitou součástí kořenové exudace je mucigel, makromolekulární látka fungující mimo jiné jako ochranná bariéra kořenové čepičky a mající velký vliv na interakci kořene s mikroorganismy (více v podkapitole 2.1). Další formou ochranné bariéry jsou hraniční buňky kořenové čepičky a buňky jim podobné, které se oddělily od kořene a fungují jako samostatné jednotky i několik týdnů (více v podkapitolách 2.2 a 2.3). Proces uvolňování látek kořeny rostlin do půdy se nazývá rhizodepozice (více v kapitole 3) a mezi hlavní skupiny rhizodepozitů jsou sacharidy (podkap. 3.1), aminokyseliny (podkap. 3.2), organické kyseliny (podkap. 3.3), ale i další látky jako jsou strigolaktony a fenolické látky (podkap. 3.4). Po tom, co se tyto látky dostanou do rhizosféry, může dojít k jejich sekvestraci (více v kapitole 4).

Míra sekvestrace C je silně závislá na mikroorganismech v půdě. Uhlíkaté látky vylučované mikroorganismy jsou často lepším základem pro tvorbu půdní organické hmoty než přímo kořenové exudáty. Uhlík je v půdě sekvestrován hlavně ve formě tzv. půdního organického uhlíku asociovaného s minerály (více v podkapitole 4.1), který se může díky lepivým organickým látkám a dalším procesům spojovat do půdních agregátů (podkapitola 4.2). V agregátech je organický uhlík chráněn před mineralizací mikroorganismy. Agregáty jsou však náchylné na mechanická narušení, patří tedy k jednomu z hlavních zdrojů emisí CO₂, které vznikají při konvenčním obdělávání půdy hlubokou orbou. Změnou způsobu obhospodařování polí je tedy možné zvýšit sekvestraci C do půdní biomasy. Mikroorganismy jsou také základním faktorem při rhizosféřním priming efektu (více v kapitole 5), který popisuje jev, kdy po přidání organické látky do půdy dojde ke změně v mineralizaci půdního organického uhlíku mikroorganismy.

Cílem této práce je 1) shrnout aktuální informace o různých skupinách látek exudovaných kořeny rostlin a mechanismů exudace včetně hraničních buněk kořenové čepičky a buněk jim podobných. Dále 2) podrobně se podívat na přirozené způsoby sekvestrace uhlíku do půdní biomasy zprostředkované kořenovými exudáty skrz mikroorganismy, zejména na asociaci organického uhlíku s minerály a jejich vázání do půdních agregátů a 3) popsat význam a mechanismy rhizosféřního priming efektu pro poutání uhlíku do půdní biomasy.

2. Kořenové exudáty

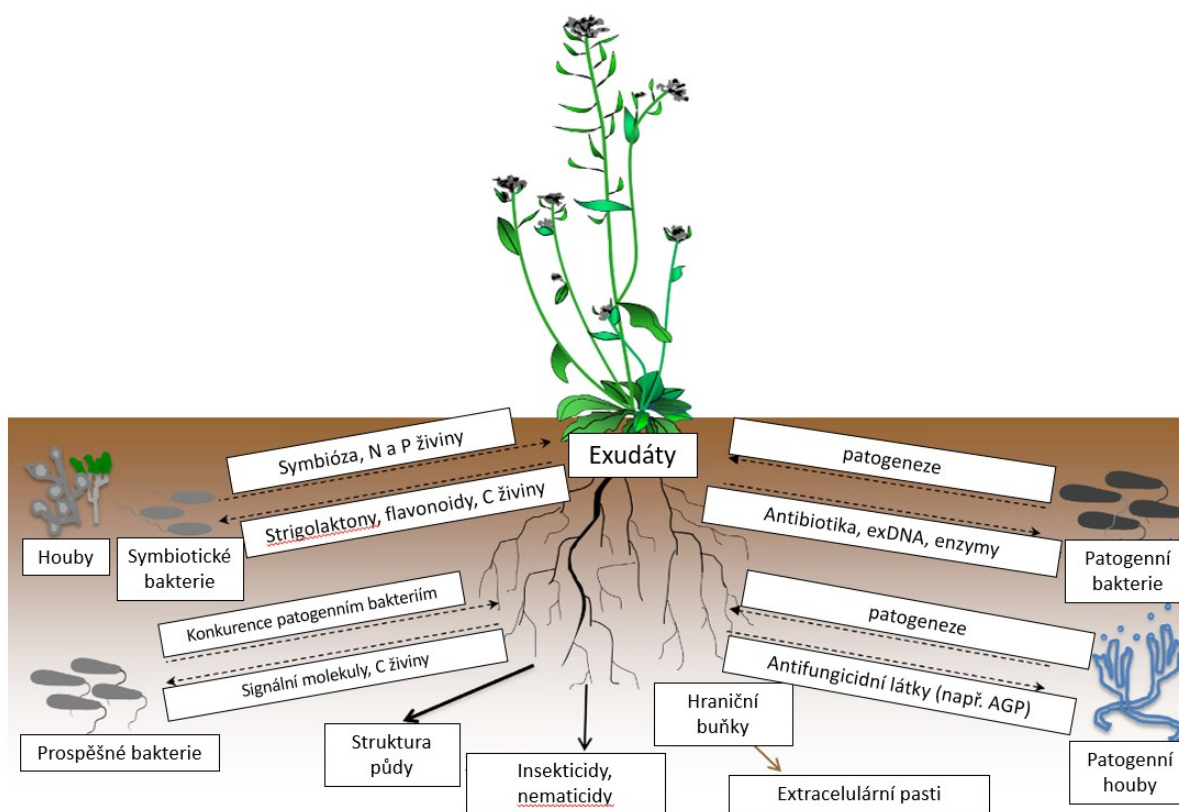
Mezi rostlinou a jejím okolím dochází k různým druhům interakcí. Jednou z nich je výměna látek a energie mezi kořeny a rhizosférou. Rhizosféra je termín označující vrstvu půdy, která je přímo ovlivněna kořeny rostliny a jejími exudáty (Hiltner, 1904). Rostlina určité látky přijímá, ale také vylučuje (Hooke, 1687, dle Curl & Truelove, 1986). Toto vylučování látek kořeny se nazývá exudace a látky, které jsou exudovány do rhizosféry se nazývají kořenové exudáty. Exudáty jsou vylučovány jak kořenovým vlášením, tak přímo samotným kořenem (viz obr. č. 1). Exudáty rostlině pomáhají například v příjmu živin vyvazováním potřebných prvků z půdních komplexů, dále také v přitahování prospěšných mikroorganismů, odpuzování a likvidaci patogenů, chelataci toxických kovů (*Al*, *Cd*, *Cu*, *Zn*, atd.), alelopatii vůči okolním rostlinám, nebo i podpoře vlastních potomků (Dudley & File, 2007; Foy, 1988; Holz et al., 2018; Muller, 1969).



Obr. č. 1: Schéma ukazující části kořene, ze kterých jsou nejčastěji uvolňovány jednotlivé typy látek interagujících s rhizosférou. Ve spodní části je vidět i kořenová špička s hraničními buňkami a mucigelem, o kterých pojednávají kapitoly 2.1 – 2.3. Převzato z: Kaštovská (2020).

Kořenové exudáty rostlin se tradičně dělí do dvou skupin podle molekulární velikosti, a to na makromolekulární a nízkomolekulární látky. Mezi nízkomolekulární látky patří například aminokyseliny (homoserin, kyselina asparagová, kyselina glutamová, lysin), mastné kyseliny a jiné organické kyseliny (kys. octová, kys. palmitová, uronové kyseliny), sacharidy (glukóza, fruktóza, sacharóza), fenoly, vitamíny (B_7 – biotin, B_5 – kys. pantothenová, B_3 – niacin), nukleové kyseliny a další látky (alkaloidy,

taniny, steroly, CO_2 , OH^- , H_2O , HCO_3^- , H^+ , ...) (Dakora & Phillips, 2002; Fries & Forsman, 1951; Rovira & Harris, 1961; Vančura, 1964; West, 1939). Živé buňky kořenové čepičky vylučují také extracelulární DNA (exDNA), která má funkci v obraně proti patogenům (Wen et al., 2009). Kořenové exudáty mají často rozdílnou skladbu i v rámci velmi příbuzných druhů rostlin. A to i u tak podstatných látek, jako jsou organické kyseliny (více v kapitole 3.3), kdy exudáty ječmene (*Hordeum vulgare* L.) obsahovaly 47,2 % těchto látek, ale kukuřice (*Zea mays* L.) jen 27,8 % (Naveed et al., 2017). Míra exudace a složení exudátů jsou závislé na mnoha faktorech, které způsobují různé poměry látek i v rámci druhu, stanoviště (pH půdy, složení mikrobiomu, koncentrace nutričních prvků a naopak těžkých kovů, srážkovost, ale i míra zastínění), stáří jedince, ale hlavně i na míře stresu (Rovira, 1969*). Více k exudaci nízkomolekulárních látek viz kapitola 4.



Obr. č. 2: Grafické znázornění hlavních interakcí kořenů s prospěšnými i škodlivými organismy v půdě. Nad šipkou je vždy napsaný název interakce a pod šipkou příklad látky, která by v dané interakci mohla hrát roli. Upraveno podle: Haichar et al. (2014).

Do makromolekul sice patří pouze mucigel (více v kapitole 2.1.) a proteiny (nejčastěji extracelulární enzymy), ale co se týče objemu, jedná se o hlavní složku kořenových exudátů. Studie autorů Wen et al. (2007) došla k závěru, že je z kořenové čepičky vylučováno více než 100 různých proteinů. Mezi nimi byl detekován například aktin, tzv. 14-3-3 proteiny, “heat-shock” proteiny (HSP), glyceraldehyd-3-fosfátdehydrogenáza, ribozomální proteiny, histony a proteiny běžně nalázané v buněčných stěnách rostlin – extenzin, celulóza apod. Mezi funkce proteinů patří například obrana

proti patogenům (viz obr. č. 2) (Wen et al., 2007). Např. proteiny ze skupiny RIP (“ribosome-inactivating proteins”) jsou kontinuálně exudovány celou řadou druhů rostlin a dokáží se dostat do buňky patogenu a zastavit tam syntézu proteinů, čímž zničí celý organismus (Vivanco et al., 1999). Dalším příkladem proteinu exudovaného rostlinou je enzym kyselá fosfatáza, který je rostlinou vylučován v případě nedostatku P v prostředí a napomáhá efektivnějšímu vychytávání fosforu z půdy (Duff, 1990).

2.1. Mucigel

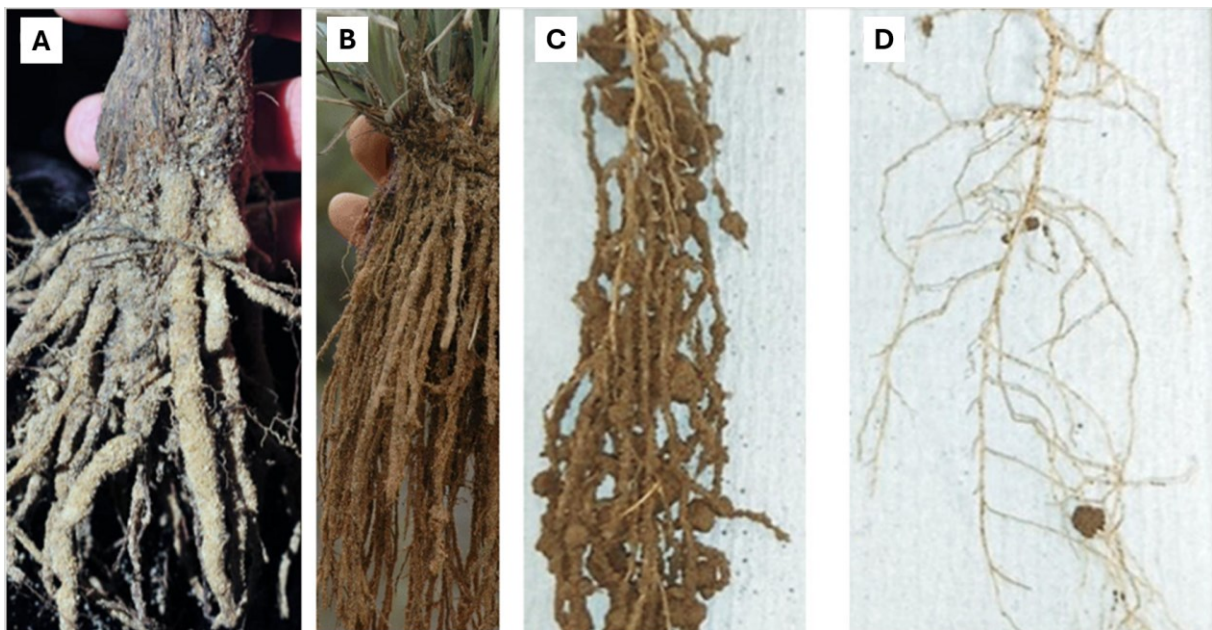
Mucigel (v angličtině někdy též “mucilage”) je želatinózní látka na bázi polysacharidů (primárně pektin), která je tvořena buňkami kořenové čepičky, epidermálními buňkami kořene rostlin a hraničními buňkami kořenové čepičky (více v kapitole 2.2) a je kontinuálně sekretována na povrch kořene (Galloway et al., 2020*). Mucigel se v některých studiích používá i jako označení pro podobné látky sekretované mikroorganismy (MO), v této práci ale pod tímto označením bude myšlen pouze sekret kořene rostlin, pokud nebude výslovně napsáno jinak. Mucigel je vytvářen endomembránovým systémem buněk a sekretován váčkovým transportem (Vicré et al., 2005; Wright & Northcote, 1976). Mucigel plní zásadní roli v interakci kořene s okolím a je to významný zdroj živin pro rhizosféru (Sasse et al., 2018).

Mezi nejčastěji zmiňované role mucigelu patří lubrikace kořenů, což umožňuje jejich snazší penetraci půdou (Read & Gregory, 1997). Další funkcí mucigelu je ochrana kořene proti patogenům. Tým Cannesan et al. (2012) ve své studii zkoumal antifungicidní vliv arabinogalaktanových proteinů (AGP) v mucigelu a došel k tomu, že AGP indukují chemotaxi zoospor zkoumaného patogenu *Aphanomyces euteiches*, ale zároveň mají vůči sporám té samé plísně antigerminační účinky. AGP tedy fungují patrně jako určitá forma pasti, kdy je patogen přilákan ke kořenové špičce a následně imobilizován pomocí AGP spolu s dalšími látkami přítomnými v mucigelu (Cannesan et al., 2012).

Stejně jako u jiných složek kořenových exudátů, je i složení mucigelu mezidruhově velmi různorodé. To znamená, že při zkoumání interakce mucigelu s okolním prostředím, není možné ve výzkumu automaticky počítat s tím, že jeden druh rostliny bude mít úplně stejné složení mucigelu, jako kterýkoliv jiný, jakkoliv jsou si příbuzné. V pracích zabývajících se složením mucigelu byly zjištěny rozdíly ve složení mucigelu nejen mezi druhy, ale také mezi kultivary stejných druhů (Bacic et al., 1986; Chaboud, 1983; Chaboud & Rougier, 1984). Tyto studie se ale shodovaly v tom, že naprosto dominantní skupinou látek byly sacharidy (až 95 %), dále byly identifikovány i proteiny (cca 5 %) a stopy fenolických kyselin a škrobu. Ve studii od autorů Read et al. (2003) byla identifikována také přítomnost fosfolipidů, konkrétně fosfatidylcholinu za běžných podmínek a fosfatidylethanolaminu při napadení bakterií. Z těchto studií vyplývá, že i když jednotlivé látky mohou být stejné napříč různými rody rostlin, jejich

koncentrace a poměry v mucigelu se mohou poměrně lišit druh od druhu, ale pravděpodobně i v závislosti na podmínkách prostředí na stanovišti a množství dalších faktorů.

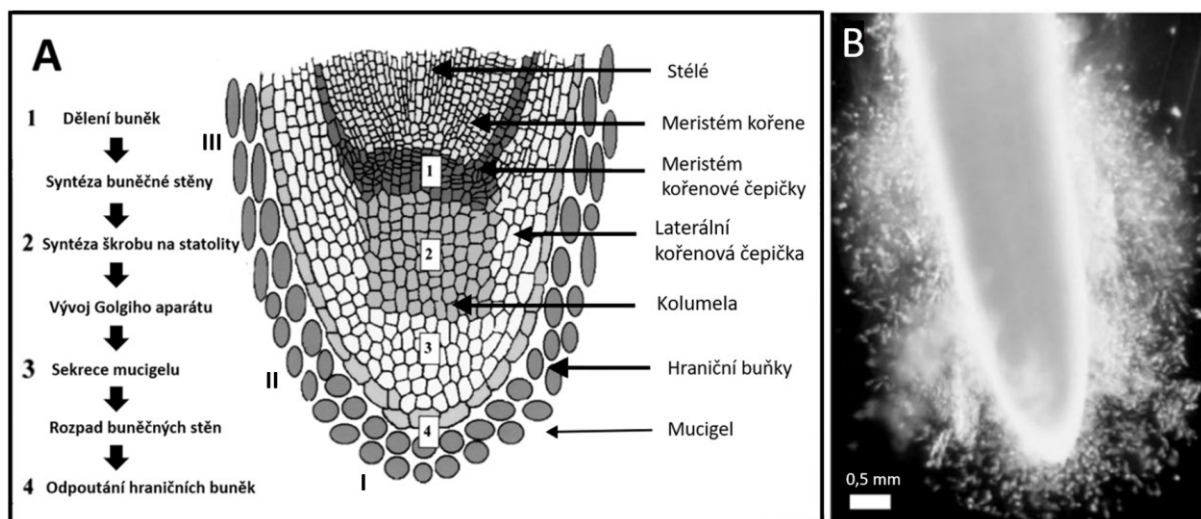
Díky lepivým vlastnostem mucigelu je u některých druhů rostlin na kořen navázána vrstva půdy, které se říká "rhizosheath" (viz obr. č. 3), nebo také vnitřní rhizosféra ("inner rhizosphere soil") (Duell & Peacock, 1985; Mo et al., 2023). Je to velmi důležitá struktura pro zadržování vody, příjem živin, fungování symbióz, odolnosti vůči stresorům, celkovou stabilizaci půdy apod. Přítomnost a případná tloušťka této vnitřní rhizosféry může být dána nejen druhem rostliny a délkou kořenových vlásků, ale i složením půdy, nebo dostupností vody. Například rýže při dostatku vody vnitřní rhizosféru nemá, ale naopak při jejím nedostatku se vnitřní rhizosféra tvoří (Zhang et al., 2020). Podle analýzy mnoha studií od Mo et al. (2023)* je ve vnitřní rhizosféře oproti okolní půdě v průměru o 66 % více vody. Vnitřní rhizosféra má také vyšší porozitu a vyšší obsah minerálů (K, P, N), než vnější část rhizosféry a okolní volná půda (Mo et al., 2023). Díky tomu je zde větší množství mikroorganismů, které vypouštěním svých metabolitů pomáhají udržovat stabilitu vnitřní rhizosféry. U některých rostlin je také výhodné mít kolem kořenů ochrannou vrstvu půdy, která je chrání před teplotním stresem, nebo sesuvy půdy (Mo et al., 2023).



Obr. č. 3: Fotografie kořenů rostlin s přilepenou vnitřní rhizosférou (A-C) a bez vnitřní rhizosféry (D). Na fotografiích A-C je na kořenech vidět vrstva půdy držící i po vytažení kořenů z hlíny. A – *Haemodrum paniculatum* Lindl.; B – *Conostylis candicans* Endl.; C – *Lotus japonicus* L., wild type; D – *Lotus japonicus* L., mutant netvořící kořenové vlásky, a tedy ani vnitřní rhizosféru. Upraveno podle: Mo et al. (2023).

2.2. Hraniční buňky kořenové čepičky (BC) a jejich role v exudaci

Mucigel může být kromě samotných buněk kořenové čepičky sekretován také tzv. hraničními buňkami kořenové čepičky (“border cells” = BC), lokalizovanými na povrchu kořenové čepičky a v blízkém okolí kořenové špičky (Hawes & Lin, 1990; Knudson, 1919). BC jsou buňky, které jsou produkovány kořenem rostliny a naprogramovány k tomu, aby se od kořene oddělily (Vermeer & McCully, 1982). Jsou po stovkách až tisících denně vypouštěny do blízkého okolí kořene a v půdě dokáží přežít samy o sobě několik dní až týdnů (Knudson, 1919; Vermeer & McCully, 1982). Hraniční buňky obsahují škrobová tělíska, ze kterých jsou schopny získávat energii i po oddělení se od kořene (Watson et al., 2015). Byla také potvrzena jejich schopnost aktivně přijímat glukózu, nejsou tedy plně závislé jen na zásobách získaných v době přímého napojení na rostlinu (Stubbs et al., 2004). Po vystavení fytohormonům se mohou *in vitro* i dělit a tvořit kultury (Hawes & Pueppke, 1986). Jsou důležitou součástí interakce rostliny s okolní půdou a půdními organismy a jejich funkcí je upravovat rhizosféru tak, aby samotný kořen mohl co nejlépe růst. V případě absence vody zůstanou BC díky lepidému mucigelu přitisknuté na povrchu kořene. Po ponoření do vody se již při lehkém zatřesení BC samovolně pouští kořene (Richardson, 1955). Ideálním organismem pro studium BC je hrách (*Pisum sativum* L.), protože produkuje velké množství odolných BC a nemá za běžných podmínek na kořenové čepičce mikroorganismy, které by narušovaly výzkum (Hawes & Pueppke, 1986; Ropitiaux et al., 2020*).



Obr. č. 4: Kořenová čepička. A: Schéma stavby kořenové čepičky s popisky. Vlevo od schématu je naznačen cyklus buňky kořenové čepičky (kroky 1–4), a to od vzniku v meristému, až do odpoutání hraniční buňky (BC). Římskými číslicemi jsou vyznačeny jednotlivé typy hraničních buněk; I – sférické BC; II – intermediární BC; III – elongované BC. B: Mikrofotografie špičky kořene. Disperze hraničních buněk *P. sativum* po přidání kapky vody. Světelná mikroskopie, fluorescence. Barveno FDA; živé buňky fluoreskují, na mikrofotografii jsou tedy vidět světle. Vlevo dole je měřítko 0,5 mm. Upraveno podle: Hawes et al. (2002, 2012).

Stejně jako u samotných buněk kořenové čepičky, byla i u BC prokázána funkce v odpuzování nebezpečných patogenů a zneškodňování toxických prvků, a to jak díky sekretovanému mucigelu, tak i dalším specifickým mechanismům. Například při kontaktu s hliníkem (Al) BC během hodiny vyprodukují velké množství mucigelu, který zamezí fytotoxicitě hliníku a zároveň mechanicky chrání BC a s nimi i špičku kořene (Miyasaka & Hawes, 2001). BC také kořeni slouží k snadnější penetraci půdou. Při osmnáctinásobném zvýšení odporu písku při laboratorním pokusu se počet BC u semenáčku kukuřice zvedl z 1900 na 3200 (Iijima et al., 2000).

Buňka, vytvořená v meristému kořenové čepičky, v průběhu svého životního cyklu postupuje směrem ke kraji kořenové čepičky, kde se odděluje a stává se buňkou hraniční. BC jsou tedy původně buňky, které mají nejprve funkci tvorby škrobu, dále funkci gravitropickou a na konec také funkci tvorby mucigelu ještě v rámci kořenové čepičky (viz obr. č. 4) (Feng et al., 2022a). Následně jsou oddělovány od ostatních buněk pomocí pektin-lytických enzymů (pektinmethylesterázy, polygarakturonázy a pektátlyázy) (Stephenson & Hawes, 1994). Celý proces diferenciací BC zpravidla trvá cca 24 hodin. Diferenciace buněk kořenové čepičky na BC je regulována koncentrací auxinu a etylénu v čepičce (Ponce et al., 2005). Regulace probíhá také pomocí represoru, který se tvoří v BC a brání dělení buněk v meristému kořenové čepičky (Brigham et al., 1998). Diferenciaci provází velká změna v expresi genů. Část proteinů tvořených v BC nejsou syntetizované v žádné jiné buňce ve špičce kořene (Vicré et al., 2005).

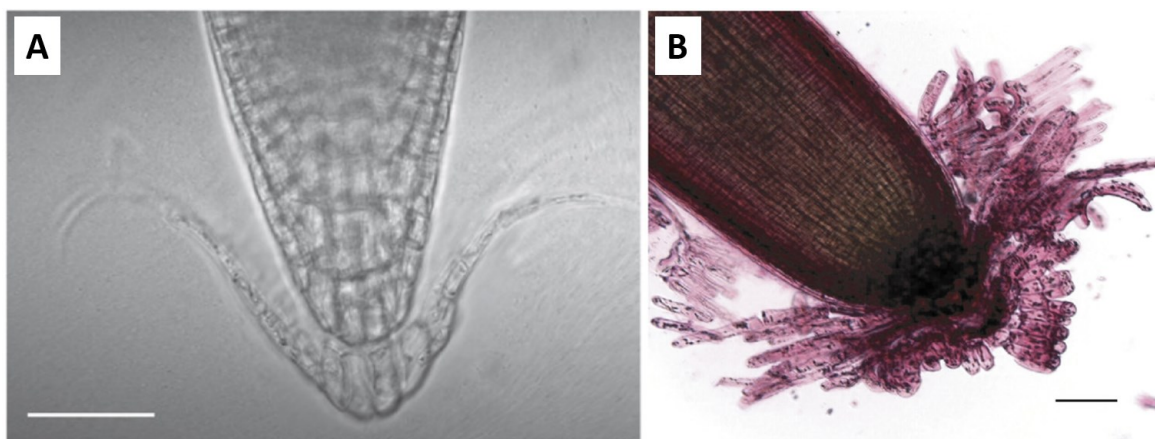
Pokud není kořen vystaven stresu, tak se BC nevytváří donekonečna, ale každý druh rostliny má určitý limit buněk zůstávajících v nejbližším okolí kořenové čepičky, který za běžných podmínek nepřekročí (Hawes & Pueppke, 1986). Tento limit může být u některých druhů pouze 20 buněk (někteří zástupci čeledi *Solanaceae*) a naopak u modelového hrachu bylo napočítáno více než 11000 jednotlivých BC, než se jejich tvorba zastavila (Feng et al., 2022b; Hawes et al., 2003). Po manuálním odstranění části buněk se dělení v meristému znovu spustí a začnou se tvořit další buňky, aby nahradily ty ztracené (Brigham et al., 1998). Při působení stresoru jsou však klasické regulační způsoby potlačeny a hraničních buněk se může tvořit mnohem více, než je běžný limit (Zhao et al., 2000).

Podle recentních studií mohou mít BC jedné rostliny různé tvary a vlastnosti. Například u sóji (*Glycine max L.*) se vyskytují tři různé morfotypy BC (sférický, elongovaný a intermediální; viz obr. č. 4) a liší se v množství produkovaného mucigelu a místě vzniku (Carreras et al., 2019; Ropitiaux et al., 2020). Elongované BC sóji také nejsou oddělovány separátně po jedné, ale místo toho pohromadě ve shlucích o více buňkách (Endo et al., 2011; Ropitiaux et al., 2020). Čímž je ale značně nabourávána zažitá představa o striktně oddělených BC.

BC také fungují jako návnady, které na sebe natáhnou agresora a odlákají ho od zranitelné kořenové čepičky. To dokazuje mimo jiné také fakt, že i při silné infekci, kdy dochází k nekróze po celé délce elongační části kořene, čepička funguje bez problému a všechny patogeny na čepičce jsou po namočení do vody odděleny spolu s BC (Hawes, 1990). Podobně funguje také obrana kořenové čepičky proti hlísticím (*Nematoda*). Hlístice jsou přitahovány k BC a dochází k jejich imobilizaci. Imobilizace je pouze dočasná, ale v době, kdy přestane fungovat, už je kořenová čepička pryč díky dlouhivému růstu elongační části kořene (Hawes et al., 2000). Ve studii od autorů Tran et al. (2016) bylo také zjištěno, že BC dokáží při kontaktu s patogenními bakteriemi *Ralstonia solanacearum* vytvořit jakousi extracelulární past pomocí extracelulární DNA (exDNA). Dané bakterie byly díky exDNA imobilizovány a několik z nich bylo i usmrceno. Při podobném výzkumu se po vyvolání degradace exDNA nakaženost kořenových čepiček po napadení houbou *N. haematococca* zvýšila z 3 % na 100 % (Wen et al., 2009). BC se mohou podílet také na interakci s okolními organismy i dalšími způsoby. Pomáhají například rostlině při ustanovení mykorhizy a symbióz s hlízkovými bakteriemi. Byla zjištěna přímá korelace mezi množstvím BC a schopností druhu navázat arbuskulární mykorhizu (Arriola et al., 1997; Darshan et al., 2020*; Niemira et al., 1996).

2.3. Buňky hraničním buňkám kořenové čepičky podobné (BLC)

Důvod, proč si výzkumníci dlouhou dobu mysleli, že určitá část rostlin nemá BC, jsou právě tzv. buňky hraničním buňkám kořenové čepičky podobné ("border-like cells" = BLC). Mají velmi podobnou funkci jako BC, ale neodpojují se od kořene po jedné, ale místo toho tvoří pásy buněk, které při sobě drží (Vicré et al., 2005). Za soudržnost BLC může hlavně přítomný homogalakturonan (Durand et al., 2009). Dalším rozdílem od BC je menší počet BLC v setu jednoho kořene. Místo stovek až vyšších tisíců BC jsou u BLC produkovány pouze stovky buněk. Například huseníček rolní (*A. thaliana* L.) má limit cca 115 BLC, oproti tomu ředkev může mít až 900 BLC (Driouch et al., 2012). Kromě toho se BC a BLC od sebe liší také v rychlosti tvorby. Například BC u hrachu se začínají tvořit již po cca 5 hodinách od začátku růstu, oproti tomu první BLC se u huseníčku tvoří až po cca 5 dnech (Hawes & Lin, 1990; Vicré et al., 2005). BLC mají oproti BC také specifický systém odpoutání od kořene (viz obr. č. 5). Nejprve se odpoutají buňky laterální kořenové čepičky, které se nacházejí nejdále od kolumely, poté se odpoutají ty, které jsou blíže a nakonec se odpoutá vrchní vrstva buněk samotné kolumely (Shi et al., 2018). U huseníčku bylo objeveno, že buňky kořenové čepičky na konci svého životního cyklu podstupují programovanou buněčnou smrt ("programmed cell death" = PCD) (Fendrych et al., 2014). To znamená, že BLC huseníčku mají zkrácenou životnost, většinou max 24 hodin od diferenciaci (Huysmans et al., 2018).



Obr. č. 5: Hraničním buňkám buňky podobné (BLC). A: Vrstva BLC v procesu oddělování se od kořenové čepičky *A. thaliana*. Světlé pole. Měřítka 50 μm . B: Vrstva BLC v procesu oddělování se od kořenové čepičky brukve řepky (*Brassica napus* L.). Barveno v rutheniové červeně. Měřítka 50 μm . Převzato z: Driouich et al. (2007).

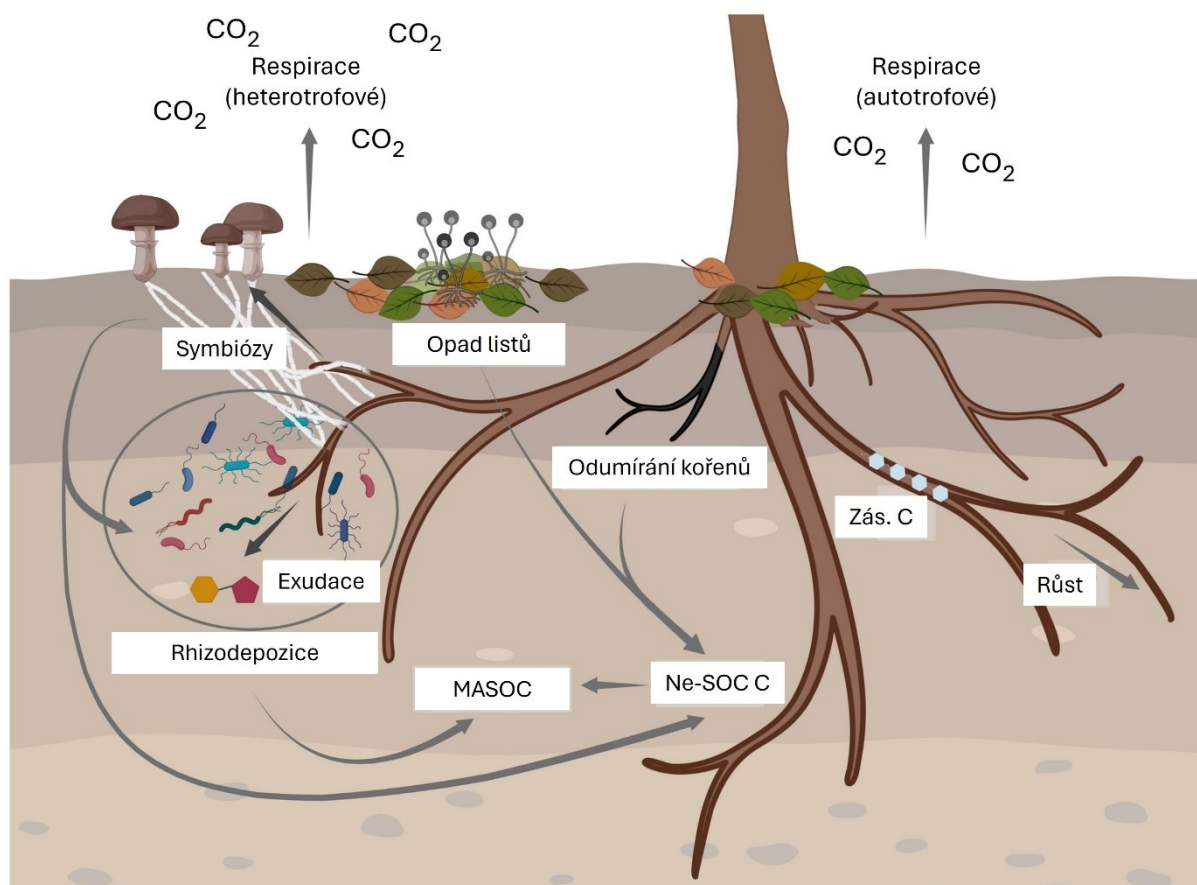
Mezi první rostliny, u kterých byly BLC objeveny, patří rostliny z čeledi *Brassicaceae*, například již zmíněný huseníček rolní (Driouich et al., 2007; Vicré et al., 2005). Později ale byly BLC objeveny i u dalších druhů, mezi nejznámější patří například len (*Linum usitatissimum* L.), lilek (*Solanum melongena* L.), nebo pažitka (*Allium schoenoprasum* L.) (Driouich et al., 2012). Co se týče obrany proti patogenům, měly by BLC fungovat velmi podobně, jako BC. Například ve studii týmu Plancot et al. (2013), byla prokázána tvorba reaktivních forem kyslíku BLC huseníčku i lnu po kontaktu se signálními molekulami patogenů. Tým Driouich et al. (2019) navrhl souhrnné pojmenování pro všechny typy BC a BLC a to AC-DC (Associated Cap-Derived Cells).

BC a BLC jsou důležité při studiu exudátů a celkově interakcí kořene s okolní půdou. I když nejsou přímo připojené ke kořeni, vylučují látky stejně jako spousta dalších buněk kořene. Látky vypouštěné BL/BLC také interagují s okolím a hrají svou roli v celé řadě mechanismů důležitých pro rostlinu. V praxi je tedy potřeba všechny tyto látky studovat současně a zároveň je třeba vědět původ jednotlivých látek a způsob jejich distribuce v okolní půdě. V dalších částech této práce jsou tedy látky vylučované přímo kořeny rostlin a látky vylučované BC/BLC považovány za totéž.

3. Rhizodepozice: transport uhlíku do rhizosféry

Jedním z nejdůležitějších a nejhojnějších prvků exudovaných kořeny je uhlík (C). Podle metaanalýzy mnoha studií od autorů Kuzyakov & Domanski (2000)* se množství C dopraveného do kořenového systému může pohybovat v rozmezí cca 20 – 60 % celkového množství C asimilovaného listy. V kořenech mohou být uhlíkaté látky uloženy, přímo spotřebovány na růst a další fyziologické procesy, předány symbiontům, nebo exudovány. Doba, za kterou se asimilovaný C dostane ze vzduchu

do půdy může být od méně než 1 hodiny u některých trav až po několik dní u některých stromů (Dilkes et al., 2004; Ekblad & Högberg, 2001; Cheng et al., 1993).



Obr. č. 6: Zjednodušené schéma rhizodepozice a koloběhu uhlíku (C) v půdě. Část C asimilovaného rostlinou je transportována do kořenů a tam může C rovnou přispět k růstu, může být vydýchán, sloužit jako zásobní C (Zás. C), případně přispět k tvorbě a udržování symbióz. Zbytek C v kořenech může do okolí uniknout díky kořenové exudaci, případně kvůli odumírání buněk kořenů. V půdě může C zůstat ve formě snadno dostupné pro mikroorganismy (Ne-SOC C), nebo se stát součástí zásobníků C v půdě ("soil organic carbon" = SOC), například asociací s minerály ("mineral associated soil organic carbon" = MASOC). Více o MASOC v podkapitole 4.1. Tento SOC může být časem mineralizován mikroorganismy a prodýchán do atmosféry zpět ve formě CO₂. Upraveno podle: Obersteiner & Klein (2022).

Uvolňování organického uhlíku kořeny rostlin do rhizosféry se nazývá rhizodepozice (Shamoot et al., 1968) a je jedním z hlavních hybatelů půdního ekosystému vůbec (viz obr. č. 6). Pro rostlinu je rhizodepozice zásadní nejen kvůli vychytávání toxických kovů, regulování rhizobiomu (mikrobiomu v rhizosféře), ale i k signalizaci. Kromě samotné exudace uhlíkatých látek (ať už pevných látek, tak i plynů – etylén, CO₂, nebo například kyanovodík) se uhlík může v rámci rhizodepozice z rostliny do půdy dostat také díky rozkladu mrtvých buněk kořene, uvolňování BC/BLC, nebo skrze mykorhizní symbionty. Co se týče množství, je největším zdrojem uhlíku pro rhizosféru mucigel, dále ostatní sacharidy, fyto siderofory u trav a v menších koncentracích také aminokyseliny, další organické kyseliny a fenoly (Farrar & Jones, 2000*). Díky zvýšené dostupnosti C pro půdní MO (mikroorganismy), vyvolává

rhizodepozice v rhizosféře tzv. rhizosférický efekt (jev, kdy jsou MO mnohonásobně početnější v rhizosféře, než ve volné půdě) (Starkey, 1931; Zhao et al., 2022*). Kromě rhizodepozice se uhlík z rostliny do půdy může dostat ještě díky opadu listů, odumření části prýtu, nebo celé rostliny. Tyto odlišné zdroje C v půdě v této práci rozebírány nebudou, ale v případě zájmu je tato tematika shrnuta např. ve studii od Xu et al. (2021)*.

Podíl exudovaného C vůči asimilovanému C se mezi studiemi značně liší. Mezidruhová meta-studie od týmu Jones et al. (2009) uvádí jako medián jednotlivých hodnot cca 11 % C. Jiné studie uvádějí přibližné rozpětí 5 až 20 % za běžných podmínek a v závislosti primárně na druhu, ale i dalších faktorech (Darshan et al., 2020; Derrien et al., 2004; Helal & Sauerbeck, 1989; Nguyen, 2003). Například velmi mladé rostliny (stáří v řádu dnů) mají podstatně vyšší podíl exudovaného C a to běžně 20 až 30 %, ale i více (Whipps, 1990). Dalším důležitým faktorem zvýšeného podílu exudovaného C vůči celkovému množství asimilovaného C je stres. Například podle Paterson & Sim (2000) se tato hodnota může zvýšit až na 27 % při nedostatku N oproti cca 4 % při dostatku N u studované kostřavy (*Festuca rubra L.*). Vzhledem k tomu, že velká část exudace je “nedobrovolná”, dochází k ní pasivní difúzí a rostlina tím C ztrácí, je důležité se ho snažit co nejefektivněji zadržovat a recyklovat, aby se pokud možno co nejvíce zamezilo ztrátám (Jones & Darrah, 1996). Kromě efektivity fotosyntézy je pro rostlinu výhodné omezit únik C do rhizosféry také kvůli patogenům, kteří díky uhlíkatým látkám proliferují a zvyšují svoji patogenitu. Efektivita zadržování a zpětného vyvázání C z půdy tedy přímo závisí na množství MO v rhizosféře. To znamená, že kdyby rostlina neuměla efektivně vychytávat uniklé uhlíkaté látky, dostane se do stavu, kdy sama zvyšuje množství organismů v rhizosféře a tím dochází k větší kompetici a na rostlinu zbude o to méně C, z čehož opět profitují MO. Mezi kořenem rostlin a jeho nejbližším okolím tedy dochází k neustálé dynamické výměně uhlíkatých látek a její bilance silně závisí na množství MO v půdě (Kuzakov & Jones, 2006). Běžně se například u kukuřice z celkového množství C uvolněného do rhizosféry pouze 15 % zabuduje do bakteriální biomasy, zatímco zbytek zůstane v půdě, případně je prodýchán MO (Helal & Sauerbeck, 1989). To mimo jiné naznačuje, že v rhizosféře není pro bakterie limitujícím faktorem C, jako je tomu ve volné půdě, ale spíše fosfor (P), případně dusík (N) (Cheng et al., 1996). Také to znamená, že MO v bezprostřední blízkosti kořene nejsou schopny spotřebovat všechny C, což dokazují také nálezy volných uhlíkatých látek i ve větší vzdálenosti od rostliny (Helal & Sauerbeck, 1986). Jak je již výše zmíněno, kořenové exudáty jsou složené z mnoha typů látek, které mají každá jiné vlastnosti a funkce. V dalších podkapitolách jsou tedy rozebírány způsoby rhizodepozice u různých skupin látek zvlášť.

3.1. Exudace sacharidů

Nejhojnějšími uhlíkatými látkami v rostlině jsou nestrukturní rozpustné sacharidy (Gunina & Kuzyakov, 2015). Nejvyšší koncentrace sacharidů byla zjištěna v oblasti kořenové špičky (konkrétně v prvních 5 cm), oproti tomu ve vzdálenosti 10 cm od špičky kořene byla koncentrace již poloviční (Jones & Darrah, 1996). Rozdíl v koncentracích sacharidů mezi cytoplazmou buněk kořene kukuřice (cca 90 mM) a půdou (cca 10 μ M) způsobuje kontinuální únik (difúzi) molekul glukózy z buňky do apoplastu a rhizosféry (Jones & Darrah, 1996). Kromě difúze jsou sacharidy exudovány také pomocí transmembránových proteinů ze skupiny SWEET (Manck-Götzenberger & Requena, 2016).

Z výzkumu rhizodepozice nestrukturních rozpustných sacharidů pšenice (*Triticum aestivum* L.) bylo identifikováno, že nejčastějším sacharidem v rhizosféře je glukóza (dalšími významnými sacharidy jsou fruktóza a sacharóza), která je také nejrychleji zpracována MO (Derrien et al., 2004). Podle Hill et al. (2008) je poločas setrvání glukózy v půdě (v tomto případě konkrétně ornici po odstranění kořenů) cca 30 sekund. Další studie tuto hodnotu víceméně potvrzují a uvádí výsledky v rozmezí několika málo minut (Fischer et al., 2010). Celý zásobník glukózy v půdě se díky MO za den protočí 100 až 1000 krát (Hill et al., 2008). To znamená, že nestrukturní volné sacharidy (a z těch hlavně glukóza) jsou největším hybatelem koloběhu uhlíku v půdě, a tedy důležitým předmětem studie v tomto směru. Více o sacharidech např. v review od (Gunina & Kuzyakov, 2015*).

3.2. Exudace aminokyselin

Aminokyseliny (AK) jsou uváděny jako druhá nejvíce exudovaná skupina látek (Moe, 2013*). Koncentrace AK v buňkách kořene rostlin se pohybuje zpravidla v rozmezí 1 – 10 mM (Jones & Darrah, 1994a) a v rhizosféře v závislosti na typu půdy 1 – 50 μ M (van Hees et al., 2008; Z. Yu et al., 2002). Tento rozdíl koncentrací způsobuje koncentrační gradient a únik látek bez spotřeby energie. AK tedy v půdě kolují podobným způsobem jako sacharidy; také probíhá jejich neustálý únik z buněk kořene a snaha o opakované vstřebání díky různým transportérům (Agorsor et al., 2023; Mitchell, 1963). Je dlouhodobá snaha identifikovat i aktivní transport aminokyselin z kořenů do rhizosféry a pro některé z transportérů zapojených v transportu AK uvnitř kořene rostliny byla navržena i schopnost transportu AK do rhizosféry (ABC transportéry, CAT8 atd), avšak žádný nebyl dle mně dostupných informací dosud potvrzen (Guo et al., 2021; Price & Okumoto, 2015; Yang et al., 2010).

Za nejvíce exudovanou AK je považován glycin, dále je v pořadí serin a s odstupem také alanin (Lesuffleur et al., 2007). Poměry mezi koncentracemi AK v buňce a v rhizosféře jsou však odlišné. Například při zkoumání exudátů jetele (*Trifolium repens* L.) ve studii od autorů Lesuffleur et al. (2007) byl glycin v rhizosféře zastoupen v množství cca 40 % z celého obsahu AK a v buňkách pouze 5 %.

Naopak asparagin v buňkách jetele zastupuje až 45 % celkového množství AK, ale v půdě představuje pouze 1 % exudovaných AK (Lesuffleur et al., 2007). Tato dvě pozorování spolu s dalšími jevy poukazují na velkou selektivitu v exudaci AK a definitivně tím potvrzují přítomnost aktivního transportu těchto látek do rhizosféry. Tato převaha aktivního transportu nad difúzí také způsobuje, že na rozdíl od sacharidů nemají AK nejvyšší míru exudace v oblasti kořenové špičky, jako je tomu například u sacharidů (Lesuffleur & Cliquet, 2010). Studie od Jaeger et al. (1999) popisuje zvyšující se exudaci AK se zvětšující se vzdáleností od špičky kořene. Poločas setrvání aminokyselin v půdě je u různých studií udáván v intervalech cca 0,5 až 4 hodiny v horních vrstvách půdy a kolem 12 hodin ve nižších vrstvách půdy (Boddy et al., 2007; Jones, 1999; Jones & Kielland, 2002). K protočení celého zásobníku AK tedy může dojít až 20 krát za den, což ukazuje na relativně rychlé zpracování AK mikroorganismy a vysokou kompetici (Jones & Kielland, 2002). Aminokyseliny rostlině slouží například jako důležitý atraktant prospěšných mikroorganismů (Feng et al., 2022c).

Mezi důležité deriváty aminokyselin patří fyto siderofory lipnicovitých rostlin (*Poaceae*), které slouží k vychytávání železitých kationtů z půdy a umožňují jejich přenos do kořene (Takagi et al., 1984). Po exudaci fyto sideroforu a následné chelataci kationtu je chelát (kationt-fyto siderofor komplex) transportován skrz transportér (YS1) do buňky kořene, kde je kationt vyvážen (Curie et al., 2001). Fyto siderofor je poté skrz kanál, případně vezikulárně, exportován znovu do rhizosféry (Nishizawa & Mori, 1987; Prasad et al., 2022). Fyto siderofory mohou být také využity člověkem k fyto remediaci prostředí pro jejich schopnost vázat toxické prvky (Liphadzi et al., 2005).

3.3. Exudace organických kyselin

Třetí nejhojněji exudovanou skupinou látek jsou organické kyseliny. Pod tento obecný pojem teoreticky spadá celá řada látek s kyselým charakterem (aminokyseliny, fenoly, alkoholy apod), ale běžně (a také v této práci) se pod tímto pojmem rozumí pouze nízkomolekulární karboxylové kyseliny (bez AK) a jejich anionty. Jsou důležité pro příjem živin (*Cu*, *Fe*, *Mn*, *P*, *Zn*), detoxifikaci kovů (*Al*, *Zn*), nebo například pro interakci s MO (Jones & Darrah, 1994b). Celková koncentrace organických kyselin (a jejich aniontů) v buňce je podle metastudie od Jones (1998) běžně cca 1 – 20 mM v závislosti na typu metabolismu C (C3, C4, nebo CAM), nutričním stavu, pH podloží, případně stáří rostliny. Oproti tomu v půdě se koncentrace běžně pohybuje v rozmezí od 1 do 100 μM (v některých případech mohou hodnoty dosáhnout až několika stovek μM), což stejně jako u sacharidů a aminokyselin znamená velký koncentrační gradient (Jones, 1998; van Hees et al., 2008). Tím pádem také dochází k difúzi organických kyselin směrem ven z buňky do rhizosféry a následná snaha o opětovný influx těchto látek zpět. Influx je možný symportem za pomoci protonů, které jsou v rhizosféře díky protonovým pumpám (Adeleke et al., 2017*). Pumpování protonů ven z buňky má také za následek zvyšování pozitivního náboje mimo

buňku, což podporuje exudaci záporně nabitých organických kyselin (citrát, malát, fumarát), která silně převažuje nad výtokem neutrálních forem.

Také se v cytosolu díky neutrálnímu pH vyskytuje daleko více aniontů organických kyselin než jejich neutrální verze, což ještě umocňuje dominanci záporně nabitých organických kyselin v exudátech. Například podle Ryan et al. (2001) je až 80 % kyseliny citronové v cytosolu přítomné ve formě citrátu a až 99 % kyseliny jablečné ve formě malátu. Když je pro rostlinu přínosné vypustit určitou organickou kyselinu do rhizosféry, je kromě pasivního výtoku látek také možné jejich aktivní uvolňování. Mezi první objevené způsoby exportu organických kyselin kromě difúze patří transmembránové kanály z rodiny ALMT usnadňující export malátu (Sasaki et al., 2004) a dále také přenašeče MATE exportující citrát (Furukawa et al., 2007). Přítomnost transportérů dokazuje schopnost rostliny regulovat množství a složení exudovaných organických kyselin. Podle studie od van Hees et al. (2008) je nejčastější organickou kyselinou v půdě citrát, dále jsou hojně zastoupeny malát a acetát. Poločas spotřeby exudovaného malátu v půdě je cca 1 až 5 hodin, což znamená, že se celý zásobník denně protočí cca 1 – 10 krát (Jones et al., 2003).

3.4. Další exudované látky: strigolaktony, fenolické látky

Velmi zásadní funkci má také exudace fytohormonu strigolaktonu. Strigolaktony jsou skupinou terpenoidních látek, derivovaných z karotenoidů, které mají v rostlině celou škálu funkcí. Potlačují v rostlině tvorbu adventivních a laterálních kořenů (Kapulnik et al., 2011; Rasmussen et al., 2012), inhibují větvení stonku a tvorbu pupenů (Gomez-Roldan et al., 2008; Napoli, 1996). Oproti tomu indukují prodloužení kořenových vlásků (Kapulnik et al., 2011) a senescenci (Snowden et al., 2005). Zároveň rostlina dokáže pomocí receptorů detekovat strigolaktony v půdě a to jak své vlastní, tak i cizí (Yoneyama et al., 2022). Tím dokáže přizpůsobit svůj růst v přítomnosti další rostliny a zároveň brání svým vlastním kořenům, aby si navzájem konkurovaly. Kromě toho strigolaktony v půdě fungují jako atraktant mykorhizních hub, které poté s kořeny naváží arbuskulární mykorhizu (Akiyama et al., 2005). Strigolaktony samy o sobě nemají na půdní prostřední zásadní vliv, ale přítomnost symbiotické houby již ano, proto jsou tyto látky pro rhizosféru tak důležité. Na druhou stranu jsou již delší dobu známé jako látky, které stimulují germinaci parazitických záraz (např. *Orobanche* a *Striga*) (Siame et al., 1993), tudíž rostlina musí vypouštěné množství regulovat. Exudaci strigolaktonů zajišťují ABC transportéry (Sasse et al., 2015).

Podobně jako strigolaktony mohou fungovat i fenolické látky. Fenolické látky jsou známé u mnoha rostlin jako látky odpuzující mikroorganismy a další patogeny (Lanoue et al., 2010) a mohou tak, kromě prevence přímého napadení patogenem, fungovat jako prevence rychlého rozkladu organických kyselin a enzymů rostlin v půdě (Dinkelaker et al., 1995). Hrají roli i při deficienci některých prvků (Fe,

P), protože dokáží vázat ionty a zpřístupňovat tak prvky jinak vázané ve sloučeninách, podobně jako fyto siderofory (Dakora & Phillips, 2002). Zároveň fenolické látky pomáhají ustanovit symbiózy s houbami a nodulačními bakteriemi, což rostlině také pomáhá s příjmem živin (Juszczuk et al., 2004; J. Zhang et al., 2009). Fenolické látky mohou rostlině pomáhat také v boji s fytotoxicitou některých prvků (Al, Cd,) (Leng et al., 2022; Liu et al., 2012). Díky tomu mají fenolické látky velký vliv na strukturu půdního mikrobiomu, jelikož určitým způsobem interagují s většinou mikroorganismů (Xia et al., 2021). Rostlina může vypouštění množství fenolických látek regulovat (např. pomocí ABC transportérů), koncentrace fenolických látek uvnitř kořenů a v rhizosféře spolu tedy nekoreluje (Rodríguez-Celma et al., 2013; Wu et al., 2001). Ve studii od autorů Narasimhan et al. (2003) zkoumající sekundární metabolity v exudátech huseníčku bylo zjištěno, že většina exudovaných sekundárních metabolitů patří do fenolických látek, přesněji to byly hlavně flavonoidy (37 %) a ligniny (22 %).

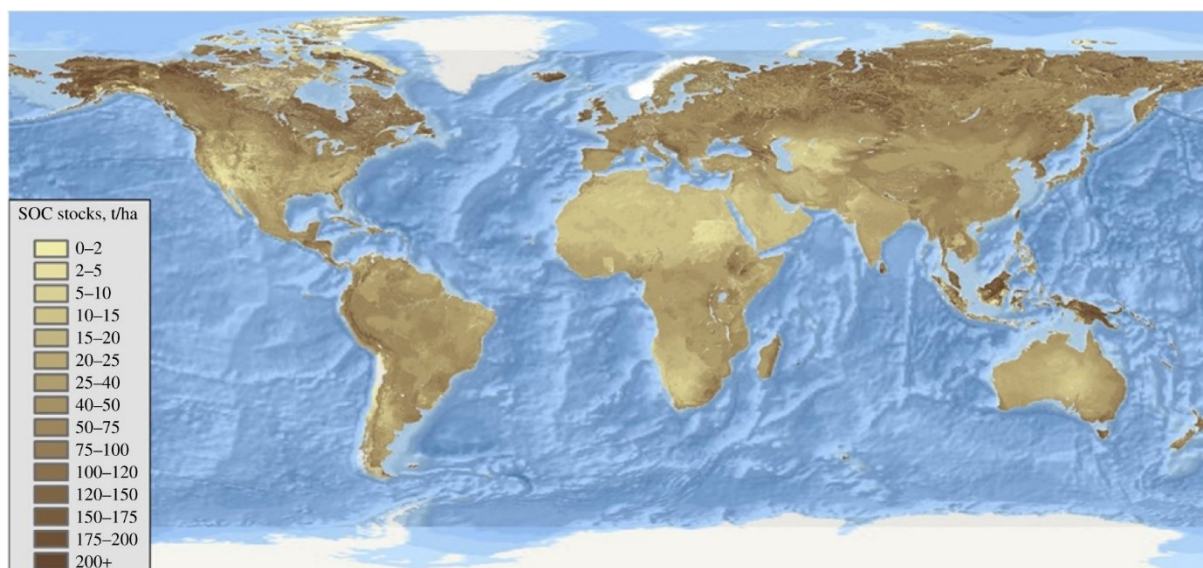
4. Koloběh uhlíku v půdě

Poté, co se uhlíkaté látky různého původu dostanou do rhizosféry, mohou mít velmi rozdílné osudy. Mohou být transportovány zpět do rostliny za účelem příjmu živin, nebo v rámci recyklace C (viz kapitola 3). Mohou být také absorbovány MO, které mohou C zapracovat do své biomasy, nebo uhlíkaté látky využít v jiných metabolických procesech. Z toho MO část C prodýchají ve formě CO₂, část vyloučí zpět do půdy jako metabolity a zbytek se do půdy dostane časem ve formě mikrobiální nekromasy (Bhattacharyya et al., 2022). Ve chvíli, kdy se uhlíkaté látky dostanou do půdy (ať už přímo z rostliny nebo skrz MO) a nejsou zachyceny ani rostlinou ani MO, se mohou stát součástí abiotických struktur (viz podkapitoly 4.1 a 4.2). Můžeme o nich tedy mluvit jako o tzv. půdní organické hmotě (SOM; z anglického “soil organic matter”).

Při kvantifikaci obsahu uhlíkatých látek v půdě a popisu globálních cyklů C mluvíme o tzv. půdním organickém uhlíku (SOC; z anglického “soil organic carbon”). Odhady zásob SOC v půdě se za posledních pár let zásadně změnilo, protože dřívější hodnoty zahrnovaly pouze SOC do hloubky 1 metru a nebraly v potaz zakřivení terénu. Dle mého názoru dosud nejkompaktnější odhad velikosti globálního zásobníku SOC v půdě přinesla studie od autora Blakemore (2018) a to přibližně 10000 – 15000 Gt C. Zkratka SOC je v mnoha studiích používána jako synonymum ke zkratce SOM (Lal, 2004), nicméně ale platí, že SOC tvoří přibližně 50 % SOM. Tato hodnota se může lišit až o několik procent v závislosti na typu půdy. Jinak řečeno, v globálním měřítku se SOM skládá přibližně z 50 % z C a zbylých cca 50 % SOM je rozděleno mezi zbývající prvky (např. P, N, O) (Pribyl, 2010). Proces ukládání C z atmosférického CO₂ do půdních zásobníků se nazývá půdní sekvence uhlíku (Olson et al., 2014).

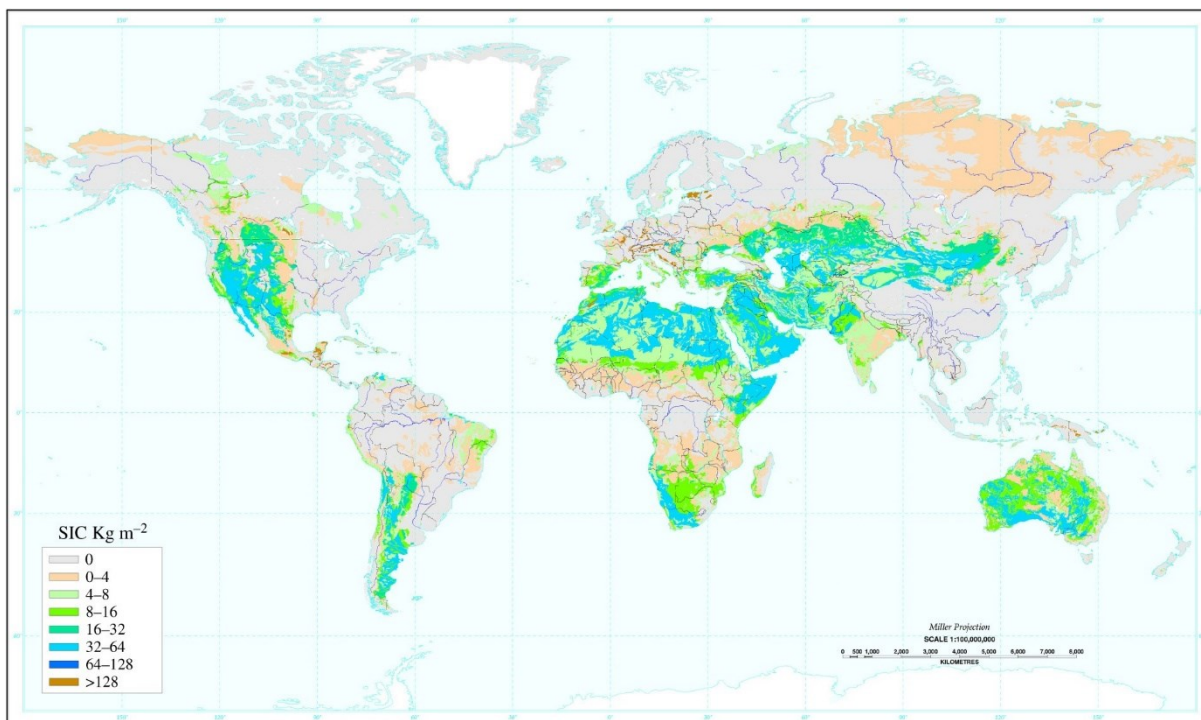
V závislosti na dostupnosti pro mikroorganismy, mohou být uhlíkaté látky děleny na labilní (snadno využitelné MO) a rekalcitrantní (hůře rozložitelné). Rekalcitrantní je hlavně odpad z nadzemní části rostliny a kořenů, například lignin. Naopak labilní jsou například kořenové exudáty (Gougoulis et al., 2014). Oproti dřívějším studiím, které rekalcitranci přiřítali hlavní podíl na stabilitě uhlíkatých látek v půdě, je dnes kladen důraz spíše na fyzickou nedostupnost daných zásobníků pro MO (Dungait et al., 2012*). Rekalcitrantnost je v rámci půdní sekvestrace relevantní pouze v počátečních fázích po vypuštění dané látky do půdy, kdy si MO mohou vybírat, které látky budou rozkládat a preferují spíše ty lépe rozložitelné (Dungait et al., 2012; Liu et al., 2020). Kromě jednobuněčných MO a hub mohou v koloběhu C figurovat také další organismy, jako jsou hlístice, chvostoskoci a roztoči. Tato půdní fauna spolu s prvky může přímo i nepřímo ovlivňovat až 15 % koloběhu C (Anderson, 1995).

Sekvestrace C je také biomově specifická. Nejvíce SOC obsahují lesní půdy a louky, zato mnohem méně SOC obsahují obdělávaná pole, tedy agroekosystémy (Panchal et al., 2022). Stromy alokují větší množství C do kořenových exudátů, než luční rostliny nebo zemědělské plodiny, které jich vypouští naopak nejméně (Pan et al., 2011; Pausch & Kuzyakov, 2018). Stromy také tvoří více mykorrhizních symbióz, což napomáhá tvorbě SOC (Smith et al., 2021). Nejvíce SOC mají lesy boreální, dále tropické a nejméně lesy mírného pásu (Lorenz & Lal, 2010). Co se týče nezalesněných oblastí, byla zjištěna pozitivní korelace mezi úrovní biodiverzity rostlin a množstvím SOC v půdě, pravděpodobně díky vyšší diverzitě mikroorganismů (Lange et al., 2015). MO také prospívá vyšší hustota porostu, která snižuje odpar vody a zajišťuje mikroorganismům lepší prostředí (Lange et al., 2014). Platí také, že ve studenějších a vlhčích oblastech (např. oblasti permafrostu, horská rašeliniště, slatiniště atd.) je uloženo více SOC, než v suchých a teplých oblastech (pouště, savany atd.) (viz obr. č. 7) (Lal, 2001). V aridních oblastech je nízká přítomnost SOC způsobena zejména nižším pokryvem vegetací, tudíž i nižším přísunem kořenových exudátů, dále také nízkým přísunem vody a nízkou schopností půdy vodu zadržovat (což nevyhovuje mikroorganismům ani rostlinám) a také nízkou schopností půdy tvořit agregáty (Lal, 2009). Naopak rašeliniště jsou jedním z největších zásobníků SOC, který je podstatně větší než u lesů, které se sice vyskytují ve stejném podnebí, ale mají podstatně menší schopnost zadržovat vodu (Beaulne et al., 2021). V oblastech permafrostu (včetně tamních rašelinišť), pokrývajících necelých 15 % celkové půdní plochy planety, je podle studie od autorů Tarnocai et al. (2009) uloženo přes 1650 Gt C.



Obr. č. 7: Mapa světa vyobrazující množství organického uhlíku v půdách. Žlutá až velmi světle hnědá barva poukazuje na velmi nízké hodnoty organického uhlíku v půdě, zatímco světle hnědá a hnědá znamená střední množství organického uhlíku v půdě. Tmavě hnědá naopak poukazuje na vysoké množství organického uhlíku v půdě. Další barvy v mapě, tedy modrá a bílá zobrazují moře, případně oblasti, ze kterých nejsou dostupná data. Z obrázku je vidět, že nejvyšší množství organického uhlíku v půdě je v oblasti severního polárního kruhu a na ostrovech Borneo a Nová Guinea v Tichém oceánu. Naopak nejméně organického uhlíku v půdě je v oblastech severní Afriky, pouště Kalahari na jihu Afriky, ve střední části Austrálie, na Arabském poloostrově, v pouštích na východním břehu Kaspického moře v Asii a v oblasti Údolí smrti v USA. Na levé straně obrázku jsou vysvětlivky a stupnice přiřazující barvy hnědé na mapě ke konkrétnímu množství půdního organického uhlíku. SOC stocks = zásoby půdního organického uhlíku. t/ha = jednotka váhy půdního organického uhlíku, tuna na hektar půdy. Převzato z: Lal et al. (2021).

Kromě SOC se v půdě nachází také SIC (soil inorganic carbon = půdní anorganický uhlík). SIC se vyskytuje hlavně ve formě uhličitanu vápenatého (CaCO_3) a vzniká rozpuštěním CO_2 ve vodě a následnou reakcí s kationtem (obvykle Ca^{2+}) (Schlesinger, 1982). Anorganická forma C převažuje nad tou organickou hlavně v pouštních a polopouštních oblastech, kde tvoří až 90 % celkové zásoby C v půdě (viz obr. č. 8) (Eswaran et al., 2000; Suarez, 2005). Dle mně dostupných informací, dosud neexistuje žádná kvalitní studie odhadující množství globálních zásob SIC, neboť většina studií, které se tímto problémem zabývaly, totiž počítá jen s množstvím SIC v prvním metru půdy a odhadují celosvětový zásobník jen na cca 700 až 1000 Gt C (Lal, 2004; Sharififar et al., 2023). To je ale velmi zavádějící informace vzhledem k tomu, že s rostoucí hloubkou množství SIC rychle roste a globální cykly C nejsou ovlivňovány jen půdou do hloubky 1m. Jediná studie, kde byl měřen SIC i ve větší hloubce, a to až do 7 metrů, je pouze lokální a neodhaduje celosvětové zásoby této formy C (Kim et al., 2020).



Obr. č. 8: Mapa světa vyobrazující množství anorganického uhlíku v půdách do 1 metru. Různé barvy v mapě vyobrazují jiné rozpětí hodnot. Šedivá a oranžová barva poukazují na žádné až velmi nízké hodnoty anorganického uhlíku v půdě, zatímco různé odstíny zelené a světle modrá znamenají střední množství anorganického uhlíku v půdě. Tmavě modrá a hnědá naopak poukazují na vysoké množství anorganického uhlíku v půdě. Bílá barva zobrazuje oblasti, ze kterých nejsou dostupná data. Z obrázku je vidět, že nejvyšší množství anorganického uhlíku v půdě je v několika menších roztroušených oblastech v Evropě, Nové Guinee a střední Americe. Dále je velké množství anorganického uhlíku v půdě v oblastech pouští na severu Afriky, na jihu Austrálie, na Arabském poloostrově, v celé západní polovině USA, v oblasti And a Patagonie v Jižní Americe a v oblasti pouště Gobi a pouští na východním břehu Kaspického moře v Asii. Na levé spodní straně obrázku jsou vysvětlivky a stupnice přiřazující různé barvy na mapě ke konkrétním hodnotám půdního anorganického uhlíku. SIC = zásoby půdního anorganického uhlíku. Kg m^{-2} = jednotka hmotnosti půdního anorganického uhlíku, kilogram na metr čtvereční půdy. Převzato z: Lal et al. (2021).

SIC je v přirozených podmínkách zásobník s dlouhou dobou setrvání v nezměněné formě a to až v řádech desítek tisíců let (Kim et al., 2020; Kuzyakov et al., 2006). Působením člověka je tento přirozený cyklus silně narušován, a to konkrétně jeho činností při zemědělských praktikách. SIC má tendenci se při kontaktu s vodou rozpouštět a pole mají daleko horší schopnost zadržovat vodu než přirozené biotopy (Kim et al., 2020). Další aspekt obhospodařování polí je přehnojování polí rychle rozpustnými dusíkatými hnojivy, což snižuje kyselost půdy a rozpouští tak CaCO_3 (Zamanian et al., 2018). Ve své studii Kim et al. (2020) pozoroval snížené množství SIC pod zemědělskými půdami oproti přirozeným ekosystémům a to i v hloubce přes 7 metrů pod povrchem. Tento efekt byl ještě umocněn na polích, kde dochází k umělé zálivce (Kim et al., 2020).

SIC se v půdě může přeměnit buď CO_2 a postupně se dostat zpět do atmosféry, nebo se při kontaktu s vodou rozpustit na hydrogenuhličitan (bikarbonát/ HCO_3^-). Pokud se hydrogenuhličitan dostane do stabilního zásobníku podzemní vody (např. podzemní jezero), mluví se o něm jako o

rozpuštěném anorganickém uhlíku (DIC; z anglického “dissolved inorganic carbon”) a může tvořit další dlouhodobý zásobník C, který je odhadovaný na minimálně 1400 Gt C (Monger et al., 2015). Tato problematika je čím dál více relevantní hlavně kvůli rostoucí snaze o rozšiřování zemědělských ploch právě v aridních částech světa (Filippi et al., 2020). Ve správných podmínkách mohou rostliny proces tvorby SIC urychlit pumpováním CO₂ do půdy a to buď přímo skrz respiraci kořenů, nebo nepřímo díky respiraci mikroorganismů (Lal et al., 2021). Toho by se v budoucnu dalo využít pro sekvestraci C právě ve formě SIC, ale vyžadovalo by to nové postupy při obdělávání polí a značné množství dalších studií na toto téma. Dále se tímto tématem tato práce zabývat nebude, nicméně širší vysvětlení problematiky obsahuje například review Sharififar et al. (2023).

4.1. Půdní organický uhlík asociovaný s minerály (MASOC)

Nejdůležitějším způsobem sekvestrace organického C je jeho uložení ve formě tzv. půdního organického uhlíku asociovaného s minerály (MASOC; z anglického “mineral-associated soil organic carbon”) (Ma et al., 2022*). Jak je z názvu patrné, jde o stabilizaci uhlíkatých látek pomocí minerálních sloučenin (případně prvků) špatně rozložitelných MO (von Lützow et al., 2008). Minerály, účastníci se vazby s uhlíkatými látkami, jsou převážně tzv. jílové minerály (např. kaolinit, illit, smektit), karbonáty, nebo hlinité, případně železité oxidy a hydroxidy (Tisdall & Oades, 1982). Rostliny mohou napomáhat tvorbě těchto struktur uvolňováním kořenových exudátů, které mohou mít vliv na MASOC přímo, nebo nepřímo, jelikož se na nich mohou živit MO a produkovat z nich vlastní stabilnější látky, které poté reagují s minerály a vzniká MASOC.

Mezi přímé způsoby vlivu kořenových exudátů na tvorbu MASOCu patří například schopnost některých exudátů (hlavně organických kyselin, fyto sideroforů a fenolů; viz kapitoly 3.2 – 3.4) uvolňovat minerály z jejich původních vazeb. Ve své studii Yu et al. (2017) zjistili, že za přítomnosti kořenů rostlin je v půdě dostupné více než dvojnásobné množství Al a Fe, než v nepřítomnosti kořenů. Například kyselina citronová podporuje tvorbu oxidů železa a hliníku, které mohou být základní složkou v procesu tvorby agregátů (Yu et al., 2017). Naopak například oxalát působí jako látka rozkládající dané oxidy a působí tedy v neprospěch tvorby agregátů (Li et al., 2018). Vlivem exudace a díky protonovým pumpám kořenů je také snižováno pH rhizosféry, zvyšován pozitivní náboj a podporováno vázání aniontů organických látek na kationty minerálů (Ma et al., 2022*).

Kořenové exudáty, jakožto labilní látky, jsou mnohem lepším zdrojem pro tvorbu MASOC než (zpravidla) rekalitrantní rostlinný odpad (opadané listy, odumřelé kořeny a části prýtu). V tříletém experimentu s půdními MO v lesech mírného pásma bylo zjištěno, že při použití pouze živých kořenů a jejich exudátů jakožto zdroje C pro půdu (tedy při průběžném odstraňování mrtvé biomasy rostlin), je uhlík 2 až 13 krát efektivněji zapracován do stabilních zásobníků, než při použití pouze mrtvé biomasy

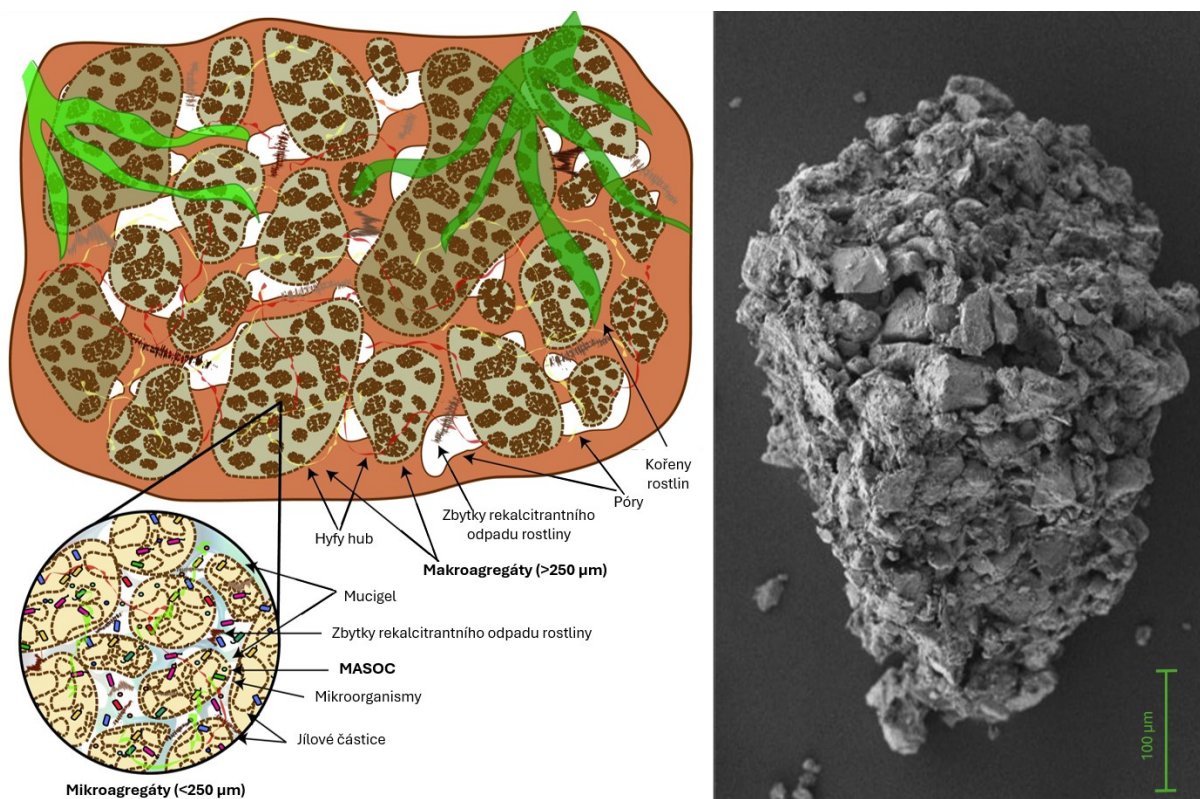
roślin (Sokol et al., 2019). To dokazuje, že kořenové exudáty, jakožto labilní C látky, jsou mnohem lepším zdrojem pro tvorbu MASOCu, protože je MO dokáží zpracovat daleko efektivněji než rekalitrantní látky. Méně C je tak uvolněno respirací MO ve formě CO₂ a více C je využito na tvorbu metabolitů, které jsou poté navraceny zpět do půdy a mohou se dostat do některého z půdních zásobníků C. MO mohou stabilitu MASOCu ovlivnit také vypouštěním vlastních sideroforů, které rozkládají vazby železitých látek a rozkládají tak MASOC (Ahmed & Holmström, 2014).

4.2. Půdní agregáty

Dalším z hlavních způsobů sekvestrace uhlíku do půdní biomasy je tvorba půdních agregátů (Six et al., 2000). Jedná se o agregáty půdních částic, které umožňují stabilní uchování půdní organické hmoty (SOM) a jsou také životním prostředím celé škály mikroorganismů (Young & Crawford, 2004). Půdní agregáty se rozdělují na mikroagregáty (<250 μm) a makroagregáty (250 μm – 10000 μm) (Edwards & Bremner, 1967). Způsob, jakým dochází k tvorbě mikroagregátů je dodnes velmi nejasný, protože je velmi obtížné tento proces přímo pozorovat a dokázat. Starší zdroje uvádějí, že se na skupinu mikroorganismů nabalí částice jílu, prachovce (aleurit) a organických látek, MO se tvorbou lepidých polysacharidů v mikroagregátu imobilizují a tím tam zůstanou téměř dokonale chráněny uhlíkaté látky tvořené MO i po jejich odumření (Edwards & Bremner, 1967; Tisdall & Oades, 1982). To je však podle novějších studií nepravděpodobné, protože by to znamenalo vysokou koncentraci uhlíkatých látek uprostřed mikroagregátu, což již bylo vyvráceno mnoha pokusy (Hernandez-Soriano et al., 2018; Lehmann et al., 2007). Dnes se většina studií přiklání spíše k druhé možnosti a to, že se mikroagregáty formují na základě MASOCu, tedy vazeb minerálů a organických látek a SOC je nerovnoměrně rozprostřen po celém agregátu (Hernandez-Soriano et al., 2018).

Jednotlivé stavební prvky mikroagregátu jsou k sobě vázány chemickými vazbami a lepidou organickou hmotou (polysacharidy, lipidy, proteiny) z MO, hyf hub a kořenů rostlin (*viz obr. č. 9*) (Totsche et al., 2018*). Důležitou součástí stabilizace mikroagregátů jsou také MO, které na sebe mohou vázat jednotlivé složky pomocí elektrostatických vazeb a jsou zároveň i zdrojem dalších lepidých materiálů (Huang et al., 2005). Tímto způsobem vznikají mikroagregáty různých velikostí a mohou se postupně zvětšovat s přibývajícimi vrstvami různých materiálů. Podle studie od Watts et al. (2005) tvorbě mikroagregátů také pomáhá cyklus “mokření a vysoušení půdy” (z anglického “wetting-drying cycle”), který napomáhá jednotlivým složkám mikroagregátu dostat se k sobě do bezprostřední vzdálenosti a umožnit tak navázat danou vazbu. Vzhledem k podstatě jejich vzniku mají mikroagregáty mezi jednotlivými pevnými složkami velké množství mikropórů (< 500 nm), ve kterých se mohou držet různé plynné a kapalně látky (Oades, 1984; Totsche et al., 2018). Ve větších pórech bývají ideální podmínky

pro život dalších MO a v menších pórech jsou naopak uhlíkaté látky chráněné proti rozkladu, protože se tam MO fyzicky nevejdou (Nunan et al., 2003).



Obr. č. 9: Půdní agregáty. Nalevo je schéma vyobrazující strukturu půdy. V horní části obrázku jsou vidět makroagregáty složené z mikroagregátů. Mikroagregáty jsou mezi sebou stabilizované do makroagregátů pomocí hyf hub a kořenů rostlin, stejně jsou k sobě poutané i makroagregáty navzájem. Mezi agregáty jsou póry, ve kterých bývají přítomny různé plyny a voda. Mezi makroagregáty jsou také zbytky rekalciitrantního odpadu rostliny (např. odumřelé kořeny, části nadzemního odpadu apod.). Vlevo dole je ukázáno přiblížení na strukturu makroagregátu. Jsou tam vidět mikroagregáty, které jsou složené z půdního organického uhlíku asociovaného s minerály a jílových částic. Tyto stavební prvky jsou spolu spojeny díky mikroorganismům, jejich mucigelu a mucigelu kořenů rostlin. V mikroagregátech a mezi nimi jsou také zachyceny zbytky rekalciitrantního odpadu rostliny. Mezi mikroagregáty jsou také póry a stejně tak i uvnitř mikroagregátů. Vpravo je mikrografie půdního agregátu pořízená přes skenovací elektronový mikroskop. Vpravo dole je měřítko; 100 µm. Upraveno podle: Costa et al. (2018); Totsche et al. (2018).

Spojováním malých mikroagregátů vznikají větší mikroagregáty, případně malé makroagregáty v případě překročení hranice 250 µm. Makroagregáty mohou držet pohromadě stejně jako mikroagregáty díky lepivým metabolitům (mucigelům) hub, rostlin a mikroorganismů (Tisdall & Oades, 1982). Na rozdíl od mikroagregátů mohou být makroagregáty stabilizovány mechanicky pomocí mycelia hub a kořenů rostlin (Bond & Harris, 1964). V rámci makroagregátu i mezi sousedními makroagregáty se mohou také tvořit póry (1 – 100 µm), které mohou sloužit jako zásobárny vzduchu či vody, nebo mohou umožňovat kapilární elevaci vody (Oades, 1984).

Stabilita půdních agregátů je podmíněna celou řadou faktorů. Co se týče typu MO, pro stabilitu mikroagregátů jsou potřeba hlavně bakterie a pro stabilitu makroagregátů jsou třeba převážně houby

(Guggenberger et al., 1999). Obecně platí, že čím menší agregát, tím odolnější je vůči okolním vlivům (Golchin et al., 1994). V půdě dochází k tvorbě a rozpadu těchto agregátů v závislosti na momentálních chemicko-fyzikálních vlastnostech půdy a na fyziologickém stavu mikrobiomu a jeho podmínkách k životu (zdroj živin, teplota apod) (Blanco-Canqui & Lal, 2004). Je rozdíl například mezi labilní a rekalcitrantní složkou organických látek jakožto zdroje C pro MO. Podle studie od (Al-Kaisi et al., 2014) je míra SOC v půdě pozitivně korelována se stabilitou půdních agregátů. Ve stejné studii také zjistili, že způsob orby zemědělských ploch má velký vliv na stabilitu agregátů, a tedy i množství SOC v půdě. Nejvíce makroagregátů bylo v půdě nalezeno při pěstování plodin bez jakékoliv orby (Al-Kaisi et al., 2014). Dalším z faktorů ovlivňujících stabilitu agregátů je teplota. Při vyšší teplotě dochází k vyšší aktivitě MO a tím pádem i ke zvýšené mineralizaci SOM a rozpadu makroagregátů (Aspiras et al., 1971). Například při studii od autorů (Wang et al., 2016) po zvýšení teploty z 10 °C na 50 °C došlo k rozpadu až 35 % makroagregátů, ale také 6 % mikroagregátů.

Stabilita agregátů je také silně ovlivňována kořeny rostlin, a to pozitivně i negativně. Kořenové exudáty nejvíce ovlivňují tvorbu a stabilitu agregátů skrze jejich schopnost přitahovat MO, kteří jsou následně v tvorbě agregátů hlavním faktorem (Ma et al., 2022). Ve své studii autoři Baumert et al. (2018) zjistili, že po přidání velkého množství kořenových exudátů došlo ke vzestupu aktivity hub, které postupně začaly převažovat nad bakteriemi a docházelo k silnému nárůstu v počtu stabilních makroagregátů v půdě. Ve studii od Traoré et al. (2000) byl zkoumán vliv mucigelu sekretovaného kořeny rostlin na stabilitu půdních agregátů a bylo zjištěno, že mucigel má velký pozitivní vliv na míru tvorby a stability agregátů. Kořeny sekretovaný mucigel byl hlavním prvkem agregace půdních částic jen do té doby, než začal být degradován MO. MO ale zase využily látky obsažené v rostlinném mucigelu k tvorbě vlastního mucigelu, který měl jiné složení a měl silnější vliv na dlouhodobou stabilizaci agregátů (Traoré et al., 2000). Kořeny mohou také přímo prorůst do pórů makroagregátů a tím blokovat přístup okolních MO k uhlíkatým látkám uvnitř a k tomu do nich vypouštět právě mucigel, který agregát dále stabilizuje (Haynes & Beare, 1997; Oades, 1978).

Negativní vliv na stabilitu makroagregátů může mít v okolí kořenů rostlin například opakované vlhčení a vysoušení půdy z důvodu periodického nasávání vody kořeny a zvýšená schopnost půdy v okolí kořenů zadržovat vodu (Patel et al., 2021). Náhlé zvlhčení suché půdy má za následek rozpad pevného makroagregátu a zvýšení přístupnosti uhlíkatých látek uvnitř makroagregátu (Denef et al., 2001; Liu et al., 2015). Vývoj v mineralizaci SOM po náhlém zvlhčení nebo vysoušení půdy dále záleží na různých faktorech, například na délce jednotlivých fází cyklu, hloubce měření, dostupnosti labilního zdroje C nebo typu půdy (Lopez-Sangil et al., 2018; Qi et al., 2018). Pokud je půda vysušená moc dlouhou dobu (například v aridních oblastech), tak naopak může dojít k omezení vlivu MO a snížení mineralizace SOM (Magid et al., 1999). Téma půdních agregátů je velmi komplexní, složité na výzkum a

skládá se z mnoha faktorů a je proto stále oblast výzkumu, kde je potřeba ještě spousta studií k získání úplného vhledu do problematiky.

5. Rhizosférní priming efekt (PE)

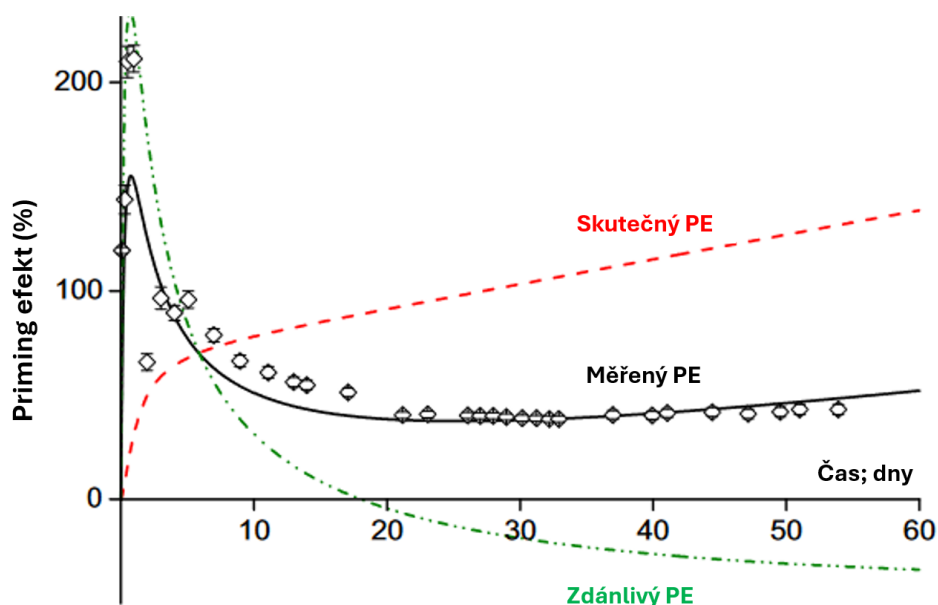
Jedním z jevů, které ovlivňují sekvestraci uhlíku do půdy, je tzv. rhizosférní priming efekt (PE) (Bernard et al., 2022*). Priming efekt je změna v intenzitě mineralizace SOM, která je způsobena přidáním čerstvého zdroje organických látek (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008; Kuzyakov & Domanski, 2000; Löhnis, 1926). Priming efekt se kromě C může vztahovat také na interakce N, které ale pro účely této práce nejsou podstatné a budou tedy vynechány s odkazem na review od Azam (2002). PE může být pozitivní nebo negativní, podle toho, jestli dojde ke snížení nebo zvýšení obsahu SOM v půdě, častější je však ten pozitivní (Kuzyakov et al., 2000*). Podle metastudie od Cheng & Kuzyakov (2005) o vlivu bylinného porostu na SOM, může pozitivní PE dosahovat hodnot přes 300 % a negativní PE dosahovat hodnot až 70 %.

Positivní PE tedy znamená, že se po přidání zdroje organických látek zvýší mineralizace SOM a dochází tedy ke snižování množství C v půdě a zvyšování množství CO₂ v atmosféře (Kuzyakov et al., 2000). Jedním z jevů vedoucích k PE je, že po přidání snadno rozložitelného zdroje C dojde k rozmnožení K-stratégů (MO rozkládající SOM) a tudíž dojde ke zvýšení dekompozice SOM (Fontaine et al., 2003). Za pozitivní PE je považován také již dříve zmíněný jev, kdy po exudaci organických kyselin dojde k rozložení MASOCu a ke zpřístupnění uhlíkatých látek pro MO (Keiluweit et al., 2015). Dalším způsobem, jak může dojít k pozitivnímu PE, je například to, že po velkém rozmnožení r-stratégů (MO zaměřených na labilní zdroje C), dojde ke zvýšení množství extracelulárních enzymů v půdě, což má za následek neúmyslné rozkládání SOM (Fontaine et al., 2003), tento mechanismus však většinou vede jen k velmi nízké intenzitě pozitivního PE (Fontaine et al., 2004).

Oproti tomu negativní PE je jev, kdy se po přidání zdroje organických látek do půdy sníží míra mineralizace SOM (Kuzyakov et al., 2000). Negativní PE je převážně výsledkem toho, že K-stratégové začnou po přidání snadněji rozložitelného zdroje C místo SOM rozkládat právě přidané organické látky, protože jsou pro ně dostupnějším zdrojem energie (Cheng, 1999). Dalším způsobem, jak může dojít k negativnímu PE je, když K-stratégové přejdou ze SOM na rozkládání nekromasy r-stratégů, kteří se rozmnožili po přidání labilního zdroje C (Cui et al., 2020). Dnes je již také zřejmé, že většina MO dokáže přecházet mezi různými stravovacími strategiemi (K/r) podle toho, jaké zdroje mají k dispozici (Kotte et al., 2010). Například ve své studii průběhu priming efektu u různých skupin bakterií tým Morrissey et al. (2017) zjistil, že po opakovaném přidávání glukózy svoji momentální strategií příjmu potravy změnilo až 64 % zkoumaných skupin.

5.1. Mechanismy priming efektu

Kromě skutečného (“real”) PE, kdy změnu v emisích CO₂ způsobuje změna v rozkladu SOM, existuje také tzv. zdánlivý (“apparent”) PE (Bernard et al., 2022). Ten se projevuje změnou v emisích CO₂ za nezměněného rozkladu SOM (Jenkinson et al., 1985). Skutečné a zdánlivé priming efekty se v praxi většinou navzájem prolínají a bez využití metod detekce zdroje C pomocí kombinací různých izotopů C (¹²C / ¹³C / ¹⁴C), nebo jiného způsobu odlišení CO₂ vzešlého ze SOM a CO₂ vzešlého z čerstvě přidaného substrátu, tyto dva typy PE nelze s jistotou odlišit (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). Téměř ihned po přidání zdroje organické látky většinou začne probíhat jen zdánlivý PE a skutečný PE může začít často až po několika dnech (viz obr. č. 10). Mezi mechanismy zdánlivého PE může být například prosté rozkládání C z čerstvě přidané hmoty a vnitřních zásob MO bez využití SOM (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008).



Obr. č. 10: Graf znázorňující průběh rhizosférického priming efektu (PE). Zelená, tečkami přerušovaná čára v grafu ukazuje průběh zdánlivého PE. Zdánlivý PE se vyznačuje tím, že po přidání labilního substrátu můžeme měřit změnu v půdní respiraci CO₂, ale tato změna nijak nesouvisí se změnou v mineralizaci půdního organického uhlíku sekvastrovaného v půdě. Na grafu je vidět, že prakticky ihned po začátku experimentu dojde k prudkému nárůstu zdánlivého PE z důvodu spouštěcího efektu a indukci aktivity mikroorganismů, které napřed začínají spotřebovávat čerstvě přidanou labilní látku a svoje vlastní zásoby. Tento jev je v řádu dní zcela potlačen kvůli spotřebě dodané labilní látky. Oproti tomu červená, klasicky přerušovaná čára ukazuje průběh skutečného PE. Skutečný PE napřed vyrostle skokem během pár dní kvůli možnosti mikroorganismů začít rozkládat hůře přístupnou půdní organickou hmotu díky přidané labilní složce, ze které mohou získat dostatek energie na tvorbu potřebných extracelulárních enzymů. Po několika dnech dochází k přechodu do pozvolnějšího lineárního růstu skutečného PE, který je dán postupným růstem mikrobiálního společenstva v půdě. Černá nepřerušovaná čára je proložením naměřených hodnot půdní respirace CO₂. Jednotlivé naměřené hodnoty jsou znázorněny prázdnými kosočtverci. Na ose x je zobrazen čas ve dnech. Na ose y je zobrazena síla PE v procentech ukazujících rozdíl mezi naměřenou hodnotou CO₂ po přidání labilní látky a kontrolou. Upraveno podle: Blagodatsky et al. (2010).

Jak již bylo výše zmíněno, jednotlivé typy priming efektů se navzájem prolínají. Mezi první projevy PE patří tzv. spouštěcí efekt (z anglického “triggering effect”). Ten může nastat, když je do půdy přidáno velmi malé množství (např. 0,001 % hmotnosti půdy) snadno rozložitelného substrátu (De Nobili et al., 2001). Pravděpodobně dochází k tomu, že když jedna buňka zaregistruje signální molekuly, spustí signální kaskádu k ostatním buňkám společenstva a zároveň je indukována chemotaxe směrem ke zdroji. Tím pádem u MO, které zachytily přítomnost labilního zdroje energie nebo signální molekuly od jiných buněk, dochází k probouzení se z dormantního stavu (De Nobili et al., 2001). Velmi rychle na to dochází ke zrychlení metabolismu MO a zdánlivému PE (Mondini et al., 2006), který by měl být větší (tedy množství C mineralizovaného MO by mělo být větší), než je množství C v přidaném substrátu, ale menší, než je množství C v bakteriálním společenstvu (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). Vyšší množství respirovaného C, než bylo dodáno, je pravděpodobně zapříčiněno přítomností zásobních látek MO, které se začnou spotřebovávat jako první (De Nobili et al., 2001). Spouštěcí efekt tedy může indukovat probuzení dormantních MO, ale zároveň dodaná látka neposkytne dostatek energie pro další fungování. Buňka MO tak neroste a bez dalšího zdroje energie dochází během pár hodin až dní k opětovné dormanci dané populace (Mondini et al., 2006). Na druhou stranu v případě, že by v půdě byl přítomný i rekalitrantní zdroj C, který v MO do doby přidání labilního zdroje nespustil tuto reakci sám o sobě, je možné nastartovat skutečný PE, který může trvat i několik týdnů (De Nobili et al., 2001).

Následně dochází k fázi PE, které se říká mikrobiální aktivace (Kuzyakov & Bol, 2006). Určitá část mikrobiální populace začíná prosperovat více než jiná, začíná růst a dochází ke změně skladby MO. Podle různých studií v době, kdy probíhal primárně zdánlivý PE, v půdě silně převažovala činnost bakterií a naopak skutečný PE byl mediován činností hub a gram-negativních bakterií (Moore-Kucera & Dick, 2008; Nottingham et al., 2009). Mezi tím, co postupně dochází zdroje, se MO začínají obracet k rozkladu rekalitrantní hmoty, například SOM (Kuzyakov & Bol, 2006). Tím nastává skutečný pozitivní priming efekt. Dochází znovu postupně ke změně skladby MO a postupnému navrácení rovnováhy, která v půdě byla před přidáním labilního zdroje C (Stenström et al., 2001).

5.2. Faktory ovlivňující intenzitu rhizosférického priming efektu

Míra priming efektu silně koreluje s množstvím C v přidaném substrátu. Ve svém review, Blagodatskaya & Kuzyakov (2008) uspořádali výsledky několika studií podle toho, jaké procento z množství C obsaženého v půdní mikrobiální biomase, bylo do půdy přidáno jako zdroj C pro zkoumání priming efektu. Pokud to bylo méně než 15 %, došlo k lineárnímu růstu PE se zvyšující se dávkou přidaného labilního zdroje, ale byl to převážně zjevný PE, nedocházelo tedy ke zvýšení rozkladu SOM (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). V tomto případě také docházelo k probouzení MO z dormance, ale zase neměly dostatek živin k velkému množení. Naopak pokud bylo množství přidaného C mezi 50 a

200 % množství C v bakteriální biomase, míra prodýchaného CO₂ se vzrůstajícími procenty exponenciálně klesala s tím, že na 50 % byla absolutní hodnota prodýchaného CO₂ desetinásobná oproti 15 %. Při hodnotách nad 200 % byl priming efekt nulový nebo záporný (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). Tento jev byl daný tím, že při hodnotách nad 50 % docházelo k množení a růstu MO a zvýšené tvorbě extracelulárních enzymů rozkládajících SOM. Když bylo množství přidaného zdroje C více než dvojnásobné oproti C v bakteriální biomase, přecházely MO naopak ze SOM na labilní zdroj C a docházelo tak ke snižování míry rozkladu SOM (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008).

Zdrojem organických látek pro PE může být například právě kořenová exudace, ale i náhlé zpřístupnění odumřelých částí rostlin MO, nebo přidání jakéhokoliv jiného typu hnojiva. Podle metastudie od autorů Yan et al. (2023) je intenzita priming efektu po přidání exudátů silně závislá na tom, jaké látky jsou v experimentu použity. Podle výsledků z více než 100 studií, použitých v jejich metastudii, vyšel průměrný PE po přidání kořenových exudátů cca 39 % (procento vyjadřuje o kolik byla zvýšena mineralizace SOM oproti kontrole). Pokud byly ale přidány aminokyseliny jako zdroj C, došlo k pozitivnímu priming efektu o intenzitě přes 115 %, zato sacharidy vyvolaly PE o intenzitě cca 50 % a organické kyseliny cca 18 %. Oproti tomu pokusy s fenolickými látkami ukazovaly, že tato část kořenových exudátů může v půdě vyvolat negativní PE o intenzitě až 15 % (Yan et al., 2023). Podle dané studie je efekt fenolických látek na PE pravděpodobně způsoben jejich relativní rekalitrantností a toxickému vlivu na některé MO.

PE může být dále ovlivněn například teplotou, pH půdy, mechanickým narušováním půdy, nebo i opakovaným mokřením a vysoušením půdy (Kuzyakov et al., 2000). Podle review mnoha studií od Blagodatskaya & Kuzyakov (2008), je PE znatelně silnější v neutrálních půdách o pH mezi 6 a 8 než v půdách vyloženě kyselých nebo zásaditých. PE je také silnější v půdách bohatých na živiny, než v půdách chudých na živiny (Hart et al., 1986). Dalším faktorem ovlivňujícím PE je velikost půdních agregátů, tedy forma protekce SOM. Podle studie od autorů Degens & Sparling (1996) v makroagregátech o velikosti mezi 250 μm a 1 mm dochází k negativnímu PE. Oproti tomu v mikroagregátech a makroagregátech větších než cca 1 mm podle stejné studie docházelo k pozitivnímu PE. Ve studii od Zhou et al. (2021) také zjistili, že v případě častějšího přidávání menších dávek glukózy, byl PE silnější, než při méně častém dávkování glukózy po větších dávkách. V té stejné studii také zjistili, že se v průběhu 200denního pokusu následkem opakovaného přidávání zdroje labilního C do půdy měnila skladba MO a postupně přibývalo K-stratégů. Podle metastudie od Yan et al. (2023) bývá nejnižší PE v lesech (ale přesto pozitivní), o něco vyšší na loukách a polích a nejvyšší v oblastech tundry. Rhizosférní priming efekt je velmi složitý k úplnému pochopení a zapracování do stávajících půdních modelů a bude do budoucna potřebovat ještě spoustu studií, a to primárně in-situ. Více k priming efektu například v review od autorů Bernard et al. (2022).

6. Závěr

V této práci jsem se věnoval tématu kořenových exudátů pro sekvestraci uhlíku do půdní biomasy. Tato problematika je dnes velmi aktuální vzhledem k probíhající globální klimatické změně, jejíž hlavní příčinou je vysoká koncentrace CO₂ a dalších skleníkových plynů v atmosféře. Jeden ze způsobů snížení koncentrace CO₂ v atmosféře vyžaduje uložení atmosférického uhlíku do jiných zásobníků, tedy sekvestraci C. Oproti například oceánským zásobníkům, kde poutání CO₂ do mořské vody způsobuje její okyselení, což má celou řadu negativních důsledků v mořských biomech a v oceánské části koloběhu uhlíku, je možnost sekvestrace uhlíku do půdních zásobníků velmi nadějná. A to hlavně díky schopnosti rostlin exudovat různé uhlíkaté látky a ovlivňovat tím okolní rhizosféru, a tedy i složení půdních mikroorganismů, které se velkou mírou podílejí na sekvestraci C.

Jedním ze způsobů zvýšení sekvestrace uhlíku je zlepšení způsobu obdělávání zemědělských ploch. To by v praxi znamenalo hospodaření bez pravidelné hluboké orby a bez používání chemických hnojiv. Tyto změny jsou přínosné z celé řady důvodů, protože kromě snižování koncentrace CO₂ v atmosféře také mohou zlepšit kapacitu půdy zadržovat vodu a pomáhat proti půdní erozi. Je tedy zřejmé, že je třeba zapojit tyto znalosti do zemědělských praktik při pěstování plodin a případně do šlechtění zemědělských plodin, které jsou schopné alokace velkého množství exudátů do půdy a docílit tak pokud možno dlouhodobé sekvestrace uhlíku. Identifikace těchto plodin a porozumění celému procesu od asimilace uhlíku po jeho stabilní uložení do půdních zásobníků ale stále vyžaduje hodně výzkumu a úsilí vědeckých pracovníků. Problematika ukládání uhlíku do půdní biomasy není pouze otázkou rostlinné fyziologie, ale také ekologie, půdní biologie, mikrobiologie, klimatologie a biochemie. Jedná se tedy o multidisciplinární problematiku a vyžaduje tak spolupráci různých vědních oborů. Touto problematikou se budu dále zabývat v diplomové práci.

Kromě dalšího vědeckého výzkumu a poskytnutí podkladů zemědělcům pro pěstování plodin zaměřených na aspekt poutání uhlíku do půdní biomasy, je potřeba také informování široké veřejnosti o problematice globální změny a ochota veřejnosti tuto problematiku řešit. Důležitá je dle mého názoru také politická angažovanost a ochota vlád zemí po celém světě zakročit legislativní cestou, protože jinak je nereálné provést zásadní kroky, které by vedly k dostatečně rychlé mitigaci globální klimatické změny.

7. Literatura

- Adeleke, R., Nwangburuka, C., & Oboirien, B. (2017). Origins, roles and fate of organic acids in soils: A review. *South African Journal of Botany*, 108, 393–406. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.09.002>
- Agorsor, I. D. K., Kagel, B. T., & Danna, C. H. (2023). The Arabidopsis LHT1 Amino Acid Transporter Contributes to Pseudomonas simiae-Mediated Plant Growth Promotion by Modulating Bacterial Metabolism in the Rhizosphere. *Plants*, 12(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/plants12020371>
- Ahmed, E., & Holmström, S. J. M. (2014). Siderophores in environmental research: Roles and applications. *Microbial Biotechnology*, 7(3), 196–208. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117>
- Akiyama, K., Matsuzaki, K., & Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435(7043), Article 7043. <https://doi.org/10.1038/nature03608>
- Al-Kaisi, M. M., Douelle, A., & Kwaw-Mensah, D. (2014). Soil microaggregate and macroaggregate decay over time and soil carbon change as influenced by different tillage systems. *Journal of Soil and Water Conservation*, 69(6), 574–580. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.6.574>
- Anderson, J. M. (1995). Soil Organisms as Engineers: Microsite Modulation of Macroscale Processes. In C. G. Jones & J. H. Lawton (Ed.), *Linking Species & Ecosystems* (s. 94–106). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1773-3_10
- Arriola, L., Niemira, B. A., & Safir, G. R. (1997). Border Cells and Arbuscular Mycorrhizae in Four Amaranthaceae Species. *Phytopathology*, 87(12), 1240–1242. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1997.87.12.1240>
- Aspiras, R. B., Allen, O. N., Harris, R. F., & Chesters, G. (1971). The role of microorganisms in the stabilization of soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry*, 3(4), 347–353. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(71\)90045-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(71)90045-9)
- Azam, F. (2002). Added Nitrogen Interaction in the Soil-Plant System-A Review. *Journal of Agronomy*, 1(1), 54–59. <https://doi.org/10.3923/ja.2002.54.59>
- Bacic, A., Moody, S. F., & Clarke, A. E. (1986). Structural Analysis of Secreted Root Slime from Maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology*, 80(3), 771–777.
- Baumert, V. L., Vasilyeva, N. A., Vladimirov, A. A., Meier, I. C., Kögel-Knabner, I., & Mueller, C. W. (2018). Root Exudates Induce Soil Macroaggregation Facilitated by Fungi in Subsoil. *Frontiers in Environmental Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00140>
- Beaulne, J., Garneau, M., Magnan, G., & Boucher, É. (2021). Peat deposits store more carbon than trees in forested peatlands of the boreal biome. *Scientific Reports*, 11(1), 2657. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82004-x>
- Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 36(6), 1355–1377. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>
- Bhattacharyya, S. S., Ros, G. H., Furtak, K., Iqbal, H. M. N., & Parra-Saldivar, R. (2022). Soil carbon sequestration – An interplay between soil microbial community and soil organic matter dynamics. *Science of The Total Environment*, 815, 152928. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.152928>
- Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2008). Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 45(2), 115–131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
- Blagodatsky, S., Blagodatskaya, E., Yuyukina, T., & Kuzyakov, Y. (2010). Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(8), 1275–1283. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.005>
- Blakemore, R. J. (2018). Non-Flat Earth Recalibrated for Terrain and Topsoil. *Soil Systems*, 2(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/soilsystems2040064>
- Blanco-Canqui, H., & Lal, R. (2004). Mechanisms of Carbon Sequestration in Soil Aggregates. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(6), 481–504. <https://doi.org/10.1080/07352680490886842>
- Boddy, E., Hill, P. W., Farrar, J., & Jones, D. L. (2007). Fast turnover of low molecular weight components of the dissolved organic carbon pool of temperate grassland field soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(4), 827–835. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.09.030>
- Bond, R. D., & Harris, J. R. (1964). The influence of the microflora on the physical properties of soils. I. Effects associated with filamentous algae and fungi. *Soil Research*, 2(1), 111–122. <https://doi.org/10.1071/sr9640111>

- Brigham, L. A., Woo, H.-H., Wen, F., & Hawes, M. C. (1998). Meristem-Specific Suppression of Mitosis and a Global Switch in Gene Expression in the Root Cap of Pea by Endogenous Signals. *Plant Physiology*, *118*(4), 1223–1231.
- Cannesan, M. A., Durand, C., Burel, C., Gangneux, C., Lerouge, P., Ishii, T., Laval, K., Follet-Gueye, M.-L., Driouich, A., & Vicro-Gibouin, M. (2012). Effect of Arabinogalactan Proteins from the Root Caps of Pea and Brassica napus on Aphanomyces euteiches Zoospore Chemotaxis and Germination. *Plant Physiology*, *159*(4), 1658–1670. <https://doi.org/10.1104/pp.112.198507>
- Carreras, A., Bernard, S., Durambur, G., Gügi, B., Loutelier, C., Pawlak, B., Boulogne, I., Vicro, M., Driouich, A., Goffner, D., & Follet-Gueye, M.-L. (2019). In vitro characterization of root extracellular trap and exudates of three Sahelian woody plant species. *Planta*, *251*(1), 19. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03302-3>
- Costa, O. Y. A., Raaijmakers, J. M., & Kuramae, E. E. (2018). Microbial Extracellular Polymeric Substances: Ecological Function and Impact on Soil Aggregation. *Frontiers in Microbiology*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636>
- Cui, J., Zhu, Z., Xu, X., Liu, S., Jones, D. L., Kuzyakov, Y., Shibistova, O., Wu, J., & Ge, T. (2020). Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming. *Soil Biology and Biochemistry*, *142*, 107720. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107720>
- Curie, C., Panaviene, Z., Loulergue, C., Dellaporta, S. L., Briat, J.-F., & Walker, E. L. (2001). Maize yellow stripe1 encodes a membrane protein directly involved in Fe(III) uptake. *Nature*, *409*(6818), Article 6818. <https://doi.org/10.1038/35053080>
- Curl, E. A., & Truelove, B. (1986). *The Rhizosphere* (Roč. 15). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-70722-3>
- Dakora, F. D., & Phillips, D. A. (2002). Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, *245*(1), 35–47. <https://doi.org/10.1023/A:1020809400075>
- Darshan, K., Singh, J., Yadav, S., Aggarwal, R., & Venugopala, K. M. (2020). Root border cells: A pioneer's of plant defence in rhizosphere. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, *90*, 1850–1855. <https://doi.org/10.56093/ijas.v90i10.107884>
- De Nobili, M., Contin, M., Mondini, C., & Brookes, P. C. (2001). Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(9), 1163–1170. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00020-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00020-7)
- Degens, B., & Sparling, G. (1996). Changes in aggregation do not correspond with changes in labile organic C fractions in soil amended with ¹⁴C-glucose. *Soil Biology and Biochemistry*, *28*(4), 453–462. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(96\)00014-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(96)00014-4)
- Denef, K., Six, J., Paustian, K., & Merckx, R. (2001). Importance of macroaggregate dynamics in controlling soil carbon stabilization: Short-term effects of physical disturbance induced by dry–wet cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(15), 2145–2153. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00153-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00153-5)
- Denning, S. (2021). Southeast Amazonia is no longer a carbon sink. *Nature*, *595*(7867), 354–355. <https://doi.org/10.1038/d41586-021-01871-6>
- Derrien, D., Marol, C., & Balesdent, J. (2004). The dynamics of neutral sugars in the rhizosphere of wheat. An approach by ¹³C pulse-labelling and GC/C/IRMS. *Plant and Soil*, *267*(1), 243–253. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-5348-8>
- Dilkes, N. B., Jones, D. L., & Farrar, J. (2004). Temporal Dynamics of Carbon Partitioning and Rhizodeposition in Wheat. *Plant Physiology*, *134*(2), 706–715. <https://doi.org/10.1104/pp.103.032045>
- Dinkelaker, B., Hengeler, C., & Marschner, H. (1995). Distribution and Function of Proteoid Roots and other Root Clusters. *Botanica Acta*, *108*(3), 183–200. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1995.tb00850.x>
- Driouich, A., Cannesan, M.-A., Dardelle, F., Durand, C., Barbara, P., Bernard, S., Follet-Gueye, M.-L., & Vicro-Gibouin, M. (2012). *Unity Is Strength: The Power of Border Cells and Border-Like Cells in Relation with Plant Defense* (s. 91–107). https://doi.org/10.1007/978-3-642-23047-9_5
- Driouich, A., Durand, C., & Vicro-Gibouin, M. (2007). Formation and separation of root border cells. *Trends in Plant Science*, *12*(1), 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.11.003>
- Driouich, A., Smith, C., Ropitiaux, M., Chambard, M., Boulogne, I., Bernard, S., Follet-Gueye, M.-L., Vicro, M., & Moore, J. (2019). Root extracellular traps versus neutrophil extracellular traps in host defence, a case of functional convergence? *Biological Reviews*, *94*(5), 1685–1700. <https://doi.org/10.1111/brv.12522>
- Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, *3*(4), 435–438. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>

- Duell, R. W., & Peacock, G. R. (1985). Rhizosheaths on Mesophytic Grasses. *Crop Science*, 25(5), crops1985.0011183X002500050036x. <https://doi.org/10.2135/cropsci1985.0011183X002500050036x>
- Duff, S. (1990). Response to Phosphate Deprivation in Brassica nigra Suspension Cells. *Plant Physiology*. https://www.academia.edu/63926803/Response_to_Phosphate_Deprivation_in_Brassica_nigra_Suspension_Cells_Enhancement_of_Intracellular_Cell_Surface_and_Secreted_Phosphatase_Activities_Compared_to_Increases_in_Pi_Absorption_Rate
- Dungait, J. A. J., Hopkins, D. W., Gregory, A. S., & Whitmore, A. P. (2012). Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 18(6), 1781–1796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02665.x>
- Durand, C., Vitré-Gibouin, M., Follet-Gueye, M. L., Duponchel, L., Moreau, M., Lerouge, P., & Driouich, A. (2009). The Organization Pattern of Root Border-Like Cells of Arabidopsis Is Dependent on Cell Wall Homogalacturonan. *Plant Physiology*, 150(3), 1411–1421. <https://doi.org/10.1104/pp.109.136382>
- Edwards, A. P., & Bremner, J. M. (1967). Microaggregates in Soils. *Journal of Soil Science*, 18(1), 64–73. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1967.tb01488.x>
- Ekblad, A., & Högborg, P. (2001). Natural abundance of ¹³C in CO₂ respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia*, 127(3), 305–308. <https://doi.org/10.1007/s004420100667>
- Endo, I., Tange, T., & Osawa, H. (2011). A cell-type-specific defect in border cell formation in the Acacia mangium root cap developing an extraordinary sheath of sloughed-off cells. *Annals of Botany*, 108(2), 279–290. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr139>
- Eswaran, H., Reich, P., Kimble, J. M., Beinroth, F. H., Padmanabhan, E., & Moncharoen, P. (2000). Global carbon stocks. *Global Climate Change and Pedogenic Carbonates*, 15–25.
- Farrar, J. F., & Jones, D. L. (2000). The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 147(1), 43–53. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00688.x>
- Fendrych, M., Van Hautegeem, T., Van Durme, M., Olvera-Carrillo, Y., Huysmans, M., Karimi, M., Lippens, S., Guérin, C. J., Krebs, M., Schumacher, K., & Nowack, M. K. (2014). Programmed Cell Death Controlled by ANAC033/SOMBRERO Determines Root Cap Organ Size in Arabidopsis. *Current Biology*, 24(9), 931–940. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.025>
- Feng, H., Lv, Y., Krell, T., Fu, R., Liu, Y., Xu, Z., Du, W., Shen, Q., Zhang, N., & Zhang, R. (2022c). Signal binding at both modules of its dCache domain enables the McpA chemoreceptor of Bacillus velezensis to sense different ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(29), e2201747119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201747119>
- Feng, Y., Chen, X., Li, X., Li, Y., Nong, W., Tang, J., Han, H., Shi, L., Shabala, S., & Yu, M. (2022a). Root Border Cells as a Convenient Single Cell System to Study Plant-Environmental Interactions: A Case Study for Aluminum Tolerance. *Frontiers in Soil Science*, 2. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsoil.2022.909530>
- Feng, Y., Li, H., Zhang, X., Li, X., Zhang, J., Shi, L., Chen, X., Nong, W., Wang, C., Shabala, S., & Yu, M. (2022b). Effects of Cadmium Stress on Root and Root Border Cells of Some Vegetable Species with Different Types of Root Meristem. *Life*, 12(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/life12091401>
- Filippi, P., Cattle, S. R., Pringle, M. J., & Bishop, T. F. A. (2020). A two-step modelling approach to map the occurrence and quantity of soil inorganic carbon. *Geoderma*, 371, 114382. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114382>
- Fischer, H., Ingwersen, J., & Kuzyakov, Y. (2010). Microbial uptake of low-molecular-weight organic substances out-competes sorption in soil. *European Journal of Soil Science*, in press, DOI: 10.1111/j.1365-2389.2010.01244.x. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01244.x>
- Fontaine, S., Benest, Verdier, Mariotti, & Abbadie, L. (2004). Mechanisms of the Priming Effect in a Savannah Soil Amended with Cellulose. *Soil Science Society of America Journal*, 68. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0125>
- Fontaine, S., Mariotti, A., & Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6), 837–843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Foy, C. D. (1988). Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. <https://doi.org/10.1080/00103628809367988>
- Friedlingstein, P., O’Sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Hauck, J., Olsen, A., Peters, G. P., Peters, W., Pongratz, J., Sitch, S., Le Quéré, C., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Alin, S., Aragão, L. E. O. C., Arneeth, A., Arora, V., Bates, N. R., ... Zaehle, S. (2020). Global Carbon Budget 2020. *Earth System Science Data*, 12(4), 3269–3340. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3269-2020>

- Fries, N., & Forsman, B. (1951). Quantitative Determination of Certain Nucleic Acid Derivatives in Pea Root Exudate. *Physiologia Plantarum*, 4(2), 410–420. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1951.tb07526.x>
- Furukawa, J., Yamaji, N., Wang, H., Mitani, N., Murata, Y., Sato, K., Katsuhara, M., Takeda, K., & Ma, J. F. (2007). An Aluminum-Activated Citrate Transporter in Barley. *Plant and Cell Physiology*, 48(8), 1081–1091. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm091>
- Galloway, A. F., Knox, P., & Krause, K. (2020). Sticky mucilages and exudates of plants: Putative microenvironmental design elements with biotechnological value. *New Phytologist*, 225(4), 1461–1469. <https://doi.org/10.1111/nph.16144>
- Golchin, A., Oades, J. M., Skjemstad, J. O., & Clarke, P. (1994). Soil structure and carbon cycling. *Soil Research*, 32(5), 1043–1068. <https://doi.org/10.1071/sr9941043>
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P. B., Puech-Pagès, V., Dun, E. A., Pillot, J.-P., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portais, J.-C., Bouwmeester, H., Bécard, G., Beveridge, C. A., Rameau, C., & Rochange, S. F. (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455(7210), Article 7210. <https://doi.org/10.1038/nature07271>
- Gougoulias, C., Clark, J. M., & Shaw, L. J. (2014). The role of soil microbes in the global carbon cycle: Tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(12), 2362–2371. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6577>
- Guggenberger, G., Elliott, E. T., Frey, S. D., Six, J., & Paustian, K. (1999). Microbial contributions to the aggregation of a cultivated grassland soil amended with starch. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(3), 407–419. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00143-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00143-6)
- Gunina, A., & Kuzyakov, Y. (2015). Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate. *Soil Biology and Biochemistry*, 90, 87–100. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.07.021>
- Guo, N., Zhang, S., Gu, M., & Xu, G. (2021). Function, transport, and regulation of amino acids: What is missing in rice? *The Crop Journal*, 9(3), 530–542. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.04.002>
- Haichar, F. el Z., Santaella, C., Heulin, T., & Achouak, W. (2014). Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 69–80. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.06.017>
- Hart, P. B. S., Rayner, J. H., & Jenkinson, D. S. (1986). Influence of pool substitution on the interpretation of fertilizer experiments with ¹⁵N. *Journal of Soil Science*, 37(3), 389–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1986.tb00372.x>
- Hawes, M. C. (1990). Living plant cells released from the root cap: A regulator of microbial populations in the rhizosphere? *Plant and Soil*, 129(1), 19–27. <https://doi.org/10.1007/BF00011687>
- Hawes, M. C., Bengough, G., Cassab, G., & Ponce, G. (2003). Root Caps and Rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21(4), 352–367. <https://doi.org/10.1007/s00344-002-0035-y>
- Hawes, M. C., Curlango-Rivera, G., Xiong, Z., & Kessler, J. O. (2012). Roles of root border cells in plant defense and regulation of rhizosphere microbial populations by extracellular DNA ‘trapping’. *Plant and Soil*, 355(1), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1218-3>
- Hawes, M. C., Gunawardena, U., Miyasaka, S., & Zhao, X. (2000). The role of root border cells in plant defense. *Trends in Plant Science*, 5(3), 128–133. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01556-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01556-9)
- Hawes, M. C., & Lin, H.-J. (1990). Correlation of Pectolytic Enzyme Activity with the Programmed Release of Cells from Root Caps of Pea (*Pisum sativum*) 1. *Plant Physiology*, 94(4), 1855–1859.
- Hawes, M. C., & Pueppke, S. G. (1986). Sloughed Peripheral Root Cap Cells: Yield from Different Species and Callus Formation from Single Cells. *American Journal of Botany*, 73(10), 1466–1473. <https://doi.org/10.2307/2443851>
- Haynes, R. J., & Beare, M. H. (1997). Influence of six crop species on aggregate stability and some labile organic matter fractions. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(11), 1647–1653. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00078-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00078-3)
- Helal, H. M., & Sauerbeck, D. (1986). Effect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. *Zeitschrift Für Pflanzenernährung Und Bodenkunde*, 149(2), 181–188. <https://doi.org/10.1002/jpln.19861490205>
- Helal, H. M., & Sauerbeck, D. (1989). Carbon Turnover in the Rhizosphere. *Zeitschrift Für Pflanzenernährung Und Bodenkunde*, 152(2), 211–216. <https://doi.org/10.1002/jpln.19891520212>
- Hernandez-Soriano, M. C., Dalal, R. C., Warren, F. J., Wang, P., Green, K., Tobin, M. J., Menzies, N. W., & Kopittke, P. M. (2018). Soil Organic Carbon Stabilization: Mapping Carbon Speciation from Intact Microaggregates. *Environmental Science & Technology*, 52(21), 12275–12284. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03095>

- Hill, P. W., Farrar, J. F., & Jones, D. L. (2008). Decoupling of microbial glucose uptake and mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(3), 616–624. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.008>
- Hiltner, L. (1904). Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft*, 98, 59–78.
- Holz, M., Zarebanadkouki, M., Kuzyakov, Y., Pausch, J., & Carminati, A. (2018). Root hairs increase rhizosphere extension and carbon input to soil. *Annals of Botany*, 121(1), 61–69. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx127>
- Huang, P.-M., Wang, M.-K., & Chiu, C.-Y. (2005). Soil mineral–organic matter–microbe interactions: Impacts on biogeochemical processes and biodiversity in soils. *Pedobiologia*, 49(6), 609–635. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.06.006>
- Huysmans, M., Buono, R. A., Skorzinski, N., Radio, M. C., De Winter, F., Parizot, B., Mertens, J., Karimi, M., Fendrych, M., & Nowack, M. K. (2018). NAC Transcription Factors ANAC087 and ANAC046 Control Distinct Aspects of Programmed Cell Death in the Arabidopsis Columella and Lateral Root Cap. *The Plant Cell*, 30(9), 2197–2213. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00293>
- Chaboud, A. (1983). Isolation, purification and chemical composition of maize root cap slime. *Plant and Soil*, 73(3), 395–402.
- Chaboud, A., & Rougier, M. (1984). Identification and Localization of Sugar Components of Rice (*Oryza sativa* L.) Root Cap Mucilage. *Journal of Plant Physiology*, 116(4), 323–330. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(84\)80111-X](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(84)80111-X)
- Cheng, W. (1999). Rhizosphere feedbacks in elevated CO₂. *Tree Physiology*, 19(4–5), 313–320. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.4-5.313>
- Cheng, W., Coleman, D. C., Carroll, C. R., & Hoffman, C. A. (1993). In situ measurement of root respiration and soluble C concentrations in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(9), 1189–1196. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90214-V](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90214-V)
- Cheng, W., & Kuzyakov, Y. (2005). Root Effects on Soil Organic Matter Decomposition. In *Roots and Soil Management: Interactions between Roots and the Soil* (s. 119–143). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr48.c7>
- Cheng, W., Zhang, Q., Coleman, D. C., Ronald Carroll, C., & Hoffman, C. A. (1996). Is available carbon limiting microbial respiration in the rhizosphere? *Soil Biology and Biochemistry*, 28(10), 1283–1288. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00138-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00138-1)
- Iijima, M., Griffiths, B., & Bengough, A. G. (2000). Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand. *New Phytologist*, 145(3), 477–482. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00595.x>
- Jaeger, C. H., Lindow, S. E., Miller, W., Clark, E., & Firestone, M. K. (1999). Mapping of Sugar and Amino Acid Availability in Soil around Roots with Bacterial Sensors of Sucrose and Tryptophan. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(6), 2685–2690. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.6.2685-2690.1999>
- Jenkinson, D. S., Fox, R. H., & Rayner, J. H. (1985). Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen—The so-called ‘priming’ effect. *Journal of Soil Science*, 36(3), 425–444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1985.tb00348.x>
- Jones, D. L. (1998). Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant and Soil*, 205(1), 25–44. <https://doi.org/10.1023/A:1004356007312>
- Jones, D. L. (1999). Amino acid biodegradation and its potential effects on organic nitrogen capture by plants. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(4), 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00167-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00167-9)
- Jones, D. L., & Darrah, P. R. (1994a). Amino-acid influx at the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 163(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00033935>
- Jones, D. L., & Darrah, P. R. (1994b). Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil*, 166(2), 247–257. <https://doi.org/10.1007/BF00008338>
- Jones, D. L., & Darrah, P. R. (1996). Re-sorption of organic compounds by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere III. *Plant and Soil*, 178(1), 153–160. <https://doi.org/10.1007/BF00011173>
- Jones, D. L., Dennis, P., Owen, A. G., & Hees, P. A. W. (2003). Organic acid behavior in soils—Misconceptions and knowledge gaps. *Plant and Soil*, 248, 31–41. <https://doi.org/10.1023/A:1022304332313>
- Jones, D. L., & Kielland, K. (2002). Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(2), 209–219. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00175-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00175-4)

- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, 321(1), 5–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Juszczuk, I. M., Wiktorowska, A., Malusá, E., & Rychter, A. M. (2004). Changes in the concentration of phenolic compounds and exudation induced by phosphate deficiency in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil*, 267(1), 41–49. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2569-9>
- Kapulnik, Y., Delaux, P.-M., Resnick, N., Mayzlish-Gati, E., Wininger, S., Bhattacharya, C., Séjalon-Delmas, N., Combier, J.-P., Bécard, G., Belausov, E., Beekman, T., Dor, E., Hershendorff, J., & Koltai, H. (2011). Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta*, 233(1), 209–216. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1310-y>
- Kaštovská, E. (2020). Rhizosféra—Prostor propoující nadzemní a podzemní část ekosystému. *Fórum ochrany přírody*. <https://www.casopis.forumochranyprirody.cz/uploaded/magazine/pdf/24-rhizosfera-prostor-propojujici-nadzemni-a-podzemni-cast-ekosystemu.pdf>
- Keiluweit, M., Bougoure, J. J., Nico, P. S., Pett-Ridge, J., Weber, P. K., & Kleber, M. (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5(6), Article 6. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- Kim, J. H., Jobbágy, E. G., Richter, D. D., Trumbore, S. E., & Jackson, R. B. (2020). Agricultural acceleration of soil carbonate weathering. *Global Change Biology*, 26(10), 5988–6002. <https://doi.org/10.1111/gcb.15207>
- Knudson, L. (1919). Viability of detached root-cap cells. In *American journal of botany* (Roč. 6, s. 309–310). Published in cooperation with the Botanical Society of America by the Brooklyn Botanic Gardens. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/181246>
- Kotte, O., Zaugg, J. B., & Heinemann, M. (2010). Bacterial adaptation through distributed sensing of metabolic fluxes. *Molecular Systems Biology*, 6, 355. <https://doi.org/10.1038/msb.2010.10>
- Kuzyakov, Y., & Bol, R. (2006). Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(4), 747–758. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.06.025>
- Kuzyakov, Y., & Domanski, G. (2000). Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163(4), 421–431. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200008\)163:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200008)163:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-R)
- Kuzyakov, Y., Friedel, J. K., & Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(11), 1485–1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- Kuzyakov, Y., & Jones, D. L. (2006). Glucose uptake by maize roots and its transformation in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(5), 851–860. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.07.012>
- Kuzyakov, Y., Shevtzova, E., & Pustovoytov, K. (2006). Carbonate re-crystallization in soil revealed by ¹⁴C labeling: Experiment, model and significance for paleo-environmental reconstructions. *Geoderma*, 131(1), 45–58. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.03.002>
- Lal, R. (2001). World cropland soils as a source or sink for atmospheric carbon. In *Advances in Agronomy* (Roč. 71, s. 145–191). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)71014-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)71014-0)
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, 123(1), 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- Lal, R. (2009). Sequestering carbon in soils of arid ecosystems. *Land Degradation & Development*, 20(4), 441–454. <https://doi.org/10.1002/ldr.934>
- Lal, R., Monger, C., Nave, L., & Smith, P. (2021). The role of soil in regulation of climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1834), 20210084. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0084>
- Lal, R., Smith, P., Jungkunst, H. F., Mitsch, W. J., Lehmann, J., Nair, P. K. R., McBratney, A. B., Sá, J. C. de M., Schneider, J., Zinn, Y. L., Skorupa, A. L. A., Zhang, H.-L., Minasny, B., Srinivasrao, C., & Ravindranath, N. H. (2018). The carbon sequestration potential of terrestrial ecosystems. *Journal of Soil and Water Conservation*, 73(6), 145A–152A. <https://doi.org/10.2489/jswc.73.6.145A>
- Lan, X., Tans, P., & Thoning, K. W. (2024). *Trends in globally-averaged CO2 determined from NOAA Global Monitoring Laboratory measurements. Version 2024-04*. <https://doi.org/10.15138/9N0H-ZH07>
- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P. G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., & Gleixner, G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 6. Scopus. <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>

- Lange, M., Habekost, M., Eisenhauer, N., Roscher, C., Bessler, H., Engels, C., Oelmann, Y., Scheu, S., Wilcke, W., Schulze, E.-D., & Gleixner, G. (2014). Biotic and Abiotic Properties Mediating Plant Diversity Effects on Soil Microbial Communities in an Experimental Grassland. *PLOS ONE*, *9*(5), e96182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096182>
- Lanoue, A., Burlat, V., Henkes, G. J., Koch, I., Schurr, U., & Röse, U. S. R. (2010). De novo biosynthesis of defense root exudates in response to *Fusarium* attack in barley. *New Phytologist*, *185*(2), 577–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03066.x>
- Lehmann, J., Kinyangi, J., & Solomon, D. (2007). Organic matter stabilization in soil microaggregates: Implications from spatial heterogeneity of organic carbon contents and carbon forms. *Biogeochemistry*, *85*(1), 45–57. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9105-3>
- Leng, Z., Wu, Y., Li, J., Nie, Z., Jia, H., Yan, C., Hong, H., Wang, X., & Du, D. (2022). Phenolic root exudates enhance *Avicennia marina* tolerance to cadmium under the mediation of functional bacteria in mangrove sediments. *Marine Pollution Bulletin*, *185*, 114227. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114227>
- Lesuffleur, F., & Cliquet, J.-B. (2010). Characterisation of root amino acid exudation in white clover (*Trifolium repens* L.). *Plant and Soil*, *333*(1), 191–201. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0334-1>
- Lesuffleur, F., Paynel, F., Bataillé, M.-P., Le Deunff, E., & Cliquet, J.-B. (2007). Root amino acid exudation: Measurement of high efflux rates of glycine and serine from six different plant species. *Plant and Soil*, *294*(1), 235–246. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9249-x>
- Li, F., Koopal, L., & Tan, W. (2018). Roles of different types of oxalate surface complexes in dissolution process of ferrihydrite aggregates. *Scientific Reports*, *8*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20401-5>
- Liphadzi, M. S., Kirkham, M. B., & Musil, C. F. (2005). Phytoremediation of soil contaminated with heavy metals: A technology for rehabilitation of the environment. *South African Journal of Botany*, *71*(1), 24–37. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30145-9](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30145-9)
- Liu, E., Wang, J., Zhang, Y., Angers, D. A., Yan, C., Oweis, T., He, W., Liu, Q., & Chen, B. (2015). Priming effect of ¹³C-labelled wheat straw in no-tillage soil under drying and wetting cycles in the Loess Plateau of China. *Scientific Reports*, *5*(1), 13826. <https://doi.org/10.1038/srep13826>
- Liu, N., You, J., Shi, W., Liu, W., & Yang, Z. (2012). Salicylic acid involved in the process of aluminum induced citrate exudation in *Glycine max* L. *Plant and Soil*, *352*(1), 85–97. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0981-x>
- Liu, X., Chen, D., Yang, T., Huang, F., Fu, S., & Li, L. (2020). Changes in soil labile and recalcitrant carbon pools after land-use change in a semi-arid agro-pastoral ecotone in Central Asia. *Ecological Indicators*, *110*, 105925. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105925>
- Löhnis, F. (1926). Nitrogen availability of green manures. *Soil Science*, *22*(4), 253.
- Lopez-Sangil, L., Hartley, I. P., Rovira, P., Casals, P., & Sayer, E. J. (2018). Drying and rewetting conditions differentially affect the mineralization of fresh plant litter and extant soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, *124*, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.001>
- Lorenz, K., & Lal, R. (2010). *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Springer. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-90-481-3266-9>
- Ma, W., Tang, S., Dengzeng, Z., Zhang, D., Zhang, T., & Ma, X. (2022). Root exudates contribute to belowground ecosystem hotspots: A review. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 937940. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.937940>
- Magid, J., Kjærgaard, C., Gorissen, A., & Kuikman, P. J. (1999). Drying and rewetting of a loamy sand soil did not increase the turnover of native organic matter, but retarded the decomposition of added ¹⁴C-labelled plant material. *Soil Biology and Biochemistry*, *31*(4), 595–602. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00164-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00164-3)
- Manck-Götzenberger, J., & Requena, N. (2016). Arbuscular mycorrhiza Symbiosis Induces a Major Transcriptional Reprogramming of the Potato SWEET Sugar Transporter Family. *Frontiers in Plant Science*, *7*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00487>
- Mitchell, P. (1963). Molecule, group and electron translocation through natural membranes. In *The Structure and Function of the Membranes and Surfaces of Cells* (s. 142–168). CUP Archive. [https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=Sb86AAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PA142&dq=Mitchell,+P.+\(1963\)+Biochem.+Soc.+Symp.+22,+142-+168.&ots=02cGNgG8MS&sig=f5HS5jMiLmtFWzzXES9LZFYcnE&redir_esc=y#v=onepage&q=sympo&f=false](https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=Sb86AAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PA142&dq=Mitchell,+P.+(1963)+Biochem.+Soc.+Symp.+22,+142-+168.&ots=02cGNgG8MS&sig=f5HS5jMiLmtFWzzXES9LZFYcnE&redir_esc=y#v=onepage&q=sympo&f=false)
- Miyasaka, S. C., & Hawes, M. C. (2001). Possible Role of Root Border Cells in Detection and Avoidance of Aluminum Toxicity. *Plant Physiology*, *125*(4), 1978–1987.

- Mo, X., Wang, M., Zeng, H., & Wang, J. (2023). Rhizosheath: Distinct features and environmental functions. *Geoderma*, 435, 116500. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116500>
- Moe, L. A. (2013). Amino acids in the rhizosphere: From plants to microbes. *American Journal of Botany*, 100(9), 1692–1705. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300033>
- Mondini, C., Cayuela, M. L., Sanchez-Monedero, M. A., Roig, A., & Brookes, P. C. (2006). Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate. *Biology and Fertility of Soils*, 42(6), 542–549. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0049-2>
- Monger, H. C., Kraimer, R. A., Khresat, S., Cole, D. R., Wang, X., & Wang, J. (2015). Sequestration of inorganic carbon in soil and groundwater. *Geology*, 43(5), 375–378. <https://doi.org/10.1130/G36449.1>
- Moore-Kucera, J., & Dick, R. P. (2008). Application of ¹³C-labeled litter and root materials for in situ decomposition studies using phospholipid fatty acids. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(10), 2485–2493. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.06.002>
- Morrissey, E. M., Mau, R. L., Schwartz, E., McHugh, T. A., Dijkstra, P., Koch, B. J., Marks, J. C., & Hungate, B. A. (2017). Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter. *The ISME Journal*, 11(8), Article 8. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.43>
- Muller, C. H. (1969). Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, 18(1), 348–357. <https://doi.org/10.1007/BF00332847>
- Napoli, C. (1996). Highly Branched Phenotype of the *Petunia* dad1-1 Mutant Is Reversed by Grafting. *Plant Physiology*, 111(1), 27–37.
- Narasimhan, K., Basheer, C., Bajic, V. B., & Swarup, S. (2003). Enhancement of Plant-Microbe Interactions Using a Rhizosphere Metabolomics-Driven Approach and Its Application in the Removal of Polychlorinated Biphenyls. *Plant Physiology*, 132(1), 146–153. <https://doi.org/10.1104/pp.102.016295>
- Naveed, M., Brown, L. K., Raffan, A. C., George, T. S., Bengough, A. G., Roose, T., Sinclair, I., Koebernick, N., Cooper, L., Hackett, C. A., & Hallett, P. D. (2017). Plant exudates may stabilize or weaken soil depending on species, origin and time. *European Journal of Soil Science*, 68(6), 806–816. <https://doi.org/10.1111/ejss.12487>
- Nguyen, C. (2003). Rhizodeposition of organic C by plants: Mechanisms and controls. *Agronomie*, 23(5–6), 375–396. <https://doi.org/10.1051/agro:2003011>
- Niemira, B. A., Safir, G. R., & Hawes, M. C. (1996). Arbuscular mycorrhizal colonization and border cell production: A possible correlation. *Phytopathology*, 86, 563–565.
- Nishizawa, N., & Mori, S. (1987). The particular vesicle appearing in barley root cells and its relation to mugineic acid secretion. *Journal of Plant Nutrition*. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01904168709363629>
- Nottingham, A. T., Griffiths, H., Chamberlain, P. M., Stott, A. W., & Tanner, E. V. J. (2009). Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: A link to microbial groups. *Applied Soil Ecology*, 42(3), 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.03.003>
- Nunan, N., Wu, K., Young, I. M., Crawford, J. W., & Ritz, K. (2003). Spatial distribution of bacterial communities and their relationships with the micro-architecture of soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 44(2), 203–215. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00027-8)
- Oades, J. M. (1978). Mucilages at the Root Surface. *Journal of Soil Science*, 29(1), 1–16. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1978.tb02025.x>
- Oades, J. M. (1984). Soil organic matter and structural stability: Mechanisms and implications for management. *Plant and Soil*, 76(1), 319–337. <https://doi.org/10.1007/BF02205590>
- Obersteiner, S., & Klein, T. (2022). Closing in on the last frontier: C allocation in the rhizosphere. *Global Change Biology*, 28(23), 6835–6837. <https://doi.org/10.1111/gcb.16432>
- Olson, K. R., Al-Kaisi, M. M., Lal, R., & Lowery, B. (2014). Experimental Consideration, Treatments, and Methods in Determining Soil Organic Carbon Sequestration Rates. *Soil Science Society of America Journal*, 78(2), 348–360. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.09.0412>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Panchal, P., Preece, C., Peñuelas, J., & Giri, J. (2022). Soil carbon sequestration by root exudates. *Trends in Plant Science*, 27(8), 749–757. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.04.009>

- Patel, K. F., Myers-Pigg, A., Bond-Lamberty, B., Fansler, S. J., Norris, C. G., McKeever, S. A., Zheng, J., Rod, K. A., & Bailey, V. L. (2021). Soil carbon dynamics during drying vs. rewetting: Importance of antecedent moisture conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, *156*, 108165. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108165>
- Paterson, E., & Sim, A. (2000). Effect of nitrogen supply and defoliation on loss of organic compounds from roots of *Festuca rubra*. *Journal of Experimental Botany*, *51*(349), 1449–1457.
- Pausch, J., & Kuzyakov, Y. (2018). Carbon input by roots into the soil: Quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. *Global Change Biology*, *24*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1111/gcb.13850>
- Plancot, B., Santaella, C., Jaber, R., Kiefer-Meyer, M. C., Follet-Gueye, M.-L., Leprince, J., Gattin, I., Souc, C., Driouich, A., & Vicré-Gibouin, M. (2013). Deciphering the Responses of Root Border-Like Cells of Arabidopsis and Flax to Pathogen-Derived Elicitors1[C][W]. *Plant Physiology*, *163*(4), 1584–1597. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222356>
- Ponce, G., Barlow, P. W., Feldman, L. J., & Cassab, G. I. (2005). Auxin and ethylene interactions control mitotic activity of the quiescent centre, root cap size, and pattern of cap cell differentiation in maize. *Plant, Cell & Environment*, *28*(6), 719–732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01318.x>
- Prasad, R., Shivay, Y. S., & Mandi, S. (2022). Phytosiderophores and absorption of iron and other cations by plants. In *Cation Transporters in Plants* (s. 385–399). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85790-1.00028-2>
- Pribyl, D. W. (2010). A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma*, *156*(3), 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.02.003>
- Price, M. B., & Okumoto, S. (2015). Amino acid export in plants. In *Amino Acids in Higher Plants* (s. 298–314). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781780642635.0298>
- Qi, J., Markewitz, D., Foroughi, M., Jokela, E., Strahm, B., & Vogel, J. (2018). Drying-Wetting Cycles: Effect on Deep Soil Carbon. *Soil Systems*, *2*(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/soils2010003>
- Rasmussen, A., Mason, M. G., De Cuyper, C., Brewer, P. B., Herold, S., Agusti, J., Geelen, D., Greb, T., Goormachtig, S., Beeckman, T., & Beveridge, C. A. (2012). Strigolactones Suppress Adventitious Rooting in Arabidopsis and Pea1[C][W][OA]. *Plant Physiology*, *158*(4), 1976–1987. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187104>
- Read, D. B., Bengough, A. G., Gregory, P. J., Crawford, J. W., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Young, I. M., Zhang, K., & Zhang, X. (2003). Plant roots release phospholipid surfactants that modify the physical and chemical properties of soil. *New Phytologist*, *157*(2), 315–326. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00665.x>
- Read, D. B., & Gregory, P. J. (1997). Surface tension and viscosity of axenic maize and lupin root mucilages. *The New Phytologist*, *137*(4), 623–628. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00859.x>
- Richardson, S. D. (1955). The Influence of Rooting Medium on the Structure and Development of the Root-Cap in Seedlings of *Acer Saccharinum* L. *New Phytologist*, *54*(3), 336–337. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1955.tb06188.x>
- Rodríguez-Celma, J., Lin, W.-D., Fu, G.-M., Abadía, J., López-Millán, A.-F., & Schmidt, W. (2013). Mutually Exclusive Alterations in Secondary Metabolism Are Critical for the Uptake of Insoluble Iron Compounds by Arabidopsis and *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, *162*(3), 1473–1485. <https://doi.org/10.1104/pp.113.220426>
- Ropitiaux, M., Bernard, S., Schapman, D., Follet-Gueye, M.-L., Vicré, M., Boulogne, I., & Driouich, A. (2020). Root Border Cells and Mucilage Secretions of Soybean, *Glycine Max* (Merr) L.: Characterization and Role in Interactions with the Oomycete *Phytophthora Parasitica*. *Cells*, *9*(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/cells9102215>
- Rovira, A. D. (1969). Plant root exudates. *The Botanical Review*, *35*(1), 35–57. <https://doi.org/10.1007/BF02859887>
- Rovira, A. D., & Harris, J. R. (1961). Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. *Plant and Soil*, *14*(3), 199–214. <https://doi.org/10.1007/BF01343852>
- Rumpel, C., Amiraslani, F., Chenu, C., Garcia Cardenas, M., Kaonga, M., Koutika, L.-S., Ladha, J., Madari, B., Shirato, Y., Smith, P., Soudi, B., Soussana, J.-F., Whitehead, D., & Wollenberg, E. (2020). The 4p1000 initiative: Opportunities, limitations and challenges for implementing soil organic carbon sequestration as a sustainable development strategy. *Ambio*, *49*(1), 350–360. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01165-2>
- Ryan, P., Delhaize, E., & Jones, D. L. (2001). Function and Mechanism of Organic Anion Exudation from Plant Roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *52*(1), 527–560. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.527>
- Sasaki, T., Yamamoto, Y., Ezaki, B., Katsuhara, M., Ahn, S. J., Ryan, P. R., Delhaize, E., & Matsumoto, H. (2004). A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *The Plant Journal*, *37*(5), 645–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2003.01991.x>

- Sasse, J., Martinoia, E., & Northen, T. (2018). Feed Your Friends: Do Plant Exudates Shape the Root Microbiome? *Trends in Plant Science*, 23(1), 25–41. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.003>
- Sasse, J., Simon, S., Gübeli, C., Liu, G.-W., Cheng, X., Friml, J., Bouwmeester, H., Martinoia, E., & Borghi, L. (2015). Asymmetric Localizations of the ABC Transporter PaPDR1 Trace Paths of Directional Strigolactone Transport. *Current Biology*, 25(5), 647–655. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.015>
- Shamoot, S., McDonald, L., & Bartholomew, W. V. (1968). Rhizo-Deposition of Organic Debris in Soil. *Soil Science Society of America Journal*, 32(6), 817–820. <https://doi.org/10.2136/sssaj1968.03615995003200060031x>
- Shariffar, A., Minasny, B., Arrouays, D., Boulonne, L., Chevallier, T., van Deventer, P., Field, D. J., Gomez, C., Jang, H.-J., Jeon, S.-H., Koch, J., McBratney, A. B., Malone, B. P., Marchant, B. P., Martin, M. P., Monger, C., Munera-Echeverri, J.-L., Padarian, J., Pfeiffer, M., ... van Zijl, G. (2023). Soil inorganic carbon, the other and equally important soil carbon pool: Distribution, controlling factors, and the impact of climate change. In D. L. Sparks (Ed.), *Advances in Agronomy* (Roč. 178, s. 165–231). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2022.11.005>
- Shi, C. L., von Wangenheim, D., & Herrmann, U. (2018). The dynamics of root cap sloughing in Arabidopsis is regulated by peptide signalling | Nature Plants. *Nature Plants*, 4, 596–604. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0212-z>
- Schlesinger, W. H. (1982). Carbon storage in the caliche of arid soils: A case study from Arizona. *Soil Science*, 133(4), 247.
- Siame, B. A., Weerasuriya, Yohan., Wood, Karl., Ejeta, Gebisa., & Butler, L. G. (1993). Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica*, from host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 41(9), 1486–1491. <https://doi.org/10.1021/jf00033a025>
- Six, J., Elliott, E. T., & Paustian, K. (2000). Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(14), 2099–2103. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6)
- Smith, L. C., Orgiazzi, A., Eisenhauer, N., Cesarz, S., Lochner, A., Jones, A., Bastida, F., Patoine, G., Reitz, T., Buscot, F., Rillig, M. C., Heintz-Buschart, A., Lehmann, A., & Guerra, C. A. (2021). Large-scale drivers of relationships between soil microbial properties and organic carbon across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 30(10), 2070–2083. <https://doi.org/10.1111/geb.13371>
- Snowden, K. C., Simkin, A. J., Janssen, B. J., Templeton, K. R., Loucas, H. M., Simons, J. L., Karunairetnam, S., Gleave, A. P., Clark, D. G., & Klee, H. J. (2005). The Decreased apical dominance1/Petunia hybrida CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 Gene Affects Branch Production and Plays a Role in Leaf Senescence, Root Growth, and Flower Development. *The Plant Cell*, 17(3), 746–759. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.027714>
- Sokol, N. W., Kuebbing, Sara. E., Karlsen-Ayala, E., & Bradford, M. A. (2019). Evidence for the primacy of living root inputs, not root or shoot litter, in forming soil organic carbon. *New Phytologist*, 221(1), 233–246. <https://doi.org/10.1111/nph.15361>
- Starkey, R. L. (1931). Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil: IV. Influence of proximity to roots on abundance and activity of microorganisms. V. Effects of plants upon distribution of nitrates. *Soil Sci*, 32(5), 367–404.
- Stenström, J., Svensson, K., & Johansson, M. (2001). Reversible transition between active and dormant microbial states in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 36(2–3), 93–104. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00829.x>
- Stephenson, M. B., & Hawes, M. C. (1994). Correlation of Pectin Methyltransferase Activity in Root Caps of Pea with Root Border Cell Separation. *Plant Physiology*, 106(2), 739–745.
- Stubbs, V. E. C., Standing, D., Knox, O. G. G., Killham, K., Bengough, A. G., & Griffiths, B. (2004). Root Border Cells Take Up and Release Glucose-C. *Annals of Botany*, 93(2), 221–224. <https://doi.org/10.1093/aob/mch019>
- Suarez, D. L. (2005). Inorganic Carbon: Land Use Impacts. In *Encyclopedia of Soil Science—Two-Volume Set* (2. vyd., s. 1210–1213). CRC Press.
- Takagi, S., Nomoto, K., & Takemoto, T. (1984). Physiological aspect of mugineic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *Journal of Plant Nutrition*. <https://doi.org/10.1080/01904168409363213>
- Tarnocai, C., Canadell, J. G., Schuur, E. a. G., Kuhry, P., Mazhitova, G., & Zimov, S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2). <https://doi.org/10.1029/2008GB003327>
- The CenCO2PIP Consortium. (2023). Toward a Cenozoic history of atmospheric CO2. *Science*, 382(6675), eadi5177. <https://doi.org/10.1126/science.adi5177>

- Tisdall, J. M., & Oades, J. M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science*, *33*(2), 141–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>
- Totsche, K. U., Amelung, W., Gerzabek, M. H., Guggenberger, G., Klumpp, E., Knief, C., Lehdorff, E., Mikutta, R., Peth, S., Pechtel, A., Ray, N., & Kögel-Knabner, I. (2018). Microaggregates in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *181*(1), 104–136. <https://doi.org/10.1002/jpln.201600451>
- Tran, T. M., MacIntyre, A., Hawes, M., & Allen, C. (2016). Escaping Underground Nets: Extracellular DNases Degrade Plant Extracellular Traps and Contribute to Virulence of the Plant Pathogenic Bacterium *Ralstonia solanacearum*. *PLOS Pathogens*, *12*(6), e1005686. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005686>
- Traoré, O., Groleau-Renaud, V., Plantureux, S., Tubeileh, A., & Boeuf-Tremblay, V. (2000). Effect of root mucilage and modelled root exudates on soil structure. *European Journal of Soil Science*, *51*(4), 575–581. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2000.00348.x>
- Vančura, V. (1964). Root Exudates of Plants: I. Analysis of Root Exudates of Barley and Wheat in Their Initial Phases of Growth. *Plant and Soil*, *21*(2), 231–248.
- van Hees, P. A. W., Johansson, E., & Jones, D. L. (2008). Dynamics of simple carbon compounds in two forest soils as revealed by soil solution concentrations and biodegradation kinetics. *Plant and Soil*, *310*(1), 11–23. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9623-3>
- Vermeer, J., & McCully, M. E. (1982). The rhizosphere in Zea: New insight into its structure and development. *Planta*, *156*(1), 45–61.
- Vicré, M., Santaella, C., Blanchet, S., Gateau, A., & Driouich, A. (2005). Root Border-Like Cells of Arabidopsis. Microscopical Characterization and Role in the Interaction with Rhizobacteria. *Plant Physiology*, *138*(2), 998–1008. <https://doi.org/10.1104/pp.104.051813>
- Vivanco, J. M., Savary, B. J., & Flores, H. E. (1999). Characterization of Two Novel Type I Ribosome-Inactivating Proteins from the Storage Roots of the Andean Crop *Mirabilis expansa*. *Plant Physiology*, *119*(4), 1447–1456.
- von Lütow, M., Kögel-Knabner, I., Ludwig, B., Matzner, E., Flessa, H., Ekschmitt, K., Guggenberger, G., Marschner, B., & Kalbitz, K. (2008). Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: Development and application of a conceptual model. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *171*(1), 111–124. <https://doi.org/10.1002/jpln.200700047>
- Wang, Y., Gao, S., Li, C., Zhang, J., & Wang, L. (2016). Effects of temperature on soil organic carbon fractions contents, aggregate stability and structural characteristics of humic substances in a Mollisol. *Journal of Soils and Sediments*, *16*(7), 1849–1857. <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1379-4>
- Watson, B. S., Bedair, M. F., Urbanczyk-Wochniak, E., Huhman, D. V., Yang, D. S., Allen, S. N., Li, W., Tang, Y., & Sumner, L. W. (2015). Integrated Metabolomics and Transcriptomics Reveal Enhanced Specialized Metabolism in *Medicago truncatula* Root Border Cells1[OPEN]. *Plant Physiology*, *167*(4), 1699–1716. <https://doi.org/10.1104/pp.114.253054>
- Watts, C. W., Whalley, W. R., Brookes, P. C., Devonshire, B. J., & Whitmore, A. P. (2005). BIOLOGICAL AND PHYSICAL PROCESSES THAT MEDIATE MICRO-AGGREGATION OF CLAYS. *Soil Science*, *170*(8), 573. <https://doi.org/10.1097/01.ss.0000178206.74040.0c>
- Wen, F., VanEtten, H. D., Tsapralis, G., & Hawes, M. C. (2007). Extracellular Proteins in Pea Root Tip and Border Cell Exudates. *Plant Physiology*, *143*(2), 773–783. <https://doi.org/10.1104/pp.106.091637>
- Wen, F., White, G. J., VanEtten, H. D., Xiong, Z., & Hawes, M. C. (2009). Extracellular DNA Is Required for Root Tip Resistance to Fungal Infection. *Plant Physiology*, *151*(2), 820–829. <https://doi.org/10.1104/pp.109.142067>
- West, P. M. (1939). Excretion of Thiamin and Biotin by the Roots of Higher Plants. *Nature*, *144*(3660), Article 3660. <https://doi.org/10.1038/1441050b0>
- Whipps, J. M. (1990). Carbon economy. In *The Rhizosphere* (s. 59–97).
- Wright, K., & Northcote, D. H. (1976). Identification of β 1 \rightarrow 4 glucan chains as part of a fraction of slime synthesized within the dictyosomes of maize root caps. *Protoplasma*, *88*(2), 225–239. <https://doi.org/10.1007/BF01283248>
- Wu, H., Haig, T., Pratley, J., Lemerle, D., & An, M. (2001). Allelochemicals in Wheat (*Triticum aestivum* L.): Cultivar Difference in the Exudation of Phenolic Acids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *49*(8), 3742–3745. <https://doi.org/10.1021/jf010111x>
- Xia, Z., He, Y., Yu, L., Li, Z., Korpelainen, H., & Li, C. (2021). Revealing interactions between root phenolic metabolomes and rhizosphere bacterial communities in *Populus euphratica* plantations. *Biology and Fertility of Soils*, *57*(3), 421–434. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01527-z>

- Xu, S., Sayer, E. J., Eisenhauer, N., Lu, X., Wang, J., & Liu, C. (2021). Aboveground litter inputs determine carbon storage across soil profiles: A meta-analysis. *Plant and Soil*, 462(1), 429–444. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04881-5>
- Yan, S., Yin, L., Dijkstra, F. A., Wang, P., & Cheng, W. (2023). Priming effect on soil carbon decomposition by root exudate surrogates: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 178, 108955. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.108955>
- Yang, H., Bogner, M., Stierhof, Y.-D., & Ludewig, U. (2010). H⁺-Independent Glutamine Transport in Plant Root Tips. *PLOS ONE*, 5(1), e8917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008917>
- Yoneyama, K., Xie, X., Nomura, T., Yoneyama, K., & Bennett, T. (2022). Supra-organismal regulation of strigolactone exudation and plant development in response to rhizospheric cues in rice. *Current Biology*, 32(16), 3601-3608.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.06.047>
- Young, I. M., & Crawford, J. W. (2004). Interactions and Self-Organization in the Soil-Microbe Complex. *Science*, 304(5677), 1634–1637. <https://doi.org/10.1126/science.1097394>
- Yu, G., Xiao, J., Hu, S., Polizzotto, M. L., Zhao, F., McGrath, S. P., Li, H., Ran, W., & Shen, Q. (2017). Mineral Availability as a Key Regulator of Soil Carbon Storage. *Environmental Science & Technology*, 51(9), 4960–4969. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b00305>
- Yu, Z., Zhang, Q., Kraus, T. E. C., Dahlgren, R. A., Anastasio, C., & Zasoski, R. J. (2002). Contribution of amino compounds to dissolved organic nitrogen in forest soils. *Biogeochemistry*, 61(2), 173–198. <https://doi.org/10.1023/A:1020221528515>
- Zamanian, K., Zarebanadkouki, M., & Kuzyakov, Y. (2018). Nitrogen fertilization raises CO₂ efflux from inorganic carbon: A global assessment. *Global Change Biology*, 24(7), 2810–2817. <https://doi.org/10.1111/gcb.14148>
- Zhang, J., Subramanian, S., Stacey, G., & Yu, O. (2009). Flavones and flavonols play distinct critical roles during nodulation of *Medicago truncatula* by *Sinorhizobium meliloti*. *The Plant Journal*, 57(1), 171–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03676.x>
- Zhang, K., Ni, Y., Liu, X., & Chu, H. (2020). Microbes changed their carbon use strategy to regulate the priming effect in an 11-year nitrogen addition experiment in grassland. *Science of The Total Environment*, 727, 138645. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138645>
- Zhao, X., Misaghi, I. J., & Hawes, M. C. (2000). Stimulation of Border Cell Production in Response to Increased Carbon Dioxide Levels. *Plant Physiology*, 122(1), 181–188.
- Zhao, X., Tian, P., Sun, Z., Liu, S., Wang, Q., & Zeng, Z. (2022). Rhizosphere effects on soil organic carbon processes in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Geoderma*, 412, 115739. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115739>
- Zhou, J., Wen, Y., Shi, L., Marshall, M. R., Kuzyakov, Y., Blagodatskaya, E., & Zang, H. (2021). Strong priming of soil organic matter induced by frequent input of labile carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 152, 108069. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108069>

* Symbol hvězdičky za citací v textu označuje review