

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra genetiky a šlechtění



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Genetické mechanismy řídící měknutí jablek během
skladování**

Bakalářská práce

Autor práce: Tereza Kodydková

**Obor studia: Kvalita potravin a zpracování zemědělských
produktů (QUALIB)**

Vedoucí práce: doc. Dr. Ing. Pavel Vejl

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci „Genetické mechanismy řídící měknutí jablek během skladování" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala mému vedoucímu práce, panu doc. Dr. Ing. Pavlu Vejlovi, za jeho vstřícný přístup, věcné rady a připomínky k práci.

Genetické mechanismy řídící měknutí jablek během skladování

Souhrn

Jablka jsou nejběžněji a nejčastěji pěstované ovoce mírného pásma. Jsou velmi oblíbené kvůli svému složení, obsahují antioxidanty, vitaminy, minerální látky a vlákninu. Plody jablek jsou pěstované k přímé produkci, ale je kladen požadavek na konzumaci i mimo sezónu, proto je nutné je skladovat. Domestikace a šlechtění jablek začaly před několika tisíci lety před naším letopočtem. Předpokládá se, že jabloně pochází z Asie, odkud se rozšířily do světa. A dále byly domestikovány a šlechtěny.

Produkce jablek ve světě činila za rok 2022 okolo 74 až 79 mil. tun. Největším producentem byla Čína. V Evropě to bylo Polsko, Itálie, Francie a Německo. V České republice se za rok 2022 vyprodukovalo 138 000 tun jablek, spotřeba jablek za rok na osobu byla 25 kg. Nejčastěji se u nás konzumovaly zimní odrůdy jablek např. Golden Delicious a Idared. Z důvodu konzumace jablek i mimo jejich sezónu bylo nutné jejich skladování a tím prodloužení trvanlivosti. Plody během této doby ztrácí pevnost a mohou se u nich vyskytnout choroby a vady typické pro skladování. Uskladnění ovlivňuje např. klima a zralost. Pro skladování se proto užívaly sklady s řízenou a modifikovanou atmosférou např. DMA, ULO, CA, hypobarické slady. Nejčastěji mezi poruchy vzniklé skladováním patřily vnitřní hnědnutí dužiny, chladírenská onemocnění, hořká pihovitost, spála jablek a další. Ethen ovlivňoval zrání jablek a jejich posklizňové procesy. Geny ovlivňující biosyntézu ethenu, měknutí plodů, degradaci středních lamel, buněčných stěn a konzistenci byly geny *Md-ACO1*, *Md-ACSI*, *Md-PG1* a *Md-Exp3*. Vliv na pevnost dužiny jablek měl i pektin. Mezi metody molekulární genetiky vhodné pro studium variability výše uvedených genů a pro hodnocení jejich exprese patří semikvantitativní PCR metoda, použití markeru *Md-ACSI* a markeru *Md-ACO1-CZU* a jejich PCR amplifikace při šlechtění českých odrůd jablek.

Klíčová slova: jabloně domácí, skladování plodů, měknutí plodů, exprese genů, ethen, střední lamela

Genetic mechanisms controlling apple softening during storage

Summary

Apples are the most common fruit of the temperate zone. They are very popular because of their composition, they contain antioxidants, vitamins, minerals and fiber. Apple fruits are grown for direct production, but there is a requirement for consumption even in the off-season, so it is necessary to store them. The domestication and breeding of apples began several thousand years BC. It is believed that apple trees originated in Asia, from where they spread throughout the world. And they were further domesticated and bred.

The production of apples in the world in 2022 was around 74 to 79 million tons. China was the largest producer. In Europe, it was Poland, Italy, France and Germany. In 2022, 138,000 tonnes of apples were produced in the Czech Republic, and the annual consumption of apples per person was 25 kg. Winter varieties of apples, such as Golden Delicious and Idared, were most often consumed in our country. Due to the consumption of apples even outside their season, it was necessary to store them and thus extend the shelf life. During this time, the fruits lose their firmness and may develop diseases and defects typical of storage. Storage is influenced by, for example, climate and maturity. Therefore, controlled and modified atmosphere warehouses were used for storage, e.g. DMA, ULO, CA, hypobaric stores. The most common disturbances caused by storage were internal browning of the pulp, refrigeration diseases, bitter freckles, scarlet fever and others. Ethene influenced the ripening of apples and their post-harvest processes. Genes influencing ethylene biosynthesis, fetal softening, middle lamella degradation, cell wall degradation and consistency were *Md-ACO1*, *Md-ACS1*, *Md-PG1* and *Md-Exp3* genes. Pectin also had an effect on the firmness of the apple pulp. Methods of molecular genetics suitable for the study of variability of the above-mentioned genes and for the evaluation of their expression include the semi-quantitative PCR method, the use of the *Md-ACS1* marker and the *Md-ACO1-CZU* marker and their PCR amplification in the breeding of Czech apple varieties.

Keywords: domestic apple tree, fruit storage, fruit softening, gene expression, ethene, middle lamella

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	9
2.1	Vědecké hypotézy	9
2.2	Konkrétní cíle práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Jabloň domácí, proces domestikace a šlechtění z pohledu kvality plodů.....	10
3.1.1	Taxonomie jabloní.....	10
3.1.2	Význam jablek.....	10
3.1.3	Domestikace a šlechtění jablek	10
3.1.4	Změny doprovázející domestikaci.....	13
3.1.5	Šlechtění jabloní	13
3.2	Produkce jablek ve světě a v České republice	15
3.2.1	Produkce jablek ve světě	16
3.2.2	Produkce jablek v jižních zemích a Číně	16
3.2.3	Produkce jablek v Evropě a Velké Británii	17
3.2.4	Produkce jablek v České republice.....	18
3.3	Charakteristika odrůdové skladby z hlediska konzumní zralosti a skladovatelnosti plodů	22
3.3.1	Letní odrůdy jablek	22
3.3.2	Podzimní odrůdy	25
3.3.3	Zimní odrůdy	27
3.4	Způsoby skladování jablek	29
3.4.1	Sklady bez strojního chlazení	29
3.4.2	Skladování v hypobarických skladech	30
3.4.3	Skladování v dynamicky řízené atmosféře (DCA).....	30
3.4.4	ULO skladování – ultra nízký obsah kyslíku	31
3.4.5	Skladování jablek v CA skladech s nízkým obsahem kyslíku	32
3.4.6	Hyperbarické skladování – nová metoda skladování	33
3.5	Změna struktury dužniny plodů během skladování: biochemické a fyziologické příčiny	33
3.5.1	Vliv DCA na fyziologické poruchy.....	33
3.5.2	Vodnatění dužniny (Watercore)	33
3.5.3	Vnitřní hnědnutí	34
3.5.4	Hořká pihovitost neboli hořká skvrnitost	34
3.5.5	Fyziologické a biochemické příčiny.....	34
3.5.6	Chladírenské onemocnění	35
3.5.7	Spála jablek	35
3.5.8	Jádrincové hnědnutí dužniny.....	36
3.5.9	Hnědnutí dužniny způsobené vysokou koncentrací CO ₂ nebo nedostatkem O ₂	36
3.6	Geny zodpovědné za biosyntézu ethenu a jejich role při měknutí plodů	36
3.6.1	Co způsobuje ethen v ovoci jablek a proč je důležitý	37

3.6.2	Co může způsobit nadbytek ethenu v jablkách	37
3.6.3	Geny Md-ACO1 a Md-ACS1 ovlivňujících měknutí plodů jabloní	37
3.7	Geny zodpovědné za degradaci středních lamel a buněčných stěn a jejich vliv změnu konzistence dužniny jablek během skladování	39
3.7.1	Vliv genů Md-ACS1 a Md-ACO1 na měknutí a texturu dužniny	40
3.7.2	Vliv genů Md-PG1 a Md-Exp3 na konzistenci dužniny	40
3.7.3	Vliv obsahu pektinu na dužninu jablek	41
3.8	Metody molekulární genetiky vhodné pro studium variability výše uvedených genů a pro hodnocení jejich exprese	42
3.8.1	Semikvantitativní metody	42
3.8.2	Northern blotting	42
3.8.3	Semikvantitativní PCR	42
3.8.4	Použití markeru Md-ACS1 a jeho PCR amplifikace při šlechtění českých odrůd jablek	43
3.8.5	Použití markeru Md-ACO1-CZU a PCR amplifikace při šlechtění českých odrůd jablek	44
4	Závěr	45
5	Literatura	46
6	Seznam použitých zkratk a symbolů	50
7	Seznam obrázků a tabulek	51

1 Úvod

Jabloně patří do skupiny nejvíce a nejčastěji pěstovaného ovoce. Může to být tím, že mají chutné sladké plody obsahující řadu vitaminů, minerálních látek, antioxidantů, kyselin a vlákniny a velké množství sacharidů. Na našem území se jabloně vyskytují už od středověku

Jabloně si prošly domestikací a šlechtěním. Dnes je pro nás důležitá trvanlivost a skladovatelnost těchto plodů. Mezi některé cíle šlechtění patří zajistit vyhovující tvar koruny stromu, odolnost plodů proti mrazu, chorobám a škůdcům, uspokojit velikost a tvar plodů a neméně důležité jsou i senzorické vlastnosti jablek. Je tedy nezbytné zajistit vhodné podmínky skladování, aby nedocházelo ke změnám struktury konzistence dužiny.

Na měknutí jablek během skladování má vliv ethen, který vzniká v ovoci při procesu zrání. Při tvorbě ethenu se v plodech jablka přítomné kyseliny začnou rozpadat, čímž se zjemní chuť a ovoce se zbarvuje do červena případně žluta. Ethen má v plodech i negativní účinek. Když je jeho obsah příliš vysoký, může v plodech způsobit rozpad pigmentů, vytvořit hnědé skvrny vlivem enzymatického hnědnutí. Tomuto vlivu zabraňuje vhodné uskladnění plodů.

Nejčastěji se používají sklady s kontrolovanou atmosférou, které pozitivně přispívají na prodloužení trvanlivosti jablek a zpomalují změny v konzistenci během zrání.

Pokud chceme zajistit vhodné podmínky pro skladování jablek, musíme sledovat a studovat geny *Md-ACS*, *Md-ACO*, které jsou zodpovědné za biosyntézu jablek a degradaci buněčných stěn jablek i jejich vliv na změnu konzistence dužiny.

2 Cíl práce

2.1 Vědecké hypotézy

Tato bakalářská práce byla založená na literární rešerši zabývající se vědeckými hypotézami týkajícími se genové exprese, která ovlivňuje strukturu dužiny a měknutí plodů jablek během skladování.

Řešení vycházelo z následujících hypotéz:

1. V odrůdovém spektru jabloní existuje genetická variabilita způsobená odlišnými alelami genů zapojených do biosyntetické dráhy ethenu,
2. Ve spektru jabloní existuje i variabilita exprese genů zodpovědných za degradaci středních lamel v plodech během jejich skladování.

2.2 Konkrétní cíle práce

Konkrétní cíle pro rešerši bakalářské práce bylo možno rozdělit do těchto bodů:

1. Ovlivňování měknutí dužiny a plodů během skladování pomocí exprese genů,
2. Pozitivní nebo negativní ovlivňování kvality plodů a jejich délky skladování díky alelickým variantám genu.

3 Literární rešerše

3.1 Jabloň domácí, proces domestikace a šlechtění z pohledu kvality plodů

Jabloň je modelovým druhem pro studium evolučních procesů a genomického základu domestikace klonálně množených víceletých plodin (Cornille et al. 2019).

Jabloně jsou opadavé stromy nebo keře. Mají mohutný kořen a kmen, který má často hnědočervenou barvu, která se může odlupovat v šupinách. Postranní větévky jsou u některých druhů v mládí zakončeny ostrými kolci. Listy jsou jednoduché, střídavé, obvykle celistvé, u některých druhů ale i peřenolaločnaté až peřenoklané, na bázi řapíku s opadavými čárkovitými palisty. Květy jsou oboupohlavné, pětičetné s kalichem, který vytváří češuli, mohou mít výraznou vůni. Plodem tohoto rodu je malvice různého tvaru, velikosti a barvy zelené, žluté, červené, pruhované, či jejich kombinace s 5 až 12 semeny v jádřinci. Plody jablek obvykle v srpnu až září (Slavík & Hejný 1992; Hieke 1978).

3.1.1 Taxonomie jabloní

Jabloň domácí (*Malus domestica*)

Říše: rostliny (*Plantae*)

Podříše: cévnaté rostliny (*Tracheobionta*)

Oddělení: krytosemenné (*Magnoliophyta*)

Třída: vyšší dvouděložné (*Rosopsida*)

Řád: růžotvaré (*Rosales*)

Čeleď: růžovité (*Rosaceae*)

Podčeleď: jabloňovité (*Maloideae*)

Rod: jabloň (*Malus*) (Sun et al. 2018)

Podle Sun et al. (2018) je přesné zařazení nepřesné díky polymorfismu a hybridnímu stavu tohoto druhu. Jabloně dnes zahrnují přibližně 35 druhů, které jsou dále členěny a řazeny do sekcí. (Sun et al. 2018)

3.1.2 Význam jablek

Jablka jsou nejběžnější a nejčastěji pěstované ovoce mírného pásu. Obsahují řadu vitamínů, minerálních látek, kyselin, antioxidantů a vlákninu. Pěstují se pro přímou konzumaci, zkrmování méně kvalitních plodů zvířaty a nebo pro další zpracování, které zahrnuje výrobu např. pyré, kompotů, moštů, džusů, jablečného alkoholu, sušení na křížaly (Steinbach 1997).

3.1.3 Domestikace a šlechtění jablek

Proces domestikace začal zhruba před 10 000 let př. n. l. v oblasti Střední Asie a Blízkého východu (Zohary et al., 2012). K domestikaci jabloně domácí, takovou jako známe dnes, vedlo mnoho let šlechtění a procesu postupné přeměny planých forem na kulturní od doby, kdy se objevilo zemědělství. Tento proces se odehrával na několika místech a byl dovršen zhruba

před čtyřmi tisíci lety. Centra původu kulturních rostlin poprvé definoval ruský botanik N. I. Vavilov, která zahrnují střední Andy, Střední Ameriku, Blízký východ, Sahel a Etiopii v Africe, jižní a jihovýchodní Asii a Čínu. Jablň (Malus) spadá do východoasijského centra. Studium domestikacních změn se věnoval již Plinius a Columella. Dále se domestikací podrobněji zabýval zakladatel evoluční biologie Ch. Darwin. Ve stejné době se tímto tématem zabýval i švýcarský botanik Alfonse De Candolle. Právě studium změn během domestikace, patrné v ohromné variabilitě v rámci jednoho druhu, bylo nejspíše inspirací pro hypotézu o evoluci a přírodním výběru. De Candolle byl první, kdo r. 1886 předpokládal, že plodiny pocházejí z oblastí, kde se vyskytují jejich planě rostoucí předkové. Oproti tomu si Vavilov ve 20. a 30. letech 20. století během výzkumů všiml, že v malých izolovaných oblastech existuje v rámci určitého druhu největší genetická rozmanitost. Tyto oblasti jsou geograficky izolovány horami, řekami a pouštěmi. Jiné druhy forem rostlin se objevovali na odlišných místech na Zemi, takzvaně v genových centrech. Vavilov určil osm hlavních center diverzity, některá mohou být rozdělena na subcentra. Šlechtitelé rostlin se o centra zajímají jako o oblasti genetické diverzity; rozmanitost je rozhodujícím faktorem při zlepšování konkrétní plodiny (Janik 2011, Řepková 2015, Zohary et al, 2012).

Proces domestikace jabloně domácí a celkově všech rostlin je neuvědomělý a teprve později cílený. Například sběr plodů měl za následek postupnou přeměnu z planého druhu na kulturní plodinu. Toto mělo vliv na přeměnu a změnu vzhledu jabloně, změnu v době kvetení, změnu ve velikosti plodů a jejich pigmentaci (Juniper et al. 1996, Smýkal 2009).

Tabulka 1: Centra původu kulturních rostlin a celkové počty domestikovaných druhů a čeledí s nejvýznamnějšími zástupci (Smýkal 2009).

Malá Asie a Blízký východ	pšenice, žito, ječmen, oves, len, vajtěška, mák, salát, některé luskoviny (bob, čočka, hrách) a ovocné druhy (83 druhů)	Bobovité (Fabaceae)	hrách, cizrna, sója, podzemnice, bob, fazol, čočka, vřina
Střední Asie	pšenice, některé luskoviny, len, bavlník, cibule, mrkev, ovoce, vinná réva (42 druhů)	Brukvovité (Brassicaceae)	řepka, brukev, ředkev, hořčice, mnoho zelenin
Středozeemí	pšenice, ječmen, některé brukvovité, řepa, hořčice, olivovník, chmel, některé druhy pícein, koření, zeleniny a ovoce (84 druhů)	Hvězdicovité (Asteraceae)	slunečnice, čekanka, salát
Indie	rýže, proso, některé luskoviny, lilek, okurka (117 druhů)	Lilkovité (Solanaceae)	brambory, rajče, lilek, paprika
Čína	rýže, některé obiloviny, proso, pohanka, sója, mák, konopí, vřina, citrusy, čajovník (138 druhů)	Lipnicovité (Poaceae)	ječmen, pšenice, oves, žito, kukuřice, rýže, proso, čirok, cukrová třtina
Indomalajská oblast	cukrová třtina, kokosová palma, banán a některé další druhy ovoce (55 druhů)	Okurkovité (Cucurbitaceae)	okurka, tykev, cuketa, meloun
Etiopie	ječmen, čirok, káva, některé druhy luskovin a koření (38 druhů)	Pryšcovité (Euphorbiaceae)	maniok, skočec, kaučukovník
Střední Amerika a Mexiko	kukuřice, fazole, tykve, quinoja, amarant, batáty, kakaovník, některé druhy koření, ovoce a pšadných rostlin (49 druhů)	Routovité (Rutaceae)	pomerančovník, citroník, mandarinka
Andy	brambory a některé další druhy kořenových plodin, rajčata, tabák, chinin, kokain, některé druhy zeleniny (45 druhů)	Růžovité (Rosaceae)	jablň, hrušeň, slivoň, broskvoň, mandloň, meruňka, jahody
Brazílie a Paraguay	fazole, maniok, podzemnice, ananas, kaučukovník, maté (13 druhů)	Slézovité (Malvaceae)	bavlník, ibišek kenaf, okra

Domestikace je jev, kdy se u divoce rostoucích rostlin uskutečňují genetické změny prostřednictvím selekce řízené člověkem. Je to evoluční proces, ve kterém v důsledku selekce bereme v potaz přírodní tak i umělou. Selekcce mění rostliny po genetické, morfologické a fyziologické stránce. Výsledkem domestikace jsou rostliny, které mají znaky vhodné pro konzumenty i producenty. Existují různé stupně domestikace. Je to proto, že rostliny ztrácejí adaptivní znaky a mechanismy, které jsou rozhodující pro přežití, ale jsou nevýhodné

pro potřeby člověka. Domestikací se dá označit proces různých změn například genetických, morfologických a fyziologických a tím se liší od svých předků (Juniper et al. 1996, Smýkal 2009, Řepková 2015).

Primární centrum původu kultivarů *Malus* je v oblasti Malé Asie, Kavkazu, střední Asie, himálajské Indie a Pákistánu a západní Číny, kde se vyskytuje minimálně 25 původních druhů *Malus* (Juniper et al. 1996).

3.1.3.1 Genová centra

- Východní Asie (Čína),
- Přední Asie – Blízký Východ,
 - Asie,
 - Indie,
 - Indočína.
- Střední Asie (severní Indie, Afghánistán, Turkmenistán),
- Středomořská oblast-pobřeží a přilehlé oblasti,
- Etiopie,
- Jižní Mexiko a Střední Amerika,
- Jižní Amerika,
 - Peru, Ekvádor, Bolívie,
 - Jižní Chile a ostrov Chiloe,
 - část Brazílie a Paraguay (Badr & El-Shazly 2012, Juniper et al. 1996, Řepková 2015).



Obrázek 1 Genová centra jabloní (Badr & El-Shazly 2012)

Centra s maximální diverzitou se nazývají primární a centra, kam tyto typy dále migrovaly, jako sekundární. Předpokládá se, že rozmanitost byla převážně způsobena mutacemi a jejich akumulací za dlouhé období. Tato rozmanitost byla zachována i během domestikace.

Byly určeny čtyři hlavní období domestikace:

1. Starobylé 7000–5000 před n. l.,
2. Rané 5000–0 před n. l.,
3. Pozdní 0–1750 n. l.,
4. Současné po r. 1750 (Řepková 2015).

3.1.4 Změny doprovázející domestikaci

Selekce prováděná člověkem u plodin během domestikace vedla ke změnám rostlin divokých v kulturní. Morfologické a fyziologické znaky, které odlišují tyto dva typy rostlin, se souhrnně nazývají syndromem domestikace.

Genetická kontrola znaků patřících k syndromu domestikace byla studována u mnoha plodin. Obecně jsou tyto znaky kontrolovány spíše několika kvalitativními geny – majorgeny, nejen kvantitativně. Studium lokusů pro kvantitativní znaky vedlo k poznání, že několik lokusů kontroluje takové znaky jako je doba do kvetení, velikost semen, růstový habitus, citlivost k fotoperiodě. U některých druhů byly identifikovány vázané bloky pro znaky adaptace. Domestikace dělá rostliny více závislé na člověku. Rostliny ztrácí znaky, které jim umožňují přežití v divokých podmínkách, znaky planých rostlin. Další znaky závisí na konzumentech, kteří preferují např. šťavnaté a dužnaté plody (Badr & El-Shazly 2012, Řepková 2015).

Jabloň (*Malus*)

Existuje více než 30 základních druhů jableň a většina jde mezi sebou snadno křížit. Kulturní jabloň je pravděpodobně výsledkem mezidruhově hybridizace a nejvhodnější název je *Malus x domestica*. Přímým planým předkem jableň domáci je *M. sieversii*, který se vyskytuje v oblasti hranic mezi západní Čínou a bývalým Sovětským svazem. Jabloň má většinou $2n = 2x = 34$ chromozomů. Začátek domestikace jableň je náročné zařadit do přesné doby, jelikož Řekové a Římané pěstovali jableň alespoň 2 500 let před n. l. K roubování došlo nejspíše kolem r. 2 000 před n. l. O rozšíření jableň v Evropě se postarali Římané a na východ a ve střední části Severní Ameriky v 18. století Jonathan Chapman. V českých zemích se začaly jableň pěstovat na počátku středověku v klášterních zahradách, ale definitivně zdomácněly až za císaře Karla IV. (Cornielle et al. 2019, Řepková 2015).

Cornielle et al. (2019) uvádí, že se po celém světě pěstují tisíce odrůd jableň, které produkují vysoce kvalitní plody, pro různé potravinářské zpracování. Předpokládaný původ jableň je v pohoří Tian Shan ve střední Asii. Obchodování v Hedvábných stezkách spojujících Asii a Evropu mělo za následek rozšíření jablek (Cornielle et al. 2013, Cornielle et al. 2019).

Interdisciplinární výzkumy umožnily (alespoň částečně) objasnit některé procesy, které jsou základem domestikace jablek a historie planě rostoucích jablek v Evropě, kde byly zbytky jablek systematicky získávány z archeologických nalezišť od počátku holocénu (Cornielle et al. 2019).

3.1.5 Šlechtění jableň

Dřívější roubování umožnilo spojení dvou nebo více genetických entit a využití jejich silných vlastností. Roubování bylo důležité pro produkci kvalitního ovoce. Podnož byla důležitá pro přísun živin, odolnosti na různé vnější vlivy, charakteristiku produkce. Byly vybírány takové podnože, které produkovaly nejodolnější jedince s nejlepšími vlastnostmi.

Některé země, např. Anglie nebo Německo, začaly s pokusy již během 19. století (Cummins & Aldwinckle 1983).

Znovuobjevení Mendelových zákonů dalo základ metodickému šlechtění (Dvořák 1987). Jabloně jsou vysoce cizosprašné, často se u nich setkáváme i s inkompatibilitou. Přibližně 80 % odrůd je diploidních (n=17), ostatní jsou triploidní nebo tetraploidní. Jabloně se množí vegetativně. Genotypy se udržují roubováním a očkováním na vhodné podnože. Nejrozšířenější metodou zvyšování variability je kombinační křížení. Využívá se rovněž spontánní nebo cílená mutagenese a explantátové šlechtění. Vzhledem k vysoké heterozygotnosti odrůd jsou potomstva kombinačního křížení obvykle vysoce variabilní. Pro vznik odrůdy je používána klonová selekce, případně speciální výběrové systémy u mutačního šlechtění (Vejl et al. 2005).

Cíle šlechtění jabloní podle zaměření na:

- Odolnost proti mrazu, chorobám a škůdcům,
- Vyhovující tvar koruny, přiměřeně silný stejnoměrný růst,
- Včasnou a bohatou plodnost,
- Menší náročnost na podmínky prostředí,
- Pevnost držení plodů na větví,
- Uspokojivou velikost a tvar plodů,
- Velmi dobrou jakost dužiny,
- Atraktivní zbarvení slupky a dužiny,
- Vhodnou dobu sklizňové a konzumní zralosti,
- Trvanlivost plodů, uchovatelnost a odolnost proti otlakům,
- Příznivý hmotnostní poměr užitečných částí plodů k částem odpadovým,
- Odrůdy vhodné pro velkovýrobní technologii pěstování, mechanizovanou kultivaci i sklizeň.

Šlechtění je důležité hlavně pro resistenci vůči chorobám, které jsou do určité míry zodpovědné za hospodářský výnos. (Vejl et al. 2005).

Mezi další šlechtitelské parametry patří:

- Odolnost vůči biotickým a abiotickým faktorům,
- Zlepšení jakosti plodu (struktura dužiny, kyselost a sladkost chutě, šťavnatost),
- Zvýšení plodnosti,
- Šlechtění nových atraktivních fenotypů plodu (zbarvení slupky a dužiny, velikost a tvar malvice),
- Trvanlivost a delší skladovatelnost plodu (Vejl et al. 2005).

Dle Kellerhals et al. (2008) existuje několik metod využívaných v procesu šlechtění jabloní:

- Selektce jabloní z volného křížení: využívá cizosprašnost jabloně, nevýhodou je nemožná kontrola otcovské komponenty a nemožný odhad charakteru genetické struktury potomstva. Aktuálně se neuplatňuje ve šlechtitelské praxi,

- Selektce ze záměrného křížení, tzv hybridizace – záměrné opylování vybrané mateřské odrůdy známou otcovskou odrůdou. Známý genotyp obou komponent umožňuje relativně rychle vyšlechtit potomstva s konkrétními žádoucími vlastnostmi,
- Šlechtění s využitím mutací – mutace jsou náhodné změny genotypu dědičného charakteru. Mutace může vzniknout přirozeným způsobem nebo cílenou indukci šlechtitelem,
- Šlechtění s využitím transgenóze – selektce na molekulární úrovni, založená na transformaci struktury DNA (Kellerhals et al. 2008).

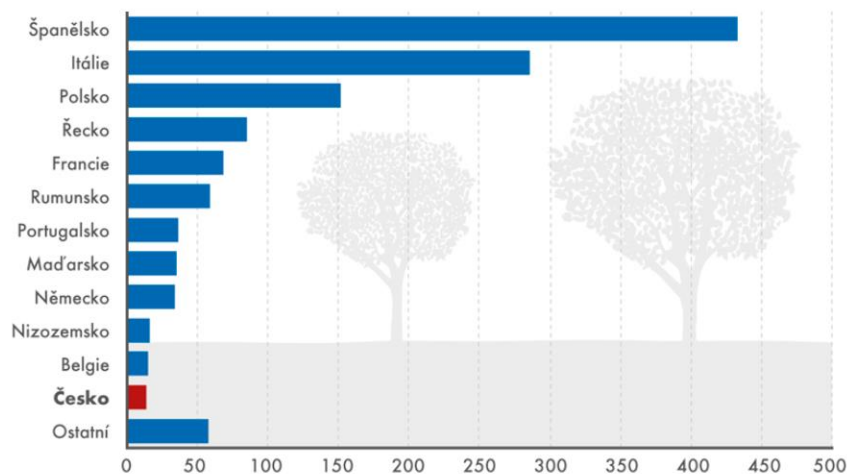
Vývoj genových technologií však nabízí molekulární metody, které umožňují identifikaci hybridních semenáčů již v prvním vegetačním roce, a tím značně snižují dobu šlechtění a finanční náklady (Kellerhals et al. 2008).

3.1.5.1 Novošlechtění jabloní, jejich tvorba a selektce

Dle Černého & Koláře 2019 se při tvorbě nové odrůdy jabloně nejprve mezi sebou kříží rodičovské odrůdy s požadovanými vlastnostmi. Z plodů vytvořených hybridizací jsou vylouštěna semena, ze kterých se vypěstují mladé semenáčky. Tento proces se označuje jako novošlechtění. Semenáčky se poté naštěpují na vhodnou podnož ovlivňující slabší růst, rychlý vstup do plodnosti a podporující vysoké výnosy. Následně jsou novošlechtění podrobována testování růstových vlastností, odolnosti vůči chorobám, plodnosti, kvality plodů a dalších důležitých parametrů. Novošlechtění s nejlepšími vlastnostmi pak mají potenciál stát se základem nové odrůdy s uplatněním na trhu. Proces trvá obvykle 15 až 20 let a vyžaduje testování řádově tisíců stromků na různých stanovištích. Pěstitelské technologie uplatňované ve Strážovicích od roku 2018 umožňují proces šlechtění zrychlit, prodloužením vegetace v prvním roce po výsevu, ba dokonce zpřesnit a zefektivnit proces selektce nejodolnějších semenáčů – ověřením jejich odolnosti ke strupovitosti jabloně. Jabloně se vyznačují takzvanou dormancí semen, znamenající fyziologické zamezení klíčení. Význam dormance spočívá v tom, že semena během nepříznivého období šetří energii, kterou poté potřebují ke klíčení a růstu. K překonání této enzymaticky způsobené inhibice je zapotřebí období chladu, odpovídající minimálně 60, lépe 80 dnům při teplotě těsně nad nulou, nejlépe 1 °C. Semena proto stratifikujeme – cíleně uchováváme v chladu a přiměřeném vlhku, abychom ovlivnili dormanci a semena začala klíčit. Důležité je neustále sledovat a srovnávat vývoj šlechtitelských technologií v mezinárodním měřítku (Černý & Kolář 2019).

3.2 Produkce jablek ve světě a v České republice

Jablko patří k jedné z největších produkovaných komodit ovoce ve světě i v České republice. Už od dávných dob se konzumace jablek těšila velké oblibě. Jablka se řadí mezi nejoblíbenější ovoce na světě (Lhotská 2018, Němcová & Buchtová 2021).



Obrázek 2 Plocha sadů v jednotlivých státech EU v roce 2012 (v tis. ha) (Lhotská 2018)

3.2.1 Produkce jablek ve světě

Světová produkce jablek se dle Němcové & Buchtové (2021) pohybuje mezi 74 až 79 mil. tun, přičemž produkce jablek v Asii je nejvyšší ze všech kontinentů, zejména Čína, v Evropě pak Polsko (Jílek 2022). Celosvětová tržní produkce jablek se v posledních pěti letech pohybovala přibližně od 74 mil. do 76 mil. tun ročně (Babička 2020).

Tabulka 2: Produkce jablek ve vybraných třetích zemích (tis. Tun) (Němcová & Buchtová 2021)

Země	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021 (odhad)
Čína	42 613	43 882	44 500	32 000	43 000	44 060	45 381
Turecko	2 466	2 852	2 004	3 090	3 524	3 928	4 000
Kanada	283	329	298	366	357	403	-
USA	4 538	5 114	4 737	4 940	5 308	4 935	4 470
Mexiko	717	714	714	660	761	714	700
Japonsko	812	765	735	756	702	-	-
Indie	2 134	2 521	2 265	2 327	2 316	-	-
Írán	2 500	2 097	2 399	1 937	2 241	-	-
Makedonie	70	101	100	150	120	180	140
Rusko	1 707	1 736	1 100	1 300	1 000	1 200	1 400
Bosna a Hercegovina	69	28	30	33	27	-	-
Bělorusko	155	155	125	150	120	-	-
Srbsko	356	400	400	460	500	506	539
Ukrajina	1 196	1 117	1 007	1 458	1 153	1 115	1 291

3.2.2 Produkce jablek v jižních zemích a Číně

Dle Lhotské (2018), je hlavní producentkou zemí Čína, ale jsou zde i další velmi významné státy, jako je Írán, Indie a Japonsko. Téměř celá produkce jablek je v těchto státech také zkonsumována. Po Číně je druhým největším světovým producentem jablek USA. Mezi další největší producenty Jižní Ameriky patří Chile a Brazílie. Produkce jablek ve světě, konkrétně v jižních zemích kolísá, je nestálá a rok od roku se mění. V roce 2020 dosáhla produkce jablek v těchto zemích více jak 4,8 mil. tun jablek, tj. pokles o více než 4 %

oproti předchozímu roku. Nejvyšší sklizeň z této skupiny zemí byla v Chile a Brazílii. Odhad z roku 2021 udává, že by se v tomto roce sklizeň jablek měla navýšit na necelých 5,1 mil. tun (Lhotská 2018).

V Číně se produkují jablka ve 25 provinciích. Nejdůležitější pro produkci jablek v Číně jsou provincie Shaanxi, Shandong, Shanxi a Gusu (Li et al. 2015).

Tabulka 3 Produkce jablek v Jižní Americe, Jižní Africe, Austrálii a Novém Zélandu (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021)

Země	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021 (odhad)
Argentina	760	774	545	557	550	614	617
Austrálie	309	301	306	292	288	220	271
Brazílie	1 145	826	1 329	1 094	1 101	939	1 130
Chile	1 708	1 635	1 675	1 761	1 665	1 515	1 512
Nový Zéland	554	539	506	576	554	575	547
Jižní Afrika	924	902	940	884	878	955	1 013
Celkem	5 400	4 977	5 300	5 165	5 035	4 818	5 090

3.2.3 *Produkce jablek v Evropě a Velké Británii*

Němcová & Buchtová (2021) uvádí, že v Evropě patří mezi největší producenty jablek Polsko, Itálie, Francie a Německo. Produkce ovoce v Evropě byla v roce 2021 negativně ovlivněna řadou přírodních kalamit, jakou jsou například výkyvy počasí, nízká teplota, která zpozdila sklizeň zhruba o týden, nebo krupobití, která má vliv na kvalitu jablek. Proto nižší sklizeň jablek vykazují Itálie, Řecko, Dánsko, Švédsko, Litva, Rakousko a Slovinsko. Nejhůře dopadla sklizeň ve Slovinsku, která se snížila až o 59 % z celého výnosu. Nejmenší ztráty byly v Itálii a to 4 %. V tomto roce byly i státy u kterých došlo k nárůstu sklizně, zejména ve Španělsku, Maďarsku a Polsku. Nejvyšší nárůst byl v Maďarsku o 49 % a Španělsku o 28 %. Celková sklizeň se v Evropě a Velké Británii zvýšila. Sklizeň jablek v roce 2021 se odhaduje v objemu 11,7 mil. tun, což představuje meziroční nárůst o 9 %, ovšem ve srovnání s tříletým průměrem se jedná pouze o nepatrné zvýšení (Němcová & Buchtová 2021)

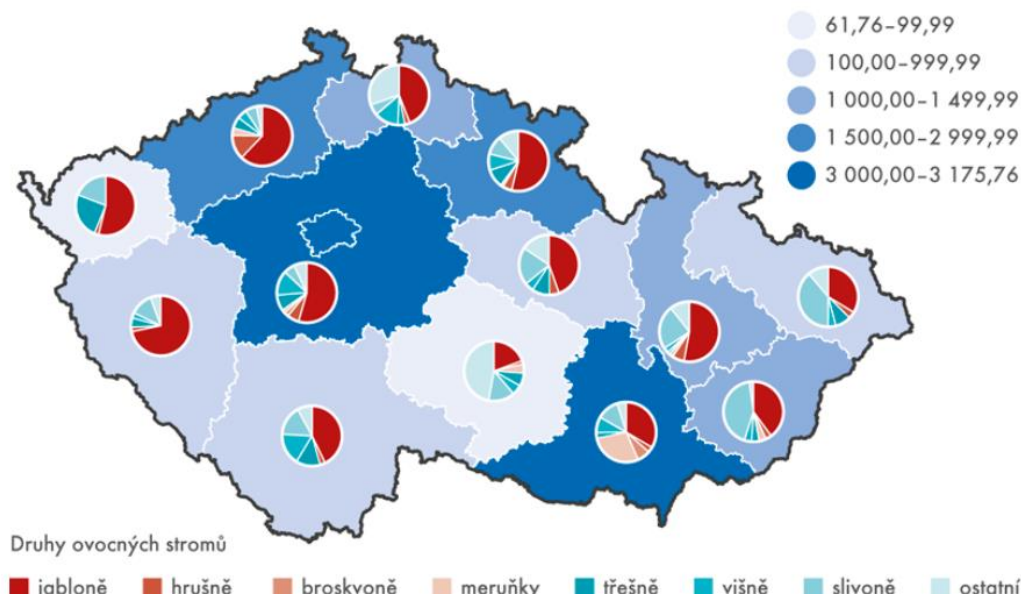
Tabulka 4 Produkce jablek v Evropě a Velké Británii (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021)

Země	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021 (odhad)	2021/20 %
Itálie	2 280	2 272	1 704	2 264	2 096	2 124	2 046	-4
Francie	1 674	1 515	1 424	1 477	1 651	1 337	1 375	+3
Německo	973	1 033	597	1 093	991	1 023	1 080	+6
Španělsko	482	495	480	476	555	425	543	+28
Nizozemsko	336	317	228	267	272	220	250	+14
Belgie	285	234	88	231	242	168	192	+14
Řecko	242	259	231	301	276	280	203	-28
Portugalsko	329	263	314	267	354	278	312	+12
Velká Británie	243	183	206	219	205	196	191	-3
Rakousko	177	40	67	184	146	126	115	-9
Dánsko	24	24	19	24	15	24	18	-25
Švédsko	21	20	18	32	20	32	27	-16
Celkem EU-15	7 066	6 655	5 376	6 835	6 823	6 233	6 352	+2
Polsko	3 979	4 035	2 870	4 810	2 910	3 410	4 170	+22
Maďarsko	522	498	530	782	452	350	520	+49
ČR	156	126	102	145	103	118	126	+7
Bulharsko*	58	49	45	50	44	38	-	-
Rumunsko*	336	327	230	425	327	389	410	+5
Litva	46	38	48	62	26	60	32	-47
Slovinsko	71	12	6	72	36	46	19	-59
Slovensko	46	21	32	44	35	30	31	+3
Lotyšsko	8	10	8	14	10	14	12	-14
Chorvatsko**	101	35	66	86	60	55	65	+18
Celkem	5 323	5 151	3 937	6 490	4 003	4 510	5 385	+19
Celkem EU	12 389	11 806	9 313	13 325	10 826	10 743	11 737	+9

3.2.4 Produkce jablek v České republice

Jablka jsou jedny z nejoblíbenějších tuzemských plodů, a dokonce dlouhodobě kralují na světovém žebříčku oblíbenosti. Ročně se zkonsumuje v České republice kolem 25 kg jablek na osobu. Sadaři v roce 2022 sklídili 138 tisíc tun. Měli však čtvrtmiliardovou finanční ztrátu (Česká republika 2023).

Od roku 2016 sklizeň jablek poměrně klesla, konzumace se však navýšila. Sklizeň jablek v roce 2016 byla v České republice 210 tis. tun, spotřeba byla 23,7 kg na osobu. Podle předběžných výsledků souhrnného zemědělského účtu představovala produkce ovoce zemědělců vyjádřená v běžných cenách 1 359,8 mil. Kč. Na celkové produkci zemědělství se podílela jedním procentem. Nejvyšší zastoupení jabloňových sadů je ve Středočeském kraji (Lhotská 2018).



Obrázek 3 Plocha ovocných sadů v ČR (ha) (Lhotská 2018)

Většina jablek na uskladnění se sklízí v září a říjnu. Zatímco odrůdy Rubín, Selena, Šampion či Melodie se trhají od poloviny září, Golden Delicious se v teplých polohách sbírají koncem září, ve vyšších ve druhé polovině října, podobně jako třeba odrůdy Jonagold a Idared (Němcová & Buchtová 2021).

Tabulka 5 Zastoupení odrůd jablek v produkčních sadech v ČR a Velké Británii (ha) (Němcová & Buchtová 2021)

Skupina odrůd	Odrůda jablek	Celková výměra v ha				
		2016	2017	2018	2019	2020
Letní odrůdy celkem		122,1	117,1	106,7	100,8	94,6
Podzimní odrůdy	James Grieve a mutace	96,4	90,3	77,8	68,3	63,9
	Ostatní	55,9	54,7	53,0	52,9	53,5
Podzimní odrůdy celkem		152,3	145,0	130,8	121,2	117,4
Zimní odrůdy	Šampion	399,4	383,0	361,2	326,2	302,2
	Spartan, McIntosh	323,6	298,3	280,3	245,3	243,3
	Rubín, Bohemia	547,4	544,0	525,5	488,0	465,8
	Gala a mutace	463,5	520,1	586,0	614,0	632,5
	Skup. Golden Delicious	1 466,3	1 406,2	1 387,9	1 314,7	1 297,0
	Skup. Red Delicious	71,9	88,3	96,4	83,0	97,9
	Jonagold a mutace	676,7	711,6	738,5	762,7	752,9
	Melrose	67,8	65,7	62,6	52,6	46,0
	Gloster	171,0	164,6	155,2	120,2	109,8
	Rubinola	206,9	204,4	198,5	181,1	175,1
	Topaz	257,6	217,2	250,7	244,5	240,6
	Idared	1 137,6	1 101,6	1 025,7	949,3	889,2
	Melodie	60,0	55,0	52,8	47,8	38,2
Ost. zimní odrůdy	755,2	849,2	868,9	806,2	844,8	
Zimní odrůdy celkem		6 604,9	6 612,2	6 590,1	6 235,4	6 135,2
Celkem		6 879,3	6 874,3	6 827,7	6 457,4	6 347,2

3.2.4.1 Vliv klimatu na produkci jablek

Dle Němcové & Buchtové (2021) byl průběh zimy 2019/2020 velmi mírný. Opakované výskyty mrazů vedly k výrazným škodám na úrodě zejména u nejraněji kvetoucích peckovin.

Rozsáhlé kvalitativní škody na ovoci jako je deformace, zakrslé stopky, plody bez semen se objevily i na jádrovinách. Přímé škody byly na některých místech ještě umocněny nízkou letovou aktivitou včel spojenou s chladným a větrným počasím. Z hlediska dešťových srážek byly jarní měsíce spíše podprůměrné, bouřky a silná krupobití se vyskytovaly v období června až srpna, kdy byla řada pěstitelských oblastí silně zasažena. Z výše uvedených důvodů dosáhla v roce 2020 celková produkce ovoce v ČR objemu 321,0 tis. tun, což je v meziročním porovnání zvýšení o 6,2 %. Z produkčních sadů se sklídilo 141,4 tis. tun ovoce, což bylo v porovnání s předchozí sklizní nárůst o 8,8 %, ve srovnání s pětiletým průměrem se jedná o 5% zvýšení. Celková úroda jablek v ČR činila 209,9 tis. t, což znamenalo sklizeň spíše podprůměrnou (Němcová & Buchtová 2021).

Produkce jablek je v ČR v rámci celého ovocnářství nejdůležitější. Jablka jsou významnou komoditou, jejíž rentabilita je přímo úměrná k rentabilitě celého ovocnářství. Dlouhodobě je u konzumních jablek vykazována záporná obchodní bilance, která se v posledních letech prohlubuje. Komodita jablka je u nás přímo ovlivněna produkcí jablek v Polsku, které je největším producentem jablek v rámci EU a jedním z největších na světě. Sezóna 2020/2021 byla charakteristická nižší sklizní, a tedy i nižší zásobou jablek. Vzhledem k nižší sklizni jablek v EU byla na trhu od počátku sezóny 2020/2021 nabídka a poptávka celkem vyrovnaná. Na začátku prosince 2020 tak bylo pro sezónu 2020/2021 v ČR naskladněno meziročně o 35 % více jablek, tj. 55 tis. tun. Celková skladovací kapacita tak byla využita z 53 %. Jablka ze sklizně roku 2020 tvořila 83 % veškeré produkce ovoce a na tržbách ovocnářských podniků se podílela 77 % (Němcová & Buchtová 2021).

3.2.4.2 Sklizeň

Podle odhadů sklizně k 1. 9. 2021 byla úroda jablek odhadována ve srovnání s pětiletým průměrem o 6 % nižší v objemu 111 535 tun. Největší propad plodů byl zaznamenán u odrůd Jonagold, Rubín a Topaz. U odrůdy Golden Delicious vykazovaly některé porosty po předchozích velkých úrodách nízkou květní násadu. Velmi dobrá kvalita plodů se očekává u odrůdy Gala, kde byla prováděna i záměrná probírka plodů. V nejteplejších oblastech ČR byly zejména u této odrůdy zaznamenány tvarové deformace plodů vlivem jarních mrazů, stejně jako u odrůdy skupiny Jonagoldu, které byly výrazně ovlivněny jarními mrazovými epizodami a trvale chladným průběhem jara. (Němcová & Buchtová 2021).

3.2.4.3. Produkce

Na základě odhadů k 1. 9. 2021 by měla celková produkce ovoce v produkčních sadech dosahovat 136,8 tis. tun, což by byl v porovnání s předchozí sklizní pokles o 3,2 % a ve srovnání s pětiletým průměrem by se jednalo o téměř 5 % pokles. Produkce ovoce v roce 2021 byla negativně ovlivněna dlouhým velmi chladným počasím s lokálním výskytem pozdních jarních mrazů, které trvalo téměř až do června. (Němcová & Buchtová 2021).

3.2.4.4. Obnova sadů

Během řady let docházelo k obnově českých sadů. V období let 1994 do 31. 5. 2021 bylo vysázeno celkem 15 204,2 ha produkčních ovocných sadů, z toho s podporou v rámci dotační politiky státu 11 937,9 ha. Za období 2020/2021 bylo vysázeno celkem 365,6 ha nových produkčních ovocných sadů, z toho s finanční podporou státu 156,7 ha (Němcová & Buchtová 2021).

Tabulka 6 Plochy výsadeb ovocných sadů v ČR podle ovocnářských oblastí v letech 1994-2021 (ha) (Němcová & Buchtová 2021)

Ovocné druhy	Střední Čechy		Severní Čechy		Jižní a západní Čechy		Východní Čechy		Jižní Morava		Severní Morava		Celkem	
	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021
Jabloně ²⁾	33 939	30 987	19 197	17 324	7 879	8 928	21 191	20 387	22 562	19 848	13 033	14 061	117 801	111 535
Hrušně ²⁾	1 872	2 658	682	773	343	252	1 580	1 872	467	354	819	1 085	5 763	6 995
Třešně ¹⁾	320	550	183	278	103	200	189	657	38	117	61	73	894	1 875
Višně ¹⁾	1 671	1 689	996	747	671	530	1 095	734	938	614	360	245	5 730	4 560
Meruňky ¹⁾	23	81	89	139	1	1	31	84	305	2 086	21	26	471	2 418
Broskvoně ¹⁾	157	131	21	14	0	0	20	26	227	326	8	8	433	505
Slivoně, švestky ¹⁾	841	428	608	338	959	703	7 750	1 607	3 363	2 956	1 442	1 502	8 963	7 534
Angrešt ¹⁾	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3
Rybíz červ., bílý ¹⁾	64	69	131	181	57	70	427	236	109	121	201	246	989	923
Rybíz černý ¹⁾	2	17	35	80	18	40	115	111	0	1	65	107	234	356
Malin, ostružiny ¹⁾	89	105	1	2	0	0	1	3	0	0	2	2	94	112
Celkem	38 979	36 716	21 944	19 877	10 031	10 724	32 399	25 717	28 009	26 423	16 012	17 355	141 375	136 816

Tabulka 7 Celková sklizeň ovoce (ks) (Němcová & Buchtová 2021)

Ovocný druh	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Jablka	207 990	259 165	209 590	174 023	253 431	192 142	209 881
Hrušky	12 351	23 765	17 001	10 604	19 262	17 738	18 735
Broskve	7 310	11 796	3 620	3 902	8 073	5 509	5 148
Meruňky	6 722	6 427	3 883	4 082	9 196	10 618	4 430
Švestky pravé	23 392	33 094	28 590	19 625	37 476	25 403	32 152
Třešně	10 696	9 918	9 926	8 912	10 050	9 848	7 488
Višně	7 124	8 340	9 436	6 813	9 508	8 034	8 425
Ostatní švestky, slívy, renklódy	12 921	12 343	8 652	7 229	11 477	9 944	9 518
Angrešt	3 992	3 084	2 999	3 127	2 178	1 555	2 094
Rybíz	15 937	16 423	11 689	10 614	11 748	9 480	12 152
Ořechy vlašské	6 270	7 072	4 270	3 963	4 945	4 518	4 121
Ovoce celkem (bez jahod a malin)	314 705	391 427	309 656	252 894	377 343	294 791	314 144
Jahody	10 331	9 691	9 271	8 257	6 822	6 384	6 828

3.3 Charakteristika odrůdové skladby z hlediska konzumní zralosti a skladovatelnosti plodů

V této kapitole je uvedena charakteristika odrůdové skladby jablek z hlediska konzumní zralosti a skladovatelnosti podle odrůdové skladby jablek naskladněných k 1. 1. 2021, zimních odrůd. Také jsou zde uvedeny letní a podzimní odrůdy (Státní zemědělský intervenční fond 2021). Dále jejich dělení podle doby zrání. Odrůdy je také možno dělit podle typu růstu a odolnosti vůči chorobám (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy, 2018b). Ideální teplota pro skladování jablek je teplota mezi 2-4 °C ve sklepech. Nejvhodnější je využití dobře větraného sklepu. Pokud nastane období mrazů, ve sklepech nevětrejte.

Tabulka 8 Odrůdová skladba jablek naskladněných k 1.1.2021 (Státní zemědělský intervenční fond 2021)

Odrůda	Naskladněno celkem	Podíl odrůdy (%)	+ naskladněno - vyskladněno (1. prosinec 2020/ 1. leden 2021)
Spartan, Mac Intosh	303	1	- 16
Šampion	1 474	3	- 356
Rubín	418	1	- 277
Gala	5 991	13	- 1 132
ostatní raně zimní	159	0	- 20
Golden Delicious	13 226	28	- 2 384
Idared	6 955	15	- 576
Jonagold	7 387	16	- 1 251
Topaz	499	1	- 125
Melrose	57	0	- 123
Gloster	360	1	- 643
skup. Red Delicious	1 665	4	- 417
Braeburn	4 871	11	- 617
ostatní zimní	2 881	6	- 794
Celkem	46 246	100	- 8 731

Odrůdy jablek se dle Státního zemědělského intervenčního fondu (2021) dají dělit podle doby zrání na letní, podzimní a zimní odrůdy. Letní odrůdy se sklízí se do poloviny srpna, podzimní odrůdy se sklízí od poloviny srpna do 20. září a zimní odrůdy se sklízí od 20. září (Státní zemědělský intervenční fond 2021)

Konzumní zralost nastává, když má ovoce nejvyšší obsah a správný poměr vitamínů, cukrů a kyselin, maximální vybarvení plodů, plné aroma a dostatečně pevnou dužinu. Skladovatelnost plodů se dá uvést jako počet dní, po které si ovoce uchová tržní jakost. K ovlivňování skladovatelnosti dochází během růstu a vývoje mnoha faktory. Mezi tyto faktory patří odrůdové vlastnosti, klimatické oblasti a podmínky počasí, půdní typ a hnojení. Skladovatelnost může být ovlivněna sklizňovou zralostí a termínem sklizně. Rozhodujícím faktorem jsou optimální skladovací podmínky (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018b).

3.3.1 Letní odrůdy jablek

Mezi letní odrůdy patří například Atlas, Daria, Delicia, Dima, Discovery, Elstar, James Grieve Double Red, James Grieve Red, Julia, Mantet, Melba, Mio, Miodar, Mivibe, Nela, Petra, Primula, Průsvitné letní, Quinte, Sparjon, Stark Erliest, Vista Bela, Zita (Státní zemědělský

intervenční fond 2021, Řehořová 2010, Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018c).

3.3.1.1. Příklady letních odrůd a jejich skladovatelnost

Atlas: ke sklizni dozrává kolem poloviny července, konzumně dozrává po sklizni, na skladě vydrží do poloviny srpna.

Daria: se sklízí na začátku srpna, nejlépe probírkou nejdozrálejších plodů. Konzumní zralost následuje po sklizni. Dobře se skladuje v chladárně.

Delicia: se sklízí v první polovině září se zralými vybarvenými plody. Konzumní zralost následuje po sklizni s optimální uchovatelností 14-20 dní. Dobře se skladuje v chladárně, kde se uchovatelnost značně prodlouží.

Dima: se sklízí začátkem srpna, konzumní zralost dosahuje týden po sklizni. Skladovatelnost je čtrnáct dní.

Discovery: jeho konzumní zralost nastává během několika dnů po sklizni a trvá do poloviny září. V nechlazených prostorech vydrží v dobrém stavu asi 10-14 dní.

Elstar: jeho maximální uchovatelnost plodů se pohybuje v závislosti na klimatických podmínkách stanoviště a kvalitě skladu od listopadu až do konce března. Sklízí se na začátku září.

James Grieve Double Red a James Grieve Red: se sklízí podle polohy v 3. dekádě srpna až v 2. dekádě září a konzumní zralosti dosahují po sklizni. Po sklizni se skladují nanejvýš několik týdnů.

Julia: má plody náchylné k otačení, k čemuž může dojít během skladování. V nechlazených prostorech vydrží v dobrém stavu asi 10 až 14 dní (Sempra.cz).

Mio: k jeho konzumní zralosti dojde až po sklizni, která je od poloviny ke konci srpna, kdy jsou plody plně vybarvené. V chladu je skladovatelná až jeden měsíc (Vysloužil 2015a).

Průsvitné letní: se sklízí koncem července až začátkem srpna. Česou se plody dobře vyvinuté, které konzumně dozrávají ihned po sklizni, brzy moučnatější. Vydrží maximálně týden až dva (Vysloužil 2015b).

Zita: ke zrání dochází v první polovině srpna, konzumní zralosti dosahuje týden po sklizni. Jablka jsou vhodná k přímému konzumu, doba skladování je až 3 týdny (Sempra.cz).



Obrázek 3 Zita – letní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.vsuo.cz>)



Obrázek 4 Julia-letní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.vsuo.cz/>)



Obrázek 5 Dima-letní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.vsuo.cz/>)

3.3.2 Podzimní odrůdy

Mezi podzimní odrůdy patří například Selena, Akane, Boskopské červené, Delén, Delrose, Desert, Diadem, Dolores, Doris, Dulcit, Pidi, Prima, Šampion Red, Unigold, Vanda, Vitan, Vysočina, Wealthy Double Red, Zlatava (Státní zemědělský intervenční fond 2021, Řehořová 2010, Vysloužil 2015, Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018a, Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018c).

3.3.2.1. Příklady podzimních odrůd a jejich skladovatelnost

Selena: její konzumní zralost je začátkem října a trvá až do ledna. Plody z vyšších zeměpisných oblastí mají konzumní zralost delší. Skladovatelnost je do ledna.

Akane: Sklizňová zralost nastává v průměru v první a druhé dekádě září, podobně jako u odrůdy James Grieve. V běžném sklepe vydrží jen několik týdnů. V chladírně však plody vydrží poměrně dlouho.

Delén: se sklízí kolem poloviny září. Při pozdější sklizni se intenzivně vybarvuje. Konzumně dozrává od října, skladovat se dá do listopadu a déle.

Desert: se sklízí kolem poloviny září, podle polohy stanoviště. Lépe je však sklízet dříve než později, aby nedocházelo k propadu nejvyvinutějších plodů. Konzumně dozrává brzy po sklizni, vydrží podle uložení do prosince, v chladírně do ledna.

Pidi: má konzumní zralost od října, skladovatelnost do listopadu (Sempra.cz, Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018a).

Šampion Red: má konzumní zralost od listopadu, skladovatelnost do února (Sempra.cz).

Unigold: má konzumní zralost od října. Skladovat lze do začátku listopadu (Vysloužil 2015d).

Vanda: má konzumní zralost od října. Skladovat lze do začátku listopadu (Vysloužil 2015e).

Vitan: sklízí se koncem září, konzumně dozrává od října, na skladě vydrží přes prosinec i déle (Sempra.cz).

Vysočina: má konzumní zralost od září, skladovatelnost je do listopadu, střední až pozdní. (Vysloužil 2015f).

Zlatava: se sklízí koncem srpna, dozrává ihned, skladovat lze dva měsíce. Odrůda je vhodná pro přímý konzum, ale i k transportu (Sempra.cz).



Obrázek 6 Vysočina-podzimní odrůda jablek (Zdroj: https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/category/jablone/)



Obrázek 7 Unigold-podzimní odrůda jablek (Zdroj: https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/category/jablone/)



Obrázek 5 Pidi-podzimní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.vsuo.cz/>)

3.3.3 Zimní odrůdy

Mezi zimní odrůdy patří například Angold, Braeburn, Bláhovo oranžové, Ciljo, Dalila, Degas, Deliga, Delor, Delvit, Denár, Diamant, Dione, Domino, Dublet, Dukát, Florina, Gala, Gloster, Golden Delicious, Idared, Jarka, Jonagold, Jonathan, Melrose, Ontario, Spartan, Šampion, Topaz, Zuzana, Zvonkové, Rubín (Státní zemědělský intervenční fond 2021, Řehořová 2010).

3.3.3.1. Příklady zimních odrůd jablek a jejich skladovatelnost

Angold: jeho sklizňová zralost v závislosti na poloze a teplotních podmínkách roku nastává nejčastěji v druhé polovině září nebo začátkem října. Konzumní zralost v běžném sklepě trvá od listopadu do března, v chladárně vydrží do června i déle (Sempra.cz).

Braeburn: je odrůda připravena ke konzumaci od poloviny října do února. Doba použitelnosti je od poloviny října až do února (Baumschule-Horstmann 2008).

Gala: její konzumní zralost nastává v prosinci, plody vydrží do března, v chladárně 1-2 měsíce déle.

Golden Delicious: konzumní zralosti dosahuje v listopadu a vydrží do března až dubna. Během skladování vyžaduje vlhčí prostředí, jinak silně vadne.

Idared: konzumně dozrává v prosinci a v dobrém sklepě vydrží až do jarních měsíců. Velmi dobře se skladuje, netrpí skládkovými chorobami (Sempra.cz).

Jonagold: konzumní období plodů se podle polohy nejčastěji pohybuje od prosince do března. Sklizňová zralost nastává nejčastěji začátkem října. Plody dobře drží na stromě. Při opožděné sklizni se však zkracuje jejich skladovatelnost. V chladárně vydrží mnohem déle. Plody se poměrně dobře skladují. Doba konzumace je listopad až květen. Doba použitelnosti je v měsících září až květen (Baumschule-Horstmann 2008).

Melrose: Konzumní zralost začíná v lednu a vydrží do dubna, z chladírny až do května i déle. plody se velmi dobře skladují.

Spartan: se sklízí v 2. polovině září, vydrží do ledna.

Šampion: konzumní zralost má v listopadu, skladovatelnost do března (Sempra.cz)

Topaz: konzumně je zralý v listopadu, vydrží do března až do dubna Plody se neotlačí. Výborná je též dlouhá skladovatelnost až do dubna (Vysloužil 2015c).

Zuzana: konzumní zralost nastává až v jarním období, skladovatelnost do března.

Zvonkové: konzumní zralost nastává až v jarním období a plody často vydrží až do nové sklizně (Sempra.cz).

Rubín: jeho konzumní zralost je v období října až listopadu, skladovatelnost je do ledna, února až března (Juka 2019).



Obrázek 9 Rubín-zimní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.jukka.cz/>)



Obrázek 10 Golden Delicious-zimní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.vsuo.cz/>)



Obrázek 11 Braeburn-zimní odrůda jablek (Zdroj: <https://www.baumschule-horstmann.de/>)

3.4 Způsoby skladování jablek

V dnešní době se jablka a celkově veškeré ovoce (průmyslové výroby) skladují primárně ve skladech. Ke skladování ovoce, tudíž i jablek existuje mnoho důvodů, mezi nejvýznamnější patří prodloužení živnosti plodů ovoce, možnost konzumovat jablka i během jejich vegetačního klidu, kdy jabloně neplodí plody a přispívají k potravinové soběstačnosti (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018). Jablka jsou nejčastěji uložena ve skladech s řízenou atmosférou. Používají se i sklady bez strojního chlazení a chlazené sklady bez úpravy atmosféry. U jablek se jejich konzumní jakost rozšiřuje na 9 až 12 měsíců. Ostatní hospodářsky významné druhy jako jsou například hrušky, švestky, třešně a bobulové ovoce je možno skladovat dlouhodobě jako jablka a omezit u nich stejně tak fyziologické onemocnění. Plyny pro použití pro skladování se vybírají podle vzájemného působení sníženého obsahu kyslíku a vyšší koncentrace oxidu uhličitého v chladírenské komoře. Posklizňové uložení ovoce je přesně řízeno určitými teplotami, vzdušnou vlhkostí a složením okolní atmosféry. Ke zchlazování ovoce po sklizni se využívají kapacity chladicího zařízení, ale i nových postupů tlakového zchlazení. Významné snížení kyslíku v ambientní atmosféře zpomaluje všechny znaky zrání, produkci etylenu z plodů, fyziologická onemocnění a mikrobiální poškození plodů.

Jablka jsou klimakterické plody, které na začátku svého vývoje dýchají intenzivně a produkují značné množství CO₂, které se během vývoje a zrání sníží až na minimální hodnotu, která se také označuje jako klimakterické minimum. Nízká koncentrace etylenu v atmosféře klimakterických plodů udržovaná kombinací s větráním venkovním vzduchem v nehermetických komorách nemá převýšit 1 ppm (1 μl/l), což vyžaduje postupy pro měření průběžné koncentrace, ale i kombinaci skladovaných plodin s nastaveným teplotním režimem. Při chladírenském skladování je uplatňovaná řízená atmosféra (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018b).

Mezi sklady s řízenou atmosférou patří:

ULO – ultra nízký obsah kyslíku. Sklady ULO mají svoje opodstatnění pro peckové a drobné ovoce.

DCA – dynamicky řízená atmosféra (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018b).

3.4.1 Sklady bez strojního chlazení

Sklady bez strojního chlazení jsou chlazené pouze pomocí venkovního vzduchu z větrání. Jsou to proto nejméně vyhovující sklady pro uložení ovocných plodů. Venkovní vzduch proudí do podlahy skladu, od čehož je pak odvozena teplota a relativní vlhkost vzduchu této zásobárny ovoce. Ventilátor tohoto skladu se nachází na boční stěně tepelně izolované komory, kde se vhnání vzduch do podlahy. Hmotnost vzduchu za časovou jednotku musí odvést nejen teplo potřebné pro zchlazení na teplotu skladování, ale v průběhu uložení dýchací teplo plodiny podle vztahu:

$$V = Q/\Delta t \cdot \rho \cdot m^3 \cdot h^{-1}$$

kde: V – hodinový výkon ventilátoru m³ · h⁻¹,

Q – všechny druhy tepla ve větrané komoře kJ · kg⁻¹,

Δi – rozdíl entalpií vzduchu vycházejícího z komory a vzduchu venkovního $\text{kJ} \cdot \text{kg}^{-1}$,
P – hustota vzduchu vycházejícího z větrané komory $\text{kg} \cdot \text{m}^3$

Ovoce je uloženo v obalech, aby byl možný přístup vzduchu z ventilátoru k plodům. Pokud se bude ovoce skladovat ve velkoobjemových bednách, pak přímo větraný objem je jen mimo tyto bedny. Plodiny mohou být ukládány i volným vrstvením (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018b).

3.4.2 Skladování v hypobarických skladech

Mezi jeden ze způsobů skladování jablek patří hypobarické sklady. V podstatě se jedná o vakuové skladování ovoce, tedy i jablek. Hypobarické sklady obsahují řízení na úpravu vzduchu pro objemovou rychlost, teplotu, vakuum a vlhkost vycházejícího vzduchu. Je zapotřebí vytvořit vakuum pro požadovaný výsledek tlaku ve vakuové komoře a jeho průtok. Je nutné, aby hypobarické sklady obsahovaly chladicí systém, což je zařízení pro udržení konstantní teploty a kompenzace výměny teploty mezi komoditami. Musí se vytvořit vnitřní cirkulace vzduchu pro odvádění tepla (Goliáš 2014)

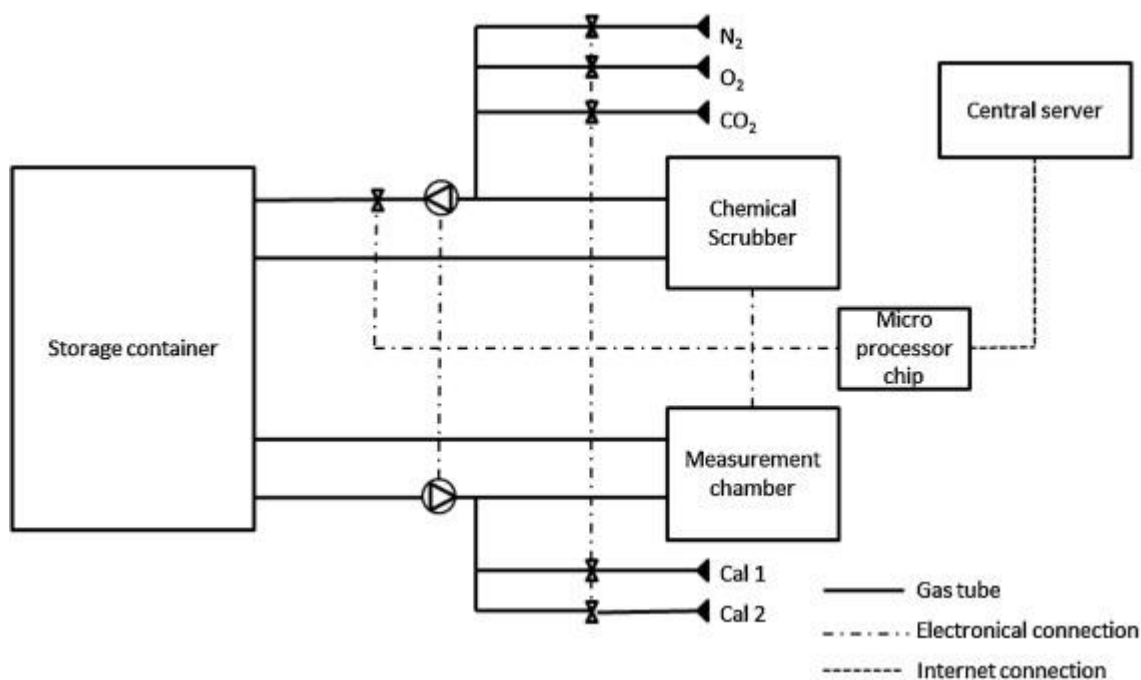
3.4.3 Skladování v dynamicky řízené atmosféře (DCA)

Dle Aubert et al. (2015) je DCA skladování s dynamicky řízenou atmosférou, která se využívá ve velkokapacitních chladírnách. Je to nová technologie pro skladování jablek, ve které se hladiny O_2 upravují podle reakcí ovoce na nízký O_2 spíše, než aby zůstaly neměnné jako u statické CA (Aubert et al. 2015).

Skladování jablek v DCA při extrémně nízkém obsahu kyslíku ($\text{O}_2 = 0,7 \%$) nese řadu výhod (Goliáš 2011). Dochází zde ke snižování hodnot kyslíku. Koncentrace O_2 se sníží k nejnižšímu limitu ($0,2 \%$), který ještě zaručuje aerobní dýchání plodů. Na této koncentraci (v rozmezí $0,2$ až $0,4 \%$ O_2) se drží po celou dobu (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018b).

Tento způsob uskladnění způsobí, že zrání plodů bude omezeno v parametrech jako je pevnost dužiny, barva základní a povrchová (Goliáš 2011). Tvorba anaerobních sloučenin jako je etanol, acetaldehyd a etyl acetát je zpomalena postupnou adaptací pletiva na difuzi kyslíku do vnitřní části jablek (Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy 2018b). Také se zamezí ztrátám organických kyselin a výskytu fyziologických onemocnění, skvrnitosti a mikrobiálnímu poškození. Při skladování v DCA musíme vzít v úvahu odrůdu, která může skladování lehce ovlivnit (Goliáš 2011). V posledních letech se však DCA prokázala jako účinná pro udržení kvality ovoce (Aubert et al. 2015).

U odrůdy Topaz a Otava neměla DCA žádný pozitivní vliv na kvalitu ovoce ve srovnání s podmínkami ULO. Zatímco u odrůdy Ariane si skladované ovoce v DCA zachovalo pevnost a kyselost lépe ve srovnání s ovocem skladovaným v podmínkách ULO. Ovoce pěstované v bio zemědělství bylo náchylné k vyšší hnilobě během skladování v DCA než ovoce pěstované v běžném zemědělství (Gasser & Arx 2015).



Obrázek 12 DCA sklad (Bessemans 2016)

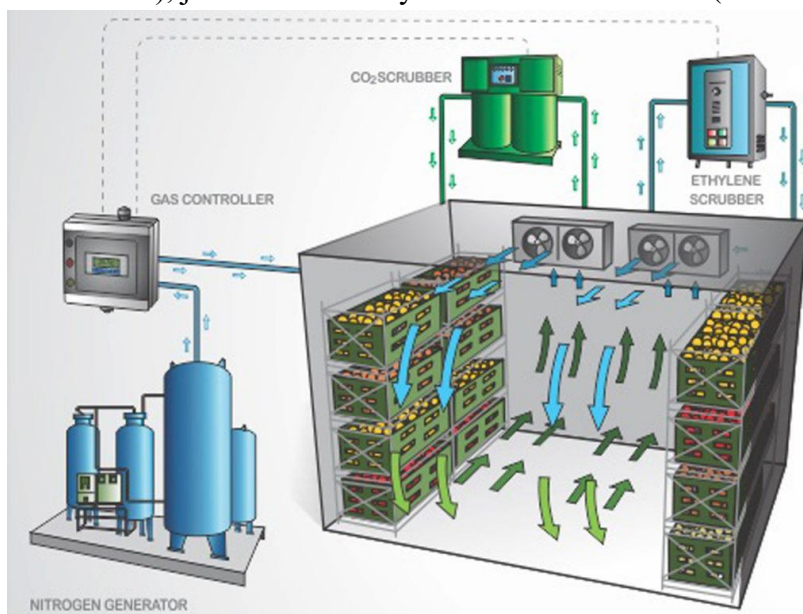
3.4.4 ULO skladování – ultra nízký obsah kyslíku

ULO označuje použití ultra nízkého obsahu kyslíku při skladování. Je to technologie skladování ovoce, která zamezí přístupu kyslíku k uskladněným plodům. Pokusy s fyziologicky aktivními plyny jako je kyslík a oxid uhličitý v atmosféře skladovaných plodů začaly ve 20. letech minulého století v East Mallingu v Anglii. Další vývoj výzkumu plyných atmosfér se opíral o poznatky účinku kyslíku. Pokud se koncentrace kyslíku v okolní atmosféře pohybovala na hranici fyziologické snesitelnosti, přitom se neprojevovalo anaerobní dýchání (1,0 -1,2 % kyslíku), označila se termínem ULO. Pro potřeby skladovací praxe je uplatňována od poloviny 90. let a všechny významné podniky v ČR tuto technologii užívají alespoň v části svojí skladovací kapacity. Význam tohoto faktu je dalekosáhlý, protože zavedením ULO se prakticky vyloučil výskyt spály i v klimaticky nepříznivých letech. Pokud se budou plody jablek skladovat v podtlakové atmosféře při teplotě 1 ° C a za tlaku 5 kPa (= 0,9 % O₂) po dobu 8 měsíců, pak se výskyt spály neprojeví. V obou případech je princip účinku stejný – výrazné omezení oxidačních změn v povrchové vrstvě slupky (Zanella 2003).

1-MCP (SMART FRESH), aplikace přípravků na bázi 1-MCP má za cíl prodloužit skladovatelnost ovoce. Velmi dobrých výsledků dosahuje SmartFresh v kombinaci s ULO či CA. Posklizňové ošetření tímto přípravkem je založeno na jednorázové aplikaci chemické látky 1-MCP, která účinně inhibuje ethen, čímž je zabráněno dozrávání plodů. SmartFresh je aplikován rozptýlením pomocí difuzeru v plynotěsně uzavřených prostorách ULO boxu. Významné zpomalení dozrávání ovoce docílíme ve skladovacích ULO komorách, kde je doporučován obsah kyslíku v rozsahu 0,9–2,5 % a obsah oxidu uhličitého 1,5–2,5 %. Nízkého obsahu kyslíku se docílí tím, že se uzavřená atmosféra zředí N₂, vyrobeným na generátoru dusíku nebo z tlakových lahví v tekutém i plynném stavu. Obsah oxidu uhličitého se udržuje tlakovou separací vzduchu přes aktivní uhlí. Aplikace přípravků na bázi 1-MCP dosahuje velmi dobrých výsledků v kombinaci s ULO atmosférou. Posklizňové ošetření tímto přípravkem je

založeno na jednorázové aplikaci chemické látky *1-MCP*, ve formě stabilního prášku, v němž je komplex s γ -cyklodextrinem, takže *1-MCP* je při rozpuštění ve vodě snadno uvolněn jako plyn. Používá se ve velmi nízkých koncentracích, rozptýlením v plynotěsně uzavřených komorách. Doba působení této aplikace je 24 hodin, poté proces skladování pokračuje jako obvykle. Hlavní výhodou *1-MCP* je prevence proti rychlému zrání a měknutí. Hlavním přínosem ošetření je prodloužení trvanlivosti a uskladnění ovoce (Zanella 2003).

Zanella (2003) ve své studii ošetřil plody jablka Granny Smith (*Malus domestica Borkh.*) pomocí 1-methylcyklopropenu při pokojové teplotě po dobu 12 hodin. Kvalita ovoce skladovaného 4 a 6 měsíců na vzduchu, v různých kontrolovaných atmosférách při nízké koncentraci kyslíku (1,5, 1,0 a 0,7 kPa O₂), s počátečním nízkým kyslíkovým stresem (ILOS) při 0,4 kPa O₂ po dobu 2 týdnů a s posklizňovou aplikací nebo bez aplikace antioxidantu DPA. Mnoho aspektů zrání a stárnutí klimakterických plodů, jako je jablko (*Malus domestica Borkh.*), je řízeno rostlinným hormonem ethenem (Zanella 2003).



Obrázek 13 ULO sklad (Zdroj: <http://www.agroimpexnova.com/en/storage/>)

3.4.5 Skladování jablek v CA skladech s nízkým obsahem kyslíku

Dle Skrzynski (1999) je CA skladovací termín, který označuje skladování ovoce ve skladech s kontrolovanou atmosférou. V tomto případě se jedná o sklady, kde je kromě kontrolované atmosféry dárán důraz na nízký obsah kyslíku.

Pro toto skladování byla vybrána například jablka odrůd Elstar, Rubin, Šampion a Jonagold, která byla sklizena ve své optimální zralosti, aby se zajistily dobré vlastnosti pro dlouhodobé skladování. Po sklizni proběhlo chlazení a dále skladování v CA skladech při teplotě 2 °C v kontrolované atmosféře CO₂+O₂: 0 % (Skrzynski 1999).

Uskladnění v CA skladech s nízkým obsahem kyslíku je vhodné zejména pro odrůdu Jonagold, protože tato odrůda si zachovává svoji pevnost během dlouhodobého skladování. Pevnost těchto jablek byla zachována z 80 % původní hodnoty. Po dobu devíti měsíců ve skladu bez fyziologických poruch byla zachována kvalita plodů. Konzumní kvalita v těchto skladech

je také přijatelná pro odrůdu Elstar a Rubín. Tržní kvalita u odrůdy Rubín byla v těchto skladech zachována až dokonce června (Skrzynski 1999).

3.4.6 Hyperbarické skladování – nová metoda skladování

Hyperbarické skladování je inovativní metoda konzervace, která spočívá ve skladování potravin pod tlakem, buď při pokojové teplotě, nebo při nízké teplotě, až po dobu několika měsíců. Tlak v tomto skladování může inhibovat a inaktivovat endogenní mikroflóru při správném zachování dalších organoleptických a kvalitativních ukazatelů. Tento typ skladování zatím nebyl zaveden v potravinářském průmyslu. Avšak jeho průmyslová životaschopnost byla hodnocena z různých hledisek, například kvalita produktu, přijetí spotřebiteli. Dále byla hodnocena i z hlediska ekonomického a ekologického. Studie prokázala, že náklady na energii a uhlíková stopa HS-RT jsou výrazně nižší než na ostatní chladící sklady, a proto by HS-RT mohl být spolehlivou a ekologickou alternativou ke konvenčním chladírenským skladům (Otero 2019).

3.5 Změna struktury dužniny plodů během skladování: biochemické a fyziologické příčiny

Při biochemických změnách dochází ke změně organoleptických vlastností. Organoleptické vlastnosti se dají hodnotit lidskými smyslovými orgány. U jablek to je vzhled, vůně, chuť a barva (Laboratuvar. 2024).

Poškození chladem, nedostatek vody, teplotní stres, mechanické poškození a takzvané „tkáňové dušení“, to vše spadá pod změny, které ovlivňují fyziologické příčiny. Fyziologické příčiny zahrnují i předsklizňové faktory jako je genetik, klima, agrotechnické postupy. Dále posklizňové faktory jako je teplota, vlhkost, složení atmosféry a světlo a faktory sklizně, které ovlivňují například zralost plodů (Vysoká škola chemicko-technologická Praha 2018).

3.5.1 Vliv DCA na fyziologické poruchy

Rozvoj fyziologických poruch při skladování v chladu je závažným problémem, který ohrožuje posklizňovou kvalitu jablek. Fyziologické poruchy, jako je například vnitřní hnědnutí a mnohá další, významně snižují posklizňovou kvalitu jablek.

3.5.2 Vodnatění dužniny (Watercore)

Vodnatění dužniny je jednou z fyziologických poruch ovlivňujících kvalitu plodů jablek. Jablka s touto poruchou mají charakteristický vzhled. Vypadají jako by byla nasáklá vodou, která se rozprostírá od jádra k okraji. Tato porucha převládá v plodech sklizených pozdě ve srovnání s těmi, které se sklízají v rané zralosti. Některé odrůdy, jako jsou Fuji a Braeburn, jsou náchylnější k této poruše. Ovoce s vodnatou dužinou obsahuje vyšší množství ethenu, glykolipidů, fosfolipidů a sterolů (Mditshwa at al. 2018).



Obrázek 14 Vodnatění dužiny (Farsuch 2023)

3.5.3 *Vnitřní hnědnutí*

Vnitřní hnědnutí je úzce spojeno s vodnatěním dužiny. Vodnatění dužiny se může přeměnit na vnitřní hnědnutí. Atmosféra během skladování ovlivňuje vnitřní hnědnutí plodů jablek. Některé posklizňové úpravy zvyšují výskyt vnitřního hnědnutí, například 1-MCP podporuje vnitřní hnědnutí u jablek odrůdy Empire (Mditshwa at al. 2018).

3.5.4 *Hořká pihovitost neboli hořká skvrnitost*

Hořká pihovitost je jednou z fyziologických poruch ohrožujících posklizňovou kvalitu jablek. Postižené plody jsou charakteristické tmavými skvrnami, které se objevují na dužině nebo exokarpu. Nedostatek vápníku se silně podílí na výskytu této poruchy.

Během DCA skladování dochází u jablek ke změně pevnosti. Přičemž je pevnost jedním z důležitých znaků pro kvalitu plodů jablek. Změna pevnosti plodů je spojována s nízkým obsahem vody a jedná se o jednu z největších změn při dlouhodobém chladírenském skladování. Posklizňové faktory, jako je zralost a skladování ovoce mají obrovský vliv na pevnost plodů.

Bylo prokázáno, že skladování plodů v DCA skladech udržuje pevnost jablečných plodů při dlouhodobém chladírenském skladování. U jablek odrůd Goden Delicious a Granny Smith, byla pevnost vyšší oproti CA skladování. Ztráta pevnosti u skladovaného ovoce DCA by mohla být silně spojena s nízkou produkcí ethenu. Bylo prokázáno, že pevnost a měknutí plodů koreluje s genem pro polygalakturonázu závislou na ethenu (Mditshwa at al. 2018).

3.5.5 *Fyziologické a biochemické příčiny*

Dle Goliáše (2014) fyziologické příčiny ovlivňuje dýchání, které zahrnuje i enzymatické pochody při nichž se uvolňuje energie a jsou spojeny s meziprodukty. Při zvýšení koncentrace některého z meziproduktů může dojít k působení vnějšího faktoru, např. zvýšení koncentrace kyseliny jantarové při vyšší koncentraci CO_2 ve vnější atmosféře. Tato vnitřní porucha biochemické přeměny se později projeví jako hnědnutí slupky a dužniny. Makroergické substráty (sacharidy, organické kyseliny, rozpustné pektiny, tuky, bílkoviny) nejsou nositeli, ale meziprodukty obsahující ATP a ADP. Při anaerobním dýchání probíhajícím v nedostatečné koncentraci kyslíku, je dekarboxylována kyselina pyrohroznová za vzniku acetaldehydu a CO_2 .

V následující fázi je acetaldehyd redukován pomocí NADH na etanol. Z energetického hlediska je v anaerobním dýchání získáno pouze 2 ATP na jednu molekulu glukózy (Goliáš 2014).

3.5.6 Chladírenské onemocnění

Chladírenské onemocnění je praktický problém, k němuž dochází, když skladujeme jablka v chladírenské komoře v blízkosti výparníku. Vzduch z výparníku má teplotu v rozmezí $-2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ a rychlost 10 m/s. Chladové/chladírenské onemocnění způsobuje hnědnutí slupky a měknutí dužiny. U odrůd, například Jonathan, které jsou citlivé na chlad, se zhnědnutí slupky a změkčení dužiny projeví na více než 20 % plochy. Při rozkrojení těchto jablek je dužina měkká a zhnědlá, později ztratí svůj původní tvar, takzvaně se bude roztékat. Pokud bude vzduch ve skladu s teplotou, jako měl vzduch ve výparníku, může tato porucha postihnout až více jak 30 % plochy. Tato choroba je často přiřazována povrchové spále nebo stárnutí (Goliáš 2014).

3.5.7 Spála jablek

Spála jablek je závažné fyziologické onemocnění, při němž dochází k poškození epidermálních vrstev slupky vyvolané sloučeninou MHO a konjugovaných oxidačních produktů těkavých terpenů vzniklých z původní sloučeniny obsažené ve voskové vrstvě slupky označené jako α -farnesan. Narušení buněčné membrány pak způsobí rozvoj nekrózy v podkožních buněčných vrstvách. Znamená to tedy, že exokarp jablka začne hnědnout a postupně může dojít až k hnědnutí dužiny (Vysoká škola chemicko-technologická v Praze 2018).

Spála jablek způsobuje hnědé nebo černé skvrny na slupce jablek. Na toto onemocnění jsou náchylné odrůdy Granny Smith, Cortland, Greenstar nebo Royal Gala. Jablka volně zabalená nebo v dobře ventilovaném balení mají menší riziko výskytu spály, než jablka skladována a distribuována v pevném balení a nevětraných obalech. V nevětraném prostředí dochází pouze k malé výměně plynů s venkovním prostředím a tím se zvyšuje náchylnost ke spále (Goliáš 2014).

Existují však metody, které předcházejí a omezují výskyt spály. Tyto metody využívají snížení obsahu kyslíku, například za hypobarických podmínek nebo snížením koncentrace kyslíku na 1 %. Protože v atmosféře s nízkým obsahem kyslíku se α -farnesan oxiduje minimálně. Proto se nemohou vytvořit škodlivé koncentrace MHO. Jednou z možností, kde k takovým podmínkám dochází je skladování jablek v ULO skladech, které obsahují nízké koncentrace kyslíku. Pokud se budou plody jablek skladovat v podtlakové atmosféře, výskyt spály se neprojeví (Goliáš 2014).



Obrázek 15 Spála jablek (Goliáš 2014)

3.5.8 Jádřincové hnědnutí dužniny

Symptomem poruchy je žlutohnědé až růžovo hnědé zbarvení dužniny v prostoru kolem jádřince. V pokročilejším stupni se projevuje zhoršením chuti. Vznik poruchy umožňuje skladování jablek při teplotě okolo 0 °C. Účinnou prevencí je řízená atmosféra při skladování a včasná sklizeň (Blažek 1998).

3.5.9 Hnědnutí dužniny způsobené vysokou koncentrací CO₂ nebo nedostatkem O₂

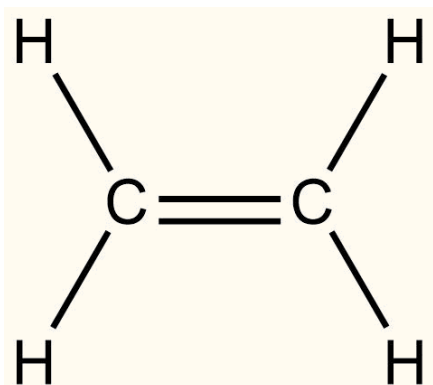
Projevem jsou nepravidelně rozmístěné oranžově hnědé skvrny nebo souvislé pásy s gumovitou strukturou ve středních částech plodů. Poškozená dužnina časem tmavne, vysychá a někdy se v ní objeví i korkovité dutinky. Porucha signalizuje nevhodné složení atmosféry ve skladu, protože je způsobena nadměrnou koncentrací CO₂ (Blažek 1998).

3.6 Geny zodpovědné za biosyntézu ethenu a jejich role při měknutí plodů

Ethen, také označován jako ethylen nebo etylén (C₂H₄) je zástupcem uhlovodíků ze skupiny alkenů. Ethen je bezbarvý hořlavý plyn s nasládlou vůní. Jedná se o jednu z nejdůležitější organických chemických látek. Ethen se používá k výrobě ethylenoxidu, polyethylenu, styrenu a dalších jiných sloučenin. Odštěpením jednoho atomu vodíku vzniká funkční skupina ethenyl (triviálním názvem vinyl), která se může dále vázat na jiné sloučeniny. Mezi přírodní zdroje ethenu patří zemní plyn a ropa. V rostlinné říši se vyskytuje přirozeně jako hormon v rostlinách a ovoci, kde podporuje a způsobuje zrání plodů. V rostlinách inhibuje růst a podporuje opad listů (Carey 2024).

Za biosyntézu ethenu jsou zodpovědné geny *Md-ACO1* a *Md-ACS1*, které mají vliv na jeho produkci ethenu (Costa et al. 2005).

Costa et al (2005) ve své studii uvádí, že skladovatelnost určuje dobu ekonomické životnosti zralých jablek, která mohou být čerstvě sklizena nebo skladována. Trvanlivost je velmi spojena s pomalým poklesem pevnosti ovoce při pokojové teplotě. Jablko je klimakterické ovoce, u kterého ztráta pevnosti souvisí s ethenem. Biosyntéza ethenu je řízena dvěma velkými příbuznými geny, které kódují *ACS* a *ACO* (Costa et al. 2005).



Obrázek 16 strukturální vzorec ethenu (Moravec 2018)

3.6.1 Co způsobuje ethen v ovoci jablek a proč je důležitý

Většina typů ovoce produkuje ethen, který způsobuje různé reakce v jejich plodech, například napomáhá k procesu zrání. Nezralé ovoce je tvrdé a kyselější než ovoce s plnou zralostí. Nezralé ovocné plody můžeme poznat podle nazelenalého odstínu slupky a dužiny. Nazelenalou barvu způsobuje chlorofyl, který se nalézá volně v rostlinách a je důležitý při procesu fotosyntézy. Při procesu, kde dojde k tvorbě ethenu v ovoci, se kyseliny v plodech začnou rozpadat, zjemní se, kyselější chuť se stává sladší a zelené chlorofylové pigmenty se rozruší a nahradí. V případě jablek se chlorofylové pigmenty nahradí červeným nebo žlutým odstínem. Ztráta kyselé chuti a ztvrdlý vnitřek znamená sladší ovoce s plnou sklizňovou zralostí (Horáková 2021).

3.6.2 Co může způsobit nadbytek ethenu v jablkách

Nadbytek ethenu může mít za následek rozpad pigmentů. Rozpad může mít za následek vytvoření hnědých skvrn, který se označuje termínem enzymatické zhnědnutí. Tento přirozený proces zhnědnutí se také vyskytuje u znehodnocených plodů poraněním. Poraněné plody produkují více ethenu, a proto zrají rychleji než plody nepoškozené. Dle Horákové (2021) zapříčiňuje poškození nebo napadení plodu hmyz či jeho rozkroj. Plod je vystaven kyslíku, což pustí reakci enzymu známého jako PPO. Výsledkem jsou nové chemikálie, chinony, které reagují s aminokyselinami za vzniku hnědých melaninů. Různé odrůdy jablek obsahují různé množství původního enzymu i polyfenolů, a proto hnědnou odlišnou rychlostí. (Horáková 2021).

3.6.3 Geny *Md-ACO1* a *Md-ACS1* ovlivňujících měknutí plodů jabloní

Geny *ACS* a *ACO* mají vliv na produkci ethenu a skladovatelnosti jablka pomocí genově specifického molekulárního markeru. Marker *ACO* je mapován na vazbové skupině (LG) 10 u kříženců Prima × Fiesta a Fuji × Mondigal gala. Tento lokus je označen jako *Md-ACO1*. Dále je zmapován marker *Md-ACS1* na LG15 (Costa et al. 2010).

Podle Costa et al. (2010) studie na křížencích Fuji × Braeburn odhalily, že *Md-ACS1* a *Md-ACO1* nezávisle ovlivňují vnitřní koncentraci ethanu a také trvanlivost jablka. Nejsilnější

účinek ovlivňující koncentraci ethenu má *Md-ACSI*. Homozygotní potomci *Md-ACSI-2* a *Md-ACOI-1* vykazovali nejnižší produkci ethenu a také velmi dobrou skladovatelnost. Protože mají dva geny pro biosyntézu ethenu (*MD-ACSI* a *MD-ACOI*) (Costa et al. 2010).

Nybon et al. (2012) uvádí, že polyploidní kultivary vykazují signifikantně vyšší pevnost při sklizni ve srovnání s diploidy. Alely, které byly dříve popisovány jako zodpovědné za dobrou texturu, byly spojeny s významně nižším měknutím u *Md-ACSI* (Nybon et al. 2012).

Alela 2 je spojena se sníženou produkcí ethenu, zatímco alela 1 vede k jeho normální produkci. Četnost alely 2 se během let značně zvýšila z méně než 20 % u starších kultivarů na více než 50 % u nedávno registrovaných kultivarů. Je značné, že četnost alely 2 se upřednostňovala pro zlepšení kvality plodů v moderních šlechtitelských programech jablek. Kultivary homozygotní pro alelu 1 s nízkým obsahem ethenu jsou poměrně pevné, zatímco heterozygotní a homozygotní kultivary pro alelu 2 vykazují větší měknutí (Costa et al. 2005, 2010; Zhu & Barritt 2008). Přímým účinkem ethenu na měknutí plodů je regulace enzymatického rozkladu buněčných stěn a středních lamel v ovoci (Nybon et al. 2012).

Dle Oraguzie et al. (2004) se *Md-ACSI* dědí mendelovským způsobem. Období zralosti genotypů také významně ovlivnilo měknutí plodů. Genotypy pozdní sezóny ve třídě *Md-ACSI-2/2* měly nejpomalejší rychlost měknutí, zatímco genotypy rané sezóny *Md-ACSI-1/1* měly nejrychlejší rychlost měknutí. Důsledky těchto výsledků jsou diskutovány ve vztahu k rodičovské selekci a šlechtění na skladovatelnost v jablku (Oraguzie et al. 2004).

U genu *Md-ACSI*, byla nalezena variabilita v promotorové oblasti. Tato alela označena jako *Md-ACSI-2* nese inzerci v promotoru a je zodpovědná za výrazně sníženou transkripční aktivitu tohoto genu. U genu *Md-ACOI* řídicího syntézu *ACC-oxidázy*, byla charakterizována variabilita v promotorové oblasti. Jeho alela byla označena jako *Md-ACOI-1* a je také zodpovědná za sníženou produkci ethenu. Na měknutí působí společně geny *ACSI* i *ACOI*. Dle statistiky bylo zdokumentováno, že mutace genu *Md-ACSI* působí na snížení produkce ethenu výrazně intenzivněji oproti mutaci genu *Md-ACOI*. Například obě kauzální mutace v lokusech *Md-ACOI* i *Md-ACSI* byly detekovány u odrůdy Fuji, pro kterou je typické pomalé měknutí plodů. Homozygotní sestava mutované alely v lokusu *Md-ACOI* byla detekována u odrůd Meteor a Red Delicious. Homozygotní sestava mutované alely v lokusu *Md-ACSI* byla detekována u odrůd Gala, Gloster, Gold Bohemia, Melrose, Rubín, Rubinstep a Rucla (Vávra et al. 2015).

Dle Costa et al. jsou jablka běžná klimakterická třída ovoce, u něhož má ethen vliv na celý proces zrání. Různé odrůdy jablek produkují různé hladiny ethenu, tím pádem je odlišné i jejich zrání. Jak už bylo zmíněno geny pro biosyntézu ethylenu *MD-ACSI* a *MD-ACOI* ovlivňují zrání a měknutí jablek. Costa et al. (2005) ve své studii uvádí průzkumy alel u kultivarů jabloní a jejich vliv během zrání a měknutí plodů. V této studii bylo ovoce ponecháno dozrávat při pokojové teplotě po dobu 30 dnů nebo v chladírně po dobu 60 dnů. Byly hodnoceny rozdíly v produkci ethylenu a měknutí ovoce mezi Mondial Gala a Fuji odpovídaly očekáváním pro tyto dva kultivary z předchozích zpráv. Homozygotní *MD-ACSI* měla nižší produkci ethenu. Jak se očekávalo, plody Mondial Gala při pokojové teplotě nebo během skladování výrazně změkly, zatímco plody Fuji během zkoumaných období zrání nezměkly. Při sklizni měly oba kultivary jablek Fuji a Mondial Gala minimální úroveň produkce ethenu, což je typické pro první fázi biosyntézy. Pouze v Mondial Gala se produkce ethenu dramaticky zvýšila při 20 dnech po sklizni na $58 \mu\text{l kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Ve stejném období plody Fuji produkovaly pouze $0,10 \mu\text{l kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Aby se snížilo a zabránilo posklizňovému zrání, byly plody jablek odrůdy Mondial Gala ošetřeny ethenovým konkurentem *I-MCP*, což je komerčně používaná sloučenina k oddálení posklizňového zrání během skladování některých klimakterických plodů. Toto ošetření bylo zaměřeno na odstranění rozdílů v genetickém pozadí pro biosyntézu ethenu obou kultivarů, přičemž byl zdůrazněn pouze vliv odstranění ethenové odezvy během zrání plodů Mondial Gala na pevnost plodů. *I-MCP* aplikovaný jednou těsně po sklizni způsobil závažný blok produkce ethenu po celou dobu sledovaného zrání ovoce, což výrazně snížilo měknutí plodů. Plody Mondial Gala ošetřené *I-MCP* vykazovaly fyziologickou kinetiku podobnější kinetice pozorované u ovoce Fuji. Na produkci ethenu a měknutí plodů má vliv i teplota. *Md-ACO1* je více spojen se změnami pevnosti během a po skladování v chladu (Costa et al. 2010).

3.7 Geny zodpovědné za degradaci středních lamel a buněčných stěn a jejich vliv změnu konzistence dužniny jablek během skladování

Dle Benetta & Labavitch (2008) hlavní výsledky studie naznačují, že žádný gen nebo enzym nemůže vysvětlit procesy, které jsou základem měknutí ovoce. Kooperativní působení proteinů a enzymů modifikujících buněčnou stěnu se podílí na měknutí ovoce a také na zvýšení citlivosti nekrotrofních patogenů regulovaném zráním. (Benett & Labavitch 2008).

Geny *Md-ACO1* a *Md-ACSI* ovlivňují měknutí plodů jabloní, ale zároveň jsou zodpovědné za degradaci lamel a buněčných stěn. Mají vliv i na změnu pevnosti dužniny během skladování. Dále jsou tyto parametry ovlivňovány *Md-PGI* a *Md-EXP3* geny.

Přestože jsou tyto geny důležitými kvalitativními atributy pro pevnost při sklizni a zároveň i pro míru změkčení během skladování. Tyto geny především ovlivňují proces měknutí. Jedním z důležitých faktorů je množství produkce ethenu, což má za následek ztrátu textury, která se projeví až při skladování (Nybon et al. 2012).

Costa et al. (2010) zmiňuje pět funkčních genů, které jsou spojeny s pevností a změkčením plodů jablek (*MD-ACSI*, *Md-ACS3a*, *MD-ACO1*, *MD-EXP7* a *Md-PGI*) (Costa et al. 2010).

Suprun et al. (2022) se ve své studii věnuje změně struktury ovocné dužniny během zrání a skladování. Ovoce je regulováno různými fyziologickými a biochemickými procesy, mezi nimiž důležitou roli hraje proces endogenní syntézy ethenu, jehož zvýšení intenzity vede ke změkčení plodu (Suprun et al. 2022).

Textura ovoce je hlavním určujícím faktorem pro konzumenty. Podílejí se na tom různé vlastnosti, přičemž vysoké hodnoty jsou žádoucí pro pevnost, křupavost a šťavnatost spolu s velmi nízkými hodnotami pro moučnatost. Zdá se, že tyto proměnné spolu souvisí, protože pevnější jablka jsou vnímána jako šťavnatější, křupavější a méně moučná ve srovnání s měkčím ovocem. U pozdně dozrávajících kultivarů je však stále důležité zachovat dobrou texturu v chladárnách, jelikož se plody jablka skladují několik měsíců až rok.

Degradace buněčné stěny je dalším důležitým faktorem měknutí plodů a změn textury během skladování jablek. Zahrnuje to velké množství enzymů lokalizovaných v buněčné stěně, včetně polygalakturonázy (Nybon et al. 2012).

3.7.1 Vliv genů *Md-ACS1* a *Md-ACO1* na měknutí a texturu dužniny

Alela 2 *Md-ACS1* je spojována se schopností udržet pevnost po skladování. Studované odrůdy s heterozygotním genotypem pro gen *Md-ACS1* měly neočekávaně výrazně nižší pevnost při sklizni. Naopak heterozygoti, stejně jako kultivary homozygotní pro alelu 2, vykazovali významně menší měknutí během skladování ve srovnání s kultivary, které jsou homozygotní pro alelu 1. Naproti tomu žádné účinky na počáteční pevnost nebo měknutí během skladování nebyly spojeny s alelickými konfiguracemi v lokusu *Md-ACO1*. Frekvence alel *Md-ACO1* mohla být zkreslená, možná částečně kvůli vysokému počtu starších kultivarů, které nebyly vybrány pro texturu plodů. Bylo prokázáno, že moderní odrůdy jablek mají vyšší frekvenci alel žádoucích pro pevnosti plodů (Nybon et al. 2012).

3.7.2 Vliv genů *Md-PG1* a *Md-Exp3* na konzistenci dužniny

Endo-polygalacturonáza (PG1) je hydroláza, která má vliv na změny konzistence buněčné stěny (Aktinson et al. 2012). Polygalakturonáza byla identifikována jako hlavní gen, který reguluje měknutí ovoce, včetně jablek (Gwanpua et al 2016). Endo-polygalakturonáza je enzym, který způsobuje degradaci pektinu a hydrolyzuje α -1,4 glykosidické vazby mezi zbytky kyseliny galakturonové. V současnosti jeho fyziologické účinky na rostliny nejsou zcela známi

Aktinson et al. (2012) zkoumal regulaci exprese PG1 u jablek Royal Gala. A došel k závěru, že jablka Royal Gala s potlačením PG1 sklizená z více sezón byla po dozrání pevnější než kontrolní skupiny a mezibuněčná adheze byla vyšší. Analýzy buněčné stěny ukázaly změny ve výtěžku a složení pektinu a vyšší distribuci molekulové hmotnosti pektinu rozpustného v CDTA. Strukturní analýzy odhalily více prasklých buněk a volné šťávy, což naznačuje zlepšenou integritu mezibuněčných spojení a následnou rupturu buněk v důsledku selhání primárních buněčných stěn při stresu. Linie s potlačením PG1 měly také sníženou expanzi buněk v podkoží zralých jablek, což mělo za následek hustěji namačkané buňky v této vrstvě. Tato morfologická změna je spojena s transpirační ztrátou vody v plodu jablek, a to je částečně dosaženo snížením buněčné adheze.

Expese PG/PG1 se zvyšuje během zrání plodů, při vyšších hodnotách ethenu a nízkých teplotách. Vysoká expese PG1 vede ke zvýšené separaci a má vliv na ztrátu buněčné adheze. PG1 způsobuje podobné změny, které se vyskytují u přezrálého ovoce, protože PG1 rozpouští lamely bohaté na pektin. Při potlačení PG1 dojde ke snížení vody ve zralém ovoci a změně podkožních buněčných vrstvách, čímž se změní konzistence a kortikální pevnost. Plody se v důsledku tohoto procesu scvrkávají a křabátí. Také dochází ke snížení pektinu rozpustného ve vodě. Při potlačení PG1 dojde ke snížení ztráty vody a měknutí buněčných vrstev exokarpu. Potlačení PG1 způsobí změnu v anatomii podkoží a může ovlivnit pevnost plodů prostřednictvím regulace vody. V buňkách plodů dojde k poklesu turgoru, který je zodpovědný za měknutí. U linií s potlačeným PG1 zůstaly buňky v podkožních vrstvách plodu pod kutikulou hustě nahromaděny, což korelovalo s pomalejší ztrátou vody z plodu a sníženým scvrkáváním. Je známo, že kutikula a povrchové buněčné vrstvy plodů se během zrání mění jak ve složení vosku, tak v tloušťce a struktuře. To může zahrnovat snížení množství polysacharidu buněčné stěny, který je spojen s kutikulou. PG může nepřímo podporovat ztrátu vody z plodů

během zrání, částečně snížením mezibuněčné adheze a umožněním bobtnání vrstev podkožních buněk (Atkinson et al. 2012).

Dle Costa et al. (2010) patří plody jabloní k druhům ovoce, které má výbornou trvanlivost během skladování, i když dochází k postupem času k změkčení dužiny. Ztráta pevnosti je geneticky koordinována působením několika enzymů buněčné stěny, včetně polygalakturonázy, která depolymerizuje pektin buněčné stěny. *Md-PGI* je závislý na ethenu a jeho transkript se dá snížit ošetřením plodů pomocí 1- methylycyklopropenu. Změkčení zahrnuje fyziologickou modifikaci polysacharidové architektury buněčné stěny. Pektin je hlavní složka, ze které se vytváří pektinová síť. PG je jeden z hlavních enzymů podílejících se na rozkladu pektinu biochemickou katalýzou hydrolytického štěpení α (1–4) galakturonanu (Costa et al. 2010).

Md-PGI výrazně přispívá ke změně hustoty dužiny během skladování ovoce při teplotách blízkých pokojové teplotě. Vysoká míra vlivu na fenotypový projev znaku byla zjištěna při teplotách blízkých pokojové teplotě pro geny *Md-PGI* a *Md-ACSI* (Suprun et al. 2022).

Gen *Md-PGI* souvisí převážně se změnou pevnosti během zrání za okolních podmínek a gen *Md-ACOI* je více spojen se změnou pevnosti během skladování v chladu. Změny textury plodů jablek vyžadují aktivaci více enzymů, kde každá složka vykazuje genetickou variabilitu mezi kultivary a může být různě ovlivněna faktory prostředí (Costa et al. 2010).

Na degradaci buněčné stěny se podílejí geny *Md-EXP7* a *Md-PGI*. Doba zrání pozitivně korelovala s pevností při sklizni a negativně korelovala s mírou měknutí plodů. Polyploidní kultivary vykazovaly signifikantně vyšší pevnost při sklizni ve srovnání s diploidy. Alely, které byly dříve popisovány jako zodpovědné za dobrou texturu, byly spojeny s významně nižším měknutím u *Md-ACSI* a *Md-PGI*, ale opak byl zaznamenán u *Md-EXP7*. Enzymy mají důležitou roli při depolymerizaci různých polysacharidů v buněčných stěnách během měknutí ovoce. Změknutí plodů můžeme vypočítat jako rozdíl mezi pevností při sklizni a pevností po skladování.

Průměrná pevnost jablek při sklizni je 7,94 a 9,01 kg/cm², zatímco průměrná pevnost po skladování je 5,65 a 4,58 kg/cm². Odrůdy Antonovka Kamenitschka a Antonovka Pamtorutka si svou pevnost (9,7 kg/cm²) během skladování ponechaly. Vykazovaly však silné známky stárnutí v podobě gumovité textury dužiny. Ve skupině pozdního zrání se plody produktu Göteborgs Flickäpple po skladování zhoršily. Pevnost plodů při sklizni se významně zvyšovala s dobou zrání (Nybon et al. 2012).

3.7.3 Vliv obsahu pektinu na dužninu jablek

Změkčování je proces, při kterém dochází k průběhům, například k demontáži různých pektinových a hemicelulózových složek primární buněčné stěny, stejně jako změny buněčného turgoru a stavu vody v plodech. Pektinové složky, které se vyskytují ve střední lamelové oblasti buňky, jsou důležité pro mezibuněčnou adhezi (Atkinson et al. 2012).

3.8 Metody molekulární genetiky vhodné pro studium variability výše uvedených genů a pro hodnocení jejich exprese

Matoušková (2018) uvádí, že je exprese genů složitý průběh probíhající v každé buňce, kde dochází k procesu ukládání genů. Nejdříve dojde k transkripci a poté k translaci. Transkripce je proces přepisu genů do mRNA. Při translaci dochází k překladu genetické informace do sekvence proteinu. Každá část procesu podléhá složitému systému regulací, na kterých se podílí řada proteinů, ale také mnoho nekódujících RNA, například mikro RNA. Poznání, jaké geny jsou přepisované v buňce v konkrétním okamžiku, nám postupně odhaluje, co se v buňce odehrává v různých vývojových stádiích, například při působení cizorodých látek a podobně. Metody molekulární genetiky můžeme rozdělit na semikvantitativní metody, kvantitativní real-time PCR (qPCR), digitální PCR a RNA sekvencování. Markery jsou založeny na principu PCR, PCR-RFLP, SSR a SNP. Byly vyvinuty rovněž postupy multiplex PCR pro současné hodnocení většího počtu markerů s automatickým vyhodnocováním pomocí fragmentační analýzy na kapilární elektroforéze (Matoušková 2018).

3.8.1 Semikvantitativní metody

Semikvantitativní metody označované také jako starší, využívají genové exprese především k detekci genů pro jejich kvalifikaci. Do těchto metod patří Northern blotting a semikvantitativní PCR (Matoušková 2018).

3.8.2 Northern blotting

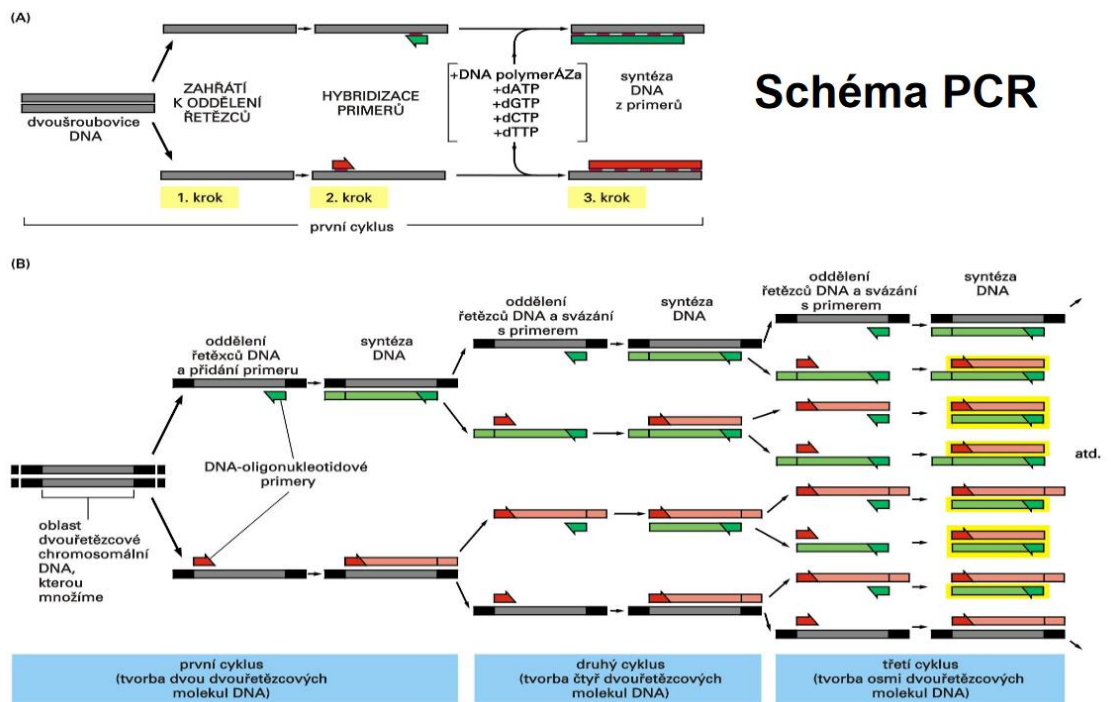
Nejprve je RNA rozdělena v denaturačním gelu dle velikosti, poté je přenesena na nylonovou membránu a zafixována. Následně značená sonda, komplementární k části sledovaného genu, procesem hybridizace označí příslušnou oblast. Po promytí nenavázaných sond je na membráně detekováno množství a velikost genu. Mezi výhody této metody patří určení délky mRNA bez použití sofistikovaného přístroje. Nevýhodou je potřeba velkého množství studovaného objektu (Matoušková 2018).

3.8.3 Semikvantitativní PCR

PCR je metoda, která amplifikuje DNA a vytvoří tak mnoho kopií ze specifické části malého množství. Jedná se o proces cyklů, kde každý cyklus má fázi denaturace, fázi hybridizace a elongační fázi. Fáze se opakují ve 20-40 cyklech. V každém cyklu dojde ke zdvojení a vytvoření $2n$ kopií. N označuje počet cyklů. V klasickém uspořádání se amplifikované produkty analyzují na konci reakce nějakou separační technikou (například agarosovou elektroforézou) a vizualizují za pomoci nějakého interkalačního fluorescenčního barviva tzv. „end-point“ detekcí. Semikvantitativní PCR se využívá při stanovení množství transkriptu, po izolaci RNA, reverzní transkripci a vlastním PCR stanovením s „end-point“ analýzou porovnáním se vzorky o známé koncentraci. Tato metoda má však pouze částečnou vypovídací hodnotu o množství vstupního templátu. Variantou tohoto stanovení je komparativní PCR (kompetitivní PCR), kdy se do reakce přidává kompetitor-známy DNA

fragment, který je amplifikován stejnými primery, ale produkt má jinou velikost (Matoušková 2018)

Pro selekci genotypů s předpokládanou sníženou produkcí ethenu byly navrženy PCR markery detekující inzerci v lokusu *Md-ACS1* a delecii v lokusu *Md-ACO1*. V hodnocených genotypech se můžou vyskytovat různé kombinace obou těchto markerů. Například obě kauzální mutace v lokusech *Md-ACO1* i *Md-ACS1* byly detekovány u odrůdy Fuji, pro kterou je typické pomalé měknutí plodů. Homozygotní sestava mutované alely pouze v lokusu *Md-ACO1* byla detekována u odrůd Meteor a Red Delicious. Homozygotní sestava mutované alely pouze v lokusu *Md-ACS1* byla detekována u odrůd Gala, Gloster, Gold Bohemia, Melrose, Rubín, Rubinstep a Rucla (Sunako et al. 1999).



Obrázek 17 Schéma PCR (Alberts 1998)

3.8.4 Použití markeru *Md-ACS1* a jeho PCR amplifikace při šlechtění českých odrůd jablek

Marker *Md-ACS1*

Přítomnost inzerci v lokusu *Md-ACS1* byla detekována pomocí kodominantního PCR markeru (Sunako et al. 1999). Alela s normální transkripční aktivitou je charakterizována přítomností fragmentu o velikosti 489 bp, mutovaná alela s omezenou transkripční aktivitou je určena přítomností fragmentu o velikosti 655 bp. Při amplifikaci dochází k vytvoření rovněž dalšího nespecifického fragmentu o velikosti kolem 590 bp, který však nemá žádný vliv na úspěšnou detekci obou markerujících fragmentů.

Podmínky PCR amplifikace:

Složení reakční směsi (25 µl) pro primerový pár *ACSI-5'-F/R*: 50 ng genomové DNA; 1 x PCR pufr (Thermo Fisher Scientific); 2,5 mM MgCl₂; 200 µM dNTP; 0,2 µM každého z primerů; 1,2 U Taq polymerázy (Thermo Fisher Scientific). Teplotní a časový průběh PCR: 1 cyklus počáteční denaturace 94 °C/3 min, 35 cyklů (denaturace 94 °C/30 s, annealing 60 °C/1 min, extenze 72 °C/2 min), 1 cyklus extenze 72 °C/10 min. Amplifikované PCR produkty byly separovány v 1,5 % agarózovém gelu v 1xTBE pufru po dobu 90 minut. Produkty PCR byly vizualizovány ethidium bromidem (Vávra et al.2015).

3.8.5 Použití markeru *Md-ACO1-CZU* a PCR amplifikace při šlechtění českých odrůd jablek

Marker *Md-ACO1-CZU*

Experimentálně bylo zjištěno, že původně navržený PCR marker pro detekci delece v lokusu *Md-ACO1* vykazoval nespecifické amplifikace. Proto byl navržený nový PCR marker a označen jako *Md-ACO1-CZU*. Alela s normální transkripční aktivitou je charakterizována přítomností fragmentu o velikosti 512 bp, mutovaná alela s omezenou transkripční aktivitou je určena přítomností fragmentu o velikosti 450 bp.

Podmínky PCR amplifikace:

Složení reakční směsi (12,5 µl) pro primerový pár *CZU-ACO1-F/R*: 50 ng genomové DNA; 0,7 U Taq polymerázy (Thermo Fisher Scientific); BSA 0,5 µg/12,5 µl; 10 mM Tris-HCl (pH 8,8); 50 mM KCl; 0,08 % Nonidet P40; 1,5 mM MgCl₂; 200 µM dNTP; 0,4 µM každého z primerů; 4 mM *tetramethylamonium oxalát* (Top Bio). Teplotní a časový průběh PCR: 1 cyklus počáteční denaturace 95 °C/3 min, 35 cyklů (denaturace 95 °C/30 s, annealing 63,4 °C/50 s, extenze 72 °C/50 s), 1 cyklus extenze 72 °C/10 min. Amplifikované PCR produkty byly separovány v 1,5 % agarózovém gelu v 1xTBE pufru po dobu 90 minut. Produkty PCR byly vizualizovány ethidium bromidem. (Vávra et al. 2015).

4 Závěr

Bakalářská práce struktury literární rešerše se zaměřením na Genetické mechanismy řídicí měknutí jablek během skladování byla vypracovaná ze základní a doporučené literatury.

Cílem práce bylo vypracování ucelené literární rešerše zaměřené na geny, jejichž exprese ovlivňuje strukturu dužniny a měknutí plodů během skladování. Jedná se o geny, jejichž alelické varianty pozitivně nebo negativně ovlivňují kvalitu plodů a délku jejich skladování.

V této práci byly v první části shrnuty informace týkající se klasifikace jabloní, jejich domestikaci, šlechtění, jejich význam pro skladování a stravování. Z práce vyplývá, že největšími producenty v Evropě jsou Polsko, Itálie, Německo a Francie. Je zde uvedeno kolik jablek se u nás vyprodukuje a zkonzumuje za rok, kde se v ČR nejvíce jablka pěstují a jaké odrůdy.

V druhé části práce jsou shrnuty otázky zabývající se možnostmi skladování jablek, kritérii pro dané skladování a procesy během skladování v jablkách probíhajícími.

Další část bakalářské práce byla věnována genům zodpovědným za biosyntézu ethenu, degradaci středních lamel a buněčných stěn a jejich vliv na konzistenci dužiny jablek během skladování. Studie nejčastěji probíhaly na křížencích odrůd Fuji × Braeburn. Bylo zjištěno, že za výše uvedené jevy jsou zodpovědné geny *Md-ACS*, *Md-ACO*, *Md-PG1* a *Md-Exp3*. Nejsilnější účinek ovlivňující koncentraci ethenu má *Md-ACSI*. Naopak jeho homozygotní potomci *Md-ACSI-2* a *Md-ACO1-1* vykazovali nejnižší produkci ethenu a také velmi dobrou skladovatelnost.

Další studie poukazuje na ošetření jablek odrůdy MG ethylenovým konkurentem *1-MCP*, který se používá k oddálení posklizňového zrání během skladování některých klimakterických plodů. Odrůda Royal Gala, je kultivar, který má obvykle vysoké hladiny PG1 a během zrání plodů měkne. Potlačení genu PG1 způsobilo pevnější konzistenci jablek po dozrání.

Pro studium variability genů *Md-ACS*, *Md-ACO*, *Md-PG1* a *Md-Exp3* se nejčastěji využívají metody molekulární genetiky, konkrétně semikvantitativní metody, PCR a amplifikace.

5 Literatura

- Alberts B. 1998. Základy buněčné biologie: úvod do molekulární biologie buňky. Espresso. Ústí nad Labem.
- Atkinson RG, Sutherland PW, Johnston SL, Gunaseelan K, Hallett IC, Mitra D, Brummell DA, Schröder R, Johnston JW, Schaffer RJ. 2012. Down-regulation of POLYGALACTURONASE1 alters firmness, tensile strength and water loss in apple (*Malus x domestica*) fruit. *BMC Plant Biol* **12**: 129
- Agroimpexnova. 2018. Storage. Agroimpex Nova, Banja Luka. Available from <http://www.agroimpexnova.com/en/storage/> (Accessed 1. April 2024).
- Aubert C, Mathieu-Hurtiger V, Vaysse P. 2015. Effects of dynamic atmosphere on volatile compounds, polyphenolic content, overall fruit quality, and sensory evaluation of 'PINK LADY®' apples. *Acta Hortic.* **1071**: 275-280. DOI: 10.17660/ActaHortic.2015.1071.34.
- Babička L. 2020. Světová produkce jablek. *RetailNews*. **X(4)**: 50-51.
- Badr, A, El-Shazly, H. 2012. Molecular approaches to origin, ancestry and domestication history of crop plants: Barley and clover as examples. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, Tanta. **10(1)**: 1-12.
- Baumschule Horstmann. 2008. Herbstapfel 'Braeburn'. Baumschule Horstmann GmbH & Co. KG, Schenefeld. Available from <https://www.baumschule-horstmann.de/shop/exec/product/68/6478/Herbstapfel-Braeburn.html> (Accessed 5. December 2023).
- Baumschule Horstmann. 2008. Winterapfel 'Jonagold'. Baumschule Horstmann GmbH & Co. KG, Schenefeld. Available from <https://www.baumschule-horstmann.de/shop/exec/product/68/6478/Herbstapfel-Braeburn.html> (Accessed 5. December 2023).
- Bennett tu AB, Labavitch JM. 2008. Ethylene and ripening-regulated expression and function of fruit cell wall modifying proteins. *Plant Science* **175**: 130-136.
- Bessemans N, Verboven P, Verlinden BE, Nicolai BM. 2016. A novel type of dynamic controlled atmosphere storage based on the respiratory quotient (RQ-DCA). *Postharvest Biology and Technology*. **115**: 91-102.
- Blažek, Jan, et al. 1998. *Ovocnictví*. 1. vyd. Květ, Praha.
- Carey FA. 2024. "ethylene". *Encyclopedia Britannica*, Chicago. Available from <https://www.britannica.com/science/ethylene> (Accessed 6. April 2024).
- Cornielle A, Antolín F, Garcia E, Vernesi C, Brinkkemper O, Kirlei W, Schlumbaum A, Roldán-Ruiz I. 2019. A Multifaceted Overview of Apple Tree Domestication. *Trends in Plant Science* **24**: 770-782.
- Cornille, A., Giraud, T., Smulders, M. J., Roldán-Ruiz, I., & Gladieux, P. 2013. The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics*, **30(2)**: 57-65. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.10.002>
- Costa F, Peace CP, Stella S, Serra S, Musacchi S, Bazzani M, Sansavini S, Van de Weg WE. 2010. QTL dynamics for fruit firmness and softening around an ethylene-dependent polygalacturonase gene in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Journal of Experimental Botany* **61**: 3029-3039
- Costa, F, Stella, S, Van de Weg, WE, Guerra W, Cecchinel M, Dallavia J, Koller B, Sansavini S. 2005. Role of the genes *Md-ACO1* and *Md-ACS1* in ethylene production and shelf life of apple (*Malus domestica* Borkh.). *Euphytica* **141**: 181-190.
- Cummins JN, Aldwinckle HS. 1983. Breeding Apple Rootstocks. *Plant breeding reviews* **1**: 294-394.

- Černý R, Kolář J. 2019. Nové technologie urychlují šlechtění jabloně. Ústav experimentální botaniky AV ČR, v. v. i., Praha 6 – Lysolaje. Available from <http://www.ueb.cas.cz/cs/content/nove-technologie-urychluj-slechteni-jablone>. (Accessed 6. April 2024).
- Čerstvá republika. 2023. Začíná sklizeň jablek. Podpořte naše sady. AGRO – Měřín, a.s., Měřín. Available from <https://cerstvarepublika.cz/zacina-sklizen-jablek-podporte-nase-sadare>. (Accessed 28. November 2023).
- Dvořák A. 1987. Pěstování jabloní. Státní zemědělské nakladatelství, Praha
- Essential chemical industry. 2017. Ethene (Ethylene). The Essential Chemical Industry, York. Available from <https://www.essentialchemicalindustry.org/> (Accessed 1. April 2024).
- Farcuh M, *Water core in apples: what is it, what causes it and how can it be controlled?* University of Maryland Extension, Maryland. Available from <https://extension.umd.edu/resource/water-core-apples-what-it-what-causes-it-and-how-can-it-be-controlled/> (Accessed 21. April 2024).
- Gasser F, von Arx K. 2015. Dynamic CA storage of organic apple cultivars. *Acta Hort.* **1071**: 527-532
- Goliáš J. 2014. Skladování a zpracování ovoce a zeleniny. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Goliáš J. 2011. Skladování ovoce v řízené atmosféře: úvod do molekulární biologie buňky. Brázda, Praha.
- Gwanpua SG, Mellidou I, Boeckx J, Kyomugasho C, Bessemans N, Verlinden BE, Geeraerd AH. 2016. Expression analysis of candidate cell wall-related genes associated with changes in pectin biochemistry during postharvest apple softening. *Postharvest Biology and Technology* **112**: 176-185.
- Heike K. 1978. *Praktická dendrologie*, sv. 2. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Horáková R. 2021. Proč banány a jablka tmavnou? StoryMag.cz, Praha 1. Available from <https://storymag.cz/proc-banany-a-jablka-tmavnou/>. (Accessed 1. April 2024).
- Janik, E. 2011. *Apple: A global history*. Reaktion Books, Oxford.
- Jílek A. 2022. *Jablka bez chemie*. Profi Press, s.r.o., Praha. Available from <https://trvaleudrzitelnezemedelstvi.cz/clanky/jablka-bez-chemie/> (Accessed 1. April 2024).
- Juka. 2019. Jablůň RUBÍN. Juka, Tovačov. Available from <https://www.jukka.cz/jablon-rubin.htm> (Accessed 10. December 2024).
- Juniper, BE, Watkins, R, Harris, S A. 1996. The origin of the apple. *Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics*, Oxford **484**: 27-34.
- Kellerhals M, Patocchi A, Duffy B, Frey J. 1970. Modern approaches for breeding high quality apples with durable resistance to scab, powdery mildew, and fire blight. *13th International Conference on Cultivation Technique and Phytopathological Problems in Organic Fruit-Growing, Weinsberg/Germany*. **13**: 226-23.
- Laboratuvar. 2024. Zmyslové analýza (chuť, zápach, farba, vzhľad). Eurolab, Istanbul. Available from <https://www.laboratuvar.com/sk/gida-analizleri/fiziksel-analizler/organoleptik-analizler-tat-koku-renk-gorunus>. (Accessed 1. April 2024).
- Li, H, Wan, Y, Wang, M, Han, M, Huo, X. 2015. History, status and prospects of the apple industry in China. *Journal of the American Pomological Society, USA*. **69(4)**: 174-185.
- Lhotská D. 2018. Kolik ovoce vypěstujeme a sníme. *STATISTIKA&MY-Magazín Českého statistického úřadu*, Praha 10. Available from <https://www.statistikaamy.cz/2018/02/20/kolik-ovoce-vypestujeme-a-snime/> (Accessed 8. December 2023).
- Matoušková P. 2018. Stanovení genové exprese [Doc.Thesis]. Univerzita Karlova, Farmaceutická fakulta v Hradci Králové, Hradec Králové.
- Mditshwa A, Fawole OA, Opara UI. 2018. Recent developments on dynamic controlled atmosphere storage of apples—A review. *Food Packaging and Shelf Life*. **16**: 59-68.
- Moravec Z. 2018. *Ethen*. Web o chemii, elektronice a programování. Available from <http://z-moravec.net/wp-content/uploads/2018/08/ethen.png>. (Accessed 1. April 2024).

- Němcová V, Buchtová I. 2021. Situační a výhledová zpráva ovoce. Ministerstvo zemědělství, Praha.
- Nybon H, Ahmadi-Afzadi M, Sehic J, Hertog M. 2013. *DNA marker-assisted evaluation of fruit firmness at harvest and post-harvest fruit softening in a diverse apple germplasm*. **9**: 279-290 DOI :10.1007/s11295-012-0554-z
- Oraguzie NC, Iwanami H, Soejima J, Harada T, Hall A. 2004. Inheritance of the Md-ACS1 gene and its relationship to fruit softening in apple (*Malus x domestica* Borkh.). *Theor Appl Genet*. **108**:1526-33. DOI: 10.1007/s00122-003-1574-8.
- Otero L. 2019. *Hyperbaric Storage at Room Temperature for Fruit Juice Preservation*. Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos y Nutrición. **5**: 49. DOI: [10.3390/beverages5030049](https://doi.org/10.3390/beverages5030049)
- Řehořová K. 2010. Odrůdy jablek a jejich skladovatelnost. Chovatelka, Ostrava – Poruba. Available from https://chovatelka.cz/clanek/odrudy-jablek-a-jejich-skladovatelnost#google_vignette. (Accessed 1. April 2024).
- Řepková J. 2015. Genové zdroje a původ kulturních rostlin. Masarykova univerzita. Available from https://is.muni.cz/el/sci/jaro2015/Bi7240/um/Puvod_kulturnich_rostlin_text_IS_2015.pdf. (Accessed 2. December 2023).
- SEMPRA PRAHA a.s. 2008. Odrůdy ovoce. SEMPRA PRAHA a.s. Available from <http://www.sempra.cz/odrudy/ovoce/popisy/jablone.htm> (Accessed 2. December 2023).
- Skrzynski J. 1999. The effect of different low oxygen controlled atmosphere regimes on the quality of apples. *Acta Horticulturae*. **485**: 335-340 DOI: 10.17660/ActaHortic.1999.485.47
- Slavík B, Hejný S, 1992. Květena České republiky 3. Academia, Praha.
- Smykal P. 2009. Domestikace rostlin z pohledu současné genetiky / Plant Domestication from the Standpoint of Modern Genetics. *Živa*. **57**: 6.
- Steinbach G. 1997. Lexikon užitkových rostlin: zeleninová, bylinná a ovocná zahrada s více než 250 barevnými portréty. Knižní klub, Praha.
- Sun J, Shi S, Li J, Yu J, Wang L, Yang X, Guo L, Zhou S. 2018. Phylogeny of Maleae (Rosaceae) Based on Multiple Chloroplast Regions: Implications to Genera Circumscription. *Biomed Res Int*. **2018**:7627191. DOI: 10.1155/2018/7627191.
- Sunako T, Sakuraba W, Senda M, Akada S, Ishikawa R, Niizeki M, Harada T. An allele of the ripening-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene (ACS1) in apple fruit with a long storage life. *Plant Physiology*. **119**: 1297-1304. DOI: [10.1104/pp.119.4.1297](https://doi.org/10.1104/pp.119.4.1297)
- Suprun II, Tokmakov SV, Al-Nakib EA, Lobodina EV. 2022. Identification of apple genes Md-Exp7 and Md-PG1 alleles in advanced selections resistant to scab. *Vavilovskii Zhurnal Genet Selektcii*. **26**:645-651. DOI: 10.18699/VJGB-22-79..
- Státní zemědělský intervenční fond 2021. Zpráva o trhu. Státní zemědělský investiční fond, Praha 1. Available from https://www.szif.cz/cs/CmDocument?rid=%2Fapa_anon%2Fcs%2Fzpravy%2Ftis%2Fzpravy_o_trhu%2F06%2F1610979442696.pdf. (Accessed 2. December 2023).
- Vysoká škola chemicko-technologická v Praze. 2018. Fyziologické a enzymové změny v potravinách UKP.VSČHT, Praha. Available from <https://ukp.vscht.cz/files/uzel/0007649/0039~~MzCKV3CrrMrMz0nPTM4-vFIhUSE1r6oyN78MyK7KPTI7rzLeyMDQAgA.pdf?redirected>. (Accessed 2. December 2023).

- Vávra R, Žďárská I, Kadlecová V, Blažek J, Vejl P, Sedlák P, Melounová M. 2015. Selekcce jabloní v rané vývojové fázi s využitím molekulárních markerů. Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy s.r.o., Holovousy.
- Vejl P, Melounová M, Sedlák P, Zoufalá J, Blažková H, Milec Z, Blažek J, Vávra R, Křelinová J. 2005. Molekulární markery ve šlechtění jabloní první vydá. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018a. *Druhy a odrůdy ovocných plodin*. Available from https://www.vsuo.cz/images/FILES/VzdelavaciModuly/Zakladky/A23_Druhy_a_odrudy_ovocnych_plodin.pdf. (Available from 10.January 2024)
- Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018b. *Moderní metody skladování ovoce*. vsuo.cz, Holovousy. Available from https://www.vsuo.cz/images/FILES/VzdelavaciModuly/Vysoke/A12_Moderni_metody_skladovani_ovoce.pdf. (Available from 10.January 2024).
- Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy. 2018c. *Nové odrůdy a podnože jaderovin*. vsuo.cz, Holovousy. Available from https://www.vsuo.cz/images/FILES/VzdelavaciModuly/Vysoke/A2_Nove_odrudy_a_podnoze_jadrovinnych_plodin.pdf. (Available from 10 January 2024).
- Vysloužil J. 2015a. Mio. Jirivyslouzil, Brno. Available from https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/mio-2/. (Accessed 1. April 2024).
- Vysloužil J. 2015b. Průsvitné letní. Jirivyslouzil, 2008 https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/prusvitne-letni/ (Accessed 1. April 2024).
- Vysloužil J. 2015c. Topaz Red. Jirivyslouzil, Brno. Available from https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/topaz-red-red-topaz/. (Accessed 1. April 2024).
- Vysloužil J. 2015d. Unigold. Jirivyslouzil, Brno. Available from https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/unigold/ (Accessed 1. April 2024).
- Vysloužil J. 2015e. Vanda. Jirivyslouzil, Brno. Available from https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/vanda/ (Accessed 1. April 2024).
- Vysloužil J. 2015f. Vysočina. Jirivyslouzil, Brno. Available from https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/vysocina/
- Zanella A. 2003. Control of apple superficial scald and ripening—a comparison between 1-methylcyclopropene and diphenylamine postharvest treatments, initial low oxygen stress and ultra low oxygen storage. *Postharvest Biology and Technology*. **27**: 69-73.
- Zhu Y, a Barritt BH. 2008. *Md-ACS1 and Md-ACO1 genotyping of apple (Malus x domestica Borkh.) breeding parents and suitability for marker-assisted selection*. *Tree Genetics and Genoms*. **4**: 555-562. DOI:10.1007/s11295-007-0131-z.
- Zohary D, Hopf M, Weiss E. 2012. Domestication of Plants in the Old World. Oxford University Press, Oxford.

6 Seznam použitých zkratek a symbolů

ACC	1-aminocyklopropan-1-karboxylová kyselina
ACS	1-aminocyklopropan-1-karboxylátsyntáza
ACO	1-aminocyklopropan-1-karboxylát oxidáza
ADP	Adenisindifosfát
ATP	Adenosintrifosfát
CA	Controlled atmosphere
CDTA	kyselina cyklohexan diaminoethan tetra-octová
DCA	Dynamic controlled atmosphere
ČR	Česká republika
DNA	Deoxyribonukleová kyselina
DPA	Difenylalanin
IP	Integrovaná produkce
1-MCP	1-methylcyklopropen
MHO	6-methyl-5-hepten-2-one
mRNA	Messengerová RNA
NADH	Nikotinamidadenin dinukleotid
N ₂	Dusík
O ₂	Kyslík
PCR	Polymerázová řetězová reakce
PPO	Polyfenol oxidáza
qPCR	Kvantitativní real time polymerázová řetězová reakce
RNA	Ribonukleová kyselina
ULO	Ultra low oxygen

7 Seznam obrázků a tabulek

Seznam obrázků

Obrázek 1 Genová centra jabloní (Badr & El-Shazly 2012)	12
Obrázek 2 Plocha sadů v jednotlivých státech EU v roce 2012 (v tis. ha) (Lhotská 2018).....	16
Obrázek 3. Zita-letní odrůda (Zdroj: https://www.vsuo.cz/)	16
Obrázek 4 Julia-letní odrůda jablek (Zdroj: https://www.vsuo.cz/)	24
Obrázek 5 Dima-letní odrůda jablek (Zdroj: https://www.vsuo.cz/)	24
Obrázek 6 Vysočina-podzimní odrůda jablek (Zdroj: https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/category/jablone/).....	26
Obrázek 7 Unigold-podzimní odrůda jablek Zdroj: https://jirivyslouzil.cz/databaze_ovoce/category/jablone/).....	26
Obrázek 8 Pidi-podzimní odrůda jablek (Zdroj: https://www.vsuo.cz/)	26
Obrázek 9 Rubín-zimní odrůda jablek (Zdroj: https://www.jukka.cz/).....	28
Obrázek 10 Golden Delicious-zimní odrůda jablek (Zdroj: https://www.vsuo.cz/).....	28
Obrázek 11 Braeburn-zimní odrůda jablek (Zdroj: https://www.baumschule-horstmann.de/)	28
Obrázek 12 DCA sklad (<i>Bessemans 2016</i>)	31
Obrázek 13 ULO sklad (Zdroj: http://www.agroimpexnova.com/en/storage/).....	32
Obrázek 14 Vodnatění dužiny (Farsuch 2023)	34
Obrázek 15 Spála jablek (Goliáš 2014)	36
Obrázek 16 strukturální vzorec ethenu (Moravec 2018)	37
Obrázek 17 Schéma PCR (Alberts 1998)	43

Seznam tabulek

Tabulka 1: Centra původu kulturních rostlin a celkové počty domestikovaných druhů a čeledi s nejvýznamnějšími zástupci (Smýkal 2009).....	11
Tabulka 2: Produkce jablek ve vybraných třetích zemích (tis.tun) (Němcová & Buchtová 2021).....	16
Tabulka 3: Produkce jablek v Jižní Americe, Jižní Africe, Austrálii a Novém Zélandu (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021)	17
Tabulka 4: Produkce jablek v Evropě a Velké Británii (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021)	18

Tabulka 5: Zastoupení odrůd jabloní v produkčních sadech v ČR a Velké Británii (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021).....	19
Tabulka 6: Plochy výsadeb ovocných sadů v ČR podle ovocnářských oblastí v letech 1994-2021 (ha) (Němcová & Buchtová 2021)	21
Tabulka 7: Celková sklizeň ovoce (tis. tun) (Němcová & Buchtová 2021).....	21
Tabulka 8: Odrůdová skladba jablek naskladněných k 1.1.2021 (ks) (Státní zemědělský intervenční fond (2021)	22