

Univerzita Hradec Králové
Přírodovědecká fakulta
Katedra biologie

**Anatomická stavba kořenů slabě a silně
rostoucích podnoží**
Bakalářská práce

Autor: Marie Jirmanová
Studijní program: B1501 Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie
Vedoucí práce: RNDr. Lenka Plavcová, Ph.D.

Zadání bakalářské práce



Zadání bakalářské práce

Autor:	Marie Jirmanová
Studium:	S18BI017BP
Studijní program:	B1501 Biologie
Studijní obor:	Systematická biologie a ekologie
Název bakalářské práce:	Anatomická stavba kořenů slabě a silně rostoucích podnoží
Název bakalářské práce AJ:	Root anatomy of dwarfing and invigorating rootstocks

Cíl, metody, literatura, předpoklady:

Ovocné stromy jsou nejčastěji pěstovány jako jedinci složení ze dvou geneticky odlišných částí tak, že vybraná odrůda je naštěpena na podnož. V ovocnářské praxi jsou často využívány podnože, které mají schopnost ovlivnit intenzitu růstu naštěpené odrůdy, přičemž jsou často preferovány podnože indukující slabý růst, protože menší stromy poskytují vyšší výnos na hektar a efektivněji se v sadu obhospodařují. Biologické mechanismy, které podmiňují odlišnou intenzitu růstu, však nejsou zcela známy. Rozdíly v morfologické a anatomické stavbě kořenového systému potenciálně podmiňující odlišnou hydraulickou a zásobní funkci jsou jedním z možných mechanismů. Cílem bakalářské práce bude změřit vybrané morfologické a anatomické parametry na příčných řezech připravených z kořenů slabě a silně rostoucích podnoží jabloní a hrušní.

Votrubová, O. (2017). *Anatomie rostlin*. Nakladatelství Karolinum, Univerzita Karlova, Praha.

Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., & Jansen, S. (2013). How to quantify conduits in wood?. *Frontiers in Plant Science*, 4, 56.

Basile, B., & DeJong, T. M. (2018). Control of Fruit Tree Vigor Induced by Dwarfing Rootstocks. *Horticultural Reviews*, 39-97.

Jackson, J. E. (2003). *The biology of apples and pears*. Cambridge university press. (chapter 5)

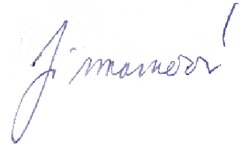
Garantující pracoviště: Katedra biologie,
Přírodovědecká fakulta

Vedoucí práce: RNDr. Lenka Plavcová, Ph.D.

Datum zadání závěrečné práce: 6.1.2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem v seznamu použité literatury uvedla všechny prameny, z kterých jsem vycházela.



V Hradci Králové dne 20.5.2021

Marie Jirmanová

Poděkování

Děkuji vedoucí bakalářské práce RNDr. Lence Plavcové, Ph.D. za metodické vedení, připomínky a za cenné rady při psaní práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a svým přátelům za veškerou podporu, kterou mi poskytli.

Anotace

JIRMANOVÁ, M. *Anatomická stavba kořenů slabě a silně rostoucích podnoží*. Hradec Králové, 2021. Bakalářská práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí bakalářské práce RNDr. Lenka Plavcová, Ph.D.

Práce se zabývá použitím slabě a silně rostoucích podnoží v ovocnářské praxi s důrazem na jejich schopnost ovlivnit růst naroubované ovocné odrůdy. Vzájemný vztah podnože a odrůdy je studován na základě fyziologie kořenového systému podnože, kde je především kladen důraz na zásobní, transportní a mechanickou funkci kořene, která je úzce spojena s anatomickou stavbou kořene a vodivých pletiv. Praktická část práce se zabývá studiem anatomické stavby kořenů, kdy bylo provedeno srovnání morfologických a anatomických parametrů u vybraných silně a slabě rostoucích podnoží jabloní a hrušní. Výsledky měření jsou diskutovány v kontextu zásobní, transportní a mechanické funkce kořenů těchto podnoží.

Klíčová slova: anatomie, hrušeň, jabloň, kořen, podnože, roubování

Annotation

JIRMANOVÁ, M. *Root anatomy of dwarfing and invigorating rootstocks*. Hradec Králové, 2021. Bachelor Thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis Supervisor RNDr. Lenka Plavcová, Ph.D.

The thesis deals with the importance of dwarfing and invigorating rootstocks in pomological praxis with the main focus on their ability to control growth vigour of the grafted fruit variety by their properties. The relationship between the rootstock and variety is based on the physiology of the root system of the rootstock, where the emphasis is mainly on the storage, transport and mechanical function of the root, which is associated with the anatomical structure of the root and conductive tissues. The practical part of the thesis focuses on the comparison of morphological and anatomical traits in the roots of dwarfing and invigorating

rootstocks. The results are discussed in the context of storage, transport and mechanical functions of the roots in these rootstocks.

Keywords: anatomy, apple tree, pear tree, grafting, rootstocks, root

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Pěstování ovocných dřevin na podnožích kontrolujících růst.....	1
1.2	Cíl práce.....	2
2	Pěstování ovocných dřevin	3
2.1	Význam ovocných dřevin.....	3
2.2	Rozmnožování ovocných dřevin v ovocnářské praxi	4
2.3	Roubování.....	4
2.4	Podnože ovlivňující růst.....	6
2.5	Typy podnoží podle způsobu množení	7
2.5.1	Generativní podnože jabloní.....	8
2.5.2	Generativní podnože hrušní	8
2.5.3	Vegetativní podnože jabloní	8
2.5.4	Vegetativní podnože hrušní.....	9
3	Funkce kořene	11
3.1	Příjem a transport vody	11
3.2	Ukládání zásobních látek.....	11
3.3	Upevnění v půdě.....	13
4	Anatomie a morfologie kořenů.....	14
4.1	Vznik a vývoj kořene	14
4.2	Vnější stavba kořene	14
4.2.1	Radikula.....	14
4.2.2	Primární (hlavní) kořen	15
4.2.3	Kořeny laterální (boční, postranní)	15
4.2.4	Adventivní kořeny	15
4.3	Vnitřní stavba primárního kořene	16
4.3.1	Rhizodermis	16

4.3.2	Kortex	16
4.3.2.1	Exodermis	16
4.3.2.2	Mezodermis	17
4.3.2.3	Endodermis	17
4.3.3	Střední válec.....	17
4.4	Vnitřní stavba sekundárního kořene	18
4.4.1	Kambium	18
4.4.2	Felogen.....	19
5	Vodivá pletiva	20
5.1	Floém.....	20
5.1.1	Anatomie floému.....	20
5.1.1.1	Sítkové elementy a průvodní buňky	20
5.1.1.2	Floémové a xylémové paprsky	21
5.1.2	Funkce floému.....	22
5.2	Xylém.....	23
5.2.1	Anatomie xylému	23
5.2.1.1	Tracheidy.....	23
5.2.1.2	Tracheje.....	24
5.2.1.3	Další xylémové buňky.....	24
5.2.2	Funkce xylému	24
6	Metodika zpracování.....	26
6.1	Charakteristika oblasti	26
6.2	Rostlinný materiál	26
6.3	Focení povrchu příčných řezů kořenů.....	26
6.4	Příprava řezů.....	27
6.5	Příprava anatomických preparátů	27
6.5.1	Barvení mikrořezů.....	27

6.5.2	Ethanolová řada.....	27
6.5.3	Trvalý preparát.....	28
6.6	Mikroskopování a analýza obrazu	28
6.7	Zpracování a vyhodnocení dat.....	28
7	Výsledky.....	30
7.1	Anatomická stavba kořenů	30
7.2	Absolutní tloušťka kůry	35
7.3	Relativní tloušťka kůry.....	37
7.4	Zastoupení xylému a kůry	38
7.5	Průměr cév	39
8	Diskuse	40
9	Závěr	43

1 Úvod

1.1 Pěstování ovocných dřevin na podnožích kontrolujících růst

Jabloně a hrušně patří mezi nejčastěji pěstované ovocné stromy v České republice. Pro ovocné stromy je typické pěstování na podnožích, které působí na celkový vzrůst, úrodnost a odolnost stromů vůči chorobám a škůdcům. Takové dřeviny se skládají ze dvou geneticky rozdílných částí, přičemž dochází k naroubování či na očkování odrůdy na podnož (Sus, 2019).

Výběr podnože zásadně ovlivňuje vlastnosti vzrostlého ovocného výpěstku, které se podílejí na životním cyklu dřeviny, příjmu, transportu a výdeji látek důležitých pro růst a vývoj stromu a zároveň jsou důležité pro ukotvení stromu v půdě. Všechny tyto faktory podnože působí na naroubovanou odrůdu současně a působí tak na celkovou prosperitu naštěpované odrůdy, na její délku života a ovlivňují i množství obsahových látek v plodech. Během štěpování je důležité udržet kompatibilitu podnože a odrůdy, jelikož při nevhodném výběru podnože, může dojít k negativním dopadům na růst a výnosnost ovocné dřeviny. Nejčastěji se projevuje pozdější nástup do plodnosti, snížení kvality plodů, snížení vitality, vyvrácení či anomálie doprovázející celkový vzrůst stromů. Výběr správné kombinace podnože a odrůdy může ovlivnit nejen vysokou plodnost a růst výpěstku, ale může se rovněž podílet na lepším přizpůsobení dřeviny v různých klimaticko-půdních podmínkách. Cílem roubování a očkování je zajistit přežití či zlepšení vlastností naštěpované rostliny (Sus, 2019).

V ovocnářství se nejvíce využívají slabě rostoucí podnože, které lze vysazovat v ovocných sadech mnohem hustěji, a vyznačují se nižším vzrůstem, rychlým nástupem plodnosti a vyšší úrodností na jednotku plochy kmene nebo sadu. Naopak rychle rostoucí podnože jsou vhodné pro pěstování vyšších stromů a nejčastěji jsou vysazovány na zahradách v menším počtu. Výběr odrůdy naroubované na podnož závisí na tom, za jakým účelem a v jakých podmínkách se bude ovocný strom pěstovat (Sus, 2019).

Biologické mechanismy, které podmiňují rozdílný růstový potenciál podnoží, nebyly doposud zcela objasněny. Předpokládá se však, že odlišný růstový

potenciál může souviset s rozdíly v morfologických a anatomických parametrech podnoží, které podmiňují jejich transportní a zásobní funkci.

1.2 Cíl práce

Cílem bakalářské práce je změřit morfologické a anatomické parametry na příčných řezech vybraných slabě a silně rostoucích podnožích jabloní a hrušní, zejména určit poměr plochy příčného průřezu kůry a dřeva a změřit velikost xylémových cév. Naměřená morfo-anatomická data jsou následně interpretována z hlediska zásobní, transportní a mechanické funkce kořenů u slabě a silně rostoucích podnoží. Testována bude hypotéza, že slabě rostoucí podnože mají vyšší zastoupení kůry a menší průměr cév v porovnání se silně rostoucími podnožemi. Praktické části práce předchází literární rešerše shrnující problematiku pěstování ovocných dřevin na podnožích ovlivňujících růst. V rešeršní části je též detailně popsána funkce a anatomická struktura kořenů.

2 Pěstování ovocných dřevin

2.1 Význam ovocných dřevin

Ovocné stromy jsou pěstovány zejména za účelem sklizně plodů, přičemž je požadována jejich vysoká a stabilní výnosnost. Ceněna je i vysoká jakost plodů hodnocená z hlediska sensorických vlastností nebo z pohledu jejich dobré skladovatelnosti. Mimo produkční funkci mají ovocné stromy i funkci estetickou a krajinářskou. V současné době se produkční ovocné stromy pěstují ve velkoplošných ovocných sadech, jejichž výměry pomalu klesají. V současnosti dosahuje celková plocha ovocných sadů přibližně 17 200 ha, z toho 8 000 ha zaujímají jabloně, oproti tomu sady hrušní činí necelých 900 ha (ČSÚ, 2017; MZe, 2009-2021). Celkový výnos jabloní za rok 2020 činil 117 801 tun jablek, což představuje 93 % pětiletého průměru sklizně tohoto druhu, přičemž v plodných ovocných sadech se nejvíce pěstuje odrůda Golden Delicious a Idared. Naopak hrušně za rok 2020 poskytly výnos 5 763 tun plodů, který činí 85 % pětiletého průměru, kde výrazně dominují odrůdy Konference a Lucasova (MZe, 2009-2021). Výnosnost obou druhů ovocných dřevin stoupá, což hraje významnou roli v ovocnářství a hospodářství naší země.

Jabloně (*Malus Mill.*) patří mezi nejčastěji pěstované ovocné stromy v České republice, které se rozlišují podle doby konzumní zralosti na letní, podzimní a zimní odrůdy. Jedná se o cizosprašné dřeviny a je tedy nutné vysazovat pospolu vzájemně se opylující či kvetoucí jedince, aby bylo dosaženo kvalitní a bohaté úrody. Jabloně mají střední stanovištní nároky, pro svůj růst upřednostňují slabě kyselou až alkalickou půdu s pH 6,2-8 a průměrné roční teploty by se měly pohybovat mezi 7-9 °C. Důležité je vyvarovat se pěstování jabloní v mrazových kotlinách, podmáčených půdách a na severních svazích (Ovosadba.cz, 2021). Souhrnně jabloně nemají zvláštní nároky jak na půdu, tak ani podnebí.

K tradičně pěstovaným ovocným stromům u nás se řadí taktéž hrušně (*Pyrus L.*), jejichž nejrozšířenější výskyt byl zaznamenán v oblastech Kutnohorska a Litoměřicka. Podobně jako jabloně jsou hrušně cizosprašné a mohou být rozlišovány na letní, podzimní a zimní odrůdy. Hrušně jsou náročnější na pěstování, neboť vyžadují teplejší oblasti do 500 m. n. m., těžší, kyselou až neutrální půdu a dostatečnou závlahu. Nevhodná je pro ně vápenitá

a přemokřená půda, naopak dobře snáší prostředí znečištěné oxidem siřičitým (Ovosadba.cz, 2021). Celkově jsou hrušně náročnější na stanovištní podmínky, neboť oproti jabloním vyžadují pro pěstování speciální půdu a teplejší oblasti. Oba druhy dřevin lze pěstovat na podnožích, které jsou využívány v ovocnářské praxi.

2.2 Rozmnožování ovocných dřevin v ovocnářské praxi

Ovocné dřeviny se mohou množit dvěma způsoby, a to generativně a vegetativně.

Generativní rozmnožování probíhá pomocí semen, která jsou produkována semennými stromy a nově vzniklí jedinci jsou plodní, zdraví a zproštěni virových chorob. V ovocnářství se generativní rozmnožování využívá pro pěstování pláňat či semenáčů. Pláňata vznikají ze semen planých dřevin, které rostou odděleně. Oproti tomu semenáče dřevin vznikají ze semen kulturních rostlin neboli odrůd. Význam generativního rozmnožování spočívá v genetické variabilitě nově vzniklých jedinců, která je ovšem v produkčním ovocnářství spíše nežádoucí. Nicméně i pláňata a semenáče se v ovocnářství používají znaky a mají své specifické použití např. v ekologickém ovocnářství či v horských oblastech (Kyncl, 1979; MZe, 2009-2021).

V produkčním ovocnářství bývá upřednostňováno vegetativní rozmnožování. K vegetativní rozmnožování se používají různé části rostlin, které mají tendenci rychle zakořenit. Tímto způsobem vznikají klony ovocných dřevin, které mají uniformní a stejné znaky jako jejich matečná rostlina. Pokud matečná rostlina vykazuje vysokou úrodnost a kvalitní plody, bude mít ty samé vlastnosti i její potomek vzniklý vegetativním způsobem. Proto certifikované odrůdy bývají často množeny vegetativně, aby byly dále přenášeny výhodné vlastnosti matečných rostlin na potomky (Kyncl, 1979; MZe, 2009-2021).

2.3 Roubování

Štěpování je způsob vegetativního rozmnožování, jehož podstatou je kombinace odrůdy a podnože, přičemž podnož tvoří spodní zakořeněnou část rostliny, na kterou se štěpuje ušlechtilá odrůda stejného nebo botanicky příbuzného druhu (Dvořák, 1980).

Štěpování se rozděluje na dva typy, a to roubování a očkování. Roubování je vegetativní rozmnožování typicky prováděné v ovocnářské praxi, kdy se využívá tzv. roubu. V případě ovocných dřevin je roub požadované odrůdy nejčastěji vsazován ve formě letorostu (jednoroční větvíčky), v případě očkování se vsazuje pupen (tzv. očko).

Při štěpování odrůdy na podnož je důležité, aby došlo ke správné afinitě roubu s podnoží a vznikl tak plnohodnotný ovocný strom. Srůstání ovlivňuje histologická i anatomická stavba pletiv podnože a roubu, při čemž v místě roubu slabé podnože a odrůdy vzniká zával, který často způsobuje omezení transportních vlastností vodivých pletiv a nízký vzrůst ovocné dřeviny (Dvořák, 1980; Basile & DeJong, 2018). Ovšem správná snášenlivost roubu s podnoží vytváří nového jedince, který je závislý na společném srůstu a výživě.

Roubování se provádí na podzim v době endogenní dormance, kdy se odebírají větvíčky čili rouby, které se uschovávají do jara ve vlhkém substrátu, aby nevyschly. Tento vegetativní způsob rozmnožování lze rozdělit na několik typů, které se liší podle štěpovaných druhů a tloušťky podnože i roubu (Kyncl, 1979). Jedním z nich je kopulace, kdy se šikmým hladkým řezem připraví roub a taktéž i podnož. Řezné strany se k sobě přiloží, převážou páskou a zatrou se štěpařským voskem. Další možností je anglická (jazýčková) kopulace, při níž se vytvoří kromě hladkého řezu i jazýček tak, aby roub a podnož na sebe nasedly. V případě, kdy podnož je silnější než roub, používá se tzv. plátkování. Podnož se seřízne z boku a k ní se přiloží roub se šikmým řezem. Starý způsob roubování do rozštěpu spočívá v tom, že se do kolmo seříznuté podnože vytvoří rozštěp, do kterého se vloží jeden či dva seříznuté rouby. Roubovat lze i za kůru, kdy se provede kopulační řez a k němu v pravém úhlu vedeme řez kůrou, taktéž se nařízne kůra i u podnože, následně dojde k vsazení roubu do kůry. Dalším způsobem je Tittelův řez. U roubu se připraví kopulační řez, seřízne se z obou kolmých stran, na konci opačné strany se odřízne kousek kůry, na podnoži se udělají dva zářezy do kůry a do mezery se vsunou rouby. Složitějším způsobem je roubování na tzv. kozí nožku, který se využívá při silnější podnoži, do které se vyřízne klín a vsune se seříznutý roub (Boček, 2007; Lokoč *et al.*, 2012). Způsobů roubování je několik a vždy záleží, jaké vlastnosti nese podnož a jaké štěpovaná

odrůda. Význam roubování tedy spočívá v kombinaci podnože a odrůdy. Ovšem ne vždy je vhodné používat roubování, proto se v ovocnářství využívá i očkování.

Druhou možností štěpování je očkování, při němž se přenáší pouze jedno vyzrálé očko se štítkem kůry (Kyncl, 1979). Podobně jako roubování i očkování lze provést několika způsoby. Jedním způsobem je očkování do T zářezu, které se provádí 15-25 cm nad zemí. Do kůry podnože se udělá zářez tvaru písmene T a vsune se mezi kůru očko seříznuté z roubu. Jednodušším typem je Forkertovo očkování, kdy se do podnože vytvoří zářez šikmo dolů, nad tímto zářezem se vyřízne kousek kůry se dřevem a o stejné velikosti se z roubu seřízne štítek s očkem, který se vloží do vyříznuté jamky v podnoži (Boček, 2007; Lokoč *et al.*, 2012). Očkování je oproti roubování rychlý a jednoduchý způsob rozmnožování, při kterém není zapotřebí štěpařského vosku, neboť dochází k menšímu řeznému poranění a vzniklé rány se poměrně rychle zacelují (Kyncl, 1979).

Podnože svým kořenovým systémem ovlivňují vlastnosti naštěpované ovocné dřeviny. Podnože upevňují strom v půdě, vyživují ho, dávají velikost koruně a plodům, působí na celkový růst rostliny, ovlivňují úrodnost a odolnost proti nízkým teplotám (Dvořák, 1980). Vhodný výběr podnože zajišťuje kvalitní vlastnosti naštěpované odrůdy.

2.4 Podnože ovlivňující růst

Podnože mají zásadní vliv na růst naštěpované odrůdy. Podle rychlosti růstu lze podnože rozdělit do několika skupin, přičemž nejvýraznější odlišnosti růstu jsou pozorovatelné mezi slabě a silně rostoucími podnožemi, u kterých platí, že slabě rostoucí podnož vyvolává zakrslý růst ovocné dřeviny, a rychle rostoucí podnož vyvolává bujný růst naštěpované odrůdy. Ovlivňování podnože a odrůdy je vzájemné, neboť i odrůda ovlivňuje podnož v růstové hmotnosti a vývoji kořenového systému (Kyncl, 1979).

V ovocnářské praxi je úspěch plodnosti závislý na kombinaci podnože a odrůdy, které se uplatňují ve čtyřech způsobech. Jednou z kombinací je srůst silně rostoucí podnože se silně rostoucí odrůdou, přičemž vzniká dobře kořenící dlouhověký jedinec s pozdějším nástupem do plodnosti. Dalším způsobem je kombinace silně rostoucí podnože se slabě rostoucí odrůdou, jejichž výsledkem je dobře ukotvená dřevina s delší životností (Kyncl, 1979).

Pokud se však spojují slabě rostoucí podnože s rychle rostoucí odrůdou, vzniká v místě roubu zóna se zvýšenou odolností transportu sacharidů a může docházet k ukládání sacharidů nad roubem. V takovém případě mohou mít stromy, které jsou naroubované na slabé podnože, morfologické a vývojové anomálie ve floému v místě roubu. Stromy se vzniklým závalem jsou náchylnější na vylamování, mají kratší životnost, ale vstupují rychleji do plodnosti. Posledním možným způsobem je kombinace slabě rostoucí podnože se slabě rostoucí odrůdou. Vzniklé stromy jsou nízké, krátkověké, ale mají vysokou plodnost (Kyncl, 1979).

V ovocnářství jsou častěji preferované slabě rostoucí podnože, neboť vykazují rychlejší nástup do plodnosti než bujně rostoucí podnože. U roubování na slabé podnože často dochází k tvorbě závalu, který způsobuje slabý růst naštěpované dřeviny.

2.5 Typy podnoží podle způsobu množení

Podle způsobu množení se podnože dělí na generativně a vegetativně množené. Generativní podnože vznikají pohlavním rozmnožováním, a to ze semen. Podnože jsou nejednotné a nevyrovnané, neboť vlastnosti generativních podnoží jsou závislé na kombinaci genů při opylování matečné rostliny. Rozdíly se projevují ve srůstové schopnosti, plodnosti a životnosti naštěpované odrůdy. Generativní podnože dobře zakořeňují v půdě, mají delší věk a naštěpovaná odrůda nastupuje později do plodnosti. Výhodou semenných podnoží je minimální přenos virových chorob (Kyncl, 1979; MZe, 2009-2021). Generativní podnože jsou významné díky své variabilitě a často podmiňují bujný růst naroubované dřeviny, která bývá upřednostňována např. v ekologickém ovocnářství, horských oblastech nebo u ovocných dřevin pěstovaných pro krajinářské účely.

Podnože množené vegetativně pomocí částí rostlin poskytují uniformní potomstvo, které nese stejné znaky jako matečná rostlina. Vegetativní podnože mají většinou slabší růst a rychlejší nástup do plodnosti v porovnání s generativními podnožemi. Nevýhodou vegetativních podnoží je vyšší náchylnost k virovým chorobám. Vegetativně množené podnože také často vyžadují oporu, neboť mají slabší kořenový systém (Kyncl, 1979; Nečas *et al.*, 2016; MZe, 2009-2021).

2.5.1 Generativní podnože jabloní

Generativním rozmnožováním jabloní vznikají pláňata a semenáče, kdy jabloňové pláň je získáváno ze semen planých izolovaných stromů od kulturních odrůd. Stromy na těchto podnožích vykazují bujný nevyrovnaný růst a jsou dlouhověké. Variabilnější generativními podnožemi jsou semenáče, které vznikají ze semen planých, polokulturních a kulturních odrůd (Kyncl, 1979). Nejpoužívanější semennou podnoží jabloní je 'jadernička moravská', na které stromy rostou silně, zdravě, a splňuje požadavky pro vhodnou generativní podnož. Mezi vyselektované semenné podnože patří J-TE-1, J-TE-2, J-KL-1 či J-KL-2, které mají prověřené školkařské a podnožářské vlastnosti a jsou sledované na trvalém stanovišti (Dvořák, 1980).

2.5.2 Generativní podnože hrušní

Podobně jako jabloně mají i hrušně generativní podnože, kterými je hrušňové pláň a hrušňový semenáč. Hrušňové pláň má hluboký kořenový systém a odrůdy pěstované na této podnoži jsou dlouhověké. Nevýhodou u této podnože je velmi pozdní nástup do plodnosti. Rovněž i hrušňový semenáč hluboce zakořeňuje, ale liší se odolností proti mrazu. Dále se v ovocnářství používá podnožová odrůda H-TE-1, jejíž vlastnosti příznivě ovlivňují růst i plodnost naroubované odrůdy, nebo H-TE-2, která taktéž vykazuje velmi dobré podnožářské a školkařské vlastnosti (Kyncl, 1979).

Generativní podnože jabloní a hrušní podmiňují bujný růst naroubovaných odrůd, které se vyznačují pozdějším nástupem do plodnosti. U vegetativních podnoží je členění z růstového hlediska složitější.

2.5.3 Vegetativní podnože jabloní

Vegetativní podnože jabloní se vzrůstově liší a jsou vhodné pro zákrsky i čtvrtkmeny. Podle růstu se podnože jabloní dělí do čtyř skupin, a to na slabě rostoucí, středně rostoucí, silně rostoucí a velmi bujně rostoucí.

Do slabě rostoucích podnoží se zahrnují M9 –'janče žluté', M26, J-TE-E, J-TE-G, J-TE-F. Na podnoži M9 odrůdy brzy vstupují do plodnosti a díky mělkému kořenovému systému se pěstují na úrodných a živinami bohatých půdách. Podnož M26 se používá pro husté výsadby, má krátkou životnost a vyžaduje

úrodné půdy (Kyncl, 1979). Slabě rostoucí podnož je i J-TE-E (M9 x 'Croncelské') podobající se morfologickým vzhledem podnoži M9. Vyznačuje se rychlým nástupem do plodnosti, neboť plodí již ve školce, a má pevnější kořenový systém než M9. Podnož J-TE-F (M9 x 'Croncelské') slouží pro zakládání hustých výsadeb. Ovšem stromky se snadno vyvracejí a je tedy nutné použít oporu. Nejslabší podnoží řady TE je J-TE-G, která má velmi křehký a slabý kořenový systém a plodnost na této podnoži je velmi raná (Dvořák, 1980; Blažek, 2001).

Na rozmezí slabé až střední vzrůstnosti je podnož J-TE-H. Tato podnož dobře kotví v půdě, ale doporučuje se k ní opěrná konstrukce. Středně rostoucí podnože mají poměrně mělké zakořenění a v některých případech se neobejdou bez opory. Mezi takové podnože patří M2 – 'duzén pravý' a M4 – 'duzén holštýnský žlutý'. Obě podnože mají nižší odolnost vůči mrazu a začínají plodit čtvrtý rok po výsadbě. Dále ke středně rostoucím podnožím patří M7, MM104, J-TE-D a J-TE-B. Podnož M7 roste ze začátku bujně, postupně její růst ustává. Používá se především pro zákrsy. Díky bohatému kořenovému systému se stromky nevyvracejí. Podnož typu MM104 je vhodná pro plodné odrůdy. Podnože řady J-TE vykazují podobné vlastnosti, při čemž J-TE-D (M9 x 'Anýzové české') snadno tvoří závaly a J-TE-B (M1 x 'Anýzové české') má bohatý kořenový systém a vytváří úzké husté keře (Dvořák, 1980; Blažek, 2001; Lokoč *et al.*, 2013).

K silně rostoucím podnožím patří M1, M11, MM106, MM111, J-TE-A a J-TE-C. Nejvýznamnější podnoží této skupiny je M1 – 'janče anglické širokolisté', které dobře zakořeňuje, čímž se blíží k semenáči nebo pláněti. Používá se hlavně pro čvrtkmeny. Podnož J-TE-A (M1 x 'Breuhahnovo') roste středně silně až silně, je vhodná pro zákrsy a čvrtkmeny, hodí se pro slabě rostoucí a plodné odrůdy.

Jako silně rostoucí podnož se označuje M16 – 'Ketziner Ideál', která má nižší mrazuvzdornost a používala se pro polokmeny (Kyncl, 1979).

2.5.4 Vegetativní podnože hrušní

Při pěstování hrušní ve formě zákrsků je nejčastěji používanou podnoží kdouloň (*Cydonia oblonga* P. Mill.). Její přednosti spočívají ve slabé až střední intenzitě růstu naštepované odrůdy a vyniká též rychlým nástupem do plodnosti s velmi dobrou kvalitou plodů. Dobře se množí v hrůbkové matečnici a je odolná vůči fytoplasmě způsobující chřadnutí hrušní. Nevýhodou kdouloňové podnože je

nižší snášenlivost mrazů, taktéž se udávají problémy s afinitou vůči některým odrudám hrušní či vyšší náchylnost ke žloutence na vápenitých půdách (Nečas *et al.*, 2016).

Kdouloň tvoří tři základní typy slabě rostoucích podnoží, které se označují MA, MB a MC. Kdouloň MA je nerozšířenější podnož, která byla vyšlechtěna na stanici East Malling z angerské kdouloně. Je to poměrně mrazuvzdorná podnož, ale není vhodná do oblastí se silnými mrazy. Plodí 4. až 6. rok po výsadbě a vyznačuje se kvalitními velkými plody. Tato podnož je však náročnější na půdní podmínky, nesnáší vápenaté půdy, na kterých trpí žloutenkou. Kdouloň MB a MC se v ovocnářské praxi využívají méně. Kdouloň MC je více náchylná na mrazy, citlivější na žloutenku a ke svému růstu vyžaduje mechanickou oporu. Mezi slabě rostoucí podnože patří i kdouloň S1, která byla vyselektována v Polsku z angerské kdouloně. Tato podnož je velice mrazuvzdorná, ovšem v chladných a vlhkých letech listy trpí hnědou skvrnitostí (*Entomosporium maculatum*) (Kyncl, 1979; Nečas *et al.*, 2016).

I když jsou podnože ovlivňující růst v ovocnářské praxi hojně využívány, biologické mechanismy, které podmiňují schopnost podnoží ovlivňovat růst naroubované odrůdy, nebyly doposud zcela objasněny. Tato nevědomost znesnadňuje šlechtění nových podnoží a jejich optimální využití v produkčních sadech. Růst slabě a silně rostoucích podnoží souvisí s fyziologií kořenů, proto je logické hledat příčiny různé vigorosity růstu v odlišných funkcích kořenů.

..

3 Funkce kořene

Podnože tvoří kořenový systém rostlin, který má zásadní vliv na růst a vývoj naštěpovaných odrůd. Kořeny plní funkci transportní, zásobní, mechanickou a zprostředkovávají i funkci syntetickou, neboť jsou pro rostliny důležitým centrem metabolismu dusíku, vzniku aminokyselin a alkaloidů (Procházka, 2007; Vinter 2008).

3.1 Příjem a transport vody

Jedna z hlavních funkcí kořene je příjem a rozvod vody s rozpuštěnými živinami. Absorbce vody kořeny a její transport v rostlině lze modelovat vztahy analogickými Ohmovu zákonu, který je základním fyzikálním vztahem pro výpočty v elektrických obvodech. Na základě analogie s Ohmovým zákonem lze říct, že transpirační proud je přímo úměrný rozdílu vodního potenciálu mezi půdou a listy a nepřímo úměrný hydraulickému odporu, který brzdí proudění vody v rostlině (Cruziat *et al.*, 2002). Ke ztrátám vody z rostlin dochází během vypařování vody z listů otevřenými stomaty, která jsou důležitá pro příjem CO₂ a průběh fotosyntézy. Při výparu vody dochází ke zvyšování povrchového napětí, které je přenášeno kontinuálním vodním sloupcem v xylému a vyvolá v kořeni nasávání vody s živinami z půdy (Jackson, 2003).

Minerální prvky jsou z půdy přijímány ve formě kationtů v půdním roztoku. Nejdůležitějšími prvky jsou dusík (N), fosfor (P), draslík (K), vápník (Ca), hořčík (Mg) a síra (S), které se označují jako makroprvky. Mezi mikroprvky, které jsou potřebné v menší míře, patří železo (Fe), mangan (Mn), zinek (Zn), měď (Cu), bór (B), molybden (Mo), chlor (Cl) a nikl (Ni) (Pallardy, 2008). Současně tyto prvky mohou být ukládány v kořenech rostlin k pozdějšímu využití.

3.2 Ukládání zásobních látek

Dřeviny v jarním období využívají pro svůj růst sacharidy, dusík (N) a další stopové prvky, které mají uložené v kořenech z letních měsíců (Jackson, 2003).

Sacharidy vznikají v listech fotosyntetickou asimilací a jsou transportovány floémem směrem ke kořenům, kde dochází ke konci léta k jejich ukládání ve formě škrobu. Na jaře je škrob rychle hydrolyzován a část rozpuštěných sacharidů je transportována xylémem k rašícím pupenům a kambiu, kde ho

využívají rostoucí meristémy. Listnaté ovocné stromy využívají ke svému růstu na začátku sezóny tyto uložené živiny, zejména škrob uskladněný v kořenovém systému a v kmeni, až do té doby, než je vyvinuta dostatečná listová plocha pro fotosyntézu (Jackson, 2003; Basile & DeJong, 2018).

Sacharidy uskladněné v kořenovém systému mají zásadní vliv na odlišnou vigorositu růstu naroubovaných odrůd na podnožích. Předpokládá se, že stromy roubované na slabé podnože mají v kořenových systémech nižší koncentrace škrobu než stromy se silnými podnožemi. K tomu může vést několik faktorů, které se mohou různě kombinovat, a to omezení kapacity pro asimilaci CO₂, transport sacharidů ze zelených částí rostliny do kořenů či ukládání sacharidů v kořenovém systému (Basile & DeJong, 2018). Jednou z možných příčin, proč slabé podnože mají ve svých kořenech menší koncentrace škrobu je tvorba závalu, který vzniká při roubování, neboť dochází v menších stromech k hromadění škrobu nad roubem. To se projevilo u třešně (*Prunus avium*) naroubované na trpasličí podnož GiSeLa 5, které měly v kořenovém systému nižší koncentrace škrobu ve srovnání se stromy na silných podnožích. Uložení sacharidů v místě roubu a následný nedostatečný transport sacharidů ke kořenovému systému se taktéž potvrdil i u roubu broskvoň (*Prunus persica*) – slivoň (*Prunus domestica*). Další důkaz nízké koncentrace sacharidů v kořenovém systému byl zjištěn u hrušně (*Pyrus communis*) rostoucí na trpasličí podnoži kdouloně obecné (*Cydonia oblonga*) (Basile & DeJong, 2018).

Také bylo prokázáno, že při roubování dřeviny na slabé podnože dochází k anatomickým změnám buněk floému a xylémového parenchymu. Bylo zjištěno, že slabě rostoucí podnože mají často tlustší kůru a více xylémového parenchymu (Jackson, 2003). Tyto anatomické znaky by měly teoreticky přispívat k větší skladovací kapacitě kořenů, nicméně je možné že zásobní látky jsou v těchto pletivech imobilizovány a jejich aktivní využití je tím omezeno.

Kromě sacharidů na růst rostlin působí také dusík. Dusík je rostlinou přijímán zejména ve formě NO₃⁻, NH₄⁺, nebo velmi omezeně i ve formě aminokyselin. Nitrát a jeho organické formy jsou z kořene transportovány xylémem do nadzemních částí rostliny, z listů je poté organicky vázaný dusík transportován floémem do orgánů nadzemních částí rostliny a do kořenů, kde se nitrát v buněčných vakuolách ukládá (Pavlová, 2005). Koncentrace skladovaného

dusíku v kořenech se v zimních měsících pohybuje kolem 1,5 %, ovšem tato koncentrace s nástupem jara klesá až na 0,8 % (Jackson, 2003).

Zásobní látky rostlin, uložené především v kořenech, ovlivňují růst a vývoj rostliny, který nastupuje po době vegetačního klidu. Nižší koncentrace uskladněných sacharidů a dusíkatých látek nebo jejich omezená mobilita můžou proto být jednou z příčin nižšího vzrůstu odrůd na slabě rostoucích podnožích.

3.3 Upevnění v půdě

Upevnění stromů v půdě závisí na hloubce a rozložení kořenového systému, na stabilitě stromů, hmotnosti půdy a mechanické pevnosti kořenů. Pro stabilitu stromů je důležité zakořenění, které se dá rozlišit na dva typy. Jedním typem je hluboké zakořenění, kdy kořeny pronikají svisle a hluboko do půdy. Druhý typ je mělké zakořenění, při kterém boční kořeny probíhají vodorovně těsně pod povrchem půdy. Rozdílné uložení kořenů v půdě způsobuje odlišnou reakci na povětrnostní podmínky, přičemž hlubokokořenné dřeviny se vichřicí lámou, naopak stromy s mělkými kořeny jsou náchylné na vývraty (Větvička, 2005).

Ukotvení ovocných stromů v půdě je závislé na typu podnože. Hluboké zakořenění je typické pro generativně množené podnože, zatímco s mělce uloženými kořeny se lze často setkat u slabých vegetativně množených podnoží vyžadujících oporu. Odrůdy jabloně (*Malus sp.*) rostoucí na slabých podnožích mají kořeny křehké s krátkým postranním vlášením a vyznačují se silnou kořenovou kůrou. Takové stromy vyžadují mechanickou oporu, neboť hrozí jejich zlomení kmene přímo u kořene. Zároveň jsou kůly vhodné k tvarování koruny stromů. Rovněž i většina hrušní (*Pyrus sp.*) naroubovaných na slabě rostoucí podnož kdouloně (*Cydonia oblonga*) vyžaduje mechanickou podporu (Jackson, 2003).

Každá funkce kořene, ať je to transportní, zásobní či upevňovací, úzce souvisí s anatomickou a morfológickou stavbou kořene.

4 Anatomie a morfologie kořenů

4.1 Vznik a vývoj kořene

Vývin kořene začíná již během klíčení v zárodku semene, přičemž vzniká kořínek zvaný radikula, který se rychle mění v primární nebo hlavní kořen a dále se rozvětňuje na postranní či sekundární kořeny. Větvení kořene probíhá vždy endogenně, kdy dochází ke vzniku postranního kořene v endodermis či v perikambiu uvnitř cévního svazku. Nový kořínek prochází skrz základní korové pletivo a pokožku starého kořene. Hlavní kořen zůstává u dvouděložných rostlin po celý život, prodlužuje se a mohutní v kulový kořen, který je typický pro většinu stromů a keřů (Kavina, 1950; Králíček, 2014).

Vývoj kořene probíhá na vzrostlém vrcholu, kde vznikají primární dělivá pletiva mitotickým dělením buněk a jsou souhrnně označována jako histogeny. Kalyptragen vytváří iniciální buňky kořenové čepičky (kalyptry), která chrání apikální meristéum před mechanickým poškozením a produkcí slizu usnadňuje pronikání kořene půdou. Mezi další histogeny patří dermatogen zprostředkovávající tvorbu kořenové pokožky rhizodermis. Buňky primární kůry vznikají činností dělivého pletiva periblém a histogen plerom tvoří buňky středního válce (Pavlová, 2005; Jurčák, 2007; Vinter, 2008). Růst a vývoj kořene probíhá v několika růstových zónách.

Růst a vývoj kořene lze rozdělit do několika zón. První oblast se nazývá meristemická, kdy je růst kořene závislý na kořenovém apikálním meristému, v němž dochází k dělení antiklinálních buněk. Na meristemickou oblast navazuje fáze elongační, ve které probíhá pouze prodlužování buněk. V diferenciací a absorpční zóně se buňky specializují, diferencují se trvalá pletiva, vznikají zde kořenové vlásky a postranní kořeny (Vinter, 2008).

4.2 Vnější stavba kořene

4.2.1 Radikula

Radikula je kořenový pól embrya, na jehož vzniku se podílejí buňky embrya spolu s buňkou hypofýzou, která přímo sousedí s vlastním embryem. Radikula může být u některých druhů tvořena pouze skupinou meristemických buněk

a k vývoji pletiv dochází až během klíčení. U jiných rostlin radikula obsahuje meristemické základy pro všechna budoucí pletiva, neboť protoderm dává vzniku pokožky, základní meristéum je prekurzorem primární kůry a z prokambia se vyvíjí střední válec s vodivými pletivy. Celý proces klíčení semene a vzniku malého kořínku se nazývá embryogeneze. Následně se z radikuly vyvíjí primární kořen (Lux *et al.*, 2017).

4.2.2 Primární (hlavní) kořen

Primární kořen se vyvíjí z radikuly a jeho stavba je závislá na velikosti semene. Rostliny s malými semeny mají primární kořen tenčí, naopak rostliny s většími semeny se vykazují silnějšími primárními kořeny se složitější stavbou. V případě jednoděložných rostlin primární kořen brzy zaniká a kořenová soustava je tvořena adventivními kořeny, tzv. homorhizie. U dvouděložných a nahosemenných rostlin se primární kořen vyvíjí v hlavní kořen s postranními kořeny a vzniká tak rozsáhlejší kořenový systém, tzv. alorhizie (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017).

4.2.3 Kořeny laterální (boční, postranní)

Vznik bočních kořenů začíná tangenciálním a radiálním dělením buněk pericyklu hlavního kořene, přičemž se vyvíjí primordium, které proniká korovým parenchymem a následně primární kůrou. Růst laterálních kořenů je podmíněn apexem hlavního kořene, neboť postranní kořeny vznikají v určité vzdálenosti od apikálního meristému hlavního kořene. To je důvod, proč laterální kořeny rostou kolmo k hlavnímu kořenu a nepodléhají růstu ve směru zemské tíže jako hlavní kořen (Procházka, 2007).

4.2.4 Adventivní kořeny

Adventivní kořeny vznikají endogenně na různých částech rostlinného těla. Obvykle se zakládají na stonku či na listech, ale mohou také vznikat na sekundárně ztloustlých kořenech a v kalusech. Vývoj adventivních kořenů lze rozdělit do tří etap. Nejprve dochází k remeristemizaci buněk. V další fázi následuje tvorbu základu adventivních kořenů a prodlužovací růst založených kořenů. Vzniklé adventivní kořeny mají složitější anatomickou stavbu než primární kořeny, často jsou silnější a mají větší počet jednotlivých vrstev pletiv.

Adventivní kořeny podobně jako primární kořeny se mohou větvit a mohou na nich vznikat kořeny postranní (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017).

4.3 Vnitřní stavba primárního kořene

4.3.1 Rhizodermis

Primární kořen je na povrchu tvořen primární pokožkou zvanou rhizodermis, která je u většiny rostlin složena z jedné vrstvy těsně přilehlých buněk. Výjimkou je vícevrstevná pokožka zvaná velamen u epifytních rostlin, které se adaptovaly na příjem vzdušné vlhkosti. Pokožka pokrývá téměř celý povrch kořene, nevyskytuje se na kořenové čepičce a z pravidla neobsahuje průduchy. Z některých pokožkových buněk vznikají kořenové vlásky – rhizini, jejichž funkce slouží především ke zvětšování povrchu kořene a k efektivnějšímu příjmu vody s živinami (Slabý & Krejčí, 2005; Lux *et al.*, 2017).

4.3.2 Kortex

Pod pokožkou se nachází primární kůra (kortex), která obklopuje ve formě dutého válce střední válec (stélé). Kůra se skládá z mnohvrstevnatého parenchymatického pletiva a podílí se na zásobní funkci kořene, kde se může ukládat škrob, v menším množství některé bílkoviny či tuky (Vinter, 2008; Lux *et al.*, 2017). Primární kůra je složena ze tří částí, a to exodermis, mezodermis a endodermis.

4.3.2.1 Exodermis

Vnější část primární kůry se nazývá exodermis a je tvořena odumírajícími protáhlými buňkami, které se podílejí na krycí funkci. Rovněž se v exodermálních buňkách ukládá celulóza, buněčné stěny mohou lignifikovat a tvoří se zde Casparyho proužky. V případě, že je exodermis tvořena vícevrstevnými sklerenchymatickými buňkami, označuje se tato část kůry jako hypodermis. U některých druhů rostlin nemusí být exodermis zcela vyvinuta či se její výskyt považuje za ekologickou adaptaci, naopak zřetelně se tvoří u jednoděložných rostlin, které druhotně netloustnou (Vinter, 2008; Lux *et al.*, 2017).

4.3.2.2 Mezodermis

Střední část primární kůry vyplňuje mezodermis, na jejíž stavbě se podílejí tenkostěnné parenchymatické buňky bez chloroplastů s velkým množstvím intercelulár. Mezodermis je u rostlin různě diferencovaná a liší se funkcí buněk. Výskyt chloroplastů je v této části významný především ve vzdušných kořenech epifytních rostlin. Mezodermální buňky mohou obsahovat amyloplasty nebo fytolity, u některých druhů rostlin se zde vyskytují pryskyřičné kanálky, mléčnice či sekreční buňky (Slavíková, 2002; Vinter, 2008).

4.3.2.3 Endodermis

Nejvnitřnější část primární kůry se označuje jako endodermis, bývá složena z jedné vrstvy buněk, na jejichž radiálních stranách se vytváří Casparyho proužky, které slouží k ukládání ligninu a suberinu, tvoří nepropustnou bariéru, která odděluje apoplast primární kůry od apoplastu středního válce a zabraňuje tak vstupu látek do vodivých pletiv ve středním válci, aniž by transport látek alespoň jednou neproběhl v endodermis přes cytoplazmatickou membránu (Pavlová, 2005; Slabý & Krejčí, 2005; Lux *et al.*, 2017). Druhá etapa vývoje endodermis probíhá u většiny rostlin a vyznačuje se vytvořením suberinových lamel na stěnách endodermálních buněk (Lux *et al.*, 2017).

4.3.3 Střední válec

Centrální část kořene se skládá z pericyklu a radiálního cévního svazku. Střední válec je od endodermis viditelně oddělen jednovrstevným pericyklem (perikambium), z něhož vyrůstají postranní (adventivní) kořeny. Radiální cévní svazek (aktinostélé) vyplňuje střed centrálního válce a je tvořen různým počtem pólů primárního floému a primárního xylému, tato vodivá pletiva jsou od sebe vždy oddělena parenchymem. U druhotně tloustnoucích kořenů se z pericyklu zakládá felogen nebo se pericykl mění v kambiální buňky (Vinter, 2008; Lux *et al.*, 2017).

Primární stavba kořene se týká rostlin, které druhotně netloustnou, protože nemají sekundární meristémy. V případě dvouděložných a nahosemenných rostlin může probíhat v kořenech sekundární tloustnutí.

4.4 Vnitřní stavba sekundárního kořene

Druhotné tloušťnutí se vyskytuje u nahosemenných a většiny dvouděložných rostlin, na němž se podílí sekundární meristémy (dělivá pletiva), mezi která patří felogen a mezisvazková část kambia vyskytující se ve stoncích i kořenech rostlin (Procházka, 2007).

4.4.1 Kambium

Kambium je sekundární meristémem, na jehož růst a aktivitu působí interakce gibberelinů a auxinů. Založení kambia začíná na vnitřních stěnách floémových buněk, poté se dělí buňky pericyklu proti vnějším okrajům xylémových buněk a následně se kambium uzavře v souvislou meristemickou vrstvou. Tvar kambia je dán počtem floémových a xylémových buněk, například diarchní kořeny mají kambium elipsovité, v triarchních kořenech je kambium trojúhelníkovité a polyarchní kořeny se vyznačují kambiem hvězdovitým. K postupnému druhotnému tloušťnutí dochází tak, že kambium nejprve tvoří sekundární dřevo proti vrstvě primárního lýka a poté u pólu protoxylému. Tímto způsobem dochází k vyrovnávání kambia do kruhovitěho tvaru. Periklinálním dělením buněk kambia vznikají sekundární vodivá pletiva, přičemž sekundární floém vzniká centrifugálně (směrem ven) a sekundární xylém se tvoří centripetálně (směrem dovnitř) (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017).

Deuteroxylém (sekundární dřevo) je složen z trachejí (cévy) a tracheid (cévice), které zajišťují vodivou funkci kořene. Tyto cévní elementy jsou narozdíl od elementů metaxylému delší a širší. Počet vodivých elementů se u kořene a stonku liší, jelikož kořen klade vysoké nároky na příjem a vedení vody s živinami, které jsou transportovány do nadzemních částí rostlin. Vodivost kořene je tedy podmíněna zvýšeným množstvím a větším průměrem cév a cévic. Dále se v xylému kořene vyskytuje větší množství dřevního parenchymu a parenchymatických paprsků zprostředkovávající metabolickou a zásobní funkci, naopak je zde menší podíl mechanických pletiv, což snižuje mechanickou ochranu kořene (Vinter, 2008; Lux *et al.*, 2017).

Deuterofloém (sekundární lýko) tvoří sítkovice, které jsou svojí stavbou shodné s elementy metafloému. Sítkovice zprostředkovávají asimilační proud, kterým jsou produkty fotosyntézy transportovány do meristemických zón

kořene, kde jsou využívány k růstu, nebo jsou ukládány do zásobních pletiv kořene rostliny. U sekundárně ztloustlých kořenů nedochází k tvorbě postranních kořenů, mohou se však endogenně činností sekundárního lýka, dělením buněk kambia a mezisvazkového parenchymu zakládat kořeny adventivní (Vinter, 2008).

4.4.2 Felogen

Dalším sekundárním meristémem je felogen (korkové kambium), který vzniká po založení kambia z buněk primární kůry a pericyklu, a to periklinálním a antiklinálním dělením. Felogen dává směrem k obvodu kořene vzniku korku, felému, a směrem do středu vzniká feloderm. Sekundárním tloustnutím primární kůra degraduje, roztrhává se a odděluje, postupně je nahrazena sekundárním krycím pletivem, peridermem (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017).

U sekundárně ztloustlých kořenů primární kůra zaniká a krycí ochrannou funkci plní periderm.

5 Vodivá pletiva

Jak již bylo naznačeno v předchozí kapitole, vodivá pletiva jsou klíčovými prvky anatomické stavby kořenů. Rozlišujeme dva druhy vodivých pletiv, a to floém (lýko, leptom) a xylém (dřevo, hadrom), jejichž hlavní funkcí je transport látek na dlouhé vzdálenosti. Oba druhy se liší vodivými elementy a každý zprostředkovává specifickou funkci. Dohromady tvoří integrovanou síť cévních svazků (Procházka, 2007).

5.1 Floém

5.1.1 Anatomie floému

5.1.1.1 Sítkové elementy a průvodní buňky

Základními buňkami lýka jsou sítkové elementy. Sítkové elementy zůstávají živými buňkami až do dospělosti, kdy je jejich protoplast modifikován a některé struktury buňky včetně jádra v nich chybí. Během vývoje dochází i k rozpadu tonoplastu, mezi cytoplazmou a vakuolou postupně zaniká hranice a transport látek probíhá v rámci buněk skrze póry, která se nazývají sítková políčka, jimiž prochází modifikované plazmodezmy ve formě cytoplazmatických provazců, tento způsob transportu se nazývá symplastický (Lux *et al.*, 2017). Činnost lýkových elementů je typicky omezena na jedno vegetační období, poté slouží jako zásobní buňky a v dalším vegetačním období jsou nahrazeny novými floémovými buňkami (Mišurcová, 2006). Sítková políčka mohou vznikat na jakékoliv části buněčné stěny, ale nejčastěji se nacházejí ve stěně vzájemně přilehlých konců po sobě následujících buněk. Specializovanější články sítkovic jsou často uspořádány v podélných řadách a spojují se do trubicovitých útvarů, zvaných sítkovice (Procházka, 2007). U článků sítkovic se v různých stěnách jedné buňky sítková políčka liší. V koncových stěnách, kterými se sítkové články spojují do sítkovic, vznikají políčka s většími póry, označované jako sítkové desky. Sítkové články spojené do sítkovic jsou charakteristickým znakem krytosemenných rostlin. V sítkových buňkách, která jsou typická pro nahosemenné a cévnaté výtrusné rostliny, jsou všechna sítková políčka stejná s úzkými póry (Lux *et al.*, 2017).

U sítkových elementů jsou perforace pokryty látkou složenou z polysacharidů zvanou kalóza. Udává se, že tento výskyt kalózy v článků sítkovic je způsoben jako reakce na poranění při přípravě pletiv k mikroskopování. U většiny dvouděložných a některých jednoděložných rostlin se v protoplastech sítkových článků vyskytuje proteinová látka označována jako „sliz“ neboli P – protein, který ve formě slizových tělísek, resp. P – proteinových tělísek, vzniká v mladých nevyvinutých člancích sítkovic. Postupnou diferenciací článků sítkovic se proteinová tělíska prodlužují a rozpadají. Obvykle je P – protein nalezen v blízkosti sítkového políčka, kde tvoří slizovou zátku (Procházka, 2007).

Floém obsahuje i specializované parenchymatické buňky, které jsou funkčně spojeny s články sítkovic. Tyto parenchymatické buňky se označují jako tzv. průvodní a vznikají spolu se sítkovicemi dělením jedné mateřské buňky. U sítkových buněk se vyskytují funkčně podobné buňky bílkovinné povahy, označované také jako albuminové či Strassburgerovy buňky, které však nemusí mít se sítkovými buňkami společný původ (Lux *et al.*, 2017).

5.1.1.2 Floémové a xylémové paprsky

Primární floém vzniká činností prokambia a skládá se z protofloému, který se tvoří během prodlužovacího růstu, a metafloému diferencujícím se po ukončení růstu do délky. Primární floém obsahuje parenchymatické buňky podílející se na ukládání zásobních látek a zprostředkovává zpětný transport látek sítkovými elementy (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017). Floémový parenchym u sekundárně ztloustlých tkání lze rozlišit do dvou směrů. Buňky axiálního floémového parenchymu se vyskytují ve směru růstu rostliny a jsou součástí cévního svazku obsahující sítkové elementy, průvodní buňky a floémová vlákna přiléhající k xylému. Buňky paprskového floému probíhají v radiálním směru a tvoří vně floémové paprsky a na vnitřní stranu dávají vzniku xylémovým paprskům. Parenchymatický paprsek se tvoří ve vaskulárním kambiu dělením iniciálních buněk paprsků. Vzniklé paprsky blíže k xylémové straně mají obvykle krátkou životnost, zatímco floémové paprsky parenchymatické jsou déle trvající (Crang *et al.*, 2018).

Xylémové i floémové paprsky hrají důležitou roli při transpiraci a fotosyntéze rostliny. Při transpiraci se voda pohybuje od kořenů axiálním xylémem, vstupuje

do parenchymu xylémového paprsku, pohybuje se radiálním směrem do floémového paprsku a poté do peridermu. Produkty fotosyntézy jsou v axiálním floému transportovány sítkovými elementy, vstupují do parenchymatického paprsku a pohybují se radiálním směrem do živých tkání peridermu. Periderm neobsahuje žádné sítkové elementy a veškeré vedení látek probíhá symplastickým transportem floémového paprsku, což je jediný zdroj vody a živin pro periderm (Crang *et al.*, 2018).

V porovnání s xylémem je objem floému nejen v kořenech, ale i v celém těle rostliny nižší. Floémové buňky jsou menší a užší, zejména v mladých kořenech způsobují problém s určením než velké silnostěnné elementy xylému (Lux *et al.*, 2017).

5.1.2 Funkce floému

Hlavní funkcí floému je transport sacharidů a dalších produktů fotosyntézy ze zdroje (např. z listů) do míst potřeby označované jako sink (např. do kořenů). Tento proces probíhající na dlouhé vzdálenosti se nazývá translokace a vodný roztok, který je tímto způsobem přepravován, se označuje jako floémová míza složená ze sacharidů, minerálů a rozpustných iontů. Floém je taktéž primární dráha pro transport aminokyselin či regulátorů růstu rostlin (tj. hormonů a dalších signálních molekul) (Crang *et al.*, 2018).

Mechanismus translokace látek ve floému poprvé popsal německý botanik Ernst Münch v roce 1926. Münchova hypotéza, uznávaná i dnes, popisuje tvorbu cukrů fotosyntézou a následné uložení v místě vzniku do floému, obvykle tedy v listech. Cukry jsou nejen přemístitelnou formou se sníženým obsahem uhlíku, ale jsou to také osmolyty, které snižují osmolaritu floémové mízy. Poté je osmózou čerpána voda z přilehlých xylémových elementů do floému, přičemž se zvyšuje tlak uvnitř sítkovic a sítkových buněk. Floémová míza je tlačena směrem k sink tkáním, kde jsou osmoticky aktivní cukry odstraněny nebo uloženy ve formě škrobu v amyloplastech. Při odstranění cukrů voda opouští floém a tlak klesá. Přítomnost cukrů je důležitá pro tlakový gradient, kterým je řízen pohyb stejných cukrů (Crang *et al.*, 2018).

5.2 Xylém

5.2.1 Anatomie xylému

Xylém je vodivé pletivo složené z více druhů buněk, na jehož transportní funkci se podílí tracheje (cévy) a tracheidy (cévice), které neobsahují protoplast a ve svých stěnách mají dvojtečky. Oba typy tracheálních elementů jsou v dospělosti tvořeny prodlouženými mrtvými buňkami, z nichž zůstávají zachovány pouze buněčné stěny. Část buněčné stěny je sekundárně ztloustlá a lignifikovaná, přičemž se lignifikace nevyskytuje po celém povrchu primární stěny, ale zasahuje jen na určité části. Ostatních částí buněčné stěny zůstávají primární a tenké, v těchto oblastech probíhá transport vody s rozpuštěnými látkami do a z cévních svazků. Lignifikovaná sekundární stěna plní mechanickou funkci, zpevňuje vodivé dráhy a zabraňuje tak zhroucení transportního systému vlivem podtlaku způsobeného transpirací. Tento transport, který probíhá xylémovými elementy, se označuje jako apoplastický (apoplazmatický) (Lux *et al.*, 2017).

Primární xylém (primární dřevo) je derivátem prokambia a je tvořeno protoxylémem a metaxylémem. Protoxylém se tvoří během dozrávání vodivého systému, dokud příslušný orgán roste do délky. Metaxylém se začíná diferencovat po prodlužovacím růstu kořene. U sekundárně tloustnoucích rostlin vzniká sekundární xylém činností kambia (Procházka, 2007).

5.2.1.1 Tracheidy

Tracheidy (cévice) jsou evolučně původnější vodivé elementy dlouhé několik milimetrů. Buňky cévic mají protáhlý vřetenovitý tvar se zkosenými konci, které jsou uspořádány nad sebou do sloupců, mezi nimiž nejsou přehrádky proděravělé. Transport látek probíhá z jedné buňky do druhé skrze tenká místa v buněčné stěně, a to pomocí dvojteček (Mišurcová, 2006). Dvojtečky (ztenčeniny) se jeví jako dvě až tři soustředné kružnice a slouží k průniku vodných roztoků stěnami tracheid (Jurčák, 2007). Postupnou diferenciací jsou hydrolyzovány a tvoří permeabilní síť celulóznic mikrofibril. Tracheidy se vyskytují jako jediný typ vodivých elementů u nahosemenných rostlin a většiny cévnatých výtrusných rostlin (Mišurcová, 2006; Lux *et al.*, 2017).

5.2.1.2 Tracheje

Tracheje (cévy) tvoří dlouhé řady složené z protáhlých buněk cévních článků, které jsou navzájem propojeny příčnými buněčnými stěnami, tzv. perforovanými deskami, usnadňující volný transport vody. Druhy perforací se liší v závislosti na druhu rostliny. Nejčastějším typem jsou perforace jednoduché, v nichž se příčná buněčná stěna zcela rozpustila, a dále pak žebříčkovité, ve kterých jsou póry uspořádány pravidelně a rovnoběžně. Každý článek cévic má na obou koncích neperforovanou stěnu. Tato vzdálenost obou konců určuje délku cévy, která může být i několik metrů. Průměr cév se pohybuje od několika setin do několika tisícín milimetrů. Cévy se společně s cévicemi vyskytují u krytosemenných rostlin a některých cévnatých výtrusných rostlin (Lux *et al.*, 2017).

5.2.1.3 Další xylémové buňky

V xylému krytosemenných rostlin se kromě cév a cévic utváří také sklerenchymatická vlákna a vláknité tracheidy, které plní mechanickou funkci. Dalším typem xylémových buněk jsou živé parenchymatické buňky důležité pro metabolickou, zásobní a transportní funkci, kdy přivádí rozpuštěné látky do mrtvých vodivých buněk xylému (Procházka, 2007; Lux *et al.*, 2017).

5.2.2 Funkce xylému

Hlavní funkcí xylému je rozvod vody s rozpuštěnými živinami z kořene do listů, který je poháněn negativním tlakovým gradientem napříč kontinuem půda-rostlina-vzduch. V jarních měsících, kdy rostliny nemají vyvinutou listovou plochu, se v kořenovém xylému vyvine pozitivní hydrostatický tlak neboli kořenový vztlak. Po většinu vegetační sezóny je však v xylému negativní hydrostatický tlak (tenze), který vzniká v důsledku výparu z nanopórů v buněčných stěnách listových buněk během transpirace. Díky kohezním silám mezi molekulami vody je přenášen vodním sloupcem v xylémových buňkách až ke kořenům, kde způsobí nasávání vody z půdy. Tento mechanismus, který byl poprvé navržen na konci 19. století, je označován jako tzv. kohezně-tenzní mechanismus, a je uznávaný vědci dodnes (Taiz & Zeiger, 2002).

Negativní tlak v xylému, který se vyvíjí při transportu vody v rostlinách, může způsobit určité problémy. Jedním z nich je zhroucení slabé buněčné stěny

xylémových buněk, dále vznik mikroskopických pórů ve stěnách cév, kterými proniká vzduch do buněk xylému, tzv. kavitace. Kavitace vede k rozvoji plynových bublin v cévách xylému během sucha nebo v případě, že xylémová šťáva opakovaně mrzne a taje. Vzniklé bubliny se mohou šířit a zabránit transportu vody cévou, což může vést až ke smrti rostliny. Kavitace může být však odstraněna například během noci, kdy je transpirace minimální a plyny se tedy mohou v xylémové šťávě snadněji rozpouštět. K rozpouštění bublin může docházet též pomocí kořenového vztlaku (Taiz & Zeiger, 2002).

6 Metodika zpracování

6.1 Charakteristika oblasti

Vzorky pocházejí z ovocného sadu, který se nachází poblíž Výzkumného a šlechtitelského ústavu ovocnářského v Holovousích v Královéhradeckém kraji. Ovocnářská a šlechtitelská činnost tohoto ústavu funguje již téměř 70 let a je to jediný výzkumný ústav v České republice zabývající se výzkumem všech ovocných druhů dřevin mírného pásma. Lokalita je situována v nadmořské výšce 283 m n. m., vyznačuje se mírným podnebím s roční průměrnou teplotou 8,4 °C a průměrným ročním úhrnem srážek 664 mm (Jupa *et al.*, 2020; VŠÚO Holovousy s.r.o., 2021).

6.2 Rostlinný materiál

Vzorky byly odebrány z kořenového systému jabloní (*Malus domestica* Borkh.) a hrušní (*Pyrus communis* L.), jejichž stáří je 25 let. Pro porovnání anatomické stavby kořenů byly použity podnože indukující slabý a silný růst. Konkrétně se jedná o slabě rostoucí podnož jabloně (J-TE-G) a hrušně (S1) a silně rostoucí podnož jabloně (J-TE-H) a hrušňový semenáč (PS).

Ovocné stromy byly pokáceny a poté byl kořenový systém vybagrován a vyhlouben. Z kořenového systému se vybraly a zahradnickými nůžkami uštíply větší kořeny. Drobné kořeny, které zůstaly po vyhloubení v půdě, se přesévaly přes síto. Následně byly kořeny rozděleny do pěti kategorií C1, C2, C3, C4, C5, přičemž kořeny z kategorie C1 měly největší průměr (25-30 mm). Naopak kategorie C5 zahrnovala kořeny s nejmenším průměrem (3-6 mm). V rámci každé velikostní kategorie byly kořeny rozděleny do sáčků podle typu podnoží, jednalo se tedy o podnože kořenů slabě rostoucích podnoží jabloní (J-TE-G) a hrušní (S1) a silně rostoucích podnoží jabloní (J-TE-H) a hrušní (PS). Vzorky byly získány v podzimních měsících a poté uskladněny pro další použití.

6.3 Focení povrchu příčných řezů kořenů

Z označených kořenů byla část o velikosti 2-3 cm odkrojena či uštíhnutá. V případě většího průměru kořene bylo použito dláto, kterým se úsek kořene rozdělil na polovinu či na třetinu. Následně se vzorky kořenů přemístily do

popsaných Petriho misek s trochou destilované vody, která zabránila vyschnutí vzorků. Posléze byly části kořenů zasazeny do modelovací hmoty a povrch jejich příčných řezů byl vyfocen digitálním mikroskopem (Dino-Lite AM4113T, AnMo Electronics Corporation, Tajwan) či oskenovány skenerem (Perfection V370 Photo, Epson, USA) s měřítkem 10 x 10 mm.

6.4 Příprava řezů

Připravené části kořenů byly upevněny do sáňkového mikrotomu (GSL1, Swiss Federal Research Institute WSL, Švýcarsko) a následně řezány na řezy o tloušťce 40-50 μm . Během řezání docházelo k pravidelnému vlhčení kořenů pomocí jemného štětce, aby se zabránilo vysychání. Nařezané vzorky se ukládaly do Petriho misek s destilovanou vodou. K přemístění vzorků, které zůstávaly na žiletce mikrotomu, se používalo štětce či pinzety. Takto připravené vzorky byly přichystány k barvení.

6.5 Příprava anatomických preparátů

6.5.1 Barvení mikrořezů

Pro barvení jednotlivých vzorků byl použit roztok safranin – alcianová modř, který vznikl smícháním 0,35 g safraninu rozpuštěného v 35 ml 50% ethanolu a 0,65 g alcianové modři v 65 ml destilované vody.

Zhotovené řezy se barvily v připravené směsi roztoku safraninu a alcianové modři do ztmavnutí, avšak maximálně 2 minuty. Následně byla použita dvojitá lázeň v Petriho miskách s destilovanou vodou, aby došlo k odstranění přebytečného barviva. Se vzorky se muselo manipulovat opatrně, neboť hrozilo poškození řezů mezi přenášenými fázemi. K tomu sloužily pinzety nebo preparační jehla.

6.5.2 Ethanolová řada

U vzorků, které jsou barveny vodnými roztoky, je nutné, aby se mezi jednotlivými fázemi zabránilo co nejmenšímu přenosu vody do zalévacího média. Z tohoto důvodu po barvení a vymytí barviva následovala fáze odvodnění ve vzestupné ethanolové řadě. Po vyjmutí vzorku z destilované vody a osušení, byly vzorky

přeneseny do Petriho misky s 50% ethanolem, následovala lázeň v 75% ethanolu, 96% ethanolu a 100% ethanolu, ze kterého byly řezy přeneseny do Neo Clear®.

6.5.3 Trvalý preparát

V posledním kroku se vzorky vyjmuly z Neo Clear®, byly řádně osušeny a přesunuty pinzetou na čisté podložní sklo s příslušným popiskem do kapky uzavíracího média Neo Mount®. Poté byly řezy přiklopeny krycím sklem tak, aby se minimalizoval vznik vzduchových bublin. Takto zhotovené trvalé preparáty se nechaly zaschnout při laboratorní teplotě.

6.6 Mikroskopování a analýza obrazu

Připravené trvalé preparáty byly prohlíženy a nafoceny digitálním mikroskopem (VHX-7000, Keyence, Japonsko) při různých zvětšeních v závislosti na velikosti řezu.

Vyfocené povrchy příčných řezů kořenů se zpracovávaly v programu Fiji/ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012), kde se měřila plocha příčného průřezu xylémem a celková plocha příčného řezu kořenem. Z těchto údajů se získaly hodnoty plochy kůry. Program ImageJ byl také použit k analýze a vyfotografovaných tenkých řezů z mikroskopu. V programu ImageJ se ve snímku vzorku vykrojila výseč xylému a byla změřena její plocha. Na této ploše xylému se pomocí nástroje „magická hůlka“ označily lumen všech cév a následně byly změřeny jejich plochy a vypočítán průměr cév za předpokladu, že cévy mají kruhový tvar.

6.7 Zpracování a vyhodnocení dat

Získaná data byla ukládána do tabulek v programu Microsoft Excel, kde se vytvořily příslušné grafy. Mikroskopické snímky byly upravovány a popisovány v programu Inkscape. Srovnání morfo-anatomických parametrů mezi studovanými podnožemi bylo provedeno napříč velikostním spektrem kořenů, kdy byly studovány kořeny od 30 mm do 3 mm v průměru (kategorie C1 až C5 značí velikostní třídy kořenů dle jejich průměru od nejtlustších k nejtenčím). Velikostní kategorie jsou však orientační a byly vytvořeny v terénu tak, aby bylo při odběru vzorků zajištěno přibližně vyrovnané zastoupení kořenů různých

velikostí. Přesnější srovnání závislosti studovaných parametrů na velikosti vzorku proto poskytují bodové grafy, kdy na ose x vynášíme konkrétní změřený průměr kořene. Data byla statisticky vyhodnocena ve spolupráci se školitelkou v programu R. Rozdíly v hodnotách morfo-anatomických parametrů byly fitovány lineárními regresními modely s faktorem podnož a průměrem kořene jako kovariátou. Statistická průkaznost rozdílů mezi slabě a silně rostoucí podnoží v rámci každého druhu byla hodnocena po provedení Tukeyho korekce pro mnohonásobná porovnání.

7 Výsledky

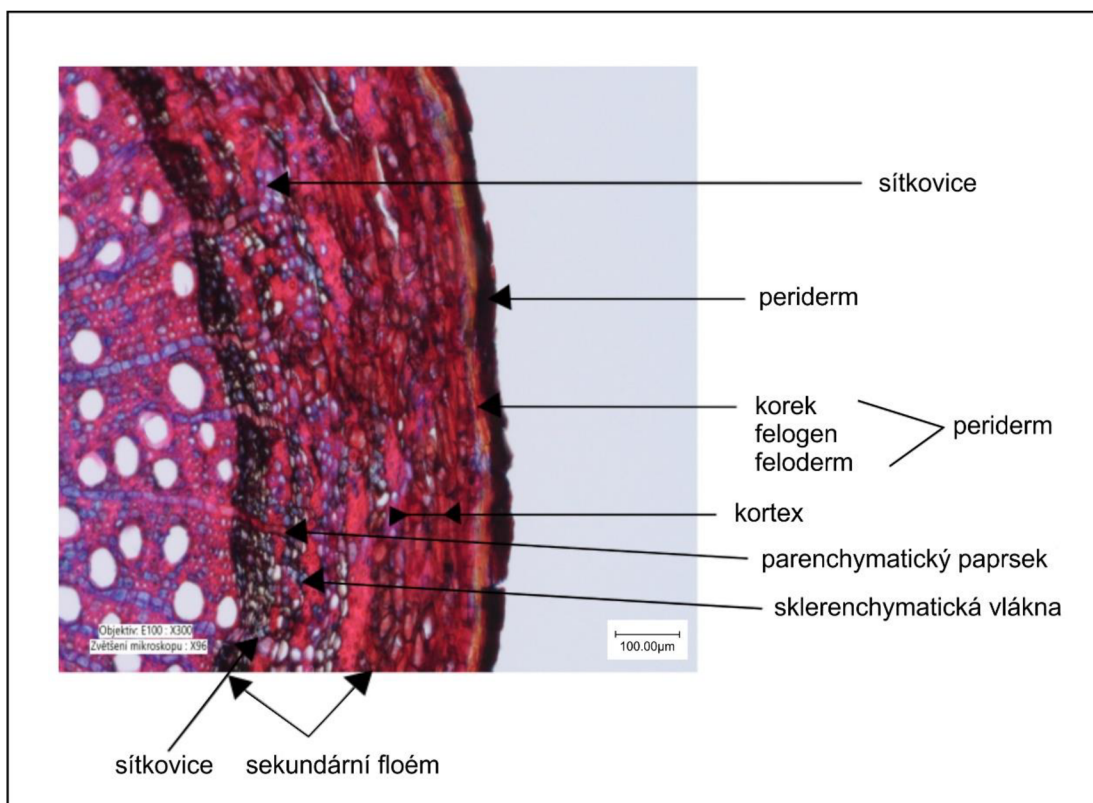
7.1 Anatomická stavba kořenů

Příčný řez byl veden v rovině kolmé k ose kořene tak, že protíná cévní elementy naskrz. Na příčném řezu lze pozorovat anatomickou stavbu kořene, která se skládá z kůry (floému + kortex + peridermu) a dřevní části (xylému) s cévními elementy (Obrázek 1).



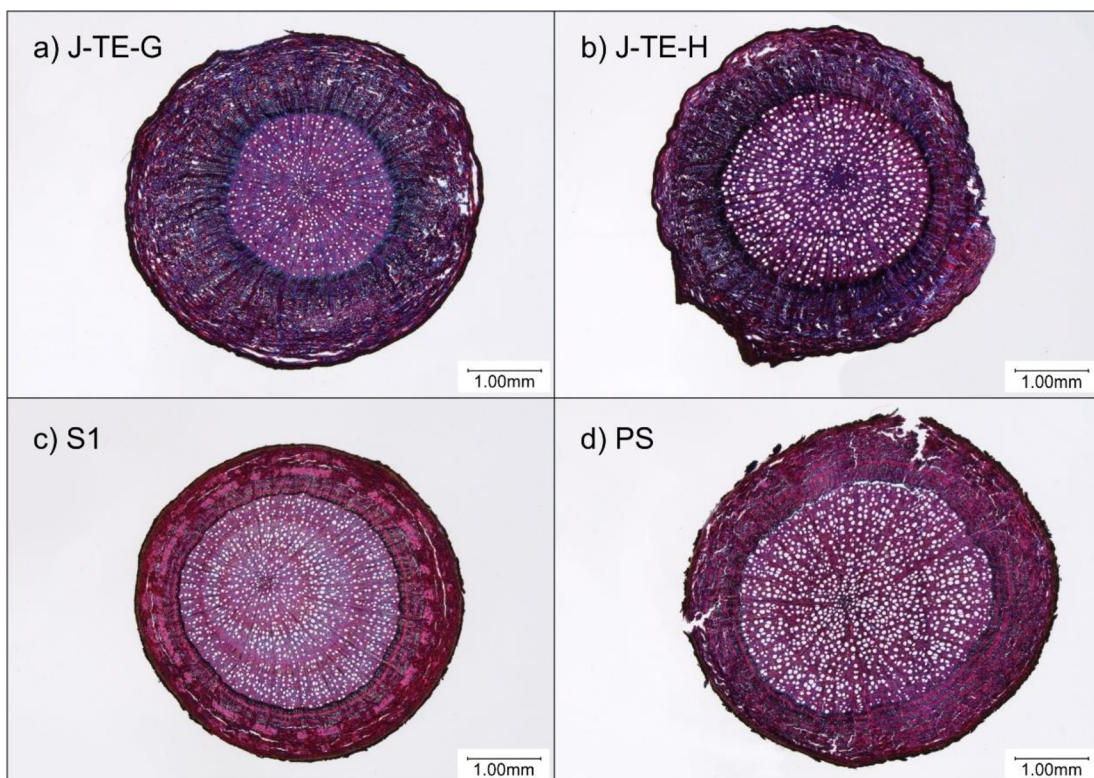
Obrázek 1: Příčný řez kořenem slabě rostoucí podnože hrušně (kat.C4, Z: 13x), zdroj: autor

Na příčných řezech bylo možné rozlišit anatomické struktury typické pro sekundární tloušťnutí kořenů, které probíhá prostřednictvím kambia a felogenu. Kambium směrem vně odděluje sekundární floém a směrem ke středu kořene vzniká sekundární xylém. Během sekundárního tloušťnutí se primární kůra (kortex) roztrhává, postupně degraduje a krycí funkci přebírá periderm, který vzniká činností felogenu. Felogen směrem vně odděluje korkovou vrstvu a směrem dovnitř vzniká feloderm. Další anatomickou strukturou jsou buňky paprskového floému, které probíhají v radiálním směru a tvoří vně floémové parenchymatické paprsky a na vnitřní stranu dávají vzniku xylémovým paprskům. Floém je vyztužen příčně probíhajícími sklerenchymatickými vlákny, které dávají floému pevnost a plní tak mechanickou funkci. Drobné kulovité útvary nahloučené u sebe představují sítkovice, které vedou obousměrný transport asimilátů z listů do kořene a naopak (Obrázek 2).



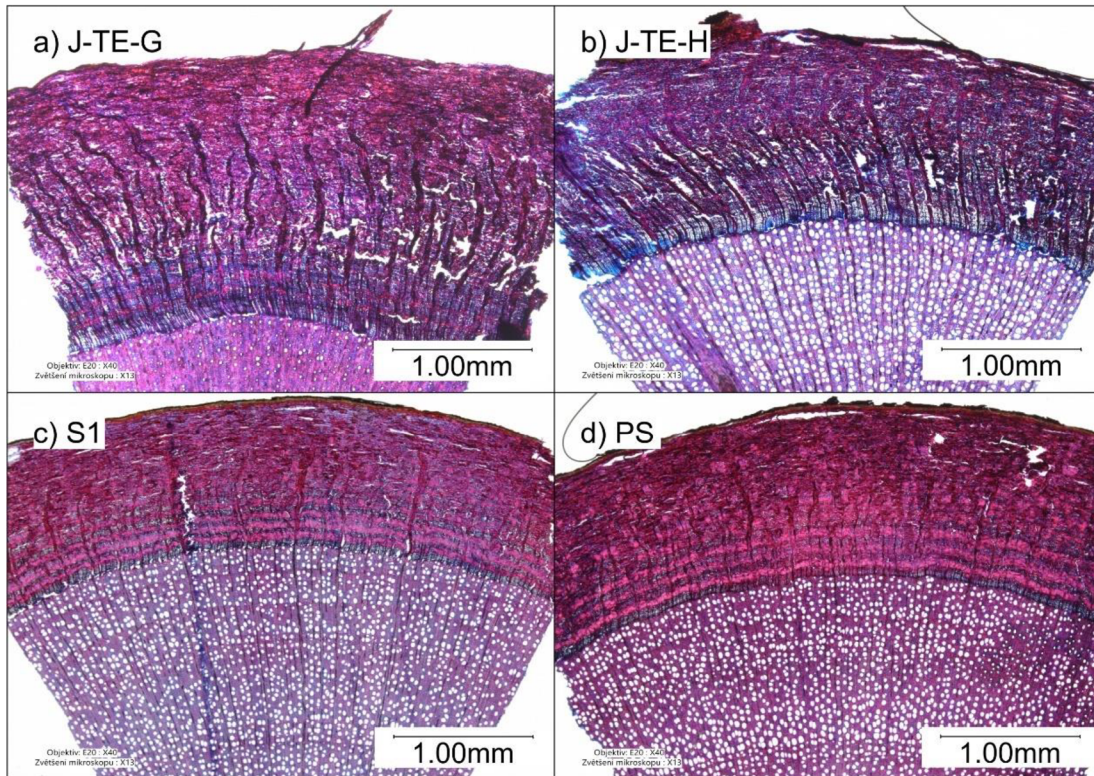
Obrázek 2: Detail kůry kořene slabě rostoucí podnože hrušně (kat.C5; Z: 96x), zdroj: autor

Pro ilustraci rozdílů mezi podnožemi byly pořízeny snímky příčných řezů kořeny ze stejné velikostní kategorie (C4) se stejným zvětšením (13x). Na příčných řezech lze porovnat rozdílné zastoupení kůry a dřeva, které se u jednotlivých podnožových kombinací jabloní a hrušní liší (Obrázek 3), přičemž je zřetelné, že slabě rostoucí podnože jabloní (Obrázek 3a) mají silnější kůru než silně rostoucí podnože (Obrázek 3b). U hrušní není tento rozdíl na první pohled zřetelný (Obrázek 3c & d).



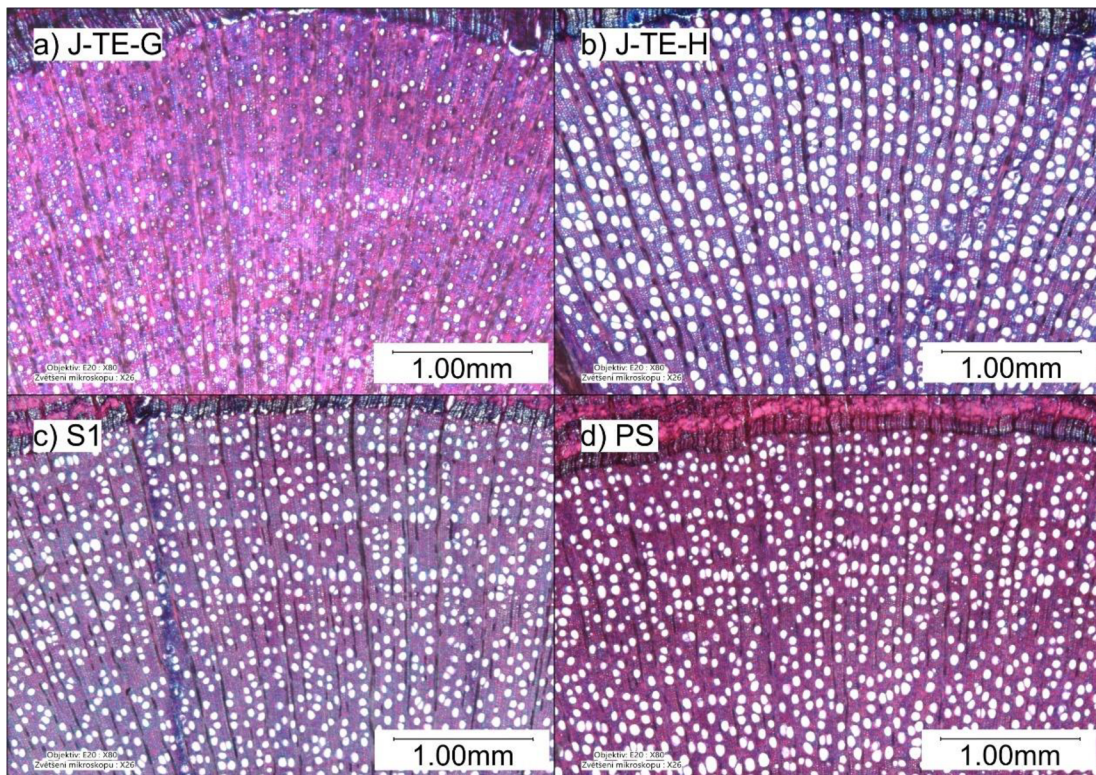
Obrázek 3: Příčné řezy kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní (kat.C4; Z: 13x), zdroj: autor

Ilustrativní fotografie příčných řezů kůrou byly zhotoveny z jedné velikostní kategorie (C1) při stejném zvětšení (13x). I zde je patrné, že slabě rostoucí podnož (Obrázek 4a) má v porovnání se silně rostoucí podnoží (Obrázek 4b) silnější kůru.



Obrázek 4: Detail kůry kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní (kat.C1; Z: 13x), zdroj: autor

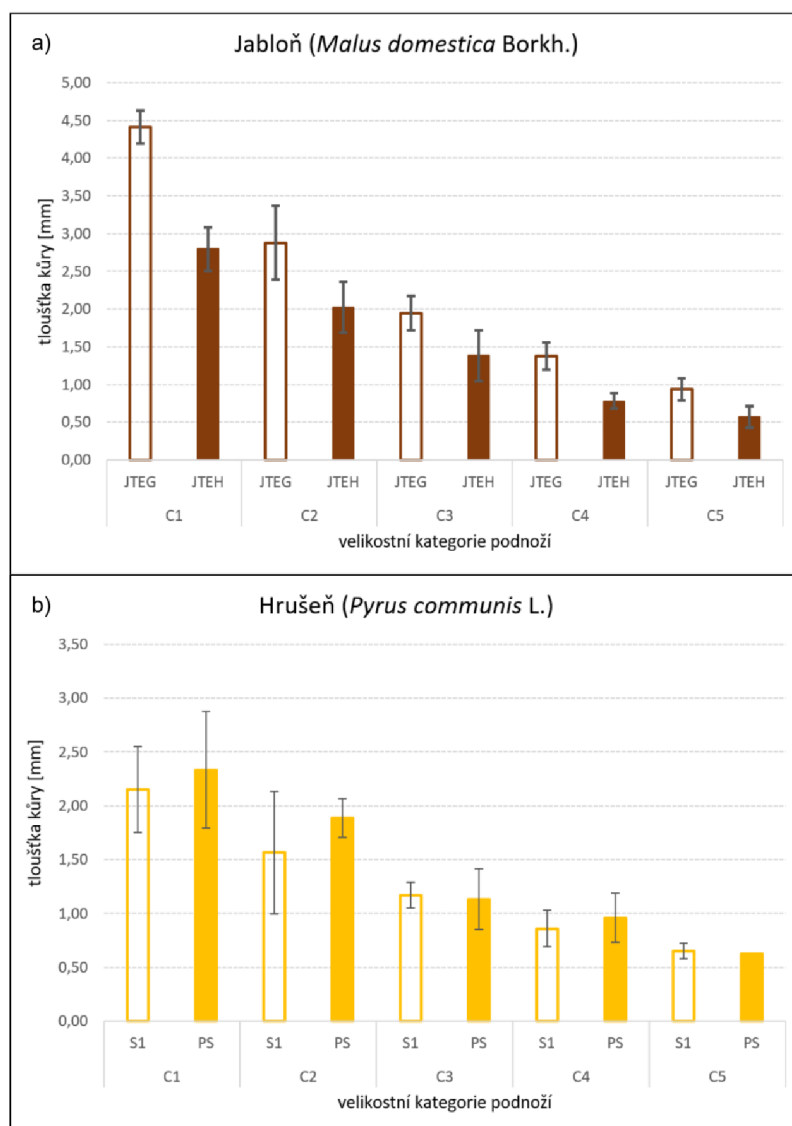
Detailní snímky xylému byly vybrány z velikostní kategorie podnoží C1 při stejném zvětšení (26x). Značný rozdíl ve velikosti cév je patrný u slabě (Obrázek 5a) a silně (Obrázek 5b) rostoucí podnože jabloně. I slabě rostoucí podnože hrušně (Obrázek 5c) vykazují menší průměr cév oproti silně rostoucím podnožím, ačkoliv tyto rozdíly nejsou tak markantní jako v případě jabloní (Obrázek 5b). Rozdíly ve velikosti cév jsou také patrné na fotografiích příčných řezů kořeny fotografované při menším zvětšení (Obrázek 3).



Obrázek 5: Detail xylému kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušně (kat.C1; Z: 26x), zdroj: autor

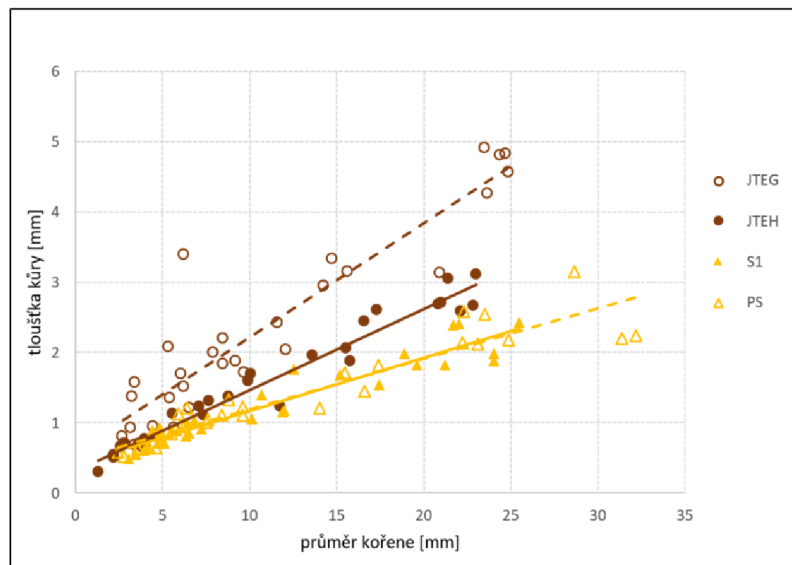
7.2 Absolutní tloušťka kůry

Měřená tloušťka kůry kořenů se pohybovala v rozmezí od 0,5 do 4,5 mm (Obrázek 6). U obou studovaných druhů jabloní je zřejmé, že se zvyšující se tloušťkou kořene roste i tloušťka kůry (Obrázek 6a). V případě jabloní ve všech velikostních kategoriích kořenů (vyjma nejmenších kořenů v kategorii C5) je kůra silnější u slabě rostoucích podnoží J-TE-G ($P \leq 0,05$; Obrázek 6a). U hrušní nebyly rozdíly v tloušťce kůry mezi slabě a silně rostoucími podnožemi statisticky průkazné v žádné z velikostních kategorií ($P > 0,05$; Obrázek 6b).



Obrázek 6: Absolutní tloušťka kůry kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnoží u jabloní a hrušní, zdroj: autor

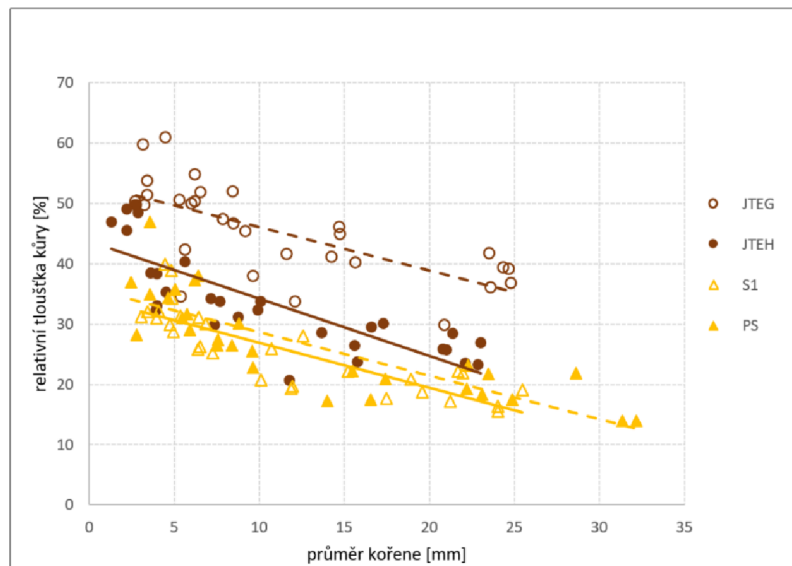
Vzhledem k proměnlivé morfologii a tloušťce kořenů je pro zhodnocení rozdílů mezi druhy a podnožemi napříč velikostním spektrem přesnější uvažovat jejich skutečnou měřenou tloušťku. Závislost mezi průměrem kořene a tloušťkou kůry je znázorněna ve formě bodového grafu (Obrázek 7). Z grafu je patrné, že tloušťka kůry lineárně roste s velikostí kořene. Absolutní tloušťka kůry je vyšší u jabloní, hrušně mají slabší kůru. Slabě rostoucí podnože jabloní J-TE-G mají silnější kůru než silně rostoucí podnože J-TE-H ($P < 10^{-4}$). U podnoží hrušní se hodnoty překrývají a rozdíly nejsou mezi podnožemi statisticky průkazné ($P > 0,05$).



Obrázek 7: Závislost mezi průměrem kořene a tloušťkou kůry u slabě (prázdné body) a silně (plné body) rostoucích podnožových kombinací jabloní (hnědě) a hrušní (žlutě), zdroj: autor

7.3 Relativní tloušťka kůry

Rozdíly mezi druhy, podnožemi a napříč velikostním spektrem kořenů jsou též dobře patrné z bodového grafu. Je zřejmé, že relativní tloušťka kůry byla nejvyšší u slabě rostoucí jabloňové podnože (J-TE-G). Hrušně měly nižší hodnoty relativní tloušťky kůry ve srovnání s jabloněmi a rozdíly mezi slabě a silně rostoucími podnožemi hrušní nebyly statisticky průkazné ($P > 0,05$; Obrázek 8).

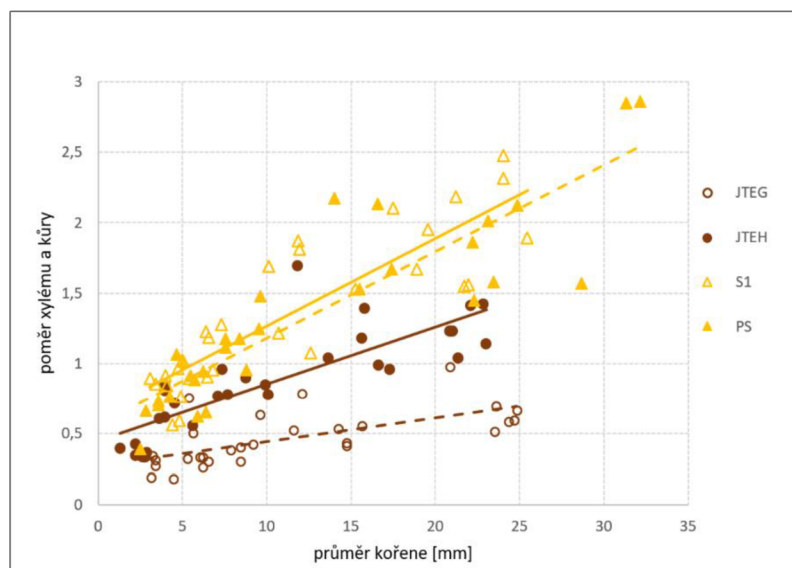


Obrázek 8: Závislost mezi průměrem kořene a relativní tloušťkou kůry u slabě (prázdné body) a silně (plné body) rostoucích podnožových kombinací jabloní (hnědě) a hrušní (žlutě), zdroj: autor

7.4 Zastoupení xylému a kůry

Zastoupení kůry a xylému na příčném řezu můžeme též hodnotit jako poměr těchto dvou ploch. Pokud je poměr větší než 1, znamená to, že plocha xylému je větší než plocha kůry.

Mezi jabloněmi jsou hodnoty poměru xylému a kůry odlišné, dál od sebe, z grafu vyplývá, že silně rostoucí podnože J-TE-H mají větší plochu xylému než slabě rostoucí podnože J-TE-G ($P < 10^{-4}$), v případě hrušní nejsou rozdíly mezi podnožemi statisticky průkazné ($P > 0,05$; Obrázek 9). U hrušní (S1, PS) je větší převaha xylému než u jabloní.

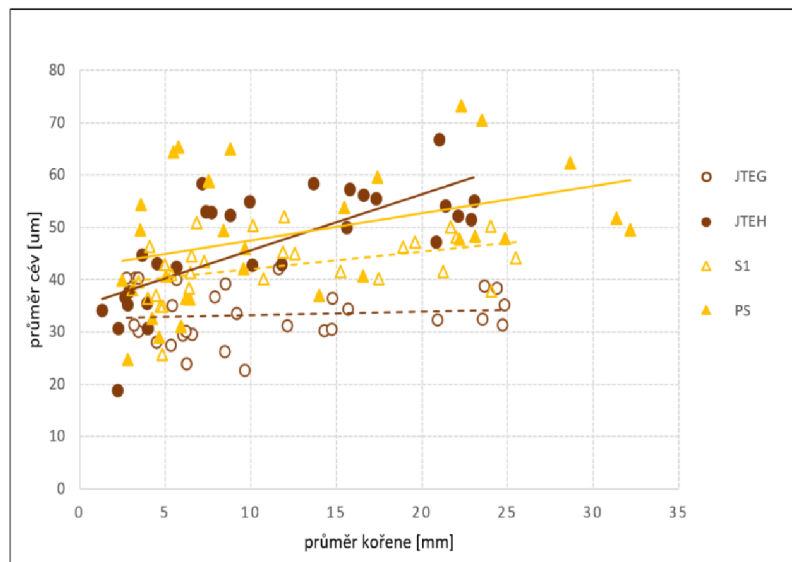


Obrázek 9: Závislost mezi průměrem kořene a poměrem xylému a kůry u slabě (prázdné body) a silně (plné body) rostoucích podnožových kombinací jabloní (hnědě) a hrušní (žlutě), zdroj: autor

7.5 Průměr cév

U jabloní i hrušní jsou značné rozdíly v průměru cév. Jabloně rostoucí na slabých podnožích (J-TE-G) mají menší průměr cév, který se pohybuje v rozmezí 20–40 μm napříč studovaným velikostem spektrem kořenů, než jabloně rostoucí na silných podnožích (J-TE-H), u nichž se průměr cév pohybuje mezi hodnotami 50–65 μm . Slabě rostoucí podnože hrušní (S1) mají cévy s průměrem v rozmezí 40–50 μm , u silně rostoucích podnoží hrušní (PS) se průměr cév pohybuje mezi hodnotami 40 až 70 μm (Obrázek 10). Tento rozdíl v průměrech cév mezi slabě a silně rostoucí podnoží hrušní byl statisticky průkazný ($P \leq 0,05$).

Slabě rostoucí podnože (J-TE-G, S1) vykazují tedy menší průměr cév než silně rostoucí podnože (J-TE-H, PS).



Obrázek 10: Závislost mezi průměrem kořene a průměrem cév u slabě (prázdné body) a silně (plné body) rostoucích podnožových kombinací jabloní (hnědě) a hrušní (žlutě), zdroj: autor

8 Diskuse

V ovocnářství je rozšířené a hojně využívané vegetativní rozmnožování ovocných dřevin, kdy dochází k naroubování odrůdy na podnož, přičemž podnož tvoří kořenový systém a odrůda tvoří nadzemní část nesoucí plody. V pěstitelské praxi jsou častěji využívány slabě rostoucí podnože, které vykazují nižší vzrůst a rychlejší nástup plodnosti. Oproti tomu silně rostoucí podnože jsou charakteristické bujným růstem, ale plodí v pozdějším věku. Ovšem biologické mechanismy, které podmiňují schopnost podnoží ovlivňovat růst naroubované odrůdy, nebyly doposud zcela objasněny. Růst slabě a silně rostoucích podnoží souvisí s fyziologií kořenů, proto je důležité hledat příčiny různé odlišnosti růstu ve funkcích kořenů.

V této práci jsou studovaným faktorem v kořenovém systému podnoží především i) relativní zastoupení kůry vůči dřevu, které souvisí se zásobní, vodivou i mechanickou funkcí kořenů a ii) průměr cév, který má klíčový vliv na hydraulickou vodivost xylému.

Měření byla prováděna na kořenech různých velikostí, protože oba studované anatomické parametry (tj. poměr kůry a dřeva, průměr cév) se mění s velikostí a stářím orgánu (Rosell, 2019; Olson *et al.*, 2021). Srovnáním anatomických parametrů napříč širším velikostním spektrem kořenů jsme vyloučily, že případné rozdíly v anatomické stavbě studovaných podnoží jsou pouze důsledkem rozdílné velikosti jejich kořenů.

Z výsledků práce je zřejmé, že slabě rostoucí kořeny jabloní (J-TE-G) mají silnější kůru než rychle rostoucí kořeny jabloní (J-TE-H), u nichž byla zjištěna větší plocha xylému. Výsledky mých měření souhlasí s tvrzením Jacksona (2003), který uvádí, že většina odrůd pěstovaných na zakrslých podnožích jabloně má ve svém kořenovém systému vysoký podíl kůry. Tyto podnože mají krátké a křehké kořeny, které se snadno za silných povětrnostních podmínek vyvracejí. K tomu přispívá i větší poměr hmotnosti plodů ku celé struktuře stromu. Proto odrůdy rostoucí na slabých podnožích vyžadují oporu. Dále Jackson (2003) uvádí, že slabě rostoucí podnože mají často silnější kůru a více xylémového parenchymu, jelikož během roubování dřeviny na slabé podnože dochází k anatomickým změnám těchto buněk. To by mohlo mít za následek větší skladovací kapacity

kořenů slabě rostoucích podnoží, ale je také možné, že zásobní látky jsou v těchto pletivech imobilizovány a tím je jejich aktivní využití omezeno.

Vigrosita růstu naroubovaných odrůd na podnožích je zásadně ovlivněna sacharidy, které jsou uskladněné v kořenovém systému podnože. Nízký vzrůst odrůd naroubovaných na zakrslé podnože, který souvisí s nižší koncentrací skladovaných sacharidů, vysvětlují Olmstead *et al.* (2010). Podobné výsledky, které byly získány z kořenů slabě rostoucích podnoží broskvoní, uvádějí Weibel *et al.* (2011).

K dalšímu možnému důvodu omezené zásobní funkce floému může docházet během roubování odrůd na podnože, kdy během srůstání pletiv vzniknou v místě roubu anomálie, které ovlivňují zásobní funkci kořenového systému. Tento zával často omezuje transportní funkce vodivých pletiv, což může vést k nízkému vzrůstu ovocné dřeviny, protože dochází k hromadění škrobu nad závalem, který znesnadňuje transport sacharidů ke kořenům. To se projevilo u třešňi (*Prunus avium*) naroubované na trpasličí podnož GiSeLa 5, které měly v kořenovém systému nižší koncentrace škrobu ve srovnání se stromy na silných podnožích. Uložení sacharidů v místě roubu a následný nedostatečný transport sacharidů ke kořenovému systému se taktéž potvrdil i u roubu broskvoň (*Prunus persica*) – slivoň (*Prunus domestica*). Nízká koncentrace sacharidů v kořenovém systému byla zjištěna u hrušňi (*Pyrus communis*) rostoucí na trpasličí podnoži kdouloně obecné (*Cydonia oblonga*) (Basile & DeJong, 2018).

Výsledky mé práce ukazují, že menší průměr cév mají slabě rostoucí podnože obou studovaných druhů (J-TE-G, S1) (Obrázek 10). To může být způsobeno roubováním, kdy v místě roubu nedojde k dostatečné kompatibilitě podnože a odrůdy, přičemž vznikají morfologické a vývojové anomálie, které ovlivňují růst odrůdy na slabé podnoži. Ovšem tato teorie je stále diskutovaným tématem (Basile & DeJong, 2018). Atkinson *et al.* (2003) udávají, že nižší průměr cév v místě roubu způsobuje horší hydraulickou vodivost, která stojí za nízkým vzrůstem dřevin na slabých podnožích. Rozdíl ve velikosti cév u slabě a silně rostoucích podnožích potvrdili Bauerle *et al.* (2011), kteří tvrdí, že anatomické rozdíly xylému souvisí se změnou hydraulické vodivosti, která je přímým výsledkem roubování a sníženého přísunu vody. Goncalves *et al.* (2007) uvedli, že kořenový systém trpasličí podnože GiSeLa 5 s naroubovanou podnoží třešně

ptačí (*Prunus avium*) má menší cévy a menší zastoupení xylému a kůry než silně rostoucí podnože, což může snížit hydraulickou vodivost kořenového systému trpasličí podnože třešně. Dále se získané výsledky shodují s Olmstead *et al.* (2006a, b), kteří uvedli menší průměr cév v kořenovém systému zakrslé podnože GiSeLa 5 oproti bujně rostoucím podnožím.

Studovaná hypotéza, že slabě rostoucí podnože mají silnější kůru, byla potvrzena u jabloní. U hrušní jsou výsledky tloušťky kůry statisticky neprůkazné. Dále bylo potvrzeno, že slabě rostoucí podnože (J-TE-G, S1) vykazují menší průměr cév než silně rostoucí podnože (J-TE-H, PS), přičemž rozdíly byly výraznější v případě jabloní. Výsledky tedy naznačují, že biologické mechanismy, jimiž podnože ovlivňují růst naroubované odrůdy, mohou být u jabloní a hrušní odlišné. V případě hrušní anatomická data naznačují pouze mírně zhoršené parametry hydraulického transportu xylémem. V případě jabloní se může kromě zhoršené hydraulické funkce uplatňovat i rozrušení floémového transportu a zásobní funkce kořenů (potenciálně související s odlišnostmi v tloušťce kůry). Rozrušení floémového transportu u jabloní je též podpořeno vznikem výraznějšího závalu v místě srůstu mezi podnoží a odrůdou. Basile & DeJong (2018) navrhuji minimálně šest možných mechanismů, kterými mohou podnože ovlivnit růst naroubované odrůdy a zdůrazňují i to, že různé mechanismy mohou působit společně. Další výzkum v této oblasti je tedy na místě, protože lepší pochopení biologických mechanismů, kterými podnože na naroubované odrůdy působí, umožní jejich efektivnější využití, usnadní šlechtění a selekci nových genotypů pro ovocnářskou praxi.

9 Závěr

Podnože hrají v ovocnářství důležitou roli v pěstování ovocných dřevin, neboť podnože svými vlastnostmi ovlivňují růst, úrodnost a odolnost naroubované odrůdy vůči chorobám a škůdcům. Působení podnože na odrůdu se odvíjí podle jejich způsobu rozmnožování, které může být generativní nebo vegetativní, kdy při generativním rozmnožování vzniká podnož ze semen a dochází tak ke genetické variabilitě vzniklých jedinců. Vegetativním rozmnožováním dochází k přenosu stejných znaků, které jsou žádoucí pro vznik nových generací nesoucí ty samé znaky. Noví jedinci jsou tedy uniformní a vykazují se shodnými vlastnostmi jako jejich matečné dřeviny. Toho se významně využívá při roubování ovocných dřevin na podnože. Dále jsou podnože využívány podle rychlosti růstu, z nichž nejvýraznější odlišnosti v působení na růst odrůdy jsou pozorovatelné mezi slabě a silně rostoucími podnožemi. Pro pěstování odrůd v ovocnářské praxi jsou významnější slabě rostoucí podnože, které oproti silně rostoucím podnožím způsobují nižší vzrůst odrůdy a plodnost v brzkém věku.

Cílem bakalářské práce bylo změřit morfologické a anatomické parametry na příčných řezech kořenů slabě a silně rostoucích podnoží a získaná data interpretovat z hlediska zásobní, transportní a mechanické funkce. Potvrdilo se, že kořeny slabě rostoucí podnože jabloně mají silnější kůru. Tomu by mohla přispívat tvorba závalu v místě roubu podnože a odrůdy, kdy dochází k hromadění škrobu nad závalem, což by mohl být jeden z důvodů nižšího vzrůstu odrůdy. Silnější kůra kořenů těchto podnoží by též mohla být důvodem křehkosti kořenů a jejich zvýšené náchylnosti na vývraty. U hrušní jsou výsledky statisticky neprůkazné. Měřený průměr cév je menší u kořenů slabě rostoucích podnoží jabloní a hrušní, který by mohl způsobovat horší transportní funkci a také nižší vzrůst ovocných dřevin na těchto podnožích.

Větší tloušťka kůry (kromě hrušní) a menší průměr cév je prokázán u slabě rostoucích podnoží. Tyto parametry by mohly být příčinami nižšího vzrůstu odrůdy naroubované na slabě rostoucí podnoži.

Sezam použité literatury

1. ATKINSON, C.J., ELSE, M.A., ELSE, L., TAYLOR, L., DOVER, C.J., 2007: Root and stem hydraulic conductivity as determinants of growth potential in grafted trees of apple (*Malus pumila* Mill.). *Journal of Experimental Botany* 54(385): 1221–1229. Dostupné z: <<https://doi.org/10.1093/jxb/erg132>>.
2. BASILE, B., DEJONG, T.M., 2018: *Control of Fruit Tree Vigor Induced by Dwarfing Rootstocks*. Horticultural Reviews. John Wiley & Sons, Hoboken, NY. ISBN: 978-1119521068.
3. BAUERLE, T.L., CENTINARI, M., BAUERLE, W.L., 2011: Shifts in xylem vessel diameter and embolisms in grafted apple trees of differing rootstock growth potential in response to drought. *Planta* 234(5): 1045–1054. Dostupné z: <<https://doi.org/10.1007/s00425-011-1460-6>>.
4. BLAŽEK, J., 2001: *Pěstujeme jabloně*. Brázda, Praha. ISBN 80-209-0294-5.
5. BOČEK, S., 2007: *Množení ovocných rostlin* [online]. [cit. 2020-10-31]. Dostupné z: <https://hostetin.veronica.cz/sites/default/files/ovoc/ESF_Mnozeni_Hostetin.pdf>.
6. CRANG, R., LYONS-SOBASKI, S., WISE, R., 2018: *Plant Anatomy: A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants*. Cham: Springer International Publishing, ISBN 978-3-319-77315-5. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-319-77315-5
7. CRUIZIAT, P., COCHARD, H., AMÉGLIO, T., 2002: Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59(7): 723-752. Dostupné z: <<https://doi.org/10.1051/forest:2002060>>.
8. ČSÚ, 2017: *Hrušně – plocha sadů podle hustoty a stáří výsadby* [online]. [cit. 2021-5-8]. Dostupné z: <https://vdb.czso.cz/vdbvo2/faces/cs/index.jsf?page=vystup-objekt&pvo=ZEMDSADY109&z=T&f=TABULKA&skupId=2118&katalog=30840&pvo=ZEMDSADY109&c=v19~2_RP2017MP05DP01>.

9. ČSÚ, 2017: *Jabloně – plocha sadů podle hustoty a stáří výsadby* [online]. [cit. 2021-5-8]. Dostupné z: <https://vdb.czso.cz/vdbvo2/faces/cs/index.jsf?page=vystup-objekt&pvo=ZEMDSADY106&z=T&f=TABULKA&skupId=2118&katalog=30840&pvo=ZEMDSADY106&c=v19~2_RP2017MP05DP01>.
10. DVOŘÁK, A., 1980: *Pěstování jabloní*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. ISBN: 07-101-80.
11. GONÇALVES, B., CORREIA, C.M., SILVA, A.P., BACELAR, E.A., SANTOS, A., FERREIRA, H., MOUTINHO-PEREIRA, J.M., 2007: Variation in xylem structure and function in roots and stems of scion–rootstock combinations of sweet cherry tree (*Prunus avium* L.). *Trees* 21(2): 121–130. Dostupné z: <<https://doi.org/10.1007/s00468-006-0102-2>>.
12. JACKSON, J.E., 2003: *Biology of Horticultural crops: Biology of Apples and Pears*. Cambridge University Press, NY. ISBN: 13 978-0-511-06746-4.
13. JUPA, R., MÉSZÁROS, M., PLAVCOVÁ, L., 2020: Linking wood anatomy with growth vigour and susceptibility to alternate bearing in composite apple and pear trees. *Plant Biology* 23 (1): 172–183. Dostupné z: doi:10.1111/plb.13182
14. JURČÁK, J., 2007: *Komentovaný atlas anatomie vyšších rostlin*. Radek Veselý, Třebíč. ISBN 80-86376-39-4.
15. KAVINA, K., 1950: *Morfologie rostlin* [online]. [cit. 2021-4-5]. Nakladatelství českých zemědělců – Brázda, Praha. Dostupné z: <<https://ndk.cz/view/uuid:1ef2e750-bffc-11e9-8fdf-005056827e52?page=uuid:03001586-2ee1-49a3-b437-6ea1e508e881>>.
16. KRÁLÍČEK, I., 2014. *Kořen (Radix)* [online]. [cit. 2021-4-6]. Dostupné z: <<https://www.slideserve.com/roland/ko-en-radix>>.
17. KYNCL, F., 1979: *Ovocnictví: učební text pro střední zemědělské technické školy studijního oboru 42-11-6 Zahradnictví* [online]. [cit. 2021-3-5]. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. Dostupné z: <<https://ndk.cz/view/uuid:bf266b60-b982-11e3-b833-005056827e52?page=uuid:9b00fc90-d2ba-11e3-94ef-5ef3fc9ae867>>.

18. LOKOČ, R., PŘASLIČÁK, M., DOVALA, O., KUBESA, S., TEUER, J., OSTÁREK, K., ARBITER, P., GVOŽDÍK, L., LOKOČOVÁ, M., LOKOČ, J., 2012: *Výsadba a péče o ovocné stromy* [online]. [cit. 2020-10-18]. Dostupné z: <http://ovoce.hlucinsko.eu/?page=texty&p=1&g=8&id=195>>.
19. LOKOČ, R., PŘASLIČÁK, M., DOVALA, O., KUBESA, S., 2013: *Pěstování ovocných stromů a keřů* [online]. [cit. 2020-10-31]. Dostupné z: <<http://ovoce.hlucinsko.eu/4web/soubory/vzdelavaci-material-web.pdf>>.
20. LUX, A., BALÁŽ, M., KUMMEROVÁ, M., SOUKUP, A., VOTRUBOVÁ, O., ABE, J., MORITA, S., ROST, T., 2017: *Obrazový průvodce anatomii rostlin*. Academia, Praha. ISBN 978-80-200-2620-0.
21. MIŠURCOVÁ, L., 2006: *Základy biologie*. Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně, Zlín. ISBN 80-7318-434-6.
22. MZe, 2009-2021: *Ovoce a zelenina* [online]. [cit. 2021-5-8]. Dostupné z: <<http://eagri.cz/public/web/mze/zemedelstvi/roslinna-vyroba/roslinne-komodity/ovoce-a-zelenina/?fullArticle=1>>.
23. MZe, 2009-2021: *Sklizeň ovoce 2020* [online]. [cit. 2021-5-8]. Dostupné z: <<http://eagri.cz/public/web/ukzuz/portal/trvale-kultury/statisticke-vystupy/sklizen-ovoce-2020.html>>.
24. MZe, 2009-2021: Zákon č. 219/2003 Sb., zákon o oběhu osiva a sadby § 2 [online]. [cit. 2021-5-8]. Dostupné z: <<http://eagri.cz/public/web/ukzuz/portal/odrudy/narodni-odrudovy-urad/100050394.html>>.
25. NEČAS, T., NÁMĚSTEK, J., LAŇAR, L., LÁČÍK, J., ONDRÁŠEK, I., MÉSZÁROS, M., WOLF, J., KOSINA, J., 2016: *Metodika řízkování podnoží vybraných ovocných druhů*. Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy s.r.o., Holovousy. ISBN 978-80-87030-52-3.
26. OLMSTEAD, M.A., LANG, N.S., FEWERS F.W., OWENS, S.A., 2006a: Xylem vessel anatomy of sweet cherries grafted onto dwarfing and nondwarfing rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 131(5): 577–585. Dostupné z: <<https://doi.org/10.21273/JASHS.131.5.577>>.

27. OLMSTEAD, M.A., LANG N.S., LANG, G.A., EWERS, F.W., OWENS, S.A., 2006b: Examining the vascular pathway of sweet cherry grafted onto dwarfing rootstocks. *American Society for Horticultural Science* 41(3): 674–679. Dostupné z: <<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.41.3.674>>.
28. OLMSTEAD, M.A., LANG, N., LANG, G.A., 2010: Carbohydrate profiles in the graft union of young sweet cherry trees grown on dwarfing and vigorous rootstocks. *Scientia Horticulturae* 124(1):78-82. Dostupné z: 10.1016/j.scienta.2009.12.022
29. OLSON, M. E., ANFODILLO, T., GLEASON, S. M., MCCULLOH, K. A., 2021: Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: causes, consequences, and empirical priorities. *New Phytologist* 229(4): 1877-1893. Dostupné z: <<https://doi.org/10.1111/nph.16961>>.
30. OVOSADBA.CZ, 2021: *Jabloně* [online]. [cit. 2021-4-5]. Dostupné z: <<https://www.ovosadba.cz/jablone-2/>>.
31. OVOSADBA.CZ, 2021: *Hrušně* [online]. [cit. 2021-4-5]. Dostupné z: <<https://www.ovosadba.cz/hrusne-2/>>.
32. PALLARDY, S.G., 2008: *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, Cambridge. ISBN: 978-0-12-088765-1.
33. PAVLOVÁ, L., 2005: *Fyziologie rostlin*. Karolinum, Praha. ISBN 80-246-0985-1.
34. PROCHÁZKA, S., 2007: *Botanika: morfologie a fyziologie rostlin*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno. ISBN 978-80-7375-125-8.
35. ROSELL, J. A., 2019: Bark in woody plants: understanding the diversity of a multifunctional structure. *Integrative and comparative biology* 59(3): 535-547.
36. SCHINDELIN, J., ARGANDA-CARRERAS, I., FRISE, E. et al., 2012: Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods* 9(7): 676-682, PMID 22743772. Dostupné z: doi:10.1038/nmeth.2019
37. SLABÝ, K., KREJČÍ, P., 2005: *Anatomie a morfologie rostlin (návody do cvičení)*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno. ISBN 978-80-7157-873-4.
38. SLAVÍKOVÁ, Z., 2002: *Morfologie rostlin*. Karolinum, Praha. ISBN 80-246-0327-6.
39. SUS, J., 2019: *Proč znát podnož jabloně? Ovlivní úrodu, výšku koruny, řez* [online]. [cit. 2021-3-8]. Dostupné z: <<https://izahradkar.cz/zahrada/ovoce/jadroviny/proc-znat-podnoz-ovocneho-stromu-ovlivni-urodu-korunu-i-rez/>>.

40. TAIZ, L., ZEIGER, E., 2002: Plant Physiology. *Annals of Botany* 91(6): 750-751.
Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcg079
41. VĚTVIČKA, V., 2005: *Stromy a keře*. Aventinum, Praha. ISBN 80-7151-254-0.
42. VINTER, V., 2008: *Rostliny pod mikroskopem – základy anatomie cévnatých rostlin*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc. ISBN 978-80-244-1972-5.
43. VŠUO ovocnářský Holovousy s.r.o., 2021. *O firmě* [online]. [cit. 2021-5-8].
Dostupné z: <<https://www.vsu.cz/cs/o-spolecnosti/historie-a-vznik-ustavu>>.
44. WEIBEL, A.M., REIGHARD G.L., RAJAPAKSE N.C., DEJONG, T.M., 2011: Dormant carbohydrate reserves of two peach cultivars grafted on different vigor rootstocks. *Acta Horticulturae* 903(903): 815. Dostupné z:
doi:10.17660/ActaHortic.2011.903.113

Seznam obrázků

Obrázek 1 Příčný řez kořenem slabě rostoucí podnože hrušně	30
Obrázek 2 Detail kůry kořene slabě rostoucí podnože hrušně	31
Obrázek 3 Příčné řezy kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní.....	32
Obrázek 4 Detail kůry kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní.....	33
Obrázek 5 Detail xylému kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní.....	34
Obrázek 6 Absolutní tloušťka kůry kořenů slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnoží u jabloní a hrušní.....	35
Obrázek 7 Závislost mezi průměrem kořene a tloušťkou kůry u slabě a silně rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní	36
Obrázek 8 Závislost mezi průměrem kořene a relativní tloušťkou kůry u slabě a silně rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní	37
Obrázek 9 Závislost mezi průměrem kořene a poměrem xylému a kůry u slabě a silně rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní.....	38
Obrázek 10 Závislost mezi průměrem kořene a průměrem cév u slabě a silně rostoucích podnožových kombinací jabloní a hrušní	39