

Univerzita Hradec Králové

Přírodovědecká fakulta

katedra biologie

**Hydraulická architektura kořenového systému
jabloní a hrušní**

Bakalářská práce

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



Zadání bakalářské práce

Autor:	Šárka Lehká
Studium:	S18BI073BP
Studijní program:	B1501 Biologie
Studijní obor:	Systematická biologie a ekologie
Název bakalářské práce:	Hydraulická architektura kořenového systému jabloní a hrušní
Název bakalářské práce AJ:	Hydraulic architecture of roots in apple and pear trees

Cíl, metody, literatura, předpoklady:

Kořenový systém ovocných stromů je důležitý pro příjem vody a v ní rozpuštěných živin. Morfologické a anatomické vlastnosti kořenového systému mají proto velký význam pro správný růst dřevin a jejich odolnost k suchu. Ovocné druhy se liší morfologickou i anatomickou stavbou svých kořenových systému. Je známo, že hrušně mají rozsáhlejší a hlubší kořenový systém než jabloně, což patrně souvisí s jejich větší odolností vůči suchu. Rozdíly v morfologii kořenového systému mohou být podpořeny odlišnou anatomickou strukturou kořenů, avšak o hydraulických parametrech xylému v kořenech jabloní a hrušní máme jen velmi málo informací. Cílem bakalářské práce proto bude popsat hydraulickou architekturu kořenového systému jabloní a hrušní s důrazem na rozdíly ve velikostech a hustotě xylémových cév. Pro každý druh budou provedena měření na kořenech z několika velikostních tříd, protože struktura xylému se pravděpodobně liší mezi kořeny různých průměrů.

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.

Jackson, J. E. (2003). *The biology of apples and pears*. Cambridge university press. (chapter 3)

Kirfel, K., Leuschner, C., Hertel, D., & Schuldt, B. (2017). Influence of Root Diameter and Soil Depth on the Xylem Anatomy of Fine-to Medium-Sized Roots of Mature Beech Trees in the Top-and Subsoil. *Frontiers in plant science*, 8, 1194.

Christensen-Dalsgaard, K. K., Ennos, A. R., & Fournier, M. (2007). Changes in hydraulic conductivity, mechanical properties, and density reflecting the fall in strain along the lateral roots of two species of tropical trees. *Journal of experimental botany*, 58(15-16), 4095-4105.

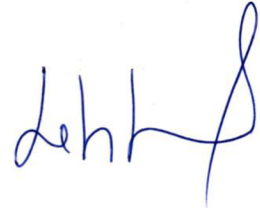
Garantující pracoviště: Katedra biologie,
Přírodovědecká fakulta

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, ze kterých jsem vycházela.



V Hradci Králové dne 20.7. 2021

Šárka Lehká

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala své vedoucí bakalářské práce RNDr. Lence Plavcové, Ph.D. za odborné vedení a pomoc při vypracování této práce. Děkuji za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a svým přátelům za veškerou poskytnutou podporu.

ANOTACE

LEHKÁ, Š. *Hydraulická architektura kořenového systému jabloní a hrušní*. Hradec Králové, 2021. Bakalářská práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí bakalářské práce RNDr. Lenka Plavcová, PhD.

Bakalářská práce se zabývá kořenovým systémem jabloní a hrušní. V teoretickém úvodu se zabývá popisem jabloňových a hrušňových podnoží a nadále popisem a funkcí kořenového systému. Praktická část je zaměřená na studium anatomických struktur kořenů silně a slabě rostoucích podnoží jabloní a hrušní. Studium je především zaměřené na xylém a jeho struktury, jež jsou významné z hlediska transportu vody a minerálních látek. Z naměřených anatomických a morfologických parametrů bylo provedené srovnání kořenových systémů jabloní a hrušní. Bylo zjištěno, že vyšší hodnoty studovaných parametrů xylému (relativní průměr xylému, hydraulicky vážený průměr cév, hustota cév) mají hrušně nežli jabloně. Z výsledků byla potvrzena stanovená hypotéza, u které jsme se domnívali, že kořenový systém hrušní bude lépe uzpůsobený na transport vody.

Klíčová slova: jabloň, hrušně, podnože, kořen, xylém, cévy, hydraulická vodivost, anatomie

ANNOTATION

The bachelor thesis is focused on the root system of apple and pear trees. The theoretical introduction deals with the description of apple and pear rootstocks and further with the anatomy and function of the root system. The practical part is focused on the study of anatomical structures of the roots of vigorously and weakly growing rootstocks of apple and pear trees. The study is mainly focused on xylem and its structures, which are important in terms of transport of water and minerals. From the measured anatomical and morphological parameters, a comparison of apple and pear root systems was performed. It was found that pear trees have higher values of studied xylem parameters (relative diameter of xylem, hydraulically weighted diameter of vessels, density of vessels) than apple trees. The results confirmed the proposed hypothesis, in which we assumed that the pear root system will be better adapted for water transport.

Key words: apple tree, pear, rootstock, root, xylem, vessels, hydraulic conductivity, anatomy

Obsah

Úvod.....	1
1 Teoretická část.....	3
1.1 Ovocné dřeviny	3
1.1.1 Jabloň (<i>Malus sp.</i>).....	3
1.1.2 Hrušeň (<i>Pyrus sp.</i>)	4
1.2 Rozmnožování sadby ovocných dřevin	6
1.2.1 Generativní množení	6
1.2.2 Vegetativní množení	6
1.2.3 Štěpování.....	7
1.3 Podnože ovocných dřevin	9
1.3.1 Generativní a vegetativní podnože	9
1.3.2 Podnože podle růstu.....	10
1.3.3 Podnože jabloní.....	10
1.3.4 Podnože hrušní.....	12
1.4 Anatomie a morfologie kořenového systému	14
1.4.1 Primární stavba kořene.....	14
1.4.2 Sekundární stavba kořene	17
1.4.3 Funkce kořenového systému	18
1.5 Struktura a funkce xylému	20
1.5.1 Primární a sekundární xylém.....	20
1.5.2 Vodivé elementy xylému	21
1.5.3 Vláknité buňky.....	23
1.5.4 Parenchymatické buňky	23
1.5.5 Xylémový transport	24
1.5.6 Vodní potenciál	25
1.5.7 Hydraulická vodivost	27

2 Praktická část	28
2.1 Metodika	28
2.1.1 Odběr vzorků a stanovištní poměry	28
2.1.2 Rostlinný materiál	28
2.1.3 Příprava a řezání vzorků	28
2.1.4 Barvení řezů	29
2.1.5 Tvorba trvalého preparátu.....	30
2.1.6 Značení trvalého preparátu	30
2.1.7 Fotografování vzorků.....	31
2.1.8 Vyhodnocení fotografií.....	31
2.1.9 Zpracování a analýza dat.....	32
2.2 Výsledky	33
2.2.1 Anatomická struktura xylému	33
2.2.2 Relativní průměr xylému	37
2.2.3 Hydraulicky vážený průměr cév.....	38
2.2.4 Hustota cév.....	39
2.2.5 Hydraulicky vážený průměr cév, hustota cév.....	40
3 Diskuze	41
4 Závěr.....	44

Úvod

Kořenový systém rostlin je významný především z hlediska příjmu a transportu vody a v ní rozpuštěných živin (Kubát et al. 2003). Transport vody v kořenech (a celých rostlinách) zajišťuje specializované vodivé pletivo xylém (Vinter 2008). Strukturální vlastnosti xylému mají proto velký vliv na schopnost kořenového systému dopravit vodu do nadzemních částí rostlin. Protože dostatečný přísun vody a živin je nezbytnou podmínkou růstu rostlin, jsou transportní vlastnosti xylému důležitým faktorem v rostlinné výrobě. Efektivní xylémový transport je u komerčně pěstovaných plodiny ceněn, neboť podmiňuje jejich vysokou produktivitu a odolnost k suchu.

Jabloně a hrušně patří k nejčastěji pěstovaným ovocným druhům na území České republiky a obecně i v celém mírném klimatickém pásmu (Kalášek a Richter 1991). Přestože jsou si jabloně a hrušně velmi blízké, jejich nároky na typ stanoviště se liší. Jabloně (*Malus sp.*) jsou na území České republiky nejrozšířenějším ovocným druhem. Tato ovocná dřevina je celkem dobře přizpůsobivá a lze jí pěstovat v nejrůznějších pěstitelských oblastech. Obecně však jabloně upřednostňují vlhčí půdy a nejsou příliš odolné vůči suchu (Dvořák 1980). Hrušeň (*Pyrus sp.*) jako ovocná plodina má též dlouhou historii a značnou ekonomickou důležitost. Pěstování a celková spotřeba hrušní je v České republice v porovnání s jabloněmi však o něco nižší. Hrušně mají oproti jabloním náročnější požadavky na typ stanoviště (Nečas 2010). Obecně se hrušním daří v teplejších oblastech mírného klimatického pásu, kde tolerují i sušší půdní podmínky (Dohnálek 1939).

Z důvodu odlišných nároků na množství vody v půdě lze očekávat, že jabloně a hrušně budou mít kořenové soustavy s odlišnými vlastnostmi. Poznatky z pěstitelské praxe naznačují, že jabloně a hrušně se liší velikostí kořenových systémů a hloubkou zakořenění, kdy jabloně mají méně rozsáhlý a mělčí kořenový systém než hrušně. Uvádí se též, že kořeny jabloní se vyznačují nižší savou schopností, a proto se celkově jabloním daří spíše na vlhčích půdách nežli na suchých. Kořeny hrušní mají oproti kořenům jabloní silnou sací schopnost, a tudíž dokážou i ze suchých půd vysát vodu a potřebnou výživu k jejich růstu (Dohnálek 1939).

Rozdílné schopnosti kořenů přijímat a transportovat vodu mohou být též důsledkem odlišné anatomické struktury xylému, avšak o hydraulických parametrech xylému v kořenech jabloní a hrušní máme jen velmi málo informací. Vzhledem k větší toleranci

hrušní k sušším podmínkám a lepší savé schopnosti jejich kořenů lze předpokládat, že hydraulická architektura jejich kořenového systému je více specializovaná pro transport vody a minerálních látek nežli u jabloní. Předpokládáme tedy, že systém vodivých pletiv hrušní bude mít z toho důvodu cévy o větším průměru než jabloně. Dalšími anatomickými faktory, které mohou podmiňovat lepší transportní vlastnosti kořenů hrušní, mohou být vyšší počet cév na jednotku plochy xylému a větší relativní zastoupení xylému (vůči kůře).

Cílem bakalářské práce je provést měření anatomických parametrů xylému v kořenech jabloní a hrušní a ověřit výše uvedené hypotézy o rozdílech v anatomii xylému mezi těmito dvěma ovocnými druhy. Ovocné stromy se pěstují jako jedinci složení ze dvou geneticky odlišných částí. Podnož vytváří kořenový systém stromu, a je na ni naroubována odrůda, která tvoří většinu nadzemní části stromu a nese plody. Z důvodu, že podnože indukují odlišnou vigorositu růstu a tato jejich schopnost může souviset s odlišnou anatomii xylému (Basile a DeJong 2018), jsou pro měření použity slabě a silně rostoucí podnože obou studovaných druhů. Jelikož se během ontogenetického vývoje kořene anatomické vlastnosti xylému mění, je měření anatomických struktur provedeno napříč velikostním spektrem kořenů. Na zhotovených preparátech je hodnocena celková plocha kořene, plocha xylému a relativní průměr xylému. V xylémové části jsou měřeny celkové počty cév a jejich průměr, od kterého se odvíjí hydraulická vodivost xylému. Praktické části práce předchází teoretická (rešeršní) část, ve které se zabírám tematikou jabloní, hrušní a jejich podnožemi. Dále se zabývám morfológickou a anatomickou stavbou kořenového systému a blíže popisují strukturu a funkci vodivého pletiva, xylému.

1 Teoretická část

1.1 Ovocné dřeviny

Pěstování ovoce je důležitým odvětvím rostlinné výroby, které má v České republice dlouhou tradici a nemalý ekonomický význam. V roce 2020 bylo na území České republiky zaznamenáno 17 118 ha výměry ovocných sadů. Největší plochy sadů byly ve Středočeském kraji, kde se nacházelo 3 190 ha (Buchtová 2020). V České republice se pěstuje řada ovocných dřevin mírného klimatického pásma. Za rok 2019 byl v zemědělském a domácím sektoru celkový počet ovocných dřevin 35 309 535, ze kterých bylo 16 350 844 jabloní (tj. 46%). Hrušně jsou další významným ovocným druhem. Celkový počet hrušní se v roce 2019 pohyboval okolo 1 772 023 kusů. Celková sklizeň plodů ovocných dřevin za rok 2019 činila 294 791 tun. Největší sklizeň byla zaznamenána u jabloní, ze kterých se sklídilo 192 142 tun jablek. Druhá největší sklizeň byla u švestek pravých, kterých se nasbíralo 25 403 tun. Hrušek bylo za rok 2019 sklizeno 17 738 tun, což byla třetí nejvyšší sklizeň mezi ovocnými dřevinami (Buchtová 2020).

Hrušně a jabloně z botanického hlediska spadají do krytosemenných, vyšších dvouděložných rostlin, do řádu růžokvėtų (*Rosales*) a čeledi růžovitých (*Rosaceae*) (Kubát et al. 2003). Přestože jsou si hrušně a jabloně velmi blízké, v několika ohledech se tyto dvě dřeviny od sebe liší (Kalášek a Richter 1991).

1.1.1 Jabloň (*Malus sp.*)

Jabloně jsou poměrně rychle rostoucí stromy nebo keře, které se dožívají až 100 let (Hieke a Pinc 1978, Musil a Möllerová 2005, Slávik 2004). Jabloň je považována v České republice za původní taxon, který se vyskytuje především na okrajích lužních lesů, na křovinatých stráních či doubravách (Musil a Möllerová 2005). Celkové rozšíření tohoto druhu je po celé Evropě (mimo nejsevernější část Evropy), Asii (Západní Sibiř, Malá Asie) a Severní Americe, kde roste kolem 30 druhů (Hieke a Pinc 1978, Musil a Möllerová 2005, Slávik 2004). Jabloň domácí (*Malus ×domestica*), která je základním druhem v ovocnářské praxi, se do Evropy dostala v římské době a v České republice je od ní známo okolo 1500 odrůd. Dalším významnými druhy je jabloň lesní (*Malus sylvestris*), jabloň purpurová (*Malus purpurea*), jabloň drobnoplodá

(*Malus baccata*) nebo okrasná jabloň mnohokvětá (*Malus floribunda*) (Musil a Möllerová 2005).

Jabloně jsou světlomilné dřeviny, které tolerují pouze slabé zastínění. Na rozdíl od hrušní jsou jabloně klimaticky nenáročné a dokáží snést i nižší teploty (Slávik 2004). Rostou na bazických i mírně kyselých podkladech s dostatkem humusu (Musil a Möllerová 2005, Slávik 2004). Jabloním se daří v propustné avšak středně vlhké půdě (Hieke a Pinc 1978, Musil a Möllerová 2005). V některých případech snáší i sucho, pokud však není velké a dlouhé (Hieke a Pinc 1978). Kořenový systém jabloní má vyvinutý kůlový kořen, který se brzy větví. Boční kořeny jsou silné a v dostatečné míře opatřeny vlášením (Hieke a Pinc 1978). U jabloní je kořenová soustava rozvětvená a její hlavní aktivní část zasahuje do 20–50 cm hloubky půdy. Jednotlivé kořeny však mohou zasahovat i do hloubek přesahujících 2 metry (Dvořák 1980). Kořeny jabloní se vyznačují nízkou savou schopností, a proto se celkově jabloním daří na vlhčích půdách (Dohnálek 1939).

Jabloň domácí je nejvýznamnějším ovocným druhem mírného pásma (Musil a Möllerová 2005). Současná výměra jabloňových sadů v Evropské unii je 530 tis. ha (Buchtová 2020). Obecně jsou jabloně oblíbené v ovocnářství pro své chutné plody (Musil a Möllerová 2005). Kromě přímé konzumace v podobě čerstvého ovoce jsou jablka též důležitou surovinou pro výrobu šťáv, sirupů, koncentrátů, džemů, pyré a sušených výrobků. Světová produkce jablek byla pro sezónu 2019/2020 v celkovém objemu 75,8 mil. tun. Hlavní producentkou zemí jablek je Čína, po které následují USA (Buchtová 2020).

1.1.2 Hrušeň (*Pyrus sp.*)

Hrušně jsou ovocné stromy (zřídka keře), které jsou rozšířenou evropskou dřevinou, které existuje okolo 30 druhů (Musil a Möllerová 2005, Slávik 2004). Samotný rod *Pyrus* vznikl patrně v průběhu třetihor v Číně, odkud se šířil na východ i na západ. Šíření následně vedlo k izolaci a adaptabilizaci na místní podmínky. Důsledkem toho vznikaly nové druhy hrušní, které se rozdělovaly podle místa vzniku. V Číně vznikly čínské druhy hrušní jako jsou např. *Pyrus pyrifolia*, *Pyrus ussuriensis* nebo *Pyrus calleryana*. Mezi středoasijské druhy, které vznikaly v severozápadní Indii, Afgánistánu nebo Uzbekistánu, se řadí *Pyrus communis* nebo *Pyrus x bretschneideri*. Do blízkovýchodních neboli maloasijských patří *Pyrus communis*, která především

v oblasti Kavkazu dala vzniknout mnoha současným formám (Nečas 2010). Hrušně se rozšířily i do Malé Asie, střední Asie na jih k Himalájím nebo na sever Afriky (Hieke a Pinc 1978, Slávik 2004). Mimo Asii se hrušně převážně vyskytují ve střední a jižní Evropě, avšak zasahují až k jižnímu pobřeží Baltu a na západ k Velké Británii (Slávik 2004). Hrušně evropské, respektive *Pyrus communis* a její formy se z Malé Asie rozšířily do Řecka a první zmínka o jejich pěstování pochází již z dob okolo roku 1000 př. n. l. Mezi hlavní botanické druhy evropských hrušní se řadí *Pyrus communis* L., *Pyrus caucasica* Fed., *Pyrus nivalis* Jacq nebo *Pyrus cossonii* Redher a jiné. Asijské hrušně jsou v Číně pěstovány více jak 3000 let. Mezi nejvýznamnější druhy asijských hrušní, které se podílely na vzniku nových odrůd jsou *Pyrus pyrifolia*, *Pyrus ussuriensis* nebo *Pyrus pashia* (Nečas 2010).

Hrušně jsou světlomilné dřeviny s vysokými nároky na teplo. Narozdíl od jabloní, jsou hrušně méně odolné na nízké teploty (Slávik 2004). Vyskytují se převážně na bazických až mírně kyselých podkladech (lužní lesy, teplomilné doubravy). Hrušně vyžadují hluboké, živné, hlinité nebo jílovité hlinité, nepříliš vlhké půdy (Hieke a Pinc 1978). Oproti jabloním jsou hrušně hluboko kořenící stromy a nesnáší vysoko položenou hladinu podzemní vody (Musil a Möllerová 2005). Poněvadž se vyskytují na suchých půdách, kořenový systém hrušní je bohatě vyvinutý. Mají dlouhý, hluboko zasahující kůlový kořen a dlouhé, silné, bohatě větvené postranní kořeny. Z toho důvodu jsou hrušně v půdě řádně ukotveny (Hieke a Pinc 1978).

Hrušně mají velkou oblibu v ovocnářství, kdy se pěstují pro své chutné plody (Slávik 2004). Plodem hrušní je malvice protáhlého lahvicovitého tvaru, i když plody původních druhů byly kulaté. Skupina japonských druhů hrušní má namísto typického hruškovitého tvaru kulovitý tvar, který je svou velikostí podobný jablkům (Nečas 2010). V Evropské unii bylo zaznamenáno v roce 2020 celkově 114 tis. ha hrušňových sadů, avšak jejich výměra trvale klesá. Naopak v Jižní Americe se významně výměra hrušňových sadů navýšila na 12,6 tis. ha (Buchtová 2020).

1.2 Rozmnožování sadby ovocných dřevin

Způsob rozmnožování ovocných dřevin a jejich následné dopěstování jsou důležité faktory, které významně ovlivňují kvalitu a použití ovocných stromů v pěstitelské praxi. Dopěstování konečné sadby dřeviny probíhá většinou ve dvou etapách. Při první etapě probíhá rozmnožování a dopěstování podnoží vegetativním nebo generativním způsobem. Ve druhé etapě je pak na vegetativní nebo generativní podnož naštěpena vybraná odrůda. Naštěpení odrůdy může být uskutečněno metodou roubování nebo očkování (Nečas 2010).

1.2.1 Generativní množení

Při generativním množení se ze semenné podnože dopěstovává osivo, které je sklizeno z matečných semenných rostlin (Nečas 2010). Podnože, které jsou vypěstovány z osiva, nazýváme semenáče nebo plánky (Souček 1965). Aby podnože byly ze semen úspěšně dopěstovány, musejí semena pocházet pouze ze zralých plodů a musí být důkladně očištěna. Matečné rostliny, plody či semena nemohou být napadeny žádnou chorobou nebo škůdcem. Skladování osiva musí probíhat v temnu a suchu. Před samotným výsevem by měla u semen proběhnout stratifikace. Během stratifikace jsou semena vystavena nízké teplotě, při které semena odbourávají inhibiční látky způsobující dormanci (Nečas 2010). Celkově má generativní potomstvo vysokou genetickou variabilitu, díky čemuž mají semenáče rozdílný vzhled a odlišné reakce na podmínky prostředí (Blažek et al. 1998).

1.2.2 Vegetativní množení

Vegetativní množení je nejvýznamnější způsob zisku nových jedinců ovocných dřevin (Blažek et al. 1998). Vegetativní množení spočívá v pěstování podnoží přímo z kořenových nebo nadzemních částí matečných rostlin (Souček 1965). Tento typ množení umožňuje získat naprosto geneticky shodné jedince, u kterých jsou zachované všechny vlastnosti matečné rostliny (Blažek et al. 1998). Vegetativní množení se provádí řadou způsobů, mezi které patří kopčení, řízkování a u ovocných dřevin nejběžnější štěpování (Blažek et al. 1998, Nečas 2010).

1.2.3 Štěpování

Štěpování je nepřímý způsob rozmnožování ovocných dřevin, které se dělí na dva způsoby, a to na očkování a roubování (Nečas 2010). Principem štěpování je přenesení rouby nebo očka na druhou rostlinu (Lokoč et al. 2013). Pro zajištění úspěšného štěpování se musí dodržovat určité podmínky. Podmínkou úspěšného štěpování je vzájemná snášenlivost dvou rostlin neboli afinita. Dalšími podmínkami jsou dostatečná vláhota či teplé a vlhké počasí. Řezné plochy rouby musí k sobě přiléhat a být k sobě pevně uvázány (Vilkus 2003).

Roubování

Rouby se z ovocných dřevin odebírají v období endogenní dormance (vnější vynucený klid). Ze stromu se odebírají jednoleté výhony, které nesmí vyschnout ani předčasně vykvést. Z toho důvodu se ukládají na chladná místa (Lokoč et al. 2013).

Způsoby roubování se dělí do dvou skupin. První skupinou je přikájení neboli ablaktace, při které roub zůstává do srůstu s podnoží součástí matečné rostliny. Druhou skupinou je tzv. vlastní roubování, kdy dochází k přenesení dřevnatého nebo bylinného rouby na podnož (Vilkus 2003).

Během vegetačního klidu, kdy je podnož bez mízy, se používají způsoby roubování např. kopulací, do rozštěpu, sedélkováním nebo plátkováním a mnohé další způsoby. V době, při které má již podnož mízu se již ke zmíněným způsobům přidává roubování za kůru, do boku nebo Tittelův způsob (Vilkus 2003).

Očkování

Principem očkování je přenos očka ušlechtilé odrůdy na podnož s cílem získání nového jedince, který si ponechá vlastnosti matečné odrůdy. Ušlechtilá odrůda vytvoří nadzemní část a podnož část podzemní. Očkování rozlišujeme do dvou druhů (Vilkus 2003). Očkování na spící očko, které je v klimatických podmínkách České republiky nejčastější. Tento druh očkování se provádí v létě, kdy proudí druhá míza, pupeny jsou již vyvinuty a kůra se snadno odchlípuje. Přirostlé očko k podnoží začíná rašit příští rok na jaře (Lokoč et al. 2013). Druhý druh se označuje jako očkování na bdící očko, které narozdíl od spícího očka vyraší v témže roce (Vilkus 2003). Očka se odebírají

z vyzrálého letorostu matečné rostliny. Aby podnož očko přijala, musí mít matečná rostlina dostatek vláhy a mízy (Vilkus 2003).

1.3 Podnože ovocných dřevin

Naštěpovaná podnož je významnou částí ušlechtilého výpěstku ovocné dřeviny. Svými charakterovými vlastnostmi ovlivňují kvantitativní a kvalitativní znaky celého ovocného stromku (Nečas et al. 2016). Z hlediska kvalitativních znaků podnož upevňuje strom svými kořeny v půdě a realizuje příjem vody, živin a minerálů. Rozdíly mezi mírou zakotvení stromů v půdě ovlivní, zdali pěstovaný strom bude potřebovat opěrnou konstrukci. Na zakořenění stromu má vliv nejen ovocný druh ale též půda a poloha stanoviště. Rozdílně mohou být upevněny stromky v půdě písčité, hlinité, jílovité či suché nebo s vysokou spodní vodou. Dalšími kvalitativními znaky podnože je odolnost vůči mrazům, škůdcům, chorobám a nepříznivým povětrnostním a půdním podmínkám (Souček 1965). Z pohledu kvantitativních a kvalitativních znaků působí podnož především na vlastnosti plodů, zejména na jejich velikost a obsahové látky. Mimo jiné má podnož značný vliv na růst naštěpovaného stromku a na celkovou délku života (Nečas et al. 2016). Vliv na podnož má však i naštěpovaná odrůda. Ta od místa naštěpování vytváří znaky nadzemní části stromu, mezi které patří např. velikost koruny. Naštěpovaná odrůda není pouze ovlivňovaná podnoží ale i ona sama se podílí na ovlivňování podnože. Vliv naštěpované odrůdy se především projevuje na uspořádání kořenové soustavy semenáčů. Přestože odrůda a podnož na sebe vzájemně působí, vliv podnože na naštěpovaný druh převládá (Souček 1965).

V případě, že byla ke štěpování použita nevhodná podnož, která měla nízkou afinitu s naštěpovanou odrůdou, může dojít k řadě negativním projevům (Nečas et al. 2016, Vilkus 2003). Nejčastějšími projevy jsou pozdější nástup do plodnosti, oddálení nástupu do plodnosti, snížení plodnosti, zkrácení délky dormance a s tím spojené snížení mrazuvzdornosti, snížení kvality plodů, příliš bujný růst, nerovnoměrný růst, zkrácení délky života či předčasný úhyn stromu (Nečas et al. 2016). Obecné požadavky na vlastnosti podnoží jsou snadná množitelnost, velmi dobrá afinita, odpovídající vzrůstnost, růstová rovnováha, žádné či minimální podrůstání a odolnost vůči škůdcům a chorobám (Nečas et al. 2016).

1.3.1 Generativní a vegetativní podnože

Podle typu množení se podnože dělí do dvou typů na semenné (generativní podnože) a vegetativní podnože (Souček 1965). Pěstování každé podnože nese řadu výhod ale i nevýhod (Nečas et al. 2016).

Mezi výhody semenných podnoží se řadí výborná afinita, vitálnější vzrůst, vyšší mrazuvzdornost a odolnost vůči patogenům, lepší ukotvení v půdě a vyšší odolnost a tolerance k půdním vlastnostem. Nevýhodami semenných podnoží je nezbytná stratifikace, rozdílná citlivost k patogenům, občas problematická klíčivost a charakterová nevyrovnanost semenáčů (Nečas et al. 2016).

Výhodami vegetativních podnoží jsou slabší růst a urychlený nástup plodnosti, široké spektrum silně rostoucích podnoží, uniformita a shodnost jedinců s matečnou rostlinou. Dále i vysoká výtěžnost podnoží, která je nezávislá na výši výnosu plodů a počasí. Vegetativní podnože mají však i řadu nevýhod, mezi které patří slabší kořenový systém, horší adaptabilita k různým půdním vlastnostem, u některých podnoží problematická afinita a u slabě rostoucích podnoží zhoršená kotvicí schopnost (Nečas et al. 2016).

1.3.2 Podnože podle růstu

Podnož má hlavní význam pro ovlivnění růstu a plodnosti naštěpovaných odrůd na trvalém stanovišti a významně tak ovlivňuje ekonomiku pěstování ovoce (Kosina 2008). Ovocné stromy se pěstují na různých podnoží, které ovlivňují celkový růst. Z tohoto hlediska se podnože rozdělují na zakrslé (velmi slabě vzrůstné), polozakrslé (slabě vzrůstné), středně silné a silné (Wilson 2016). V ovocnářství se hojně využívají slabě rostoucí podnože. Z důvodu jejich nízkého vzrůstu, se dřeviny snáze udržují, což vede k nižším nákladům na celkovou péči o ně (Basile a DeJong 2019).

Mechanismy, které brání slabším podnožím k vyššímu růstu nejsou zcela probádány, za jejich nízkým vzrůstem stojí však řada faktorů. Změna struktury xylému je jedním z faktorů, jenž má vliv na vigorozitu růstu podnože a na ni naroubované odrůdy. Slabě rostoucí podnože mají tendenci vytvářet kořeny s nižším počtem cév v xylému nežli silně rostoucí podnože. Nízký vzrůst je úzce spjatý i s hydraulickou vodivostí kořene a celkovým vodním stavem stromu, neboť u slabě rostoucích podnoží byl zaznamenán nižší polední potenciál xylému nežli u silně rostoucích podnoží (Basile a DeJong 2019).

1.3.3 Podnože jabloní

Podnože jabloní byly dříve nejednotné a často se rozdělovaly na skupinu jánčat (*Malus pumilla* f. *paradisiaca* Pall.) a skupinu duzénů (*Malus pumilla* f. *praecox* Pall.). V dnešní době se vybírají podnože především podle jejich vlivu na velikost stromu, toleranci k vysokému obsahu vody v půdě nebo podle odolnosti proti různým

patogenům. Většina běžně používaných podnoží jabloní spadající do řady M byla vyvinuta počátkem 20. století výzkumnou stanicí East Malling v Anglii (SF Gate Contributor 2020).

V současné době se v ovocnářství využívají zejména vegetativně množené podnože, které indukují slabší růst naroubované odrůdy. Do skupiny slabě rostoucích podnoží se řadí např. podnože M9, M26 či J-TE-G (Kyncl 1979). M9 je slabě rostoucí podnož se žlutými plody. Jedná se o celosvětově nejpoužívanější podnož pro moderní jabloňové výsadby (Nečas et al. 2019). Podnož M9 je typická pro své křehké a mělce situované kořeny (Webster et al. 2000). Obecně však jabloně rostoucí na slabých podnožích mají kořeny, které jsou specifické svou křehkostí a náchylností ke zlomení. Proto je vhodnější u těchto podnoží zanechávat mechanickou oporu (Jackson 2003). Z důvodů kratší doby dormance může podnož během tužší zimy namrzat. Podnož na naštěpovaných odrůdách urychluje nástup do plodnosti, zvyšuje obsah cukrů a vitamínů C (Nečas et al. 2019). M26 je univerzální, středně až slabě rostoucí podnož evropského ovocnářství. U naštěpovaných odrůd zrychluje nástup do plodnosti, podporuje vybarvování plodů a zkracuje období skladovatelnosti. O něco lépe kotví v půdě, nežli podnož M9, přesto však stromky vyžadují opěrnou konstrukci. Kořeny jsou vůči nízkým teplotám odolné a z toho důvodu patří k jedním nejmrazuodolnějším podnožím ze série M (Nečas et al. 2019).

Na rozhraní slabého až středního růstu jsou podnože J-TE-H. Podnož J-TE-H, má dobré kotvící schopnosti, přesto se však ke stromkům umisťuje mechanická opora. Podnož J-TE-H společně s dalšími podnožemi řady TE byla vypěstována na území České republiky, konkrétně v obci Těchozubice (Ferree a Warrington 2003, Lokoč et al. 2013).

K podnožím silného vzrůstu se přiřazují podnože M1, M11, M16 či MM111 (Dvořák 1980, Kyncl 1979). M1 je bujná podnož, rostoucí především ve vlhčích, úrodných půdách. Kořenový systém je bohatě větvený, avšak povrchový. Podnož M11 je charakteristická pro svůj silný růst a řadí se mezi nejvzrůstnější vegetativní podnože. Její nástup do plodnosti začíná později (Dvořák 1980).

1.3.4 Podnože hrušní

Podnože pro hrušně jsou početnou skupinou podnoží, které se dělí na kdouloňové podnože pro hrušně a na vlastní hrušňové podnože (Nečas et al. 2019).

Kdouloňové podnože

Kdouloně jsou ovocnáři často využívané podnože pro hrušně, které mají díky nim zakrslý vzrůst. Podle Washingtonské státní univerzity je negativem kdouloňových podnoží nepříliš dobrá odolnost vůči nízkým teplotám. Na územích s teplým podnebím se však jejich roubování běžně praktikuje (SF Gate Contributor 2020). U hrušní šlechtěných na kdoulích nezasahuje kořenový systém do hloubky, ale je spíše rozložen ve vrchních vrstvách půdy (Dohnálek 1939). Z toho důvodu se k hrušním naroubovaných na podnož kdouloně umisťuje mechanická opora, aby se zabránilo jejímu zlomení (Jackson 2003)

Pro kdouloňové podnože je v evropském ovocnářství nejčastěji využívaná *Cydonia oblonga* P. Mill. Ta má významné pěstitelské vlastnosti, mezi které patří ranný nástup do plodnosti, vysoká plodnost, dobrá kvalita plodů, slabá až střední intenzita růstu naštěpovaných odrůd či relativní odolnost proti fytoplazmě způsobující chřadnutí dřeviny. Kdouloňové podnože mají však i některá negativa, ke kterým patří nižší mrazuvzdornost, slabší ukotvení kořenů na trvalém stanovišti, náchylnost ke žloutence na vápenatých substrátech, vysoká citlivost k bakteriální spále či porucha afinity s některými odrůdami hrušní (Nečas et al. 2019).

Zakrslá kdouloňová podnož MC pocházející se stanice East Malling. Je vhodnější pouze do úrodných půd. Z důvodu vysoké násady plodů a při nižší úrovni agrotechniky, mohou především problémové odrůdy na podnoži MC přenášet menší velikost plodů (Nečas et al. 2019).

Podnož S1 byla vyselektována v Polsku a řadí se mezi typ Angerské kdouloně. I když tato podnož dlouho ukončuje vegetační období, je specifická svou vysokou mrazuvzdorností. Během chladného, vlhkého léta jsou podnože často napadány hnědou skvrnitostí (Blažek et al. 1998).

Vlastní hrušňové podnože

Vlastní hrušňové podnože byly vyšlechtěné poměrně nedávno a nejsou ještě zcela odzkoušené (Mészáros et al. 2019). Ze systematického pohledu se hrušňové podnože zařazují k druhu *Pyrus communis* L. a z generativních podnoží se často využívají hrušňové semenáčky (Nečas et al. 2019).

Podnož OHxF 69 (Daynir[®]) je bujnějším typem. Velikost a množství plodů může být v mladé výsadbě slabší než na kdouloňové podnoži. Postupem času se však rozdíl u většiny odrůd vyrovnají. U hrušňové podnože se naštěpováním odrůdy pro bujnější vzrůst, nedosahuje typické plodnosti jako u kdouloňových podnoží (Nečas et al. 2019).

1.4 Anatomie a morfologie kořenového systému

Kořen (radix) je vegetativní, obvykle podzemní, heterotrofní orgán cévnatých rostlin s neomezeným růstem do délky (Hnilička 2004, Vinter 2008). Růst kořene je většinou gravitropický, výjimečně negativně gravitropický např. u kořenů mangrovů (Vinter 2008).

Nahosemenné a krytosemenné rostliny mají bipolární embryo, které má diferencovaný pól primárního kořínku zvaný radícula, z něhož se postupně vyvíjí mladý kořen. U nahosemenných a krytosemenných dvouděložných rostlin je přítomná allorhizie neboli rozlišení kořenů na hlavní a vedlejší. V mnoha případech je alorhizní soustava doplněna adventivními kořeny, které vyrůstají ze stonků, kořenů hypokotylu či listů (Vinter 2008). Stejně jako vedlejší kořeny i kořeny adventivní se zakládají endogenně v pericyklu. Pokud je kořenová soustava tvořena pouze jedním typem kořenů, jedná se o homorhizii (Slavíková 2002).

Podle typu růstu se rozlišují kořeny na primární a sekundární. Činností apikálního meristému vznikají primární kořeny, které se vyvíjí z radikuly (Pavlová 2005, Procházka 2005). U nahosemenných a mnoha dvouděložných rostlin probíhá druhotné tloustnutí primárních kořenů, ve kterých se diferencují sekundární meristémy (mezisvazkové kambium a felogen). Činností kambia a felogenu začíná produkce sekundárních vodivých (xylém, floém) a krycích (periderm) pletiv, které tvoří sekundárně ztloustlé kořeny (Procházka 2005).

1.4.1 Primární stavba kořene

Kořenové zóny

Na podélném řezu lze primární kořen rozdělit do několika zón, které plní řadu funkcí. Vzrostný vrchol kořene je pokryt čepičkou neboli kalyptrou, tvořenou z parenchymatických buněk. Funkcí kalyptry je ochrana vzrostného vrcholu při jeho pronikání půdou. Vnější buňky obsahující sliz usnadňují pronikání kalyptry v půdě. Ve středové části čepičky je sloupek (kolumela) s velkým množstvím přesýpavého škrobu (Slavíková 2002). V určité vzdálenosti od vzrostného vrcholu postupně ztrácejí meristematické buňky dělivou schopnost a začínají se měnit na trvalá pletiva. Přestože diferenciací pletiv probíhá nerovnoměrně, lze rozlišit několik zón kořene (Vinter 2008). Meristematická zóna s apikálními meristémy se vyskytuje v apikální části kořene

(Pavlová 2005, Vinter 2008). Tato zóna nedisponuje vysokou hydraulickou vodivostí, začíná zde však diferenciací vodivých elementů (Kubát et al. 2003, Pavlová 2005). Elongační neboli prodlužovací zóna kořene obsahuje buňky, u kterých je zaznamenán intenzivní růst do délky (Vinter 2008). V tomto pásmu dochází ke vzniku primárního lýka a později primárního dřeva (Kubát et al. 2003). Kořen přijímá největší množství vody v oblasti s kořenovými vlásky, která se označuje jako absorpční zóna (Kubát et al. 2003, Pavlová 2005). Kořenové vlásky jsou vychlípeniny buněk rhizodermis, které jsou v bohaté míře přítomny na postranních kořenech (Hejnák 2005). Kořenové vlásky mohou díky svým drobným rozměrům pronikat do malých půdních prostorů a tím tak zvyšovat sorpční povrch kořenů (Procházka 2005). Buněčná stěna kořenového vlásku představuje bobtnavý systém, při kterém se voda nasává z půdy do stěny kořenového vlásku odtud se dále přesouvá do cytoplazmy a z ní vstupuje do buněčné šťávy vakuol (Kincl a Krpeš 2006). Diferenciační zóna je významná pro diferenciaci trvalých pletiv zakládání postranních kořenů (Vinter 2008). Přechodovou část mezi kořenem a stonkem tvoří tzv. krček, pomocí něhož se rostlina upevňuje v půdě a voda se jím transportuje do stonku (Hejnák 2005).

Rhizodermis

Povrch primárního kořene je tvořen kořenovou pokožkou zvanou rhizodermis, která má základ v protodermu (Hnilička 2004, Slabý a Krejčí 2005). Rhizodermis je tvořena jednou vrstvou k sobě přiléhajících tenkostěnných buněk (Hnilička 2004, Vinter 2008). Mladé kořeny mají rhizodermis bez kutikuly, avšak vnější stěny buněk pokožky starších kořenů mohou být kutinizovány, suberinizovány či lignifikovány (Vinter 2008).

V absorpční zóně rhizodermis probíhá diferenciací speciálních buněk, trichoblastů, které se prodlužují v kořenové vlásky (Hnilička 2004, Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). Na povrchu buněčné stěny kořenového vlásku se nachází pektino (vrstva mucigelu), která zabezpečuje kontakt kořenů s půdou, hyfami mykorhizních hub či půdními bakteriemi (Vinter 2008). Kořenové vlásky vytváří kořenové vlášení, které je součástí absorpčního komplexu kořene. Kořenové vlášení zajišťuje nasávací funkci a zvětšuje absorpční povrch kořene (Hnilička 2004, Vinter 2008). Za pomoci kořenových vlásků je umožněn příjem vody a živin i z velmi malých půdních pórů (Vinter 2008). Buněčná stěna kořenového vlásku tvoří bobtnavý systém. Při samotném bobtnání je z půdy voda nasávána do buněčné stěny kořenového vlásku a následně je

transportována do základní cytoplazmy, ze které přechází do buněčné šťávy vakuol (Kincl a Krpeš 2006). Kořenové vlásky mají životnost obvykle krátkou v řadě několika dnů, např. u jabloní jsou to však cca 2 – 3 týdny (Vinter 2008).

Cortex

Pod pokožkou se nachází mnohvrstevná parenchymatická primární kůra (cortex), která obklopuje střední válec (Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). Vnější vrstva primární kůry se označuje jako exodermis, která po odumření pokožky zajišťuje krycí funkci (Kubát et al. 2003, Slabý a Krejčí 2005). Exodermis je většinou tvořena jednou vrstvou protažených buněk, jejichž buněčné stěny zpravidla korkovatěji (Vinter 2008). V případě, že je exodermis vícevrstevná a sklerenchymtická, bývá označována jako hypodermis (Vinter 2008).

Střední vrstva primární kůry se označuje jako mezodermis. Jedná se o nejširší vrstvu primární kůry, která je tvořena většinou parenchymatickými buňkami (Vinter 2008). Do mezodermis se ukládají zásobní látky, amyloplasty, a často i různé fytolity (Vinter 2008).

Třetí vrstva zvaná endodermis obklopuje střední válec. Je tvořena zpravidla jednou vrstvou k sobě těsně přiléhajících buněk (Vinter 2008). Na příčných a radiálních stěnách buněk se často vyskytují Casparyho proužky, které brání zpětnému pohybu vody (Hnilička 2004, Slabý a Krejčí 2005). Díky těsně k sobě přiléhajícím Casparyho proužkům sousedních buněk, těsnému kontaktu plazmalemy či impregnace buněčných stěn, představuje endodermis bariéru apoplastického transportu (Vinter 2008).

Střední válec

Střední válec je složen ze dvou částí a to z obvodového pericyklu a radiálního cévního svazku (aktinostélé) (Vinter 2008).

Pericykl je latentní meristém, který ohraničuje střední válec (Slabý a Krejčí 2005). Je obvykle tvořen jednou vrstvou parenchymatických buněk. U většiny rostlin zde vznikají postranní kořeny, případně adventivní kořeny a u sekundárně tloustnoucích kořenů se pericykl podílí na tvorbě kambia a felogenu (Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). Ve starších kořenech, které sekundárně netloustnou se pericykl sklerifikuje a mění se na mechanické pletivo (Vinter 2008).

Střední část středního válce je vyplněna radiálním cévním svazkem, který může mít různý počet pólů primárního xylému a primárního floému. Primární xylém je v kořeni rozlišen na exarchně vytvořený protoxylém a na metafloém, který se diferencuje dostředivě. Stejně tak se rozlišuje primární floém na exarchní protofloém a na dostředivě diferencovaný metafloém (Vinter 2008). Uvnitř kořene může být přítomná dřev, která je složená z parenchymatických buněk (Slabý a Krejčí 2005).

1.4.2 Sekundární stavba kořene

U nahosemenných a některých dvouděložných rostlin prostřednictvím sekundárních meristémů, kambia a felogenu, probíhá sekundární tloušťnutí (Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). V kořenech se kambium zprvu vytváří na vnitřní straně lýka z prokambia a později se propojuje v souvislou vrstvu nad dřevními úseky cévního svazku z pericyklu (Slabý a Krejčí 2005). Kambium poté odděluje směrem dovnitř pravidelné přírůstky sekundárního dřeva (deuteroxylém) a vytváří se tak letokruhy. Směrem ven činností kambia vzniká sekundární lýko (deuterofloém) (Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). U dlouhověkových dřevin vede periodické přirůstání sekundárních vodivých pletiv (a zejména pak mechanicky pevnějšího xylému) k postupnému vývoji mohutného kořenového systému, který může zasahovat do značných hloubek půdy. Například Schenk a Jackson (2002) uvádějí u stromů rostoucích v aridních oblastech průměrný laterální rozsah kořenů 8 m a průměrnou maximální hloubku kořenů 3 m.

Během sekundárního tloušťnutí dochází též k roztržení a odlupování primární kůry, jejíž funkci přebírá periderm, který vzniká činností felogenu. Periderm (neboli sekundární kůra) kořenů může mít tloušťku několika milimetrů až centimetrů, a zvláště u menších kořenů proto zaujímá podstatnou část příčného řezu kořenem (Plavcová et al. 2019). Felogen směrem ven odděluje korkovou vrstvu zvanou felem a občas směrem dovnitř parenchymatický feloderm (Slabý a Krejčí 2005, Slavíková 2002). Díky přítomnosti suberinu v korkových buňkách je sekundární kůra málo propustná pro vodu, i když výsledky nedávného výzkumu na kořenech révy vinné ukazují, že i suberizované sekundární kořeny se mohou na příjmu vody z půdy částečně podílet (Cuneo et al. 2018).

1.4.3 Funkce kořenového systému

Kořeny plní v celém rostlinném organismu řadu významných funkcí, které jsou zásadní pro vývoj a fungování rostliny jako jednoho celku. Kořeny plní podstatnou funkci při absorpci vody a minerálních látek z půdy, které jsou poté transportovány do výše situovaných rostlinných orgánů (Slabý a Krejčí 2005). Kořeny nadále hrají významnou roli při skladování přijatých živin a zastávají i syntetickou funkci, protože jsou centrem dusíkatého metabolismu rostliny, vzniku aminokyselin, alkaloidů a rostlinných hormonů. Důležitou úlohou kořenů je též ukotvení celého rostlinného organismu k substrátu (Procházka 2005).

Příjem vody kořeny

Příjem vody představuje jednu z hlavních funkcí kořenů. Množství přijaté vody rostlinou se značně liší na základě řady faktorů, mezi které patří teplota půdy, koncentrace půdního roztoku, míra provzdušnění půdy, množství a forma vody v substrátu či její samotná dostupnost pro rostliny. Nároky na množství vody se mění i s postupným růstem a vývojem rostliny (Procházka 2005).

Příjem vody a v ní rozpuštěných minerálních látek u suchozemských rostlin probíhá většinou primárními kořeny. Od povrchu kořene je voda transportována radiálně živými pletivými přes rhizodermis, primární kůru a endodermis do parenchymu centrálního válce. Odtud je voda vedena k vodivým pletivům radiálního cévního svazku, kde přechází do xylémové části. Z xylému je poté voda vedena axiálně do prýtu a následně do dalších rostlinných orgánů (Pavlová 2005).

Příjem a vedení vody rostlinou probíhá na základě gradientu vodního potenciálu z místa o vyšší volné energii do místa o nižší volné energii (Pavlová 2005). Voda je kořeny přijímána pouze v případě, kdy vodní potenciál kořene je nižší než potenciál půdy. V případě, kdy rostlina nemůže snížit svůj vodní potenciál pod hodnotu vodního potenciálu půdy, nastává trvalé vadnutí (Hejnák 2005).

Transport vody kořeny

Transport vody v kořenech radiálním směrem (tzn. od povrchu kořene směrem k jeho středu) může probíhat apoplastem, symplastem nebo napříč přes membrány buněk. Apoplast je soustava tvořená volnými prostory, které se nacházejí v buněčných stěnách

a mezibuněčných prostorách (Hejnák 2005). Voda se v těchto mezibuněčných prostorách pohybuje na základě difúze ale i za pomoci osmotických sil buněk endodermis, inhibičních sil či přítomného podtlaku, který vzniká v tenkých kapilárách (Procházka 2005). Překážkou pro apoplastický transport vody kořenovou soustavou jsou impregnované buněčné stěny zvané Caspariho proužky, jež slouží jako zátky pro apoplastický transport (Hejnák 2005). Jelikož jsou suberizované buněčné stěny nepropustné pro vodu musí se apoplastický transport napojit na symplastický transport v protoplastu kořenových buněk. Tento typ vedení vody je tvořený protoplasty buněk, které jsou vzájemně propojeny plazmodezmaty (Procházka 2005). Symplastickým transportem voda a rozpuštěné minerální i organické látky vstupují na základě spádu vodního potenciálu do cytosolu kořenových buněk. Jelikož pohyb vody probíhá pouze prostřednictvím plazmodezmat, ta působí na transport vody a minerálů malým odporem. Díky přítomnému podtlaku, který je přenášen z transportních drah xylému, vzniká gradient vodního potenciálu. Symplastický transport je tudíž nejvýznamnější pro radiální transport vody a minerálních látek (Procházka 2005). Třetím způsobem transportu vody v kořenovém systému je na základě osmotických sil z vakuoly do vakuoly (Hejnák 2005). U vakuolárního transportu voda vstupuje do cytoplazmy a následně do vakuoly. Tento proces se následně opakuje v celém řetězci sousedících buněk (Procházka 2005). Voda překonává membrány prostou difuzí, ale významný je zejména její průchod specifickými transportními kanály (tzn. usnadněná difúze). Tyto kanály jsou tvořeny proteiny a označují se jako akvaporiny (Pavlová 2005). Akvaporiny se vyskytují v membránách plazmalemy či tonoplastu a umožňují rychlejší průchod vody rostlinou (Hejnák 2005).

Za buňkami endodermis se voda radiálně pohybuje buňkami nebo apoplastem. Pod endodermis jsou přítomné parenchymatické buňky, které se označují jako pericykl. Centrálně od pericyklu je rozprostřen parenchym středního válce a radiálně uspořádaná vodivá pletiva, xylém a floém. Do starších částí kořene a nadzemních orgánů je voda s minerálními látkami transportována axiálně zejména xylémem. Na vodivá pletiva kořene v nadzemních částech navazují cévní svazky stonku. Jelikož vodivé buňky xylému představují trubice tvořené buněčnými stěnami, ve kterých živý protoplast odumřel, lze xylémový transport považovat za zvláštní druh apoplastického transportu (Pavlová 2005).

1.5 Struktura a funkce xylému

Xylém (dřevo) společně s floémem (lýko) spadá do vodivých pletiv rostlin, které zprostředkovávají dálkový transport látek mezi různými částmi rostlinného těla a vytváří mechanický skelet rostliny (Procházka 2005, Slabý a Krejčí 2005, Vinter 2008). Xylém je zodpovědný zejména za transport vody a minerálních látek (Crang et al. 2018). Transport v xylému probíhá od kořene k nadzemním orgánům (tj. vertikálním směrem) a nese označení jako transpirační proud (Vinter 2008). Podle způsobu vzniku rozlišujeme primární a sekundární xylém. Oba typy xylému mají podobné strukturní a funkční vlastnosti, i když v některých anatomických aspektech se od sebe liší. Xylém je pletivo složené z několika odlišných typů buněk. Konkrétně se jedná o vodivé elementy, vláknité buňky a parenchymatické buňky. Tyto buňky mají charakteristický tvar, velikost a další strukturní vlastnosti (např. tloušťku a uspořádání buněčné stěny), které úzce souvisejí s jejich funkční specializací (Kubát et al. 2003, Vinter 2008). V následujícím textu bude struktura a funkce xylému podrobněji rozebrána.

1.5.1 Primární a sekundární xylém

Primární xylém je základním vodivým pletivem v orgánech, které druhotně netloustnou (např. primární kořeny, stonky, listy). Primární xylém vzniká dělením buněk prvotního dělivého pletiva, prokambia (Kubát et al. 2003, Procházka 2005). Prokambium je tvořeno meristemickými buňkami, které jsou vyplněny cytoplazmou. První články, jenž se diferencují z primárního xylému se v dospělosti označují jako protoxylém (Procházka 2005). Později se diferencuje metaxylém, který je strukturně odlišný (Slabý a Krejčí 2005).

Pro sekundární růst jsou významné druhotné meristémy, které produkují pletiva způsobující růst kořenů, kmenů či větví. K druhotnému meristému se zařazuje kambium, které je typické pro nahosemenné a dvouděložné rostliny. Činností kambia se směrem dovnitř vytváří sekundární xylém neboli deuteroxylém a směrem ven druhotný floém čili deuterofloém. V mírném klimatickém pásmu je činnost kambia během vegetačního období odlišná. Během jarních měsíců vytváří kambium tenkostěnné dřevní elementy světlé barvy, tzv. jarní dřevo. Naopak na konci léta vytváří tmavší letní dřevo, které je tvořeno tlustostěnnými, drobnými buňkami. Na podzim se produkce dřevních elementů pozastavuje a opět se obnovuje až s nástupem jara (Hnilička 2004).

1.5.2 Vodivé elementy xylému

Transport vody na dlouhé vzdálenosti zajišťují v xylému specializované buňky označované jako vodivé elementy. Vodivé elementy rozdělujeme podle stavby a struktury na tracheidy a vývojově pokročilejší tracheje. Tracheje i tracheidy jsou buňky, jejichž protoplast během funkční specializace odumřel (Procházka 2005, Vinter 2008). Tyto buňky tvoří v rostlinném těle soustavu kapilár, ve kterých je díky malému hydraulickému odporu umožněn efektivní pohyb vody na dlouhé vzdálenosti (Kincl a Krpeš 2006, Vinter 2008).

Kapiláry jsou vystavovány tlaku okolních pletiv a negativnímu tlaku, který vzniká při transpiraci vlivem sání. Buněčné stěny kapilár jsou z toho důvodu rozmanitě zesíleny. Na vnitřní stranu primární buněčné stěny je ukládána sekundární buněčná stěna, která je často impregnována ligninem (Vinter a Sedlářová 2004, Vinter 2008). V částech, kde sekundární tloušťnutí neproběhlo jsou cévní elementy poměrně pružné a propustné. Buněčné stěny kapilár primárního xylému jsou v ontogeneticky nejmladších zónách neboli protoxylému vyztuženy spirálovitě a kruhovitě a tím je umožněn prodlužovací růst. Mimo tato zesílená místa jsou stěny kapiláry tvořeny primární buněčnou stěnou, a i ta bývá ještě redukována činností hydrolytických enzymů. V zónách metaxylému a deuteroxylému, kde je prodlužovací růst ukončen, se většinou vytváří souvislejší vrstva sekundární buněčné stěny, která je různým způsobem (např. žebříčkovitě, dvůrkatě nebo síťovitě) perforována (Vinter a Sedlářová 2004).

V buněčné stěně trachejí a tracheid tak vznikají charakteristické ztenčeniny, které umožňují průtok vody mezi jednotlivými buňkami xylému (Pavlová 2005). Mají nejčastěji kruhovitý nebo elipsovitý tvar a prochází jimi četné plazmodesmy (Vinter 2008). Ztenčeniny mohou být typu jednoduchého nebo dvůrkatého. Jednoduché ztenčeniny mají převážně válcovitý tvar, jehož dno je tvořeno primární buněčnou stěnou (Pavlová 2005). Dvůrkaté ztenčeniny mají zúženou část ústící do vnitřního prostoru buňky a rozšířenou bazální část ztenčeniny na vnitřní straně, která přesahuje sekundární buněčnou stěnu nad ztenčeniny a uprostřed zůstává otvor. Prostor pod přesahem je propojen s hlavním prostorem cévního elementu. Dvůrkaté ztenčeniny jsou přítomny jak u trachejí, tak tracheidů (Pavlová 2005).

Tracheje

Tracheje jsou dlouhé kapiláry, které jsou přítomné v xylému krytosemenných rostlin a čeledi *Gnetaceae* (Pavlová 2005). Tracheje neboli cévy jsou tvořeny vertikálně seřazenými tracheálními články, u kterých v místě styku nastává rozpuštění buněčných stěn (Vinter 2008). Plazmatický obsah článků odumírá, příčné přehradky se rozpouštějí, což vede k vytvoření perforačních desek s póry na obou stranách (Dostál 2004, Hejnák 2005, Pavlová 2005). Samotná perforace je typickým znakem cév. Při jednoduché perforaci dochází k úplnému rozpuštění koncových stěn cév. V případě, že jsou stěny rozpuštěny do několika úzkých štěrbinových otvorů, označuje se perforace za žebříčkovitou (Čunderlík 2009).

Průměr cév je obvykle okolo 40-80 μm , v některých případech však mohou mít průměr i 500 μm . V zásadě platí, že cévy jarního dřeva mají průměr 20 až 40-krát vyšší nežli cévy letního dřeva (Požgaj et al. 1997). Tracheální články jsou dlouhé 0,2 až 3 mm a délka celé cévy se pohybuje od 1 cm k několika metrům (Pavlová 2005). Díky většímu průměru a větší délce mají cévy vysokou hydraulickou vodivost (Sperry 2003). Voda a rozpuštěné látky se v cévách pohybují axiálním směrem od kořenů k nadzemní částem rostlin (Pavlová 2005).

V určitém stádiu růstu jsou cévy u některých druhů dřevin vyřazeny z transportní funkce (Čunderlík 2009). Je to z důvodu, že sousedící parenchymatické buňky přerůstají do lumenu cév, kde vytvoří vakovité útvary tzv. tyly a tím je vodivá funkce cévy zastavena (Čunderlík 2009, Požgaj et al. 1997). Tvorba tyl probíhá při tvorbě jádrového dřeva nebo při vzniku poranění. Při poranění rostliny se v místě narušení vytváří tyly, které brání k úniku vody z rostliny (Čunderlík 2009).

Tracheidy

Tracheidy čili cévice jsou fylogeneticky původnější, protáhlé, na koncích často zašpičatělé buňky, které jsou jeden až několik milimetrů dlouhé a 15-40 μm široké (Vinter a Sedlářová 2004, Vymětalová 2008). Buňky mají nerozpuštěné přepážky, ve kterých se přítomná voda filtruje a poté dále prostupuje koncovými stěnami (Kincl a Krpeš 2006, Vinter 2008) Oproti trachejím jsou tracheidy dokonale uzavřené, bez perforací (Hnilička 2004). Tracheidy se narodil od trachejí vyznačují nižší vodivostí. Snížená vodivost tracheid je způsobena tím, že při přechodu z jedné tracheidy

do druhé musí voda překonat primární buněčnou stěnu, která mezi články cév chybí. Vodivost cévního elementu roste s růstem jeho poloměru, ale síla, která drží sloupec vody v kapiláře klesá. Transport vody tracheidami je pomalejší než transport vody tracheami, avšak síly, které drží vodu v tracheidách jsou silnější a vedení vody je z toho důvodu bezpečnější (Pavlová 2005).

Tracheidy se vyskytují u výtrusných rostlin (kapradiny, plavuně), nahosemenných rostlin a částečně u některých krytosemenných rostlin (Procházka 2005, Vinter a Sedlářová 2004). V xylému listnatých stromů se rozlišují tři typy tracheid – cévovité, vazocentrické a vláknité. Cévovité tracheidy se nacházejí u přechodu mezi trachejemi a tracheidy. Jedná se o krátké, tenkostěnné kapiláry s tupými konci. Vazocentrické tracheidy se vyskytují pouze v blízkosti trachejí, se kterými vytváří vodivé dráhy. Vláknité tracheidy představují přechod mezi tracheidou a libriformním vláknem. V xylému plní mechanickou a někdy i zásobní či vodivou funkci (Požgaj et al. 1997).

1.5.3 Vláknité buňky

Libriformní vlákno je základním typem vláknitých buněk, které jsou typickým mechanickým pletivem zajišťující mechanickou oporu a pevnost. Vlákna jsou složena ze štíhlých větvenovitých buněk s ostrými konci (Čunderlík 2009). Poměrně brzy dochází k jejich odumření a vyplnění vzduchem (Hnilička 2004).

Vlákna jsou i značně variabilní. U některých druhů jsou příčně děleny či mají spirálovitě ztloustlé stěny. Tyto vlákna mají poměrně dlouhou životnost a mohou nahrazovat funkci zásobních buněk. Délka vláken se pohybuje okolo 1-1,5 mm. Rozměry vláken se však liší podle toho, zdali se nacházejí v jarním či letním dřevě. Vlákna jarního dřeva jsou o 10-15% kratší oproti vláknům dřeva letního (Čunderlík 2009).

1.5.4 Parenchymatické buňky

Parenchymatické buňky slouží k transportu látek do vlastních cévních elementů či z cévních elementů. Buňky jsou významné i v ukládání zásobních látek nebo látek odpadních. Parenchymatické buňky mohou být v xylému uloženy paralelně s osou trachejí, tracheid a libriformních vláken a jsou pak označovány jako axiální parenchym. V případě, že jsou uspořádány do řad v radiálním směru označujeme je jako radiální parenchym (Pavlová 2005).

1.5.5 Xylémový transport

Hlavní funkcí xylému je transport vody a v ní rozpuštěných organických a anorganických látek z kořenů vzhůru k listům a reprodukčním orgánům (Vinter 2008). Pohyb vody v xylému může být poháněn dvěma způsoby, a to vznikem kořenového vztlaku, nebo výparem (transpirací).

Kořenový vztlak je velice energeticky náročný aktivní proces (Šebánek 1983). Jeho uplatnění nastává v případech, kdy nejsou vhodné podmínky pro průběh transpirace. Příkladem nevhodných podmínek pro transpiraci je např. vysoká relativní vzdušná vlhkost, která nastává v období předjaří, kdy stromy jsou před vytvořením listů (Hejnák 2005). Jelikož se jedná o velmi energeticky náročný děj, v kořenových systémech nastává intenzivní hydrolýza, která vzniká při transformaci zásobních látek (sacharidů) na rozpustné sacharidy. Při těchto pochodech dochází k výrazné změně osmotické hodnoty celé kořenové soustavy (Šebánek 1983). Při snížení vodního potenciálu v podzemní části rostliny, je uskutečněn pohyb vody ze substrátu do kořenové soustavy. V rámci tohoto děje kořeny nasávaná voda tlačí před sebou vodní sloupec do nadzemních částí rostliny (Hejnák 2005). Kořenový vztlak dosahuje u dřevin 0,19 až 0,29 MPa (Pavlová 2005). Míra kořenového vztlaku závisí na denní či sezónní periodicitě. Pokud je v substrátu dostatečné množství vody intenzita kořenového vztlaku mívá vyšší hodnoty. Kořenový vztlak má vyšší intenzitu především v jarním období, kdy stromy mají absenci listů, a tudíž neprobíhá transpirace vody. Naopak v letních a podzimních měsících hodnoty kořenového vztlaku klesají, z důvodu snižující se půdní vlhkosti. Vyšší intenzita kořenového vztlaku bývá zaznamenávána v dopoledních a večerních hodinách (Pavlová 2005, Šebánek 1983). Kořenový vztlak lze zvýšit zahřátím substrátu či zalitím rostliny. Na jaře u poraněných stromů se projevuje kořenový vztlak několika týdenním výtokem mízy (Šebánek 1983).

Tok vody za pomoci transpiračního proudu probíhá na základě vytvořeného gradientu vodního potenciálu mezi kořenovým systémem a listy. Je poháněn výparem z velmi malých pórů buněčných stěn listového mezofylu, v jehož důsledku vzniká negativní tlak, který je přenášen do kapilár cévních svazků. V xylémových svazcích, kde probíhá transport vody, dochází k přenosu negativního hydrostatického tlaku až do půdy, což způsobí nasávání vody. V xylému je vodní sloupec udržován za pomoci kohezivních sil vody a adhezivních sil k povrchu vodivých pletiv. V případě, kdy je systém celý

zaplněn vodou, dokážou cévy udržet vodu proti zemské tíži. V situacích, při kterých dochází k vysoké rychlosti transpirace může v xylému nastat podtlak až $-1,5$ MPa. Při těchto hodnotách podtlaku je rostlina schopna nasávat vodu až do výšek 150 m (Hejnák 2005). Při období sucha, kdy je nedostatek vody v mikropórech buněčných stěn, může dojít vlivem vysokého podtlaku k přetrhnutí vodních sloupců. Výsledkem přetrhání vodního sloupce je vznik kavitů. Následkem narušení vodního sloupce je přerušování hydraulického kontinua a zástava zásobení vody té části, která se vyskytuje nad vytvořenou kavitou (Hejnák 2005, Pavlová 2005). Ke vzniku kavitů dochází i vlivem mrazů či při ohýbání stonků při silném větru. U některých dřevin se setkáváme s pravidelným poškozením vodivých pletiv tvorbou kavitů především v podzimním a zimním období (Hejnák 2005).

Voda se v rostlinných pletivech pohybuje od pletiv s vyšším vodním potenciálem k pletivům, které mají vodní potenciál nižší. Z této závislosti vyplývá, že např. čím výš jsou na rostlině postaveny listy, tím se jejich hodnota vodního potenciálu zmenšuje, což znamená vyšší schopnosti pro nasávání vody. V xylémové části cévního svazku tím pádem cévami stoupá souvislý transpirační proud vody, který překonává zemskou přitažlivost (Kincl a Krpeš 2006).

1.5.6 Vodní potenciál

Vodní potenciál je veličina, která charakterizuje stav vody v rostlině, v její části nebo jejím nejbližším okolí (atmosféra, půda). Z hodnoty vodního potenciálu lze vyčíst obsah vody v určitých částech rostliny, zjistit směr a hnací sílu pohybu vody mezi dvěma místy a usoudit, odkud kam se voda bude pohybovat (Pavlová 2005). Hodnota vodního potenciálu je negativní a čím je hodnota nižší (tj. více negativní), tím je méně vody v systému. To vede následně ke zvýšení vodního deficitu a větší míře sání vody (Kincl a Krpeš 2006). Veličina vodního potenciálu představuje hodnotu, která určuje postup vody membránou (Šebánek 1983). Vodní potenciál se vyjadřuje v energetických jednotkách ($J\ kg^{-1}$) či tlakových jednotkách pascálech nebo megapascálech. Tyto jednotky popisují, jaký hydraulický podtlak je zapotřebí vyvinout na straně membrány s rozpouštědlem, aby byl vyrovnán s roztokem rozpuštěné látky (Hejnák 2005). Transport molekul vody probíhá ve směru spádu volné energie, a to z prostředí o vyšším vodním potenciálu do prostředí o nižším vodním potenciálu (Hejnák 2005).

Mezi základní složky vodního potenciálu se řadí osmotický, tlakový, matriční a gravitační potenciál (Hejnák 2005, Pavlová 2005). Osmotický potenciál je roven zápornému osmotickému tlaku (Procházka *et al.* 1998). Jedná se o potenciál, který vyjadřuje snížení volné energie, a i samotného vodního potenciálu přítomností osmoticky aktivních látek (Hejnák 2005). Osmotický potenciál nadále brání difuzi molekul rozpouštědla (Kincl a Krpeš 2006).

Tlakový (turgorový) potenciál popisuje tlakový rozdíl od atmosférického tlaku (Hejnák 2005, Procházka *et al.* 1998). Tlaková složka vyjadřuje napětí buněčných stěn při osmotickém příjmu vody do buňky (Kincl a Krpeš 2006). Dosažené hodnoty mohou být jak pozitivní, tak i negativní (např. v cévách) (Hejnák 2005, Procházka *et al.* 1998). Hodnoty závisí především na rozdílu vodních potenciálů mezi sledovanou buňkou a sousedícími buňkami, avšak i na elasticitě buněčných stěn (Kincl a Krpeš 2006). V případě, že je turgor větší nežli síly, které ho vyrovnávají, dochází k plazmoptýze neboli k narušení celistvosti buněčné stěny a dezintegraci protoplastu. V xylému tlakový potenciál tlačí vodu do nadzemních částí rostliny a tuto sílu označujeme jako kořenový vztlak. V situaci, kdy má rostlina nedostatek vody, dochází ke smršťování protoplastu. Z důvodu smrštění, protoplast přestane vyplňovat prostor omezený buněčnou stěnou a hydrostatický tlak v buňce má nižší hodnoty nežli atmosférický tlak (Pavlová 2005).

Ve srovnání s osmotickou a tlakovou složkou, mají zbývající dvě komponenty celkového vodního potenciálu (tj. matriční a gravitační potenciál) ve fyziologii rostlin většinou menší význam. Matriční potenciál vyjadřuje snížení vodního potenciálu a z toho důvodu jsou jeho hodnoty záporné (Hejnák 2005). Jedná se o potenciál tenké vrstvy vody, která se vyskytuje v kapilárních prostorech buněčných stěn či pevně přiléhá k povrchu bobtnajících koloidů (Pavlová 2005). Gravitační potenciál je určen působením gravitace a polohou vody v gravitačním poli a jeho vliv je třeba uvažovat např. v případě transportu vody do korun vysokých stromů (Pavlová 2005).

Vodní potenciál a jeho složky závisí na určitých podmínkách prostředí. Zejména se jeho hodnota mění v závislosti na půdní vlhkosti. V případě, kdy je stanoviště sušší, bývá vodní potenciál buněk nižší. Změny vodního potenciálu jsou zaznamenány i během dne, za poledne se snižuje a poté opět hodnoty stoupají. Hodnoty se mění i podle postavení pletiv ke světovým stranám (Kincl a Krpeš 2006).

1.5.7 Hydraulická vodivost

Hydraulická vodivost xylému je dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje transport vody rostlinou. Platí, že je-li hydraulická vodivost mezi dvěma místy v rostlině vyšší, bude vyšší i objemový tok vody mezi těmito dvěma místy (za předpokladu stejného rozdílu vodního potenciálu). Hydraulická vodivost xylémových cév je závislá zejména na průměru a délce cév a na viskozitě protékající kapaliny. Hydraulická vodivost cévy se značí L a její hodnotu lze vypočítat ze vzorce, který je odvozen z Hagen-Poiseuillova zákona (rovnice č. 1) (Vinter 2008).

$$L = \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta \cdot \Delta x}$$

Rovnice 1 Hydraulická vodivost

(π = Ludolfovo číslo, r = poloměr cévy, η = dynamická viskozita kapaliny, Δx = délka trubice)

Z Rovnice 1 je patrné, že hydraulická vodivost roste se čtvrtou mocninou poloměru cév. To znamená, že i malý rozdíl ve velikosti cévy má velký vliv na hydraulickou vodivost. Průměr cév je proto považován za důležitý parametr vodního transportu a bývá často využíván pro srovnání hydraulické efektivity xylému mezi druhy, orgány rostlin či mezi rostlinami pěstovanými v různých podmínkách prostředí (Hacke et al. 2017).

Výpočet hydraulické vodivosti podle Hagen-Poiseuillova zákona však představuje idealizovanou situaci a skutečná hydraulická vodivost cév je většinou nižší než vypočtená hodnota (McCulloh et al. 2010). Je třeba brát v potaz, že stěny cévních elementů nejsou hladké, čímž je jejich hydraulická vodivost snížena. Pohyb kapaliny v cévách není homogenní. Nejrychleji se kapalina pohybuje v centrální části cévy a směrem ke stěnám se rychlost třením snižuje. Dalším faktorem, který snižuje efektivitu transportu xylému jako celku, je pak též odpor v membránách ztenčení (Sperry a Hacke 2004), počet a komplikovanost vzájemných propojení mezi jednotlivými cévami (Brodersen et al. 2011).

2 Praktická část

2.1 Metodika

2.1.1 Odběr vzorků a stanovištní poměry

Vzorky kořenů pro praktickou část bakalářské práce byly odebírány na pozemcích Výzkumného a šlechtitelského ústavu ovocnářského v Holovousích. Ústav ovocnářský se nachází v obci Holovousy ve východních Čechách mezi městy Jičín a Hradec Králové (VŠÚO Holovousy s.r.o. 2021). Výzkumný ústav ovocnářský byl založen 1. března roku 1951 a stal se jedním z ústavů Ministerstva zemědělství ČSR. Dne 11. června roku 1997 vznikl Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský, který se zabývá problematikou ovocnářského výzkumu většiny druhů ovocných stromů mírného klimatického pásma. Holovousy spadají do teplého, mírně vlhkého klimatické regionu, kde je průměrný úhrn srážek 550 – 650 mm a průměrná roční teplota 8 – 9 °C. Půdotvorný substrát tvoří spraše a přítomný typ půdy je hnědozem (Česká geologická služba 2020).

2.1.2 Rostlinný materiál

Pro odběr kořenů byly vybrány dvě odrůdy ovocných dřevin, odrůda 'Jonagold' v případě jabloně (*Malus ×domestica* Borkh) a odrůda 'Williamsova' v případě hrušně (*Pyrus communis* L.). V případě jabloní byla odrůda naroubovaná na slabě rostoucí podnož J-TE-G a na bujně rostoucí podnož J-TE-H. U hrušní byla použita slabě rostoucí kdouloňová podnož S1 a bujně rostoucí podnož hrušňový semenáč (označena PS).

Odebrané kořeny se následně rozdělily podle hrubosti neboli velikosti v průměru kořene do pěti velikostních skupin, označených jako C1 – C5. Velikostní kategorii C1 tvořily největší kořeny, které měly průměrnou velikost kořene okolo 24 mm. Kořeny z kategorie C2 byly o průměrné velikosti 16 mm a z kategorie C3 o průměrné velikosti 9 mm. Velikostní kategorii C4 tvořily kořeny o průměrné velikosti 5 mm. Kategorie C5 zahrnovala nejmenší kořeny, které byly o velikosti 3 mm.

2.1.3 Příprava a řezání vzorků

Pro každou ze čtyř podnoží (J-TE-G, J-TE-H, S1, PS) a každou z pěti velikostních kategorií (C1-C5) bylo odebráno šest kořenů (celkem tedy 120 vzorků). Ze dvou stromů určité podnože (J-TE-G, J-TE-H, S1, PS) se odebraly kořeny ze všech velikostních

kategorií. Od každého stromu se vybraly tři kořeny. Z kořenů se odkrojila část dlouhá 2 – 3 cm. Odebraný kousek kořenu se očistil kohoutkovou vodou od přítomné hlíny. Následně se omytý kořen umístil pod digitální mikroskop (Dino-Lite AM4113T, AnMo Electronics Corporation, Tajwan), kde se vyfotila plocha příčného řezu. Plocha kořenů z velikostní kategorie C1 se kvůli jejich velikosti fotila pomocí skeneru (Perfection V370 Photo, Epson, USA). Vzorek kořene byl poté upevněn do sáňkového mikrotomu (GSL1, Swiss Federal Research Institute WSL, Švýcarsko) a během řezání byl pravidelně vlhčen destilovanou vodou, aby se zamezilo jeho vyschnutí. Pomocí mikrotomu byly následně tvořeny příčné řezy kořenů o tloušťce 40 – 50 μm . Zhotovené řezy se štětečkem vkládaly do plastových kalíšků s destilovanou vodou.



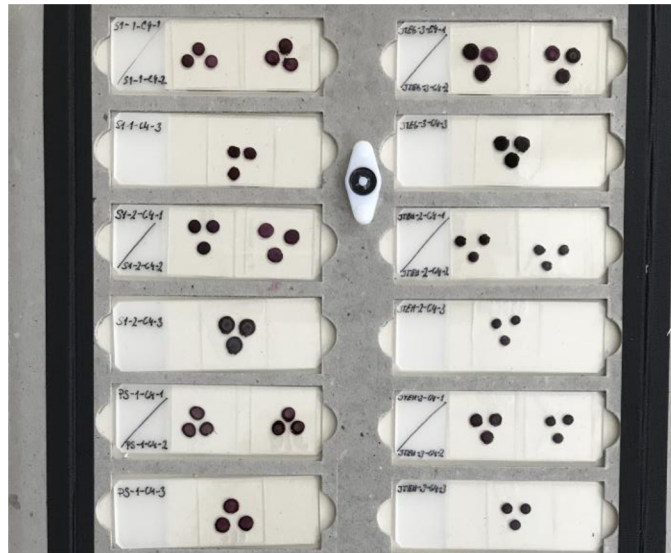
Obrázek 1 Vyfocená plocha kořene podnože J-TE-G

2.1.4 Barvení řezů

Pro lepší viditelnost xylému se musí řez kořene obarvit, aby veškeré xylémové struktury byly pod mikroskopem dobře viditelné. Pro barvení vzorků jsme zvolili směs barviva Safraninu a Alcianové modři (v poměru 0.35:0.65), do kterého jsme na dvě minuty zhotovené řezy vložili. Po uplynutí stanoveného času se řezy dvakrát opláchly v destilované vodě, z důvodu odstranění přebytečné barvy. Poté následovala ethanolová řada, pomocí které došlo k odvodnění řezu. Řez se umístil nejprve na 2 minuty do 50% ethanolu. Po uplynutí se vzorek vložil na 2 minuty do 75% ethanolu a následně na další 2 minuty do 96% ethanolu. Následně se na dobu 1 minuty řez vložil do čistého 100% ethanolu. V celém závěru odvodnění se umístil řez do rozpouštědla Neo-Clear, kde se ponechal na 2 minuty. Během celého procesu se řez před umístěním do další chemikálie osušil, aby nedošlo ke smísení chemikálií.

2.1.5 Tvorba trvalého preparátu

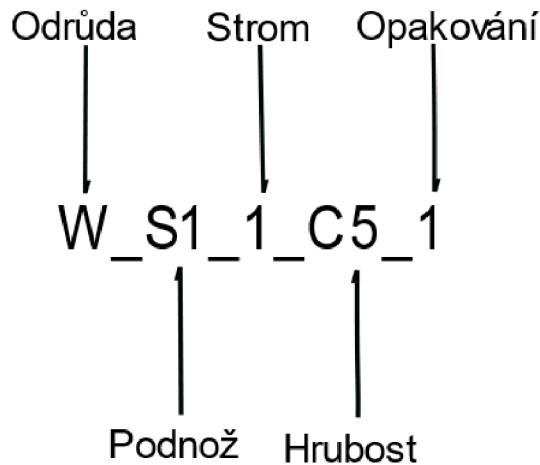
Zhotovený a obarvený řez se vložil na čisté podložní sklíčko. Na podložním sklíčku bylo nanášeno uzavírací médium Neo-Mount. Do média se pomocí pinzety přenášely jednotlivé řezy, které byly opatrně překryty krycím sklíčkem. V samém závěru byla na podložní sklíčko napsaná zkratka, která značila, o jaký kořen podnože a velikosti se jedná.



Obrázek 2 Trvalé preparáty

2.1.6 Značení trvalého preparátu

Pro výrobu trvalého preparátu byly ze dvou stromů podnože vybrány tři kořeny ze všech velikostních kategorií. Od každého kořenu byly vybrány tři nejpovedenější řezy, které se následně barvily. Na obr. 3 je příklad značení trvalého preparátu. Značení udává, o jakou odrůdu stromu se jedná. Následně se označuje druh podnože (J-TE-G, J-TE-H, S1, PS) a strom, ze kterého proběhl odběr kořenů. Poté se udává hrubost neboli velikostní kategorie kořene (C1, C2, C3, C4, C5). Na posledním místě je opakování, respektive o jaký kořen se ze tří vybraných se jedná.



Obrázek 3 Příklad značení trvalého preparátu

2.1.7 Fotografování vzorků

Zhotovené trvalé preparáty byly pozorovány pod digitálním mikroskopem (VHX-7000, Keyence, Japonsko) při zvětšení 17- 48x. Vybrané řezy byly poté nafoceny se zaměřením na xylém a jeho struktury.

2.1.8 Vyhodnocení fotografií

Pořízené fotografie řezů kořenů se přesunuly do programu ImageJ. Zde se za pomoci funkce „měřítko“ nastavilo příslušné zvětšení snímků a následně se změřil průměr a plocha kořene a průměr a plocha xylému. Další struktury, která se z fotografií měřily byly cévy. Za pomoci funkce „magická hůlka“ se měřilo množství přítomných cév v xylému. Před samotným počítáním cév se musela u této funkce nastavit barevná tolerance z důvodu, aby byla označena pouze céva, a ne jiný segment kořenu. Změřena byla celková plocha lumenu cévy, průměr cév za předpokladu kruhového tvaru. Z vypočtených velikostí jednotlivých cév byl pak vypočítán hydraulicky vážený průměr cév. U řezů s větší plochou se vytvořila výseč kořenu, ve které se cévy spočítaly. Vyšlé hodnoty z výseče byly následně přepočítané na celkovou plochu xylému.

2.1.9 Zpracování a analýza dat

Data naměřené v programu ImageJ se převedla do tabulkového procesoru Excel, kde probíhal výpočet dalších parametrů. Vypočteno bylo relativní zastoupení xylému podle vzorečku, kde se dělily hodnoty průměru xylému s hodnotami průměru kořenu. Hodnota hustoty cév se spočítala jako počet cév na jednotku plochy. Dále byl vypočten hydraulicky vážený průměr (D_h) dle vzorce:

$$D_h = \left(\frac{\sum D^4}{n} \right)^{1/4}$$

Rovnice 2 Hydraulicky vážený průměr

(D = průměr cévy, n = počet cév)

Přehled všech měřených parametrů je uveden v Tabulce 1.

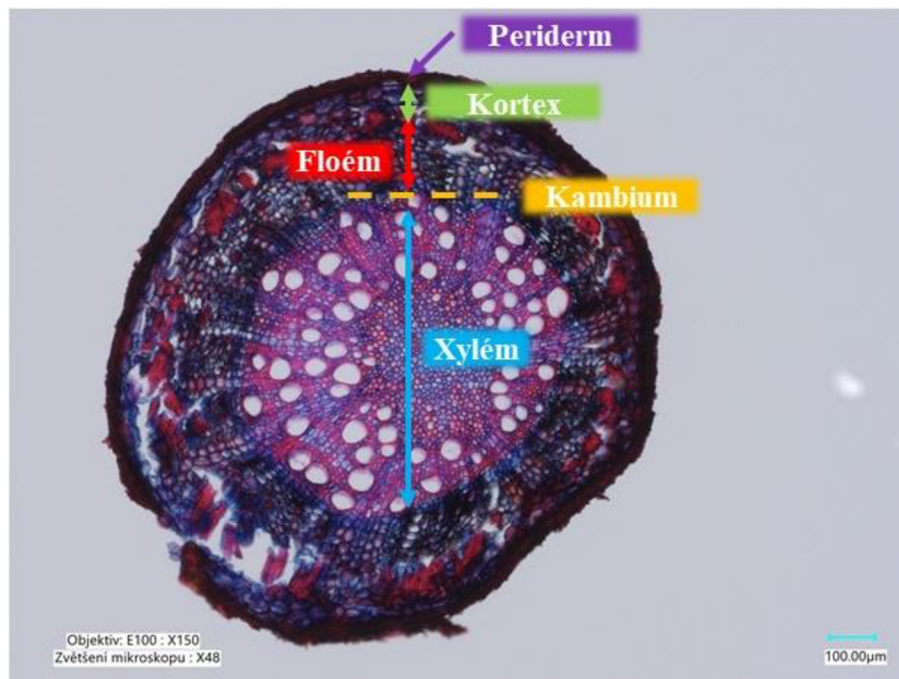
Proměnná	Veličina	Definice
Plocha kořene	mm ²	Plocha příčného řezu kořene
Plocha xylému	mm ²	Plocha příčného řezu xylému
Průměr kořene	mm	Průměr kořene
Průměr xylému	mm	Průměr xylému (xylémového válce)
Relativní průměr xylému	%	Procento z celkového průměru kořene
Plocha výseče	mm ²	Plocha výseče (masky), ze které byly měřeny velikosti cév
Počet cév		Počet cév ve výseči, pro které byl měřen průměr
Hustota cév	počet/mm ²	Počet cév na jednotku plochy xylému
Hydraulicky vážený průměr	um	Odráží lépe hydraulickou funkci. Klade větší váhu na větší cévy, které jsou klíčové z hlediska hydraulické vodivosti dle Hagen-Poiseuilleova zákona

Tabulka 1 Přehled sledovaných parametrů

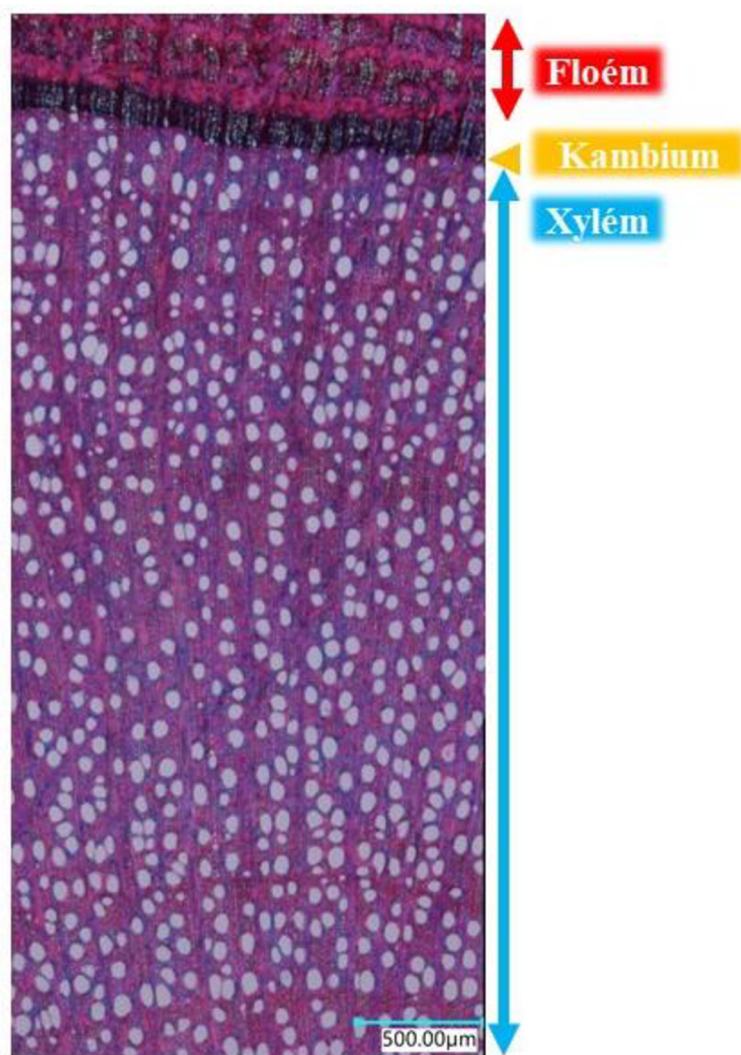
2.2 Výsledky

2.2.1 Anatomická struktura xylému

Na příčných řezech kořenů jabloní a hrušní je možné pozorovat celkovou anatomickou stavbu kořene. I nejmenší kořeny z velikostní kategorie C5 již vykazovaly sekundární tloušťnutí a bylo tedy možné rozlišit sekundární xylém a sekundární floém, které vznikly činností kambia (Obr. 4 a 5). Vnější vrstva kůry kořenů pak byla tvořena sekundárním krycím pletivem (peridermem).

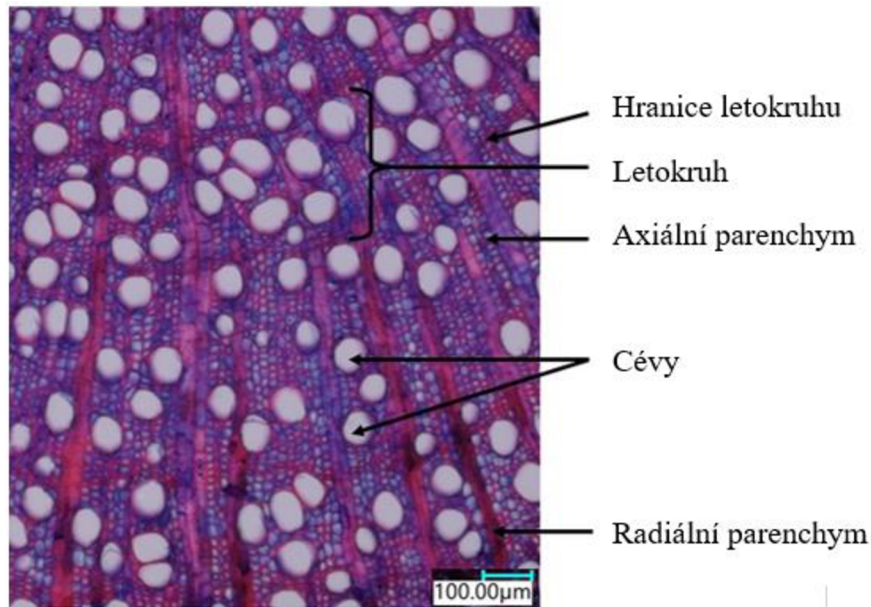


Obrázek 4 Anatomická struktura kořene C5 podnože J-TE-H (zvětšení: 48x)

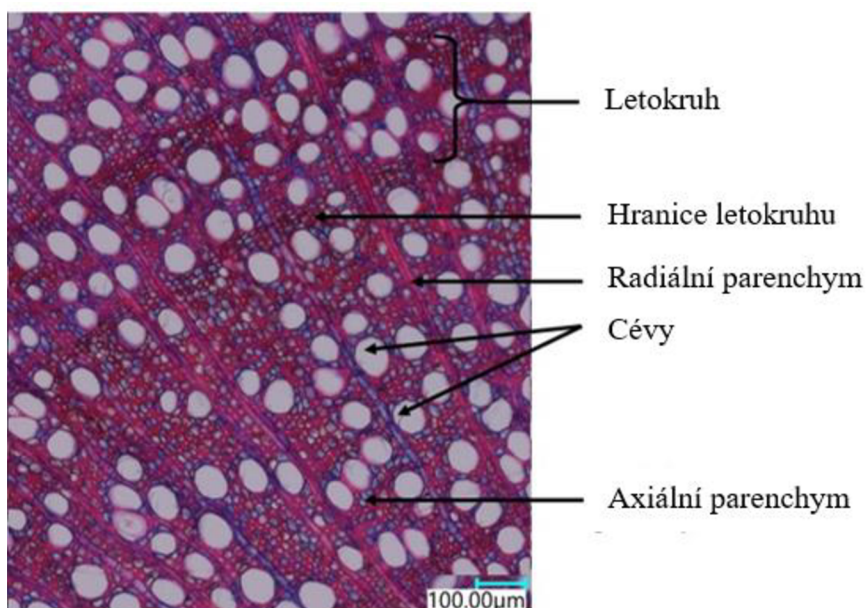


Obrázek 5 Anatomická struktura kořene C3 podnože S1 (zvětšení: 17x)

Činností kambia se do středu kořene produkoval sekundární xylém, který obsahoval vodivé cévní elementy, cévy. Příčný řez se vedl kolmo k ose kořene. Z toho důvodu jsou na řezu kořenu veškeré vodivé elementy xylému naskrz protnuty (Obr. 6). Periodickým přírůstkem dřeva s mírně odlišnou anatomickou strukturou (rozdíly ve velikosti buněk a tloušťce buněčných stěn) vznikaly letokruhy. Každý letokruh vznikl za jedno vegetační období. Dalším anatomickým prvkem v xylému byly parenchymatické buňky s transportní a zásobní funkcí. Parenchymatické buňky, které byly uspořádané radiálně, vytvářely tzv. paprsky, a byly patrné i při nižším zvětšení. Parenchymatické buňky uložené paralelně s osou cév, označované jako axiální parenchym, byly patrné při větším zvětšení (Obr. 6 a 7.).



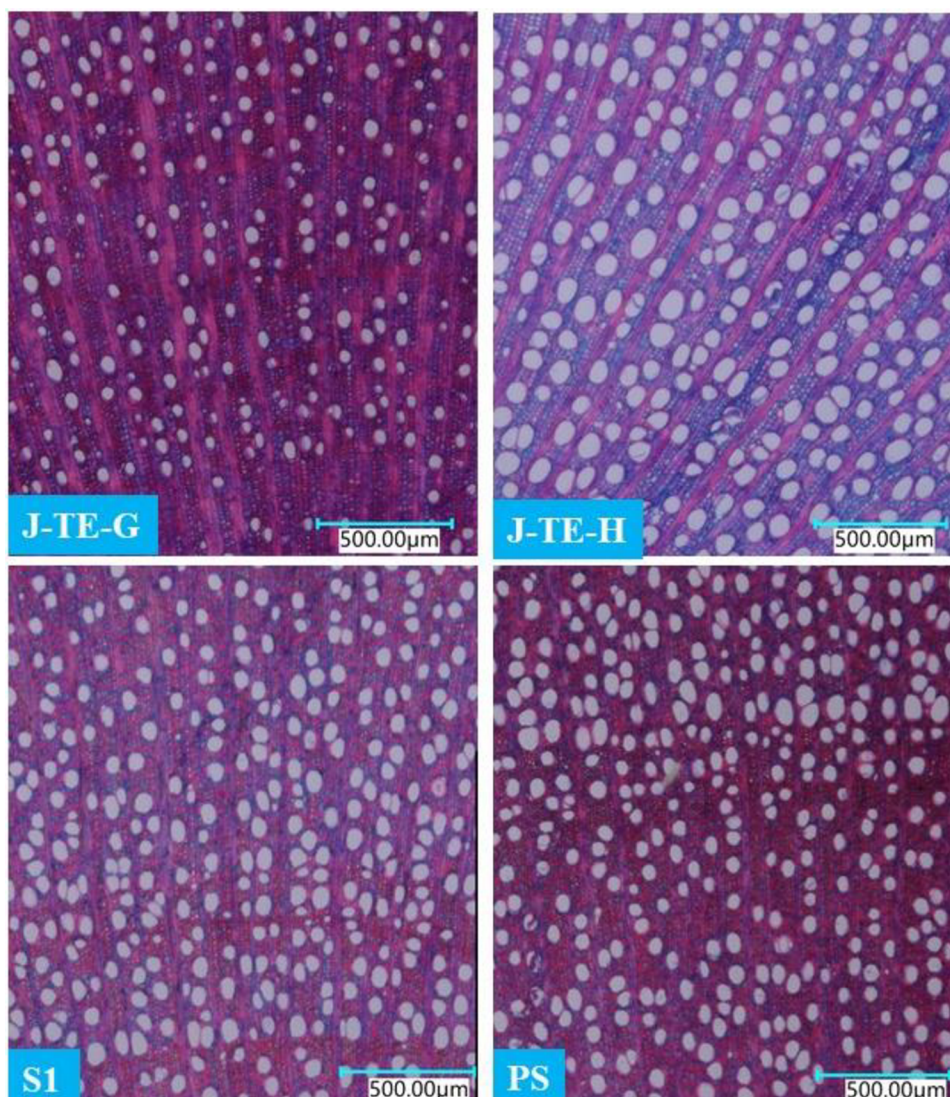
Obrázek 6 Anatomická struktura xylému kořenu C3 podnože J-TE-H (zvětšení 32x)



Obrázek 7 Anatomická struktura xylému kořenu C3 podnože PS (zvětšení 32x)

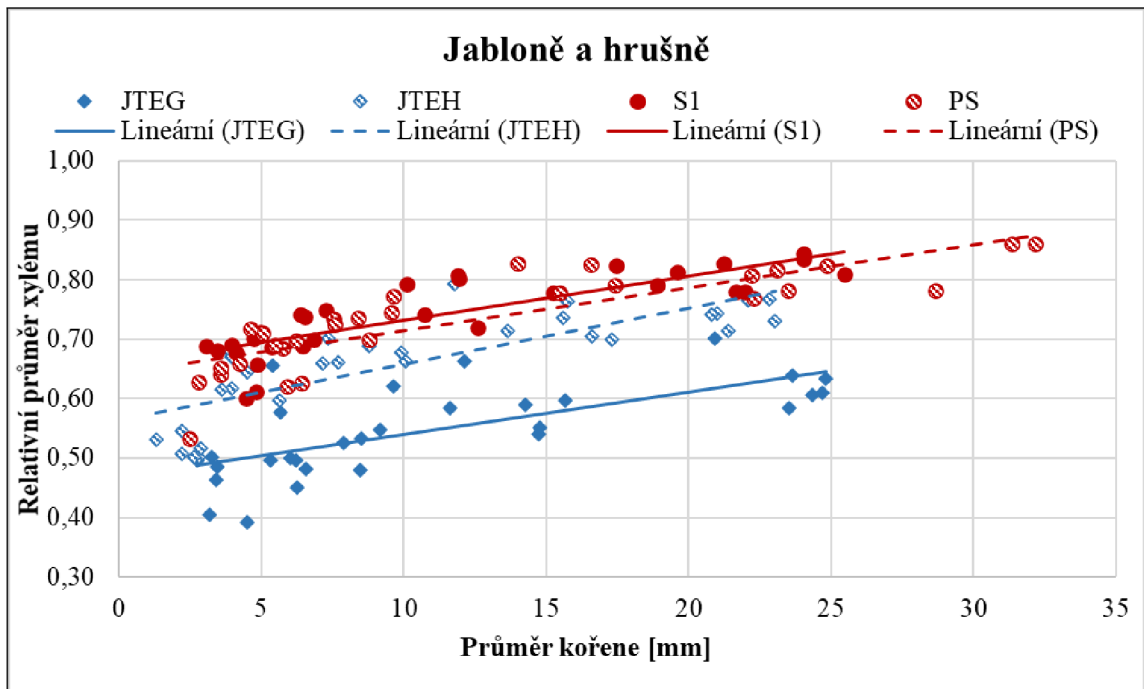
Na Obr. 8 je porovnání anatomické stavby xylému kořenů kategorie C1 (tj. kořeny s průměrem cca 25 mm) u slabě (J-TE-G, S1) a silně (J-TE-H, PS) rostoucích podnoží jabloní a hrušní. Na příčném řezu jsou patrné rozdíly mezi jednotlivými ovocnými dřevinami. Xylém u jabloní má obecně menší množství vodivých elementů nežli xylém u hrušní. Nižší počet cév je výrazněji viditelný u podnože jabloně J-TE-G, u které je znatelná i menší velikost vodivých elementů. Oproti podnoží J-TE-G se naopak podnož

J-TE-H v množství a velikosti cév oběma hrušňovým podnožím podobá. Rozdíly ve velikosti cév mezi jednotlivými podnožemi hrušní (S1 a PS) není na obr.8 zcela zřetelná a vodivé elementy se zdají podobně velké. Tyto předběžné závěry plynoucí z vizuálního hodnocení anatomických rozdílů jsou v další části práce podpořeny kvantitativními měřeními.



Obrázek 8 Anatomická struktura xylému kořenů C1 (zvětšení 17x)

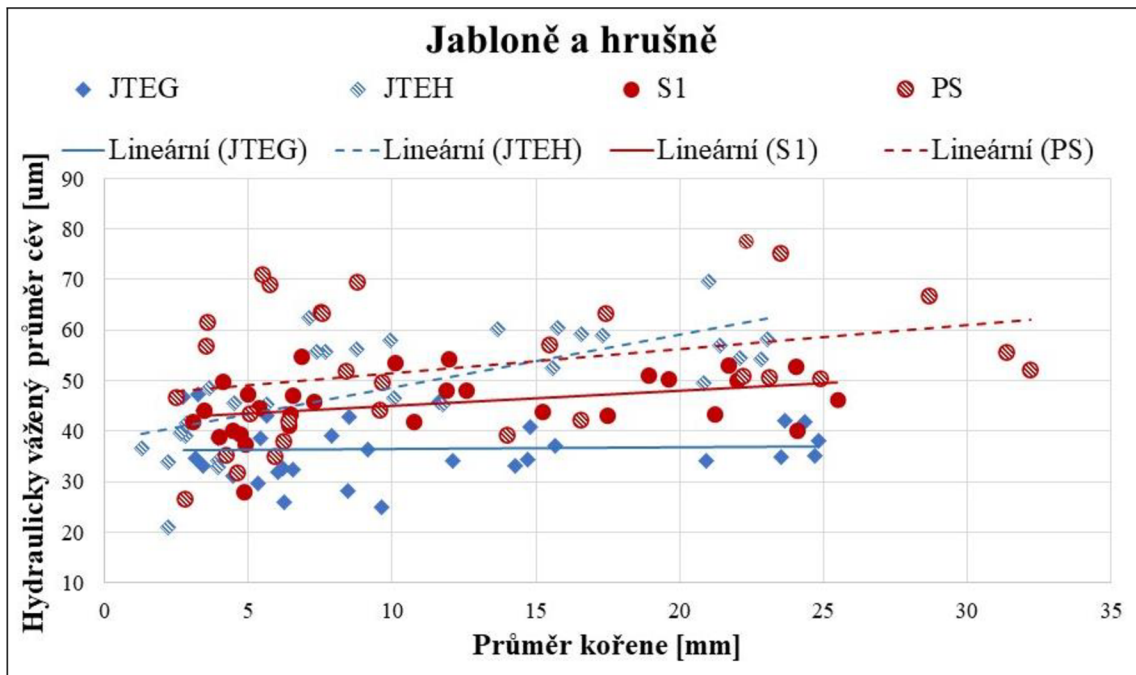
2.2.2 Relativní průměr xylému



Graf 1 Relativní průměr xylému

Z prvního uvedeného grafu lze vyčíst relativní zastoupení xylému (vůči kůře) na příčném řezu kořenem. Je zřejmé, že relativní průměr xylému zaujímá vyšší hodnoty u podnoží hrušní. U obou podnoží hrušní (S1, PS) jsou hodnoty průměru xylému velmi podobné a v grafu se překrývají. Mezi podnožemi jabloní jsou rozdíly hodnot více patrné. V případě podnože J-TE-H se hodnoty průměru xylému přibližují naměřeným hodnotám hrušní a v některých případech se překrývají. Oproti tomu podnož J-TE-G má hodnoty průměru xylému nejnižší. Lze usoudit, že s rostoucím průměrem kořene dochází ke zvětšování relativního průměru xylému. Z toho důvodu jsou největší rozměry relativního průměru xylému u kořenů kategorie C1.

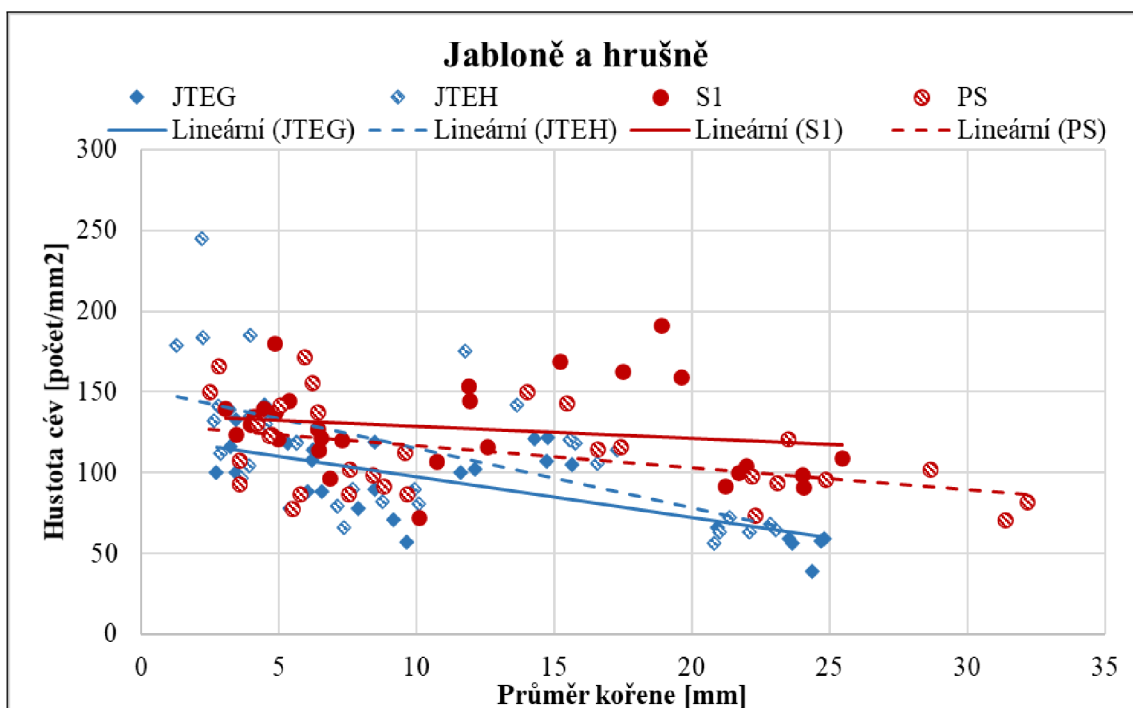
2.2.3 Hydraulicky vážený průměr cév



Graf 2 Hydraulicky vážený průměr cév

Z druhého grafu lze vyčíst hydraulicky vážený průměr cév na příčném řezu kořenů. Hydraulicky vážený průměr cév, klade větší důraz na větší cévy, které se nacházejí u kořenů větších velikostních kategorií. Z toho důvodu je v grafu zaznamenaná pozitivní závislost. Pokud je kořen o větších rozměrech, hodnoty hydraulicky váženého průměru cév budou vyšší. Pozitivní závislost byla pozorována u všech podnoží. Je zřejmé, že celkově vyšší naměřené hodnoty byly zaznamenány u hrušňových podnoží (S1 a PS). U silně rostoucí podnože jabloně (J-TE-H) jsou však naměřené hodnoty s hrušňovými podnožemi podobné. Nejmenších hodnot dosáhla jabloňová podnož J-TE-G, u které se s rostoucím průměrem kořene hodnoty hydraulicky váženého průměru cév prakticky neměnily.

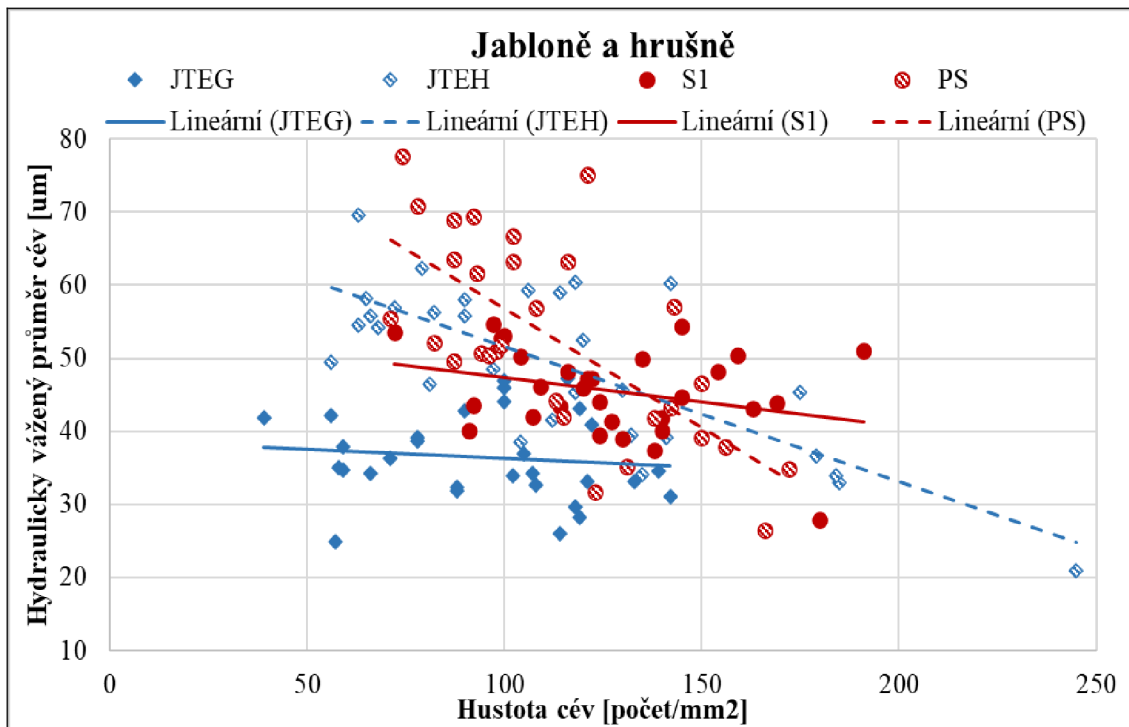
2.2.4 Hustota cév



Graf 3 Hustota cév

Z třetího uvedeného grafu lze vyčíst hustotu cév (tzn. počet cév na jednotku plochy xylému). Je zřejmé, že celková hustota cév dosahuje vyšších hodnot u podnoží hrušní, přičemž podnož S1 má oproti podnoží PS o něco málo vyšší hustotu cév. Několik kořenů s průměrem 2–6 mm podnože PS mělo hustotu cév nad 150. U jabloní podnože J-TE-G je zaznamenána u několika kořenů vyšší hustota cév. Jedná se o kořeny s průměrem 1–5 mm a 10–15 mm, kdy hustota cév přesahuje hodnoty 150. Celkově se hodnoty hustoty cév mezi podnožemi J-TE-G a J-TE-H značně neliší. U kořenů s nejmenším průměrem, se hodnoty cév všech podnoží překrývají. Z Grafu 3 lze celkově odvodit, že s rostoucím průměrem kořene se snižuje hustota cév v xylému kořene.

2.2.5 Hydraulicky vážený průměr cév, hustota cév



Graf 4 Hydraulicky vážený průměr cév, hustota cév

Závislost mezi hustotou cév a hydraulicky váženým průměrem je vynesena v Grafu 4. U tohoto grafu se počítalo s negativní závislostí. Pokud je hydraulicky vážený průměr cév vyšší, tím bude hustota cév nižší. Je to z toho důvodu, že čím jsou cévy větší, tak v kořenech zaujímají více místa nežli cévy o menších rozměrech a na jednotku plochy xylému se jich tudíž vejde méně. Negativní závislost byla pozorována u všech čtyřech podnoží, přičemž v případě obou studovaných druhů byl sklon regresní přímky méně strmý u slabě rostoucích podnoží. Je patrné, že celkově vyšší hodnoty jsou naměřeny u podnoží hrušně (S1, PS). Jabloňová podnož J-TE-H má však hodnoty průměru cév a hustoty cév s podnožemi hrušně podobné. Nejmenší hodnoty hustoty cév a relativního váženého průměru jsou zaznamenány u podnože jabloně J-TE-G. V xylému kořenu u této podnože se hydraulicky vážený průměr cév s narůstající hustotou cév ve velké míře nemění.

3 Diskuze

Jabloně (*Malus sp.*) a hrušně (*Pyrus sp.*) patří mezi nejstarší ovocné plodiny na světě. Tyto ovocné druhy jsou pěstovány v mírném klimatickém pásmu a stále častěji i v tropických oblastech (Jackson 2003). Pěstování jabloní a hrušní je v České republice nedílnou složkou českého hospodářství a ekonomiky. Úroda ovoce však může být negativně ovlivněna průběhem počasí, přičemž pozdní mrazy a sucho patří k nejvýznamnějším faktorům, které mohou zapříčinit snížení výnosu ovocných stromů (Buchtová 2020). S probíhající klimatickou změnou lze očekávat, že projevy sucha budou častější a intenzivnější. Schopnost ovocných stromů odolávat suchu může být podmíněna efektivním příjmem a transportem vody v kořenech.

Tato bakalářská práce je zaměřena na porovnání hydraulické architektury kořenového systému jabloní a hrušní. Hlavními studovanými faktory kořenových systémů ovocných dřevin byly relativní průměr xylému, hydraulicky vážený průměr cév a hustota cév, které mají zásadní vliv na transportní funkci xylému. Pro měření námi zvolených parametrů byly vybrány kořeny od jabloní a hrušní slabě a silně rostoucích podnoží. U jabloní byla zvolena slabě rostoucí podnož J-TE-G a silně rostoucí podnož J-TE-H. Od hrušní byla vybraná slabě rostoucí podnož S1 a silně rostoucí podnož PS. Basile a DeJong (2018) uvádí, že podnože s odlišnou vigorositou růstu mají rozdílnou anatomii xylému. Z toho důvodu byly anatomické parametry studovány na podnožích s rozdílnou vigorositou. Srovnání silně a slabě rostoucích podnoží však nebylo hlavním předmětem mé bakalářské práce. Porovnání slabě a silně rostoucích podnoží jabloní a hrušní bylo zpracováno v bakalářské práci Marie Jirmanové (Jirmanová 2021).

K měření anatomických a morfologických parametrů byly použity kořeny o různých velikostech které se pohybovaly od 3 do 24 mm, neboť jsme předpokládali, že velikost cév se mění i s velikostí kořenů (Olson et al. 2021).

Výsledky měření potvrzují námi stanovenou hypotézu, že hrušně v porovnání s jabloněmi mají kořenovou soustavu s odlišnými vlastnostmi. Podle Jackson (2003) je variace distribuce a rozsahu kořenového systému důležitá pro příjem a transport vody. Jackson (2003) uvádí, že kořenový systém jabloní zasahuje do hloubek až 1,6 m. U mladých stromků jsou však kořeny méně rozvětvené a vyskytují se převážně mělce v půdě. Podle Jacksona (2003) se dle provedených experimentů jabloně vyskytovaly v oblastech s vysokou vlhkostí půdy. Oproti jabloním hrušně upřednostňují teple

stanoviště se suchými půdami a jejich kořeny mohou dosahovat hloubky až několika metrů (Hieke and Pinc 1978). Jelikož kořenový systém hrušní zasahuje do větších hloubek, předpokládali jsme, že xylém hrušní je lépe uzpůsobený pro hydraulický transport. Výsledky bakalářské práce ukazují, že relativní průměr xylému je vyšší u kořenů hrušní nežli u jabloní (Graf 1), což potvrzuje naši hypotézu. Hodnoty hydraulického váženého průměru u hrušní a jabloní se velmi podobaly v případě silně rostoucích podnoží (PS a J-TE-H). V případě slabě rostoucích podnoží (S1 a J-TE-G) byl průměr cév větší u hrušní, což je opět v souladu s naší hypotézou (Graf 2). Hydraulicky vážený průměr cév, klade větší váhu na větší cévy, které jsou klíčové z hlediska hydraulické vodivosti dle Hagen-Poiseuilleova zákona (McCulloh et al. 2010). Podle provedených pokusů Atkinson et al. (2003) může být příčinou nižší hydraulické vodivosti slabě rostoucí podnože jabloně fakt, že v místě, kde se dřevina roubuje, je výskyt cév o menším průměru. Měřená hustota cév byla u kořenů nejmenších průměru u obou dřevin podobná. S růstem kořenů se však začala hustota cév snižovat, přičemž pokles byl mírnější v případě hrušní. Silnější kořeny hrušní proto měly vyšší hodnoty hustoty cév v porovnání s jabloněmi (Graf 3). Tento výsledek opět naznačuje lepší transportní vlastnosti xylému hrušní nežli jabloní a je ve shodě s námi stanovenou hypotézou. Ve výsledcích se počítalo s negativní závislostí mezi hustotou cév a hydraulicky váženým průměrem (Graf 4). Z důvodu, že cévy o větším průměru zaujímají více místa, v kořenech jich bude méně.

Studovaná hypotéza, že kořenový systém hrušní má lépe uzpůsobenou hydraulickou architekturu pro transport vody a minerálních látek, se tedy potvrdila. U hrušní zaujímá xylém nejen větší plochu příčného řezu kořenem, ale obsahuje také více cév a tyto cévy jsou zpravidla většího průměru v porovnání s jabloněmi. Rozdíly anatomických struktur jabloní a hrušní dobře odpovídají odlišným stanovištním podmínkám obou druhů a rozsahu jejich kořenových systémů. Hrušně s rozvětveným kořenovým systémem a schopností pronikat do hlubších vrstev půdy, absorbují vodu a minerální látky z většího objemu substrátu nežli jabloně s méně rozvětvenou a mělce zasahující kořenovou soustavou, a potřebují tedy xylém s vyšší hydraulickou efektivitou.

Výsledky mé bakalářské práce dále dokládají, že velikost kořenů má důležitý vliv na anatomii xylému, neboť hodnoty všech měřených parametrů se měnily v závislosti na průměru kořene. Dosud bylo zjištěno, že průměr cév v xylému se rozšiřuje od špičky kmene stromů směrem k jeho bázi (Olson et al. 2021). V porovnání s nadzemními

částmi rostlin jsou změny ve velikosti cév v kořenech mnohem méně prostudovány. Kirfel et al. (2017) studovali závislost velikosti a hustoty cév na průměru kořene u buku lesního (*Fagus sylvatica*). Jejich výsledky se s našimi výsledky shodují, v situaci, kdy byla zpozorovaná změna anatomických parametrů xylému, který se s velikostí kořene měnil. Z našich výsledků i výsledků Kirfel et al. (2017) bylo potvrzeno, že celková hustota cév se s růstem kořene snižuje. Z našich výsledků bylo patrné, že hrušně, jako hluboce kořenící dřeviny mají lépe uzpůsobený xylém pro transportní funkci nežli mělce kořenící jabloně. Z naměřených hodnot Kirfel et al. (2017) však vyplynulo, že hloubka umístění kořenů neovlivňuje anatomické parametry xylému. Zjištění, že se hodnoty anatomických parametrů mění v závislosti na velikosti kořene, je důležité brát v úvahu, pokud chceme provést srovnání druhů nebo např. slabě a silně rostoucí podnože. Z tohoto pohledu lze doporučit, aby srovnání bylo prováděno na kořenech stejných rozměrů.

4 Závěr

Jabloně a hrušně jsou nepostradatelnými ovocnými dřevinami v českém ovocnářství. Přestože jsou si dle systematického rozdělení tyto dřeviny velmi blízké, jsou u nich znatelné anatomické a morfologické odlišnosti. Rozdíly v anatomii a morfologii kořenového systému jsou spjaté s různými stanovištními podmínkami obou ovocných dřevin. Jabloně jsou dřevinami kořenicími na vlhčích substrátech na rozdíl od toho hrušně vyhledávají suché půdy.

Hlavním cílem bakalářské práce bylo popsání anatomické struktury kořenů silně a slabě rostoucích podnoží jabloní a hrušní. Ze zhotovených preparátů byly měřeny morfologické a anatomické parametry na příčných řezech kořeny. Získaná data byla měřena v xylémové části kořenů a vypovídají o hydraulické vodivosti kořenových systémů. Z výsledků měření se potvrdila námi stanovená hypotéza, kdy jsme se domnívali, že kořenový systém hrušní bude lépe přizpůsobený na transport vody a minerálních látek nežli kořenový systém jabloní. Z důvodu, že hrušně rostou převážně na sušších půdách, jejich kořenový systém musí být uzpůsobený na nasávání vody ze substrátů s nízkým obsahem vody. Oproti tomu jabloně rostoucí na zamokřených půdách mají kořenový systém pro transport vody a minerálních látek v porovnání s hrušněmi méně vyvinutý. V souladu s tímto předpokladem výsledky měření prokázaly, že kořeny hrušní mají větší relativní průměr xylému oproti jabloním, u kterých byly hodnoty nižší. Námi stanovená hypotéza byla podpořena i výsledky, které ukázaly, že xylém hrušní obsahuje cévy, jenž mají vyšší hydraulicky vážený průměr nežli cévy u jabloní. Celkově vyšší hustota cév byla zaznamenána u hrušní, zejména u kořenů z větších velikostních kategorií. U kořenů o menším kořenovém průměru se hodnoty hustoty cév jabloní a hrušní překrývaly.

Měřené hodnoty se měnily i s rozdílným průměrem kořene. Je možné usoudit, že s rostoucím průměrem kořene dochází ke zvětšování relativního průměru xylému. Během zvětšování průměru kořene roste i hydraulicky vážený průměr cév. Z důvodu, že cévy o největších průměrech se nacházejí u největších velikostních kategorií kořenů, bude hustota cév s rostoucím průměrem kořene klesat.

Seznam literatury

- 1) Atkinson CJ, Else MA, Taylor L, Dover CJ (2003) Root and stem hydraulic conductivity as determinants of growth potential in grafted trees of apple (*Malus pumila* Mill.). *J Exp Bot* 54:1221–1229.
- 2) Basile B, DeJong TM (2019) Control of Fruit Tree Vigor Induced by Dwarfing Rootstocks. In: *Horticultural Reviews*, Volume 46, 1. John Wiley & Sons, Inc, New York, pp 39–97.
- 3) Blažek J, Beneš V, Dlouhá J, Janečková M, Kneifl V, Kosina J, Pinc M, Paprštejn F, Pražák M, Plíšek B, Svoboda A, Staněk J, Sus J (1998) *Ovocnictví*, 1. Český zahrádkářský svaz, Praha.
- 4) Brodersen CR, Lee EF, Choat B, Jansen S, Phillips RJ, Shackel KA, McElrone AJ, Matthews MA (2011) Automated analysis of three-dimensional xylem networks using high-resolution computed tomography.
- 5) Buchtová I (2020) Situační a výhledová zpráva ovoce. Buchtová I (2020) Situační a výhledová zpráva ovoce. http://eagri.cz/public/web/file/666701/SVZ_Ovoce_12_2020.pdf
- 6) Crang R, Lyons-Sobaski S, Wise R (2018) *Plant Anatomy: A Concept-Based Approach to the Structure of seed Plants*, 1. Springer, Švýcarsko.
- 7) Čunderlík I (2009) *Štruktúra dreva*, 1. Technická univerzita, Zvolen.
- 8) Cuneo IF, Knipfer T, Mandal P, Brodersen CR, McElrone AJ (2018) Water uptake can occur through woody portions of roots and facilitates localized embolism repair in grapevine. *New Phytologist* 218:506–516.
- 9) Dohnálek F (1939) *Ovocný strom a jeho pěstění*. Prometheus, Praha.
- 10) Dostál P (2004) *Anatomie a morfologie rostlin v pojmech a nákresech*, 2. Univerzita Karlova, Praha.
- 11) Dvořák A (1980) *Pěstování jabloní*, 1. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- 12) Ferree DC, Warrington IJ (2003) *Apple: Botany, production and uses*. CABI Pub., Cambridge.

- 13) Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L (2017) An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment* 40:831–845.
- 14) Hejnák V (2005) *Fyziologie rostlin*, 1. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- 15) Hieke K, Pinc M (1978) *Praktická dendrologie*, 1. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- 16) Hnilička F (2004) *Praktická cvičení ze základů fyto techniky (část botanika a fyziologie rostlin)*. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- 17) Jackson JE (2003) *Biology of Horticultural crops: Biology of Apples and Pears*. Cambridge University Press, Ne York.
- 18) Jirmanová M (2021) *Anatomická stavba kořenů slabě a silně rostoucích podnoží*. Bakalářská práce, Univerzita Hradec Králové, Hradec Králové.
- 19) Kalášek J, Richter M (1991) *Jabloně a hrušně na zahrádce*, 1. Zemědělské nakladatelství Brázda, Praha.
- 20) Kincl M, Krpeš V (2006) *Základy fyziologie rostlin*, 3. Ostravská univerzita, Ostrava.
- 21) Kirfel K, Leuschner C, Hertel D, Schuldt B (2017) Influence of Root Diameter and Soil Depth on the Xylem Anatomy of Fine- to Medium-Sized Roots of Mature Beech Trees in the Top- and Subsoil. *Front Plant Sci* 0. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.01194/full> (19 July 2021, date last accessed).
- 22) Kosina J (2008) *Pěstitelské vlastnosti některých slabě vzrůstných jabloňových podnoží*. *Zahradnictví*. <https://www.zahradaweb.cz/pestitelske-vlastnosti-nekterych-slabe-vzrustnych-jablonovych-podnozi/> (17 June 2021, date last accessed).
- 23) Kubát K, Kalina T, Kováč J, Kubátová D, Prach K, Urban Z (2003) *Botanika*, 2. Scientia, Praha.

- 24) Kyncl F (1979) *Ovocnictví: učební text pro střední zemědělské technické školy studijního oboru 42-11-6 Zahradnictví*, 1. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- 25) Lokoč R, Přasličák M, Dovala O, Kubesa S (2013) *Pěstování ovocných stromů a keřů*.
- 26) McCulloh K, Sperry JS, Lachenbruch B, Meinzer FD, Reich PB, Voelker S (2010) Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. US FOREST SERVICE. <https://www.fs.usda.gov/pnw/publications/moving-water-well-comparing-hydraulic-efficiency-twigs-and-trunks-coniferous-ring> (10 July 2021, date last accessed).
- 27) Mészáros M, Laňar L, Kosina J, Náměstek J (2019) Aspects influencing the rootstock – scion performance during long term evaluation in pear orchard. *Horticultural Science* 46 (2019):1–8.
- 28) Musil I, Möllerová J (2005) *Listnaté dřeviny: Přehled dřevin v rámci systému rostlin krytosemenných*. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- 29) Nečas T (2010) *Pěstujeme hrušně a kdouloně*, 1. Grada, Praha.
- 30) Nečas T, Náměstek J, Laňar L, Láčik J, Ondrášek I, Mészáros M, Wolf J, Kosina J (2016) *Metody řízkování podnoží vybraných ovocných druhů*, 1. Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy, Holovousy.
- 31) Nečas T, Göttingerová, M, Ondrášek I, Náměstek J, Wolf J, Kiss T, Laňar L, Mészáros M, Nečasová J, Letocha T (2019) *Inovace ovocnického školkařství: Moderní postupy rozmnožování a dopěstování*.
- 32) Olson ME, Anfodillo T, Gleason SM, McCulloh KA (2021) Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: causes, consequences, and empirical priorities. *New Phytologist* 229:1877–1893.
- 33) Pavlová L (2005) *Fyziologie rostlin*, 1. Karolinum, Praha.

- 34) Plavcová L, Gallenmüller F, Morris H, Khatamirad M, Jansen S, Speck T (2019) Mechanical properties and structure–function trade-offs in secondary xylem of young roots and stems. *Journal of Experimental Botany* 70:3679–3691.
- 35) Požgaj A, Chovanec D, Kurjatko S, Babiak M (1997) Štruktúra a vlastnosti dreva, 2. Příroda, Bratislava.
- 36) Procházka S (2005) Botanika - Morfologie a fyziologie rostlin. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno.
- 37) Šebánek J (1983) Fyziologie rostlin, 1. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- 38) SF Gate Contributor (2020) What Type of Rootstock Do You Use for Fruit Trees? Home Guides | SF Gate. <https://homeguides.sfgate.com/type-rootstock-use-fruit-trees-57264.html> (17 June 2021, date last accessed).
- 39) Slabý K, Krejčí P (2005) Anatomie a morfologie rostlin (návody na cvičení), 1. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno.
- 40) Slávik M (2004) Lesnická dendrologie, 1. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- 41) Slavíková Z (2002) Morfologie rostlin, 1. Univerzita Karlova, Praha.
- 42) Souček J (1965) Podnože ovocných stromů, 1. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- 43) Sperry JS (2003) Evolution of water transport and xylem structure. <https://sperry.biology.utah.edu/publications/IJPS%2003.pdf>
- 44) Sperry JS, Hacke UG (2004) Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *Am J Bot* 91:369–385.
- 45) Vilkus E (2003) Roubování a očkování. Grada Publishing, Praha.
- 46) Vinter V, Sedlářová M (2004) Systémy vodivých pletiv cévnatých rostlin. *Živa* 2004:14–16.
- 47) Vinter V (2008) Rostliny pod mikroskopem - Základy anatomie cévnatých rostlin, 1. Univerzita Palackého, Olomouc.

- 48) Vymětalová V (2008) Biologie pro biomedicínské inženýrství laboratorní cvičení, 1. České vysoké učení technické, Praha.
- 49) Webster T, Tobutt K, Evans K (2000) Breeding and Evaluation of New Rootstocks for Apple, Pear and Sweet Cherry.
- 50) Wilson K (2016) Apple Rootstocks. Ontario: Ministry of agriculture, food and rural affairs. <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/00-007.htm> (17 June 2021, date last accessed).

Seznam obrázků

Obrázek 1 Vyfocená plocha kořene podnože J-TE-G	29
Obrázek 2 Trvalé preparáty	30
Obrázek 3 Příklad značení trvalého preparátu	31
Obrázek 4 Anatomická struktura kořene C5 podnože J-TE-H (zvětšení: 48x)	33
Obrázek 5 Anatomická struktura kořene C3 podnože S1 (zvětšení: 17x)	34
Obrázek 6 Anatomická struktura xylému kořenu C3 podnože J-TE-H (zvětšení 32x) ..	35
Obrázek 7 Anatomická struktura xylému kořenu C3 podnože PS (zvětšení 32x)	35
Obrázek 8 Anatomická struktura xylému kořenů C1 (zvětšení 17x)	36