

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Kořenový systém travních porostů a jeho interakce
s půdním prostředím**

Bakalářská práce

Petra Zdráhalová

Veřejná správa v zemědělství, rozvoji venkova a krajiny

Ing. Zuzana Hrevušová, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Kořenový systém travních porostů a jeho interakce s půdním prostředím" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 25.4.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé práce paní Ing. Zuzaně Hrevušové, Ph.D. za trpělivost, cenné a užitečné rady při psaní této práce a v neposlední řadě za veškerý investovaný čas.

Kořenový systém travních porostů a jeho interakce s půdním prostředím

Souhrn

Ač je problematika rhizosféry významné téma, zůstává v některých oblastech málo prozkoumána. Proto je cílem této rešerše popis kořenového systému a jeho interakcí s půdním prostředím.

Mezi rostlinami vyskytujícími se v travních porostech se vyskytují jednoděložné druhy, pro které je typický svazčitý kořenový systém a dvouděložné, s křovitými kořeny. Pro rostlinu představuje kořen nezbytnou součást, protože přijímá vodu a živiny. Ke zlepšení příjmu slouží kořenové vlásky vyrůstající z kořenového povrchu. Aby mohl kořen dobře prorůstat půdou, je vybaven kořenovou čepičkou, která vnímá a zvlhčuje prostředí pomocí slizu.

Kořeny se vyznačují plasticitou růstu a stavby. Dokáží se tak do jisté míry přizpůsobit vodnímu stresu a zároveň jsou ovlivněny množstvím živin v půdě, sečí i pastvou.

Kořenový systém zastává několik ekosystémových úloh. Díky exsudátům přispívají k sekvestraci uhlíku v půdě. Vyšší odolnost k toxickým látkám a schopnost akumulovat nebo rozkládat je se využívá při fytořemediaci. Mezi další významnou ekosystémovou službu se řadí ochrana proti erozi půdy, k níž přispívají mechanicky a hydrologicky.

Síť vytvářená kořeny oboustranně interaguje s půdním prostředím. Je rozšiřována hyfami arbuskulárně mykorhizních hub (u většiny druhů) a hlízkovými bakteriemi (u jetelovin). S kořenovým systémem tím vytváří symbiotický vztah, ve kterém jde primárně o výměnu živin, ale také příznivě působí na půdní vlastnosti. Mezi organismy vyskytující se v rhizosféře se dále vyskytují protozoa, viry a hádátka. Jejich prospěšnost či škodlivost často záleží na podmínkách prostředí.

Mezi půdou a kořeny se odehrávají také chemické interakce. Hlavní komunikační médium zde tvoří exsudáty vylučované kořeny. Ty přitahují více mikroorganismů, zahajují symbiotickou fixaci dusíku a arbuskulární mykorhizu a reagují na toxické látky. Při kontaminaci půdy dochází k redukci růstu a délky kořenů, tato reakce se však liší napříč druhy.

Kořeny zlepšují stabilitu půdních agregátů a podílí se na lepší infiltraci vody v půdě. Negativní dopad na infiltraci má zhutnění půdy, které snižuje možnost kořenů vytvářet půdní póry.

Klíčová slova: luční porosty, pastevní porosty, kořeny trav, kořeny dvouděložných druhů, morfologie, rhizosféra, eroze půd, vliv hospodaření

A root system of grasslands and its interaction with soil environment

Summary

Although the issue of the rhizosphere is an important topic, it remains poorly explored in some areas. Therefore, the aim of this research is to describe the root system and its interaction with the soil environment.

Among the plants found in grasslands, there are monocotyledonous species, which are characterized by a fibrous root system, and dicotyledonous species, with taproots. The root is an essential part of the plant because it is responsible for water and nutrients uptake. Root hairs growing from the root surface improve absorption. In order for the root to grow well through the soil, it is equipped with a root cap that senses and moistens the environment with the help of mucus.

Roots are characterized by plasticity of growth and structure. They are thus able to adapt to water stress to a certain extent and at the same time are affected by the amount of nutrients in the soil, mowing and grazing.

The root system fulfills several ecosystem roles. Exudates produced by roots contribute to the sequestration of carbon in the soil. Higher resistance to toxic substances and the ability to accumulate or decompose them is used in phytoremediation. Another important ecosystem service is protection against soil erosion, to which they contribute mechanically and hydrologically.

The network created by the roots interacts with the soil environment on both ways. It is extended by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi (in most species) and nitrogen fixing bacteria (in legumes). It creates a symbiotic relationship with the root system, which primarily involves the exchange of nutrients, but also has a beneficial effect on soil properties. Other organisms found in the rhizosphere include protozoa, viruses and nematodes. Their usefulness or harm often depends on environmental conditions.

Chemical interactions also take place between the soil and the roots. The main communication medium here are exudates secreted by the roots. These attract more microorganisms, initiate symbiotic nitrogen fixation and arbuscular mycorrhiza, and respond to toxic substances. Soil contamination reduces growth and root length, but this response varies across species.

Roots improve the stability of soil aggregates and enhance infiltration of water in the soil. Soil compaction has a negative impact on infiltration, which reduces the ability of roots to create soil pores.

Keywords: meadows, pastures, grass roots, roots of dicotyledonous species, morphology, rhizosphere, soil erosion, land use management

Obsah

1 Úvod	8
2 Cíl práce.....	9
3 Literární rešerše.....	10
3.1 Morfologie kořenů trav a dvouděložných druhů	10
3.1.1 Vliv vodního stresu na vlastnosti kořenů.....	12
3.1.2 Vliv hospodaření na kořenový systém	13
3.1.2.1 Hnojení a distribuce živin	13
3.1.2.2 Seč a pastva	14
3.2 Ekosystémové služby kořenového systému	15
3.2.1 Sekvestrace uhlíku	15
3.2.2 Fytoremediace.....	15
3.2.3 Kořeny jako ochrana před erozí půdy	15
3.3 Interakce kořenů s půdním prostředím	18
3.3.1 Chemické interakce mezi kořeny a půdou	18
3.3.1.1 Kořenové exsudáty	18
3.3.1.2 Reakce kořenů na znečištění	20
3.3.2 Biologické interakce mezi kořeny a půdou.....	21
3.3.2.1 Arbuskulární mykorhiza.....	21
3.3.2.2 Symbiotické bakterie fixující dusík.....	22
3.3.2.3 Hád'átka.....	23
3.3.3 Fyzikální interakce mezi kořeny a půdou	24
3.3.3.1 Reakce kořenů na pH půdy	24
3.3.3.2 Interakce mezi kořeny a půdní strukturou.....	25
4 Závěr	27
5 Literatura.....	28

1 Úvod

Travní porosty představují nedílnou součást krajiny. Pokrývají 40,5 % světové pevniny (White et al. 2000) a v roce 2022 tvořily 12,62 % půdního fondu České republiky (Český úřad zeměměřický a katastrální, 2023). Rostou od nížin až po horské oblasti a vyskytují se v nich jednoděložné rostliny jako trávy a dvouděložné zastoupené jetelovinami a bylinami. Druhově rozmanitý porost poskytuje píci pro hospodářská zvířata, ale také prostředí pro život mnoha organismů.

Tyto porosty však plní mnohem více funkcí, například kulturní – zachovávají krajinný ráz, slouží k rekreaci. Mezi další funkce lze zařadit produkci biomasy, která je využívána k energetickým účelům, dále se travní porosty podílí na koloběhu vody a živin v krajině. To je spjato s další úlohou diskutovanou v posledních letech – zmírňování dopadů změny klimatu (Zhao 2020). V neposlední řadě lze také uvést využití porostu k dekontaminaci půd, fytořemediaci.

Kořenovému systému byla v porovnání s nadzemními částmi věnována menší pozornost. Zdánlivou neatraktivnost tohoto tématu způsobilo především to, že se jedná o součást přírody na první pohled neviditelnou a také to, že experimenty jsou dosti náročné.

Podzemní část travních porostů však plní stejně významné úlohy jako nadzemní část, ať už jde o vytváření symbiotických vztahů s mikroorganismy, které zlepšují půdní strukturu a zpřístupňují esenciální živiny rostlinám, o sekvestrování C nebo o ochranu půdy před erozí.

Tato práce seznámí čtenáře s ději probíhajícími mezi kořeny a půdou a jejich významem.

2 Cíl práce

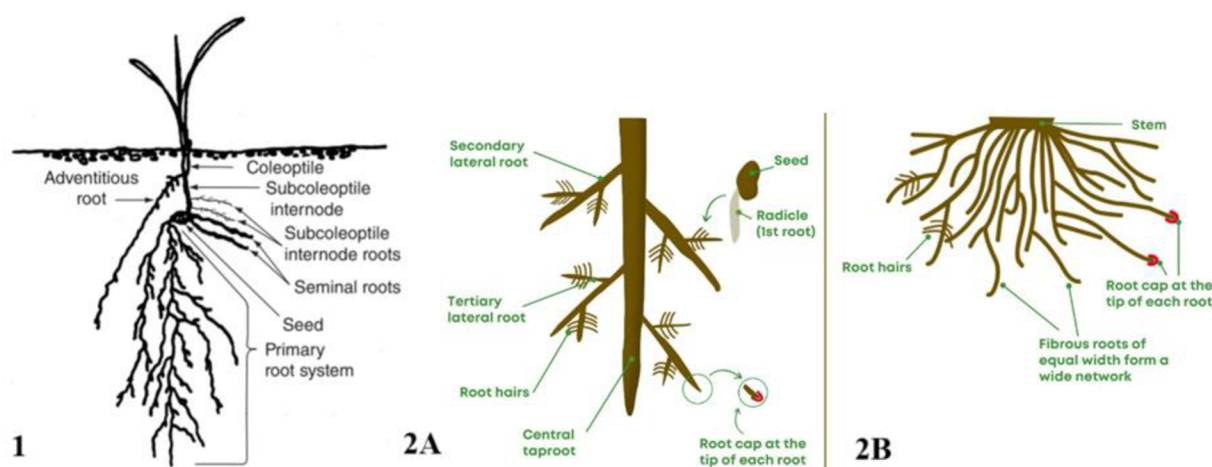
Cílem práce bylo zpracovat literární rešerši zabývající se problematikou kořenového systému lučních a pastevních druhů a vztahu kořenů s půdním prostředím.

3 Literární rešerše

3.1 Morfologie kořenů trav a dvouděložných druhů

Kořeny trav jsou svazčité, hustě rozvětvené a nedochází u nich k sekundárnímu tloušťnutí. Většina jejich biomasy se nachází především ve svrchních vrstvách půdy. Hloubka, do které kořeny dorůstají, se liší mezi jednotlivými druhy a mj. vypovídá o jejich odolnosti vůči suchu. Například *Bromus inermis* (sveřep bezbranný) koření hlouběji než *Dactylis glomerata* (srha laločnatá), *Phleum pratense* (bojínek luční) a *Poa pratensis* (lipnice luční) a zároveň z uvedených druhů odolává suchu nejlépe. Čím hlubší kořenový systém, tím tedy větší odolnost k suchu, protože rostlina dosáhne pro vodu i do hlubších vrstev (Collins et al. 2017). Oproti tomu kořeny dvouděložných rostlin vytváří silnější křovitý kořen, z něhož vyrůstá různé množství sekundárních (postranních) kořínků (Gregory 2006).

Když rostlina začíná klíčit, jako první se vytvoří kořínek, radikula. Ten prorůstá skrz ochrannou vrstvu kořene, koleorhizu. Potom začínají růst primární kořeny – ty představují při vývinu velmi důležitou část, kvůli příjmu vody a živin. Primární kořeny žijí u trav jen krátkou dobu a následně jsou nahrazeny kořeny adventivními, vytrvalými (Obr. 1). Ty umožňují rychlý růst a plný rozvoj rostliny (Collins et al. 2017). U dvouděložných přetrvává primární kořen po celý život rostliny nebo je v průběhu nahrazen adventivními (Klimešová 2018) jako např. u *Trifolium repens* (jetel plazivý).



Obr. 1 Schéma adventivních kořenů a primárních kořenů (Collins et al. 2017). Rozdíly mezi křovitými (2A) a svazčítými kořeny (2B) (Leafy Learning 2024).

Evans (1977) sledoval rozdíly mezi kořeny trav a jetelovin. Průměr kořene byl u všech jetelovin větší než u trav, zatímco povrch kořene na jednotku hmotnosti se u jetelovin a trav nelišil. Množství kořenů s kořenovými vlásky a délka kořenových vlásků byla dvakrát vyšší u trav než u jetelovin – 1/3 kořenů jetelovin byla bez vlásků. Prostředí, ve kterém rostla, též ovlivnilo kořenové vlásky – ty dorůstaly větší délky v písku než v půdě. Potvrdil také fakt, že kořeny trav se více větví.

Kořen se skládá ze tří hlavních částí: epidermis (pokožky), primární kůry a pericyklu (středního válce). Dále ho lze jako celek rozdělit na pásmo buněčného dělení, prodlužovacího a kořenového vlášení (vyzrávání).

Pásmo buněčného dělení

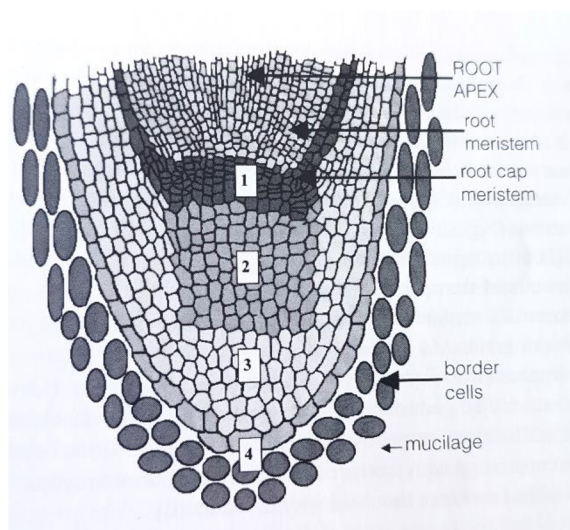
Kořenová čepička (kalyptra) zodpovídá za prorůstání kořene půdou, respektive ji proráží (Gregory 2006). Jde o multifunkční část kořene, která zpracovává a předává ostatním částem kořene signály o okolním prostředí a dokáže upravit půdní podmínky pro růst kořene. Při jejím odstranění dochází ke snížení tropických reakcí (Farrar et al. 2003). Chrání také kořenový vrchol. Dokáže rozpoznat, jestli je okolní prostředí nebezpečné či příznivé a reaguje na něj vysláním signálů ovlivňující prostředí i růst. Umí reagovat na tlak, vlhkost i gravitaci. Nachází se v ní škrobová zrna, jejichž pohyby reagující na gravitaci vyvolávají změny v růstu kořene (Kutschera & Briggs 2012). Pokrývá ji sliz, který produkují její okrajové buňky. Sliz zvlhčuje okolí, které potom čepička proráží (Gregory 2006).

V apikálním meristému dochází k dělení buněk. Ty následně slouží jako prekursor pro samotné zvětšování buněk, a tedy růst kořene. Nachází se zde i místo zvané „quiescent” centrum, kde se buňky rychle dělí jen při počátečním růstu kořene (Gregory 2006). Z vrcholu kořene (Obr. 2) jsou také vylučovány exsudáty, které iniciují rozvoj rhizosféry. Změny v exsudaci, na kterých se podílí i mikroorganismy, mění koncentraci rozpuštěných látek v kořenovém vrcholu, čímž je vyvolána změna v růstu. Exsudované látky mohou spustit např. růst postranních kořenů nebo vést k vyčerpání meristému (Canarini et al. 2019).

V pásmu prodlužovacím leží zralé a nezralé buňky lýka. Většina interakcí, jak pozitivních, tak negativních začíná právě v této části (Farrar et al. 2003).

Pásmo kořenového vlášení

Kořenové vlásky se zakládají v pericyklu a vyrůstají ze zóny kořenového vlášení, která se nachází za prodlužovací zónou. Tvoří se z modifikovaných buněk epidermis. Nemají dlouhou životnost, ale zvětšují kořenovou plochu, která je schopná přijímat látky a plní tak významnou úlohu ve výživě (Gregory 2006). Svým prodloužením reagují na sucho a nedostatek živin a eliminují tak vliv stresu (Marzec et al. 2015). To potvrzuje pokus, při kterém se sledovala reakce kořenových vlásků jetelovin na nedostatek P. Ukázalo se, že čím delší byly kořenové vlásky, tím byla rostlina méně ohrožena deficitem P (Fort et al. 2015). Vlásky měří většinou 0,1-1,5 mm, u trav jich může být 50–100 na 1 mm délky kořene (Gregory 2006).



Obr. 2 Schéma kořenového vrcholu a čepičky – 1: Zde probíhá dělení buněk, 2: zaznamenávání a reakce na gravitaci, 3: sekrece slizu, 4: oddělování okrajových buněk (Gregory 2006).

3.1.1 Vliv vodního stresu na vlastnosti kořenů

Vodní stres, ať už jde o sucho nebo zamokření, vyvolává změny ve vlastnostech kořenů. V pokusech, kde se testoval vliv sucha na druhy *Avenella flexuosa* (metlička křivolaká), *Festuca ovina ssp. ovina* (kostřava ovčí), *Poa alpina* (lipnice alpská), *Phleum alpinum* (bojínek alpský) a *Agrostis mertensii* (psineček), se snížila relativní rychlost růstu i nárůst kořenové biomasy u všech druhů. Také se ani u jednoho z druhů nezačaly vyvíjet sekundární kořeny (šlo o mladé vyvíjející se rostliny). Primární kořeny rostly do větší hloubky a měly jednodušší stavbu. U *A. flexuosa* a *F. ovina* sucho snížilo poměr podzemní a nadzemní biomasy – podíl podzemní biomasy se snížil (Hanslin et al. 2019). Tyto výsledky souhlasí s výsledky de Vries et al. (2016), kteří se věnovali dopadu sucha na kořeny následujících druhů: *Anthoxanthum odoratum* (tomka vonná), *Dactylis glomerata* (srha laločnatá), *Leontodon hispidus* (máchelka srstnatá), *Rumex acetosa* (šťovík kyselý). Kořenová biomasa u nich byla suchem zredukována o 46 %. Zaznamenáno bylo zvýšení specifické délky kořenů až o 70 % u všech druhů vyjma *D. glomerata*. U *L. hispidus*, jako jediného, autoři zaregistrovali zvětšení průměru kořene. Zajímavé bylo, že kořeny *R. acetosa* reagovaly oproti zbylým druhům mnohem později, dva týdny po skončení sucha.

Dopadu sucha na produkci podzemní biomasy se věnoval Frank (2006), který sledoval vliv během tří let. Za sledovanou dobu při zintenzivňujícím se suchu produkce podzemní biomasy poklesla. Pokles byl výraznější u spásaného porostu (až 49 %) a dále v hlubších vrstvách (30–40 cm). Carroll et al. (2021) zjistili, že různá intenzita a opakování období sucha má pro produkci také význam. Nárazové období sucha vyvolalo vyšší pokles produkce podzemní biomasy než periodicky se opakující, méně intenzivní sucho.

Gibberd et al. (2001) zkoumali změny u kořenů jetelovin rostoucích v zamokřeném prostředí. Druhy vykazovaly různou citlivost, ke zkrácení hlavního kořene došlo však u všech. Zvýšilo se množství postranních kořenů, ale méně se větvaly. To souhlasí s daty Parent et al. (2008), kteří

uvádí, že růst postranních kořenů – zlepšuje přístup O₂ do zamokřených částí. Z testovaných 20 druhů byl nejcitlivější *Trifolium purpureum* (jetel purpurový), který vlivem zamokření uhynul. Naopak *T. glanduliferum* var. *glanduliferum* a *T. argutum* se zvýšila relativní rychlost růst, zatímco u zbylých druhů poklesla (Gibberd et al. 2001).

Při experimentech s travami, konkrétně 10 kultivary *Poa pratensis* (lipnice luční) došlo při zamokření k poklesu suché kořenové biomasy a zároveň se kultivary lišily v citlivosti (Wang & Jiang 2007). Obdobné výsledky získali Liu et al. (2017), kteří použili při pokusech *Poa trivialis* a *Festuca arundinacea*. Zaznamenali pokles objemu kořenové biomasy, který byl výraznější u *F. arundinacea*. Dále se snížila délka kořenů u *P. trivialis*, ale u *F. arundinacea* tomu bylo naopak.

3.1.2 Vliv hospodaření na kořenový systém

3.1.2.1 Hnojení a distribuce živin

V rámci mnoha výzkumů bylo zjištěno, že hnojení, množství živin v dávce a jejich kombinace ovlivňují morfologické prvky kořenů. Míra, jakou to kořeny ovlivňuje, záleží na druhu rostliny. Zaller (2007) zjistil, že rozložení živin ovlivnilo délku kořenů, kořenovou hmotu a využití živin. Při kombinovaném hnojení K a N kořeny dosahovaly nižších délek, než při hnojení jen jedním prvkem, u *T. repens* se však délka nezměnila. V kontrastu s tím je výzkum Głaba (2013), při němž délka kořenů u porostu nebyla hnojením N nijak ovlivněna. Další výsledek tohoto pokusu má také rozdílné výsledky – průměr kořenů u varianty bez hnojení N činil 0,335 mm, zatímco u varianty se zvýšeným hnojením N (160 kg N ha⁻¹) se snížil na 0,313 mm. Zaller (2007) však uvádí, že při hnojení K a N samostatně bylo u *A. elatius* a *T. officinalis* sledováno zvětšení průměru kořene. Homogenní rozložení živin v půdě ovlivnilo průměr kořenů u *T. repens* – průměr se zvětšil. Na heterogenní rozmístění živin jako jediný ze zkoumaných druhů reagoval *A. elatius*, a to delšími kořeny.

Při sledování rozdílů mezi sečeným porostem nehnojeným, hnojeným organickými, minerálními hnojivy, spásaným a porostem necháným ladem se délka kořenů výrazně nezměnila. Hustota kořenů už reagovala výrazně, nejvyšší hodnota byla zaznamenána u nehnojené varianty ve svrchních 10 cm půdy. U nehnojené varianty bylo zároveň naměřeno nejvyšší množství kořenové biomasy. Průměr kořene se zvětšil jen ve svrchních pěti cm půdy u všech variant vyjma nehnojené a hnojené organickými hnojivy (Głab & Kacorzyk 2011).

Dlouhé kořeny a kořenové vlásky jsou jedním z důvodů, proč je rostlina schopna poskytnout dobré výnosy i přes nižší obsah dostupného P v půdě (Kidd et al. 2015). Zároveň jsou schopny reagovat na množství živin v půdě, což dokazuje Hill et al. (2010) v pokusu, kde většina druhů reagovala na deficit N a P prodloužením kořenových vlásků. Zároveň se snížila hustota kořenových vlásků s poklesem N ve výživě.

Předmětem výzkumu se stal i vliv pojezdů. Hustá síť kořenů vytvořila tzv. „polštářový efekt“ - objemová hmotnost vrchní vrstvy půdy (0–10 cm) byla nižší než v hlubších vrstvách. Pojezdy (spolu s hnojením N) ovlivnily kořeny ve vrstvě 5–15 cm. Dále bylo zjištěno, že počet pojezdů neovlivnil průměr kořene, ale snížil biomasu a délku kořenů. Množství suché kořenové biomasy

bylo nejvyšší u varianty bez pojezdů ve vrstvě 5–10 cm a 10–15 cm (Głąb 2013). Obdobné výsledky získali Kriebstein et al. (2014), jejichž studie se věnovala jen vlivu pojezdů a to na jediný druh, *B. inermis*. V hloubce 0–30 cm se snížila délka kořenů (o 44,7 %) i celková kořenová biomasa (o 60,5 %) v porovnání s variantou bez pojezdů. Rozdíl v délce kořenů (oproti variantě bez pojezdů) byl nejvýraznější ve svrchních vrstvách a s rostoucí hloubkou se snižoval. Tyto výsledky vysvětluje to, že pojezdy utužují půdu, která se poté stává pro kořeny neprůchodnou, proto dochází k jejich zkrácení.

Experimenty zaznamenaly i vliv závlahy. Zvýšená závlaha navýšila délku kořenů u všech druhů. Průměr kořene ovlivnila jen u *A. elatius* a *T. repens*, tyto dva druhy reagovaly na zvýšenou závlahu zmenšením průměru kořenů. U *R. obtusifolius* a *T. officinale* byla zaznamenána změna půdního pH – při zvýšené závlaze se hodnota pH zvýšila (Zaller 2007).

3.1.2.2 Seč a pastva

Luo et al. (2021) porovnávali vliv seče na uměle a přírodně obnoveném travním porostu. Seč proběhla vždy na konci vegetačního období na výšce 5 cm. Zatímco přírodně obnovený porost reagoval na seč jen poklesem úmrtnosti kořenů ve svrchní (0–10 cm) vrstvě, u uměle obnoveného se změnilo výrazně více vlastností. Po seči došlo k navýšení produkce kořenů – ve svrchní vrstvě narostlo množství jemných kořenů o 20,69 % a ve vrstvě 10–20 cm o 9,33 %. Snížila se ale životnost kořenů – úmrtnost ve třetím roce pokusu vzrostla v obou vrstvách.

Při seči porostu *T. repens* a *L. perenne* defoliace zvýšila kořenovou biomasu *T. repens* o 34 % a množství mikrobiální biomasy o 77 %, u *L. perenne* žádné změny nenastaly (Ayres et al. 2007).

Srovnání vlivu hospodaření na dýchání kořenů provedli Bahn et al. (2006). Respirace byla ovlivněna koncentrací N, využitím porostu a druhem kořene. U kořenů luk a pastvin byly naměřeny vyšší hodnoty než u neobhospodařovaných porostů. Nejvyšší podíl na respiraci měly jemné kořeny.

Seč ovlivnila také exsudaci, konkrétně C. Při seči (5 cm) měl sečený porost 1,1x vyšší podíl C v rhizosféře než nesečený. Navýšil se také podíl mikrobiálního C a N. Zvýšený podíl mikrobiální biomasy zapříčinil zvýšenou mineralizaci N (Hamilton et al. 2008).

Vlivem seče na složení mikroorganismů u *Festuca paniculata* (kostřava latnatá) se zabývali Mouhamedou et al. (2011). Zatímco v nesečeném se vyskytovalo vysoké množství hyf, včetně arbuskulárně mykorhizních, v sečeném porostu mykorhizní houby nevyskytovaly. U sečeného porostu byly také nalezeny skupiny Eurotiomycetes a Lecanoromycetes, které se u nesečeného nevyskytovaly. Naopak pouze v nesečeném se objevila skupina Tremellomycetes. S *F. paniculata* provedli pokusy také Viard-Crétat et al. (2009). Zjistili, že seč nikterak významně neovlivnila inhibiční vliv (inhibuje růst ostatních druhů a stává se dominantní) *F. paniculata*, kterým se vyznačuje.

Při simulované pastvě soustředěné na *Festuca campestris* (kostřava horská) se nezvýšil průměr a větvení kořene ani jeho úmrtnost. Došlo však ke značnému poklesu podzemní biomasy – snížila se o 70 %. Hustota kořenů se při pastvě zvyšovala pomaleji než u nespásaného porostu – pokles biomasy autoři vysvětlují pomalejším růstem kořenů, úbytkem kořenových vlásků a poklesem nově vytvořených kořenů (McInenly et al. 2010).

Zhang et al. (2022) zjišťovali, jak ovlivní pastva a seč rychlost rozkladu podzemní biomasy, která ovlivňuje cyklus C. Výsledky ukázaly, že podzemní biomasa se rozložila rychleji při seči než při pastvě. U pastvy hrála roli také nadmořská výška, s jejím nárůstem se rozklad urychlil. Při zkoumání vlivu intenzity pastvy na rozklad bylo zjištěno, že středně a velmi silná pastva rozklad urychlila, v dalším vegetačním období ho však všechny intenzity pastvy zpomalily. Nezáleželo tedy jen na intenzitě, ale i na stáří porostu (Li et al. 2022).

3.2 Ekosystémové služby kořenového systému

3.2.1 Sekvestrace uhlíku

Sekvestrace uhlíku v půdě je významná pro zachycování CO₂ z atmosféry, což představuje možnost zmírnit problémy spojené se změnou klimatu. Kořenový systém travních porostů vylučuje do půdního prostředí množství exsudátů, které obsahují C a zároveň přilákají mikroorganismy, které po smrti navýší obsah C (Panchal et al. 2022). Kořeny tedy přispívají k zásobě C v půdě jednak samotnými exsudáty, svou biomasou a také mikroorganismy, které přilákají. Uhlík získaný z odumřelých kořenů je v půdě však mnohem stabilnější než C z exsudátů. Množství C z kořenů může dosáhnout během vegetačního období 0,1-2,8 t C ha⁻¹. Uhlík se samozřejmě z půdy také uvolňuje, a to dýcháním rostliny a mikroorganismů (Rees et al. 2015). Je tedy nezbytné porovnat ztráty a množství sekvestrovaného C.

3.2.2 Fytoremediace

Fytoremediace se účastní jak rostliny, tak i mikroorganismy žijící v jejich blízkosti. Kořeny mohou toxické látky jen stabilizovat nebo je mohou transportovat do nadzemních částí, které se následně odstraní, nebo mohou látky rozložit (Khan 2005). Využívání trav a jejich kořenů pro čištění půdy je omezeno jen na svrchní vrstvy, kvůli délce kořenů. Jedná se o finančně nenáročnou provedení, ovšem časově relativně náročnou. Jako nejlépe využitelné druhy bývají označovány *L. perenne*, *F. rubra* a *P. pratensis* (Sladkovska et al. 2022).

V experimentu He et al. (2022) bylo použito *Sorghum sudanense* (čirok sudánský), *F. arundinacea* a *L. perenne* pro odstranění Cd a ropných uhlovodíků. Rostliny akumulovaly toxické látky ve svých kořenech. Když se do půdy uměle přidaly exsudáty (kyselina citronová, glycin, maltóza), akumulace a degradace látek se zvýšily, neplatilo to jen pro jílovité půdy. Využití *L. perenne* a uměle přidaných exsudátů se věnovali Rong et al. (2021). Zjistili, že *L. perenne* akumuloval většinu U do kořenů a přidání kyseliny citronové (5 mmol kg⁻¹) zlepšilo schopnost remediace stejně jako v pokusu He et al. (2022). Zároveň se přidáním zvýšila odolnost buněk rostliny.

Uplatnění nalézají kořeny v současnosti i v čištění odpadních vod. Typickým druhem pro toto čištění je *Phragmites australis* (rákos obecný) (Vymazal 2005).

3.2.3 Kořeny jako ochrana před erozí půdy

Autoři pokusů (Badhon et al. 2021; Holanda et al. 2022; Vannoppen et al. 2017) se shodují, že kořenový systém travních porostů lze efektivně využít jako ochranu půd před erozí (Obr. 4). Bylo prokázáno, že kořeny dokážou eliminovat vodní erozi stejně dobře, jako nadzemní

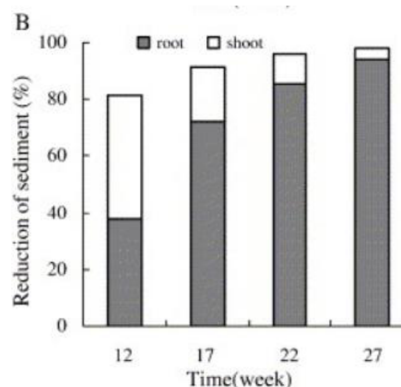
biomasa (Gyssels & Poesen 2003). Podzemní biomasa má tu výhodu, že půdu chrání po celý rok, zatímco hustota nadzemních částí se průběžně mění. Kořeny zároveň disponují protierozní schopností již na počátku vývinu, kdy nadzemní části ještě nejsou schopny plně plnit tuto funkci (De Baets et al. 2006).

Hustá kořenová biomasa mírní erozi mechanicky a hydrologicky. Mezi vlastnosti, které ovlivňují mechanické působení, patří průměr a rozvětvení kořenů a kořenové vlásky. Tím, že na sebe kořeny váží půdní částice, zpevňují půdu (Gyssels & Poesen 2003) a omezují její sesuvy (Capilleri et al. 2019). Kořeny slouží také jako potrava pro mikroorganismy, které tvoří organické vazby (Gyssels & Poesen 2003), kořeny samotné potom vylučují vazebné látky – polysacharidy a proteiny obsažené v exsudátech stmelují půdní minerální částice dohromady a zvyšuje se tak množství stabilních půdních agregátů (Bardgett 2014). Z hydrologického hlediska kořeny zvyšují počet půdních pórů, čímž se zlepšuje vsakování vody (Holanda et al. 2022) a zmírňuje se tím množství vody tekoucí po povrchu (Gyssels & Poesen 2003). Transpirací odvádějí pryč vodu nasátou z přilehlé půdy (Cecconi et al. 2013).

Z pokusů Gyssels & Poesena (2003) vyplývá, že lepší protierozní vliv vykazují svazčité kořeny – vytvářejí hustou síť hned pod povrchem půdy na rozdíl od křivých. Další pokus ukázal, že svazčité kořeny se uplatnily lépe na nesoudržných půdách a křivé lépe ovlivnily soudržné půdy. Účinnost křivých kořenů záležela na podílu písčitých částic v půdě – se zvyšujícím podílem se snižovala, čím větší byl průměr křivých kořenů (> 5 mm), tím menší byl jejich protierozní význam – podíl písčitých částic však není sám o sobě pro erozi směrodatný, musí se brát v potaz i další parametry (Vannoppen et al. 2017).

De Baets et al. (2006) zjistili, že hustota kořenů do 4 kg m^{-3} příznivě působila na odolnost půdy proti erozi, avšak vyšší hodnoty už nehrály významnou roli. Stejně tak zvyšující se hodnoty hustoty délky kořenů a povrchu kořenů zlepšovaly soudržnost půdy. Tento pokus byl proveden na písčité půdě s druhy *L. perenne*, *F. rubra* a *F. arundinacea*.

Experiment s *L. perenne* při umělých srážkách provedli Zhou & Shangguan (2007). Měřili vliv podzemní i nadzemní biomasy a účinky porovnávali (Obr. 3). S narůstající podzemní i nadzemní biomasou klesal úbytek půdy i odtok, s postupným růstem kořenů se zvyšovala infiltrace vody. Opět byl potvrzen pozitivní vliv kořenů na stabilitu půdních agregátů a obsah organických látek v půdě.



Obr. 3 Porovnání vlivu kořenů s nadzemní biomasou na redukci sedimentů v průběhu času. Zpočátku šlo o vyrovnaný vliv, ale význam kořenů se postupně stal dominantním (Zhou & Shangguan 2007).

Často testovanou rostlinou v pokusech je *Chrysopogon zizanioides* (vousatka drslavá). Badhon et al. (2021) provedli pokusy s kořeny *C. zizanioides* na pevnost půdy. Výsledky ukázaly, že se značně podílí na zlepšení pevnosti půdy a její kořeny omezily povrchovou erozi. Možnost využití *C. zizanioides* k eliminaci půdních sesuvů v Bangladéši testovali také Aziz & Islam (2022). Na umělém svahu nasimulovali situaci z Bangladéše – svah s půdou chudou na živiny. Pokus ukázal, že kořeny jsou účinné jako ochrana v případě, že je výše zmiňovanou rostlinou pokryt celý svah, ne jen některé z jeho částí. Zároveň se ukázalo, že větší význam mají kořeny s délkou 2 m a více. Při vysoké svazitosti však kořeny ztrácejí svůj význam jako redukce eroze. Protierozní funkci kořenů zkoumali také na svahu upraveném do terasovitého tvaru a výsledek ukázal, že úprava terénu zlepšila účinnost kořenů. Další pokusy s *C. zizanioides* byly provedeny v Brazílii, společně s *Paspalum millegrana* ve sklenících (Holanda et al. 2022). Po čtyřech měsících pěstování byly kořeny změřeny a výsledky ukázaly, že kořeny obou druhů jsou husté a rostou hluboko a měří podobně. Celkově vyšlo najevo, že potenciál *P. millegrana* k využití proti erozi půdy je stejně dobrý jako u *C. zizanioides*.

Na svahu v Pekingu bylo zkoumáno, jak kořeny (i nadzemní biomasa) *Bromus inermis* (sveřep bezbranný) ovlivní úbytek půdy a vody (Sun et al. 2015). V pokusu byly využity srážky přírodní, 8,5 - 29,5 mm. Po roce výsledek ukázal, že kořeny *B. inermis* snížily povrchový odtok o 77,2 % - 100,0 %.

Pomocí softwaru ABAQUS provedli studii s *Cynodon dactylon* (troskut prstnatý) Ji & Yang (2019). Namodelovali svah a stavbu kořenů, která byla zjednodušena. Následně program vyhodnotil zadané informace a z výsledků vyplývá, že čím vyšší množství kořenů se nachází v půdě, tím více se sníží vertikální i horizontální posuny.

Omezení eroze na výsypkách se věnovali Li et al. (2021). Pokus proběhl v Číně, kde z výsypek odebrali materiál a použili ho na vytvoření zmenšeného modelu, srážky byly použity umělé. Kořeny efektivně ochránily půdu jen při nižší intenzitě srážek. Při srážkách 48 mm h⁻¹ snížily kořeny míru ztráty půdy o 68-90 %, při vyšších intenzitách srážek (72 a 108 mm h⁻¹) však došlo k vyšším ztrátám u zatravněných variant než u kontrolní bez vegetačního pokryvu.

Protierozním využití kořenů v alpinské oblasti se zabývali Hudek et al. (2017). Experiment byl proveden na alpinském porostu v severozápadní Itálii s půdou chudou na živiny. Zkoumány byly nejčastěji se vyskytující rostliny v dané oblasti: *Epilobium fleischeri* (vrbovka alpská), *Trisetum distichophyllum* (trojštět), *Trifolium pallescens* (jetel), *Luzula spicata* (bika klasnatá), *Silene exscapa* (silenka), *Minuartia recurva* (kuřička zakřivená), *Festuca halleri* (kostřava), *Poa laxa* (lipnice plihá), *Leucanthemopsis alpina* (kopretinka alpská). Všechny druhy vyjma *E. fleischeri*, a *M. recurva* se prokázaly jako využitelné pro eliminaci eroze. Vysoký potenciál pro využití se prokázal u *T. pallescens*, kde byl naměřen největší objem kořenové biomasy a u *F. halleri* a *L. spicata* díky hustým trsům, které vytváří.



Obr. 4 Příklad protierozního využití kořenů travních porostů v praxi – svah před a 18 měsíců po zatravnění ve střední Itálii (Cecconi et al. 2013).

3.3 Interakce kořenů s půdním prostředím

V půdním prostředí travních porostů se odehrávají oboustranné interakce mezi kořeny a organismy. Nachází se zde rozmanitá společenstva mikroflóry a fauny (Bardgett & Cook 1998). Ta ovlivňují půdní úrodnost a tím i produkci travního porostu. V půdě se vyskytují pozitivně, negativně i neutrálně působící organismy. Najdeme mezi nimi bakterie, houby, protozoa, viry a hádátka. Jejich prospěšnost či škodlivost často záleží na podmínkách prostředí. Například na jemných kořenech a hyfách, včetně arbuskulárních, se žijí chvostokoci (*Collembola*) (Gregory 2006). Nejvíce prozkoumaná je arbuskulární mykorhiza, která zlepšuje výživu fosforem a hlízkové bakterie zlepšující výživu rostlin dusíkem (Cook 2001). Mezi kořeny a půdním prostředím se dále odehrávají chemické a fyzikální interakce.

3.3.1 Chemické interakce mezi kořeny a půdou

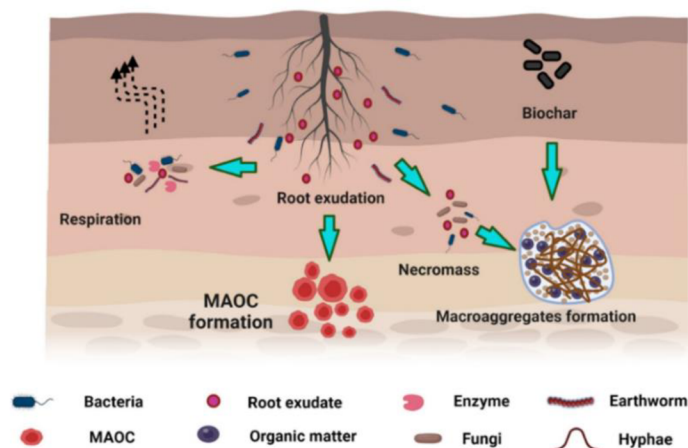
3.3.1.1 Kořenové exsudáty

Jako kořenové exsudáty se souhrnně označují chemické látky, které kořeny vylučují do půdy. Kvantita exsudátů může mít vliv na zdraví mikrobiomu a jejich kvalita ovlivňuje roli, kterou budou v rhizosféře zastávat (Williams et al. 2020). Exsudací se rozumí vylučování nízkomolekulárních látek přes plasmalemu do půdního roztoku (Rees et al. 2015). Nízkomolekulární látky mohou obsahovat: aminokyseliny, organické kyseliny, cukry a různé sekundární metabolity – u těch se předpokládá, že tvoří většinu exsudátů. Dále se v exsudátech mohou vyskytovat vysokomolekulární látky jako slizy a proteiny. Proteiny se mohou v rhizosféře objevit např. při poškození kortikálních buněk (Farrar et al. 2003). Předpokládá se, že exsudáty fungují jako komunikační médium, které je odpovědné za spouštění biologických a fyzikálních reakcí mezi kořeny a druhou stranou. Významnou úlohu plní při zamezení napadení patogeny (Walker et al. 2003). Dále při zpřístupňování živin – buď vylučováním organických kyselin nebo zvýšením mikrobiální mineralizace organické hmoty. Neméně

významná je jejich úloha ve zlepšování půdní struktury (Bardgett 2014) a přilákání organismů prospěšných pro rostlinu. Exsudace se děje na úkor C v rostlině. Cukry a aminokyseliny se podílí se na přilákání mikrobů. Flavonoidy zahajují mykorhizu, přitahují rhizobium a patogenní houby (Badri et al. 2009). Zvýšené uvolňování C může zabránit vstupu toxických látek (Al) do kořene a umožňuje potenciálně nebezpečné látky z kořene odstranit. Zároveň regulací odtoku a přítoku C kořeny ovlivňují množství nízkomolekulárních látek, které se akumulují v rhizosféře (Farrar et al. 2003). Exsudáty též disponují schopností lépe hydratovat přilehlou půdu – poklesne jejich povrchové napětí a zvýší se viskozita (Walker et al. 2003).

Dietz et al. (2020) zkoumali vliv různých faktorů na složení exsudátů. Chemické složení exsudovaných látek záleželo na druhu rostliny, na prostředí (vlhkost půdy, teplota) a vzájemných interakcích. Největší vliv mělo prostředí, kde rostliny rostly, u bylin hrál dále významnou roli druh, u trav interakce s okolními rostlinami. V roce 2019 zkoumali Dietz et al. další vlivy. Funkční vlastnosti rostlin ovlivnily vylučování exsudátů jen málo a různé druhy obhospodařování neukázaly žádnou změnu. Ukázalo se také, že exsudáty vyprodukované bylinami jako *Galium* sp. a *Plantago* sp. obsahovaly více druhově specifických látek než trávy. Dále průměr kořene a hustota kořenové tkáně ovlivnily exsudaci – pozitivně korelovala s průměrem kořene a negativně s hustotou kořenových pletiv. Autoři se také domnívají, že vysoká specifická míra exsudace může zastávat vitální funkci zprostředkovatele živin pro symbiotické organismy (Williams et al. 2022).

Exsudáty významně ovlivňují koloběh C v přírodě. Uhlík získaný fotosyntézou se ukládá do rhizosféry primárně jako kořenová a mikrobiální biomasa. Čerstvě vyloučené exsudáty zvyšují mikrobiální aktivitu a C se uvolňuje do atmosféry, jde o „priming effect“. Ten je z hlediska sekvestrace C nežádoucí. Z dlouhodobějšího hlediska však mrtvá těla organismů vytváří zásobárnu C a působí tím pozitivně. Na druhou stranu exsudáty již obsažené v půdě jsou samy zdrojem C a zároveň přispívají k jeho stabilizaci tvořením agregátů a chemických vazeb. Stabilitu lze podpořit přidáním biocharu do půdy. Mezi faktory ovlivňující vliv exsudátů na stabilizaci C v půdě se řadí: zrnitost půdy, druhová rozmanitost rostlin, mikrobiální složení, poměr C:N u nově přidaných sloučenin, přístupnost živin, klima a množství C (Obr. 5) (Panchal et al., 2022).



Obr. 5 Vliv exsudátů na stabilitu C v půdě. MAOC = minerálně vázaný organický C (Panchal et al. 2022).

3.3.1.2 Reakce kořenů na znečištění

3.3.1.2.1 Hliník

Při nižším pH dochází k rozpuštění Al^{3+} , čímž se stává pro rostlinu toxický. Kořeny reagují zkrácením a zduřením, zároveň dochází k inhibici růstu postranních kořenů (Gregory 2006). Zvýšená koncentrace Al^{3+} také snižuje množství hlízek a tvorbu kořenových vlásků (Jaiswal et al. 2018). Při pokusech, které provedl Bennet (1995) s *Lolium* sp., se ukázalo, že rostliny vykazují různou citlivost vůči toxicitě. U citlivých se kořeny zkrátily mnohem výrazněji než u odolnějších.

3.3.1.2.2 Polyaromatické uhlovodíky

Pokusy ukazují, že trávy dokáží kontaminaci polyaromatickými uhlovodíky do určité míry tolerovat v porovnání s ostatními rostlinami. I přes to ale negativně působí na morfologii kořenů. U všech testovaných druhů se kořeny zkrátily, nastaly však rozdíly mezi jednotlivými druhy. Jako nejméně citlivé na znečištění se ukázaly *F. arundinacea* a *L. perenne*. Vykazovaly minimální změny v délce kořenů při srovnání kontaminované a kontrolní varianty. Naopak kořeny *F. rubra* se zkrátily nejvíce (Gawryluk et al. 2022). Znečištění ovlivnilo i složení mikroorganismů žijících v rhizosféře. Změnu však zaznamenali Kawasaki et al. (2012) jen u *T. repens*, ale nikoliv u trav. Při sledování vlivu kontaminace na *Cynodon dactylon* (troskut prstnatý) Nguemté et al. (2022) zjistili, že se v kontaminované půdě snížila specifická délka kořenů, klesl počet cévních svazků a syntéza chlorofylu poklesla o 50 %. Autoři také zjistili, že při pěstování v polykultuře s *Eleusine indica* (kalužnice indická), rostly kratší a silnější kořeny, zatímco v monokultuře se jejich průměr nezměnil. I přes tyto změny se jedná o druh, který je schopen růst i při vyšší míře znečištění.

3.3.1.2.3 Těžké kovy

Těžké kovy se akumulují především do kořenů, což eliminuje kontaminaci nadzemních částí. Rostlina reaguje na jejich přítomnost vyloučením exsudátů, které obsahují kyselinu octovou a citronovou. Tyto exsudáty přemění prvky na rozpustné a zpřístupní je rostlině, čímž umožní jejich akumulaci v kořenech (Waterlot & Hechelski 2019).

Při kontaminaci půdy Cd se snížil objem podzemní biomasy. Snížil se také obsah Fe v kořenech, u *C. zizanioides* se ještě zvýšil obsah K. To může ukazovat na odlišný přenos Cd z půdy do kořene mezi zkoumanými druhy. Rostliny se lišily také v množství akumulovaného Cd v kořenech. *C. zizanioides* ho akumulovala ve svých kořenech víc než hybrid *Pennisetum americanum* × *Pennisetum purpureum* (Zhang et al. 2014).

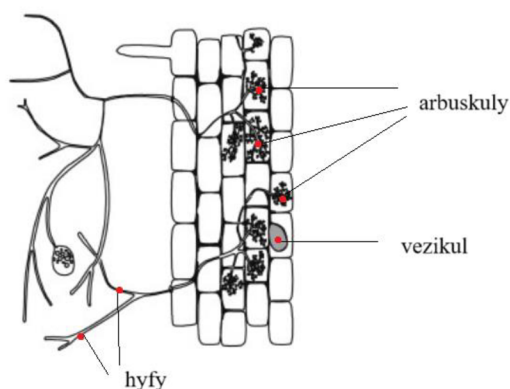
Pokusy byly zaměřeny také na znečištění ze spaloven odpadů. Výluh z prachu z filtrů a popela byl zvláště aplikován do půdy. Obsahoval Na, Cl, soli stopy těžkých kovů. Porost byl tvořen *Agrostis tenuis* (psinečkem obecným), *Arrhenatherum elatius* (ovsíkem vyvýšeným) a *Holcus lanatus* (medyňkem vlnatým). *A. elatius* a *H. lanatus* vytvořily vyšší množství kořenové biomasy než *A. tenuis*, který se ukázal jako citlivější vůči znečištění. Suchá kořenová biomasa *A. tenuis* byla zredukována u varianty s popelem o 39 % a u prachu z filtrů o 24 % (Gros et al. 2002).

Neopomenutý nezůstal ani vliv zvýšeného obsahu CO₂. Hodge et al. (1998) zjistili, že zvýšené množství CO₂ zvýšilo produkci kořenů u *L. perenne*. Snížilo se však množství exsudovaného C, který rostlina předtím asimilovala. Zvýšení CO₂ ovlivnilo i mikroorganismy v rhizosféře, jejichž celkový počet se snížil.

3.3.2 Biologické interakce mezi kořeny a půdou

3.3.2.1 Arbuskulární mykorhiza

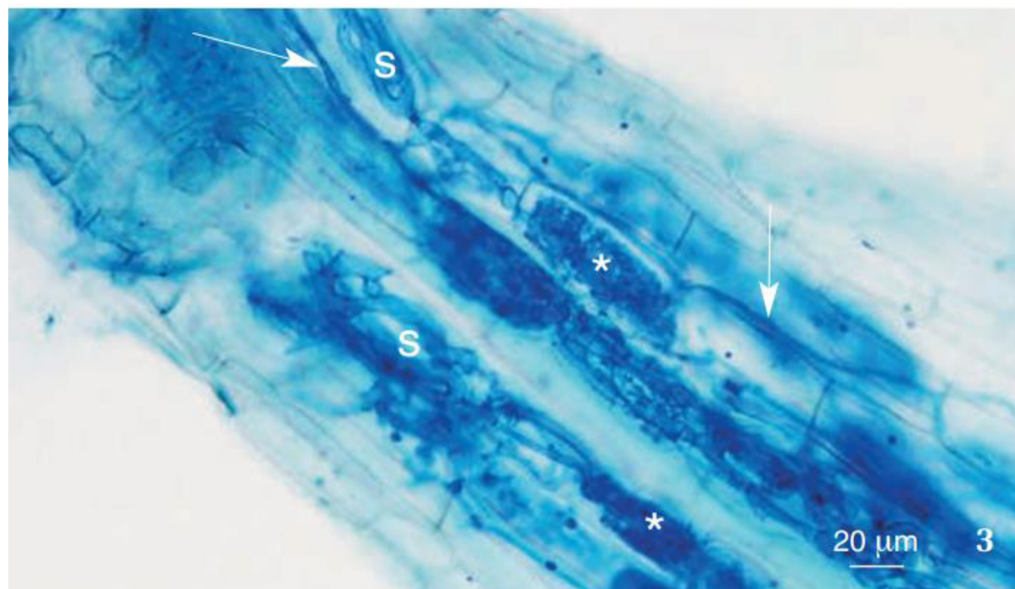
Arbuskulární mykorhiza představuje soužití arbuskulárně mykorhizních hub s kořeny hostitelské rostliny. Vyskytuje se u většiny bylin i trav, z rostlin rostoucích v našich podmínkách se nevyskytuje u čeledí *Chenopodiaceae* (merlíkovité), *Brassicaceae* (brukvovité), *Caryophyllaceae* (hvozdíkovité) a *Cyperaceae* (šachorovité) (Konvalinková 2017). Síť hyf, které se vytváří, spolu může spojovat různé rostliny. Mykorhiza též plní ekologické funkce. Přijímá živiny a ovlivňuje jejich cyklus – z odumírajících kořenů transportuje živiny do živých a zamezuje jejich vyplavování (van der Heijden & Horton 2009). Mykorhizní symbióza začíná navázáním kontaktu mezi mykorhizními houbami a hostitelskou rostlinou, poté začnou klíčit spóry. Následně nastane prodlužování a větvení hyf, vytvoří se apresorium, pomocí něhož houba pronikne epidermálními buňkami hostitelské rostliny a vytvoří arbuskuly. Tvorba apresoria závisí na chemickém signálu, které vyšlou kořeny hostitelské rostliny (Facelli et al. 2009). Arbuskuly (Obr. 6, 7) slouží k přenosu živin mezi houbou a hostitelskou rostlinou, zásobárnu látek představují vezikuly. Kořeny nekolonizuje jeden, ale více druhů mykorhizních hub najednou (Konvalinková 2017). Rozvětvení a délka hyf závisí na kořenových exsudátech (Facelli et al. 2009).



Obr. 6 Schéma mykorhizních hub prorůstajících do kořene hostitelské rostliny (Marschner 2012 upraveno).

Z tohoto vztahu benefitují obě zúčastněné strany a zároveň mykorhiza podporuje zdraví půdy – hyfy zlepšují její strukturu (Facelli et al. 2009). Hostitelská rostlina poskytuje mykorhizním houbám zdroj C a energie (Hamel & Snullu 2006) a mykorhizní houby ji zprostředkovávají P a Zn – v půdě špatně pohyblivé, ale pro rostlinu potřebné živiny (Facelli et al. 2009). Vlákná mykorhizních hub zpřístupňují živiny jednak díky zvětšení kořenové sítě jako celku a jednak pronikáním do půdních pórů, kam se kořeny nedostanou. Hostitelská rostlina přijímá P od mykorhizních hub ve formě fosfátového iontu – je přijímán v prostoru mezi arbuskulou a

cytoplazmatickou membránou rostliny (Konvalinková 2017). Mykorhizní houby zároveň ovlivňují růst hostitelské rostliny a chrání ji před půdními patogeny. Tyto pozitivní dopady však nejsou v půdách s vysokým obsahem nebo přebytkem fosforu tak výrazné (Hamel & Srullu 2006). Na míru, jakou ovlivní mykorhizní houby růst rostliny, má vliv také půdní typ, genotyp hostitelských rostlin a hub samotných, dále také způsob zpracování půdy – mykorhizní houby přežívají lépe v půdách, které nejsou zpracovávány. Při zpracování půdy se totiž jejich koncentrace ve svrchní vrstvě, kde je nejvíce kořenů, sníží (Kabir 2005).



Obr. 7 Arbuskulárně mykorhizní houby v kořenu hostitele. Arbuskuly jsou označeny hvězdičkou, hyfové závitě s, mezibuněčné mycelium šipkou. (Konvalinková 2017).

3.3.2.2 Symbiotické bakterie fixující dusík

Fixace N probíhá u čeledi *Fabaceae* (bobovité), tedy u jetelovin. Získávání N pomocí fixace kořeny je proces náročný na energii a tedy i na P, který je součástí ATP. Při nedostatku P může rostlina využít arbuskulární mykorhizy (viz. předcházející kapitola) (Wang & Gao 2020).

Hostitelská rostlina vyloučí kořeny flavonoidy a betainy jako signál pro hlízkové bakterie (u jetelovin rod *Rhizobium*). Bakterie začnou produkovat Nod geny – ty slouží k modifikaci prostředí kořenů hostitelské rostliny, aby mohlo dojít k symbióze. Samy bakterie musí projít určitými změnami, aby se staly odolné vůči toxickým látkám, které kořeny vylučují (Gage 2004; Debelle et al. 2001). Bakterie dále syntetizují látky, cytokininy, které vyvolají u kořenů další symbiotické reakce. Cytokininy nejprve ovlivní kořenové vlásky, které se pokroucí a poté jimi proniknou do kořenů, spustí dělení buněk a vznik hlízek (obr. 8). V hlízkách dochází k transformaci bakterií na bakteroidy. Ty vykonávají výměnu cukrů a N látek s hostitelskou rostlinou (Vinter & Macháčková 2013). Aby hlízky mohly plnit svou funkci, musí být dobře vyvinuté a vybarvené do růžova, což způsobuje barvivo leghemoglobin (Möllerová 2006). Díky leghemoglobinu je zajištěno anaerobní prostředí bez kterého by molekulární N nemohl být redukován (Vinter & Macháčková 2013). Na tvorbě leghemoglobinu se podílí rostlina (dodává protein) i hlízkové bakterie (zdroj porfyrinu). V hlízkách probíhá samotná fixace N. Bakterie redukují atmosférický N₂ na amonný ion (Debelle et al., 2001). Rostlina slouží pro hlízkové

bakterie jako zdroj uhlíku (Lagunas et al. 2019) a od bakterií čerpá fixovaný N, který zprostředkovává travám a bylinám, které rostou v její blízkosti (Hackney et al., 2019). Fixovaný N může být transportován sousední rostlině buď přímo kontaktem kořenu s kořenem, pomocí mykorrhizních hub nebo nepřímo imobilizačně-mineralizačním dějem (Pirhofer-Walzl et al. 2012; van der Heijden & Horton 2009).



Obr. 8 A: Hlízky na kořenech *Trifolium*, sp. (Richard Mudhar 2015). B: Infekční vlákno (it) prorůstající kořenovými vlásky (rh) u *Trifolium repens* (Higashi & Abe 1980).

Množství fixovaného dusíku ovlivňuje výživa fosforem – při dostatečném množství je podpořen růst kořenů i hlízek (Wang & Gao 2020). Pokusy na pastvinách v jihovýchodní Austrálii, které provedli Hackney et al. (2019), ukazují, že tvorba hlízek je také pozitivně ovlivněna dobrou výživou S. Zároveň je účinnost fixace ovlivněna samotným N, který se nachází v půdě – při jeho vysoké koncentraci je tvorba hlízek inhibována (van Noorden 2016). Negativně působícím faktorem je kvetení a pokles fotosyntézy, kdy se snižuje množství a hmotnost hlízek (Möllerová 2006). Mezi další negativní faktory patří zvýšená salinita půdy (Aydi et al. 2004) a sucho, při kterém se sníží obsah kyslíku, který potřebují bakteroidy k respiraci. Tím poklesne respirace a následně i fixace N (Arrese-Igor et al. 1999).

Pirhofer-Walzl et al. (2012) se věnovali rozdílům ve fixaci N napříč druhy a vlivu stáří porostu. Pokus ukázal, že stáří porostu neovlivnilo transport N okolním rostlinám. Také se ukázal rozdíl v množství fixovaného N - *T. pratense* asimiloval více N než *T. repens*. Jednotlivé jeteloviny se zároveň lišily ve schopnosti poskytnout N. Odlišnosti nastaly i v množství N, které byly jednotlivé druhy bylin a trav schopny přijmout. Autoři se domnívají, že to mohlo být způsobeno odlišnou stavbou kořenů. Obecně byliny přijmuly od jetelovin méně N než trávy.

3.3.2.3 Hád'átka

V půdách travních porostů se nachází organismy z mnoha taxonomických skupin; hád'átka tvoří jednu z nejpočetnějších a nejvýznamnějších (Bardgett 1999). Většina druhů se živí rostlinami

a bakteriemi, nejméně zastoupeny jsou druhy živící se predací (Bardgett & Cook 1998). Parazitická háďátka se buď žíví na povrchu kořenů (ektoparazitická), kde pomocí styletu mohou získávat potravu z kořenových vlásků, cévní tkáň nebo kůry. Endoparazitická háďátka živící se uvnitř kořenů – okolo nebo v centrálním válci, poškozují tkáň rostliny a způsobují tak větší škody (Holbein et al. 2016). Neparazitická háďátka se žíví bakteriemi a houbami žijícími v rhizosféře a podílí se tím na půdním cyklu N (Gregory 2006).

Například na pastvách v Novém Zélandu háďátka způsobila horší výnos *T. repens* (jetel plazivý) a tak se zde začaly šlechtit odrůdy odolné vůči *Meloidogyne trifoliophila* a *Heterodera trifolii*. Nejprve byly rostliny šlechtěny ve sklenících, poté na poli. U šlechtěných odrůd se ukázalo, že se u nich počet háďátek v kořenech snížil (Mercer et al. 2008).

Bylo však také provedeno mnoho pokusů, které ukázaly, že ne ve všech případech mají háďátka negativní dopad. Studie Bardgetta et al. (1999) ukázala, že malé množství háďátek živících se na kořenech zvýšilo alokaci uhlíku z fotosimilátů v kořenech. Cook et al. (2001) provedli pokusy s *T. repens*, který naočkovali *H. trifolii*. Spolu s *T. repens* rostl *Lolium perenne* (jílek vytrvalý). Kořenová biomasa u *T. repens* byla o 140 % větší u naočkované varianty a u *L. perenne* o 217 %. Zároveň byl zaznamenán vyšší počet hlízek, který se zvětšil o 37 %. Dále vzrostl příjem jetelem fixovaného dusíku travami, a to o 322 %. Pokusy naznačují, že tráva je schopna přijmout fixovaný dusík od jetele následovně: naočkované kořeny jetele lépe předávají dusík do půdy, kde ho mikroorganismy upraví a tráva ho poté využije.

Další experimenty s *T. repens* a *H. trifolii* provedli Denton et al. (1999), aby zjistili, jaký vliv má množství háďátek, kterými byl naočkovaný *T. repens*. Výsledkem bylo zlepšení počtu mikroorganismů v rhizosféře při nižších počtech (přibližně 25) háďátek na rostlinu. Naopak vyšší počty (přibližně 50) buď neměly žádný vliv nebo mikroorganismy v rhizosféře redukovaly. Tento experiment byl proveden jen s jedním druhem háďátek (*H. trifolii*), oproti tomu Yeates et al. (1999) použil několik druhů: *H. trifolii*, *Pratylenchus* sp., *Helicotylenchus pseudorobustus*, *Rotylenchus robustus* a *Cephalenchus emarginatus*. Výsledky ukázaly, že působení všech druhů vedlo k nárůstu mikrobiální biomasy v rhizosféře.

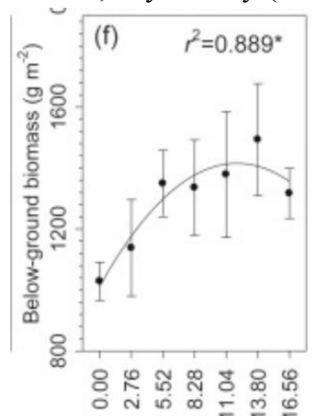
3.3.3 Fyzikální interakce mezi kořeny a půdou

3.3.3.1 Reakce kořenů na pH půdy

Na Qinghai-Tibetské náhorní plošině v Číně byla zkoumána reakce kořenů alpinského travního porostu na okyselení půdy (Wang et al. 2020). Zkoumány byly 4 varianty s postupně klesajícím pH: kontrolní varianta s pH 6,3; první s pH 6,0; druhá s pH 5,5; třetí s pH 5,0 a čtvrtá s pH 4,5. Se snižujícím pH vzrostlo množství kořenové biomasy, snížila se mikrobiální aktivita a tím i rozklad kořenů. V kořenovém opadu se snížil podíl N, P, Ca, Mg. Nejvyšší nárůst kořenové biomasy byl zaznamenán u varianty s pH 5, u varianty s pH 4,5 však začal pozitivní vliv klesat a další okyselení by už působilo negativně.

Chen et al. (2015) se věnovali vlivu pH na dýchání kořenů. Pokus trval čtyři roky, proběhl na semi-aridním travním porostu, kde *Leymus chinensis* představoval dominantní druh. Použity byly varianty s klesajícím pH. Podzemní biomasa se navyšovala s klesajícím pH, ale poté začala

klesat (Obr. 9), což odpovídá předešlému experimentu. Zároveň se zvýšila intenzita dýchání kořenů, což bylo zapříčiněno hlavně zvětšením kořenové biomasy. Nárůst kořenové biomasy u výběžkatých trav mohl být zapříčiněn jejich vyšší tolerancí k H^+ a Al^{3+} a dále úbytkem trsnatých druhů – tím se zvýšilo množství dostupných živin. Zároveň nebyla koncentrace Al^{3+} vysoká natolik, aby kořeny (u všech druhů) poškodila.



Obr. 9 Postupný nárůst a pokles podzemní biomasy se snižujícím se pH. Osa x představuje množství přidávané kyseliny v $mol\ m^{-2}$ (Chen et al. 2015).

Půdní pH představuje významný faktor při růstu jetelovin. Nízké pH zvyšuje množství Al^{3+} , který je toxický a jeteloviny jsou na něj citlivé, zároveň snižuje příjem živin (P, Ca, K, Fe, Na, B) rostlinou. Kyselé půdní prostředí negativně působí na asimilaci hořčíku, což vede ke snížení množství cukrů dodaných kořenům a hlízkám. Zhorší se tedy růst i schopnost fixovat vzdušný N. Ideální rozmezí pH pro tvorbu hlízek leží v rozmezí 6,5–7,0. Při příliš nízkém pH (< 3) se začne rozpadat cytoplazma kořenových buněk a naopak při příliš vysokém pH (8,7) dochází k nedostatku fosfátů, Fe, Zn, NO_3^- , Mn a Cu (Zavalin et al. 2019).

3.3.3.2 Interakce mezi kořeny a půdní strukturou

Kořeny ovlivňují stabilitu půdních agregátů typem a množstvím (Trükmann et al. 2009). Vztahy mezi půdními agregáty a kořeny travních porostů se věnovali Gould et al. (2016). Provedené pokusy ukázaly, že u druhově bohatého porostu se tvořily jemnější kořeny a zlepšily tím stabilitu půdních agregátů. Stabilita byla větší u porostů monokultur s *L. perenne* a *A. odoratum* v porovnání s porosty bylin a jetelovin. Působení jeteloviny se ukázalo jako negativní. Shodné výsledky získali Pérès et al. (2013), kteří uvádí trávy jako neefektivněji působící na stabilitu půdních agregátů a jeteloviny jako negativně působící. Autoři dále uvádí zlepšení stability agregátů u porostu složeného z různých druhů. Pozornost byla věnována také vlivu alpského porostu. Všechny zkoumané druhy stabilitu půdních agregátů zlepšily, nejlepší výsledky vykazovala *P. laxa* (Hudek et al. 2017).

Cui et al. (2019) zkoumali působení kořenů na infiltraci vody v půdě. Zjistili, že záleželo na čase, kdy na úplném počátku neměly takový význam jako v dalším průběhu. Důležitým faktorem se stal průměr kořene. Menší průměry (0-2 mm) infiltraci ovlivnily pozitivně, větší už (> 4,5 mm) působily negativně. Zhoršení infiltrace zaznamenali Sveistrup & Haraldsen

(1997) u porostu se zhutněnou půdou. Zhutnění zapříčinilo snížení hloubky zakořenění a snížení množství kořenů ve vrstvě 10-25 cm. Poklesla tím tedy možnost kořenů vytvářet póry. Množství kořenů ve svrchní (5 cm) vrstvě bylo však sníženo jen při silném zhutnění. Pokusy se zhutněním provedli také Trükmann et al. (2009). Ti testovali porost s kombinací trav, jetelovin a bylin (Sveistrup & Haraldsen 1997 udělali pokus jen s travami). Výsledky ukázaly, že se zvyšující se objemovou hmotností se snižovala hustota kořenů.

Zaller et al. (2011) se zaměřili na vztah mezi písčítými částicemi a arbuskulární mykorhizou. Se zvýšeným podílem písčitých částic (50 % a 75 %) se zvýšila intenzita kolonizace mykorhizními houbami a zvýšila se kořenová biomasa. Intenzita se měnila s rostlinným druhem.

4 Závěr

Dle stanovených cílů práce byla zpracována rešerše zaměřená na problematiku kořenového systému travních porostů a vzájemného působení mezi kořeny a půdním prostředím.

Kořeny jednoděložných i dvouděložných druhů se vyznačují plasticitou, která jim umožňuje přizpůsobit se vodnímu stresu. Míra odolnosti se liší napříč druhy. I přes jistou odolnost rostlin však dochází k redukci kořenové biomasy. Při suchu mají kořeny tendenci růst hlouběji a při zamokření naopak dorůstají kratších délek.

Růst kořenů ovlivňuje také množství přístupných živin a způsob hospodaření. Rostliny jsou schopny zvětšit svou absorpční plochu pomocí kořenových vlásků, aby se vyrovnaly s nedostatkem živin. Na hnojení druhy reagují podle množství dávky a kombinace živin.

Seč ovlivňuje délku kořenů, exsudaci C, dýchání kořenů a také složení mikroorganismů. Pastva způsobuje změny v rychlosti růstu kořenů a objemu kořenové biomasy.

Pozornost byla věnována také ekosystémovým službám. Dobré uplatnění nacházejí travní porosty při ochraně půd před erozí, kde efektivita záleží na průměru kořenů, jejich rozvětvení a na intenzitě srážek. Dále se kořeny a mikroorganismy, které přitahují pomocí exsudátů, ukazují jako důležité při sekvestraci C v půdě. Jako perspektivní jsou i při dekontaminaci znečištěných půd.

Chemické, biologické a fyzikální interakce mezi kořeny a půdním prostředím patří mezi neopominutelné děje. Významné jsou exsudáty, které slouží k zahajování symbiotických procesů, ochraně před patogeny, zpřístupňování živin a zlepšování půdní struktury.

Je prokázáno, že ač znečištění půdy vede k redukci růstu kořenů, trávy dokáží tomuto stresu odolávat.

Arbuskulární mykorhiza a fixace vzdušného N patří k nejdůležitějším z biologických interakcí. Arbuskulární mykorhiza zpřístupňuje hostitelským rostlinám, což je většina bylin a trav, P a Zn. Od hostitelské rostliny získává C a další zdroje energie. Význam této symbiózy však klesá v půdách s dostatkem živin, zejména P. Za fixaci N zodpovídají bakterie rodu *Rhizobium* a symbióza probíhá u jetelovin. Část fixovaného N poskytuje rostlina okolním travám a bylinám. Problematika fixace postupně nabývá důležitosti ve spojení s redukcí používání hnojiv. Významnými organismy jsou také háďátka, mezi kterými se vyskytují parazitické i neparazitické druhy.

Na pokles půdního pH negativně reagují jeteloviny, u kterých se redukuje růst i fixace N. Trávy naopak reagují nárůstem kořenové biomasy a až silné okyselení působí negativně.

Kořeny menších průměrů, zejména tedy trav, příznivě ovlivňují infiltraci vody v půdě a stabilitu půdních agregátů. Negativně na jejich růst však působí zhutnění půdy.

Mezi kořenovým systémem travních porostů a půdou se odehrává množství významných dějů a dále plní důležité úlohy v rámci ekosystémů. Je tedy na místě kořenový systém neopomíjet a dále mu věnovat dostatečnou pozornost.

5 Literatura

- Arrese-Igor C, Gonzalez EM, Gordon AJ, Minchin FR, Galvez L, Royuela M, Cabrerizo PM, Aparicio-Tejo PM. 1999. Sucrose synthase and nodule nitrogen fixation under drought and other environmental stresses. *Symbiosis* **27**:189-212.
- Aydi S, Drevon JJ, Abdelly C. 2004. Effect of salinity on root-nodule conductance to the oxygen diffusion in the *Medicago truncatula* - *Sinorhizobium meliloti* symbiosis **42**:833-840.
- Ayres E, Dromph KM, Cook R, Ostle N, Bardgett RD. 2007. The influence of below-ground herbivory and defoliation of a legume on nitrogen transfer to neighbouring plants. *Functional Ecology* **21**:185-386.
- Aziz S, Islam MS. 2022. Mechanical Effect of Vetiver Grass Root for Stabilization of Natural and Terraced Hill Slope. *Geotechnical and Geological Engineering* **40**: 3267-3286.
- Badhon FF, Islam MS, Islam MA. 2021. Contribution of Vetiver Root on the Improvement of Slope Stability. *Indian Geotechnical Journal* **51**:829-840.
- Badri DV, Weir TL, Lelie D, Vivanco JM. 2009. Rhizosphere chemical dialogues: plant-microbe interactions. *Current Opinion in Biotechnology* **20**:642-650.
- Bahn M, Knapp M, Garajova Z, Pfahringer N, Cernusca A. 2006. Root Respiration in Temperate Mountain Grasslands Differing in Land Use. *Global Change Biology* **12**:995-1006.
- Bardgett RD, Cook R. 1998. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology* **10**:263-276.
- Bardgett R, Mommer L, De Vries F. 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **29**:692-699.
- Bennet RJ. 1995. The use of hematoxylin in screening perennial ryegrass (*Lolium perenne*) for aluminium tolerance. *South African Journal of Plant and Soil* **12**:65-72.
- Canarini A, Kaiser C, Merchant A, Richter A, Wanek W. 2019. Root Exudation of Primary Metabolites: Mechanisms and Their Roles in Plant Responses to Environmental Stimuli. *Frontiers in Plant Science* **10**:422679.
- Capilleri PP, Cuomo M, Motta E, Todaro M. 2019. Experimental investigation of root tensile strength for slope stabilization. *Indian Geotechnical Journal* **49**:687-697.
- Carroll CJW, Slette I, Grifn Nolan RJ, Baur LE, Hofman AM, Denton EM, Gray JE, Post AK, Johnston MK, Yu Q, Collins SL, Luo Y, Smith MD, Knapp AK. 2021. Is a drought a drought in grasslands? Productivity responses to different types of drought. *Oecologia* **197**:1017-1026.

- Cecconi M, Pane V, Napoli P, Zarotti C. 2013. Mechanical and hydraulic effects of deep roots planting on slope stability. *Coupled Phenomena In Environmental Geotechnics: From Theoretical And Experimental Research To Practical Applications* 533-540.
- Chen DM, Wang Y, Lan ZC, Li JJ, Xing W, Hu SJ, Bai YF. 2015. Biotic community shifts explain the contrasting responses of microbial and root respiration to experimental soil acidification. *Soil Biology & Biochemistry* **90**:139-147.
- Collins M, Nelson CJ, Moore KJ, Barnes RF. 2017. *Forages, Volume 1: An Introduction to Grassland Agriculture*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Cook R, Dawson LA, Gange AC, Grayston SJ, Murray PJ, Treonis AM. 2001. Soil biodiversity, root herbivory and carbon and nitrogen cycling in grassland soils. Pages 10-21 in Gomide JA, Mattos WRS, Carneiro da Silva S, editors. *Proceedings of the XIX International Grassland Congress: Grassland Ecosystems: an Outlook Into the 21st Century*. Brazilian Society of Animal Husbandry, Sao Pedro.
- Cui Z, Wu GL, Huang Z, Liu Y. 2019. Fine roots determine soil infiltration potential than soil water content in semi-arid grassland soils. *Journal of Hydrology* (e124023) DOI:<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.124023>.
- Český úřad zeměměřický a katastrální. 2023. *Souhrnné přehledy o půdním fondu z údajů katastru nemovitostí České republiky*. Praha.
- Dadon FF, Islam MS, Islam MA. 2021. Contribution of Vetiver Root on the Improvement of Slope Stability. *Indian Geotechnical Journal* **51**:829-840.
- Debellé F, Moulin L, Mangin B, Dénarié J, Boivin C. 2001. Nod Genes and Nod signals and the evolution of the rhizobium legume symbiosis. *Acta Biochimica Polonica* **48**:359-365.
- De Baets S, Poesen J, Gyssels G, Knapen A. 2006. Effects of grass roots on the erodibility of topsoils during concentrated flow. *Geomorphology* **76**:54-67.
- Denton CS, Bardgett RD, Cook R, Hobbs PJ. 1999. Low amounts of root herbivory positively influence the rhizosphere microbial community in a temperate grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* **31**:155-165.
- de Vries FT, Brown C, Stevens CJ. 2016. Grassland species root response to drought: consequences for soil carbon and nitrogen availability. *Plant and Soil* **409**:297–312.
- Dietz S, Herz K, Gorzolka K, Jandt U, Bruelheide H, Scheel D. 2020. Root exudate composition of grass and forb species in natural grasslands. *Scientific Reports* (e10691) DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54309-5>.

- Dietz S, Herz K, Döll S, Haider S, Jandt U, Bruelheide H, Scheel D. 2019. Semi-polar root exudates in natural grassland communities. *Ecology & Evolution* **9**:5526–5541.
- Evans PS. 1977. Comparative root morphology of some pasture grasses and clovers. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **20**:331–335.
- Facelli E, Smith SE, Smith FA. 2009. Mycorrhizal symbiosis - overview and new insights into roles of arbuscular mycorrhizas in agro- and natural ecosystems. *Australasian Plant Pathology* **38**:338-344.
- Farrar J, Hawes M, Jones D, Lindow S. 2003. How Roots Control The Flux of Carbon to The Rhizosphere. *Ecology* **84**:815-1080.
- Fort F, Cruz P, Catrice O, Delbrut A, Luzarreta M, Stroia C, Jouany C. 2015. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland *Fabaceae* to tolerate water and phosphorus shortage. *Environmental and Experimental Botany* **110**:62-72.
- Frank DA. 2006. Drought effects on above- and belowground production of a grazed temperate grassland ecosystem. *Oecologia* **152**:131–139.
- Gage DJ. 2004. Infection and Invasion of Roots by Symbiotic, Nitrogen-Fixing Rhizobia during Nodulation of Temperate Legumes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **68**:280–300.
- Gawryluk A, Stępniewska A, Lipińska H. 2022. Effect of soil contamination with polycyclic aromatic hydrocarbons from drilling waste on germination and growth of lawn grasses. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **236**:1-9.
- Gibberd MR, Gray JD, Cocks PS, Colmer TD. 2001. Waterlogging Tolerance Among a Diverse Range of *Trifolium* Accessions is Related to Root Porosity, Lateral Root Formation and 'Aerotropic Rooting'. *Annals of Botany* **88**:579–589.
- Głąb T. 2013. Effect of tractor traffic and N fertilization on the root morphology of grass/red clover mixture. *Soil and Tillage Research* **134**:163-171.
- Głąb T, Kacorzyk P. 2011. Root distribution and herbage production under different management regimes of mountain grassland. *Soil and Tillage Research* **113**:99-104.
- Gould IJ, Quinton JN, Weigelt A, De Deyn GB, Bardgett RD. 2016. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters* **19**:1140-1149.
- Gregory P. 2006. *Plant Roots. Growth, activity and interaction with soils.* Blackwell Publishing, Oxford.

- Gros R, Poly F, Monrozier LJ, Faivre P. 2003. Plant and soil microbial community responses to solid waste leachates diffusion on grassland. *Plant and Soil* **255**:445–455.
- Gyssels G, Poesen J. 2003. The importance of plant root characteristics in controlling concentrated flow erosion rates. *Earth Surface Processes Landforms* **28**:371–384.
- Hackney BF, Jenkins J, Powells J, Edwards CE, De Meyer S, Howieson JG, Yates RJ, Orgill SE. 2019. Soil acidity and nutrient deficiency cause poor legume nodulation in the permanent pasture and mixed farming zones of south-eastern Australia. *Crop & Pasture Science* **70**:1128-1140.
- Hamel C, Srullu DG. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi in field crop production: Potential and new direction. *Canadian Journal of Plant Science* **86**:941-950.
- Hanslin HM, Bischoff A, Hovstad KA. 2019. Root growth plasticity to drought in seedlings of perennial grasses. *Plant and Soil* **440**:551-568.
- Hamilton EW, Frank DA, Hinchey PM, Murray TR. 2008. Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in a temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry* **40**:2865-2873.7
- He M, Li Z, Chen C, Mei P. 2022. Impact of soil types and root exudates on cadmium and petroleum hydrocarbon phytoremediation by *Sorghum sudanense*, *Festuca arundinace*, and *Lolium perenne*. *Frontiers in Ecology and Evolution* (e1036765) DOI: 10.3389/fevo.2022.1036765.
- Higashi S, Abe M. 1980. Scanning Electron Microscopy of *Rhizobium trifolii* Infection Sites on Root Hairs of White Clover. *Applied and Environmental Microbiology* **40**:1094-1099.
- Hill JO, Simpson RJ, Ryan MJ, Chapman DF. 2010. Root hair morphology and mycorrhizal colonisation of pasture species in response to phosphorus and nitrogen nutrition. *Crop and Pasture Science* **61**:122-131.
- Hodge A, Paterson E, Grayston SJ, Campbell CD, Ord BG, Killham K. 1998. Characterisation and microbial utilisation of exudate material from the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under CO₂ enrichment. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:1033-1043.
- Holanda FSR, Santos LDV, Sobrinho VRAS, de Menezes PVB, Santos JR. 2022. Evaluation of the biotechnical characteristics of vetiver and paspalum grasses for use in soil reinforcement techniques under erosion threat. *Pesquisa Agropecuaria Tropical* (e71617) DOI: 10.1590/1983-40632022v5271617.

- Holbein J, Grundler FMW, Siddique S. 2016. Plant basal resistance to nematodes: an update. *Journal of Experimental Botany* **67**:2049-2061.
- Huang W, Long RL, Zhang ZY, Kang MZ, Zhang RG. 2021. Root Morphological and Physiological Responses of Two Grass Species to Simulated Soil Nitrogen Deposition. *Plants (Basel, Switzerland)* **10**(6):1117. doi:10.3390/plants10061117.
- Hudek C, Sturrock CJ, Atkinson BS, Stanchi S, Freppaz M. 2017. Root morphology and biomechanical characteristics of high altitude alpine plant species and their potential application in soil stabilization. *Ecological Engineering* **109**:228-239.
- Jaiswal SK, Naamala J, Dakora FD. 2018. Nature and mechanisms of aluminium toxicity, tolerance and amelioration in symbiotic legumes and rhizobia. *Biology and Fertility of Soils* **54**:309-318.
- Ji XL, Yang P. 2019. The effect of bermuda grass root morphology on the displacement of slope. 1st International Conference On Advances In Civil Engineering And Materials (ACEM1) And 1st Symposium On Sustainable Bio-composite Materials And Structures (e03004) DOI: 10.1051/mateconf/201927503004.
- Kabir Z. 2005. Tillage or no-tillage: Impact on mycorrhizae. *Canadian Journal of Plant Science* **85**:23–29.
- Kawasaki A, Watson ER, Kertesz MA. 2012. Indirect effects of polycyclic aromatic hydrocarbon contamination on microbial communities in legume and grass rhizospheres. *Plant Soil* **358**:169–182.
- Khan AG. 2005. Role of soil microbes in the rhizospheres of plants growing on trace metal contaminated soils in phytoremediation. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology* **18**:355-364.
- Kidd DR, Ryan MH, Haling RE, Lambers H, Sandral GA, Yang Z, Culvenor RA, Cawthray GR, Stefanski A, Simpson RJ. 2015. Rhizosphere carboxylates and morphological root traits in pasture legumes and grasses. *Plant Soil* **402**:77–89.
- Klimešová J. 2018. Temperate herbs: an architectural analysis. Academia, Praha.
- Konvalinková T. 2017. Symbióza, kam se podíváš. O arbuskulárně mykorhizních houbách a soužití s rostlinami. *Živa* **5**:233-236.
- Krebstein K, von Janowsky K, Kuht J, Reintam E. 2014. The effect of tractor wheeling on the soil properties and root growth of smooth brome. *Plant Soil Environment* **60**:74–79.
- Kutschera U, Briggs WR. 2012. Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta* **235**:443–452.

- Lagunas B, Achom M, Bonyadi-Pour R, Pardal AJ, Richmond BL, Sergaki C, Vázquez S, Schäfer P, Ott S, Hammond J, Gifford ML. 2019. Regulation of Resource Partitioning Coordinates Nitrogen and *Rhizobia* Responses and Autoregulation of Nodulation in *Medicago truncatula*. *Molecular Plant* **12**:833-846.
- Lai H, Gao F, Su H, Zheng P, Li Y, Yao H. 2022. Nitrogen Distribution and Soil Microbial Community Characteristics in a Legume–Cereal Intercropping System: A Review. *Agronomy* (e1900) DOI:<https://doi.org/10.3390/agronomy12081900>.
- Leafy Learning. 2024. RHS Level 2 study, & gardening know how. Available from <https://www.leafylearning.co.uk/external-structure-of-roots/> (accessed April 2024).
- Li JM, Li L, Wang ZG, Zhang CW, Wang YF, Wang WL, Zhang GH, Huang JQ, Li H, Lv XD, Pu J, Liu JG. 2021. The contributions of the roots, stems, and leaves of three grass species to water erosion reduction on spoil heaps. *Journal of Hydrology* (e127003) DOI: [10.1016/j.jhydrol.2021.127003](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.127003).
- Li Y, Gong J, Zhang Z, Shi J, Zhang W, Song L. 2022. Grazing directly or indirectly affect shoot and root litter decomposition in different decomposition stage by changing soil properties. *Catena* (e105803) DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105803>.
- Liu M, Hulting A, Mallory-Smith C. 2017. Comparison of growth and physiological characteristics between roughstalk bluegrass and tall fescue in response to simulated waterlogging. *PLoS ONE* (e0182035) DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182035>.
- Luo Y, Wang X, Cui M, Wang J, Gao Y. 2021. Mowing increases fine root production and root turnover in an artificially restored Songnen grassland. *Plant and Soil* **465**:549–561.
- Marschner P. 2012. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- Marzec M, Melzer M, Szarejko I. 2015. Root Hair Development in the Grasses: What We Already Know and What We Still Need to Know. *Plant Physiology* **168**:407-414.
- McInenly LE, Merrill EH, Cahill JF, Juma NG. 2010. *Festuca campestris* alters root morphology and growth in response to simulated grazing and nitrogen form. *Functional Ecology* **24**:283–292.
- Mercer CF, Bell NL, Yeates GW. 2008. Plant-parasitic nematodes on pasture in New Zealand. *Australasian Plant Pathology* **37**:279-288.
- Mouhamadou H, Molitor C, Baptist F, Sage L, Clément JC, Lavorel S, Monier A, Geremia RA. 2011. Differences in fungal communities associated to *Festuca paniculata* roots in subalpine grasslands. *Fungal Diversity* **47**:55–63.

- Möllerová J. 2006. Symbiotická fixace dusíku. Bakterie *Rhizobium* s. l. a *Frankia*. *Živa* **54**:9.
- Nguemté PM, Wafo GVD, Djocgoue PF, Wanko A. 2022. Effects of varying PAHs-polluted soils on the morpho-anatomy and physiology of Bermuda grass. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal* **32**:652-664.
- Panchal P, Preece C, Peñuelas J, Giri J. 2022. Soil carbon sequestration by root exudates. *Trends in Plant Sciences* **27**:749-757.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crèvecoeur M, Dat JF. 2008. An Overview of Plant Responses to Soil Waterlogging. *Plant Stress* **2**:20-27.
- Pérès G, Cluzeau D, Menasseri S, Soussana JF, Bessler H, Engels C, Habekost M, Gleixner G, Weigelt A, Weisser WW, Scheu S, Eisenhauer S. 2013. Mechanisms linking plant community properties to soil aggregate stability in an experimental grassland plant diversity gradient. *Plant and Soil* **373**:285–299.
- Pirhofer-Walzl K, Rasmussen J, Høgh-Jensen H, Eriksen J, Søgaard K, Rasmussen J. 2012. Nitrogen transfer from forage legumes to nine neighbouring plants in a multi-species grassland. *Plant Soil* **350**:71–84.
- Rees RM, Bingham IJ, Badeley JA, Watson CA. 2005. The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. *Geoderma* **128**:130-154.
- Rong L, Zhang S, Wang J, Li S, Xie S, Wang G. 2021. Phytoremediation of Uranium-Contaminated Soil by Perennial Ryegrass (*Lolium Perenne* L.) Enhanced with Citric Acid Application. *Environmental Science and Pollution* **29**:33002–33012.
- Sladkovska T, Wolski K, Buak H, Radkowski A, Sobol Ł. 2022. A Review of Research on the Use of Selected Grass Species in Removal of Heavy Metals. *Agronomy*.
- Sveistrup TE, Haraldsen TK. 1997. Effects of soil compaction on root development of perennial grass leys in northern Norway. *Grass and Forage Science* **52**:381-387.
- Sun TJ, Baderihu, Pang Z, Hu W, Wu JY. 2015. Effect of *Bromus Inermis* Shoot and Root on Soil and Water Conservation on the Slope. 2015 4th International Conference On Energy And Environmental Protection (ICEEP 2015) 2721-2725.
- Trükmann K, Horn R, Reintam E. 2009. Impact Of Roots On Soil Stabilisation In Grassland. pages 1-7. ISTRO 18th Triennial Conference Proceedings. Turkey.
- Vymazal J. 2005. Horizontal sub-surface flow and hybrid constructed wetlands systems for wastewater treatment. *Ecological Engineering* **25**:478–490.

- van der Heijden MGA, Horton TR. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* **97**:1139–1150.
- van Noorden, GE, Verbeek R, Dinh QD, Jin J, Green A, Ng JL, Mathesius U. 2016. Molecular signals controlling the inhibition of nodulation by nitrate in *Medicago truncatula*. *International Journal of Molecular Sciences* **17**:1060.
- Vannoppen W, De Baets S, Keeble J, Dong Y, Poesen J. 2017. How do root and soil characteristics affect the erosion-reducing potential of plant species? *Ecological Engineering* **109**:186-195.
- Viard-Crétat F, Gallet C, Lefebvre M, Lavorel S. 2009. A leachate a day keeps the seedlings away: mowing and the inhibitory effects of *Festuca paniculata* in subalpine grasslands. *Annals of Botany* **103**:1271–1278.
- Vinter V, Macháčková M. 2013. Přehled morfologie cévnatých rostlin. Univerzita Palckého v Olomouci, Olomouc.
- Walker T, Bais HP, Grotewold E, Vivanco JM. 2003. Root Exudation and Rhizosphere Biology. *Plant Physiology* **132**:44-51.
- Wang K, Jiang Y. 2007. Waterlogging Tolerance of Kentucky Bluegrass Cultivars. *HortScience* **42**:386–390.
- Wang P, Guo J, Xu XY, Yan XB, Zhan KC, Qiu YP, Zhao QZ, Huang KL, Luo X, Yang F. 2020. Soil acidification alters root morphology, increases root biomass but reduces root decomposition in an alpine grassland. *Environmental Pollution* (e115016) DOI: 10.1016/j.envpol.2020.115016.
- Wang XY, Gao YZ. 2020. Advances in the mechanism of cereal/legume intercropping promotion of symbiotic nitrogen fixation. *Chinese Science Bulletin* **65**:142-149.
- Waterlot C, Hechelski M. 2019. Benefits of Ryegrass on Multicontaminated Soils Part 1: Effects of Fertilizers on Bioavailability and Accumulation of Metals. *Sustainability* (e5093) DOI: <https://doi.org/10.3390/su11185093>.
- Williams A, Landridge L, Straathof AL, Muhamadali H, Hollywood KA, Goodacre R, de Vries FT. 2022. Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology* **110**:21–33.
- Yeates GW, Saggar S, Hedley CB, Mercer CF. 1999. Increase in ¹⁴C-carbon translocation to the soil microbial biomass when five species of plant-parasitic nematodes infect roots of white clover. *Nematology* **1**:295-300.

Zaller G. 2007. Effect of Patchy Distribution of Soil Nutrients on Root Morphology and Biomass Allocation of Selected Grassland Species: Experimental Approach. *Polish Journal of Ecology* **55**:731-746.

Zaller JG, Frank T, Drapela T. 2011. Soil sand content can alter effects of different taxa of mycorrhizal fungi on plant biomass production of grassland species. *European Journal of Soil Biology* **47**:175-181.

Zavalin AA, Sokolov OA, Shmyreva NY, Lukin SV. 2019. Legume reaction to soil acidity. *Amazonia Investiga* **8**:162-170.

Zhang S, Wei Y, Liu N, Wang Y, Manlike A, Zhang Y, Zhang B. 2022. Mowing Facilitated Shoot and Root Litter Decomposition Compared with Grazing. *Plants* (e846) DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11070846>.

Zhang X, Gao B, Xia H. 2014. Effect of cadmium on growth, photosynthesis, mineral nutrition and metal accumulation of bana grass and vetiver grass. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **106**:102-108.

Zhou ZC, Shangguan ZP. 2007. The effects of ryegrass roots and shoots on loess erosion under simulated rainfall. *Catena* **70**:350-355.

