

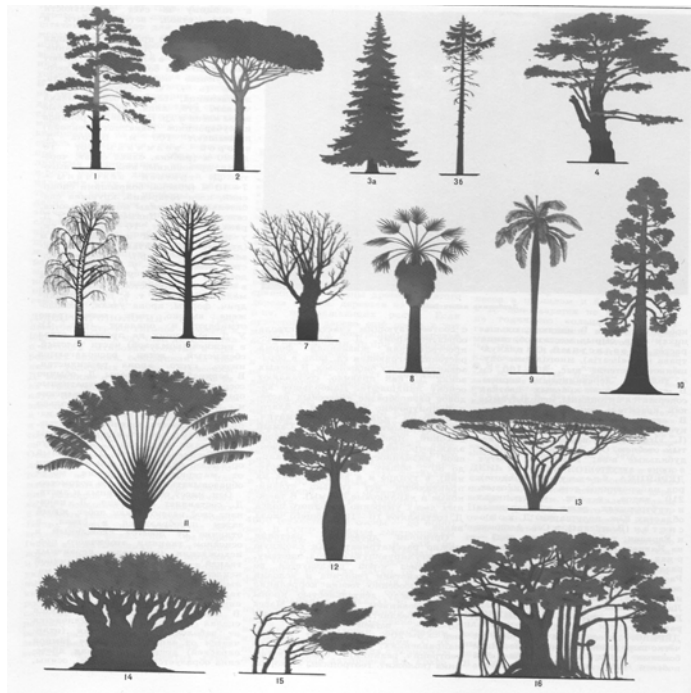
## Lekce 2A Strom a růst dřevin

1. strom (morfologie, anatomie, architektura nadzemních a podzemních orgánů),
2. růst dřevin,
3. životní formy a životní cykly dřevin.

**2.1. Strom** (morfologie, anatomie, architektura nadzemních a podzemních orgánů, životní formy, životní cykly). **Dia 35+43** – *Picea abies*, Finsko; **367** – *Picea glauca*, Kanada **120+126** – *Abies pindrow*, *Cedrus deodara*, Indie; **6** – *Phoenix canariensis*, **82** – *Pinus canariensis*, Kanárské ostrovy; **310** – *P. rigida*+*P. strobus*, Canada; **154** - *Dracaena draco*, Kanárské ostrovy.

Definice stromu:

- mnoholetá rostlina s jasně vyvinutým kmenem (lodyhou), z kterého vyrůstají po stranách větve; systém větví tvoří korunu (Anučin et al. 1985),
- dřevnatá rostlina s jednoduchou hlavní lodyhou (kmenem), která se nevětví u země; některé stromy vytvářejí strukturu o několika kmenech (např. listnáče); na konci každé veget. sezóny větší část nadzemní biomasy neodumírá (většinou pouze listy) (Allaby 1994),
- stromy jsou všechny rostlinné organismy, jejichž strategií je maximalizovat délku života: **a)** investováním hmoty a energie do tvorby transportních tkání v takovém rozsahu, který odpovídá jejich celkové biomase a **b)** současným přerůstáním okolní vegetace nebo vegetačního patra formou různých adaptací (Hallé et al. 1978).



Tvary strom (Anučin et al. 1985, pp.250): (1) *Pinus sylvestris*, (2) *Pinus pinea*, (3a) *Picea abies* soliterní, (3b) *P. abies* v porostu, (4) *Cedrus libani* (5) *Betula pendula*, (6) *Alnus glutinosa*, (7) *Salix cf caprea*, (8) *Mauritia flexuosa* (palma mangrovů), (9) *Phlomis canariensis*, (10) *Sequoiadendron giganteum*, (11) *Ravenala madagascariensis*, (12) *Brachychiton*, “lahvový strom” (monzunové lesy severních

teritorií, Austrálie), (13) *Acacia* (např. monzunové lesy Malajsie), (14) *Dracaena draco*, (15) deformace vlivem jednostr. proudění větrů, (16) *Ficus benamina* (vlhké tropy Afriky).

### 2.1.1. Kmen a větve

Struktura dřeva (Fig. 3.1., Thomas pp. 37)

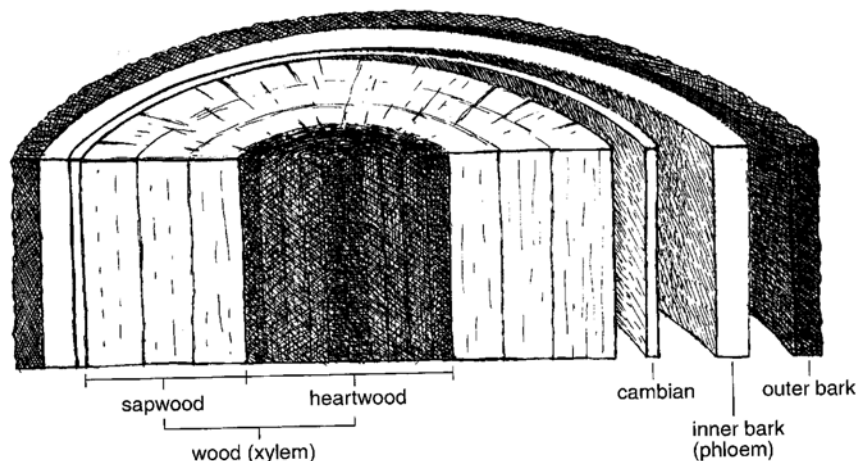
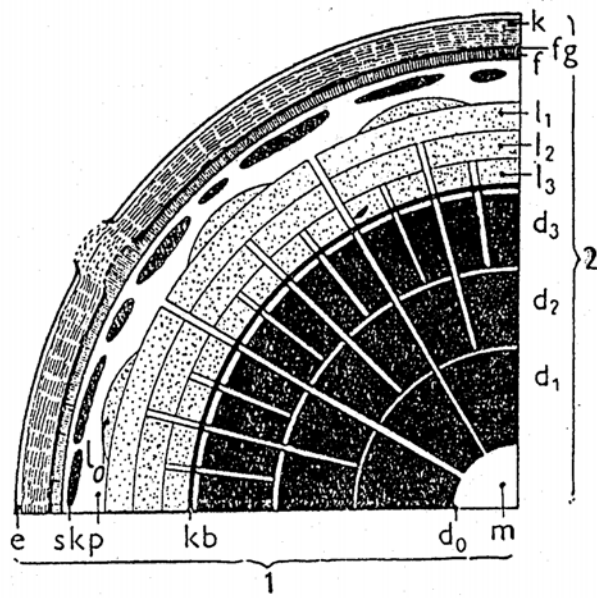


Figure 3.1. Tree cross-section.

**Korek** (vnější kůra), nepropouštějící vodu, chrání **floém** (vnitřní kůru, lýko). Floem je složen z živých pletiv a vede sacharidy z listů do ostatních částí stromu. **Kambium** je



Obr. 104. Náčrt příčného řezu kmenem listnatého stromu, 3 roky starého; 1 – pletiva prvotní, 2 – druhotná; e – pokožka, sk – sklerenchym, p – pericykl, kb – kambium, l<sub>0</sub> – prvotní lýko, d<sub>0</sub> – prvotní dřevo, m – dřeň; k – korek, fg – felogén, f – feloderm, l<sub>1</sub>, l<sub>2</sub>, l<sub>3</sub> – lýko druhotné, d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>, d<sub>3</sub> – letokruhy druhotného dřeva. Prvotní dřeňové paprsky spojují pericykl s dřeňí, druhotné paprsky končí ve dřevě i lýku stejného stáří slepě. V krycím korkovém pletivu zakreslena čočka (lenticcla).

odpovědné za tloušťnutí kmene. Uvnitř kmene je **xylém** (běl a jádro) – je jím vedena voda z kořenů do ostatních částí stromu.

Druhotné tloušťnutí a anatomická struktura dřeva (**Obr. 104**, Černohorský pp. 137)

- růst a větvení nadzemních prýtů vedou k zmnožení vodivých drah a zpevňovacích pletiv, to se projevuje i zevně druhotným tloušťnutím stonků (kmenů) a kořenů.

**Kmeny dvouděložných rostlin** tloušťnou činností **kambia** (souvislý dutý válec mezi lýkem a dřevem); jeho buňky rostou ve směru poloměru stonku. Kambium vytváří složky dřevní a lýkové části cévních svazků (**svazkové k.**) a dřevňové paprsky (**mezisvazkové k.**). **Dřevňové paprsky** umožňují látkové spojení mezi dřevem a lýkem (např. výměna plynů mezi živými buňkami dřeva a ovzduším) a hromadí se v nich zásobní látky. Pprsky končí slepě ve dřevu a lýku.

Činnost kambia je ovlivňována vnějším prostředím: (1) dřevo vznikající z jara má **tracheidy (cévice)**, tj. mrtvé buňky o velké světlosti s přehrádkami => světlejší a měkčí jarní dřevo, vede vodu; (2) dřevo letní má tracheidy úzké a tlustostěnné => tmavší a tvrdší dřevo, zpevňuje kmen; **jarní + letní dřevo = letokruh**.

Dřevo dvouděložných rostlin (mimo tracheid a dřevního parenchymu jako nahosemenné) má také sklerenchymatická dřevní vlákna (zpevňovací funkce) a široké **tracheje (mnohobuněčné cévy)** bez příčných přehrádek (vodivá fce). Nejstarší dřevo, tvořeno prvními letokruhy, je **jádro** (zpevňuje kmen); mladší světlejší letokruhy na povrchu – **běl**. V jádru odumírají parenchymové buňky, v kterých se předtím tvoří třísloviny, pryskyřice apod. (ty vnikají do blan dřevních složek a ucpávají dutinky ve dřevu => v činnosti jsou pak pouze nejmladší letokruhy bělí se živými parenchymovými buňkami).

**Lýko (floém)** je tvořeno souvislými vodivými sitkovicemi (z živých buněk s perforovanými přehrádkami), obsahuje sklerenchymatická vlákna, lýkový parenchym a parenchym dřevň. paprsků, časté jsou pryskyřičné kanálky. Lýko vodí asimiláty od listů na místa spotřeby nebo zásob, částečně zpevňuje kmen.

**Pokožka (epidermis)**- odprýská, když se některá z parenchymových vrstev kůry změní v **druhotné korkové pletivo (felogén)** (uvolňuje vně vrstvy korku a dovnitř nez korkovatělé buňky s chloroplasty, zelenou kůru, **feloderm**), korek je pro vodu a vzduch nepropustný. Na jeho povrch občas prorážejí bradavičnaté čocinky, **lenticely** (s mrtvým pletivem a četnými mezibuň. prostory => možná výměna plynů mezi vnitřkem těla a ovzduším).

**Druhotná kůra (peridermis)** = korek + korkotvorné pletivo (felogén) + zelená kůra (feloderm) (málo druhů má korkotvorné pletivo dlouho v činnosti => většinou hrubá kůra (výjimku tvoří např. buk). Postupně se vytváří **borka (rhytidoma)** => dochází k odlupování i vnějších nejstarších vrstev lýka.

**Prvotní kůra** je vrstva pod pokožkou uzavírající střední válec se svazky cévními u stonku.

### Růst dřeva

Nejstarší dřevo je ve středu kmene a nový letokruh narůstá jako vnější kuželovitá mušle na starém dřevu (**Fig. 3.3.**, Thomas pp. 39). Všechny dřeviny nenarůstají cylindricky, např. *Crataegus* a *Taxus* mají nepravidelné prolamované průřezy kmenů. Příčinou je pravděpodobně nepravidelná činnost kambia vytvářející vydutiny na průřezu kmene (asi genetické dispozice druhu).

### Dřevo jehličnanů

Tracheidy tvoří 90-94% celkového objemu kmene (vodivá a mechanická fce), 6-10% dřeva je tvořeno dřeň. paprsky a pryskyř kanálky, dřevní parenchym je slabě vyvinut (Černohorský 1967, Vyskot et al. 1971, Thomas 2000). Stavba dřeva je jednoduchá a pravidelná, široké tracheje jsou omezeny hlavně na jarní dřevo => **kruhovitě pórovité** dřevo.

#### Dřevo listnáčů

Tracheje jsou stejnoměrně rostroušeny po celém letokruhu => **roztroušeně pórovité** dřevo. Tracheje (0.5 mm a více v průměru) transportující vodu tvoří průměrně 30% objemu dřeva, dřevní vlákna (libriform) 50%, dřevní paprsky 20%.

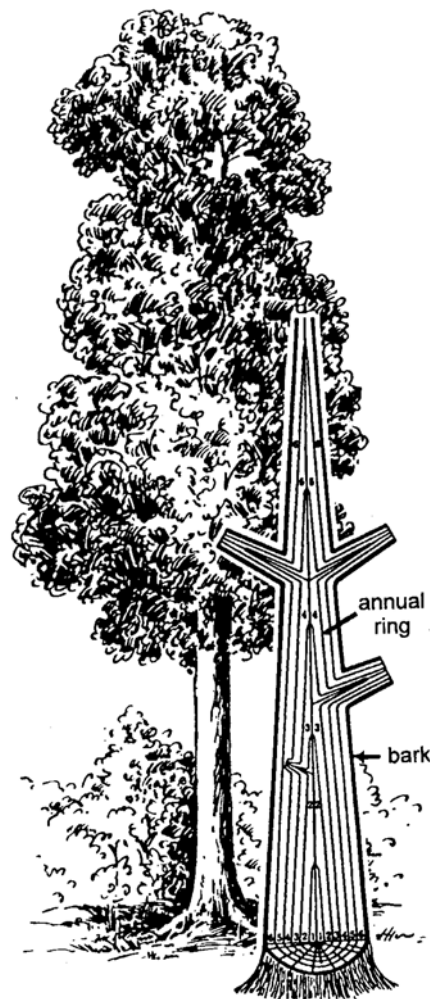


Figure 3.3. A vertical section through a tree showing that it grows by adding on new shells of wood over the old tree. From: Kozlowski, T.T. (1971). *Growth and Development of Trees: Vol. I, Seed Germination, Ontogeny, and Shoot Growth*. Academic Press, New York.

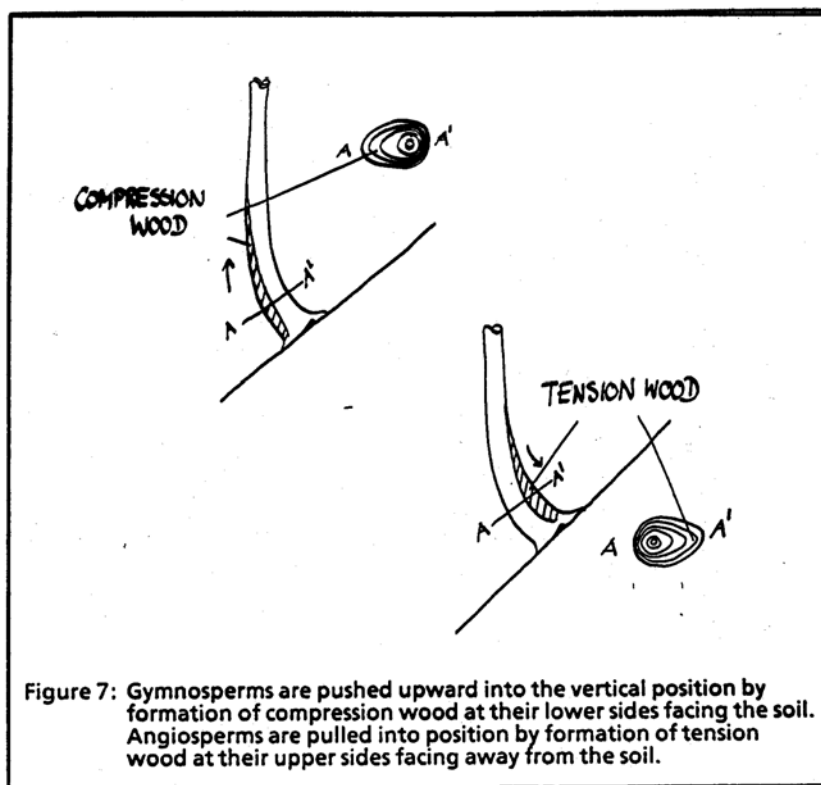
#### Reakční dřevo (Mattheck 1991, Thomas 2000)

Jehličnany vyvíjí tlakové dřevo (**compression wood**; Fig. 7, Mattheck pp. 5) na spodní straně ve směru po svahu, listnáče napětové (tahové) dřevo (**tension wood**) na vrchní straně kmene např. při vyrovnávání svislé polohy kmene na strmých svazích

(dia 154 - *Quercus semecarpifolia*, svah u Rothang Pass, Himalaje). Vytváří se tmavší zóna širších letokruhů, které postupně kmen vzpřímí (jehličnany **tlačí**, listnáče **táhne**):

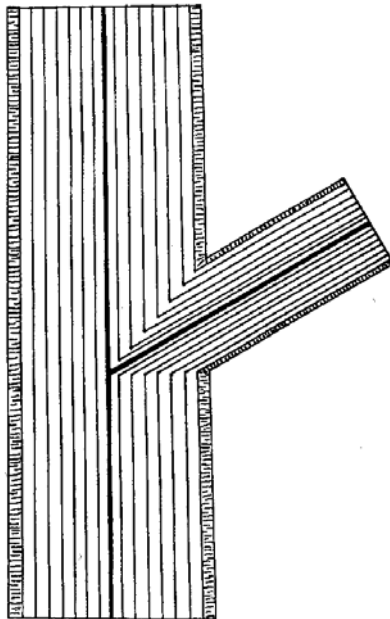
- u **jehličnanů** probíhá narovnávaní od vrcholu kmene po bázi (rychleji se narovná terminální část kmene); tlakové dřevo má kratší tracheidy s velkými meziprostory, vyšší obsah ligninu a méně celulózy => dřevo je husčí, tvrdčí a křehčí s výraznou délkovou smrštitelností; např. *Pinus sylvestris* na větrných stanovištích má 20-50% tlakového dřeva;
- u **listnáčů** má dřevo málo a menší tracheje, krystalickou celulózu s malým množstvím ligninu => nachylné ke štípání a smrštění buněk při vyschnutí.

Reakční dřevo je významné i při udržení geneticky nebo stanovištně podmíněné polohy větví, k otáčení koruny ke světlu v hustých porostech trop. lesa. Za vývoj reakčního dřeva odpovídá růstový hormon auxin.

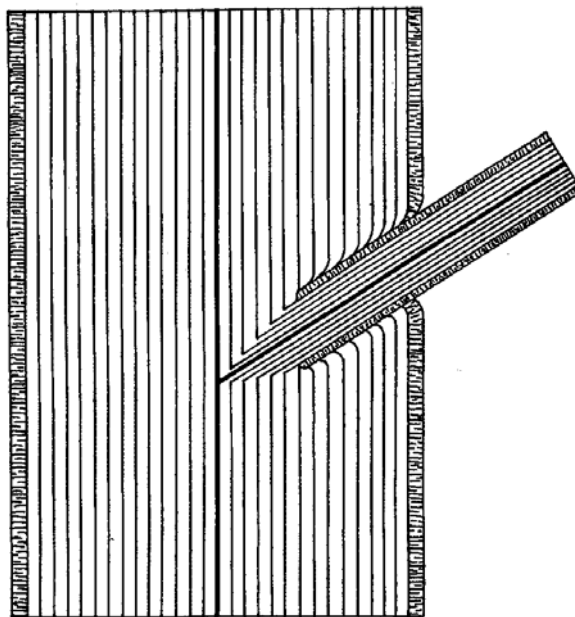


**Kmeny jednoděložných rostlin** mají intenzivní prvotní tloušťnutí (činnost primárního ztlučovacího meristému; Černožorský 1967). Ve stoncích (např. u palem) jsou roztroušeny jehlovité svazky cévních tkání. Některé palmy nebo pandany (*Pandanus*, trop. Asie a Austrálie) nevykazují druhotné tloušťnutí. Tloušťnou na bázi kmene růstem speciálních parenchymatických buněk (bez nové cévní tkáně). *Yucca brevifolia*, *Dracaena* spp., *Agave* spp., *Xanthorrhoea* spp. (grass tree of Australia) vykazují jakési sekundární tloušťnutí. Nové jehlice cévnaté tkáně rostou vertikálně kmenem a způsobují jeho tloušťnutí (jako když tužku strčíš do pěnové gumy).

(a)



(b)



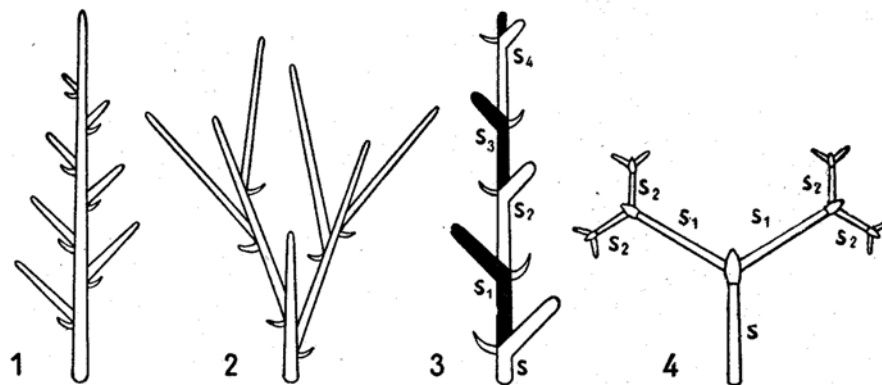
### Větvení nadzemních orgánů

Všechny větve jsou napojeny na střed kmene nebo větve, na které rostou. Na konci výhonu se vytváří pupeny, které dávají základ dalšímu výhonu v příštím roce. Nová vrstva dřeva se ukládá stejně na kmeni i na vrcholové či laterální větvi (Fig. 3.15, Thomas pp. 67). Větev tloustne pomaleji, takže vrstva dřeva je slabší. Část větve ukrytá v kmeni netloustne a zužuje se do středu kmene. Jakmile větev odumře, přestává růst (tloustnout) společně s kmenem a dřevo kmene ji obrůstá.

Typy větvení běžné u dřevin (Obr. 89, Černohorský pp. 119):

a) vzrostný vrchol konečného pupenu se nedělí:

- **monopodium** (jednonoží) – konečný pupen vytváří pokračování mateřského stonku (hlavního, nejsilnějšího), na něm vyrůstají z postranních pupenů dceřinné postranní (laterální) stonky (slabší), nepřerůstající hlavní vrchol (např. *Quercus*, *Fraxinus*, jehličnany s jehlancovitou korunou); mluvíme o větvení **racemózním** (hroznovitém) (Obr. 89-1); jsou-li dceřinné stonky tlustší a delší než stonk mateřský, rostou ve směru mateřs. stonku => větvení **cymosní** (vrcholičnaté) (Obr. 89-2), např. jmelí a jírovec,
- **sympodium** (sounoží) – zdánlivý hlavní stonk je splynulinou stonků vyšších řádů, které byly zatlačeny stranou (Obr. 89-3), např. *Tilia*, *Ulmus*, *Carpinus*.



Obr. 89. Náčrty větvení. 1 – větvení hroznovité (jednonoží); z hlavního stonku vyrůstají v úžlabí podpůrných listů stonky postranní, které nepřerůstají stonk hlavní, 2 – větvení vrcholičnaté, 3 – sounoží; s – mateřský stonk,  $s_1-s_4$  – stonky dceřinné 1. až 4. řádu. Postranní stonky vyrůstají proti podpůrnému listu. 4 – větvení vidličnaté; s – mateřský stonk,  $s_1, s_2$  – stonky dceřinné 1. a 2. řádu. (Domin, Kavina, část. změněno)

### Růst rúsných typů prýtů

Prýty vyrůstající z pupenů jsou dlouhé nebo zkrácené (**brachyblasty**, angl. **fascicles**), např. *Larix*, ovocné dřeviny (plodné jenom brachyblasty).

Terminální nebo dominantní prýty rostou rychleji než laterální větve (**excurrent tree form**, typ větvení **monopodium**).

Mnoho listnáčů vykazuje stejný nebo rychlejší růst laterálních větví než terminálních => vytváření vidlicovitých výhonů o stejné délce prýtů (**decurent** nebo **deliquescent form**; typ větvení **sympodium**). Apikální kontrola růstu je zde omezena.

Typy výhonů (letorostů) a jejich růst určují architekturu stromu, regenerační potenciál a jeho konkurenční schopnost v různých ekosystémech. Pro dřeviny jsou charakteristické **dlouhé** (např. přes 3 m dlouhý výhon *Populus deltoides*) a **krátké** (např. brachyblasty) **výhony** (např. 7 cm dlouhý 28 let starý výhon *Betula alleghaniensis*). Většina dřevin má dlouhé výhony některé oba typy. Krátké výhony – *Fagus*, *Betula*, *Acer*, *Malus*, *Prunus*, *Larix*, *Ginkgo*. **Laterální krátké v.** typické pro temperátní dřeviny, **terminální krátké v.** pro tropické dřeviny. **Dlouhé v.** (temperátní i trop. dřeviny) častěji na vrcholu koruny (např. u *Betula pendula* tvoří až 80% vrcholových prýtů). Hranice mezi dvěma výhony tvoří kruhové jizvy.

**Krátké výhony** se vytvářejí v dormantních (dormant) nebo spících (resting) pupenech (sezóně determinované), nesou časné (jarní) listy, mohou nést květy, trny, šišky. **Dlouhé výhony** jsou buď sezóně determinované nebo nikoliv. Sezóně determinované d.v. z dormantních pupenů, zastavují růst, včetně vývoje pupenů po

jarním délkovém růstu, nesou časné (jarní) listy. Sezóně nedeterminované rostou během celé sezóny (na jaře pouze jejich báze) podle polohy v koruně a vhodných růst. podmínek (časté u pionýrských dřevin *Pinus*, *Betula*, *Prunus*, *Populus tremula*, *Platanus*); časné listy mají pouze na bázi, pozdní listy ve vrchní části prýtu.

**Sylleptický a proleptický růst** laterálních dlouhých výhonů, který výrazně ovlivňuje tvar koruny:

- sylleptický růst přímo z růstového terminálního meristému nebo prýtu; časté v tropech, v temper. klimatu např. *Alnus*, *Cornus alternifolia*,
- proleptický růst po období klidu (např. zima) a vytvoření terminálních či laterálních pupenů; časté v temperátním klimatu.

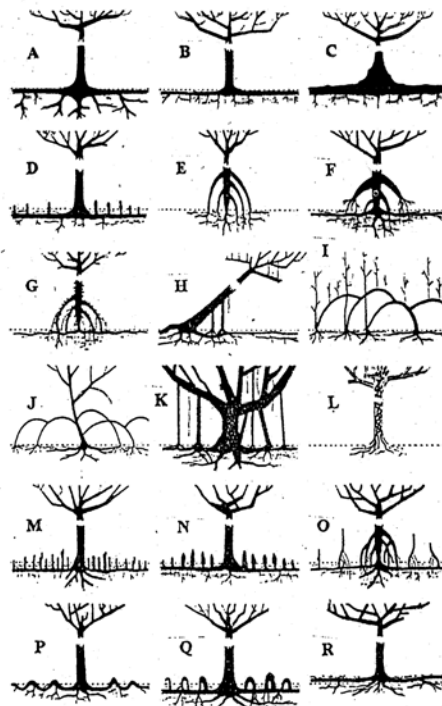
**Forma (architektura, vzhled) stromu a reakce na prostředí** (Barnes et al. 1998, Thomas 2000)

Definice:

- kombinace zděděných genetických dispozic a vlivů prostředí působících během vývoje stromu (byložravci, světlo, teplota, půdní vlhkost, dostupnost živin aj.).

V tropech bývá rozmanitost tvarů korun vyšší v důsledku vyšší druh. diversity (trop. deštného lesa 60-150 druhů dřevin/ha; temperátní les 25-30 druhu/ha) (kolem 25 různých tvarů, Hallé et al. 1978; **Obr. 11**, Jeník pp.....).





Obr.11. – Diverzita stavby kmene a kořenů stromů v tropickém deštném lese a mangrovech (podle Jeník 1978).

A a B – normální zakořenění s mírně naznačenými kořenovými náběhy, C – výrazné pilře (nesprávně označované jako deskové kořeny), D – oportunistické dýchací kořeny, E až H – opěrné kořeny, I a J – chůdovité kořeny, K – sloupcovité kořeny fikusů, L – kmeny a kořeny škrtičů, M až N – různé úpravy dýchacích kořenů u mangrovníků

Obecně jehličnany vyšších zeměpisných šířek a nadm. výšek mají úzce kuželovité korony => geneticky fixovaná adaptace na sníh, led a vítr a maximální využití slunečního záření při nízko položeném slunci na horizontu (Fig. 1, Anučin-tvary stromů; *dia* – *Picea abies*, Finsko, další viz výše). Tuto vlastnost si dřeviny udržují i po přesunu do nižších poloh. Tatáž adaptace u jehličnanů na suchých stanovištích => příjem světla (tj. tepla) v nejteplejší periodu dne (poledne), následně dochází k evapotranspiraci a tím k chlazení.

Široké korony většiny listnáčů, některých smrků a jedlí na vlhkých stanovištích, zastíněných polohách (maximální příjem světla) a klimaticky drsných lokalitách poblíž výškové hranice lesa (otevřená koruna odolává více větru a transpiraci). V jižních podnebních savanovitěho typu s častými větry je výhodná široká, navrchu plochá deštníkovitá koruna (např. *Pinus pinea* v mediteránu, *Anučin*-tvarů stromů viz výše) => odolnost proti výsušným větrům (jehlice se vzájemně zakrývají v kompaktní úzké vrstvě) a maximalizace úniku tepla nahoru tím, že dochází k rychlému proudění vzduchu korunou.

Tvar stromu je ovlivňován prostředím, tj. zejména světlem, větrem, býložravostí (*dia* 154 – dvě formy *Quercus semecarpifolia*, Indie) požáry, stav koř. systému apod.:

- snížená teplota, vyšší rychlost větru dávají vznik různým růstovým formám a deformacím; navíc stromy při velkém pohybu dočasně zastavují růst, aby omezily výškový růst, což je výhodné z hlediska ochrany před prouděním větru, neboť silný vítr unáší abrazivní částice (sníh, led, prach), které obrušují voskovou ochranou vrstvu jehlic a dochází tak k dehydrataci dřeviny, vznikají tedy uzavřené nízké formy (**krumholz, crooked wood**; *dia* 130+144 - *Pinus uncinata*, Ordesa NP) často s vlajkovými korunami (**banner, flagged trees**) s větvemi umístěnými jen na závětrné straně kmene (Fig. 1+2, Yoshino 1973; Fig. 3, Kajimoto et al.

2002; dia 374+357 – *Larix olgensis*, Paektusan, S. Korea); obdobné růst. formy jsou časté na větrných útesech (obrušování slaným roztokem) nebo podobných lokalitách (Tranquillini 1979).

Další stromy a jiná vegetace se uchycuje v ochranné závětrné zóně krummholz a vytváří se kompaktní skupinky, kmínky na abrazivní straně postupně odumírají a rostou nové na straně závětrné (časté je zakořeňování větví, **layering** nebo kořenová výmladnost, tj. **root suckers**; Jeník 1984), posun takových skupin může být 2-7 m za 100 let (Thomas 2000, Körner 1999). Živé větve na bázi skupin jsou v zimě chráněny před větrem sněhovou pokrývkou. Někdy přežívají pouze prostrátní polštáře těchto větví (dia 364 – *Larix olgensis*, Paektusan, S. Korea).

- růstové keřové formy jsou často geneticky adaptované na horské podmínky (*Pinus mugo* – Evropa, *Pinus pumila* – Asie, *Rhododendron* – Evropa a více Asie, dia 401 – *Rhod. parvifolium*, 402 – *R. aureum*, Paektusan, S. Korea), na býložravost (dia 154 – dvě formy *Quercus semecarpifolia*, Indie, viz výše).

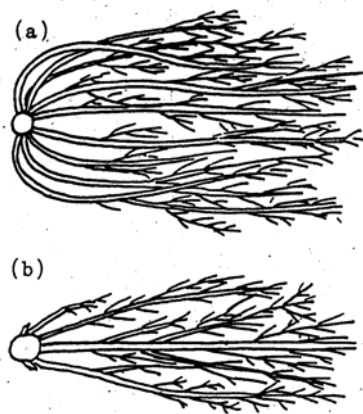


FIGURE 1. Schematic section of wind-shaped tree of (a) Type 1 and (b) Type 2.

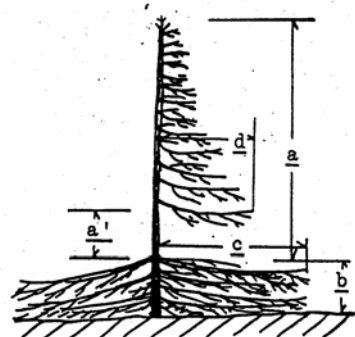


FIGURE 2. Typical tree form of Type 2, the wind-shaped tree deformed during winter.

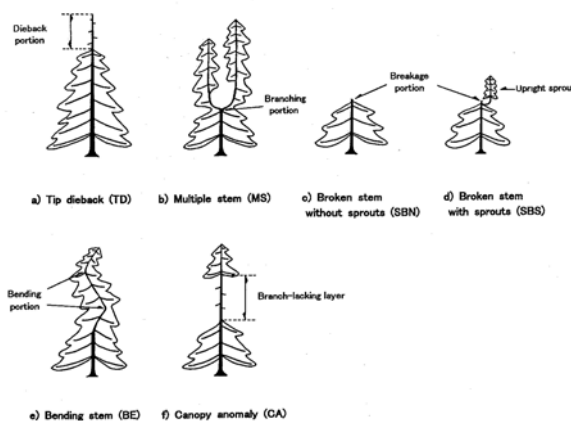


FIGURE 3. Definition of typical deformation types of *A. mariesii* trees observed in the research plot. Canopy anomaly tree (CA) was defined by a spatially discontinuous crown, if the branches-lacking layer exceeded 50 cm in thickness.

## 2.1.2. Kořeny

Ukotvují strom v půdě (celý kořenový systém) a zajišťují čerpání vody a živin z půdy (jemné nedřevnaté kořínky < 1 mm v Ø). Funkce velkých kořenů: (1) zásobárna karbohydrátů a jiných materiálů, (2) syntéza organických látek, (3) transport vody a živin do koruny, (4) vylučování chemických substancí, (5) zajišťování vegetativní reprodukce (*Populus*, *Robinia*, *Fagus grandifolia*).

Kořeny krytosemenných dřevin mají **složitější koř. systém** než nahosemenné (jehličnany) (Table 6.1., Barnes et al. pp. 131). Jehličnany mají větší schopnost extrahovat živiny z půdy; listnáče díky velkému opadu listů a jeho rychlému rozkladu mají jemnější koř. systém (kořínky menších průměrů) schopny čerpat živiny z

**Table 6.1** Comparative Root Development of Seedlings of Deciduous and Coniferous Species.

Species	Age in Months	Number of Roots	Total Root Length meters	Growing Conditions
Black locust	4	7124	325.5	Greenhouse
Loblolly pine	4	419	1.6	Greenhouse
Flowering dogwood	6	2657	51.4	Greenhouse
Loblolly pine	6	767	3.9	Greenhouse
White oak	12	196	2.3	Forest
Loblolly pine	12	148	1.0	Forest

Source: After Kozlowski and Scholtes, 1948. (Reprinted with the permission of the Society of American Foresters.)

rozkládající se biomasy opadu.

black locust – *Robinia pseudoacacia*, loblolly pine – *Pinus taeda*, flowering dogwood – *Cornus florida*, white oak – *Quercus alba*.

### Druhy, tvary a výskyt

Kořenový systém – síť silných dřevnatých dlouhověkých kořenů podporovaných velkou hmotou malých, krátce žijících nedřevnatých absorbních kořínků často symbioticky spojených s houbami (mykorhizy). Semenáče často mívají kulový kořen (tap root) k upevnění v časných stádiích (*Pinus* a druhy s velkými semeny – *Quercus*, *Carya*, *Juglans regia*, *Castanea*) (Fig. 3.17., Hallé et al. pp. 51).

**Hlavní silné kořeny** často rychle rostoucí (> 1 m/rok) v relativně stálé hloubce v souladu se změnami topografie až do délky > 20 m. V intervalech se vyvíjejí vertikální **svislé** (sinker) **kořeny** (také viz níže).

Struktura a tvary koř. systému jsou geneticky vázané, ale také modifikované stanovištními podmínkami (Fig. 6.6., Barnes et al. 133): a) hluboko pronikající kořeny na suchých stanovištích (*Pinus*, *Quercus*, *Carya*), b) mělké koř. systémy v podmáčených polohách, kde jsou i časté větrné vývraty (také na píscích s nepropustným podložím nebo skalách; např. *Picea abies*).

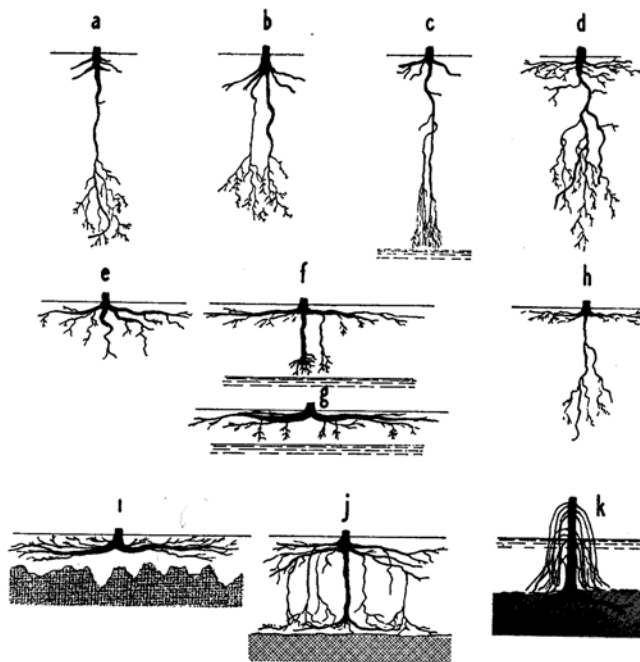


Figure 6.6. Modification of root systems of forest trees by site. (a, b) Taproots with reduced upper laterals: patterns found in coarse sandy soils underlain by fine-textured substrata. (c) Taproot with long tassels, a structure induced by extended capillary fringe. (d) Superficial laterals and deep network of fibrous roots outlining an interlayer of porous materials. (e) Flattened heartroot formed in lacustrine clay over a sand bed. (f) Plate-shaped root developed in a soil with a reasonably deep ground water table. (g) Plate-shaped root formed in organic soils with shallow ground water table. (h) Bimorphic system of platelike crown and taproot, found in leached soils with a surface rich in organic matter. (i) Flatroot of angiosperms in strongly leached soils with raw humus at surface and hardpan below. (j) Two parallel plate-roots connected by vertical sinkers in a hardpan spodosol. (k) Pneumatophores of mangrove trees in tidal lands. (After Wilde, 1958, *Forest Soils: Their Properties and Relation to Silviculture*; Courtesy of the Department of Soil Science, University of Wisconsin-Madison and John Wiley & Sons, Inc.)

### Architekturní kritéria kořenů

a) dělení kořenů podle velikosti a délky života:

- **kosterní k.** (macrorhizae) - mohutné, dlouhověké, funkce zpevňovací, transportní a zásobovací,
- **potravní k.** (brachyrhizae) - štíhlé, krátkověké; absorbce vody a živin a metabolické funkce (kořenová syntéza) podobně jako listy,
- **kořenové vlášení** (root-hairs) - žijí nejkratší dobu, ještě více funkce listů než předešlé.

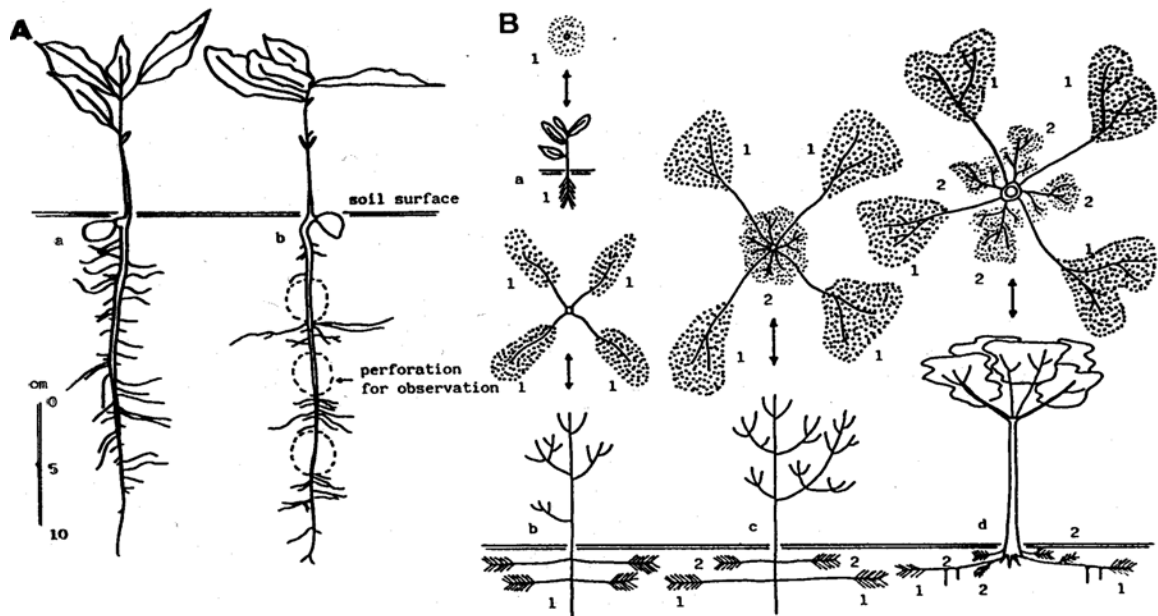
b) dělení kořenů podle směru růstu

- **positropický k.** (positivně geotropický) - rostou ve směru zemské přitažlivosti,
- **diatropický k.** (diageotropický nebo plagiotropický) - horizontální, rostoucí kolmo na zemskou přitažlivost,
- **negatropický k.** (negativně geotropický) - vertikálně nahoru proti směru zemské přitažlivosti (např. *Avicenia*),
- **smíšený k.** - mění směr růstu během vývoje.

### Kořeny vývojových stádií dřevin (Fig. 3.17., Hallé et al. pp. 51)

a) kořeny semenáčků tvoří positropický křivý kořen nesoucí štíhlé absorbční diatropické kořínky ve spirále,

- b) kořeny větvičích se (vyvíjejících se) stromů (roots in model-conform trees)  
 - primární kořenový systém spíše z kosterních kořenů (macrorhizae) než jeden kůlový; boční kořeny mají diatropický charakter,
- c) kořeny stromů, které jsou ve fázi metamorfózy (roots in metamorphosing trees)  
 - primární povrchové kořeny odrůstají od stromu, absorbní (potravní kořeny a kořen. vlášení jsou umístěny na koncích primárního koř. systému),  
 - oblast kolem báze kmene je vyplněna organickou hmotou z rozkládajícího se opadu a mrtvých kořenů, vytváří se zde sekundární koř. systém z adventivních růstových meristémů z báze kmene,
- d) kořeny stromů z fáze opakování (roots in reiterating trees) - objevují se tzv.

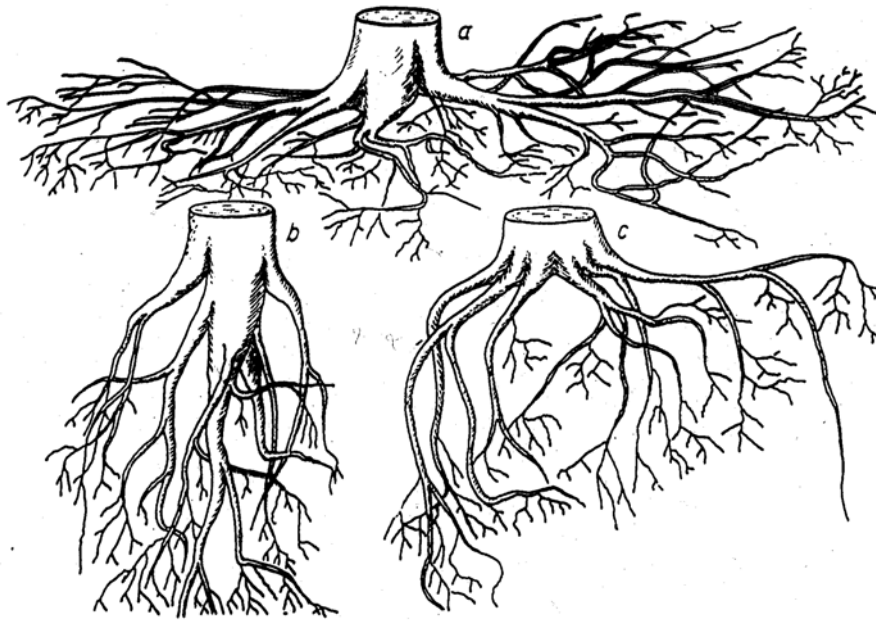


**Fig. 3.17. Tree root systems. A** *Castanea sativa* (Fagaceae, Europe), seedling root observed in perforon (Fig. 3.18). *a* Younger than 3 months, primary root system excavated, no perforations; *b* same, but with pseudo-rhythmic branching induced by too large perforations. (After Van den Tweel 1979). **B** Four steps in growth of root systems in high rainforest trees from Ivory Coast, which are the equivalent of four strategies from woody herb to big tree. *a* Seedling or unbranched treelet from undergrowth; *b* model-conforming phase or model-conform treelet from undergrowth; *c* tree in metamorphosis or starting reiteration; *d* abundantly reiterating, high forest tree. 1 primary root system; 2 secondary root system. (Free after Kahn 1982)

"sinkers" (hlubinné, kořeny, dlouhé až 1 m a více) se stejným typem větvením jako prim. koř. systém, vývoj sekund. koř. systému pokračuje.

Základní typy kořenových soustav temper. dřevin (Obr. 1, Vyskot pp. 9, dia Ordesa):

- a) plochá (talířová) (např. *Picea abies* - zejména na půdách podmáčených)  
 b) kůlová (*Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Quercus*)  
 c) srdčitá (*Fagus sylvatica*).



Obr. 1. Typy kořenové soustavy: a - plochá (talířová), b - kulevová, c - srdčitá (Kyzlík—Michálek 1963).

### Jemné kořeny

Koř. systém je charakterizován několika řadami dřevnatých vytrvalých kořenů a jedním nebo několika řadami malých drobných nedřevnatých kořinek (Fig. 6.7., Barnes et al. pp.134). Drobné kořeny (< 1 mm v Ø) mají drobné **koř. čepičky** (root tips), dělí se do dalších řadů (např. až 0.07 mm v Ø u *Quercus rubra*), osidlují nový prostor v půdě. Např. 40-70 let starý *Q. rubra* může mít 90 milionů kořenových čepiček v koř. systému, cca 1000 čepiček v 1 cm<sup>3</sup>, přestože drobné kořinky tvoří pouze 3% objemu v 1 cm<sup>3</sup>, mají povrch 6 cm<sup>2</sup> (bez mykorhiz a **koř. vlášení**, root hairs).

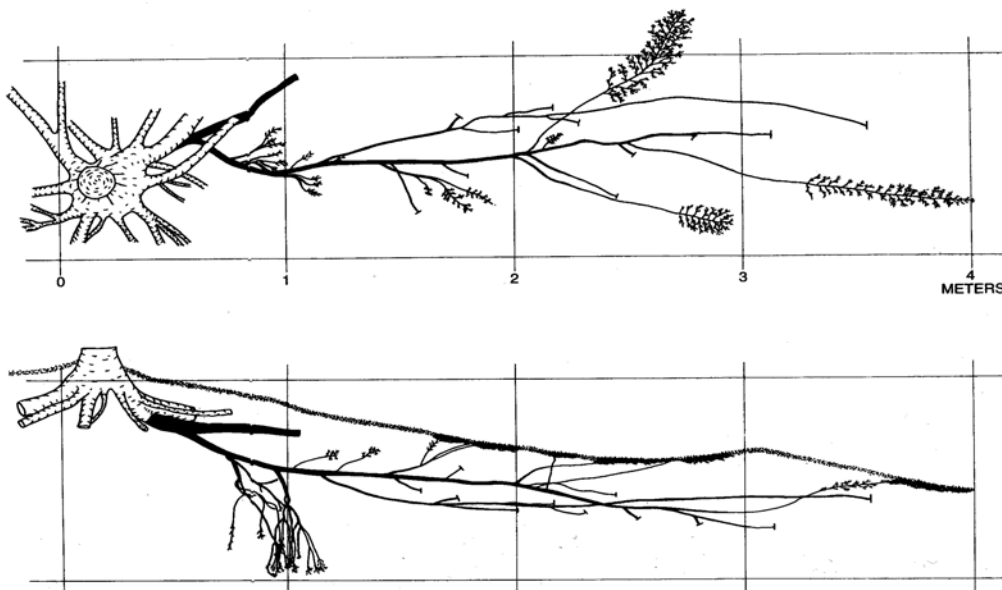


Figure 6.7. Diagrams of a horizontal woody third-order lateral root of red oak emphasizing roots that ascend to the surface and elaborate into many small-diameter, non-woody roots in the forest floor. Top view of roots (above) illustrates proliferation of small roots in forest floor. Side view (below) illustrates sinker roots as well as those conforming to the surface topography and ascending into forest floor. Squares are 1 m on a side. (After Lyford, 1980.)

Ve většině půd jsou jemné kořinky soustředěny ve vrchních 10 cm organické a minerální půdě (94-98% kořinky o  $\varnothing < 2.5$  mm, Kozłowski 1971b, Kozłowski & Pallardy 1996), vyrůstají z laterální kořeny, větví se ve směru k povrchu a čerpají vodu a živiny. Ve vrchní vrstvě půdy je převážná část přijatelné vody ze srážek, dostatečné provzdušnění a tedy velká mineralizace živin.

Množství kořinek kolísá během růst. sezóny a hloubky půdy (např. porost *Fagus sylvatica* v sev. Německu – maximum na jaře ve vrchní vrstvě půdy). Během sucha, chladu (např. v zimě) a nedostatku živin kořinky odumírají; se zlepšením podmínek rychle regenerují. Běžný vývoj však je že kořeny postupně odumírají během vegetační sezóny (přirozený proces).

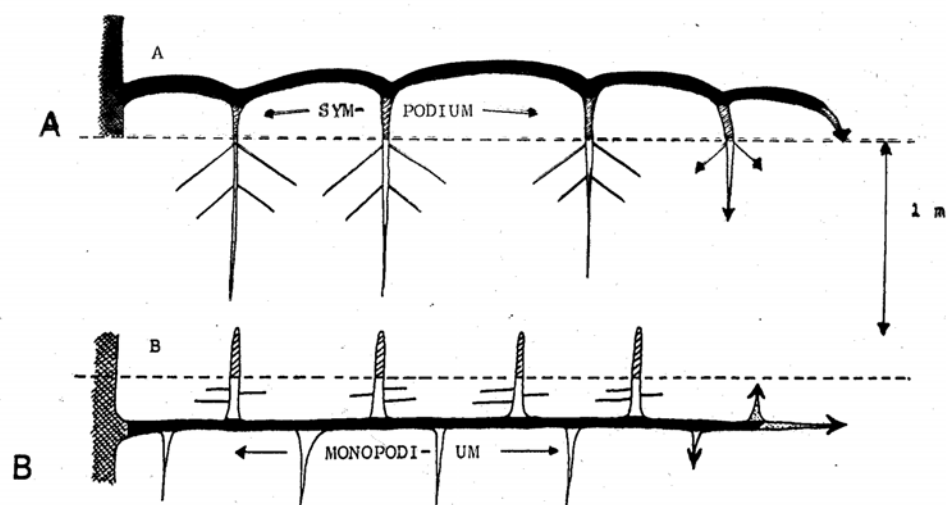
### Horizontální a vertikální vývoj kořenů

Místy značný laterální růst vytrvalých kořenů, např. na písčích u *Pinus*, *Betula* a *Robinia* 10, 20 až 40 m délky.

Vertikální růst je často podmíněn hladinou podzemní vody, např. hluboké vertikální kořeny (2-3 m) se vytvářejí v období sucha na prériích u *Quercus*, *Gleditsia* a *Juglans*. Uváděny i hloubky 10 pro *Malus*, 20 m *Robinia*, 30 pro *Tamarix*, 53 m *Prosopis* (pouštní keř v jižní Arizoně). V hloubkách je však růst limitován nedostatkem kyslíku, některé dřeviny však vydrží živé měsíce a roky v periodách se zvýšenou hladinou spodní vody, např. *Pinus elliotii* na mělkých sladkovodních bažinách a depresích => kyslík transportován ze vzduchu koř. tkání hlavními kořeny a silnými svislými kořeny do spodních kořenů, čímž je umožněno i čerpání živin z nižších vrstev půdy.

Základní větvení kořenů je obdobné jako u prýtlů (výhonů; Fig. 3.16., Hallé et al. pp. 49):

- **monopodiální** - z hlavní osy odrůstají boční kořeny (např. *Avicenia nitida* v mangrovech) (B)
- **sympodiální** - růst hlavní osy nahrazen jinou osou (např. *Rhizophora mangle* v mangrovech) (A).

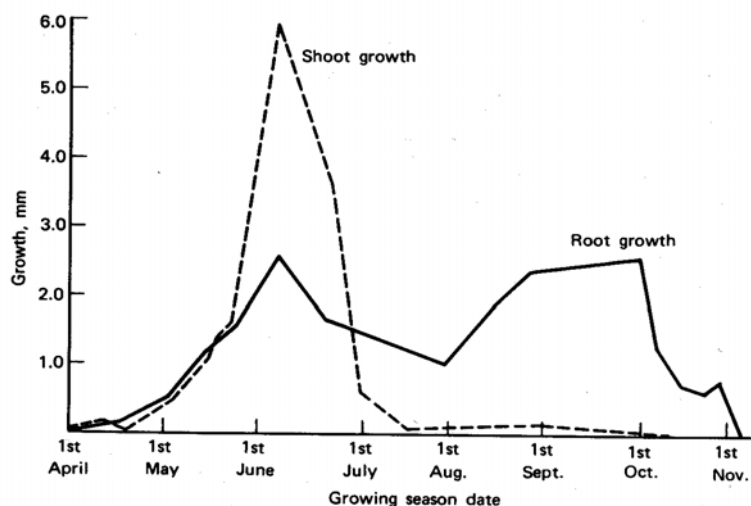


A - *Rhizophora mangle*

B - *Avicenia nitida*

### Periodicita primárního růstu kořenů

Začatek růstu v časném jaru, pokračuje do pozdního podzimu, často déle než výhony. Kořeny zejména krytosemenných rostou nejvíce na jaře a na podzim, neboť jsou vhodné vlhkostní a teplotní podmínky. Redukují činnost a růst v letním období sucha a v zimě (Fig. 6.8., Barnes et al. pp. 136).



**Figure 6.8.** Comparison of average daily extension for shoots and growing roots. Root and shoot growth follow distinct but different seasonal patterns. The growth rate of roots declines in mid-summer and ceases in winter. (Modified from Stevens, 1931.)

Během zimy mohou kořeny temperátních druhů (nikoliv výhony) růst při dostatečné teplotě, vlhkosti a provzdušnění půdy. Např. u *Quercus* a *Pinus palustris* (JV US) dochází ke stimulaci růstu při teplotě 16-22 °C v horních vrstvách půdy 8 cm, zatímco v 20-30 cm pod povrchem je teplota o 6 °C nižší.

Rytmičtý růst kořenů zatím nepopsán, větvení kořenů není jasně organizováno (nejsou vytvořeny laterální meristémy jako u osních větví) je to pouze aktivita adventivních laterálních meristémů.

### Přirozené spojování (grafting) kořenů

Časté v hustých porostech jednoho druhu (např. monokulturách) => dojde ke spojení lýka (floém) a dřeva (xylén) sousedních jedinců; voda, živiny, růstové látky a patogeny mohou pronikat mezi jedinci. Např. propojení 30% kmenů v monokulturách *Pinus resinosa* až do stáří 18 let do doby probírky. Až 90% jedinců v plantážích může být spojeno kořeny alespoň s jedním sousedem.

Spojování kořenů má vliv při šíření grafióz (např. *Ceratocystis ulmi* u *Ulmus*, *C. fagacearum* u *Quercus*) a hnilob (např. *Armillaria mellea* u jehličnanů).

### Specializované kořeny a kořenové náběhy

Mezi základní specializované kořeny patří tzv. **kořeny dýchací (pneumorhizae, breathing roots)**; např. kolenové kořeny (knee roots), pneumatofory), které mají druhy v záplavových územích velkých řek, subtropických a tropických bažinách.



*Taxodium distichum*

- **knee roots** vytváří v reakci na existenci rozhraní voda-vzduch nebo při poškození => horní část kořenu (nad vodou) vykazuje větší kambiální aktivitu ve srovnání s ponořenou částí kořenu,
- mají zpevňovací funkci, ukotvují dřevinu na vlhkých stanovištích,
- tvorba je stanovištně vázaná, tzn. že na sušších stanovištích se nevytvářejí.

*Rhizophora mangle* a *Avicenia nitida*

- **pneumatofory** neboli **dýchací k.** - negatropické kořeny později se ohýbající jako positropické, vždy nad povrchem, opatřeny dýchacími orgány (pneumatodami, lenticelami), které slouží k přísunu vzduchu do ponořených diatrop. kořenů, časté v bažinatých a přílivových lesích tropů chudých na kyslík (Fig. 5.3., Tomlinson pp.; Fig. 3.16., Hallé et al. pp. 49).

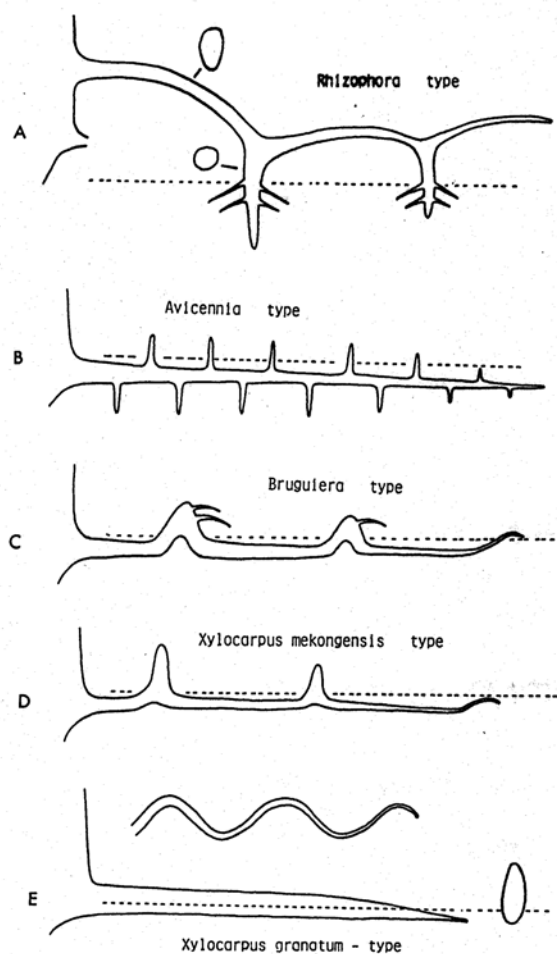


Figure 5.3. Schematic demonstration of types of aerial roots in mangroves. All have developed from left to right. Dotted line, substrate level.

*Ficus* (*Moraceae*) nebo epifyty

- vzdušné kořeny - jako kabel visí z koruny dolů, tvořeny adventivními koř. meristémy na vysokých větvích.

Časté jsou také kořeny se zpevňovací funkcí:

*Xylopija staudtii* (Ghana; Jeník 1984 pp. 255)

- **chůdovité k.** - tlusté positropické kořeny vytvářející se z adventivních meristémů ve vyšších částech kmene a na nižších větvích, nesoucích husté chomáče povrchových diatropických postranních kořenů a koř. vlášení; fungují jako vzdušné kořeny. Mohou se objevit také u dřevin temperátního klimatu vyrostlých např. na padlém kmeni, který postupně obrostle kořeny nového jedince a pak se rozloží (Jeník 1984, pp. 259).

*Cynometra alexandri* (Zaire)

- **deskové kořeny (buttresses nebo tabular roots)** - ztlustlé náběhy na kmeni jako výsledek větší kambiální aktivity na kontaktu mezi kmenem a bočními kořeny; mají zpevňovací funkci např. proti větru; časté v trop. dešt. lesích (Fig. 4.9., Richards pp. 81); výskyt i v temperát. klimatu, např. *Ulmus laevis*, *U. americana*, *Populus nigra*, *Taxodium distichum*; tvorba především v reakci na trvalou vyšší hladinu záplavové vody; příčiny vzniku mohou být i další (Richards 1996).

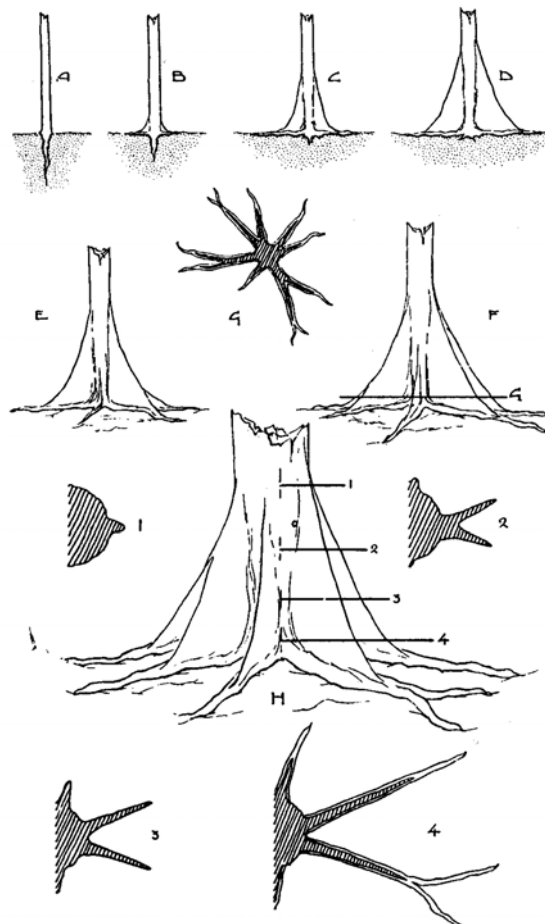


Fig. 4.9 Development of buttresses in *Cynometra alexandri* in Zaïre. After Lebrun (1936c). A–D Stages in development in young trees. E–F Branching of buttresses. G Transverse section of tree at ground level (roots continuing buttresses unshaded). H Base of mature tree (1–4, successive sections from above downwards).

