

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Vliv ontogeneze na rychlosti fotosyntézy a transpirace u vybraných  
genotypů máku setého (*Papaver somniferum* L.)**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Nikita Vorobkalo**

**Vedoucí práce: Ing. Helena Hniličková, Ph.D.**

**© 2016 ČZU v Praze**

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv ontogeneze na rychlosti fotosyntézy a transpirace u vybraných genotypů máku setého (*Papaver somniferum* L.)" jsem vypracoval 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 autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 15.04. 2016 \_\_\_\_\_

# Vliv ontogeneze na rychlosti fotosyntézy a transpirace u vybraných genotypů máku setého (*Papaver somniferum* L.)

## Souhrn

Předmětem zkoumání bakalářské práce bylo sledování vlivu ontogeneze na rychlosti fotosyntézy a transpirace u vybraných genotypů máku setého (*Papaver somniferum* L.).

Fotosyntéza je velmi důležitý proces s hlediska produkce biomasy a produkce výnosu. Je to jeden s nejdůležitějších procesů na Zemi, který umožňuje existenci všech heterotrofních organismů.

Transpirace je proces dějící v rostlině, který vede vodu s minerálními látkami od kořenu přes všechny orgány rostliny a přes průduchy vydává vodu ven.

První kapitola je věnována obecné charakteristice máku setého, jeho původu, nároků na prostředí a obecné charakteristice fotosyntézy a transpirace. V druhé kapitole jsou výsledky měření a jejich vyjádření.

V rámci bakalářské práce byly sledovány tři odrůdy s různým obsahem alkaloidů: Buddha, HU; Tatranský, SK; Akvarel (CM 112), CZ. Maloparcelkové pokusy byly založeny na výzkumné stanici Červený Újezd v roce 2015. Měření rychlosti fotosyntézy a transpirace bylo prováděno gazometrickou metodou pomocí přístroje LCpro+.

Bylo stanoveno, že během ontogeneze došlo k postupnému nárůstu rychlosti fotosyntézy. Rychlost transpirace nebyla závislá na průběhu vývoje rostliny, ale je závislá na vodním režimu a průběhu počasí.

**Klíčová slova:** fotosyntéza, transpirace, ontogeneze, mák setý.

# The influence of ontogenesis on photosynthesis and transpiration of chosen genotypes of opium poppy (*Papaver somniferum* L.)

## Summary

The objective of this thesis is an influence of ontogenesis on the speed of photosynthesis and transpiration among chosen genotypes of opium poppy (*Papaver somniferum* L.). Photosynthesis is an important process from the point of view of the biomass production and the production of harvest. This is one of the most important processes on the Earth, which contributes to existence of all heterotrophs. Transpiration is a process, which has place in a plant, provides movement of water with mineral elements from the roots, through all parts of a plant and waters evaporation from aerial parts.

The first chapter is devoted to general characterization of opium poppy, its origin, environment claims, and general characterization of photosynthesis and transpiration. The second chapter includes results of measurements and their explanation.

Within this Bachelor Thesis three sorts of opium poppy, with different content of alkaloids, were observed: Buddha, HU; Tatranský, SK; Akvarel (CM 112), CZ. Small-plot experiments were based on a research station Červený Újezd in a year 2015. The measurement of speed of photosynthesis and transpiration was provided with gasometrical method by the device LCpro+.

It has been established, that during the ontogenesis has reached to acceleration of photosynthesis. The speed of transpiration doesn't depend on a process of plants development, but depends on a water regime and the weather.

**Keywords:** photosynthesis, transpiration, ontogenesis, opium poppy.

## Obsah

1. Úvod.....	6
2. Cíl práce.....	7
3. Literární přehled.....	8
3.1. Charakteristika rodu <i>Papaver</i> .....	8
3.1.1.1. Morfologie a systematika.....	8
3.1.1.2. Rozšíření.....	9
3.2. Pěstitelské nároky <i>Papaver Somniferum</i> L.....	10
3.2.1.1. Půdní a klimatické požadavky.....	10
3.2.1.2. Technologie pěstování.....	11
3.2.1.3. Choroby a škůdce.....	12
3.3. Fotosyntéza.....	15
3.3.1.1. Obecná charakteristika.....	15
3.3.1.2. Metody měření fotosyntézy.....	16
3.3.1.3. Význam pro rostliny.....	17
4. Metodika.....	18
4.1. Rostlinný materiál.....	18
4.2. Půdní a klimatická charakteristika.....	18
4.3. Metodika měření.....	19
5. Výsledky.....	20
6. Diskuze.....	26
7. Závěr.....	28
8. Seznam literatury.....	29

## 1. Úvod

V poslední době pěstování máku v České republice bylo velice rentabilní, což se projevilo v nárůstu sklizňových ploch. Český mák masivně pronik do zahraničních trhů, protože má vysokou kvalitu, minimální množství příměsí a relativně nízkou cenu (Bouma, 2006). Také k faktorům úspěšného proniknutí Českého máku na zahraniční trhy patří pokles ploch pěstovaného máku v Turecku, Tasmánii a ostatních zemích. Pro české pěstitele, ale i obchodní organizace je mák ziskovou komoditou, protože produkce makového semene je v dlouhodobém průměru z 87,4 % exportována. Vedle tržeb za semeno přináší některým pěstitelům ekonomické zhodnocení i makovina používající se k výrobě morfinu na Slovensku (Vašák *et al.*, 2005). Výhradním odběratelem české makoviny je slovenský farmaceutický průmysl. Zentiva a.s., která od roku 2007 požaduje pro výkup makoviny hranici minimálního množství morfinu 0,5 % (v roce 2006 jen 0,25 %). V ČR se však pěstují potravinové typy máku, které 0,5% úrovně často nedosahují a jsou tedy bezpečné z pohledu možného zneužití (Poláková, 2007).

## **2. Cíl práce**

Hlavním cílem práce je sledování a hodnocení vlivu ontogeneze na rychlost fotosyntézy a transpirace vybraných odrůd máku setého (*Papaver somniferum* L.) pěstovaných na výzkumné stanici Červený Újezd v roce 2015.

### 3. Literární přehled

#### 3.1. Charakteristika rodu *Papaver*

##### 3.1.1.1. Morfologie a systematika

Latinský binomický název a diakritické znaky, kterými mák setý se liší od ostatních druhů, zavedl a popsal C. Linné v roce 1753 (Tétényi, 1997).

Botanická nomenklatura zná 120 druhů rodu *Papaver* řazených do čeledi makovitých rostlin (*Papaveraceae*). Ve střední Evropě má původ sedm druhů, na území ČR jsou domácí 4 z nich (Čvenčara, 1988). Tyto převážně jednoleté, mimotropické druhy severní polokoule se vyznačují přítomností členitých vzájemně propojených mléčnic, které prostupují všechny rostlinné části, hlavně plody - tobolky (Valíček, 2000).

Mák setý (*Papaver somniferum* L.) je jednoletá bylina s přímou, lysou či řídce chlupatou lodyhou, dorůstá výšky až 1,8 m. Na jejím povrchu bývá patrné modravé voskovité ojínění. Nejspodnější listy jsou protáhlé s hluboko vykrajovanou čepelí. Ve vyšších patrech jsou listy oválné nebo vejčité, srdčitým základem částečně objímají lodyhu. Okraj spodních listů je víceméně zubatý, horních pilovitý až zubatý. Kořenový systém sestává z hlavního kulovitého kořene, pronikajícího do hloubky 50–80 cm, a mnoha jemných postranních kořenů. Mák kvete v rozmezí červen až srpen, květy dosahují velikosti do 10 cm v průměru, jsou oboupohlavné. Dva kališní lístky jsou opadavé, čtyři nestejně velké korunní plátky různě barevné (bílé, růžové, červené nebo fialové), obvykle s nápadnou bazální skvrnou – světlou nebo častěji tmavou. Svrchnímu semeníku chybějí čnělky, je obklopen velkým počtem tyčinek (100–250) s různě zbarvenými prašníky (Čvenčara, 1988). Přisedlá blizna vytváří hvězdicovitý terč se 4–21 paprsky, s jejich počtem se shoduje pak i počet lamel makovic (Valíček, 2000). Pylová zrna jsou eliptická, na pólech zploštělá, k opylování dochází různým způsobem. Mák je většinou samosprašný, podíl cizosprášení je jen 5-30%. Plodem je mnohosemenná tobolka (makovice) přibližně kulovitěho tvaru o průměru až 45 mm, více či méně zploštělá v jednom směru, buď trvale zavřená anebo se otvírá děrami pod bliznou. Po dozrání se z lamel do vnitřního prostoru uvolňují semena ledvinovitěho tvaru, nejčastěji modrošedá, mohou být ale i bílá, žlutá, růžová, hnědá nebo černá. Počet semen v tobolkách bývá různý, v průměru se pohybuje kolem 5 000. (Čvenčara, 1988).



### 3.1.1.2. Rozšíření

Dosud není zcela jasný původ máku setého, existuje předpoklad, že mák setý se vyvíjel z divoké formy máku štětinkatého (*Papaver setigerum*) nebo se vyvíjel jako samostatný druh již ve třetihorách. Jako kulturní plodina mák setý byl pěstován na území jižní Francie a Itálie zhruba 4 tisíce let př. n. l. Během dalších tisíciletí se pěstování rozšířilo do střední Evropy, Kypru a dále na východ k pobřeží Egejského moře.

V současné době mák setý planě roste ve středomoří, ale hlavně v Malé Asii. Pěstuje se téměř po celém světě. Hlavními pěstiteli jsou Turecko, Indie, Pákistán, Makedonie. Mezi nejvýznamnější oblasti však patří tzv. Zlatý trojúhelník (Barma, Thajsko, Laos) a Zlatý půlměsíc (Afganistán, Pákistán, Irán). Z těchto oblastí pochází značná část nelegálně získávaného opia (Valíček, 2000).

## **3.2. Pěstitelské nároky *Papaver Somniferum* L.**

### **3.2.1.1. Půdní a klimatické požadavky**

V ČR jarní formy máku setého bezproblémově mohou pěstovat ve všech oblastech. Jarní mák má krátkou vegetační dobu (125 až 140 dnů) a krátkodobě může snášet mrazy i -10 až -11 °C (2 – 4 hodiny) bez pokryvu sněhu. Ještě více je mrazuvzdorný ozimý mák, který snese mrazy -12 až -14 °C. V průběhu vývoje rostlin postupně se snižuje odolnost k nízkým teplotám. Celkové mák setý je teplomilnou plodinou, klíčí při teplotě 3 – 4 °C. Nepříznivý je vlhké počasí v období dozrávání kvůli napadení rostlin houbovými chorobami. Pro vyklíčení máku bude stačit jen malé množství vody, což v jarním období je vždy k dispozici. Ale suché počasí v době klíčení a vzházení může zničit mladé rostliny. Ve fázi dlouhivého růstu a kvetení mák potřebuje mnoho vody kvůli vysokému transpiračnímu koeficientu. V našich podmínkách na této období připadá 250 mm srážek, což nestačí pro dosažení dobrých výnosů (Vašák, 2010).

Středoevropské odrůdy máku patří do dlouhodobých rostlin (květou za dlouhého dne) a jsou náročné na množství připadajícího světla. V přehoustlých porostech rostliny se vytahují a celkově slábnou, snižuje se konkurenceschopnost vůči plevelům, v tobolkách se vytváří méně semen. Také oslabené rostliny snadněji podléhají napadením chorob. Tím celkově se snižuje kvalita produktu a množství výnosu (Kulovaná, 2001).

Při volbě pozemku pro pěstování máku máme mít na vědomí, že sucho je zásadní překážkou pro dosažení dobrých výsledků. Takže nevhodné jsou nížinné a suché pozemky s lehkou půdou. Také nevhodnými jsou pozemky studené a přemokřené. Mák vyžaduje půdy kypré, hluboké, středně těžké, hlinité, písčitohlinité nebo hlinitopísčité, dostatečně zásobena humusem a stopovými prvky. Mák se dá pěstovat ve všech výrobních oblastech ČR. Půdy nesmějí být zaplevelené a znečištěné herbicidními rezidui (Vašák, 2010).

### 3.2.1.2. Technologie pěstování

Pro pěstování máku důležitý je výběr předplodiny, která by měla zajistit pozemek bez plevelů a vyhovující zásobu živin. Mák je velmi citlivý na rezidua herbicidů, a proto nelze je zasít po předplodině, která byla herbicidně ošetřena. Nejvhodnější předplodinou pro mák jsou okopaniny, luskoviny a jeteloviny. Podzimní i jarní příprava půdy by měla značně omezit výskyt plevelů. Na podzim musí být kvalitně provedena podmítka a pak by měla následovat hluboká orba. Nedoporučuje se urovnávání povrchu po podzimní orbě, protože taková půda hůře přijímá vláhu a následně pomalu vysychá, snadně vzniká půdní škraloup. Jenom na lehčích a vzdušnějších půdách je možné hrubé urovnání povrchu. Jarní příprava půdy by měla splňovat jeden se základních úkolů – zabránit zapadání semenu do příliš velké hloubky. Správně připravena půda měla by být nakypřena do hloubky 4 až 5 cm, má mít pevnější seťové lůžko. Takto připravený povrch není příliš jemný, vyskytují se zde hrudky, které omezují objevení půdního škraloupu a chrání rostlinu před suchem a chladem. Hrudky by neměly být větší než 4 – 5 cm. Příliš hluboko nakypřená půda bývá příčinou nerovnoměrného vzcházení rostlin. Pokud je půda příliš nakypřená, doporučuje se převálení válcem (Fábry, 1992). Prostorové uspořádání porostu souvisí s kvalitou setí a mělo by zajistit rovnoměrně vzešlý a zapojený porost, což se bude pozitivně projevovat ve vztazích mezi rostlinou a plevely. Stanovení optimálního sponu výsevu lze odnést k významným faktorům ovlivňujícím budoucí produkci. S vhodným výběrem sponu vzrůstá počet makovic na rostlině a jejich celková hmotnost, počet listů atd. Platí vztah, že s větší hustotou porostu vzrůstá celkový výnos semen, ale snižuje se hmotnost a množství semene u jednotlivých rostlin. Optimální množství rostlin na 1 m<sup>2</sup> je 65 až 70. Nejpozdější termín setí máku je konec dubna. Kolísání vysokých a nízkých teplot na začátku vegetace mohou stresovat vzcházející rostliny. Běžný výsevek činí 1,2 – 1,5 kg/ha. V ideálních podmínkách může stačit výsevek 0,8 kg/ha (Schreiner, 1986). Mák setý je náročnou na živiny. Při výnosu 1,2 t/ha odčerpává z půdy přibližně 60 kg N, 11 kg P, 62 kg K a 57 kg Ca. Porosty s nadbytkem dusíku nerovnoměrně zrají a snadno polehají. Nedostatečné hnojení dusíkem se bude projevovat úzkými listy, které sedí těsně u stonku a světle zelenou barvou listů. Draslík a fosfor zvyšují pevnost stonků a tím brání polehaní. Mák vyžaduje vyhovující množství stopových prvků, jako jsou bór a molybden (Hosnedl *et. al.*, 1998). Sklizeň může být buď přímá nebo dvoufázová. Přímá sklizeň

nejčastěji se provádí upravenými obilními kombajny. Takovým způsobem jsou současně sklizená makovina a semeno. Dvoufázová sklizeň se uplatňuje v horších podmínkách s vyšší vzdušné vlhkosti. Nejdříve se sklídí makovice, která se nechá dosoušet, a následně po dosoušení makovice se vymlátí a vyčisti na drobná semena (Kulovaná, 2001).

### **3.2.1.3. Choroby a škůdce**

Nezbytný je sledovat výskyt chorob a škůdců, jejichž přemnožení hraje známou roli ve tvorbě výnosu a kvalitě produktů, a držet je pod prahem škodlivosti. Dále jsou uvedeny nejvýznamnější škůdci, patřící máku setému.

#### **Mšice maková (*Aphis fabae*, Aphididae)**

Škůdce, který může, v případě silného výskytu, způsobit vážné škody na rostlinách. Na mák se přesouvá v květnu až červnu z brslenu, kaliny či jiných druhů keřů, kde přezimuje. Černohnědé kolonie lze pozorovat na spodních stranách listů, na stoncích i makovicích, kde mšice škodí sáním. Odnímají z rostlin velké množství tekutin, vylučují medovici a přenášejí virózy rostlin. Sání mšic způsobuje různé deformace pletiv a bývá doprovázeno i změnou barvy poškozených míst. Napadené rostliny jsou slabé a nasazují malé makovice (Hudec *et al.*, 2007).

#### **Krytonosec kořenový (*Stenocarus ruficornis*)**

Škůdce máku, kterému je třeba věnovat zvýšenou pozornost. Je to drobný brouk, jen 1 – 5 cm dlouhý. Dlouhý silně prohnutý noseček mohou složit pod tělo na předohruď, podle čeho i dostal ten název (Šefrová, 2006). Dospělci napadají na rostliny máku přímo po vzejití, zvláště za suchého počasí, a vyžírají dírky a malá okénka na mladých listech. Jejich larvy vykusují rýhy, jamky a chodbičky na křovitém kořenu rostlin. Do vyhlodané jamky samičky kladou až 300 vajíček. Přezimují jako vylíhlé brouky. Na polohách pozdně zasetých a špatně vzcházejících mohou totálně zlikvidovat porost. Tím, že krytonosec kořenový je suchomilný a teplomilný brouk, chladné a deštivé počasí jsou pro jeho vývoj nepříznivé, škody způsobuje především za sucha (Vlašný, 2012).

#### **Krytonosec makovicový (*Neoglocianus maculaalba*, Curculionidae)**

Od krytonosce kořenového se liší šedavou barvou a bělavou skvrnou ve švu krovek. Také se odlišuje typem poškození - nepoškozuje listy ve významné míře, ale způsobují škody v makovicích, do kterých samičky krytonosce makového, ihned po rozvinutí květu, kladou vajíčka (Vašák et al., 2010). Dospělci přezimují v kokonech v půdě, kde se v předcházejícím roce mák pěstoval, a začínají se aktivovat v první polovině května. Při jarním žíru dělají škody na stoncích a na mladých makovicích vyžírají podélné rýhy. Požerek larev významně ovlivňuje výnos. Při silném přemnožení může být poškozeno 50 – 70 % makovic (Kazda et al., 2011).

### **Bejlmorka maková (*Dasyneura papaveris*, *Cecidomyiidae*)**

Larvy tohoto škůdce se živí semeny a vnitřními pletivy makovic, co způsobuje deformace a zakrslost makovic. Takové makovice jsou často sekundárně napadané chorobami. Dospělci neškodí. Ochrana proti bejlmorce se neprovádí (Vašák et al., 2010).

Na ochranu proti nim se používají insekticidy ve formě postřiků nebo mořidel osiva. K agrotechnickým opatřením patří střídání pozemků vhodných k pěstění máku a také opatření urychlujícími vývoj a růst rostlin (zvýšení výsevku, snížit dávky kořenových herbicidů aj. Rozsah škod pomůže omezit raným výsevkem (Hudec et al., 2007).

Z nemocí, které se vyskytují u máku, jsou především plíseň maková (*Peronospora arborescens*, *Peronosporaceae*), pleosporová nekróza máku (*Pleospora papaveracea*), Bílá sklerociová hniloba máku (*Sclerotinia sclerotiorum*), helmintosporiáza (*Helminthosporium papaveris*, *Pleosporaceae*) (Kazda, 2003).

### **Plíseň máku (*Peronospora arborescens*)**

Pro tuto chorobu je charakteristické, že napadané listy pouze žloutnou a dlouho zůstávají živé a na spodní straně listů se projevuje nejprve bílý později šedofialový povlak. Postupným odumíráním listů rostliny brzdí v růstu a mohou uhynout. K infekci může dojít po celou dobu vegetace. Období chladna, při příliš časném setí, se projeví vyšší četností infekce. Ideálními podmínkami pro napadení jsou: nízké teploty, vysoká vlhkost vzduchu, zavlažený pozemek a přehoustlý porost (Vlažný, 2010).

### **Pleosporová nekróza máku (*Pleospora papaveraea*)**

Pleosporová nekróza máku je nemoc, která způsobuje padání klíčnicích rostlin a zaškrcování kořenového krčku u vzcházejících rostlin máku. Na starších rostlinách v průběhu kvetení se vytváří tmavohnědé skvrny na listech a modročerné pásy na obvodu stonku. Za teplé počasí projev této nemoci je intenzivnější. Choroba také proniká do makovic, které vyplňuje šedým myceliem a na povrchu makovic se tvoří černý povlak (Kazda, 2007).

### **Helmintosporiíza (*Helminthosporium papaveris*, *Pleosporaceae*)**

Příznaky této houbové choroby se nejčastěji projevují v období kvetení a po odkvětu na listech. Nejprve příznaky se objevují na jednotlivých rostlinách nebo v ohniscích, odkud pak šíří na celý porost. V příznivých podmínkách (chladno, vlhko, půdní škraloup) houba může objevit v makovicích, kde napadá semena. Helmintosporiíza může způsobit až 50% ztráty na výnosu. Patogen se šíří prostřednictvím posklizňových zbytků a napadených semen, kteří se dostávají do osiva (Kazda, 2003).

### **Bílá sklerociová hniloba máku (*Sclerotinia sclerotiorum*)**

Původcem sklerociové hniloby je houba, která přezimuje v půdě (uchovává životaschopnost až 3 roky) ve tvaru tvrdých černých sklerocií. Napadá kořeny a stonky rostlin. Napadení se projevuje změknutím a tvorbou bílého povlaku na povrchu stonku, dochází k vadnutí a zasychání celých rostlin. Význam je dosud lokální, jde zatím o jednotlivé rostliny (Kazda, 2007).

Ochranu rostlin máku proti všem uvedeným chorobám můžeme odnést do jedné skupiny agrotechnických opatření, do které patří: odstup v pěstování máku na stejném pozemku až 6 let, kvůli přežívání patogenu v půdě; používání zdravého osiva; vyhovující zásoba živin v půdě; případně na menších plochách i negativní výběr primárně napadených rostlin. Již jsou vyšlechtěné rezistentní odrůdy proti některým z vyjmenovaných chorob. Také nelze zapomenout na chemické přípravky, kterých existuje celá škála. Aplikují se buď v průběhu vegetace, nebo před setím.

### **3.3. Fotosyntéza**

#### **3.3.1.1. Obecná charakteristika**

Na celé Zemi není více významného procesu, než fotosyntéza zelených rostlin. Fotosyntetizující rostlinné organismy, pomocí zelených pigmentů chlorofylů, přijímají neorganickou světelnou energii slunečných paprsků, osvojují neorganické sloučeniny půdního původu a vytvářejí organické látky, kterými se živí sami a poskytují je ostatním živým organismům na celé Zemi. Kromě toho fotosyntéza zajišťuje plynovou homeostázu atmosféry – fotosyntetizující rostliny pohlcují oxid uhličitý, který produkují živé organismy v procesu dýchání, a vylučují kyslík, nezbytný pro aerobní organismy. Každý ročník pomocí fotosyntézy se vytvoří kolem 200 mld. tun biomasy, což je přibližně rovno  $3 \cdot 10^{21}$  J nebo  $7,2 \cdot 10^{20}$  kal (Smašenskij, 2014).

Při fotosyntéze se mění energie světelná na energii chemickou. Pomocí takto získané chemické energie oxid uhličitý je zabudován do organických látek. Proto často o fotosyntéze mluvíme jako o asimilaci oxidu uhličitého (Klimov, 1996).

Fotosyntéza není jen kvalitativně všeobecně významný proces. Každý rok je do fotosyntetického procesu zapojováno okolo 200 až 500 bilionů tun oxidu uhličitého. Tím se stává fotosyntéza také kvantitativně významným procesem (Behyně, 1987).

### 3.3.1.2. Metody měření fotosyntézy

Intenzitu fotosyntézy ovlivňuje řada vnitřních a vnějších faktorů. Z vnitřních je to druh a odrůda - genotyp (kulturní rostliny) či ekotyp (plané rostliny), typ karboxylace CO<sub>2</sub> (C3, C4, CAM rostliny), celkový fyziologický stav, ontogenetická fáze rostliny, respirace a její intenzita, otevřenost průduchů, rozložení listů a jejich stáří aj. Z vnějších faktorů se nejčastěji uplatňují klimatické vlivy (teplo, světlo - kvalita a intenzita, dostupnost vody a minerálních živin, množství CO<sub>2</sub> ve vzduchu aj.) a antropogenní vlivy (imise). Nutno poznamenat, že antropogenní vlivy modifikují vlivy klimatické (Lawlor, 2001).

V dnešní době nejrozšířenějšími metodami měření rychlosti fotosyntézy jsou metody gravimetrické a gazometrické.

Dříve princip fungování gravimetrické metody spočíval v tom, že brzy ráno z rostlin byl odebrán soubor polovin listových čepeli a druhá polovina byla odebrána večer. Rozdíl v hmotnosti vysušených vzorků obou polovin přepočtený na jednotku plochy vyjadřoval rychlost fotosyntézy. Předpokladem bylo, že během dne z listů je odváděno nepatrné množství asimilátů. Dnes se tento předpoklad nepotvrdil (Voet, 1995).

V současnosti gravimetrické metody fungují na základě terčíkové modifikace. Z listové čepele se vyseknou dvě skupiny terčíků o průměru 8 mm, jejichž hmotnost a vlastnosti jsou shodné. První skupina terčíků slouží ke stanovení vysušené hmotnosti, druhá je dobře sycená vodou a vystavena rovnoměrnému ozáření. Rychlost fotosyntézy se vyjadřuje přírůstkem hmotnosti druhé skupiny terčíků.

Gazometrické metody jsou založeny na měření spotřeby CO<sub>2</sub> při fotosyntéze. Měření fotosyntézy je přímé. Gazometrické systémy jsou založeny na měření rozdílu koncentrace CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O ve vzduchu vstupujícím do asimilační komory s asimilujícím objektem a ve vzduchu vystupujícím z asimilační komory. Tyto změny jsou detekovány infračerveným plynovým analyzátozem (IRGA - infrared gas analyzer). Princip IRGA je založen na specifické absorpci záření v infračervené oblasti spektra molekulami CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O. Jelikož se absorpční spektrum CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O částečně překrývají, musí se vzduch před vstupem do analyzátoru vysoušet (Larcher, 1988).



### 3.3.1.3. Význam pro rostliny

Během fotosyntézy dochází k fotokatalytické přeměně oxidu uhličitého a kyslíku ve chloroplastech za vzniku asimilátů. Celý proces fotosyntézy se nazývá fotosyntetická asimilace oxidu uhličitého.

Primárním požadavkem pro průběh fotosyntézy je absorpce záření v chloroplastech. Stupeň využití záření je závislý na koncentraci chlorofylu, nebo přesněji na koncentraci fotosynteticky aktivních pigmentů. Fotochemický proces začíná, když chloroplasty zachytí fotosynteticky využitelné záření. Ve světle řízených reakcích jsou zapojeny dva systémy pigmentů. Fotosystém I se skládá z řady pigmentů, které mají přesné strukturní uspořádání. Převládající složkou mezi nimi je chlorofyl *a* (poměr chlorofylu *a* ke chlorofylu *b* je asi 6:1 až 10:1). Reakčním centrem systému je chlorofyl-*a*-bílkovinový komplex s maximem absorpce při 700 nm. Fotosystém II obsahuje větší podíl chlorofylu *b* (poměr *a:b* je 1,2:1 až 2:1) a chlorofyl-*a*-bílkovinový komplex s maximální absorpcí při 680 nm. Oba dva systémy také obsahují doplňkové pigmenty: karotenoidy a u řas fykobiliny (Luštinec, 2003).

Fotosyntetický proces lze rozdělit na fázi světelnou a na fázi temnostní. Světelná fáze zahrnuje oxidoredukční reakce, v nichž nastává fotolýza vody vedoucí k tvorbě peroxidu vodíku rozpadajícího se na vodu a kyslík a v nichž se dále kinetická energie světelných fotonů přeměňuje na chemickou energii akumulovanou v ATP a NADPH. Temnostní fáze, také nazývaná chemosyntetická, zahrnuje reakce, v nichž se na úkor chemické energie produktu světelné fáze (ATP a NADPH) syntetizují různé organické látky, jako jsou sacharidy, organické kyseliny, tuky, bílkoviny apod., při čemž intenzita jejich biosyntézy v chloroplastech závisí na intenzitě přísunu ATP a NADPH, tj. na intenzitě světelných reakcí (Lawlor, 2001).

## **4. Metodika**

### **4.1. Rostlinný materiál**

Byly zkoumané 3 odrůdy s různým množstvím obsažných alkaloidů:

1. Buddha, HU – vysoko obsažná odrůda (obsah morfinu kolem 2%) se středně vysokým obsahem oleje. Tato odrůda poskytuje semena pro potravinářské využití. Odrůda je náchylná k poléhání, protože má vysoké stéblo. Odrůda je registrovaná v Maďarsku v roce 2002 (Vašák a kol., 2010).

2. Akvarel (CM 112), CZ – odrůda se středním obsahem alkaloidů (0,4%) a vysokým obsahem oleje. Středně raná odrůda, je určená k produkci semene pro potravinářské účely. Rostliny jsou odolné proti poléhání. Odrůda je registrovaná v České Republice roku 2014 (Bechyně, 2001).

3. Tatranský, SK – odrůda s nízkým obsahem alkaloidů (0,3%) a středně vysokým obsahem olejů v semeni. Odrůda určená k produkci semene pro potravinářské účely. Středně raná odrůda. Rostliny jsou středně vysoké, a proto mají dobrou odolnost proti poléhání. Odrůda je registrovaná ve Slovensku (Bechyně, 2001).

### **4.2. Půdní a klimatická charakteristika**

Vegetační roky 2013/14 i 2014/15 byly velmi podobné v tom, že měly nadprůměrně teplé zimy, neobvykle časný začátek jarních prací a suchá léta. Rok 2015 měl dokonce extrémně suché a horké léto. V obou letech bylo velmi málo škůdců – v roce 2015 dokonce velice málo.

Rostliny byly pěstovány na pokusných plochách výzkumné stanici Červený Újezd. Stanice Červený Újezd patří do oblasti s průměrným úhrnem srážek – 333 mm, s průměrnou sumou teplot - 13,8 °C a s průměrnou nadmořskou výškou - 403 m n. m. Půda má neutrální reakci se střední sorpční kapacitou a s nasyceným koloidním komplexem.

### 4.3. Metodika měření

Měření bylo prováděno pomocí přístroje LCpro+. Příklad LCpro+ je speciálně konstruován pro použití v terénu a je vybaven vnitřním zdrojem, který zajišťuje napájení po dobu 4 až 16 hodin nepřerušovaného provozu v závislosti na nastavení přístroje. Účelem tohoto přístroje je měření a kontrola okolního prostředí listu umístěného v komoře a výpočet fotosyntetické aktivity listu. Příklad se skládá z hlavní konzoly, která zajišťuje úpravu signálů, dodávku vzduchu, ovládání mikroprocesoru, ukládání dat na kartu PCMCIA (PC) a obsahuje 5 tlačítkovou klávesnici, a listové komory. Komora je vybavena regulací teploty a demontovatelnou osvětlovací jednotkou. Hlavní konzola kontroluje a reguluje koncentraci CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O ve vzduchu vstupujícím do komory. Vzduch je přiváděn na obě strany listu. Vyměněný vzduch, který opouští komoru, je analyzován a je stanoven (většinou nižší) obsah CO<sub>2</sub> a (většinou zvýšený) obsah H<sub>2</sub>O. Z rozdílů v koncentracích plynu a průtoku jsou přibližně každých 20 s vypočítávány asimilace a transpirace. Malý ventilátor v komoře zajišťuje pomíchání vzduchu v okolí listu. Měření CO<sub>2</sub> je prováděno infračerveným analyzátozem (IRGA). Měření H<sub>2</sub>O je prováděno dvěma kvalitními čidly vlhkosti. Systém také měří teplotu listu, teplotu komory, PAR (fotosyntetickou aktivní radiaci) a atmosférický tlak. Je vypočítávána hladina PAR na listu a energetická bilance vyzařované energie. Naměřené a vypočtené hodnoty jsou zobrazeny na LCD displeji na čelním panelu konzoly přístroje. První dvě strany dat mohou být uloženy na paměťovou kartu. Karta, která je umístěna ve zvláštní zásuvce (slotu) na přední straně přístroje, může být vytažena po stisknutí tlačítka. Uložené soubory mohou být zobrazeny na displeji, zaslány pomocí sériové sběrnice do PC nebo na tiskárnu nebo uloženy v tabulce v PC vybaveném možností pro zasunutí karty (slotem). Měření je prováděno v konfiguraci "otevřeného systému", kdy čerstvý plyn (vzduch) kontinuálně proudí komorou s listem. Měření jsou prováděna u vstupujícího plynu ("referenční" úroveň) a po průchodu prostorem komory s listem ("analytická" úroveň). Plyn je potom vypuštěn ven. Toto uspořádání toleruje netěsnosti a ab/adsorpci plynu materiály použitými při průchodu vzduchu.

Vypočtené hodnoty jsou zobrazeny na obrazovce především za účelem kontroly validity naměřených hodnot. Tyto hodnoty mají především referenční význam před uložením záznamu a pomocí nich je možno zkontrolovat, zda je list

stabilní z hlediska fotosyntézy. V případě typického listu je proudění CO<sub>2</sub> mezi -10 až +100 μmol/m<sup>2</sup>/s a proudění H<sub>2</sub>O mezi 0 až 15 mmol/m<sup>2</sup>/s.

## 5. Výsledky

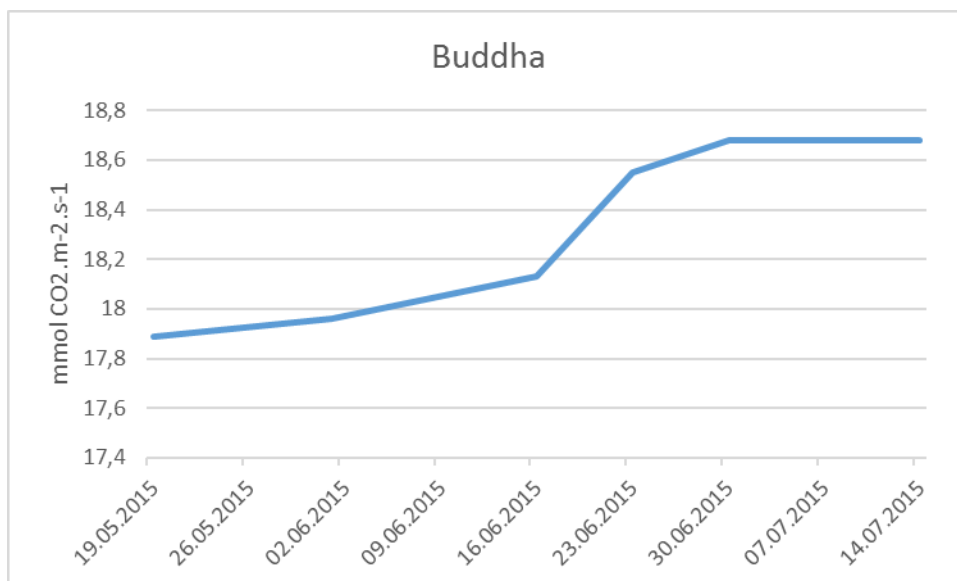
V tabulce 1 jsou představeny a zhodnoceny naměřené údaje rychlosti fotosyntézy. V následující tabulce jsou podle termínu měření uvedeny průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy sledovaných odrůd. Rychlost fotosyntézy je vyjádřena jako rychlost příjmu CO<sub>2</sub> jednotkou listové plochy za jednotku času. Podle těchto hodnot je zřejmé, že odrůda Buddha vykazuje nejvyšší průběh fotosyntézy, odrůda Akvarel (CM 112) střední a Tatranský mák nejnižší.

**Tab. 1:** Výsledky měření rychlosti fotosyntézy

Odrůdy	Termíny měření					
	19.05. 2015	02.06. 2015	16.06. 2015	23.06. 2015	30.06. 2015	14.07. 2015
Buddha	17,89	17,96	18,13	18,55	18,68	18,68
Tatranský	15,71	15,76	15,85	15,87	15,99	16
Akvarel (CM 112)	15,98	16,04	16,21	16,34	16,37	16,51

Jednotlivým termínům měření odpovídají vývojové fáze: 19.05 – lisová růžice (35 BBCH), 02.06 – fáze mladého poupěte (45 BBCH), 16.06 – plná butonizace (49 BBCH), 23.06 – plný květ (54 BBCH), 30.06 – fáze mladé tobolky (62 BBCH), 14.07 – plná zralost (81 BBCH).

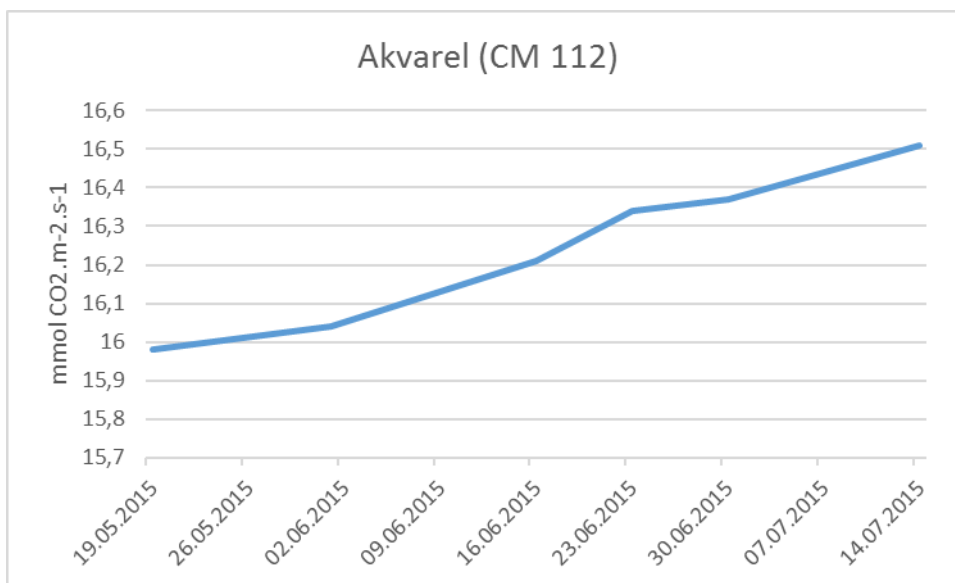
V grafech 1, 2 a 3 je vizuálně znázorněn vztah rychlosti fotosyntézy v závislosti na daty měření. A v grafu 4 můžeme jednotlivé měření porovnat mezi sebou. Názorně je vidět stoupaní intenzity fotosyntézy během ontogeneze, ale různé odrůdy vykazují odlišný průběh nárůstu fotosyntézy.



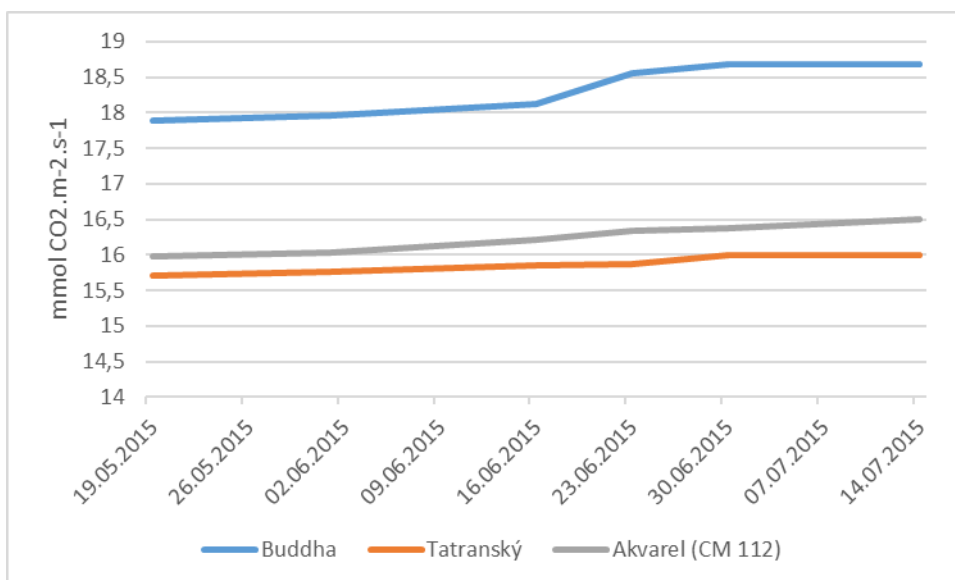
**Graf 1:** Průběh rychlosti fotosyntézy u odrůdy Buddha



**Graf 2:** Průběh rychlosti fotosyntézy u odrůdy Tatranský



**Graf 3:** Průběh rychlosti fotosyntézy u odrůdy Akvarel (CM 112).



**Graf 4:** Dynamika rychlosti fotosyntézy u všech odrůd.

V grafu 1 (odrůda Buddha) je vidět rapidní nárůst rychlosti fotosyntézy ve fázi butonizace, který pak mírně zastavuje ve fázi plného květu a ve fázi mladých tobolek dosahuje nejvyšší hodnoty. Na rozdíl od Buddhy u odrůdy Tatranský (graf 2) rychlost fotosyntézy je rapidně zvýšená ve fázi plného květu a ve fázi, kdy na většině rostlin jsou už mladé tobolky, má rychlost fotosyntézy nejvyšší hodnotu. Odrůda Akvarel (CM 112) se odlišuje od ostatních odrůd tím, že rychlost fotosyntézy stoupa bez výrazných výkyvů a nejvyššího bodu dosahuje až v plné zralosti (graf 3).

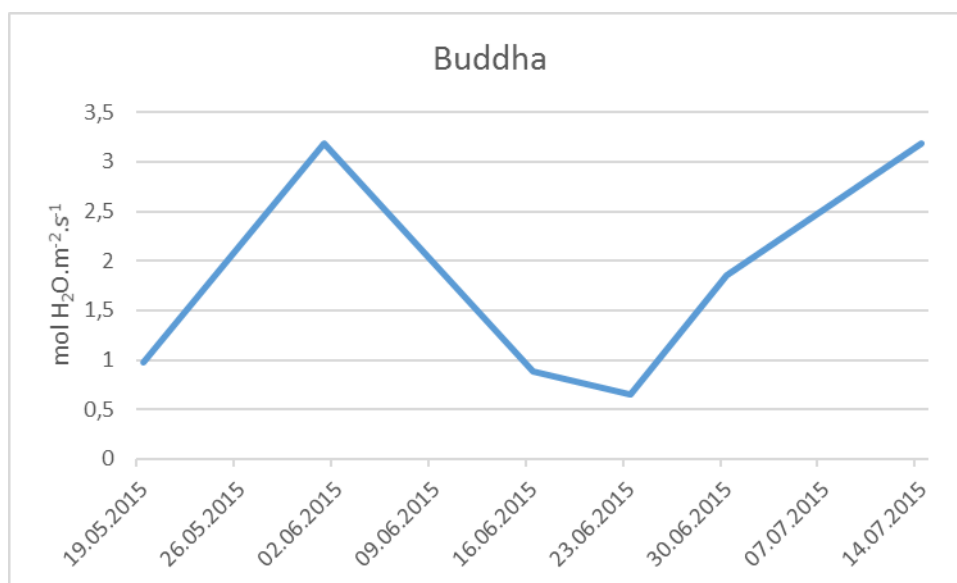
Další zpracovávané hodnoty se týkají rychlosti transpirace. Transpirací je nazýván proces výdeje vody, která přes kořeny a cévy se dostává do listů, odkud se

vyparuje. Tím se zajišťuje zásobování vodou a minerálními látkami všechny pletivy rostlin. Transpirace pomáhá vyrovnávat teplotní rozdíly během dne. Transpirace je těsně spojena s fotosyntézou, a proto je nutno sledovat oba procesy.

**Tab. 2:** Výsledky měření transpirace

Odrůdy	Termíny měření					
	19.05. 2015	02.06. 2015	16.06. 2015	23.06. 2015	30.06. 2015	14.07. 2015
Buddha	0,97	3,19	0,89	0,65	1,85	3,19
Tatranský	0,9	2,99	2,76	0,32	0,96	2,76
Akvarel (CM 112)	2,7	0,79	1,87	2,53	0,18	0,79

V tab. 2 jsou naměřené hodnoty rychlosti transpirace u vybraných odrůd máku setého. Z výsledků je vidět, že průběh intenzity transpirace se rozvíjel nepravidelně a zaležel spíše na vláhovém režimu, než na průběhu ontogeneze. Z tohoto důvodu nelze jednotlivě posoudit, jaká odrůda by měla přednost před ostatními.



**Graf 5:** Průběh rychlosti transpirace u odrůdy Buddha.

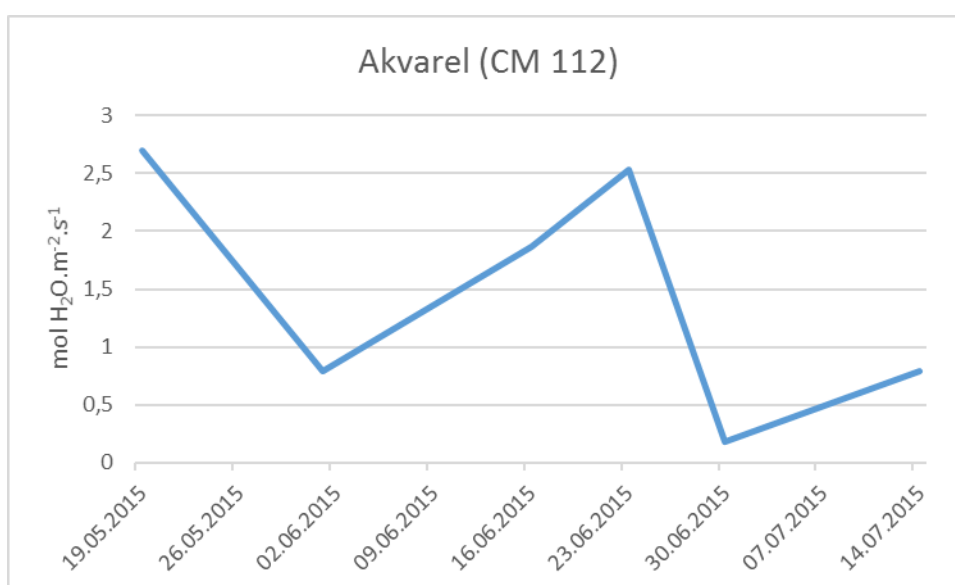
Na grafu 5 je znázorněn průběh změn rychlosti transpirace v jednotlivých termínech měření u odrůdy Buddha. Na grafu je vidět dva extrém, když hodnoty rychlosti transpirace dosahují nejvyššího a nejnižšího bodu. Nejnižší bod byl dosažen ve fázi plného květu. Od této fáze narůstá rychlost fotosyntézy až do fáze plné

zralosti, kde dosahuje maximální hodnoty. Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány v bodech, kterým odpovídají fázím 45 a 86 BBCH ( fáze mladých pupat a plná zralost).



**Graf 6:** průběh rychlosti transpirace u odrůdy Tatranský

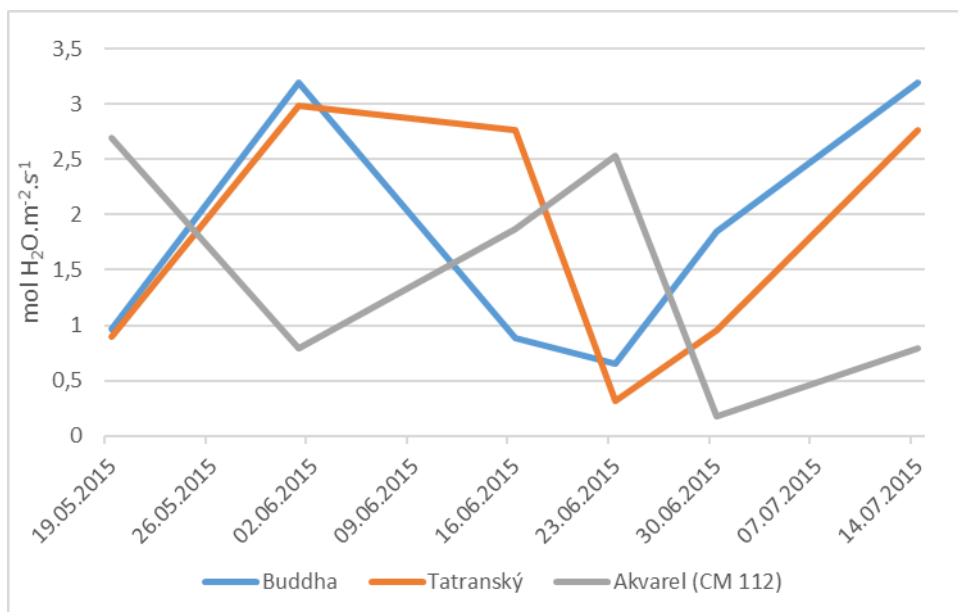
Na grafu 6 (odrůda Tatranský) nejnižší hodnota byla dosažena ve fázi plného květu (hodnota je nižší, než na začátku měření ve fázi listové růžici), nejvyšší - ve fázi mladých pupat. Průběh změn rychlosti transpirace u odrůd Buddha a Tatranský byl vcelku velmi podobný. Na začátku měření zmiňovaných odrůd docházelo k rychlému nárůstu intenzity transpirace do fáze mladých pupat. Pak hodnoty postupně klesli do fáze plného květu a znovu narůstali až do fáze plné zralosti.



**Graf 7:** průběh rychlosti transpirace u odrůdy Akvarel (CM 112)



Odrůda Akvarel (graf 7) vykazovala hodně odlišné hodnoty oproti ostatním odrůdám. Na počátku měření je vidět vyšší hodnotu, než u ostatních odrůd (a vůbec nejvyšší hodnotu dané odrůdy) a na rozdíl od nichž postupně klesá rychlost transpirace do fáze mladých pupat. V době plného květu je druhý nejvyšší bod daného grafu a ve fáze mladých tobolek – nejnižší.



**Graf 8:** Porovnání všech odrůd mezi sebou

## 6. Diskuze

Semeny máku jsou jedny z nejdůležitějších zdrojů získávání potravinářského oleje. Kultivace máku setého má dlouhou tradici v České Republice. Semeny máku setého, které pochází z území ČR mají vysokou kvalitu, a proto jsou preferovány v různých částech světa. Česká Republika je hlavním výrobcem potravinářského semene máku ve světě a stanovuje ceny na evropských a světových trzích. Co se týče obchodu, ČR je také hlavním výrobcem a exportérem najednou v Evropě a ve světě. Převážná většina vyrobeného semene máku setého je určena pro export, protože domácí spotřeba skládá se z čtyř až pěti tisíc tun, když celkový výnos dosahuje hodnot kolem 24000 tun ročně. Většinou český mák se exportuje do těch evropských států, ve kterých převládající populace je slovanského původu nebo těch, které byly ovlivněny slovanské kuchyní. Druhé významné exportní trhy jsou zámořské země, které byly osídleny slovanskými přestěhovalci.

V posledních letech dochází k nárůstu sklizených ploch máku setého. Vzhledem k tomu roste množství vědeckých prací, které se zabývají všestranným zkoumáním této plodiny.

Ve své práci jsem měl posoudit vliv ontogeneze na rychlost fotosyntézy a transpirace máku setého u vybraných odrůd. Oba dva procesy jsou důležité z hlediska nárůstu biomasy a tím i z hlediska tvorby výnosu. Během fotosyntézy dochází ke zabudování oxidu uhličitého z ovzduší do organických látek, které pak reprezentují tuny roční produkce biomasy. Asimilace vzdušného CO<sub>2</sub> rostlinou je tím nejzákladnějším procesem, který při tvorbě výnosu hraje vždy rozhodující úlohu.

V rámci bakalářské práce byly sledovány tři odrůdy máku setého s odlišným obsahem alkaloidů. Odrůda Buddha měla obsah alkaloidů na úrovni 2%, odrůda Tatranský – 0,3 % a odrůda Akvarel (CM 112) – 0,4 %. Všichni odrůdy vykazovali podobný průběh intenzity fotosyntézy během ontogenezi a nejlepší na tom byla odrůda Buddha, která dosahovala průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy 18,315 mol H<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>. U odrůd Akvarel (CM 112) a Tatranský průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy byly podstatně nižší a rovnali se 16,242 a 15,863 mol H<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>. Zajímavý je, že všichni odrůdy vykazovali vysoký úroveň rychlosti fotosyntézy již na začátku měření ve fázi listové růžici. Ze společného grafu třech odrůd vyplývá (graf

4), že vliv ontogeneze se projevil na postupném zvýšení rychlosti fotosyntézy u všech sledovaných odrůd.

Podle Nátra (1998) slunečné záření je zdrojem energie při fotosyntéze a změny v rychlosti fotosyntézy vyvolávané změnami ozáření patří k základům fotosyntetické charakteristiky rostliny. Rychlost fotosyntézy je omezoována rychlostí transportu oxidu uhličitého z okolního vzduchu do chloroplastů a rychlostí enzymatických reakcí fixace oxidu uhličitého.

Uvolňování energie z organických sloučenin a jejich rozklad až na oxid uhličitý a vodu probíhá v komplexu procesů dýchání.

Z hlediska produkce sušiny je podstatné, že rychlost fotorespirace může činit až 30 % rychlosti fotosyntézy i více a pohybuje se řádově mezi 10 až 20 mg CO<sub>2</sub> na 0,01 m<sup>2</sup> za 1 hodinu (Procházka, 1998).

Z výsledků měření je vidět, že se dynamika rychlosti transpirace vyvíjela nepravidelně a to znamená, že rozdíly mezi jednotlivými termíny měření nebyly vyvolovány průběhem ontogeneze. Pokles rychlosti transpirace souvisí se zavíráním průduchů, což je závislé na období sucha.

## **7. Závěr**

Na základě výsledků měření rychlosti fotosyntézy lze jednoznačně posoudit, že během ontogeneze docházelo k postupnému nárůstu intenzity fotosyntézy u všech sledovaných odrůd máku setého. Dynamiku vývoje křivky rychlosti fotosyntézy u jednotlivých odrůd můžeme sledovat na grafu 4. Průběh změn sledovaného znaku během ontogeneze se vyvíjel podobně u všech odrůd. Největší průměrnou rychlost fotosyntézy vykazala odrůda Buddha, která měla o 13,39 % vyšší hodnoty, než odrůda Tatranský a o 11,32 % vyšší, než odrůda Akvarel (CM 112).

Podle výsledků měření transpirace vliv ontogeneze se neprojevil. Výsledky měření rychlosti transpirace v jednotlivých termínech měření ovlivnil vodný režim stanoviště. Náhlý pokles intenzity transpiraci u všech odrůd v bodech mezi 23.06 a 30.06 (graf 8) je závislý na období sucha a tepla v daném časovém intervalu. V tomto období průduchy rostlin byly zavřené, aby zabránit velké ztráty vody.

## 8. Seznam literatury

Bouma, David (2006): Mák je perspektivní plodina. Úroda, příloha Jarní olejniny, s. 19. ISSN: 0139-6013.

Poláková, L. (2007): Perspektivy pro mák v letošním roce. [on line], 16. března 2016. Dostupné z: <http://uroda.cz/perspektivy-pro-mak-v-letosnim-roce/>

Bechyně, M. (1987): Biologie máku a systém jeho produkce. VŠZ, Praha, s. 92

Bechyně, M., Kadlec, T., Vašák, J. (2001): Mák. Praha. Agrospoj. 127 s.

Hosneld V., Vašák J., Mečiar L. (1998): Rostlinná výroba II (Luskoviny, olejniny). ČZU, Praha, 180 s.

Fabry, A. (1992): Olejniny. Ministerstvo zemědělství ČR, 419 s.

Vašák, J., Cihlář, P., Roubal, T., Vlk, R. (2005): Některé využitelné výsledky z výzkumu pěstování jarního máku. In *Sborník odborných seminářů „Mák v roce 2005“*, s 14 – 17.

Čvenčara, A., Dvořáková, M., Hejný a kol. (1988): Květena české socialistické republiky. Academia. Praha. s. 482-484.

Kazda, J. (2003): Choroby a škůdci polních plodin, ovoce a zeleniny. Vydavatelství odborných časopisů. Praha. 158 s. ISBN: 80-86726-03-7.

Valíček, P., Arcimovičová, J., Horák, V., Vaněček, M. (2000): Rostlinné omamné drogy. Start. S. 67-76. ISBN 80-86231-09-7

Šebánek, J. (1983): Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství. Praha.

Vodrážka, Z. (1993): Biochemie 3. Academia. Praha. ISBN 80-200-0471-8

Mottl, V. (2006): Pěstování a ekonomika máku setého. Sborník odborných seminářů „Mák v roce 2006“. Praha, 5, 17-22.

Hajnalová, E. (1999): Archeobotanika pěstovaných rostlin. Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre, Nitra, pp. 72-73.

Kazda, J., Skuhrovec, J. (2011): Krytonosec makovicový, *Sborník odborných seminářů „Mák v roce 2011“*, Praha, , s. 82-83.

Kazda J., Prokinová E., Ryšánek P. (2007): Škůdci a choroby rostlin, domácí rostlinolékař, Euromedia Group, Praha, 288 s.

Vlažný, P. (2010): Plíseň maková – *Peronospora arborescens*, *Sborník odborných seminářů „Mák v roce 2010“*, Praha, 2010, s. 86-87.

Vlažný, P., Cihlář, P., Šimka, J., Bečka, D., Vašák, J. (2012): Signalizace a následná foliární aplikace insekticidu jeho nástroj k snížení škodlivosti krytonosce kořenového v porostech máku, *Sborník odborných seminářů „Mák v roce 2012“*, Praha, 2012b, s. 62-66.

Lawlor, D.W. (2001): *Photosynthesis. Third Edition.* BIOS Scientific Publishers, Oxford, UK. ISBN 1-85996-157-6.

Luštinec, J., Žárský, V. (2003): Úvod do fyziologie vyšších rostlin. Kap. 5: Fotosyntéza. Kap. 6: Respirace. – Univerzita Karlova v Praze, Nakladatelství Karolinum, Praha. 262 stran. ISBN 80-246-0563-5.

Nátr, L. (1998): *Rostliny, lidé a trvale udržitelný život člověka na Zemi.* – Karolinum, nakladatelství Univerzity Karlovy, Praha. 136 stran. ISBN 80-7184-681-3.

Voet, D., Voetová, J. G. (1995): *Biochemie.* Pp. 657-691. Victoria Publishing, Praha.

Procházka, S. *et al.* (1998): *Fyziologie rostlin.* Academia. Praha. 484 str. ISBN 80-200-0586-2.

Klimov, V. (1996): Фотосинтез и биосфера. Пушчинский государственный университет. [online] 10.04.2016. Dostupné z: <http://cyberleninka.ru/article/n/fotosintez-i-ekologiya-uchebnoe-posobie>

Larcher, W. (1988): *Fyziologická ekologie rostlin.* Academia. Praha. 361 str.

Tétényi, P. (1997): *Opium Poppy (Papaver somniferum): Botany and Horticulture, Horticultural Reviews*, 19, Budapest, s. 373-407.

Smašenskij, N. (2014): Экология фотосинтеза. Астраханский вестник экологического образования, 2, str. 165 – 180.