

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv ozářenosti na fotosyntetickou kapacitu vybraných
druhů rodu *Capsicum***

Bakalářská práce

Autor práce: Valentýna Vavříková

Obor studia: ABZ

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

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv ozářenosti na fotosyntetickou kapacitu u vybraných druhů rodu *Capsicum*" 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 neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 16. 4. 2018

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D. za odborné vedení, věcné připomínky, trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnovala.

Vliv ozářenosti na fotosyntetickou kapacitu vybraných druhů rodu *Capsicum*

Souhrn

Cílem této práce je u vybraných druhů rodu *Capsicum* stanovit fotosyntetickou kapacitu a hodnotu saturační ozářenosti. Hodnocenými druhy byly *Capsicum annuum*, *Capsicum chinense* a *Capsicum frutescens*.

U pokusu, který byl proveden u těchto druhů paprik a jejich kultivarech, byla za pomoci infračerveného analyzátoru LCpro+ stanovena rychlosť fotosyntézy při různé světelné ozářenosti (0, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 1500, 1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a s tím spojená saturace, podle které lze zhodnotit maximální fotosyntetickou kapacitu. Dvakrát opakující se měření bylo zaznamenáno, zprůměrováno a výsledné hodnoty byly zaneseny do grafů.

U druhu *Capsicum annuum*, konkrétně kultivar 'Jalapeño', byla naměřena hodnota saturačního ozáření 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ při rychlosti fotosyntézy okolo 6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Druh *Capsicum chinense* s kultivarem 'Habanero Red', kde hodnota saturačního ozáření nastala také při 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ale při rychlosti fotosyntézy 8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. *Capsicum frutescens*, kultivar 'Twilight', s hodnotami saturačního ozáření 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ při rychlosti fotosyntézy 11 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Ve výsledcích se ukázalo, že i při stejné světelné ozářenosti každý druh rodu *Capsicum* vykazoval jiné hodnoty jak maximální rychlosti fotosyntézy, tak rozdílné hodnoty saturační ozářenosti. Čím větší je maximální rychlosť fotosyntézy, tím větší je fotosyntetická kapacita rostliny. Druh *Capsicum frutescens* 'Twilight' dosáhl největší fotosyntetické kapacity na rozdíl od *Capsicum annuum* 'Jalapeño' a *Capsicum chinense* 'Habanero Red'.

Klíčová slova: fotosyntetická kapacita, saturační ozářenost, rychlosť fotosyntézy, *Capsicum* sp., fotosyntéza

Effect of irradiance on photosynthetic capacity of selected species of the genus *Capsicum*

Summary

The aim of this bachelor thesis is to define photosynthetic capacity and the value of saturation concerning selected subjects of the *Capsicum* species. These selected subjects are *Capsicum annuum*, *Capsicum chinense* and *Capsicum frutescens*.

During the experiment that was carried out with the help of the infrared analyzer LCpro+, the speed of photosynthesis together with the saturation were determined (0, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 1500, 1800 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Thanks to that, it was possible to evaluate the maximal photosynthetic capacity. Measurement was accomplished twice, results were recorded, averaged and graphed.

The value of the saturation lightning concerning the cultivar 'Jalapeño' of the *Capsicum annuum* species was measured to be $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ in case of the speed of photosynthesis that was about $6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. The same value of the saturation lightning had the cultivar 'Habanero Red' of *Capsicum chinense* species, but together with different speed of photosynthesis. In this case, the speed was about $8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. The cultivar 'Twilight' of the *Capsicum frutescens* species had the value of saturation lightning $700 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ together with the speed of photosynthesis that was $11 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Owing to the results, it was possible to show that even if the value of luminous lightning may be the same, each selected subject of the *Capsicum* species had different values of the saturation lightning as well as of the maximal photosynthetic speed. The larger the maximal photosynthetic speed is, the bigger the photosynthetic capacity is. Above all, the 'Twilight' cultivar of the *Capsicum annuum* species has reached the biggest photosynthetic capacity in comparison with cultivar 'Jalapeño' and 'Habanero Red'.

Keywords: photosynthetic capacity, saturation irradiance, rate of photosynthesis, *Capsicum* sp., photosynthesis

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce.....	2
3. Literární přehled	3
3.1. Rod Capsicum	3
3.1.1. Původ a historie rozšíření a pěstování	3
3.1.2. Botanická charakteristika	4
3.1.3. Klasifikace druhů rodu Capsicum	6
3.1.3.1. Domestikované druhy.....	7
3.2. Sluneční záření	10
3.2.1. Význam pro rostliny	11
3.3. Fotosyntéza	13
3.3.1. Obecná charakteristika	13
3.3.2. Fotosyntéza C ₃ , C ₄ a CAM	16
4. Metodika	19
4.1. Popis odrůd	19
4.2. Založení pokusu	20
4.3. Metodika měření	21
5. Výsledky	23
6. Diskuze	26
6.1. Fotosyntetická kapacita	26
6.2. Saturace	26
7. Závěr	28
8. Seznam literatury.....	29

1. Úvod

Fotosyntéza je jeden z hlavních zdrojů energie pro planetu Zemi. Vyskytuje se pouze u bakterií, sinic, řas a zelených rostlin. Zachycuje energii světelného záření a přeměňuje ji na chemickou energii vázanou ve složitých organických látkách. Umožňuje růst rostlinné biomasy, která je zdrojem živin pro živočichy. Existuje mnoho faktorů, které mohou ovlivnit celkový proces fotosyntézy. Mezi nejvýznamnější ovlivňující faktory patří sluneční záření neboli sluneční energie, která je pro rostliny hlavním zdrojem energie a vyvolává celou řadu reakcí, které mohou mít pro rostlinu pozitivní ale i negativní dopad. Se zvyšující se intenzitou světla dochází ke zvýšení rychlosti fotosyntézy a nastane tak vyrovnaný příjem a výdej CO₂. Tento jev se nazývá kompenzační světelný bod. Rychlosť fotosyntézy postupně stoupá až do dosažení plného nasycení světelným zářením. Nastává tzv. saturační ozáření a rychlosť fotosyntézy se ustálí. Stanovením saturační ozářenosti lze určit fotosyntetickou kapacitu. Měření fotosyntetické kapacity lze využít pro popsání rostlinných druhů a jejich odrůd. U každé skupiny se fotosyntetická kapacita může výrazně lišit.

V této bakalářské práci bude zkoumána a porovnávána fotosyntetická kapacita mezi jednotlivými druhy u rodu *Capsicum*. Jelikož jsou papriky považovány za jednu z nejdůležitějších zeleninových plodin na světě, byly vybrány jako vhodné rostliny pro zkoumání zmíněné fotosyntetické kapacity. Proces fotosyntézy závisí hlavně na poskytované světelné energii. Habitus rostlin je podřízený množství, směru, trvání a kvalitě světla. Obecně platí, že rostliny pěstované pod vysokým ozářením vykazují vysokou míru fotosyntézy, rostliny pěstované při nízkém ozáření mají nižší rychlosť fotosyntézy.

2. Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je u vybraných druhů rodu *Capsicum* stanovit fotosyntetickou kapacitu a hodnotu saturační ozářenosti. Hodnocenými druhy budou *Capsicum annum*, *Capsicum chinense* a *Capsicum frutescens*.

U jednotlivých druhů se bude pozorovat jaká je jejich světelná křivka. Při jaké rychlosti fotosyntézy nastalo saturační ozáření a zdali se fotosyntetická kapacita liší nebo nevykazuje odlišnost při určitém světelném ozáření. Stanovením saturační ozářenosti lze vyhodnotit maximální kapacitu fotosyntézy.

3. Literární přehled

3.1. Rod *Capsicum*

3.1.1. Původ a historie rozšíření a pěstování

Paprika je jednou z nejstarších domestikovaných rostlin na západní polokouli. Ještě před příjezdem Kryštofa Kolumba do Ameriky, který tuto plodinu přivezl do Evropy a odkud se dále rozšířila do celého světa, se zde papriky používaly domorodými lidmi jako potraviny, válečné artefakty, nebo pro náboženské rituály (Padilha and Barbieri, 2016).

Sladké i pálivé papriky pocházejí z jednoho druhu, který planě roste ve Střední a Jižní Americe. Pálivé papriky se začaly pěstovat již 7 tisíc let před n. l. na území Mexika. Sladký druh papriky byl dovezen do Španělska roku 1439, poté do Anglie v roce 1548 a do Evropy se dostal po roce 1585 (Biggs, 1997).

Koření z těchto rostlin se dále šířilo z Evropy do Afriky, Indie, Číny a Japonska a velmi rychle se začlenilo do národních kuchyní. V západní Africe domorodé kmeny vytvořily lektvar, který měl zajistit věčné mládí. V Indii a Číně paprika začala ovládat kuchyni a stala se hlavním kořením (Bosland a Votava, 1999).

Dnes jsou papriky pěstovány ve většině zemí světa. Odhadem se na světě sklízí více než 3 miliony hektarů paprik ročně. V Číně se ročně sklidí až 300 hektarů paprik. V Novém Mexiku se vyprodukuje nejvíce pálivých paprik, roční sklizeň čítá až 12 000 hektarů. Nejvíce se papriky dováží do Severní Ameriky a Evropy. V mnoha malých rozvojových zemích je vývoz paprik dobrým zdrojem příjmů, jelikož poptávka po nich je velmi vysoká. Vývoz paprik směřuje hlavně do Kanady, Mexika a Německa (Bosland a Votava, 1999).

Ve světě existuje celá řada různě zbarvených a tvarovaných paprik. Stejně velká rozmanitost je i při použití těchto plodů. Nejvíce se plody paprik zpracovávají v čerstvém stavu nebo vysušené pro výrobu koření. Z důvodu své široké stupnice pálivosti se koření z paprik stalo jedním z nejdůležitějších koření na světě. Tuto pálivou chuť u některých odrůd způsobuje přítomnost alkaloidu jménem capsaicin, který je nejvíce obsažen v placentě plodu (Petříková a Malý, 1998). Do jídel přidávají papriky specifickou chuť a barvu, také poskytují základní vitamíny a minerály. Ve farmaceutických a kosmetických výrobcích se využívá hlavně extrakt z těchto plodů. Dále se dají využít i pro okrasné účely na zahradách (Bosland a Votava, 1999).

3.1.2. Botanická charakteristika

Říše: rostliny (*Plantae*)

Podříše: cévnaté rostliny (*Tracheobionta*)

Oddělení: krytosemenné (*Magnoliophyta*)

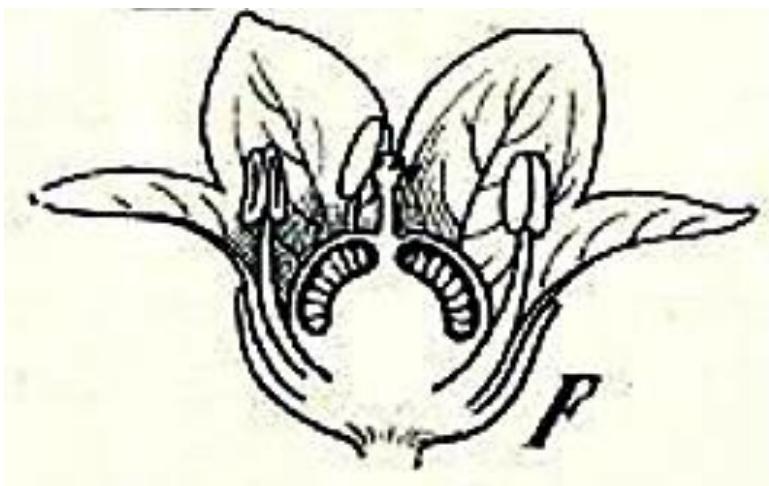
Třída: vyšší dvouděložné (*Rosopsida*)

Řád: lilkotvaré (*Solanales*)

Čeleď: lilkovité (*Solanaceae*)

Rod: paprika (*Capsicum*)

Nejlepší podmínky pro pěstování této rostliny jsou v teplejších oblastech. V podmínkách ČR je rostlina jednoletá, víceleté formy můžeme dosáhnout rychlením nebo pěstováním v tropických krajích. V chladnějších oblastech je možné ve volné půdě pěstovat jen velmi rané odrůdy, jinak pěstování probíhá ve skleníku nebo fóliovníku. Mělce kořenící kulový kořen s krátkými adventivními kořeny napomáhá náročnosti rostliny na pravidelnou závlahu a dostatek humusu v půdě. Větvení rostliny je sympodiální neboli vidlicovité, kdy se před větvením tvoří list a květ. Počet vytvořených listů závisí na světelných podmínkách a teplotě. Listy jsou tvaru vejčitého a jsou celokrajné. Rostlina je samosprašná, ale za určitých podmínek dochází k cizosprášení. Vytváří obouohlavné květy (viz obrázek č. 1) bílé nebo fialové barvy, ze kterých se vytvářejí převislé nebo vzpřímené plody. Kališní lístky jsou srostlé a korunní plátky jsou pěti až sedmičetné. Květ obsahuje pět až sedm tyčinek a semeník, který je svrchní. Plod tvoří vysýchavá bobule tvaru kuželovitého, jehlancovitého, kvadratického, kulovitého, barvy zelené, žluté, fialové a hnědé. Sklizeň plodu probíhá v technologické zralosti, kdy plod je dorostlý, ale nevyzrálý a výrazně se leskne nebo v botanické zralosti, kdy je plod plně vybarvený do červena nebo do oranžova. Papriky se konzumují za syrového stavu, tepelně upravené nebo konzervované (Petříková a kol. 2006).



Obr. č. 1: Průřez květem papriky (upraveno podle Polívky, 1996).

Množení

Papriky se množí generativně, tedy pomocí semen, které se vysévají na jaře po 15. květnu do připravených, výsevných květináčů, sadbových květináčů nebo truhlíků s vlhkou kompostovanou zeminou. Při klíčení semen je nutné udržet v místnosti, kde jsou umístěné, teplotu 21 °C a po vyklíčení teplotu snížit. Rostlinka se dvěma až třemi pravými listy je přesazena do květináčů o průměru 10-13 cm. Dostatečně vzrostlí jedinci o výšce 10 cm jsou přesazováni na konečné stanoviště na přelomu jara a léta, kdy nehzrozí přízemní mrazíky. Obvykle se vysazují 38-45 cm od sebe, ale zakrslým odrůdám postačí vzdálenost 30 cm od sebe (Biggs, 1997).

Pěstování

Nároky na pěstování jsou většinou závislé na dostatku světla, tepla a vody. Při poklesu nočních teplot pod 15 °C hrozí riziko opadaní květů paprik. Naopak teploty nad 30 °C mají nepříznivý vliv na výnos. Teplotní minimum přes den by mělo být 20-22 °C a v noci v rozmezí 18-20 °C (Petříková a Malý, 1998). Nejvhodnější půda pro pěstování papriky by měla být dobře propustná, prohnojená a dostatečně vlhká. Při nedostatku živin zaplavíme na podzim nebo v zimě výraznou dávku chlévkého hnoje. Záhon je třeba udržovat vlhký a bez nežádoucích plevelů. Pro podporu růstu je možné rostliny přihnojit tekutým hnojivem, ale pozor na nadbytek dusíku, jelikož ten způsobí pomalou tvorbu květů. Pokud jsou postranní výhonky rostliny tenké a řídké, zaštípneme vrchol ve výšce 30 cm. Papriky většinou pěstujeme s oporou pro lepší vývoj a vybarvení plodu. Tuto rostlinu lze také pěstovat v nádobách umístěných v pokojové teplotě nebo ve venkovních podmínkách. Sklizeň probíhá probírkou, kdy se vybírají správně zralé

a vybarvené plody, které se sklidí pomocí zahradnických nůžek nebo jednorázovou sklizní, při které se sklízí papriky zelené barvy. Po sklizni se tyto plody umístí do chladné a vlhké místnosti po dobu 14 dnů při teplotě 13-15 °C. U chilli papriček platí pravidlo, že čím více jsou zralé tím vyšší je jejich stupeň pálivosti. Po sklizni se celé rostliny i s kořeny odstraní z pozemku, kde byly pěstovány, a půda se upraví pro další použití (Biggs, 1997).

Choroby a škůdci

Je možný výskyt špičkové hniloby plodů, proti které se lze bránit pravidelnou závlahou. Nejčastějším škůdcem, který se vyskytuje u paprik, je mšice, která škodí svým sáním, a i jako přenašeč viróz. Proti mšicím existuje celá řada ochranných přípravků (Petříková a Malý, 1998).

3.1.3. Klasifikace druhů rodu *Capsicum*

Druhy rodu *Capsicum* mají mezi sebou jasné genetické vztahy označené barvou květů, které se používají jako základ pro taxonomickou klasifikaci. K rostlinám s bílými květy zařazujeme nejrozšířenější druhy jako jsou *C. annuum* var. *annuum*, *C. annuum* var. *galapagoense*. *C. frutescens* a *C. chinense*, které mají společný původní druh. Dále také druh *C. chacoense*, který se vyznačuje tenkými stonky a malými měkkými plody a *C. galapagoense*, druh s mírně chlupatými stonky a listy. K druhům s bílými květy, které mají v základu žlutou skvrnu, patří kultivovaný druh *C. baccatum* var. *pendulum*, divoký druh *C. baccatum* var. *baccatum* s malými a měkkými plody. U těchto dvou druhů existuje snadná překřížitelnost díky jejich blízké evoluční vzdálenosti. Tato vzájemná překřížitelnost platí i s druhem *C. praetermissum* se světle fialovými květy a se žlutou skvrnou v základu. Mezi druhy s fialovými květy patří *C. eximium*, *C. cardenasii*, *C. tovarii*, jejichž vzhled je velmi podobný. Dále též druh *C. pubescens*, který má tmavě fialové květy a jako jediný se vyznačuje černými semeny. Botanické popisy také obsahují tyto druhy *C. buforum*, *C. campylopodium*, *C. ciliatum*, *C. coccineum*, *C. cornutum*, *C. dimorphum*, *C. dusenii*, *C. exile*, *C. geminifolium*, *C. flexuosum*, *C. hookerianum*, *C. lanceolatum*, *C. leptopodium*, *C. mirabile*, *C. parvifolium*, *C. scolnikianum*, *C. scottianum* a *C. villosum*. Mezidruhové křížení *C. annuum* s příbuznými druhy bílého květu usnadňuje pěstování rostlin, které jsou odolné proti chorobám a škůdcům. Křížení druhu kvetoucího fialově s druhem kvetoucím bíle není úspěšné (Csilléry, 2006).

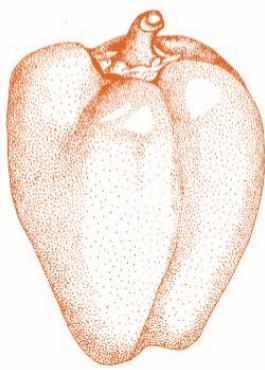
Rod *Capsicum* patří do čeledi Solanaceae a skládá se přibližně z 25 planě rostoucích druhů a 5 domestikovaných druhů (Bosland a Votava, 1999). Z těchto 5 domestikovaných druhů již existuje okolo 300 odrůd (Maguireová, 2015).

3.1.3.1. Domestikované druhy

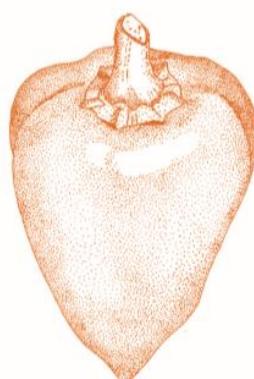
Capsicum annuum - paprika roční

Z domestikovaných druhů je *C. annuum* nejrozšířenější, existuje mnoho tvarů a forem. Nejvíce se tento druh pěstuje v Indii, Mexiku, Číně a v jihovýchodní Asii. Tato paprika se nejvíce suší a slouží pro výrobu koření. Podle stupnice pálivosti se tato rostlina pohybuje od 0 po 80 000 SHU. Dorůstá se vyšší výšky, ochotně plodí a má dobrou klíčivost. Mezi odrůdy členíme Cayenne (obrázek č. 5), Pimiento (obrázek č. 3), Jalapeño (brázek č. 4), ale i sladké papriky (Maguireová, 2015).

C. annuum je ekonomicky nejvýznamnějším druhem paprik na světě. Od tohoto druhu je vypěstováno mnoho odrůd, kdy některé se používají v sušené formě jako koření, některé jsou pro svůj tvar vhodné pro přípravu pokrmů a některé mohou sloužit i jako dekorace. Odrůdy patřící k druhu *Capsicum annuum* nesou názvy Bell Typ (obrázek č. 2), Yolo Wander, Blondy, Lamuyo, Cecei, Kapia a mnoho dalších (Csilléry, 2006).



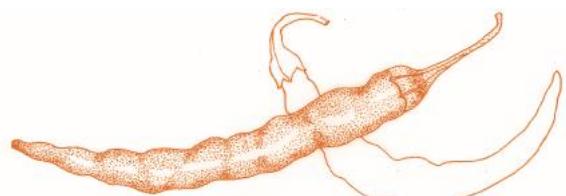
Obr. č. 2: Bell Typ (Andrews, 1995)



Obr. č. 3: Pimiento (Andrews, 1995)



Obr. č. 4: Jalapeño (Andrews, 1995)



Obr. č. 5: Cayenne (Andrews, 1995)

***Capsicum baccatum* - paprika křídlatá**

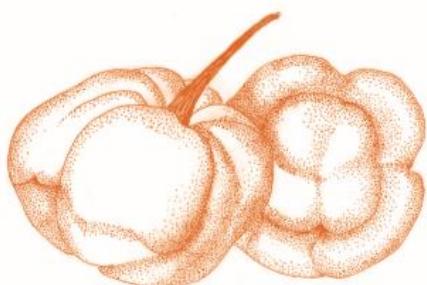
Nejčastěji pěstovaný druh v Jižní Americe. Konkrétně pochází z Peru a Bolívie, také se rozkládá v severním Ekvádoru, jižní Kolumbii a ve východní a jihovýchodní Brazílii (Pickersgill, 1971). Charakteristickými rysy této papriky jsou vytáhlý vzrůst rostliny a kouřovo-ovocná příchut' plodů. Pro dobrý růst je třeba zajistit dostatek slunečního záření. Nejznámější odrůda je Ají Amarillo. Pálivost se pohybuje od 3000 po 100 000 SHU (Maguireová, 2015).

Jsou známé pálivé, ale i sladké formy. Barva plodů se projevuje od bílé až po zelenou. Tento druh obsahuje velké množství genů pro rezistenci, ale není je možné úspěšně přenášet (Csilléry, 2006).

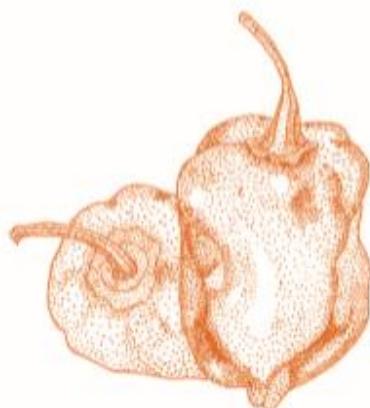
***Capsicum chinensis* - paprika čínská**

Nejoblíbenější druh pěstovaný v Karibiku, který patří k nejpálivějším odrůdám na světě. Také ho najdeme v Amazonii a v západní Indii (Pickersgill, 1971). Nejlépe se tomuto druhu daří v prostředí s velmi vysokou vlhkostí. Plody jsou velmi pálivé, na stupnici od 100 000 SHU až po 1 milion SHU. Zahrnují jedny z nejpálivějších odrůd jako je Scotch Bonnet (obrázek č. 6), Habanero (obrázek č. 7), a Bhut Jolokia (Maguireová, 2015).

Druhá nejvíce domestikovaná odrůda z rodu *Capsicum*, která je základním materiélem pro pěstování na rezistenci. Po kolonizaci Ameriky byly různé druhy rozšířeny do asijských a afrických kolonií. Plody se konzumují v čerstvém stavu, ale nejvíce se používají pro výrobu velmi pálivých omáček (Csilléry, 2006).



Obr. č. 6: Scotch Bonnet (Andrews, 1995)

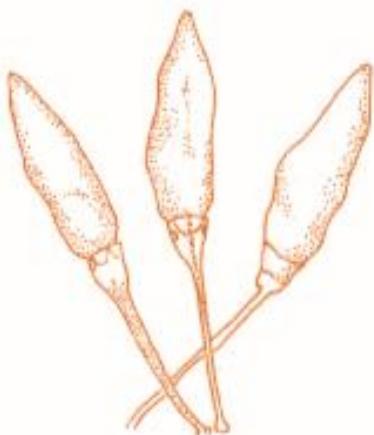


Obr. č. 7: Habanero (Andrews, 1995)

***Capsicum frutescens* - paprika křovitá**

Papričkám malého, vzpřímeného vzrůstu se velmi dobře daří v nádobách a díky křovitému tvaru se mohou použít i jako dekorace. Pro vytvoření kompaktního keříku rostliny vyžadují plné slunce. Původem pochází ze Severní a Latinské Ameriky (Pickersgill, 1971). Štiplavé plody jsou zařazeny na stupnici pálivosti od 50 000 SHU po 100 000 SHU. Můžeme sem zařadit odrůdy jako je Tabasco (obrázek č. 8) a Piri Piri (Maguireová, 2015).

Nachází se v celé střední a severní části Jižní Ameriky, tak jako *C. chinensis*. Využívá se na křížení s jinými druhy, i když plodnost hybridů je viditelná až v druhé generaci. Často tento druh obsahuje geny rezistence vůči Tobamo a Tospo virům, ale dává se přednost použití rychlených druhů *C. chinensis* (Csilléry, 2006).



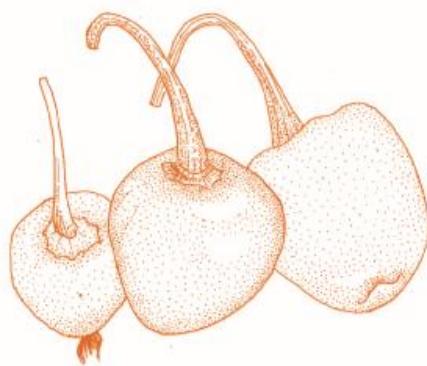
Obr. č. 8: Tabasco (Andrews, 1995)

***Capsicum pubescens* - paprika chlupatá**

Jedná se o tropický druh pěstovaný v jihoamerických Andách Kolumbie, v Chile a Mexiku. Mezi divokou formou a domestikovaným druhem není žádný rozdíl. Plody mohou být červené, žluté nebo i hnědé barvy. Musí se spotřebovat za čerstvého nebo upraveného stavu, protože díky své sukulentnosti rychle hnijí a nejdou vysušit. Chlupaté stonky a listy dávají rostlině její jméno. Dosahuje středního vzrůstu, kdy se dlouhé boční výhonky tvoří po prvních 10-15 uzlech. Květ má fialovou barvu s bílými skvrnami a dorůstá délky 4-5 cm. Pěstováním za skleníkových podmínek může nastat nižší násada plodů, pravděpodobně je tento jev způsoben klimatickými podmínkami nebo díky nadměrnému dusíku v půdě. Dalším problémem může být autoinkompatibilita, kdy je zabráněno opylení pylom ze stejné

rostliny. Podle Scovilleho stupnici, která ukazuje pálivost, není *C. pubescens* tak pálivá jako třeba slavnější *C. chinense* Habanero, ale i přesto jí lidé považují za více pálivou. Tento druh může být důležitý při křížení pro rezistenci proti běžným patogenům (Csilléry 2006).

Rozpoznatelná je podle černých semínek, které má jako jediná. Tento druh je také známý pod jménem Rocoto (obrázek č. 9) a jeho pálivost dosahuje 100 000 SHU (Maguireová, 2015).



Obr. č. 9: Rocoto (Andrews, 1995)

3.2. Sluneční záření

Sluneční záření neboli sluneční energie je proud elektromagnetického záření, jehož hlavním zdrojem je Slunce. Představuje významný faktor ovlivňující klimatické podmínky na planetě Zemi. Spektrum tohoto záření představuje všechny možné druhy elektromagnetického záření, od záření gama až po radiové vlny. Sluneční záření, které prochází atmosférou lze rozdělit na tři oblasti ultrafialové (UV), viditelné a infračervené (IR). Z celkové vyřazované energie je jen 45 % v oblasti viditelného spektra (360-760 nm), okolo 5 % představuje ultrafialové záření a zbylých 50 % představuje infračervené záření (Iqbal, 2012; Hodder and Parsons, 2007). Krátkovlnné záření se absorbuje ve vrchních vrstvách atmosféry, za pomocí ozonu a kyslíku, který je obsažen ve vzduchu. Absorpci dlouhovlnného záření určuje tlak vodní páry a koncentraci oxidu uhličitého v atmosféře (Larcher, 1998). Solární konstanta vyjadřuje množství zářivé energie, které dopadá na vnější hranici zemské atmosféry. S různými ovlivňujícími faktory je množství konstanty na povrchu Země pokaždé jiné. Viditelné spektrum je také označováno jako světlo, jehož krajní hodnoty jsou vnímány lidským okem, tedy v hodnotách od 360 až po 760 nm. Nejúčinnější záření je o vlnové délce kolem 555 nm s klesnutím k oběma krajním hodnotám. Světlo se vyjadřuje různými hodnotami

a jednou z nejpoužívanějších jsou doposud luxmetry, které se využívají při popisu pěstování rostlin a měření fyziologických procesů. Jak rychle fotosyntéza probíhá, je závislé na intenzitě ozáření (Procházka a kol., 1998).

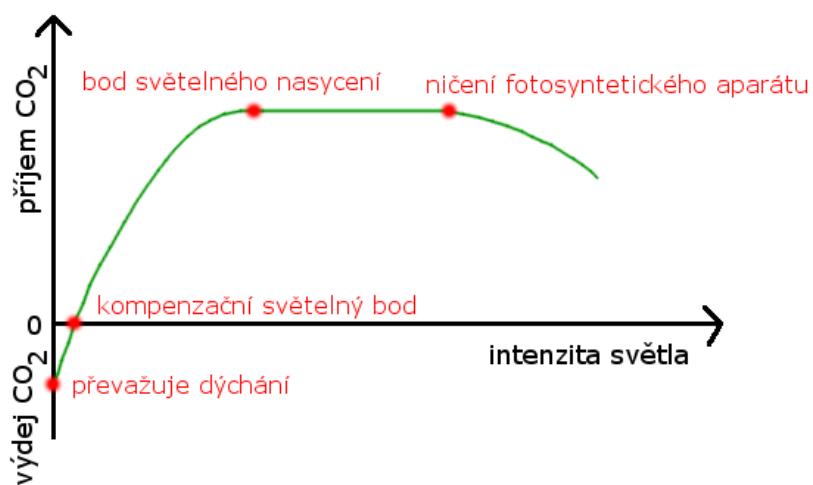
3.2.1. Význam pro rostliny

Záření je pro rostliny hlavním zdrojem energie a vyvolává v nich specifické vývoje, které ale také mohou způsobit jejich poškození (Larcher, 1988). Elektromagnetické záření v rozmezí 400-700 nm vlnové délky se označuje jako fotosynteticky aktivní radiace (FAR), které absorbuje asimilační pigmenty. Tyto pigmenty vyvolávají v rostlinné buňce proces fotosyntézy. Světlo může být nazváno jako proud fotonů o určité vlnové délce a energii. Každý zachycený foton napomáhá vzniku jednoduchých fotochemických dějů za předpokladu, že daný foton obsahuje dostatečné množství energie. Díky této energii probíhá primární fotochemická reakce, která přeměňuje energii záření na chemickou formu (Soukupová a Roháček, 2005).

Viditelné záření je jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují růst a vývoj rostlin. Jeden z jevů, který se projevuje díky světelnému záření, se nazývá fototropismus, kdy na jednostranné ozáření reagují rostliny ohybem růstu za zdrojem záření. Další jev, zvaný fotoperiodismus, se vyznačuje tím, že rostliny jsou schopny rozeznat délku dne a noci. V důsledku tohoto jevu reagují na roční období. S tím je spojený rozhodující význam při regulaci vývojových procesů u rostlin. Fotomorfogenezi lze vysvětlit jako jev, který nereaguje na jednostranné záření ani není periodický (Larcher, 2003).

Fotoreceptory, které působí při fotosyntéze, tvoří chlorofily s maximální absorpcí červené a modré části světelného spektra a plastidové pigmenty, které absorbují modré části spektra a ultrafialové oblasti (Larcher, 1988). Intenzita osvětlení, při které je fotosyntéza možná, může být velice nízká. Fotosyntéza může u některých rostlin nastat už při intenzitě osvětlení podobnému osvětlení petrolejové lampy. Podle adaptace na světlo se rostliny rozdělují na světlomilné (heliofyta), stínomilné (sciofyta) a indiferentní (heliosciofyta). Světlomilné rostliny jsou vysoce citlivé na minimální osvětlení a rychlosť fotosyntézy se zvyšujícím se osvětlením lineárně stoupá. Oproti tomu stínomilné rostliny vyžadují sníženou intenzitu světla. Snížená intenzita světla u těchto rostlin je žádaná pouze v podmírkách, ve kterých jsou schopné normálně růst (Šebánek a kol., 1983).

Náročnost rostlin na intenzitu osvětlení je různorodá nejen mezi druhy rostlin, ale i v rámci jednoho druhu. Tyto rozdíly se dají vyjádřit pomocí světelné křivky fotosyntézy (viz obrázek č. 10), která znázorňuje adaptaci rostlin k ozáření světlem. Skládá se z počátečního sklonu, lineární části, kompenzačního světelného bodu, který nasycuje intenzitu osvětlení a části s maximální rychlosí fotosyntézy (Šebánek a kol., 1983). Maximální rychlosí souvisí se saturací. Saturace je stav, při kterém se rychlosí fotosyntézy se zvyšujícím ozářením už nezvyšuje, ale zůstává stejná a dosahuje tak maximálních hodnot neboli nasycení. Při zvýšení ozářenosti listů rostlin narůstá množství podrážděných thylakoidů (membránové struktury, které se nacházejí v sinicích a v chloroplastech řas a vyšších rostlin), ale zároveň klesá počet reakcí. Klesá tedy schopnost přeměňovat pohlcené záření, kdy se snižuje část fotonů přeměněných na energii chemickou a stoupá počet fotonů, s energií přeměněnou na teplo nebo fluorescenci (Šetlík et al., 1998). Nízká ozářenost má za důsledek menší rychlosí fotosyntézy, než je rychlosí respirace neboli dýchání. Kompenzační světelný bod je název pro jev, při kterém se rychlosí fotosyntézy vyrovnaná s rychlosí respirace. Sklon křivky charakterizuje kvantový výtěžek fotosyntézy, jestliže je založena na absorbovaném nebo na dopadajícím světle (Schulze et al. 2002; Šetlík et al., 1998; Terashima and Takenaka, 1986).

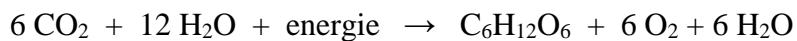


Obr. č. 10: Světelná křivka fotosyntézy (upraveno podle Šebánka a kol., 1983).

3.3. Fotosyntéza

3.3.1. Obecná charakteristika

Fotosyntéza je jedním z hlavních zdrojů energie pro planetu Zemi. Představuje biologický proces, který přeměňuje sluneční energii na použitelnou chemickou formu energie, kterou rostliny používají ke stavbě a údržbě svého těla (Fromme and Grotjohann, 2008). Tento nejzákladnější a zároveň nejsložitější fyziologický proces probíhá u všech zelených rostlin, nižších i vyšších, které se vyskytují v oceánu nebo na povrchu Země. Ve všech fázích může být silně ovlivněna různými stresy, jako je například působení nepříznivých účinků na různé typy pigmentů, změny v aktivacích enzymů zapojených do tohoto mechanismu a změny různých charakteristik při výměně plynů. Jakékoli poškození na jakémkoliv úrovni způsobené stresem může snížit celkovou fotosyntetickou kapacitu rostliny (Ashraf and Harris, 2013). Rostliny si můžeme představit jako otevřené systémy, ve kterých dochází k trvalé výměně hmoty (CO_2 , O_2 , H_2O , minerálních živin), energie a informací s okolím. V biosféře mají výjimečné postavení, protože umožňují vstup energie do biosféry z vnějšího prostředí. Fotosyntéza se často označuje jako velký soubor reakcí, který se dá vyjádřit pomocí sumární rovnice:



Při těchto reakcích je přijata sluneční energie, která je využita k syntéze energeticky bohatých chemických sloučenin, za spoluúčasti oxidu uhličitého a vody. (Soukupová a Roháček, 2005). Z této rovnice tedy vyplývá, že fotosyntetické procesy, které probíhají v rostlinách, mohou zůstat aktivní pouze při dostatečně dlouhé době ozáření a při plynulém příjmu molekul oxidu uhličitého a vody (Roháček, 2011).

Existují dva typy fotosyntézy: bezkyslíkatá (anoxygenní) a kyslíkatá (oxygenní) (Ashraf and Harris, 2013). Bezkyslíkatá forma se vyskytuje u prokaryotických organismů jako jsou například sinice. Zdrojem elektronů může být sirovodík, síra, vodík, organické látky a další, nikdy to však nebude voda. Proto se nevylučuje kyslík. U řas a vyšších rostlin probíhá kyslíkatá forma fotosyntézy v chloroplastech, kdy zdrojem elektronů je voda a do atmosféry se uvolňuje kyslík (Procházka a kol., 1998). V tomto procesu kyslíkaté fotosyntézy se objevují dvě klíčové fáze: fáze světelná (fotofyzikální) a fáze temnostní (chemosyntetická). Světelná fáze probíhá na tylakoidní membráně, kde se zachycuje sluneční energie a přeměňuje se na energii

chemickou ATP a NADPH+H⁺. Také zde probíhá fotolýza vody a uvolňuje se kyslík. Během této fáze fotosyntézy vznikají organické látky, jako jsou cukry, tuky a kyslík. Fáze temnostní, při které je atmosférický CO₂ fixován za pomocí produktů světelné fáze ATP a NADPH+H⁺, probíhá zabudování uhlíku do sacharidů v Calvinově cyklu (Ashraf and Harris, 2013; Soukupová a Roháček, 2005).

Do velmi složitého průběhu fotosyntézy se zapojují některé známé struktury a sloučeniny, jako jsou asimilační pigmenty, složky spojené s přenosem elektronů, ferredoxin, lipidy, sacharidy, nukleové kyseliny a mnoho dalších. Hlavní složkou jsou autonomní buněčné organely neboli plastidy. Nejvýznamnější z plastidů jsou chloroplasty (Šebánek a kol., 1983). V chloroplastech probíhá vše, co je označováno jako fotosyntéza (Nátr, 2007). Obsahují pigmenty, jako je chlorofyl, karotenid a další. Jsou schopny syntetizovat a hromadit zásobní látky (tuky, bílkoviny, škrob) (Šebánek a kol., 1983). I přes to, že jsou chloroplasty nejmenší funkční organelou, jsou schopny po izolaci absorbovat záření, fixovat CO₂ a zabudovávat uhlík do sacharidů. Jsou ohraničeny dvojitou povrchovou membránou. Vnitřní tekutá fáze neboli stroma, obsahuje enzymy, které se zapojují při fixaci CO₂ a thylakoidů (Roháček, 2011). Thylakoidy jsou tvořeny lamelami, které jsou na sobě navrstveny, a vytvářejí tak strukturu zvanou grana. Jejich podobu si lze představit jako rozprostřené vnitřní membrány podobné měchýrkům. V chloroplastech se objevují stěsnané thylakoidy, které tvoří granu a jsou vzájemně propojeny thylakoidální membránou, a nestěsnané thylakoidy. Membránu thylakoidů tvoří lipidová dvouvrstva, ve které jsou uloženy bílkovinové komplexy potřebné pro světelnou část fotosyntézy. Tyto komplexy tvoří dvě fotosyntetické jednotky: fotosystém I (PSI) a fotosystém II (PSII) (Roháček, 2011; Soukupová a Roháček, 2005). Fotosystém I je složen z mnoha pigmentů, které jsou přesně strukturně uspořádány. Z těchto pigmentů je nejvíce zastoupen chlorofyl *a*. Reakčním centrem systému je chlorofyl-*a*-bílkovinový komplex s maximální absorpcí 700 nm vlnové délky. Fotosystém II obsahuje více chlorofylu *b* a chlorofyl-*b*-bílkovinový komplex s maximem absorpcí 680 nm vlnové délky (Larcher, 1988). Fotosystémy I a II se skládají z reakčního centra (RC) tvořeného molekulou dimeru chlorofylu *a*, z vnějších (mobilních) a vnitřních (core) světlosběrných antén, ve kterých se obsaženo velké množství chlorofylu *a* *b*. Světlosběrné komplexy mají za úkol zachytit kvantitativní záření a transformovat takto získanou energii do daného reakčního centra PSI a PSII (Roháček, 2011; Soukupová a Roháček, 2005).

Chlorofyl představuje základní fotoreceptor (látka schopná zachytit přicházející fotony), který se zapojuje do fotosyntézy. Za dopadajícího bílého světla má chlorofyl světle zelenou barvu, protože intenzivně vstřebává viditelné světlo v úseku vlnových délek okolo 430 nm (modrá barva spektra) a 630 nm (červená barva spektra). Zatímco záření vlnové délky okolo 500 nm (zelená barva spektra) propouští. Rozlišují se dva typy chlorofylu: chlorofyl *a*, který obsahuje methylovou skupinu, a chlorofyl *b*, kde je součástí karbonylová skupina (Roháček, 2011). Pro průběh fotosyntézy je hlavním požadavkem absorpce záření v chloroplastech, kde stupeň využití záření je závislý na koncentraci chlorofylu. Nedostatek chlorofylu se u rostlin projevuje výskytem chlorózy, která rychlosť fotosyntézy zpomaluje (Larcher, 1988).

Při fotosyntéze zelených rostlin se využívá světelné záření v rozsahu 400-700 nm vlnové délky, které se označuje jako FAR neboli fotosynteticky aktivní radiace (Šebánek a kol., 1983). Světlo můžeme nazvat jako proud fotonů o určité vlnové délce a energii. Každý zachycený foton napomáhá vzniku jednoduchých fotochemických dějů za předpokladu, že daný foton obsahuje dostatečné množství energie. Díky této energii probíhá primární fotochemická reakce, která přeměňuje energii záření na chemickou formu (Soukupová a Roháček, 2005). Více o světelném záření bylo popsáno v předchozí kapitole.

Teplota ve vztahu k fotosyntéze je rozhodující podle rostlinného druhu. V mnoha případech mají rostliny pěstované při nízkých teplotách větší kapacitu fotosyntézy při nižších teplotách, zatímco u rostlin pěstovaných při vysokých teplotách je větší fotosyntetická kapacita při vyšších teplotách. Rostliny pěstované při nízkých teplotách obsahují vyšší množství fotosyntetických enzymů, jako jsou např. enzymy fotosyntetické redukce CO₂, včetně Rubisca. Větší množství těchto enzymů je potřeba k vyrovnání snížených aktivit při nízkých teplotách. Druhy rostoucí při vysoké teplotě potřebují vyšší toleranci vůči teplotám na thylakoidních membránách a fotosyntetické enzymy, aby umožnily vyšší fotosyntetickou rychlosť při vyšších teplotách (Yamori et al. 2014). Optimální podmínky pro C3 rostliny se pohybují okolo 15-25 °C, kdy minimum je okolo 0 °C a maximum okolo 30 °C. Pro C4 rostliny odpovídá optimum 25-40 °C a minimum se pohybuje v hodnotách nad nulou. CAM rostliny vyžadují teplotní optimum okolo 40 °C (Nárt, 1998).

Další z faktorů ovlivňujících fotosyntézu je voda, spíše její nedostatek. Sucho už při mízné intenzitě může zpomalit fotosyntézu a omezit vodivost průduchů u většiny zelených rostlin. Řada výzkumů potvrdila, že průduchy se obvykle zavírají už během počátečního působení sucha. Tento děj má větší inhibiční účinek na transpiraci vody než na difúzi CO₂ do listových tkání. Uzavření průduchů je reakcí, která nejvíce omezuje fotosyntézu u mírné

a střední fáze sucha v důsledku snížení obsahu enzymu Rubisco, který na sebe váže CO₂. Jedná se o dominantní stres. V důsledku silného stresu z vodního deficitu probíhá dehydratace mezofylových buněk a způsobuje tak významnou inhibici základních metabolických procesů fotosyntézy. Dále snižuje účinnost buněk mezofylu a nemohou tak dobře využívat přijatý CO₂. Nedostatek vody způsobuje velké škody na fotosyntetických pigmentech a na thylakoidních membránách, které mohou za snížení rychlosti fotosyntézy (Ashraf and Harris, 2013).

3.3.2. Fotosyntéza C3, C4 a CAM

Rychlosť fotosyntézy je ovlivněna mnoha vnějšími a vnitřními faktory, ale při měření v identických podmínkách se projeví velmi výrazné rozdíly mezi rostlinami, které byly vypěstovány v naprostě odlišném prostředí. Listy rostlin, které rostly při vyšší ozářenosti, se liší od listů rostoucích ve stinných podmínkách. Tyto rozdíly se prokázaly i mezi odrůdami kultovních rostlin i mezi rostlinnými druhy a rodami (viz obrázek č. 11) (Larcher, 2003).

C3 cyklus neboli Calvinův cyklus probíhá při světelné fázi fotosyntézy, kdy se na enzym ribulózu-1,5-bisfosfát (Rubisco) váže vzdušný CO₂ a vzniká tak tříuhlíkatá sloučenina neboli kyselina 3-fosfoglycerová, první stabilní produkt fotosyntézy. Podle tohoto produktu se cyklus označuje C3 (Šebánek a kol., 1983). Tyto uhlíkaté sloučeniny se pak používají pro biosyntézu škrobu a sacharózy. Pro svůj průběh využívá ATP a NADPH+H⁺, které se spotřebují při tvorbě triózových fosfátů (glyceraldehydfosfát a dihydroxyacetonsosfát). Většina triózových fosfátů zůstává v cyklu kvůli regeneračním reakcím. Calvinův cyklus zaujímá centrální pozici v metabolismu uhlíku při jeho použití v procesu fotosyntézy (Raines, 2003). Rostlinné druhy s C3 metabolismem představují cca 85 % ze všech vyšších rostlin jako jsou stromy, keře, bylinky a trávy. Jejich plné nasycení fotosyntézy nastává už při jedné třetině maximální ozářenosti v letním období. Při nižších hodnotách CO₂ dochází k poklesu rychlosti fotosyntézy rychleji než u rostlin s C4 metabolismem (Nátr, 1998; Yamori et al. 2014). Mezi C3 rostliny zařazujeme např. pšenici (*Triticum aestivum*), hráč (*Pisum sativum*), řepu (*Beta vulgaris*), tabák (*Nicotiana tabacum*), svlačec (*Convolvulus arvensis*) (Procházka a kol., 1998).

C4 cyklus, označován také jako Hatchův-Slackův cyklus, má odlišný způsob fotosyntetické redukce CO₂. Dochází k vazbě HCO₃ na fosfoenopyruvát enzymem fosfoenolpyruvátkarboxylázu (PEPkarboxyláza) a vzniká oxalacetát neboli čtyřuhlíkatá sloučenina, proto označení C4. Při fotosyntéze C4 jsou procesy prostorově odděleny a katalyzovány nejen enzymem PEPc ale i Rubiscem. Asimilace CO₂ se nejprve fixuje v buňkách mezofylu, konkrétně v cytoplazmě PEPc. Vytvořený oxalacetát se přeměňuje na malát nebo aspartát a je transportován do buněk pochev cévních svazků. Pomocí dekarboxylace

je dále CO₂ uvolněn a znova fixován Calvinovým cyklem (Drožák, 2012; Procházka a kol., 1998). V listech se nachází mezofylní a parenchymatické buňky pochev cévních svazků, kdy stěny těchto buněk jsou silně zúžené a brání tak difúzi CO₂ uvolněného při dekarboxylaci. Zdroj uhlíku je lépe využit, jelikož rostlina je znova schopna fixovat CO₂, který se uvolňuje při fotorespiraci a dýchání (Nátr, 1998; Schulze et al. 2002). Rychlosť fotosyntézy není omezena při maximální intenzitě slunečního záření a při nízké koncentraci CO₂ probíhá fotosyntéza rychleji než u C3 metabolismů (Larcher, 2003). Druhy s C4 metabolismem představují asi 5 % rostlin. Tyto rostliny pocházejí z relativně suchých oblastí, kde se vyskytují vysoké teploty v kombinaci s vodním stresem (Yamori et al., 2014). Do skupiny s C4 metabolismem zařazujeme např. kukuřici (*Zea mays*), čirok (*Sorghum bicolor*), cukrovník (*Saccharum officinarum*), lebedu (*Atriplex sabulosa*) a další (Procházka a kol., 1998).

CAM metabolismus (Crassulacean Acid Metabolism) nese jméno podle čeledi Crassulaceae, u které byl mechanismus objeven. Oproti rostlinám s C4 metabolismem jsou rostlinné druhy s CAM extrémně adaptovány na nedostatek vláhy a během dne mají uzavřené průduchy. Fixace CO₂ a výroba malátu je oddělena časově (Larcher, 2003; Schulze et al. 2002). Průduchy se v noci otevírají a dochází tak k fixaci CO₂ za pomoci enzymu PEPc. Vytvořený malát je nahromaděn ve vakuole a přes den, kdy jsou průduchy uzavřeny, je uvolňován z vakuoly a dekarboxylován. Uvolněný CO₂ je fixován Rubiscem v Calvinově cyklu. U rostlin s CAM metabolismem nastává saturace už při desetině maximálního slunečního záření. Jejich růst biomasy je velmi pomalý (Nátr, 1998; Schulze et al. 2002). Rostlin s CAM metabolismem je asi 10 % a vyskytuje se v suchých oblastech nebo v oblastech, kde denní a noční teploty mohou vykazovat extrémní výkyvy, některé druhy se mnohdy vyskytovat v tropických deštných pralesech jako epifytní rostliny (Yamori et al., 2014). Ve skupině s CAM metabolismem jsou zařazeny rostliny jako např. agáve (*Agave americana*), kakost (*Geranium pratense*), kalanchoe (*Kalanchoe daigremontica*), prašec (*Euphorbia grandidens*) a jiné (Procházka a kol., 1998).

	C3	C4	CAM
Podmínky na přirozeném stanovišti	mírné klima	sucho, vysoká intenzita slun. záření, vysoké denní a nízké noční teploty	sucho, vysoká intenzita slun. záření, vysoké denní a nízké noční teploty
Anatomická stavba listu	mezofyl je rozlišen na houbový a palisádový parenchym	mezofyl s parenchymatickými pochvami okolo cévních svazků	mezofyl se značně velkými vakuolami
Struktura chloroplastů	chloroplast s grany, škrobovými zrny a plastoglobulemi	chloroplasty s grany, ale bez škrobových zrn v mezofylu a chloroplasty bez gran se škrobovými zrny v cévních svazcích	chloroplasty s méně grany, více škrobových zrn a plastoglobulemi
Enzymy, co fixují CO ₂	Rubisco	PEPkarboxyláza a Rubisco odděleny prostorově	PEPkarboxyláza a Rubisco odděleny časově
Primární produkt fixace CO ₂	Fosfoglycerát	Oxalacetát	oxalacetát
Minimální potřeba ATP a NADPH pro fixaci jedné molekuly CO ₂	3 ATP a 2 NADPH	5 ATP a 2 NADPH	5 ATP a 2 NADPH
Vliv ozářenosti	plné nasycení při intenzitách, které odpovídají třetině maximální sluneční ozářenosti v letním období	saturace není ani při maximální intenzitě slunečního záření	saturace již při desetině maximálního slunečního ozáření
Vliv koncentrace CO ₂	při nízké koncentraci nižší rychlosť fotosyntézy než C4	při nízké koncentraci malý výdej CO ₂	X
Vliv teploty	minimum okolo 0 °C, někdy fotosyntéza probíhá až do -10 °C, optimum v rozmezí 15 až 25 °C, maximum kolem 30 °C	teplota pod 10 °C rychlosť fotosyntézy rychle klesá, optimum mezi 25 až 40 °C	optimum okolo 40 °C
Kompenzační koncentrace CO ₂	45-60 µl l ⁻¹	nižší než 5 µl l ⁻¹	kolem 200 µl l ⁻¹
Citlivost rychlosti fotosyntézy na změnu koncentrace O ₂	při zvýšení se snižuje	při zvýšení se nemění	X
Fotorespirace	dosahuje 1/3 z celkové hrubé fotosyntézy	velmi nízká nebo není	velmi malá
Maximální hodnoty rychlosti fotosyntézy	15-30 µmol.m ⁻² .s ⁻¹	35-40 µmol.m ⁻² .s ⁻¹	1-5 µmol.m ⁻² .s ⁻¹
Maximální rychlosť růstu	0,5-2 g sušiny na 1 dm ² za den	4-5 g sušiny na 1 dm ² za den	0,012-0,020 g sušiny na 1 dm ² za den
Roční produkce sušiny	22 ± 3,3 t ha ⁻¹ za rok	38,6 ± 16,9 t ha ⁻¹ za rok	velká variabilita
Rychlosť transportu asimilátů z listů	po skončení světelné periody je z vytvořených asimilátů odvedeno z listů méně než 50 %	po skončení světelné periody je z vytvořených asimilátů odvedeno z listů více než 50 %	X
Transpirační koeficient	450-900 g H ₂ O na 1 g sušiny	250-350 g H ₂ O na 1 g sušiny	45-55 g H ₂ O na 1 g sušiny
Účinnost využití dusíku	na jednotku obsahu N v listech se vytváří méně sušiny než u C4 rostliny	na jednotku obsahu N v listech se vytváří více sušiny než u C3 rostliny	X

Obr. č. 11: Tabulka s rozdíly mezi C3, C4 a CAM rostlinami (upraveno podle Procházky a kol., 1998).

4. Metodika

Jeden ze základních cílů této práce je získání nových poznatků a informací o fyziologických procesech v mladých rostlinách paprik. Pokus byl proveden na určitých odrůdách paprik a jejich kultivarech. U zvolených druhů bude pomocí infračerveného analyzátoru LCpro+ stanovena rychlosť fotosyntézy při různé ozářenosti (0, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 1500, 1800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Ze světelných křivek bude stanovena maximální fotosyntéza a saturační ozářenosť.

4.1. Popis odrůd

Capsicum annuum 'Jalapeño'

Jalapenos je jednou z nejznámějších a nejoblíbenějších papriček na světě. Patří mezi nenáročné rostliny a poskytuje bohatou sklizeň. Odrůda pochází z města Xalapa, provincie Veracruz, Mexiko. Rostlina dosahuje výšky okolo 80 cm a zralé plody je možné sklízet až do konce léta. Plody tohoto kultivaru jsou zelené barvy, aerodynamického tvaru, 5-10 cm dlouhé. Pálivost spadá do mírně až středně pálivé skupiny: 2 500-10 000 SHU. Papričky tohoto kultivaru mají výraznou chuť a silnou slupku, která se obtížně suší. Proto se plody obvykle nakládají nebo udí. Přidává se do různých pokrmů či omáček a šťáva z těchto papriček se pije jako lék na kardiovaskulární potíže (Maguireová, 2015).

Capsicum chinense 'Habanero Red'

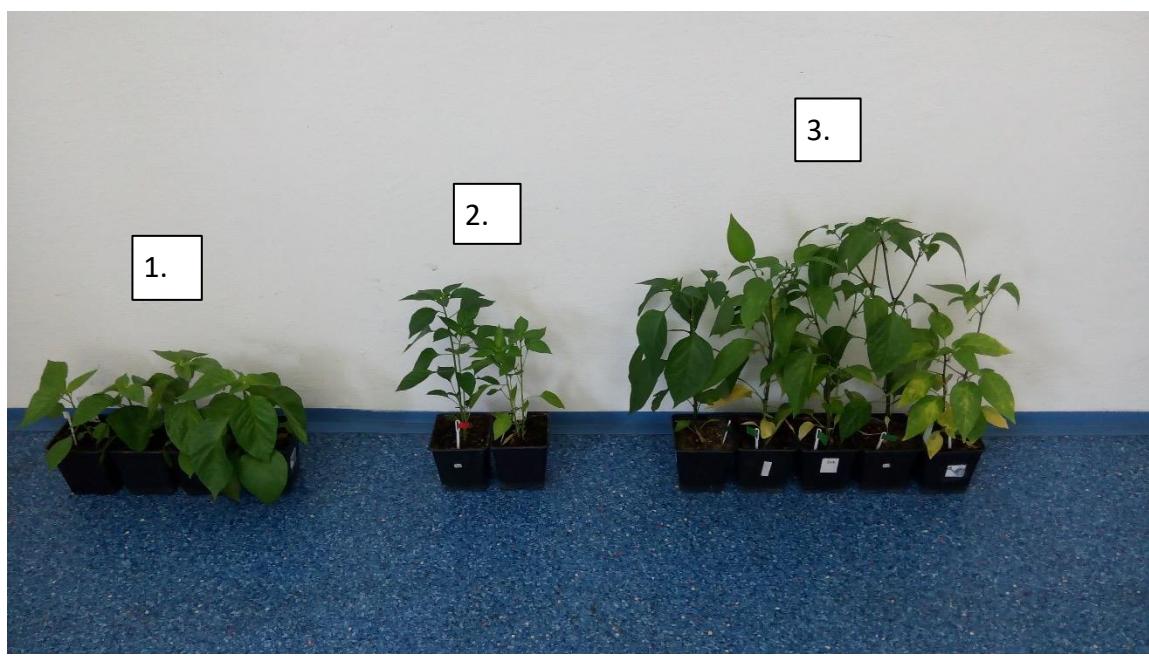
Pojmenování této odrůdy se dost často spojuje se všemi papričkami druhu *Capsicum chinense*, i když se jedná o konkrétní odrůdu a typ plodů. Původem je z poloostrova Yucatán, Mexiko a pojmenovaní vzniklo po kubánském hlavním městě Havana. Pro vytvoření zralých plodů potřebuje nejméně 200 dní, jelikož roste pomalu. Plody této odrůdy jsou robustní a svým tvarem připomínají lampióny. Jejich velikost se pohybuje okolo 8 cm a jak už název napovídá, barva těchto papriček je červená. Celkový habitus rostliny je keříčkovitého tvaru, dorůstá asi 70 cm výšky ale i šířky. Papričky Habanero se často přidávají v syrovém stavu do salátů a salsa, protože vařením ztrácejí svou chuť, ne však pálivost, která má podle stupnice pálivosti hodnotu 80 000-300 000 SHU. Dobře se zmrazují, suší a jako koření mají příjemnou meruňkovou vůni (Maguireová, 2015).

***Capsicum frutescens* 'Twilight'**

Tento okrasný druh byl vyvinut na státní univerzitě v Novém Mexiku. Původem tedy pochází z Mexika, kdy celkový vzhled rostliny je keříčkovitého tvaru, dorůstající výška je okolo 50 cm. Plod se vybarvuje do fialové barvy kuželovitého tvaru s vitální, hladkou, lesklou slupkou a je dlouhý 6 cm. Na pěstování je velmi nenáročná, slunné podmínky zajišťují vyšší výnosy. Je také vhodná ke kontejnerovému pěstování za oknem. V usušeném stavu slouží i jako dekorace. Její pálivost je pohybuje okolo 50 000 SHU (Kosina, 2012).

4.2. Založení pokusu

Na jaře roku 2016 na ČZU v Praze byly vysety semínka paprik (*Capsicum annum* 'Jalapeño', *Capsicum chinense* 'Habanero Red', *Capsicum frutescens* 'Twilight'), vždy od každé odrůdy po šesti kusech a barevně označeny (viz obrázek č. 12). Pokus byl založen ve fyziologických skleníkách za přirozených světelných podmínek do nádob o velikosti 10 x 10 cm, které byly naplněny zahradnickým substrátem vhodným pro výsev a množení, a řádně zality. Rostliny se pravidelně zalévaly a při dostatečně velké listové ploše byly přesunuty a použity na pokus.



Obr. č. 12: Vypěstované druhy paprik (1. bílá barva *Capsicum chinense* 'Habanero Red', 2. červená barva *Capsicum frutescens* 'Twilight', 3. zelená barva *Capsicum annum* 'Jalapeño').

4.3. Metodika měření

Gazometrické měření patří mezi metody stanovení spotřeby CO₂ z okolí, kdy se zjistí přesné množství CO₂ asimilovaného konkrétní plošnou jednotkou listu za určitý čas. Při tomto měření se používají tzv. asimilační komory. Tato metoda patří k nejpoužívanějším (Procházka a kol., 1983).

Rychlosť fotosyntézy se měřila u intaktních listů rostlin za pomocí komerčního přenosného infračerveného analyzátoru LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.) (viz obrázek č. 13 a obrázek č. 15). Tzv. listová komora (obrázek č. 14) umožňuje měřit rychlosť fotosyntézy při hustotě ozáření FAR (400-700 nm) v rozmezí 0-2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a teplotě -5 až +50°C. Tento přístroj, který měří CO₂, funguje na principu nerozptýleného infračerveného záření (NDIR). Princip pracuje tak, že CO₂ absorbuje záření v infračervené oblasti v poměru ke koncentraci plynu. Vše prochází přes buňku (tzv. trubici), vzorek měřeného plynu i zdroj červeného záření. Detektor umístěný na konci buňky měří amplitudu infračerveného záření. Referenční plyn, který vstupuje do komůrky, a analyzovaný plyn, který vystupuje z komůrky, jsou střídány s nulovým plynem po dobu měření. Doba měření se pohybuje okolo 16-20 sekund. Nulový plyn odstraňuje všechn CO₂, je tvořen průchodem vzduchu přes natronové plátno. Tento proces zajišťuje měření obsahu CO₂ v referenčním a analyzovaném plynu. Přístroj automaticky vypočítal hodnoty představující rychlosť fotosyntézy.

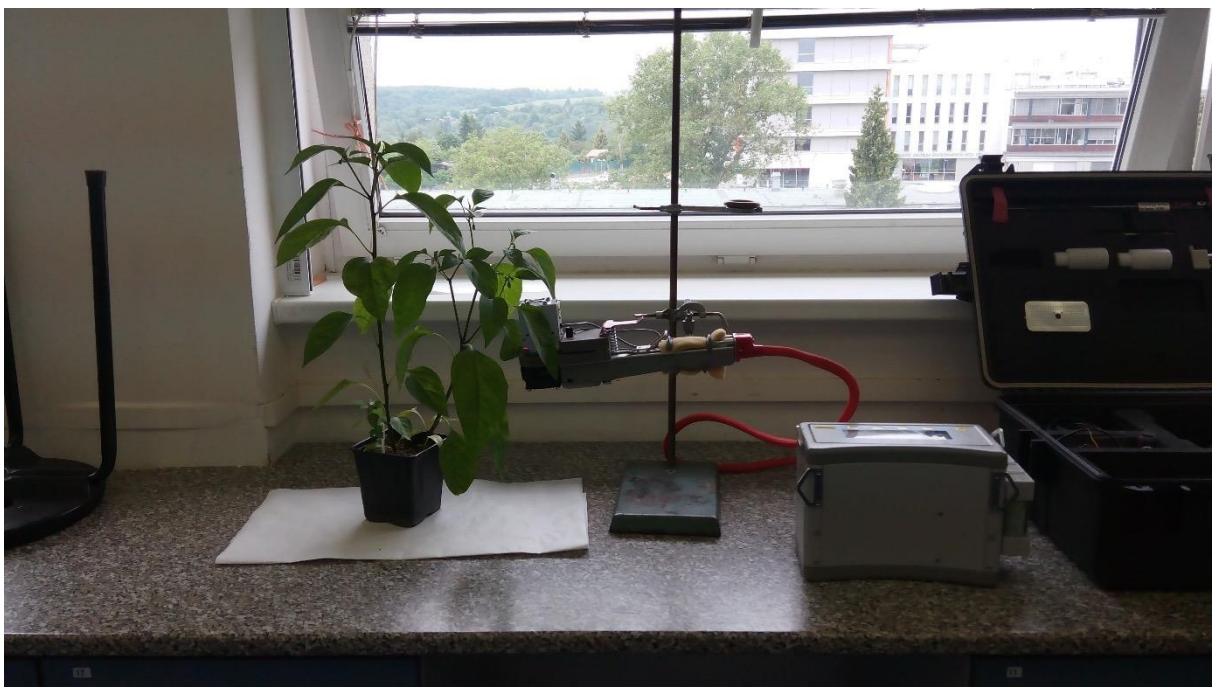
Měření probíhalo v dopoledních hodinách, kdy fotosyntéza dosahuje svého maxima. Optimální teplota pro toto měření byla nastavena 25°C. Měřící komůrky se umístily vždy na jeden list, který byl dostatečně velký. Toto měření se provádělo dvakrát, vždy na jednom listu od každé odrůdy. Hodnoty ozáření, při kterých se měřila rychlosť fotosyntézy, začínaly na 0 a končily při 1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Rychlosť fotosyntézy se dá vyjádřit pomocí vzorce:

$$P_N (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = u_s \cdot \Delta_c$$

kde **u_s** molární tok vzduchu na m² plochy listu (mol · m⁻² · s⁻¹)

Δ_c rozdíl koncentrace CO₂ po průchodu komůrkou ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)



Obr. č. 13: Měření za pomoci komerčního přenosného infračerveného analyzátoru LCpro+ (ADC Bio Scientific Ltd.).



Obr. č. 14: Měřící listová komůrka.

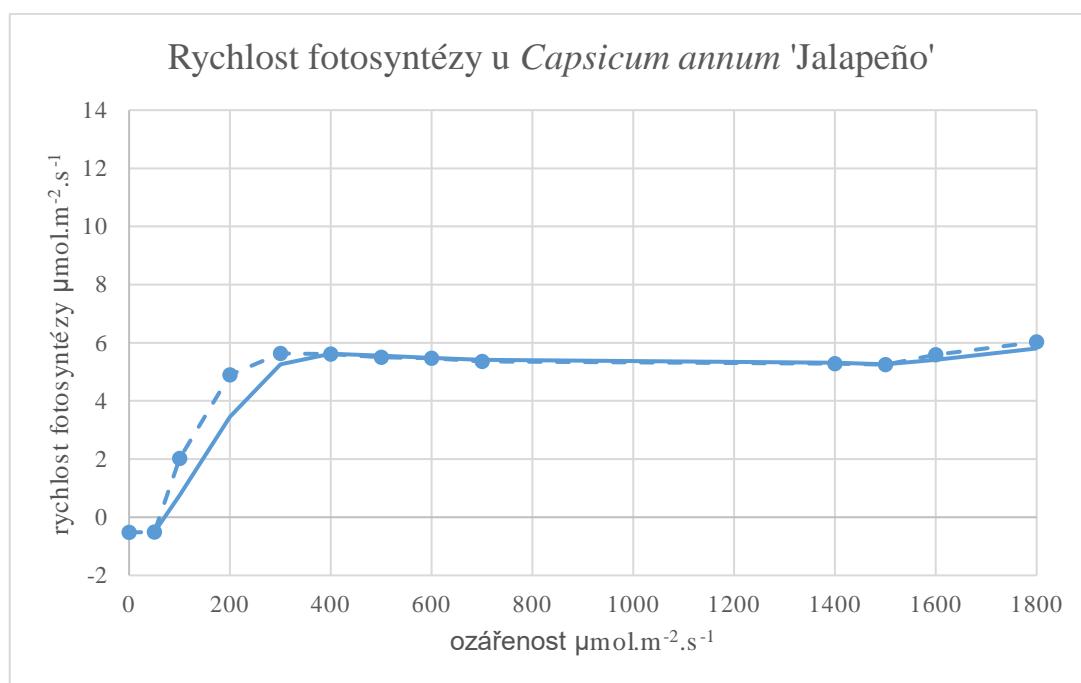


Obr. č. 15: Přístroj LCpro+.

5. Výsledky

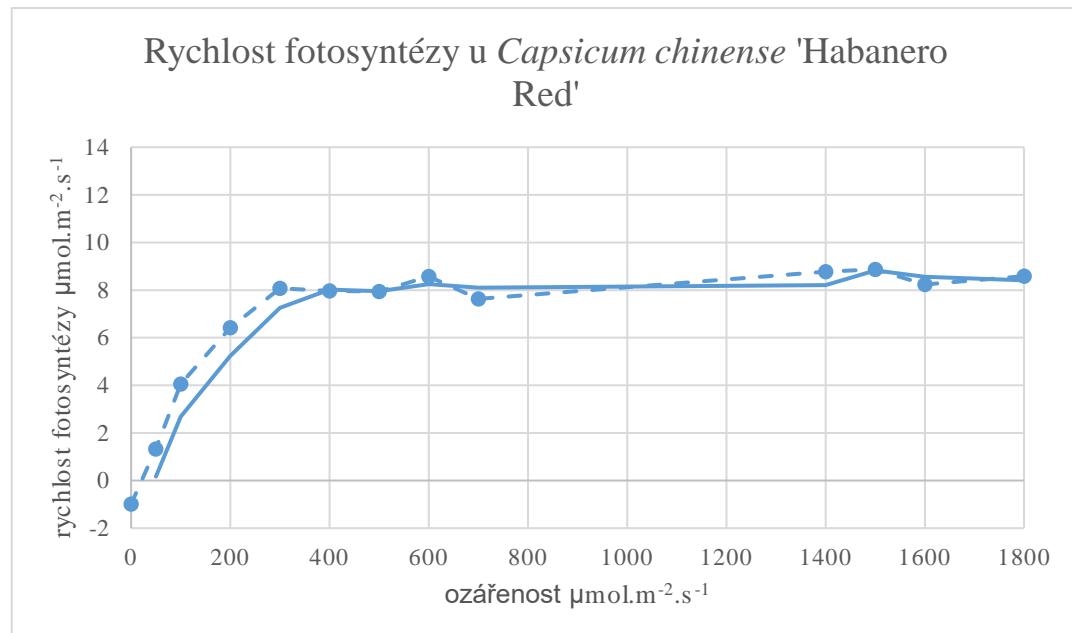
Hodnoty opakovaného měření fotosyntézy byly zprůměrovány a zaneseny do grafů podle odrůd, na kterých bylo měření provedeno. I když bylo provedeno opakované měření pro přesnost výsledků, konečné grafy byly zhotoveny jen tři, podle počtu použitých odrůd při měření.

Obrázek číslo 16 představuje graf, ve kterém lze pozorovat světelnou křivku fotosyntézy, která vznikla zanesením hodnot při měření u *Capsicum annuum 'Jalapeño'*. Na vodorovné ose tohoto grafu jsou znázorněny hodnoty ozáření, při kterých se měřila rychlosť fotosyntézy. Hodnoty se vyjadřují pomocí jednotek $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Svislá osa ukazuje hodnoty rychlosti fotosyntézy při určitém ozáření. U *Capsicum annuum 'Jalapeño'* a jejího měření vyplývá, že při hodnotách od 0 $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ až do 400 $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ světelného ozáření rychlosť fotosyntézy stoupala a po dosažení 400 $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ světelného ozáření nastala saturace. Rychlosť fotosyntézy při počátečním stavu saturace byla okolo 6 $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Také je možné vidět menší pokles světelné křivky. Saturace pokračuje se stoupajícími hodnotami ozáření až k 1500 $\mu\text{mol.m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, od této hodnoty je zaznamenáno velmi malé zvýšení.



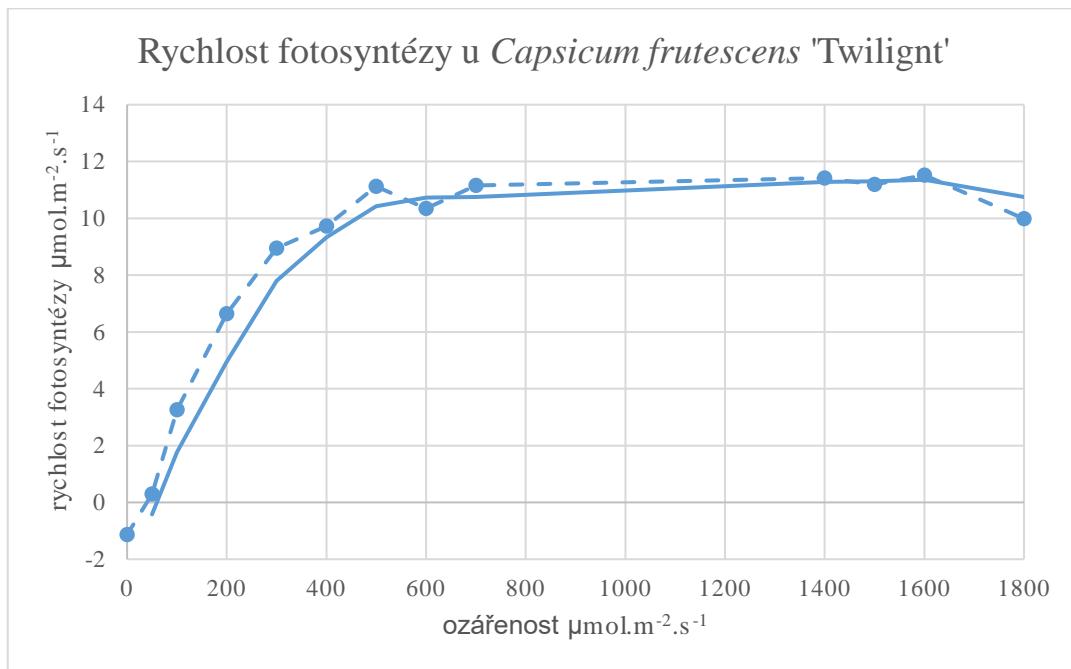
Obr. č. 16. Světelná křivka fotosyntézy u *Capsicum annuum 'Jalapeño'*.

Na obrázku č. 17 je graf, který představuje výsledky měření u *Capsicum chinense* 'Habanero Red'. Zanesené hodnoty ukazují světelnou křivku této rostliny. Popis os u tohoto grafu je stejný jako u obrázku č. 16, stejně jsou i jednotky naměřených hodnot. Stejně jako u předešlé rostliny, výsledky ukazují, že do $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ světelného ozáření rychlosť fotosyntézy stoupala a při dosažení $8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ rychlosti fotosyntézy nastala saturace. Saturace dále pokračuje bez jakýchkoliv výkyvů. Až při dosažení ozářenosti při hodnotě $1400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, světelná křivka nejdříve stoupá a poté opět klesá na úroveň, kde byl zpozorován začátek saturace.



Obr. č. 17. Světelná křivka fotosyntézy u *Capsicum chinense* 'Habanero Red'.

Měřením u třetí odrůdy *Capsicum frutescens* 'Twilight' vznikl graf, který je na obrázku číslo 18. Osy jsou popsány stejně jako u předešlých dvou obrázků č. 16 a 17. V hodnotách od $0 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ do $700 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ světelného ozáření narůstá rychlosť fotosyntézy. Od $700 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ nastává saturace, která mírně stoupá a při dosažení 1600 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ hodnoty ozáření dochází k poklesu. Rychlosť fotosyntézy při dosažení saturace byla až okolo $11 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.



Obr. č. 18 Světelná křivka fotosyntézy u *Capsicum frutescens* 'Twilight'.

Výsledky měření ukázaly, že světelné křivky u *Capsicum annum* 'Jalapeño' a *Capsicum chinense* 'Habanero Red' jsou velice podobné. Zato *Capsicum frutescens* 'Twilight' vykazuje, že saturace nastala až při daleko vyšším světelném ozáření.

6. Diskuze

6.1. Fotosyntetická kapacita

Fotosyntetická kapacit je jev, při kterém probíhá maximální čistá rychlos fotosyntézy v určitém stádiu vývoje a aktivity rostliny. Nastává při přirozeném obsahu CO₂ v atmosféře a nejvhodnějších podmínkách ve vztahu k ostatním vnějším faktorům. Měření fotosyntetické kapacity za běžných podmínek lze využít pro popsání fyziologických typů rostlin, druhů, ekotypů a odrůd, jelikož se u každé skupiny fotosyntetická kapacita může výrazně lišit (Larcher, 1988). Podle Bohning and Burnside (1956) byl vztah mezi fotosyntézou a intenzitou světla zkoumán fyziologie rostlin již po mnoho let. U světlomilných rostlin, konkrétně v jejich listech, byla maximální rychlos fotosyntézy dosažena v rozmezí 400-500 μmol.m⁻².s⁻¹ světelného ozáření. Pro stínomilné rostliny jsou tyto hodny velmi rozdílné. Maximální rychlos fotosyntézy se objevila relativně nízko, v rozmezí 100-200 μmol.m⁻².s⁻¹ světelného ozáření.

Podle tohoto tvrzení lze určit, že vybrané druhy rodu Capsicum (*Capsicum annum* 'Jalapeño', *Capsicum chinense* 'Habanero Red' a *Capsicum frutescens* 'Twilight') patří do skupiny světlomilných rostlin. Podle naměřených výsledků maximální rychlos fotosyntézy, byla dosažena v rozmezí od 400 μmol.m⁻².s⁻¹ až po 700 μmol.m⁻².s⁻¹. Také lze konstatovat, že u *Capsicum frutescens* 'Twilight' byla vyšší fotosyntetická kapacita oproti *Capsicum annum* 'Jalapeño' a *Capsicum chinense* 'Habanero Red', kde naměřené hodnoty fotosyntetické kapacity byly nízší. Tento výrok lze srovnat s Mozdzer and Zieman (2010) kteří uvádí, že maximální rychlos fotosyntézy udává množství fotosyntetických pigmentů a enzymů v listu. Takto představuje, jak velká je fotosyntetická kapacita v daném listu. Platí tedy, že čím je větší maximální rychlos fotosyntézy, tím je větší fotosyntetická kapacita rostliny.

6.2. Saturace

Jedním z důležitých faktorů pro určení fyziologických typů rostlin je hodnota saturace neboli nasycení světlem. Kdy sledovat křivku nasycení světlem se osvědčilo při porovnávání u rostlin na stálých stanovištích. Ukazuje několik fyziologických vlastností rostlin, jako je rychlos dýchání při zastínění, počáteční sklon fotosyntézy, bod kompenzace světla, saturaci a maximální rychlos fotosyntézy (Bazzaz, 1979). Stanovením saturační ozářenosti lze vyhodnotit maximální kapacitu fotosyntézy.

Fu, Zhao, Wang, Ren & Guo, (2010) zjistili, že u kultivarů *Capsicum annum* 'Niujiao' a 'Zhongjiao-5' od hodnoty ozářenosti větší než 300 μmol.m⁻².s⁻¹ rychlos fotosyntézy prudce

stoupá s přibývající hodnotou ozářenosti. Pro oba kultivary byly hodnoty počátečního sklonu fotosyntézy, bodu kompenzace, saturace a maximální rychlosť fotosyntézy vyšší za podmínek růstu hodnoty ozářenosti, než byly podmínky s nízkými hodnotami ozářenosti. U *Capsicum annum* 'Zhongjiao-5' vyšel nižší kompenzační bod, ale vyšší saturace v porovnání s *Capsicum annum* 'Niujiao'. Vzhledem k tomu, že hodnota ozářenosti se přiblížila ke stejné saturaci, *Capsicum annum* 'Niujiao' a 'Zhongjiao-5' produkovaly výrazně odlišné hodnoty rychlosť fotosyntézy.

I když se měření uskutečnilo mezi druhy rodu *Capsicum*, ne mezi jednotlivými odrůdami, je možné tento výrok srovnat podle naměřených výsledků u *Capsicum annum* 'Jalapeño', *Capsicum chinense* 'Habanero Red' a *Capsicum frutescens* 'Twilight'. Kompenzační světelný bod se mezi jednotlivými druhy výrazně neliší, saturační hodnota nastala u *Capsicum annum* 'Jalapeño' a *Capsicum chinense* 'Habanero Red' velice podobně, okolo $400 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. I přes stejnou saturační hodnotu je u těchto dvou druhů odlišná maximální rychlosť fotosyntézy. Naměřená rychlosť fotosyntézy u druhu *Capsicum annum* 'Jalapeño' při počátečním bodu saturace byla okolo $6 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. *Capsicum chinense* 'Habanero Red' při dosažení $8 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ rychlosť fotosyntézy nastala saturace. U *Capsicum frutescens* 'Twilight' je naměřená hodnota saturace až při $700 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a to se odráží na hodnotách rychlosť fotosyntézy, která byla při dosažení saturace až okolo $11 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

7. Závěr

U pokusu, který byl uskutečněn na vybraných druzích paprik a jejich kultivarech, byla pomocí infračerveného analyzátoru LCpro+ stanovena rychlosť fotosyntézy při různé světelné ozáření a s tím spojená saturace, podle které lze zhodnotit maximální fotosyntetickou kapacitu.

- První druh použitý pro měření byl *Capsicum annuum* 'Jalapeño', u kterého byla stanovena hodnota saturačního ozáření $400 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ při rychlosti fotosyntézy okolo $6 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.
- Druhé měření proběhlo s druhem *Capsicum chinense* 'Habanero Red', kde hodnota saturačního ozáření byla $400 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ale při rychlosti fotosyntézy $8 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.
- Třetí druh, který byl použitý pro měření, je *Capsicum frutescens* 'Twilight', s dosaženými hodnotami saturačního ozáření $700 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ při rychlosti fotosyntézy $11 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.
- Z naměřených výsledků vyplývá, že u *Capsicum annuum* 'Jalapeño' a *Capsicum chinense* 'Habanero Red' se rychlosť fotosyntézy lišila i když saturační hodnota ozáření byla stejná. Oproti tomu *Capsicum frutescens* 'Twilight' vykazuje daleko vyšší hodnoty než předchozí druhy.
- Platí pravidlo, že čím je větší maximální rychlosť fotosyntézy, tím je větší fotosyntetická kapacita rostliny. Proto lze z naměřených výsledků vyhodnotit, že druh *Capsicum frutescens* 'Twilight' dosáhl největší fotosyntetické kapacity ze všech tří sledovaných druhů.

8. Seznam literatury

- Andrews, Jean. Peppers: the domesticated Capsicums. Texas: University of Texas Press, 1995. 191 s. ISBN 0-292-70467-4.
- Ashraf, M. H. P. J. C., Harris, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.
- Biggs, M. 1997. Zelenina: velká kniha zeleninových druhů. Volvox Globator. Praha. Česká zahrada. 256 s. ISBN: 80-720-7053-3.
- Bohning, R. H., Burnside, C. A. 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *American Journal of Botany*, 557-561.
- Bosland, P.W., Votava, E.J. Peppers: Vegetable and Spice Capsicums. Wallingford: CABI. 1999. ISBN: 0-85199-335-4.
- Csilléry, G. 2006. PEPPER TAXONOMY AND THE BOTANICAL DESCRIPTION OF THE SPECIES. *Acta Agronomica Hungarica*. 54(2). 151–166.
- Drożak, A., Wasilewska, W., Buczyńska, A., Romanowska, E. 2012. Fotosynteza typu C4. *Postępy Biochemii*, 58, 44-53.
- Fromme, P., Grotjohann, I. 2008. Overview of photosynthesis. Wiley-VCH Verlag, Weinheim, Germany. ISBN: 978-3-527-31730-1
- Hodder, S.G., Parsons, K. 2007. The Effects of Solar Radiation on Thermal Comfort. *International Journal of Biometeorology*. 01, vol. 51. no. 3. 233-50.
- Iqbal, M. 2012. An introduction to solar radiation. Elsevier.
- Larcher, W. 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Praha: Academia. 361 s.
- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer Science & Business Media.
- Maguirevá, K. [Z anglického org. přel. Klára Ježková], 2015. Někdo to rád pálivé. Slovar. Praha. 144 s. ISBN: 978-80-7529-101-1.
- Mozdzer, T. J., Zieman, J. C. 2010. Ecophysiological differences between genetic lineages facilitate the invasion of non - native *Phragmites australis* in North American Atlantic coast wetlands. *Journal of Ecology*, 98(2), 451-458.
- Nátr L. (1998): Fotosyntéza. – In: Procházka et al.: Fyziologie rostlin. Academia. Praha. 484 pp. (p. 124-173)

Nátr, L. 2007. Fotosyntéza v chloroplastech listů révy vinné: nepostřehnutelný vznik hroznů. Vinařský obzor. 2007 (10). 478-481

Padilha, H. K. M., Barbieri, R. L. 2016. Plant breeding of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae). Australian Journal of Basic and Applied Sciences. 10(15). 148-154.

Petříková, K. 2006. Zelenina: pěstování, ekonomika, prodej. Profi Press. Praha. Bod (Dokořán). 240 s. ISBN: 80-86726-20-7.

Petříková, K., Malý, I. 1998. Základy pěstování plodové zeleniny. Institut výchovy a vzdělávání Ministerstva zemědělství ČR. Praha. 44 s. ISBN: 80-7105-165-9

Pickersgill, B. 1971. Relationships Between Weedy and Cultivated Forms in Some Species of Chili Peppers. Society for the Study of Evolution. 25(4). 683-691

Polívka, F. Užitkové a pamětirodné rostliny cizích zemí. Praha: Volvox Globator, 1996. ISBN 80-7207-025-8.

Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., & Šebánek, J. (1998). Fyziologie rostlin. Praha, Academia, 484 s. ISBN 80-200-0586-2.

Raines, C. A. 2003. The Calvin cycle revisited. Photosynthesis research, 75(1), 1-10.

Roháček, K. 2011. Indukce fluorescence chlorofylu in vitro v průběhu primární fotosyntézy u vyšších rostlin. Biologické centrum AVČR. 10 s.

Schulze E., Beck E., Müller-Hohenstein K. (2002): Plant Ecology. Springer. Berlin. 702 s.

Soukupová, J., Roháček, K. 2003. Fluorescence, fotosyntéza a stres: Jak to spolu souvisí? Ústav fyzikální biologie JU. AVČR. 14 s.

Šebánek, J. a kol. 1983. Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 560 s.

Šetlík, I., Seidlová, L., Šantrůček, J. (1998): Fyziologie rostlin. Biologická fakulta Jihočeské univerzity. 331 s.

Terashima, I., Takenaka, A. 1986. Organization of photosynthetic system of dorsiventral leaves as adapted to irradiation from the adaxial side. Advances in Agricultural Biotechnology. 19. 219-230.

Yamori, W., Hikosaka, K., Way, D. A. 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. Photosynthesis research, 119(1-2), 101-117.

Internetové zdroje

Kosina, J. *Capsicum frutescens* 'Twilight' [online] 2012 [cit. 2018-03-21]. Dostupné z: <<https://www.seminka-chilli.cz/twilight-38.html>>