

¹MACIEJ KOCUREK, ^{1,2}JAN PILARSKI

¹Instytut Fizjologii Roślin
Polska Akademia Nauk – Kraków
²Instytut Biologii
Akademia Świętokrzyska – Kielce

DYSTRYBUCJA PROMIENIOWANIA W LIŚCIACH I PĘDACH ROŚLIN ZDREWNIĄŁYCH I ZIELNYCH

Irradiance distribution in leaves and shoots of lignified and herbaceous plants

ABSTRAKT: Pomiary właściwości optycznych liści i pędów przeprowadzono w zakresie 400–1100 nm (w zakresie PAR i NIR) na roślinach zielnych: rdestowcu ostrokończystym i topinamburze bulwiastym oraz na drzewach: brzozie i buku. U drzew badania przeprowadzono na pędach różnego wieku. Mierzono refleksję, absorpcję i transmisję promieniowania. W liściach refleksja w zakresie PAR wynosiła 7–12%, absorpcja 63–87%, a transmisja 5–26%. W pędach roślin zielnych refleksja wynosiła 14–17%, a promieniowanie przechodząc przez tkanki ulega prawie całkowitej absorpcji przed dotarciem do rdzenia. U roślin zdrewniałych z wiekiem pędów zwiększała się refleksja od pędu i absorpcja przez korek, a zmniejszała się transmisja promieniowania do warstwy chlorofilowej kory. Właściwości optyczne pędów roślin zielnych miały podobny przebieg, duże różnice zaobserwowano natomiast pomiędzy pędami brzozy i buku. Dotyczyły one refleksji, absorpcji oraz transmisji w zakresie PAR i NIR. Z wyników można wnioskować, że w pędach roślin zielnych warunki świetlne dla przebiegu fotosyntezy są podobne jak w liściach. W pędach drzew warunki świetlne w warstwie chlorofilowej są znacznie mniej korzystne, zarówno w odniesieniu do ilości jak i składu spektralnego promieniowania, w wyniku silnej absorpcji korka.

słowa kluczowe – key words:

właściwości optyczne – *optical properties*, refleksja – *reflectance*, absorpcja – *absorption*, transmisja – *transmission*, liście – *leaves*, pędy – *stems*, PAR, NIR, rdestowiec – *Japanese knotweed*, topinambur – *topinambur*, brzoza – *birch*, buk – *beech*

WSTĘP

Promieniowanie słoneczne w zakresie 320–1100 nm jest częstym przedmiotem badań fizjologii roślin z uwagi na jego rolę w procesie fotosyntezy, a także wpływ m.in. na syntezę barwników fotosyntetycznych, strukturę chloroplastów, fototropizm, fotoperiodyzm. Całe spektrum długości fal docierające do powierzchni roślin może być odczytane przez rośliny, czego efektem są przystosowania do wykorzystania lub eliminowania niekorzystnego zakresu promieniowania (8, 23, 24).

Niewielka ilość promieniowania UV (280–400 nm) docierająca do żywych tkanek może prowadzić do modyfikacji DNA, dlatego jest ono prawie w całości zatrzymywane przez kutikulę i epidermę rośliny dzięki barwnikom ekranującym np. antocyjanom. Promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR, 400–700 nm) obejmuje zakres absorpcji barwników chlorofilowych i jest motorem fotosyntetycznego wiązania CO₂. Natomiast bliska podczerwień (NIR, 700–1100 nm) oprócz roli sygnałnej (fitochrom) jest odpowiedzialna za nagrzewanie tkanek roślinnych (2, 26).

Promieniowanie docierające do nadziemnych części roślin ulega: refleksji, absorpcji i transmisji. Refleksję dzielimy na zewnętrzną i wewnętrzną. Pierwsza uzależniona jest od: kąta padania światła, obecności włosków, grubości kutikuli, pokrycia woskiem, struktury korka lub blaszki liściowej. Refleksja wewnętrzna zależy od: grubości i zwartości tkanek leżących pod skórka, korkiem, zawartości barwników chlorofilowych i karotenoidów. Absorpcja obejmuje promieniowanie pochłonięte podczas przechodzenia przez komórki. Wpływa na nią grubość i zbitość tkanek (ilość przestworów międzykomórkowych), zawartość barwników i uwodnienie tkanek. Promieniowanie, które nie zostało zatrzymane przez tkanki roślinne, ulega transmisji. Zwykle jest to światło zubożone i spektralnie zmienione. Zawiera niewiele promieniowania w zakresie fioletowo-niebieskim i czerwonym, a względnie więcej promieniowania zielono-żółtego i w bliskiej podczerwieni (2, 6, 7, 12, 28).

W literaturze jest dużo doniesień na temat właściwości optycznych liści. Opisano szereg różnic we właściwościach optycznych liści zależnych od warunków nasłonecznienia, wysokości n.p.m., a także okresów sezonu wegetacyjnego (2, 22).

Mniej jest doniesień na temat właściwości optycznych owoców i pędów. Właściwości optyczne owoców zostały prześledzone w przypadku pomidora (3) i papryki (20). Wykazano, iż istotna część promieniowania PAR jest pochłaniana w czasie przechodzenia przez ściany owocni i może być wykorzystywana w procesie fotosyntetycznego wiązania CO₂ *in situ*.

Niewiele jest informacji na temat dystrybucji promieniowania w pędach drzew i krzewów, a zupełnie brakuje danych dla roślin zielnych. Tokarz i Pilarski (27) podają, że nawet 1/3 promieniowania w zakresie PAR padającego na pęd może być transmitowana przez korek *Malus domestica* do wnętrza komórek chlorofilowych kory. Również pędy *Syringa vulgaris* charakteryzowały się 17% transmisją w zakresie PAR. Wraz z wiekiem pędu i przyrostem grubości korka zmniejsza się ilość energii promienistej transmitowanej przez korek, co skutkuje obniżeniem zawartości barwników chlorofilowych w pędach (15).

Istotną aktywność fotosyntetyczną pędów wykazano u szeregu gatunków drzew i krzewów (9, 19, 23). Dotychczas nie badano pod tym względem pędów roślin zielnych. Brak korka hamującego dostęp promieniowania PAR do żywych tkanek pędu sugeruje, iż dociera do nich znacznie więcej promieniowania niż u roślin zdrewniałych. W konsekwencji ich aktywność fotosyntetyczna powinna być wyższa.

Celem pracy było porównanie warunków świetlnych w miększych chlorofilowych liściach z warunkami w pędach roślin zielnych i zdrewniałych. Pozwoli to na bliższe określenie potencjalnych możliwości fotosyntetycznych pędów.

MATERIAŁ I METODY

Do badań wybrano 2 gatunki drzew: brzozę (*Betula pendula* L.) będącą pionierskim gatunkiem otwartych terenów oraz buk (*Fagus sylvatica* L.) – typowy gatunek leśny. Z roślin zielnych badano rdestowiec ostrokończysty (*Reynoutria Japonica* Houtt.) rosnący w skupiskach, których poszczególne rośliny wzajemnie się zacieniają, oraz topinambur bulwiasty (*Helianthus tuberosus* L.) uprawiany w dobrze nasłonecznionych szpalerach.

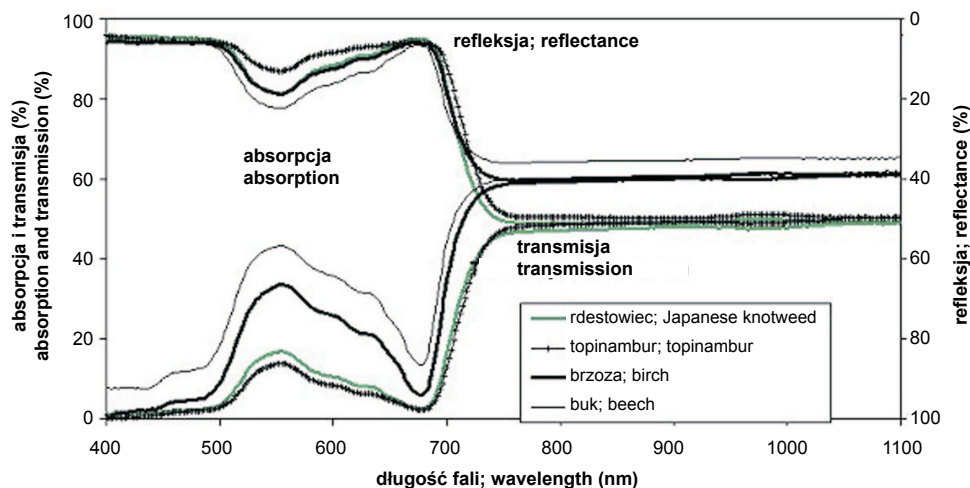
Badaniami objęto liście i pędy. U drzew badania przeprowadzono na 3-, 10- i 20-letnich pędach brzozy oraz 3- i 10-letnich pędach buka: na wyizolowanej korze i wyizolowanym korku. Pomiarów dokonano we wrześniu 2003 r.

Właściwości optyczne mierzono w laboratorium w zakresie fotosyntetycznie czynnym (PAR, 400–700 nm) i w bliskiej podczerwieni (NIR, 700–1100 nm) przy użyciu spektrometri LI-1800 z zewnętrzną zintegrowaną sferą 12 S firmy LICOR. Refleksję mierzono na wyizolowanej korze, tj. na tkankach znajdujących się na zewnątrz od łyka, a absorpcję na wyizolowanym korku. Refleksję (R) i transmisję (T) mierzono bezpośrednio, a absorpcję obliczano ze wzoru $A = 100 - (R + T)$. Pomiarów wykonywano w pięciu powtórzeniach, a prezentowane wyniki są średnimi arytmetycznymi.

WYNIKI

Wyniki pomiarów właściwości optycznych liści badanych gatunków roślin przedstawiono na rysunku 1. Refleksja promieniowania w zakresie PAR wahała się od 7,4% u topinambura do 12% u buka. W zakresie 400–500 nm i 650–700 nm refleksja wszystkich liści wynosiła około 6%, a w zakresie około 550 nm wzrastała do 15% u topinambura i do 22% u buka. Liście rdestowca i brzozy miały prawie identyczny przebieg krzywej spektralnej refleksji. W zakresie powyżej 700 nm do 750 nm refleksja bardzo silnie zwiększała się, po czym utrzymywała się na podobnym poziomie do 1100 nm. W zakresie NIR średnia wartość refleksji od liści buka i brzozy wynosiła 35–39%, a od liści topinambura i rdestowca była większa i wynosiła 48–50%.

Absorpcja promieniowania w zakresie PAR wahała się od 63% u buka, 74% u brzozy do 84–87% u rdestowca i topinambura. Była ona bardzo duża w zakresie 400–500, od 84% u buka, 91% u brzozy do 93% u topinambura i rdestowca, nieco mniejsza w zakresie 600–700 nm od 62% u buka, 74% u brzozy do 85% u rdestowca i 88% u topinambura. W 400 nm absorpcja dochodziła do 88% u buka, a u pozostających



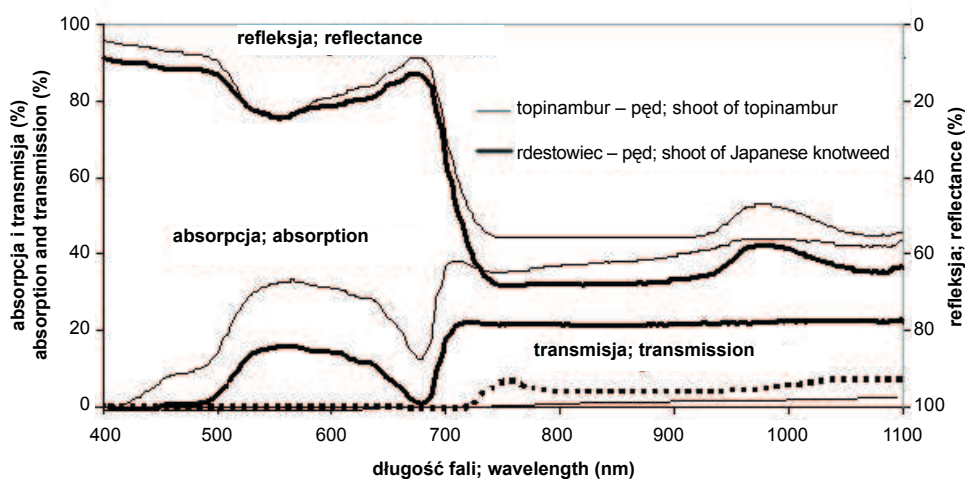
Właściwości optyczne Optical properties (%)	Długość fali; Wavelength (nm)				
	400–700	400–500	500–600	600–700	700–1100
Buk; Beech					
Refleksja; Reflectance	12,0	6,0	18,2	11,6	35,0
Absorpcja; Absorption	63,3	83,7	44,4	62,1	4,6
Transmisja; Transmission	24,7	10,3	37,4	26,3	60,3
Brzoza; Birch					
Refleksja; Reflectance	9,9	6,0	14,7	9,0	38,9
Absorpcja; Absorption	74,2	90,6	58,2	74,1	1,9
Transmisja; Transmission	15,9	3,4	27,1	16,9	59,2
Rdestowiec; Japanese knotweed					
Refleksja; Reflectance	9,0	4,7	14,2	8,0	49,7
Absorpcja; Absorption	84,0	93,4	73,3	85,5	3,7
Transmisja; Transmission	7,0	1,9	12,5	6,5	46,7
Topinambur; Topinambur					
Refleksja; Reflectance	7,4	5,3	10,1	6,9	48,0
Absorpcja; Absorption	87	93,5	79,9	87,9	4,4
Transmisja; Transmission	5,5	1,2	10,0	5,2	47,7

Rys. 1. Właściwości optyczne liści roślin zdrewniałych i zielnych
Optical properties of leaves of lignified and herbaceous plants; n = 5, SD < 5 %

stałych badanych gatunków do 95% i ze wzrostem długości fali do 550 nm malała do 41% u topinambura, do 65% rdestowca, 47% u brzozy i 35% u buka. Dalszemu wzrostowi długości fali do 680 nm towarzyszył wzrost absorpcji do 81–94%, po czym do 750 nm absorpcja silnie zmniejszała się do 2% u brzozy, około 3,6% u rdestowca i topinambura do 4,6% u buka, do 1100 nm nie zmieniała się istotnie.

Badane gatunki znacznie różniły się transmisją promieniowania przez liście. W zakresie PAR wynosiła ona w liściach roślin zielnych 7% u rdestowca i 5% u topinambura, a w przypadku roślin zdrewniałych 16% u brzozy i 25% u buka. Krzywa transmisji przypominała przebiegiem krzywą refleksji. Transmisja promieniowania jest bardzo mała w zakresie 400–500 nm (1–10%), większa w zakresie 600–700 nm (5–26%) i największa w zakresie 500–600 nm (10–37%). W zakresie NIR transmisja wynosiła 47–48% w liściach roślin zielnych i około 60% w liściach drzew.

Wyniki uzyskane na pędach roślin zielnych ilustruje rysunek 2. W zakresie PAR przebiegi krzywych refleksji promieniowania są bardzo podobne do krzywych uzyskanych dla liści, ale wartości były większe i wynosiły 14% u topinambura i 17% u rdestowca. W zakresie 400–500 nm refleksja wynosiła 6–11%, w zakresie 500–



Właściwości optyczne Optical properties (%)	Długość fali; Wavelength (nm)				
	400–700	400–500	500–600	600–700	700–1100
Rdestowiec; Japanese knotweed					
Refleksja; Reflectance	16,7	10,8	21,2	18,0	63,8
Absorpcja; Absorption	75,7	88,8	65,3	73,5	14,0
Transmisja; Transmission	7,5	0,4	13,5	8,4	22,2
Topinambur; Topinambur					
Refleksja; Reflectance	13,8	6,5	20,5	14,3	52,9
Absorpcja; Absorption	66,2	87,4	50,0	61,6	7,0
Transmisja; Transmission	19,9	6,1	29,4	24,1	40,1

Rys. 2. Właściwości optyczne pędów roślin zielnych
Optical properties of shoots of herbaceous plants
n = 5, SD < 5 %

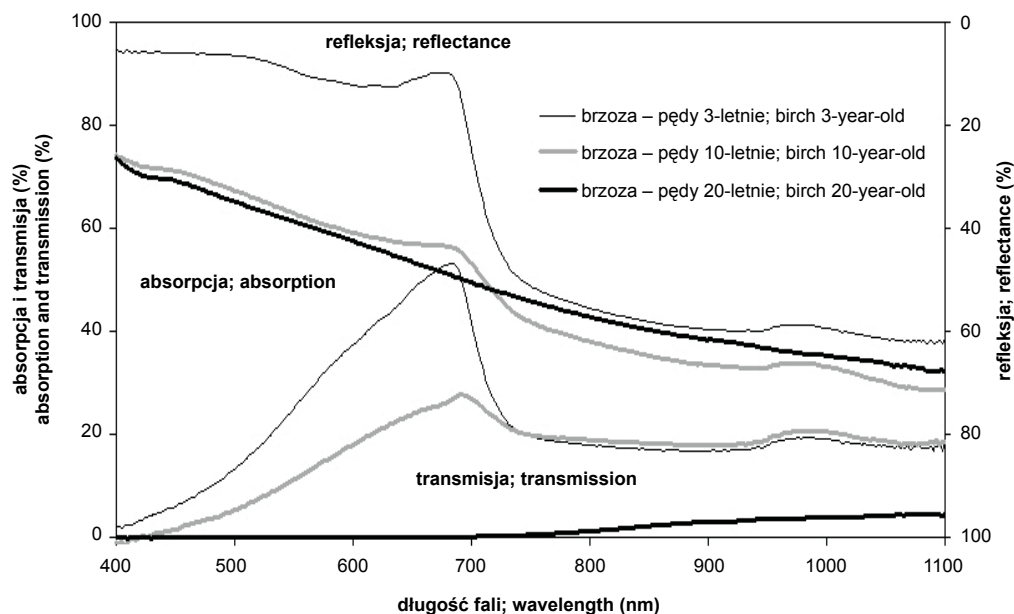
600 nm 20–21% i w zakresie 600–700 nm 14–18%. W zakresie NIR refleksja pędu topinambura wynosiła 53%, a rdestowca więcej – 64%. Promieniowanie wnikając do pędu ulega stopniowej absorpcji podczas przechodzenia przez poszczególne komórki. Absorpcja promieniowania w zakresie PAR przez tkanki leżące na zewnątrz od miazgi wynosiła 66% u topinambura i 76% u rdestowca. W zakresie 400–500 nm absorpcja wynosiła 87% u topinambura i 89% u rdestowca, w zakresie 500–600 nm odpowiednio 50 i 65%, w zakresie 600–700 nm 62 i 73%.

Do miazgi w zakresie PAR docierało 7% promieniowania u rdestowca i 20% u topinambura. W zakresie 400–500 nm u rdestowca do miazgi transmitowane było tylko 0,4%, a u topinambura 6%, w zakresie 500–600 nm wartości te wynosiły odpowiednio 13 i 29%, a w zakresie 600–700 nm 8 i 24%. W zakresie NIR transmisja do miazgi wynosi 22% u rdestowca i 40% u topinambura. W czasie dalszej transmisji promieniowania w pędzie przez drewno i rdzeń absorpcja zachodzi nadal do środka rdzenia u topinambura docierają śladowe ilości promieniowania, około 0,1% promieniowania w zakresie PAR i 2% w zakresie NIR, a u rdestowca do komory powietrznej w pędzie transmitowane jest około 0,1% promieniowania w zakresie PAR i 4% w zakresie NIR.

Właściwości optyczne pędów roślin zdrewniałych z uwzględnieniem ich wieku ilustrują rysunki 3 i 4. U brzozy (rys. 3) najmniejszą refleksją promieniowania w zakresie PAR charakteryzował się korek pędów 3-letnich – 9,2%. Krzywa refleksji podobna była do krzywych uzyskanych w przypadku liści i pędów roślin zielnych. Starsze 10- i 20-letnie pędy drzew odbijały znacznie większe ilości promieniowania w zakresie PAR, odpowiednio 36% i 39% i u nich w całym badanym zakresie ze wzrostem długości fali odbicie zwiększało się niemal liniowo. Refleksja kory w zakresie NIR była mniej zróżnicowana: korek 3-letniego pędu brzozy odbijał 57%, pędu 10-letniego – 65% i pędu 20-letniego – 61%.

Większość promieniowania w zakresie PAR padającego na pędy brzozy było absorbowane przez martwe warstwy komórek korka. W pędach 3-letnich absorpcja ta wynosiła 65%, malała do 51% w pędach 10-letnich, ale w 20-letnich była większa i wynosiła 61%. Natomiast w zakresie NIR wpływ wieku pędów był mniejszy i absorpcja wynosiła od 16% w pędach 10-letnich do 36% w pędach 20-letnich, a w pędach 3-letnich była pośrednia i wynosiła 24%. Wraz ze wzrostem długości fali absorpcja korka 3-letnich pędów gwałtownie malała od 90% przy długości 400 nm aż do 28% przy długości 750 nm, po czym spadek nie był aż tak wyraźny i przy 1100 nm absorpcja wynosiła tylko 22%. W przypadku korka pędów 10- i 20-letnich obserwuje się powolny spadek absorpcji wraz ze wzrostem długości fali.

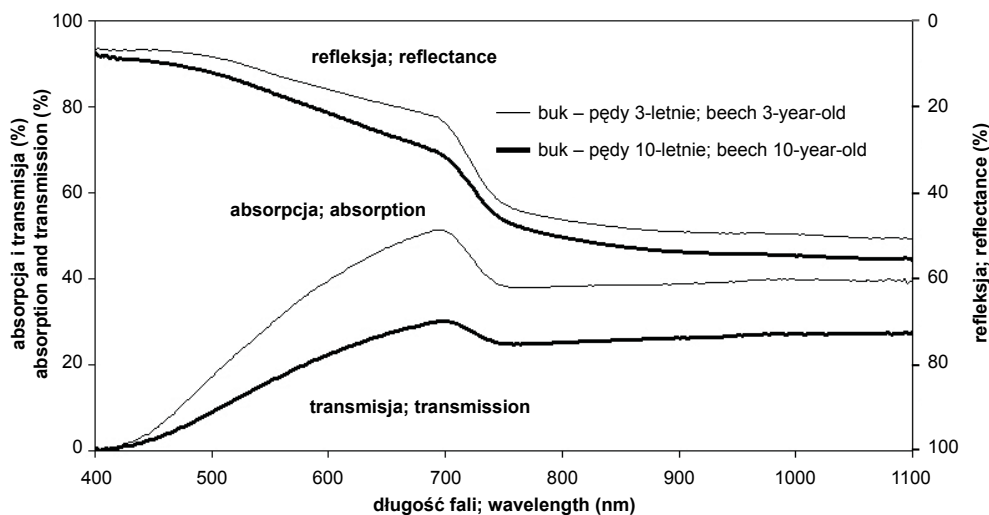
Transmisja promieniowania przez korek malała z wiekiem pędów i zwiększała się ze wzrostem długości fali niemal od zera w 400 nm osiągając maksimum przy 680 nm – 53% u korka z pędów 3-letnich i 28% – 10-letnich. Ze wzrostem długości fali od 680 nm do 730 nm następował spadek transmisji pędów 3- i 10-letnich do około 19% i na tym poziomie utrzymywała się ona do 1100 nm. Transmisja korka



Właściwości optyczne Optical properties (%)	Długość fali; Wavelength (nm)				
	400–700	400–500	500–600	600–700	700–1100
3-letnie 3-year old					
Refleksja; Reflectance	9,2	6,0	9,4	12,3	56,9
Absorpcja; Absorption	64,8	87,5	65,5	40,6	24,4
Transmisja; Transmission	26,0	6,5	25,2	47,1	18,7
10-letnie 10-year old					
Refleksja; Reflectance	36,4	29,2	37,0	43,1	64,6
Absorpcja; Absorption	51,4	69,0	51,6	32,9	16,1
Transmisja; Transmission	12,2	1,7	11,4	23,9	19,3
20-letnie 20-year old					
Refleksja; Reflectance	38,8	31,1	38,7	46,9	60,9
Absorpcja; Absorption	61,2	68,9	61,3	53,1	36,5
Transmisja; Transmission	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6

Rys. 3. Właściwości optyczne pędów brzozy różnego wieku
Optical properties of different age shoots of birch
n = 5, SD < 5%

3-letnich pędów brzozy w zakresie PAR wynosiła 26%, podczas gdy korek 10-letnich pędów przepuszczał jedynie 12%, a w pędach 20-letnich nie zanotowano transmisji w zakresie 400–730 nm. W zakresie 400–500 nm transmisja wynosiła 6% u pędów 3-letnich i 2% u pędów 10-letnich, w zakresie 500–600 nm odpowiednio 25 i 11%, a w zakresie 600–700 nm 47 i 24%. W zakresie NIR transmisja 3- i 10-letnich



Właściwości optyczne Optical properties (%)	Długość fali; Wavelength (nm)				
	400–700	400–500	500–600	600–700	700–1100
3-letnie; 3-year-old					
Refleksja; Reflectance	12,9	7,1	12,2	19,8	46,9
Absorpcja; Absorption	59,8	86,6	58,8	33,1	13,5
Transmisja; Transmission	27,3	6,3	29,1	47,1	39,6
10-letnie; 10-year-old					
Refleksja; Reflectance	17,6	9,7	16,6	26,8	51,6
Absorpcja; Absorption	67,0	86,9	67,4	46,0	22,0
Transmisja; Transmission	15,4	3,4	16,0	27,2	26,4

Rys. 4. Właściwości optyczne pędów buka
Optical properties of shoots of beech
n = 5, SD < 5%

pędów była taka sama i wynosiła około 19%, podczas gdy kora 20-letnich pędów brzozy przepuszczała jedynie 2,6% tego promieniowania.

W przypadku 3- i 10-letnich pędów buka przebieg krzywych był podobny, a różnice pomiędzy rocznikami były niewielkie (rys. 4). Refleksja pędów 10-letnich była w całym badanym zakresie większa o kilka procent. Ze wzrostem długości fali od 400 nm do około 680 nm refleksja zwiększała się stopniowo, po czym wzrastała szybciej do około 750 nm i dalszy wzrost długości fali powodował już niewielkie jej zwiększenie. Korek pędu 3-letniego odbijał nieco mniej promieniowania, 13% w zakresie PAR i 47% w NIR w porównaniu z 18% i 52% w przypadku pędów

10-letnich. Absorpcja promieniowania przez korek buka była wyższa w przypadku pędów starszych w zakresie zarówno PAR o 60% w pędach 3-letnich i 67% w 10-letnich, jak i NIR odpowiednio 13% i 22%. Transmisja korka buka w zakresie PAR wzrastała ze wzrostem długości fali i malała z wiekiem pędów. W zakresie PAR transmisja korka pędów 3-letnich wynosiła 27%, a pędów 10-letnich 15%. W zakresie 400–500 nm wynosiła ona odpowiednio 6 i 3%, w zakresie 500–600 nm zwiększała się do 29 i 16%, a w zakresie 600–700 nm wynosiła 47 i 27%. W zakresie NIR transmisja wynosiła 40% w pędach 3-letnich i zmniejszała się do 26% w pędach 10-letnich.

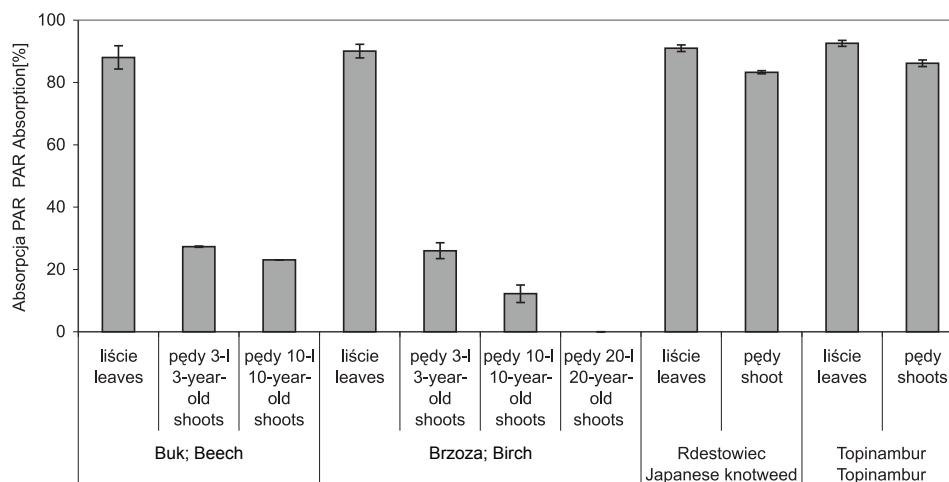
Przedstawione wyniki pozwalają na pewne uogólnienia.

W zakresie PAR większa ilość promieniowania jest absorbowana i mniejsza transmitowana przez liście roślin zielnych w porównaniu z liśćmi roślin zdrewniałych. Promieniowanie w zakresie 400–500 i 600–700 nm jest najsilniej absorbowane. W zakresie PAR absorpcja wszystkich liści jest podobnie duża, a w zakresie NIR podobnie mała.

W pędach roślin zielnych refleksja zmienia się podobnie jak w liściach, a promieniowanie w zakresie PAR wnikające do pędów jest prawie całkowicie pochłaniane przed dotarciem do rdzenia. W pędach roślin zdrewniałych całe promieniowanie wnikające do pędów jest absorbowane.

W pędach roślin zdrewniałych zaznacza się bardzo wyraźny wpływ ich wieku na właściwości optyczne. U brzozy refleksja promieniowania w zakresie PAR w przypadku młodych pędów jest niewielka i podobna jak w liściach, w starszych pędach jest dużo większa, a ich wiek nie wpływa już znacząco na tę wielkość. U buka z wiekiem pędów refleksja wzrasta w niewielkim stopniu. Z wiekiem pędów zwiększa się absorpcja korka i maleje jego transmisja. Szczególnie duże zmiany zachodzą w stosunku do PAR, a niewielkie – NIR. W zakresie PAR transmisja korka zwiększa się ze wzrostem długości fali. Zwraca uwagę fakt, iż w przypadku NIR transmisja korka tych samych roczników pędów jest większa u buka niż u brzozy.

W oparciu o prezentowane wyniki zestawiono ilość promieniowania PAR absorbowanego przez chlorofil w liściach i w pędach (rys. 5). U roślin zielnych pędy absorbują takie same ilości tego promieniowania jak liście. U roślin zdrewniałych różnice w dostępności promieniowania PAR pomiędzy liśćmi i pędami są duże. U buka do komórek chlorofilowych w pędzie 3-letnim dociera o około połowę mniej promieniowania w porównaniu z liśćmi i z wiekiem pędów zmienia się to niewiele. U brzozy dostępność promieniowania PAR w pędach jest mniejsza – w porównaniu z liśćmi do warstwy chlorofilowej w pędach 3-letnich dociera go około 1/3 i z wiekiem pędów wartość ta maleje. W wyniku tego w pędach 10-letnich dostępna jest 1/6 ilości światła absorbowanego przez liście, a w pędach 20-letnich PAR nie dociera pod korek.



Rys. 5. Promieniowanie dostępne dla żywych tkanek liści i pędów
Irradiance available for living tissues of leaves and shoots

DYSKUSJA

Ilość promieniowania PAR docierająca do nadziemnych organów roślinnych jest czynnikiem decydującym o ich aktywności fotosyntetycznej. Liście są organami najlepiej dostosowanymi do fotosyntezy. Ilość docierającego do nich światła, cienka epiderma, budowa anatomiczna, duża zawartość barwników fotosyntetycznych sprzyja pochłanianiu promieniowania PAR, a stosunkowo niewielka zawartość wody ogranicza absorbowanie promieniowania w zakresie NIR (5). Rolą pędów jest przede wszystkim przewodzenie wody, soli mineralnych i transport związków organicznych. Jednak występowanie w pędach znacznej ilości barwników fotosyntetycznych, nieraz podobnej jak w liściach (21), jest dowodem na to, że można oczekiwać ich aktywności fotosyntetycznej zbliżonej do aktywności fotosyntetycznej liści. Z przeprowadzonych badań wynika, że aktywność fotosyntetyczna pędów roślin zdrewniałych jest ok. 10 razy mniejsza w porównaniu z liśćmi (4, 6, 17). Pędy roślin zielnych ze względu na podobieństwo do liści – brak korka, pędy pokryte epidermą, powinny zajmować miejsce pośrednie. Znaczna ilość PAR docierająca do żywych tkanek łądy powinna stymulować ich aktywność fotosyntetyczną.

Niewielka refleksja promieniowania padającego w zakresie PAR od liści badanych roślin zielnych i zdrewniałych utrzymująca się w przedziale 7–14% odpowiadała wartościom podawanym w literaturze dla wielu innych gatunków (1, 2, 5, 20, 27). Pokrycie włoskami powodowało obniżenie refleksji PAR u topinambura w stosunku do rdestowca, szczególnie w zakresie 500–650 nm. Podobne wyniki otrzymali

Baldini i in. (1) porównując pokryte włoskami liście drzew. Błazki liściowe oliwki i figi odbijały mniej promieniowania PAR w porównaniu z pozbawionym włosków liściem brzoskwini.

W naszych badaniach gładka powierzchnia pędów wykazywała większą refleksję niż liście. Pozbawiony włosków pęd rdestowca odbijał więcej promieniowania PAR niż owłosiony pęd topinambura. Wydaje się, że refleksja od pędu rośliny zielnej powinna wartościowo odpowiadać refleksji od owoców np. papryki, jednak odbicie od owoców papryki nie jest stałe i rośnie z 7% nawet do 25% podczas ontogenezy (20).

Według danych z literatury zwykle absorpcja promieniowania PAR przez liście jest zbliżona bardziej do wartości otrzymanych dla topinambura i rdestowca niż do stosunkowo niskiej absorpcji, jaką uzyskano w przypadku liści brzozy i buka (2, 16). Z reguły występuje większa transmisja promieniowania przez liście mniej go pochłaniające. Wydaje się, że u roślin zdrewniałych przepuszczenie pewnej ilości promieniowania PAR przez liście ma na celu zapewnienie energii słonecznej niższej położonym organom. Dotyczy to w większym stopniu buka jako gatunku typowo leśnego wytwarzającego zbitą koronę niż brzozy, której liście transmitowały o 10% mniej promieniowania padającego.

Widma spektralne refleksji pędów rdestowca i topinambura w zakresie PAR są analogiczne z widmami spektralnymi liści – występuje spadek refleksji w zakresach maksimum absorpcji barwników fotosyntetycznych, co można zaobserwować również w przypadku 3-letnich pędów brzozy. Młode pędy lilaka szczególnie bieżącego rocznika a także 1-roczne również miały podobny przebieg krzywej refleksji. Wraz z wiekiem u lilaka refleksja spadała, a krzywa przyjmowała kształt zbliżony do linii prostej (16). Odpowiada to wynikom otrzymanym dla buka, a także 10- i 20-letnich pędów brzozy. W przypadku jabłoni refleksja od korka pędów utrzymywała się od 400 nm na tym samym poziomie, po czym gwałtownie rosła w zakresie od 680 do 700 nm (27).

Wraz z wiekiem pędów zwykle rośnie absorpcja PAR przez korek, co zaobserwowano u buka, brzozy, a także jabłoni i lilaka (16, 27). Minimalna absorpcja przez korek promieniowania w okolicach 680 nm i związana z nią jednocześnie maksymalna transmisja jest charakterystyczna dla wszystkich roczników pędów jabłoni, buka, a także dla 3-letnich i 10-letnich pędów brzozy. Korek 20-letniego pędu brzozy przepuszcza śladowe ilości promieniowania w zakresie PAR, co powoduje brak warstwy chlorofilowej, podczas gdy u 20-letniego pędu buka jest ona wciąż obserwowana (10).

Niestety nie ma dotychczas informacji na temat dystrybucji promieniowania NIR w pędach. Światłolubna brzoza odbijając więcej promieniowania NIR w porównaniu z bukiem ogranicza w ten sposób ilość absorbowanego promieniowania i zapobiega nadmiernemu ogrzewaniu pędu. Buk odbija mniej promieniowania w zakresie NIR i jego pędy źle znoszą ekspozycję na bezpośrednie nasłonecznienie, które ogrzewa zarówno korek, jak i miążgę (13).

Ta niewielka ilość światła docierająca do żywych tkanek buka i brzozy wystarcza, aby wytworzyć aparat fotosyntetyczny i przeprowadzać wydajną fotosyntezę, co zostało potwierdzone w przypadku wielu gatunków roślin zdrewniałych, zarówno w pracach dotyczących obecności i rozmieszczenia barwników (14, 18, 25, 28), jak i pomiarów fotosyntezy pędowej (4, 9-11, 16, 17, 19). Przyrost grubości korka z wiekiem pędów zmniejsza ilość transmitowanego promieniowania w zakresie PAR, co prowadzi do zaniku barwników fotosyntetycznych w 20-letnich pędach brzozy.

WNIOSKI

1. W zakresie PAR większa ilość promieniowania jest absorbowana i mniejsza transmitowana przez liście roślin zielnych w porównaniu z liśćmi roślin zdrewniałych.
2. U roślin zielnych refleksja promieniowania od powierzchni pędów jest większa niż od powierzchni liści.
3. W pędach roślin zdrewniałych zaznacza się bardzo wyraźny wpływ ich wieku na właściwości optyczne. U brzozy refleksja promieniowania w zakresie PAR od młodych pędów jest niewielka i podobna jak w liściach, a znacznie zwiększa się u pędów starszych roczników. U buka z wiekiem pędów refleksja wzrasta w niewielkim stopniu, natomiast zwiększa się absorpcja korka i podobnie jak u brzozy maleje jego transmisja.
4. Kora brzozy odbija więcej promieniowania z zakresie NIR w porównaniu z bukiem, co zapobiega nadmiernemu ogrzewaniu pędu. Umożliwia to zasiedlanie środowisk o krańcowo odmiennej dostępności światła: nasłonecznione otwarte tereny – brzoza i zwarte kompleksy leśne – buk.
5. W pędach roślin zielnych warunki świetlne i dostępność promieniowania dla przebiegu fotosyntezy są podobne jak w liściach i znacznie korzystniejsze w porównaniu z pędami drzew. Pozwala to przypuszczać, że udział pędów roślin zielnych w fotosyntetycznym wiązaniu CO₂ jest znacznie większy niż pędów drzew.

LITERATURA

1. Baldini E., Facini O., Nerozzi F., Rossi F., Rotondi A.: Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees*, 1997, **12**: 73-81.
2. Czarnowski M.: Spectral properties of tree leaves. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 1994, **405**: 43-54.
3. Czarnowski M., Starzecki W.: Spectral properties and CO₂ exchange of tomato fruits. *Photosynthetica*, 1992, **27**: 513-519.
4. Foote K. C., Schaedle M.: The contribution of aspen bark photosynthesis to the energy balance of the stem. *Forest Sci.*, 1978, **24**: 569-573.
5. Gates D. M., Keegan H. J., Schleiter J. C., Weidner V. R.: Spectral properties of plants. *Applied Optics*, 1965, **4**: 11-20.

6. Gitelson A., Merzlyak M. N.: Spectral reflectance changes associates with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *J. Plant Physiol.*, 1993, **143**: 268-292.
7. Gorton H. L., Vogelmann T. C.: Effects of epidermal cell shape and pigmentation on optical properties of *Antirrhinum* petals at visible and ultraviolet wavelengths. *Plant Physiol.*, 1996, **112**: 879-888.
8. Hodáňová D.: Leaf optical properties. W: Photosynthesis during leaf development. Wyd.: Šesták Z., Academia, Praha, 1985, 107-127.
9. Kharouk V. I., Middleton E. M., Spencer S. L., Rock B. N., Williams D. L.: Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimate in the boreal ecosystem. *Water Air Soil Pollut.*, 1995, **82**: 483-497.
10. Larcher W., Lutz C., Nagelle M., Bodner M.: Photosynthetic functioning and ultrastructure of chloroplasts in stem tissues of *Fagus sylvatica*. *J. Plant Physiol.*, 1988, **132**: 731-737.
11. Larcher W., Nagelle M.: Changes in photosynthetic activity of buds and stem tissues of *Fagus sylvatica* during winter. *Trees*, 1992, **6**: 91-95.
12. Lei T. T., Tabuchi R., Kitao M., Koine T.: Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiol. Plant.*, 1996, **96**: 411-418.
13. Nicolai V.: The bark of trees, thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia*, 1986, **69**: 148-160.
14. Pilarski J.: Content of chlorophyllous pigments in shoot bark and leaves in *Syringa vulgaris* L. *Bul. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.*, 1984, **32**: 415-423.
15. Pilarski J.: Optical properties of bark and leaves of *Syringa vulgaris* L. *Bul. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.*, 1989, **37**: 253-260.
16. Pilarski J.: Photosynthesis in shoots and leaves of *Syringa vulgaris* L. *Bul. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.*, 1989, **37**: 261-269.
17. Pilarski J.: Intensity of oxygen production in the process of photosynthesis in shoots and leaves of lilac (*Syringa vulgaris* L.). *Acta Physiol. Plant.*, 1993, **15**: 249-256.
18. Pilarski J.: Gradient of photosynthetic pigments in the bark and leaves of lilac (*Syringa vulgaris* L.). *Acta Physiol. Plant.*, 1999, **21**: 365-373.
19. Pilarski J.: Diurnal and seasonal changes in the intensity of photosynthesis in stems of lilac (*Syringa vulgaris* L.). *Acta Physiol. Plant.*, 2002, **24**: 29-36.
20. Pilarski J., Kocurek M.: The content of photosynthetic pigments and the light conditions in the fruits and leaves of sweet pepper. *Acta Physiol. Plant.*, 2005, **27**: 173-182.
21. Pfanz H., Aschan G.: The existence of bark and stem photosynthesis in woody plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological approach. *Ecology*, 2001, **62**: 477-510.
22. Ricardson A. D., Berlyn G. P., Duigan S. P.: Reflectance of Alaskan black spruce and white spruce foliage in relation to elevation and latitude. *Tree Physiol.*, 2002, **23**: 537-544.
23. Schmidt J., Batic F., Pfanz H.: Photosynthetic performance of leaves and twigs of evergreen holly (*Ilex aquifolium* L.). *Phyton*, 2000, **40**: 179-190.
24. Smith H.: Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family. W: Photomorphogenesis in Plants; Wyd.: Kendrick R.E., Kronenberg G.H.M., Kluwer Academic Press., Dordrecht, 1994, 377-416.
25. Solhaug K. A., Gauslaa Y., Haugen J.: Adverse effects of epiphytic crustose lichens upon stem photosynthesis and chlorophyll of *Populus tremula* L. *Bot. Acta*, 1995, **108**: 233-239.
26. Tichá I.: Ontogeny of leaf morphology and anatomy. W: Photosynthesis during leaf development; Wyd.: Šesták Z., Academia, Praha, 1985, 16-50.
27. Tokarz K., Pilarski J.: Optical properties and the content of photosynthetic pigments in the stems and leaves of apple-tree. *Acta Physiol. Plant.*, 2005, **27**: 183-191.
28. Vogelmann T. C.: Plant tissue optics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1993, **44**: 231-251.

IRRADIANCE DISTRIBUTION IN LEAVES AND SHOOTS OF LIGNIFIED
AND HERBACEOUS PLANTS

Summary

Researches of optical properties of leaves and shoots were conducted in a range of 400–1100 nm (PAR and NIR) on the herbaceous plants: Japanese knotweed and topinambur as well as on lignified ones: birch and beech. The shoots from trees at different ages were examined. The measurements included reflection, absorption, and transmission of irradiance. In the leaf's reflection in the PAR range equals 7–12%, absorption 63–87%, and transmission 5–26%. In the shoots of herbaceous plants, the reflection equalled 14–17%, and then irradiation was almost totally absorbed during penetration through tissues in the direction of the pith. In the case of trees, reflection and absorption of cork were increasing with the age of shoots but transmission to living bark was decreasing. Spectral curves of herbaceous plants were very similar, but in the case of trees, there were observed significant differences in the PAR and NIR range. The results show that light conditions preceding photosynthesis in shoots of herbaceous plants are the same as in their leaves. In lignified shoots, light conditions in chlorenchyma are less favourable because of the relative high value of absorption from the cork.

Praca wpłynęła do Redakcji 23 XI 2005 r.