

WŁAŚCIWOŚCI OPTYCZNE LIŚCI DRZEW I KRZEWÓW

Optical properties of tree and shrub leaves

Marian C ZARNOWSKI

Summary. Green plant leaves are characterized by 4 essential optical properties: reflectance (R), transmittance (T), absorptance (A), and scattering (S) of irradiation. The leaves are structurally and functionally well adjusted to the absorption of solar irradiation in the 400–700 nm range. The photosynthetic rate in leaves depends on absorptance of the quantum irradiation and changes with wavelength.

Determination of spectral properties (reflectance – R and transmittance – T) of leaves of various plant species can be carried out using the LI-1800–12S external integrating sphere. The sphere is designed for use with an LI-1800 portable spectroradiometer (300–1100 nm) and LI-1800–10 quartz fibre optic probe (LI-COR, USA). The spectral absorptance (A) is calculated from the formula: $A = 1 - R - T$.

Considerable changes in the optical properties of tree and shrub leaves in the vegetation season have been observed. Physiologically active green leaves are characterized by the following optical properties: high absorptance in the PAR range (70–90%), high reflectance (45%) and transmittance (45%) in the near infrared, maximum PAR absorptance in the blue and red ranges and a decrease in absorptance in the green range, maximum PAR reflectance and transmittance at wavelengths from 540–560 nm, reflectance of the leaf blade underside higher by a few per cent.

Owing to the degradation of chlorophyll and changes of colouring, tree and shrub leaves in the autumn have completely changed spectral characteristics. They still absorb in the blue range (400–500 nm) but with increasing wavelength the absorptance of irradiation gradually decreases.

Key words: optical properties, reflectance, absorptance, transmittance, tree and shrub leaves.

Prof. dr hab. Marian Czarnowski, Zakład Fizjologii Roślin im. Franciszka Górskiego, Polska Akademia Nauk, ul. Sławkowska 17, 31–016 Kraków

WSTĘP

W spektrum elektromagnetycznym Słońca wyróżniamy promieniowanie gamma (γ), rentgenowskie (x), ultrafioletowe (UV), widzialne (światło), podczerwone (IR) i fale radiowe. Wysokoenergetyczne promieniowanie o długości fali poniżej 200 nm jest absorbowane przez atmosferę i praktycznie nie dociera do powierzchni Ziemi. Większość słonecznego promieniowania ultrafioletowego (200–400 nm) pochłaniają niższe warstwy atmosfery tworzące na wysokości około 25 km tzw. ozonosferę. Ultrafiolet stanowi około 1,5% w całkowitym promieniowaniu słonecznym docierającym do powierzch-

ni Ziemi. Szkodliwy wpływ promieniowania ultrafioletowego na rośliny (i inne organizmy żywe) może być spodziewany, jeżeli ochronna warstwa, którą stanowi ozonosfera będzie dalej uszkadzana przez freony i halony (rozkładają cząsteczki ozonu) i po powstaniu tzw. „dziury ozonowej” wzrośnie natężenie napromieniowania ultrafioletowego o ponad 7% w całkowitym strumieniu energii słonecznej docierającej do powierzchni Ziemi [6, 8; 15–18, 23].

Podczas dnia słonecznego promieniowanie widzialne (380–780 nm) jest nieznacznie absorbowane przez tlen i ozon, natomiast podczerwień (odczuwana w postaci ciepła) jest absorbowana przez parę wodną i dwutlenek węgla w at-

mosferze. Zachmurzenie bardzo silnie redukuje natężenie całkowitego napromienowania słonecznego docierającego do ekosystemów roślinnych.

Spektrum białego światła słonecznego obejmuje promieniowanie: fioletowe (380–420 nm), niebieskie (420–490 nm), zielone (490–570 nm), żółte (570–590 nm), pomarańczowe (590–630 nm) i czerwone (630–780 nm, przy czym powyżej 700 nm jest tzw. daleka czerwień albo bliska podczerwień).

Spektrum biologicznie czynne obejmuje napromienowanie słoneczne w zakresie długości fali od 200–1000 nm. Jednakże w procesie fotosyntezy roślin zielonych jest wykorzystywane napromienowanie głównie w zakresie od 400–700 nm, które w ekofizjologii roślin jest nazwane promieniowaniem fotosyntetycznie czynnym (*Photosynthetically Active Radiation*, PAR). Udział PAR w całkowitym napromienowaniu słonecznym (300–3000 nm) wynosi średnio 45% [5–9, 34].

Energia słoneczna charakteryzuje się dwoma podstawowymi parametrami fizycznymi: długością fali i natężeniem napromienowania. Spektrometrią pozwala na określenie zarówno spektralnego natężenia napromienowania słonecznego padającego na ekosystemy roślinne, jak i spektralnej refleksji, transmisji i absorpcji napromienowania przez zielone liście. Powyższe parametry optyczne stanowią frakcje strumienia energii słonecznej, która może być odbita, przepuszczona, zaabsorbowana i rozproszona w zależności od wskaźnika pokrycia liściowego w zespołach roślinnych [8,23]. Każda z tych frakcji strumienia napromienowania może być odnoszona do pojedynczej długości fali, do zakresu określonego spektrum lub też może być średnią wartością specyficznego zakresu długości fali (np. 400–700 nm, PAR).

Hodáňová [23] podaje, że relacje pomiędzy absorpcją, refleksją, transmisją i rozproszeniem określają optyczne właściwości liścia, które zmieniają się, podobnie jak inne fizjologiczne cechy, z wiekiem liścia i jego umiejscowieniem na odpowiednim poziomie rośliny. Każdy z tych parametrów spektralnych jest ważnym wskaźnikiem reakcji liścia na napromienio-

wanie słoneczne jako wynik filogenezy, adaptacji do różnych środowisk i aktualnego stanu fizjologicznego roślin.

WYKORZYSTANIE ENERGII SŁONECZNEJ W PROCESACH FIZJOLOGICZNYCH ROŚLIN

Właściwości optyczne roślin zależą od kierunku padającego promieniowania (Słońce – geometria liścia), stosunku promieniowania bezpośredniego do rozproszonego (warunków atmosferycznych), adaptacji roślin do siedlisk nasłonecznionych lub ocienionych, fazy wzrostu oraz od morfologii i anatomii liści [20, 23, 42]. Są to główne czynniki różnicujące absorpcję napromienowania między gatunkami i odmianami roślin. Zaabsorbowana energia kwantów napromienowania słonecznego przez zielone liście spełnia dwie podstawowe funkcje fizjologiczne – jest wykorzystywana w procesach fotosyntezy, wzrostu i rozwoju w czasie ontogenezy oraz utrzymuje termodynamiczny bilans z otoczeniem rośliny [23].

Absorpcja energii słonecznej przez tkanki liści, komórki i ich organele jest najważniejszą właściwością optyczną liścia. Odpowiedź liści na promieniowanie ultrafioletowe (250–400 nm, UV), fotosyntetycznie czynne (400–700 nm, PAR) i podczerwone (powyżej 700 nm, IR) jest silnie zróżnicowana.

Promieniowanie ultrafioletowe (UV-C od 250–280 nm, UV-B od 280–320 nm, UV-A od 320–400 nm) jest absorbowane przez woski kutykularne i epidermę liścia, tak więc prawie nie dociera do głębszych warstw liścia, gdzie zachodzą procesy metaboliczne. Dostatecznie gruba epiderma liścia (przez którą transmisja UV do komórek tkanki miękkowej jest niższa niż 10 %), chroni przed destrukcją kwasu dezoksyrybonukleinowego (DNA), inaktywacją enzymów, inhibicją syntezy chlorofilu oraz przed redukcją podziałów komórkowych, co oczywiście wywiera wpływ na wzrost i akumulację biomasy roślinnej [23].

U roślin wyższych absorpcja energii przebiega głównie w zakresie promieniowania fotosyntetycznie czynnego (400–700 nm, PAR) stanowiąc 70–90% padającego PAR, natomiast w

bliskiej podczerwieni (IR) następuje przede wszystkim silna refleksja (około 45%) i silna transmisja (około 45%) promieniowania w zakresie od 700–1350 nm. Długofalowe spektrum absorpcyjne zależne od roztworów wodnych w komórkach tkanek liścia posiada 3 maksima przy długościach fali 1450, 1950 i 3000 nm. Powyżej 3000 nm liść absorbuje promieniowanie prawie całkowicie [23].

Fotoreceptorami promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) w liściu są przede wszystkim chlorofile (*a* i *b*) z maksimum absorpcji w zakresie 400–500 nm i 600–700 nm (65–75% ogólnych barwników) i karotenoidy (karoteny i ksantofile, absorpcja od 350–500 nm).

Dalszymi fotoreceptorami są: system fitochromowy (z maksimum absorpcji P_r – 660 nm, P_{fr} – 730 nm) i flawoproteiny (z maksimum przy 370 i 450 nm) [1, 7, 23, 25, 35, 40]. Spektra absorpcyjne mogą być modyfikowane przez obecność w liściach również barwników towarzyszących jak np. antocyjany [6, 7, 25, 32, 33, 45].

Zapotrzebowanie na energię dla każdej reakcji biofizycznej i biochemicznej mieści się w zakresie od $1,25\text{--}5,0 \times 10^5 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1}$, co stanowi ekwiwalent energii zawartej w napromieniowaniu kwantowym w zakresie długości fali od 237–950 nm [23].

Absorpcja PAR przez zielone organa roślin jest pierwszym etapem procesu fotosyntezy, w którym energia kwantów ulega konwersji na energię chemiczną, wykorzystywaną do wiązania CO_2 , w efekcie czego powstają związki organiczne biomasy roślinnej. Produkty fotosyntezy stanowią materiał budulcowy i źródło energii dla życia i rozwoju świata ożywionego na Ziemi. Hodáňová [23] podaje, że zielone liście mogą w procesie fotosyntezy zamieniać maksymalnie 27% energii z zaabsorbowanego PAR lub 12% całkowitego napromieniowania słonecznego. Jednakże u większości gatunków roślin bezpośrednio w procesie fotosyntezy zostaje wykorzystane tylko 1–5% zaabsorbowanej energii PAR [5–7].

Zaabsorbowana energia kwantów stymuluje również procesy fotoindukcyjne, jest regulatorem fotomorfogenezy, bierze udział w fotooddychaniu, syntezie barwników fotosyntetycznych,

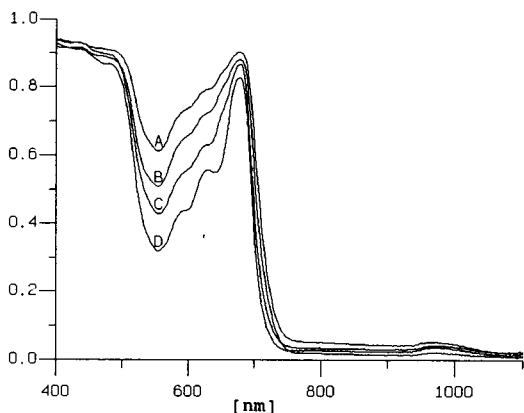
transformacji strukturalnej chloroplastów, w orientacji fototropicznej i fotonastycznej, modyfikuje rozwartość aparatów szparkowych i dyfuzję drobin CO_2 [2, 3, 23, 31, 33, 39, 40, 45]. Jednakże większa część zaabsorbowanego napromieniowania przez liście (około 90%) ulega rozproszeniu w postaci ciepła utajonego (poprzez transpirację liści) i ciepła odczuwalnego (gradient termiczny) oraz w postaci fluorescencji (około 2%) [7]. Dlatego też zachodzi interakcja pomiędzy spektralnym napromieniowaniem słonecznym a właściwościami optycznymi liścia poprzez absorpcję energii kwantów głównie w zakresie PAR i jej rozproszenie przede wszystkim w postaci ciepła.

Właściwości optyczne liści a nawet owoców różnych gatunków roślin były przedmiotem badań wielu autorów od ponad 70 lat [4, 10–14, 19–28, 30, 32, 36–38, 41, 43, 44]. Nowoczesna technika optyczna pozwala obecnie na szybkie i precyzyjne określenie spektralnych właściwości organów asymilacyjnych roślin.

Spektralną refleksję (*R*) i transmisję (*T*) liści określa się bezpośrednio w ekosystemie roślinnym lub też na liściach odciętych od roślin w laboratorium. Do tego celu stosuje się zewnętrzną integrującą sferę, połączoną za pomocą kwarcowego światłowodu z przenośnym spektrometrem LI-1800 (LI-COR, USA), rejestrującym w zakresie długości fali od 300–1100 nm z dokładnością co 2 nm [29]. Funkcjonowanie spektrometru opisuje Czarnowski [8]. Spektralną absorpcję (*A*) oblicza się ze wzoru: $A = 1 - R - T$. W optyce spektralnej są stosowane jednostki względne (bezwymiarowe) – stanowią one procent refleksji, absorpcji lub transmisji jako funkcji długości fali napromieniowania (standardowego) padającego na powierzchnię badanych liści.

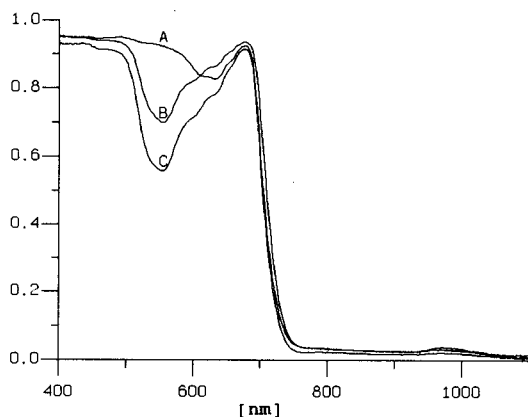
SEZONOWE ZMIANY WŁAŚCIWOŚCI OPTYCZNYCH LIŚCI

Sezonowe zmiany we właściwościach optycznych liści roślin wyższych (głównie w zakresie PAR) zależą od przemian fizjologicznych związanych z ilością i jakością barwników fotosyntetycznych. Badania własne autora artykułu



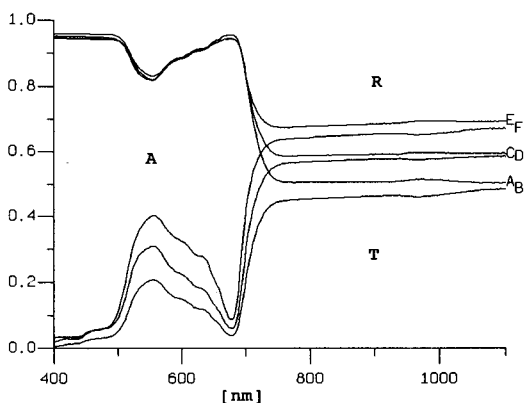
Ryc. 1. Względne spektra absorpcyjne młodych liści drzew w miesiącu maju. A – jasnozielony liść *Populus alba*, B – zielonożółty *Carpinus betulus*, C – żółtozielony *Quercus robur*, D – złocistożółty *Acer negundo auratum*.

Fig. 1. Fig. 1. Relative absorbance spectra of young tree leaves in May. A – light green leaf of *Populus alba*, B – greenish yellow leaf of *Carpinus betulus*, C – yellowish green leaf of *Quercus robur*, D – golden yellow leaf of *Acer negundo auratum*.



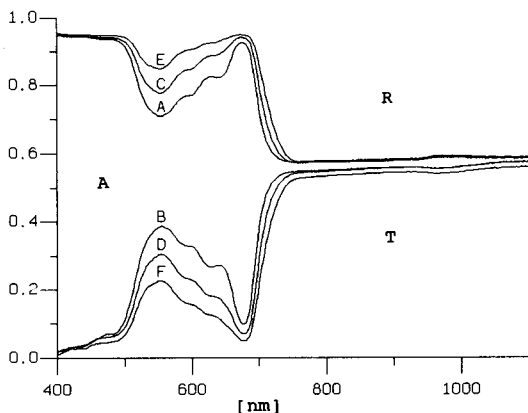
Ryc. 2. Względne spektra absorpcyjne młodych liści krzewów w miesiącu maju. A – purpurowy liść *Corylus avellana purpurea*, B – zielony *Syringa vulgaris*, C – jasnozielony *Corylus avellana*.

Fig. 2. Relative absorbance spectra of young shrub leaves in May. A – purple leaf of *Corylus avellana purpurea*, B – green leaf of *Syringa vulgaris*, C – light green leaf of *Corylus avellana*.



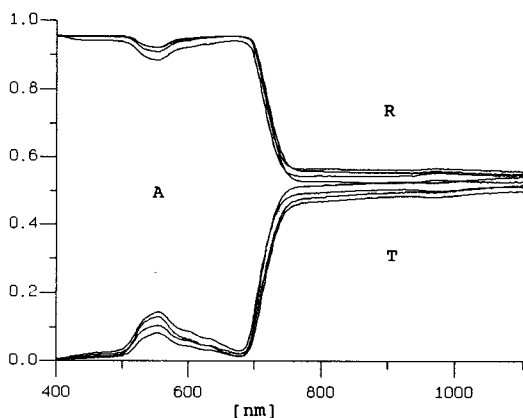
Ryc. 3. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) młodych liści drzew w miesiącu maju. A, B – refleksja i transmisja jasnozielonego liścia *Populus alba*; C, D – zielonożółtego *Carpinus betulus*; E, F – żółtozielonego *Quercus robur*.

Fig. 3. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A), and transmittance (T) of young tree leaves in May. A, B – reflectance and transmittance of a light green leaf of *Populus alba*; C, D – of a greenish yellow leaf of *Carpinus betulus*; E, F – of a yellowish green leaf of *Quercus robur*.



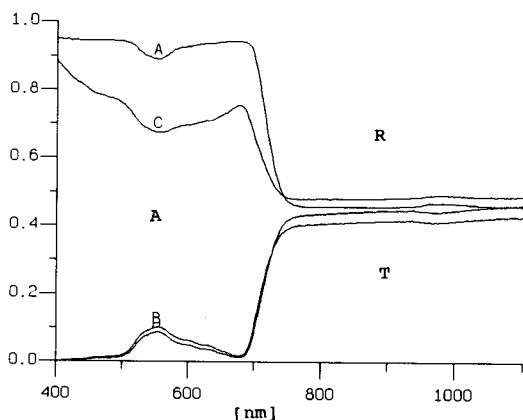
Ryc. 4. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) młodego złocistożółtego liścia *Acer negundo auratum* w miesiącu maju (A, B) oraz liści tej odmiany drzewa w lipcu, pochodzących: z zewnętrznej części korony – liścia żółtego (C, D) i z wewnętrznej części – liścia zielonożółtego (E, F).

Fig. 4. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A) and transmittance (T) of young golden yellow leaf of *Acer negundo auratum* in May (A, B) and leaves of this tree variety in July collected: from external part of the crown – yellow leaf (C, D) and from internal part of the crown – greenish yellow leaf (E, F).



Ryc. 5. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) ciemnozielonych liści drzew w miesiącu lipcu (*Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Tilia grandifolia*, *Ulmus campestris*).

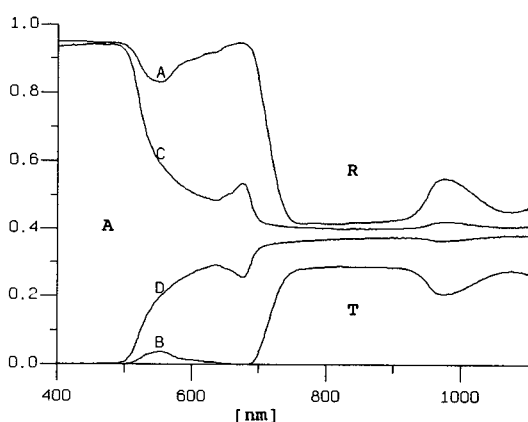
Fig. 5. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A) and transmittance (T) of dark green tree leaves in July (*Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Tilia grandifolia*, *Ulmus campestris*).



Ryc. 7. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) liścia *Populus alba* eksponowanego od górnej zielonej (A) i dolnej białozielonej (C) powierzchni blaszki liściowej w miesiącu lipcu.

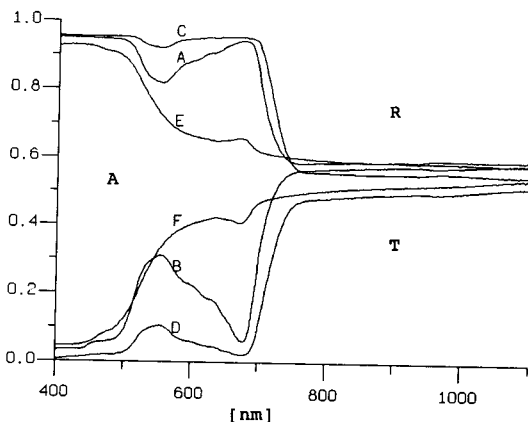
Fig. 7. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A) and transmittance (T) of *Populus alba* leaf irradiated from the adaxial green (A) and the abaxial light green (C) surface of the leaf blade in July.

[10] wykazały, że w okresie wzrostu (maj), kiedy liście są jeszcze cienkie i jasnozielone lub żółte, charakteryzują się one silniejszą absorpcją



Ryc. 6. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) grubych ciemnozielonych (A, B) oraz żółtych (C, D, po rozkładzie chlorofilu) liści *Ficus carica*.

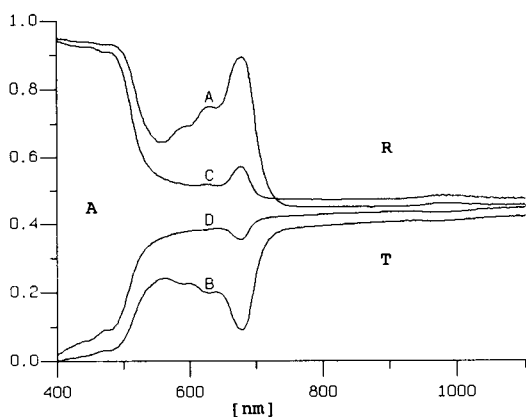
Fig. 6. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A) and transmittance (T) thick dark green (A, B) and yellow (C, D, after degradation of the chlorophyll) leaves in *Ficus carica*.



Ryc. 8. Sezonowe zmiany we właściwościach optycznych (R, A, T) liści *Carpinus betulus*. A, B – względna refleksja i transmisja zielonożółtego liścia młodego (maj); C, D – ciemnozielonego liścia (lipiec); E, F – żółtego liścia w jesieni (po rozkładzie chlorofilu).

Fig. 8. Seasonal changes in optical properties (R, A, T) in *Carpinus betulus* leaves. A, B – relative reflectance and transmittance of young greenish yellow leaf (May); C, D – dark green leaf, (July), E, F – of yellow leaf in autumn (after degradation of the chlorophyll).

napromieniowania w zakresie niebieskim i czerwonym oraz znacznym obniżeniem absorpcji w



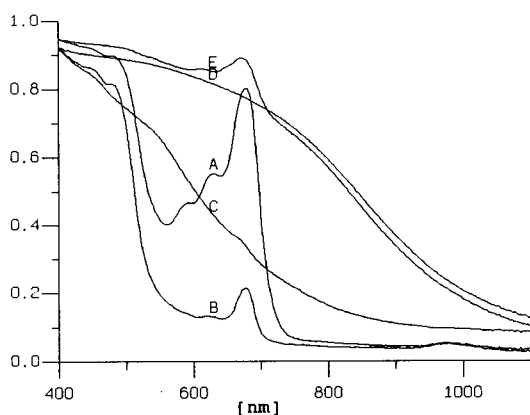
Ryc. 9. Względna spektralna refleksja (R), absorpcja (A) i transmisja (T) liści *Populus alba* w październiku. A, B – refleksja i transmisja zielonożółtego liścia; C, D – żółtego liścia.

Fig. 9. Relative spectral reflectance (R), absorbance (A), and transmittance (T) of *Populus alba* leaves in October. A, B – reflectance and transmittance of a greenish yellow leaf; C, D – of a yellow leaf.

zieleni (540–560 nm). Uwidacznia się to szczególnie u młodych jasnozielonych liści drzew *Populus alba*, zielonożółtych *Carpinus betulus*, żółtozielonych *Quercus robur* i żłocistożółtych *Acer negundo auratum* (ryc. 1A-D). Wśród krzewów, u purpurowo zabarwionych liści *Corylus avellana purpurea* obserwuje się tylko nieznaczny spadek absorpcji w zakresie pomarańczowoczerwonym (ryc. 2A) w stosunku do spadku absorpcji w zakresie zielonym u jasnozielonych liści *Corylus avellana* (ryc. 2C). W bliskiej podczerwieni (powyżej 700 nm) absorpcja napromieniowania u liści drzew i krzewów spada aż do wartości od 3–6% (ryc. 1, 2).

U omawianych gatunków drzew (*Populus alba*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur*) mimo różnego stopnia zabarwienia liści w okresie ich wzrostu, refleksja napromieniowania w zakresie od 400–700 nm (PAR) od górnej powierzchni blaszki liściowej jest prawie taka sama (ryc. 3R). Natomiast transmisja w zakresie PAR jest najwyższa u żółtozielonego liścia *Quercus robur* (ryc. 3F) a najniższa u jasnozielonego liścia *Populus alba* (ryc. 3B).

Na szczególną uwagę zasługują liście drzewa *Acer negundo auratum*, które stanowi ozdo-

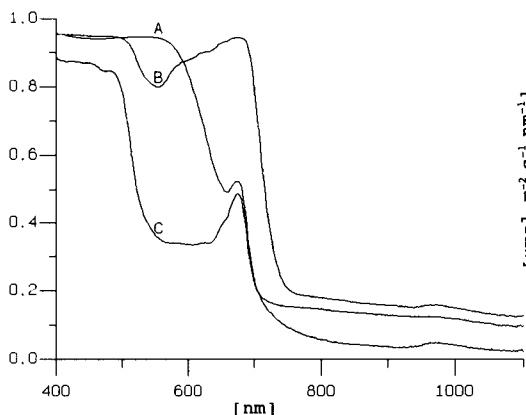


Ryc. 10. Względna spektralna absorpcja opadających w jesieni liści *Populus alba* o różnym zabarwieniu. A – liść zielonożółty, B – żółty, C – złotobrzowy, D – brązowy, E – brązowozielony.

Fig. 10. Relative spectral absorbance of coloured leaves of *Populus alba* declining in autumn. A – greenish yellow leaf, B – yellow leaf, C – golden brown leaf, D – brown leaf, E – brownish green leaf.

bę parków. W okresie wiosny cała korona tego klonu jesionolistnego posiada liście żłocistożółte, natomiast w lecie zewnętrzna część korony jest żółta a wewnętrzna zielonożółta. Te dwa rodzaje liści w okresie lata charakteryzują się różnymi właściwościami optycznymi (ryc. 4). W okresie wzrostu na początku maja żłocistożółte liście *Acer negundo auratum* charakteryzują się zarówno silną refleksją (zwłaszcza w zieleni, ryc. 4A) jak i wysoką transmisją w zakresie PAR (ryc. 4B). Natomiast w lecie liście zielonożółte posiadają mniejszą refleksję i transmisję (ryc. 4E, F) a zarazem większą absorpcję PAR niż liście żółte (ryc. 4C, D).

Czarnowski [10] wykazał, że w okresie lata fizjologicznie czynne, ciemnozielone liście drzew (ryc. 5) i krzewów charakteryzują się następującymi cechami optycznymi: wysoką absorpcją w zakresie PAR (70–90%); wysoką refleksją (około 45%) i wysoką transmisją (około 45%) w bliskiej podczerwieni; maksymalną absorpcją PAR w zakresie niebieskim i czerwonym oraz spadkiem absorpcji w zakresie zielonym; maksymalną refleksją i transmisją przy długości fali od 540–560 nm, chociaż w całym zakresie PAR wartości tych parametrów są zna-



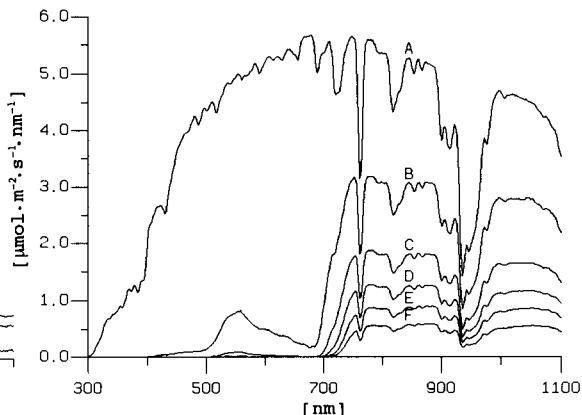
Ryc. 11. Względna spektralna absorpcja opadających w jesieni liści krzewów o różnym zabarwieniu. A – czerwony liść *Cornus alba sibirica*, B – zielony *Syringa vulgaris*, C – oliwkowozielony *Corylus avellana*.

Fig. 11. Relative spectral absorbance of coloured shrub leaves declining in autumn. A – red leaf of *Cornus alba sibirica*, B – green leaf of *Syringa vulgaris*, C – olive green leaf of *Corylus avellana*.

cznie mniejsze niż u młodych liści; wyższą o kilka procent refleksją dolnej powierzchni blaszki liściowej. Jeżeli jednak liście są grube jak np. u *Ficus carica*, to zwiększa się ich refleksja od kutykiuli górnej powierzchni blaszki w całym zakresie spektralnym (ryc. 6A) a zmniejsza transmisja napromieniowania (ryc. 6B). Opadające liście żółte (po rozkładzie chlorofilu) tego gatunku roślin wykazują znacznie mniejszą absorpcję a zarazem większą refleksję i transmisję napromieniowania powyżej 550 nm (ryc. 6C, D).

U liścia *Populus alba* eksponowanego od dolnej białozielonej powierzchni blaszki liściowej (ryc. 7C) występuje przeszło 3 krotnie wyższa refleksja w zakresie PAR niż eksponowanego od górnej strony blaszki liściowej (ryc. 7A). Natomiast w bliskiej podczerwieni występują tylko minimalne różnice w tych refleksjach.

Liście drzew i krzewów w okresie jesieni, na skutek rozkładu chlorofilu i zmiany zabarwienia mają zupełnie zmienioną charakterystykę spektralną (ryc. 8E, F). Absorbują jeszcze w zakresie niebieskim (400–500 nm), ale ze wzrostem długości fali absorpcja napromieniowania sukcesywnie spada. Tylko w bliskiej podczerwieni absorpcja jest wyższa niż w lecie. Sezono-



Ryc. 12. Spektralne natężenie napromieniowania kwantowego w dniu słonecznym (A) i jego transmisja (B – F) przez warstwę kolejno nakładanych na siebie zielonych liści (1–5) *Acer platanoides*.

Fig. 12. Spectral quantum irradiance on sunny days (A) and its transmittance (B – F) through a layer of *Acer platanoides* green leaves (1–5) laid in succession one upon the other.

we zmiany we właściwościach optycznych (R, A, T) liścia *Carpinus betulus* są przedstawione na ryc. 8. U drzew *Populus alba* liście w okresie jesieni przybierają zabarwienie zielonożółte, żółte, złotobrązowe i brązowozielone. W żywych jeszcze liściach zielonożółtych występuje absorpcja PAR w zakresach niebieskim i czerwonym (ryc. 9A, B, ryc. 10A), podczas gdy po rozkładzie chlorofilu u liści żółtych absorpcja spada silnie powyżej 520 nm (ryc. 9C, D, ryc. 10B). Przy dalszym rozkładzie karotenoidów i złotobrązowym zabarwieniu liści zmienia się charakterystyka absorpcji napromieniowania powyżej 530 nm (ryc. 10C). U liści brązowych i brązowozielonych obserwuje się wysoką absorpcję napromieniowania w zakresie PAR, która zmniejsza się z długością fali (ryc. 10D, E). Względna spektralna absorpcja opadających w jesieni liści krzewów o różnym zabarwieniu jest przedstawiona na ryc. 11.

Pomiary spektralnej transmisji napromieniowania przez warstwę kolejno nakładanych na siebie liści *Acer platanoides*, wykonane w zakresie długości fali od 300–1100 nm przy natężeniu napromieniowania słonecznego $3300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (w tym PAR $1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

wykazały, że tylko jeden liść przepuszcza napromieniowanie o natężeniu $1100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (w tym PAR tylko $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), natomiast przy 2 liściach następuje praktycznie wygaszenie transmisji w zakresie PAR (ryc. 12). Natomiast w bliskiej podczerwieni następuje przepuszczanie promieniowania ze zmniejszającą się intensywnością wraz z grubością warstwy liści. Transmisja napromieniowania przez liście drzew w bliskiej podczerwieni chroni je przy silnej insolacji przed przegrzaniem [10].

Powyższe dane świadczą, że liście roślin są strukturalnie i funkcjonalnie dobrze dostosowane do absorpcji napromieniowania słonecznego, szczególnie w ważnym fizjologicznie zakresie fotosyntetycznym (400–700 nm, PAR) oraz do mającej charakter ochronny refleksji i transmisji napromieniowania głównie w bliskiej podczerwieni (700–1100 nm, IR).

LITERATURA

- [1] BARBER J., HORLER D. N.H., CHAPMAN D. J. 1981. Photosynthetic pigments and efficiency in relation to the spectral quality of absorbed light. W: H. SMITH (red.), *Plants and the Daylight Spectrum*. Academic Press, London, New York, Toronto, ss. 341–354.
- [2] BASKIN T. I., IINO M. 1987. An action spectrum in the blue and ultraviolet for phototropism in alfalfa. *Photochem. Photobiol.* **46**: 127–136.
- [3] BIAŁCZYK J., LECHOWSKI Z. 1991. Ruchy heliotropowe organów roślinnych i ich znaczenie w produktywności roślin. Heliotropic plant organ movements and their influence on plant productivity. *Wiad. Bot.* **35**(3/4): 55–69.
- [4] BILLINGS W. D., MORRIS R. J. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *Amer. J. Bot.* **38**: 327–331.
- [5] CZARNOWSKI M. 1980. Fotosynteza a produktywność roślin warzywnych. Photosynthesis and productivity of vegetable plants. *Biul. Warsz.* **24**: 15–83.
- [6] CZARNOWSKI M. 1983. Promieniowanie fotosyntetycznie czynne. Photosynthetically active radiation. *Wiad. Bot.* **28**: 9–26.
- [7] CZARNOWSKI M. 1984. Spektralna wydajność fotosyntezy roślin wyższych. Spectral efficiency of photosynthesis in higher plants. *Wiad. Bot.* **28**: 9–26.
- [8] CZARNOWSKI M. 1993. Zastosowanie spektrometrii w ekofizjologii roślin. Application of spectroradiometry in plant ecophysiology. *Wiad. Bot.* **37**(1/2): 59–72.
- [9] CZARNOWSKI M. 1994. Spectral composition of solar irradiation incident upon plant ecosystems. W: J. GLIŃSKI, E. SIKORA (red.), *Climate of the cultivated field – agrophysical, agrometeorological and phytometrical problems. Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **405**.
- [10] CZARNOWSKI M. 1994. Spectral properties of tree leaves. W: J. GLIŃSKI, E. SIKORA (eds), *Climate of the cultivated field – agrophysical, agrometeorological and phytometrical problems. Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **405**.
- [11] CZARNOWSKI M., STARZECKI W. 1992. Spectral properties and CO₂ exchange of tomato fruits. *Photosynthetica*. **27**(4): 513–519.
- [12] DAUGHTRY C. S. T., BIEHL L. L. 1985. Changes in Spectral Properties of Detached Birch Leaves. *Remote Sensing of Environment* **17**: 281–289.
- [13] EHLERINGER J. 1981. Leaf absorptances in Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia* **49**: 366–370.
- [14] ELLER B. M., WILLI P. 1981. The significance of leaf pubescence for the absorption of global radiation by *Tussilago farfara* L. *Oecologia* **49**: 179–187.
- [15] ESTALELLA R. 1993. Słońce. PPWK, Warszawa, Wrocław.
- [16] FREDERICK J. E. 1990. Trends in atmospheric ozone and ultraviolet radiation: mechanisms and observations for the northern hemisphere. *Photochem. Photobiol.* **51**: 757–763.
- [17] FREDERICK J. E. 1993. Ultraviolet sunlight reaching the Earth's surface: a review of recent research. *Photochem. Photobiol.* **57**: 175–178.
- [18] FREDERICK J. E., Weatherhead E. C. and Haywood E. K. 1991. Long-term variations in ultraviolet sunlight reaching the biosphere: calculations for the past three decades. *Photochem. Photobiol.* **54**: 781–788.
- [19] FUKSHANSKY L. 1981. Optical properties of plant tissue. W: H. SMITH (red.), *Plants and the Daylight Spectrum*. Academic Press, London, ss. 21–40.
- [20] GATES D. M., KEEGAN H. J., SCHLETER J. C., WEIDNER V. R. 1965. *Spectral Properties of Plants. Applied Optics* **4**(1): 11–20.
- [21] GAUSMAN H. W. 1985. Plant Leaf Optical Properties in Visible and Near-infrared Light. *Texas Tech. Press Lubbock, Texas*.
- [22] GAUSMAN H. W. and ALLEN W. A. 1973. Optical parameters of leaves of 30 plant species. *Plant Physiol.* **52**: 57–62.
- [23] HODÁNOVÁ D. 1985. Leaf Optical Properties. W: Z. Šesták (red.), *Photosynthesis during Leaf Development*. Academia Praha, ss. 107–127.
- [24] HOLMES M. G. 1981. Spectral distribution of radiation within plant canopies. W: H. SMITH (red.), *Plants and the daylight spectrum*. Academic Press, London, ss. 147–158.
- [25] INADA K. 1980. Spectral Absorption Property of Pigments in Living Leaves and Its Contribution to Photosynthesis. *Jap. Jour. Crop. Sci.* **49**: 286–294.
- [26] LECKIE D. G. et al. 1989. Spectral Characteristics of Tree Components of Balsam Fir and Spruce Damaged by Spruce Budworm. *Forest Science* **35**(2): 582–600.
- [27] LEE D. W., GRAHAM R. 1986. Leaf Optical Properties of Rainforest Sun and Extreme Shade Plants. *American Journal of Botany* **73**(8): 1100–1108.
- [28] LEE D. W., SHARAD L. P. 1987. Leaf and Canopy Opti-

- cal Properties of Five Winter Crops in Maharashtra, India. *Tropical Agriculture* **64**(4): 329–332.
- [29] LI-COR. 1989. 1800–12S External Integrating Sphere and Power Supply. W: *LI-1800 Portable Spectroradiometer. Instruction Manual*. Lincoln, Nebraska, ss. 11.1–11.18.
- [30] LOOMIS W. E. 1965. Absorption of radiant energy by leaves. *Ecology* **46**: 14–17.
- [31] LUNDEGARDH H. 1966. Action spectra and the role carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plantarum* **19**: 754–769.
- [32] MCCREE K. J. 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.* **9**: 191–216.
- [33] MCCREE K. J. 1975. Practical applications of action spectra. W: H. SMITH (red.), *Light and plant development*. University of Nottingham, ss. 54–58.
- [34] MCCREE K. J. 1981. Photosynthetically active radiation. W: L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (red.), *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of Plant Physiology (New Series)* **12A**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 41–55.
- [35] MORGAN D. C., SMITH H. 1981. Non-photosynthetic Responses to Light Quality. W: L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (red.), *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of Plant Physiology (New Series)* **12A**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 109–134.
- [36] SHULL C. A. 1929. A spectroradiometric study of reflection of light from leaf surface. *Bot. Gaz.* **87**: 583–607.
- [37] SEYBOLD A. 1933. Über die Optischen Eigenschaften der Laubblätter. III. *Planta* **18**: 479–485.
- [38] SMITH H. (red.) 1981. *Plants and daylight spectrum*. Academic Press, London.
- [39] SEYFRIED M. 1989. Optical Radiation Interactions with Living Tissue. W: B. L. DIFFEY (red.), *Radiation Measurement in Photobiology*. Academic Press, London, San Diego, New York, Berkeley, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto, ss. 191–223.
- [40] ŠESTÁK Z. 1985. Chlorophylls and Carotenoids during Leaf Ontogeny. W: Z. ŠESTÁK (red.), *Photosynthesis during Leaf Development*. Academia Praha, ss. 76–127.
- [41] TERASHIMA I., SAEKI T. 1983. Light environments within a leaf. I. Optical properties of paradermal section of *Camellia* leaves with special reference to differences in the optical properties of palisade and spongy tissues. *Plant Cell. Physiol.* **24**: 1493–1501.
- [42] TICHÁ I. 1985. Ontogeny of Leaf Morphology and Anatomy. W: Z. ŠESTÁK (red.), *Photosynthesis during Leaf Development*. Academia Praha, ss. 16–75.
- [43] WILLSTATTER R., STÖLL A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Springer-Verlag, Berlin.
- [44] WOOLLEY J. T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiol.* **47**: 656–662.
- [45] ZEINALOV Y., MASLENKOVA L. 1980. Analysis of Action Spectra of Photosynthesis. *Photosynthetica* **14**: 512–516.