

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Anna Psychlová**

Jak anatomická stavba listu podmiňuje jeho optické vlastnosti.  
How does the leaf structure determine the leaf optical properties.

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Praha, 2019

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 5. 2019

Podpis:

**Poděkování:**

Mé poděkování patří zejména mé školitelce Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za neskutečnou trpělivost, motivaci a ochotu při vedení mé práce. Dále pak mé konzultantce prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za podnětná vyjádření, cenné rady a v neposlední řadě také Mgr. Evě Neuwirthové za optimismus a dobré nápady. Děkuji také mé rodině, která mě při psaní práce velmi podporovala.

**Abstrakt:**

Vnitřní struktura listu podmiňuje průchod záření listem a tím ovlivňuje jeho využití ve fotosyntéze. Záření dopadající na list může být odraženo, absorbováno nebo propuštěno. Odráživé vlastnosti listu jsou závislé na vlnové délce záření a na fyzikálních, strukturálních a chemických vlastnostech listu. V práci jsou krátce popsány spektrální metody, pomocí kterých se optické vlastnosti listů zkoumají. Práce se dále zaměřuje na anatomické struktury listu a jejich vliv na optické vlastnosti listu především ve viditelné oblasti spektra elektromagnetického záření (400-700 nm) a v oblasti blízkého infračerveného záření (700-2300 nm). Důraz je kladen na tyto anatomické vlastnosti a struktury listu: pokožka, kutikula, trichomy, struktura mezofylu, tloušťka listu, pohyb chloroplastů, obsah a distribuce chlorofylu. Cílem práce je shrnout dosud známé poznatky zabývající se touto problematikou.

**Klíčová slova:** struktura listu, optické vlastnosti, reflektance, podíl mezibuněčných prostor, přenos záření

## **Abstract**

An internal leaf structure determines the way the light passes through the leaf and, thus, in this way it affects the use of the light in photosynthesis. The light reaching the leaf can be reflected, absorbed or transmitted. Leaf reflectance properties depend on the wavelength of irradiation and on the physical, structural and chemical properties of a leaf. Thereinafter, this Bachelor thesis briefly describes spectral methods used to study leaf optical properties. Furthermore, the thesis focuses on leaf anatomical structures and their effect on leaf optical properties, mainly in visible region of electromagnetic radiation (400-700 nm) and in near-infra-red region (700-2300 nm). The emphasis is given to the following anatomical properties and structures: epidermis, cuticle, trichomes, mesophyll structure, leaf thickness, chloroplast movement, chlorophyll content and distribution. The aim of the thesis is to summarize current knowledge on this topic.

**Key words:** leaf anatomy, leaf optical properties, reflectance, intercellular spaces, radiative transfer

### **Seznam použitých zkratk:**

CAM - metabolismus kyselin u tučnolistých (Crassulacean Acid Metabolism).

DPZ – dálkový průzkum Země

FAR - fotosynteticky aktivní radiace

LAI - index listové plochy (leaf area index)

NIR - blízké infračervené záření (near infra-red)

REIP – Pozice inflexního bodu červeného okraje (red-edge inflexion point)

SWIR – krátkovlnné infračervené záření (short-wavelength infrared)

UV – ultrafialové záření (ultraviolet)

VIS – viditelné záření (visible spectrum)

# Obsah

Úvod.....	1
<b>1. Struktura listu v závislosti na prostředí.....</b>	<b>2</b>
1.1 Typy listu podle rozložení mezofylu .....	2
1.2 Adaptace listů na prostředí.....	3
1.3 Aklimace listů na různou ozářenost.....	5
<b>2. Optické vlastnosti listu .....</b>	<b>6</b>
2.1 Interakce záření se zemským povrchem.....	6
2.2 Interakce záření s listem rostliny .....	7
2.3 Metody měření optických vlastností listu .....	8
2.3.1 Spektrální křivka vegetace.....	9
2.4 Využití optických vlastností listu pro dálkový průzkum.....	11
<b>3. Vztah optických vlastností listu k jeho anatomii.....</b>	<b>13</b>
3.1 Pokožky a její deriváty .....	13
3.1.1 Kutikula a kutikulární vosky.....	14
3.1.2 Trichomy .....	17
3.2 Stavba mezofylu.....	17
3.2.1 Tloušťka listu.....	20
3.3 Distribuce a množství chlorofylu .....	22
3.4 Pohyb chloroplastů .....	23
<b>Závěr .....</b>	<b>26</b>
<b>Seznam použité literatury .....</b>	<b>27</b>

## Úvod

Každý povrch má specifickou spektrální charakteristiku. Spektrální projev vegetace závisí mimo jiné na anatomické struktuře povrchu i vnitřku listů, či obsahu různých látek v rostlině schopných se zářením interagovat, např. fotosyntetické pigmenty (Zemek, 2014), celulóza, lignin (Kokaly et al., 2009) a voda (Eitel et al., 2006; Huntjr a Rock, 1989).

Data pro spektrální analýzu vegetace se dají získat neinvazivně bez poškození rostliny, v terénu i v laboratoři. Pomocí analýzy spektrální křivky je možné hodnotit některé biochemické, strukturální a fyziologické vlastnosti zkoumané vegetace a tak sledovat její fyziologický stav (Albrechtová et al., 2017; Houborg et al., 2009; Moran et al., 1997; Zemek, 2014).

Záření dopadající na list rostliny podmiňuje vnitřní stavbu listu, obzvlášť u rostlin s proměnlivou distribucí záření (např. koruna stromů) se obvykle vyvíjejí listy, které se v některých parametrech vnitřní stavby liší (Niinemets et al., 2007) a diferencují se na slunné a stinné ekotypy.

Cílem práce je shrnout dosud známé poznatky o vlivu anatomické struktury listu rostliny na jeho optické vlastnosti. Úvodní část je věnována struktuře listů podle prostředí, ke kterému se rostliny adaptovaly, následováno vysvětlením interakce záření se zemským povrchem a listem rostliny. Dále se práce zabývá spektrálními metodami, pomocí kterých se zkoumají optické vlastnosti rostlin. Hlavní část práce je pak věnována anatomickým strukturám listu rostlin a jejich vlivu na optické vlastnosti listu.



# 1. Struktura listu v závislosti na prostředí

List se skládá, jako každý orgán těla rostlin, z pletiv krycích, základních a vodivých. Krycí pletiva sestávají z epidermis a jejích derivátů, tj. stomat, hydratod a trichomů. Základní pletiva jsou tvořena mezofylem. Vodivá pletiva jsou tvořena cévními svazky, které jsou obkrouženy pochvami cévních svazků a případně extenzemi sklerenchymu.

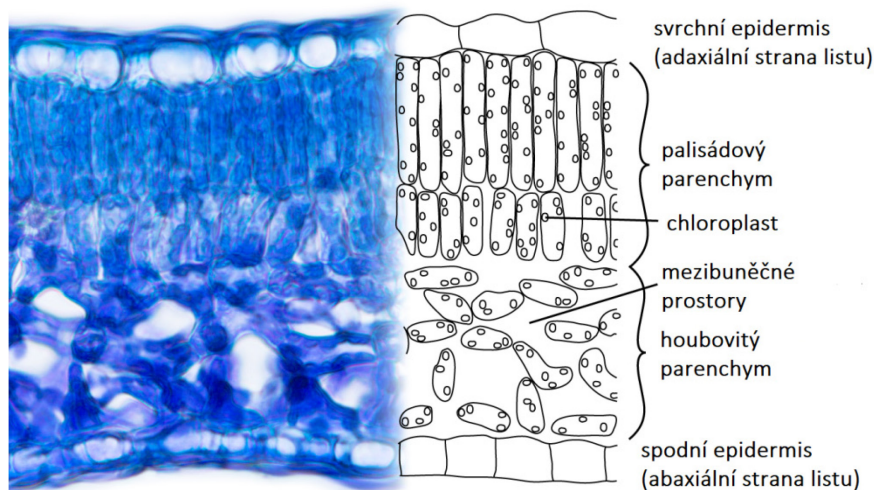
Detailnější aspekty vybraných anatomických struktur budou popsány v kapitole 3 v souvislosti s jejich vlivem na optické vlastnosti.

## 1.1 Typy listu podle rozložení mezofylu

Podle rozložení parenchymu dělíme listy na dorziventrální (též bifaciální), unifaciální a izolaterální nebo izobilaterální.

Dorziventrální list má jasně odlišitelnou svrchní a spodní stranu. Ve vnitřní struktuře dorziventrálního listu je jasně vidět hranice mezi palisádovým a houbovým parenchymem. Palisádový parenchym je na svrchní (adaxiální) straně listu a skládá se z buněk pravidelného, protáhlého válcovitého tvaru. Houbovitý parenchym se nachází na spodní (abaxiální) straně listu a skládá se z buněk nepravidelného tvaru, mezi kterými je značné množství mezibuněčných prostor (Obrázek 1). Adaxiální epidermis dorziventrálního listu terestrických rostlin bývá kryta silnější vrstvou kutikuly, než abaxiální strana epidermis a průduchy bývají lokalizovány na spodní straně epidermis. Často bývá i odlišný tvar epidermálních buněk svrchní a spodní pokožky, též se často pokožka na obou stranách dorziventrálního listu liší v přítomnosti a hustotě trichomů. Asymetrie stavby bifaciálního listu se projevuje na rozdílu mezi abaxiální a adaxiální odrazivostí listu.

Izolaterální list má palisádový parenchym pod svrchní i spodní pokožkou a houbovitý parenchym je uprostřed. Průřez listu je středově symetrický. Monofaciální (unifaciální) listy nemají rozlišený mezofyl a tedy ani svrchní a spodní stranu listu.



*Obr. 1. Řez dorziventrálním listem buku lesního. Tloušťka listu je přibližně 100  $\mu\text{m}$ . Data poskytnuta školitelkou. Autor obrázku Miroslav Barták.*

Symetrie struktury unifaciálního listu se pravděpodobně projeví na menším rozdílu abaxiální a adaxiální odrazivosti listu (Eng a Baranoski, 2007). Rozdíl je výraznější u bifaciálních listů, např. FAR je v rostlinách značně pohlcováno palisádovou vrstvou parenchymu, oproti houbovitému parenchymu (Vogelmann et al., 1989).

## 1.2 Adaptace listů na prostředí

Prostředí, ve kterém rostliny žijí, může ovlivnit přizpůsobení stavby listu v průběhu evoluce způsobem, který usnadňuje přežívání a úspěšnost druhu v daných podmínkách prostředí. Rozlišujeme několik typů adaptace listu k extrémním prostředím, kterým se budu věnovat v této podkapitole: hydromorfní, helomorfní, hygromorfní, mezomorfní, xeromorfní a sukulentní.

Hydromorfní adaptace listu se vyskytuje u rostlin žijících ve vodě. Hydromorfní rostliny mají odlišnou stavbu epidermis. Jelikož rostliny žijí ve vodě, není nutné list tolik chránit před vysycháním či nadměrným ozářením. Epidermis má tedy tenčí kutikulu a buněčné stěny pokožky jsou tenké. Voda pohlcuje velkou část záření a to, co dopadne na list, je třeba elektivně využít. Pokožka hydromorfního listu tedy často obsahuje chloroplasty, aby bylo záření efektivně pohlcováno. Jelikož se listy nacházejí ve vodě, tak ani nejsou nutné průduchy, neboť oxid uhličitý je přijímán difúzí skrz základní pokožkové buňky. Ve srovnání se suchozemskými druhy mají hydromorfní listy také výrazně redukována vodivá a mechanická pletiva.

Helomorfní listy se vyskytují u rostlin zamokřených půd a umožňují efektivní vedení kyslíku do kořenového systému, díky výrazným mezibuněčným prostorům v listu a řapíku, které vytvářejí kontinuum mezibuněčných prostor s aerenchymem primární kůry kořene. Hygromorfní listy se vyskytují u stinných a polostinných rostlin, mívají méně diferencovaný palisádový parenchym a tenčí listy. Mezomorfní listy jsou listy bez zvláštních adaptací.

Listy xeromorfního charakteru jsou typické u rostlin adaptovaných na prostředí s nedostatkem vody, kde je často zároveň nadměrná ozářenost, jako tomu je v aridních, semiaridních oblastech. Xeromorfní listy jsou drobnější, mají menší poměr povrchu listu ku objemu a menší vnitřní povrch listu, aby ztráty vody byly co nejmenší. Listy jsou často pokryté trichomy a vyztužené sklerenchymatickými pletivy. Kutikula xeromorfního listu bývá tlustá a pokrytá epikutikulárními vosky (Tabulka 1). Sukulentní listy jsou dužnaté, kde parenchymatické buňky mezofylu slouží jako zásobárna vody. List má tlustou epidermis a kutikulu. U listů xeromorfních a sukulentních je ještě obvyklá adaptace metabolismu fotosyntézy – mívají buď metabolický typ fotosyntézy C4 či CAM (Crasullacean Acid Metabolismus).

Mnou nastudované práce byly zaměřeny především na optické vlastnosti mezomorfních bifaciálních listů, často jsou studované i xeromorfní listy, avšak hydromorfní listy se v pracích vyskytovali spíše výjimečně.

	Hydromorfní	Xeromorfní
Čepel	Široká, plochá, velká tloušťka listu, vysoký poměr povrch/objem	Úzká, tlustá až válcovitá, menší poměr povrch/objem
Trichomy	Málo či žádné	Přítomny
Kutikula	Tenká	Tlustá
Epidermis	Normální	Ztloustlé sklerifikované stěny
Hypodermis	Žádná	Přítomna
Stomata	Svrchní strana	Spodní, v kryptách
Typ vnitřní struktury	Bifaciální	Převážně ekvifaciální (izolaterální)
Interceluláry	Velké-aerenchym	malé

Tabulka č.1 : Srovnání anatomické struktury hydromorfních a xeromorfních listů. Vypracováno podle (Votrubová, 2010).

### 1.3 Aklimace listů na různou ozářenost

Listy rostliny se mohou různým faktorům prostředí přizpůsobit během ontogeneze. Těmto ontogenetickým přizpůsobením říkáme aklimace. Například u různých rostlin můžeme pozorovat přizpůsobení na různé světelné podmínky i na jedné rostlině, což je velmi výrazné především u dřevin, kde je velký gradient ozářenosti uvnitř koruny. Takzvané slunné listy, které se vyvíjely při intenzivní ozářenosti, např. na vrcholku koruny stromu mají tyto strukturální atributy: menší povrch listu, větší tloušťku listu, hustší strukturu mezofylu, více diferencovaný palisádový parenchym s více vrstvami (Gamon a Surfus, 1999). Slunné listy mají i celou řadu fyziologických přizpůsobení, např. menší obsah chlorofylu, (Gausman, 1984) větší množství fotoprotektivních xantofylových pigmentů (Gamon a Surfus, 1999).

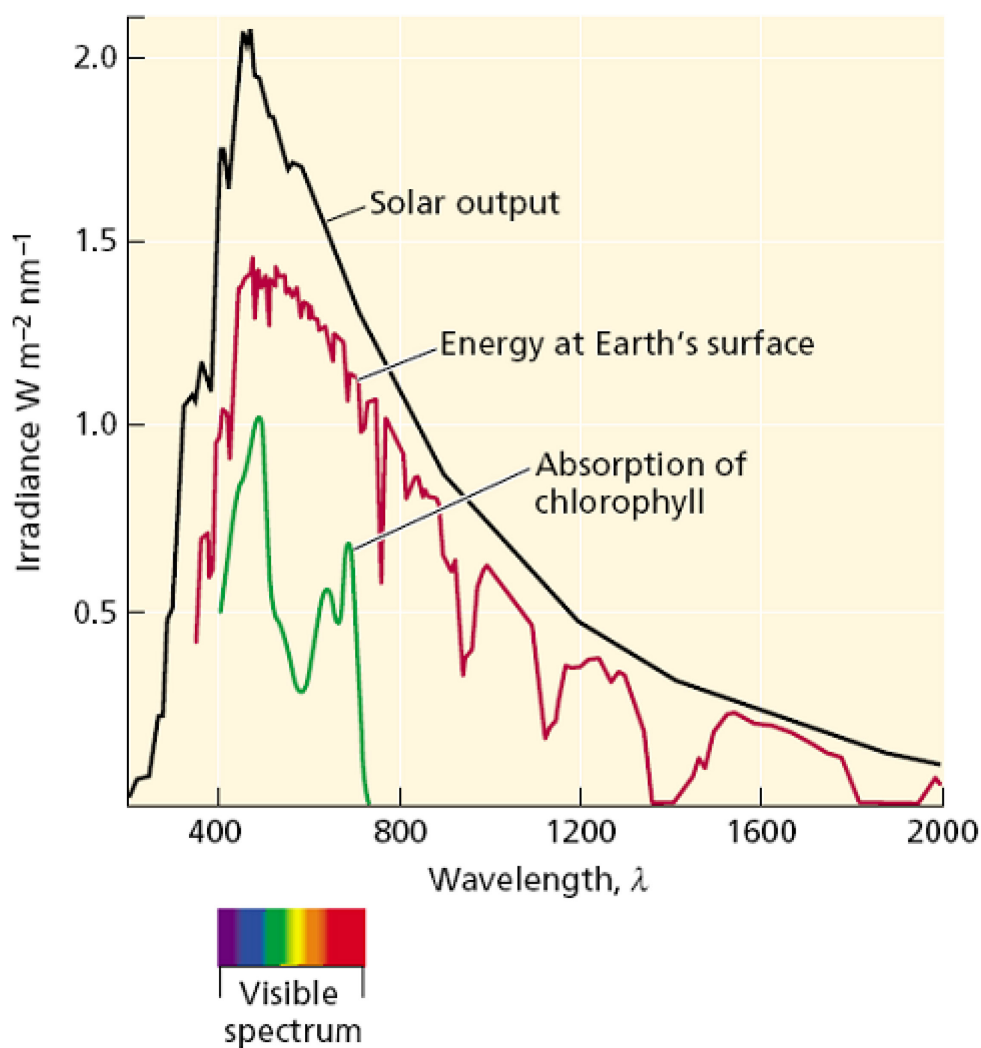
Stinné listy se obvykle vyskytují v podmínkách s nízkou intenzitou záření, například u dřevin uvnitř koruny stromu v zastíněné části koruny. Stinné listy jsou větší, ale tenčí, s menším počtem vrstev palisádového parenchymu nebo dokonce tento palisádový parenchym není dobře diferencován do pravidelných válcovitých buněk. Uspořádání chloroplastů ve stinných listech napomáhá efektivní fotosyntéze i při menším množství chlorofylu v listu (Lee et al., 1990), které tam je díky nižší hustotě mezofylu. Gausman (1984) pracoval s rostlinou *Citrus sinensis*, Gamon a Surfus (1999) pracovali s širokým spektrem rostlin a Lee et al. (1990) pracovali se 13 druhy rostlin z deštného pralesa adaptovaných na stinné podmínky (např. *Hoffmania refulgens*, *Leandra dichotoma*) a 12 druhů rostlin z tropického pralesa adaptovaných na slunné podmínky (např. *Brassaia actinophylla*, *Hibiscus tiliaceus*).

## 2. Optické vlastnosti listu

### 2.1 Interakce záření se zemským povrchem

Slunce vyzařuje elektromagnetické záření v celém spektru, od záření gama až na radiové vlny. Na povrch Země se dostane jen 47 % záření, které dopadlo na hranici zemské atmosféry, jelikož část záření je odražena od atmosféry zpět do vesmíru a část je pohlcena při průchodu záření atmosférou (Obrázek 2.). Infračervené záření je v atmosféře je absorbováno skleníkovými plyny, z nichž hlavní je vodní pára, jako jediný kondenzující plyn, a pak další nekondenzující plyny, jako je oxid uhličitý, metan, oxidy dusíku, ozón a další. Nekondenzující skleníkové plyny mají mnohem delší čas zdržení se v atmosféře v délce let až tisíců let, zatímco vodní pára jen několik dnů.

Záření dopadající na zemský povrch je především v rozsahu 100 nm - 1 mm a dělíme ho na záření ultrafialové (100-380 nm), záření viditelné (380-780 nm) a záření infračervené (780 nm - 1 mm). Ozonová vrstva ve stratosféře pohlcuje většinu ultrafialového záření velmi krátkých vlnových délek (méně než 240 nm). Oxid uhličitý pohlcuje střední a dlouhovlnné infračervené záření.



Obrázek 2. Spektrální křivka záření dopadajícího na zemský povrch. Svislá osa značí vyzářenou energii v jednotkách  $Wm^{-2}nm^{-1}$ . Vodorovná osa značí vlnovou délku v nanometrech. Černá křivka značí energii vyzářenou sluncem a dopadající na okraj atmosféry, červená křivka značí energii dopadající na povrch Země, zelená křivka značí pohltivost záření chlorofylem. Převzato z (Taiz a Zeiger, 2010).

## 2.2 Interakce záření s listem rostliny

Optické vlastnosti popisují interakci elektromagnetického záření se zkoumaným materiálem, tedy listem rostliny. Záření dopadající na list rostliny je listem částečně pohlceno (absorpce neboli pohltivost), částečně se od listu odráží (reflektance neboli odrazivost) a částečně listem projde (transmitance neboli propustnost). Energie viditelného záření vlnové délky 400-700 nm je rostlinami využívána při fotosyntéze, tuto část spektra nazýváme fotosynteticky

aktivní radiace, záření (FAR). FAR téměř odpovídá spektrálnímu rozsahu viditelným lidským okem (VIS). Spektrum v intervalu 700-1350 nm je blízké infračervené záření, dále nazýváno NIR (anglicky, near infra-red). NIR je rostlinami především odraženo, jen v určitých vlnových délkách je NIR listem absorbováno např. vodou či ligninem. (Obrázek 3). Krátkovlnné infračervené záření, dále nazýváno SWIR (anglicky, short-wavelength infrared) má vlnovou délku 1350 – 3000 nm (Gates et al., 1965).

Záření může také list opouštět v podobě fluorescence. U rostlin probíhá fluorescence především pomocí chlorofylu *a*. Chlorofyl *a* emituje fluorescenci po příjmu excitace z chlorofylu *b*, či po excitaci viditelným, nebo UV zářením. Měření fluorescence listu se využívá zejména při výzkumu fotosyntézy a může vypovídat o fyziologickém stavu listu a o procesech probíhajících ve fotosyntetickém aparátu (Kalaji et al., 2014; Lazár, 1999).

### **2.3 Metody měření optických vlastností listu**

Optické vlastnosti na úrovni listu lze měřit přístrojem nazývaným spektrometr v terénu i v laboratoři. Nejčastěji se tento přístroj používá pro laboratorní měření ve spojení s integrační sférou (Gates et al., 1965; Klančnik et al., 2014; Knapp a Carter, 1998), což je dutá koule vyrobená z vysoce odrazivého materiálu s několika vstupy pro zavedení zdroje světla, detektoru záření a vzorku. Dalším způsobem měření optických vlastností je využití kontaktní sondy (Albrechtová et al., 2017; Casa et al., 2015). Spektrometrem se sondou lze měřit pouze odrazivost, nikoliv světlo vzorkem propuštěné (Casa et al., 2015; Eitel et al., 2006). Kontaktní sonda má vlastní zdroj světla, čímž se snížila chyba měření způsobená rozptylem záření mezi zdrojem a vzorkem. Mezi další výhody kontaktní sondy patří možnost opakovaného měření bez poškození vzorku a snadná manipulace, což se využívá při měření v terénu (Wang et al., 2017).

Spektrometr s integrační sférou měří světlo odražené nebo propuštěné, záleží na umístění zdroje světla vzhledem ke vzorku. Pokud je zdroj záření naproti vzorku, měříme odrazivost. Pokud máme pořadí prvků soustavy – zdroj záření, list a pak senzor, měříme světlo propuštěné. Při měření spektrometrem s integrační sférou můžeme tedy získat kompletní optické vlastnosti listu, po dopočítání absorpce ze zjištěných hodnot odrazivosti a pro-

pustnosti listu, na rozdíl od kontaktní sondy, kterou změříme pouze odrazivost. (Albrechtová et al., 2017; Casa et al., 2015)

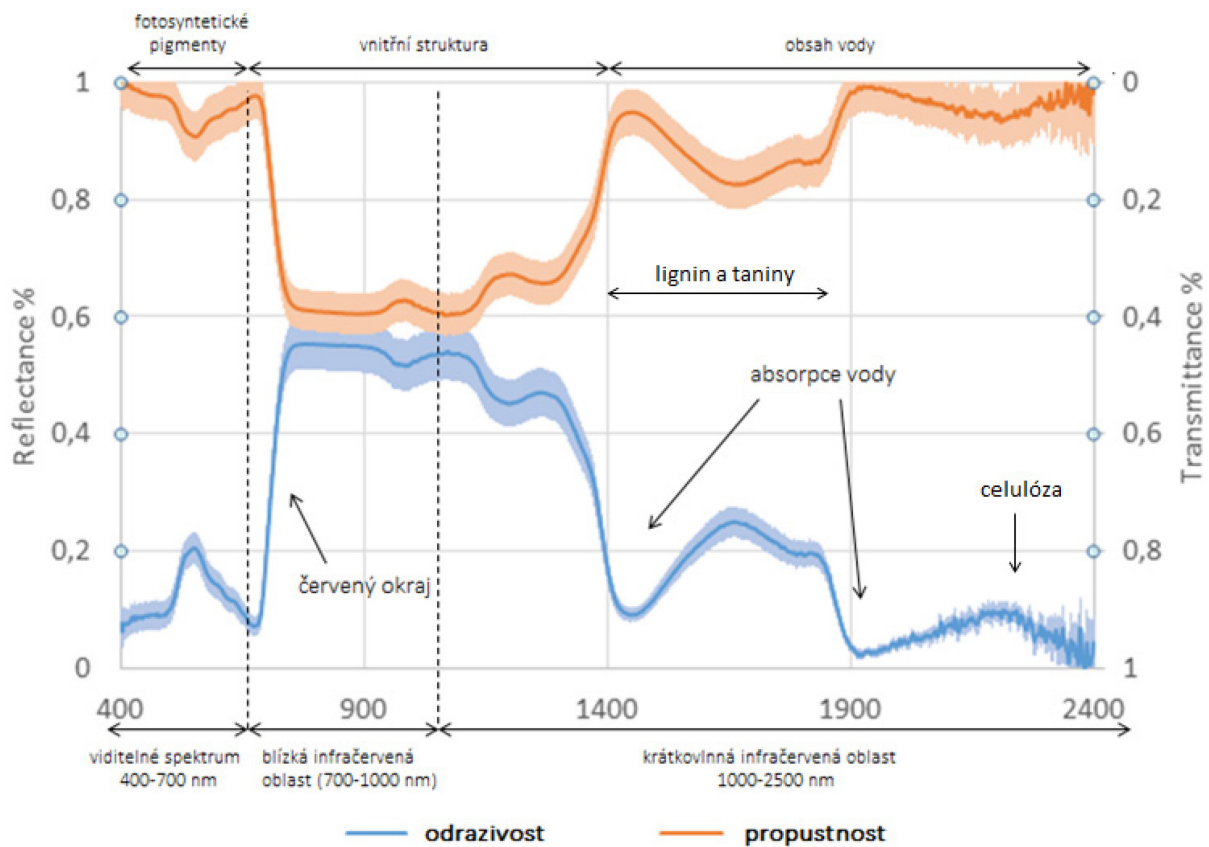
Naměřené hodnoty intenzity odraženého záření jsou vztaženy k bílé referenci, což je materiál Spectralon, který téměř dokonale odráží záření v celém spektru. Informace získané měřením spektrometrem jsou v podobě spektrální křivky, která ukazuje odrazivost vzorku ve všech měřených vlnových délkách. Hodnota naměřená od bílé reference se na spektrální křivce značí jako 100% odrazivost (Zemek a kol., 2014). Existují látky, které absorbují záření ve velmi specifických vlnových délkách, čímž dávají vznik tzv. absorpčním maximům. Absorpční maxima jsou místa, kde je minimální odrazivost. Mezi takové látky patří primárně fotosyntetické pigmenty (Kokaly et al., 2009; Ustin et al., 2009), ale i další látky, např. dříve zmíněný lignin či voda.

### **2.3.1 Spektrální křivka vegetace**

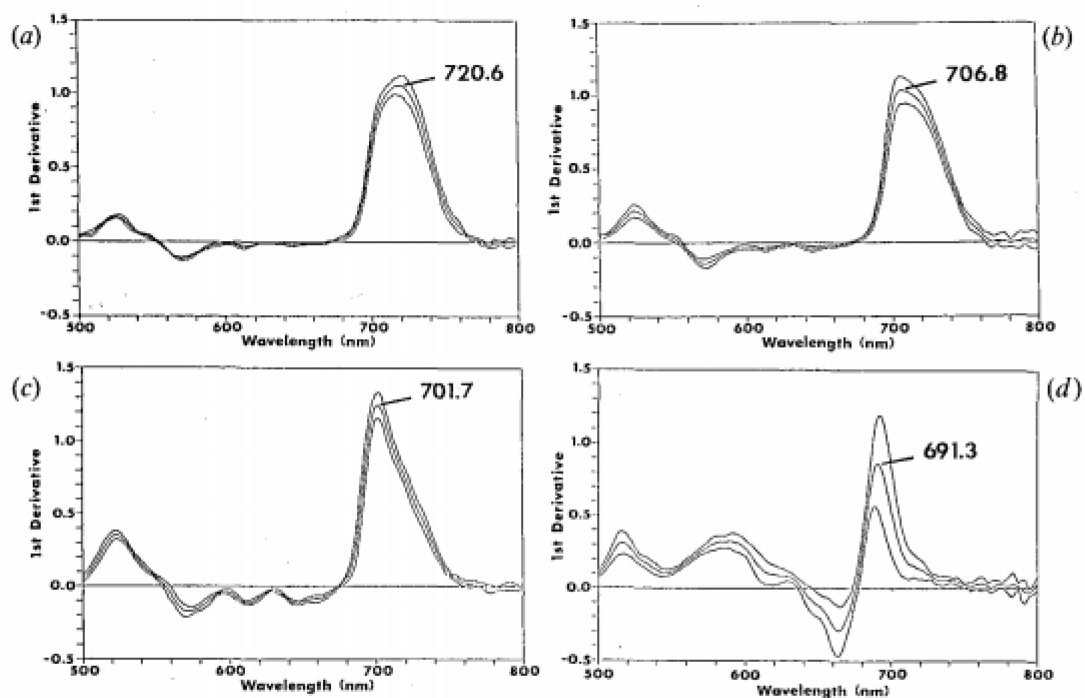
Spektrální křivky vegetace (Obrázek 3) vyznačují množství pohlceného a odraženého záření na měřeném úseku spektra. Ve viditelné části spektra (400-700 nm) pozorujeme silnou pohltivost záření fotosynteticky aktivními pigmenty (chlorofyly, karotenoidy) a xantofyly a to především v oblasti modrého a červeného záření. Ve vlnových délkách větších než 700 nm již není záření primárně pohlcováno fotosyntetickými pigmenty, pozorujeme tedy výrazné zvýšení odrazivosti a propustnosti. V oblasti 700–800 nm se nachází tzv. červený okraj (anglicky red edge), zde dochází ke zvýšení odrazivosti způsobené mnohými odrazy záření na rozhraní buněčných stěn. Pozice inflexního bodu červeného okraje (REIP, anglicky Red-edge inflexion point) je mimo jiné významná pro hodnocení zdravotního stavu vegetace (Ždímal et al., 2011). Posun REIP směrem do delších vlnových délek značí větší obsah chlorofylu v listu, což způsobuje rozšíření pásma pohltivosti v červené oblasti spektra. Posun REIP směrem ke kratším vlnovým délkám značí úbytek chlorofylu (Vogelmann et al., 1993; Ždímal et al., 2011) (Obrázek 4), což může být způsobeno končícím vegetačním obdobím rostliny, stresovým stavem rostliny či nepříznivým fyziologickým stavem rostliny (Ždímal et al., 2011).

V oblasti blízkého infračerveného záření je odrazivost podmiňována především vnitřní strukturou listu (Gates et al., 1965), zejména rozptylem a odrazem záření od stěn mezofylových buněk (Gausman a Allen, 1973). Ve SWIR jsou viditelné silné absorpční pásy vody, především okolo 1450 nm a 1940 nm.





Obr. 3. Spektrální křivka odrazivosti a propustnosti vegetace – příklad jehlic smrku ztepilého. Modrá křivka značí odrazivost, oranžová křivka značí propustnost. Stínovaná oblast odpovídá směrodatné odchylce průměru 10 měření. Šipky vyznačují intervaly vlnových délek se specifickou absorpcí vybraných organických látek a vody. Zdroj: vlastní zpracování na základě dat poskytnutých školitelkou.



Obr. 4. Posun červeného okraje podle obsahu chlorofylu. Křivka značí první derivaci křivky odrazivosti. Pozice inflexního bodu je v místě maxima funkce, číslo v místě maxima označuje polohu posunutého REIP. Na vodorovné ose je vlnová délka v nm. Svislá osa značí hodnoty první derivace křivky odrazivosti. Studie se zabývala listy javoru s různým obsahem chlorofylu: Obsah chlorofylu v listech byl pro graf a)  $0,048-0,052 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ , v grafu b)  $0,040-0,42 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ , c)  $0,018-0,022 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$  d)  $0,004-0,006 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ . S klesajícím obsahem chlorofylu se REIP posouvá ke kratším vlnovým délkám. Graf převzat z (Vogelmann et al., 1993).

## 2.4 Využití optických vlastností listu pro dálkový průzkum

Na úrovni listu můžeme pozorovat jak různé anatomické vlastnosti listu, tak jeho biochemické složení ovlivňují optické vlastnosti. Při získávání informací z odrazivosti celého porostu s využitím technik dálkového průzkumu Země (DPZ) hraje roli i struktura porostu, kterou je možné popsat různými parametry, např. indexem listové plochy. DPZ je způsob měření, kterým získáváme na dálku a bezkontaktně informace o záření, které je od zemského povrchu odraženo (Albrechtová et al., 2017; Zemek, 2014). Měření DPZ probíhá pomocí senzorů umístěných nad rostlinou či porostem v různé vzdálenosti, ať již staticky upevněných nad porostem nebo na dronech, letadlech či družicích. Kvalita naměřených dat záleží na rozlišení

snímacího zařízení a to nejen na rozlišení prostorovém, ale i radiometrickém, spektrálním a časovém (Zemek, 2014)

Prostorové rozlišení označuje rozměr nejmenších objektů, jehož hranice jsme schopni rozlišit. Prostorové rozlišení závisí především na okamžitém úhlu záběru a na výšce, ze které se obraz snímá (Zemek, 2014). Prostorové rozlišení úzce souvisí s velikostí pixelu snímaného obrazu. Radiometrické rozlišení popisuje citlivost senzoru, určuje tedy nejmenší možnou změnu v intenzitě měřeného signálu, kterou je senzor schopen zaznamenat (Zemek, 2014). Spektrální rozlišení popisuje šířku a počet pásem elektromagnetického spektra, které senzor zaznamenává. Spektrální rozlišení dělíme na multispektrální a hyperspektrální. Multispektrální rozlišení vzniká snímáním menšího počtu širokých spektrálních pásů (desítky až stovky nanometrů) (Govender et al., 2009; Landgrebe, 1999), mezi kterými se nacházejí mezery. Snímání velkého množství úzkých (méně než 5 nm širokých) na sebe navazujících pásů spektra se nazývá hyperspektrální rozlišení. Tím získáváme téměř kontinuální křivku odrazivosti. Časové rozlišení popisuje, jak často je pořizován snímek stejného území. Z hlediska studia vegetace jsou data vysokého časového rozlišení velmi důležitá pro možnost studia fyziologického stavu a funkce vegetace.

Pomocí DPZ získáváme informace na úrovni celé koruny stromy či porostu (Castro a Sanchez-Azofeifa, 2008; Kopačková, 2014; Lee et al., 1990). Data zjištěná pomocí DPZ lze využít ke zjišťování druhového složení, zalesněnosti i fyziologického stavu vegetace (Kupková et al., 2018)

### 3. Vztah optických vlastností listu k jeho anatomii

V této části práce se zaměřím na různé anatomické vlastnosti listu rostlin a jejich předpokládaný vliv na jeho optické vlastnosti. Nejprve se zaměřím na povrch listu, pokožku a její deriváty, dále budu pokračovat k mezofylu. Zde se zaměřím na rozdílnou stavbu mezofylu z hlediska ekotypu slunného a stinného listu a dále na rozmístění a pohyb chloroplastů. Zastoupení jednotlivých témat v literatuře je nerovnoměrné, tomu bude přizpůsobena i délka a podrobnost jednotlivých podkapitol. Optické vlastnosti vodivých pletiv se v nastudované literatuře nevyskytují. Obecně tato problematika nebyla dosud příliš intenzivně studována, neboť vyžaduje mezioborové znalosti.

#### 3.1 Pokožky a její deriváty

Listová čepel je kryta pokožkou (epidermis), která je většinou jednovrstevná a chrání list před nadměrnou ztrátou vody, patogeny a jinými faktory prostředí. Epidermis na svrchní (adaxiální) straně listu se liší stavbou od epidermis na spodní (abaxiální) straně listu. Buňky abaxiální epidermis mají obvykle tenčí vnější stěny a slabší vrstvu kutikuly. Dále se abaxiální a adaxiální epidermis liší v hustotě průduchů. Epistomatické listy mají průduchy pouze na svrchní straně listu, hypostomatické listy mají průduchy pouze na spodní straně listu a amfistomatické listy mají průduchy na obou stranách listu.

Literatury zabývající se vlivem samotné epidermis na optické vlastnosti listu není mnoho, avšak výsledky studií se v mnohém shodují. Od adaxiální epidermis se viditelné záření částečně odráží (Lin a Ehleringer, 1983). Zpětný odraz záření od abaxiální epidermis zvyšuje vnitřní rozptyl záření (Liakoura et al., 2003), a také snižuje propustnost záření listem (Lin a Ehleringer, 1983).

Studie prokazují, že epidermis zvyšuje odrazivost listu a snižuje propustnost i pohltivost viditelného záření (Lin a Ehleringer, 1983), zatímco UV-B záření je epidermis téměř veškeré pohlceno (Liakoura et al., 2003). Průchodem UV záření listy *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Arbutus andrachne* a *Arbutus unedo* se detailněji věnuje Liakoura et al. (2003). Z jejich studie plyne mimo jiné tento poznatek: Adaxiální epidermis efektivněji zabrání proniknutí záření

UV-A do listu oproti abaxiální epidermis. To ale může být způsobeno akumulací antokyanů s ochrannou funkcí proti UV-A záření.

Jeden z možných způsobů pozorování vlivu epidermis na optické vlastnosti listu je její odstranění a měření optických vlastností na listech před a po odstranění epidermis (Klančnik et al., 2016; Lin a Ehleringer, 1983). Tímto způsobem bylo zjištěno, že změna optických vlastností epidermis má výrazný vliv na optické vlastnosti celého listu. Podrobně se optickými vlastnostmi epidermis zabývá pouze studie Lin a Ehleringer (1983), jejich objev však stojí za zmínku, jelikož popisují vliv abaxiální i adaxiální epidermis nezávisle na sobě. Postupně odstraňovali epidermis na obou stranách dorziventrálních listů rostlin *Brassica oleracea* L. var. *botrytis*, *Cerastium tomentosum* L., *Petunia hybrida* a *Talinum paniculatum* a listy ozařovali také z obou stran. Za pomoci této metodiky došli k několika závěrům.

1. Při absenci adaxiální epidermis projde větší množství záření do listu, čímž se zvýší jak pohltivost, tak propustnost. Adaxiální epidermis záření odráží a tak není překvapivé, že při její absenci pohltivost a propustnost narůstá.
2. Při absenci epidermis na obou stranách listu dochází ke zvýšení množství prošlého záření, zatímco množství odraženého i pohlceného záření se snižuje (Lin a Ehleringer, 1983).
3. Záření dopadající na svrchní stranu listu bez epidermis má na absorpci a reflektanci podobný efekt jako záření dopadající na spodní stranu listu bez epidermis (Lin a Ehleringer, 1983).

Epidermis odráží nezanedbatelné množství záření od povrchu listu a záření, které listem prochází může být epidermis odraženo zpět do listu.

### **3.1.1 Kutikula a kutikulární vosky**

Kutikula je důležitá vnější bariéra rostlin, která pokrývá vnější povrch epidermálních buněk. Mezi hlavní funkce kutikuly patří ochrana rostlin před nadměrnou ztrátou vody (Domínguez et al., 2011; Heredia, 2003; Heredia-Guerrero et al., 2014), dále také ochraňuje rostlinu před mechanickým poškozením, škůdci a mikroorganismy (Domínguez et al., 2011; Heredia-Guerrero et al., 2014). Kutikula se skládá z kutinové matrix a kutikulárních vosků. Kutikulární vosky mohou být obsažené přímo v kutinové matrix (tzv. intrakutikulární vosky), či mohou

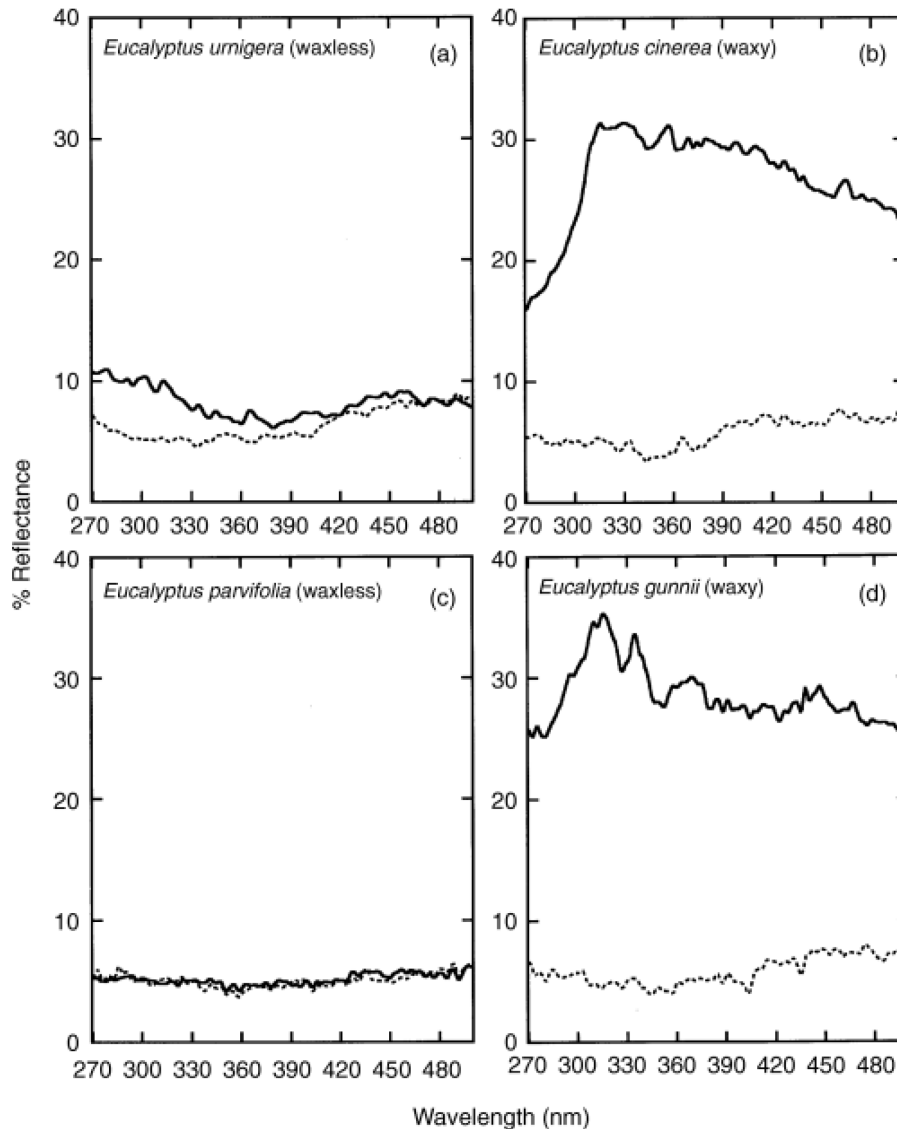
být na povrchu matrix tzv. epikutikulární vosky. Kutikulární vosky se skládají ze směsi alkanů, alkoholů, mastných kyselin, esterů a dalších látek (Heredia, 2003; Heredia-Guerrero et al., 2014).

Mnou nastudované práce se shodují na tom, že přítomnost epikutikulárních vosků zvyšuje odrazivost ve viditelné části spektra (Buschmann et al., 2012; Holmes a Keiller, 2002; Lin a Ehleringer, 1983). Epikutikulární vosky nejefektivněji zvyšují odrazivost UV záření (Clark a Lister, 1975; Domínguez et al., 2011; Heredia-Guerrero et al., 2014; Holmes a Keiller, 2002; Sims a Gamon, 2002), zatímco v NIR epikutikulární vosky neovlivňují odrazivost vůbec (Buschmann et al., 2012) nebo málo (Sims a Gamon, 2002).

Efektivní způsob zjišťování vlivu kutikuly spočívá v práci se stejnými listy před a po odstranění kutikuly (Buschmann et al., 2012; Clark a Lister, 1975; Holmes a Keiller, 2002; Lin a Ehleringer, 1983; Reicosky a Hanover, 1978). Studie Homes a Keiller (2002) se zabývala 45 druhy rostlin s variabilní strukturou listů včetně listů s přítomností výrazné vrstvy epikutikulárních vosků např: *Eucalyptus cinerea*, *Kalanchoe pumila*, *Eucalyptus gunnii*. Lin a Ehleringer (1983) pracovali se 4 druhy rostlin se snadno odstranitelnou epidermis a to rostliny *Brassica oleracea* L var *botrytis*, *Cerastium tomentosum* L., *Petunia hybrida* Vilm. a *Talinum paniculatum*. Buschmann et al (2012) pracovali s několika různými rostlinami, avšak kutikulární vosky odstraňovali pouze z rostliny *Brassica oleracea* L.

Prezence epikutikulárních vosků má z optických vlastností vliv především na odrazivost (Holmes a Keiller, 2002). Přítomnost epikutikulárních vosků zpravidla zvyšuje odrazivost především UV záření, méně pak ve viditelné části spektra a v NIR zanedbatelně, či vůbec. Dále byla zaznamenána pozitivní korelace mezi tloušťkou epikutikulárních vosků a odrazivostí ve vlnových délkách 270-500 nm (Holmes a Keiller, 2002). Kutikulární vosky rostliny *Brassica oleracea* (Brukev zelná) zvyšovaly odrazivost v měřených vlnových délkách 440 nm, 550 nm, 690 nm. Po odstranění voskové vrstvy byla odrazivost v těchto vlnových délkách nižší (Buschmann et al., 2012). Výsledky však nejsou vždy jednoznačné. Studie Holmes a Keiller (2002) pracovala s 45 druhy rostlin, listy přirozeně bez kutikulárních vosků, listy s kutikulárními vosky a dále s těmito listy po odstranění kutikulárních vosků. Reflektance listu eukalyptu s kutikulárními vosky (*Eucalyptus cinerea*, *Eucalyptus gunnii*) byla ve vlnové délce 270-500 nm vyšší v porovnání s listy eukalyptu přirozeně bez kutikulárních vosků (*Eucalyptus*

*urnigera*, *Eucalyptus parvifolia*) (Obrázek 5). Po odstranění vosků z *eucalyptus cinerea* bylo ve vlnových délkách 270 až 500 nm zaznamenáno snížení reflektance a to na úroveň velmi podobnou listům *eucalyptus urnigera* (Obrázek 5b,d). Odstranění kutikulárních vosků z listů klasifikovaných bez trichomů nemělo vliv na reflektanci ve vlnové délce 270-500 nm (Holmes a Keiller, 2002).



Obr. 5. Grafy spektrální reflektance listu blahovičnicku (eukalyptu) ve vlnové délce 270-500 nm. Na svislé ose je odrazivost v procentech. Na vodorovné ose vlnová délka v nanometrech. Graf a) a c) ukazuje reflektanční křivku druhů eukalyptů bez vosků na epidermis – *Eucalyptus urnigera*, *Eucalyptus parvifolia*. V graf b) a d) je reflektanční křivka druhů eukalyptů s vosky na epidermis – *Eucalyptus cinerea*, *Eucalyptus gunni*. Nepřerušovaná čára křivky grafu značí reflektanci listů před odstraněním vosků, přerušovaná čára křivky značí reflektanci po odstranění vosků. Grafy převzaty z Holmes a Keiller (2002).

Ochrana listu před UV zářením je jedna z funkcí kutikulárních vosků, UV záření je tedy epikutikulárními vosky efektivně odráženo. Toho by se dalo využít pro šlechtění plodin se zvýšenou tolerancí na UV-B záření, bez výrazného snížení pohltivosti nezbytného fotosynteticky aktivního záření (Holmes a Keiller, 2002).

### 3.1.2 Trichomy

Mezi hlavní funkce trichomů patří ochrana listu před nadměrnou ozářeností UV zářením ale i zářením fotosynteticky aktivním, které by jinak vedlo k přehřátí listu a poškození vnitřních struktur, zejména fotosyntetického aparátu. (Liakoura et al., 2003).

UV záření je trichomy především absorbováno, jak popsali u tří mediteránních dřevin se sklerofylními listy (*Quercus coccifera*, *Q. ilex*, *Arbutus andrachne* a *A.unedo*) Liakoura et al. (2003). Trichomy nejsou efektivní v odrážení UV záření (Holmes a Keiller, 2002), což bylo popsáno na zástupcích různých čeledí s různou intenzitou odění *Cistus (corbariensis,, populi-folius, skanbergii)*, *Lamium (flexuosum, galeobdolon, garganicum)*, *Nonea lutea*, *Primula, spp.*, *Tradescantia pallida*, *Viola hederacea*, *Salvia pratensis*. Trichomy mají vliv na odrazivost ve VIS (Holmes a Keiller, 2002), nicméně různé vlnové délky záření jsou odráženy s rozdílnou efektivitou. Holmes a Keiller (2002) zaznamenali efektivní odrážení vlnové délky 680 nm u listů s hustým oděním. V NIR není efekt trichomů na odrazivost jednoznačný (Sims a Gamon, 2002). Buschmann et al. (2012) nezaznamenali u *Stachys byzantina* výrazný vliv trichomů na odrazivost v NIR.

U celkem širokého spektra druhů rostlin s různými typy trichomů se studie shodují v nejmarkantnějším vlivu na odrazivost ve VIS oblasti spektra, kterou přítomnost trichomů zvyšuje.

## 3.2 Stavba mezofylu

Mezofyl je základní pletivo, které se nachází mezi svrchní a spodní pokožkou a vodivými pletivy. Hlavní funkce mezofylu je fotosyntéza. Mezofyl tvořen zejména parenchymatickými buňkami s chloroplasty. Mezofyl může být rozlišen na palisádový parenchym a houbovitý parenchym, což je pravidlem pro dorziventrální listy.

Palisádový parenchym se v listu vyskytuje pod adaxiální epidermis. Tvoří ho jedna či více vrstev válcovitých, protáhlých buněk. Díky tomuto tvaru se buňky dotýkají sousedních buněk

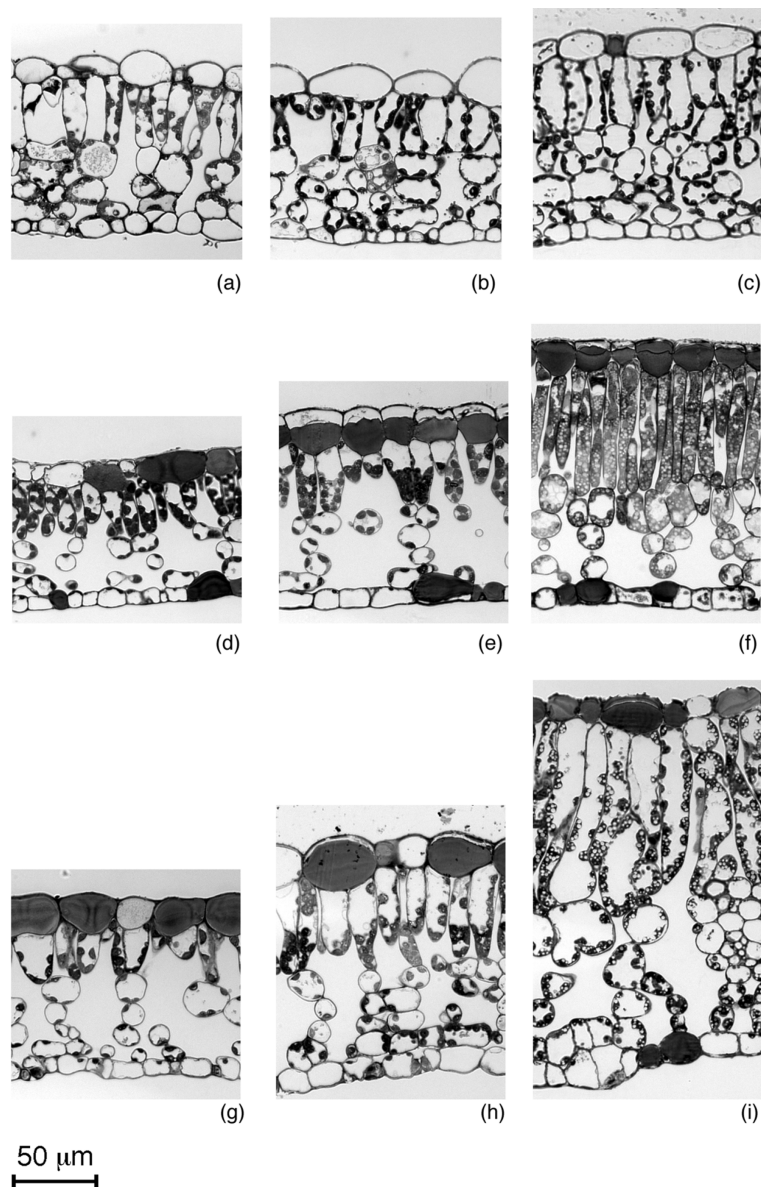


pouze malou částí buněčných stěn, což dává za vznik tenkým protáhlým mezibuněčným prostorům. Bifaciální listy obsahují více chlorofylu a karotenoidů v palisádovém parenchymu ve svrchní části listu, oproti houbovitému parenchymu umístěnému ve spodní části listu (Buschmann et al., 2012). Počet vrstev palisádového parenchymu závisí na druhu rostliny a na světelných podmínkách, ve kterých se list vyvíjel, např. slunné listy mají více vrstev palisádového parenchymu než listy stinné. Houbovitý parenchym se skládá z buněk nepravidelného, laločnatého tvaru, mezi kterými je značné množství mezibuněčných prostor (Hanba et al., 2002). V porovnání s palisádovým parenchymem má houbovitý parenchym více mezibuněčných prostor. Castro a Sanchez-Azofeifa (2008) zaznamenali zvyšující odrazivost se zvyšujícím se procentuálním zastoupením mezibuněčných prostor ve vlnové délce 800 nm na rostlinách: *Populus balsamifera* L a *Populus tremula* L., zároveň *Populus balsamifera* měl listy s vyšším podílem mezibuněčných prostor oproti tenčímu listu stromu *Populus tremula*.

Sloupcovité buňky palisádového parenchymu slunných listů dovolují záření projít hlouběji do listu (Davis et al., 2011), skrze centrální vakuoly a skrz mezibuněčné prostory, čímž se záření dostane až do houbovitého parenchymu (Lee et al., 1990). UV-A záření proniká hlouběji do mezofylu než UV-B záření, protože UV-B záření je silně pohlceno epidermis a trichomy (viz kapitola 3.1.). Houbovitý parenchym je vhodnější pro pohlcení rozptýleného záření (Lee et al., 1990). Lee et al (1990) pracoval se 2 rostlinami s rozdílnou adaptací na intenzitu záření: *Brassica actinophylla*, což je typická na slunce adaptovaná rostlina a *Begonia mazaе*, což je rostlina adaptovaná na extrémní zastínění.

Rozdíl v objemovém zastoupení a prostorovém uspořádání intercelulár palisádového a houbovitého parenchymu ovlivňuje, do jaké míry se záření v listu rozptyluje, což vysvětluje rozdíl pohltivosti mezi adaxiální a abaxiální stranou bifaciálního listu (Lee et al., 1990). Pohltivost stinného listu je výrazně vyšší než ve slunných listech, hlavně ve fotosynteticky aktivní části spektra (Lee et al., 1990).

Stinné a slunné listy se liší fyziologicky, morfologicky a anatomicky (Castro a Sanchez-Azofeifa, 2008; Lee et al., 1990). Stinné listy se obvykle vyskytují v podmínkách s nízkou intenzitou záření (Davis et al., 2011), se zvyšujícím se ozářením listu se zpravidla zvyšuje tloušťka mezofylu (Hanba et al., 2002). Hanba et al. (2002) se ve své práci zabýval porovnáním mezofylu javorových listů pěstovaných za různých světelných podmínek (obrázek 6)



Obr. 6. Anatomické řezy 3 druhů Javoru. Řez a, b, c je *Acer palmatum*, který toleruje stinné podmínky. Řez d, e, f je *Acer mono*, který nevyžaduje ani slunné ani stinné podmínky. Řez g, h, i *Acer rufrinerve*, který vyžaduje slunné podmínky. Vlevo (a, d, g) jsou listy rostoucí při 7% ozáření, uprostřed (b, e, h) listy rostoucí při 17% ozáření a vpravo (c, f, i) listy rostoucí při plném ozáření. Efekt zvýšeného ozáření je zanedbatelný u *A. palmatum*, avšak u *A. rufrinerve* a *A. Mono* velmi výrazný. S rostoucím ozářením roste tloušťka mezofylu. Převzato z Hanba et al. 2002

Širší, kulovitější buňky stinných listů dovolují větší pohyb chloroplastů (viz 3.4), oproti užším, sloupcovitějším buňkám slunných listů (Davis et al., 2011). Stinné listy efektivně zachytávají záření i při nízké intenzitě záření (Davis et al., 2011; Lee et al., 1990). Stinné listy jsou obvykle tenčí (Castro a Sanchez-Azofeifa, 2008) a mají menší počet vrstev buněk palisádového paren-

chymu než slunné listy (Davis et al., 2011). Chlorofyl ve stinných listech je více koncentrován v palisádovém parenchymu oproti houbovitému parenchymu (Lee et al., 1990).

### 3.2.1 Tloušťka listu

Tloušťka listu závisí na funkčním ekotypu rostliny (mezofyty, xerofyty) a také na konkrétních světelných podmínkách (stinný, slunný list). Slunné listy bývají tlustší oproti stinným (Hanba et al. 2002).

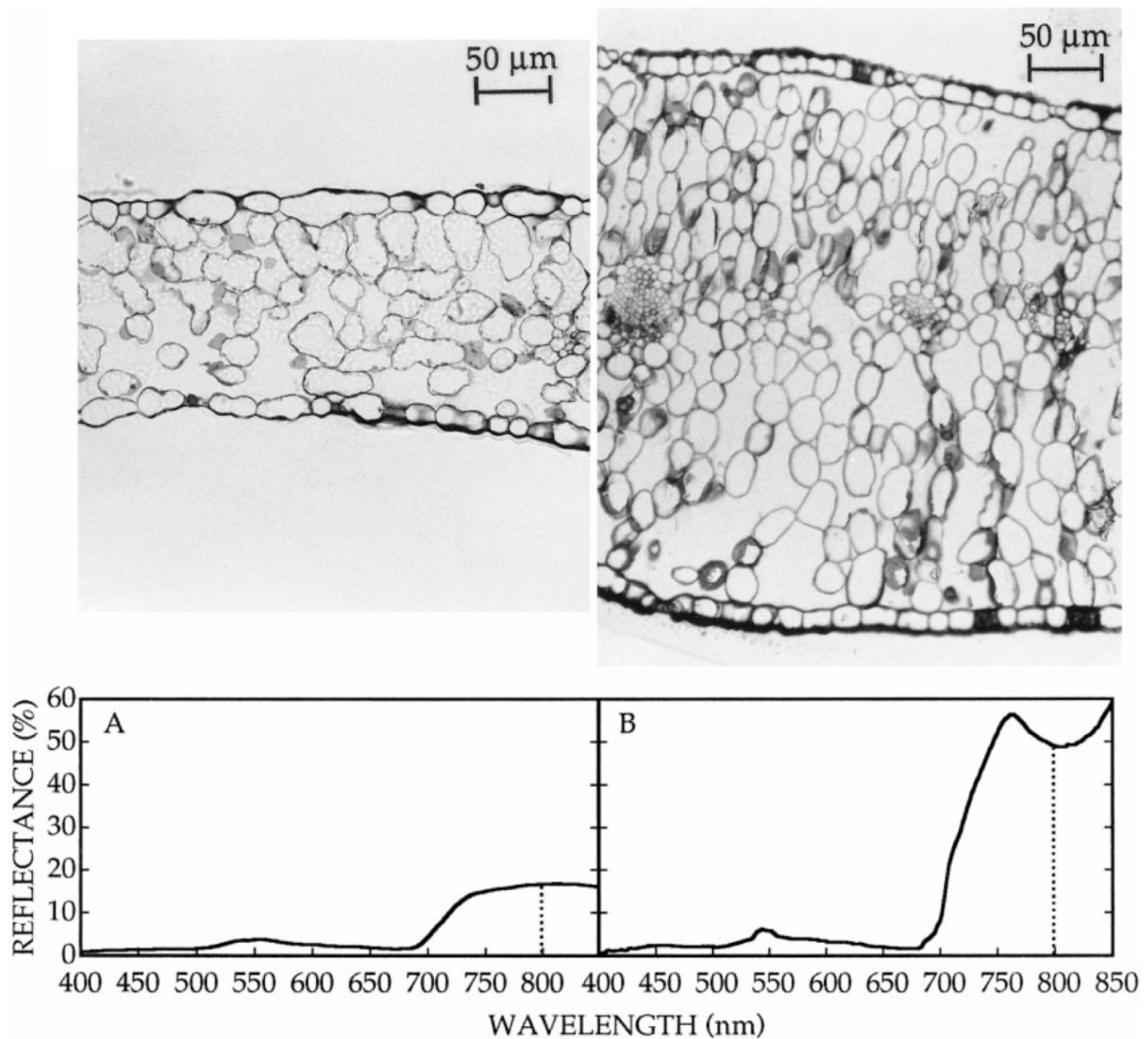
Měření tloušťky listu není náročné z časového ani z finančního hlediska. Žádná z uvedených prací se nezabývala pouze vlivem tloušťky listu na optické vlastnosti. Tento parametr se ve studiích zkoumal spíše okrajově.

Studie se zabývaly širším spektrem druhů bylin a dřevin a jejich výsledky se ohledně vlivu tloušťky listu na optické vlastnosti shodují. Byla zjištěna pozitivní korelace mezi zvyšující se tloušťkou listu a odrazivostí v NIR (Gausman, 1984; Knapp a Carter, 1998; Sims a Gamon, 2002; Slaton et al., 2001) (Obrázek 7), pravděpodobně kvůli většímu počtu buněk na řezu a tedy i větší ploše povrchů buněčných stěn, od kterých se záření odráží.

Avšak uvedené studie se liší v tom, do jaké míry tloušťka listu zvyšuje odrazivost. Ve studiích (Gausman a Allen, 1973), o odrazivosti dvaceti druhů rostlin v NIR a (Slaton et al., 2001) nebyla korelace mezi tloušťkou listu a reflektancí natolik pozitivní jako v jiných studiích. Síla korelace vyjádřená korelačním koeficientem byla ve studii Gausman a Allen, (1973)  $r^2=0,30$  a ve studii Slaton et al., (2001) pouze  $r^2=0,06$ .

Naopak v následujících studiích tloušťka listů silně zvyšovala odrazivost: Ourcival et al., (1999) na dubových listech, Knapp a Carter, (1998)  $r^2=0,67$  na 26 druzích rostlin. Předpokládaný důvod zvýšené odrazivosti je kvůli většímu počtu buněčných stěn v tlustších listech, od kterých se záření odráží.

Studie Gausman a Allen, (1973) a Slaton et al., (2001) se zabývali rostlinami se širší škálou anatomických vlastností oproti Ourcival et al., (1999). Vysoká korelace mezi tloušťkou listu a reflektancí ve studii Ourcival et al., (1999) je nejspíše druhově specifická – studie se zabývala pouze dřevinou *Quercus ilex*.



Obr. 7. Příčný řez a reflektanční křivka 2 listů lišících se tloušťkou. Obrázek vpravo je příčný řez listu *Gentianella amarella*, obrázek vlevo příčný řez listu *Chionophila jamesii*. Graf A) znázorňuje odrazivost tenkého listu *Gentianella amarella*, graf (B) znázorňuje odrazivost v porovnání výrazně tlustšího listu *Chionophila jamesii*. Svislá osa grafu značí odrazivost v procentech. Vodorovná osa ukazuje vlnovou délku. Přerušovanou čarou je vyznačena vlnová délka 800 nm, klíčová pro danou studii. V grafu B) je vidět zvýšená odrazivost v NIR u listu tlustšího oproti grafu A u listu s menší tloušťkou listu. Převzato ze Slaton et al. (2001).

Zajímavou metodou k simulování tloušťky listu patří metoda s vrstvením listů na sebe (Neuwirthová et al. 2017). Tato metoda se využívá i pro simulaci vyšší komplexnosti porostu, kde parametr LAI (leaf area index, index listové plochy) na úrovni koruny stromů charakterizuje více vrstev listů na plochu porostu (Blackburn, 1999; Neuwirthová et al., 2017).

Studie se zabývaly korelací tloušťky listu a odrazivosti pomocí navrstvení několika listů na sebe při měření reflektance. Měření (Blackburn, 1999) potvrdilo zvýšenou reflektanci při zvyšujícím se počtu listů ve vzorku. Při této metodě však musíme počítat s vlivem epidermis a jejími deriváty pro každý přidaný list do vzorku.

Ve viditelné části spektra je pohltivost a tedy i odrazivost výrazněji ovlivněna obsahem chlorofylu (Sims a Gamon, 2002) v listu, než jeho tloušťkou (Gausman, 1984). V NIR, např. ve vlnové délce 800 nm reflektanci pozitivně ovlivňuje spíše objemový podíl mezibuněčných prostorů a poměr vnitřního mezofylového povrchu ku povrchu listu (Slaton et al., 2001).

### **3.3 Distribuce a množství chlorofylu**

Chlorofyl absorbuje záření především v modrém a červeném světle, jelikož zde je záření využíváno pro fotosyntézu. Absorpční maximum chlorofylu *a* je 430 nm a 662 nm. Absorpční maximum chlorofylu *b* je 453 nm a 642 nm. Množství chlorofylu negativně koreluje s odrazivostí ve viditelném spektru (Gamon a Surfus, 1999; Gausman, 1984; Klančnik et al., 2014, 2016), zatímco s pohltivostí koreluje ve viditelné části spektra pozitivně (Baránková et al., 2016).

Množství chlorofylu v listu udává informace o fyziologickém stavu rostliny (Gitelson et al., 2006; Zarco-Tejada et al., 2004). U zdravých rostlin schopných maximálního růstu se obecně očekává větší množství chlorofylu oproti rostlinám v horším fyziologickém stavu. Obsah chlorofylu v listu může být použit pro detekci stresu či mutací v syntéze chlorofylu u studovaných rostlin (Zarco-Tejada et al., 2004).

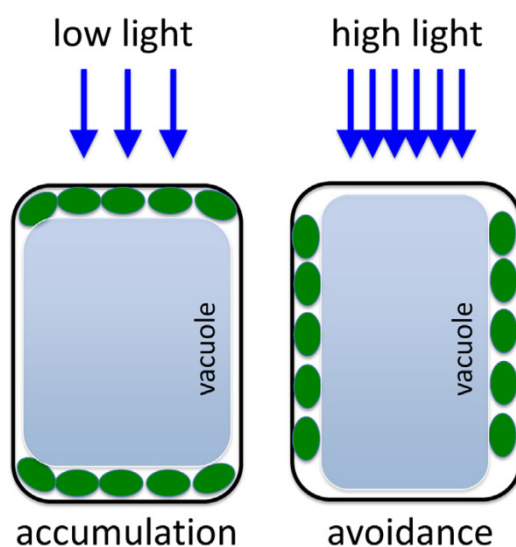
Vliv obsahu chlorofylu na optické vlastnosti je již dlouho studován, nicméně pro zaměření mé bakalářské práce je přednější strukturální rozložení chlorofylu v listu a proto se budu zabývat hlavně nerovnoměrnou distribucí chlorofylu v listu.

Chlorofyl je v listu distribuován nehomogenně (Sims a Gamon, 2002). V palisádovém parenchymu blíže k adaxiální straně listu je vyšší obsah chlorofylu, než v houbovitém parenchymu na straně abaxiální. FAR dopadající na adaxiální stranu listu je efektivněji absorbováno, oproti stejnému záření dopadajícímu na abaxiální stranu listu. (Baránková et al., 2016). Díky této nerovnoměrné distribuci chlorofylu na adaxiální a abaxiální straně dorziventrálního listu je možné očekávat změny v optických vlastnostech adaxiální a abaxiální strany listu.

### 3.4 Pohyb chloroplastů

Zelený list vyšších rostlin je do určité míry schopen přizpůsobit umístění chloroplastů v buňce rychle se měnícím světelným podmínkám, pozice chloroplastů není stabilní (Davis et al., 2011; Wada, 2013). Tato reakce optimalizuje množství pohlceného záření, aby bylo dosaženo maximální výnosnosti fotosyntézy bez poškození fotosystému přílišným zářením (Demmig-Adams, 1998; Powles, 1984). Pokud množství záření překročí optimální množství pro činnost fotosyntézy, dochází k vyzáření přebytečné energie ve formě tepla pomocí karotenoidů xantofylového cyklu. Příliš velké množství elektromagnetické energie by mohlo způsobit fotoinhibici, čemuž je díky xantofylovému cyklu zabráněno (Demmig-Adams, 1998).

Existují dva pohyby do extrémních pozic chloroplastů – do akumulární pozice a do pozice avoidance – vyhnutí se ozáření. Při nízké intenzitě záření se chloroplasty shlukují podél abaxiálního a adaxiálního povrchu buněk, tedy u buněčných stěn orientovaných kolmo k dopadajícímu záření (akumulární pozice). Touto pozicí na chloroplasty dopadá více záření, čímž se zvýší pohltivost záření ve viditelné oblasti spektra (Davis et al., 2011; Wada, 2013). Při vysoké intenzitě záření se chloroplasty shlukují podél bočních stran buněk tedy u buněčných stěn orientovaných rovnoběžně se směrem dopadajícího záření (pozice avoidance), čímž se sníží množství záření dopadajícího na chloroplasty, záření tedy prochází hlouběji do listového pletiva (Baránková et al., 2016; Davis et al., 2011; Wada, 2013) (obrázek 8).



Obr. 8. Schéma distribuce chloroplastů mezofylových buněk Huseníčku (*Arabidopsis thaliana*) v závislosti na intenzitě ozáření. Vlevo: přizpůsobení na nízké světelné podmínky, akumulární pozice chloroplastů u buněčných stěn orientovaných kolmo k dopadajícímu záření, maximální

*pohltivost. Vpravo: Přizpůsobení na přílišné ozáření, pozice chloroplastů u buněčných stěn orientovaných rovnoběžně k dopadajícímu záření, tzv. avoidance, minimalizace pohltivosti záření. Převzato a upraveno z (Wada, 2013).*

Uspořádání chloroplastů při vysoké intenzitě záření způsobuje nízkou pohltivost (Baránková et al., 2016; Wada, 2013) a tím pádem se zvyšuje propustnost záření. Shlukování chloroplastů způsobuje, že se listové pletivo chová jako síto pro dopadající záření (Davis et al., 2011). Ve stinných listech jsou chloroplasty uspořádány tak, aby co nejlépe zachytily dopadající záření. U stinných listů byla pozorována zvýšená pohltivost a snížená propustnost oproti slunným listům (Lee et al., 1990). Větší buňky stinných listů dovolují uspořádání chloroplastů tak, aby se maximalizovala pohltivost (Lee et al., 1990). Ve slunných listech s rovnými sloupcovitými buňkami palisádového parenchymu je pohyb chloroplastů omezen a jsou pozorovány pouze malé změny v optických vlastnostech při změnách intenzity ozáření (Davis et al., 2011).

Schopnost listu ovlivňovat uspořádání chloroplastů na základě světelných podmínek se projevuje ve výsledných optických vlastnostech listu. Byla zaznamenána změna v pohltivosti záření v listech tabáku až o 30 % při ozáření silným modrým světlem ( $\lambda \sim 400 \text{ nm}$ ,  $563 \mu\text{mol}$ ,  $\text{fotony m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Baránková et al., 2016), kdy se chloroplasty v listu přeskupily tak, aby na ně dopadalo menší množství záření. Pro indukci pohybu chloroplastů z pozice avoidance do pozice absorpance bylo použito modré světlo o nízké intenzitě ( $12.4 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Studie zmiňuje, že i další práce s podobným tématem používaly modré světlo, jelikož modré světlo za pomoci fotoreceptorů fototropinů tuto reakci spouští. Přeskupení chloroplastů závisí především na vlnové délce záření (Baránková et al., 2016). Největší změny v odrazivosti listu, zaznamenané po indukci pohybu chloroplastů, byly zaznamenány ve vlnových délkách 500-650 nm, dále u listů s nízkým obsahem chlorofylu- např. mladé nebo senescentní listy, listy vystavené dlouhodobému stresu a listy schopné velké mobility chloroplastu (Baránková et al., 2016)

Při zkoumání optických vlastností jiných anatomických struktur bychom měli brát v potaz měnící se uspořádání chloroplastů (Baránková et al., 2016). Jedna z metod pro detekci pohybu chloroplastů je měření propustnosti červeného záření skrz list (Wada a Kong, 2011). Propustnost záření poklesne, když chloroplasty mění pozici z avoidance na akumulární. A naopak propustnost záření se zvýší, pokud chloroplasty uhýbají záření z cesty z akumulární pozi-

ce do pozice avoidance (Wada, 2013; Wada a Kong, 2011). Měření propustnosti záření ukáže pohyb chloroplastů, ukáže jen optický efekt onoho pohybu (Wada, 2013).



## Závěr

Cílem práce bylo zmapovat dosud známé poznatky o vztahu optických vlastností listu k jeho anatomii. V práci je vysvětlen princip spektrálních metod, pomocí kterých se dá zjistit vzájemný poměr odraženého, pohlceného a propuštěného záření listem a zaznamenat tyto údaje pomocí spektrální křivky. Spektrální křivka popisuje optické vlastnosti vzorku v jednotlivých vlnových délkách obvykle v rozmezí 400-2500 nm.

U povrchových struktur pokožky listů jako trichomy a kutikulární vosky byl u nemalé části zkoumaných rostlin zaznamenán vliv na optické vlastnosti listu a to především na odrazivost. Optické vlastnosti mezofylu jsou ovlivněny především jeho stavbou a členěním na palisádový a houbovitý. V práci je probrána rozdílná interakce záření s palisádovým parenchymem s válcovitými, protáhlými buňkami, oproti houbovitému parenchymu, který se skládá z nepravidelných, laločnatých buněk, mezi kterými je značné množství mezibuněčných prostor. Stavba mezofylu úzce souvisí s tloušťkou listu a tím i s vlivem tloušťky listu na optické vlastnosti.

Množství a distribuce chlorofylu ovlivňuje optické vlastnosti především ve FAR. FAR je chlorofylem efektivně pohlcováno, s čímž souvisí negativní korelace množství chlorofylu s odrazivostí FAR. Obsah chlorofylu v listu se dá rychle a nedestruktivně zjistit pomocí měření spektrální reflektance, avšak při měření by se mělo brát v potaz měnící se uspořádání chloroplastů na základě intenzity ozáření listu.

Znalosti získané spektroskopickými metodami na úrovni listu by bylo užitečné převést na úroveň korun stromů a porostu pomocí metod modelů radioaktivního transferu (Albrechtová et al. 2017) a zkoumat velkou plochu vegetace pomocí dálkového průzkumu Země. Metoda dálkového průzkumu Země je efektivní, nedestruktivní způsob velkoplošného mapování fyziologického stavu vegetace.

## Seznam použité literatury

Albrechtová, J., Kupková, L., and Campbell, P.K.E. (2017). Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů. Čes. Geogr. Spol. Praha ISBN 978-80-904521-9-0 322.

Baránková, B., Lazár, D., and Nauš, J. (2016). Analysis of the effect of chloroplast arrangement on optical properties of green tobacco leaves. *Remote Sens. Environ.* *174*, 181–196.

Blackburn, G.A. (1999). Relationships between Spectral Reflectance and Pigment Concentrations in Stacks of Deciduous Broadleaves.

Buschmann, C., Lenk, S., and Lichtenthaler, H.K. (2012). Reflectance spectra and images of green leaves with different tissue structure and chlorophyll content. *Isr. J. Plant Sci.* *60*, 49–64.

Casa, R., Castaldi, F., Pascucci, S., and Pignatti, S. (2015). Chlorophyll estimation in field crops: an assessment of handheld leaf meters and spectral reflectance measurements. *J. Agric. Sci.* *153*, 876–890.

Castro, K.L., and Sanchez-Azofeifa, G.A. (2008). Changes in spectral properties, chlorophyll content and internal mesophyll structure of senescing *Populus balsamifera* and *Populus tremuloides* leaves. *Sensors* *8*, 51–69.

Clark, J.B., and Lister, G.R. (1975). Photosynthetic Action Spectra of Trees: II. The Relationship of Cuticle Structure to the Visible and Ultraviolet Spectral Properties of Needles from Four Coniferous Species. *PLANT Physiol.* *55*, 407–413.

Davis, P.A., Caylor, S., Whippo, C.W., and Hangarter, R.P. (2011). Changes in leaf optical properties associated with light-dependent chloroplast movements: Chloroplast movement and leaf optics. *Plant Cell Environ.* *34*, 2047–2059.

Demmig-Adams, B. (1998). Survey of Thermal Energy Dissipation and Pigment Composition in Sun and Shade Leaves. *Plant Cell Physiol.* *39*, 474–482.

Domínguez, E., Heredia-Guerrero, J.A., and Heredia, A. (2011). The biophysical design of plant cuticles: an overview: Research review. *New Phytol.* *189*, 938–949.

Eitel, J.U.H., Gessler, P.E., Smith, A.M.S., and Robberecht, R. (2006). Suitability of existing and novel spectral indices to remotely detect water stress in *Populus* spp. *For. Ecol. Manag.* *229*, 170–182.

Eng, D., and Baranoski, G.V.G. (2007). The Application of Photoacoustic Absorption Spectral Data to the Modeling of Leaf Optical Properties in the Visible Range. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* *45*, 4077–4086.

- Gamon, J.A., and Surfus, J.S. (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytol.* *143*, 105–117.
- Gates, D.M., Keegan, H.J., Schleter, J.C., and Weidner, V.R. (1965). Spectral Properties of Plants. *Appl. Opt.* *4*, 11.
- Gausman, H.W. (1984). Evaluation of factors causing reflectance differences between Sun and Shade Leaves. *Remote Sens. Environ.* *15*, 177–181.
- Gausman, H.W., and Allen, W.A. (1973). Optical Parameters of Leaves of 30 Plant Species. *PLANT Physiol.* *52*, 57–62.
- Gitelson, A.A., Keydan, G.P., and Merzlyak, M.N. (2006). Three-band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves. *Geophys. Res. Lett.* *33*.
- Govender, M., Chetty, K., and Bulcock, H. (2009). A review of hyperspectral remote sensing and its application in vegetation and water resource studies. *Water SA* *33*.
- Hanba, Y.T., Kogami, H., and Terashima, I. (2002). The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell Environ.* *25*, 1021–1030.
- Heredia, A. (2003). Biophysical and biochemical characteristics of cutin, a plant barrier biopolymer. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Gen. Subj.* *1620*, 1–7.
- Heredia-Guerrero, J.A., Benítez, J.J., Domínguez, E., Bayer, I.S., Cingolani, R., Athanassiou, A., and Heredia, A. (2014). Infrared and Raman spectroscopic features of plant cuticles: a review. *Front. Plant Sci.* *5*.
- Holmes, M.G., and Keiller, D.R. (2002). Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant Cell Environ.* *25*, 85–93.
- Houborg, R., Anderson, M., and Daughtry, C. (2009). Utility of an image-based canopy reflectance modeling tool for remote estimation of LAI and leaf chlorophyll content at the field scale. *Remote Sens. Environ.* *113*, 259–274.
- Huntjr, E., and Rock, B. (1989). Detection of changes in leaf water content using Near- and Middle-Infrared reflectances ☆. *Remote Sens. Environ.* *30*, 43–54.
- Klančnik, K., Vogel-Mikuš, K., and Gaberščik, A. (2014). Silicified structures affect leaf optical properties in grasses and sedge. *J. Photochem. Photobiol. B* *130*, 1–10.
- Klančnik, K., Levpušček, M., and Gaberščik, A. (2016). Variegation and red abaxial epidermis define the leaf optical properties of *Cyclamen purpurascens*. *Flora* *224*, 87–95.
- Knapp, A.K., and Carter, G.A. (1998). Variability in Leaf Optical Properties Among 26 Species from a Broad Range of Habitats. *Am. J. Bot.* *85*, 940.

- Kokaly, R.F., Asner, G.P., Ollinger, S.V., Martin, M.E., and Wessman, C.A. (2009). Characterizing canopy biochemistry from imaging spectroscopy and its application to ecosystem studies. *Remote Sens. Environ.* *113*, S78–S91.
- Kupková, L., Potůčková, M., Lhotáková, Z., and Albrechtová, J. (2018). Forest cover and disturbance changes, and their driving forces: A case study in the Ore Mountains, Czechia, heavily affected by anthropogenic acidic pollution in the second half of the 20th century. *Environ. Res. Lett.* *13*, 095008.
- Landgrebe, D. (1999). INFORMATION EXTRACTION PRINCIPLES AND METHODS FOR MULTI-SPECTRAL AND HYPERSPECTRAL IMAGE DATA. In *Information Processing For Remote Sensing*, (WORLD SCIENTIFIC), pp. 3–37.
- Lazár, D. (1999). Chlorophyll a fluorescence induction.
- Lee, D.W., Bone, R.A., Tarsis, S.L., and Storch, D. (1990). Correlates of Leaf Optical Properties in Tropical Forest Sun and Extreme-Shade Plants. *Am. J. Bot.* *77*, 370.
- Liakoura, V., Bornman, J.F., and Karabourniotis, G. (2003). The ability of abaxial and adaxial epidermis of sun and shade leaves to attenuate UV-A and UV-B radiation in relation to the UV absorbing capacity of the whole leaf methanolic extracts. *Physiol. Plant.* *117*, 33–43.
- Lin, Z.F., and Ehleringer, J. (1983). Epidermis effects on spectral properties of leaves of four herbaceous species.
- Moran, M.S., Inoue, Y., and Barnes, E.M. (1997). Opportunities and limitations for image-based remote sensing in precision crop management. *Remote Sens. Environ.* *61*, 319–346.
- Neuwirthová, E., Lhotáková, Z., and Albrechtová, J. (2017). The Effect of Leaf Stacking on Leaf Reflectance and Vegetation Indices Measured by Contact Probe during the Season. *Sensors* *17*, 1202.
- Niinemets, U., Lukjanova, A., Turnbull, M.H., and Sparrow, A.D. (2007). Plasticity in mesophyll volume fraction modulates light-acclimation in needle photosynthesis in two pines. *Tree Physiol.* *27*, 1137–1151.
- Orcival, J.M., Joffre, R., and Rambal, S. (1999). Exploring the relationships between reflectance and anatomical and biochemical properties in *Quercus ilex* leaves. *New Phytol.* *143*, 351–364.
- Potůčková, M., Červená, L., Kupková, L., Lhotáková, Z., Lukeš, P., Hanuš, J., Novotný, J., and Albrechtová, J. (2016). Comparison of Reflectance Measurements Acquired with a Contact Probe and an Integration Sphere: Implications for the Spectral Properties of Vegetation at a Leaf Level. *Sensors* *16*, 1801.
- Powles, S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis by visible light.
- Reicosky, D.A., and Hanover, J.W. (1978). Physiological Effects of Surface Waxes: I. Light Reflectance for Glauous and Nonglauous *Picea* pungen. *PLANT Physiol.* *62*, 101–104.

- Sims, D.A., and Gamon, J.A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens. Environ.* *81*, 337–354.
- Slaton, M.R., Hunt, E.R., and Smith, W.K. (2001). Estimating Near-Infrared Leaf Reflectance from Leaf Structural Characteristics. *Am. J. Bot.* *88*, 278.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology*, fifth edition.
- Ustin, S.L., Gitelson, A.A., Jacquemoud, S., Schaepman, M., Asner, G.P., Gamon, J.A., and Zarco-Tejada, P. (2009). Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sens. Environ.* *113*, S67–S77.
- Vogelmann, J.E., Rock, B.N., and Moss, D.M. (1993). Red edge spectral measurements from sugar maple leaves. *Int. J. Remote Sens.* *14*, 1563–1575.
- Vogelmann, T.C., Bornman, J.F., and Josserand, S. (1989). Photosynthetic Light Gradients and Spectral Regime within Leaves of *Medicago sativa*. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* *323*, 411–421.
- Votrubová, O. (2010). *Anatomie rostlin*.
- Wada, M. (2013). Chloroplast movement. *Plant Sci.* *210*, 177–182.
- Wada, M., and Kong, S.-G. (2011). Analysis of Chloroplast Movement and Relocation in *Arabidopsis*. In *Chloroplast Research in Arabidopsis*, R.P. Jarvis, ed. (Totowa, NJ: Humana Press), pp. 87–102.
- Wang, J., Shen, C., Liu, N., Jin, X., Fan, X., Dong, C., and Xu, Y. (2017). Non-Destructive Evaluation of the Leaf Nitrogen Concentration by In-Field Visible/Near-Infrared Spectroscopy in Pear Orchards. *Sensors* *17*, 538.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Morales, A., Berjón, A., and Agüera, J. (2004). Hyperspectral indices and model simulation for chlorophyll estimation in open-canopy tree crops. *Remote Sens. Environ.* *90*, 463–476.
- Ždímal, V., Pospíšil, J., and Šafář, V. (2011). Remote sensing and yield maps (DPZ a výnosové mapy).
- Zemek, F. (2014). *Letecký dálkový průzkum Země, teorie a příklady hodnocení terestrických ekosystémů*.