

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Katja Ploj

**OPTIČNE LASTNOSTI LISTOV NAVADNEGA
BRŠLJANA**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Katja PLOJ

OPTIČNE LASTNOSTI LISTOV NAVADNEGA BRŠLJANA

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

LEAF OPTICAL PROPERTIES OF ENGLISH IVY

GRADUATION THESIS
University studies

Ljubljana, 2016

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija biologije na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani. Vzorci rastlin so bili nabrani na območju Trebelnega, delo je potekalo v laboratoriju Katedre za ekologijo in varstvo okolja, na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete v Ljubljani.

Študijska komisija Oddelka za biologijo je 15. 4. 2016 podaljšala predlagano temo in za mentorico imenovala prof. dr. Alenko Gaberščik ter za recenzentko prof. dr. Matejo Germ.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: Doc. dr. Aleš KLADNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: Prof. dr. Alenka GABERŠČIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: Prof. dr. Mateja GERM
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 16. 9. 2016

Podpisana izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravice shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Katja Ploj

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Dn
DK	UDK 581.5:582.796.1(043.2)=163.6
KG	odbojnost/lastnosti listov/navadni bršljan (<i>Hedera helix</i>)
AV	PLOJ, Katja
SA	GABERŠČIK, Alenka (mentor)/GERM, Mateja (recenzentka)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
LI	2016
IN	OPTIČNE LASTNOSTI LISTOV NAVADNEGA BRŠLJANA
TD	Diplomsko delo (univerzitetni študij)
OP	XIII, 59 str., 40 sl., 19 pregl., 6 pril., 66 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Z raziskavo za diplomsko delo smo proučili anatomske, morfološke, biokemijske in fiziološke prilagoditve listov navadnega bršljana (<i>Hedera helix</i>) na različne sevalne razmere, s ciljem določiti lastnosti listov, ki razložijo variabilnosti v odbojnosti listov v razponu od 280 do 880 nm ter ugotoviti odnos med anatomsko zgradbo lista, vsebnostjo barvil in optičnimi lastnostmi listov. Raziskali smo tudi, koliko se optične lastnosti listov rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami med sabo razlikujejo. V laboratoriju smo izmerili odbojnost listov, analizirali zgradbo listov in naredili biokemijske analize, čemur je sledila statistična obdelava podatkov. Izmerili smo tudi relativno intenziteto sevanja na posameznem rastišču. Listi navadnega bršljana so izrazito bleščeči in gladki, zato imajo zelo veliko odbojnost. Najvišjo stopnjo odbojnosti so imeli listi s sončnega rastišča. Analiza soodvisnosti je pokazala velik vpliv anatomskih in nekoliko manjši vpliv biokemijskih lastnosti listov na odbojnost le-teh. V vidnem delu spektra je bila zaradi fotosinteznih barvil, največja absorpcija svetlobe v modrem in rdečem območju. V zelenem območju pa se je svetloba odbila. Odbojnost v UV delu spektra je povezana z vsebnostjo UV-absorbirajočih snovi in njihovo absorpcijo. Listi imajo v NIR delu spektra visoko odbojnost, saj fotosintezni pigmenti v tem delu spektra ne absorbirajo. Vpliv anatomskih lastnosti listov se zato v tem območju najbolje vidi. Medsebojni vplivi parametrov so zelo kompleksni in je težko določiti najpomembnejšega.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dn
 DC UDC 581.5:582.796.1(043.2)=163.6
 CX reflectance/leaf properties/english ivy (*Hedera helix*)
 AU PLOJ, Katja
 AA GABERŠČIK, Alenka (supervisor)/GERM, Mateja (reviewer)
 PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
 PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
 PY 2016
 TI LEAVES OPTICAL PROPERTIES OF ENGLISH IVY
 DT Graduation Thesis (University studies)
 NO XIII, 59 p., 40 fig., 19 tab., 66 ref.
 LA sl
 AL sl/en
 AB In our reaserch we studied anatomical, morphological, biochemical and physiological adaptations of leaves of the common ivy (*Hedera helix*) in different light conditions. Our objective was to determine the properties of leaves which define variability in leaf reflectiveness in the range between 280 and 880 nm and to establish the relationship between anatomical leaf structure, pigment content and optical properties of leaves. We also investigated the differences in optical properties of leaves that grow in areas with different light conditions. In the laboratory we measured reflectiveness of leaves, analyzed leaf structure and performed biochemical and ststistical analysis. We also measured the relative intensity of radiation on particular areas. The leaves of common ivy are very glossy and smooth which is why they exhibit high degrees of reflectiveness. Leaves from sunny areas had the highest rate of reflectiveness. Analysis of interdependency showed a high contribution of anatomical properties and slightly lower contribution of biochemical properties of leaves with respect to their rate of reflectiveness. Light absorption in the visible part of the light spectrum was highest in the red and blue range due to photosynthetic pigments. In the green range light was reflected. Reflectiveness in the UV spectrum was related to the content of UV absorbing substances and their absorptive properties. In the IR part of the spectrum the leaves exhibited a high degree of reflectiveness due to the fact that photosyntehic pigments do not absorb light of this wawelength. The effect of leaf anatomy is therefore most pronounced in this part of the spectrum. The effects of these parameters on each other are very complex and thus it is hard to determine which one is the most significant.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA.....	III
KEY WORDS DOCUMENTATION.....	IV
KAZALO VSEBINE.....	V
KAZALO SLIK.....	VII
KAZALO PREGLEDNIC.....	X
KAZALO PRILOG.....	XII
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI.....	XIII
1 UVOD	1
1.1 CILJI.....	1
1.2 HIPOTEZE.....	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 SONČNO SEVANJE.....	3
2.2 MORFOLOGIJA.....	4
2.3 GENETIKA.....	6
2.4 FIZIOLOGIJA.....	6
2.4.1 Svetloba	6
2.4.2 Vodne razmere	7
2.4.3 Temperatura	7
2.5 FENOLOGIJA.....	8
3 MATERIAL IN METODE	9
3.1 BOTANIČNI OPIS VRSTE	9
3.1.1 Navadni bršljan (<i>Hedera helix</i> L.)	9
3.1.2 Geografska razširjenost in razširjenost glede na nadmorsko višino	11
3.2 MESTO VZORČENJA	12
3.3 METEOROLOŠKE RAZMERE V ČASU NABIRANJA	13
3.4 METODE DELA	13
3.4.1 Nabiranje materiala	13
3.4.2 Merjenje odbojnosti listov	15
3.4.3 Morfološke in anatomske analize	15
3.4.3.1 Specifična listna površina in faktor vsebnosti vode	15
3.4.3.2 Velikost in gostota listnih rež	16
3.4.3.3 Meritve anatomije listov	16

3.4.4 Biokemijske analize	16
3.4.4.1 Postopek analize količine klorofilov <i>a</i> in <i>b</i> ter karotenoidov	16
3.4.4.2 Postopek analize količine antocianov	17
3.4.4.3 Postopek analize količine UV-absorbirajočih snovi	18
3.4.5 Merjenje sevanja na rastiščih	18
3.4.6 Statistična obdelava podatkov	18
4 REZULTATI	20
4.1 REZULTATI MERITEV INTENZITETE SEVANJA NA RASTIŠČIH 1-4	20
4.2 ZGRADBA LISTOV IN GOSTOTA LISTNIH REŽ	21
4.1.1 Debelina lista	22
4.1.2 Debelina spodnje in zgornje kutikule	23
4.1.3 Debelina zgornje in spodnje povrhnjice	25
4.1.4 Debelina listne sredice	27
4.1.5 Specifična listna površina	29
4.1.6 Dolžina in širina listnih rež	30
4.1.7 Gostota listnih rež	32
4.2 ODBOJNOST ZGORNJE IN SPODNJE POVRŠINE LISTA	33
4.3 BIOKEMIJSKE ANALIZE	34
4.3.1 Klorofil <i>a</i> in <i>b</i>	34
4.3.2 Karotenoidi	36
4.3.3 UV-absorbirajoče snovi	37
4.3.4 Antociani	39
4.4 POVEZAVE MED ANATOMSKIMI, BIOKEMIJSKIMI IN OPTIČNIMI LASTNOSTI LISTOV	40
5 RAZPRAVA	45
6 SKLEPI	51
7 POVZETEK	53
8 VIRI	55

KAZALO SLIK

Sl. 1: Heterofilija pri navadnem bršljanu.....	5
Sl. 2: Vrsta <i>Hedera helix</i> , ki se plazi po tleh.....	9
Sl. 3: Vrsta <i>Hedera helix</i> , ki se vzpenja po deblu.....	9
Sl. 4: Razširjenost navadnega bršljana v Evropi, severni Afriki in vzhodni Aziji.....	11
Sl. 5: Prikaz razširjenosti navadnega bršljana v Sloveniji.....	12
Sl. 6: Senčni rastišči navadnega bršljana.....	14
Sl. 7: Sončni rastišči navadnega bršljana.....	14
Sl. 8: Graf relativne intenzitete sevanja pri različnih valovnih dolžinah na rastiščih od 1-4...	20
Sl. 9: Prečni prerez lista – rastišče 1.....	21
Sl. 10: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 1.....	21
Sl. 11: Prečni prerez lista – rastišče 2.....	21
Sl. 12: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 2.....	21
Sl. 13: Prečni prerez lista – rastišče 3.....	21
Sl. 14: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 3.....	21
Sl. 15: Prečni prerez lista – rastišče 4.....	21
Sl. 16: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 4.....	21
Sl. 17: Primerjava debeline listov navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	22
Sl. 18: Prerez lista; zgornja kutikula in zgornja povrhnjica pri listu z rastišča 4.....	23
Sl. 19: Primerjava debeline zgornje kutikule lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	23
Sl. 20: Primerjava debeline spodnje kutikule lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	24
Sl. 21: Primerjava debeline zgornje povrhnjice lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	25
Sl. 22: Primerjava debeline spodnje povrhnjice lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	26

Sl. 23: Primerjava debeline stebričastega tkiva lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	27
Sl. 24: Primerjava debeline gobastega tkiva lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot)...	28
Sl. 25: Primerjava SLA lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	29
Sl. 26: Primerjava dolžine listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	30
Sl. 27: Primerjava širine listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	31
Sl. 28: Primerjava gostote listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).....	32
Sl. 29: Odbojnost zgornje površine listov navadnega bršljana pri valovnih dolžinah od 300 do 800 nm za rastišče od 1 do 4.....	33
Sl. 30: Odbojnost spodnje površine listov navadnega bršljana pri valovnih dolžinah od 300 do 800 nm za rastišče od 1 do 4.....	34
Sl. 31: Vsebnost klorofila <i>a</i> izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot)...	34
Sl. 32: Vsebnost klorofila <i>b</i> izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot)...	35
Sl. 33: Vsebnost karotenoidov izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot)...	36
Sl. 34: Vsebnost UV-B-absorbirajočih snovi izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).....	37
Sl. 35: Vsebnost UV-A-absorbirajočih snovi izražena na suho maso lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).....	38
Sl. 36: Vsebnost antocianov izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot)...	39

Sl. 37: Rezultati multivariantne analize (RDA). Graf redundančne analize odbojnosti zgornje listne površine na katerega vplivajo statistično značilni parametri. Pri analizi smo zajeli samo površinske strukture lista.....	42
Sl. 38: Rezultati multivariantne analize (RDA). Graf redundančne analize odbojnosti spodnje listne površine na katerega vplivajo statistično značilni parametri.....	43
Sl. 39: Dendrogram različnosti odbojnih spektrov zgornje površine listov navadnega bršljana na različnih rastiščih glede na količino svetlobnega sevanja.....	44
Sl. 40: Dendrogram različnosti za anatomske lastnosti listov navadnega bršljana na različnih rastiščih glede na količino svetlobnega sevanja.....	44

KAZALO PREGLEDNIC

Pregl. 1: Meteorološki podatki za obdobje pred in za časa vzorčenja.....	13
Pregl. 2: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami listov. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	22
Pregl. 3: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami zgornje kutikule. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	24
Pregl. 4: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami spodnje kutikule. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	24
Pregl. 5: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami zgornje povrhnjice. Ker gre za nenormalno razporeditev podatkov smo uporabili test Kruskal-Wallis z Bonferronijevo korekcijo.....	25
Pregl. 6: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami spodnje povrhnjice. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	26
Pregl. 7: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami stebričastega tkiva. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	27
Pregl. 8: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami gobastega tkiva. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	28
Pregl. 9: Primerjava različnosti med povprečnimi SLA. Ker gre za nenormalno razporeditev podatkov smo uporabili test Kruskal-Wallis z Bonferronijevo korekcijo.....	29
Pregl. 10: Primerjava različnosti med povprečnimi dolžinami rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	30
Pregl. 11: Primerjava različnosti med povprečnimi širinami rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	31
Pregl. 12: Primerjava različnosti med povprečnimi gostotami listnih rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	32
Pregl. 13: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila <i>a</i> izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	35
Pregl. 14: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila <i>b</i> izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....	35

- Pregl. 15: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi karotenoidov izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....36
- Pregl. 16: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi UV-B-absorbirajočih snovi izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....37
- Pregl. 17: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi UV-A-absorbirajočih snovi izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....38
- Pregl. 18: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi antocianov izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom.....39
- Pregl. 19: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov.....41

KAZALO PRILOG

Pril. A: Anatomske značilnosti listov rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami.....	62
Pril. B: Biokemijske lastnosti listov rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami.....	63
Pril. C: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 1.....	64
Pril. D: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 2.....	65
Pril. E: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 3.....	66
Pril. F: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 4.....	67

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

ANOVA	analiza variance
Ant	antociani
CANOCO	program za multivariantno statistično analizo
CO ₂	ogljikov dioksid
DNA	deoksiribonukleinska kislina
E ₄₇₀ , E ₅₃₀ , E ₆₄₅ , E ₆₆₂	absorpcije pri posameznih valovnih dolžinah
H ₂ O	voda
HCl	klorovodikova kislina
IR	infrardeče sevanje
Kar	karotenoidi
Kl <i>a</i>	klorofil <i>a</i>
Kl <i>b</i>	klorofil <i>b</i>
NIR	bližnje infrardeče sevanje
SD	standardna deviacija
PAR	fotosintezno aktivno sevanje
RDA	multivariantna redundančna analiza
SLA	specifična listna površina
sm	suha masa
UV	ultravijolično sevanje
UV abs	UV absorbirajoče snovi
UV-A	ultravijolično sevanje A
UV-B	ultravijolično sevanje B
X-žarki	rentgenski žarki

1 UVOD

Navadni bršljan (*Hedera helix*) je za proučevanje zelo zanimiva rastlina, ki raste na soncu, obenem pa se razrašča tudi po močno senčnih rastiščih, kjer druge rastline ne uspevajo več (Bavcon, 2013). Zanj je značilna heterofilija. Gre za habitualno heterofilijo, ki je dedno pogojena in pri kateri na rastlini med razvojem nastanejo krpasti listi v vegetativni ter celi rombasti v reproduktivni regiji (Batič in sod., 2011).

Svetloba je elektromagnetno valovanje osnovnih delcev (kvantov) svetlobe – fotonov. Življenjske oblike na Zemlji so odvisne od energije, ki jo oddaja Sonce (Taiz in Zeiger, 2006). Območje življenja na Zemlji doseže sončno sevanje valovne dolžine od 280 nm do 3000 nm (Kranjčič, 2008). Rastline lahko za potrebe fotosinteze uporabljajo le del vidnega spektra svetlobe in jo uporabijo za asimilacijo CO₂ v organske molekule, saharozo ali škrob, ki sta substrata dihanja. Proces dihanja pa zagotovi energijo in intermediarne organske komponente potrebne za biosintezo in rast (Lea in Leegood, 1999). Za rastline je pomembna spektralna sestava svetlobe, intenziteta svetlobe in dolžina dnevne osvetlitve (Kranjčič, 2008).

Interakcija listov rastlin z elektromagnetnim sevanjem se kaže v odbojnosti, presevnosti in absorpciji ter je odvisna od biokemijskih in anatomskih lastnosti listov. Najaktivnejše fotosintezno tkivo višjih rastlin je mezofil listov (Taiz in Zeiger, 2006).

1.1 CILJI

Namen raziskav je bil proučiti anatomske, morfološke, biokemijske in fiziološke prilagoditve listov navadnega bršljana na različne sevalne razmere. Naš cilj je bil določiti lastnosti listov, ki razložijo variabilnost v odbojnosti listov v razponu od 280 do 880 nm. Želeli smo ugotoviti odnos med anatomsko zgradbo lista, vsebnost barvil (klorofila *a* in *b*, karotenoidov, antocianov ter UV-A in UV-B absorbirajočih snovi) ter optičnimi lastnostmi listov. Želeli smo tudi raziskati, koliko se optične lastnosti listov, rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami, razlikujejo med seboj.

1.2 HIPOTEZE

Listi rastlin navadnega bršljana, ki so rastle in se razvijali v različnih svetlobnih pogojih, se bodo razlikovali v SLA, debelini listov, kutikul, povrhnjic, količini gobastega in stebričastega tkiva ter gostoti listnih rež.

Optične lastnosti listov, nabranih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami, se bodo med seboj razlikovale. Razlikovali se bosta tudi meritvi odbojnosti na spodnji in zgornji listni površini.

Na optične lastnosti listov bodo vplivale tako biokemijske kot tudi anatomske lastnosti listov.

Na optične lastnosti lista v delu spektra, ki ga rastline uporabijo za fotosintezo (PAR), ima največji vpliv vsebnost fotosinteznih barvil. Odbojnost listov bo nižja, glede na preostale dele spektra, v modrem in rdečem delu spektra. Fotosintezna barvila v območju NIR slabše absorbirajo svetlobo, zato imajo na odbojnost v tem območju največji vpliv anatomske značilnosti listov in vsebnost vode.

2 PREGLED OBJAV

2.1 SONČNO SEVANJE

Življenjske oblike na Zemlji omogoča tok energije, ki prihaja od Sonca in vstopa v biosfero. S fotosintezo se ta sevalna energija shrani v rastlini v obliki kemične energije. Za rastline je sončno sevanje vir energije, pa tudi dražljaj za razvojne procese in stresni dejavnik. Jakost sevanja, trajanje sevanja in spektralna sestava so pomembni dejavniki sončne radiacije, ki doseže rastlino (Larcher, 2003).

Biosfero doseže sončno sevanje med 290 in 3000 nm. Približno 45 % sevanja, ki doseže rastlino, je znotraj spektralnega razpona 380-710 nm. To so valovne dolžine svetlobe, ki jo rastline uporabijo za fotosintezo (PAR). Večje valovne dolžine predstavljajo infrardeče sevanje (IR 750-4000 nm), manjše pa ultravijolično sevanje (UV-A 315-380 nm in UV-B 290-315 nm). Rastline prejmejo in oddajajo tudi termoradiacijo (dolgovalovna IR 4000-10000 nm) (Taiz in Zeiger, 2006). Jakost svetlobe se izraža kot gostota toka fotonov fotosintezno aktivnega spektra sevanja, ki nam pove, koliko fotonov iz območja PAR prejme rastlina v določenem času, da jih potencialno lahko uporabi za fotosintezo. Svetlobno sevanje na jasen poletni dan doseže okrog $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Rastline posedujejo modulacijske (hitre, povratne prilagoditve npr. spreminjanje naklona lista), modifikacijske (nepovratne prilagoditve na ravni organa ali tkiva nastale tekom ontogenetskega razvoja) in evolucijske prilagoditve (razvijejo na ravni vrste, genotipično določene) na svetlobne razmere (Larcher, 2003).

Večino svetlobe absorbirajo različni rastlinski organi. Listi so rastlinski organi, ki uravnavajo zbiranje fotonov na raznolikih ravneh, tako z biofizično strukturo kot tudi z orientacijo listov (Ustin in sod., 2001). Anatomske in morfološke prilagoditve rastlin na šibke in močne jakosti svetlobe imenujemo fotomorfoze. Različne oblike listov imajo specifične optične lastnosti, ki jih lahko predvidimo z merjenjem odbite, absorbirane in prepuščene svetlobe preko lista (Woolley, 1971). Informacija o odbojnosti lista nam da osnovo za razumevanje fotosinteze in energijskega ravnotežja rastlin (Vogellmann, 1993), statusa hranil ter vode (Baltzer in Thomas, 2005), za določanje biokemičnih lastnosti lista, določanje stresa (Gitelson in sod.,

2002) in omogoča vrstno klasifikacijo (Knapp & Carter, 1998). Intenziteta radiacije, ki prehaja preko lista, upada eksponentialno vzdolž posameznih plasti celic (Larcher, 2013).

Splošno je sprejeto, da oblikovanost reliefa listne površine znatno vpliva na odboj svetlobe na površini lista, medtem ko zgradba mezofila predvsem vpliva na prehod svetlobe skozi list.

Različni tipi listov se razvijejo tako, da jih inducirajo različni okoljski dejavniki, najpomembnejši od njih so kakovost sončnega sevanja, relativna vlažnost in parcialni tlak CO₂ (Kuwabara in Nagata, 2002). Listi, ki dobro uspevajo v posebnih okoljih imajo specifične lastnosti, ki optimizirajo njihovo lovljenje sončne energije in preprečijo škodo, ki bi jo povzročili presežni in škodljivi fotoni (Gurevitch in sod. 2002).

2.2 MORFOLOGIJA

Bršljan tvori raznolike življenjske oblike: lahko je trajnica, ovijalka oz. plezalka, zelišče, lesnata grmovnica ali redkeje drevo. Lesnata stebela lahko rastejo vertikalno ob drevesnih deblih, skalah in stenah, ali pa se razrašča horizontalno po gozdnih tleh in tvori gosto preprogo. Rastlina se razrašča iz baze, ki je zakoreninjena v tleh po rastiščih brez prsti, kar je njegova posebnost (Grime in sod., 1988). Samo pokončna stebela nosijo reproduktivne poganjke, ki so fiziološko zreli in imajo velike, spiralno nameščene, radialno simetrične jajčaste liste. Mlade rastline ali deli rastlin imajo izmenično nameščene, dlanasto krpate senčne liste, ki v tej razvojni fazi oblikujejo tudi adventivne korenine. Naravni morfogenetski prehod iz mlade v zrelo fazo je posledica spremembe v podvojevanju DNA, kar ima za posledico spremembo v kakovosti in količini (poliploidizem) DNA, ki se izraža v zrelem tkivu (Schäffner in Nagl, 1979). Umetno dodajanje avksina povzroči cvetenje mladih poganjkov (Sinott, 1960). Tretiranje zrelih poganjkov z giberelinsko kislino (Zimmerman in sod., 1985), šokom z nizkimi temperaturami ali z X-žarki (Sinott, 1960) povzroči, da se poganjki vrnejo v obliko mladih poganjkov. V naravi pa se ta preobrat zgodi v slabših svetlobnih razmerah in visokih temperaturah (Davies in sod., 1992).



Slika 1: Heterofilija pri navadnem bršljanu (iz Ross-Craig, 1959).

Debelina listov je od 230 μm pri mladih do 330 μm pri zrelih listih (Poethig, 1990). Listne reže so prisotne le na spodnji (abaksialni) površini listov z gostoto 125-240 mm^{-2} in z dolžino 22-30 μm (Sack in sod., 2003). Specifična listna površina je približno 200 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ v senci, in skoraj 100 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ na soncu. Ostale tipične listne značilnosti so: površina listov približno 50 cm^2 ; volumen listov 1.4 cm^3 ; vsebnost vode je relativno visoka 230 $\text{g H}_2\text{O } 100\text{g}^{-1}$ listne suhe mase (65-70 % sveže mase), ki pa se razlikuje med mladimi in zreliimi rastlinami (Baldini in sod, 1997).

2.2.1 Kutikula

Kutikula prekriva celotno površino listov višjih rastlin, z izjemo listnih rež. Je tanka, zaščitna, hidrofobna plast, ki jo tvorijo celice povrhnjice in je iz voskastih snovi (Gilly in sod., 2007). Rastline s pomočjo kutikule nadzorujejo transpiracijo, preprečijo vdor neželenih raztopin in patogenov, nadzorujejo izmenjavo plinov, zadolžena je za privzem lipofilnih snovi, odbija vodo in drobne delce, deloma prepreči poškodbe zaradi presežka fotonov in je mehanska zaščita (Riederer in Müller, 2006). Glavna komponenta kutikule je kutin (poliester hidroksilnih kislin). Gre za netopen, prečno povezan polimer hidroksi in hidroksiepoksi maščobnih kislin iz 16-18 ogljikovih verig (Holloway, 1982). Zunanjo površino kutikule tvorijo epikutikularni voski, ki so lahko amorfni ali v obliki kristalov iz kompleksnih alifatskih in cikličnih komponent. Rastlinske kutikule vsebujejo tudi nelipidne sestavine – celulozo, pektin in fenole (Gilly in sod., 1997).

Epikutikularni voski vplivajo na odbojnost listov. Se pa odbojnost listov v odvisnosti od kutikule spreminja glede na starost lista, sezone in glede na to kje je list na rastlini nameščen (Olascoaga, 2014).

Fotosintezni aparat se ob presežku svetlobne energije lahko poškoduje. Gosta plast kristalov epikutikularnih voskov razprši in odbije svetlobo, tako da intenziteta svetlobe, ki doseže fotosintezno aktivno tkivo v mezofilu lista, ne povzroča škode. Kutikula skupaj z celično steno epidermalnih celic ter njihovimi vakuolami, prispeva k zastiranju pred UV sevanjem in zaščiti tkiva v notranjosti (Riederer in Müller, 2007).

2.3 GENETIKA

Hedera helix ssp. *helix* $2n = 48$. (Vargas in sod, 1999). Diploidna celica mladih listov vsebuje 3.6 pg DNA, listi v zreli fazi pa 6.2 pg DNA (Schäffner in Nagl, 1979).

2.4 FIZIOLOGIJA

2.4.1 Svetloba

Fenotipsko so mladi listi senčni (skiomorfni) listi in odrasli listi sončni (heliomorfni) listi. Mladi listi imajo nižjo sposobnost fotosinteze. Aklimatizacija na visoke svetlobne tokove je omejena (Bauer in Thöni, 1988). Bršljan je zelo uspešen v podrasti, ker ima relativno nizko svetlobno kompenzacijsko točko ($PAR\ 30\ \mu mol\ m^{-4}\ s^{-1}$) in nizko zahtevo po svetlobi 90 % maksimalne fotosinteze ($360\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$), glede na druge vzpenjajoče rastline (Carter in Teramura, 1988). Ellenberg (1988) je določil bršljan za polsenčno rastlino, ki potrebuje 5-10% relativnega svetlobnega toka. Sack in sod. (2003) poročajo, da se bršljan obdrži, kljub ponavljajoči se suši in zmanjšanju sončne svetlobe na 3% ali manj. Odrasli listi imajo večjo sposobnost fotosinteze kot mladi listi - približno 1.5x večjo, tudi če primerjamo mlade in zrele liste, nabrane na eni rastlini (Bauer in Bauer, 1980). Mladi listi so le delno aklimatizirani na zmerno povečanje svetlobnega sevanja tekom razvoja ali po zaključku razvoja lista. Potrebni je 6 tednov izpostavitve, da pride do povečanja neto fotosinteze (Bauer in Thöni, 1988). Aklimatizacijo omogoča sprememba listne zgradbe, tako se fotosinteza optimizira, ko rastlina izgubi nekaj svojih listov. Listi, ki so nenadoma bolj osvetljeni, so fotoinhibirani in se jim zmanjša neto fotosintetska stopnja čez vso zimo (Oberhuber in Bauer, 1991). Škoda, ki nastane v fotoinhibiranih listih, se popravi spomladi, ko listi znova normalno delujejo. Sončni listi in listi obrnjeni na severno stran, ki v jeseni niso izpostavljeni nenadnem povečanju svetlobe, ne kažejo zmanjšanja neto fotosinteze, dokler jih ne prizadenejo nizke temperature (Oberhuber in Bauer, 1991). Sončni listi, ki so izpostavljeni neposrednemu sevanju, razvijejo

prilagoditve, ki ščitijo list pred pregrevanjem, izgubljanjem vode in fotosistem pred fotoinhibicijo (Trošt Sedej, 2005).

Bršljan kot rastlina, ki je strpna do sence, kaže zmerno morfološko plastičnost – ima višjo SLA (Sack in Grubb, 2002) in zmerno višjo vsebnost klorofila na enoto mase (Sack in sod. 2003). Vsebnost klorofila *a* je 0.56 mg g^{-1} sveže mase, chl *b* pa 0.28 mg g^{-1} sveže mase (Baldini in sod, 1997). Listi bršljana kažejo maksimalno absorbcijo med 400 in 700 nm, z rahlim zmanjšanjem absorbcije pri 550 nm; absorbcija je večja na adaksialni strani kot abaksialni strani (Baldini in sod., 1997). Listi absorbirajo tudi nekaj energije med 700-1350 nm, v tem pasu je tudi hiter skok v odbojnosti in presevnosti (Holm, 1989).

2.4.2 Vodne razmere

Bršljan kaže zelo nizko kutikularno prevodnost (za mlade liste $1,9 \times 10^{-4} \text{ kg m}^{-4} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). Celo odrasli listi, ki so zelo osvetljeni, izgubljajo zelo malo vode (Ellenberg, 1988).

2.4.3 Temperatura

Tedni milih zmrzali omejujejo razširjenost bršljana, obenem pa sprožijo strpnost na hujše zmrzali. Nizke temperature, ki ne padejo pod $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$, omogočijo razvoj tolerance na zmrzal do $-12 \text{ }^{\circ}\text{C}$; temperature med $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in $-5 \text{ }^{\circ}\text{C}$, sprožijo toleranco do $-16 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in temperature okrog $-10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ so potrebne za razvoj tolerance med $-20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ do $-24 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Bauer in Kofler, 1987). Mehanizem tolerance na zmrzal vključuje povečanje koncentracij v vodi topnih proteinov in sladkorjev (Fisher in Feller, 1994) in razvoj barvil antocianov (Parker, 1962). Neto fotosinteza upade z nižanjem temperatur pod $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$, vendar se hitro poveča z dvigom temperature. V listu se preko zime ohranijo asimilatorni encimski proteini in omogočajo bršljanu izkoristiti kratka obdobja toplega vremena in omogočijo asimilacijo zelo zgodaj spomladi (Fisher in Feller, 1994). Zmanjšanje fotosinteze v zamrznjenih listih ni posledica inhibicije akumulacije asimilantov (Bauer in sod., 1996). Vsebnost topnih sladkorjev v listih je največja v januarju; skupna vsebnost proteinov in ogljikovih hidratov je najvišja med februarjem in majem (za 50-200 %), predvsem zaradi akumulacije škroba (Fisher in Feller, 1994). Retranslokacija topljencev v novo rastoče liste poteka v maju; celotna količina sladkorjev zato upade spomladi in se spet poveča pozno poleti ter upade pozno novembra (Parker, 1962). Poleti so v listih našli le tri sladkorje: saharozo, glukozo in fruktozo; pozimi pa so v listih našli poleg zgoraj omenjenih še

stahiozo, rafinozo, ksilozo in arabinozo. Antocianov poleti ne zasledimo, ker se razvijejo v jeseni, ko listi dobijo rdečevijolični odtenek, in upadejo spomladi, ob istem času kot sladkorji (Parker, 1962).

2.5 FENOLOGIJA

Glavno obdobje nastajanja listov pri navadnem bršljanu je april in maj, čeprav listi nastajajo skoraj neprenehoma od marca do oktobra. Glavno obdobje odpadanja listov je pozna pomlad – odpadla biomasa 0.8 t ha^{-1} , merjeno pri bršljanu, ki se je oprijemal drevesa v gozdu v Alzaciji, Francija (Badre in sod., 1998). Listi so dolgoživeči (3-4 leta), vendar kažejo sezonske spremembe v vsebnosti klorofila. Koncentracija klorofila upade v zrelih listih zgodaj v aprilu, kar se ujema z odpadanjem listja. V 3-4 tednih se koncentracija klorofila vrne na normalno raven. Mladi listi sredi zime kažejo tendenco k znižanju vsebnosti klorofila. Vsi listi kažejo povečanje stopnje antocianov v mrzlih mesecih (Metcalf, 2005).

3 MATERIAL IN METODE

3.1 BOTANIČNI OPIS VRSTE

3.1.1 Navadni bršljan (*Hedera helix* L.)

Navadni bršljan sodi v družino bršljanovk (Araliaceae). V rodu bršljanov (*Hedera* L.) je okrog 11 vrst (Bavcon, 2013). V Sloveniji uspeva ena vrsta tega rodu. Za rodovno ime je Linné prevzel staro latinsko ime vrste, izpeljano iz besede *hedere* – pritrjen. Vrstni pridevek *helix* – zavoj, vijuga opozarja na ovijanje vzpenjajoče rastline okrog drevesnih debel (Pintar, Seliškar, 2015). Bršljan je trajnica in vzpenjavka, ki se oprijema dreves, skal in starih zidov. Redkeje se plazi po gozdnih tleh, kjer lahko tvori goste preproge. V dolžino doseže do 20 m (Martinčič in sod., 1999).



Slika 2: Vrsta *Hedera helix*, ki se plazi po tleh. (foto: Ploj, 2016)



Slika 3: Vrsta *Hedera helix*, ki se vzpenja po deblu. (foto: Ploj, 2016)

Lesnato steblo, ki doseže premer do 25 cm, se z zračnimi koreninami, z blazinicami na koncih, prirašča na plezalno podlago. Za pokončno rast potrebuje oporo, ki mu pomaga do svetlobe (Brus, 2008). Skorja stebela je pepelnato siva. Bršljan raste počasi in zelo dolgo živi. Rastlina lahko doseže starost 400-500 let. Cveti šele, ko je starejši od 8 let (Aichele in Golte-Bechtle, 2004). Koreninski sistem je zelo površinski (Bavcon, 2013). Na mladih poganjkih najdemo trihome v obliki zvezdic in adventivne korenine (Metcalf, 2005). Les je mehak. Beljava je svetlorjava, črnjava pa temnejša z zelenkastim navdihom (Suhadolc, 2012).

Listi so bleščeči, gladki, usnjati, na zgornji površini temno zeleni s svetlejšimi žilami, na spodnji strani svetlejše zelene barve. Konec poletja lahko postanejo zelenorumeni. V zimi listi zelo potemnjajo in se celo rdečevijolično obarvajo ter v hladnejših zimah delno pomrznejo (Bavcon, 2013). Listi so pecljati, spiralno nameščeni, brez prilistov, enostavni (Metcalf, 2005). Bršljan ima raznolikost listov (heterofilija) in tudi dvojno obliko poganjkov (dimorfizem) – cvetne in necvetoče. Cvetni poganjki nimajo nadomestnih oprijemalnih korenin (Bavcon, 2013). Skiomorfni listi necvetočih poganjkov, ki se plazijo ali vzpenjajo, merijo 4-10 (-25) cm in se dlanasto delijo na 3-5 celorobih krp. Heliomorfni listi poganjkov, ki oblikujejo cvetove, merijo 6-10 cm, so celorobi, ovalni ali rombasti (Metcalf, 2005).

Bršljan je žužkocvetka, ki začne cveteti septembra. Oprašujejo ga čebele, ose, čmrlji in celo sršeni (Bavcon, 2013). Cveti do novembra. 8-20 cvetov je združenih v dišeča kobulasta socvetja s premerom 3-5 cm (Pintar, Seliškar, 2015). Običajno poženejo na delih, kjer ima rastlina nekoliko več svetlobe - ko doseže vrh krošnje. Na toplem Krasu in v slovenski Istri pa tudi na pritlehnih rastlinah, celo na olesenelih grmih (Bavcon, 2013). Čašnih listov je 5 in so zelo majhni ter deltasti. Cvet ima 5 venčnih listov, ki so rumenkasti, dolgi 3-4 mm, ovalni, na vrhu koničasti. Cvet je dvospolen s 5 prašniki in podraslo, 5-predalasto plodnico. Pestiči so združeni v valj, katerega obdajajo kupolaste ploščice, ki izločajo nektar (Metcalf, 2005).

Plodi preko jeseni in zime (Bavcon, 2013). Pečkati plodovi so sprva zelene, ob zrelosti okrogle, črne jagode, velike 6-8 mm in v njej so 2-3 bela semena. Za človeka so jagode strupene zaradi prisotnih saponinov in glikozida hederina (Pintar, Seliškar, 2015). Povzročajo slabost, bruhanje, drisko in izpuščaje na koži (Bavcon, 2013). Bršljan se v naravi razmnožuje večinoma s semeni. Semena raznašajo ptice, ki se preko cele zime hranijo z jagodami in v enem iztrebku izločijo več semen. Na ta način se rastlina hitro širi (Metcalf, 2005). Bršljan je sestavni del zimske prehrane srnjadi in lahko postane prevladujoča sestavina v času snežne odeje (Hladnik, 2012).

Bršljan načeloma ni zajedavka, saj vodo črpajo korenine v tleh, sladkorje pa tvori v procesu fotosinteze. Če pa bršljan drevo preveč obraste, mu jemlje svetlobo, prav tako pa je v sušnih poletjih velika konkurenca matični rastlini za tisto malo vode, ki v presušeni zemlji še ostaja. V skrajnih razmerah bršljan lahko škoduje matični rastlini (Bavcon, 2013).

Bršljan raste na vlažnih in humusnih tleh, ravno tako dobro uspeva na revnejših tleh na soncu izpostavljenih skalnatih predelih, kjer je rast počasnejša. Raste tako v senci kot na soncu. Prenese močno senco, kjer druge rastline že ne uspevajo več, saj lahko čaka do jeseni, ko listje odpade in nato preko zime veže svetlobno energijo (Bavcon, 2013).

3.1.2 Geografska razširjenost in razširjenost glede na nadmorsko višino

H. helix ssp. *helix* je široko razširjena podvrsta. Ellenberg (1988) bršljan opredeli kot srednjeevropsko vrsto, razširjeno predvsem v južni in zahodni Evropi. Prenešen je bil celo v Avstralijo, Brazilijo, Kanado, Havaje, Novo Zelandijo, ZDA, Indijo in JAR, kjer se je udomačil in postal pogost (Metcalf, 2005).

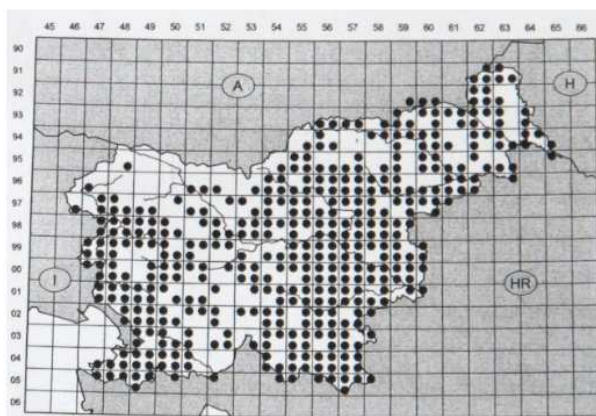


Slika 4: Razširjenost navadnega bršljana (*Hedera helix*) v Evropi, severni Afriki in vzhodni Aziji (Metcalf, 2005).

V višjih in hladnejših predelih, tudi južne Evrope, je razširjenost bršljana manjša in je omejena na zavetne lege (Snow B., Snow D., 1988). Produkcija plodov se z nižanjem temperature zmanjša. Najsevernejše populacije bršljana, na Švedskem in v severnih predelih Rusije, redko cvetijo in se redko spolno razmnožujejo. Plodenje je neuspešno zaradi zmrzali. Te populacije so se do danes ohranile večinoma z vegetativnim razmnoževanjem (Metcalf, 2005).

Bršljan je pokazatelj toplotnih razmer od nižin do visokogorij, vendar ga najdemo predvsem v spodnjesredogorskem pasu in zmernih regijah. Normalno se razvija in razmnožuje na območjih, kjer je povprečna temperatura najtoplejšega meseca $\geq 13\text{ }^{\circ}\text{C}$, vendar ne tam kjer je pozimi premrzlo - povprečna temperatura najhladnejšega meseca mora biti $\geq 1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Iversen, 1944). Pojavnost bršljana je v Evropi omejena z izotermo povprečne januarske temperature $\geq -4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Metcalf, 2005).

V Sloveniji je bršljan samonikel. Razširja se od nižin do gorskega pasu. Najdemo ga v gozdovih, po pečinah in starih zidovih (Brus, 2008). Značilen je za spremenjene, drugotne gozdove, manj za pragozdove (Metcalf, 2005).



Slika 5: Prikaz razširjenosti *Hedera helix* v Sloveniji (Jogan in sod., 2001: 185).

3.2 MESTO VZORČENJA

Material smo nabrali na območju kraja Trebelno. Trebelno je del Srednje Dolenjske, prostor na stičišču alpskega, dinarskega in panonskega sveta. Je gričevnata pokrajina, kjer se močneje kaže kraški in fluviokraški relief. Kamninsko je heterogena. Prevladujeta apnenec in dolomit. Na neprepustnih kamninah so številni izviri (Bavec, 2006). Zaradi izredne kamninske pestrosti, različnih tipov reliefa in hidrografskih razmer je na območju občine prisotno veliko različnih tipov prsti. Na hribovitem in gričevnatem reliefu, kjer prevladujejo karbonatne kamnine, so se razvile plitve do srednje globoke pokarbonatne prsti, na strmih pobočjih pa rendzine.

Ogrinova podnebna klasifikacija Slovenije uvršča območje občine Mokronog-Trebelno v zmernocelinsko podnebje osrednje Slovenije. Zanj velja, da so povprečne oktobrske temperature višje od aprilskih ter da ima omiljen celinski padavinski režim. Največ padavin

pade v poletnih mesecih, najmanj v zimskih, letna količina padavin je med 1000 mm in 1300 mm (Ogrin, 1996).

Glavni predstavnik lesnate vegetacije na Trebelanskem je listnati gozd z navadno bukvijo (*Fagus sylvatica*), na prisojnih območjih pa najdemo tudi hrast dob (*Quercus robur*), navadni gaber (*Carpinus betulus*) in pravi kostanj (*Castanea sativa*). Mešani gozd porašča predvsem osojna pobočja Radulje, antropogeno se pojavlja tudi navadna smreka (*Picea abies*) (Malovrh, 1962).

3.3 METEOROLOŠKE RAZMERE V ČASU NABIRANJA

Leto in mesec	Povprečna T [°C]	Povprečna relativna vlažnost [%]	Povprečna oblačnost [%]	Trajanje sončnega obsevanja [h]	Število jasnih dni	Število oblačnih dni	Število dni z meglo
2014/01	5	87	81	43.5	0	19	14
2014/02	4.5	87	84	45.9	0	17	8
2014/03	9.6	67	50	168.7	10	9	3
2014/04	12.7	75	73	118.4	0	14	6
2014/05	15.1	67	59	206.6	4	9	2

Preglednica 1: Meteorološki podatki za obdobje pred in za časa vzorčenja (ARSO, 2014).

Iz preglednice je razvidno, da se je povprečna temperatura in trajanje sonca od januarja do maja povečevalo, zmanjševala pa se je povprečna relativna vlažnost. April je imel v primerjavi z marcem večjo povprečno oblačnost, večjo povprečno relativno vlažnost, več oblačnih dni in več dni z meglo ter nič jasnih dni.

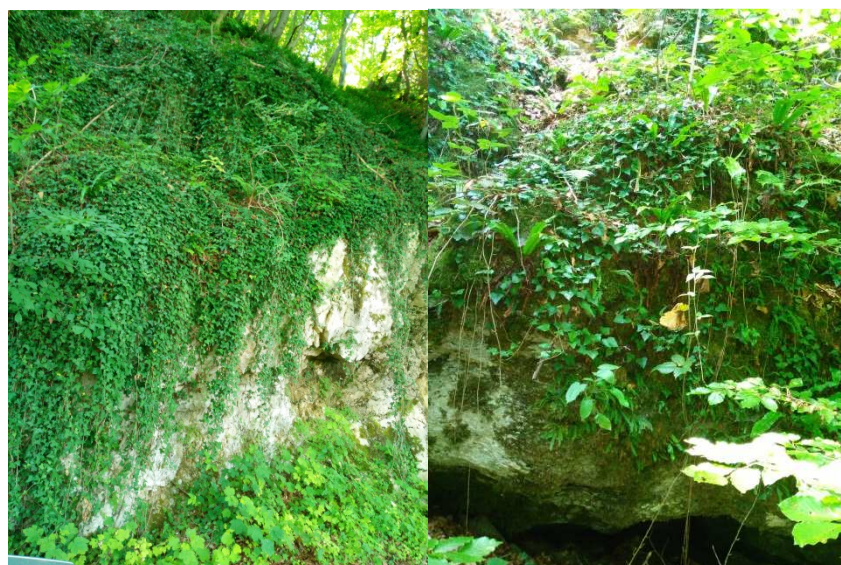
3.4 METODE DELA

3.4.1 Nabiranje materiala

Vzorci smo nabrali zgodaj zjutraj, na štirih različnih rastiščih, ki so se razlikovala glede na količino sončnega sevanja (Rastišče 1-4), jih prinesli v laboratorij in še isti dan izvedli meritve, pripravili preparate in vzorce za analize. Z vsakega raziskovanega primerka smo natrgali deset vej z dobro razvitimi listi.

Liste na rastišču z največjo jakostjo svetlobe smo vzorčili na Trebelnem, 15.4.2014, z bršljana, ki povsem obrašča propadlo drevo in ga nič ne senči (Rastišče 4). Nekoliko manj sončne liste smo nabrali 22.4.2014; bršljan je obraščal deblo drevesa z zelo redko krošnjo v

starem sadovnjaku (Rastišče 3). Senčne liste smo nabrali 7.4.2014 v gozdu, kjer bršljan prerašča kamnito steno (Rastišče 2). Zelo senčne liste pa smo natrgali 5.5.2014, v mešanem gozdu, pod previsno skalo (Rastišče 1). Meritve smo izvedli na desetih listih posameznega vzorca z različnega kraja.



Slika 6: Senčni rastišči navadnega bršljana (Rastišče 1 in 2) (foto: Ploj, 2016).



Slika 7: Sončni rastišči navadnega bršljana (Rastišče 3 in 4) (foto: Ploj, 2016).

3.4.2 Merjenje odbojnosti listov

Liste navadnega bršljana smo nabrali zgodaj zjutraj in jim v 8 urah določili optične lastnosti. Uporabili smo prenosni spektrometer Jaz Modular Optical Sensing Suite (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL, ZDA). Zelene, čiste in suhe liste bršljana smo namestili pod integracijsko sfero ISP-30-6-R (Ocean Optics, Inc., FL, ZDA), ki smo jo s spektrometrom povezali z optičnim kablom QP600-1-SR-BX (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL, ZDA) ter se ob tem izogibali glavnim žilam – merili smo na homogeni zeleni površini lista. Izmerili smo odbojnost na desetih listih z desetih vej s posameznega rastišča ($n=10$) in sicer na petih mestih na osrednjem delu lista. Odbojnost smo merili na zgornji in spodnji površini lista. Merili smo valovne dolžine med 300 in 800 nm, na 0,3 nm natančno. Za osvetljevanje listov smo uporabili vir svetlobe UV-VIS-NIR (DH-2000, Ocean Optics, Inc., FL, ZDA). Pred meritvami smo izmerili referenčne vrednosti za 100 % odbojnost (bela svetloba) in 0 % odbojnost (tema). Uporabili smo enačbo povzeto po Baltzer in Thomas (2005):

$$R = (R_v - R_t) / (R_s - R_t) \quad \dots (1)$$

R_v - odboj svetlobe z listne površine

R_t - referenca teme brez prisotnega lista in vira svetlobe

R_s - referenca bele svetlobe brez prisotnega lista.

3.4.3 Morfološke in anatomske analize

3.4.3.1 Specifična listna površina in faktor vsebnosti vode

Deset sveže nabranih listov s posameznega rastišča smo naluknjali z luknjovrtom. Izogibali smo se večjim listnim žilam in robu lista. Premer krožca je bil 10 mm. Krožce iz svežih listov smo nato stehali na desetinko miligrama natančno s tehtnico Sartorius (Nemčija) in jih posušili pri 105 °C v sušilniku (Sterimatic ST-11, Instrumentaria, Zagreb). Sušili smo jih 24 ur. Nato je sledilo ponovno tehtanje in dobili smo maso suhe snovi. Pridobljeni podatki so nam omogočili izračun specifične listne površine (SLA), ki je količnik med površino vzorca in njegovo suho maso ($\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$) ter faktor vsebnosti vode.

3.4.3.2 Velikost in gostota listnih rež

Prozorni lak za nohte smo v tankem sloju nanесли na zgornjo in spodnjo površino lista ter počakali, da se je dobro posušil. Vsako premazano območje smo prelepili s prozornim lepilnim trakom. Strjen lak z odtisom listnih rež smo nato prilepili na objektno stekelce. Pod svetlobnim mikroskopom, pri 40x povečavi, smo pregledali odtise povrhnjice. Uporabili smo Olympus CX41 mikroskop opremljen z Olympus XC30 digitalno kamero in CellSens programom (Olympus, Hamburg, Nemčija). Analizirali smo dolžino in širino rež (μm) ter določili njihovo gostoto na mm^2 . Prešteli in premerili smo reže na petih vidnih poljih.

3.4.3.3 Meritve anatomskih lastnosti listov

Pri vzorcih s posameznega rastišča smo ročno naredili prečne prereze desetih listov. Čim tanjši prerez lista smo namestili na objektno stekelce, zalili z glicerolom in pokrili s krovnikom. Prečni prerez smo naredili na sredini lista in se pri tem izogibali večjim listnim žilam ter robnim delom lista. Preparate smo pregledali pod svetlobnim mikroskopom pri 100x ($0,38 \text{ mm}^2$ površine) ali 40x ($2,4 \text{ mm}^2$ površine) povečavi. Uporabljali smo Olympus CX41 mikroskop opremljen z Olympus XC30 digitalno kamero in CellSens programom (Olympus, Hamburg, Nemčija). Izmerili smo debelino lista, debelino spodnje in zgornje kutikule, debelino spodnje in zgornje povrhnjice ter debelino gobastega in palisadnega tkiva (μm). Parametre smo izmerili na petih vidnih poljih.

3.4.4 Biokemijske analize

3.4.4.1 Postopek analize količine klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov

Določitev vsebnosti klorofilov *a* in *b* ter celokupnih karotenoidov je potekala po metodi, ki sta jo opisala Lichtenthaler in Buschmann (2001). Sveži krogec s površino $0,785 \text{ cm}^2$, ki je bil shranjen v zamrzovalniku ($-20 \text{ }^\circ\text{C}$), smo strli v terilnici, ekstrahirali v 10 mL 100 % acetona (v/v) in centrifugirali pri 4000 rpm, na $4 \text{ }^\circ\text{C}$, za 4 min. Po centrifugiranju smo z merilnim valjem odčitali prostornine ekstraktov. Absorbcijo smo izmerili s spektrofotometrom UV/VIS (Lambda 25, Perkin-Elmer, Norwalk, CT, ZDA) pri valovnih dolžinah 470, 645 in 662 nm.

Vsebnosti klorofilov (Kl *a*, *b*) ter karotenoidov (Kar) smo izrazili na suho maso (g) in površino vzorca (dm²). Uporabili smo naslednje enačbe:

$$\text{Kl a [mg g}^{-1}\text{ss; mg dm}^{-2}] = c_a * V * 10^{-3} * \text{ss}^{-1}; c_a * V * 10^{-3} * P^{-1} \quad \dots (2)$$

$$\text{Kl b [mg g}^{-1}\text{ss; mg dm}^{-2}] = c_b * V * 10^{-3} * \text{ss}^{-1}; c_b * V * 10^{-3} * P^{-1} \quad \dots (3)$$

$$\begin{aligned} \text{Kar [mg g}^{-1}\text{ss; mg dm}^{-2}] = & (1000E_{470-1,9c_a-63,14c_b}) * V * 10^{-3} * \text{ss}^{-1} / 214; \\ & (1000E_{470-1,9c_a-63,14c_b}) * V * 10^{-3} * P^{-1} / 214 \quad \dots (4) \end{aligned}$$

c_a - koncentracija klorofila a (11,24 E₆₆₂-2,04 E₆₄₅)

c_b - koncentracija klorofila b (20,13 E₆₄₅-4,19 E₆₆₂)

V - volumen ekstrakta [ml]

ss - suha masa vzorca [g]

P - površina vzorca [dm²]

E - absorpcija pri izbrani valovni dolžini

3.4.4.2 Postopek analize količine antocianov

Uporabili smo Kharejevo in Guruprasadovo (1993) metodo za določanje vsebnosti antocianov. Sveži vzorec s površino 0,785 cm², ki je bil shranjen v zamrzovalniku (- 20 °C), smo strli v terilnici, ekstrahirali v 10 mL ekstrakcijske raztopine metanol : HCl (37 %) = 99:1 (v/v). Nato smo vzorce centrifugirali pri 4000 rpm, na 4 °C, za 4 min in z merilnim valjem odčitali prostornino ekstrakta. Vzorec smo nato shranili v temi; v hladilniku za 24 ur na 3-5 °C. Absorbcijo smo izmerili pri 530 nm s spektrofotometrom UV/VIS (Lambda 25, Perkin-Elmer, Norwalk, CT, ZDA). Vsebnost antocianov smo izrazili v relativnih enotah na težo suhe snovi (g) in na površino vzorca (dm²). Antociane smo določili z naslednjo enačbo:

$$\text{Ant (relativna enota) = } E_{530} * V * \text{ss}^{-1}; E_{530} * V * P^{-1} \quad \dots (5)$$

E₅₃₀ – absorpcija pri valovni dolžini 530 nm

V – prostornina ekstrakta [ml]

ss - suha masa vzorca [g]

P - površina vzorca [dm²]

3.4.4.3 Postopek analize količine UV-absorbirajočih snovi

Z metodo po Caldwellu (1968) smo določili vsebnost UV-B (280-320 nm) in UV-A (320-400 nm) absorbirajočih snovi. Sveži vzorec s površino 0,785 cm², ki je bil shranjen v zamrzovalniku (- 20 °C), smo strli v terilnici, ekstrahirali v 10 mL ekstrakcijske raztopine metanol : destilirana voda : HCl (37 %) = 79:20:1 (v/v) in ga 20 min inkubirali v temi. Nato smo vzorce centrifugirali pri 4000 rpm, na 10 °C, za 10 min in nato z merilnim valjem odčitali prostornino ekstrakta. Absorbicijo smo izmerili pri valovnih dolžinah od 280 nm do 400 nm s spektrofotometrom UV/VIS (Lambda 25, Perkin-Elmer, Norwalk, CT, ZDA). Za določanje UV-absorbirajočih snovi smo uporabili kvarčno kiveto. Vsebnosti UV-absorbirajočih snovi smo izračunali kot integral absorpcijskih vrednosti od 280 do 320 nm za UV-B ter od 320 do 400 nm za UV-A absorbirajoče snovi. Vsebnost UV-absorbirajočih snovi smo izrazili v relativnih enotah na težo suhe snovi (g) in na površino vzorca (dm²). Enačba, ki smo jo uporabili je:

$$\text{UV abs (relativna enota)} = I \cdot V^{-1} \cdot ss^{-1}; I \cdot V^{-1} \cdot P^{-1} \quad \dots (6)$$

I – integral absorpcijskih vrednosti v intervalu 280 – 320 nm (UV-B abs) ter 320 – 400 nm (UV-A abs)

V – prostornina ekstrakta [ml]

ss - suha masa vzorca [g]

P - površina vzorca [dm²]

3.4.5 Merjenje sevanja na rastiščih

Spektralno sestavo sevanja na posameznem rastišču (Rastišče 1-4) smo merili s prenosnim spektrometrom Jaz Modular Optical Sensing Suite (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL, ZDA). Merili smo med 11.30 - 12.30 uro, na jasen in sončen dan v začetku avgusta.

3.4.6 Statistična obdelava podatkov

Iz pridobljenih podatkov smo izračunali povprečje, mediano in standardni odklon. Za boljšo predstavbo smo se poslužili grafov v obliki škatlastih diagramov (boxplot), katerih ročaji predstavljajo mejne vrednosti, srednja horizontalna črta pa mediano.

Podatke smo analizirali s programom PAST 3 (Øyvind Hammer, Natural History Museum, University of Oslo). Normalno razporeditev podatkov smo testirali z uporabo Saphiro-Wilkovega testa. Pri testiranju korelacije med parametri smo pri normalni razporeditvi uporabili Pearsonov koeficient korelacije in pri nenormalni razporeditvi Spearmanov koeficient korelacije. Razlike v morfološki, anatomski in biokemijski parametrih smo testirali z apliciranjem univariatne analize variance, uporabili ANOVO, ki ji je sledil naknadni Tukey multipli primerjalni test za normalno razporejene ali Kruskal-Wallis test z Bonferronijevo korekcijo za nenormalno razporejene parametre.

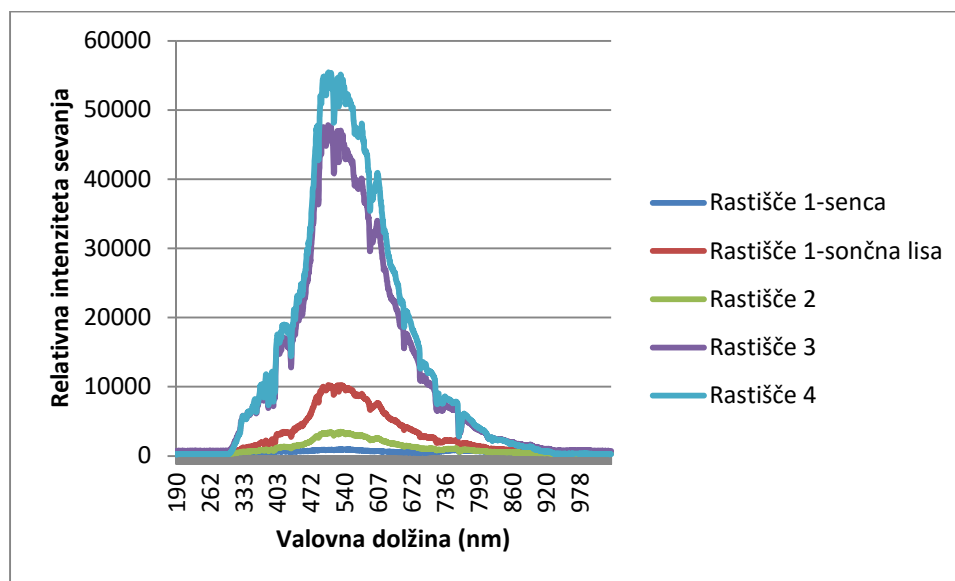
Zbranim podatkom o odbojnosti smo najprej določili povprečja za deset listov, nato smo podatke o svetlobnih spektrih razdelili glede na intervale svetlobe: UV-B (280-319,99), UV-A (320-399,99), vijolično (400-454,99), modro (455-499,99), zeleno (500-579,99), rumeno (580-619,99), rdeče (620-699,99), NIR (700-886,99) (Brand, 1995). Meritve odbojnosti so bile povprečene na 5-nm intervale. Pomembnejše razlike v odbojnosti med listi različnih rastišč so bile ocenjene z Kruskal-Wallis testom z Bonferronijevo korekcijo. Rezultate odbojnosti listov smo ponazorili z grafi odbojnosti, oblikovane v programu Microsoft Office Excel 2007.

RDA analiza (klusterska redundančna analiza) je bila uporabljena za določitev vpliva anatomskih in morfoloških parametrov na reflaktanco z uporabo CANOCO za Windows 4.5 programsko vsebino (C.J.F., 2002). Monte Carlo permutacijski test z 999 permutacijami je bil izveden, da je testiral pomembnost vplivov. Stopnja signifikantnosti je bila pri $p \leq 0,05$. Nepomembne variable smo izključili iz nadaljne analize. Nadaljna RDA je bila izvedena le z delnimi izbranimi podatki. Vse variabile v RDA analizi so bile standardizirane, da odstranijo vpliv magnitudnih razlik med lestvico in enoto.

4 REZULTATI

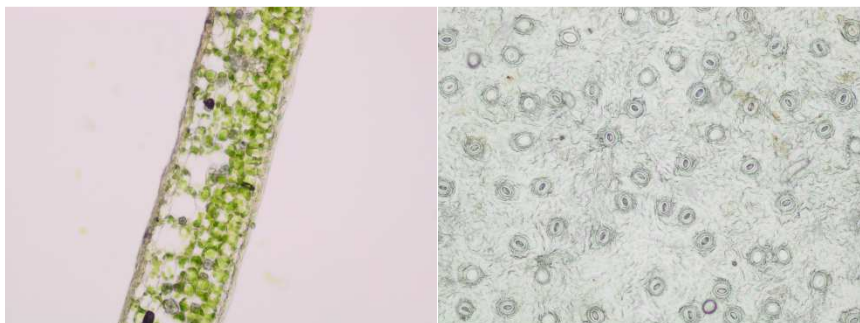
4.1 REZULTATI MERITEV INTENZITETE SEVANJA NA RASTIŠČIH 1-4

Meritve relativne intenzitete sevanja so pokazale, da si rastišča od 1 do 4 sledijo v vrstnem redu od rastišča, kjer je intenziteta sevanja najmanjša (1) do rastišča, kjer je intenziteta sevanja največja (4) (Slika 8). O šibki jakosti sevanja govorimo, kadar je manjša od 10 % polne dnevne svetlobe.

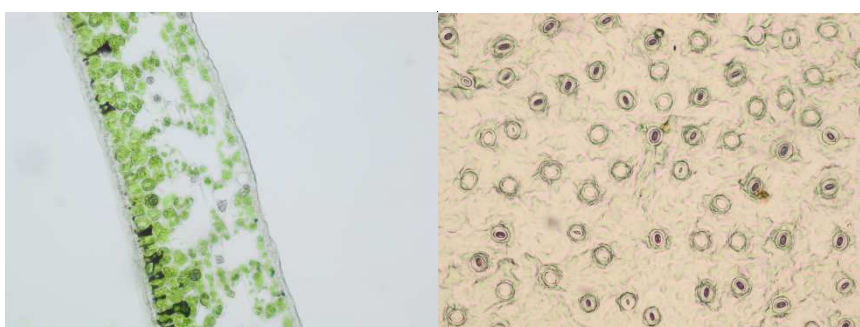


Slika 8: Graf relativne intenzitete sevanja pri različnih valovnih dolžinah na rastiščih od 1-4.

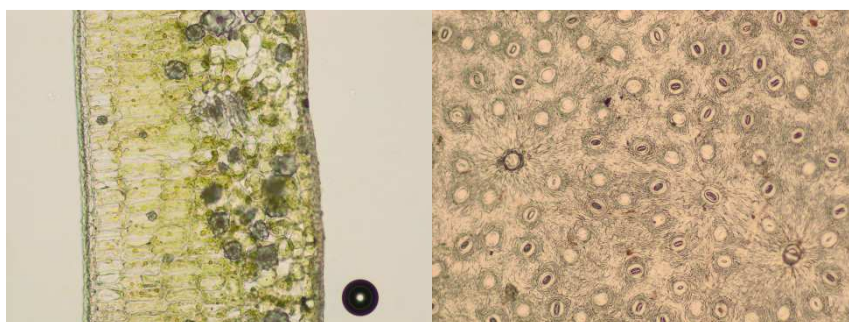
4.2 ZGRADBA LISTOV IN GOSTOTA LISTNIH REŽ



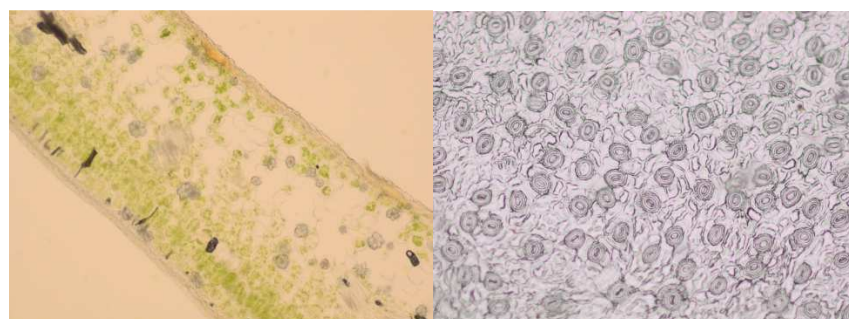
Slika 9: Prečni prerez lista – rastišče 1 (foto: Ploj, 2016). Slika 10: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 1 (foto: Ploj, 2016).



Slika 11: Prečni prerez lista – rastišče 2 (foto: Ploj, 2016). Slika 12: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 2 (foto: Ploj, 2016).



Slika13: Prečni prerez lista - rastišče 3 (foto: Ploj, 2016). Slika14: Gostota listnih rež lista pri 100x povečavi – rastišče 3 (foto: Ploj, 2016).



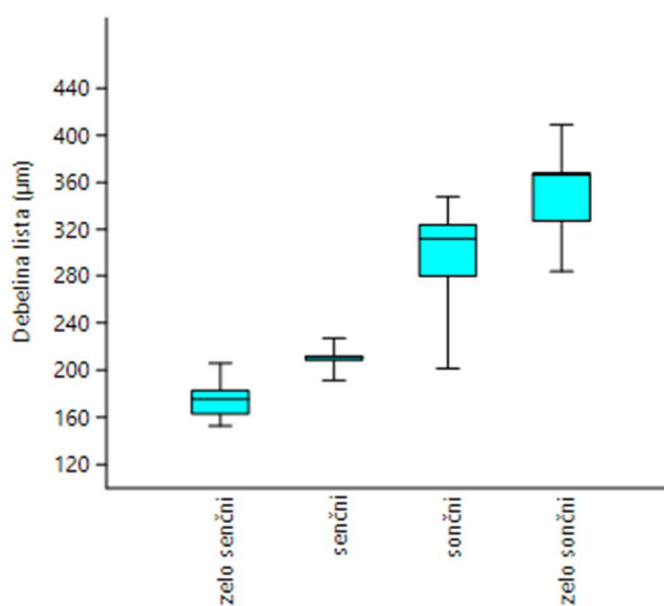
Slika 15: Prečni prerez lista – rastišče 4 (foto: Ploj, 2016). Slika 16: Gostota listnih rež pri 100x povečavi – rastišče 4 (foto: Ploj, 2016).

Listne reže smo pri navadnem bršljanu našli samo na spodnji površini lista.

Iz slik je lepo razvidno, da se debelina listov navadnega bršljana povečuje od rastišča 1 do rastišča 4 (Slike 9, 11, 13, 15). Prav tako je gostota listnih rež najmanjša pri listih rastišča 1 in največja pri listih rastišča 4 (Slike 10, 12, 14, 16). Vidno je tudi, da je stebričasto tkivo pri listih z rastišča 3 in 4 razvito v več plasteh (Sliki 13, 15), pri listih z rastišča 1 in 2 pa le v enosloju (Sliki 9, 11).

4.1.1 Debelina lista

Debelina listov navadnega bršljana je najtanjša na rastišču 1 in se postopoma povečuje do rastišča 4 (Slika 17). Iz preglednice 1 je razvidno, da so si najrazličnejši vzorec z rastišča 4 in vzorca z rastišča 1 in 2 (Preglednica 2).



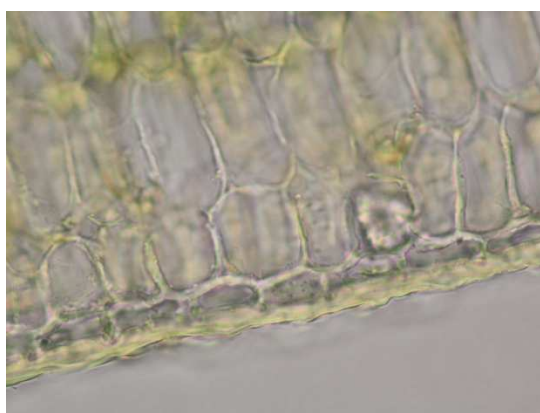
Slika 17: Primerjava debeline listov navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 2: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami listov. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebelfeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

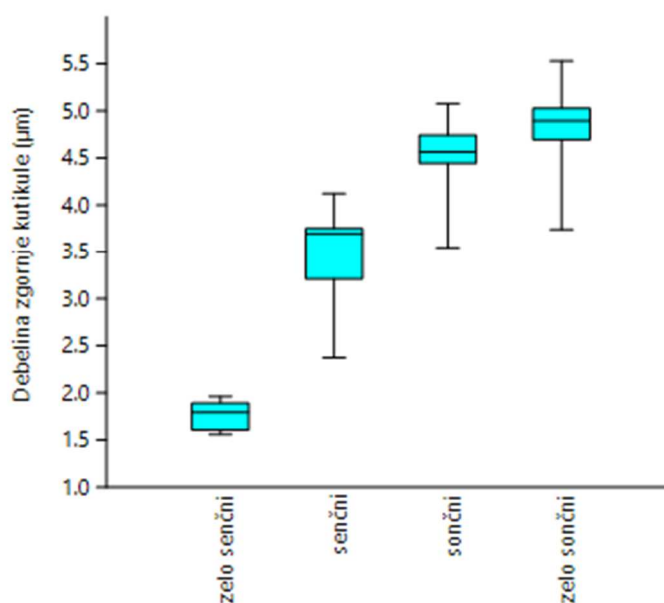
	1	2	3	4
1		0,06116	0,000159	0,0001585
2			0,000159	0,0001585
3				0,00175
4				

4.1.2 Debelina spodnje in zgornje kutikule

Debelina zgornje in spodnje kutikule je najtanjša pri rastlinah, ki so rastle na rastišču 1 in se postopoma večja glede na vse bolj osvetljeno rastišče (Slika 19, 20). Zgornja kutikula je bila vedno debelejša od spodnje. Debelina zgornje kutikule lista z rastišča 1 se najbolj razlikuje od debeline zgornje kutikule lista z rastišča 4 (Preglednica 3). Debelini spodnje kutikule lista z rastišča 1 in 2 se najbolj razlikujeta od debeline spodnje kutikule lista z rastišča 4 (Preglednica 4).



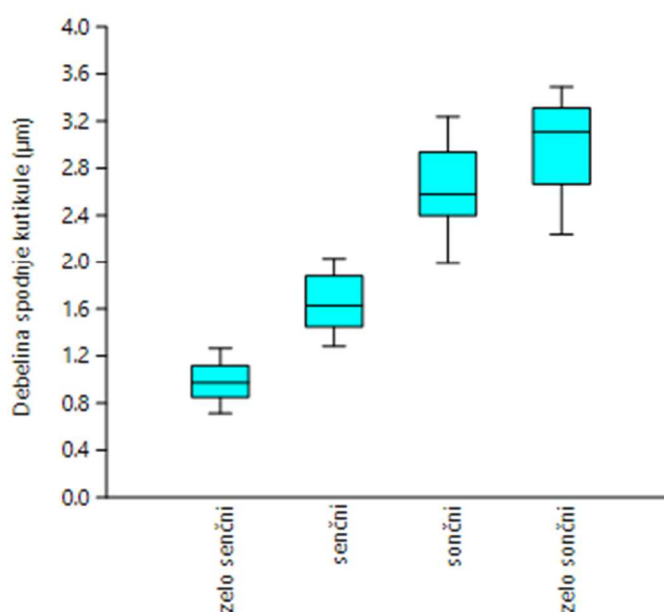
Slika 18: Prerez lista; zgornja kutikula in zgornja povrhnjica pri listu z rastišča 4.



Slika 19: Primerjava debeline zgornje kutikule navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 3: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami zgornje kutikule. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,000159	0,000159	0,0001585
2			0,000189	0,0001586
3				0,4625
4				



Slika 20: Primerjava debeline spodnje kutikule navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

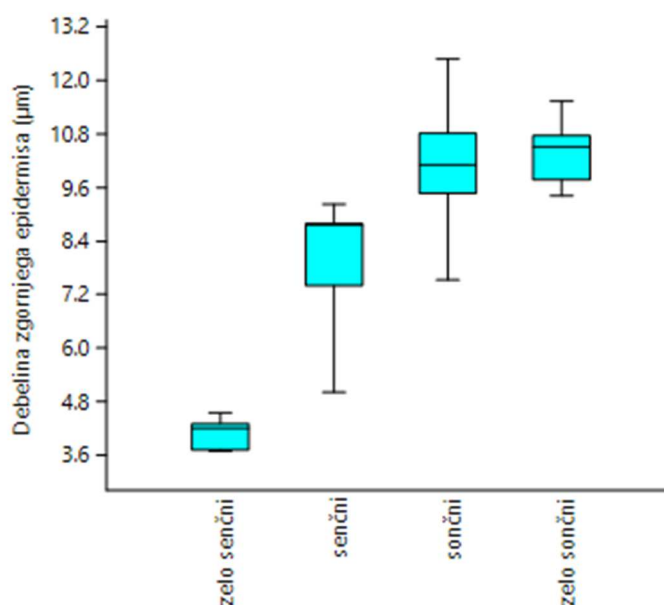
Preglednica 4: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami spodnje kutikule. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,00027	0,000159	0,0001585
2			0,000159	0,0001585
3				0,04678
4				

4.1.3 Debelina zgornje in spodnje povrhnjice

Tudi debelina zgornje in debelina spodnje povrhnjice sta pri navadnem bršljanu rastišča 1 najtanjši in se postopoma debelita, več kot rastlina prejme svetlobe – najdebelejši sta pri listih z rastišča 4 (Sliki 21, 22).

Iz preglednice 5 vidimo, da se debelina zgornje povrhnjice lista z rastišča 1 razlikuje od tistih z rastišča 2, 3 in 4. Razlika med debelino zgornje povrhnjice lista z rastišča 3 in 4 pa je minimalna. Debelina spodnje povrhnjice lista z rastišča 4 se najbolj razlikuje z debelino spodnje povrhnjice lista z rastišča 1 (Preglednica 6).

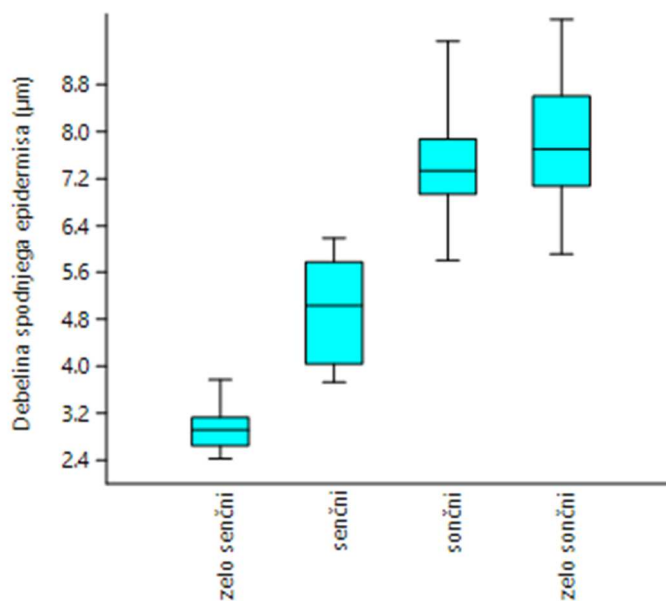


Slika 21: Primerjava debeline zgornje povrhnjice navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 5: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami zgornje povrhnjice. Ker gre za nenormalno razporeditev podatkov smo uporabili test Kruskal-Wallis z Bonferronijevo korekcijo ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,001096	0,001096	0,001096
2			0,01024	0,001096
3				1
4				

:



Slika 22: Primerjava debeline spodnje povrhnjice navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

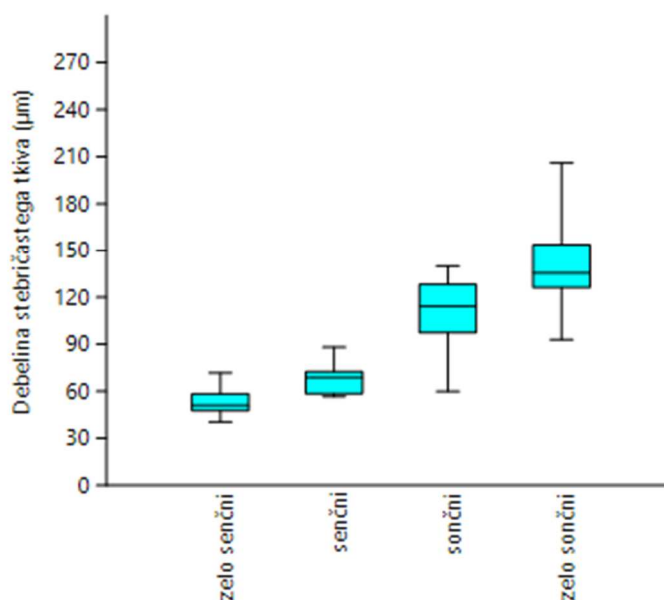
Preglednica 6: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami spodnje povrhnjice. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-ovim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,000274	0,000159	0,0001585
2			0,000163	0,000159
3				0,9271
4				

4.1.4 Debelina listne sredice

Debelina stebričastega tkiva in debelina gobastega tkiva v listih navadnega bršljana se povečujeta od rastišča 1 do rastišča 4 (Sliki 23, 24).

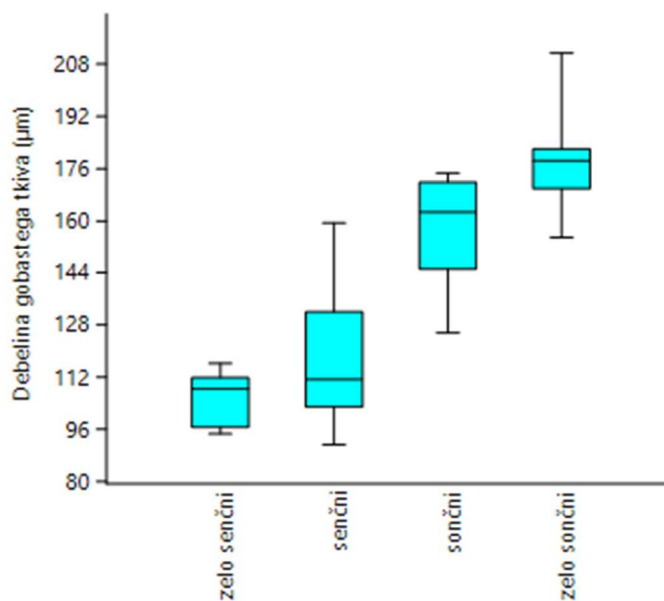
Debelina stebričastega tkiva in debelina gobastega tkiva listov z rastišča 4 se najbolj razlikuje od debeline stebričastega in gobastega tkiva listov z rastišč 1 in 2 (Preglednica 7, 8).



Slika 23: Primerjava debeline stebričastega tkiva lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 7: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami stebričastega tkiva. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,3725	0,000161	0,0001585
2			0,000727	0,0001585
3				0,009236
4				



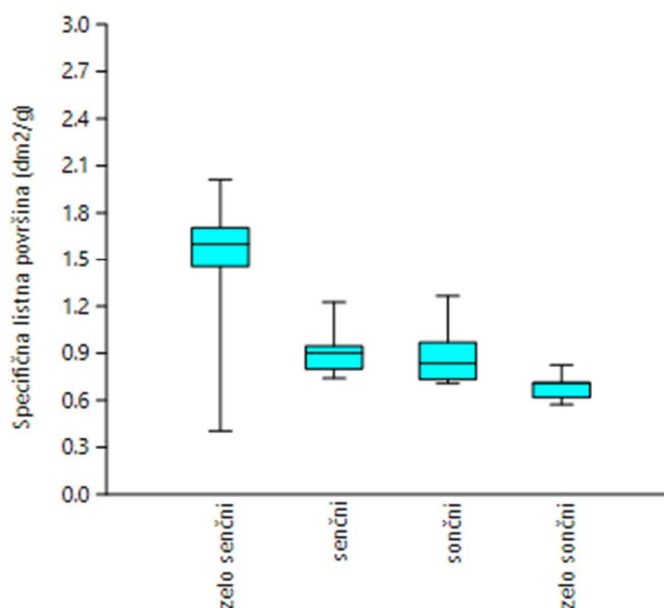
Slika 24: Primerjava debeline gobastega tkiva lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 8: Primerjava različnosti med povprečnimi debelinami gobastega tkiva. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-ovim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,248	0,000159	0,0001585
2			0,000207	0,0001585
3				0,08538
4				

4.1.5 Specifična listna površina

Največjo specifično listno površino imajo listi z rastišča 1 in najmanjšo listi z rastišča 4 (Slika 25). SLA se s povečano stopnjo osvetljenosti zmanjšuje. Najbolj se med sabo razlikujejo SLA z rastišča 4 in 2. SLA z rastišč 2 in 3 pa se razlikujeta minimalno (Preglednica 9).



Slika 25: Primerjava specifične listne površine lista navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

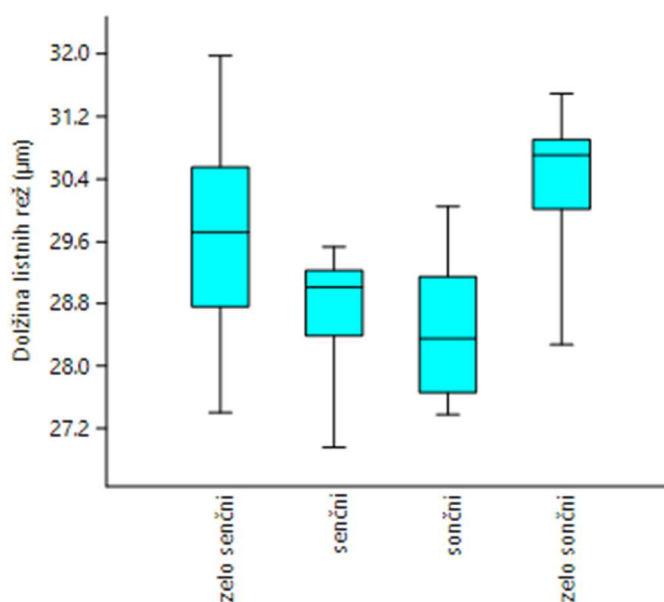
Preglednica 9: Primerjava različnosti med povprečnimi SLA. Ker gre za nenormalno razporeditev podatkov smo uporabili test Kruskal-Wallis z Bonferronijevo korekcijo ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Označke 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,01665	0,01659	0,01641
2			1	0,003431
3				0,02986
4				

4.1.6 Dolžina in širina listnih rež

Med sabo smo primerjali dolžino in širino listnih rež v spodnji povrhnci. Najdaljše reže so imeli listi z rastišča 4, najkrajše pa tisti z rastišča 3 (Slika 26). Najbolj se v dolžini rež razlikujejo listi z rastišča 4 in rastišča 2 (Preglednica 10).

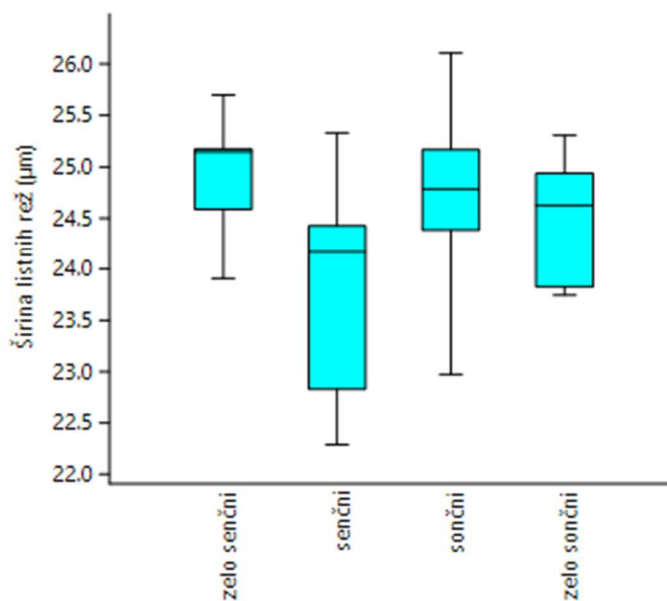
Najširše listne reže imajo listi z rastišča 1 in 3, najožje pa tisti z rastišča 2 (Slika 27). V širini rež se najbolj razlikujeta rastišči 1 in 2 (Preglednica 11).



Slika 26: Primerjava dolžine listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 10: Primerjava različnosti med povprečnimi dolžinami rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Označke 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,1994	0,04929	0,5151
2			0,9043	0,008534
3				0,001397
4				



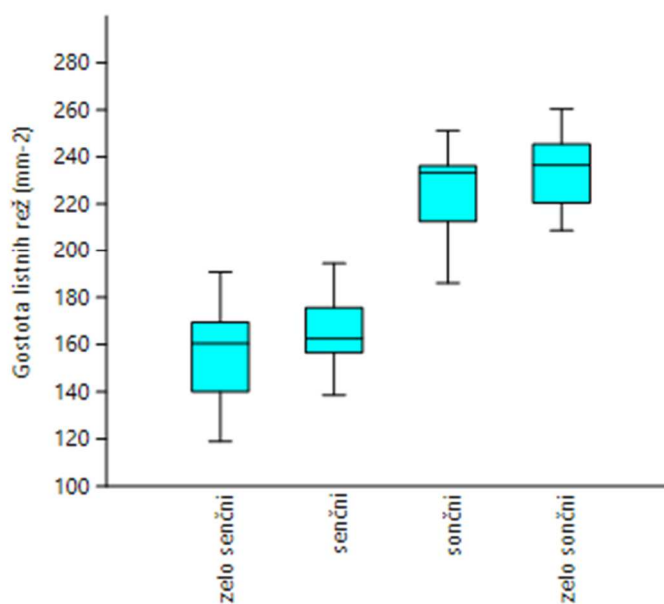
Slika 27: Primerjava širine listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 11: Primerjava različnosti med povprečnimi širinami rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evinim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,01053	0,7444	0,4559
2			0,113	0,2713
3				0,9639
4				

4.1.7 Gostota listnih rež

Gostota listnih rež se s stopnjo osvetlitve listov povečuje (od rastišča 1 do 4) (Slika 28). V gostoti rež se najbolj razlikuje rastišče 4 od rastišč 1 in 2 (Preglednica 12).



Slika 28: Primerjava gostote listnih rež navadnega bršljana s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4), prikazano s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 12: Primerjava različnosti med povprečnimi gostotami listnih rež. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evin testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

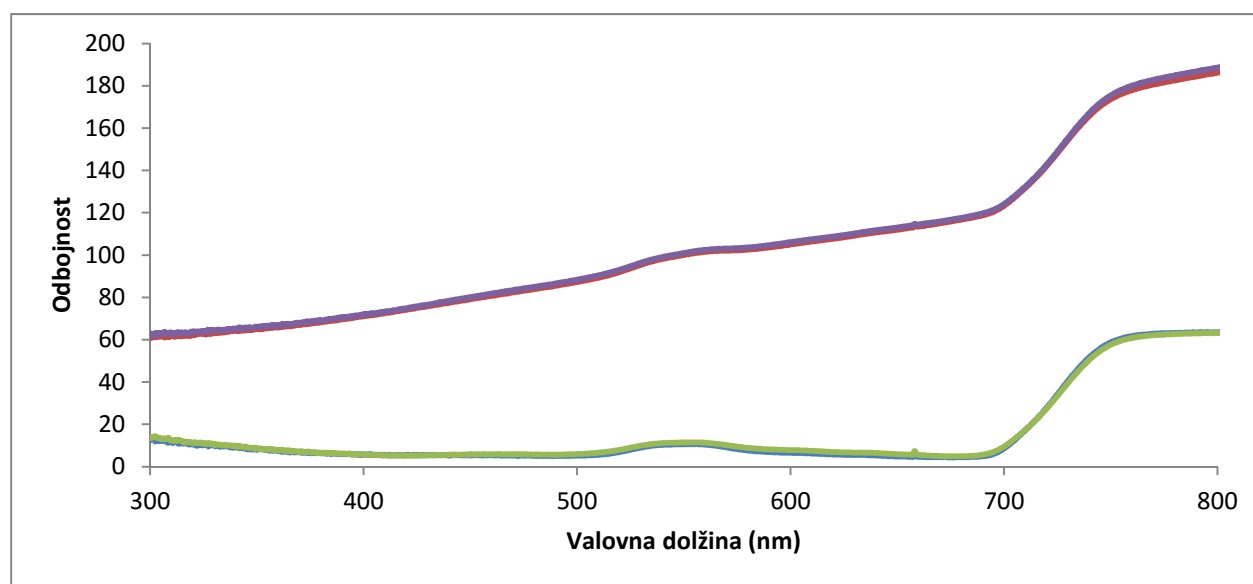
	1	2	3	4
1		0,6224	0,000159	0,0001585
2			0,000159	0,0001585
3				0,7031
4				

4.2 ODBOJNOST ZGORNJE IN SPODNJE POVRŠINE LISTA

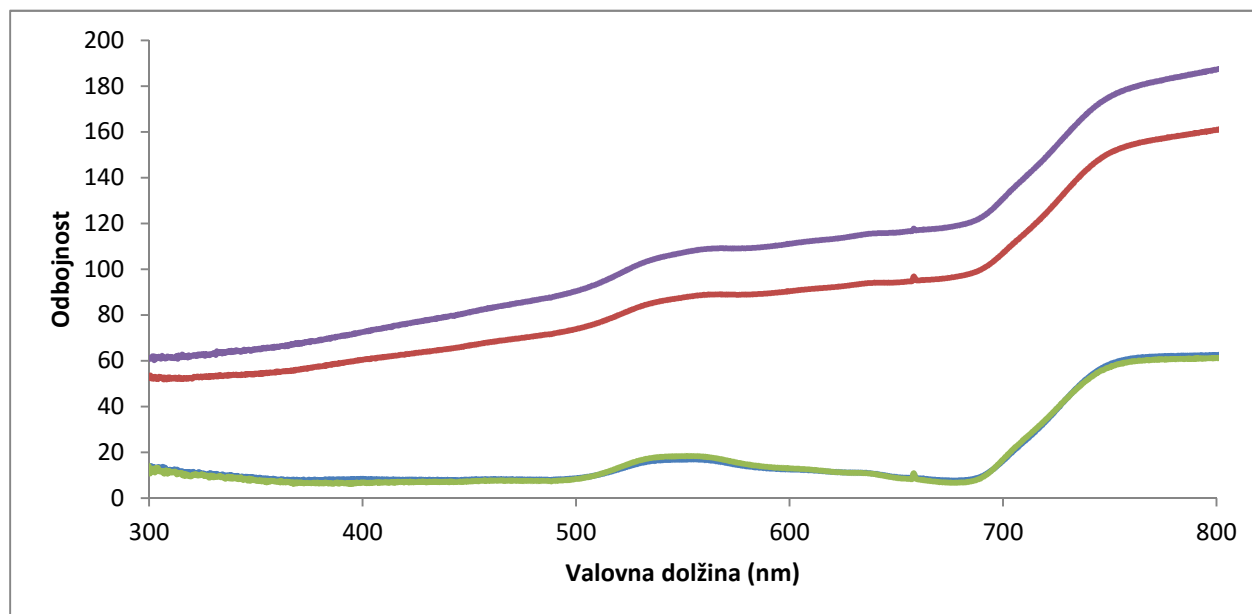
Spektri odbojnosti, na zgornji in spodnji površini lista navadnega bršljana, nabranih na različnih rastiščih glede na stopnjo osvetljenosti, imajo podobno obliko. Najvišjo stopnjo odbojnosti imajo listi z rastišča 3 in 4 za obe listni površini.

Na listih z rastišča 1 in 2 je odbojnost značilno manjša v območju PAR (400-700 nm), z vrhom pri 550 nm (zelena svetloba), na območju > 700 nm (NIR) pa začne strmo naraščati in ohrani visok nivo.

Pri grafih za liste rastišča 3 in 4, ki sta si pri zgornji površini skoraj identična, za spodnjo površino pa se razlikujeta, vidimo zelo visoko odbojnost že v UV delu spektra, postopno rast, z manjšim skokom v območju zelene svetlobe (550 nm) in nenadno povečano rastjo pri 700 nm (Sliki 24 in 25).



Slika 29: Odbojnost zgornje površine listov navadnega bršljana (*Hedera helix*) pri valovnih dolžinah od 300 do 800 nm za rastišče 1 (modra), rastišče 2 (zelena), rastišče 3 (rdeča) in rastišče 4 (vijolična). Prikazane so povprečne vrednosti; n=10.

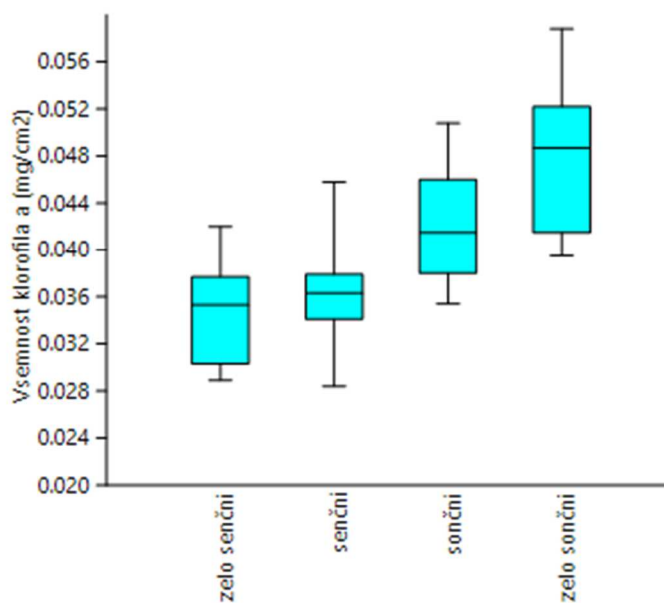


Slika 30: Odbojnost spodnje površine listov navadnega bršljana (*Hedera helix*) pri valovnih dolžinah od 300 do 800 nm za rastišče 1 (modra), rastišče 2 (zeleni), rastišče 3 (rdeča) in rastišče 4 (vijolična). Prikazane so povprečne vrednosti; n=10.

4.3 BIOKEMIJSKE ANALIZE

4.3.1 Klorofil *a* in *b*

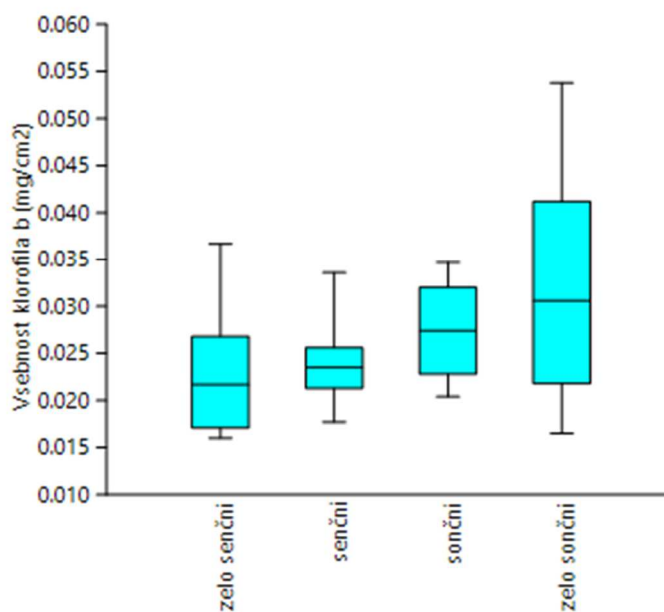
Po vsebnosti klorofila *a* na površino lista in po vsebnosti klorofila *b* na površino se najbolj razlikujeta rastišči 1 in 4 (Preglednici 13, 14).



Slika 31: Vsebnost klorofila *a* izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 13: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila *a* izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,9757	0,02098	0,0001817
2			0,05624	0,0002349
3				0,1033
4				



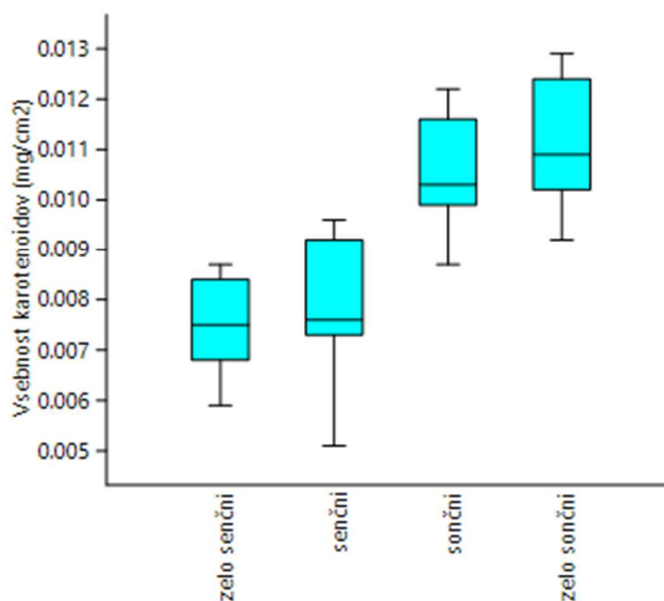
Slika 32: Vsebnost klorofila *b* izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 14: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila *b* izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,9727	0,5831	0,08629
2			0,8325	0,2015
3				0,6495
4				

4.3.2 Karotenoidi

Več karotenoidov na površino lista vsebujejo listi, ki so rastle na soncu (Rastišče 3 in 4) (Slika 33). V vsebnosti karotenoidov na površino lista se najbolj razlikujeta lista z rastišča 1 in 4 (Preglednica 15).



Slika 33: Vsebnost karotenoidov izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

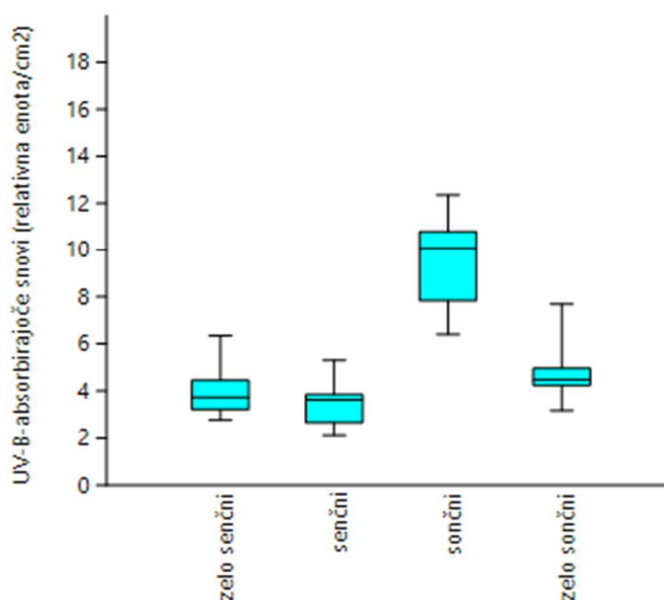
Preglednica 15: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi karotenoidov izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-ovim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,9266	0,000164	0,0001588
2			0,000206	0,0001609
3				0,8451
4				

4.3.3 UV-absorbirajoče snovi

Največ UV-B-absorbirajočih snovi na površino lista vsebuje vzorec z rastišča 3 (Slika 34). Največjo razliko v vsebnosti UV-B-absorbirajočih snovi na površino listov kažeta vzorca z rastišča 4 in 1 (Preglednica 16).

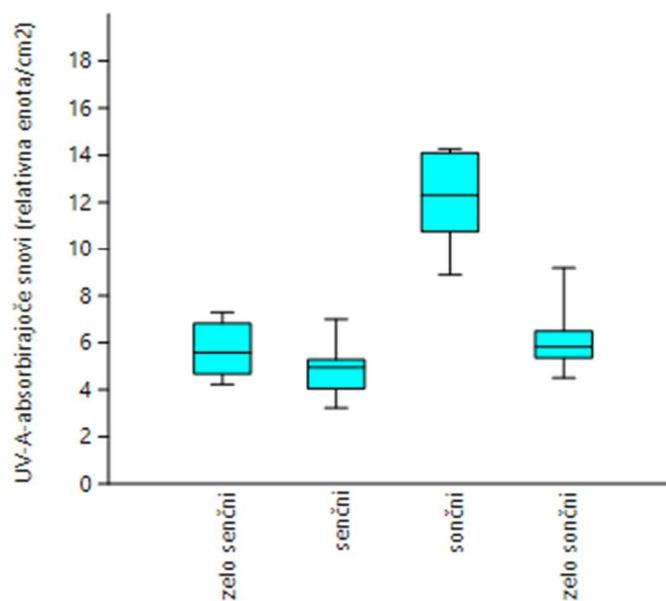
Največjo vsebnost UV-A-absorbirajočih snovi na površino lista ima vzorec z rastišča 3 (Slika 35). Največjo razliko v vsebnosti UV-A-absorbirajočih snovi na površino lista imata rastišče 4 in 3 (Preglednica 17).



Slika 34: Vsebnost UV-B-absorbirajočih snovi izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 16: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi UV-B-absorbirajočih snovi izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebajeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,7833	0,000159	0,7034
2			0,000159	0,1992
3				0,0001585
4				



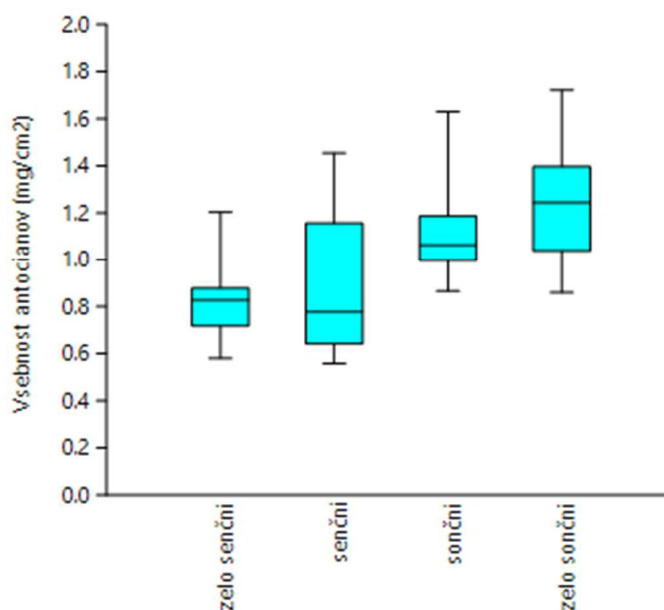
Slika 35: Vsebnost UV-A-absorbirajočih snovi izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 17: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi UV-A-absorbirajočih snovi izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-evim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebeljeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,4902	0,000159	0,9124
2			0,000159	0,1771
3				0,0001585
4				

4.3.4 Antociani

Po vsebnosti antocianov na površino lista le nekoliko prednjačijo listi, ki so rastle na soncu (Rastišče 3 in 4) (Slika 36). Najbolj se v vsebnosti antocianov na površino lista razlikujejo vzorci z rastišč 1 in 4 (Preglednica 18).



Slika 36: Vsebnost antocianov izražena na površino lista s štirih različnih rastišč glede na sevalne razmere (Rastišče 1-4). Podatki so prikazani s škatlastimi diagrami (boxplot).

Preglednica 18: Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi antocianov izražena na površino lista. Ker gre za normalno razporeditev podatkov smo uporabili testiranje s Tukey-ovim testom ($p \leq 0,05$ – so označene odebajeno). Oznake 1-4 predstavljajo rastišča od senčnega do sončnega.

	1	2	3	4
1		0,943	0,05711	0,005014
2			0,1809	0,02145
3				0,7653
4				

4.4 POVEZAVE MED ANATOMSKIMI, BIOKEMIJSKIMI IN OPTIČNIMI LASTNOSTI LISTOV

S pomočjo programa Past 3 smo izdelali statistično analizo in v spodnji preglednici predstavili Spearmanov koeficient korelacije (r) med odbojnostjo in anatomskimi ter biokemijskimi lastnostmi listov navadnega bršljana.

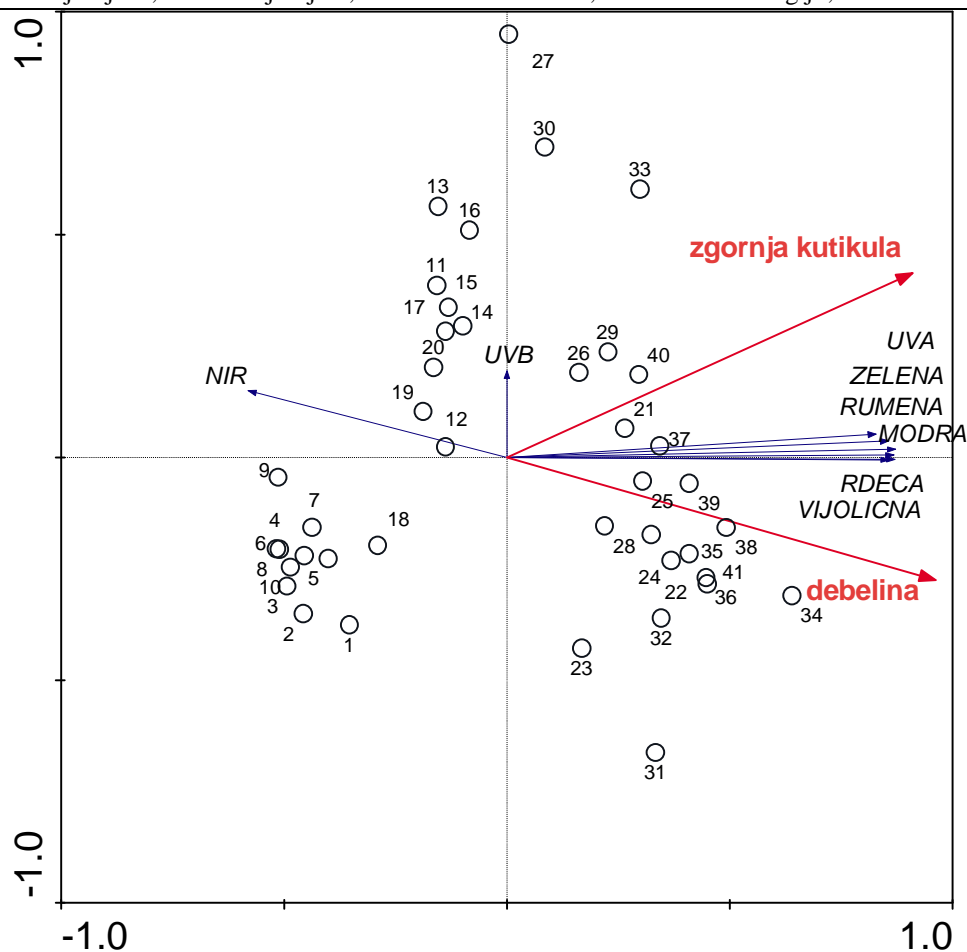
Anatomski lastnosti listov, ki sta glede na statistično analizo v največji korelaciji z odbojnostjo, sta debelina zgornje in spodnje kutikule – za celoten spekter, le pri NIR je ta korelacija nekoliko manjša. Tudi debelina lista je v visoki korelaciji z odbojnostjo, predvsem v modrem, rumenem in rdečem delu spektra; nekoliko manj pa v UV-B, UV-A, zelenem in NIR delu spektra.

Biokemijski parameter, ki po izračunu najbolj vpliva na odbojnost (v modrem, zelenem, rumenem in rdečem delu spektra; manj v UV-A, UV-B in NIR) je vsebnost karotenoidov, ki je izražena na površino lista. Tudi vsebnost klorofila *a* izražena na površino lista (v vijoličnem, modrem, zelenem, rumenem in rdečem delu spektra; veliko manj v UV-A, UV-B in NIR) kaže visoko pozitivno korelacijo z odbojnostjo lista.

Vsebnost klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov, ki je izražena na suho maso lista, je v negativni korelaciji z odbojnostjo.

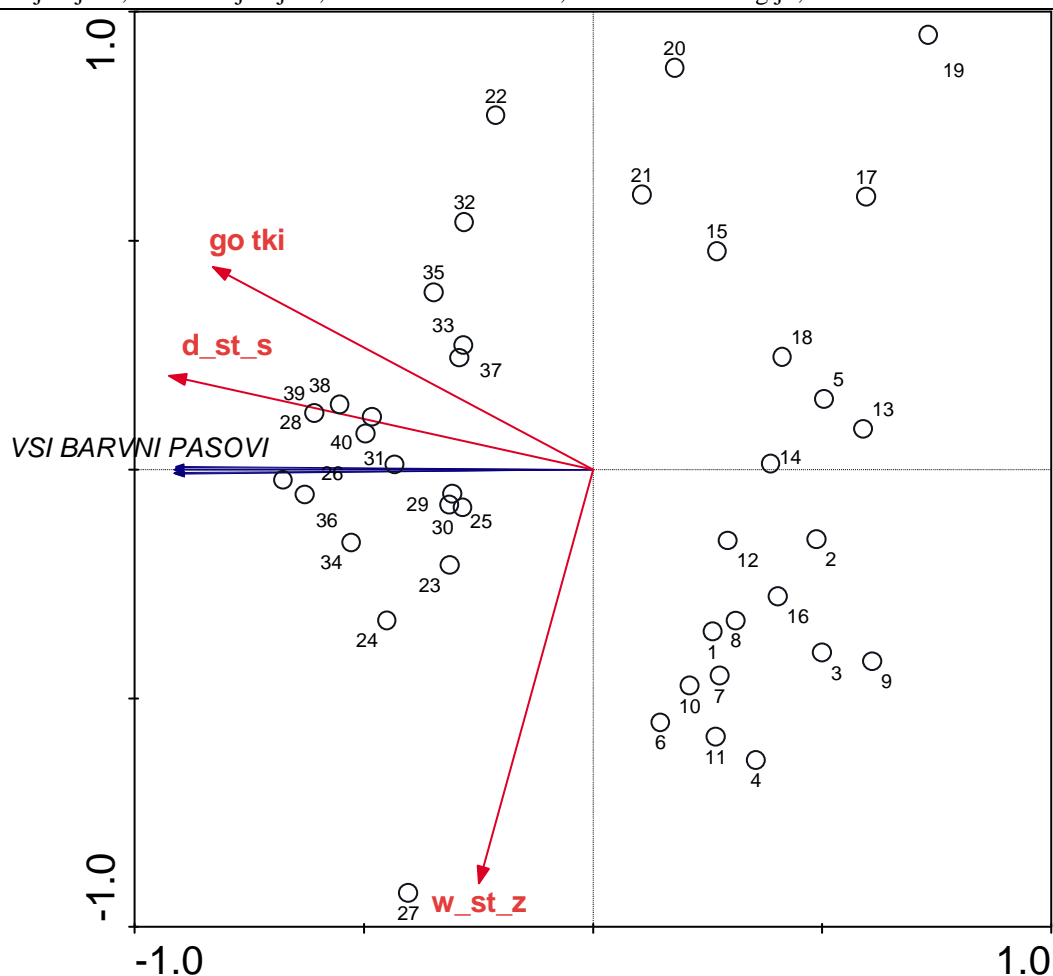
Preglednica 19: Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$.

Vrsta lastnosti/ Območje odbojnega spektra	UVB	UVA	Vijolična	Modra	Zelena	Rumena	Rdeča	NIR
Anatomske lastnosti listov								
Debelina lista (μm)	0,75*	0,76*	0,76*	0,80**	0,78*	0,81**	0,82**	0,73*
Debelina zg. kutikule (μm)	0,80**	0,80**	0,78*	0,83**	0,83**	0,86**	0,84**	0,72*
Debelina zg. epidermisa (μm)	0,73*	0,75*	0,74*	0,76*	0,80**	0,80**	0,79*	0,73*
Debelina stebričastega tkiva (μm)	0,70*	0,72*	0,75*	0,79*	0,77*	0,79*	0,80**	0,73*
Debelina gobastega tkiva (μm)	0,77*	0,78*	0,79*	0,80**	0,76*	0,78*	0,81**	0,71*
Debelina sp. epidermisa (μm)	0,72*	0,73*	0,77*	0,82**	0,80**	0,82**	0,82**	0,72*
Debelina sp. kutikule (μm)	0,81**	0,81**	0,81**	0,85**	0,83**	0,85**	0,85**	0,77*
Gostota listnih rež (št. rež/ mm^2)	0,77*	0,77*	0,79*	0,79*	0,80**	0,80**	0,79*	0,83**
Biokemijske lastnosti listov								
Klorofil <i>a</i> (mg/g)	-0,70*	-0,74*	-0,75*	-0,77*	-0,73*	-0,75*	-0,76*	-0,69*
Klorofil <i>a</i> (mg/ cm^2)	0,56	0,62	0,73*	0,75*	0,76*	0,77*	0,77*	0,65
Klorofil <i>b</i> (mg/g)	-0,72*	-0,75*	-0,74*	-0,76*	-0,76*	-0,78*	-0,78*	-0,71*
Karotenoidi (mg/g)	-0,68*	-0,70*	-0,70*	-0,71*	-0,67*	-0,69*	-0,71*	-0,64
Karotenoidi (mg/ cm^2)	0,70*	0,72*	0,77*	0,82**	0,83**	0,84**	0,83**	0,72*



Slika 37: Rezultati multivariantne analize (RDA). Graf redundančne analize odbojnosti zgornje listne površine, na katerega vplivajo statistično značilni parametri. Pri analizi smo zajeli samo površinske strukture lista. Z rdečimi puščicami so označene neodvisne spremenljivke, ki vplivajo na spekter: debelina zgornje kutikule in debelina lista (μm), $p \leq 0,05$; z modrimi puščicami so označeni deli spektra – odvisne spremenljivke. S krogi so označeni podatki za liste: 1-10 listi z Rastišča 1, 11-20 listi z Rastišča 2, 21-30 listi z Rastišča 3 in 31-40 listi z Rastišča 4.

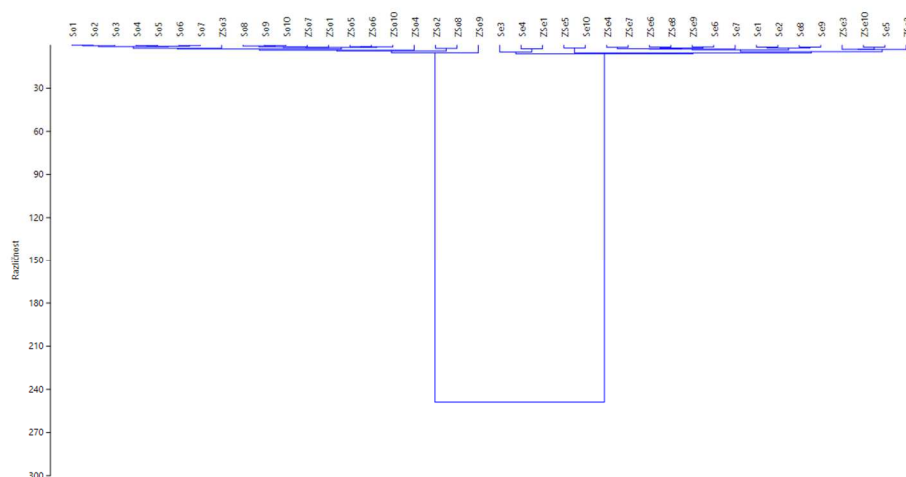
Po RDA lahko 60 % variabilnosti odbojnega spektra zgornje površine lista razložimo z debelino listov (55 %) in z debelino zgornje kutikule (5 %). Graf redundančne analize nam prikaže izrazito negativno korelacijo med debelino lista in odbojnostjo v NIR delu spektra. Pozitivna korelacija se kaže med debelino zgornje kutikule in debelino lista ter UV-A, zelenim, rumenim, modrim, rdečim in vijoličnim delom spektra – je najbolj značilna za liste, nabrane na sončnih rastiščih (Rastišče 3 in 4) (Slika 37).



Slika 38: Rezultati multivariantne analize (RDA). Graf redundančne analize odbojnosti spodnje listne površine, na katerega vplivajo statistično značilni parametri. Z rdečimi puščicami so označene neodvisne spremenljivke, ki vplivajo na spekter: debelina gobastega tkiva lista (μm), gostota listnih rež (št.rež/mm^2), širina listnih rež (μm), $p \leq 0,05$; z modrimi puščicami so označeni deli spektra – odvisne spremenljivke. S krogi so označeni podatki za liste: 1-10 listi z Rastišča 1, 11-20 listi z Rastišča 2, 21-30 listi z Rastišča 3 in 31-40 listi z Rastišča 4.

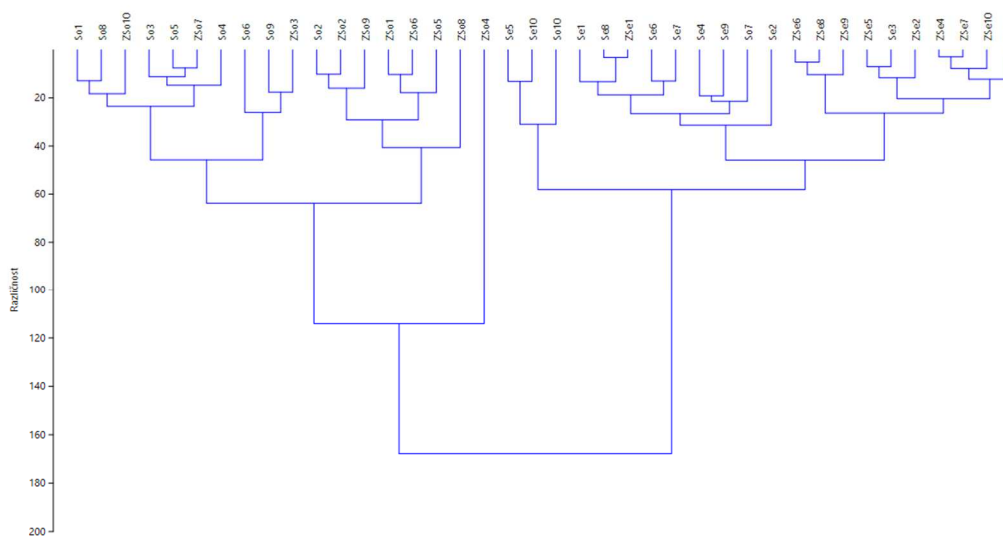
Po RDA lahko 9 % variabilnosti odbojnega spektra spodnje površine lista razložimo z gostoto listnih rež (0,2 %), s širino listnih rež (8 %) in z debelino gobastega tkiva (0,8 %). Graf redundančne analize nam prikaže pozitivno korelacijo med debelino gobastega tkiva, gostoto listnih rež in širino listnih rež ter odbojnostjo v celotnem spektru – je najbolj značilna za liste, nabrane na sončnih rastiščih (Rastišče 3 in 4) (Slika 38).

Dendrogram različnosti, ki smo ga izdelali v programu Past 3, na podlagi desetih povprečij meritev odbojnosti na zgornji površini listov za vsako od rastišč, prikazuje različnost v odbojnosti med temi štirimi rastišči (Rastišče 1-4). Opazimo, da sta si rastišči 1 in 2 med sabo zelo podobni, obenem pa zelo različni od rastišča 3 in 4 (Slika 39).



Slika 39: Dendrogram različnosti odbojnih spektrov zgornje površine listov navadnega bršljana na različnih rastiščih glede na količino svetlobnega sevanja (oznake vzorcev: Rastišče 1: ZSe 1-10; Rastišče 2: Se –1-10; Rastišče 3: So –1-10; Rastišče 4: ZSo - 1-10).

Tudi dendrogram različnosti anatomskih lastnosti listov z različnih rastišč glede na sevalne razmere, kaže podobnost med listi z rastišča 1 in 2 ter listi z rastišča 3 in 4 (Slika 40).



Slika 40: Dendrogram različnosti za anatomske lastnosti listov navadnega bršljana na različnih rastiščih glede na količino svetlobnega sevanja (oznake vzorcev: Rastišče 1: ZSe 1-10; Rastišče 2: Se –1-10; Rastišče 3: So –1-10; Rastišče 4: ZSo - 1-10).

5 RAZPRAVA

Navadni bršljan (*Hedera helix*) je rastlina, ki raste tako na sončnih kot tudi na zelo senčnih rastiščih npr. na vhodih v jame in v podrasti (Bavcon, 2013). Zanj so značilne fotomorfoze – anatomske in morfološke prilagoditve na šibke in močne jakosti svetlobe. Mikrostrukture listov lomijo svetlobne žarke, jih razpršijo in obenem tudi usmerijo svetlobo v rastlinska tkiva, da se pridobi potreben gradient svetlobe za fotosintezo ter odstrani neželjen del elektromagnetnega spektra (Lee, 1993). Naša naloga je bila proučiti anatomske, morfološke, biokemijske in fiziološke prilagoditve listov bršljana na različne sevalne razmere ter raziskati, koliko se optične lastnosti listov, rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami, med sabo razlikujejo ter poiskati povezave med anatomskimi, biokemičnimi ter optičnimi lastnostmi listov štirih različnih rastišč (1-4).

Meritve relativnih intenzitet sevanja na rastiščih od 1-4, so le-ta razporedila glede na jakost sevanja na posameznem rastišču. Rastišče 1 je bilo mesto z najmanj svetlobe, sledila so mu rastišča 2, 3 in 4 (Graf 41). Relativna intenziteta sevanja na rastišču 1 in 2, je bila manjša od 10 % polne jakosti, zato na teh mestih govorimo o šibki jakosti sevanja (Graf 41) (Larcher, 2003).

Ocenili smo, da so optične lastnosti listov navadnega bršljana odvisne predvsem od anatomije listov (izstopa izrazita bleščavost in gladkost listov) in da imajo biokemijski parametri nekoliko manjši vpliv. Medsebojni vplivi parametrov so zelo kompleksni in je težko določiti najpomembnejšega v posameznem delu spektra.

Testiranje korelacije med merjenimi parametri je potrdila predvidevanje o močni povezavi med odbojnostjo in vsemi anatomskimi lastnostmi lista ter tudi z gostoto listnih rež za celotni del spektra (Preglednica 1). Biokemijske lastnosti lista kažejo povezavo z odbojnostjo – nekoliko višjo v vidnem delu spektra, tudi v UV delu, manj pa v delu spektra NIR - o čemer poročajo tudi Yoshimura in sod. (2009).

Najbolj variabilna lastnost, v kateri so se med seboj razlikovala vsa rastišča, je bila debelina spodnje kutikule (Preglednica 3). V debelini listov, debelini stebričastega in gobastega tkiva ni bilo statistično značilne razlike med rastiščema 1 in 2 (Preglednica 1, 6, 7); v debelini zgornje kutikule, debelini zgornje in spodnje povrhnjice med rastiščema 3 in 4 (Preglednica

2, 4, 5); za SLA med rastiščema 2 in 3 (Preglednica 8); za gostoto listnih rež pa med rastiščema 1 in 2 ter 3 in 4 (Preglednica 11). Med tem ko pri širini in dolžini listnih rež statistično značilne razlike niso zelo opazne (Preglednica 9, 10). Statistično značilne razlike se pojavljajo tudi pri biokemijskih lastnostih. V vsebnosti klorofila *b*, izraženega na površino lista, ni izrazitih razlik med rastišči, več razlik je pri vsebnosti klorofila *a* in karotenoidov. Primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila *a* in vsebnostmi karotenoidov, izražena na suho maso lista nam pove, da sta si rastišči 1 in 2 med seboj podobni (Preglednica 13, 16); primerjava različnosti med povprečnimi vsebnostmi klorofila *b* (Preglednica 14) in vsebnostmi antocianov (Preglednica 22) izražena na suho maso lista, da sta si podobni rastišči 1 in 2 ter 3 in 4. Pri vsebnosti UV-A in UV-B absorbirajočih snovi na suho maso lista statistično značilne razlike niso zelo opazne (Preglednica 18, 20).

Listi z rastišča 1 in 2, prilagojeni na šibke jakosti sevanja, so imeli večjo specifično listno površino (SLA) kot listi z rastišča 3 in 4. Do podobnih rezultatov sta prišla tudi Packham in Willis za vrsto *Oxalis acetosella* (1977). Predvidevamo, da s povečano SLA rastline dosežejo boljši izkoristek svetlobe. Faktor vsebnosti vode je pri listih, ki so rastle na rastišču s šibko jakostjo sevanja (1 in 2), večji kot pri rastiščih z večjo jakostjo sevanja (3 in 4) - to povezavo omenjata tudi Smith in Noble (1976) in je posledica prilagoditev na povečano transpiracijo.

Debelina listov z rastišča 1 je najtanjša, prav tako tudi premer celic zgornje in spodnje povrhnjice in se postopoma večata do rastišča 4, kjer sta največja. Zgornja in spodnja kutikula sta pri vzorcih z rastišča 1 najtanjši, da lahko čim več svetlobe preide do fotosintezno aktivnega tkiva. Zgornja in spodnja kutikula pri listih, nabranih na rastišču 4, kjer je bila izmerjena najvišja relativna intenziteta sevanja, sta bili približno 2,5 krat debelejši kot na rastišču 1. Debelejša kutikula bolj razprši in odbije sončno sevanje in je eden od mehanizmov preprečevanja poškodb fotosintetskega aparata, zaradi preseženih jakosti sevanja (ščiti notranja tkiva pred sevanjem) (Riederer in Müller, 2007). Pri listih z rastišča 1 je več gobastega tkiva kot stebričastega, saj sevanje bolje prehaja skozi kockaste celice gobastega tkiva kot skozi podolgovate stebričaste celice. Na prerezi listov, nabranih na rastišču 3 in 4, se lepo vidi večplastnost stebričastega tkiva, kjer se prestreza večina svetlobnega sevanja in poteka večji del fotosinteze (Slika 9 in 11) (Lachner, 2003).

Listne reže smo našli samo v spodnji povrhnjici. Število listnih rež je pri listih z rastišča 1 najmanjše in se postopoma povečuje ter jih je pri listih z rastišča 4 približno 1,5 krat več – gre za povezavo s povečano evaporacijo, ki je pomembna pri hlajenju rastlin. Do podobnih povezav med gostoto listnih rež in intenziteto sevanja sta prišla tudi Gay in Hurd za rastlino paradižnika (1974). Izmerjene dolžine in širine listnih rež z vzorcev vzetih na rastiščih od 1 do 4, se med sabo niso zelo razlikovale in niso kazale nobene težnje k povečevanju ali zmanjševanju med rastišči z nizko in rastišči z visoko intenziteto sevanja. O tem poročajo tudi Pompelli in sod. (2010), ki so proučevali rastline kave.

Ker smo odbojne spektre merili pri zrelih, nepoškodovanih listih, na homogeni zeleni površini spodaj in zgoraj (nabranih na rastiščih od 1-4), lahko odbojne spektre med sabo tudi primerjamo in vidimo kar nekaj skupnih značilnosti o čemer poročajo tudi Underwood in sod. (2007). Spektri odbojnosti za zgornjo in spodnjo površino za vse vzorce (rastišče 1-4) imajo podobno obliko. Najvišjo stopnjo odbojnosti imajo listi z rastišča 3 in 4 za obe listni površini. Na listih z rastišča 1 in 2 je odbojnost značilno manjša v območju PAR (400-700 nm), z vrhom pri 550 nm (zelena svetloba) kot v UV delu spektra; na območju > 700 nm (NIR) pa začne strmo naraščati – gre za višjo odbojnost. Pri grafih za liste rastišča 3 in 4, ki sta si pri zgornji površini skoraj identična, za spodnjo površino pa se razlikujeta. Vidimo zelo visoko odbojnost že v UV delu spektra, postopno rast z manjšim vrhom v območju zelene svetlobe (550 nm) in nenadno povečano rast pri 700 nm (Sliki 24 in 25). Statistična analiza odbojnosti je pokazala statistično značilne razlike predvsem med senčnima (1 in 2) in sončnima (3 in 4) rastiščema. Senčni rastišči pa sta si v odbojnosti med seboj podobni, prav tako sončni.

Z dendrogramom različnosti odbojnosti listov navadnega bršljana (Slika 40) med štirimi rastišči, ki so se razlikovala v relativni intenziteti sevanja (1-4), smo prikazali trend združevanja listov, nabranih na rastišču 1 in 2 ter 3 in 4. Senčni rastišči (1 in 2) pa sta se od sončnih (3 in 4) zelo razlikovali. Ta izrazita razlika je posledica sevalnih razmer, v katerih je vzorčen bršljan rasel in se na njih tudi adaptiral. Listi rastišča 1 in 2 imajo tanjše liste, s tanjšo kutikulo in povrhnjico kot listi z rastišča 3 in 4. Na dendrogramu različnosti anatomskih lastnosti listov navadnega bršljana (Slika 41) z rastišč 1-4, se listi združujejo zelo podobno – predvsem vzorci posameznega rastišča skupaj. Rezultat nam pove, da obstajajo anatomske in morfološke razlike med listi navadnega bršljana z različnih rastišč (1-4) in da z njimi lahko razložimo razlike v odbojnih spektrih.

RDA (multivariantna analiza podatkov) analiza za zgornjo listno površino, kjer smo zajeli le površinske strukture lista in debelino lista, nam je pokazala, da na odbojnost od merjenih parametrov najbolj vplivata debelina lista, ki razloži 55 % variabilnosti spektra ($p \leq 0,01$) in debelina zgornje kutikule, ki razloži 5 % variabilnosti spektra ($p \leq 0,01$) (Slika 38). Debelina kutikule in debelina listov sta premosorazmerni z odbojnostjo zgornje površine lista v UV-A in vidnem delu spektra (ta pozitivna korelacija je najbolj značilna za liste obeh sončnih rastišč), vendar obratnosorazmerna z odbojnostjo zgornje površine lista v UV-B in NIR delu spektra. Debelejši kot je sloj kutikularnih voskov, bolj je kutikula bleščeča in več svetlobe odbije (Gilly in sod., 2007). Obenem pa: debelejši kot je list več toplote lahko akumulira, saj ima večjo prostornino, zato manjša odbojnost v NIR. RDA analiza za spodnjo listno površino, kjer smo zajeli vse anatomske parametre, nam je pokazala, da lahko 9 % variabilnosti odbojnega spektra razložimo z debelino gobastega tkiva (0,8 %; $p \leq 0,01$), gostoto listnih rež (0,2 %; $p \leq 0,01$) in širino listnih rež (8 %; $p \leq 0,01$) (Slika 39). Pri spodnji povrhnjici je pomembnejša zgradba lista, ki razloži največ variabilnosti odbojnih spektrov. Torej debelina gobastega tkiva je v pozitivni korelaciji z odbojnostjo v celotnem delu spektra. Gobasto tkivo tvorijo celice različnih oblik z obsežnim zračnim medceličnim prostorom, to pa ima za posledico višjo odbojnost v delu spektra NIR (Yoshimura in sod., 2010). Gobasto tkivo mezofila dorziventralnih listov poveča pot svetlobe v listih z odbojem na stičiščih neenakomerno orientiranih celic (Lamberts in sod., 2008). Kockaste celice gobastega tkiva imajo tudi manj kloroplastov – kar vpliva na odbojnost v PAR delu spektra, zaradi manjše vsebnosti fotosinteznih barvil (Yoshimura in sod., 2010). Gostota in širina listnih rež sta tudi premosorazmerna z odbojnostjo v celotnem spektru – to potrди tudi izračunan Spearmanov koeficient soodvisnosti. Torej gre za pozitivno korelacijo med skupno površino listnih rež na spodnji povrhnjici in odbojnim spektrom. Baltzer in Thomas (2005) razložita: ker je več skupne površine listnih rež, je manj povrhnjice pokrite z debelo kutikulo, ki poveča odbojnost. Celice zapiralke listnih rež v nasprotju z povrhnjico vsebujejo kloroplaste, torej tudi fotosintezna barvila, ki v zelenem delu spektra odbijajo svetlobo (Preglednica 1).

Na rastiščih 1 in 2 je odbojnost v UV-B delu spektra (290 – 315 nm) nizka, a nekoliko višja, kot v UV-A delu spektra (315 – 380 nm); na rastiščih 3 in 4 pa je odbojnost veliko večja in se postopoma viša od UV-B do UV-A dela spektra. Odbojnost v tem delu spektra je povezana z vsebnostjo UV-absorbirajočih snovi in njihovo absorpcijo (Barnes in sod., 2014). So sekundarni metaboliti višjih rastlin in se nahajajo predvsem v zgornji povrhnjici listov,

absorbirajo škodljivo UV sevanje in s tem zaščitijo fotosintetski aparat (Batič in sod., 2011). Največjo vsebnost UV-absorbirajočih snovi na suho maso lista je imel vzorec z rastišča 1 in najmanj vzorec z rastišča 4. Odbojnost v tem delu spektra lahko povežemo tudi z vsebnostjo antocianov in karotenoidov, ki ščitita klorofil pred svetlobnim razkrojem zaradi UV žarkov (Barnes in sod., 2014). Pozitivno korelacijo med karotenoidi in odbojnostjo v UV delu spektra potrди tudi Spearmanov koeficient soodvisnosti. Tudi vsebnost antocianov in karotenoidov na suho maso lista je največja pri vzorcu rastišča 1 in najmanjša pri vzorcu z rastišča 4. Na odbojnost v tem delu spektra vplivajo tudi anatomske lastnosti lista, glede na Spearmanov koeficient soodvisnosti - največ debelina spodnje in zgornje kutikule, vendar tudi debelina lista, debelina zgornje in spodnje povrhnjice, debelina gobastega in stebričastega tkiva ter gostota listnih rež (Preglednica 1).

O povezavah med koncentracijo fotosintetskih barvil v listu in odbojnostjo poroča več raziskovalcev - Blackburn (1999), Baltzer in Thomas (2005), Carter in Knapp (1998), Gates in sod. (1965). Klorofil *a* je fotosintezni pigment, ki absorbira v vijoličnomodrem in oranžnordečem delu spektra (absorpcijski vrh je odvisen od vezave na protein), klorofil *b* pa je antenski pigment, ki absorbira v dolgovalovnem modrem in kratkovalovnem rdečem delu spektra (Batič in sod., 2011). V vidnem delu spektra je odbojnost za liste z rastišča 1 in 2 nižja, z manjšim skokom v območju okrog 550 nm (zelena svetloba); pri listih z rastišča 3 in 4 pa postopoma raste in ima tudi vrh v območju zelene svetlobe (Slika 24 in 25). Glede na statistično analizo so si vsebnost klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov na suho maso in odbojnost v vidnem delu spektra v negativni korelaciji (Preglednica 1). Torej več kot bo fotosintetskih barvil, ki absorbirajo sončno svetlobo, manjša bo odbojnost. Rahel skok v odbojnosti v območju zelene svetlobe je posledica zmanjšanja absorpcije fotosintetskih barvil, saj klorofili v tem delu spektra zeleno svetlobo odbijajo (Larcher, 2003). Na odbojnost v vidnem delu spektra glede na analizo soodvisnosti vplivajo tudi vsi anatomske lastnosti lista.

Predvidevali smo, da bodo imeli listi v NIR delu spektra visoko odbojnost, saj fotosintezna barvila v tem delu spektra ne absorbirajo in se najbolje vidi vpliv anatomije listov - o tem poročajo tudi Slaton in sod. (2001). Največjo odbojnost v NIR imajo listi, nabrani na rastišču 3 in 4, torej tisti, ki so rastli in se razvijali na soncu in so debelejši - imajo več plasti celic, več medceličnih stikov in medceličnih prostorov, zaradi katerih se svetloba večkrat odbije (Slika 24 in 25). Knapp in Carter (1998) poročata, da večja kot je debelina lista, večja je odbojnost v

NIR delu spektra. To nam potrди tudi RDA analiza, ki pravi, da so debelina lista in debelina zgornje kutikule ter odbojnost zgornje površine lista v območju NIR v negativni korelaciji (Slika 38). V povezavi med kutikulo in odbojnostjo lista bi bilo smiselno proučiti tudi sestavo kutikule.

6 SKLEPI

Listi rastlin navadnega bršljana, ki so rastle in se razvijali v različnih svetlobnih pogojih, se bodo razlikovali v SLA, debelini listov, kutikul, povrhnjic, količini gobastega in stebričastega tkiva ter gostoti listnih rež.

Listi navadnega bršljana z različnih rastiščih glede na relativno intenziteto sevanja se med sabo zelo razlikujejo tako v morfoloških značilnostih kot tudi v anatomskih. SLA je največja pri listih, ki so rastle na mestu z najmanjšo relativno intenziteto sevanja. Listi, ki so bili vzorčeni na sončnih mestih so bolj debeli, imajo debelejšo spodnjo in zgornjo kutikulo, zgornjo in spodnjo povrhnjico ter imajo več plasti stebričastega tkiva kot tisti s senčnih rastišč. Gostota listnih rež se postopno povečuje in je največja pri listih z najbolj sončnega rastišča.

Optične lastnosti listov, nabranih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami, se bodo med seboj razlikovale. Razlikovali se bosta tudi meritvi odbojnosti na spodnji in zgornji listni površini.

Listi navadnega bršljana so izrazito bleščeči in gladki, kar ima velik vpliv na odbojnost listov. Odbojnost je bila pri listih z obeh sončnih rastišč izrazito večja kot pri senčnih rastiščih. Grafi spektrov odbojnosti za zgornjo in spodnjo površino, za vsa rastišča, so imeli podobno obliko. Najvišjo stopnjo odbojnosti so imeli listi s sončnih rastišča za obe listni površini. Na listih s senčnih rastišč je odbojnost značilno manjša v območju PAR (400-700 nm), z vrhom pri 550 nm (zelena svetloba); na območju > 700 nm (NIR) pa začne strmo naraščati. Na grafih za liste sončnih rastišč sta krivulji za zgornjo površino si skoraj identični, za spodnjo površino pa se razlikujeta. Vidimo tudi zelo visoko odbojnost že v UV delu spektra, postopno rast z manjšim vrhom v območju zelene svetlobe (550 nm) in nenadno povečano rast pri 700 nm.

Na optične lastnosti listov bodo vplivale tako biokemijske kot tudi anatomske lastnosti listov.

Analiza soodvisnosti pokaže velik vpliv anatomskih in nekoliko manjši vpliv biokemijskih lastnosti listov na odbojnost listov. Pri anatomskih parametrih smo izpostavili predvsem debelino zgornje in spodnje kutikule, z RDA analizo pa tudi debelino lista ter gostoto in širino rež. Vsebnosti klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov pa so glavni biokemijski parametri, ki so vplivali na odbojnost.

Medsebojni vplivi parametrov so zelo kompleksni in je težko določiti najpomembnejšega.

V območju PAR je glede na statistično analizo opazen vpliv fotosinteznih pigmentov. Vendar je tudi v tem območju vpliv anatomskih lastnosti nekoliko večji. Na mestih, kjer svetlobo absorbirajo klorofili in karotenoidi, je odbojnost manjša, najvišja pa je na mestu zelene svetlobe, ker jo klorofili odbijajo.

V območju NIR je odbojnost zelo velika. Fotosintezna barvila v tem območju ne absorbirajo, zato lažje opazimo vpliv anatomskih lastnosti listov. V našem primeru glede na RDA analizo, sta to debelina listov in debelina zgornje kutikule.

Razlike v optičnih lastnostih listov med različnimi rastišči glede na intenziteto sevanja so predvsem posledica različne morfologije listov.

7 POVZETEK

Namen raziskovanja za diplomsko nalogo je bil proučiti anatomske, morfološke, biokemijske in fiziološke prilagoditve listov navadnega bršljana (*Hedera helix*) na različne intenzitete sončnega sevanja, s ciljem določiti tiste lastnosti listov, ki bi razložile variabilnost v odbojnosti listov v razponu 280 – 880 nm. Prizadevali smo si tudi ugotoviti odnos med anatomsko zgradbo lista, vsebnostjo fotosinteznih barvil in optičnimi lastnostmi listov. Želeli smo tudi raziskati, koliko se optične lastnosti listov, rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami, med seboj razlikujejo.

Vzorci listov navadnega bršljana smo nabrali zgodaj zjutraj na območju kraja Trebelno, na štirih različnih rastiščih, ki so se razlikovala glede na količino sončnega sevanja. V laboratoriju smo izmerili odbojnost listov, naredili prečne prereze listov in biokemijske analize. Sledila je statistična obdelava podatkov s pomočjo PAST 3 programa. Izmerili smo tudi relativno intenziteto sevanja na posameznem rastišču, s katero smo potrdili kateri listi so rastle na najbolj senčnem območju in kateri na najbolj sončnem.

Iz proučevanih prečnih prerezov listov navadnega bršljana, katere smo nabrali na različnih rastiščih glede na relativno intenziteto sevanja, smo pridobili podatke o debelini lista, debelini zgornje in spodnje kutikule, debelini zgornje in spodnje povrhnjice, debelini gobastega in stebričastega tkiva. Izmerili smo tudi velikost listnih rež ter določili njihovo gostoto. Biokemijske analize pa so nam dale podatke o vsebnosti fotosintetskih barvil.

Analiza soodvisnosti pokaže velik vpliv anatomskih in nekoliko manjši vpliv biokemijskih lastnosti listov na odbojnost le-teh.

Listi navadnega bršljana so izrazito bleščeči in gladki, zato smo predvidevali, da bodo imeli listi zelo veliko odbojnost. Ker smo odbojne spektre merili pri zrelih, nepoškodovanih listih, na homogeni zeleni površini smo odbojne spektre med sabo tudi primerjali in videli kar nekaj skupnih značilnosti. Grafi spektrov odbojnosti za zgornjo in spodnjo površino lista, za vsa rastišča, so imeli podobno obliko. Najvišjo stopnjo odbojnosti so imeli listi s sončnega rastišča. Na listih s senčnega rastišča je bila odbojnost značilno manjša v območju PAR (400-700 nm), z vrhom pri 550 nm (zelena svetloba); na območju > 700 nm (NIR) pa je začela

strmo naraščati. Na grafih za liste sončnega rastišča vidimo zelo visoko odbojnost že v UV delu spektra, postopno rast z manjšim vrhom v območju zelene svetlobe (550 nm) in nenadno povečano rastjo pri 700 nm. Statistična analiza odbojnosti je pokazala statistično značilne razlike predvsem med senčnima in sončnima rastiščema.

Glede na statistično analizo so si vsebnost klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov na suho maso ter odbojnost v vidnem delu spektra v negativni korelaciji. Torej več kot je fotosintetskih barvil, ki absorbirajo sončno svetlobo, manjša je odbojnost. Rahel vrh v odbojnosti v območju zelene svetlobe je posledica zmanjšanja absorpcije fotosinteznih barvil, saj klorofili v tem delu spektra zeleno svetlobo odbijajo. Na odbojnost v vidnem delu spektra so glede na analizo soodvisnosti vplivali tudi vsi anatomski parametri lista.

Odbojnost v UV delu spektra je povezana z vsebnostjo UV-absorbirajočih snovi in njihovo absorpcijo. Absorbirajo škodljivo UV sevanje in s tem zaščitijo fotosintezni aparat. Odbojnost v tem delu spektra lahko povežemo tudi z vsebnostjo antocianov in karotenoidov, ki ščitita klorofil pred svetlobnim razkrojem zaradi UV žarkov.

Listi so imeli v NIR delu spektra visoko odbojnost, saj fotosintezni pigmenti v tem delu spektra ne absorbirajo. Vpliv anatomije listov se zato v tem območju najbolje vidi - večja kot je debelina lista, večja je odbojnost v NIR delu spektra. To nam potrди tudi RDA analiza, ki pravi, da so debelina lista in debelina zgornje kutikule ter odbojnost zgornje površine lista v območju NIR v negativni korelaciji.

8 VIRI

- Aichele D., Golte-Bechtle I. 2004. Kaj neki tu cveti?. 56. izdaja. Kranj, Narava: 447 str.
- Baldini E., Facini O., Nerozzi F., Rossi F., and Rotondi A. 1997. Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees*, 12, 2: 73-81
- Baltzer J. L., Thomas S. C. 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American journal of botany*, 92, 2: 214–223
- Barnes P. W., Flint S.D., Ryel R.J., Tobler M.A., Barkley A.E., Wargent J. J. 2015. Rediscovering leaf optical properties: New insights into plant acclimation to solar UV radiation. *Plant physiology and biochemistry*, 10, 93: 94–100
- Batič F., Košmrlj-Levačič B., Martinčič A., Cimerman A., Turk B., Gogala N., Seliškar A., Šercelj A., Kosi G. 2011. Botanični terminološki slovar. Ljubljana, Založba ZRC: 650 str.
- Bavcon J. 2013. Naše rastline. 1. izdaja. Celovec, Mohorjeva družba: 256 str.
- Bavec U., Belak M., Kapus M., Repše R., Križ B. 2006. V objemu Temenice in Mirne : občina Trebnje 1959-2006. Trebnje, Občina: 208 str.
- Badre B., Nobelis P., Trémolières M. 1998. Quantitative study and modelling of the litter decomposition in a european alluvial forest. Is there an influence of overstorey tree species on the decomposition of ivy litter (*Hedera helix* L.)?. *Acta oecologica*, 19, 6: 491–500
- Bauer H., Bauer U. 1980. Photosynthesis in leaves of the juvenile and adult phase of ivy (*Hedera helix*). *Physiologia plantarum*, 49, 4: 366–372
- Bauer H., Kofler R. 1987. Photosynthesis in frost-hardened and frost-stressed leaves of *Hedera helix* L. *Plant, cell and environment*, 10, 4: 339–346
- Bauer H., Pamer R., Perathoner C., Loidolt-Nagele M. 1996. Photosynthetic depression in leaves of frost-hardened ivy is not caused by feedback inhibition via assimilate accumulation. *Journal of plant physiology*, 149, 1-2: 51–56
- Bauer H., Thöni W. 1988. Photosynthetic light acclimation in fully developed leaves of the juvenile and adult life phases of *Hedera helix*. *Physiologia plantarum*, 73, 1: 31–37
- Blackburn G.A. 1999. Relationships between spectral reflectance and pigment concentrations in stacks of deciduous broadleaves. *Remote sensing of environment*, 70, 2: 224–237
- Brand J.C.D. 1995. Lines of light. Teh sources of dispersive spectroscopy. 1st ed. London, CRC Press: 266 str.

- Brus R. 2008. Sto grmovnih vrst na Slovenskem. 1. izdaja. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 215 str.
- Carter G. A., Teramura A. H. 1988. Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *American journal of botany*, 75, 7: 1011
- Davis R. E., Bilderback T. E., Fantz P.R. 1992. Arborescent 'Treetop' english ivy. *Hortscience*, 27, 3: 279–280
- Ellenberg H. 1988. *Vegetation ecology of central Europe*. 4th edition. Cambridge, Cambridge University Press: 731 str.
- Fischer A., Feller U. 1994. Seasonal changes in the pattern of assimilatory enzymes and of proteolytic activities in leaves of juvenile ivy. *Annals of botany*, 74, 4: 389–396
- Gates D.M., Keegan H.J., Schleter J.C., Weidner V.R. 1965. Spectral properties of plants. *Applied optics*, 4, 1: 11-20
- Gay A.P., Hurd R.G. 1974. The influence of light on stomatal density in the tomato. *New phytologist*, 1, 75: 37-46
- Gilly C., Rohr R., Chamel A. 1997. Ultrastructure and radiolabelling of leaf cuticles from ivy (*Hedera helix* L.) plants in vitro and during ex vitro acclimatization. *Annals of botany*, 80, 2: 139–145
- Gitelson A.A., Zur Y., Chivkunova O.B, Merzlyak M.N. 2002. Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy. *Photochemistry and photobiology*, 75, 3: 272–281
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. 1996. *Comparative plant ecology. A functional approach to common british species*. London, Chapman & Hall cop.: 742 str.
- Gurevitch J., Scheiner S. M., Fox G. A. 2002. *The ecology of plants*. Sunderland, Sinauer Associates: 523 str.
- Hladnik P. 2012. Zimska prehrana srnjadi (*Capreolus capreolus*) z navadnim bršljanom (*Hedera helix*). Dipl. delo. Ljubljana. Uni. v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Odd. za biologijo: 54 str.
- Holloway P.J. 1982. The chemical and biochemical characteristics of cutins. V: *The plant Cuticle*. Cutler D.F., Alvin, K.L., Price C.E. (ur.). London, Academic Press: 45-85
- Holm D. 1989. Thermal improvement by means of leaf cover on external walls — A simulation model. *Energy and buildings*, 14, 1: 19–30
- Iversen J. 1994. *Viscum, Hedera and Ilex as climatic indicators*. *Geologiska förenings Stockholm förhandlingar*, 1, 66: 463–483

- Jogan N., Bačič T., Frajman B., Leskovar I., Naglič D., Podobnik A., Rozman B., Strgulc Krajšek S., Trčak B. 2001. Gradivo za atlas flore Slovenije. Materials for the atlas of flora of Slovenia. Miklavž na Dravskem polju, Center za kartografijo favne in flore: 443 str.
- Knapp A., Carter G. 1998. Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American journal of botany*, 85, 7: 940
- Krajncič B. 2008. Fiziologija rastlin. Maribor, Tiskarna tehniških fakultet: 291 str.
- Kuwabara A., Nagata T. 2002. Views on developmental plasticity of plants through heterophylly. *Recent research developments in plant physiology*, 1, 3: 45–59
- Lamberts H., Chapin III S. F., Pons T. L. 2008. *Plant physiological ecology*. 2nd ed. New York, Springer Verlag: 605 str.
- Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th ed. Berlin, Springer Verlag: 513 str.
- Lea P. J., Leegood R. C. 1999. *Plant biochemistry and molecular biology*. 2nd ed. Chichester, John Wiley & Sons: 364 str.
- Lee D.W. 2009. Plant tissue optics: micro- and nanostructures. V: Proc. SPIE. Biomimetics and bioinspiration. San Diego, 2. 8. 2009. Martin-Palma R.J., Lakhtakia A. (ur.). Conference volume 7401, San Diego, The international Society for optical engineering: 1-11
- Malovrh C. 1962. Raziskovanje majhne enote hribovskega gospodarskega prostora (okolih Trebelno). V: Dolenjska zemlja in ljudje. Gams I., Savnik R. (ur.). Novo mesto, Dolenjska založba: 124-155
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Ravnik V., Podobnik A., Turk B., Vreš B. 1999. Mala flora Slovenije. Ključ za določanje praprotnic in semenk. 3. izdaja. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 817 str.
- Metcalf D. 2005. *Hedera helix* L. *Journal of ecology*, 93, 3: 632–648
- Metcalf D. J. 2005. Biological flora of British isles: *Hedera helix*. *Journal of ecology*, 93, 3: 632–648
- Oberhuber W., Bauer H. 1991. Photoinhibition of photosynthesis under natural conditions in ivy (*Hedera helix* L.) growing in an understory of deciduous trees. *Planta*, 185, 4: 545–553
- Ogrin D. 1996. Podnebni tipi v Sloveniji. *Geografski vestnik*, 68, 1: 39-56

- Olascoaga B., Juurola E., Pinho P., Lukes P., Halonen L., Nikinmaa E., Back J., Porcar-Castell A. 2014. Seasonal variation in the reflectance of photosynthetically active radiation from epicuticular waxes of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Boreal environment research*, 19, B: 132-141
- Packham J. R., Willis A. J. 1977. The effects of shading on *Oxalis acetosella*. *The journal of ecology*, 65, 2: 619–642
- Parker J. 1962. Relationships among cold hardiness, water-soluble protein, anthocyanins & free sugars in *Hedera helix* L. *Plant physiology*, 37, 6: 809–813
- Poethig R. S. 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science*, 250, 4983: 923–930
- Pompelli M.F., Martins S.C., Celin E.F., Ventrell M.C., Damatta F.M. 2010. What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf plasticity of coffee plants grown under full-sun and shady conditions?. *Pub Med*, 70, 4: 1083-1088
- Riederer M., Müller C. 2006. *Biology of the plant cuticle*. 23rd ed. Oxford, Blackwell Pub.: 438 str.
- Sack L., Grubb P.J. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, 131, 2: 175–185
- Sack L., Grubb P. J., Marañón T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant ecology*, 168, 1: 139–163
- Schäffner K.H., Nagl W. 1979. Differential DNA replication involved in transition from juvenile to adult phase in *Hedera helix* (Araliaceae). V: *Genome and chromatin: organization, evolution, function*. Nagl W., Hemleben V., Ehrendorfer I. (ur.). Dunaj, Springer: 105–110
- Seliškar A., Pintar L. 2015. *Cvetje slovenske dežele*. Florula Slovenica. 1. izdaja. Kranj, Narava: 287 str.
- Sinnott E. D. 1960. *Plant morphogenesis*. New York, McGraw-Hill Book Company: 572 str.
- Slaton M.R., Hunt E. R., Smith W.K. 2001. Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American journal of botany*, 88, 2: 278–284
- Smith W.K., Nobel P.S. 1977. Temperature and water relations for sun and shade leaves of a desert broadleaf, *Hyptis emoryi*. *Journal of experimental botany*, 28, 1: 169–183

- Snow B., Snow D. 1988. Birds and berries. A study of an ecological interaction. 1st ed. London, Academic Press: 268 str.
- Suhadolc A. 2012. Les naših dreves in grmovnic. 1. izdaja. Kranj, Narava: 178 str.
- Trošt Sedej T. 2005. Ekologija rastlin. Priročnik za vaje. Ljubljana, Študentska založba: 81 str.
- Taiz L., Zeiger E. 2010. Plant physiology. 5th ed. Sunderland, Sinauer Associates: 782 str.
- Underwood E.C., Ustin S.L., Ramirez C.M. 2007. A comparison of spatial and spectral image resolution for mapping invasive plants in coastal California. *Environmental management*, 39, 1: 63–83
- Ustin S. L., Jacquemoude S., Govaerts Y. 2001. Simulation of photon transport in a three-dimensional leaf: Implications for photosynthesis. *Plant, cell and environment*, 1, 24: 1095–1103
- Vogelmann T.C. 1993. Plant tissue optics. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 44, 1: 231–251
- Woolly T.J. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant physiology*, 47, 5: 656–662
- Yoshimura H., Zhu H., Wu Y., Ma R. 2010. Spectral properties of plant leaves pertaining to urban landscape design of broad-spectrum solar ultraviolet radiation reduction. *International journal of biometeorology*, 54, 2: 179–191
- Zimmerman R. H., Hackett W. P., Pharis R. P. 1985. Role of environmental factors. V: *Encyclopedia of plant physiology. Hormonal regulation of development III*. Reed D. M., Pharis R. P. (ur.). Berlin, Springer Verlag: 3–36

ZAHVALA

V prvi vrsti gre zahvala mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik za vso podporo ter usmeritve, ki sem jih bila deležna z njene strani in brez katerih bi mi težko uspelo.

Hvala predsedniku komisije doc. dr. Alešu Kladniku in recenzentki prof. dr. Mateji Germ za ažurnost ter konstruktivno kritiko.

Hvala Draganu Abramcu za potrpljenje pri statističnih analizah, ga. Zdenki Repanšek za vse informacije o legalijah in obema knjižničarkama za vsa pojasnila v zvezi z diplomom.

Največ potrpljenja, pomoči in razumevanja je k pisanju diplome prispevala moja družina - moj partner Alojz, moji otroci: Zarja, Erazem in Gaber ter mama, mamica in ata. Iz srca hvala.

Hvala Miši in Barbari za nesebično pomoč in bodrenje.

Hvala.

PRILOGE

Priloga A

Anatomske značilnosti listov rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami (Rastišče 1-4). Podatki so predstavljeni s povprečjem (n=10) in s standardnimi odkloni (\pm SD).

Anatomija listov	1	2	3	4
Specifična listna površina SLA (dm^2g^{-1})	1,51 \pm 0,41	0,92 \pm 0,14	0,86 \pm 0,17	0,69 \pm 0,08
Debelina zgornje kutikule (μm)	1,75 \pm 0,15	3,50 \pm 0,47	4,50 \pm 0,41	4,78 \pm 0,51
Debelina zgornjega epidermisa (μm)	4,11 \pm 0,29	7,95 \pm 1,29	10,15 \pm 1,29	10,40 \pm 0,66
Debelina stebričastega tkiva (μm)	52,68 \pm 8,66	68,00 \pm 9,51	108,78 \pm 24,69	140,43 \pm 29,92
Debelina gobastega tkiva (μm)	105,36 \pm 7,17	119,45 \pm 21,85	157,79 \pm 15,21	176,01 \pm 16,13
Debelina spodnje povrhnjice (μm)	2,94 \pm 0,38	5,00 \pm 0,88	7,45 \pm 0,97	7,71 \pm 1,22
Debelina spodnje kutikule (μm)	0,98 \pm 0,16	1,65 \pm 0,23	2,62 \pm 0,34	2,99 \pm 0,40
Debelina lista (μm)	174,66 \pm 14,18	210,13 \pm 8,94	295,10 \pm 43,68	349,59 \pm 35,70
Spodnja povrhnjica				
Gostota rež/ mm^2	154,71 \pm 21,25	164,99 \pm 17,45	224,64 \pm 17,44	233,79 \pm 15,99
Dolžina rež (μm)	29,64 \pm 1,28	28,70 \pm 0,79	28,38 \pm 0,86	30,29 \pm 1,01
Širina rež (μm)	24,96 \pm 0,49	23,82 \pm 0,94	24,61 \pm 0,84	24,45 \pm 0,58

Priloga B

Biokemijske lastnosti listov rastočih na rastiščih z različnimi sevalnimi razmerami (Rastišče 1-4). Podatki so predstavljeni s povprečjem (n=10) in s standardnimi odkloni (\pm SD).

Biokemijske značilnosti	1	2	3	4
Kl <i>a</i> _{ss} (mg/g)	5,67 \pm 1,19	5,58 \pm 1,13	4,21 \pm 0,67	2,83 \pm 0,30
Kl <i>a</i> _P (mg/cm ²)	0,03 \pm 0,00	0,04 \pm 0,00	0,04 \pm 0,00	0,05 \pm 0,01
Kl <i>b</i> _{ss} (mg/g)	5,12 \pm 1,87	3,90 \pm 1,19	2,42 \pm 0,48	1,54 \pm 0,39
Kl <i>b</i> _P (mg/cm ²)	0,02 \pm 0,01	0,02 \pm 0,00	0,03 \pm 0,00	0,03 \pm 0,01
Ka _{ss} (mg/g)	1,22 \pm 0,23	1,20 \pm 0,19	0,97 \pm 0,08	0,72 \pm 0,06
Kar _P (mg/cm ²)	0,01 \pm 0,00	0,01 \pm 0,00	0,01 \pm 0,00	0,01 \pm 0,00
Ant _{ss} (RE/g)	140,78 \pm 30,84	135,30 \pm 35,82	88,13 \pm 19,34	86,24 \pm 23,03
Ant _P (RE/cm ²)	0,82 \pm 0,18	0,89 \pm 0,30	1,13 \pm 0,22	1,24 \pm 0,28
UV-B abs _{ss} (RE/g)	690,21 \pm 127,97	542,06 \pm 99,25	642,06 \pm 80,59	490,84 \pm 141,27
UV-B abs _P (RE/cm ²)	4,08 \pm 1,08	3,51 \pm 0,95	9,51 \pm 1,76	4,74 \pm 1,29
UV-A abs _{ss} (RE/g)	976,78 \pm 112,29	750,07 \pm 112,52	830,63 \pm 82,49	639,23 \pm 173,99
UV-A abs _P (RE/cm ²)	5,75 \pm 1,09	4,82 \pm 1,07	12,25 \pm 1,80	6,17 \pm 1,46

Priloga C

Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 1.

Vrsta lastnosti/ Območje odbojnega spektra	UVB	UVA	Vijolična	Modra	Zelena	Rumena	Rdeča	NIR
Anatomske lastnosti listov								
Debelina lista (μm)	-0,28	0,05	0,51	0,67	0,43	0,55	0,66	-0,45
Debelina zg. kutikule (μm)	0,51	0,65	0,81	0,69	0,84	0,80	0,71	0,35
Debelina zg. epidermisa (μm)	0,56	0,56	0,36	0,17	0,38	0,29	0,15	0,28
Debelina stebričastega tkiva (μm)	-0,43	-0,16	0,48	0,68	0,47	0,58	0,70	-0,35
Debelina gobastega tkiva (μm)	0,04	0,25	0,31	0,36	0,19	0,27	0,33	-0,35
Debelina sp. epidermisa (μm)	-0,48	-0,13	0,44	0,64	0,28	0,42	0,57	-0,62
Debelina sp. kutikule (μm)	-0,17	0,14	0,40	0,52	0,24	0,37	0,47	-0,53
Gostota listnih rež (št. rež/ mm^2)	-0,09	0,06	0,12	0,09	0,11	0,09	0,05	-0,03
Biokemijske lastnosti listov								
Klorofil a (mg/g)	0,24	0,25	0,29	0,24	0,29	0,26	0,21	0,28
Klorofil a (mg/ cm^2)	-0,13	0,03	0,35	0,42	0,33	0,37	0,40	-0,10
Klorofil b (mg/g)	-0,53	-0,48	-0,09	0,15	-0,13	-0,01	0,16	-0,41
Karotenoidi (mg/g)	0,04	0,05	0,16	0,19	0,08	0,10	0,12	0,00
Karotenoidi (mg/ cm^2)	-0,47	-0,33	0,09	0,29	-0,06	0,07	0,22	-0,56

Priloga D

Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 2.

Vrsta lastnosti/ Območje odbojnega spektra	UVB	UVA	Vijolična	Modra	Zelena	Rumena	Rdeča	NIR
Anatomske lastnosti listov								
Debelina lista (μm)	-0,41	-0,50	-0,50	-0,07	0,14	0,14	0,16	0,13
Debelina zg. kutikule (μm)	-0,20	-0,30	-0,30	-0,05	0,12	0,12	0,08	-0,49
Debelina zg. epidermisa (μm)	-0,77	-0,84	-0,77	-0,35	0,07	0,07	-0,03	-0,41
Debelina stebričastega tkiva (μm)	-0,52	-0,44	-0,28	-0,26	-0,02	-0,02	-0,12	0,25
Debelina gobastega tkiva (μm)	0,08	0,20	0,21	0,50	0,22	0,22	0,37	0,07
Debelina sp. epidermisa (μm)	-0,35	-0,39	-0,41	0,16	0,44	0,44	0,38	-0,45
Debelina sp. kutikule (μm)	0,09	-0,03	-0,09	0,38	0,55	0,55	0,55	-0,19
Gostota listnih rež (št. rež/ mm^2)	0,19	0,16	0,05	-0,26	-0,26	-0,26	-0,27	0,42
Biokemijske lastnosti listov								
Klorofil a (mg/g)	-0,53	-0,58	-0,54	-0,75	-0,33	-0,33	-0,52	0,07
Klorofil a (mg/ cm^2)	-0,32	-0,15	0,05	0,30	0,36	0,36	0,30	-0,36
Klorofil b (mg/g)	-0,08	-0,10	-0,18	-0,72	-0,61	-0,61	-0,71	0,26
Karotenoidi (mg/g)	-0,50	-0,45	-0,35	-0,64	-0,32	-0,32	-0,49	0,16
Karotenoidi (mg/ cm^2)	-0,18	-0,03	0,20	0,31	0,25	0,25	0,25	-0,08

Priloga E

Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 3.

Vrsta lastnosti/ Območje odbojnega spektra	UVB	UVA	Vijolična	Modra	Zelena	Rumena	Rdeča	NIR
Anatomske lastnosti listov								
Debelina lista (μm)	-0,62	-0,66	-0,68	-0,68	-0,49	-0,56	-0,62	-0,55
Debelina zg. kutikule (μm)	0,45	0,33	0,41	0,41	0,39	0,41	0,43	0,19
Debelina zg. epidermisa (μm)	-0,20	-0,18	-0,08	-0,08	0,10	0,02	-0,02	0,08
Debelina stebričastega tkiva (μm)	-0,67	-0,68	-0,71	-0,71	-0,53	-0,60	-0,66	-0,54
Debelina gobastega tkiva (μm)	-0,15	-0,24	-0,33	-0,33	-0,38	-0,33	-0,36	-0,26
Debelina sp. epidermisa (μm)	-0,42	-0,36	-0,31	-0,31	-0,42	-0,39	-0,36	-0,14
Debelina sp. kutikule (μm)	-0,37	-0,30	-0,31	-0,31	-0,50	-0,48	-0,39	-0,25
Gostota listnih rež (št. rež/ mm^2)	0,61	0,45	0,38	0,38	0,32	0,38	0,30	0,53
Biokemijske lastnosti listov								
Klorofil a (mg/g)	0,18	0,19	0,10	0,10	-0,08	-0,07	0,04	0,07
Klorofil a (mg/ cm^2)	0,02	0,07	0,09	0,09	0,30	0,26	0,18	0,08
Klorofil b (mg/g)	0,43	0,41	0,35	0,35	0,10	0,15	0,25	0,28
Karotenoidi (mg/g)	0,56	0,56	0,49	0,49	0,35	0,36	0,41	0,54
Karotenoidi (mg/ cm^2)	0,32	0,26	0,24	0,24	0,32	0,36	0,26	0,15

Priloga F

Spearman-ovi koeficienti soodvisnosti (r) med različnimi območji odbojnega spektra zgornje površine listov in nekaterimi anatomskimi in biokemijskimi lastnostmi listov, za navadni bršljan, ki je rasel na rastišču 4.

Vrsta lastnosti/ Območje odbojnega spektra	UVB	UVA	Vijolična	Modra	Zelena	Rumena	Rdeča	NIR
Anatomske lastnosti listov								
Debelina lista (μm)	0,48	0,45	0,00	-0,04	-0,14	-0,10	-0,13	0,39
Debelina zg. kutikule (μm)	0,01	-0,11	-0,40	-0,35	-0,04	-0,07	-0,22	-0,14
Debelina zg. epidermisa (μm)	0,24	0,27	0,59	0,21	0,27	0,24	0,20	0,41
Debelina stebričastega tkiva (μm)	0,21	0,29	-0,07	-0,13	-0,21	-0,17	-0,20	0,53
Debelina gobastega tkiva (μm)	0,75	0,55	0,14	0,10	0,04	0,03	0,01	-0,17
Debelina sp. epidermisa (μm)	0,18	0,24	0,70	0,67	0,54	0,55	0,59	0,54
Debelina sp. kutikule (μm)	0,35	0,37	0,57	0,28	0,26	0,22	0,23	0,60
Gostota listnih rež (št. rež/ mm^2)	-0,47	-0,42	0,30	0,31	0,40	0,40	0,40	0,57
Biokemijske lastnosti listov								
Klorofil <i>a</i> (mg/g)	0,04	-0,18	-0,51	-0,28	-0,08	-0,05	-0,18	-0,37
Klorofil <i>a</i> (mg/ cm^2)	-0,57	-0,49	0,41	0,59	0,45	0,49	0,58	0,39
Klorofil <i>b</i> (mg/g)	0,21	-0,12	-0,17	-0,15	-0,08	-0,07	-0,12	-0,30
Karotenoidi (mg/g)	-0,16	-0,31	-0,26	0,00	0,14	0,18	0,09	-0,03
Karotenoidi (mg/ cm^2)	-0,39	-0,48	0,21	0,29	0,60	0,59	0,50	0,40