

Optične lastnosti rastlin – od vrste do ekosistema

Nik Ojdanič, Katja Klančnik, Primož Gnezda, Igor Zelnik, Aleksandra Golob, Alenka Gaberščik

Sončevo sevanje omogoča delovanje večine ekosistemov, vključno z mokrišči, saj predstavlja primarni vir energije, ki ga rastline kopičijo v procesu fotosinteze. Obenem predstavlja vir toplote, je pomemben vir informacij o okolju, lahko pa deluje tudi kot stresor. Usoda sevanja v ekosistemu je odvisna od zgradbe ekosistema, predvsem od celovitosti rastlinske združbe. V ekosistemi, kjer je pokritost tal z rastlinami 100 %, večino sevanja absorbirajo različni rastlinski organi, medtem ko del sevanja lahko prodre skozi sesto ali pa se odbije od rastlinske površine, le majhen delež pa doseže tla sestoja (Ustin in Gamon, 2010). Lastnosti vrst in listov so tesno povezane z okoljskimi razmerami v habitatu in rastlini omogočajo optimizacijo rabe virov in sončeve energije ter preprečujejo poškodbe zaradi prekomernega sevanja (Larcher, 2003). V nekaterih ekosistemi, kot je na primer Cerkniško jezero, imajo nekatere rastline veliko fenotipsko plastičnost in lahko svoje morfološke, anatomske, biokemijske in funkcionalne lastnosti razvijejo glede na trenutne okoljske razmere (Robe in Griffiths, 2000; Klančnik in sod., 2012). Posebej zanimive so amfibijske rastline, ki zaradi izjemne fenotipske plastičnosti in spreminjanja okolja v katerem živijo (v vodi in na kopnem), predstavljajo odličen modelni sistem za opazovanje različnih odzivov in prilagoditev, tudi tistih povezanih s prestrezanjem sevanja (Klančnik in sod., 2014a).

Naloga listov je, da prestrežejo kar največ fotosintezno aktivnega sevanja, in ob tem ne utrpijo poškodb zaradi prekomernega vidnega sevanja in škodljivega kratkovalovnega sevanja. Usoda fotonov ob stiku z listno površino je odvisna od njihove valovne dolžine, anatomske in biokemijske značilnosti lista ter vsebnosti vode v tkivih (Woolley, 1971; Yoshimura in sod., 2010; Buschmann in sod., 2012; Klančnik in sod., 2014a; Klančnik in sod., 2014b). Rezultat lastnosti lista so odbojnost/refleksivnost $\rho(\lambda)$, absorptivnost $\alpha(\lambda)$ in prepustnost/transmisivnost $\tau(\lambda)$, ki predstavljajo optične lastnosti lista. Razmerje med komponentami optičnih lastnosti opisuje enačba:

$$\rho(\lambda) + \tau(\lambda) + \alpha(\lambda) = 1, \quad \dots(1)$$

kjer velja da sta odbojnost in prepustnost obratno sorazmerni z absorptivnostjo (Liew in sod., 2008). Rastline večino kratkovalovnega ultravijoličnega (UV) sevanja absorbirajo. Voskasta kutikula, zunanje plasti povrhnjice s suberinom in fenolne substance prisotne v celicah povrhnjice, prestrezajo UV sevanje, tako da največ 2–5 %, navadno pa manj kot 1 % UV sevanja doseže globlje plasti lista (Reiderer in Müller, 2006). Zaradi velike absorpcije v zgornji plasti, je prepustnost kratkovalovnega UV sevanja (prehajanje skozi list) majhna, kar preprečuje poškodbe listne sredice. Majhna je tudi odbojnost, ki redko presega 10 %, prepustnost pa je praktično zanemarljiva (Yoshimura in sod., 2010). Absorpcija je navadno največja v modrem (z viškom okrog 450 nm) in rdečem delu spektra (z viškom okrog 680 nm), najmanjša pa v zelenem delu spektra (z viškom okrog 550 nm) (Klančnik in sod., 2012; Klančnik in sod., 2014a). Velika absorpcija v rdečem in modrem delu je odvisna predvsem od vsebnosti klorofilov (*a* in *b*), ksantofilov in karotenov (Baltzer in Thomas, 2005). K absorpciji sevanja v modrem delu spektra delno prispevajo tudi antocianini, ki pa znatno povečajo absorpcijo sevanja v zelenem in rumenem delu spektra (Neill in Gould, 2003). V splošnem listi odbijejo le 5–15 % fotosintezno aktivnega dela sevanja (PAR) (Reiderer in Müller, 2006). Z daljšanjem valovnih dolžin, se v infrardečem (IR) delu spektra absorpcija sevanja znatno spremeni. V bližnjem IR delu spektra (700–1300 nm), se absorpcija

sevanja zmanjša na le nekaj odstotkov, na drugi strani se odbojnost in prepustnost povečata in skupaj približata 100 % (Knippling, 1970). Pri valovnih dolžinah okoli 1000 in 1200 nm, se odbojnost in prepustnost nekoliko zmanjšata na račun povečane absorpcije v vodnih molekulah v listih (Gao in Goetz, 1995). Ostale sestavine tkiv, kot so celuloza, lignin in proteini, pa absorbirajo pri valovnih dolžinah daljših od 1500 nm (DuBois in sod., 2018). Razlike v vsebnosti vode in zgradbi mezofila navadno povzročajo največje razlike med spektralnimi krivuljami različnih listov v predelu IR sevanja (Artigas in Yang, 2005).

Sevanje, ki se odbija od rastlin, oz. rastlinskih sestojev, je lahko osnova za razumevanje njihove vitalnosti in delovanja (Asner in Martin, 2008). Informacija o odbojnosti določenih valovnih dolžin odraža fotosintezno dejavnost in energijske bilance listov, njihovih biokemijskih lastnosti ter vsebnosti hranil in vode (Baltzer in Thomas, 2005; Levizou in sod., 2005; Castro in Sanchez-Azofeifa, 2008), lahko služi kot orodje za ugotavljanje stresa (Gitelson in sod., 2002), v nekaterih primerih pa omogoča tudi prepoznavanje vrst (Ullah in sod., 2012).

Spremljanje odbojnih spektrov lahko poteka na različnih ravneh, z neposrednimi meritvami odbojnosti in presevnosti listov ali z daljinskim zaznavanjem. Daljinsko zaznavanje vključuje dve vrsti spektroskopije: „terenska spektroskopija“ (angl. *field spectroscopy*), ki temelji na meritvah v sestoju ali v njegovi bližini (Klančnik in sod., 2015a), in „slikovna spektroskopija“ (angl. *imaging spectroscopy*), ki je zaznavanje spektrov na daljavo (npr. z letal ali satelitov) (Gao in sod., 2009). V primerjavi z neposrednimi meritvami optičnih lastnosti listov in sestojev, ki so razmeroma zahtevne, daljinsko zaznavanje omogoča raziskovanje in spremljanje razmeroma velikih pa tudi nedostopnih območij, kot so mokrišča, ter primerjavo podatkov v času in prostoru (Ollinger, 2011). Za interpretacijo teh podatkov pa je neobhodno potrebno poznavanje optičnih lastnosti, nižjih ravni sistemov od spektralnih podpisov listov različnih vrst rastlin do spektralnih podpisov sestojev. Obenem je treba vzpostaviti tako imenovane „spektralne knjižnice“ oziroma baze podatkov. Zaradi celovitosti in občasne nedostopnosti različnih območij, pa tudi zaradi različnih znanstvenih ciljev, so raziskave na Cerkniskem jezeru vključevale različne ravni merjenja optičnih lastnosti rastlin (npr. Klančnik in sod., 2012, 2015a; Ojdanič in sod., 2023a). Meritve na ravni lista so obsegale različne skupine rastlin, značilnih za Cerknisko jezero (Klančnik in Gaberšček, 2016), od nekaterih šašev in trav (Klančnik in sod., 2014b, 2014c), do različnih močvirskih, amfibijskih (Klančnik in sod., 2012; Klančnik in sod., 2014a) in vodnih rastlin (Klančnik in sod., 2015b; Klančnik in sod., 2018). Meritve odbojnih spektrov sestojev pa so obsegale različne sestoeje, od enovrstnih sestojev do mešanih sestojev, pa tudi zaznavanje njihovih sprememb v času. Meritve odbojnosti so bile narejene v območju valovnih dolžin od 290 do 800 nm s prenosnim spektrofotometrom in optičnim kablom, in v primeru listov tudi integracijske sfere.

Cerkniško jezero kot raznolik sistem, ki se spreminja v času in prostoru, je raziskovalcem omogočil odgovore na različna raziskovalna vprašanja o optičnih lastnostih rastlin. Kako in zakaj se razlikujejo optične lastnosti različnih ekoloških skupin rastlin? Kakšna je raznolikost med vrstami in znotraj vrste, pri fenotipsko plastičnih amfibijskih rastlinah, kako se odbojnost sevanja na ravni lista razlikuje od odbojnosti na ravni sestojev in kakšne so spremembe odbojnosti v času ter kaj nam o Cerkniskem jezeru povedo različni indeksi, ki so rezultat zaznavanja odbojnih spektrov na daljavo?

Spektralne lastnosti vodnih in plavajočih listov

V vodnem okolju so bile predmet raziskav predvsem potopljene vrste in vrste s plavajočimi listi. Sevalne razmere v vodnem okolju so močno spremenjene v primerjavi s kopnim. Svetlobni

spekter se v vodi spreminja kakovostno in količinsko. Sevanje, ki doseže vodno površino, se deloma odbije. Odboj sevanja je odvisen od vpadnega kota sončnih žarkov, od vzvalovanosti vodne površine in nadmorske višine (Cronk in Fennessy, 2001). Zaradi odboja od vodne površine, so listi, ki plavajo na površini vode, kot na primer pri rumenem blatniku (*Nuphar luteum* (L.) Sibth. & Sm.), v nasprotju s potopljenimi listi izpostavljeni celo večjim jakostim sevanja kot kopenske rastline. Delež sevanja, ki prehaja v vodo se odbija ali pa absorbira na vodnih molekulah, raztopljenih organskih in anorganskih snoveh ter suspendiranih delcih (Holmes in Klein, 1987). Potopljeni listi navadno vsebujejo manjše koncentracije klorofilov in karotenoidov na enoto površine, razmerje med klorofili in karotenoidi pa je večje. Na primer primerjava potopljenih in plavajočih listov rumenega blatnika (*Nuphar luteum*) je pokazala prilagoditve celotnega fotosinteznega aparata potopljenih listov na šibkejšo jakost sevanja, kar jim zagotavlja učinkovit potek fotosinteze tudi v slabših svetlobnih razmerah v primerjavi s plavajočimi in zračnimi listi (Kordyum in Klimenko, 2013).

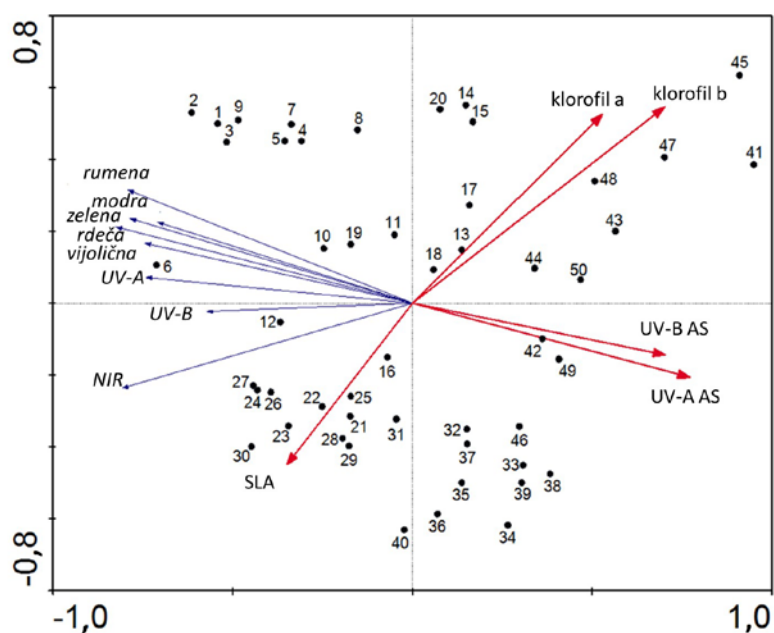
Raziskave vodnih rastlin z območja Cerkniškega jezera so razkrile številne novosti o spektralnih lastnostih teh rastlin. Raziskava optičnih lastnosti rumenega blatnika in vodne dresni (*Polygonum amphibium* L.) in še nekaterih drugih vrst z drugih območij je pokazala pomemben vpliv plavajočih listov na prehajanje svetlobe v vodni stolpec. Največje zmanjšanje jakosti sevanja v vodi je v UV območju pa tudi v modrem in rdečem delu spektra (Klančnik in sod., 2018), kar močno poslabša razmere za uspevanje potopljenih vodnih vrst.

Vodni listi različnih rastlinskih vrst nemalokrat služijo kot habitat za perifiton (združbo obrasti), oziroma epifiton (združba obrasti na rastlinah), ki predstavlja prvo plast na listu in tako vpliva na optične lastnosti lista. Epifiton s prevladujočimi kremenastimi algami ima izjemne optične lastnosti, saj njihove kremenaste frustule (eksoskelet) absorbirajo predvsem v UV-A, vijoličnem in modrem delu spektra (Yamanaka in sod., 2008). Kremenaste frustule so zelo porozne (Cox, 2011). Svetloba, ki vstopa v pore frustul, se razprši, kar poveča verjetnost absorpcije fotonov (Yamanaka in sod., 2008). Pri vrsti kremenaste alge *Coscinodiscus wailesii* Gran in Angst, 1931 so dokazali, da frustule omogočajo celo fokusiranje sevanja v listno sredico (De Stefano in sod., 2007). Raziskava optičnih lastnosti potopljenih listov bleščečega dristavca (*Potamogeton lucens* L.), preraslostnega dristavca (*Potamogeton perfoliatus* L.) in navadne strelušice (*Sagittaria sagittifolia* L.) z epifitonom v katerim so prevladovale kremenaste alge vrste *Cocconeis placentula* Ehrenberg, 1838 je pokazala pomembno vlogo kremenastih alg pri uravnavanju prejetega sevanja. Optične lastnosti so bile izmerjene na listih z epifitonom, in tistih s katerih je bil ta odstranjen. Vpliv epifitona kot selektivnega filtra za prehajanje sevanja je bil največji v UV, vijoličnem in modrem delu spektra, kar kaže na pomemben prispevek epifitona s prevladujočimi kremenastimi algami na absorpcijo sevanja krajših valovnih dolžin, ne pa tudi vpliva na koristno fotosintezno aktivno sevanje (Klančnik in sod., 2015b).

Spektralne lastnosti rastlin z amfibijskim značajem

Rastlinske vrste z amfibijskim značajem so tiste vrste, ki razvijejo asimilacijske površine v povsem različnih okoljih, v vodi in v zraku, kar jim daje pomembno tekmovalno prednost v spremenljivih okoljih (Enríquez in Sand-Jensen, 2003; Capon in Brock, 2006), kot je območje Cerkniškega jezera. Amfibijske vrste rastlin predstavljajo zanimiv modelni sistem tudi za opazovanje spreminjanja optičnih lastnosti listov, saj lahko pri isti rastlinski vrsti proučujemo različne oblike listov in rastne oblike, ki se razvijejo v različnih okoljskih razmerah (Braendle in Crawford, 1999). Svetlobne razmere v vodnem okolju so močno spremenjene v primerjavi s kopnim. Svetlobni

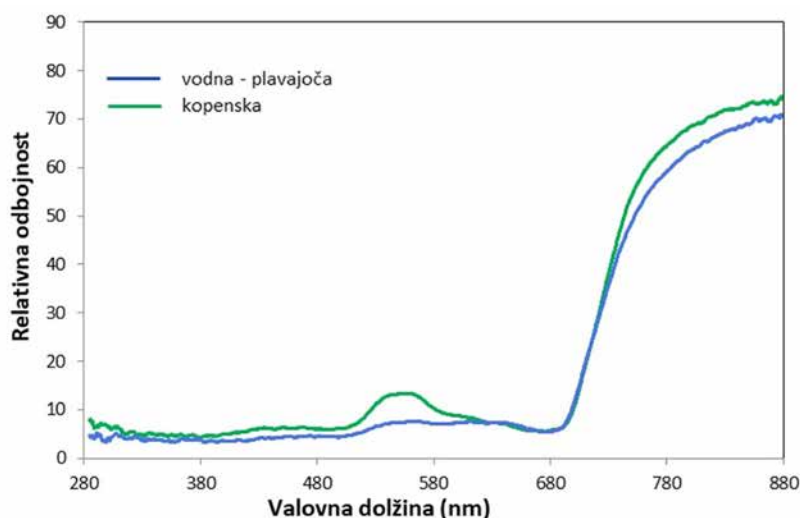
spekter se v vodi spremeni kakovostno in količinsko (Cronk in Fennessy, 2001). Primerjava različnih tipov listov dveh vrst z amfibijskim značajem, navadne streluše (*Sagittaria sagittifolia*) in velike zlatice (*Ranunculus lingua* L.), na Cerkniškem jezeru je pokazala razlike v anatomskih in biokemijskih lastnostih, ki so se odražale tudi v različnih optičnih lastnostih listov razvitih v vodi in na kopnem. Na optične lastnosti niso vplivale le drugačne značilnosti habitata, temveč tudi evolucijska starost vrste, ki je povezana s proizvodnjo sekundarnih metabolitov (predvsem spojin, ki absorbirajo UV žarke), ki je bila pri veliki zlatici precej manjša kot pri streluši. Rozema in sodelavci (2002) poročajo, da je količina in celovitost snovi, ki absorbirajo UV žarke, v rastlinah med evolucijo rastlin naraščala. Ker je rod *Ranunculus* evolucijsko veliko starejši v primerjavi z rodom *Sagittaria*, se zdi, da je razlika v količini snovi, ki absorbirajo UV žarke, ob primerjavi istega tipa listov bolj evolucijska kot okoljska. Redundantna analiza izmerjenih podatkov je pokazala, da so biokemijske lastnosti listov vplivale na spektre odbojnosti (slika 1). Najbolj vplivni parameter je bila vsebnost snovi, ki absorbirajo UV-A sevanje, ki je pojasnila 33 % variabilnosti spektrov, snovi, ki absorbirajo UV-B sevanje in obe vrsti klorofila (a in b) so skupaj pojasnili še dodatnih 22 %, medtem ko je specifična listna površina (SLA) pojasnila le 5 % variabilnosti spektrov. Na spektre prepustnosti sevanja so vplivale predvsem anatomske lastnosti listov. Zanimiva je tudi ugotovitev, da prisotnost aerenhima v listih ni statistično pomembno vplivala na absorpcijo svetlobe listov (Klančnik in sod., 2014c). Medvrstna primerjava listov je pokazala večje razlike med listi razvitimi na kopnem, kot med listi razvitimi v vodi. Pri odbojnih spektrih vidne svetlobe potopljenih listov je opaziti manj izrazit vrh v zelenem delu spektra. Listi razviti na kopnem, pa so prepuščali več sevanja v območju zelenega in NIR dela spektra. Na razlike pri odbojnih spektrih so imele večji vpliv biokemijske lastnosti listov, pri presevnih spektrih pa anatomske lastnosti (specifična listna površina, debelina stebričastega tkiva in debelina povrhnjic) (Klančnik in sod., 2014a). Zanimivo je tudi združevanje vzorcev posamezni tipov listov v skupine.



Slika 1: Graf RDA, ki prikazuje povezanost med anatomskimi in biokemijskim parametri ter različnimi območji spektrov odbojnosti. Številke predstavljajo analizirane vrste listov: 1–10 kopenski in 11–20 potopljeni listi velike zlatice (*Ranunculus lingua*) ter 21–30 potopljeni listi, 31–40 plavajoči listi in 41–50 kopenski listov navadne streluše (*Sagittaria sagittifolia*). Okrajšave za rastlinske lastnosti so naslednje: UV-A AS, spojine, ki absorbirajo UV-A, UV-B AS spojine, ki absorbirajo UV-B sevanje. Barvna in UV AS so izražene na površino lista. Povzeto po Klančnik in sod., 2014c.

Meritve optičnih lastnosti listov dveh heterofilnih vrst vodne dresni (*Polygonum amphibium*) in rumenega blatnika (*Nuphar luteum*), so pokazale velike razlike med različnimi tipi listov znotraj ene vrste, in veliko podobnost med optičnimi lastnostmi plavajočih listov obeh vrst (Klančnik in sod., 2012). Pri obeh vrstah različne poteze, ki se razvijajo pri različnih tipih listov, optimizirajo njihovo delovanje v spreminjajočem se okolju (Šraj Kržič in Gaberščik, 2005), kar vpliva tudi na odbojnost sevanja. Različne študije so pokazale izjemno fenotipsko plastičnost vodne dresni (Gaberščik in Martinčič, 1992; Gaberščik, 1993; Klančnik in sod., 2012). Razlike so manjše v biokemijski sestavi različnih tipov listov, kar je verjetno posledica njihove zgradbe, saj imajo vsi tipi listov dobro zaščito površine, bodisi debelo voščeno kutikulo pri plavajočih listih, bodisi trihome pri kopenskih listih, kar vpliva na prehajanje sevanja v listno sredico (Holmes in Keiller, 2002). Korelacijska analiza je pokazala, da je odbojnost sevanja močno povezana s povprečno dolžino in skupno dolžino trihomov na zgornji povrhnjici (Klančnik in sod., 2012). Rumeni blatnik v juvenilni fazi razvije potopljene liste, kasneje pa se razvijajo veliki plavajoči listi (Fox, 1992). Potopljeni listi imajo večjo relativno odbojnost v vidnem spektru, kar je posledica manjše vsebnosti barvil na površino, predvsem antocianinov (Klančnik in sod., 2012).

Odbojnost listov vodnih in kopenskih primerkov plavajoče sladike (*Glyceria fluitans* (L.) R.Br.) s Cerknškega jezera je pokazala, da imajo plavajoči listi vodnih primerkov izravnano krivuljo odbojnosti v vidnem delu spektra, medtem ko imajo kopenski listi izrazit višek v zelenem delu spektra (slika 2). Kopenski listi imajo večje vsebnosti celotnega klorofila in večje razmerje klorofilov a/b, več karotenoidov in manj UV absorbirajočih snovi, poleg tega pa so v povprečju 2,6–krat tanjši z znatno manj aerenhima.

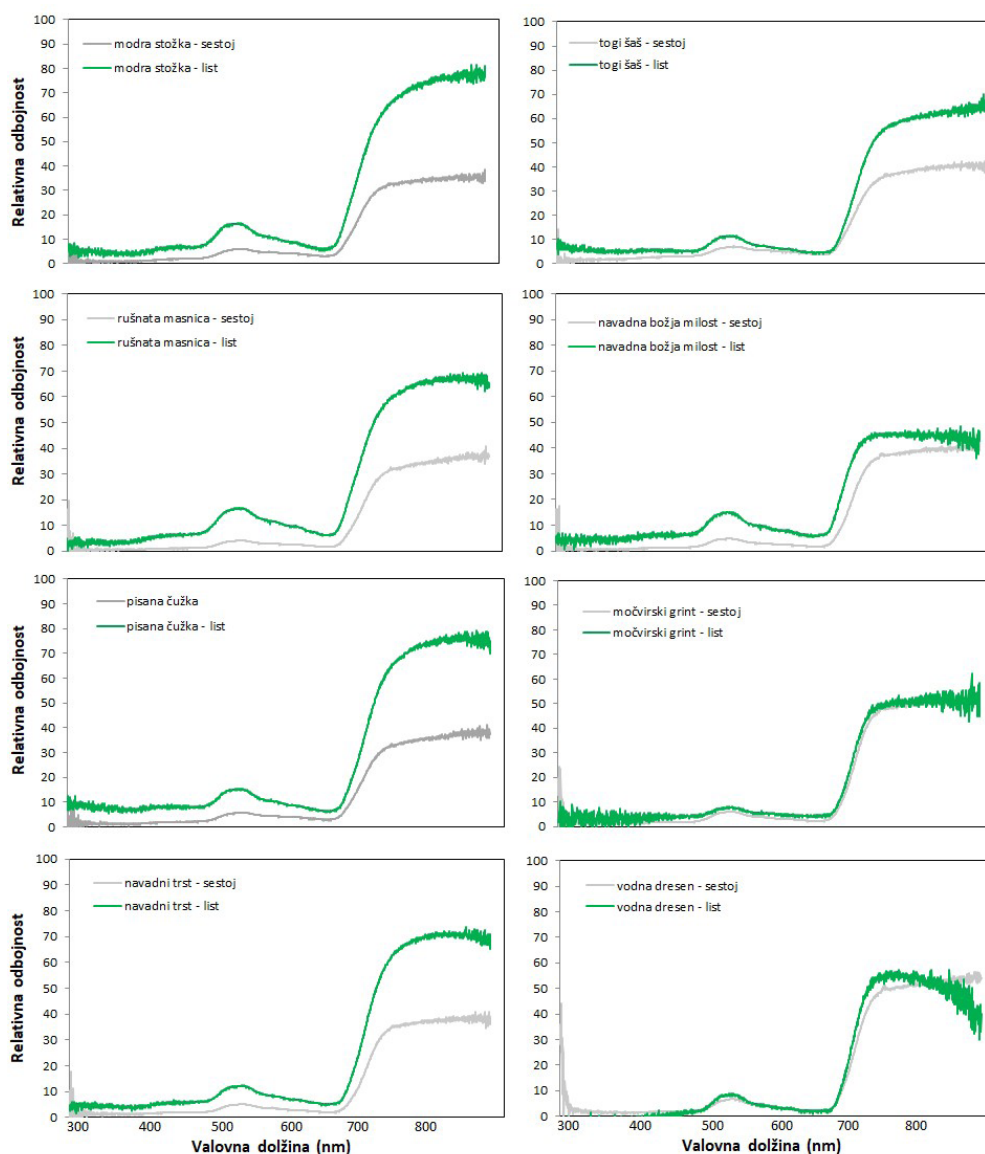


Slika 2: Odbojnost listov vodne in kopenske oblike plavajoče sladike (*Glyceria fluitans*).

Spektralne lastnosti vrst in sestojev

Optične lastnosti rastlinskih sestojev niso odvisne le od lastnosti listov, temveč tudi od zgradbe rastline, oziroma sestoja (Yoder in Pettigrew-Crosby, 1995), vključno s pokritostjo tal z rastlinami (Gao in Zhang, 2006). Zgradba rastline zajema njene biokemijske in morfološke lastnosti ter njeno velikost in obliko (razraslost). Zaradi hkratnih vplivov mnogih lastnosti, so interakcije med sevanjem in rastlinskimi sestoji lahko zelo kompleksne. Gosti rastlinski sestoji absorbirajo 60–90 % sevanja, 10–30 % ga odbijejo, le 5–10 % sončevega sevanja pa prehaja skozi sestoj do tal (Lar-

cher, 2003). Od celotne količine absorbiranega sevanja, ga 80–90 % absorbirajo listi, preostalo pa drugi nadzemni rastlinski organi. Pri tem ima pomembno vlogo orientacija in naklon listov, njihova oblika in velikost ter optične lastnosti listov (Asner, 1998). Spektralne meritve sestojev v naravi se večinoma nanašajo na merjenje njihovih odbojnih spektrov. Odboj sevanja v UV delu spektra je v sestoji navadno majhen (< 10 %) (Gates in sod., 1965). Prav tako je v vidnem delu spektra odbojnost vitalnega sestoja majhna in ne presega 20 % (Gilmore in sod., 2008). Povečan odboj v vidnem delu spektra lahko kaže na prisotnost stresa pri rastlinah (Imanishi in sod., 2004), prav tako je povečan odboj in poenotenje odboja v tem delu spektra lahko posledica senescence sestoja (Gao in Zhang, 2006). V predelu NIR in IR se od rastlin odbije okoli 60 % vpadnega sevanja (Gilmore in sod., 2008). Poleg meritev optičnih lastnosti listov rastlin v laboratoriju so v naravnem okolju na Cerkniškem jezeru potekale tudi meritve odbojnih spektrov sestojev (slika 3).



Slika 3: Odbojni spektri različnih vrst in njihovih enovrstnih sestojev (zastopanost po Braun–Blanquet 5) modre stožke – *Molinia caerulea* (L.) Moench., rušnate masnice – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., pisane čužke – *Phalaris arundinacea* L., navadnega trsta – *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., togega šaša – *Carex elata* All., navadne božje milosti – *Gratiola officinalis* L., močvirskega grinta – *Senecio paludosus* L. in vodne dresni – *Polygonum amphibium*.

Slika prikazuje primerjavo med odbojnostjo nekaterih vrst in odbojnostjo njihovih enovrstnih sestojev na Cerkniškem jezeru. Odbojnost sestojev je bistveno manjša v primerjavi z listi, prav zaradi heterogenosti, plastovitosti in celovitosti njihove zgradbe (Larcher, 2003). Najmanjše so razlike med kopenskimi primerki in kopenskimi sestoji vodne dresni, kjer listni trihomi (dlačice) predstavljajo prvo interakcijo s svetlobo in močno vplivajo na odbojnost sevanja (Klančnik in sod., 2012).

Klančnik in sod. (2014c) so proučevali odnos med spektri odbojnosti enovrstnih (monospecifičnih) sestojev ter biokemijskimi in anatomskimi lastnostmi listov vrst, ki so tvorile te sestoj. Količina skupne pojasnjene variance je znašala 76 %, kar kaže na razmeroma velik vpliv lastnosti prevladujočih vrst na odbojne spektre sestojev. Največji delež odbojnosti sta pojasnila parametra dolžina bodičk (32 %) in gostota trihomov (18 %). V analizah mešanih (večvrstnih) sestojev so bile vključene večinoma dvokaličnice in njihove biokemične lastnosti so se izkazale za pomembnejše od lastnosti njihove zgradbe, saj so skupaj pojasnile 38 % variabilnosti mešanih sestojev. Raziskave na Cerkniškem jezeru kažejo, da na podlagi spektrov odbojnosti vrste lahko sklepamo o lastnostih enovrstnih sestojev, medtem ko je za večvrstne sestoj takšno sklepanje lahko zavajajoče.

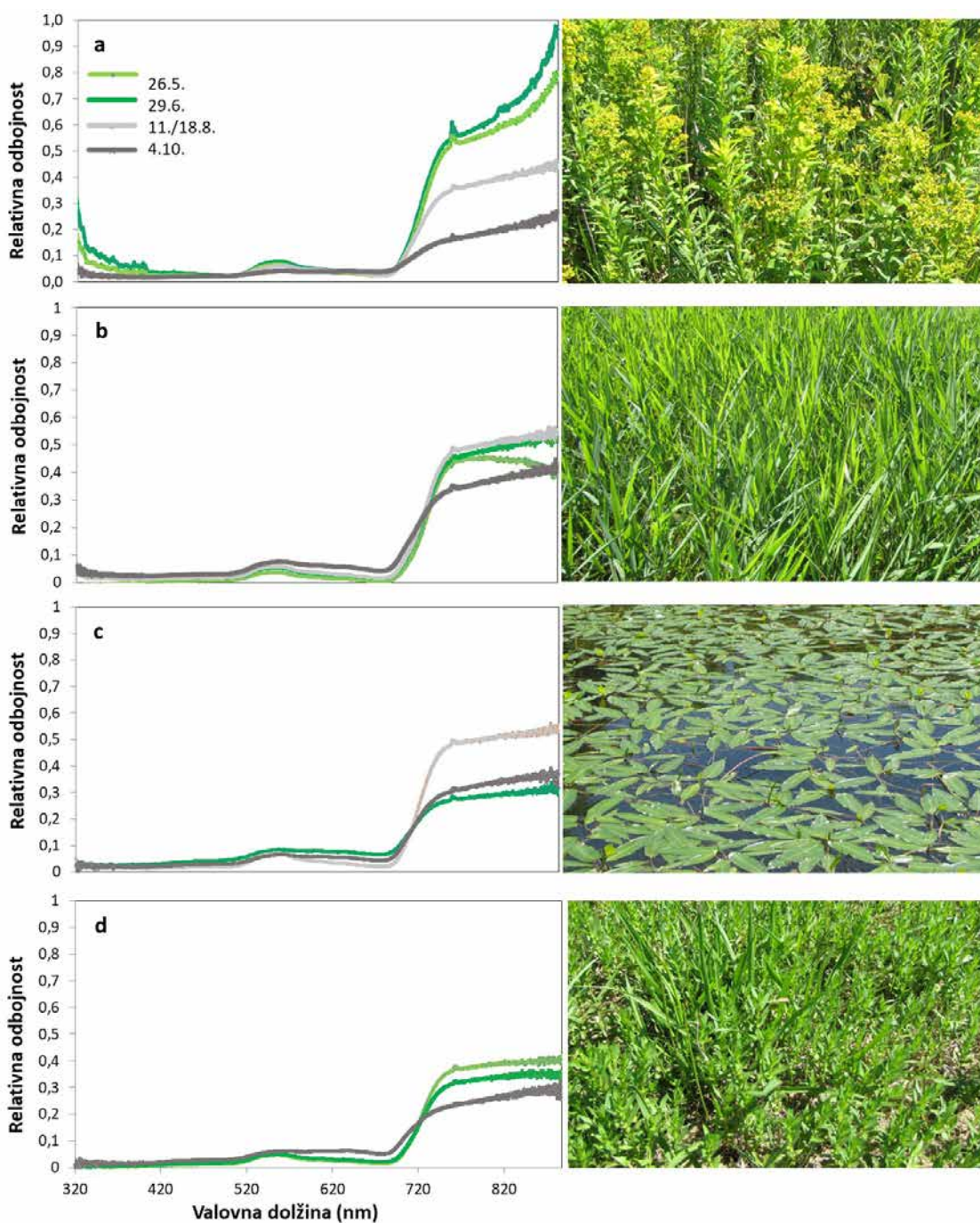
Sezonske spremembe spektralnih lastnosti sestojev

Na odbojne spektre vrst in sestojev vpliva tudi njihova fenološka faza in razmere v okolju, zato se tekom sezone spreminjajo (slika 4).



Slika 4. Pogled na Rešeto ob terenskem snemanju spektrov različnih sestojev v letu 2011; a – 26.6., b – 29.6., c – 11.8., d – 4.10. (foto: Primož Gnezda).

Raziskave različnih sestojev so pokazale spremembe predvsem NIR, v rumenem in v rdečem delu spektra. V UV območju so vidne razlike predvsem pri sestoji bleščečega mlečka. Jakost UV odboja se je glede na mesec maj v juniju še povečala (slika 5).

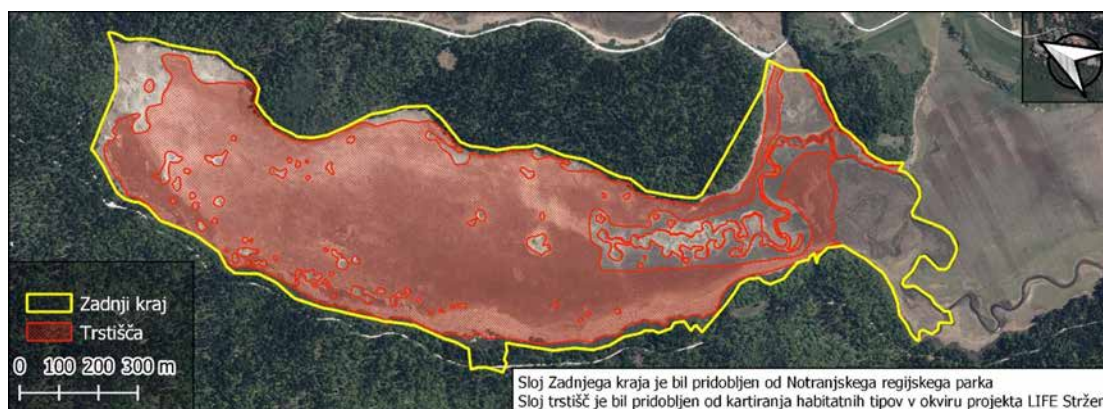


Slika 5. Sezonska dinamika odbojnih spektrov monosestojev različnih vrst in fotografije posnete v juniju; (a) bleščeči mleček – *Euphorbia lucida* – Waldst. & Kit., (b) pisana čužka – *Phalaris arundinacea*, (c) vodna dresen – *Polygonum amphibium*, (d) navadna božja milost – *Gratiola officinalis* (v družbi z visokim trpotcem – *Plantago altissima* L.) (foto: Primož Gnezda).

Kot smo že omenili je odbojnost v UV delu navadno majhna (Yoshimura in sod., 2010). Izjeme so lahko listi z voski na površini, ki jim dajejo zeleno-modrikast videz, kakršnega imajo tudi številni mlečki. Takšni listi lahko odbijejo tudi med 20 in 35 % prejetega UV sevanja (Holmes in Keiller, 2002), kar je bilo ugotovljeno tudi za sestoj bleščečega mlečka. Voski na povrhnjici lista so v vidnem in NIR območju skoraj prozorni (Knippling, 1970). Voski na površini listov sukulentskih rastlin, ki imajo nesvetleče površine, prav tako prispevajo k povečanemu odboju UV sevanja, hkrati pa lahko zmanjšajo absorpcijo sevanja v vidnem delu spektra (Barker in sod., 1997). Na povečan odboj UV sevanja lahko vpliva tudi prisotnost trihomov na listni površini, v kolikor ti ne vsebujejo UV absorbirajočih substanc (Robberecht in sod., 1980). Na koncu sezone se količina odbite svetlobe zmanjša, krivulje pa se izravnavajo. Poenotenje ravni odboja v vidnem delu spektra je lahko posledica senescence sestoja (Gao in Zhang, 2006). Vzrok je lahko tudi spreminjanje okoljskih razmer, ki vplivajo na biokemijske lastnosti asimilacijskih površin (vsebnost fotosinteznih in drugih barvil) in vsebnost vode, ki pa ima vpliv pri nekoliko večjih valovnih dolžinah NIR (Sims in Gamon, 2002).

Spremembe spektralnih lastnosti trstišč Zadnjega kraja v 40-letnem obdobju

Tehnike daljinskega zaznavanja nam omogočajo lažje pridobivanje podatkov o rastlinskih sestojih, predvsem na območjih, kjer so razmere takšne, da je izvedba terenskih meritev otežena (Kumar in Mutanga, 2017). Pomanjkljivost daljinskega zaznavanja vegetacije je v natančnosti pridobljenih podatkov, ki je v veliki meri pogojena z ločljivostjo senzorjev. Hkrati večina senzorjev, ki so nameščeni na satelite, letala ali brezpilotne letalnice (UAV) zbira podatke le v določenih valovnih dolžinah, medtem ko lahko instrumenti, ki se uporabljajo *in situ*, zajamejo širše spektre in tako tudi več podatkov. Ne glede na pomanjkljivosti, je pglavitna prednost uporabe daljinskega zaznavanja vegetacije ta, da so na voljo prosto dostopne zbirke podatkov, ki segajo več desetletij v preteklost in se še vedno redno obnavljajo. Primer takšne zbirke podatkov so satelitski posnetki serije Landsat, ki vključuje več različnih satelitov, izmed katerih je prvi pričel zbirati podatke leta 1972 (Williams in sod., 2006). Na Cerkniškem jezeru je omogočen vpogled v preteklost vegetacije ter hkrati raziskovanje vplivov na spremembe vegetacije, saj so poleg satelitskih posnetkov na voljo tudi dolgoletni podatki o vodostaju (merilni postaji pri Dolenjem in Gorenjem Jezeru) in temperaturi (najbližje merilno mesto je v Postojni), ki jih meri Agencija Republike Slovenije za okolje (ARSO). Predmet preliminarne raziskave na območju Cerkniškega jezera so trstišča, ki se nahajajo na območju Zadnjega kraja (sliki 6 in 7).



Slika 6: Območje trstišč, ki se nahajajo znotraj Zadnjega kraja. Podatki o prostorski razširjenosti trstišč so bili ustvarjeni v okviru kartiranja habitatnih tipov v projektu LIFE Stržen leta 2009.

Tukaj prevladuje jezerski tip trstičja, ki je za razliko od obrežnih trstičšč izpostavljen skrajnejšim razmeram (Ojdanič in sod., 2023b). Zaradi topografije območja ter oddaljenosti od Stržena, se jezerska trstičšča razlikujejo od obrežnih tudi v dinamiki vodostaja. Spremembe vodostaja na območju Zadnjega kraja najboljše opiše merilno mesto pri Dolenjem Jezeru kjer je potrebno upoštevati, da ob spremembah vodostaja Stržena, ista sprememba vodostaja v Zadnjem kraju nastopi z zamikom (Ojdanič in sod., 2023a).

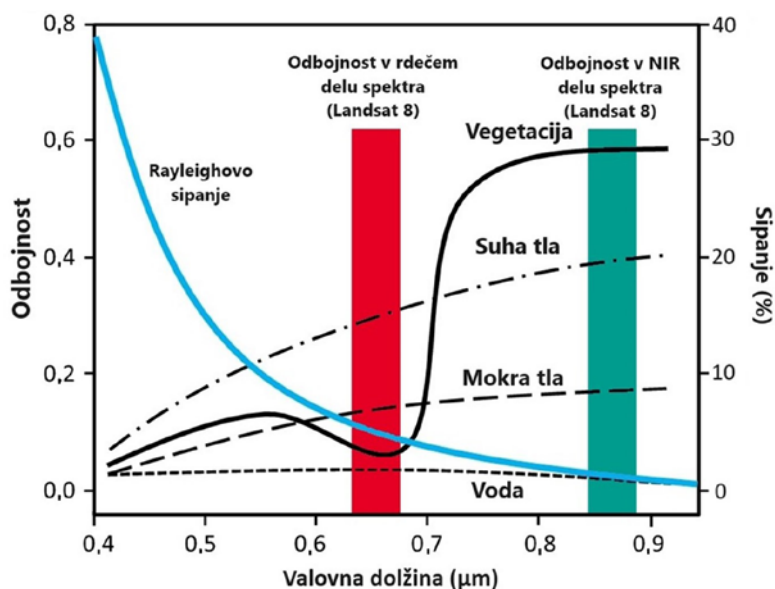


Slika 7: Pogled na trstišča v Zadnjem kraju, na predelu, kjer se Mrzlik izliva v Kotel (foto: Matej Blatnik).

Za območje Zadnjega kraja smo tako zbrali 40-letno podatkovno serijo multispektralnih posnetkov od leta 1984 do 2023. Vir multispektralnih posnetkov so bili sateliti serije Landsat, in sicer Landsat 4-5 TM (od leta 1984 do 2011), Landsat 7 TM (leto 2012) in Landsat 8 OLI (od leta 2013 do 2023). V vsakem letu smo pridobili satelitski posnetek znotraj vrhunca rastne sezone (idealno med 15.07 in 10.08, odvisno od oblačnosti). Iz multispektralnih posnetkov smo tako izračunali povprečen letni normaliziran vegetacijski indeks (NDVI) trstičšč Zadnjega kraja po enačbi:

$$NDVI = \frac{(\rho_{NIR} - \rho_R)}{(\rho_{NIR} + \rho_R)} \quad \dots(2)$$

kjer je R odbita vidna rdeča svetloba, ki je ključna za fotosintezo, NIR pa odbita bližnja infrardeča svetloba. Vrednosti rezultatov enačbe so med -1 in 1 pri čemer višje vrednosti predstavljajo gosto in vitalno vegetacijo, medtem ko vrednosti pod 0 navadno predstavljajo vodno površino. NDVI tako omogoča tudi zaznavanje različnih tipov podlag, kot so vegetacija v stresnem stanju, vitalna vegetacija, suha tla, vlažna tla, vodna površina (slika 8), saj imajo različni tipi podlage edinstven spektralni podpis, oziroma spektralni odziv (Huang in sod., 2021). Za usklajevanje mejnih vrednosti za določanje različnih tipov podlage so sicer še vedno potrebne terenske meritve.



Slika 8: Prikaz spektralnega odziva različnih tipov podlage in spektralna širina senzorjev satelita Landsat 8 pri merjenju odbojnosti v rdečem in bližnje infrardečem (NIR) delu spektra (povzeto po Huang in sod., 2021).

Uporabnost NDVI je široka ampak, v splošnem indeks posredno poda informacijo o zelenosti, ki je pri vitalni vegetaciji večja (Chávez in sod., 2016; Vicente-Serrano in sod., 2016). Glavno vlogo pri absorpciji sevanja imajo barvila, predvsem klorofili, karotenoidi in antocianini. Pri nekaterih vrstah so razlike v zelenosti lahko posledica njihove elementne sestave. Na primer pri navadnem trstu se lahko vsebnost silicija (Si) v listih močno spreminja (na Cerkniškem jezeru smo zabeležili razpon deleža Si v listih med 2,2 do 7,2 %), kar vpliva na optične lastnosti listov, vključno z odbojnostjo, saj se Si nalaga predvsem na površini lista (Klančnik in sod., 2014b; Klančnik in sod., 2014c). Največji vpliv imajo bodičke (okremenjeni trihomi) na površini lista. Količina Si v listih pa ni odvisna samo od stopnje ontogeneznega razvoja in razpoložljivosti Si na rastišču, ampak tudi od hidroloških razmer, ki vplivajo na transpiracijski tok skozi rastline in posledično tudi na prehajanje Si po rastlini (Grašič in sod, 2019a; Grašič in sod., 2019b).

Ker se območje Zadnjega kraja med leti razlikuje glede pokrovnosti in zastopanosti rastlinskih vrst, smo poleg NDVI še dodatno izračunali MSAVI indeks (Modified soil adjusted vegetation index) po enačbi:

$$MSAVI = \rho_{NIR} + 1 - \frac{\sqrt{((2 * \rho_{NIR} + 1)^2 - 8 * (\rho_{NIR} - \rho_R))}}{2} \quad \dots(3)$$

kjer je R odbita vidna rdeča svetloba, NIR pa odbita bližnja infrardeča svetloba. MSAVI je bil načrtno razvit z namenom zmanjšanja vpliva odbojnosti tal, saj tla predstavljajo šum, kadar nas izključno zanima stanje rastlinstva (Q_i in sod., 1994). Letne vrednosti NDVI in MSAVI smo nato pojasnili z okoljskimi razmerami (podatki o vodostaju in temperaturi v pomladnem in poletnem času). Kot podatke o vodostaju, smo uporabili podatke merilne postaje Dolenje jezero (ARSO), saj ta boljše predstavi dinamiko vodostaja na predelu Zadnjega kraja kot merilna postaja Gorenje Jezero. Podatke o temperaturi smo pridobili od merilne postaje v Postojni (ARSO). Vpliv okoljskih razmer smo ugotavljali z uporabo algoritma za podatkovno rudarjenje »Model 5 with pruning« (M5P), katerega rezultat so linearni modeli ter odločitveno drevo s pravili, ki temeljijo na mejnih vrednostih razlagalnih spremenljivk (Alsultanny, 2020).

Preliminarno podatkovno rudarjenje je pokazalo, da so modeli na območju Zadnjega kraja, ki napovedujejo vrednost MSAVI bolj natančni kot modeli, ki napovedujejo vrednost NDVI. Z algoritmom podatkovnega rudarjenja smo dobili 7 linearnih modelov (LM), ki napovedujejo vrednosti MSAVI glede na okoljske razmere (preglednica 1).

Preglednica 1: Linearni modeli pridobljeni z uporabo M5P algoritma ter število napovedi za posamezen model. Za vsak model je dodatno prikazana še realni razpon vrednosti MSAVI in napovedni razpon vrednosti MSAVI.

Linearni model		LM1	LM2	LM3	LM4	LM5	LM6	LM7
Število napovedi		8	7	4	3	7	6	5
Napovedne vrednosti	Min	0,504	0,540	0,543	0,537	0,544	0,440	0,463
	Max	0,530	0,557	0,557	0,592	0,568	0,485	0,472
Realne vrednosti	Min	0,356	0,430	0,430	0,446	0,443	0,230	0,192
	Max	0,499	0,500	0,491	0,476	0,536	0,411	0,610

Modeli od LM1 do LM5 napovedujejo vrednosti MSAVI, ki presegajo vrednost 0,500. LM5 napoveduje največje vrednosti z največjo vrednostjo 0,592. Modela LM6 in LM7 napovedujeta vrednosti MSAVI, ki so pod vrednostjo 0,500. Najmanjše vrednosti tako napoveduje model LM6, kjer je minimum napovedanega MSAVI 0,440. Razpon realnih vrednosti MSAVI se razlikuje od napovednih. Vsi modeli so precenili vrednosti MSAVI. Kljub temu je iz preliminarne podatkovnega rudarjenja razvidno, da modela LM6 in LM7 pravilno napovedujeta manjše vrednosti MSAVI, medtem ko ostali modeli napovedujejo povprečne vrednosti oziroma večje od povprečja. 40-letno povprečje MSAVI vrednosti za Zadnji kraj je bilo 0,435. Skupen korelacijski koeficient algoritma (R^2) je bil 0,52.

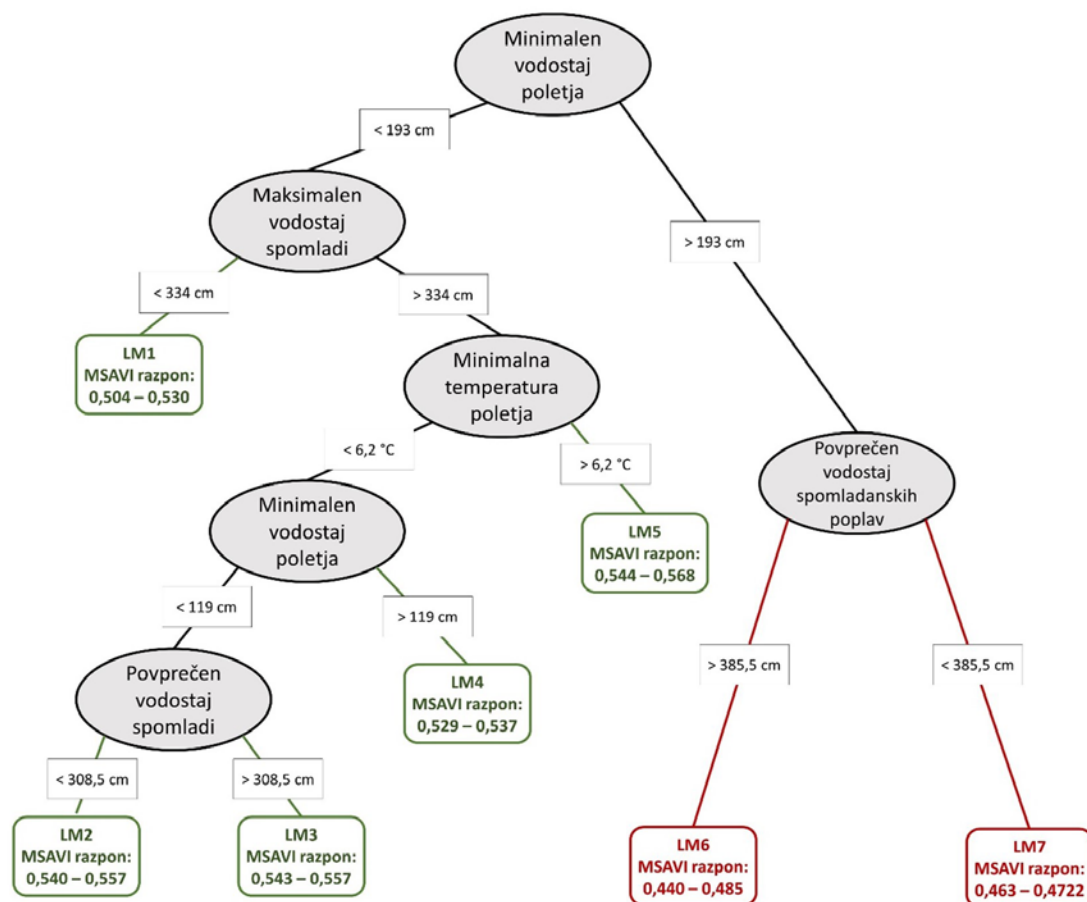
Odločitveno drevo je za najbolj pomemben dejavnik pokazalo minimalen vodostaj (na merilni postaji Dolenje Jezero) v poletju, pri čemer je mejna vrednost 193 cm (slika 9). V primeru, da je minimalen vodostaj poletja višji od 193 cm, je na naslednji odločitveni ravni pomemben povprečen vodostaj spomladanskih poplav. Kot spomladanske poplave so označena obdobja, kjer vodostaj preseže višino 350 cm za vsaj 7 dni (Ojdanič in sod., 2023b). Končni veji v obeh primerih napovedujeta manjše MSAVI vrednosti (LM6 in LM7) kot ostali modeli. Če je minimalen vodostaj poletja visok, je to indikator, da se območje v začetku poletja še ni popolnoma izsušilo. Posredno to pomeni, da je bil vodostaj v začetnem delu rastne sezone visok. Visok vodostaj v začetku rastne sezone in v obdobju intenzivne rasti negativno vpliva na vitalnost navadnega trsta (Ojdanič in sod., 2023a), zato so pričakovane vrednosti MSAVI manjše. To dodatno potrди naslednja odločitvena veja, saj so vrednosti MSAVI v primeru visokega povprečnega vodostaja spomladanskih poplav, najmanjše.

V primeru, da je minimalen vodostaj poletja nižji od 193 cm, kar nakazuje na to, da je pritisk visokega vodostaja v času intenzivne rasti navadnega trsta manjši, je drugi najpomembnejši dejavnik maksimalen vodostaj spomladi z mejno vrednostjo 334 cm. Če je maksimalen vodostaj spomladi manjši od 334 cm, kar nakazuje na bolj suho pomlad, so napovedne vrednosti modela LM1, v primerjavi z modeli, kjer vrednosti presegajo 0,500, najmanjše. V primeru, da maksimalen vodostaj spomladi presega 334 cm, in je hkrati minimalna temperatura poletja višja od 6,2 °C, potem so napovedne vrednosti modela LM5 največje v primerjavi z ostalimi modeli, ki napovedujejo vrednosti nad 0,500. V nasprotnem primeru, ko je minimalna temperatura poletja nižja od 6,2 °C, so na naslednjih odločitvenih nivojih ponovno pomembni vodostaji v poletnem

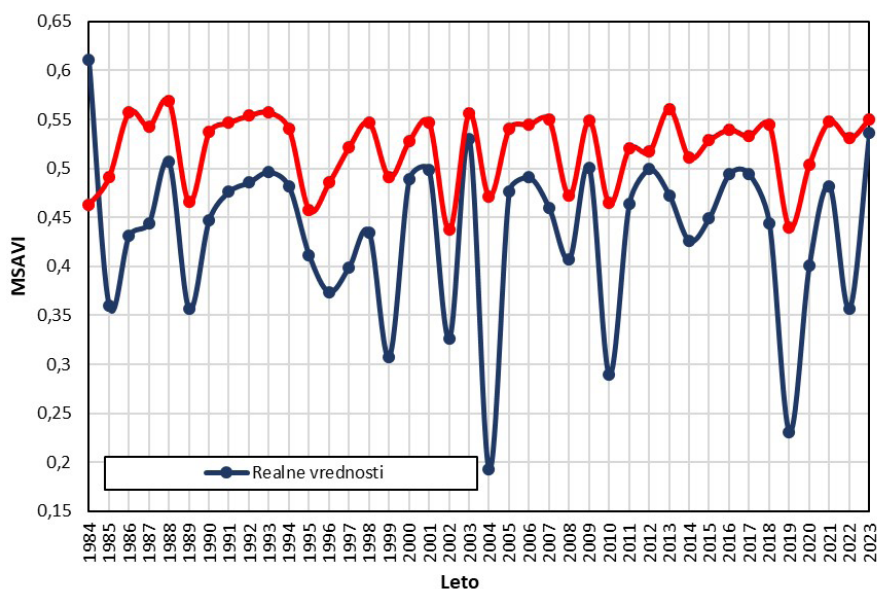
in spomladnem času. Napovedi končnih vej v teh primerih so med seboj primerljive (LM2, LM3 in LM4). V nadaljnjih raziskavah bo potrebno ugotoviti kako boljše razčleniti oziroma združiti modele LM2, LM3 in LM4 ter izboljšati uravnoteženost odločitvenega drevesa. Poleg tega, bo potrebno izboljšati obdelavo podatkov, kot tudi izbor okoljskih dejavnikov, saj so napovedne vrednosti modela v vseh primerih večje od realnih.

Odločitveno drevo jasno opredeli pomembnost vodostaja za trstišča Zadnjega kraja. Kot potencialna napovedna spremenljivka, ki bi lahko izboljšala napovedi in odpravila neskladnosti, bi lahko bila košnja oziroma obseg košnje v predhodni rastni sezoni saj je to za vitalnost trstišč nezanemarljiv antropogen dejavnik (Kulik in sod., 2023). Ker teh podatkov ni, bi bilo potrebno predhodno ustvariti metodo za zanesljivo določanje košnje na podlagi satelitskih posnetkov.

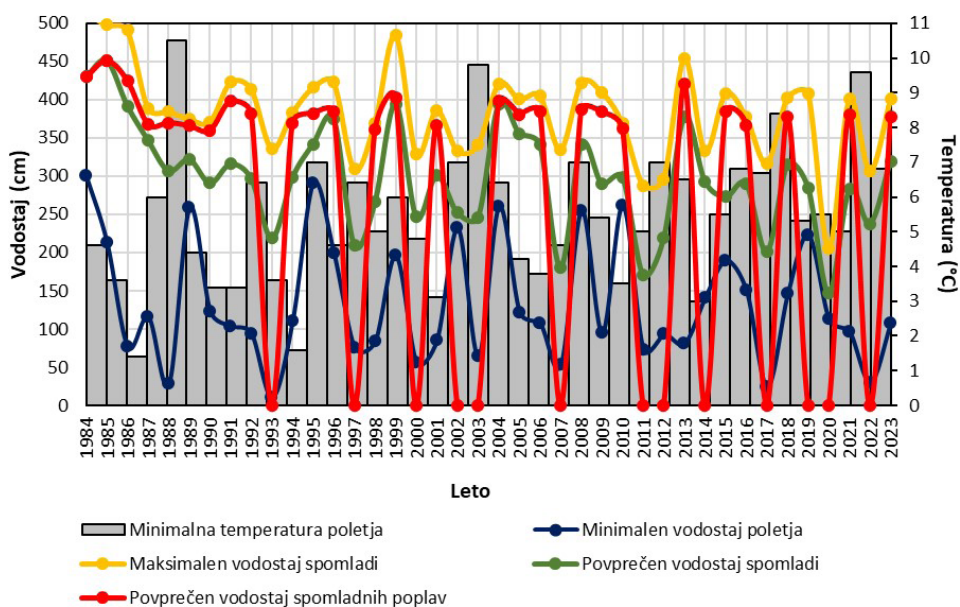
Spremembe MSAVI trstišč na območju Zadnjega kraja nakazujejo, da ekstremni pojavi sledijo vzorcu. Če gledamo območje Zadnjega kraja za obdobje enega leta, dobimo vtis, da razmere nikoli niso stalne. Če pa območje pogledamo na daljšem časovnem obdobju, opazimo cikličnost visokih in nizkih okoljskih ekstremov, kot tudi stanja trstišča (sliki 10 in 11). Z analizo večje količine podatkov trstišč iz drugih območij Cerkniškega jezera, pričakujemo, da bomo dobili še bolj jasno sliko tako o cikličnosti ekstremnih pojavov kot tudi o stanju trstišč.



Slika 9: Odločitveno drevo, ter mejne vrednosti najbolj pomembnih spremenljivk pri napovedi letne MSAVI vrednosti. Končne veje predstavljajo linearne modele (LM) ter njihov razpon napovednih vrednosti MSAVI. Zelena veja – MSAVI napoved nad 0,500. Rdeča veja – MSAVI napoved pod 0,500.



Slika 10: Letne spremembe realnih in modelnih MSAVI vrednosti trstič na Zadnjem kraju.



Slika 11: Letne vrednosti najbolj pomembnih okoljskih spremenljivk glede na MSP algoritem (Minimalna temperatura poletja, maksimalen vodostaj spomladi, povprečen vodostaj spomladanskih poplav, minimalen vodostaj poletja in povprečen vodostaj spomladi). Predstavljeni so vodostaji z merilne postaje Dolenje jezero in temperature z merilne postaje v Postojni (vir: <https://www.arso.gov.si>).

Zaključek

Cerkniško jezero je raznolik sistem, ki raziskovalcem omogoča raziskave različnih vidikov optičnih lastnosti rastlin. Raziskava optičnih lastnosti vrst *Nuphar luteum* in *Polygonum amphibium* je pokazala pomemben vpliv njunih plavajočih listov na prehajanje sevanja v vodni stolpec predvsem v UV (ultra vijolično) ter modrem in rdečem delu spektra, kar vpliva na uspevanje

spodaj rastočih vodnih vrst. Vodni listi različnih rastlinskih vrst služijo kot habitat za epifiton s prevladujočimi kremenastimi algami. Raziskava optičnih lastnosti potopljenih listov vrst *Potamogeton lucens* in *Potamogeton perfoliatus* in *Sagittaria sagittifolia* z epifitonom, v katerim so prevladovala kremenaste alge (in listov brez epifitona) je pokazala pomembno vlogo kremenastih alg pri absorpciji UV sevanja, ne pa tudi vpliva na koristno fotosintezno aktivno sevanje. Medvrstna primerjava optičnih lastnosti listov rastlin z amfibijskim značajem je pokazala večje razlike med listi razvitimi na kopnem, kot med listi razvitimi v vodi. Meritve optičnih lastnosti listov dveh heterofilnih vrst *Polygonum amphibium* in *Nuphar luteum* so pokazale velike razlike med različnimi tipi listov znotraj ene vrste, in veliko podobnost med optičnimi lastnostmi plavajočih listov obeh vrst. Primerjava med odbojnostjo nekaterih vrst in njihovih enovrstnih sestojev je pokazala, da je odbojnost sestoja bistveno manjša v primerjavi z odbojnostjo listov, prav zaradi heterogenosti, plastovitosti in celovitosti njihove zgradbe. Najmanjše so bile razlike med kopenskimi primerki in kopenskimi sestoji vrste *Polygonum amphibium*, kjer listni trihomi predstavljajo prvo interakcijo s sevanjem in močno vplivajo na odbojnost sevanja. Na podlagi spektrov odbojnosti vrste lahko sklepamo o lastnostih enovrstnih sestojev, medtem ko je za mešane sestoe takšno sklepanje lahko zavajajoče. Na odbojne spektre vrst in sestojev pa vpliva tudi njihova fenološka faza in razmere v okolju zato se v času sezone spreminjajo. Raziskave različnih sestojev so pokazale spremembe predvsem NIR (bližnje infra rdeče sevanje), v rumenem in v rdečem delu spektra. Tehnike daljinskega zaznavanja nam omogočajo lažje pridobivanje podatkov o rastlinskih sestojih, predvsem na območjih, kjer so razmere takšne, da je pridobivanje terenskih meritev izvedbeno oteženo. Za območje Zadnjega kraja smo zbrali 40-letni podatkovni niz multispektralnih posnetkov satelitov serije Landsat od leta 1984 do 2023. Iz posnetkov smo izračunali povprečen letni normiran vegetacijski indeks (NDVI) in modificiran indeks MSAVI trstič Zadnjega kraja. Letne vrednosti smo nato razložili s podatki o vodostaju in temperaturi v pomladnem in poletnem času. MSAVI je bolj primeren indeks kot NDVI za spremljanje trstič Zadnjega kraja. Najbolj pomemben dejavnik je bil minimalni vodo-staj v poletju, pri čemer je mejna vrednost 193 cm (na merilni postaji Dolenje jezero). Vrednosti (MSAVI) trstič na območju Zadnjega kraja nakazujejo, da so ekstremni pojavi, kot tudi stanje trstiča, ciklični.

Summary

Plant optical properties: from species to ecosystem

In ecosystems with 100% plant cover, most of the radiation is absorbed by the various plant organs, some of it penetrates the stand or is reflected off the plant surface, and only a small fraction reaches the ground. The properties of species and leaves are closely related to the environmental conditions in their habitat, allowing the optimised use of solar energy and preventing damage from excessive radiation. Lake Cerknica, as a diverse system that changes in time and space, offer the opportunity to address different research questions. Lake Cerknica, as a diverse system that changes in time and space, offers the opportunity to address different research questions.

A study of the optical properties of *Nuphar luteum* and *Polygonum amphibium* showed that their natant leaves significantly affected the transmission of radiation into the water column. The greatest reduction was found in the UV region, the blue and red parts of the spectrum, which greatly impairs the conditions for submerged aquatic species to thrive.

Aquatic leaves from various plant species frequently function as a habitat for epiphyton, forming the primary layer on the leaf and thereby influencing its optical properties. When dominated by diatoms, epiphyton exhibits exceptional optical characteristics, with silica frustules primarily absorbing UV-A, violet, and blue portions of the spectrum. In a study exploring the optical properties of submerged leaves from *Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus*, and *Sagittaria sagittifolia*, with epiphyton dominated by *Cocconeis placentula* (and without epiphyton), it was revealed that diatoms played a crucial role. They acted as a selective filter for UV radiation, while leaving beneficial photosynthetically active radiation unaffected.

Amphibious plant species exhibit adaptive strategies by developing assimilative surfaces in both aquatic and terrestrial environments, conferring a significant competitive advantage in dynamic settings. In a cross-species comparison of the optical properties of leaves, it was observed that greater variations existed among leaves developed on land than among leaves developed in water. Measurements of the optical properties of the leaves of two heterophilous species, *Polygonum amphibium* and *Nuphar luteum*, showed large differences between the different leaf types within a species, and a high similarity between the optical properties of the floating leaves of the two species. In both species, the different traits developed in the different leaf types optimise their performance in a changing environment, which also affects the reflectance of radiation.

The reflectance of leaves of aquatic and terrestrial specimens of *Glyceria fluitans* showed that the floating leaves of aquatic specimens have a flattened reflectance curve in the visible part of the spectrum, while the leaves of terrestrial species have a pronounced green peak.

The optical properties of the plant stands depend not only on the properties of the leaves, but also on the structure of the plant or stand. A comparison between the reflectance of some species and their monospecific stands showed that the reflectance of the stand is significantly lower than that of the leaves, precisely because of the heterogeneity, layering and integrity of the structure. The smallest differences were between terrestrial specimens and terrestrial stands of *Polygonum amphibium*, where the leaf trichomes represent the first interaction with light and strongly influence the reflectance of radiation. Studies of different stands on Lake Cerknica have shown that the reflectance spectra of a species can be used to infer the properties of single species stands, whereas such inferences can be misleading for mixed stands.

The reflectance spectra of both individual plant species and stands are subject to fluctuations based on their phenological phase and prevailing environmental conditions, resulting in seasonal variations. Investigations into various stands have identified prominent changes, particularly in the Near-Infrared (NIR), yellow, and red segments of the spectrum. Notably, shifts in the ultraviolet (UV) range are distinctly observable, with significant differences evident, especially in the stand of *Euphorbia lucida*. These findings underscore the dynamic nature of reflectance spectra, emphasizing the need to account for seasonal and environmental factors when analysing and interpreting spectral data in ecological studies.

Remote sensing techniques provide a valuable means to gather information on vegetation stands, particularly in areas where field measurements may be challenging due to environmental conditions. In the Zadnji kraj area, we compiled a 40-year multispectral data series spanning from 1984 to 2023. The multispectral imagery was sourced from Landsat satellites, specifically Landsat 4–5 TM, Landsat 7 TM, and Landsat 8 OLI. Each year, satellite imagery was acquired during the peak growing season. Using the multispectral imagery, we computed the mean annual Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), as well as the modified soil adjusted vegetation

index (MSAVI) of the reed stands at Zadnji kraj. Annual values of both indices were then explained with water level and temperature data during spring and summer. Through decision tree analysis, we identified that the most influential factor was the minimum water level in summer, with a critical threshold set at 193 cm. We also found that the MSAVI is better suited for monitoring reed stands of Zadnji kraj than NDVI. The observed changes in the MSAVI of reed stands at Zadnji kraj acquired with this preliminary analysis suggest a discernable pattern. Extreme events, marked by increases and decreases in MSAVI, tend to alternate, with minimal changes occurring between these events.

Zahvala

Raziskave je finančno podprla Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije preko programa Biologija rastlin P1-0212 ter preko financiranja mladih raziskovalcev 33135 in 55856.

Viri

- Alsultanny, Y. 2020. Machine learning by data mining REPTree and M5P for predicating novel information for PM10. *Cloud Computing and Data Science*, 40–48. <https://doi.org/10.37256/ccds.112020418>
- Artigas, F. J., Yang, J. S. 2005. Hyperspectral remote sensing of marsh species and plant vigour gradient in the New Jersey Meadowlands. *International Journal of Remote Sensing*, 26(23), 5209–5220. <https://doi.org/10.1080/01431160500218952>
- Asner, G., Martin, R. 2008. Spectral and chemical analysis of tropical forests: Scaling from leaf to canopy levels. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3958–3970. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.07.003>
- Asner, G. P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 64(3), 234–253. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(98\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(98)00014-5)
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.214>
- Barker, D. H., Seaton, G. G. R., Robinson, S. A. 1997. Internal and external photoprotection in developing leaves of the CAM plant *Cotyledon orbiculata*. *Plant, Cell & Environment*, 20(5), 617–624. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1997.00078.x>
- Braendle, R., Crawford, R. M. M. 1999. Plants as amphibians. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(1), 56–78. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00065>
- Buschmann, C., Lenk, S., Lichtenthaler, H. K. 2012. Reflectance spectra and images of green leaves with different tissue structure and chlorophyll content. *Israel Journal of Plant Sciences*, 60(1), 49–64. <https://doi.org/10.1560/IJPS.60.1-2.49>
- Capon, S. J., Brock, M. A. 2006. Flooding, soil seed bank dynamics and vegetation resilience of a hydrologically variable desert floodplain. *Freshwater Biology*, 51(2), 206–223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01484.x>
- Castro, K., Sanchez-Azofeifa, G. 2008. Changes in spectral properties, chlorophyll content and internal mesophyll structure of senescing *Populus balsamifera* and *Populus tremuloides* leaves. *Sensors*, 8(1), 51–69. <https://doi.org/10.3390/s8010051>
- Chávez, R. O., Clevers, J. G. P. W., Decuyper, M., de Bruin, S., Herold, M. 2016. 50 years of water extraction in the Pampa del Tamarugal basin: Can *Prosopis tamarugo* trees survive in the hyper-arid Atacama Desert (Northern Chile)? *Journal of Arid Environments*, 124, 292–303. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.007>

- Cox, E. J. 2011. Morphology, cell wall, cytology, ultrastructure and morphogenetic studies. V J. Sekbach in J. P. Kociolek (ur.), The diatom world. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology: Vol. 19 (str. 21–45). Dordrecht. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1327-7_2
- Cronk, J. K., Fennessy, M. S. 2001. Wetland plants (1st edition). Boca Raton. CRC Press. 482 str. <https://doi.org/10.1201/9781420032925>
- De Stefano, L., Rea, I., Rendina, I., De Stefano, M., Moretti, L. 2007. Lensless light focusing with the centric marine diatom *Coscinodiscus walesii*. Optics Express, 15(26), 18082. <https://doi.org/10.1364/OE.15.018082>
- DuBois, S., Desai, A. R., Singh, A., Serbin, S. P., Goulden, M. L., Baldocchi, D. D., Ma, S., Oechel, W. C., Wharton, S., Kruger, E. L., Townsend, P. A. 2018. Using imaging spectroscopy to detect variation in terrestrial ecosystem productivity across a water-stressed landscape. Ecological Applications, 28(5), 1313–1324. <https://doi.org/10.1002/eap.1733>
- Enríquez, S., Sand-Jensen, K. 2003. Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: Implications for plant growth. International Journal of Plant Sciences, 164(1), 125–136. <https://doi.org/10.1086/344759>
- Fox, A. M. 1992. Macrophytes. V P. Calow in G. E. Petts (ur.), The rivers handbook. Hydrological and ecological principles: Vol. 1 (str. 216–233). Oxford. Blackwell Science.
- Gaberščik, A. 1993. Measurements of apparent CO₂ flux in amphibious plant *Polygonum amphibium* L. growing over environmental gradient. Photosyntetica, 29(3), 159–168.
- Gaberščik, A., Martinčič, A. 1992. Spreminjanje lastnosti listov vodne dresni (*Polygonum amphibium* L.) v gradientu kopno/voda. Biološki Vestnik: Glasilo Slovenskih Biologov, 40(1), 1–11.
- Gao, B.-C., Goetz, A. F. H. 1995. Retrieval of equivalent water thickness and information related to biochemical components of vegetation canopies from AVIRIS data. Remote Sensing of Environment, 52(3), 155–162. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(95\)00039-4](https://doi.org/10.1016/0034-4257(95)00039-4)
- Gao, B.-C., Montes, M. J., Davis, C. O., Goetz, A. F. H. 2009. Atmospheric correction algorithms for hyperspectral remote sensing data of land and ocean. Remote Sensing of Environment, 113, S17–S24. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.12.015>
- Gao, Z. G., Zhang, L. Q. 2006. Multi-seasonal spectral characteristics analysis of coastal salt marsh vegetation in Shanghai, China. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 69(1–2), 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.04.016>
- Gates, D. M., Keegan, H. J., Schleter, J. C., Weidner, V. R. 1965. Spectral properties of plants. Applied Optics, 4(1), 11. <https://doi.org/10.1364/AO.4.000011>
- Gilmore, M. S., Wilson, E. H., Barrett, N., Civco, D. L., Prisloe, S., Hurd, J. D., Chadwick, C. 2008. Integrating multi-temporal spectral and structural information to map wetland vegetation in a lower Connecticut River tidal marsh. Remote Sensing of Environment, 112(11), 4048–4060. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.05.020>
- Gitelson, A. A., Kaufman, Y. J., Stark, R., Rundquist, D. 2002. Novel algorithms for remote estimation of vegetation fraction. Remote Sensing of Environment, 80(1), 76–87. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00289-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00289-9)
- Gran, H. H., Angst, E. C. 1931. Plantkon diatoms of Pudget Sound. University of Washington Press. 103 str.
- Grašič, M., Dobravec, M., Golob, A., Vogel-Mikuš, K., Gaberščik, A. 2019a. Water shortage reduces silicon uptake in barley leaves. Agricultural Water Management, 217, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.02.030>
- Grašič, M., Malovrh, U., Golob, A., Vogel-Mikuš, K., Gaberščik, A. 2019b. Effects of water availability and UV radiation on silicon accumulation in the C₄ crop proso millet. Photochemical in Photobiological Sci-

- ences, 18(2), 375–386. <https://doi.org/10.1039/c8pp00517f>
- Holmes, M. G., Keiller, D. R. 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant, Cell in Environment*, 25(1), 85–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00779.x>
- Holmes, M. G., Klein, W. H. 1987. The light and temperature environments. V R. M. M. Crawford (ur.), *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats* (str. 3–22). Oxford. Blackwell Scientific Publications.
- Huang, S., Tang, L., Hupy, J. P., Wang, Y., Shao, G. 2021. A commentary review on the use of normalized difference vegetation index (NDVI) in the era of popular remote sensing. *Journal of Forestry Research*, 32(1), 1–6. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01155-1>
- Imanishi, J., Sugimoto, K., Morimoto, Y. 2004. Detecting drought status and LAI of two *Quercus* species canopies using derivative spectra. *Computers and Electronics in Agriculture*, 43(2), 109–129. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2003.12.001>
- Klančnik, K., Mlinar, M., Gaberščik, A. 2012. Heterophylly results in a variety of “spectral signatures” in aquatic plant species. *Aquatic Botany*, 98(1), 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.004>
- Klančnik, K., Pančič, M., Gaberščik, A. 2014a. Leaf optical properties in amphibious plant species are affected by multiple leaf traits. *Hydrobiologia*, 737(1), 121–130. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1646-y>
- Klančnik, K., Vogel-Mikuš, K., Gaberščik, A. 2014b. Silicified structures affect leaf optical properties in grasses and sedge. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 130, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2013.10.011>
- Klančnik, K., Vogel-Mikuš, K., Kelemen, M., Vavpetič, P., Pelicon, P., Kump, P., Jezeršek, D., Gianoncelli, A., Gaberščik, A. 2014c. Leaf optical properties are affected by the location and type of deposited biominerals. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 140, 276–285. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.08.010>
- Klančnik, K., Zelnik, I., Gnezda, P., Gaberščik, A. 2015a. Do reflectance spectra of different plant stands in wetland indicate species properties? V *The role of natural and constructed wetlands in nutrient cycling and retention on the landscape* (str. 73–86). Cham. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08177-9_6
- Klančnik, K., Gradinjan, D., Gaberščik, A. 2015b. Epiphyton alters the quantity and quality of radiation captured by leaves in submerged macrophytes. *Aquatic Botany*, 120, 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.07.007>
- Klančnik, K., Gaberščik, A. 2016. Leaf spectral signatures differ in plant species colonizing habitats along a hydrological gradient. *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 442–450. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv068>
- Klančnik, K., Iskra, I., Gradinjan, D., Gaberščik, A. 2018. The quality and quantity of light in the water column are altered by the optical properties of natant plant species. *Hydrobiologia*, 812(1), 203–212. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3148-9>
- Knipling, E. B. 1970. Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near-infrared radiation from vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 1(3), 155–159. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(70\)80021-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(70)80021-9)
- Kordyum, E., Klimenko, E. 2013. Chloroplast ultrastructure and chlorophyll performance in the leaves of heterophyllous *Nuphar lutea* (L.) Smith. plants. *Aquatic Botany*, 110, 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.05.013>
- Kulik, M., Sender, J., Bochniak, A., Jaźwa, M., Ciesielski, D. 2023. The influence of mowing frequency on the growth and development of *Phragmites australis*. *Journal for Nature Conservation*, 76, 126492. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2023.126492>

- Kumar, L., Mutanga, O. 2017. Remote sensing of above-ground biomass. *Remote Sensing*, 9(9), 935. <https://doi.org/10.3390/rs9090935>
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* (4th edition). Berlin. Springer. 514 str.
- Levizou, E., Drilias, P., Psaras, G. K., Manetas, Y. 2005. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist*, 165(2), 463–472. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01250.x>
- Liew, O., Chong, P., Li, B., Asundi, A. 2008. Signature optical cues: Emerging technologies for monitoring plant health. *Sensors*, 8(5), 3205–3239. <https://doi.org/10.3390/s8053205>
- Neill, S. O., Gould, K. S. 2003. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? *Functional Plant Biology*, 30(8), 865. <https://doi.org/10.1071/FP03118>
- Ojdanič, N., Zelnik, I., Holcar, M., Gaberščik, A., Golob, A. 2023a. Contrasting dynamics of littoral and riparian reed stands within a wetland complex of Lake Cerknica. *Plants*, 12(5), 1006. <https://doi.org/10.3390/plants12051006>
- Ojdanič, N., Holcar, M., Golob, A., Gaberščik, A. 2023b. Environmental extremes affect productivity and habitus of common reed in intermittent wetland. *Ecological Engineering*, 189, 106911. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.106911>
- Ollinger, S. V. 2011. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189(2), 375–394. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03536.x>
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A. R., Kerr, Y. H., Sorooshian, S. 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sensing of Environment*, 48(2), 119–126. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)90134-1](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)90134-1)
- Reiderer, M., Müller, C. 2006. *Biology of the Plant Cuticle*. Oxford. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470988718>
- Robberecht, R., Caldwell, M. M., Billings, W. D. 1980. Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone. *Ecology*, 61(3), 612–619. <https://doi.org/10.2307/1937427>
- Robe, W. E., Griffiths, H. 2000. Physiological and photosynthetic plasticity in the amphibious, freshwater plant, *Littorella uniflora*, during the transition from aquatic to dry terrestrial environments. *Plant, Cell in Environment*, 23(10), 1041–1054. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00615.x>
- Rozema, J., Björn, L. O., Bornman, J. F., Gaberščik, A., Häder, D.-P., Trošt, T., Germ, M., Klisch, M., Gröninger, A., Sinha, R. P., Lebert, M., He, Y.-Y., Buffoni-Hall, R., de Bakker, N. V. J., van de Staaij, J., Meijkamp, B. B. 2002. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems—an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66(1), 2–12. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(01\)00269-X](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(01)00269-X)
- Sims, D. A., Gamon, J. A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2–3), 337–354. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00010-X)
- Šraj Kržič, N., Gaberščik, A. 2005. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake. *Aquatic Botany*, 83(4), 281–288. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.05.012>
- Ullah, S., Schlerf, M., Skidmore, A. K., Hecker, C. 2012. Identifying plant species using mid-wave infrared (2.5–6µm) and thermal infrared (8–14µm) emissivity spectra. *Remote Sensing of Environment*, 118, 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.11.008>
- Ustin, S. L., Gamon, J. A. 2010. Remote sensing of plant functional types. *New Phytologist*, 186(4), 795–816. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03284.x>
- Vicente-Serrano, S. M., Camarero, J. J., Olano, J. M., Martín-Hernández, N., Peña-Gallardo, M., Tomás-Burguera, M., Gazol, A., Azorin-Molina, C., Bhuyan, U., El Kenawy, A. 2016. Diverse relationships between

en forest growth and the Normalized Difference Vegetation Index at a global scale. *Remote Sensing of Environment*, 187, 14–29. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.10.001>

Williams, D. L., Goward, S., Arvidson, T. 2006. Landsat. *Photogrammetric Engineering in Remote Sensing*, 72(10), 1171–1178. <https://doi.org/10.14358/PERS.72.10.1171>

Woolley, J. T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiology*, 47(5), 656–662. <https://doi.org/10.1104/pp.47.5.656>

Yamanaka, S., Yano, R., Usami, H., Hayashida, N., Ohguchi, M., Takeda, H., Yoshino, K. 2008. Optical properties of diatom silica frustule with special reference to blue light. *Journal of Applied Physics*, 103(7). <https://doi.org/10.1063/1.2903342>

Yoder, B. J., Pettigrew-Crosby, R. E. 1995. Predicting nitrogen and chlorophyll content and concentrations from reflectance spectra (400–2500 nm) at leaf and canopy scales. *Remote Sensing of Environment*, 53(3), 199–211. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(95\)00135-N](https://doi.org/10.1016/0034-4257(95)00135-N)

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. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0267-7>