

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Maja POCIECHA

**PRILAGODITVE RASTLIN Z AMFIBIJSKIM ZNAČAJEM V  
PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH**

DIPLOMSKO DELO  
Univerzitetni študij

**ADAPTATIONS OF AMPHIBIOUS PLANTS IN INTERMITTENT  
WATER-BODIES**

GRADUATION THESIS  
University studies

Ljubljana, 2007

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija biologije na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Praktično delo je bilo opravljeno na terenu, v laboratorijih Katedre za ekologijo in varstvo okolja Oddelka za biologijo in v Botaničnem vrtu Univerze v Ljubljani.

Senat Univerze v Ljubljani je na predlog Biotehniške fakultete in študijske komisije Oddelka za biologijo 20. maja 2005 odobril temo diplomskega dela z naslovom *Prilagoditve rastlin z amfibijskim značajem v presihajočih vodnih telesih*. Za mentorico je imenoval prof. dr. Alenko Gaberščik.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednica: Prof. dr. Marina Dermastia  
Nacionalni inštitut za biologijo, Oddelek za biotehnologijo in sistemsko biologijo ter Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Mentorica: Prof. dr. Alenka Gaberščik  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: Prof. dr. Dominik Vodnik  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora: 18. junij 2007

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Podpisana se strinjam z objavo naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddala v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Maja Pociecha

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Dn
- DK 581.132:582.52/.59(043.2)=863
- KG amfibijske rastline / presihajoča vodna telesa / fotokemična učinkovitost / fotosintezna barvila / UV absorbirajoče snovi
- AV POCIECHA, Maja
- SA GABERŠČIK, Alenka, mentorica
- KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
- LI 2007
- IN PRILAGODITVE RASTLIN Z AMFIBIJSKIM ZNAČAJEM V PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH
- TD Diplomsko delo (univerzitetni študij)
- OP X, 51 str., 15 sl., 57 vir.
- IJ sl
- JI sl / en
- AI Presihajoča kraška vodna telesa označujejo velike spremembe vodostaja ter izmenjavanje poplavnih in sušnih obdobj. V vegetacijski sezoni 2005 smo proučevali nekatere biokemijske in fiziološke značilnosti vrst *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Ranunculus trichophyllus* in *Ranunculus lingua*. Ugotavljali smo vsebnosti klorofilov, karotenoidov, antocianov, UV absorbirajočih snovi, fotosintezno aktivnost in fotokemično učinkovitost PS II. Vsebnosti karotenoidov, antocianov in UV absorbirajočih snovi so variirale med vodnimi primerki različnih vrst. Meritve fotokemične učinkovitosti PS II vodnih in zračnih poganjkov vseh proučevanih rastlin so pokazale, da je sprejem svetlobne energije v vodnem okolju manj učinkovit kot na kopnem, kljub temu pa aktivnost vodnih primerkov ni motena. Presihanju smo izpostavili vrsti *Alisma plantago-aquatica* in *Veronica anagallis-aquatica* in ugotovili, da je privzem energije zaradi presihanja le malo moten. Vpliva trdote vode na nivo fotosintezne aktivnosti pri vrstah *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* nismo opazili. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa je razviden bistveno nižji nivo fotosintezne aktivnosti v trdi vodi.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

- DN Dn
- DC 581.132:582.52/.59(043.2)=863
- CX amphibious plants / intermittent water-bodies / photochemical efficiency / chlorophyll contents / UV absorbing compounds
- AU POCIECHA, Maja
- AA GABERŠČIK, Alenka, supervisor
- PP SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
- PY 2007
- TI ADAPTATIONS OF AMPHIBIOUS PLANTS IN INTERMITTENT WATER-BODIES
- DT Graduation Thesis (University studies)
- NO X, 51 p., 15 fig., 57 ref.
- LA sl
- AL sl / en
- AB Intermittent karstic water-bodies are characterised by water level fluctuations and alternations of floods and dry periods. In vegetation season 2005 some biochemical and physiological characteristics of species *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Ranunculus trichophyllus* and *Ranunculus lingua* were studied. The contents of chlorophylls, carotenoids, anthocyanins and UV absorbing compounds, photosynthetic activity and photochemical efficiency of PS II were determined. The contents of carotenoids, anthocyanins and UV absorbing compounds varied between submerged specimens of different species. According to the measurements of photochemical efficiency of PS II, light harvesting in aquatic environments is less efficient, although the activity of submerged specimens is not disturbed. Species *Alisma plantago-aquatica* and *Veronica anagallis-aquatica* were exposed to drying and showed that light harvesting is only a little disturbed by drying. The influence of water hardness on the level of photosynthetic activity of species *Veronica anagallis-aquatica* and *Ranunculus trichophyllus* was not established. Although species *Alisma plantago-aquatica* showed essentially lower level of photosynthetic activity in hard water.

## KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA.....	III
KEY WORDS DOCUMENTATION .....	IV
KAZALO VSEBINE.....	V
KAZALO SLIK.....	VII
OKRAJŠAVE.....	IX
1 UVOD.....	1
2 PREGLED OBJAV .....	3
2.1 KRAŠKI VODOTOKI NOTRANJSKEGA PODOLJA.....	3
2.2 PRESIHAJOČI SISTEM KOT HABITAT .....	4
2.3 AMFIBIJSKI ZNAČAJ.....	5
2.4 BIOKEMIČNE PRILAGODITVE RASTLIN.....	7
2.4.1 Pigmenti.....	7
2.5 FIZIOLOŠKE PRILAGODITVE RASTLIN.....	8
2.5.1 Fluorescenca klorofila <i>a</i> fotosistema II.....	8
2.5.2 Bikarbonat kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo .....	10
3 MATERIAL IN METODE.....	12
3.1 PREDMET RAZISKAV .....	12
3.1.1 Proučevane rastline.....	12
3.1.2 Območje raziskav .....	14
3.2 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	15
3.2.1 Fiziološke analize .....	16
3.2.1.1 Potencialna fotokemična učinkovitost.....	16
3.2.1.2 Dejanska fotokemična učinkovitost.....	17
3.2.1.3 Jakost elektronskega transporta (ETR).....	17
3.2.2 Biokemijske analize.....	17
3.2.2.1 Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> ter karotenoidi.....	18
3.2.2.2 Antociani .....	19
3.2.2.3 UV-B absorbirajoče snovi .....	19
3.3 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST.....	20

3.4	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO...	21
3.5	STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV .....	22
4	REZULTATI .....	23
4.1	PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	23
4.1.1	Fotokemična učinkovitost.....	23
4.1.2	Fotosintezna barvila.....	24
4.1.2.1	Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> , karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin .....	24
4.1.2.2	Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>Veronica anagallis-aquatica</i> .....	26
4.1.2.3	Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin.....	27
4.2	VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST.....	28
4.3	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO...	31
5	RAZPRAVA IN SKLEPI.....	34
5.1	PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	34
5.1.1	Fotokemična učinkovitost.....	34
5.1.2	Fotosintezna barvila.....	35
5.1.2.1	Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> , karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin .....	35
5.1.2.2	Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>Veronica anagallis-aquatica</i> .....	36
5.1.2.3	Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin.....	38
5.2	VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST.....	40
5.3	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO...	41
6	ZAKLJUČKI .....	42
7	POVZETEK .....	44
8	VIRI.....	46

ZAHVALA

## KAZALO SLIK

Slika 1: Na zemljevidu označeni vzorčni mesti (1 – vzorčno mesto v Zadnjem Kraju, 2 – vzorčno mesto v vasi Šmarata).....	13
Slika 2: Podatki o vremenskih pogojih v času izvajanja poskusa vpliva presihanja na fotokemično učinkovitost (vir: Agencija republike Slovenije za okolje).....	21
Slika 3: Primerjava potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (Fv/Fm), dejanske fotokemične učinkovitosti FS II (Y) in jakosti elektronskega transporta (ETR) vodnih (■) in zračnih (■) poganjkov proučevanih amfibijskih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci pri vrstah, kjer so se kazale značilne razlike (*** p ≤ 0,001, ** p ≤ 0,01, * p ≤ 0,05). .....	23
Slika 5: Vsebnost klorofilov <i>a+b</i> (kl <i>a+b</i> ), karotenoidov (kar) in antocianov (ant) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	25
Slika 6: Vsebnost klorofila <i>a</i> (kl <i>a</i> ), klorofila <i>b</i> (kl <i>b</i> ) in razmerje klorofilov <i>a/b</i> (kl <i>a/b</i> ) v vodnih (Ver ana-v) in zračnih (Ver ana-z) poganjkih vrste <i>Veronica anagallis-aquatica</i> ; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	26
Slika 7: Vsebnost klorofilov <i>a+b</i> (kl <i>a+b</i> ), karotenoidov (kar) in antocianov (ant) v vodnih (Ver ana-v) in zračnih (Ver ana-z) poganjkih vrste <i>Veronica anagallis-aquatica</i> ; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (*** p ≤ 0,001, ** p ≤ 0,01, * p ≤ 0,05).....	26
Slika 8: Količina UV-B (■) in UV-A (■) absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	27
Slika 9: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti v času poskusa pri vrsti <i>Veronica anagallis-aquatica</i> ; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (*** p ≤ 0,001, ** p ≤ 0,01, * p ≤ 0,05). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.....	28
Slika 10: Spreminjanje ETR v času poskusa pri vrsti <i>Veronica anagallis-aquatica</i> ; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (*** p ≤ 0,001, ** p ≤ 0,01, * p ≤ 0,05). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.....	29
Slika 11: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti v času poskusa pri vrsti <i>Alisma plantago-aquatica</i> ; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (*** p ≤ 0,001, ** p ≤ 0,01, * p ≤ 0,05). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.....	29

- Slika 12: Spreminjanje ETR v času poskusa pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov..... 30
- Slika 13: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*. n = 5; povprečna vrednost ± S.D. .... 31
- Slika 14: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*. n = 5; povprečna vrednost ± S.D. .... 32
- Slika 15: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*. n = 5; povprečna vrednost ± S.D. .... 33



## OKRAJŠAVE

ant	antociani
ETR	jakost elektronskega transporta
F <sub>m</sub>	maksimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> PS II temotno adaptiranega vzorca
F <sub>ms</sub>	maksimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> PS II osvetljenega vzorca
F <sub>0</sub>	minimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> PS II temotno adaptiranega vzorca
F <sub>s</sub>	minimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> PS II osvetljenega vzorca
F <sub>v</sub>	variabilna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	potencialna fotokemična učinkovitost PS II
kar	karotenoidi
kl a, kl b	klorofil a, klorofil b
LHC I, II	svetlobni žetveni kompleks proteinsko pigmentnih molekul I in II
PAR	fotosintezno aktivni del spektra sevanja (400 do 700 nm)
PPFD	gostota ftonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
PS I, II	fotosistem I, fotosistem II
RZV	relativna zračna vlaga
ss	suha masa
UV abs	UV absorbirajoče snovi
UV-A	ultravijolično sevanje A (320 do 390 nm)
UV-B	ultravijolično sevanje B (280 do 320 nm)

UV-C            UV-C ultravijolično sevanje C (200 do 280 nm)

Y                dejanska fotokemična učinkovitost PS II

### **Okrajšave za imena rastlin**

Ali pla            *Alisma plantago-aquatica* L.

Ran lin            *Ranunculus lingua* L.

Ran tri            *Ranunculus trichophyllus* Chaix

Ver ana            *Veronica anagallis-aquatica* L.

## 1 UVOD

»Rastline imajo številne fiziološke in morfološke prilagoditve, ki skupno določajo uspešnost določene vrste na danem rastišču. Poznavanje teh prilagoditev na nivoju vrste omogoča ovrednotenje vloge posameznih značilnosti v strategiji vrste in način, kako le-te vplivajo na primarno produkcijo« (Gaberščik in Martinčič 1992).

Presihajoča vodna telesa imajo dolgoročno predvidljiv, kratkoročno pa spremenljiv vodni režim, ki ga označuje izmenjavanje poplavnih in sušnih obdobj. Hidrološke spremembe predstavljajo gonilno silo za številne abiotske in biotske procese, hkrati pa so omejujoč dejavnik, ki ključno vpliva na življenjsko združbo.

Na območjih, kjer se poplave izmenjujejo z obdobji suše, mnoge rastline razvijejo amfibijski značaj (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005). Nestalnost vodostaja predstavlja močno selekcijsko silo pri uveljavljanju rastlin (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002). Na spremenljive vodne razmere so amfibijske rastline prilagojene morfološko, anatomsko, fiziološko in biokemijsko, kar jim omogoča uspešno asimilacijo v vodi in na kopnem. Tako imajo tekmovalno prednost pred pravimi vodnimi in pred kopenskimi vrstami (Šraj 2007).

Raziskovali smo vrste *Alisma plantago-aquatica* ali trpotčasti porečnik, *Ranunculus lingua* ali velika zlatica, *Ranunculus trichophyllus* ali lasastolistna vodna zlatica in *Veronica anagallis-aquatica* ali vodni jetičnik, ki so med sabo zelo različne po rastni obliki. So amfibijske vrste, torej uspevajo v vodi in na kopnem, v stresnem okolju, ki je spremenljivo glede vodnega in radiacijskega režima (Germ in Gaberščik 2003).

Zanimalo nas je, kakšne prilagoditve imajo proučevane rastline na spremembe vodnega in kopnega okolja. Primerjali smo nekaj fizioloških parametrov vodnih in zračnih poganjkov, biokemijske parametre vodnih poganjkov vseh proučevanih rastlin ter pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica* te parametre med vodnimi in zračnimi poganjki. Merili smo potencialno in dejansko fotokemično učinkovitost ter jakost primarnega elektronskega transporta, vsebnost klorofilov *a* in *b*, karotenoidov, antocianov in UV absorbirajočih snovi v listih proučevanih rastlin.

Izhodišče za raziskave prilagoditev amfibijskih rastlin v presihajočih vodnih telesih so bile naslednje hipoteze: (1) amfibijski značaj je pri različnih vrstah različno izražen, (2) spreminjanje vodostaja povzroča razvoj vodnih in zračnih poganjkov, ki se na spremenljivo okolje funkcionalno, morfološko in biokemijsko prilagajajo in (3) na aktivnost proučevanih vrst vpliva tudi trdota vode.

## 2 PREGLED OBJAV

### 2.1 KRAŠKI VODOTOKI NOTRANJSKEGA PODOLJA

Porečje kraške Ljubljanice predstavlja niz kraških polj v Notranjskem podolju. Sestavljajo ga kraški vodotoki Trbuhovica, Obrh, Stržen, Rak, Unica in Pivka ter reka Ljubljanica. Nekdanja pleistocenska površinska Ljubljanica je zaradi postopnega zakrasedanja svoj tok delno prestavila pod površje. Kraški vodotoki režejo svoje struge skozi terciarne naplavine kraških polj in so med seboj povezani preko 38 km podzemnih poti (Habič 1987, Gams 1994, Gams 1998).

Kraško polje je kraška kotanja z najmanj 500 m širokim ravnim dnom in kraškim (podzemnim) vodnim odtokom. Tipično kraško polje ima kraški vodotok (ponikalnico) in sklenjen strm obod, ki prehaja v višje ležeče planote. Za kraška polja je značilno presihanje, ki pomembno vpliva na abiotske in biotske procese. V času spomladanskega taljenja snega in daljšega jesenskega deževja kraški vodotoki poplavijo polja. V poletnem času se vodostaji znižajo, voda lahko tudi povsem presahne. Razpon sprememb vodostaja ter trajanje in obseg poplav oz. sušnih obdobj se razlikujejo glede na posamezen kraški vodotok (Habič 1987, Gams 1994, Gaberščik in sod. 2003).

Loško polje je bolj razčlenjeno kot druga kraška polja, saj je nastalo z združevanjem manjših kraških globeli ali uval. Potok Veliki Obrh je največji kraški in edini stalni izvir. Ima večji pretok kot Mali Obrh, ki ob nizkih vodah presahne in podzemeljsko odteka naprej. Oba potoka se sredi polja združita v Obrh, ki običajno ponika v jamo Golobina, v sušnem obdobju pa se voda izgubi v požiralnikih v strugi. Kadar vode Obrha prestopijo bregove, nastanejo tudi do 10 m visoke poplave (Habič 1977, Habič 1985, Gams 1994).

Cerkniško polje dobi 80 % vode po kraških podzemnih poteh. Spomladi in jeseni največji dotok presega največji odtok. Na polju nastane presihajoče Cerkniško jezero, ki je pravzaprav obsežna poplavna ravnica Stržena in ob običajnih poplavah prekriva približno 53 % polja (20 km<sup>2</sup>). Vodni režim jezera je odvisen od padavin v širšem območju (1700-1800 mm) ter potencialne evapotranspiracije na polju (750 mm) in v sosednjih območjih.

Med letom izstopata dva padavinska maksimuma (primarni novembra in sekundarni junija) in zimski minimum (januar in februar) (Zupančič 2002). Povprečno dva meseca na leto je dno polja suho, večji del leta pa poplavljen (Kranjc 2002b). Jezero se navadno napolni v nekaj dneh, presahne pa v 3 do 4 tednih. Gladina vode se zniža pod površje polja za najmanj 10 m (Gospodarič in Habič 1978, Habič 1985, Kranjc 2002a, 2002b).

## 2.2 PRESIHAJOČI SISTEM KOT HABITAT

Značilnost presihajočih vodnih teles so izmenjave poplav in sušnih obdobj, ki so običajno vezane na sezonske razmere, niso pa popolnoma predvidljive (Boulton in Brock 1999). Tak vodni režim pomembno vpliva na rastline, ki so izmenično izpostavljene dvema povsem različnima okoljema. V presihajočih vodnih telesih so procesi precej bolj raznoliki in bolj odvisni od razmer v okolju kot v stalnih vodnih telesih. Razlike so značilne predvsem v času polnjenja z vodo in v času presihanja. Spremembe vodostaja vplivajo na spremembe svetlobnih razmer, temperaturne spremembe, dostopnost kisika in ogljikovega dioksida, izmenjavo snovi med sedimenti in vodo ter razgradnjo snovi v tleh in sproščanje hranil.

Cerkniško jezero je tipično kraško presihajoče jezero (Kranjc 2003), ki nima lastnosti pravih jezer, pa tudi običajnih močvirij ne. Ritem pojavljanja vode je tisti, ki uravnava procese v ekosistemu in s tem tudi kakovost vode. Nihanja vodne gladine ter izmenjavanje mokrih in suhih obdobj so glavni dejavniki, ki oblikujejo življenjsko združbo in uravnavajo pretok energije ter kroženje snovi v tem ekosistemu. Na Cerkniškem jezeru izmenjava mokrih in suhih obdobj ustvarja skrajne razmere, zaradi katerih to okolje velja za ekstremno. V takih okoljih se lahko obdržijo le rastline, ki so na take razmere dobro prilagojene (Kranjc 2003). Zaradi velike pestrosti biotopov je flora Cerkniškega jezera izredno pestra.

Voda Cerkniškega jezera ima veliko trdoto, h kateri prispevajo kalcijevi in magnezijevi ioni, ki so posledica karbonatne podlage. Tudi rahlo alkalen pH, med 7,5 in 8,5, je posledica karbonatne podlage. Alkalnost vode vpliva na količino raztopljenega prostega ogljikovega dioksida, ki je edini substrat za fotosintezo nekaterih vodnih rastlin. Višina

temperature vode neposredno vpliva na biološke procese in na prehajanje rastlin iz ene fenološke faze v drugo, zato je za življenje zelo pomembna. V kraških pritokih so temperaturni ekstremi nekoliko ublaženi, letna nihanja so manjša kot v ostalih vodnih telesih. To pomeni ugodnejše temperaturne razmere, ki omogočajo nekaterim organizmom daljšo sezono (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002b).

Hidrološke spremembe so gonilna sila v presihajočem sistemu, hkrati pa tudi postavljajo meje organizmom, ki tu živijo. Razporeditev in obseg poplav neposredno vplivata na uspešnost organizmov in celotno produktivnost ekosistema (Gaberščik in sod. 2000). Na splošno velja, da večja kot so nihanja vodne gladine, večja je produktivnost sistema (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002a).

### 2.3 AMFIBIJSKI ZNAČAJ

Specifičen vodni režim, kjer se, ne povsem pravilno, izmenjujeta akvatična in terestrična faza tudi večkrat v letu, ustvarja skoraj optimalne pogoje za uspevanje amfibijskih vrst. Kot je razvidno iz imena, te rastline lahko uspevajo v vodnem ali kopnem okolju. Znano je, da se oba medija močno razlikujeta v lastnostih, ki so zelo pomembne za uspevanje rastlin. Voda ima višji vodni potencial, večjo termostabilnost, a manjšo razpoložljivost svetlobe, CO<sub>2</sub> in O<sub>2</sub> kot zrak (Maberly in Spence 1989, Martinčič 2002). Pomembna so tudi tla, ki še v suhem obdobju vsebujejo dovolj vode za njihovo uspevanje.

Amfibijski značaj daje rastlinam sposobnost fotosintetiziranja v razmerah vodnega in kopnega okolja (Germ 2000, Germ in Gaberščik 2003). To predstavlja kompetitivno prednost pred potopljenimi ali emergentnimi makrofiti, ki imajo majhno toleranco na variabilni vodni režim (Cronk in Fennessy 2001).

Amfibijske rastline so razvile različne načine, ki jim omogočajo uspešno preživetje v okolju, kjer je nihanje vode pogosto in nepredvidljivo (Germ 2002). Odzivajo se s spremembo rastne oblike, tipa listov in z načinom razmnoževanja. Nekaterim rastlinam velika fenotipska prožnost omogoča hitro prilagajanje spremembam razmer v okolju na biokemijskem, fiziološkem in morfološkem nivoju (Mabery in Spence 1989), nekatere

rastline pa ob spremembi vodne gladine le malo spremenijo svojo obliko, pa vendar lahko uspevajo tako v vodi kot na kopnem. Prve razvijejo dve vrsti listov, ena prilagojena na uspevanje v vodi, druga pa na kopnem (heterofilija), druge pa razvijejo eno vrsto listov, ki lahko enako uspešno fotosintetizira v vodi in na kopnem (homofilija). Homofilne rastline lahko spremembe vodnega režima preživijo z neznatnimi spremembami in tako z manjšimi vlaganji energije (Germ 2002). Na kopnem in pod vodo obdržijo enako obliko listov, spremeni pa se lahko njihova anatomija (Sand-Jensen in Frost-Christensen 1999, Jensen 1997). Pri heterofilnih amfibijskih rastlinah razvoj vodnih oziroma zračnih listov sprožijo spremembe vodnega potenciala, temperatura, fotoperioda, kvaliteta svetlobe in pri nekaterih vrstah koncentracija CO<sub>2</sub> ali O<sub>2</sub> (Maberly in Spence 1989). Oba načina preživetja pa izražata amfibijski značaj.

Večina amfibijskih vrst na Cerkniškem jezeru in njegovih pritokih začne razvoj v spomladanskem obdobju v vodi. Akvatična faza traja dva do štiri mesece. Ko se začne gladina vode zniževati, navadno v juniju, pogledajo zgornji deli rastlin iz vode in prične se razvoj kopenskih poganjkov oz. organov. Ko voda popolnoma odteče, navadno v juliju, se prične terestrična faza razvoja. Listi, ki so zrasli v vodnem okolju, lahko še nekaj časa delujejo na kopnem, nato pa propadejo. Njihovo funkcijo prevzamejo novi listi, ki so nastali ob prehodu rastline na kopenski način življenja ali po njem. Ko nastopi še ena akvatična faza, septembra ali kasneje, amfibijske vrste večinoma ne propadejo, temveč so aktivne do pozne jeseni (Martinčič 2002).



## 2.4 BIOKEMIČNE PRILAGODITVE RASTLIN

### 2.4.1 Pigmenti

Prilagajanje rastlin na okoljske razmere zajema tudi spremembe v koncentraciji barvil in encimov v celicah, s čimer skušajo čimbolj izkoristiti dane razmere in ohraniti visoko aktivnost organizma (Mazej 1998). Te spremembe predstavljajo biokemične prilagoditve rastlin na razmere v okolju.

**Klorofil** je glavno zeleno barvilo. V rastlinah se nahaja v kloroplastih. Je del žetvenega antenskega kompleksa na tilakoidnih membranah kloroplasta in v reakcijskih centrih fotosistemov I in II (FS I in FS II). Višje rastline imajo dve vrsti klorofila, klorofil *a* in klorofil *b*. Med sabo se razlikujeta med drugim tudi po absorpcijskih vrhovih. Klorofil *a*, ekstrahiran v acetonu, ima absorpcijski maksimum v rdeči svetlobi pri valovni dolžini 663 nm, v acetonu ekstrahiran klorofil *b* pa pri 644 nm (Mazej 1998, Lichtenthaler in Buschmann 2001). Klorofil *b* je rumenozelen in se nahaja le v antenskem pigmentnem sistemu, klorofil *a* pa je modrozelen in se nahaja v reakcijskih centrih PS I in PS II ter v antenskem kompleksu.

**Karotenoidi** se tudi nahajajo v kloroplastih kot del žetvenega antenskega kompleksa. Služijo kot dodaten sprejemnik svetlobe in verjetno ščitijo klorofil pred fotooksidacijo (Bette in Kutschera 1996). Delujejo kot fotoprotektorji fotosistema znotraj žetvenega kompleksa z absorbiranjem svetlobe kratkih valovnih dolžin. Povečano sevanje UV-B svetlobe zmanjša učinkovitost fotosintetskega aparata, poveča pa produkcijo karotenoidov, kar je zelo energetsko potraten proces (Middleton in Teramura 1996).

**Antociani** so v vodi topna barvila, ki imajo pomembno vlogo pri zaščiti pred poškodbami zaradi UV-B sevanja, imajo pa tudi vlogo fotoreceptorjev za zeleno svetlobo (Bette in Kutschera 1996). So pigmenti, ki dajejo značilne barve predvsem cvetom rastlin, nahajajo pa se tudi v drugih delih, plodovih, steblih in listih. Vloga akumulacije antocianov v listih je povezana z ontogeneznimi (rastoči in starajoči listi), abiotskimi (pomanjkanje makronutrientov in UV svetloba) in biotskimi (herbivorija in patogene okužbe) vplivi.

Izpostavljanje listov ultravijolični (UV) svetlobi pospeši produkcijo listnih antocianov (Close in Beadle 2003). Povečanje koncentracije antocianov v vakuolah celic zelenih rastlin je posledica povečane jakosti bele svetlobe (Bette in Kutschera 1996).

**UV absorbirajoče snovi** nastajajo kot posledica UV sevanja, ki vpliva tudi na vsebnost fotosintetskih barvil, klorofilov in karotenoidov. UV sevanje običajno razdelimo v tri tipe UV-A (320-390nm), UV-B (280-320nm) in UV-C (200-280nm). UV-A in UV-B sevanje vpliva na različne fotomorfogenetske reakcije v rastlinah. UV-B sevanje pospešuje sintezo antocianov v mnogih rastlinah (Khare in Guruprasad 1993). Večina primarnih producentov v listni povrhnjici tvori UV absorbirajoče snovi (polifenolne spojine), ki preprečujejo prodiranje UV žarkov v mezofil, kar ščiti rastlino pred poškodbami (Rozema in sod. 2002).

Vodno in kopno okolje se najbolj razlikujeta v stopnji UV-B sevanja. To je ključni dejavnik, ki je spremljal prehod rastlin iz vode na kopno. Organizmi so razvili različne strategije za obvladovanje UV-B stresa (Germ in Gaberščik 2003). Večina jih na eni strani preprečuje vstop UV-B sevanja v list, na drugi strani pa popravljajo že nastalo škodo (Lois 1994). Odziv, ki ga najdemo pri večini primarnih producentov, je produkcija UV-B absorbirajočih snovi, ki predstavljajo selektivni filter za škodljivo UV-B sevanje (Germ in Gaberščik 2003).

## 2.5 FIZIOLOŠKE PRILAGODITVE RASTLIN

### 2.5.1 Fluorescenca klorofila *a* fotosistema II

Svetlobne razmere v naravi so heterogene, zato morajo rastline razviti določene mehanizme za izkoriščanje šibkih jakosti sevanja in izogibanje močnim jakostim sevanja. Presežna energija sevanja bi povzročila oksidacijske poškodbe fotosinteznega aparata in drugih sestavnih delov celice. Rastline se pred tem zavarujejo z zmanjšanjem prodiranja sevanja do fotosinteznega aparata, porabljanjem presežne fotokemične energije v drugih celičnih procesih in s sproščanjem presežne absorbirane energije sevanja v obliki toplote in fluorescence. Absorbirana svetlobna energija v svetlobnem aparatu se pretvori v

fotokemično delo, to je redukcija klorofila *a* in prenos elektronov preko elektronskih prejemnikov v obeh fotosistemih (PS I, PS II), toploto, ki se sprošča preko ksantofilnega cikla, in fluorescenco, ki jo oddajata klorofil *a* reakcijskega centra in klorofili antene v PS II. Razmerje med temi tremi transformiranimi oblikami energije sevanja se spreminja glede na razmere na rastišču, saj v stresnih razmerah rastlina izrabi manj absorbirane svetlobe za fotokemično delo kot rastlina, ki raste v ugodnih razmerah. Zato fluorescenca klorofila *a* v PS II, preko katere določimo fotokemično učinkovitost rastline, služi kot merilo stresa pri rastlinah.

Fluorescenca klorofila je neinvazivni indikator učinkovitosti svetlobnih reakcij fotosinteze živih rastlin. V naravi se klorofil pojavlja v obliki pigmentnih proteinskih kompleksov, ki se nahajajo v tilakoidnih membranah in usmerjajo svojo ekscitacijsko energijo v reakcijske centre ( $P_{680}$  in  $P_{700}$ ), kjer se zgodi energijska pretvorba z razdelitvijo naboja (fotokemično delo). Spremembe v fluorescenci povzročata dva večja dejavnika, stopnja pretvorbe v fotokemično delo in stopnja potrate neradiacijske energije. Pri sobni temperaturi variabilna fluorescenca izvira skoraj izključno iz fotosistema II (PS II), tako da spremembe fluorescence odražajo predvsem stanje PS II. Prvi odziv rastline na okoljski stres je povečanje potrate neradiacijske energije, ki se takoj odraža kot povečana fluorescenca klorofila (Schrieber in sod. 1995).

Metode za merjenje fluorescence omogočijo hitre meritve količine donosa elektronskega toka skozi PS II in omogočajo oceno fiziološkega stanja rastline (stresa). Začetna fluorescenca ( $F_0$ ) predstavlja fluorescenco, ko so reakcijski centri v PS II odprti in celotno stanje reakcijskih centrov v PS II. Povečanje  $F_0$  je značilno za svetlobne poškodbe, zmanjšanje  $F_0$  pa odraža fotozaščito (Campbell in sod. 2003 po Demmig in Bjorkman 1987). Maksimalna fluorescenca  $F_m$  je sorazmerna s količino reakcijskih centrov, ki so zaprti zaradi stresa. Zmanjšanje  $F_m$  nakazuje zaprtje reakcijskih centrov v PS II zaradi rastlinskega stresa (Campbell in sod. 2003).

### 2.5.2 Bikarbonat kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo

Kopenske rastline kot edini vir anorganskega ogljika za fotosintezo uporabljajo ogljikov dioksid ( $\text{CO}_2$ ), ki ga je v zraku okrog 0,038%. V celinskih vodah se koncentracije raztopljenega anorganskega ogljika razlikujejo glede na tip geološke podlage in prispevno področje (Sand-Jensen 1989). V vodi  $\text{CO}_2$  tvori ogljikovo kislino ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), ki disociira v bikarbonatni ( $\text{HCO}_3^-$ ) in karbonatni ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) ion. Ogljik je v vodi prisoten v treh oblikah, kot prosti  $\text{CO}_2$ , kot  $\text{HCO}_3^-$  in  $\text{CO}_3^{2-}$ . Ravnotežje med temi oblikami imenujemo karbonatno ravnotežje. Odvisno je od pH vrednosti vode. Pri kislem pH prevladuje prosti  $\text{CO}_2$ , pri nevtralnem bazičnem  $\text{HCO}_3^-$ , pri močno bazičnem pa  $\text{CO}_3^{2-}$ . Uspevanje rastlin v določenem vodnem okolju je odvisno od vira ogljika, ki so ga te rastline sposobne asimilirati.

Glavne prilagoditve rastlin na življenje v vodnem okolju so povezane s fiksacijo  $\text{CO}_2$ . Rastline so razvile mehanizme, ki omogočajo koncentriranje neorganskega ogljika za fotosintezo, uporabljajo pa tudi alternativne vire ogljika. Vodne rastline imajo tudi morfološke prilagoditve, ki omogočajo prevzem ogljika in mineralov. Nekatere vrste lahko uporabljajo kot vir ogljika samo prosti ogljikov dioksid, zato lahko uspevajo samo v vodah z dovolj prostega  $\text{CO}_2$ , to so navadno tudi vode z nizko koncentracijo kalcija in nizko alkaliteto (nizki pH). Nekatere vrste pa so sposobne izrabljati bikarbonat kot vir ogljika za fotosintezo, zato lahko uspevajo tudi v bazičnih vodah (Germ 2002).

Fotosinteza je omejitveni dejavnik rasti rastlin, izraba neorganskega ogljika pa pogosto omejuje stopnjo fotosinteze (Sand-Jensen in sod. 1992 po Madsen in Sand-Jensen 1991), saj je difuzijski koeficient prostega  $\text{CO}_2$  v vodi za faktor  $10^4$  nižji kot v zraku (Nielsen 1993). Vodni makrofiti potrebujejo višje koncentracije  $\text{CO}_2$  za polno fotosintetiziranje v vodi kot kopenske rastline na zraku. Sposobnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  lahko predstavlja možnost za premagovanje pomanjkanja  $\text{CO}_2$  (Maberly in Spence 1989). Izraba  $\text{CO}_2$  je prednostna pred izrabo  $\text{HCO}_3^-$ , saj pasivni privzem  $\text{CO}_2$  ne vključuje porabe energije (Sand-Jensen in sod. 1992). Neto učinek izrabe  $\text{CO}_2$  se ne razlikuje od učinka izrabe  $\text{HCO}_3^-$ . Konec koncev privzemu  $\text{HCO}_3^-$  sledi asimilacija  $\text{CO}_2$ , pri čemer se hidroksilni ion ( $\text{OH}^-$ ) izloči v medij ali nevtralizira s pritokom  $\text{H}^+$ .  $\text{HCO}_3^-$  privzem lahko poteka le pri visokem pH. Posledica

uporabe  $\text{HCO}_3^-$  je nižja stopnja fotosinteze kot pri uporabi  $\text{CO}_2$  v isti koncentraciji (Prins in Elzenga 1989).

V naravi se pojavlja postopnost od rastlin, ki uporabljajo izključno  $\text{CO}_2$  do rastlin, ki lahko zelo učinkovito izrabljajo  $\text{HCO}_3^-$  in jim ta skoraj v celoti predstavlja asimilacijo ogljika. Sposobnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  se lahko razlikuje znotraj iste vrste, celo med različnimi fotosintezni organi iste rastline. V razmerah, kjer fotosintezo omejuje oskrba s  $\text{CO}_2$ , lahko izraba  $\text{HCO}_3^-$  skupaj z izrabo  $\text{CO}_2$  daje organizmu kompetitivno prednost pred organizmi, ki so v celoti odvisni od prostega  $\text{CO}_2$ . Izraba  $\text{HCO}_3^-$  je aktivni proces, ki zahteva energijo (Prins in Elzenga 1989).

Sposobnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  predstavlja napredno fiziološko prilagoditev na življenje v vodi. Vrstam omogoča, da ohranijo fotosintezo pri visokem pH. Zato pomembnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  narašča z višanjem pH vode. Ta se v vodotokih viša podnevi zaradi fotosinteze. Kljub temu je izraba izključno  $\text{CO}_2$  zadostna za uspešno podvodno rast mnogih amfibijskih rastlin v vodotokih (Sand-Jensen in sod. 1992). V tekočih vodah je prostega  $\text{CO}_2$  dovolj, zato nezmožnost izrabe bikarbonata za fotosintezo ne vpliva na uspešnost rastline in ne omejuje produktivnosti sistema. Z manjšanjem toka in večanjem biomase v vodnem telesu postane sposobnost odstranjevanja bikarbonata iz vode prednostna, če vsebnost prostega  $\text{CO}_2$  upada zaradi biološke aktivnosti (Boston in sod. 1989).

### 3 MATERIAL IN METODE

#### 3.1 PREDMET RAZISKAV

##### 3.1.1 Proučevane rastline

*Alisma plantago-aquatica* L. ali trpotčasti porečnik spada v družino Alismataceae. V Sloveniji je splošno razširjena vrsta, ki se pojavlja v vodnih jarkih, nabrežjih in močvirjih. Cveti od junija do avgusta (Martinčič in sod. 1999). Je heterofilna enokaličnica. V Sloveniji velja za ranljivo vrsto.

Je pokončna rastlina, ki sega iz vode. Razvije lahko 3 vodne oblike listov: 3-6 potopljenih listov, ki so trakasti do črtalasti, zelo ozki, dolgi 30-80 cm, široki 3 do 10 mm; 3-6 plavajočih listov, s pecljem, dolgim 20 do 55 cm, listna ploskev je ozko eliptična, dolga 2-8 cm, široka 1-2,5 cm; 3-9 (12) nadvodnih listov, ki so razvrščeni v rozeti, pecelj dolg 10-35 cm, listna ploskev ovalna ali eliptična do suličasta, dolga (2,5) 4,5-15 (25) cm, široka 0,5-10 cm, listi so koničasti, ob tleh zaobljeni, kijasti ali srčasti, imajo 5-7 žil, so svetlo zeleni. Listi zračnih oblik so podobni nadvodnim listom (listom, ki segajo iz vode), ob tleh so pogosto izrazito srčasti. Socvetje je razločno višje kot široko (v višino meri do več kot 100 cm), zelo bogato s cvetovi. Venčni listi skoraj beli do rahlo rožnati.

Tipična oblika se pojavi, ko se listi in cvetovi lahko razvijejo nad vodno površino. Zračna oblika se prikaže prek kratkopeceljatih, široko ovalnih, ob tleh značilno srčastih listov, ki se lahko kot pritlehna rozeta bolj ali manj prilegajo tlom. Če rastišče poplavi, najprej razvijejo prehodne liste, nato dolgopeceljate plavajoče liste in končno tipične nadvodne liste. Tako se na eni rastlini lahko pojavijo 4 »generacije« listov (Casper in Krausch 1980).

*Veronica anagallis-aquatica* L. ali vodni jetičnik spada v družino Scrophulariaceae. Nahaja se po celi Sloveniji v mlakah, počasi tekočih vodah, vodnih jarkih in na

močvirnatih travnikih v nižinskem pasu. Cveti od junija do septembra (Martinčič in sod. 1999). Je homofilna vrsta.

Steblo je visoko (3) 30-60 (200) cm, 3-17 mm debelo, s 4 topimi ogli, ponavadi golo, pogosto zeleno. Listi dolgi (2) 5-12 (15) cm, široki (0,8) 1,5-4 (5,5) cm, srednji in zgornji sedeči, spodnji kratkopeceljati, debelejši, goli, svetlo zeleni in rahlo bleščeči. Listna ploskev je suličasta do podolgovata, koničasta, z rahlo srčastim dnom. Listni rob rahlo žagasto nazobčan. Socvetje s srednje dolgim pecljem sestavlja 10-60 cvetov. Ovršni listi so suličasto črtalasti, koničasti. Cvetovi so majhni. Venec svetlo vijoličen do bledo lila, redko bledo rožnat ali bel, s temnejšimi rdečkasto vijoličnimi radialnimi progami.

Če živijo v tekočih vodah, se razrastejo popolnoma potopljene oblike, dolge do 60 cm, ki nosijo do 11 cm dolge in do 45 mm široke, sedeče, skoraj celorobe, nežne, prosojne svetlo zelene do rdečkasto vijolične vodne liste. Znane so tudi podvodne oblike z zelo velikimi, širokimi, valovito nagubanimi, rumeno zelenimi listi. Izrazito terestrične oblike razvijejo pritlikave oblike (Casper in Krausch 1980).

***Ranunculus trichophyllus*** Chaix ali lasastolistna vodna zlatica spada v družino Ranunculaceae. Raste po celi Sloveniji. Najdemo jo v stoječih in počasi tekočih vodah. Cveti od maja do julija (Martinčič in sod. 1999). Je enoletnica ali trajnica. Plavajočih listov ni, vodni so deljeni v nitaste roglje, razporejeni tridimenzionalno. Vodni listi propadejo, ko vodna gladina upade, iz poganjkov pa se razvijejo novi listi, ki uspevajo v kopenskih razmerah. Listi so deljeni na kopnem in v vodi, zato ta rastlina spada med homofilne vrste. Kljub temu pa se vodni in zračni listi razlikujejo v morfoloških in fizioloških značilnostih (Germ 2002).

Steblo je dolgo do 1 m. Potopljeni listi imajo do 40 mm dolgi pecelj. Cvetovi so majhni, beli, premer 0,8-1,4 mm. Cela rastlina je rjavkasto zeleno obarvana (Casper in Krausch 1980).

*Ranunculus lingua* L. ali velika zlatica spada v družino Ranunculaceae. Raste na vlažnih krajih, ob vodah in močvirjih. Cveti med junijem in avgustom. V Sloveniji velja za ranljivo vrsto (Martinčič in sod. 1999). Je heterofilna vrsta.

Je trajnica. Steblo je visoko (50) 60-120 (150) cm, bogato razraslo, močno, votlo, dlakavo ali golo. Talni listi so dolgopecljati, jajčasti ali narobe jajčasti, s srčasto bazo, dolgi do 20 cm, široki do 8 cm, razvijejo se jeseni in pogosto pod vodo, preden rastline odcvetijo. Stebelni listi so kratko pecljati ali sedeči, podolgovato suličasti, postopoma po stebelu zoženi, celorobi ali rahlo nazobčani, dolgi 15-25 cm, široki 1,2-3,5 cm, listne nožnice objemajo steblo. Cvetovi imajo premer 3-4 (5) cm. Čašnih listov je 5, so rumeno zeleni. Venčnih listov je 5, so zlato rumeni in bleščeči.

Rastline variirajo predvsem v dlakavosti, velikosti cvetov in obliki listov. Plavajoče oblike imajo listne ploskve ovalne, necvetoče rastline imajo listne ploskve talnih listov ovalne s srčasto oblikovanim dnom (Casper in Krausch 1980).

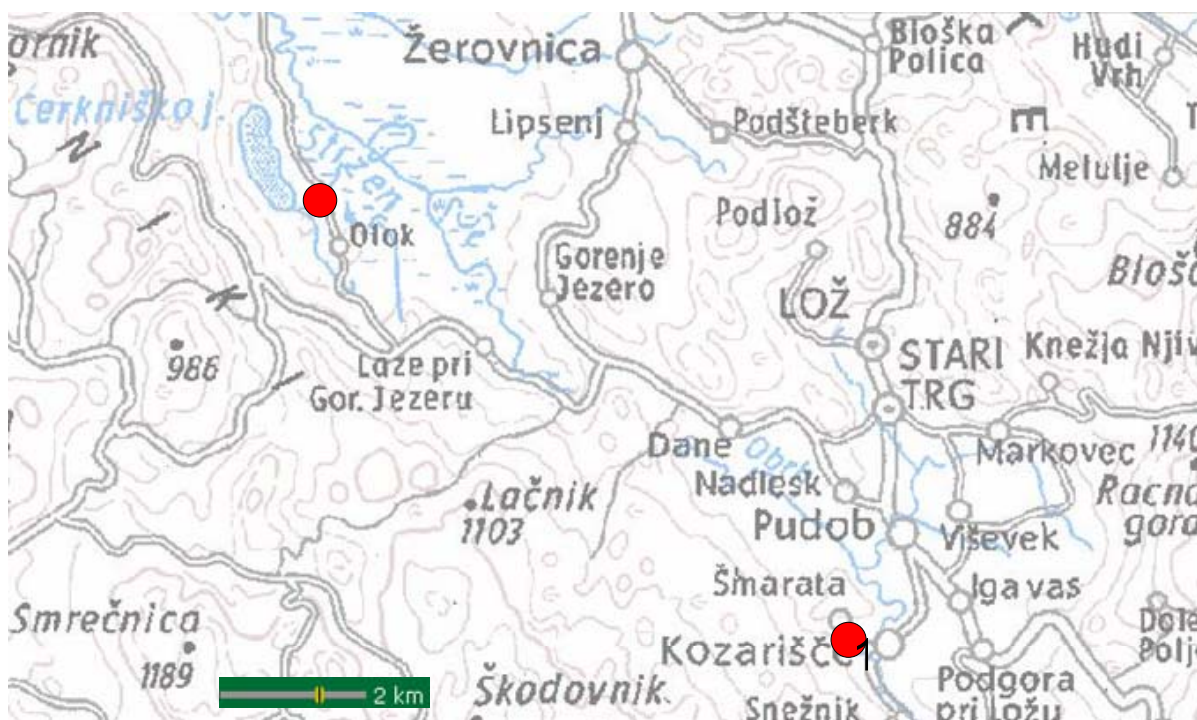
### 3.1.2 Območje raziskav

Rastline smo proučevali na dveh vzorčnih mestih, v Zadnjem Kraju na Cerkniškem jezeru in v vasi Šmarata v vodotoku Mali Obrh.

Skozi vas Šmarata teče potok Mali Obrh. Ta vodotok v sušnem delu leta običajno presahne. Vzorčili smo ob mostu, kjer je bil vodostaj dovolj nizek za izvajanje meritev. Substrat na tem vzorčnem mestu je kamnit in peščen.

Zadnji Kraj je v bližini Otoka. V sušnem času nima povezave s strugo Stržena. Predstavlja najbolj prvobitni del jezera, na katerega voda iz Stržena nima vpliva, saj ga od struge ločuje obsežno trstišče in to je vzrok za poseben fizikalno – kemični značaj tega mesta (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002b). Voda tu poleti zgodaj presahne. Substrat je muljast, peščen, nekateri predeli so skalni.





Slika 1: Na zemljevidu označeni vzorčni mesti (1 – vzorčno mesto v Zadnjem Kraju, 2 – vzorčno mesto v vasi Šmarata).

### 3.2 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

Raziskave smo naredili v vegetacijski sezoni 2005, ki je bila neugodna za proučevanje amfibijskih rastlin. Vodostaj je bil celo sezono visok, kar je otežilo tvorbo zračnih poganjkov. Analize smo opravili na rastlinah, ki so bile v določenem delu sezone dostopne.

Izbrali smo 4 vrste z amfibijskim značajem: *Alisma plantago-aquatica*, *Ranunculus lingua*, *Ranunculus trichophyllus* in *Veronica anagallis-aquatica*. V naravnem habitatu smo naredili nekatere meritve na rastlinah in nabrali material za analize v laboratoriju. Naredili smo primerjalne analize fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov teh rastlin in ugotavljali razlike ter podobnosti med njimi. Biokemijske analize smo imeli možnost opraviti le na vodnih poganjkih rastlin. Da bi vsaj delno izpolnili načrte, smo parametre na zračnih poganjkih vrste *Veronica anagallis-aquatica* (ki je bila v zadostnem številu prisotna tudi v pozno poletnem času) izmerili po izpostavitvi rastlin kopnemu okolju pri poskusu presihanja.

### 3.2.1 Fiziološke analize

Fiziološke analize smo izvajali na terenu. Rastlini *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* smo proučevali na vzorčnem mestu v vasi Šmarata, *Alisma plantago-aquatica* in *Ranunculus lingua* pa v Zadnjem Kraju.

V času izvajanja meritev fotokemične učinkovitosti smo na rastišču spremljali abiotске dejavnike. Jakost sevanja smo merili s tipalom za PAR priključenim na datalogger (LI 1000, Li-Cor, Lincoln, ZDA), relativno zračno vlažnost s higrometrom, temperaturo zraka in vode pa s termometrom.

Fotokemično učinkovitost smo merili z modulacijskim fluorometrom (tip OS-500, OPTI-SCIENCES, Tyngsboro, MA, USA). Merili smo ob sončnem vremenu, ko je vrednost gostote fotonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja (PPFD) presegala 1200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

#### 3.2.1.1 Potencialna fotokemična učinkovitost

Merili smo potencialno fotokemično učinkovitost PS II. Pred meritvijo smo na liste za 15-20 min pritrdili ščipalke za temotno adaptacijo. Pri zatemnjenem listu so prejemniki elektronov v FS II oksidirani, pravimo, da so reakcijski centri odprti. Zato lahko ob osvetlitvi sprejemajo svetlobno energijo. Na zatemnjenem listu izmerimo fluorescentni signal, ki izvira iz klorofila *b* antenskih pigmentov. Imenujemo ga minimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca ( $F_0$ ). Meritev  $F_m$  smo izvedli s pulzom bele svetlobe saturacijske jakosti (PPFD  $\approx 8000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , trajanje 0,8 s). Po osvetlitvi se je fluorescentni signal povečal in po nekaj milisekundah ponovno upadel. Ta signal je maksimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca ( $F_m$ ). Razlika med  $F_m$  in  $F_0$  je variabilna fluorescenca ( $F_v$ ). Potencialno fotokemično učinkovitost izražamo s parametrom  $F_v/F_m$ .

### 3.2.1.2 Dejanska fotokemična učinkovitost

Dejansko fotokemično učinkovitost PS II smo merili pri danih svetlobnih razmerah. Na vzorec smo pritrdili ščipalko, ki je omogočala osvetlitev lista pod kotom 60°. Meritev smo izvedli s pomočjo saturacijskega pulza bele svetlobe (PPFD  $\approx 9000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , trajanje 0,8 s), s katerim smo sprožili redukcijo prejemnikov elektronov v FS II. Dejansko fotokemično učinkovitost izražamo kot yield (Y), to je količnik variabilne in maksimalne (Fms) fluorescence osvetljenega vzorca ( $Y = Fms-Fs/Fms$ ), kjer variabilna fluorescenca predstavlja razliko med maksimalno in minimalno (Fs) fluorescenco osvetljenega vzorca (Fms-Fs).

### 3.2.1.3 Jakost elektronskega transporta (ETR)

Jakost elektronskega transporta (ETR) se izračuna iz vrednosti yield in jakosti sevanja ( $ETR = Y * PAR * 0,5 * 0,84$  (Schreiber in sod. 1995)), zato smo v aparaturo vnesli jakost sevanja v času meritve.

## 3.2.2 Biokemijske analize

Biokemijske analize smo izvajali v laboratoriju. Rastline smo nabrali na terenu, vrsti *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* na vzorčnem mestu v vasi Šmarata, vrsti *Alisma plantago-aquatica* in *Ranunculus lingua* pa v Zadnjem Kraju.

Za določanje vsebnosti fotosinteznih barvil smo iz listov rastlin z luknjovrtom izrezali po 4 kroge z znano površino. Trije so služili za določanje vsebnosti barvil, eden pa za določitev suhe mase.

Suho maso smo dobili po sušenju rastlinskega materiala 24 h pri 105°C.

Pri rastlinah s fino deljenimi listi je bil postopek drugačen. Od vsakega poganjka smo vzeli 4 približno enake dele, jih stehali, enega dali v sušilnik, ostale pa uporabili za določanje

vsebnosti barvil. Iz sveže in suhe mase vsake paralelke smo izračunali količnik in nato povprečje teh količnikov. Z dobljenim številom smo delili sveže mase vzorcev, katerih vsebnost barvil smo merili, in tako določili suhe mase teh vzorcev.

### 3.2.2.1 Klorofil *a* in *b* ter karotenoidi

Klorofil *a* in *b* ter karotenoide smo določali po metodi, ki jo je opisal Lichtenthaler (2001). Rastlinski material smo strli v terilnici, ekstrahirali v 10 ml 100% acetona in prefiltrirali. V menzuri smo odmerili volumen filtrata. S sprektrofotometrom smo merili ekstinkcijo vzorca pri valovnih dolžinah 470 nm, 645 nm in 662 nm.

Dobljene podatke o vsebnosti pigmentov smo preračunali na suho maso. Uporabili smo naslednje enačbe:

$$Kl\ a \text{ [mg g}^{-1} \text{ ss]} = c_a * V / ss = (11.24 E_{662} - 2.04 E_{645}) * V / ss \quad \dots(1)$$

$$Kl\ b \text{ [mg g}^{-1} \text{ ss]} = c_b * V / ss = (20.13 E_{645} - 4.19 E_{662}) * V / ss \quad \dots(2)$$

$$Kar \text{ [mg g}^{-1} \text{ ss]} = (1000 E_{470} - 1.9 c_a - 63.14 c_b) * V / ss / 214 \quad \dots(3)$$

$c_{a,b}$  = koncentracija klorofila *a*, oziroma klorofila *b*

$V$  = volumen ekstrakta [ml]

$ss$  = suha masa vzorca [g]

$E$  = ekstinkcija pri izbrani valovni dolžini

Iz vsebnosti fotosinteznih pigmentov v ekstrakcijskem mediju, znane suhe mase in prostornine ekstrakcijskega medija smo izračunali skupno vsebnost klorofilov *a* in *b* (kl *a+b*) in karotenoidov (*kar*). Vsebnosti smo izrazili na enoto suhe snovi. Izračunali smo tudi razmerje med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*).

### 3.2.2.2 Antociani

Antociane smo določali po metodi, ki sta jo opisala Khare in Guruprasad (1993). Rastlinski material smo ekstrahirali v 10 ml raztopine metanol : HCl (37%) = 99 : 1 (v/v) in prefiltrirali. Odmerili smo volumen filtrata in ga pustili 24 h v temi pri temperaturi 3-5°C. S spektrofotometrom smo nato merili ekstinkcijo vzorca pri valovni dolžini 530 nm in preračunali na suho težo. Uporabili smo naslednjo enačbo:

$$Ant \text{ (relativna enota)} = E_{530} * V / ss \quad \dots(4)$$

$E_{530}$  = ekstinkcija pri valovni dolžini 530 nm

V = volumen ekstrakta [ml]

ss = suha masa vzorca [g]

### 3.2.2.3 UV absorbirajoče snovi

Vsebnost v metanolu topnih UV-A in UV-B absorbirajočih snovi smo določali po metodi, ki jo je opisal Caldwell (1968). Rastlinski material smo ekstrahirali v 10 ml raztopine metanol : H<sub>2</sub>O : HCl (37%) = 79 : 20 : 1 (v/v/v) in prefiltrirali. Filtratu smo odmerili volumen in ga shranili v zamrzovalnik za dalj časa. S spektrofotometrom smo merili ekstinkcijo vzorca med 280 in 400 nm. Preračunali smo na suho težo.

$$UV\text{-}B \text{ absorbirajoče snovi} = I * R / ss * V \quad \dots(5)$$

R = razredčitev

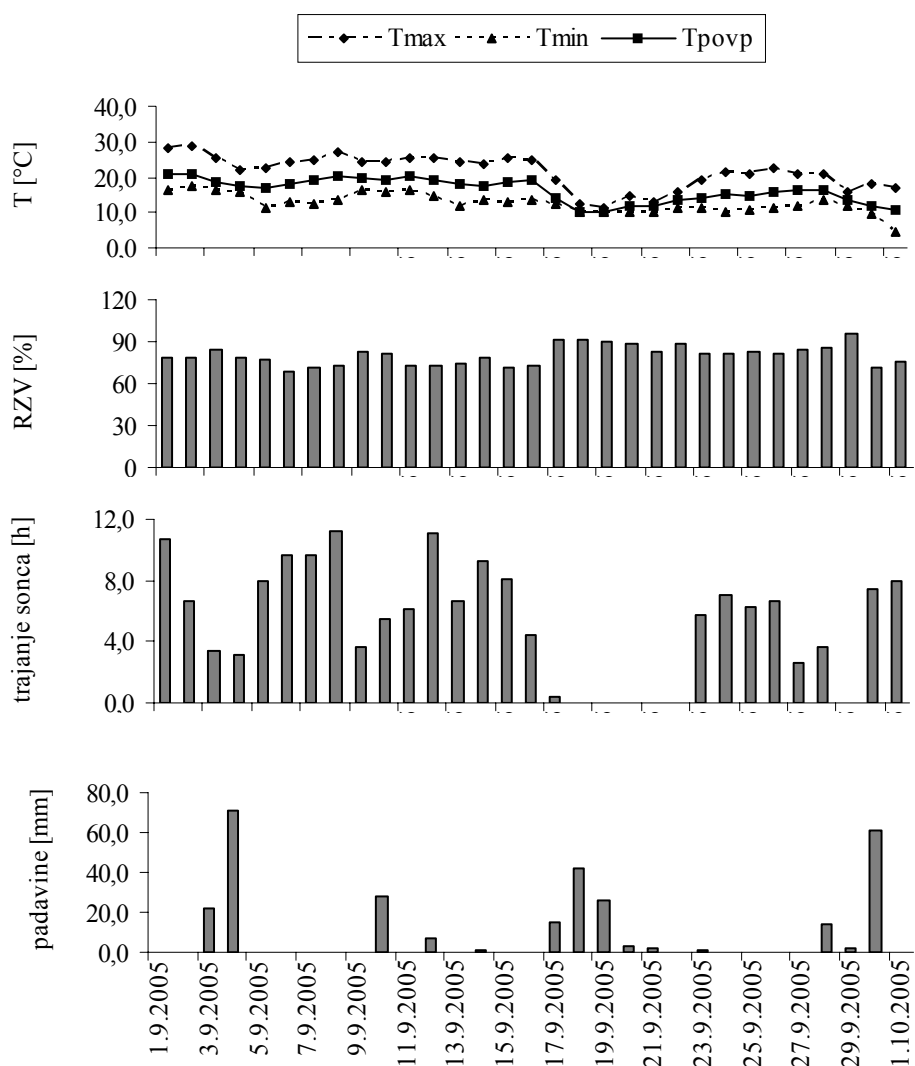
I = integral pod krivuljo med 280 in 320 nm (UV-B abs ) ter med 320 in 400 nm (UV-A abs) v intervalu 1 nm

V = volumen ekstrakta [ml]

ss = suha masa vzorca [g]

### 3.3 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST

S tem poskusom smo ugotavljali, kakšen je fiziološki odziv proučevanih rastlin na izsuševanje. Na terenu smo nabrali vodne poganjke vrst *Alisma plantago-aquatica* in *Veronica anagallis-aquatica*. Posadili smo jih v korita s substratom iz njihovega naravnega rastišča in jih prenesli v botanični vrt. Vsakih nekaj dni, ob sončnem vremenu, smo izmerili fotokemično učinkovitost ( $F_v/F_m$ , yield in ETR) na 5 paralelkah. Občasno smo rastline zalili. Beležili smo pojavljanje novih rastiških oblik, oziroma novih poganjkov pri vsaki rastlini. Merili smo abiotске dejavnike v času merjenja fotokemične učinkovitosti, temperaturo zraka, relativno zračno vlažnost in jakost sevanja. Iz Agencije republike Slovenije za okolje smo naknadno prejeli podatke o maksimalni, minimalni in povprečni temperaturi ( $T_{max}$ ,  $T_{min}$ ,  $T_{povp}$ ) zraka, relativni zračni vlazi (RZV), količini padavin in trajanju sonca za vsak dan v času izvajanja poskusa. Ti podatki so predstavljeni v grafih na sliki 2.



Slika 2: Podatki o vremenskih pogojih v času izvajanja poskusa vpliva presihanja na fotokemično učinkovitost (vir: Agencija republike Slovenije za okolje).

### 3.4 NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO

Ta poskus smo izvajali na vrstah *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus*. Po 10 vodnih poganjkov vsake rastline smo nabrali na terenu in jih prenesli v laboratorij. Izvajali smo dva vzporedna poskusa, v trdi in v mehki vodi, vsakega na 5 paralelkah. Trdo vodo smo pripravili tako, da smo jo natočili iz pipe v vedro in jo pustili do naslednjega dne. Mehko vodo pa tako, da smo vodo iz pipe prekuhali, natočili v vedra in jo pustili do naslednjega dne. Tako se je karbonat s kuhanjem oboril.

Kot merilo učinkovitosti obarjanja in zmanjšanja trdote smo merili električno prevodnost vode. Prevodnost prekuhane vode je bila skoraj za polovico nižja od neprekuhane. Pripravili smo plastenke za poskus. Odrezali smo zgornji del in ga obrnili. V vsako tako pripravljeno plastenko smo natočili približno en liter vode. V vodo smo potopili vodne poganjke in dela plastenok pritrdili z lepilnim trakom, da vanje ni prihajal zrak iz okolice.

Tekom dneva smo merili določene parametre. Prevodnost vode v plastenkah s konduktometrom, pH vode s pH-metrom, vsebnost kisika v vodi ter nasičenost vode s kisikom z oksimetrom, jakost sevanja z dataloggerjem, T zraka in T vode v plastenkah s termometrom.

Poskus smo izvajali v sončnih dnevih, ko je jakost sevanja presegala  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Plastenke z rastlinami smo postavili na polno dnevno svetlobo. Potopili smo jih v potok Glinščico, da se temperatura vode v plastenkah ni preveč spreminjala.

Na koncu smo določili suhe mase rastlin s sušenjem 24 h pri  $105^{\circ}\text{C}$ , kar je potrebno za grobo oceno fotosinteze ( $\text{mg O}_2 \text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ).

### 3.5 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV

Biokemijske in fiziološke analize smo naredili na 10 paralelkah, poskus simulacije presihanja pa na 5 paralelkah. Iz rezultatov smo izračunali povprečne vrednosti in standardne deviacije. Predvidevali smo, da so podatki iz narave normalno porazdeljeni. Značilne razlike v aritmetičnih sredinah med vodnimi in kopenskimi primerki ter pri poskusu simulacije presihanja med posameznimi dnevi merjenja in izvornim stanjem smo računali s Student t-testom in analizo variance (enosmerna ANOVA) pri normalno porazdeljenih podatkih ter Mann-Whitney U-testom pri nenormalno porazdeljenih in neparametričnih podatkih.

Verjetnosti značilnih razlik smo označili kot: \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ .

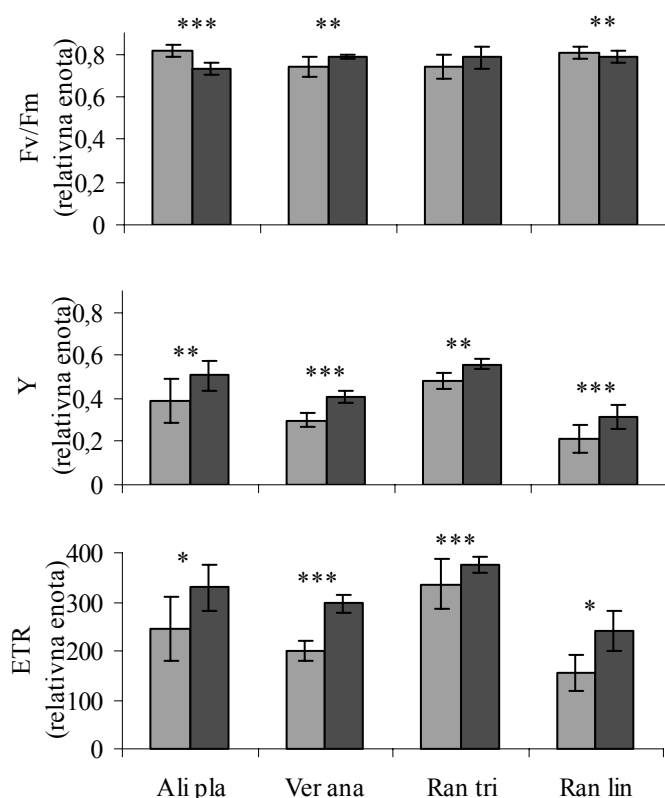
Statistično obdelavo smo naredili s programom SPSS for Windows 13.0.



## 4 REZULTATI

### 4.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

#### 4.1.1 Fotokemična učinkovitost



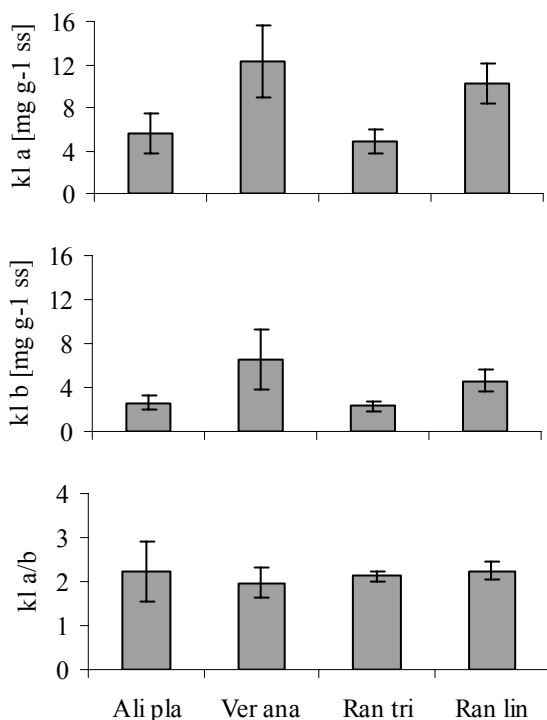
Slika 3: Primerjava potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (Fv/Fm), dejanske fotokemične učinkovitosti FS II (Y) in jakosti elektronskega transporta (ETR) vodnih (■) in zračnih (■) poganjkov proučevanih amfibijskih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci pri vrstah, kjer so se kazale značilne razlike (\*\*\*  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ).

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PS II (Fv/Fm) so bile pri vseh rastlinah bolj ali manj enotne in dokaj blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83. Potencialna fotokemična učinkovitost se je med vodnimi in zračnimi listi večine amfibijskih rastlin

značilno razlikovala. Le pri listih vrste *Ranunculus trichophyllus* ni opaziti značilnih razlik. Pri vrstah *Alisma plantago-aquatica* in *Ranunculus lingua* so imeli listi vodnih poganjkov značilno višjo potencialno fotokemično učinkovitost kot listi zračnih poganjkov, pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica* pa nižjo. Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II (Y) so bile pri zračnih listih vseh vrst značilno višje kot pri vodnih listih, čemur so sledile tudi vrednosti ETR (Slika 3).

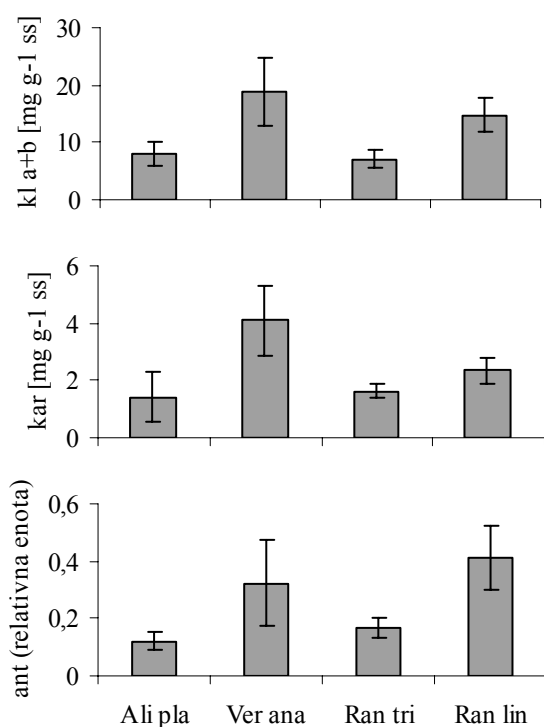
#### 4.1.2 Fotosintezna barvila

##### 4.1.2.1 Klorofil *a* in *b*, karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin



Slika 4: Vsebnost klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*) in razmerje klorofilov *a/b* (kl *a/b*) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.

Od proučevanih rastlin največ klorofila vsebuje vrsta *Veronica anagallis-aquatica*, sledi ji *Ranunculus lingua*, nato *Alisma plantago-aquatica* in nazadnje *Ranunculus trichophyllus*. Tako je s kl *a* in kl *b*. Na splošno pa rastline vsebujejo več kl *a* kot kl *b*. Razmerje med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*) je najvišje pri vrsti *Ranunculus lingua* sledi *Alisma plantago-aquatica*, nato *Ranunculus trichophyllus* in *Veronica anagallis-aquatica*, ampak te razlike so zanemarljivo majhne.

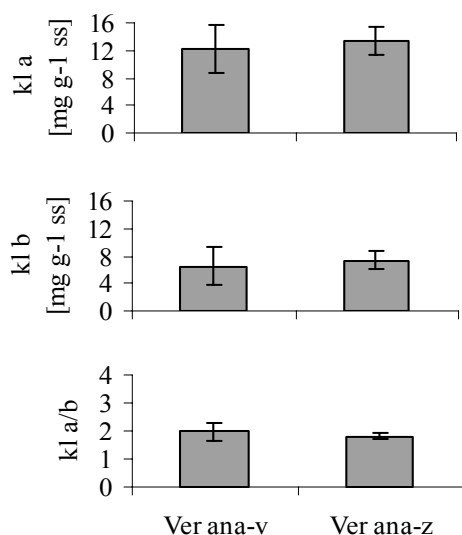


Slika 5: Vsebnost klorofilov *a+b* (kl *a+b*), karotenoidov (kar) in antocianov (ant) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin;  $n = 10$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

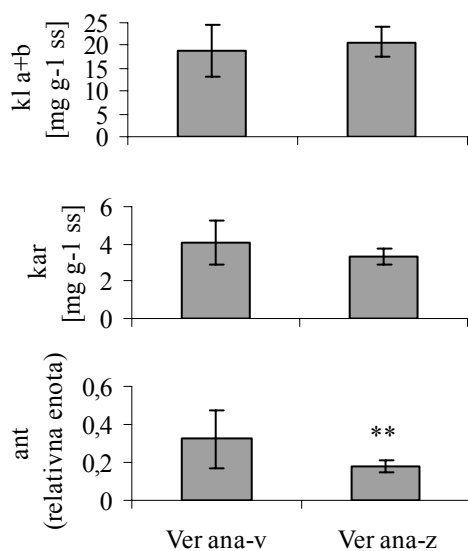
Iz slike 5 je razvidno, da je skupna vrednost kl *a* in kl *b* najvišja pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*, sledi *Ranunculus lingua*, nato *Alisma plantago-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus*. Vsebnost karotenoidov je očitno najvišja pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*, nižja pri vrsti *Ranunculus lingua*, pri vrsti *Ranunculus trichophyllus* malce nižja in najnižja pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*. Antocianov največ vsebujejo poganjki vrste *Ranunculus lingua*, malo manj poganjki vrste *Veronica anagallis-aquatica*, sledi *Ranunculus trichophyllus* in nato *Alisma plantago-aquatica*.

#### 4.1.2.2 Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste

##### *Veronica anagallis-aquatica*



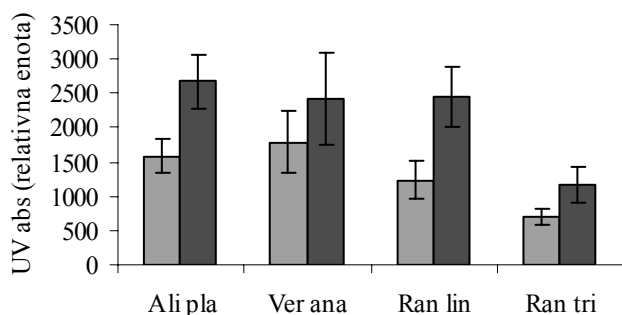
Slika 6: Vsebnost klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*) in razmerje klorofilov *a/b* (kl *a/b*) v vodnih (Ver ana-v) in zračnih (Ver ana-z) poganjkih vrste *Veronica anagallis-aquatica*; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.



Slika 7: Vsebnost klorofilov *a+b* (kl *a+b*), karotenoidov (kar) in antocianov (ant) v vodnih (Ver ana-v) in zračnih (Ver ana-z) poganjkih vrste *Veronica anagallis-aquatica*; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ).

Pri vsebnosti klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*), razmerju med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*), skupni vrednosti klorofilov *a* in *b* (kl *a+b*) in vsebnosti karotenoidov (*kar*) med vodnimi in zračnimi poganjki ni bilo značilnih razlik. Le vsebnost antocianov (*ant*) se je med vodnimi in zračnimi poganjki značilno razlikovala.

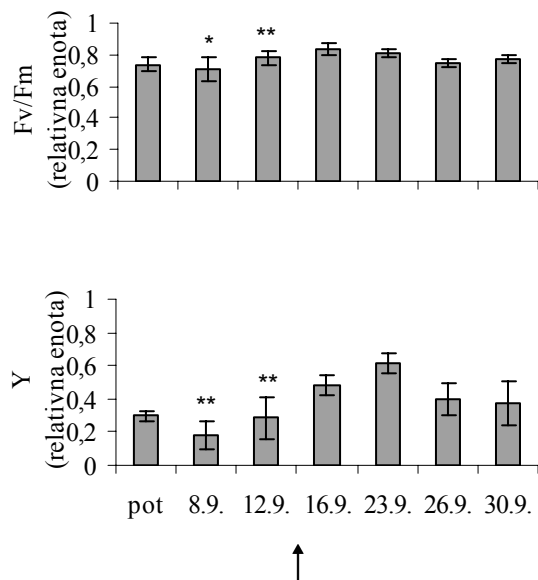
#### 4.1.2.3 Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin



Slika 8: Količina UV-B (■) in UV-A (■) absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.

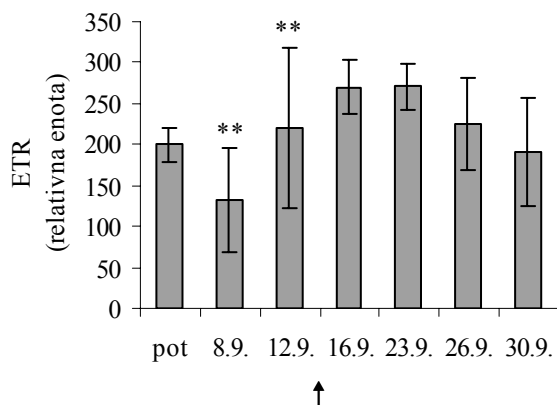
Vse proučevane amfibijske rastline vsebujejo bistveno manj UV-B kot UV-A absorbirajočih snovi, izraženih na suho maso vzorca. UV-B absorbirajočih snovi vsebuje največ vrsta *Veronica anagallis-aquatica*, sledi ji vrsta *Alisma plantago-aquatica*, nato *Ranunculus lingua* in *Ranunculus trichophyllus*. UV-A absorbirajočih snovi pa smo največ izmerili pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*, pri vrstah *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus lingua* skoraj enako, najmanj pa pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*.

## 4.2 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST



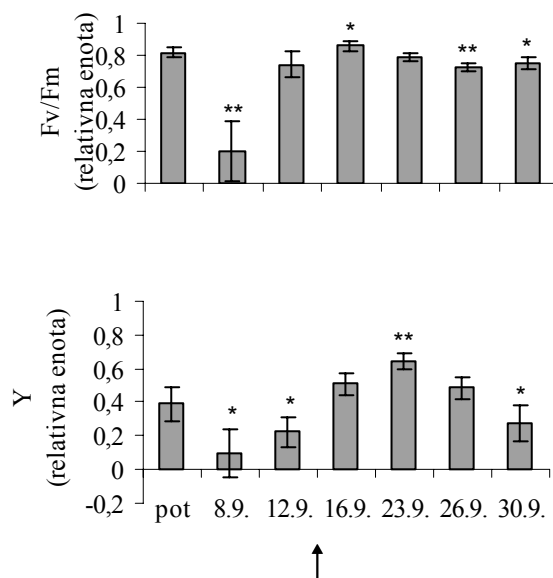
Slika 9: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti v času poskusa pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (\*\* $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.

Izvorno stanje (pot) predstavlja izmerjene vrednosti pri potopljenih rastlinah v naravnem habitatu. Fotokemično učinkovitost smo nato izmerili takoj po presaditvi rastlin v korita (8.9.). Pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica* je jasno viden takojšen upad razmerja Fv/Fm in še večji upad vrednosti Y. Nato pa v naslednjih dneh vrednosti postopoma naraščajo, Fv/Fm doseže maksimalno vrednost pri 4. merjenju, Y pa pri 5. Kasneje začnejo vrednosti obeh parametrov upadati, zadnji dan poskusa vrednost Fv/Fm še malo naraste. Vrednosti obeh parametrov se pri drugem in tretjem merjenju značilno razlikujejo od vrednosti izvornega stanja.



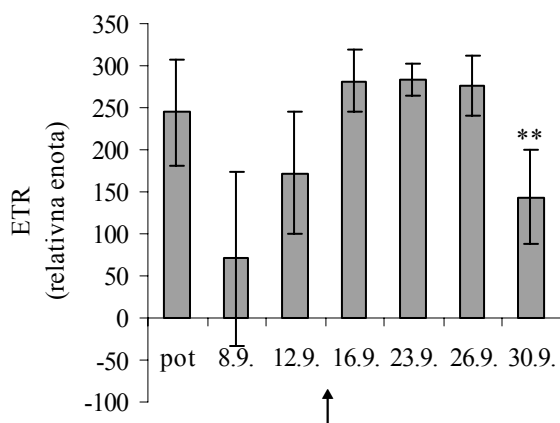
Slika 10: Spreminjanje ETR v času poskusa pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.

Vrednosti ETR se pri drugem in tretjem merjenju od izvornega stanja značilno razlikujejo, pri nadaljnjih merjenjih pa ne. Tudi vrednosti tega parametra takoj po presaditvi močno upadejo, se nato postopno dvigajo do 5. merjenja in nato upadejo.



Slika 11: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti v času poskusa pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvornim stanjem (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.

Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* sta vrednosti obeh merjenih parametrov močno upadli po presaditvi in se nato postopno začeli večati. Razmerje Fv/Fm je doseglo maksimum pri 4. merjenju, nato spet upadlo in malo naraslo ob zadnjem merjenju. Vrednost Y pa je naraščala do 5. merjenja in nato le še upadala. Vrednosti Fv/Fm so se značilno razlikovale od izvirnega stanja pri 2., 4., 6. in 7. merjenju, vrednosti Y pa pri 2.,3.,5. in 7.

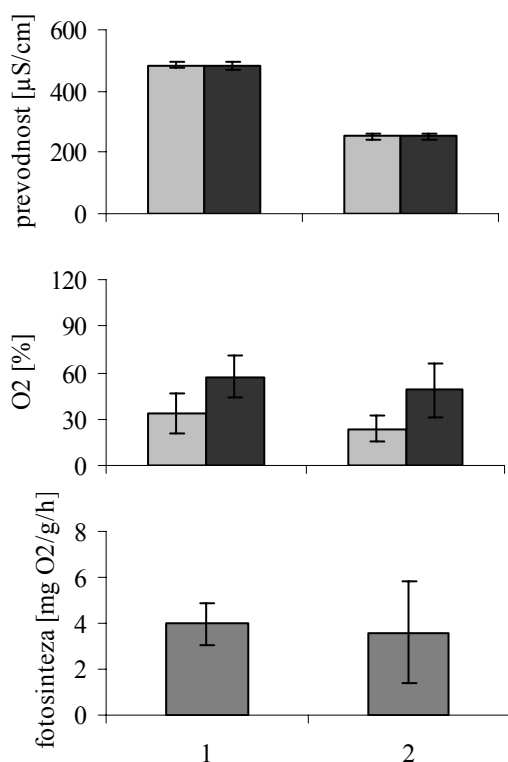


Slika 12: Spreminjanje ETR v času poskusa pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvirnim stanjem (\*\*\*) p ≤ 0,001, \*\* p ≤ 0,01, \* p ≤ 0,05). Puščica nakazuje začetek pojavljanja zračnih listov.

Vrednosti ETR so po takojšnjem upadu začele višati, se ustalile pri 4., 5. in 6. merjenju in nato pri 7. spet upadle. Edino 7. meritve so se značilno razlikovale od izvirnega stanja.

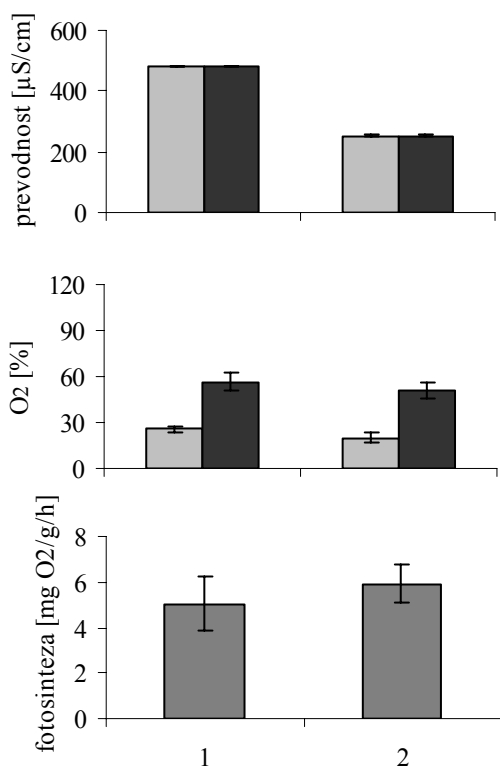


#### 4.3 NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO



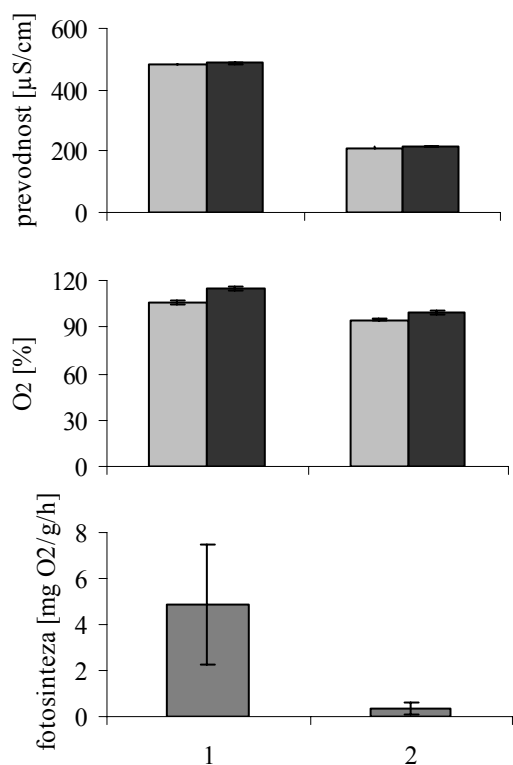
Slika 13: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica*.  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Prevodnost vode se v mehki in trdi vodi med meritvama ni spreminjala, v trdi vodi je bila bistveno višja kot v mehki. Nasičenost vode s kisikom se je v obeh paralelnih poskusih večala, v trdi vodi je bila rahlo višja kot v mehki. Fotosintezna aktivnost vrste *Veronica anagallis-aquatica* je bila v trdi vodi rahlo višja kot v mehki.



Slika 14: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*.  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Prevodnost se v obeh paralelnih poskusih med zaporednima meritvama ni spreminjala, v trdi vodi je bila bistveno višja kot v mehki. Nasičenost vode s kisikom se je povečala, v trdi vodi je bila malo večja kot v mehki. Fotosintezna aktivnost vrste *Ranunculus trichophyllus* je bila v mehki vodi rahlo višja kot v trdi.



Slika 15: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (■) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *Alisma plantago-aquatica*.  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Prevodnost mehke in trde vode je med meritvama rahlo narasla, v trdi vodi je bila bistveno višja kot v mehki. Trda voda je bila bolj nasičena s kisikom, v trdi in mehki vodi pa se je nasičenost s kisikom povečala. Fotosintezna aktivnost vrste *Alisma plantago-aquatica* je bila v mehki vodi precej nižja kot v trdi.

## 5 RAZPRAVA IN SKLEPI

### 5.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

#### 5.1.1 Fotokemična učinkovitost

Šraj-Kržič in Gaberščik (2005) ugotavljata, da spremembe vodostaja večinoma nimajo nepovratnega negativnega vpliva na fotokemično učinkovitost rastlin, ki rastejo v spremenljivih vodnih razmerah. Na PS II lahko negativno delujejo drugi dejavniki, ki so povezani s presihajočim vodnim režimom, kot so povišana temperatura ter suša (Colom in Vazana 2003), fotoinhibicija (Gaberščik in Mazej 1995, Beer in Björk 2000, Mouget in Tremblin 2002, Campbell in sod. 2003), UV-B sevanje (Gaberščik in sod. 2002, Germ in sod. 2002) in najverjetneje tudi razpoložljivost CO<sub>2</sub> (Šraj 2007).

Vitalne rastline, ki rastejo v ugodnih razmerah, lahko dosežejo vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti do 0,83, kar je teoretični maksimum. Razmerje Fv/Fm pove, ali je rastlina zaradi različnih dejavnikov pod stresom. Razmerje od 0,8-0,83 kaže na rastline, ki niso pod stresom (Schreiber in sod. 1995). Šele vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti, manjše od 0,72, odražajo fotooksidativne poškodbe PS II, ki se pojavijo v stresnih razmerah (Critchley 1998).

V naši raziskavi so bile pri vseh vodnih in kopenskih primerkih proučevanih vrst vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PS II dokaj visoke, kar odraža nemoteno delovanje teh primerkov. Od proučevanih rastlin v tej raziskavi so imeli vrednosti Fv/Fm med 0,8 in 0,83 le listi vodnih poganjkov vrst *Alisma plantago-aquatica* in *Ranunculus lingua*, se pravi, da le ti dve obliki nista bili pod stresom. Pri ostalih pa odstopanja od teoretičnega maksimuma pomenijo, da so rastline pod stresom, ampak jim presihajoč vodni režim ne povzroča nepovratnih poškodb fotosinteznega aparata. Pri nobeni vrsti in rastni obliki vrednosti Fv/Fm niso bile nižje od 0,72, kar pomeni, da ni prišlo do fotooksidativnih poškodb PS II, ki se pojavijo v stresnih razmerah.

Izkoristek ( $Y$ ) pove, kakšen je dejanski proces fotosinteze v razmerah, ki jim je izpostavljena rastlina v naravi. Na  $Y$  vplivajo okoljske razmere, ki odražajo začasno motnjo PS II (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005). Dejanska fotokemična učinkovitost je v odvisnosti od razmer na rastišču manjša ali enaka potencialni. Odklon od optimuma (0,83) je znak stresa, ki mu je rastlina izpostavljena v danih razmerah. Splošno višje vrednosti ETR in  $Y$  v razmerah z visokim sevanjem kažejo na fotoadaptacijo (Campbell in sod. 2003). Iz tega lahko sklepamo, da rastline, ki smo jih proučevali, odražajo stresne razmere v naravnem habitatu, saj je bila dejanska fotokemična učinkovitost PS II pri vseh proučevanih rastlinah relativno nizka. To povezujemo s prisotnostjo prehodnega stresa (Schrieber in sod. 1995). Dejanska fotokemična učinkovitost se je razlikovala med rastlinami in ravnimi oblikami, kar kaže na različne stopnje začasnega stresa. Tudi vrednosti ETR so se razlikovale med vrstami in ravnimi oblikami. Pri vodnih poganjkih so bile vrednosti  $Y$  značilno nižje kot pri zračnih, kar potrjujejo tudi drugi avtorji (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005, Silva in sod. 2005, Fernandez 2006). To lahko razlagamo s tem, da je vodno okolje za amfibijske rastline manj ugodno kot kopno. Vrednosti sevanja so v vodi nižje, difuzijska upornost za pline je višja, sprejem hranil pa je otežen (Nilsen in Orcutt 1996, Rascio 2002), kar se posredno odraža v nižji dejanski fotokemični učinkovitosti.

Stopnja fotosinteze, ocenjena kot ETR, je variirala med vrstami in ravnimi oblikami. Pri vseh vrstah pa so bile vrednosti ETR zračnih poganjkov značilno višje kot vrednosti vodnih. Možna razlaga za to bi bila, da imajo zračni listi rastlin izboljššan dostop do  $\text{CO}_2$  (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005).

## **5.1.2 Fotosintezna barvila**

### **5.1.2.1 Klorofil $a$ in $b$ , karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin**

Iz rezultatov lahko sklepamo, da se različne vrste prilagajajo na vodno okolje z različno vsebnostjo fotosinteznih barvil, izraženih na suho maso rastline. Glede na to, da se klorofil  $b$  nahaja v antenskem pigmentnem sistemu, klorofil  $a$  pa v reakcijskih centrih PS I in PS II

ter v antenah, lahko sklepamo, da imajo proučevane rastlinske vrste različno zgrajen fotosintezni aparat.

Razmerje med klorofiloma  $a$  in  $b$  (kl  $a/b$ ) je pokazatelj prilagojenosti fotosinteznega aparata (Lichtenthaler in Buschmann 2001 po Lichtenthaler in sod. 1981). Iz rezultatov je razvidno, da imajo proučevane rastline približno enako razmerje klorofilov  $a$  in  $b$  (kl  $a/b$ ), okoli vrednosti 2. Iz tega lahko sklepamo, da imajo vse proučevane vrste podobno prilagojen fotosintezni aparat.

Vsebnosti karotenoidov in antocianov, izražene na suho maso vzorca, so variirale med vrstami. Več teh snovi sta vsebovali vrsti *Ranunculus lingua* in *Veronica anagallis-aquatica*. Vrsta *Alisma plantago-aquatica* je vsebovala najmanj teh snovi. Ker ima ta vrsta dolge in ozke liste, bi pričakovala, da le-ti potrebujejo največ zaščite pred škodljivimi učinki sevanja, a rezultati tega ne potrjujejo. Malo zaščitnih snovi so vsebovali tudi listi vrste *Ranunculus trichophyllus*, kar pa se nam zdi smiselno, saj so le-ti fino deljeni v tanke tridimenzionalno razvejane roglje. Ker tako prihaja do senčenja notranjih rogljev, svetloba prodira do manjše površine lista in s tem so zmanjšani tudi škodljivi učinki sevanja na list. Zato listi teh rastlin ne potrebujejo toliko snovi, ki bi jih ščitile v razmerah presežnih vrednosti sevanja.

Listi vrste *Ranunculus lingua* so vsebovali največ antocianov, le malo manj jih je bilo v listih vrste *Veronica anagallis-aquatica*. To lahko povežemo z njihovo barvo, vodni listi teh rastlin so namreč rdečkasto obarvani, antociani pa so barvni pigmenti, ki dajejo značilne barve različnim delom rastlin in so pomembni pri zaščiti rastlin pred škodljivimi učinki sevanja.

#### 5.1.2.2 Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste *Veronica anagallis-aquatica*

Prilagoditve fotosinteze vodnih rastlin na nižje jakosti sevanja naj bi sledile vzorcu kopenskih rastlin. V senci v kopenskih habitatih prevladujejo daljše valovne dolžine

vidnega spektra, v okoljih z manj svetlobe v čisti vodi pa prevladuje zelena svetloba (Boston in sod. 1989).

Parametre na vodnih poganjkih smo izmerili v naravnem habitatu, ko je bila rastlina potopljena, na zračnih poganjkih pa po koncu poskusa presihanja. Tekom poskusa so rastline že razvile zračne liste, zato menimo, da to ni vplivalo na rezultate in bi bile meritve verjetno podobne, če bi bile opravljene na rastlinah v naravnem habitatu.

Klorofila *a* in *b* smo izmerili več v zračnih poganjkih kot v vodnih. A te razlike niso bile značilne. Možno je, da so bile razlike v sevalnem okolju vodnih in kopenskih primerkov premajhne, da bi izzvale značilne razlike v vsebnosti fotosinteznih barvil.

Maberly in Spence (1989) ugotavljata, da kopenski listi učinkoviteje sprejemajo hranila ter CO<sub>2</sub> kot vodni in so izpostavljeni višjim vrednostim sevanja. Šraj (2007) ugotavlja, da to omogoča višjo fotosintezno aktivnost in posredno poveča potrebo po fotosinteznih barvilih. Vseeno pa lahko potopljenih listi nekaterih amfibijskih rastlin zelo učinkovito sprejemajo svetlobno energijo, kljub nižjim vsebnostim fotosinteznih barvil kot jih imajo zračni listi.

V svoji raziskavi Bowes in Salvucci (1989) ugotavljata, da imajo kopenske senčne rastline višje vrednosti razmerja klorofilov *a/b* kot sončne rastline. Mi smo prišli do zaključkov, da imajo vodni poganjki zanemarljivo višje vrednosti razmerja klorofilov *a/b* kot zračni, te razlike pa niso značilne.

Dokaz za odsotnost prilagoditev na sončno in senčno okolje amfibijskih rastlin je ugotovitev podobne vsebnosti klorofilov in razmerja med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*) v vodnih in zračnih oblikah, kot ugotavljajo tudi drugi avtorji (Maberly in Spence 1989 po Osmond in sod. 1981).

Ker naši rezultati kažejo skoraj enake vrednosti kl *a/b*, lahko sklepamo, da proučevana vrsta nima prilagoditev na sončno in senčno okolje, ampak ima v različnih okoljih podobno prilagojen fotosintezni aparat.

Vsebnost karotenoidov, izražena na suho snov, je bila višja pri vodnih poganjkih. Razlika ni bila značilna. Karotenoidi lahko delujejo kot dodatni sprejemniki energije in ščitijo

rastlino v razmerah presežnih vrednosti sevanja. Tudi vsebnost antocianov, izražena na suho snov, je bila višja v vodnih poganjkih, razlika je bila značilna. Antociani imajo tudi vlogo zaščite in dopolnjujejo karotenoide.

Razpoložljivost svetlobe je v vodi pogosto zmanjšana v primerjavi z zrakom, zaradi odboja od površine in atenuacije svetlobe v vodnem stolpcu (Nielsen 1993). Zato verjetno vodni poganjki potrebujejo manj zaščitnih snovi kot zračni. Rastline, na katerih smo opravljali analize, so rasle v plitvi vodi, kjer se sevalne razmere ne razlikujejo bistveno od kopenskih. Rastline so bile izpostavljene visokim vrednostim sevanja. Opravka smo imeli s C3 rastlinami, ki lahko učinkovito izkoriščajo jakost svetlobe do  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Larcher 2003). Zato tudi vodni poganjki potrebujejo zaščito pred presežnimi jakostmi sevanja in dobljeni rezultati niso presenetljivi.

Vrsta *Veronica anagallis-aquatica* je homofilna rastlina z istovrstnimi listi, se pravi, da je oblika listov v vodi in na kopnem zelo podobna. Ugotovili pa smo, da sta si tudi zgradba in prilagojenost fotosinteznega aparata pri vodnih in zračnih poganjkih podobni, vsebnost karotenoidov je približno enaka, le antocianov je v zračnih listih značilno manj kot v vodnih.

#### 5.1.2.3 Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih amfibijskih rastlin

Vsebnost in vrsta UV-B absorbirajočih snovi je odvisna od vrste rastline in stopnje UV-B sevanja (Germ in sod. 2002). Zmanjšana produkcija UV-B absorbirajočih snovi lahko odraža varčevanje z metabolno energijo v okolju z variabilno radiacijo (Germ in Gaberščik 2003).

Vsebnost zaščitnih snovi v listih rastlin lahko povežemo z obliko listov, habitusom rastline in tvorbo sestojev. Najmanj UV absorbirajočih snovi smo izmerili pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*, ki ima liste fino deljene v tanke roglje, ki so tridimenzionalno razvejani. Tako imajo veliko listno površino za sprejem plinov iz okolice, manjši pa je prodor svetlobe do notranjih rogljev, saj lahko prihaja do senčenja. Steblo teh rastlin je dolgo do 1



m, potopljeni listi so fino deljeni, čopičasti in imajo do 4 cm dolg pecelj. Rastline v vodi tvorijo goste sestoje v plitvi vodi, kar lahko povzroči senčenje listov med sabo. Iz tega lahko sklepamo, da te rastline potrebujejo manj UV absorbirajočih snovi, kar se ujema z našimi rezultati.

Kot je razvidno iz slike 8, smo pri ostalih treh proučevanih rastlinah izmerili bistveno več teh zaščitnih snovi kot pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*. Vrsta *Ranunculus lingua* ima razraslo steblo visoko 60-120 cm. V Zadnjem Kraju, kjer smo to vrsto proučevali, so podvodne oblike rasle v gostih sestojih med drugimi rastlinami, kar je lahko povzročilo senčenje listov. Ta vrsta ima jajčaste, narobe jajčaste ali podolgovato suličaste liste, listne lamine so velike, kar tudi povzroča senčenje. To bi lahko bil vzrok za manjšo vsebnost UV absorbirajočih snovi v listih.

Vrsta *Veronica anagallis-aquatica* je visoka 30-60 cm. Na vzorčnem mestu v vasi Šmarata so rastline rasle v redkih sestojih, tako da ni prihajalo do senčenja med rastlinami. Listi te vrste so suličasti do podolgovati, vodni pa zelo tanki. Ta rastlina verjetno potrebuje več zaščite, kar je lahko vzrok za večjo vsebnost zaščitnih snovi.

Vrsta *Alisma plantago-aquatica* je rozetasta rastlina, nižje rasti, katere zračni listi segajo iz vode. Vzorčili smo jo v Zadnjem Kraju, kjer so rastline rasle posamično, tako da ni bilo senčenja. Listi so potrebovali več zaščitnih snovi pred presežnim sevanjem, kar se ujema z našimi rezultati.

Khare in Guruprasad (1993) izjavljata, da UV-B sevanje pospešuje sintezo antocianov v mnogih rastlinah, se pravi da naj bi bile visoke vrednosti UV-B absorbirajočih snovi povezane z visokimi vrednostmi antocianov. Če primerjamo sliko 5 s sliko 8, je razvidno, da ni nobene korelacije med vsebnostjo UV-B absorbirajočih snovi, izraženo na suho maso vzorca, in vsebnostjo antocianov, izraženo na suho maso vzorca.

Proučevane amfibijske rastline so imele relativno visoke vsebnosti UV absorbirajočih snovi. Rozema in sod. (2002) ugotavljajo, da so prave vodne in amfibijske rastline ohranile nekatere biokemijske značilnosti svojih kopenskih prednikov, ki ščitijo pred učinki UV-B sevanja.

Day in Neale (2002) po Hargreaves (2002) navajata, da na splošno prejmejo kopenske rastline precej večje odmerke UV-B sevanja kot vodne rastline, ker je prodiranje UV-B sevanja v vodni stolpec omejeno s prisotnostjo suspendiranih in raztopljenih organskih snovi. Po tej trditvi lahko iz naših rezultatov sklepamo, da ima vrsta *Ranunculus lingua*, ki vsebuje več UV absorbirajočih snovi, bolj kopni karakter, vrsta *Ranunculus trichophyllus* pa bolj vodnega.

## 5.2 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST

Izsuševanje povzroči upad fotokemične učinkovitosti PS II, kar kaže na fotoinhibicijo. Medvrstne razlike v parametrih fluorescence in odzivi rastlin, izpostavljenih spremenljivemu vodnemu režimu v naravnem okolju, razkrivajo sposobnost amfibijskih rastlin, da tolerirajo ekstremne razmere (Šraj-Kržič in Gabersčik 2005).

Hitra sprememba habitata, presahnitev, je povzročila takojšen upad fotokemične učinkovitosti, saj so potopljeni listi manj prilagojeni na kopenske razmere in na kopnem niso tako učinkoviti. 4 dni kasneje so vrednosti fotokemične učinkovitosti narasle, čeprav se zračni listi še niso razvili. To lahko pomeni, da so vodni listi sposobni aktivnosti tudi na kopnem. Med 4. in 8. dnem po presahnitvi so se na poganjkih obeh proučevanih rastlin začeli razvijati zračni listi, vodni pa so postopoma propadli. Fotokemična učinkovitost je postopoma narasla in nato začela rahlo upadati. Vrednosti Fv/Fm, Y in ETR so bile pri zračnih listih vrste *Veronica anagallis-aquatica* ob koncu poskusa približno enake kot pri vodnih poganjkih. To lahko razlagamo s tem, da so primerki te vrste na presihanje dobro prilagojeni. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa so bile vrednosti Fv/Fm, Y in ETR pri zadnji meritvi značilno nižje kot pri prvi, se pravi, da so bile pri zračnih poganjkih značilno nižje kot pri vodnih, kar lahko pomeni, da tej vrsti bolj ustreza vodno okolje kot kopno. To se ne ujema s primerjalnimi meritvami fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov, ki kažejo obratne rezultate.

### 5.3 NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO

Potopljeni vodni makrofiti imajo fiziološke in biokemijske prilagoditve, ki jim omogočajo premagovanje okoljskih pritiskov, povezanih s podvodno fotosintezo. Pritiski so raztopljeni anorganski ogljik, svetloba in temperatura.

Sposobnost potopljenih rastlin da učinkovito odstranjujejo bikarbonat iz vode za potrebe fotosinteze, je pomembna fiziološka značilnost. Zanimivo je, da vrste, ki so uspešne v različnih okoljskih razmerah, kažejo populacijske in sezonske razlike v sposobnosti izrabe bikarbonata (Boston in sod. 1989 po Maberly in Spence 1983).

Kljub različnim prilagoditvam sta stopnja fotosintezne aktivnosti in produktivnost potopljenih makrofitov nižji kot pri drugih vrstah vodnih rastlin. Razlog za to je lahko počasna difuzija CO<sub>2</sub> v vodi ali manj svetlobe (Mazej 1998 po Bowes 1987). Med fotosintezo potopljeni vodni makrofiti kažejo večjo afiniteto za CO<sub>2</sub> kot za druge oblike raztopljenega anorganskega ogljika (Bowes in Salvucci 1989).

Voda, ki smo jo prekuhali, je bila manjše trdote, saj se je s kuhanjem karbonat oboril. Meritve mg O<sub>2</sub>, preračunane na gram suhe snovi na enoto časa (mg O<sub>2</sub> / g ss / h), kažejo grobo oceno fotosinteze rastlin. Nizka fotosintezna aktivnost rastlin kaže na to, da imajo rastline nizek potencial izrabe bikarbonata za fotosintezo.

Pri vrstah *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* ni opaziti značilnih razlik v nivoju fotosintezne aktivnosti v trdi in mehki vodi. Iz tega lahko sklepamo, da ti dve vrsti lahko uporabljata tudi bikarbonat kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa je razviden bistveno nižji nivo fotosintezne aktivnosti v mehki vodi. Vzrok za dobljene rezultate je lahko hipersaturacija. Nasičenost vode s kisikom je bila v trdi vodi višja od 100%, v mehki pa le malo nižja od 100%. Pri drugih dveh vrstah je bila bistveno nižja, kljub temu, da se je pri drugi meritvi povečala. Prevodnost se med meritvama v obeh paralelnih poskusih ni bistveno spremenila, kar pomeni, da je bila trdota vode tekom poskusa enaka.

## 6 ZAKLJUČKI

*Amfibijski značaj je pri različnih vrstah različno izražen.*

Iz rezultatov analiz vodnih poganjkov amfibijskih rastlin lahko sklepamo, da se različne vrste prilagajajo na vodno okolje z različno vsebnostjo fotosinteznih barvil. Vsebnosti karotenoidov in antocianov so variirale med vrstami.

Vrednosti Fv/Fm, Y in ETR so bile ob koncu poskusa presihanja pri zračnih listih vrste *Veronica anagallis-aquatica* približno enake kot pri vodnih poganjkih, kar kaže na podobno sposobnost sprejemanja in pretvarjanja svetlobne energije vodnih in zračnih poganjkov. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa so bile vrednosti Fv/Fm, Y in ETR pri zračnih poganjkih značilno nižje kot pri vodnih, kar lahko pomeni, da tej vrsti bolj ustreza vodno okolje kot kopno.

Pri primerjalnih analizah fotokemične učinkovitosti so se kazale razlike med rastlinami in rastnimi oblikami, kar kaže na različne stopnje začasnega stresa.

*Spreminjanje vodostaja povzroča razvoj vodnih in zračnih poganjkov, ki se na spremenljivo okolje funkcionalno, morfološko in biokemijsko prilagajajo.*

Pri poskusu presihanja je izsuševanje povzročilo takojšen upad fotokemične učinkovitosti PS II, kasneje so vrednosti fotokemične učinkovitosti narasle, čeprav se zračni listi še niso razvili. Po nekaj dneh so se začeli razvijati zračni listi, vodni pa so postopoma propadli.

Primerjalne meritve fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov kažejo, da je vodno okolje manj ugodno za sprejem in pretvorbo svetlobne energije kot kopno, vendar ne povzroča nepovratnih motenj v delovanju PS II.

S primerjalnimi analizami vodnih in zračnih poganjkov vrste *Veronica anagallis-aquatica* smo ugotovili, da sta si zgradba in prilagojenost fotosinteznega aparata pri vodnih in zračnih poganjkih podobni, vsebnost karotenoidov je približno enaka, le antocianov je v zračnih listih značilno manj kot v vodnih.

*Na aktivnost proučevanih vrst vpliva tudi trdota vode.*

Pri vrstah *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* ni opaziti značilnih razlik v nivoju fotosintezne aktivnosti v trdi in mehki vodi. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa je razviden bistveno nižji nivo fotosintezne aktivnosti v mehki vodi.

## 7 POVZETEK

Za presihajoča vodna telesa so značilna velika nihanja vodostaja ter izmenjavanje poplavnih in sušnih obdobj, kar predstavlja gonilno silo in omejujoč dejavnik za biološke procese ter pomembno oblikujejo življenjsko združbo. V takšnih razmerah mnoge rastline razvijejo amfibijski značaj.

V okviru diplomskega dela smo proučevali prilagoditve vrst *Alisma plantago-aquatica*, *Ranunculus lingua*, *Ranunculus trichophyllus* in *Veronica anagallis-aquatica* na spremembe vodnega in kopnega okolja. Primerjali smo nekaj fizioloških parametrov vodnih in zračnih poganjkov, biokemijske parametre vodnih poganjkov vseh proučevanih rastlin ter pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica* te parametre med vodnimi in zračnimi poganjki. Določali smo vsebnost fotosinteznih barvil (Lichtenthaler in Buschmann 2001a, 2001b), antocianov (Khare in Guruprasad 1993) ter v metanolu topnih UV-A in UV-B absorbirajočih snovi (Caldwell 1968). Merili smo fotokemično učinkovitost fotosistema II, ki je merilo uspešnosti sprejema svetlobne energije (Schrieber in sod. 1995). Zaradi nepredvidljivih razmer v rastni sezoni (odsotnost presihanja), nekaterih načrtovanih analiz nismo mogli izvesti, namesto tega pa smo izvedli poskus presihanja v delno kontroliranih razmerah pri vrstah, ki sta bili dovolj številčno prisotni na rastišču..

Vse proučevane vrste so kazale dokaj visoke vrednosti  $F_v/F_m$ , kar odraža nemoteno delovanje primerkov teh vrst. Vrednosti  $Y$  so bile pri vseh proučevanih rastlinah relativno nizke, kar je možno povezati s prisotnostjo prehodnega stresa. Razlike so bile med rastlinami in ravnimi oblikami, kar kaže na različne stopnje začasnega stresa. Pri vodnih poganjkih so bile vrednosti  $Y$  značilno nižje kot pri zračnih. Vrednosti ETR zračnih poganjkov so bile značilno višje kot vrednosti vodnih. Možna razlaga za to bi bila, da imajo zračni listi rastlin izboljššan dostop do  $CO_2$ . Meritve fotokemične učinkovitosti pri amfibijskih rastlinah so pokazale, da je vodno okolje manj ugodno za sprejem in pretvorbo svetlobne energije kot kopno, vendar ne povzroča nepovratnih motenj v delovanju PS II.

Pri poskusu presihanja na vrstah *Alisma plantago-aquatica* in *Veronica anagallis-aquatica* so vrednosti  $F_v/F_m$  in  $Y$  takoj po presahnitvi močno upadle, se nato postopoma povišale in spet rahlo upadle. Ob koncu poskusa so bile vrednosti  $F_v/F_m$ ,  $Y$  in ETR pri vrsti *Veronica*

*anagallis-aquatica* približno enake kot pri vodnih poganjkih. To lahko razlagamo s tem, da so primerki te vrste na presihanje dobro prilagojeni. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa so bile vrednosti Fv/Fm, Y in ETR pri zračnih poganjkih značilno nižje kot pri vodnih, kar lahko pomeni, da tej vrsti bolj ustreza vodno okolje kot kopno. To se ne ujema s primerjalnimi meritvami fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov, ki kažejo obratne rezultate.

Vpliva trdote vode na nivo fotosintezne aktivnosti pri vrstah *Veronica anagallis-aquatica* in *Ranunculus trichophyllus* ni opaziti. Iz tega lahko sklepamo, da ti dve vrsti lahko uporabljata tudi bikarbonat kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo. Pri vrsti *Alisma plantago-aquatica* pa je razviden bistveno nižji nivo fotosintezne aktivnosti v mehki vodi.

Ugotovili smo, da se različne vrste prilagajajo na vodno okolje z različno vsebnostjo fotosinteznih barvil, ugotovili pa smo približno enako razmerje med klorofiloma *a* in *b* kar odraža podobne svetlobne razmere. Vsebnosti karotenoidov, ki delujejo kot dodatni sprejemniki svetlobe in v primeru presežnih vrednosti sevanja ščitijo pred fotoinhibicijo, ter antocianov, ki so tudi v vlogi zaščite, so variirale med vrstami. Več teh snovi sta vsebovali vrsti *Ranunculus lingua* in *Veronica anagallis-aquatica*. Antociani so barvni pigmenti, ki dajejo listom teh dveh vrst značilno rdečkasto barvo. Vsebnost UV absorbirajočih snovi, ki ščitijo pred učinki UV sevanja, lahko povežemo z obliko listov, habitusom rastline in tvorbo sestojev. Najmanj teh snovi smo izmerili pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*, pri ostalih treh proučevanih rastlinah pa bistveno več. Vse amfibijske rastline so imele relativno visoke vsebnosti UV absorbirajočih snovi.

Primerjava vodnih in zračnih listov pri vrsti *Veronica anagallis-aquatica* kaže na podobnost v obliki, vsebnosti klorofilov ter karotenoidov, le vsebnost antocianov je v zračnih listih značilno manjša kot v vodnih, kar je posledica podobnih sevalnih razmer v vodi in na kopnem.

## 8 VIRI

Beer S., Björk M. 2000. Measuring rates of photosynthesis of two tropical sea grasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquatic Botany*, 66: 69-76

Boston H.L., Adams M.S., Madsen J.D. 1989. Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. *Aquatic Botany*, 34: 27-57

Bowes G., Salvucci M.E. 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 34: 233-266

Caldwell M.M. 1968. Solar UV radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological Monographs*, 38: 243-268

Campbell S., Miller C., Steven A., Stephens A. 2003. Photosynthetic responses of two temperate seagrasses across a water quality gradient using chlorophyll fluorescence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291: 57-78

Casper S.J., Krausch H.D. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Antophyta. VEB G. Fischer Verlag, Jena: 942 str.

Close D.D., Beadle C.L. 2003. The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review*, 69: 149-161

Colom M.R., Vazzana C. 2003. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and droughtsensitive weeping lovegrass plants. *Environmental Experimental Botany*, 49: 135-144

Critchley C. 1998. Photoinhibition. In: *Photosynthesis: a comprehensive treatise*. Ragheendra A.S. (ed.). University Press, Cambridge: 264-272

Day T. A., Neale P. J. 2002. Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annu. Ev. Ecol. Syst*, 33: 371-96

Fernandez M.D. 2006. Changes in photosynthesis and fluorescence in response to flooding in emerged and submerged leaves of *Pouteria orinocoensis*. *Photosynthetica*, 44: 32-38



Gaberščik A., Germ M., Škof A., Drmaž D., Trošt T. 2002. UV-B radiation screen and respiratory potential in two aquatic primary producers: *Scenedesmus quadricauda* and *Ceratophyllum demersum*. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 27: 422-425

Gaberščik A., Martinčič A. 1992. Spreminjanje lastnosti listov vodne dresni (*Polygonum amphibium* L.) v gradientu kopno/voda. *Biološki vestnik*, 40, 1:1-11

Gaberščik A., Mazej Z. 1995. Photosynthetic performance and photoinhibition in two species of *Potamogeton* from lake Bohinj (Slovenia). *Acta Botanica Gallica*, 6: 667-672

Gaberščik A., Urbanc-Berčič O. 2002a. Ekosistem, ki ga ustvarja igra vode. V: *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 51-58

Gaberščik A., Urbanc-Berčič O. 2002b. Kakovost vode v jezeru in njegovih pritokih. V: *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 45-49

Gaberščik A., Urbanc-Berčič O., Kržič N., Kosi G., Brancelj A. 2003. The intermittent lake Cerknica: Various faces of the same ecosystem. *Lakes Reservoirs: Research and Management*, 8: 159-168

Gams I. 1994. Types of the poljes in Slovenia, their inundations and land use. *Acta Carsologica*, 23: 285-302

Gams I. 1998. Kras. V: *Geografija Slovenije*. Gams I., Vrišer I. (ur.). Slovenska matica, Ljubljana: 501 str.

Germ M. 2002. Močvirska spominčica in lasastolistna vodna zlatica v spremenljivem okolju. V: *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 107-115

Germ M., Gaberščik A. 2003. Comparison of aerial and submerged leaves in two amphibious species, *Myosotis scorpioides* and *Ranunculus trichophyllus*. *Photosynthetica*, 41: 91-96

Germ M., Mazej Z., Gaberščik A., Häder D.P. 2002. The influence of enhanced UV-B radiation on *Batrachium trichophyllum* and *Potamogeton alpinus* - aquatic macrophytes with amphibious character. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66: 37-46

Gospodarič R., Habič P. 1978. Kraški pojavi Cerkniškega polja. *Acta carsologica*, 8: 7-162

Habič P. 1977. Nekaj geografskih značilnosti Loške doline. V: Notranjski listi I: posvečeno Loški dolini ob petstoletnici mesta Loža 1477-1977. Šumrada J. (ur.). *Epid-Paralele*, Ljubljana: 11-15

Habič P. 1985. Vodna gladina v Notranjskem in Primorskem krasu Slovenije. *Acta Carsologica*, 13: 37-78

Habič P. 1987. Ljubljanica river basin / The Pivka Basin and Postojna / Planinsko polje and Planina. In: *Man's impact in Dinaric karst*. Gams I., Habič P. (eds.). Department of Geography, Faculty of Letters, University E. Kardelj, Ljubljana in Institute for karst Research ZRC SAZU, Postojna: 12-59

Khare M., Guruprasad K.N. 1993. UV-B induced anthocyanin synthesis in maize regulated by FMN and inhibitors of FMN photoreactions. *Plant Science*, 91: 1-5

Kranjc A. 2002a. Geologija in geomorfologija. V: *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 19-25

Kranjc A. 2002b. Hidrološke značilnosti. V: *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 27-37

Kržič N., Gaberščik A., Germ M. 2004. The phenotypic plasticity of *Glyceria fluitans* growing over the water/land gradient. *Acta Biologica Slovenica*, 47, 2: 65-73

Larcher W. 2003. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups, 4. izdaja. Berlin, Heidelberg, New York, Springer: 513 str.

Lichtenthaler H.K., Buschmann C. 2001a. Extraction of photosynthetic tissues: Chlorophylls and carotenoids. Current Protocols in Food Analytical Chemistry. John Wiley in Sons Inc., New York: F4.2.1 – F4.2.6

Lichtenthaler H.K., Buschmann C. 2001b. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterisation by UV-VIS Spectroscopy. Current Protocols in Food Analytical Chemistry. John Wiley in Sons Inc., New York: F4.3.1 - F4.3.8

Longstreth D.J. 1980. Photosynthesis and photorespiration in freshwater emergent and floating plants. Aquatic Botany, 34: 287-299

Maberly S. C., Spence D. H. N. 1989. Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms: amphibious plants. Aquatic Botany, 34: 267-286

Martinčič A. 2002. Praprotnice in semenke. V: Jezero, ki izginja - Monografija o Cerkniskem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 73-79

Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Ravnik V., Podobnik A., Turk B., Vreš B. 1999. Mala flora Slovenije. Ključ za določanje praprotnic in semenk. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana: 845 str.

Mazej Z. 1998. Pojavljanje makrofitov v različnih tipih jezer. Magistrska naloga. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 104 str.

Mazej Z. 2000. Vpliv povečanega UV-B sevanja na klasasti rmanec (*Myriophyllum spicatum*) in alpski dristavec (*Potamogeton alpinus*). Doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 136 str.

Mielke M.S., Almeida A.A.F., Gomes F.P., Aguilar M.A.G., Mangabeira P.A.O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. Environmental Experimental Botany, 50: 221-231

Mouget J. L., Tremblin G. 2002. Suitability of the Fluorescence Monitoring System (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. *Aquatic Botany*, 74: 219-231

Nielsen S.L. 1993. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some Danish amphibious plants. *Aquatic Botany*, 45: 27-40

Nilsen E.T., Orcutt D.M. 1996. The physiology of plants under stress. Abiotic factors. John Wiley & Sons, inc., New York, USA: 362-400

Prins H.B.A., Elzenga J.T.M. 1989. Bicarbonate utilization: function and mechanism. *Aquatic Botany*, 34: 59-83

Prins H.B.A., Snel J.F.H., Zanstra P.E., Helder R.J. 1981. The mechanism of bicarbonate assimilation by the polar leaves of *Potamogeton* and *Elodea*. CO<sub>2</sub> concentrations at the leaf surface. *Plant, Cell and Environment*, 5: 207-214

Rascio N. 2002. The Underwater life of secondarily aquatic plants: some problems and solutions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21: 401-427

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 and Environment*, 23: 1041-1054

Rozema J., Bjorn L.O., Bornman J.F., Gaberščik A., Hader D.P., Trošt T., Germ M., Klisch M., Groniger A., Sinha R.P., Lebert M., He Y.Y., Buffoni-Hall R., de Bakker N.V., 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: 2-12

Sand-Jensen K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany*, 34: 5-25

Sand-Jensen K., Frost-Christensen H. 1999. Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream. *Aquatic Botany*, 63: 23-35

Sand-Jensen K., Pedersen M.F., Nielsen S.L. 1992. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams. *Freshwater Biology*, 27: 283-293

Schrieber U., Bilger W., Neubauer C. 1995. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: *Ecophysiology of photosynthesis*. Schulze E.D., Caldwell M.M. (eds.), Springer Verlag, Berlin - Heidelberg, New York: 49-61

Silva J., Santosa R., Calleja M.L., Duarte C.M. 2005. Submerged versus air-exposed intertidal macrophyte productivity: from physiological to community-level assessments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 317: 87– 95

Šraj N. 2007. Tekmovalne prednosti makrofitov v presihajočih vodnih telesih. Doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 88 str.

Šraj-Kržič N., Gaberščik A. 2005. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake. *Aquatic Botany*, 83: 281-288

Waldhoff D., Furch B., Junk W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central America: *Symmeria paniculata*. *Environmental Experimental Botany*, 48: 225-235

Zupančič B. 2002. *Klima. V: Jezero, ki izginja - Monografija o Cerknškem jezeru*. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 4-18

## **ZAHVALA**

Najlepša hvala mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik, ki me je usmerjala pri izdelavi diplomske naloge in je vedno videla pozitivno stran vseh nenačrtovanih poti praktičnega dela.

Hvala prof. dr. Marini Dermastia za hiter pregled te naloge in prof. dr. Dominiku Vodniku za tehtne pripombe.

Iz srca se zahvaljujem dr. Nini Šraj za usmerjanje in pomoč na terenu ter pri obdelavi podatkov.

Iskrena hvala Poloni Maurič in Urši Pogačnik, ki sta sodelovali z mano pri vseh korakih izdelave te diplomske naloge. Hvala za nasvete, pomoč, vzpodbudo in prijetno vzdušje med praktičnim delom.

Najlepša hvala družini, ki me je podpirala ves čas študija, posebej staršem, ki so mi omogočili izobraževanje.

Hvala vsem sošolcem in profesorjem, ki so mi kakorkoli pomagali tekom študija.

Hvala prijateljem, ki so z mano proslavljali študijske uspehe in našli vzpodbudne besede ob neuspehih.

Zahvalila pa bi se tudi vsem ostalim, ki so kakorkoli pripomogli k nastanku te diplomske naloge, pa niso posebej omenjeni.