

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Urša POGAČNIK

**PRILAGODITVE HETEROFILNIH MAKROFITOV V  
PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2007

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Urša POGAČNIK (GODEC)

**PRILAGODITVE HETEROFILNIH MAKROFITOV V  
PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH**

DIPLOMSKO DELO  
Univerzitetni študij

**ADAPTATIONS OF HETEROPHYLLOUS MACROPHYTES 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 laboratoriju 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 heterofilnih makrofitov 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: 8.11.2007

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.

Urša Pogačnik

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Dn
- DK 581.132:574.24:582.52/.59(043.2)=163.6
- KG amfibijske rastline / heterofilni makrofiti / presihajoča vodna telesa / fotokemična učinkovitost / fotosintezna barvila / UV absorbirajoče snovi
- AV POGAČNIK (GODEC), Urša
- SA GABERŠČIK, Alenka, mentorica
- KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
- LI 2007
- IN PRILAGODITVE HETEROFILNIH MAKROFITOV V PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH
- TD Diplomsko delo (univerzitetni študij)
- OP X, 51 str., 14 sl., 42 vir.
- IJ sl
- JI sl / en
- AI Kraška presihajoča vodna telesa označujejo velike spremembe vodostaja ter izmenjavanje poplavnih in sušnih obdobj. Na to dinamično okolje se heterofilni makrofiti odzovejo z veliko mero plastičnosti. V vegetacijski sezoni 2005 smo proučevali nekatere biokemijske in fiziološke značilnosti vrst *Glyceria fluitans* (plavajoča sladika), *Oenanthe fistulosa* (navadni sovec), *Rorippa amphibia* (prava potočarka) in *Sium latifolium* (širokolistna koščica). Vsebnosti klorofilov, karotenoidov, antocianov in UV absorbirajočih snovi so se med vodnimi primerki vrstno razlikovale. Meritve fotokemične učinkovitosti PS II so pokazale, da je sprejem svetlobne energije v vodnem okolju manj učinkovit kot na kopnem, kljub temu pa aktivnost vodnih primerkov ni motena. Pri vrstah *Oenanthe fistulosa* in *Rorippa amphibia* smo s simulacijo presihanja ugotovili, da je fotokemična pretvorba energije zaradi presihanja motena le kratek čas. Fotosintezna aktivnost pri vrstah *Glyceria fluitans* in *Oenanthe fistulosa* je v manj trdi vodi zmanjšana, obe rastlini pa lahko kot dodatni vir ogljika privzemata tudi bikarbonatni ion.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

- ŠD Dn
- DK 581.132:574.24:582.52/.59(043.2)=163.6
- KG amphibious plants / heterophyllous macrophytes / intermittent water-bodies / photochemical efficiency / chlorophyll contents / UV absorbing compounds
- AV POGAČNIK (GODEC), Urša
- SA GABERŠČIK, Alenka, supervisor
- KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- ZA University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
- LI 2007
- IN ADAPTATIONS OF HETEROPHYLLOUS MACROPHYTES IN INTERMITTENT WATER-BODIES
- TD Graduation Thesis (University studies)
- OP X, 51 p., 14 fig., 42 ref.
- IJ sl
- JI sl / en
- AI Karstic intermittent water-bodies are characterised by water level fluctuations and alternations of floods and dry periods. In response to dynamic environment, heterophyllous macrophytes show extraordinary plasticity, developing aquatic or terrestrial leaves. In vegetation season 2005 some biochemical and physiological characteristics of species *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa*, *Rorippa amphibia* and *Sium latifolium* were studied. The contents of chlorophylls, carotenoids, antocyanins 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 *Oenanthe fistulosa* and *Rorippa amphibia* were exposed to simulation of drying and showed that light harvesting is disturbed just for a very short time. Species *Glyceria fluitans* and *Oenanthe fistulosa* showed lower level of photosynthetic activity in water with lower CO<sub>2</sub> concentrations but they are also capable of using HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> as carbon source.

## KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA.....	III
KEY WORDS DOCUMENTATION .....	IV
KAZALO VSEBINE.....	V
KAZALO SLIK.....	VIII
OKRAJŠAVE.....	X
1 UVOD.....	1
2 PREGLED OBJAV.....	2
2.1 PRESIHAJOČA VODNA TELESA KOT HABITAT .....	2
2.2 MAKROFITI.....	3
2.3 PRIMERJAVA KOPNEGA IN VODNEGA OKOLJA .....	4
2.4 PRILAGODITVE RASTLIN NA SPREMEMBE VODNE GLADINE.....	7
2.4.1 Morfološke in anatomske prilagoditve .....	7
2.4.2 Biokemijske prilagoditve.....	9
2.4.3 Fiziološke prilagoditve .....	10
2.4.3.1 Fluorescenca klorofila <i>a</i> fotosistema II .....	10
2.4.3.2 Izraba bikarbonata kot vira anorganskega ogljika .....	11
3 OBMOČJE IN PREDMET RAZISKAV.....	13
3.1 KRAŠKI VODOTOKI NOTRANJSKEGA PODOLJA.....	13
3.1.1 Cerknško polje.....	13
3.1.2 Loško polje .....	14
3.2 VZORČNA MESTA.....	15
3.3 PREDMET RAZISKAV .....	17
4 METODE DELA .....	19
4.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	19
4.1.1 Biokemijske analize.....	19
4.1.1.1 Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> ter karotenoidi .....	19
4.1.1.2 Antociani.....	20
4.1.1.3 UV absorbirajoče snovi .....	21
4.1.2 Fiziološke analize .....	21

4.1.2.1	Merjenje potencialne fotokemične učinkovitosti.....	22
4.1.2.2	Merjenje dejanske fotokemične učinkovitosti .....	22
4.1.2.3	Jakost elektronskega transporta (ETR) .....	23
4.2	VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST .....	23
4.3	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO .....	24
4.4	STATISTIČNA OBDELAVA .....	25
5	REZULTATI .....	26
5.1	PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	26
5.1.1	Biokemijske analize.....	26
5.1.1.1	Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> , karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin .....	26
5.1.1.2	Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin .....	28
5.1.1.3	Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>Rorippa amphibia</i> .....	29
5.1.2	Fiziološke analize .....	31
5.1.2.1	Fotokemična učinkovitost.....	31
5.2	VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST .....	32
5.3	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO .....	34
6	RAZPRAVA IN SKLEPI .....	36
6.1	PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV .....	36
6.1.1	Biokemijske analize.....	36
6.1.1.1	Klorofil <i>a</i> in <i>b</i> , karotenoidi in antociani v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin .....	36
6.1.1.2	Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin .....	37
6.1.1.3	Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>Rorippa amphibia</i> .....	38
6.1.2	Fiziološke analize .....	39
6.1.2.1	Fotokemična učinkovitost.....	39
6.2	VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST .....	40
6.3	NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO .....	40

7	ZAKLJUČKI .....	43
8	POVZETEK.....	45
9	VIRI.....	47

ZAHVALA



## KAZALO SLIK

Slika 1: Zemljevid vzorčnih mest (1-vzorčno mesto v Zadnjem Kraju, 2-vzorčno mesto pred Gorenjim Jezerom, 3-vzorčno mesto pri Šmarati in 4-vzorčno mesto pri Kozariščah). .....	15
Slika 2: Podatki o vremenskih pogojih v času izvajanja poskusa o vplivu presihanja na fotokemično učinkovitost (vir: Agencija republike Slovenije za okolje). .....	24
Slika 3: Vsebnost klorofila <i>a</i> (kl <i>a</i> ), klorofila <i>b</i> (kl <i>b</i> ), klorofilov <i>a+b</i> (kl <i>a+b</i> ) in razmerje klorofilov <i>a/b</i> (kl <i>a/b</i> ) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	26
Slika 4: Vsebnost antocianov (ant) in karotenoidov (kar) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	27
Slika 5: Količina UV-B (□) in UV-A (■) absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. ....	28
Slika 6: Vsebnost klorofila <i>a</i> (kl <i>a</i> ), klorofila <i>b</i> (kl <i>b</i> ), klorofilov <i>a+b</i> (kl <i>a+b</i> ) in razmerje klorofilov <i>a/b</i> (kl <i>a/b</i> ) v vodnih ( <i>R. amphibia-v</i> ) in zračnih ( <i>R. amphibia-z</i> ) poganjkih vrste <i>Rorippa amphibia</i> ; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (***) $p \leq 0,001$ , ** $p \leq 0,01$ , * $p \leq 0,05$ ). .....	29
Slika 7: Vsebnost antocianov (ant) in karotenoidov (kar) v vodnih ( <i>R. amphibia-v</i> ) in zračnih ( <i>R. amphibia-z</i> ) poganjkih vrste <i>Rorippa amphibia</i> ; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (***) $p \leq 0,001$ , ** $p \leq 0,01$ , * $p \leq 0,05$ ). .....	30
Slika 8: Primerjava potencialne fotokemične učinkovitosti PS II (Fv/Fm), dejanske fotokemične učinkovitosti PS II (Y) in jakosti elektronskega transporta (ETR) vodnih (■) in zračnih (□) poganjkov proučevanih rastlin; <i>n</i> = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (***) $p \leq 0,001$ , ** $p \leq 0,01$ , * $p \leq 0,05$ ). .....	31
Slika 9: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti in ETR v času poskusa pri vrsti <i>Oenanthe fistulosa</i> ; <i>n</i> = 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. ....	32
Slika 10: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti in ETR v času poskusa pri vrsti <i>Rorippa amphibia</i> ; <i>n</i> = 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. ....	33

- Slika 11: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v trdi (□) in mehki (■) vodi v času prve, druge in tretje meritve pri vrsti *Oenanthe fistulosa*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. 34
- Slika 12: Fotosintezna aktivnost v trdi (□) in mehki (■) vodi v času med meritvami pri vrsti *Oenanthe fistulosa*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. .... 34
- Slika 13: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v trdi (□) in mehki (■) vodi v času prve, druge in tretje meritve pri vrsti *Glyceria fluitans*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. ... 35
- Slika 14: Fotosintezna aktivnost v trdi (□) in mehki (■) vodi v času med meritvami pri vrsti *Glyceria fluitans*; n = 5; povprečna vrednost ± S.D. .... 35

## 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
kar	karotenoidi
kl <i>a</i> , kl <i>b</i>	klorofil <i>a</i> , klorofil <i>b</i>
PAR	fotosintezni 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	ultravijolično sevanje C (200 do 280 nm)
Y	dejanska fotokemična učinkovitost

## 1 UVOD

Spreminjanje vodnega režima v presihajočih vodnih telesih je za ekosistem vitalnega pomena, saj vzdržuje življenjsko združbo in poganja procese, ki tam potekajo. Nihanja vodne gladine ter izmenjavanje sušnih in mokrih obdobjev so glavni dejavniki, ki oblikujejo življenjsko združbo in uravnavajo pretok energije ter kroženje snovi v vodnem telesu. Hidrološke spremembe so torej gonilna sila procesov v ekosistemu presihajočih vodnih teles, po drugi strani pa postavljajo meje organizmom, ki tu živijo (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002).

V takih okoljih se lahko obdržijo le rastline, ki so na tak način življenja dobro prilagojene. Amfibijske rastline so razvile morfološke, anatomske, fiziološke in biokemijske prilagoditve, ki jim omogočajo uspešno preživetje v okolju, kjer je nihanje vode pogosto in nepredvidljivo. To jim daje tekmovalno prednost pred pravimi vodnimi in pred kopenskimi vrstami, kar pripomore k ohranjanju avtohtonih rastlin.

Raziskovali smo vrste *Glyceria fluitans* L. (plavajoča sladika), *Oenanthe fistulosa* L. (navadni sovec), *Rorippa amphibia* (L.) Besser (prava potočarka) in vrsto *Sium latifolium* L. (širokolistna koščica). Vse so heterofilne amfibijske vrste pri katerih se na isti rastlini lahko razvije cel niz različnih listov od vodnih do popolnoma zračnih, kar jim omogoča uspešno aktivnost v vodi in na kopnem.

Namen raziskovalnega dela je bil ugotoviti, kakšne prilagoditve imajo proučevane heterofilne amfibijske vrste glede na nihanje vodne gladine v presihajočih vodnih telesih. Preverili smo biokemijske parametre vodnih poganjkov ter primerjali nekatere fiziološke parametre vodnih in zračnih poganjkov. Prikazali in spremljali smo odzive na simulacijo presihanja in preverili možnost izrabe bikarbonata kot dodatnega vira ogljika. Kot izhodišče za raziskave smo postavili naslednje hipoteze: (1) amfibijski značaj je pri posameznih vrstah različno izražen, (2) spremembe vodostaja sprožajo razvoj vodnih in zračnih poganjkov, ki se na spremenljivo okolje funkcionalno in biokemijsko prilagodijo, (3) na aktivnost proučevanih vrst vpliva med drugim tudi trdota vode.

## 2 PREGLED OBJAV

### 2.1 PRESIHAJOČA VODNA TELESA KOT HABITAT

Med presihajoča vodna telesa štejemo tista, ki se vsaj občasno izsušijo, oziroma se njihov obseg močno zmanjša. Večina klasifikacij kot tri glavne kriterije za razvrščanje presihajočih vodnih teles navaja variabilnost vodnega režima, predvidljivost in trajanje (Boulton in Brock 1999). Cerknško jezero lahko obravnavamo kot presihajoče jezero z zelo variabilnim vodnim režimom, ki se spomladi oziroma jeseni dokaj predvidljivo polni in poleti prazni, stanje vode pa se obdrži več tednov. Mali Obrh pa je primer presihajočega vodnega telesa, kjer voda običajno ne presahne popolnoma ampak se njen obseg močno zmanjša. Samo posamezne kotanje ostanejo napolnjene z vodo.

Presihanje in polnjenje običajno omogočajo posebne klimatske, hidrološke in geomorfološke značilnosti območja. V primeru Cerknškega jezera so najpomembnejši: kraški značaj, velika količina padavin, obsežno povodje in topnost kamninske podlage. Nenehna igra vode je oblikovala sistem, ki je poseben tako v slovenskem kot tudi v svetovnem merilu. Zato je Cerknško jezero *locus typicus* za presihajoča jezera in kraška polja (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002).

Hitre in nepredvidljive spremembe življenjskih razmer nemalokrat niso usklajene s sezonsko dinamiko organizmov. Hitre spremembe lahko povzročijo propad nekaterih organizmov in razcvet drugih. Torej lahko nihanje vode predstavlja za rastline močan selekcijski dejavnik. V primerjavi z drugimi vodnimi telesi je to ekosistem, kjer je sukcesija močno upočasnjena (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002). Ponavljajoče se nenadne motnje vzdržujejo ekosistem na zgodnji, relativno produktivni stopnji razvoja.

Produktivnost presihajočih vodnih teles je lahko velika tako v vodni kot tudi v njihovi suhi fazi (Boulton in Brock 1999). Na splošno velja, da večja kot so nihanja vodne gladine, večja je produktivnost sistema. Podvodne rastline in planktonski organizmi se ob nenadnem znižanju vodne gladine niso sposobni prilagoditi na tako hitre spremembe in zato propadejo. Hkrati pa je sušno obdobje ugodno za rast in razvoj kopenskih rastlin. K

produktivnosti presihajočih vodnih teles pa največ doprinesejo amfibijske vrste, ki se na nove življenjske razmere hitro odzovejo in prilagodijo.

## 2.2 MAKROFITI

Rastline površinskih vod lahko uvrstimo v tri različne skupine rastlin: alge, mahove in višje vodne rastline. Izraz vodni makrofiti povezuje vse tri skupine in ni sistematska kategorija. Njihova skupna lastnost je, da živijo v vodi in sicer kot prosto plavajoče rastline ali pa so pritrjene na dno. Makrofite razvrščamo po kriterijih, med katerimi je pomemben znak vezanost na vodno okolje in interakcija s tem okoljem. Na podlagi ekološke klasifikacije, ki jo je uporabil Hutchinson (1975), razvrščamo višje vodne rastline v naslednje skupine:

Potopljeni (submerzni) makrofiti: so ukoreninjeni in večinoma povsem potopljeni, le pri nekaterih so cvetovi nad vodno gladino (*Elodea canadensis* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton crispus* L.,...).

Plavajoči (natantni) makrofiti:

- Neukoreninjeni: živijo prosto v vodi ali na njeni gladini (*Eichornia crassipes*, *Lemna* sp., *Salvinia natans* (L.) All.,...).
- Ukoreninjeni: imajo plavajoče liste in večino listnega tkiva nad vodno gladino (*Nymphaea alba* L., *Nuphar luteum* (L.) Sibth. & Sm., *Polygonum amphibium* L.,...).

Emerzni makrofiti: so ukoreninjene rastline katerih en del se trajno razvija nad vodo. V sušnem obdobju lahko uspevajo tudi na suhem (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud., *Typha latifolia* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br.,...)

Določenih makrofitnih vrst ne moremo uvrstiti zgolj v eno od omenjenih kategorij (Fox 1992). Pri nekaterih se del rastline trajno razvija nad vodo, v času poletne suše pa lahko take rastline uspevajo dalj časa tudi na suhem (Martinčič 2002). Rastline, ki lahko rastejo v vodnem in kopnem okolju imenujemo amfibijske rastline. Strukturno in funkcionalno se razlikujejo v različnih prilagoditvah na življenje v obeh okoljih in tako tvorijo ekološki prehod od hidrofitov k higrofitom. Najdemo jih med vsemi večjimi skupinami rastlin:

mahovi, praproti in kritosemenke (Fox 1992). Amfibijski značaj omogoča rastlini preživetje v habitatih z velikimi sezonskimi nihanji vodne gladine. Na nihanja v vodni gladini se odzivajo s spremembo rastle oblike, tipa listov in z načinom razmnoževanja (Boulton in Brock 1999).

Specifičen vodni režim presihajočega Cerknškega jezera, kjer se, ne povsem pravilno, izmenjujeta akvatična in terestrična faza tudi večkrat v letu, ustvarja skoraj optimalne razmere za uspevanje amfibijskih vrst. K temu moramo prišteti še tla, ki vsebujejo tudi v terestričnem obdobju dovolj vode za njihovo uspevanje. Zato je število amfibijskih vrst na Cerknškem jezeru zelo veliko. Razvoj večine teh vrst se prične v spomladanskem obdobju v vodi in ta akvatična faza traja dva do štiri mesece. V juniju, ko se običajno prične gladina vode zniževati, pogledajo zgornji deli rastlin iz vode in prične se razvoj kopenskih poganjkov. V juliju, redkeje že v juniju ali v avgustu, voda popolnoma odteče in prične se terestrična faza razvoja. Listi, ki so zrasli v vodnem okolju, pri večini vrst še nekaj tednov delujejo na kopnem, nato pa propadejo. Njihovo funkcijo prevzamejo novi, ki so nastali ob prehodu rastline na kopenski način življenja ali po njem. Ko v septembru ali kasneje ponovno nastopi akvatična faza, amfibijske vrste večinoma ne propadejo, temveč so aktivne do pozne jeseni. Življenjske funkcije se odvijajo tudi, če poletna deževja začasno zalijejo jezersko površino (Martinčič 2002).

### 2.3 PRIMERJAVA KOPNEGA IN VODNEGA OKOLJA

Vodno in kopno okolje se zelo razlikujeta v lastnostih, ki so za uspevanje rastlin zelo pomembne. Na makrofitne vrste rastlin delujejo številni abiotični dejavniki, ki se prostorsko in časovno spreminjajo. Glavni okoljski dejavniki, ki jih običajno upoštevamo v raziskavah so: svetloba, temperatura, substrat, gibanje vode, raztopljena anorganska hranila, vključno z ogljikom in kisikom (Sand-Jensen 1989). Pri tem je pomembno vedeti, da posamezen dejavnik na rastline ne vpliva neodvisno, ampak gre za interakcije med njimi.

Zrak ima v glavnem zelo velik negativni vodni potencial, zato morajo imeti kopenske rastline strukture in mehanizme, ki omejujejo izgubo vode. Glavne od teh struktur so kutikula in listne reže, ki pa s tem, da zmanjšujejo izgubo vode hkrati zmanjšujejo privzem

ogljikovega dioksida ( $\text{CO}_2$ ) iz zraka in s tem fotosintezno aktivnost. Preskrba z vodo je tako glavni dejavnik, ki omejuje fotosintezo kopenskih rastlin. Nasprotno pa preskrba z vodo vodnim rastlina ne povzroča težav, saj vodni potencial dosega nične oziroma zelo majhne vrednosti. Dodatna prednost vodnega medija je velika gostota, tako da na rastline deluje vzgon in s tem voda nikoli ni omejujoč dejavnik v njihovi rasti. Vodne rastline imajo tako zmanjšano potrebo po izgradnji različnih opornih tkiv (Maberly in Spence 1989). Tudi izgradnja kompleksnih transportnih tkiv pri vodnih rastlinah ni potrebna, ker neorganska hranila lahko privzemajo skozi liste in korenine (Germ 2002).

Svetloba je ključni dejavnik, ki določa fotosintezno aktivnost in distribucijo rastlin v vodnem stolpcu (Sand-Jensen 1989). Količina sevanja je odvisna od globine, absorbtivnih lastnosti, gibanja vode in obrežja ter obrežne vegetacije. Že na površini vode se izgubi približno 10% svetlobe, v vodi pa jo razpršijo in absorbirajo molekule vode in v njej raztopljene snovi ter tudi neraztopljeni delci v vodi. Vse to povzroči logaritmčno upadanje svetlobe z globino (Maberly in Spence 1989). Čista voda dobro prepušča UV in PAR del svetlobnega spektra, absorbcija pa se poveča pri valovnih dolžinah nad 700 nm (dolgovalovna rdeča svetloba). Razmerje med rdečo in dolgovalovno rdečo svetlobo se torej poveča, kar je ravno obratno od razmer na kopnem. Povečano razmerje pa vpliva na morfogenezo rastlin v vodi (Maberly in Spence 1989).

Posebne so tudi temperaturne razmere v vodnih telesih. Ker ima voda visoko toplotno kapaciteto so kopenske rastline izpostavljene večjim nihanjem temperature kot rastline v vodnem okolju. To velja tako za dnevna kot tudi letna nihanja v temperaturi (Maberly in Spence 1989). V kraških pritokih pa so letna nihanja še nekoliko manjša kot v ostalih vodnih telesih. Poleti, ko se voda na jezeru in površinskih pritokih močno ogreje je voda, ki jo prinašajo kraški pritoki, vsaj nekaj stopinj hladnejša. Pozimi pa, ko je voda v površinskih vodnih telesih le malo nad ničlo, je voda, ki priteče iz podzemlja, toplejša. Temperaturno ugodnejše razmere omogočajo nekaterim organizmom daljšo sezono. Višina temperature je za življenje zelo pomembna, saj neposredno vpliva na biološke procese in na prehajanje rastlin iz ene fenološke faze v drugo (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002).



Koncentracija ogljikovega dioksida ( $\text{CO}_2$ ) v zraku je okoli 0,04% in predstavlja edino obliko anorganskega ogljika, ki ga rastline lahko uporabijo v procesu fotosinteze (Maberly in Spence 1989). V vodi so prisotne tri oblike anorganskega ogljika:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ . In čeprav so koncentracije anorganskega ogljika v vodi višje, je razpoložljivost prostega  $\text{CO}_2$  v vodnem okolju v primerjavi z zrakom pogosto zmanjšana. Mejna plast listov je pri koptnih rastlinah namreč tanka in zato je upornost majhna, difuzijski koeficient pa je visok (Nielsen in Sand-jensen 1993). Difuzijski koeficient prostega  $\text{CO}_2$  je v vodi približno desetkrat manjši kot v zraku (Maberly in Spence 1989).

Koncentracija kisika ( $\text{O}_2$ ) je v vodi lahko do 30 krat manjša kot v zraku (Maberly in Spence 1989). Zato je rizosfera vodnih rastlin pogosto izpostavljena zelo nizkim koncentracijam kisika v primerjavi s terestričnim okoljem (Longstreth 1989). Meritve na Cerkniskem jezeru kažejo, da je voda vsaj podnevi razmeroma bogata s kisikom. V nočnem času pa se lahko koncentracije na bolj poraščenih delih vodotokov in jezera močno zmanjšajo. Do zmanjšanja koncentracije kisika pride v poletnem času tudi podnevi. Vzrok zato je velika organska obremenjenost (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002) oziroma povečana biološka aktivnost mikroorganizmov (Maberly in Spence 1989).

Za presihajoča vodna telesa je značilno pospešeno kroženje snovi, kar se odraža tako v kemizmu vode kot tudi v debelini organskih usedlin (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002). Spremembe v kemizmu vode so v tovrstnih sistemih običajno veliko večja kot so nihanja v stalnih jezerih. Največje vrednosti se pojavijo kmalu po napolnitvi jezera, zaradi vnosa raztopljenih snovi in sproščanja snovi iz sedimentov, ter tik pred popolno izsušitvijo, zaradi evaporacije in koncentriranja snovi (Boulton in Brock 1999). Izsuševanje pospeši aerobno razgradnjo oziroma mineralizacijo organskih snovi. Le-ta je v zimskem času zaradi nizkih temperatur upočasnjena. Hranila se začnejo pospešeno sproščati v spomladanskem času, ko je običajno koncentracija kisika dovolj visoka. Sproščanje hranilnih snovi ob ponovni namočitvi, omogoča bujno rast primarnih producentov, to pa pomeni povečano možnost prestrezanja in kopičenja energije v ekosistemu (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002).

## 2.4 PRILAGODITVE RASTLIN NA SPREMEMBE VODNE GLADINE

Zaradi spremenljivih razmer v ekosistemu se izoblikuje posebna biocenoza. Največ posebnitev je med višjimi rastlinami, ker so pritrjene in se ob spremembah ne morejo umakniti (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002). Rastline se na pojavljanje suhih in mokrih obdobjih prilagodijo na različne načine; z veliko morfološko in fiziološko plastičnostjo ter s prožnostjo reproduktivnih procesov (Boulton in Brock 1999). Uspešnost in pojavljanje vrst omogočajo bodisi kratki življenjski cikli, kozmopolitski značaj ali pa prilagoditve, s katerimi premostijo spremembe v okolju (Gaberščik in Urbanc-Berčič 2002). Velika fenotipska plastičnost omogoča prilagoditve na biokemijskem, fiziološkem in morfološkem nivoju (Maberly in Spence 1989).

### 2.4.1 Morfološke in anatomske prilagoditve

Amfibijske rastline se na nihanje vodne gladine lahko odzivajo tako, da rastno obliko spremenijo ali pa tudi ne. Ena od osnovnih prilagoditev na rastišče je sprememba v morfologiji lista, ta pa je v neposredni povezavi z njegovo funkcijo (Germ 2002). Vodni in zračni listi amfibijskih rastlin se razlikujejo po velikosti, obliki, prisotnosti aerenhima, v gostoti listnih rež in vsebnosti klorofila a in b (Robe in Griffiths 1998). Amfibijske rastline glede na obliko listov v vodnem in kopnem okolju delimo na dve skupini (Maberly in Spence 1989).

(1) **Homofilni makrofiti** : določene rastline, običajno so to makrofiti nižje rasti, razvijejo eno vrsto listov, ki lahko enako uspešno sintetizira v vodi in na kopnem, to imenujemo homofilija. Potopljeni listi homofilnih rastlin so običajno tanjši od tistih na zraku. Primer homofilije je močvirska spominčica (*Myosotis scorpioides* L.), ki spremembe vodnega režima preživi z veliko manjšimi vlaganji energije, kar pa ne pomeni, da so njeni listi morfološko in fiziološko popolnoma enaki (Germ 2002).

(2) **Heterofilni makrofiti**: to so večinoma visokorasli makrofiti, ki razvijejo dve vrsti listov, od katerih je ena vrsta prilagojena uspevanju v vodi, druga pa na suhem (Maberly in Spence 1989). Njihovi zračni listi so podobni listom kopnih rastlin in omogočajo

atmosferskemu CO<sub>2</sub> vstop skozi listne reže. Navadna koščica (*Sium latifolium*) začne svoj ontogenezni razvoj v vodi in ima tudi asimilacijske površine, ki so na vodni medij prilagojene. Ko voda upade, se znajde na suhem, v zračnem mediju, ki zahteva razvoj asimilacijske površine s spremenjenimi lastnostmi (Germ 2002). Če pride do ponovne potopljenosti, te rastline v nekaj dneh spet razvijejo vodne liste, zračni pa propadejo (Šraj Kržič in Gaberščik 2005).

Heterofilne amfibijske rastline imajo običajno močno deljene in nazobčane potopljene liste ter cele zračne liste. Nielsen in Sand-Jensen (1993) ugotavljata, da je tvorba zračnih listov pri posameznih vrstah najverjetneje sprožena preko različnih mehanizmov. Najpomembnejši vpliv na formiranje zračnih listov imajo: kvaliteta svetlobe oziroma razmerje med kratkovalovno rdečo svetlobo (R 660 nm) in dolgovalovno rdečo svetlobo (FR 730 nm), spremembe vodnega potenciala, visoke temperature in pri nekaterih vrstah koncentracija CO<sub>2</sub> ali O<sub>2</sub> (Maberly in Spence 1989). Primarno se zračni listi oblikujejo v poletnem času, ko so dnevi dolgi, temperature visoke in imajo tudi same rastline povečano vegetativno aktivnost, kar hkrati sovpade z zniževanjem vode v njihovem habitatu (Nielsen in Sand-Jensen 1993).

Že Nielsen (1993) navaja, da so plavajoči listi običajno debelejši od listov terestričnih rastlin. Tudi Kržič in sod. (2004) ugotavljajo, da so plavajoči listi pri vrsti *Glyceria fluitans* debelejši. Nasprotno pa so raziskave pri vrstah *Batrachium peltatum* (Nielsen in Sand-Jensen 1993), *Myosotis scorpioides* in *Ranunculus trichophylus* (Germ in Gaberščik 2003) pokazale, da so vodni listi teh rastlin tanjši od kopnih.

Poleg tega imajo vodne rastline obsežnejši aerenhim, s čimer zmanjšujejo specifično listno težo in omogočijo boljšo plovnost (Kržič in sod. 2004). Aerenhim ima velik pomen v anoksičnih razmerah v predelu rizosfere in za submerzne rastline, ki nimajo neposrednega dostopa do zraka (Braendle in Crawford 1999).

Razporeditev listnih rež je med najpomembnejšimi in najznačilnejšimi prilagoditvami, ki omogočajo uspevanje rastlin na prehodu kopno/voda (Gaberščik in Martinčič 1992). Zračni listi imajo v primerjavi z vodnimi večjo gostoto listnih rež, ki so prisotne predvsem

na spodnji listni povrhnjici (Robe in Griffiths 1998). Plavajoči listi vodnih rastlin imajo reže na zgornji (adaksialni) strani lista. S sušnostjo rastišča se zmanjšuje število listnih rež na zgornji in povečuje na spodnji strani lista. Popolnoma zračni listi imajo reže samo še na spodnji strani. Opaziti je tudi večjo poraščenost s trihomi (Gaberščik in Martinčič 1992). Germ in Gaberščik (2003) navajata, da vodni listi pri vrsti *Ranunculus trichophyllus* nimajo razvitih listnih rež in imajo enoten in s kloroplasti bogat epidermis.

#### **2.4.2 Biokemijske prilagoditve**

Vsebnost klorofila *a* na suho maso je v vodnih listih največkrat večja kot v zračnih, lahko pa je manjša ali pa tudi enaka. Nielsen (1993) pravi, da se vsebnost klorofila na enoto teže med emerznimi in submerznimi rastlinami ne razlikuje bistveno. Razmerje klorofila *a* in *b* se navadno manjša z globino, kjer je sevanje količinsko in kakovostno spremenjeno (Germ 2002). Raziskave pri vrsti *Ranunculus trichophyllus*, so pokazale, da so pri vodni obliki številni kloroplasti v epidermidi, v enotnem mezofilu pa jih je malo. Epidermida zračnih listov ima majhne celice z malo kloroplasti, mezofil pa sestavljata stebričasto in gobasto tkivo (Germ in Gaberščik 2003).

Listi rastlin vsebujejo poleg klorofila tudi pomožna fotosintezna barvila. Ta služijo kot dodaten sprejemnik svetlobe ali pa ščitijo rastlino pred previsokimi vrednostmi sevanja. Karotenoidi poleg tega da absorbirajo svetlobo kratkih valovnih dolžin, tudi varujejo klorofile pred poškodbami s premočno svetlobo. Tako lahko preprečijo nastanek radikalov, ki se pojavijo, če klorofili absorbirajo več svetlobne energije, kot je potrebno za fotosintezo (Lichtenthaler in Buschmann 2001). Vlogo zaščitnih snovi imajo poleg karotenoidov še antociani. Ta, v vodi topna barvila, imajo pomembno vlogo pri zaščiti pred poškodbami zaradi UV-B sevanja (Close in Beadle 2003).

Ultravijolični spekter sevanja največkrat razdelimo v tri tipe: UV-A (320-390 nm), UV-B (280-320 nm) in UV-C (200-280 nm). UV-A in UV-B sevanje vplivata na različne fotomorfogenetske reakcije v rastlinah, UV-C sevanje pa v naravnih razmerah ni prisotno (Khare in Guruprasad 1993). Vodno in kopno okolje se najbolj razlikujeta v stopnji UV-B sevanja. Rastline so razvile različne strategije za obvladovanje UV-B stresa. Odziv, ki ga

najdemo pri večini, je tvorba UV-B absorbirajočih snovi in ostalih fotosinteznih barvil, ki predstavljajo selektivni filter za škodljivo sevanje (Germ in Gaberščik 2003).

### **2.4.3 Fiziološke prilagoditve**

#### 2.4.3.1 Fluorescenca klorofila *a* fotosistema II

Sevalne razmere v naravi so zelo raznolike in hitro spremenljive. Rastline morajo biti sposobne čimbolj izkoristiti šibko jakost sevanja in biti hkrati zaščitene pred premočnim sevanjem, ki lahko povzroči oksidacijske poškodbe fotosinteznega aparata. Zaščitni ukrepi pred presežki sevalne energije lahko temeljijo na zmanjšanju prodiranja samega sevanja do fotosinteznega aparata, na porabljanju presežne fotokemične energije v drugih celičnih procesih in na sproščanju presežne absorbirane energije sevanja v obliki toplote in fluorescence. V primeru sproščanja presežkov se energija sevanja, ki doseže fotosintezni aparat lahko porabi za fotokemično delo, lahko se del sevanja predvsem preko ksantofilnega cikla sprošča kot toplota, tretja možnost pa je, da klorofil *a* reakcijskega centra in klorofil antenskih pigmentov v PS II oddajata del sevanja v obliki fluorescence. Razmerje med temi tremi oblikami sproščene energije je odvisno od razmer na rastišču. Fluorescenca tako v ugodnih razmerah predstavlja majhen delež ekscitacijske energije, v stresnih razmerah pa se ta delež oddane energije bistveno poveča. Fluorescenca klorofila *a* v PS II lahko zato služi kot merilo stresa pri rastlinah.

Preko klorofilne fluorescence merimo fotokemično učinkovitost iz katere ocenimo fiziološko stanje rastline (stopnjo stresa). Merimo jo na zatemnjenih ali osvetljenih listih, odvisno od tega, katera fotokemična učinkovitost nas zanima, potencialna ( $F_v/F_m$ ) ali dejanska ( $Y$ ). Pri zatemnjenem listu, ko merimo potencialno fotokemično učinkovitost, so prejemniki elektronov v PS II oksidirani. Reakcijski centri so odprti in lahko sprejemajo svetlobno energijo. Fluorescentni signal, ki ga izmerimo v času zatemnjenosti, izvira iz klorofila antenskih pigmentov in ga imenujemo osnovna ali minimalna fluorescence temotno adaptiranega vzorca ( $F_0$ ). Ko list osvetlimo s saturacijskim žarkom, se fluorescentni signal za nekaj milisekund poveča, prejemniki elektronov PS II so reducirani in to imenujemo maksimalna fluorescence ( $F_m$ ). Razlika med osnovno in maksimalno je

variabilna fluorescenca ( $F_v$ ) (Schreiber in sod. 1995).  $F_m$  je sorazmerna s količino reakcijskih centrov v PS II, ki so zaprti zaradi stresa. Zmanjšanje  $F_m$  torej nakazuje zaprtje reakcijskih centrov in dejstvo, da je rastlina pod stresom. Povečanje  $F_0$  je značilno za svetlobne poškodbe, zmanjšanje pa odraža fotozaščito (Campbell in sod. 2003). Dejansko fotokemično učinkovitost PS II merimo pri danih svetlobnih razmerah in je manjša ali enaka potencialni, odvisno od razmer na rastišču.

#### 2.4.3.2 Izraba bikarbonata kot vira anorganskega ogljika

Glavne prilagoditve vodnih rastlin na življenje v vodi so povezane s fiksacijo  $\text{CO}_2$ . Čeprav so koncentracije anorganskega ogljika v vodi višje kot v zraku, je razpoložljivost prostega  $\text{CO}_2$  v vodnem okolju pogosto zmanjšana. Ogljik je v vodi prisoten kot prosti  $\text{CO}_2$ , bikarbonatni ( $\text{HCO}_3^-$ ) in karbonatni ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) ion. Karbonatno ravnotežje med posameznimi oblikami je odvisno od pH vode. Pri nizkem pH prevladuje prosti  $\text{CO}_2$ , pri nevtralnem bazičnem bikarbonatna oblika in pri bazičnem pH karbonatni ion. Vir ogljika, ki so ga rastline sposobne asimilirati, je pomemben dejavnik, ki vpliva na njihovo uspevanje v določenem vodnem okolju.

Rastline imajo mehanizme, s pomočjo katerih koncentrirajo anorganski ogljik za fotosintezo, poleg tega pa lahko uporabljajo tudi alternativne vire ogljika. Nekatere vrste lahko uporabljajo kot vir ogljika samo prosti ogljikov dioksid, zato so omejene na vode z nizko koncentracijo kalcija in nizko alkaliteto, kjer je v vodi dovolj prostega  $\text{CO}_2$ . Vrste, ki so sposobne jemati iz vode bikarbonat kot vir ogljika za fotosintezo, pa najdemo tudi v alkalnih vodah. Vodne rastline imajo tudi morfološke prilagoditve, ki omogočajo privzem ogljika in mineralov (Germ 2002).

Vodni makrofiti potrebujejo višje koncentracije  $\text{CO}_2$  za polno fotosintetiziranje kot kopenske rastline. Sposobnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  lahko predstavlja možnost za premagovanje pomanjkanja  $\text{CO}_2$  (Maberly in Spence 1989). V razmerah, kjer fotosintezo omejuje oskrba s  $\text{CO}_2$ , lahko izraba  $\text{HCO}_3^-$  skupaj z izrabo  $\text{CO}_2$  daje organizmom kompetitivno prednost pred organizmi, ki so v celoti odvisni od prostega  $\text{CO}_2$  (Prins in Elzenga 1989). Kljub vsemu je izraba izključno  $\text{CO}_2$  zadostna za uspešno podvodno rast mnogih amfibijskih

rastlin. Pri izrabi  $\text{CO}_2$  gre namreč za pasivni proces, ki ne vključuje porabe energije in je kot tak prednosten pred izrabo  $\text{HCO}_3^-$ , ki je energijsko precej potratna.

### 3 OBMOČJE IN PREDMET RAZISKAV

#### 3.1 KRAŠKI VODOTOKI NOTRANJSKEGA PODOLJA

Kraški vodotoki Notranjskega podolja režejo svoje struge skozi terciarne naplavine kraških polj in so med seboj povezani preko 38 km podzemnih poti (Habič 1987, Gams 1994). Kraška polja ležijo vzdolž idrijske tektonske prelomnice in vodotoki teh polj so med seboj povezani. Najbolj južno leži Babno polje, preko katerega teče Trebuhovica. Vode Trebuhovice se pokažejo zopet na površju v Loški dolini kot Obrh. Močnejši izvir je Veliki Obrh v bližini Vrhnik pri Ložu, Mali Obrh pa izvira pri vasi Kozarišče. Od ponorne jame Golobina do izvirov Obrha na Cerkniskem polju, sta le slaba dva kilometra podzemnega toka. V sušnem obdobju se na polju pokaže vijugava struga Stržena. Četrtilič priteka voda na površje v kraški dolini Rakov Škocjan kot potok Rak. Po treh kilometrih površinskega toka ponika Rak v Tkalci jami in pod površjem teče proti Planinskemu polju. Na njegovem robu, v Planinski jami, izvira Unica, ki se na severnem delu polja izgubi v podzemlje. Naslednica Unice je Ljubljaniča. Stranski krak porečja Ljubljaniče pa je reka Pivka, ki kot večina kraških vodotokov teče po površju le v deževnih obdobjih. V Postojnski jami se Pivka izgubi globoko v podzemlje. Še pod površjem se zlije z vodami Raka, potem pa skupaj, kot Unica, nadaljujeta tok proti izvirov Ljubljaniče pri Vrhniku (Reka sedmerih..., 2005).

Zaradi najbolj ugodnega stanja vodotokov smo rastline proučevali na Cerkniskem in Loškem polju.

##### 3.1.1 Cerkniško polje

Cerkniško polje je z vseh strani zaprta depresija z ravnim dnom in različno visokim in strmim obodom. Jugozahodni in severovzhodni obod sestavljata visoki kraški planoti, Javorniki in Bloke, kjer so pobočja povsod višja od 300-400 m. Prehodi med dnom polja in obodom so ponekod izraziti in zelo strmi, ponekod pa se dno počasi dviga in brez stopnje prehaja v pobočja ali stranske doline. Polje, to je celotna zaprta kotanja, meri okoli 38 km<sup>2</sup>, od česar je v resnici ravnega dna (ki ga občasno zalije najvišja voda jezera) okoli 27 km<sup>2</sup>



(Kranjc 2002a). V največjem obsegu je dolgo 10,5 km in široko 5 km in je največje jezero v Sloveniji. Največja globina jezera je okoli 10 metrov.

Glede na količino vode ima Cerknško jezero 80 % kraških in 15 % površinskih dotokov in tak je torej tudi delež jezerske vode. Glede na to, da nima nobenega površinskega odtoka in da je zajezitev, ki napravi jezero, v celoti kraške narave, je Cerknško jezero kljub deloma površinskemu dotoku, tipično kraško presihajoče jezero. Edini površinski in vsaj v zgornjem delu normalen (nekraški) dotok na Cerknško polje je Cerknščica (Kranjc 2002b). Jezero polnijo še številni kraški pritoki: Martinčšica, Grahovščica, Žirovniščica, Lipsenjščica, Mrzlek, Vršiči, ...

Kot pričetek nastajanja jezera lahko računamo tisti trenutek, ko se voda prične razlivati iz strug in začne zalivati najnižje dele dna polja. Tako stanje je lahko doseženo večkrat. Jezero v "običajnem obsegu", ko gladina obsega okoli 20 km<sup>2</sup>, se namreč pojavi običajno dvakrat letno, spomladi in pozno jeseni oz. pozimi. Zelo redko pa jezero preseže običajne okvire in takrat njegova površina meri dobrih 27 km<sup>2</sup>. Jezerska gladina hitreje narašča, kot upada. Ob močnejšem deževju se jezero običajno napolni v dveh do treh dneh. Ob površini okoli 23 km<sup>2</sup> in ob suši jezero odteka tri do štiri tedne. Jezero je najpogosteje zabeleženo v mesecih aprilu in maju ter decembru in januarju. Seveda pa jezerska gladina zaradi vremenskih razmer in značilnosti pritoka in odtoka niha. V zelo suhih letih lahko jezero izostane ali zamudi, še pogosteje pa se dogaja, da jezero sploh ne odteče popolnoma (Kranjc 2002b).

### **3.1.2 Loško polje**

Po vseh naravnih značilnostih spada Loška dolina med tipična kraška polja, vendar se po legi, obliki ter po vodnih razmerah precej razlikuje od sosednjih kraških polj v porečju Ljubljani.

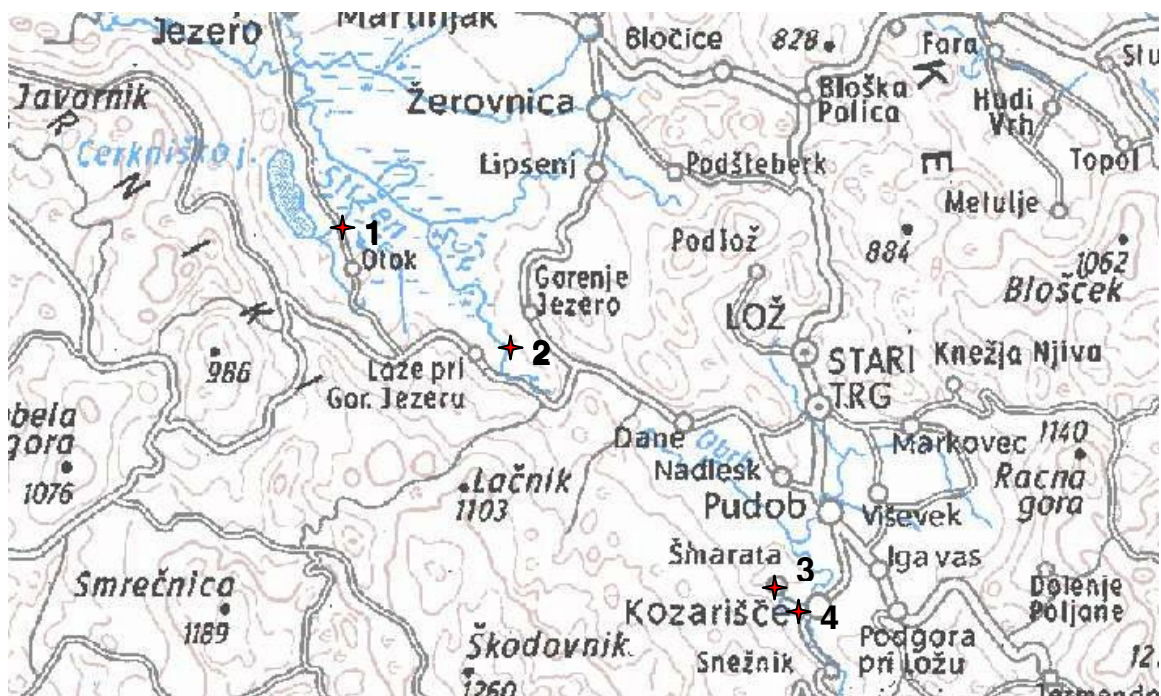
Loška dolina je z vseh strani zaprta kraška globel s precej ravnim, deloma poplavnim dnom, ki ga obdajajo višje kraške planote. Odprt in precej travnat in njivski svet se razteza na nadmorski višini med 570 in 590 m. Za nastanek in razvoj Loškega polja je podobno

kot na sosednjem Cerkniskem in Planinskem polju odločilnega pomena geološka zgradba (O Loški..., 2006).

Med kraškimi izviri je največji in edini res stalni izvir Veliki Obrh. Del visokih voda pa dobi Obrh tudi iz občasnih bruhalnikov pri Vrbanju in Suhadolci (O Loški..., 2006). Drugi izvir po velikosti je Mali ali Kozariški Obrh, ki ob nizkih vodah kmalu povsem presahne in podzemsko odteka naprej. Združeni Obrh je eden izmed sedmih pritokov Ljubljanice in ponika v jamo Golobina. V sušnem obdobju se voda izgubi v požiralnikih v strugi (Gams 1994).

### 3.2 VZORČNA MESTA

Meritve so potekale na štirih vzorčnih mestih, ki so bila izbrana na podlagi ustrežne številčne zastopanosti posamezne vrste in na podlagi trenutnega stanja vodostaja v vodnem telesu.



Slika 1: Zemljevid vzorčnih mest (1-vzorčno mesto v Zadnjem Kraju, 2-vzorčno mesto pred Gorenjim Jezerom, 3-vzorčno mesto pri Šmarati in 4-vzorčno mesto pri Kozariščah).

Vzorčno mesto v Zadnjem Kraju (1): Zadnji kraj je skoraj dva km dolg in 0,3 – 0,5 km širok zaliv. V njem se voda najdlje zadržuje, iz številnih estavel, skalnih razpok ter požiralnikov zadnja odteče, ob naraščanju jezera pa se iz tal in iz skalnega roba tudi najprej napolni. Lahko se zgodi, da se voda iz zelo naraslega Stržena prelije skozi Vrata v Zadnji kraj, še preden ga zalije kraška voda iz podzemlja. Kadar je jezero popolnoma suho, se gladina kraške talne vode pod dnom Zadnjega kraja zniža za vsaj 10-15 m. V severnem delu Zadnjega kraja so glavni požiralniki Gebno (z Veliko Skednenco), Zajčevke in Bobnarice. V tem delu je preko 200 manjših depresijskih oblik (preko en meter premera), od katerih so številne povezane s podzemljem. Tod prečka Zadnji kraj cel pas estavel. Kotel in podobne luknje v Zadnjem kraju so estavele takega tipa, v katerih se dviga in upada kraška talna voda (Kranjc, 2002b).

Vzorčno mesto pri Gorenjem jezeru (2): Iz vasi Gorenje Jezero vodi cesta, ki prečka potok Stržen. Stržen je »jezerski potok«, ki se napaja tudi z vodo (Obrh) iz Loške doline in se vije vse do Vodonosa v katerem se izgublja. Vode, ki se združijo v potok Stržen, dajejo skupaj do okoli 84 m<sup>3</sup>/s, a ob suši presahnejo (Kranjc, 2002b). Naše vzorčno mesto je zajemalo del potoka v okolici mosta, kjer je bila voda dokaj hitro tekoča in je dosegala višino okoli pol metra. Ker gre za strugo potoka, na tem delu voda tudi v sušnem obdobju ostane dalj časa.

Vzorčno mesto pri Šmarati (3): Mimo vasi Šmarata teče Mali Obrh, ki kot smo že omenili v sušnem delu leta običajno presahne. Za mostom pred vasjo se v poletnih mesecih naredi »rokav«, v katerem je voda precej stoječa in globoka od enega do metra in pol. V tem delu se voda obdrži dlje časa. Pred mostom pa je voda počasi tekoča in ne preseže pol metra. Substrat tega dela je kamnit in peščen.

Vzorčno mesto pri Kozariščah (4): Pri vasi Kozarišče izvira Mali Obrh, ki lahko v sušnem delu leta povsem presahne. Vzorčno mesto smo si izbrali pri mostu, ki vodi do gradu Snežnik. Tu je bila voda globoka približno 40 cm, mestoma tudi globlja. Dno je bilo večinoma zamuljeno in blatno.

### 3.3 PREDMET RAZISKAV

*Glyceria fluitans* L. – plavajoča sladika: spada v družino *Poaceae*. V sušnem delu leta, ko nivo vodne gladine upade, porašča širok pas na prehodu iz vode na kopno. Pojavlja se tako ob vodah kot tudi v plitvi stoječi ali pa tekoči vodi. Spomladi in jeseni se v tekočih vodah razvijejo sterilne oblike z dolgimi, plavajočimi listi, v stoječih vodah pa se lahko razvijejo tudi cvetoče oblike (Casper in Krausch 1980). Plavajoča sladika je splošno razširjena do raztresena tako v nižinskem kot montanskem pasu, redkokdaj višje od 600 m n.m.v. (Martinčičin sod., 1999). Spremljali smo jo na vzorčnem mestu pri Gorenjem jezeru, kjer je bila njena zastopanost precej velika.

*Oenanthe fistulosa* L. – navadni sovec: spada v družino *Apiaceae*. Poseljuje vodne jarke in močvirne travnike. Je splošno razširjen v subpanonskem območju in redko v dinarskem in predalpskem območju. Od pozne jeseni do pomladi se v 20 – 40 cm globoki vodi razvijejo nizke podvodne oblike s fino deljenimi listi. Poleti rastlina razvije steblo in liste nad vodno gladino (Casper in Krausch 1980). Navadni sovec smo spremljali na vzorčnem mestu pri vasi Kozarišče, kjer je v Malem Obrhu tvoril goste sestoje.

*Rorippa amphibia* (L.) Besser – prava potočarka: spada v družino *Brassicaceae*. Pojavlja se v jarkih in ob vodah, redkeje pa je prisotna tudi na mokrih mestih v gozdovih in sicer na bregovih voda. Poseljuje stoječe in redkeje počasi tekoče vode. V presihajočih vodnih sistemih je v času visoke vode lahko popolnoma potopljena. V nižinah se pojavlja raztreseno, v sredogorju pa v nižje ležečih dolinah kot redka, sicer ne raste (Martinčičin sod., 1999). Potopljene oblike najprej razvijejo pernato deljene in škrbinasto nazobčane liste, kasneje pa se nad vodo razvijejo nedeljeni in grobo narezani listi (Casper in Krausch 1980). Pravo potočarko smo spremljali na vzorčnem mestu pri vasi Šmarata.

*Sium latifolium* L. – širokolistna koščica: spada v družino *Apiaceae*. Poseljuje stoječe vode in nabrežja. Na dinarskem območju se pojavlja na Cerkniskem jezeru, drugače pa pogosteje na predalpskem območju. Spremljali smo jo v Zadnjem kraju, kjer tvori goste sestoje v katerih povsem prevladuje. Te sestoje lahko opredelimo kot združbo *Sium latifolium* (Martinčič, Leskovar 2002). Združba pokriva predele, kjer znaša največja

globina vode ena do dva metra in so dalj časa pokriti z vodo. Pri vodni obliki se sprva razvijejo zelo nežni, fino tri- do petkrat deljeni listi, ki se z zniževanjem vodostaja postopoma razvijejo v velike pernato razrezane, grobo nazobčane liste (Casper in Krausch 1980). Vegetativni razvoj se torej prične v vodi, cvetenje pa takoj, ko se nivo vode zniža.

## 4 METODE DELA

Raziskave so potekale od maja do oktobra 2005, v času izrazito "mokre" vegetacijske sezone. Vodostaj je bil ves čas visok, kar je oteževalo tvorbo zračnih poganjkov in zato smo analize opravili na rastlinah, ki so nam bile v določenem času sezone dostopne.

### 4.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

#### 4.1.1 Biokemijske analize

Na terenu smo nabrali rastline, vrsto *Glyceria fluitans* na vzorčnem mestu pri Gorenjem jezeu, vrsto *Oenanthe fistulosa* v Malem Obrhu pri vasi Kozarišče, vrsto *Rorippa amphibia* pred vasjo Šmarata in vrsto *Sium latifolium* na vzorčnem mestu v Zadnjem Kraju. Delali smo na desetih paralelkah. Postopek je bil enoten tako za vodne kot tudi za kopenske oblike rastlin.

Biokemijske analize smo izvajali v laboratoriju. Pri rastlinah s celimi listnimi ploskvami, smo s posameznega lista z luknjovrtom izrezali štiri vzorce z znano površino. Trije so služili za določanje vsebnosti barvil, en pa za določanje suhe mase rastline. Pri rastlinah s fino deljenimi listi, smo odrezali štiri približno enako velike koščke posameznega lista in vsakega stehali. Tudi tu so trije vzorci služili za določanje vsebnosti barvil, en pa za določanje suhe mase rastline.

Za določanje suhe mase rastline smo vzorce 24 ur sušili pri 105°C in nato na osnovi znanih površin vzorca lista in suhih mas izračunali specifično listno površino in specifično listno maso.

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

Klorofil *a* in *b* ter karotenoide smo določali po metodi, ki jo je opisal Lichtenthaler (2001). Vzorec rastlinskega lista iz vsake paralelke, smo strli v terilnici in ga ekstrahirali v 10 ml

100% acetona. Dobljeni ekstrakt smo prefiltrirali in nato s spektrofotometrom izmerili ekstinkcijo vzorca pri 470 nm, 645 nm in 662 nm.

Iz dobljenih ekstinkcij smo izračunali količino klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov na suho maso rastlin. Uporabili smo naslednje enačbe:

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

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

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

$c_{a/b}$  = koncentracija klorofila *a* oz. *b*

*E* = ekstinkcija pri izbrani valovni dolžini

*ss* = suha masa vzorca [g]

*V* = volumen ekstrakta [ml]

Iz vsebnosti fotosinteznih pigmentov v ekstrakcijskem mediju, njegove prostornine in znane suhe mase 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*).

#### 4.1.1.2 Antociani

Antociane smo določali po metodi, ki sta jo opisala Khare in Guruprasad (1993). Pripravljen rastlinski material smo strli v terilnici in ga ekstrahirali v 10 ml raztopine metanol : HCl (37%) = 99 : 1 (v/v). Dobljeni ekstrakt smo prefiltrirali in ga 24 ur pustili stati v temi pri temperaturi 3 – 5°C. Naslednji dan smo s spektrofotometrom izmerili ekstinkcijo vzorca pri 530 nm. Vrednosti smo po naslednji enačbi preračunali na suho maso in rezultat izrazili v relativnih enotah.

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

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

ss = suha masa vzorca [g]

V = volumen ekstrakta [ml]

#### 4.1.1.3 UV absorbirajoče snovi

Vsebnost UV-A in UV-B absorbirajočih snovi smo določali po metodi, ki jo je opisal Caldwell (1968). Homogenat rastlinskega materiala smo ekstrahirali v 10 ml raztopine metanol : H<sub>2</sub>O : HCl (37%) = 79 : 20 : 1 (v/v/v). Dobljeni ekstrakt smo prefiltrirali, mu odmerili volumen in ga za dalj časa shranili v zamrzovalnik. Kasneje smo ekstinkcijo merili s spektrofotometrom pri valovnih dolžinah od 280 nm do 400 nm, v intervalu 1 nm. Vsebnosti UV-A in UV-B absorbirajočih snovi smo preračunali na suho maso.

$$UV \text{ abs (relativna enota)} = I * R / ss * V \quad \dots(5)$$

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

R = razredčitev

ss = suha masa vzorca [g]

V = volumen ekstrakta [ml]

#### 4.1.2 Fiziološke analize

Na terenu smo fotokemično učinkovitost merili z modulacijskim fluorometrom (tip OS-500, OPTI-SCIENCES, Tyngsboro, MA, USA). Meritve smo opravili v opoldanskem času ob sončnih dneh, ko je vrednost gostote fotonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja (PPFD) presegala 1200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Jakost sevanja smo ves čas spremljali s tipalom za PAR priključenim na datalogger (LI 1000, Li-Cor, Lincoln, ZDA). V času izvajanja meritev fotokemične učinkovitosti smo na rastišču ves čas spremljali tudi ostale



abiotske dejavnike. Temperatura zraka se je bila med 25-30°C, relativna zračna vlaga pa 30-45 %.

Na vodnih in kasneje kopnih oblikah rastlin smo merili fluorescenco klorofila *a* fotosistema II (PS II). S pomočjo fluorometra OS-500 smo merili potencialno ( $F_v/F_m$ ) in dejansko fotokemično učinkovitost (yield) ter jakost elektronskega transporta (ETR).

#### 4.1.2.1 Merjenje potencialne fotokemične učinkovitosti

Potencialno fotokemično učinkovitost PS II ( $F_v/F_m$ ) smo merili na listih, ki smo jih za 15-20 minut zatemnili in nato osvetlili s saturacijskim pulzom bele svetlobe (PPFD  $\approx$  8000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; trajanje 0,8 s). Na ta način lahko izmerimo maksimalno fluorescenco temotno adaptiranega vzorca ( $F_m$ ). Na zatemnjenem listu pa izmerimo signal, ki ga imenujemo minimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca ( $F_0$ ). Razlika med  $F_m$  in  $F_0$  je variabilna fluorescenca ( $F_v$ ). Razmerje  $F_v/F_m$  je ustrezna meritev potencialne zmogljivosti PS II in pove ali je rastlina zaradi različnih dejavnikov pod stresom. Razmerje od 0.8 – 0.833 kaže da rastline niso pod stresom.

#### 4.1.2.2 Merjenje dejanske fotokemične učinkovitosti

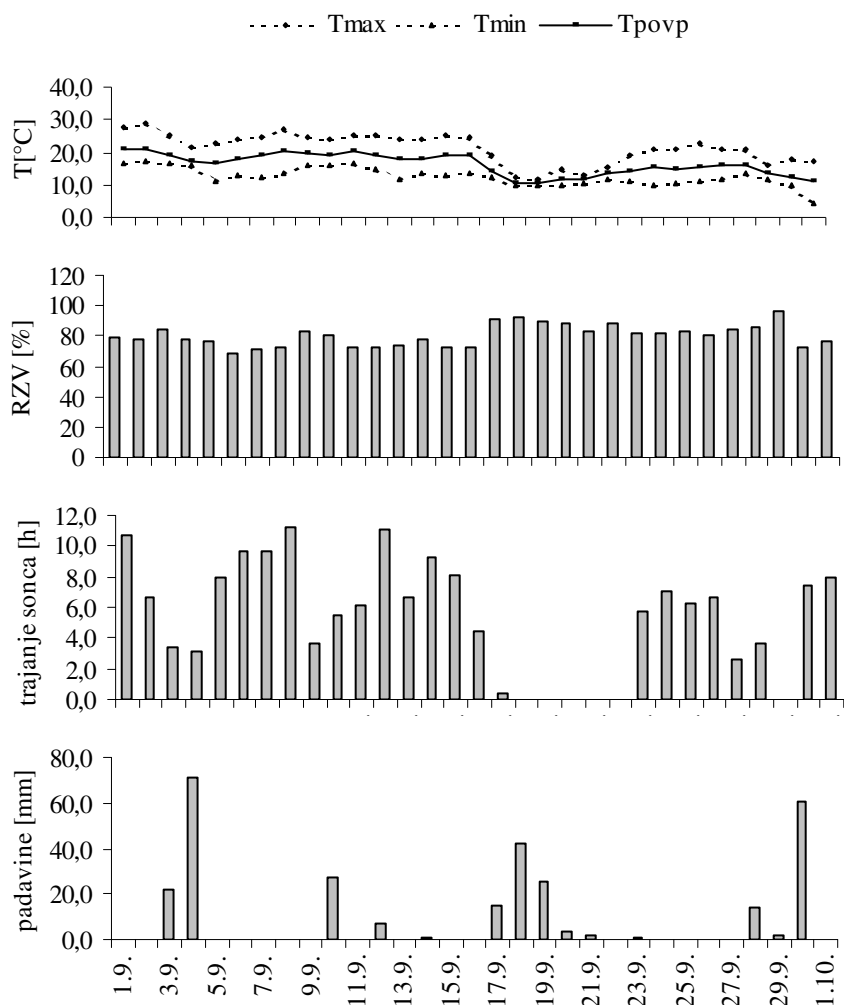
Dejansko fotokemično učinkovitost PS II (Y) smo merili pri danih svetlobnih razmerah. Na vzorčni list smo pritrdili ščipalko, ki je omogočala osvetlitev lista pod 60° naklonom. Liste smo osvetlili s saturacijskim pulzom bele svetlobe (PPFD  $\approx$  9000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; trajanje 0,8 s). Saturacijski pulz sproži redukcijo prejemnikov elektronov v PS II. Dejansko fotokemično učinkovitost izražamo kot yield (Y), to je količnik variabilne ( $F_{ms}-F_s$ ) in maksimalne ( $F_{ms}$ ) fluorescence osvetljenega vzorca. Izkoristek (Y) je parameter, ki nam pove, kakšen je dejanski proces fotosinteze v razmerah, ki jim je izpostavljena rastlina v naravi.

#### 4.1.2.3 Jakost elektronskega transporta (ETR)

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

#### 4.2 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST

S simulacijo presihanja smo ugotavljali, kakšen je fiziološki odziv proučevanih rastlin ob postopnem izsuševanju. Na vzorčnih mestih smo nabrali vodne oblike vrst *Oenanthe fistulosa*, in *Rorippa amphibia*, vsake po deset rastlin. Drugi dve vrsti *Glyceria fluitans* in *Sium latifolium* zaradi visokega vodostaja nista bili dostopni. Rastline smo na terenu presadili v korita napolnjena s substratom iz njihovega naravnega rastišča in izmerili fotokemično učinkovitost. Zaradi lažjega spremljanja poskusa smo korita z rastlinami prepeljali v Ljubljanski botanični vrt. Nato smo vsakih nekaj dni, odvisno od vremena, merili fotokemično učinkovitost ( $F_v/F_m$ , yield in ETR) in spremljali časovno pojavljanje in številčnost novih rastiških oblik pri vsaki posamezni vrsti. Meritve smo opravljali na 10 paralelkah, najprej na vodnih listih, ko pa so ti propadli in so se razvili novi zračni listi, smo meritve nadaljevali na le-teh. Sočasno smo merili tudi ostale abiotске dejavnike: temperaturo zraka, relativno zračno vlažnost ter jakost sevanja. Iz Agencije republike Slovenije za okolje smo kasneje pridobili še podatke o količini padavin, trajanju sončevega obsevanja, relativni zračni vlagi (RZV) ter minimalni, maksimalni in povprečni dnevni temperaturi ( $T_{max}$ ,  $T_{min}$ ,  $T_{povp}$ ) zraka za obdobje opazovanja.



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

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

Po deset vodnih poganjkov vrst *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa*, *Rorippa amphibia* in *Sium latifolium* smo nabrali na terenu in jih v laboratoriju potopili v plastenke s trdo oziroma mehko vodo, vsaka je tako obsegala pet paralelk. Plastenke smo za namen poskusa ustrezno priredili. Mehko vodo smo si pripravili s prekuhavanjem, tako da se je karbonat oboril, kot trdo vodo pa smo uporabili vodovodno vodo. S konduktometrom smo izmerili električno prevodnost. Prevodnost prekuhane vode je bila skoraj za polovico manjša od neprekuhane. Obe vodi smo pred merjenjem prefiltrirali, da smo odstranili morebitne karbonatne delce.

Poskus smo izvajali ob 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. Zagotovili smo, da v plastenke ni prihajal zrak iz okolice in da se temperatura vode v plastenkah ni povečevala. Konstantnost temperature smo dosegli s stalnim hlajenjem v tekoči vodi (potok Glinščica). Tekom dneva smo v zaporednih intervalih merili posamezne parametre. Prevodnost vode v plastenkah s konduktometrom, pH s pH-metrom, vsebnost kisika v vodi ter nasičenost s kisikom z oksimetrom, temperaturo vode in zraka s termometrom in jakost sevanja z dataloggerjem.

Na koncu poskusa smo izmerili še fotokemično učinkovitost ter rastline dali sušiti za 24 ur na  $105^{\circ}\text{C}$ , da smo kasneje lahko izračunali suho maso rastlin, ki je potrebna za oceno fotosinteze ( $\text{mg O}_2 \text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ).

#### 4.4 STATISTIČNA OBDELAVA

Biokemijske in fiziološke analize smo izvajali pri desetih paralelkah, poskus presihanja pa na petih paralelkah. Iz rezultatov smo izračunali povprečja in standardne deviacije. Predvidevali smo, da so podatki iz narave normalno porazdeljeni. Značilne razlike v aritmetičnih sredinah med vodnimi in kopenskimi oblikami rastlin ter pri poskusu 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.

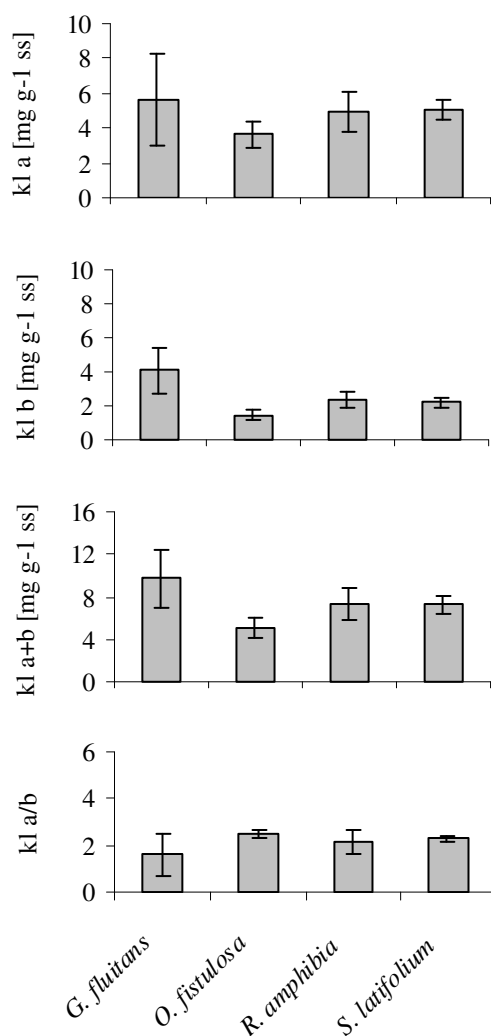
Verjetnost značilnih razlik smo označili kot: \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* $p \leq 0,001$ . Statistično obdelavo smo naredili s programom SPSS for Windows 13.0.

## 5 REZULTATI

### 5.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

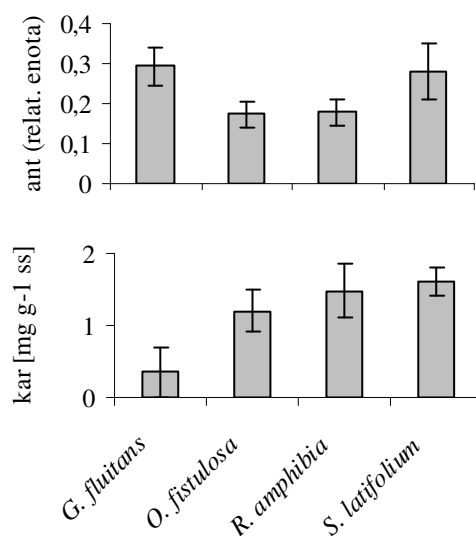
#### 5.1.1 Biokemijske analize

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



Slika 3: Vsebnost klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*), klorofilov *a+b* (kl *a+b*) in razmerje klorofilov *a/b* (kl *a/b*) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.

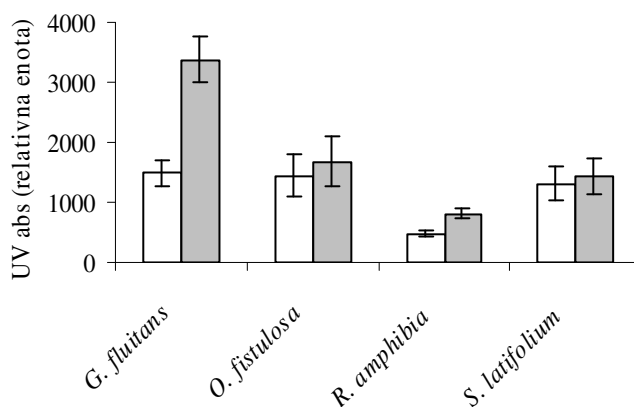
Proučevane rastline vsebujejo več klorofila *a* kot klorofila *b*. Največ kl *a* vsebuje vrsta *Glyceria fluitans*, sledita ji *Sium latifolium* in *Rorippa amphibia*, pri katerih je razlika v vsebnosti skoraj zanemarljiva, najmanjše vrednosti dosega vrsta *Oenanthe fistulosa*. Enako zaporedje proučevanih rastlin se pojavi tudi pri vsebnosti kl *b* in pri skupni vrednosti kl *a* in kl *b*. Razmerje med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*) je najvišje pri vrsti *Oenanthe fistulosa*, sledita vrsti *Sium latifolium* in *Rorippa amphibia* in nazadnje *Glyceria fluitans*.



Slika 4: Vsebnost antocianov (ant) in karotenoidov (kar) v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.

Največ antocianov vsebujejo poganjki vrste *Glyceria fluitans* in *Sium latifolium*. Razlika v količini antocianov med vrstama je zanemarljiva. Nekoliko nižjo vsebnost antocianov v poganjkih imata vrsti *Rorippa amphibia* in *Oenanthe fistulosa*, ki se po količini antocianov skoraj ne razlikujeta. Vsebnost karotenoidov je najvišja pri vrsti *Sium latifolium*, sledi *Rorippa amphibia*, nato *Oenanthe fistulosa* in na zadnjem mestu kot vrsta z občutno manjšo količino karotenoidov *Glyceria fluitans*.

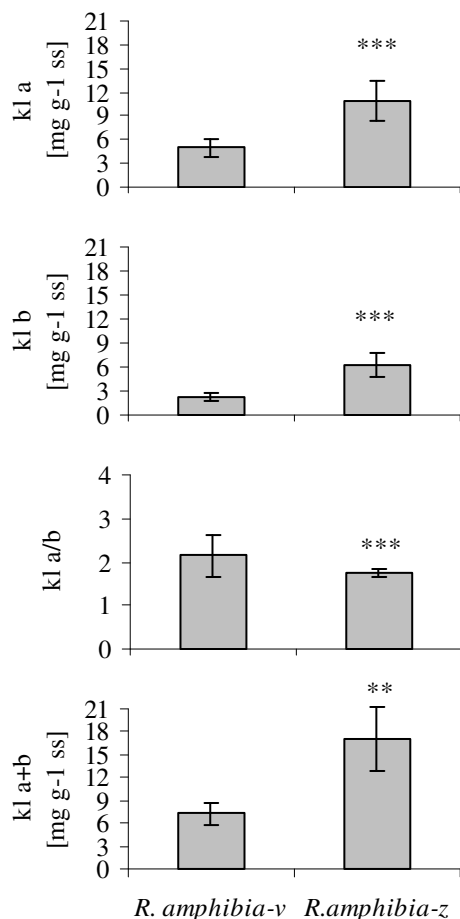
### 5.1.1.2 Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin



Slika 5: Količina UV-B (□) in UV-A (■) absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D.

Vse proučevane rastline vsebujejo manj UV-B kot UV-A absorbirajočih snovi, izraženih na suho maso vzorca. Razlika je največja pri vrsti *Glyceria fluitans*. Vrste *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa* in *Sium latifolium* vsebujejo skoraj enako količino UV-B absorbirajočih snovi, dočim *Rorippa amphibia* precej manj. Največ UV-A absorbirajočih snovi smo izmerili pri vrsti *Glyceria fluitans*, sledita *Oenanthe fistulosa* in *Sium latifolium* z medsebojno podobnimi vrednostmi in *Rorippa amphibia* z najmanjšo izmerjeno vrednostjo UV-A absorbirajočih snovi.

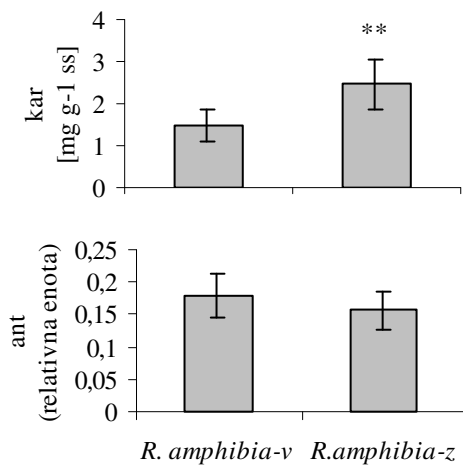
### 5.1.1.3 Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste *Rorippa amphibia*



Slika 6: Vsebnost klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*), klorofilov *a+b* (kl *a+b*) in razmerje klorofilov *a/b* (kl *a/b*) v vodnih (*R. amphibia-v*) in zračnih (*R. amphibia-z*) poganjkih vrste *Rorippa amphibia*;  $n = 10$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (\*\*\*  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ).

Vsebnost klorofila *a* (kl *a*), klorofila *b* (kl *b*) in skupna vrednost klorofilov *a* in *b* (kl *a+b*) je bila pri zračnih poganjkih vrste *Rorippa amphibia* značilno višja kot pri vodnih poganjkih. Razmerje med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*) pa je bilo pri zračnih oblikah značilno manjše kot pri vodnih.



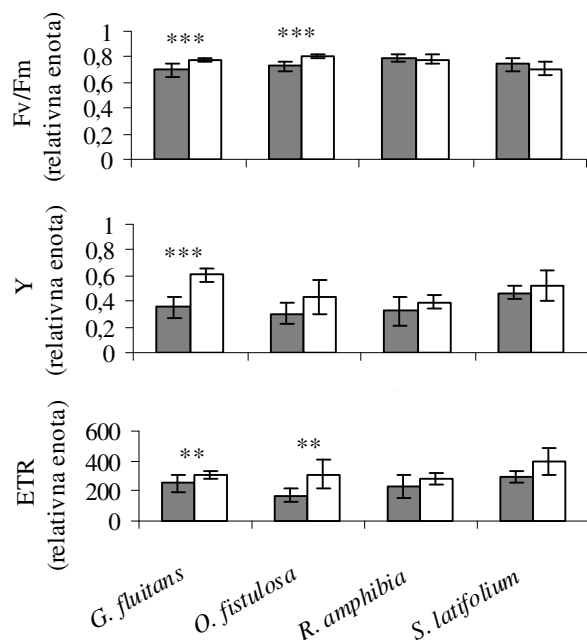


Slika 7: Vsebnost antocianov (ant) in karotenoidov (kar) v vodnih (*R. amphibia-v*) in zračnih (*R. amphibia-z*) poganjkih vrste *Rorippa amphibia*; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (\*\*\* p ≤ 0,001, \*\* p ≤ 0,01, \* p ≤ 0,05).

Zračni poganjki vrste *Rorippa amphibia* imajo značilno večje vsebnosti karotenoidov (kar) kot vodni poganjki, pri vsebnosti antocianov (ant) značilnih razlik med oblikama ni.

## 5.1.2 Fiziološke analize

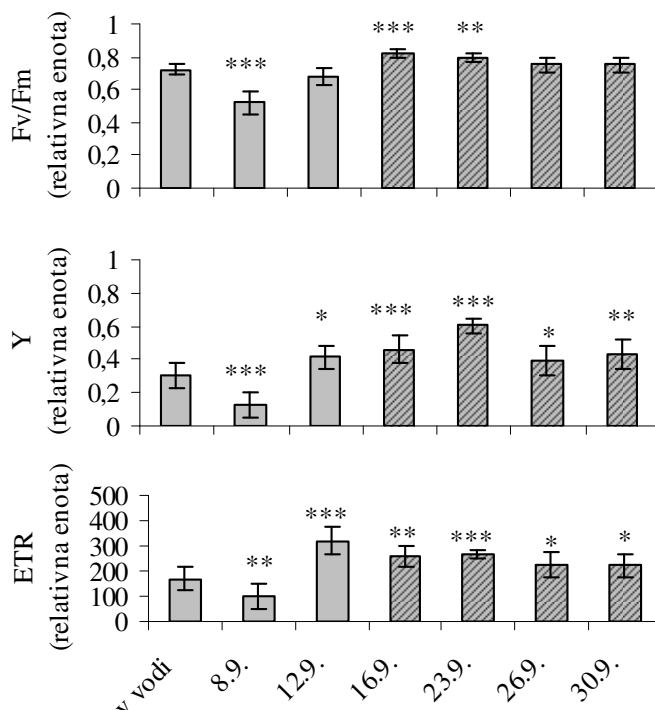
### 5.1.2.1 Fotokemična učinkovitost



Slika 8: Primerjava potencialne fotokemične učinkovitosti PS II (Fv/Fm), dejanske fotokemične učinkovitosti PS II (Y) in jakosti elektronskega transporta (ETR) vodnih (■) in zračnih (□) poganjkov proučevanih rastlin; n = 10; povprečna vrednost ± S.D. Rezultati testa ANOVA so predstavljeni kot zvezdice nad stolpci, kjer so se kazale značilne razlike (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ).

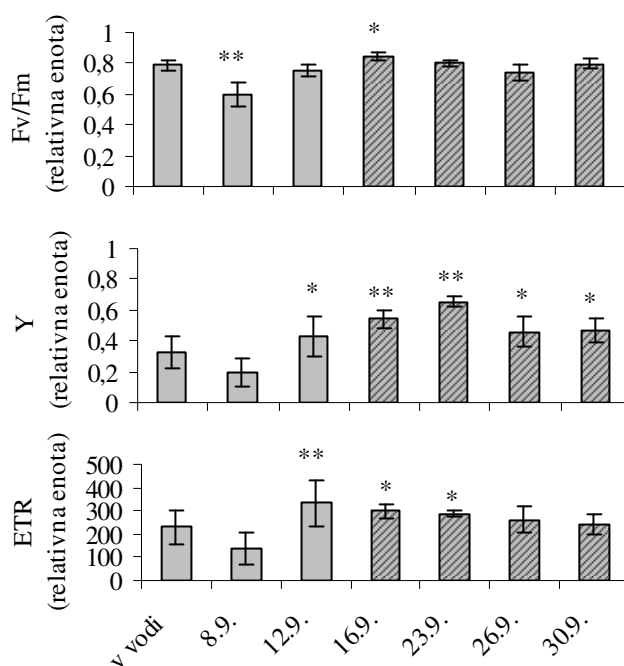
Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PS II (Fv/Fm) so bile pri vseh proučevanih rastlinah bolj ali manj enotne in dokaj blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83. Potencialna fotokemična učinkovitost se je med vodnimi in zračnimi listi vrst *Glyceria fluitans* in *Oenanthe fistulosa* značilno razlikovala, pri vrstah *Rorippa amphibia* in *Sium latifolium* pa značilnih razlik med listi ni. Pri slednjih so imeli listi vodnih poganjkov višjo potencialno fotokemično učinkovitost kot listi zračnih poganjkov, pri vrstah *Glyceria fluitans* in *Oenanthe fistulosa* pa nižjo. Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II (Y) so bile pri zračnih listih vseh proučevanih vrst višje kot pri vodnih listih, vendar so se značilne razlike pokazale samo pri vrsti *Glyceria fluitans*. Trendu dejanske fotokemične učinkovitosti so sledile tudi vrednosti ETR, kjer pa so se značilne razlike pokazale tudi pri vrsti *Oenanthe fistulosa*.

## 5.2 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST



Slika 9: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti in ETR v času poskusa pri vrsti *Oenanthe fistulosa*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvirnim stanjem (\*\*\*  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Sivi stolpci prikazujejo meritve na vodnih listih, šrafirani stolpci pa meritve na novih zračnih listih.

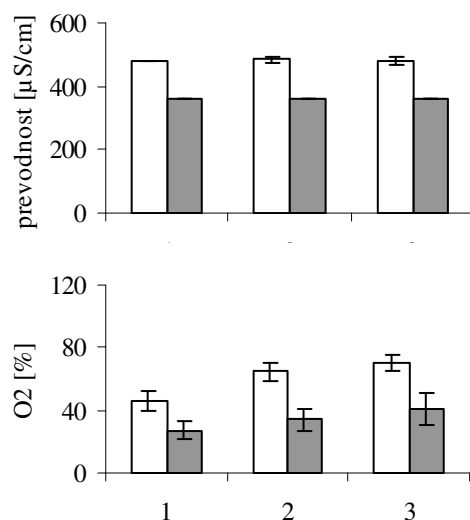
Začetno stanje grafa (vodni) predstavlja rezultate izmerjene pri vodnih oblikah rastlin v naravnem habitatu. Naslednji stolpec (8.9.) prikazuje rezultate meritev, ki so bile opravljene neposredno po presaditvi rastlin v korita. Pri vrsti *Oenanthe fistulosa* se je potencialna fotokemična učinkovitost (Fv/Fm) takoj po presaditvi zmanjšala. Še večje zmanjšanje je prisotno pri dejanski fotokemični učinkovitosti (Y) in pri vrednostih ETR. Že z naslednjim merjenjem so se vse vrednosti dvignile in nato postopoma dosegle končne vrednosti; Fv/Fm pri četrtem merjenju, Y pri petem merjenju ter ETR pri tretjem merjenju. Kasneje so začele vrednosti vseh treh parametrov upadati. Vrednosti Fv/Fm so se od vrednosti začetnega stanja značilno razlikovale v drugem, četrtem in petem merjenju. Vrednosti Y in ETR pa so se od začetnega stanja značilno razlikovale pri vseh meritvah.



Slika 10: Spreminjanje fotokemične učinkovitosti in ETR v času poskusa pri vrsti *Rorippa amphibia*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D. Rezultati Mann-Whitney testa so predstavljeni kot zvezdice nad dnevi, kjer so se kazale značilne razlike v primerjavi z izvirnim stanjem (\*\*\*)  $p \leq 0,001$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , \*  $p \leq 0,05$ ). Sivi stolpci prikazujejo meritve na vodnih listih, šrafirani stolpci pa meritve na novih zračnih listih.

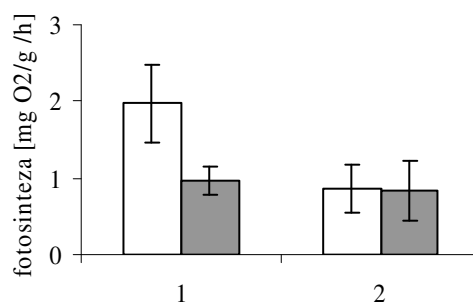
Tudi pri vrsti *Rorippa amphibia* je takoj na začetku prišlo do močnega upada vseh vrednosti (Fv/Fm, Y, ETR) in kasneje do njihovega ponovnega naraščanja. Razmerje Fv/Fm je doseglo maksimum pri četrtem merjenju, vrednosti Y so naraščale bolj postopoma in maksimum dosegle pri petem merjenju, ETR pa že pri tretjem. Po doseženem višku so začele vrednosti vseh treh parametrov upadati. Vrednosti Fv/Fm so se značilno razlikovale od začetnega stanja pri drugem in četrtem merjenju, vrednosti Y so bile značilno različne pri vseh razen pri prvem merjenju in vrednosti ETR pri tretjem, četrtem in petem merjenju.

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



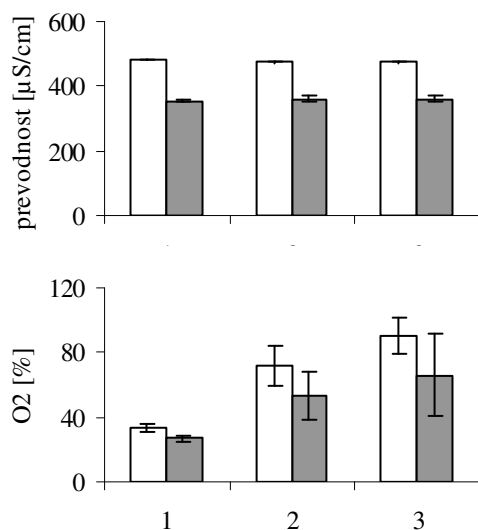
Slika 11: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v trdi (□) in mehki (■) vodi v času prve, druge in tretje meritve pri vrsti *Oenanthe fistulosa*; n = 5; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Prevodnost vode se tako v trdi kot v mehki vodi ves čas meritev ni spreminjala. V mehki vodi je bila prevodnost precej nižja kot v trdi. Nasičenost vode s kisikom se je v mehki in trdi vodi ves čas poskusa povečevala, v trdi vodi je bila višja kot v mehki.



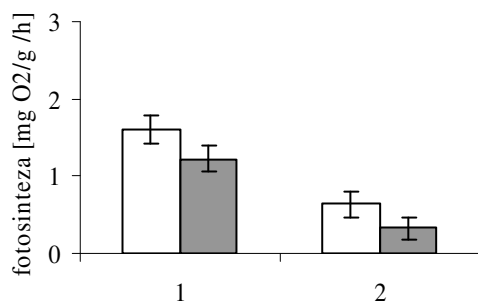
Slika 12: Fotosintezna aktivnost v trdi (□) in mehki (■) vodi v času med meritvami pri vrsti *Oenanthe fistulosa*; n = 5; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Fotosintezna aktivnost vrste *Oenanthe fistulosa* se je v času poskusa zmanjšala v obeh paralelnih poskusih. V trdi vodi se je aktivnost zmanjšala več kot za polovico, v mehki vodi pa je ostala skoraj enaka.



Slika 13: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v trdi ( $\square$ ) in mehki ( $\blacksquare$ ) vodi v času prve, druge in tretje meritve pri vrsti *Glyceria fluitans*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Prevodnost vode je bila v trdi in mehki vodi ves čas enaka. V mehki vodi je bila prevodnost precej nižja kot v trdi. Nasičenost vode s kisikom je bila v trdi vodi višja kot v mehki, v obeh paralelkah pa se je ves čas poskusa povečevala.



Slika 14: Fotosintezna aktivnost v trdi ( $\square$ ) in mehki ( $\blacksquare$ ) vodi v času med meritvami pri vrsti *Glyceria fluitans*;  $n = 5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  S.D.

Fotosintezna aktivnost vrste *Glyceria fluitans* se je v času poskusa zmanjšala tako v trdi kot v mehki vodi in sicer v obeh primerih več kot za polovico.

## 6 RAZPRAVA IN SKLEPI

### 6.1 PRIMERJAVA VODNIH IN ZRAČNIH POGANJKOV

#### 6.1.1 Biokemijske analize

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

Amfibijske vrste, glede na rezultate različnih avtorjev, kažejo veliko variabilnost v vsebnosti klorofila (Germ in Gaberščik 2003). Tudi vodni listi proučevanih rastlin so kazali precejšnjo raznolikost v skupni vsebnosti klorofilov *a* in *b*, izraženih na suho maso, kar je najverjetneje posledica spremenljivih razmer v okolju ter razlik med posameznimi vrstami. Največjo vsebnost klorofilov *a* in *b*, izraženih na suho maso, je imela vrsta *G. fluitans*. Tak rezultat je verjetno posledica precej drugačne rastne oblike, saj so dolgi in trakasti plavajoči listi te vrste izpostavljeni višjim vrednostim sevanja kot listi ostalih potopljenih vrst. Izpostavljenost večjemu sevanju omogoča večjo fotosintezno aktivnost in s tem se posredno poveča potreba po fotosinteznih barvilih (Maberly in Spence 1989).

Vse proučevane rastline razen vrste *G. fluitans*, so imele podobne vrednosti razmerja med klorofiloma *a* in *b* (kl *alb*) in sicer med 2 in 3. Lichtenthaler in Buschman (2001) pravita, da je razmerje med klorofiloma *a* in *b* pokazatelj prilagojenosti fotosinteznega aparata na svetlobne razmere. Iz tega lahko sklepamo, da vse proučevane vrste, razen vrste *G. fluitans*, rastejo v podobnih svetlobnih razmerah.

Vsebnosti antocianov in karotenoidov, izražene na suho maso vzorca, so variirale med vrstami. Pomožna fotosintezna barvila služijo kot dodaten sprejemnik svetlobe in imajo pomembno vlogo pri zaščiti pred poškodbami zaradi UV-B sevanja. Izpostavljanje listov ultravijolični svetlobi pospeši produkcijo antocianov (Close in Beadle 2003). Več antocianov smo izmerili pri vrstah *G. fluitans* in *S. latifolium*, kar je glede na njuno rastno obliko oziroma habitus tudi pričakovati. Plavajoči listi vrste *G. fluitans* so izpostavljeni močnemu sevanju in zato potrebujejo več zaščitnih snovi. Vrsta *S. latifolium* pa je rasla

posamezno in bila kljub fino deljenim listom ravno tako izpostavljena nekoliko večjemu sevanju. Vrsti *O. fistulosa* in *R. amphibia* sta rasli v gostih sestojih, kjer prihaja do velikega senčenja in posledično je potreba po zaščitnih snoveh manjša.

#### 6.1.1.2 Vsebnost UV absorbirajočih snovi v vodnih poganjkih proučevanih heterofilnih amfibijskih rastlin

UV absorbirajoče snovi se navadno nahajajo v epidermidi in preprečujejo prodiranje UV žarkov v mezofil, kar ščiti rastlino pred poškodbami (Rozema in sod. 2002). Vsebnost in vrsta UV-B absorbirajočih snovi je odvisna od vrste rastline in stopnje UV-B sevanja (Germ in sod. 2002).

Vsebnost zaščitnih snovi v listih rastlin lahko povežemo z obliko listov, habitusom rastline in tvorbo sestojev. Najmanj UV absorbirajočih snovi smo izmerili pri vrsti *R. amphibia*, ki je rasla v gostem sestoju ter v primerjavi z ostalimi vrstami v globlji vodi. Stopnja UV sevanja je bila pri tej vrsti verjetno najnižja, zato je dobljeni rezultat pričakovan. Tudi vrsti *O. fistulosa* in *S. latifolium* nista vsebovali večje količine UV absorbirajočih snovi. Poleg tega, da ima vrsta *O. fistulosa* fino deljene liste, ki prestrezajo manjše količine sevanja, je v Velikem Obrhu tvorila zelo goste sestoje, kar je verjetno povzročilo senčenje listov med sabo. Največ UV absorbirajočih snovi smo izmerili pri vrsti *G. fluitans*, kar je v skladu z našimi pričakovanji. Plavajoči in dolgi listi so namreč izpostavljeni močnemu sevanju in zato je večja količina zaščitnih snovi nujno potrebna.

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 (Day in Neale 2002).



### 6.1.1.3 Primerjava vsebnosti fotosinteznih barvil v vodnih in zračnih poganjkih vrste *Rorippa amphibia*

Meritve na vodnih poganjkih smo izvajali v naravnem habitatu, v času ko so bile rastline potopljene. Na zračnih poganjkih smo meritve izvajali po končanem poskusu presihanja. Tekom poskusa presihanja so rastline že razvile popolnoma razvite zračne liste.

Vrsta *R. amphibia* je imela v zračnih listih značilno višje vsebnosti klorofilov *a* in *b* kot v vodnih listih. Razlike v sevalnem okolju so bile očitno dovolj velike, da so izvale značilne razlike v vsebnosti fotosinteznih barvil. Kopenski listi učinkoviteje sprejemajo hranila ter CO<sub>2</sub> kot vodni in so izpostavljeni višjim vrednostim sevanja (Maberly in Spence 1989). To omogoča višjo fotosintezno aktivnost in posredno poveča potrebo po fotosinteznih barvilih (Šraj 2007). Enríquez in Sand-Jensen (2003) po drugi strani ugotavljata, da lahko tudi potopljeni listi nekaterih amfibijskih rastlin zelo učinkovito sprejemajo svetlobno energijo, kljub nižji vsebnosti fotosinteznih barvil v primerjavi z zračnimi listi.

Razmerje klorofila *a* in *b* je bilo pri vodnih in kopenskih poganjkih vrste *R. amphibia* značilno različno. Razmerje je bilo višje pri vodnih poganjkih. Podobne rezultate sta pri vrsti *Lobelia cardinalis* dobila Nielsen in Nielsen (2006), ki ugotavljata, da razmerje med klorofiloma ni nujno odvisno od sevalnih razmer. Vodni in zračni primerki, ki so rasli v enakih sevalnih razmerah, so se namreč značilno razlikovali med klorofiloma *a* in *b*.

Vsebnosti karotenoidov, izražene na suho maso snovi, so bile v zračnih listih značilno višje kot v vodnih listih. Karotenoidi lahko delujejo kot dodatni sprejemnik energije ali pa ščitijo rastlino pred poškodbami zaradi UV sevanja. Kopenske rastline prejmejo 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 (Day in Neale 2002). Meritve proučevane vrste smo opravljali v dokaj globoki vodi, čemur ustreza tudi rezultat.

Vsebnosti antocianov, ki dopolnjujejo vlogo karotenoidov, so bile v vodnih in zračnih listih približno enake. Razpoložljivost svetlobe je v vodi, zaradi odboja od površine in

atenuacije svetlobe v vodnem stolpcu, pogosto zmanjšana v primerjavi z zrakom (Nielsen 1993). Vodne rastline običajno potrebujejo manj zaščitnih snovi kot kopenske rastline.

## 6.1.2 Fiziološke analize

### 6.1.2.1 Fotokemična učinkovitost

Spremembe vodostaja večinoma nimajo nepovratnega vpliva na fotokemično učinkovitost rastlin, ki rastejo v spremenljivih razmerah (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005). Na PS II lahko negativno delujejo drugi dejavniki, ki so povezani s presihajočim vodnim režimom. To so povišana temperatura in suša (Colom in Vazana 2003), fotoinhibicija (Campbell in sod. 2003), UV-B sevanje (Germ in sod. 2002) in najverjetneje tudi razpoložljivost CO<sub>2</sub> (Šraj 2007).

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PS II so bile pri večini vodnih in kopenskih primerkih visoke in niso bistveno odstopale od teoretičnega maksimuma, (0,83), zato ne moremo govoriti o poškodbah PS II, ki se pojavijo v stresnih razmerah. Visoka potencialna fotokemična učinkovitost je odražala nemoteno delovanje vodnih in kopenskih primerkov. Šele vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti, manjše od 0,72, odražajo fotooksidativne poškodbe PS II, ki se pojavijo v stresnih razmerah (Critchley 1998). Pri nobeni vrsti in rastni obliki vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti niso bile nižje od 0,72, kar pomeni, da presihanje ne povzroča nepovratnih poškodb fotosinteznega aparata, ki bi se lahko pojavile ob dovolj velikem stresu.

Dejanska fotokemična učinkovitost PS II je bila pri vseh amfibijskih rastlinah relativno nizka, kar povezujemo s prisotnostjo prehodnega stresa (Schrieber in sod. 1995). Razlikovala se je med rastlinami in ravnimi oblikami, kar kaže na različne stopnje prehodnega stresa. Tudi vrednosti ETR so se razlikovale med vrstami in ravnimi oblikami. Pri vodnih oblikah je bila dejanska fotokemična učinkovitost nižja kot pri kopenskih oblikah, pri vrsti *G. fluitans* tudi značilno nižja. Podobne rezultate navajata tudi Šraj-Kržič in Gaberščik (2005). Verjetna je razlaga, da je vodno okolje za primarno produkcijo amfibijskih rastlin manj ugodno kot kopno. Vrednosti sevanja so v vodi nižje, difuzijska

upornost za pline je višja, sprejem hranil pa je otežen (Maberly in Spence 1989), kar se posredno odraža v nižji dejanski fotokemični učinkovitosti. Tudi fotosinteza vodnih listov, ocenjena kot ETR, je bila nižja od zračnih listov.

## 6.2 VPLIV PRESIHANJA NA FOTOKEMIČNO UČINKOVITOST

Hitra sprememba habitata je povzročila hiter upad fotokemične učinkovitosti, saj so potopljeni listi manj prilagojeni na kopenske razmere in na kopnem ne morejo biti tako učinkoviti kot v vodi. Po vsej verjetnosti je za hiter upad kriv tudi prehodni stres ob presajanju iz enega habitata v drugega. Pri drugem merjenju po presaditvi so vrednosti fotokemične učinkovitosti narasle, čeprav se zračni listi še niso razvili. To lahko pomeni, da so vodni listi sposobni aktivnosti tudi na kopnem in se njihova funkcija ohrani vsaj toliko časa, dokler se ne razvijejo novi zračni listi. Med četrtem in osmim dnevom po presahnitvi so se pri obeh proučevanih vrstah začeli razvijati zračni listi, vodni pa so postopoma propadli. Fotokemična učinkovitost zračnih listov je dokaj hitro narasla in kasneje začela rahlo upadati. Vrednosti  $F_v/F_m$  so bile ob koncu poskusa pri obeh proučevanih vrstah *O. fistulosa* in *R. amphibia*, približno enake kot pri vodnih poganjkih, vrednosti  $Y$  in ETR pa celo nekoliko višje kot pred presahnitvijo. To lahko pomeni, da so primerki obeh vrst na presihanje dobro prilagojeni.

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 Gaberščik 2005).

## 6.3 NIVO FOTOSINTEZNE AKTIVNOSTI V VODI Z RAZLIČNO TRDOTO

Glavne prilagoditve vodnih rastlin na življenje v vodi so povezane s fiksacijo  $\text{CO}_2$ . Čeprav so koncentracije anorganskega ogljika v vodi višje kot v zraku, je razpoložljivost prostega  $\text{CO}_2$  v vodnem okolju pogosto zmanjšana (Maberly in Spence 1989). Sposobnost izrabe  $\text{HCO}_3^-$  predstavlja napredno fiziološko prilagoditev predvsem na življenje v vodi z visokim pH (Sand-Jensen in sod. 1992), kar daje nekaterim rastlinam kompetitivno prednost.

Sposobnost izrabe posamezne oblike ogljika ne deluje po principu »vse ali nič«. Prisoten je zvezni prehod pri katerem nekatere rastline za asimilacijo ogljika uporabljajo izključno  $\text{CO}_2$ , druge pa se skoraj popolnoma zanašajo na izrabo  $\text{HCO}_3^-$ . Sposobnost izrabe se lahko razlikuje znotraj iste vrste ali pa celo med različnimi fotosintezni organi iste rastline. Učinkovitost izrabe bikarbonata je v tesni povezavi z vplivi okoljskih dejavnikov v času rastne sezone.  $\text{HCO}_3^-$  privzem lahko poteka le pri visokem pH (Prins in Elzenga 1989). Ta se v vodotokih podnevi viša zaradi fotosinteze.

Sand-Jensen in sod. (1992) so predvidevali, da amfibijske rastline v procesu fotosinteze večinoma uporabljajo le prosti  $\text{CO}_2$ , ne pa tudi  $\text{HCO}_3^-$ . Nasprotno Maberly in Spence (1989) trdita, da to velja predvsem za homofilne amfibijske rastline z občasnim dostopom do zračnega  $\text{CO}_2$ . Potopljeni primerki heterofilnih vrst pa uporabljajo tudi  $\text{HCO}_3^-$ .

V neprekuhani oziroma bolj trdi vodi je bila fotosintezna aktivnost večja zaradi večje koncentracije  $\text{HCO}_3^-$ . Prekuhana voda, iz katere se je karbonat s kuhanjem oboril, je imela manjšo trdoto.

Glede na rezultate lahko sklepamo, da vrsti *O. fistulosa* in *G. fluitans* kot vir ogljika lahko izrabljata tudi bikarbonatni ion. Vrste, ki lahko uporabljajo  $\text{HCO}_3^-$ , vzdržujejo visoko fotosintezno aktivnost kadar se pH giblje med 8,5 in 9,5. V tem intervalu je koncentracija bikarbonatnega iona največja (Sand-Jensen in sod. 1992). Kadar je pH večji od 8,3 pomeni, da v vodi ni več prostega  $\text{CO}_2$ .

Pri vrsti *O. fistulosa* je bil pH v bolj trdi vodi na začetku poskusa manjši od 8,3 in zato je bila fotosintezna aktivnost večja, saj je rastlina lahko izrabljala oba vira ogljika.  $\text{HCO}_3^-$  je bil v bolj trdi vodi že tako prisoten v višjih koncentracijah. Proti koncu meritev se je pH zvišal, zato se je aktivnost zmanjšala, ker ni bilo več prostega  $\text{CO}_2$ . V bolj mehki vodi je bil pH ves čas poskusa dokaj visok (8,5) zato je bila tudi aktivnost manjša in ves čas konstantna.

Pri vrsti *G. fluitans* je bil pH na začetku poskusa tako v bolj trdi kot v bolj mehki vodi manjši od 8,3. Fotosintezna aktivnost je bila zato višja kot na koncu poskusa, ko je bil pH v

obeh primerih večji od 8,4. Aktivnost se je zaradi pomankanja prostega CO<sub>2</sub> zmanjšala. Pri vrsti *G. fluitans* bi zmanjšanje proizvodnje kisika v bolj trdi vodi lahko povzročila tudi hipersaturacija, saj je bila nasičenost vode s kisikom skoraj 100%.

## 7 ZAKLJUČKI

*Amfibijski značaj je pri posameznih vrstah različno izražen.*

Analize vodnih poganjkov heterofilnih amfibijskih rastlin so pokazale, da se različne vrste prilagajajo na vodno okolje z različno vsebnostjo fotosinteznih barvil. Vsebnosti klorofilov, karotenoidov in antocianov so variirale med vrstami.

Dejanska fotokemična učinkovitost PS II se je med rastlinami in njihovimi rastnimi oblikami razlikovala in bila dokaj nizka, kar kaže na prisotnost prehodnega stresa (stopnja je odvisna od vrste). Tudi vrednosti ETR so se razlikovale med vrstami in rastnimi oblikami.

*Spremembe vodostaja sprožajo razvoj vodnih in zračnih poganjkov, ki se na spremenljivo okolje funkcionalno in biokemijsko prilagodijo.*

Zračni poganjki vrste *Rorippa amphibia* imajo z izjemo antocianov značilno višje vsebnosti fotosinteznih barvil. Zračni listi v primerjavi z vodnimi učinkoviteje sprejemajo hranila in CO<sub>2</sub> in so izpostavljeni večjemu sevanju. To omogoča večjo fotosintezno aktivnost in ta potrebo po fotosinteznih barvilih. Tudi vsebnosti karotenoidov so bile večje v zračnih listih. Karotenoidi delujejo kot dodatni sprejemnik energije ali pa ščitijo pred poškodbami zaradi UV sevanja, ki precej bolj prizadene kopenske rastline.

Pri vodnih oblikah rastlin je bila dejanska fotokemična učinkovitost PS II nižja kot pri kopenskih oblikah. Vodno okolje je za primarno produkcijo amfibijskih rastlin verjetno manj ugodno kot kopno okolje. Tudi fotosinteza vodnih listov, ocenjena kot ETR, je bila nižja od zračnih listov.

Pri simulaciji presihanja je hitra sprememba habitata povzročila hiter upad fotokemične učinkovitosti. Po štirih dneh so vrednosti narasle, čeprav se zračni listi še niso razvili. Vodni listi so torej sposobni aktivnosti tudi na kopnem in njihova funkcija se ohrani vsaj toliko časa, da se razvijejo novi zračni listi.

*Na aktivnost proučevanih vrst vpliva med drugim tudi trdota vode.*

Vrsti *Oenanthe fistulosa* in *Glyceria fluitans* kot vir ogljika lahko izrabljata bikarbonatni ion. Fotosintezna aktivnost v vodi z različno trdoto je bila v mehki vodi manjša, v bolj trdi vodi pa večja, ker je bila v njej koncentracija  $\text{HCO}_3^-$  večja. Privzem  $\text{HCO}_3^-$  in s tem stopnja fotosintezne aktivnosti je v veliki meri odvisna od pH. V intervalu med 8,5 – 9,5 je koncentracija  $\text{HCO}_3^-$  namreč največja.

## 8 POVZETEK

Nihanja vodne gladine ter izmenjavanje sušnih in mokrih obdobj so glavni dejavniki, ki oblikujejo življenjsko združbo in uravnavajo pretok energije ter kroženje snovi v presihajočih vodnih telesih. Amfibijske rastline se na tak način življenja prilagodijo na različne načine; z veliko morfološko in fiziološko plastičnostjo ter s prožnostjo reproduktivnih procesov. To jim daje tekmovalno prednost pred pravimi vodnimi in kopenskimi vrstami.

V okviru diplomskega dela smo proučevali prilagoditve na spremembe vodnega in kopnega okolja pri vrstah *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa*, *Rorippa amphibia* in *Sium latifolium*. Med seboj smo primerjali biokemijske parametre vodnih poganjkov, vodne in zračne poganjke pri vrsti *R. amphibia* ter fiziološke parametre vodnih in zračnih poganjkov vseh proučevanih rastlin. Izmerili smo vsebnost klorofilov in karotenoidov (Lichtenthaler in Buschmann 2001a), antocianov (Khare in Guruprasad 1993) ter UV absorbirajočih snovi (Caldwell 1968). Po metodi, ki so jo opisali Schrieber in sod. (1995) smo merili fotokemično učinkovitost PS II, ki je merilo uspešnosti sprejema in pretvorbe svetlobne energije. Fiziološke odzive na hitre spremembe vodostaja smo prikazali s simulacijo presihanja pri vrstah *O. fistulosa* in *R. amphibia*. Pri vrstah *O. fistulosa* in *G. fluitans* pa smo merili nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno trdoto.

Vodni listi proučevanih vrst so kazali precejšnjo raznolikost v vsebnosti klorofilov *a* in *b*, kar je najverjetneje posledica spremenljivih razmer v okolju ter razlik med posameznimi vrstami. Največjo vsebnost klorofilov *a* in *b*, je imela vrsta *G. fluitans*, kar lahko povežemo z dejstvom, da so plavajoči listi te vrste izpostavljeni višjim vrednostim sevanja kot listi ostalih proučevanih vrst. Tudi vsebnosti antocianov in karotenoidov, ki imajo pomembno vlogo pri zaščiti zaradi močnega UV-B sevanja, so varirale med vrstami. Največ antocianov smo izmerili pri vrstah *G. fluitans* in *S. latifolium*, kar je bilo glede na njuno rastno obliko oziroma habitus tudi pričakovati. Vsebnost UV absorbirajočih snovi v listih rastlin lahko povežemo z obliko listov, habitusom rastline in tvorbo sestojev. Največ teh snovi smo ponovno izmerili pri vrsti *G. fluitans*.



Vrsta *R. amphibia* je imela v zračnih listih značilno višje vsebnosti klorofilov *a* in *b* kot v vodnih listih. Očitno so bile razlike v sevalnem okolju dovolj velike. Zračni listi v primerjavi z vodnimi učinkoviteje sprejemajo hranila in CO<sub>2</sub> in so izpostavljeni večjemu sevanju. To omogoča večjo fotosintezno aktivnost in ta potrebo po fotosinteznih barvilih. Tudi vsebnosti karotenoidov so bile večje v zračnih listih. Karotenoidi delujejo kot dodatni sprejemnik energije ali pa ščitijo pred fotoinhibicijo. Vsebnosti antocianov, ki dopolnjujejo vlogo karotenoidov, so bile v vodnih in zračnih listih približno enake.

Vrednosti Fv/Fm PS II so bile dokaj visoke in so odražale nemoteno delovanje tako vodnih kot tudi kopenskih primerkov. Pri nobeni vrsti vrednosti Fv/Fm niso bile nižje od 0,72, kar pomeni, da presihanje ni povzročilo nepovratnih poškodb fotosinteznega aparata. Vrednosti Y so bile pri vseh amfibijskih rastlinah relativno nizke, kar lahko povežemo s prisotnostjo prehodnega stresa. Pri vodnih oblikah je bila vrednost Y nižja kot pri kopenskih oblikah. Vodno okolje je za primarno produkcijo amfibijskih rastlin manj ugodno kot kopno, saj so vrednosti sevanja v vodi nižje, difuzijska upornost za pline je višja, sprejem hranil pa je otežen, kar se posredno odraža v nižjih vrednostih Y. Tudi fotosinteza vodnih listov, ocenjena kot ETR, je bila nižja od zračnih listov.

Pri simulaciji presihanja je po presajanju rastline zaradi prehodnega stresa prišlo do hitrega upada fotokemične učinkovitosti. Že ob naslednjem merjenju so bile vrednosti višje, kar lahko pomeni, da so vodni listi sposobni aktivnosti tudi na kopnem in se njihova funkcija ohrani vsaj toliko časa, da se razvijejo novi zračni listi. Ko so se razvili zračni listi, so vodni postopoma propadli. Vrednosti Fv/Fm, merjene na zračnih poganjkih, so bile ob koncu poskusa pri obeh proučevanih vrstah *O. fistulosa* in *R. amphibia*, približno enake kot pri vodnih poganjkih, vrednosti Y in ETR pa celo nekoliko višje. To pomeni, da so primerki obeh vrst na presihanje dobro prilagojeni.

Vrsti *O. fistulosa* in *G. fluitans* kot vir ogljika lahko izrabljata tudi bikarbonatni ion. Fotosintezna aktivnost v vodi z različno trdoto je bila v mehki vodi manjša, v bolj trdi vodi pa večja, ker je bila v njej koncentracija HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> večja.

## 9 VIRI

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

Braendle R., Crawford R. 1999. Plants as amphibians. *Perspectives in plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2/1: 56 – 78

Boulton A.J., Brock M.A. 1999. *Australian Freshwater Ecology. Processes and management*. Glenagles Publishing. Glen Osmond: 149 – 167

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

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

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

Colom M.R., Vezzana C. 2003. Photosynthesis and PS II 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

Enríquez S., Sand-Jensen K. 2003. Variation in light absorption of *Mentha Aquatica* L. as a function of leaf form: implications for plant growth. *Int. J. Plant Sci.* 164 (1): 125 – 136

Fox A.M. 1992. Macrophytes. In: *The Rivers Handbook. Hydrological and Ecological Principles*. Vol. I. Calow P., Petts G.E. (eds.). Blackwell Science, Oxford: 216 – 346

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., 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

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

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

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 Cerknškem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 19 – 25

Kranjc A. 2002b. Hidrološke značilnosti. V: Jezero, ki izginja – Monografija o Cerknškem 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

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

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 Cerknškem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 73-79

Martinčič A., Leskovar I. 2002. Vegetacija. V: Jezero, ki izginja - Monografija o Cerknškem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 81 – 94

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.

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

Nielsen S.L., Nielsen H.D. 2006. Pigments, photosynthesis and photoinhibition in two amphibious plants: consequences of varying carbon availability. *New Phytologist*, 170: 311 – 319

Nielsen S.L., Sand-Jensen K. 1993. Photosynthesis of heterophylly in *Batrachium peltatum* (Schrank) Presl. *Aquatic Botany*, 44: 361 – 371

O Loški dolini-geografske značilnosti. 2006. Društvo EN-TRN.

[http://www.loska-dolina.net/index.php?option=com\\_content&task=view&id=52&Itemid=72](http://www.loska-dolina.net/index.php?option=com_content&task=view&id=52&Itemid=72)

(17.apr.2007)

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

Reka sedmerih imen. 2005. Zavod za gozdove Slovenije

<http://www.zgs.gov.si/slo/postojna/zanimivosti/index.html> (08.sep.2007)

Robe W.E., Griffiths H. 1998. Adaptations for amphibious life: changes in leaf morphology, growth rate, carbon and nitrogen investment, and reproduction during adjustment to emersion by the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*. *New phytologist*, 140: 9 – 23

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., 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

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

## **ZAHVALA**

Iskreno se zahvaljujem mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik, ki me je strokovno usmerjala pri izdelavi diplomske naloge in bila vedno na voljo za vprašanja. Zahvaljujem se ji tudi za vzpodbudo in prijazen odnos. Hvala prof. dr. Marini Dermastia in prof. dr. Dominiku Vodniku za tehtne pripombe in res hiter pregled naloge.

Iz srca se zahvaljujem Maji Pociеча in Poloni Maurič za vso pomoč pri praktičnem delu, za nasvete, vzpodbude in smeha polne skupne trenutke pri terenskem delu. Iskrena hvala dr. Nini Šraj za pomoč na terenu, pri obdelavi podatkov ter vso odprtost in potrpežljivost. Zahvaljujem se tudi vsem ostalim, ki so kakorkoli pripomogli pri nastanku te diplomske naloge.

In seveda, hvala staršem in Matjažu, za vso podporo in potrpežljivost v času študija.