

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Urška KAČAR

**PRILAGODITVE IN MIKORIZACIJA RASTLIN Z  
AMFIBIJSKIM ZNAČAJEM V RAZMERAH  
PRESIHANJA**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2008

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Urška KAČAR

**PRILAGODITVE IN MIKORIZACIJA RASTLIN Z AMFIBIJSKIM  
ZNAČAJEM V RAZMERAH PRESIHANJA**

DIPLOMSKO DELO  
Univerzitetni študij

**ADAPTATIONS AND MICORIZATION OF PLANTS WITH  
AMPHIBIOUS CHARACTER IN CONDITIONS OF  
INTERMITTENCE**

GRADUATION THESIS  
University studies

Ljubljana, 2008

Diplomsko delo je zaključek Univerzitetnega študija biologije. Opravljeno je bilo na Katedri za ekologijo in varstvo okolja in Katedri za fiziologijo rastlin Oddelka za biologijo na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani.

Študijska komisija Oddelka za biologijo je za mentorico diplomskega dela imenovala prof. dr. Alenko Gaberščik, za somentorico pa doc. dr. Marjano Regvar.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Maja KOVAČ  
Nacionalni inštitut za biologijo, Oddelek za biotehnologijo in sistemsko biologijo

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

Član: doc. dr. Marjana REGVAR  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Barbara VILHAR  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 16. 10. 2008

Podpisana se strinjam z objavo svoje 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.

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Urška KAČAR

---

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Dd
- DK 556.5:581.1(043.2)=163.6
- KG presihajoča vodna telesa/rastline z amfibijskim značajem/fotosintezni pigmenti/mikoriza
- AV KAČAR, Urška
- SA GABERŠČIK, Alenka (mentor)/REGVAR, Marjana (somentor)
- KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
- LI 2008
- IN PRILAGODITVE IN MIKORIZACIJA RASTLIN Z AMFIBIJSKIM ZNAČAJEM V RAZMERAH PRESIHANJA
- TP Diplomsko delo (univerzitetni študij)
- OP X, 37 str., 2 pregl., 13 slik, 63 vir.
- IJ sl
- JI sl/en
- AI Razmere v presihajočih vodnih telesih se nenehno spreminjajo. Izmenjevanje poplavnih in sušnih obdobij predstavlja za rastline prilagajanje na spremembe vodostaja in drugih spremljajočih parametrov. Preučevali smo kakšne so prilagoditve, ki rastlinam omogočajo preživetje v takšnih pogojih. Raziskave smo izvedli na štirih rastlinskih vrstah z amfibijskim značajem (*Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Gratiola officinalis* L., *Ranunculus lingua* L. in *Veronica anagallis-aquatica* L.). Primerjali smo značilnosti vodnih in zračnih poganjkov. Ugotavljali smo učinkovitost izrabe sevanja, določili vsebnosti klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov, ocenili stopnjo mikorizne kolonizacije, določili delež prisotnega aerenhima ter izvedli kemijsko analizo tal. Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II pri vodnih listih so bile značilno nižje kot pri zračnih listih. Vrednosti fotosinteznih pigmentov so se razlikovale glede na rastlinsko vrsto. Vsebnosti karotenoidov so bile v razmerju s klorofiloma *a* in *b* višje pri vodnih poganjkih. Arbuskularno mikorizo smo ugotovili pri vseh preučevanih vrstah. Na splošno so imeli zračni poganjki višjo stopnjo kolonizacije. Ugotovili smo značilno višji delež zračnega tkiva pri vodnih poganjkih pri vrstah *Glyceria fluitans* in *Gratiola officinalis*, medtem ko sta imeli vrsti *Ranunculus lingua* in *Veronica anagallis-aquatica* višji delež aerenhima pri zračnih poganjkih.

---

KEY WORDS DOCUMENTATION

- DN Dn
- DC 556.5:581.1(043.2)=163.6
- CX intermittent water bodies/plants with amphibious character/photosynthetic pigments/mycorrhiza
- AU KAČAR, Urška
- AA GABERŠČIK, Alenka/REGVAR, Marjana
- PP SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
- PY 2008
- TI ADAPTATIONS AND MICORIZATION OF PLANTS WITH AMPHIBIOUS CHARACTER IN CONDITIONS OF INTERMITTENCE
- DT Graduation Thesis (University studies)
- NO X, 37 p., 2 tab., 13 fig., 63 ref.
- LA sl
- AL sl/en
- AB Conditions in intermittent water bodies are constantly changing. Exchanging of floods and dry periods presents a challenge for plants in terms of adapting to changes in water level and other relevant parameters. We examined the adaptations which enable plants to survive under such conditions. We conducted research on four plant species with amphibious character (*Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Gratiola officinalis* L., *Ranunculus lingua* L. and *Veronica anagallis-aquatica* L.). Characteristics of submerged and emerged specimens were compared. We examined the changes in light use efficiency, determined the contents of chlorophylls *a* and *b* and carotenoids, estimated the level of root fungal colonization, determined the percentage of root aerenchyma and performed selected chemical analyses of soil.  
The value of photochemical efficiency PS II in submerged leaves was considerably lower than in emerged leaves. The values of photosynthetic pigments differed among species. The contents of carotenoids were higher in submerged leaves while the contents of chlorophylls *a* and *b* were higher in emerged leaves. Arbuscular mycorrhiza was present in all species examined. Generally emerged specimens had higher level of root fungal colonization. We determined a considerably higher share of aerenchyma in submerged *Glyceria fluitans* and *Gratiola officinalis* whereas the species *Ranunculus lingua* and *Veronica anagallis-aquatica* had a higher share of aerenchyma in emerged form.

## KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VIII
KAZALO SLIK	IX
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI	X
<b>1 UVOD</b>	<b>1</b>
1.1 PREDSTAVITEV PROBLEMA	1
<b>2 PREGLED OBJAV</b>	<b>2</b>
2.1 PRILAGODITVE AMFIBIJSKIH RASTLIN NA ŽIVLJENJE V PRESIHAJOČIH EKOSISTEMIH	2
2.1.1 Fotokemična učinkovitost	3
2.1.2 Fotosintezni pigmenti	3
2.1.3 Mikorizna kolonizacija	4
2.1.4 Prisotnost temno septiranih endofitov (DSE)	5
2.1.5 Aerenhim	5
2.2 HRANILA RIZOSFERNIH TAL	6
<b>3 NAMEN DELA</b>	<b>7</b>
3.1 HIPOTEZE	7

<b>4 MATERIAL IN METODE DELA</b>	<b>7</b>
4.1 MESTO RAZISKAV	7
<b>4.1.1 Klima</b>	<b>7</b>
<b>4.1.2 Geologija in geomorfologija</b>	<b>8</b>
<b>4.1.3 Hidrološke značilnosti</b>	<b>8</b>
4.2 PREUČEVANE RASTLINE	9
4.3 MERJENJE FOTOKEMIČNE UČINKOVITOSTI PS II	10
4.4 MERJENJE FOTOSINTEZNIH PIGMENTOV	11
4.5 OCENA MIKORIZNE KOLONIZACIJE	11
4.6 PRISOTNOST AERENHIMA	15
4.7 KEMIJSKA ANALIZA TAL	15
4.8 OBDELAVA PODATKOV (STATISTIČNA ANALIZA)	16
<b>5 REZULTATI</b>	<b>17</b>
5.1 FOTOKEMIČNA UČINKOVITOST PS II	17
5.2 FOTOSINTEZNI PIGMENTI	18
5.3 MIKORIZNA KOLONIZACIJA	21
<b>5.3.1 Prisotnost temno septiranih endofitov (DSE)</b>	<b>24</b>
5.4 DELEŽ ZRAČNIH PROSTOROV V KORENINSKI SKORJI	25
5.5 RIZOSFERNA TLA	25
<b>6 RAZPRAVA</b>	<b>27</b>
6.1 FOTOKEMIČNA UČINKOVITOST PS II	27
6.2 FOTOSINTEZNI PIGMENTI	28
6.3 MIKORIZNA KOLONIZACIJA	29

6.4 PRISOTNOST TEMNO SEPTIRANIH ENDOFITOV (DSE)	30
6.5 DELEŽ ZRAČNIH PROSTOROV V KORENINSKI SKORJI	30
6.6 RIZOSFERNA TLA	30
<b>7 SKLEPI</b>	<b>31</b>
<b>8 POVZETEK</b>	<b>32</b>
<b>9 VIRI</b>	<b>33</b>
<b>ZAHVALA</b>	



## KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Amfibijske rastline presihajočega vodnega habitata, ki smo jih preučevali in mesto nabiranja	9
Preglednica 2: Prisotnost mikrosklerocijev v koreninah vodnih in zračnih poganjkov rastlin z amfibijskim značajem	24

## KAZALO SLIK

Slika 1: Ocenjevanje mikorizne kolonizacije koreninskih segmentov	13
Slika 2: Potencialna fotokemična učinkovitost PSII (Fv/Fm) vodnih in zračnih listov amfibijskih rastlin	17
Slika 3: Dejanska fotokemična učinkovitost PSII (Y) vodnih in zračnih listov amfibijskih rastlin	18
Slika 4: Skupna vsebnost klorofila <i>a</i> in <i>b</i> (Kl <i>a</i> + <i>b</i> ) pri vodnih in zračnih listih amfibijskih rastlin	18
Slika 5: Razmerje med klorofiloma <i>a</i> in <i>b</i> (Kl <i>a</i> / <i>b</i> ) pri vodnih in zračnih listih amfibijskih rastlin	19
Slika 6: Vsebnost karotenoidov (Kar) pri vodnih in zračnih listih amfibijskih rastlin	20
Slika 7: Razmerje med skupno vsebnostjo klorofilov <i>a</i> in <i>b</i> (Kl <i>a</i> + <i>b</i> ) ter karotenoidi (Kar) pri vodnih in zračnih listih amfibijskih rastlin.	20
Slika 8: Mikorizna frekvenca in intenzitete v koreninah vodnih in zračnih primerkov amfibijskih rastlin	22
Slika 9: Gostota arbuskulov (A%) v koreninah vodnih in zračnih primerkov amfibijskih rastlin.	23
Slika 10: Gostota veziklov (V%) v koreninah vodnih in zračnih primerkov amfibijskih rastlin	24
Slika 11: Zračno tkivo v koreninah vodnih in zračnih primerkov amfibijskih rastlin	25
Slika 12: Vsebnost organske snovi (%) v rizosfernih tleh pri vodnih in zračnih primerkih amfibijskih rastlin	26
Slika 13: Vsebnost fosforja (mg/L) v rizosfernih tleh pri vodnih in zračnih primerkih amfibijskih rastlin	26

## OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

VAM – vezikularno-arbuskularna mikoriza

AM glive – arbuskularno-mikorizne glive

DSE – dark septate endophytes (temno septirani endofiti)

## 1 UVOD

Presihajoča vodna telesa predstavljajo kompleksen ekosistem, v katerem so svoj prostor za življenje našli organizmi, ki v takšnih okoljih lahko izkoriščajo prednosti velikih sprememb okoljskih dejavnikov, predvsem sprememb vodostaja.

Spremembe vodostaja so po eni strani gonilna sila procesov v tem ekosistemu, po drugi strani pa postavljajo meje organizmom, ki tu živijo, in s tem dajejo velik pomen pri oblikovanju življenjske združbe, uravnavanju pretoka energije in kroženju snovi (Gaberščik in Urbanc – Berčič, 2002).

Na območjih, kjer se izmenjujejo obdobja poplav in suše, veliko rastlinskih vrst kaže amfibijski značaj (Cronk in Fennessy, 2001).

### 1.1 PREDSTAVITEV PROBLEMA

Presihajoča vodna telesa označuje izmenjevanje poplavnih in sušnih obdobj, kar predstavlja dejavnik, ki ključno vpliva na življenjsko združbo. Mnoge vrste organizmov v spremenljivih vodnih razmerah ne morejo preživeti, druge pa so se nanje uspešno prilagodile.

Rastline, ki jim številne prilagoditve omogočajo uspevanje v spremenljivih vodnih razmerah, imenujemo amfibijske rastline. Amfibijski značaj jim daje tekmovalno prednost pred vrstami, ki bolje uspevajo v razmerah stabilnega vodnega režima.

Zanimalo nas je, kako se rastline z amfibijskim značajem prilagajajo na razmere z večjim nihanjem vodne gladine.

## 2 PREGLED OBJAV

### 2.1 PRILAGODITVE AMFIBIJSKIH RASTLIN NA ŽIVLJENJE V PRESIHAJOČIH EKOSISTEMIH

Spremembe vodne gladine v presihajočem Cerkniškem jezeru vplivajo na abiotске in biotске komponente ekosistema (Gaberščik in Urbanc-Berčič, 2002; Gaberščik in sod., 2003).

Amfibijske rastline so sposobne rasti v dveh izrazitih okoljih, zračnem in vodnem (Hutchinson, 1975). Morfološke in biokemijske značilnosti ter strategije razmnoževanja omogočajo konstantno fiziološko delovanje rastlin tako v vodnem kot v kopenskem ekosistemu (Gaberščik, 1993; Boulton in Brock, 2001; Germ in Gaberščik, 2003).

Amfibijske rastline so aktivne, kadar so popolnoma potopljene, kadar je gladina vode znižana in je večji del rastline na zraku in celo kadar je rastlina popolnoma na suhem (Trošt-Sedej, 2005).

Nekatere amfibijske rastline razvijejo različne oblike listov (heterofilija) ali različne rastne oblike (Hutchinson, 1975; Cronk in Fennessy, 2001), medtem ko druge preživijo brez vidnih sprememb. Razvoj zračnih in vodnih listov oziroma kopenske in vodne rastne oblike omogoča velika fenotipska plastičnost rastline, ki je ekološko zelo pomembna, saj rastlinam omogoča preživetje sušnih in mokrih obdobj, kjer vodostaj močno niha (Trošt-Sedej, 2005).

Pri heterofilnih amfibijskih rastlinah je produkcija različnih listnih oblik regulirana z vodnim potencialom, temperaturo, fotoperiodo, stopnjo rdeče in dolgovalovne rdeče svetlobe ali pri nekaterih vrstah s koncentracijo CO<sub>2</sub> (Maberly in N. Spence, 1989).

Po presaditvi rastlin iz vodnega okolja na kopno so tudi Volder in sod. (1997) zabeležili spremembe rasti oblik rastlin v razširjene in podaljšane oblike. Plavajoči listi imajo podobno morfologijo kot sončni listi, medtem ko so potopljene listi podobni senčnim listom zračnih rastlin (Boeger in Poulson, 2003).

### 2.1.1 Fotokemična učinkovitost

Fotosintezna aktivnost amfibijskih rastlin poteka tako v vodi kot v zraku (Trošt-Sedej, 2005). Zmožnost fotosintetiziranja v različnih razmerah (Germ in Gaberščik, 2003) predstavlja kompetitivno prednost pred potopljenimi in plavajočimi makrofiti, ki imajo nižjo toleranco na spreminjanje vodnega režima (Cronk in Fennessy, 2001).

Fotosinteza vodnih listov je navadno nižja od zračnih zaradi nižjih vrednosti sevanja, visoke difuzijske upornosti za pline, slabše dostopnosti hranil ter nasičenosti zračnega tkiva s kisikom (Boeger in Poulson, 2003).

Raziskave avtoric Šraj Kržičeve in Gaberščikove (2005) kažejo na to, da spremembe okoljskih parametrov ne povzročajo nepopravljivih poškodb, vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti pri večini preučevanih vrst in oblik so namreč bile okoli optimalne vrednosti 0,83, medtem ko so vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti variirale, kar kaže na različne nivoje začasnega stresa.

Suša povzroči znižanje fotokemične učinkovitosti fotosistema II, kar kaže na fotoinhibicijo (Colom in Vazzana, 2003). Prav tako pa tudi nenadno poplavljenje zračnih oblik rastlin povzroči manjše motnje v fotosistemu II (Šraj Kržič in Gaberščik, 2005).

### 2.1.2 Fotosintezni pigmenti

Fotosintezno aktivno sevanje, ki ga rastline prejmejo, je v sušnem obdobju višje kot v času poplavljenosti rastlin (Sand-Jensen in Jacobsen, 2002).

V celicah povrhnjice vodnih listov vrste *Ranunculus trichophyllus* je veliko kloroplastov, medtem ko jih je v celicah mezofila veliko manj (Rascio in sod., 1999). Enriquez in Sand-Jensen (2003) navajata, da so pri vodnih in zračnih poganjkih vrste *Mentha aquatica*, ki so rasli v enakih sevalnih pogojih in pri enaki vsebnosti hranil v tleh, vodni imeli nižjo skupno vsebnost klorofilov, a so absorbirali več svetlobne energije.

Pri nekaterih vrstah pa se skupna vsebnost klorofilov *a* in *b* med potopljenimi in zračnimi listi ne razlikuje (Germ in Gaberščik, 2003).

### 2.1.3 Mikorizna kolonizacija

Arbuskularna mikoriza je prisotna tudi pri rastlinah v vodnem okolju (Šraj-Kržič in sod., 2006). Vezikularno-arbuskularna mikoriza (VAM) je najpogostejši tip mikorize, saj so jo našli pri kar 80 % kritosemenk, pa tudi pri nekaterih praprotnicah in mahovih (Cronk in Fennessy, 2001). Glivne strukture v korenini so hife, vezikli in arbuskuli. Arbuskuli so najverjetneje mesta izmenjave snovi med rastlino in glivo, vezikli pa so shranjevalna telesca (Cronk in Fennessy, 2001).

Fougnes in sod. (2007) opisujejo arbuskularno mikorizo pri vrsti *Pterocarpus officinalis*, ki je bila v primerjavi z inokuliranim koreninskim sistemom v sušnem obdobju dobro razvita na koreninskem sistemu in adventivnih koreninah v času poplavljenosti.

Prisotnost mikorize pri vodnih rastlinah sta opisala tudi Radhika in Rodrigues (2007), saj je bila le-ta prisotna pri 10 od 14 preučevanih vrst vodnih rastlin in pri 5 od 6 preučevanih vrst močvirskih rastlin. Od teh je bilo skupaj vezikularno koloniziranih 12 rastlinskih vrst, arbuskularno kolonizirane pa so bile tri rastlinske vrste.

Pozitivni učinki prisotnosti mikorize so bili opaženi pri rastlinah, ki so rasle v času poplavljenosti, in sicer pri totalni suhi masi rastline in pridobitvi dušika v listih (Fougnes in sod., 2007). Arbuskularna mikoriza z izboljšano rastjo rastline in višjo vsebnostjo fosforja v listih prispeva k višji toleranci vrste *Pterocarpus officinalis* na poplavljanje (Fougnes in sod., 2007). Nasprotno je Stevens in sod. (2002) pri raziskavah prišel do zaključka, da prisotnost AM gliv ni imelo pozitivnih vplivov pri katerekolih merjenjih rastlin (totalna stebelna višina, teža svežega rastlinskega materiala, teža suhega rastlinskega materiala, totalna dolžina korenin ali totalna površina korenin). AM glive imajo majhen vpliv na odgovor rastline na oskrbo s fosforjem v razmerah poplavljenosti, pri relativno visokih nivojih oskrbe s fosforjem pa prisotnost AM nima več vpliva na to (Stevens in sod., 2002). Tudi avtorja Beck - Nielsen in Vindbaek Madsen (2001) navajata kot splošno veljavno, da ima mikoriza z izboljšanjem privzema in transporta fosforja od zemlje do rastline, pozitiven vpliv na gostiteljski makrofit. V povezavi s tem je bil prikazan pozitiven učinek VAM na rast potopljenega makrofita *Vallisneria americana* (Wigand in Stevenson, 1997).

Vloga arbuskularne mikorize (AM) v vodnih in amfibijskih okoljih je slabo razumljena, čeprav bi lahko imela pomembno vlogo (Stevens in sod., 2002).

#### **2.1.4 Prisotnost temno septiranih endofitov (DSE)**

Temno septirani endofiti (DSE) so konidialne ali sterilne glive (Deuteromycotina, nepopolne glive) podobne askomicetnim glivam, ki kolonizirajo korenine rastlin od katerih je opisana prisotnost DSE pri 600 vrstah iz 320 rodov in 100 družin (Jumpponen in Trappe, 1998).

Vloga DSE v ekosistemu do sedaj ni bila povsem jasna, avtorja Fuchs in Haselwandter (2004) opisujeta, da se odnos med gostiteljskim rastlinam in DSE razteza od mutualističnih do parazitskih združenj. Jumpponen (2001) opisuje, da lahko vsaj za nekatere do sedaj izolirane rodove DSE potrdi, da formirajo prav mikorizen odnos.

#### **2.1.5 AERENHIM**

Rastline, ki rastejo v poplavljenem okolju imajo v koreninskih tkivih pogosto primanjkljaj kisika (Jackson in Armstrong, 2008). Redno poplavljena tla postanejo zelo osiromašena, saj je difuzija kisika v vodi okoli 10.000 krat počasnejša kot v zraku (Armstrong in sod., 1994), poleg tega večino dostopnega kisika porabijo mikroorganizmi v zgornjem nekaj milimetrskem sloju prsti (Teal in Kanwisher, 1966).

Prilagoditve amfibijskih rastlin se nanašajo tako na prilagoditve razmeram v vodnem kot kopenskem okolju. Ena od značilnih prilagoditev rastlin vodnih habitatov je zračno tkivo ali aerenhim (Evans, 2003). Tvorba aerenhima poveča metabolno učinkovitost in olajša notranji transport kisika (Jackson in Armstrong, 2008). Tkivo sestavljajo med seboj povezani prostori, ki omogočajo prenos plinov med rastlinskimi organi (Stevens in sod. 2002, Voesenek in sod., 2006). V obdobjih poplavljenosti aerenhim rastlini omogoča prezračevnost vseh rastlinskih organov (Rascio, 2002). Poleg tega opravi pomembno vlogo prenosa plinov iz rizosfere v rastlino. CO<sub>2</sub> se prenaša v obratni smeri kot O<sub>2</sub> in se porablja v procesu fotosinteze (Braendle in Crawford, 1999) oziroma izhaja iz rastline. Na tak način se v atmosfero sprošča tudi metan, ki nastaja v anoksičnih tleh (Evans, 2003).



Nekatere rastline lahko imajo več kot 60% zračnega prostora v koreninah, stebelu in listnem tkivu (Armstrong, 1979), kar omogoča dvakrat večji transport od transporta v koreninah brez aerenhima (Teal in Kanwisher, 1966). Pomemben proces v rizosferi je tudi mineralizacija, ki jo omogoča dobra prezračenost rizosfere (Cornwell in sod., 2001, Voesenek in sod., 2006).

V času presihanja je pri novo zraslih koreninah obseg zračnega tkiva manjši, v času poplav pa se lahko poveča (Braendle in Crawford, 1999) zaradi pomanjkanja kisika v tleh (Rascio, 2002). V nasprotju s tem so ugotovitve Šraj-Kržič in sod. (2006), saj se stopnja aerenhima v večini primerov raziskovanih rastlin ni razlikovala med potopljenimi in plavajočimi vrstami, verjetno zaradi velike spremenljivosti rastišča. Prav tako ugotavljajo, da med arbuskularno kolonizacijo in stopnjo aerenhima ni nobene jasne povezave. Veliko vlogo aerenhima pri toleranci rastlin na razmere v času poplavljenosti ugotavlja tudi Fougny in sod. (2007), in sicer s povečano difuzijo kisika v potopljene dele stebela in korenin, kar prispeva k prehrani in rasti rastline.

## 2.2 HRANILA RIZOSFERNIH TAL

Vsebnost N in P v rastlinskem tkivu se ob prehodu iz vode na kopno zmanjša, kar gre najverjetneje na račun pospešene rasti (Mendoza in sod. 2005). V vodnem okolju so hranila težje dostopna kot na kopnem (Rascio 2002).

Šraj-Kržič in sod. (2006) dokazujejo, da je pozitivna povezava prisotna med arbuskularno mikorizacijo in rastlinam dostopnim fosforjem. Fan in sod. (2003) navajajo, da nizek nivo dostopnega fosforja povzroči tvorbo aerenhima v skorji korenine in pojasnjujejo, da je prilagoditveni pomen takšnega odgovora nepoznan, hkrati pa ugotavljajo, da tvorba aerenhima zmanjša respiracijo in potrebo po fosforju in tako predstavlja uporabno prilagoditev na nizko razpoložljivost s fosforjem.

Avtorja Beck-Nielsen in Vindbæk Madsen (2001) pa ugotavljata, da bi tudi redoks potencial sedimenta lahko imel vpliv pri razvoju mikorize.

### **3 NAMEN DELA**

#### **3.1 HIPOTEZE**

Predpostavili smo, da:

- presihanje povzroči značilne razlike med vodnimi in zračnimi ravninami oblikami rastlin z amfibijskim značajem tako na anatomsko-morfološkem kot na biokemijskem nivoju,
- sprememba vodostaja ne vpliva stresno na sprejem in pretvorbo svetlobne energije,
- je mikorizna kolonizacija prisotna pri vodnih in zračnih oblikah rastlin, saj presihanje omogoča, da so tla vsaj občasno prezračena,
- imajo različne vrste rastlin različno izražene prilagoditve za uspevanje v presihajočih vodnih telesih.

### **4 MATERIAL IN METODE DELA**

#### **4.1 MESTO RAZISKAV**

Izbrane rastline smo nabrali na območju Cerknškega polja (45°45'N 14°20'E; 549 m n.v.) in Loškega polja (45°41'N 14°28'E; 575 m n.v.). Obe polji imata značilnosti vodnih presihajočih teles. Vzrok za nastanek tako Cerknškega kot Loškega polja je razporeditev apnenca in dolomita, ki sta za vodo različno prepustna (Habič, 1977). Loško polje je najbolj podobno severozahodnemu delu Cerknškega polja ob Obrhu (Habič, 1977).

##### **4.1.1 Klima**

Po skupni letni količini padavin spada širše območje Cerknškega jezera v bolj namočen del Slovenije (Zupančič, 1995). To območje leži neposredno za razmeroma visokim grebenom Javornikov, in to je glavni vzrok za tako velike količine padavin, ki maksimum

dosežejo v mesecih novembru in juniju, minimum pa v februarju in januarju (Zupančič, 2002).

Vpliv Cerkniškega jezera se močno odraža pri povprečnih maksimalnih temperaturah v zimskem času, ki so višja od temperatur drugih merilnih mest v okolici. Nižje minimalne temperature zraka so posledica jutranjih temperaturnih inverzij, ki so za Cerkniško jezero pogost pojav (Zupančič, 2002).

#### **4.1.2 Geologija in geomorfologija**

Cerkniško jezero sodi k dinarskemu krasu. Pas nižjega sveta se začne nad Ljubljanskim barjem in konča nad dolino Čabranke, katerega podolje je poglobljena vrsta zaprtih globeli – kraških polj (Kranjc, 2002a). Kraška polja so nastala vzdolž idrijske prelomnice in predjamskega nariva, katerih potek pa je zelo pomemben tudi za hidrološke razmere (Kranjc, 2002a).

Oblikovanje same kotanje Cerkniškega polja ter njegove hidrografske značilnosti so v največji meri odvisne prav od lege dolomita in apnenca. Depresija jezera se razteza na 38 km<sup>2</sup>, poplavljen površje pa na 27 km<sup>2</sup>.

#### **4.1.3 Hidrološke značilnosti**

Ljubljanica ima pluvio-nivalni rečni režim z zmerno mediteranskim odtenkom (Ilešič, 1948) in analogno je tak tudi režim zaledja Cerkniškega polja. Glede na to, da jezero nima nobenega površinskega odtoka in da je zajezitev, ki napravi jezero, v celoti kraške narave, je Cerkniško jezero kljub deloma površinskemu dotoku, tipično kraško presihajoče jezero (Kranjc, 1986). Jezero se v običajnem obsegu (površina okoli 20 km<sup>2</sup>) pojavi običajno dvakrat letno, spomladi in pozno jeseni – pozimi, povprečno enkrat na 10 let pa jezero sploh ne presahne (Kranjc, 2002b). Dno Cerkniškega polja je dobra dva meseca na leto suho. Ob močnejšem deževju se jezero običajno napolni v 2-3 dneh in ob suši odteka 3-4 tedne (Kranjc, 2002b).

Ob presihanju in polnjenju jezera voda drobi, premešča in odnaša organske ostanke, ki se kopičijo pretežno na obrobju jezera, medtem ko je v osrednjem delu jezera plast organskih

tal tanka ali pa je celo ni (Gospodarič in Habič, 1974). Izsuševanje polja pospeši aerobno razgradnjo organskih snovi (Urbanc – Berčič in sod., 1999; Gaberščik in Urbanc – Berčič, 2002). Sproščanje hranilnih snovi, ob ponovni namočitvi, omogoča bujno rast primarnim producentom, kar predstavlja povečano možnost prestrezanja in kopičenja energije v ekosistem (Gaberščik in Urbanc – Berčič, 2002).

#### 4.2 PREUČEVANE RASTLINE

Na območju Cerkniškega polja in Loškega polja smo v poletnih mesecih merili fiziološke parametre in nabirali primerke rastlin za nadaljnje laboratorijske raziskave. Raziskave smo izvajali na štirih rastlinskih vrstah (preglednica 1). Vrsta *Glyceria fluitans* spada med enokaličnice. Vrste *Gratiola officinalis*, *Ranunculus lingua* in *Veronica anagallis – aquatica* so dvokaličnice.

Primerjali smo značilnosti vodnih in zračnih poganjkov. Vodni poganjki so bili v času vzorčenja potopljeni. Zaradi obdobj obilnega deževja v času presihanja, v prejšnjih letih, smo 10 primerkov vsake vrste skupaj z rizosfernimi tlemi presadili v korita in jih odpeljali na travnik pred Biotehniško fakulteto. Simulirali smo presihanje in rastline so pognale kopenske poganjke, ki smo jih uporabili za meritve.

Preglednica 1: Amfibijske rastline presihajočega vodnega habitata, ki smo jih preučevali in mesto nabiranja

Družina	Latinsko ime	Slovensko ime	Mesto nabiranja
Poaceae	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	plavajoča sladika	Cerkniško polje (Gorenje jezero)
Schropulariaceae	<i>Gratiola officinalis</i> L.	navadna božja milost	Cerkniško polje (Zadnji kraj)

---

Ranunculaceae	<i>Ranunculus lingua</i> L.	velika zlatica	Cerkniško polje (Zadnji kraj)
Schropulariaceae	<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	vodni jetičnik	Loško polje (Mali Obrh)

---

#### 4.3 MERJENJE FOTOKEMIČNE UČINKOVITOSTI PSII

Meritve smo opravili v naravnih razmerah ob sončnem vremenu v opoldanskem času.

Vrednosti fotosintezno aktivnega spektra sevanja (PPFD) so bile  $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ali pa so te vrednosti presegale. Temperatura zraka je bila  $25\text{-}30^\circ\text{C}$ , zračna vlaga pa  $30\text{-}45\%$ .

Merili smo fluorescenco klorofila *a* fotosistema II (PSII), ki je merilo stresa pri rastlini (modulacijski fluorometer OS-500, OPTI-SCIENCES, Tyngsboro, Massachusetts, ZDA).

Potencialno fotokemično učinkovitost PSII ( $F_v/F_m$ ) smo merili na listih, ki smo jih za 15 min zatemnili in nato osvetlili s saturacijskim pulzom bele svetlobe (PPFD  $8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $t=0,8$  s).

Dejansko fotokemično učinkovitost PSII (Y) smo merili na osvetljenih listih, ki smo jih osvetlili s saturacijskim pulzom bele svetlobe (PPFD  $9000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $t=0,8$  s).

Potencialno ( $F_v/F_m$ ) in dejansko (Y) fotokemično učinkovitost smo izrazili v relativnih enotah (formula 1) (Schrieber in sod. 1995).

Formula ... (1)

$$F_v/F_m \text{ (relativna enota)} = (F_m - F_o) / F_m$$

$$Y \text{ (relativna enota)} = (F_{ms} - F_s) / F_{ms}$$

$F_o$  in  $F_m$  - minimalna in maksimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca

$F_s$  in  $F_{ms}$  - minimalna in maksimalna fluorescenca svetlobno adaptiranega vzorca

#### 4.4 MERJENJE FOTOSINTEZNIH PIGMENTOV

Iz sveže nabranih listov smo izrezali krožce z znano površino, ki so služili kot vzorci za določitev suhe mase in za merjenje fotosinteznih pigmentov.

Suho maso vzorcev smo določili po 24 urah sušenja pri temperaturi 105°C (sušilnik Sterimatic ST-11, Instrumentaria, Zagreb). Tehtali smo z miligramsko tehtnico Sartorius. Specifično listno površino smo izračunali kot količnik med površino in suho maso vzorca [ $\text{cm}^2 \text{mg}^{-1}$ ].

Vsebnosti klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov smo določali po metodi, ki sta jo opisala Lichtenthaler in Buschmann (2001a, 2001b). Sveže vzorce smo strli v terilnici, ekstrahirali v 10 ml 100 % acetona, prefiltrirali ter odčitali prostornine ekstraktov. Ekstinkcije smo zmerili z VIS spektrofotometrom (Carl Zeiss, Jena, Nemčija) pri valovnih dolžinah 470, 645 in 662 nm. Vsebnosti klorofilov (Kl a+b) ter karotenoidov (Kar) smo izrazili na suho maso in površino vzorca (formula 2).

Formula ... (2)

$$\text{Kl a [mg g}^{-1} \text{ sm; mg cm}^{-2}] = c_a * V * 10^{-3} * \text{sm}^{-1}; c_a * V * 10^{-3} * P^{-1} \quad c_a = 11,24 E_{662} - 2,04 E_{645}$$

$$\text{Kl b [mg g}^{-1} \text{ sm; mg cm}^{-2}] = c_b * V * 10^{-3} * \text{sm}^{-1}; c_b * V * 10^{-3} * P^{-1} \quad c_b = 20,13 E_{645} - 4,19 E_{662}$$

$$\text{Kar [mg g}^{-1} \text{ sm; mg cm}^{-2}] = c_{(x+c)} * V * 10^{-3} * \text{sm}^{-1}; c_{(x+c)} * V * 10^{-3} * P^{-1}$$

$$c_{(x+c)} = (1000 E_{470} - 1,9 c_a - 63,14 c_b) / 214$$

E - ekstinkcija pri določeni valovni dolžini

V - prostornina ekstrakta [ml];

sm - suha masa vzorca [g]

P- površina vzorca [ $\text{cm}^2$ ]

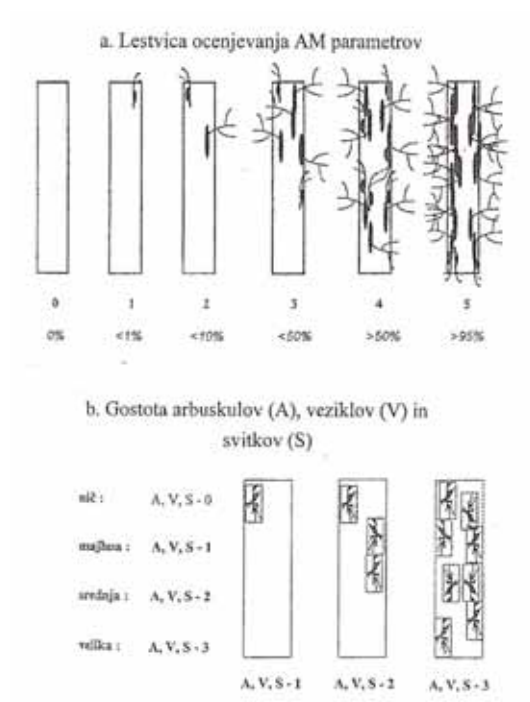
#### 4.5 OCENA MIKORIZNE KOLONIZACIJE

Glavno kolonizacijo korenin smo določali s pomočjo barvanja arbuskularno mikoriznih gliv po metodi Phillips in Hayman (1970). Za vsako vrsto smo vzeli 10 rastlin in jim

porezali korenine. Pri rezanju smo pazili predvsem na tanke stranske korenine, ki so najpogosteje kolonizirane z arbuskularno mikoriznimi glivami. Korenine rastlin smo oprali pod tekočo in nato še destilirano vodo. Korenine posameznih rastlin smo dali v ločene epruvete, katere smo pokrili s tili pritrjenimi z elastiko. V epruvete smo nalili 10% KOH in jih za 15 minut postavili v sušilnik na 90° C. S tem so korenine postale prozorne. Nato smo jih sprali (trikrat pod tekočo vodo, zadnje spiranje z destilirano vodo). Za obarvanje smo koreninam dolili barvilo 0,05% tripan modro in jih za 15 minut postavili na 90° C. Ponovili smo postopek spiranja korenin.

Obarvane korenine smo narezali na 1 cm dolge odseke. Pripravili smo poltrajne mikroskopske preparate. Od vsake rastline smo izbrali 15 naključnih odsekov in jih fiksirali z laktofenolom brez fenola. Preparate koreninskih odsekov smo pregledali pod svetlobnim mikroskopom (Carl Zeiss, Nemčija) in fotografirali pod mikroskopom Axioskop 2 MOT (Carl Zeiss, Goettingen, Nemčija), opremljenim z digitalno kamero AxioCam MRc (Carl Zeiss Vision, Halbergmoos, Nemčija) in računalniškim programom AxioVision 3.1.

Ocenili smo stopnjo mikorizne kolonizacije na osnovi šeststopenjske lestvice in gostoto arbuskulov, veziklov in svitkov na osnovi štiristopenjske lestvice Trouvelot in sod. (1986) (slika 1).



Slika 1: Ocenjevanje mikorizne kolonizacije koreninskih segmentov (prirejeno po Trouvelot in sod., 1986)

- lestvica ocenjevanja arbuskularno mikoriznih parametrov v posameznih koreninskih segmentih
- lestvica ocenjevanja gostote arbuskulov (A), veziklov (V) in svitkov (S) v vsakem od koreninskih segmentov.

Na osnovi podatkov smo z računalniškim programom MycoCalc izračunali naslednje arbuskularno mikorizne parametre:

- mikorizno frekvenco – F (%)
- splošno intenziteto mikorize – M (%)
- intenziteto mikorize v koloniziranih koreninskih odsekih – m (%)
- gostoto arbuskulov v delu skorje z mikorizno infekcijo – a (%)
- gostoto arbuskulov v koreninskem sistemu – A (%)
- gostoto veziklov v delu skorje z mikorizno infekcijo – v (%)
- gostoto veziklov v koreninskem sistemu – V (%)
- gostoto svitkov v delu skorje z mikorizno infekcijo – s (%) in
- gostoto svitkov v koreninskem sistemu – S (%)



Mikorizna frekvenca – F (%) predstavlja frekvenco z glivo koloniziranih segmentov.

$$F\% = (\text{število mikoriznih korenin} / \text{število vseh korenin}) * 100 \quad \dots(3)$$

Splošna intenziteta mikorize – M (%) je splošna ocenitev mikorizne kolonizacije koreninskega sistema.

$$M\% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / \text{število vseh korenin} \quad \dots(4)$$

Intenziteta mikorize v koloniziranih koreninskih segmentih – m (%) pomeni kolonizacijo koreninskega sistema, kadar je glivnega inokuluma v zemlji malo (F% je nizek).

$$m\% = M * (\text{število vseh korenin}) / (\text{število mikoriznih korenin}) = M * 100 / F \quad \dots(5)$$

Gostota arbuskulov v delu skorje z mikorizno infekcijo – a (%) je delež arbuskulov v koloniziranih delih koreninskega sistema.

$$a\% = (100m_{A3} + 50m_{A2} + 10m_{A1}) / 100 \quad \dots(6)$$

kjer je:

$m_{A1} = (95n_{5A1} + 70n_{4A1} + 30n_{3A1} + 5n_{2A1} + n_{1A1}) / \text{število mikoriznih korenin} * 100 / m$   
 $n_{1A1}, n_{2A2}, \dots, n_{5A1}$  = število segmentov z gostoto arbuskulov A1 v posameznih razredih za mikorizno kolonizacijo.

Enako velja za A2 in A3.

Gostota arbuskulov v koreninskem sistemu – A (%).

$$A\% = a * (M / 100) \quad \dots(7)$$

Gostota veziklov v delu skorje z mikorizno infekcijo – v (%) je delež veziklov v koloniziranih delih koreninskega sistema.

$$v\% = (100m_{V3} + 50m_{V2} + 10m_{V1}) / 100 \quad \dots(8)$$

Gostota veziklov v koreninskem sistemu – V (%).

$$V\% = v * (M / 100) \quad \dots(9)$$

Gostota svitkov v delu skorje z mikorizno infekcijo –  $s$  (%) je delež svitkov v koloniziranih delih koreninskega sistema.

$$s\% = (100mS3 + 50mS2 + 10mS1) / 100 \quad \dots(10)$$

Gostota svitkov v koreninskem sistemu –  $S$  (%).

$$S\% = s * (M / 100) \quad \dots(11)$$

Poleg ocene kolonizacije s strukturami VAM smo ugotavljali še prisotnost struktur DSE (dark septate endophytes), mikrosklerocijev. Njihovo prisotnost smo ocenjevali enako kot prisotnost arbuskulov, veziklov in svitkov. Njihova gostota je bila zelo nizka, zato smo v rezultatih navedli le, ali so prisotni ali ne.

#### 4.6 PRISOTNOST AERENHIMA

Prisotnost aerenhima smo ugotavljali pri vzorčnih koreninah nabranih rastlin, katere smo predhodno shranili v 75% etanol. Za vsako od 10 rastlin iste vrste smo naredili 3 prečne prereze korenin s premerom 300-1000  $\mu\text{m}$ . Preparate smo pregledali pod mikroskopom (Axioskop 2 MOT; Carl Zeiss, Goettingen, Nemčija) in jih fotografirali s kamero AxioCam MRc (Carl Zeiss Vision, Halbergmoos, Nemčija), s pomočjo programa Axio Vision 3.1. Fotografije smo obdelali v programu za analizo slik KS400 (Carl Zeiss Vision Halbergmoos, Nemčija). S tem smo izmerili površino celotnega prečnega prereza korenine, površino aerenhima in površino parenhima. Delež zračnih prostorov v skorji v prečnem prerezu [%] glede na celotno površino prečnega prereza in deleža zračnih prostorov v skorji glede na parenhim prečnega prereza smo izračunali z Excel-ovim makro programom.

#### 4.7 KEMIJSKA ANALIZA TAL

Pri nabiranju rastlin smo nabrali tudi rizosferna tla, iz neposrednega stika s koreninskim sistemom. Za vsako rastlinsko vrsto smo vzeli 10 vzorcev (20 dag), toliko kot smo vzeli rastlin iste vrste. Za vsako rastlinsko vrsto smo vzorce združili in jih dali sušiti za 48 ur na

48°C (sušilnik Sterimatic ST-11, Instrumentaria, Zagreb). Nato smo vzorce presejali (<1 mm) in homogenizirali. V tleh smo določali vsebnost organske snovi in vsebnost fosforja.

Vsebnost celotne organske snovi v tleh smo določali po kromovi metodi po Kandlerju (1995). V 100 ml bučke smo zatehtali 0,2 oz 0,5 g posušene prsti. Dodali smo 2 ml raztopine kalijevega dikromata ( $K_2Cr_2O_7$ ) in 1,5 ml  $H_2SO_4$ . Po 3 urah smo dodali do 10 ml destilirane vode in pustili stati preko noči. Za fotometrično analizo smo 1 ml vzorčne raztopine razredčili z 25 ml destilirane vode in rahlo premešali. Absorbcijo smo merili pri 570 nm (Diode array spectrophotometer, Hewlett Packard 8452A). Delež organske snovi [%] smo izračunali iz umeritvene krivulje standarda.

Vsebnost rastlinam dostopnega fosforja v tleh smo določali po protokolu ÖNORM L 1087 (1993). Vzeli smo 5 g vsakega vzorca in ga raztopili v 100 ml raztopine za ekstrakcijo (raztopina Ca-laktata, Ca-acetata, očetne kisline in destilirane vode) in stresali 2 uri pri 180 rpm. Nato smo vzorce pustili, da se malo posedejo in jih prefiltrirali z nagubanim filtrom, pri čemer smo prvi del filtrata zavrgli. Ekstrakt (1 ml) smo razredčili z raztopino amonijevega heptamolibdata (16 ml) in raztopino askorbinske kisline (2 ml). Ekstinkcije smo izmerili spektrofotometrično pri 660 nm (Diode array spectrophotometer, Hewlett Packard 8452A). Vsebnost rastlinam dostopnega fosforja [ $mg L^{-1}$ ] smo izračunali iz umeritvene krivulje standarda.

#### 4.8 OBDELAVA PODATKOV (STATISTIČNA ANALIZA)

Oceno mikorizne kolonizacije in prisotnost aerenhima v koreninah smo ugotavljali na 10 paralelnih vzorcih za vsako rastlinsko vrsto (za kopenske in za vodne poganjke).

Statistično značilne razlike v aritmetičnih sredinah med vodnimi in zračnimi poganjki smo računali s Student t-testom pri normalno porazdeljenih podatkih in z Mann-Whitney-evim U-testom pri nenormalno porazdeljenih in neparametričnih podatkih (SPSS 13.0 za Windows).

Mikorizne parametre in deleže aerenhima smo grafično prikazali v obliki škatle z ročaji oziroma box-plot-a.

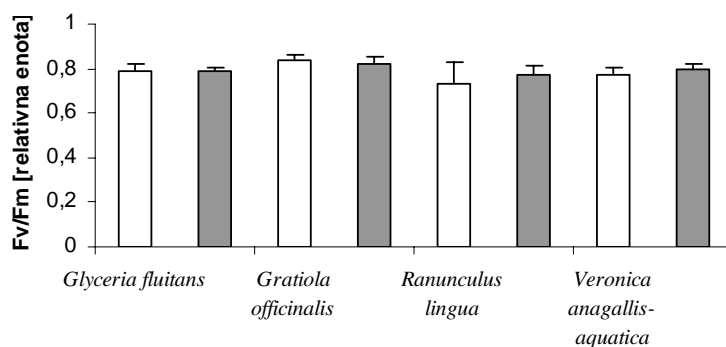
Verjetnosti značilnih razlik smo označili kot: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Statistično obdelavo smo naredili s programom SPSS for Windows 13.0.

## 5 REZULTATI

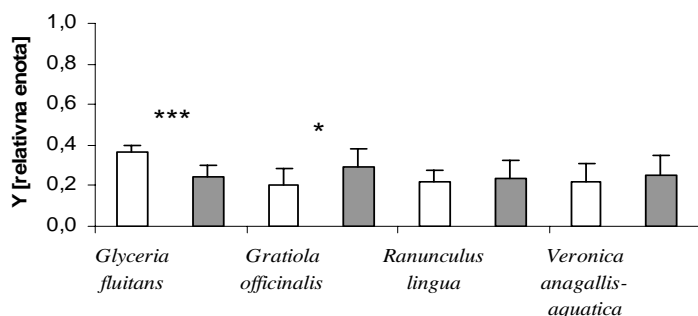
### 5.1 FOTOKEMIČNA UČINKOVITOST PSII

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PSII se pri vodnih in zračnih listih niso značilno razlikovale (slika 2). V večini so bile vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PSII blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83.



Slika 2: Potencialna fotokemična učinkovitost PSII ( $F_v/F_m$ ) vodnih (□) in zračnih listov (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD,  $n = 10$ . Student t-test: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

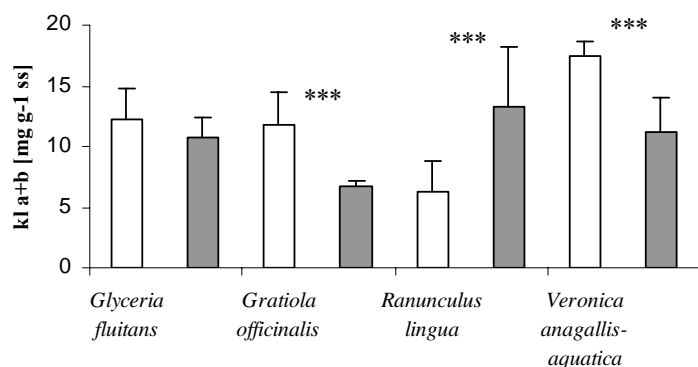
Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PSII so bile pri zračnih listih *G. officinalis* značilno višje kot pri vodnih listih. Pri *G. fluitans* pa so bile te vrednosti nižje kot pri vodnih listih (slika 3).



Slika 3: Dejanska fotokemična učinkovitost PSII (Y) vodnih (□) in zračnih listov (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

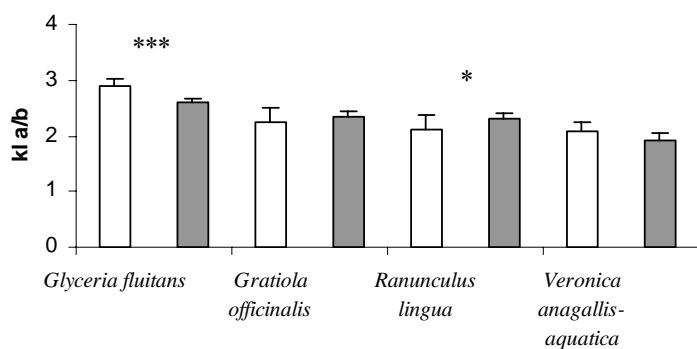
## 5.2 FOTOSINTEZNI PIGMENTI

Značilno višje skupne vrednosti klorofilov *a* in *b* ( $\text{mg g}^{-1}$  ss) pri zračnih listih, kot pri vodnih listih, so bile pri *R. lingua* (slika 4). Pri vodnih listih *G. officinalis* in *V. anagallis-aquatica* so bile izmerjene vrednosti višje kot pri zračnih listih.



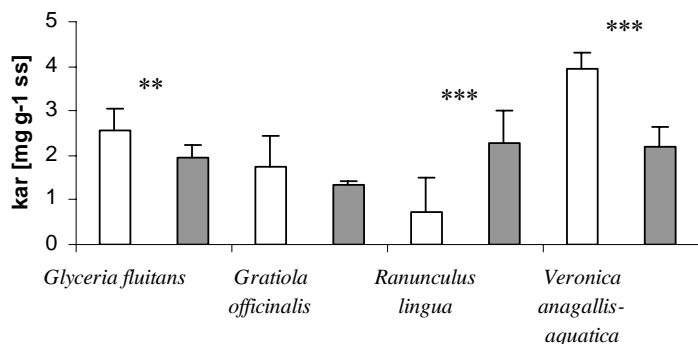
Slika 4: Skupna vsebnost klorofila *a* in *b* (Kl a+b) pri vodnih (□) in zračnih listih (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

Vrednosti razmerja med klorofiloma a in b so bile okoli 2,3 (slika 5). Pri vodnih listih *G. fluitans* je bilo razmerje višje kot pri zračnih listih. Pri vodnih listih *R. lingua* so bile vrednosti razmerja nižje v primerjavi z zračnimi listi.



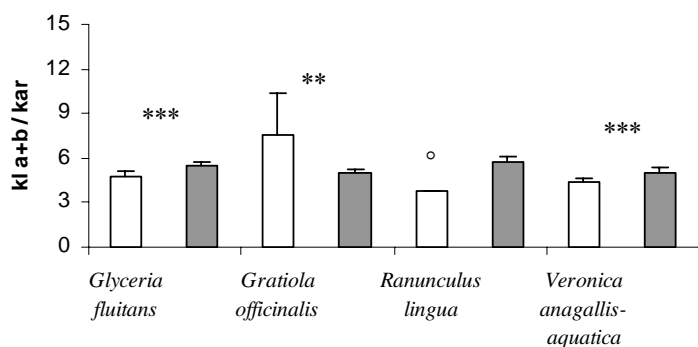
Slika 5: Razmerje med klorofiloma a in b (Kl a/b) pri vodnih (□) in zračnih listih (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

Vsebnosti karotenoidov ( $\text{mg g}^{-1}$  ss) so bile značilno višje pri vodnih listih kot pri zračnih listih *G. fluitans* in *V. anagallis-aquatica* (slika 6). Zračni listi *R. lingua* so imeli višje vsebnosti karotenoidov v primerjavi z vodnimi listi.



Slika 6: Vsebnost karotenoidov (Kar) pri vodnih (□) in zračnih listih (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine ± SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

Razmerje med skupno vsebnostjo klorofilov a in b (Kl a+b) in karotenoidi (Kar) je bilo višje pri zračnih listih v primerjavi z vodnimi pri *G. fluitans*, *R. lingua* in *V. anagallis-aquatica* (slika 7). Vodni listi vrste *G. officinalis* pa so imeli višje vrednosti razmerja kot zračni listi.

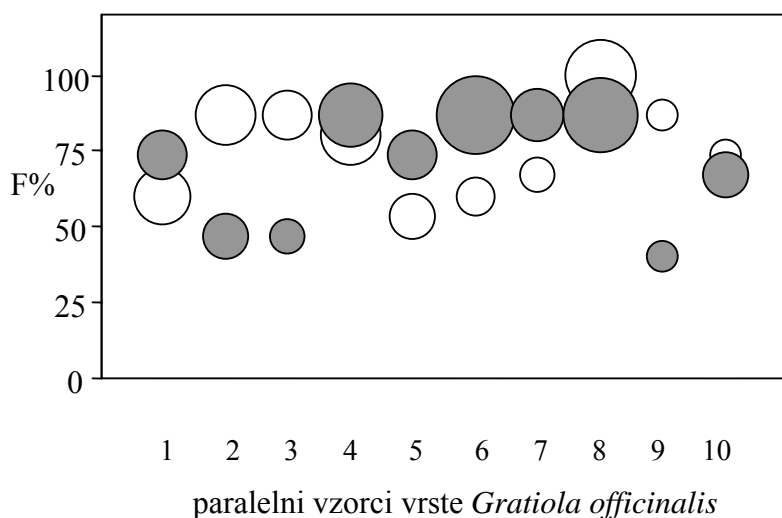
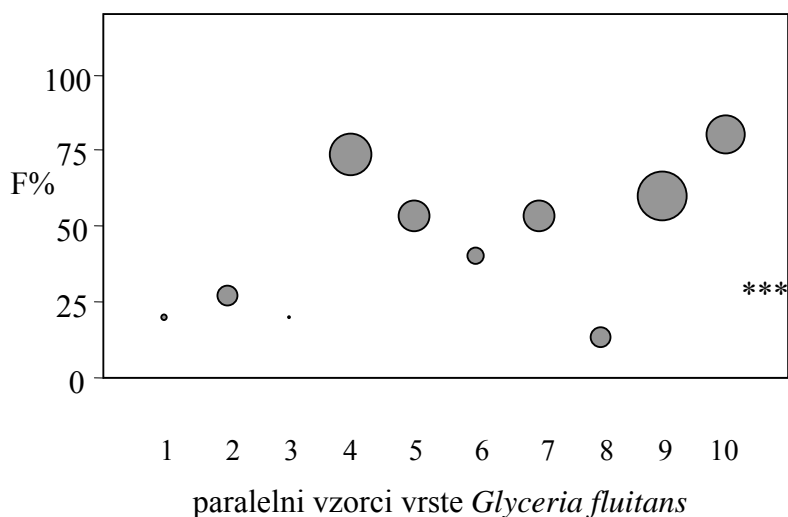


Slika 7: Razmerje med skupno vsebnostjo klorofilov a in b (Kl a+b) ter karotenoidi (Kar) pri vodnih (□) in zračnih listih (■) amfibijskih rastlin. Ekstremni podatek (°).

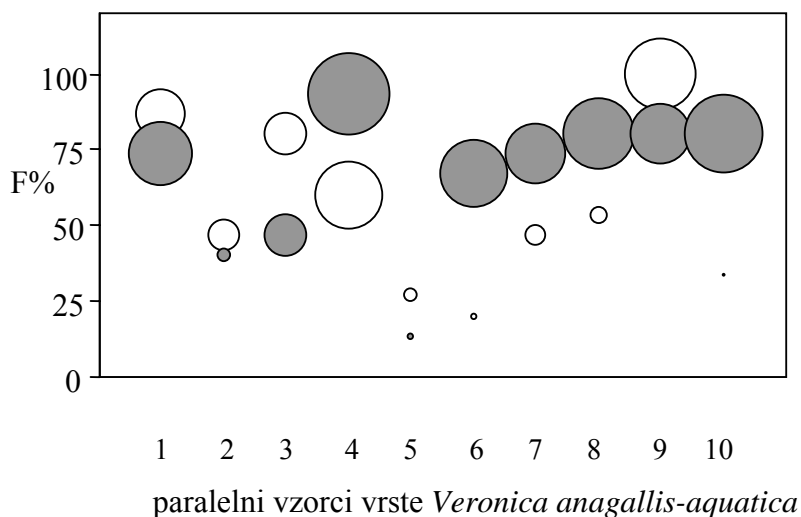
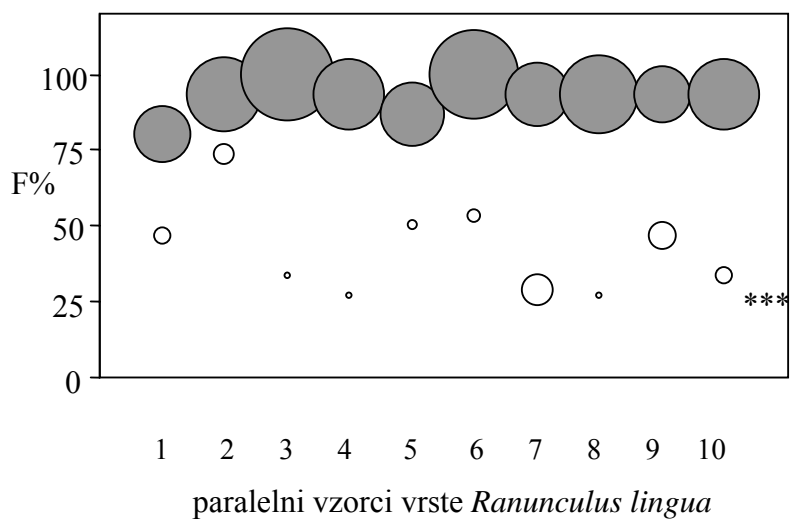
Podatki so aritmetične sredine ± SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

### 5.3 MIKORIZNA KOLONIZACIJA

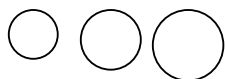
Arbuskularno mikorizna kolonizacija (AM) je bila ugotovljena pri vseh rastlinskih vrstah vsaj pri primerkih rastlin, ki so rasli na kopnem (slika 8). Vodni primerki vseh vrst razen *G. fluitans* so bili mikorizno kolonizirani. Zračni primerki *G. fluitans* so imeli nizke vrednosti mikorizne frekvenca (F%) in intenzitete mikorize (M%). Pri zračnih primerkih *R. lingua* pa sta bili mikorizna frekvenca in mikorizna intenziteta značilno višji v primerjavi z vodnimi primerki. Vrsti *G. officinalis* in *V. anagallis-aquatica* nista pokazali značilnih razlik v mikorizni kolonizaciji vodnih iz zračnih primerkov.







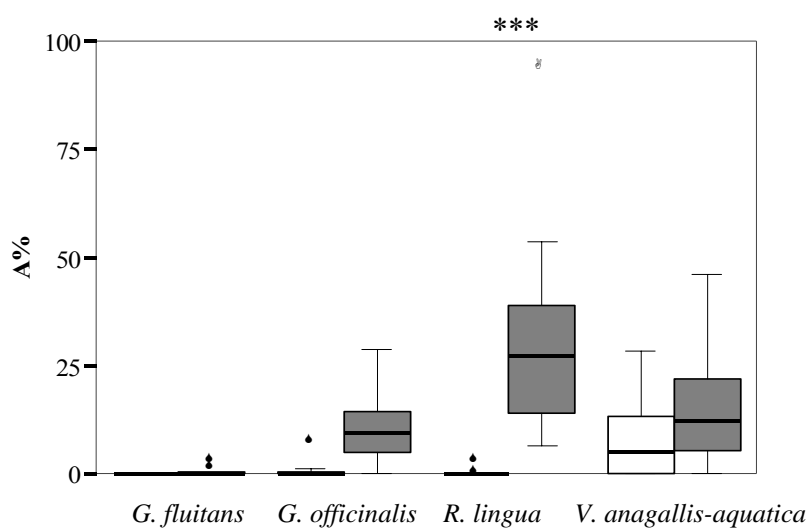
M%: 25, 50, 75 %



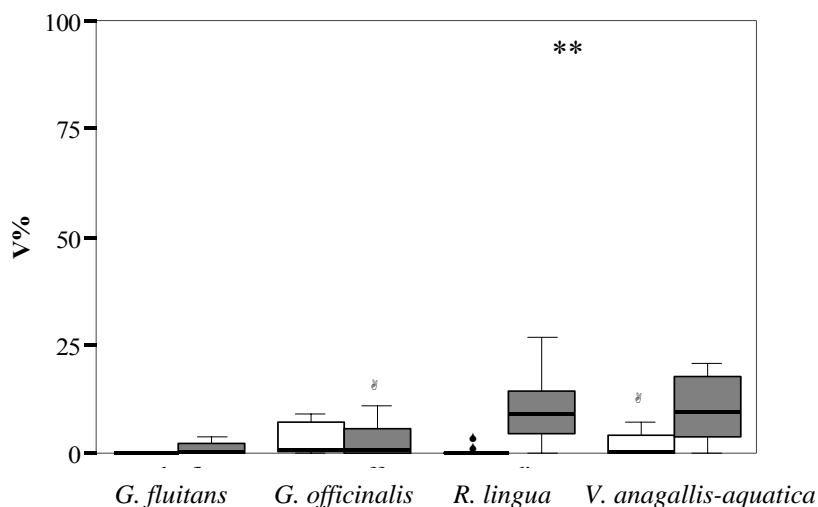
Manjkajoči krog na grafu za posamezen paralelni vzorec pomeni, da mikoriza ni bila prisotna.

Slika 8: Mikorizna frekvenca (F%) v koreninah vodnih (□) in zračnih primerkov (■) amfibijskih rastlin. Mikorizna intenziteta (M%) je izražena s površino kroga, n = 10. Mann-Whitney U test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

Strukture arbuskularne mikorize, arbuskuli in vezikli so bili bolj pogosto prisotni pri zračnih primerkih vrst (slika 9 in 10). Značilno višje vrednosti gostote tako arbuskulov kot veziklov pri zračnih primerkih v primerjavi z vodnimi so bile pri vrsti *R. lingua*. Vrednosti gostote arbuskulov in veziklov vodnih primerkov *V. anagallis-aquatica* niso bile značilno nižje od vrednosti izmerjenih pri zračnih primerkih. Gostota veziklov vodnih primerkov vrste *G. officinalis* je bila nekoliko višja v primerjavi z zračnimi.



Slika 9: Gostota arbuskulov (A%) v koreninah vodnih (□) in zračnih primerkov (■) amfibijskih rastlin. Podatki so prikazani kot škatle s 1. kvartilom, mediano in 3. kvartilom; ročaji z neizstopajočimi podatki; izstopajoči (•) in ekstremni podatki (#); n = 10. Mann-Whitney U test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.



Slika 10: Gostota veziklov (V%) v koreninah vodnih (□) in zračnih primerkov (■) amfibijskih rastlin. Podatki so prikazani kot škatle s 1. kvartilom, mediano in 3. kvartilom; ročaji z neizstopajočimi podatki; izstopajoči (•) in ekstremni podatki (#); n = 10. Mann-Whitney U test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

### 5.3.1 Prisotnost temno septiranih endofitov (DSE)

Mikrosklerociji, strukture temno septiranih endofitov, so bili prisotni tako pri vodnih kot pri zračnih primerkih *G. fluitans* in *V. anagallis-aquatica* (preglednica 2). Vrsti *G. officinalis* in *R. lingua* nista imeli prisotnih struktur temno septiranih endofitov. Gostota mikrosklerocijev je bila nizka.

Preglednica 2: Prisotnost mikrosklerocijev v koreninah vodnih in zračnih poganjkov rastlin z amfibijskim značajem.

Rastlinska vrsta	Vodni poganjki	Zračni poganjki
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	+	+
<i>Gratiola officinalis</i> L.	-	-

---

<i>Ranunculus lingua</i> L.	-	-
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+	+

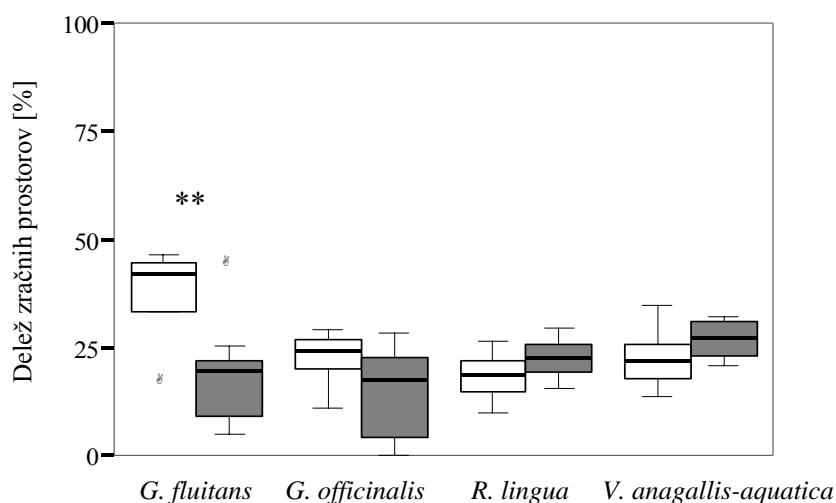
---

+ mikrosklerociji so bili prisotni

- mikrosklerociji niso bili prisotni

#### 5.4 DELEŽ ZRAČNIH PROSTOROV V KORENINSKI SKORJI

Deleži zračnih prostorov v koreninski skorji se v večini niso bistveno razlikovali pri vodnih in zračnih primerkih rastlin (slika 11). Značilno višji delež pri vodnih primerkih v primerjavi z zračnimi je bil pri vrsti *G. fluitans*.

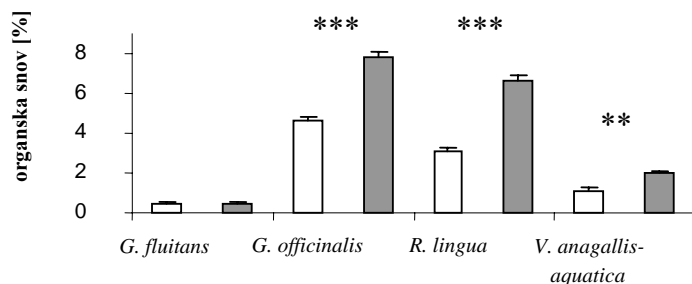


Slika 11: Delež zračnih prostorov v koreninski skorji vodnih (□) in zračnih primerkov (■) amfibijskih rastlin. Podatki so prikazani kot škatle s 1. kvartilom, mediano in 3. kvartilom; ročaji z neizstopajočimi podatki; ekstremni podatki (#); n = 10. Mann-Whitney U test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

#### 5.5 RIZOSFERNA TLA

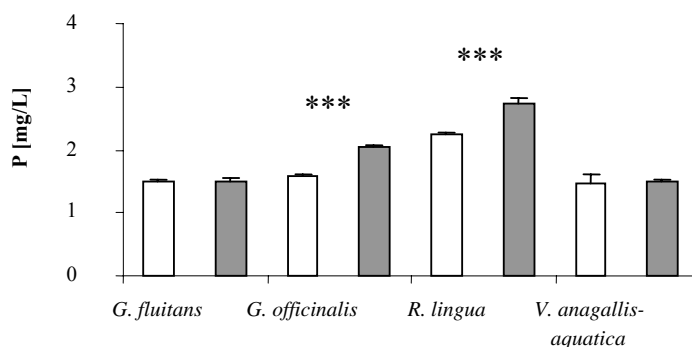
Nižji delež organske snovi v rizosferi v času poplavljenosti v primerjavi s sušnim obdobjem smo določili pri *G. officinalis*, *R. lingua* in *V. anagallis-aquatica* (slika 12).

Zelo nizek delež organske snovi je bil prisoten v tleh vrste *G. fluitans*, pri kateri se deleža pri vodnih in zračnih primerkih nista razlikovala.



Slika 12: Vsebnost organske snovi (%) v rizosfernih tleh pri vodnih (□) in zračnih primerkih (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

Vsebnost rastlinam dostopnega fosforja v rizosferi zračnih primerkov je bila značilno višja kot v rizosferi vodnih primerkov *G. officinalis* in *R. lingua* (Slika 13). Pri vrstah *G. fluitans* in *V. anagallis-aquatica* se vsebnosti fosforja v rizosferah vodnih in zračnih primerkov niso razlikovale.



Slika 13: Vsebnost fosforja (mg/L) v rizosfernih tleh pri vodnih (□) in zračnih primerkih (■) amfibijskih rastlin. Podatki so aritmetične sredine  $\pm$  SD, n = 10. Student t-test: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

## 6 RAZPRAVA

### 6.1 FOTOKEMIČNA UČINKOVITOST PS II

Fotokemična učinkovitost rastlin v vodnem okolju je lahko motena z različnimi tipi stresa (Šraj-Kržič in Gaberščik, 2005), kot so suša (Colom in Vazzana, 2003), fotoinhibicija (Gaberščik in Mazej, 1995), UV-B radiacija (Gaberščik in sod., 2002) in razpoložljivost CO<sub>2</sub>. Moteči dejavniki so vezani na nihanje vodnega nivoja in lahko povzročijočasne motnje PS II (Šraj-Kržič in Gaberščik, 2005).

Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II so bile pri večini rastlinskih vrst višje pri zračnih listih (slika 3), kar navajajo tudi drugi avtorji (Šraj-Kržič in Gaberščik, 2005). Vrednosti svetlobnega sevanja so v vodi nižje kot na kopnem, prav tako je v vodi težji dostop do hranilnih snovi. Posledično so nižje tudi vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti.

Pri vrsti *Glyceria fluitans* pa so bile vrednosti pri zračnih listih nižje kot pri vodnih. Rezultati so bili lahko posledica prehodnega stresa ali pa dejstva, da so vodni listi plavalina vodi in bili zato dobro prilagojeni na visoko jakost sevanja.

Dejanska fotokemična učinkovitost PS II je bila pri vseh preučevanih vrstah nizka.

Sklepamo, da so bili rezultati posledica prisotnosti začasnega stresa, kar je navedeno tudi v raziskavi avtoric Šraj-Kržičeve in Gaberščikove (2005).

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PSII se pri vodnih in zračnih listih niso značilno razlikovale (slika 2), kar je bilo opisano tudi v raziskavi avtoric Šraj-Kržičeve in Gaberščikove (2005). V večini so bile vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti PSII blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83. V tem primeru rezultati ne kažejo na kakršnekoli motnje v PSII kot posledico stresa. Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti so bile pri zračnih listih dveh vrst nižje kot pri vodnih listih. Takšne rezultate je objavil tudi avtor Mommer in sod. (2005) za proučevano vrsto *Rumex palustris*.

## 6.2 FOTOSINTEZNI PIGMENTI

Skupne vrednosti klorofilov *a* in *b*, izražene z mg na suho maso so bile pri preučevanih vrstah zelo različne (slika 4). Višje skupne vrednosti klorofilov *a* in *b* pri zračnih listih v primerjavi z vodnimi so bile pri vrsti *R. lingua*, saj so zračni listi izpostavljeni višjim vrednostim sevanja ter imajo boljši sprejem CO<sub>2</sub> in hranilnih snovi v primerjavi z vodnimi listi (Rascio, 2002). Posledično v zračnih listih poteka višja fotosintezna aktivnost in zato je tudi potreba po fotosinteznih pigmentih večja. Skupne vrednosti klorofilov *a* in *b* pri vrstah *G. fluitans*, *G. officinalis* in *V. anagallis-aquatica* pa so bile višje pri vodnih listih v primerjavi z zračnimi. Podobno so pokazali tudi rezultati raziskave Nielsena (1993), ki pa ne navaja vzrokov za takšne vrednosti.

Vrednosti razmerja med klorofiloma *a* in *b* so bile med 2 in 3 in se med vrstami niso bistveno razlikovale (slika 5). Pri vrstah *G. fluitans* in *V. anagallis – aquatica* so bile vrednosti razmerja v primerjavi z zračnimi višje pri vodnih listih. Avtorja Nielsen in Nielsen (2006) navajata, da se vodni in zračni primerki preučevanih rastlin niso razlikovali v razmerju klorofilov *a* in *b*, torej razmerje med klorofiloma *a* in *b* ni nujno odvisno od količine sevanja, ki ga rastlina dobi v različnih okoljih. Nasprotno je bilo razmerje med klorofiloma *a* in *b* pri vrstah *G. officinalis* in *R. lingua* višje v zračnih kot v vodnih listih, kar ni odvisno od sevalnih razmer.

Vrednosti karotenoidov so se gibale med 1 in 5 mg g<sup>-1</sup>ss in so se med vrstami zelo razlikovale (slika 6). Pri vrstah *G. fluitans*, *G. officinalis* in *V. anagallis-aquatica* so bile vrednosti karotenoidov značilno višje v vodnih kot v zračnih listih. Karotenoidi so sekundarni sprejemniki svetlobnega sevanja (Demmig-Adams in Adams, 1996), Nielsen in Nielsen (2006) pa navajata, da imajo karotenoidi pomembno vlogo pri zaščiti pri visokih vrednostih sevanja.

Zračni listi *R. lingua* so imeli višje vsebnosti karotenoidov v primerjavi z vodnimi listi.

Vrednosti razmerij med skupno vsebnostjo klorofilov *a* in *b* ter karotenoidi se med vrstami *G. fluitans*, *R. lingua* in *V. anagallis-aquatica* niso bistveno razlikovale in so bile pri vseh treh vrstah višje pri zračnih kot vodnih listih (slika 7). Vodni listi vrste *G. officinalis* pa so

imeli višje vrednosti razmerja kot zračni listi, kar je posledica visoke vrednosti klorofila pri vodni obliki.

### 6.3 MIKORIZNA KOLONIZACIJA

Arbuskularno mikorizna kolonizacija (AM) je bila ugotovljena pri vseh rastlinskih vrstah (slika 8). Mikorizna kolonizacija je bila prisotna tudi pri vodnih primerkih vrst *G. officinalis*, *R. lingua* in *V. anagallis – aquatica*. Ugotovitve, da je mikoriza lahko prisotna tudi pri vodnih primerkih, potrjujejo tudi druge raziskave (Bauer in sod., 2003, Radhika in Rodrigues, 2007). Mikorizna kolonizacija pri vodnih primerkih je prisotna zaradi mikoriznih gliv, ki se uspešno razširjajo tudi v času poplav (Carvalho in sod., 2003). Vodni primerki vrste *G. fluitans* niso bili mikorizno kolonizirani, kar lahko pojasnimo z dejstvom, da so bile vrednosti mikorizne frekvence in intenzitete tudi pri zračnih primerkih zelo nizke (Beck-Nielsen in Vandbæk Madsen, 2001). Raziskava avtorja Cornwella in sod. (2001) pa potrjuje, da so enokaličnice, kamor sodi tudi vrsta *G. fluitans*, manj mikorizne od dvokaličnic.

Zračni primerki vrste *R. lingua* so imeli v primerjavi z vodnimi primerki značilno višje vrednosti mikorizne frekvence in intenzitete. Večina raziskav mikorizne kolonizacije vodnih rastlin potrjuje, da imajo potopljeni primerki vrst, s trajanjem poplave in globino vodostaja, nižjo stopnjo kolonizacije, zaradi slabše prezračenosti tal (Mendoza in sod., 2005). Tudi nizek redoks potencial v potopljenih tleh (Cronk in Fennessy, 2001) negativno vpliva na gostoto glivnih hif (Beck-Nielsen in Vandbæk Madsen, 2001), kar pojasnjuje nižjo stopnjo kolonizacije pri vodnih primerkih v primerjavi z zračnimi. Rezultate pa lahko pojasnimo tudi z ugotovitvami avtorjev Boulton in Brock (2001), da je v rizosferi vodnih primerkov bistveno manj dostopnega kisika in več toksičnih substanc.

Pri vrstah *G. officinalis* in *V. anagallis-aquatica* je bila mikorizna kolonizacija prisotna tako pri vodnih kot pri zračnih primerkih, vendar med njimi ni bilo značilnih razlik v mikorizni kolonizaciji. V svojih raziskavah sledeče potrjuje tudi avtor Bauer in sod. (2003).



Strukture arbuskularne mikorize, arbuskuli in vezikli so bili bolj pogosto prisotni pri zračnih primerkih vrst (slika 9 in 10). Glede na stopnjo mikorizne kolonizacije vrst so bile tudi vrednosti gostot mikoriznih struktur primerno višje ali nižje.

#### 6.4 PRISOTNOST TEMNO SEPTIRANIH ENDOFITOV (DSE)

Mikrosklerociji, strukture temno septiranih endofitov, so bili prisotni pri dveh rastlinskih vrstah, in sicer *G. fluitans* in *V. anagallis-aquatica*, medtem ko pri vrstah *G. officinalis* in *R. lingua* DSE strukture niso bile prisotne (preglednica 2). Anoksične razmere sicer lahko pospešujejo kolonizacijo z DSE, vendar smo pri omenjenih vrstah našli strukture tako pri vodnih kot pri zračnih poganjkih. Tako v vodnem kot kopenskem okolju je bila gostota mikrosklerocijev nizka.

#### 6.5 DELEŽ ZRAČNIH PROSTOROV V KORENINSKI SKORJI

Deleži zračnih prostorov v koreninski skorji so bili pri vseh rastlinskih vrstah relativno visoki in se v večini niso bistveno razlikovali pri vodnih in zračnih primerkih rastlin (Pedersen in Sand-Jensen, 1997). Značilno višji delež pri vodnih primerkih v primerjavi z zračnimi je bil pri vrstah *G. fluitans* in *G. officinalis* (slika 11). Zaradi prekratkega obdobja suše je verjetno prišlo le do manjših razlik v deležih aerenhima v zračnih in vodnih poganjkih. Pri vrstah *R. lingua* in *V. anagallis-aquatica* pa so bili deleži zračnih prostorov pri zračnih poganjkih višji v primerjavi z vodnimi poganjki.

#### 6.6 RIZOSFERNA TLA

Vodni primerki amfibijskih rastlin nimajo sposobnosti sprejema hranil skozi listno površino, sprejem hranil iz tal pa je upočasnen, saj ni transpiracijskega toka (Rascio, 2002).

Rizosferna tla vseh preučevanih rastlinskih vrst so imela nizek delež organske snovi (slika 12).

Pri vrstah *G. officinalis* in *R. lingua* je bila vsebnost organske snovi v rizosferi višja kot pri vrstah *V. anagallis-aquatica* in *G. fluitans*. Vrednosti mikorizne intenzitete so bile prav tako višje pri rastlinah z višjo vsebnostjo organske snovi v rizosferi, kar pa je v nasprotju z raziskavami. Avtor Wigand in sod. (1998) navajajo, da se v organskih tleh porablja kisik in narašča vsebnost fosforja, to pa naj bi zaviralo mikorizno kolonizacijo.

Ugotovili smo, da višje vrednosti rastlinam dostopnega fosforja in deležem organske snovi v rizosferi niso v neposredni povezavi z višjimi vrednostmi mikorizne kolonizacije. Višja stopnja mikorizne kolonizacije narašča z večjo dostopnostjo kisika, kar potrjuje tudi Miller (2000), ki navaja, da ob nespremenjeni dostopnosti fosforja mikorizna kolonizacija narašča z zmanjševanjem vlažnosti tal.

## 7 SKLEPI

Ugotovili smo, da imajo rastline v vodnem okolju manjšo učinkovitost izrabe sevanja kot na kopnem. Vodni listi so imeli nižje vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II v primerjavi z zračnimi listi, potencialna fotokemična PS II pa se ni značilno razlikovala.

Vrednosti fotosinteznih pigmentov so se vrstno razlikovale. Vsebnosti karotenoidov so bile pri večini preučevanih vrst višje pri vodnih kot pri zračnih listih. Karotenoidi delujejo kot sekundarni sprejemniki svetlobe, pri previsokih sevanjih pa rastlino ščitijo pred fotoinhibicijo.

Vse preučevane amfibijske vrste (*Glyceria fluitans*, *Gratiola officinalis*, *Ranunculus lingua*, *Veronica anagallis-aquatica*) so bile arbuskularno mikorizno kolonizirane. Zračni poganjki so imeli na splošno značilno višjo stopnjo kolonizacije.

Delež aerenhima je bil pri vodnih poganjkih vrst *Glyceria fluitans* in *Gratiola officinalis* višji kot pri zračnih. Pri vrstah *Ranunculus lingua* in *Veronica anagallis-aquatica* pa je bil višji delež aerenhima pri zračnih. Ugotovili smo, da stopnja arbuskularne mikorize ni bila značilno povezana s prisotnim deležem aerenhima.

## 8 POVZETEK

Presihajoča vodna telesa predstavljajo hitro spreminjajoč se ekosistem v katerem preživijo le organizmi, ki se na takšne razmere prilagodijo. Takšni organizmi so tudi amfibijske rastline.

Preučevali smo prilagoditve in mikorizno kolonizacijo štirih amfibijskih rastlinskih vrst: *Glyceria fluitans* (plavajoča sladika), *Gratiola officinalis* (navadna božja milost), *Ranunculus lingua* (velika zlatica) in *Veronica anagallis-aquatica* (vodni jetičnik). Rastline smo vzorčili na območju presihajočih vodnih teles Cerkniškega in Loškega polja. Primerjali smo vodne in kopenske poganjke na nivoju fotokemične učinkovitosti PSII, vsebnosti fotosinteznih pigmentov, mikorizne kolonizacije in prisotnosti zračnih prostorov v koreninski skorji. V rizosfernih tleh smo po metodi po Kandlerju (1995) določali vsebnost celotne organske snovi, po protokolu ÖNORM L 1087(1993) pa vsebnost rastlinam dostopnega fosforja.

Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti PS II so bile pri večini rastlinskih vrst nižje pri vodnih kot pri zračnih poganjkih. Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti pa so bile v večini blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83 in se niso značilno razlikovale med zračnimi in vodnimi poganjki. Rezultati so pokazali, da je sprejem sevanja bolj moten v vodnem okolju, vendar ne povzroča nepopravljivih poškodb v fotosistemu PSII. Vrednosti klorofilov *a* in *b* so se pri vrstah ter med zračnimi in vodnimi poganjki razlikovale. Vodni poganjki pa so, pri večini vrst v primerjavi z zračnimi poganjki, imeli višje vrednosti karotenoidov, ki delujejo kot sekundarni sprejemniki svetlobnega sevanja in v primeru visokih sevanj ščitijo rastlino pred fotoinhibicijo. Arbuskularno mikorizna kolonizacija je bila prisotna pri vseh preučevanih amfibijskih rastlinskih vrstah. Zračni poganjki so na splošno imeli značilno višjo stopnjo kolonizacije v primerjavi z vodnimi poganjki. Glede na stopnjo mikorizne kolonizacije so bile tudi vrednosti gostot mikoriznih struktur primerno višje ali nižje. Deleži aerenhima v koreninah so bili pri vseh rastlinskih vrstah relativno visoki. Stopnja mikorizne kolonizacije pa ni bila značilno povezana z deležem aerenhima.

## 9 VIRI

- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Advanced Botany Research*, 7: 225-332.
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 43: 307-358.
- Bauer, C.R., Kellogg, C.H., Bridgham, S.D., Lamberti, G.A. 2003. Mycorrhizal Colonisation across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetlands*, 23: 961-968.
- Beck-Nielsen, D., Vindbæk Madsen, T. 2001. Occurrence of vesicular – arbuscular mycorrhiza in aquatic macrophytes from lakes and streams. *Aquatic Botany*, 71: 141-148.
- Boeger, M.R.T., Poulson, M.E. 2003. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Schropulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany*, 75: 123-135.
- Boulton, A.J., Brock, M.A. 2001. Australian freshwater ecology. V: Processes and Managment. Gleneagles Publishing, Glen Osmond, Australia, 149-167.
- Braendle, R., Crawford, R.M.M. 1999. Plants as amphibians. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2: 56-78.
- Carvalho, L.M., Correia, P.M., Caçador, I., Martins-Loução, M.A. 2003. Effects of salitnity and flooding on the infectivity of salt marsh arbuscular mycorrhizal fungi in *Aster Tripolium* L. *Biology and Fertility of Soils*, 38: 137-143.
- Colom, M.R., Vazzana, C. 2003. Photosyntesis and PS II functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental Experimental Botany*, 49: 135-144.
- Cornwell, W.K., Bedford, B.L., Chapin, C.T. 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *American Journal of Botany*, 88: 1824-1829.
- Cronk, J.K., Fennessy, M.S. 2001. Wetland plants-biology and ecology. Lewis Publisher, London, 462 str.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. III 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1: 21-26.
- Enríquez, S., Sand-Jensen, K. 2003. Variation in light absorption properties of *Mentha*

- aquatica* L. as function of leaf form: implications for plant growth. *International Journal of Plant Science*, 164: 125-136.
- Evans, D.E. 2003. Aerenchyma formation. Tansley review. *New Phytologist*, 161: 35-49.
- Fan, M., Zhu, J., Richards, C., Brown, K. M., Lynch, J. P. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, 30: 493-506.
- Fougnies, L., Renciot, S., Muller, F., Plenchette, C., Prin, Y., M. de Faria, S., Bouvet, J. M., Sylla, S. Nd., Dreyfus, B., Bâ, A. M. 2007. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. Seedlings. *Mycorrhiza*, 17: 159-166.
- Fuchs, B., Haselwandter, K. 2004. Red list plants: colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza*, 14: 277-281.
- Gaberščik, A. 1993. Measurements of apparent CO<sub>2</sub> flux in amphibious plant *Polygonum amphibium* L. growing over environmental gradient. *Photosynthetica* 29: 473-476.
- Gaberščik, A., Mazej, Z. 1995. Photosynthetic performance and photoinhibition in two species of *Potamogeton* from lake Bohinj (Slovenia). *Acta Botanica Gallica*, 6: 667-672.
- Gaberščik, A., Urbanc-Berčič, O. 2002. Ekosistem, ki ga ustvarja igra vode. V: Gaberščik, A. (ur.), Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru, Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana, 50-58.
- Gaberščik, A., Urbanc-Berčič, O., Kržič, N., Kosi, G., Brancelj, A. 2003. The intermittent lake Cerknica-Variou faces of the same ecosystem. *Lakes & Reservoirs: Research and management*, 8: 159-168.
- Germ, M., Gaberščik, A. 2003. Comparison of aerial and submerged leaves in two amphibious species, *Myosotis scorpioides* and *Ranunculus trichophyllus*. *Photosynthetica*, 41: 91-96.
- Gospodarič, R., Habič, P. 1974. Speleološke raziskave Cerkniskega jezera. Inštitut za raziskovanje krasa, SAZU, Postojna.
- Habič, P. 1977. Nekaj geografskih značilnosti Loške doline. *Notranjski listi*, 1: 11-15.
- Hutchinson, G.E. 1975. A treatise on limnology, vol. III: Limnological botany, John Wiley in sod., New York, 660 str.
- Ilešič, S. 1948. Rečni režimi v Jugoslaviji. *Gospodarski vestnik*, 19: 1-4, 71-110.
- Jackson, M. B., Armstrong, W. 2008. Formation of aerenchyma and the processes of plant

- ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1: 274-287.
- Jumpponen, A., Trappe, J.M. 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic rootcolonizing fungi. *New Phytologist*, 140: 295-310.
- Jumpponen, A. 2001. Dark septate endophytes - are they mycorrhizal? *Mycorrhiza*, 11: 207-211.
- Kandeler, E., 1995. Organic matter by wet combustion. V: *Methods in Soil Biology*. Schinner F., Kandeler E., Margesin R. (eds.), Springer Verlag, Berlin: 397-398.
- Kranjc, A. 1986. Cerkniško jezero in njegove poplave. *Geografski zbornik*, 25: 71-123.
- Kranjc, A. 2002a. Geologija in morfologija. V: Gaberščik, A. (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerknškem jezeru*, Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana, 19-26.
- Kranjc, A. 2002b. Hidrološke značilnosti. V: Gaberščik, A. (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerknškem jezeru*, Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana, 27-38.
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C. 2001a. Extraction of photosynthetic tissues: Chlorophylls and carotenoids. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. John Wiley in Sons Inc., New York: F4.2.1 - F4.2.6.
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C. 2001b. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterisation by UV-VIS. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. John Wiley in Sons Inc., New York: F4.3.1 - F4.3.8.
- Maberly, S. C., Spence, D. H. N. 1989. Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms: amphibious plants. *Aquatic Botany*, 34: 267-286.
- Mendoza, R., Escudero, V., García, I. 2005. Plant growth, nutrient acquisition and mycorrhizal symbioses of a waterlogging tolerant legume (*Lotus glaber* Mill.) in a saline sodic soil. *Plant and Soil*, 275: 305-315.
- Miller, S.P. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonisation of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*, 145: 145-155.
- Mommer, L., Pons, T.L., Wolters Arts, M., Venema, J.H., Visser, E.J.W. 2005. Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect Gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiology*, 139: 497-508.
- 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.
- ÖNORM L 1087. Bestimmung von pflanzenverfügbarem Phosphat und Kalium nach der Calcium-Acetat-Lactat (CAL)-Methode. Österreichisches Normungsinstitut, Wien. 1993.
- Pedersen, O., Sand-Jensen, K. 1997. Transpiration does not control growth and nutrient supply in the amphibious plant *Mentha aquatica*. *Plant, Cell and Environment*, 20: 117-123.
- Philips, J.M., Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular – arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55: 158-160.
- Radhika, K.P., Rodrigues, B.F. 2007. Arbuscular mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa, India. *Aquatic Botany*, 86: 291-294.
- Rascio, N., Cuccato, F., Dalla Vecchia, F., La Rocca, N., Larcher, W. 1999. Structural and functional features of the leaves of *Ranunculus trichophyllus* Chaix., a freshwater submerged macrophyte. *Plant, Cell and Environment*, 22: 205-212.
- Rascio, N. 2002. The Underwater life of secondarily aquatic plants: some problems and solutions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21: 401-427.
- Sand-Jensen, K., Jacobsen, D. 2002. Herbivory and growth in terrestrial and aquatic populations of amphibious stream plants. *Freshwater Biology*, 47: 1475-1487.
- Schrieber, U., Bilger, W., Neubauer, C. 1995. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. V: *Ecophysiology of photosynthesis*. Schulze E.D., Caldwell M.M. (eds.), Springer Verlag, Berlin - Heidelberg, New York: 49-61.
- Stevens, K.J., Peterson, R.L., Reader, R.J. 2002. The aerenchymatous phellem of *Lythrum salicaria* (L.): a pathway for gas transport and its role in flood tolerance. *Annals of Botany*, 89: 621-625.
- Stevens, K., Spender, S., Peterson, R. 2002. Phosphorus, arbuscular mycorrhizal fungi and performance of the wetland plant *Lythrum salicaria* L. under inundated conditions. *Mycorrhiza*, 12: 277-283.
- Šraj-Kržič, N., Gaberščik, A. 2005. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake. *Aquatic Botany*, 83: 281-288.

- Šraj-Kržič, N., Pongrac, P., Klemenc, M., Kladnik, A., Regvar, M., Gaberščik, A. 2006. Mycorrhizal colonisation in plants from intermittent aquatic habitats. *Aquatic Botany*, 85: 331-336.
- Teal, J.M., Kanwisher, J.W. 1966. Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora*. *Journal of Experimental Botany*, 17: 355-361.
- Trošt-Sedej, T., 2005. Ekologija rastlin: priročnik za vaje. Ljubljana. Študentska založba: 16 str.
- Trouvelot, A., Kough, J.L., Gianinazzi-Pearson, V. 1986. Mesure de taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. V: *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. (eds.), INRA press, Paris: 217-221.
- Urbanc-Berčič, O., Gaberščik, A., Levičnik, N. 1999. Nutrient dynamics and root vitality in reed stands (*Phragmites australis*) on intermittent lake Cerknisko jezero. V: *Proceedings of international conference on Phragmites – dominated wetlands, their functions and sustainable use*. April 18 – 23, 1999, Trebon, Czech Republic.
- Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F., Peeters, A.J.M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 170: 213-226.
- Volder, A., Bonis, A., Grillas, P. 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquatic Botany*, 58: 113-120.
- Wigand, C., Stevenson, J.C. 1997. Facilitation of phosphate assimilation by aquatic mycorrhizae of *Vallisneria americana* Mychx. *Hydrobiologia*, 342/343: 35-41.
- Wigand, C., Andersen, F.Ø., Christensen, K.K., Holmer, M., Jensen, H.S. 1998. Endomycorrhizae of isoetids along a biogeochemical gradient. *Limnology and Oceanography*, 43: 508-515.
- Zupančič, B. 1995. *Klimatografija Slovenije – padavine*, Ljubljana: Hidrometeorološki zavod Republike Slovenije.
- Zupančič, B. 2002. *Klima*. V: Gaberščik, A. (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru*, Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana, 5-18.



## **ZAHVALA**

Najlepše se zahvaljujem mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik za zanimiva predavanja o rastlinah in njihovi ekologiji, ki so me spodbudila k pisanju te naloge. Hvala, da ste mi vedno z veseljem podajali nasvete in odgovajali na moja vprašanja pri pisanju diplome.

Najlepša hvala dr. Nini Kržič za vso pomoč pri delu. Hvala ti za vse nasvete, podporo in dobro voljo.

Najlepša hvala recenzentki doc. dr. Barbari Vilhar in predsednici komisije prof. dr. Maji Kovač za hiter pregled naloge, tehtne pripombe in prijazno komunikacijo.

Zahvaljujem se Alešu Kladniku in Pauli Pongrac za pomoč pri praktičnem delu naloge. Alešu hvala za pomoč pri izdelavi fotografij preparatov. Pauli hvala za pomoč pri prepoznavanju glivnih struktur.

Zahvaljujem se tudi vsem tistim, ki so kakorkoli pomagali pri nastanku te diplome, pa jih nisem posebej omenila.

Rada bi se zahvalila moji družini, vsem prijateljem in kolegom za podporo in pomoč tekom študija.

Matej, hvala ker si mi stal ob strani, me prenašal pred izpiti in vedno z veseljem razglabljal o čudesih narave.