

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Marijan ČENDAK

**ZNAČILNOSTI FOTOSINTEZE PUHASTEGA
HRASTA (*Quercus pubescens* Willd.) IN NAVADNEGA
RUJA (*Cotinus coggygria* Scop.) NA ZARAŠČAJOČIH
KRAŠKIH PAŠNIKIH**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2012

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Marijan ČENDAK

**ZNAČILNOSTI FOTOSINTEZE PUHASTEGA HRASTA (*Quercus pubescens*
Willd.) IN NAVADNEGA RUJA (*Cotinus coggygria* Scop.) NA ZARAŠČAJOČIH
KRAŠKIH PAŠNIKIH**

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

**PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF PUBESCENT OAK (*Quercus*
pubescens Willd.) AND SMOKE BUSH (*Cotinus coggygria* Scop.) ON INVADED
KARST PASTURES**

GRADUATION THESIS
University studies

Ljubljana, 2012

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija agronomije. Opravljeno je bilo na Katedri za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko Oddelka za agronomijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Naloga se veže na raziskovalni projekt »Zaraščanje kraških travnišč in spremembe njihove ponorne aktivnosti za ogljik« (ARRS J4-1009), nosilec Dominik Vodnik.

Študijska komisija Oddelka za agronomijo je za mentorja diplomske naloge imenovala prof. dr. Dominika Vodnika.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: izr. prof. dr. Marijana JAKŠE
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Dominik VODNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Franc BATIČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Spodaj podpisani se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddal v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Marijan Čendak

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Dn
 DK UDK 581.13:581.5(043.2)
 KG kraški pašniki/zaraščanje/fotosinteza/puhasti hrast/*Quercus pubescens*/navadni ruja/*Cotinus coggygria*/bilanca ogljika/kroženje ogljika/ogljikov dioksid
 KK AGRIS F62
 AV ČENDAK, Marijan
 SA VODNIK, Dominik (mentor)
 KZ SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
 ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo,
 LI 2012
 IN ZNAČILNOSTI FOTOSINTEZE PUHASTEGA HRASTA (*Quercus pubescens* Willd.) IN NAVADNEGA RUJA (*Cotinus coggygria* Scop.) NA ZARAŠČAJOČIH KRAŠKIH PAŠNIKI
 TD Diplomsko delo (univerzitetni študij)
 OP VII, 39 str., 14 sl., 22 vir.
 LJ sl
 JI sl/en
 AI Dnevna bilanca ogljika v rastlini je v veliki meri odvisna od abiotičnih okoljskih dejavnikov (svetloba in dostopna voda, temperatura,...). Ko ti niso optimalni, rastlina omejuje stomatalno prevodnost, da prepreči izgubo vode in posledično s tem zmanjšuje fotosintezo. Ti odzivi so bistvenega pomena za izmenjavo CO₂ na ravni ekosistema. V okviru širšega projekta, ki preučuje ogljikovo bilanco na zaraščajočih pašnikih na Podgorskem krasu (submediteranski del Slovenije) je bila naša naloga primerjati fotosintezne značilnosti dveh prevladajočih lesnatih rastlin: puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.) in navadni ruja (*Cotinus coggygria* Scop.). LI-6400 prenosni merilni sistem je bil uporabljen za meritve dnevnega poteka neto fotosinteze (NF), stomatalne prevodnosti in transpiracije v različnih sezonskih razmerah v poletju. Zgodaj poleti je imel navadni ruja večje vrednosti obeh obravnavanih parametrov (povprečna neto fotosinteza 8,5 μmol CO₂ mol⁻¹ in stomatalna prevodnost 0,06-0,1 mol m⁻²s⁻¹) od puhastega hrasta. Z meritvami pozno avgusta smo ugotovili večjo potencialno fotosintezo pri puhastem hrastu vendar so okoljski dejavniki (visoka temperatura, suša) bistveno omejevali fotosintetsko aktivnost obeh obravnavanih rastlin (NF= 0,5-1 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Naši podatki kažejo, da sta med poletjem obe vrsti pogosto limitirani v fotosintezni aktivnosti zaradi omejene stomatalne prevodnosti.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dn
 DC UDC 581.13:581.5(043.2)
 CX karst pastures/afforestation/photosynthesis/pubescent oak/*Quercus pubescens*/smoke bush/*Cotinus coggygria*/carbon budget/carbon cycling/carbon dioxide
 CC AGRIS F62
 AU ČENDAČ, Marijan
 AA VODNIK, Dominik (supervisor)
 PP SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
 PB University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Department of agronomy
 PY 2012
 TI PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF PUBESCENT OAK (*Quercus pubescens* Willd.) AND SMOKE BUSH (*Cotinus coggygria* Scop.) ON INVADDED KARST PASTURES
 DT Graduation thesis (university studies)
 NO VII, 39 p., 14 fig., 22 ref.
 LA sl
 AL sl/en
 AB The daily carbon balance of the plant is largely dependent on abiotic environmental conditions (light and water availability, temperature,...). When these are not optimal, plant limits stomatal conductivity to avoid water loss and consequently photosynthesis is limited. These responses are crucial for the exchange of CO₂ on the level of ecosystem. As a part of a broader study that analyses the carbon budget on invaded pasture areas at the Podgorski kras plateau (sub-Mediterranean Slovenia) our aim was to compare photosynthetic characteristics of two invading woody species: pubescent oak (*Quercus pubescens* Wild.) and smoke bush (*Cotinus coggygria* Scop.). LI-6400 measuring system was used to measure the daily courses of net photosynthesis (NF), stomatal conductance and transpiration in different seasonal conditions during summer months. In early summer smoke bush had higher values of both observed parameters (average net photosynthesis of 8,5 μmol CO₂ mol⁻¹ and stomatal conductance between 0,06 and 0,1 mol m⁻²s⁻¹) than pubescent oak. Late August measurements showed that pubescent oak had higher photosynthetic potential, while weather conditions (high temperature, drought) greatly limited photosynthetic activity of both species during the day (NF= 0,5-1 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Our results show that during summer both species are very frequently limited in photosynthesis due to reductions of stomatal conductivity.

KAZALO VSEBINE

	str.
Ključna dokumentacijska informacija (KDI)	III
Key Words Documentation (KWD)	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo slik	VI
Okrajšave in simboli	VII
1 UVOD	1
1.1 POVOD	1
1.2 CILJI	2
1.3 DELOVNE HIPOTEZE	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 FOTOSINTEZA	3
2.2 ODVISNOST FOTOSINTEZE OD OKOLJSKIH DEJAVNIKOV	4
2.2.1 Svetlobna odvisnost fotosinteze	4
2.2.2 CO₂-odvisnost fotosinteze	5
2.2.3 Odvisnost fotosinteze od vodnega statusa	8
2.3 RAZMERE, KI DOLOČAJO FOTOSINTETSKO AKTIVNOST NA KRAŠKIH OBMOČJIH	10
3 MATERIAL IN METODE	12
3.1 MERITVE FOTOSINTEZE	12
3.1.1 Prenosni merilni sistem Li-6400	12
3.2 POTEK MERITEV Z MERILNIM SISTEMOM LI-6400	14
3.4 METEOROLOŠKE MERITVE	14
3.5 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV	16
4 REZULTATI	17
4.1 DNEVNI HOD FOTOSINTEZE V JUNIJSKEM OBDOBJU (12. 6. 2009)	17
4.2 DNEVNI HOD FOTOSINTEZE V AVGUSTOVSKEM OBDOBJU (28. 8. 2009)	20
4.3 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD PREVODNOSTI LISTNIH REŽ	23
4.4 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD SVETLOBNIH RAZMER	24
4.5 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD TEMPERATURA LISTA	25
5 RAZPRAVA IN SKLEPI	26
5.1 RAZPRAVA	26
5.2 SKLEPI	29
6 POVZETEK	30
7 VIRI	31
ZAHVALA	

KAZALO SLIK

	str.
Slika 1: Krivulja CO ₂ -odvisnosti fotosinteze (A-Ci krivulja), razlika med C ₃ in C ₄ rastlinami v asimilaciji CO ₂ oz. fotosintezni aktivnosti (Vodnik, 2012)	8
Slika 2: Dnevni hod transpiracije ob različni vsebnosti vode v tleh (krivulje 1-5); (1)-neomejena transpiracija, (2)-omejevanje transpiracije z opoldanskim zapiranjem rež, (3)-popolno zaprtje rež opoldne, (4)-permanentno zaprtje rež, le kutikularna transpiracija, (5)-močno zmanjšana transpiracija zaradi poškodb membran. Siva površina prikazuje območje, v katerem je transpiracija izključno kutikularna (Larcher, 2003).....	9
Slika 3: Spreminjanje molskih deležov H ₂ O in CO ₂ v zraku ter hitrosti vstopnega in izstopnega zraka. Transpiracija (E) in fotosinteza (A) spremenita koncentraciji vode in CO ₂ iz zraka, ki prehaja skozi komoro. Zaradi transpiracije se poveča tudi hitrost zraka (u _o) (Using the Li-6400..., 2005).	13
Slika 4: Meteorološke meritve v obdobju april 2009 – oktober 2009. Temperatura zraka in temperatura tal v °C (A), vlaga v tleh v % (B) in (C) količina padavin v mm (Ferlan in sod., 2011). Vertikalni črti označujeta datum meritev	15
Slika 5: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov puhastega hrasta (<i>Quercus pubescens</i>) dne 12. junija 2009	18
Slika 6: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov navadnega ruja (<i>Cotinus coggygria</i>) dne 12. junija 2009	19
Slika 7: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov puhastega hrasta (<i>Quercus pubescens</i>) dne 28. avgusta 2009	21
Slika 8: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov navadnega ruja (<i>Cotinus coggygria</i>) dne 28. avgusta 2009	22
Slika 9: Neto fotosinteza v odvisnosti od prevodnosti listnih rež v junijskem obdobju ...	23
Slika 10: Neto fotosinteza v odvisnosti od prevodnosti listnih rež v avgustovskem obdobju.....	23
Slika 11: Neto fotosinteza v odvisnosti od jakosti osvetlitve v junijskem obdobju	24
Slika 12: Neto fotosinteza v odvisnosti od jakosti osvetlitve v avgustovskem obdobju...	24
Slika 13: Neto fotosinteza v odvisnosti od temperature lista [°C] v junijskem obdobju....	25
Slika 14: Neto fotosinteza v odvisnosti od temperature lista avgustovskem obdobju	25

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

NEE	net ecosystem exchange (neto ekosistemska izmenjava)
PSI	photosystem I (fotosistem I)
PSII	photosystem II (fotosistem II)
PAR	Photosynthetically active radiation (fotosintezno aktivno sevanje)
NADP	Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (nikotin adenin dinukleotid fosfat)
NADPH	nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-oxidase (reducirana oblika nikotin adenin dinukleotid fosfata)
WUE	water use efficiency (učinkovitost izrabe vode)
ABA	Abscisic acid (absizinska kislina)
IRGA	infrared gas analyser (infrardeči plinski analizator)

1 UVOD

Kopenski ekosistemi severne hemisfere predstavljajo poleg oceanov ključen ponor ogljika. Da bi lahko ovrednotili njihovo dejansko vlogo pri kroženju ogljika v spreminjajočih klimatskih razmerah, pa je potrebno dobro poznavanje njihovega delovanja. Poleg gozdov naj bi bila pri sekvestraciji ogljika pomembna tudi travišča, pri katerih pa je neto izmenjava CO₂ in drugih plinov, povezanih z globalnimi spremembami, močno odvisna od načina njihove rabe. Bilanca ogljika se močno spremeni v primerih, ko se raba opušča in prihaja do zaraščanja travišč z lesnatimi vrstami. Zaraščanje je posebej pogosto v primerih, ko so razmere za kmetijsko rabo manj ugodne. Takšen primer je tudi zaraščanje kraških travišč, ki so bila v preteklosti rabljena kot travniki ali pašniki.

Čeprav je zaraščanje v številnih ozirih negativen proces (upadanje biodiverzitete, negativni vpliv na količino podtalnice, povečanje pogostnosti in silovitosti požarov, izguba kulturne krajine), pa lahko ima tudi določene pozitivne posledice, od katerih je vloga pri ponoru in zmanjševanju koncentracije CO₂ v atmosferi na prvem mestu.

1.1 POVOD

V raziskavi, ki poteka na zaraščajočih traviščih Podgorskega krasa poskušajo raziskovalci na površinah, ki so v različnih fazah zaraščanja, ovrednotiti ključne parametre, ki opredeljujejo tok ogljika, ter hkrati čimbolj kvantitativno ovrednotiti posamezne segmente ogljikovega cikla. Na teh površinah že četrto leto potekajo stalne meritve neto izmenjave ogljika med ekosistemom in ozračjem (net ecosystem exchange - NEE) z mikrometeorološko metodo Eddy kovariance. Rezultati iz leta 2009 kažejo, da so bile zaraščajoče površine ponor z $-126 \pm 14 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, medtem ko so bili travniki vir ogljika s $353 \pm 72 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. Poleg tega so bile opažene razlike v sezonski dinamiki izmenjave CO₂, ki jih lahko povezujemo z razlikami v fenologiji, torej aktivnosti prevladajočih rastlinskih vrst ter spremenjenih razmerah v fragmentirani gozdni površini (Ferlan in sod., 2011).

Za razumevanje izmenjave ogljika na ravni ekosistema, je zelo koristno poznavanje fotosintezne in respiratorne aktivnosti prevladujočih rastlinskih vrst v rastlinski združbi. Tiste, ki predstavljajo največji delež biomase, namreč svojo aktivnostjo v vegetacijskem obdobju pomembno prispevajo k NEE. Zaradi tega smo se odločili, da v okviru diplomske naloge proučimo fotosintezne lastnosti dveh glavnih vrst, ki se pojavljata v drevesno-grmovni plasti raziskovalne ploskve na Podgorskem krasu, to sta puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.) in navadni ruj (*Cotinus coggygria* Scop.).

1.2 CILJI

Zaraščanje je v zadnjih desetletjih ena od najizrazitejših okoljskih sprememb v Sloveniji. Zaradi neugodnih talnih in deloma klimatskih razmer za kmetijstvo, je ta proces posebej razširjen v Submediteranu, na kraških območjih JZ Slovenije, kjer neugodna klima in tla omejujejo kmetijsko rabo. To območje se zarašča z grmovnimi vrstami zgodnjih sukcesijskih stadijev, pa tudi z drevesnimi vrstami srednjih in poznih stadijev.

Zaraščanje vpliva na posamezne komponente ogljikovega cikla, zadrževanje ogljika v nadzemni in podzemni biomasi in lahko spremeni tudi ogljikovo bilanco ekosistema. Pri vrednotenju te bilance je pomembno poznavanje vnosa C v ekosistem, do katerega prihaja v prvi vrsti preko fotosinteze. V tem kontekstu in v okviru širšega projekta, smo si v diplomski nalogi zadali nalogo proučiti lastnosti fotosinteze puhastega hrasta in navadnega ruja na zaraščajočih površinah Podgorskega krasa.

1.3 DELOVNE HIPOTEZE

- pričakujemo, da se dve prevladujoči vrsti, s katerima se zarašča proučevana površina na Podgorskem krasu, razlikujeta v značilnostih fotosinteze kot so fotosintetska kapaciteta in dnevni hod neto fotosinteze,
- glede na zgradbo listov obeh proučevanih vrst (bolj sklerofilni listi pri puhastem hrastu) pričakujemo, da bodo dnevne spremembe fotosinteze, prevodnosti listnih rež in transpiracije dobro odražale razlike v strategiji uravnavanja vodne bilance.

2 PREGLED OBJAV

2.1 FOTOSINTEZA

Življenje rastlin in ostalih živih bitij je ključno odvisno od fotosinteze, napomembnejšega in hkrati najobsežnejšega biokemijskega procesa na Zemlji. Okoli 40 % suhe snovi predstavlja ogljik, ki ga rastline asimilirajo oziroma vežejo v procesu fotosinteze (Lambers in sod., 2008). Izkoriščanje svetlobne energije za redukcijo CO₂ ima izreden pomen za večino presnovnih dogajanj v rastlini, hkrati pa tudi za biološko kroženje snovi v ekosistemu (Vodnik, 2001). Fotosinteza tj. proizvodnja organskih snovi, potrebnih za rast, presnovo in razmnoževanje rastlin, poteka v listih, v manjši meri pa lahko še v steblih, pecljih, deblih, vejah, kličnih listih, popkih, cvetovih in plodovih. Znotraj teh organov poteka fotosinteza v posebnih rastlinskih celičnih organelih - kloroplastih (Lambers in sod., 2008). Pri tem se energija sončnega sevanja uporablja za redukcijo ogljikovega dioksida v organske spojine in za oksidacijo vode, ob kateri nastaja molekularni kisik.

Ločimo naslednje glavne procese fotosinteze:

1. absorpcija fotonov s pigmenti, klorofili in karotenoidi, povezanimi z dvema fotosistemoma (PSI in PSII). Pigmenti se nahajajo na notranji nagubani membrani kloroplasta – tilakoidni membrani, in absorbirajo večji del fotosintezno aktivnega sevanja (PAR; $\lambda \approx 400$ do 700 nm). Energijo prenašajo na reakcijska centra fotosistemov, ki opravljata fotokemično delo. Elektroni, ki jih oddata PSI in PSII, potujejo vzdolž elektronske transportne verige do končnega akceptorja elektronov - NADP. V tem procesu nastane preko tilakodne membrane protonski gradient med stromo kloroplasta in lumnom tilakoide, ki omogoča sintezo energetske bogatih molekul ATP. Elektroni, ki izvirajo iz fotolize vode pa omogočajo nastanek reducenta NADPH.
2. Molekule ATP in NADPH se porabljajo v Calvinovem ciklu, tj. v procesu redukcije CO₂, ki poteka v stromi kloroplasta. Večji del nastalih C₃ spojin (gliceraldehid) se porabi za regeneracijo intermediatov Calvinovega cikla (ribuloza-1,5 bifosfat). Iz manjšega dela C₃ spojin, ki zapusti kloroplast, pa se v citosolu proizvajajo ogljikovi hidrati, ki se porabijo v listu ali pa se preko floema največkrat v obliki saharoze prenesejo v druge rastlinske organe.

Za razliko od prvega sklopa, drugi sklop reakcij fotosinteze ni odvisen od svetlobe. Vendar pa so encimi tega sklopa, zato pa tudi fotosinteza, najbolj aktivni v razmerah velike jakosti osvetlitve (Lambers in sod., 2008).

2.2 ODVISNOST FOTOSINTEZE OD OKOLJSKIH DEJAVNIKOV

Okoljski dejavniki, ki vplivajo na proces fotosinteze so:

- svetloba - svetloba se absorbira s pomočjo fotosintetskih pigmentov: klorofila, glavnega pigmenta in karotenoidov, pomožnih pigmentov,
- koncentracija ogljikovega dioksida - fotosinteza se s večanjem koncentracije ogljikovega dioksida povečuje do nasičenja,
- temperatura - vpliva na difuzijo plinov, hitrost biokemičnih reakcij,
- dostopna voda; vodni status - učinkovitost izrabe vode WUE (water use efficiency),
- preskrbljenost s hranili,
- veter,
- kemijske sestavine zraka in tal,
- struktura tal.

2.2.1 Svetlobna odvisnost fotosinteze

Svetlobna jakost je pomemben ekološki dejavnik, od katerega so odvisni vsi fotoavtotrofni organizmi. Majhna intenzivnost svetlobe predstavlja stres, ker sevanje omejuje fotosintezo in s tem asimilacijo ogljika ter rast rastlin. Velika jakost svetlobe pa prav tako deluje stresno, zmanjšuje fotosintetsko učinkovitost (fotoinhibicija), povzroča pa tudi poškodbe fotosinteznega aparata, še posebej, če drugi dejavniki niso v optimalnih razmerah (Lambers in sod., 2008).

Za rastline so najpomembnejše valovne dolžine vidnega dela spektra, saj omogočajo primarno produkcijo v zelenih rastlinah in s tem tudi obstoj večinskega dela preostale biosfere. Pomemben vpliv ima ultravijolična svetloba, ki sodeluje tako pri procesu fotoinhibicije, kot pri indukciji sinteze zaščitnih pigmentov, ki se akumulirajo z naraščanjem jakosti sevanja. Svetlobno sevanje valovnih dolžin, ki so daljše od vidne svetlobe, imajo predvsem termogenetski učinek. Rastline, ki so prilagojene močni svetlobi, ta stres očitneje občutijo šele ob prisotnosti sekundarnega stresa, ki omejuje ponore energije v procesu fotosinteze in s tem provzroča nezaželjeno nastajanje reaktivnih oblik kisika in povečano temperaturo asimilatornih tkiv. Senčne rastline, vajene šibkih svetlobnih razmer, pa se s tovrstnimi težavami srečajo že veliko prej, saj imajo fotosintezni aparat prilagojen učinkoviti izrabi sevanja pri manjši intenziteti (Larcher, 2003).

Krivulja svetlobne odvisnosti fotosinteze; krivulja svetlobnega odziva (A-Q krivulja)

A-Q krivulja prikazuje odvisnost fotosintezne aktivnosti oziroma asimilacije CO₂ od jakosti fotosintezno aktivnega sevanja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Jakost svetlobe, pri kateri je aktivnost fotosinteze enaka respiraciji in je neto fotosinteza enaka nič, označujemo kot svetlobno kompenzacijsko točko. Ta je za posamezne vrste specifična, znotraj vrste ločimo sončne in senčne liste. Senčni listi imajo kompenzacijsko točko pri manjši svetlobni jakosti. Pri majhni jakosti osvetlitve se aktivnost fotosinteze tako pri sončnih kakor pri senčnih povečuje linearno z osvetlitvijo. Omejujoč dejavnik fotosinteze je elektronski prenos. Povečanje svetlobne jakosti privede do svetlobne zasičenosti oziroma svetlobne saturacije. Sončni listi v primjerjavi s senčnimi dosežejo svetlobno saturacijo bolj postopoma in pri večji svetlobni jakosti.

Rastline imajo razvite mehanizme, ki jih varujejo pred fotoinhibicijo in poškodbami fotosinteznega aparata zaradi prevelike jakosti osvetlitve. Presežka eksitacijske energije, ki se pojavi ob veliki jakosti osvetlitve, se znebijo prek ti. ksantofilnega cikla, ki ga sestavlja posebna skupina pigmentov - karotenoidov: violaksantin, anteraksantin in zeaksantin. Velika jakost osvetlitve sproži oksidacijo violaksantina do zeaksantina, ki višek eksitacijske energije sprosti v obliki neškodljive toplote z mehanizmom, ki ni še popolno raziskan. V primeru odsotnosti ksantofilnega cikla bi se višek energije s klorofila prenesel na kisik, s čimer bi postal za rastlino nevaren, in bi posledično povzročal fotooksidativne poškodbe; razpad klorofila (Lambers in sod., 2008).

2.2.2 CO₂-odvisnost fotosinteze

Oskrba s CO₂ s pomočjo difuzije iz atmosfere (C_a) v medcelične prostore lista (C_i) ter koncentracija CO₂ na mestu karboksilacije v kloroplastih (C_c) predstavlja omejujoč dejavnik fotosinteze. Kutikula, ki prekriva list, pa je skorajda nepropustna za CO₂. Ko analiziramo difuzijo, je primerno uporabljati izraz upornost, saj se upornosti lahko seštevajo, da dobimo skupno upornost za ta proces. Pri obravnavi tokov CO₂ pa je bolj priporočen izraz prevodnost, ki je recipročna vrednost upornosti, saj se tok spreminja v sorazmerju s prevodnostjo. Pot molekule CO₂ se prek mejne zračne plasti in reže nadaljuje v substomatalno votlino, od tu pa v medcelični zračni prostor med mezofilnimi celicami. V celičnih stenah v mezofilu se CO₂ raztopi in v tekoči fazi vstopi v celico in nato še v stromo kloroplasta, kjer se porabi v procesu karboksilacije.

Difuzijo oz. asimilacijo CO₂ opisuje Fick-ov zakon:

$$A_n = g_c (C_a - C_i) = (C_a - C_i)/r_c \quad \dots(1)$$

A_n – neto CO₂- asimilacija (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)

g_c – prevodnost lista za CO₂ (mol CO₂ m⁻² s⁻¹)

r_c – upornost lista za prenos CO₂ (r_c = 1/g_c)

C_a; C_i – molski ali volumski delež CO₂ v atmosferi in v medceličnih prostorih (μmol CO₂)

Iz enačbe (1) je razvidno, da je difuzija odvisna od velikosti gradienta molskega ali volumskega deleža CO₂ v atmosferi in v medceličnih prostorih lista, oziroma od upornosti, ki spremlja molekulo CO₂ na poti iz atmosfere do mesta karboksilacije v kloroplastu. Upornost prenosa CO₂ v plinski fazi se deli na štiri komponente: upornost mejne plasti, upornost rež, upornost medceličnega prostora in upornost celičnih sten.

O prevodnosti lista za CO₂ lahko sklepamo na podlagi meritev transpiracije, ki jo lahko opišemo z Fick-ovim zakonom:

$$E = g_w (w_i - w_a) = g_w (e_i - e_a)/P = (w_i - w_a)/r_w \quad \dots(2)$$

E – transpiracija (mol H₂O m⁻²s⁻¹)

g_w – prevodnost lista za vodno paro (mol H₂O m⁻²s⁻¹)

e_a; e_i – atmosferski in medcelični parcialni tlak vodne pare (Pa)

w_i; w_a – molski delež vodne pare v atmosferi in listu (mol H₂O mol⁻¹)

r_w – upornost lista za prenos vodne pare (r_w = 1/g_w)

P – zračni tlak (Pa)

Vsota upornosti lista za prenos vodne pare je odvisna od dveh komponent: upornosti mejne plasti zraka in stomatalne upornosti. Mejna plast je plast nepremičnega zraka, čigar lastnosti (koncentracija CO₂ in H₂O, temperature, tok zraka) so odvisne od površinskih

lastnosti lista, ki ga ta zrak obdaja. Upornost mejne plasti, imenovana tudi aerodinamična upornost, je odvisna od dimenzije in zgradbe lista in hitrosti vetra. Veliko pomembnejša in obsežnejša od upornosti mejne plasti je stomatalna upornost. Rastline jo uravnavajo s spreminjanjem odprtosti rež. Ob majhni upornosti (široko odprte reže) se poveča medcelična koncentracija CO_2 , kar omogoča večjo CO_2 -asimilacijo tj. aktivnejšo fotosintezo. Hkrati z zmanjševanjem stomatalne upornosti pa se linearno povečuje tudi transpiracija. Vodna para namreč izhlapeva po isti poti kot vstopa CO_2 .

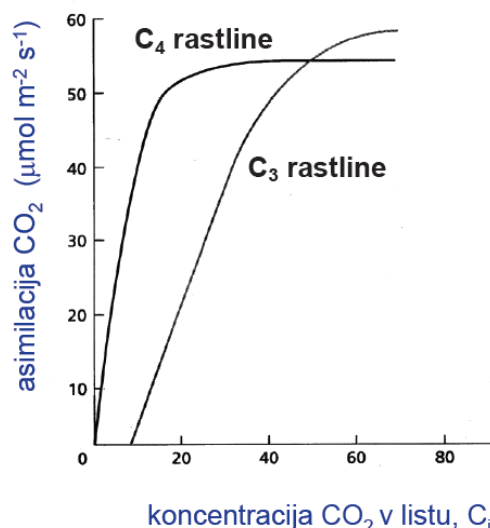
S zmanjševanjem stomatalne upornosti raste transpiracija mnogo hitreje od medcelične koncentracije CO_2 in CO_2 -asimilacije (zaradi večjega gradienta tlaka vodne pare atmosfere in lista od tlaka CO_2 v atmosferi in listu; e_a ; $e_i > p_a$; p_i). Drugače povedano: s povečanjem upornosti ob nespremenjeni razliki tlakov vodne pare e_a ; e_i atmosfere in lista, se transpiracija zmanjša znatno bolj od fotosinteze, izboljša se pa učinkovitost izrabe vode (poveča se razmerje A/E , fotosinteza/transpiracija). Rastlina si s prilagajanjem stomatalne upornosti prizadeva za čim učinkovitejšo izrabo vode v obstoječih okoljskih razmerah. Zaradi tega dejstva so ponoči, ko je fotosinteza enaka nič, reže zaprte, zjutraj pa široko odprte, saj potrebe po CO_2 ob močnem jutranjem sončnem sevanju narastejo. V primeru, da se vodne izgube zaradi transpiracije ne morejo nadomestiti, se reže zjutraj ne odprejo. Reakcijo regulira abscizinska kislina, rastlinski hormon, ki ga proizvajajo korenine v stiku s suhimi tlemi in tudi nadzemni deli rastline ob padcu vodnega potenciala (Lambers in sod., 2008).

Mezofilna upornost, imenovana tudi notranja upornost, predstavlja difuzijo CO_2 od medceličnih prostorov mezofila do karboksilacijskega mesta v kloroplastu. Difuzijo dodatno zavira še upornost prehoda skozi celično steno tj. rezidualna upornost. Do nedavno so mezofilno upornost smatrali za manj pomembno in so ob meritvah njen prispevek zanemarjali. Vendar pa nedavni dokazi kažejo (Flexas in sod. 2008, Warren 2007), da to ni upravičeno. Mezofilna upornost znaša po velikosti približno desetino skupne upornosti mejne plasti in rež. Posledično je koncentracija CO_2 v kloroplastih (C_c) manjša od koncentracije CO_2 v medceličnih prostorih (C_i), razlika približno znaša $80 \mu\text{mol mol}^{-1}$, razlika $C_a - C_i$ pa je $100 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Lambers in sod., 2008).

Krivulja CO_2 -odvisnosti fotosinteze ($A-C_i$ krivulja)

Odvisnost fotosintezne aktivnosti rastline od oskrbe s CO_2 pravilno ocenimo le, če izločimo vpliv rež, za katere je znano, da so ključni uravnalec oskrbe rastlin s CO_2 . Fotosintezno aktivnost (A) zato izražamo v odvisnosti od molskega deleža CO_2 v zraku medceličnih prostorov mezofila (C_i) in ta grafična odvisnost se kratko imenuje $A-C_i$ krivulja oziroma krivulja CO_2 -odvisnosti. Neto CO_2 -asimilacija (neto fotosinteza) je negativna vse dokler proizvodnja CO_2 (v respiraciji) ni popolnoma kompenzirana z vezavo CO_2 v procesu fotosinteze. Vrednost medceličnega molskega deleža CO_2 , pri kateri se to zgodi, se imenuje CO_2 -kompenzacijska točka. Pri C_3 rastlinah kompenzacijsko točko določajo kinetične lastnosti encima Rubisco.

Na krivulji CO₂-odvisnosti fotosinteze nad kompenzacijsko točko ločimo dve območji. Pri manjših vrednostih C_i, fotosinteza strmo narašča z povečevanjem C_i. To je območje, kjer C_i omejuje aktivnost Rubisco encima, medtem ko je substrat Rubisco encima, ribuloza-1,5-bifosfat – RuBP prisoten v zadostnih količinah. Od tod tudi ime RuBP-saturacijska ali CO₂-omejujoča regija. Ob svetlobni saturaciji oskrba s CO₂ in količina aktivnega Rubisco encima določata karboksilacijsko učinkovitost lista. Pri neki dovolj veliki vrednosti C_i asimilacija doseže največjo vrednost, od katere asimilacija s povečevanjem C_i stagnira ali se neznatno povečuje (zaradi inhibicije oksidacijskih reakcij pri velikih C_i). Karboksilacije ne omejuje več oskrba s CO₂, pač pa hitrost obnavljanja RuBP (RuBP-omejujoča regija), ki je odvisna od aktivnosti Calvinovega cikla. Aktivnost Calvinovega cikla pa je odvisna od hitrosti nastajanja ATP-ja in NADPH-ja v svetlobnih reakcijah. Torej je omejujoči dejavnik fotosintezne aktivnosti v tem območju hitrost elektronskega prenosa (Lambers in sod., 2008).



Slika 1: Krivulja CO₂-odvisnosti fotosinteze (A-Ci krivulja), razlika med C₃ in C₄ rastlinami v asimilaciji CO₂ oz. fotosintezni aktivnosti (Vodnik, 2012)

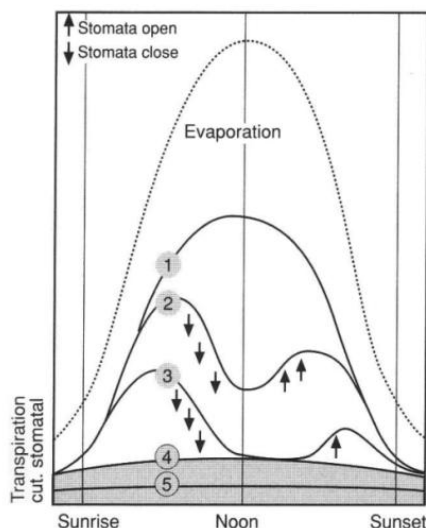
2.2.3 Odvisnost fotosinteze od vodnega statusa

Vse kopenske rastline se soočajo s konkurenčno zahtevo; da asimilirajo dovolj CO₂ iz zraka in hkrati čimbolj omejijo izgube vode. Povrhnjica, ki pokriva izpostavljene dele rastlin, služi kot učinkovita ovira za izgubo vode in s tem varuje rastlino pred izsušitvijo. Vendar rastline ne morejo preprečiti difuzije vode navzven, ne da bi istočasno omejile sprejem CO₂ v liste. Koncentracijski gradient za vnos CO₂ predstavlja dodatno težavo, saj

je veliko manjši od koncentracijskega gradienta, ki poganja izgubo vode. Funkcionalna rešitev tega problema je časovna ureditev odpiranja in zapiranja listnih rež - te so pri C_3 rastlinah odprte čez dan, ponoči pa zaprte. Ponoči, ko ni fotosinteze in s tem ni povpraševanja po CO_2 znotraj lista, zaprtje rež prepreči nepotrebno izgubo vode. Čez dan, še posebej zjutraj, ko je oskrba z vodo bogata in intenzivnost svetlobe dovolj velika, da podpira veliko fotosinteze, so potrebe po CO_2 v notranjosti lista velike, listne reže so široko odprte, da zmanjšajo upornost lista za prenos CO_2 . Transpiracijska izguba vode v teh razmerah je tudi velika, ker je dostopne vode dovolj, rastlina pa v takšnih razmerah izmenjuje dostopno vodo za produkte fotosinteze, ki so bistveni za rast in razmnoževanje (Taiz in Zeiger, 2006).

Neizogibna izguba vode, ko so listne reže odprte za difuzijo CO_2 v liste, lahko privede do zmanjšanja relativne vsebnosti vode v listih, če se oskrba z vodo iz korenin ne ujema z izgubo vode skozi listne reže. Majhna relativna vsebnost vode lahko posredno in neposredno vpliva na fotosintezo. Večja prevodnost listov in visoka koncentracija CO_2 v kloroplastih (C_c) le malo povečata asimilacijo CO_2 , vendar bistveno pospešita transpiracijo.

Manjša vsebnost vode v tleh provzroči omejitev fotosinteze, ta je lahko inhibirana z omejeno absorpcijo vode preko korenin, ki vodi v omejevanje prevodnosti listnih rež. S tem začne v mezofilu primanjkovati substrata za fotosintezo – govorimo o stomatalni inhibiciji fotosinteze. Poleg tega pa lahko pomanjkanje vode povzroči tudi inhibicijo fotosinteze, ki ni neposredno povezana z režami, v tem primeru gre za nestomatalno inhibicijo fotosinteze (Vodnik, 2012; Lambers in sod., 2008).



Slika 2: Dnevni hod transpiracije ob različni vsebnosti vode v tleh (krivulje 1-5); (1)-neomejena transpiracija, (2)-omejevanje transpiracije z opoldanskim zapiranjem rež, (3)-popolno zaprtje rež opoldne, (4)-permanentno zaprtje rež, le kutikularna transpiracija, (5)-močno zmanjšana transpiracija zaradi poškodb membran. Siva površina prikazuje območje, v katerem je transpiracija izključno kutikularna (Larcher, 2003)

Pri rastlinah, ki so izpostavljene pomanjkanju vode, pride do sprememb vodnega potenciala. Posledično pride do zmanjševanja transpiracije in fotosinteze, saj rastlina skuša vzdrževati vodni status na račun zmanjšanja prevodnosti listnih rež, kar omeji omenjena procesa. V primeru, ko zapiranje rež povzroči izguba turgorja, pravimo temu hidropasivno zapiranje. Drugi mehanizem zapiranja listnih rež, ko je celotna rastlina dehidrirana in je odvisna predvsem od metabolnih procesov celic zapiralk, ima pomembno vlogo abscizinska kislina (ABA), ki se sintetizira v koreninah in prenese v nadzemne dele rastline. Povečana koncentracija ABA v rastlini ukazuje na zmanjšan vodni potencial v listih in povečano upornost listnih rež. V sušnejših razmerah se preusmeri rast na korenine, kar regulira ta hormon, hkrati pa ustavi rast nadzemnega dela rastline (Taiz in Zeiger, 2006).

2.3 RAZMERE, KI DOLOČAJO FOTOSINTETSKO AKTIVNOST NA KRAŠKIH OBMOČJIH

Tla na Podgorskem krasu so zaradi razmeroma enotne geološke sestave in ravnega terena dokaj homogena. Prevladuje sprsteninasta rendzina, v manjših depresijah, vrtačah in pod pobočji so se ponekod izoblikovala rjava pokarbonatna tla v tipični obliki. Tla so večinoma izrazito plitva, zaradi česar je zadrževanje vode izredno omejeno. Tanka plast tal je poleg apnenčaste podlage verjetno posledica dezertifikacijskih procesov, povzročenih s pretirano pašo in dodatno podkrepljenih z delovanjem burje v preteklosti (2-3 stoletja nazaj).

Zaradi izredno redke poselitve in zaradi nepomembnosti območja glede gospodarske vrednosti, primanjkuje podatkov s tega območja, tudi meteoroloških. Kljub bližini morja združuje Podgorski kras značilnosti sredozemskih in celinskih podnebnih vplivov, kar se odraža v kombinaciji razmeroma obilnih padavin, njihove neenakomerne porazdelitve skozi leto (dve sušni obdobji: zgodaj pomladi in poleti), razmeroma ostrih zim in vročih poletjih. V Kozini, kot najbližji postaji, je najtoplejši mesec julij z povprečno temperaturo 19 °C, najhladnejši pa januar pri 0,2 °C. Značilne so razmeroma obilne padavine (1300 do 1600 mm na leto), vendar vsa voda zaradi tanke plasti in apnenčaste podlage hitro ponikne v globino. Tudi za te kraje je značilna burja, ki pospešuje izhlapevanje in vpliva na erozijske procese (Repolusk, 1998).

Vegetacija Podgorskega krasa je zaradi sušnih razmer pogosto prizadeta zaradi požarov, ki jih opuščanje rabe in čez območje potekajoča železnica še pospešujeta. Od gozdne vegetacije so najpogostejši submediteranski toploljubni gozdovi črnega gabra in puhastega hrasta. Velika območja pa pokrivajo tudi drugotni gozdovi črnega bora, ki so bodisi nasajeni (oz. nasejani), bodisi so se razširili spontano. Obsežna območja se zaraščajo in tako tvorijo dokaj mozaično krajino z večimi hkrati obstoječimi sukcesijskimi stadiji.

Predvsem sušni stres kot posledica pedoklimatskih dejavnikov ima izreden vpliv na podobo vegetacije na Podgorskem krasu (Eler, 2007).

Rastlinstvo se na rastne razmere v tem okolju prilagaja z različnimi mehanizmi, s pomočjo katerih se vzdržuje pozitivna vodna bilanca. Mnoge vrste so zelo učinkovite pri sprejemu vode, kar jim omogoča globok koreninski sistem in velika hidravlična prevodnost korenin. Druga pomembna prilagoditev je omejevanje izgub vode. Pri tem so pomembne morfoze, ki omejujejo difuzijo vode (npr. debela kutikula, manjši, poraščeni listi), neredko so listi tudi skleromorfni (navadni brin, črni bor).

3 MATERIAL IN METODE

Za izvedbo raziskave smo izbrali območje Podgorskega krasa, razmeroma obsežnega kraškega ravnika med kraškim robom in Slavniškim pogorjem na nadmorski višini od 420 do 500 m (Repolusk, 1998).

Na stalnih poskusnih ploskvah (zaraščajoči pašnik, gozd) smo s pomočjo merilnega sistema Li-6400 ovrednotili fotosintezno aktivnost različno starih dreves puhastega hrasta ter navadnega ruja.

3.1 MERITVE FOTOSINTEZE

Meritve neto fotosinteze smo izvedli v dveh terminih na isti lokaciji: 12. junija ter 28. avgusta 2009.

Na splošno lahko fotosintezo merimo s spremljanjem spreminjanja koncentracij CO₂ ali O₂ v določeni omejeni atmosferi. Pri tem moramo upoštevati tudi druge fiziološke procese, pri katerih prihaja do izmenjave teh dveh plinov med rastlino in okoljem. To sta respiracija in fotorespiracija, pri katerih se O₂ porablja, CO₂ pa tvori. Pri meritvah fotosinteze gre torej za določanje neto fotosinteze (asimilacija+disimilacija) (Vodnik, 2001).

Naša raziskovalna oprema je bil prenosni merilni sistem Li-6400, ki meri koncentracijo CO₂ s pomočjo infrardečega plinskega analizatorja – IRGA.

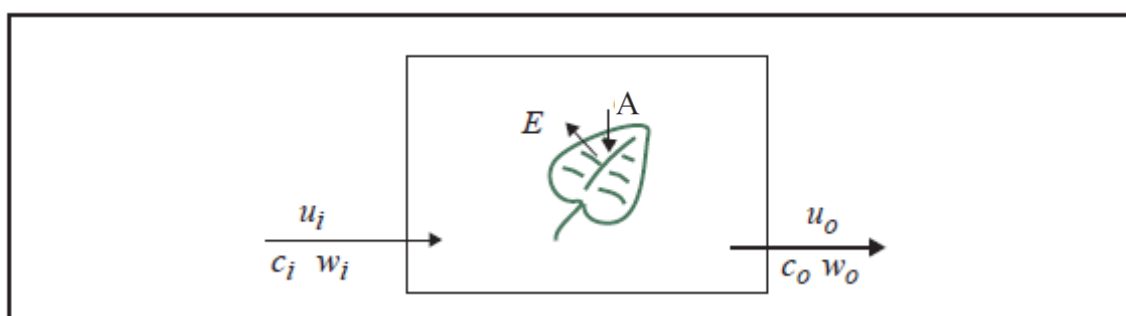
3.1.1 Prenosni merilni sistem Li-6400

Prenosni merilni sistem Li-6400 je odprt sistem, pri čemer je merjenje fotosinteze in transpiracije odvisno v razlikah CO₂ in H₂O v zračnem toku, ki potuje skozi kiveto. Imenujemo ga sistem zaradi tega, ker je fotosinteza posredno merjeni parameter ter dejstva, da hkrati s koncentracijo CO₂ oz. O₂ spremljamo tudi različne druge parametre, ki vplivajo na fotosintezo (vlažnost, temperatura, osvetlitev). Tako je nujno spremljanje nekaterih abiotičnih dejavnikov in drugih parametrov, pri katerih opravljamo meritve. Druga prednost tega sistema je, da nam sočasno omogoča celovitejši vpogled v dejansko fiziološko stanje rastline (Using the Li-6400..., 2005).

Princip delovanja sistema Li-6400 z IRGA – sistem z infrardečim analizatorjem CO₂, je absorpcija infrardeče svetlobe (IR). Molekuli H₂O in CO₂ močno absorbirata infrardečo

svetlobo in če kiveto z vzorcem zraka presvetlimo z virom IR in izmerimo energijo sevanja po prehodu skozi vzorec, lahko iz razlike izračunamo absorbcijo in ob primerni kalibraciji tudi koncentracijo CO₂ v vzorcu (Vodnik, 2001).

Poleg analizatorja je bistveni sestavni del sistema merilna komora, v katero vstavimo list. Komora je opremljena z ventilatorjem, ki preprečuje nastajanje zastojne plasti zraka na listni površini, kontaktnim termometrom, ter neposredno povezana z dvema IRGA analizatorjema. Za razliko od prejšnjih modelov merilnih sistemov, takšna postavitvev analizatorjev omogoča hiter odzivni čas in preprečuje napake, ki so v prejšnjih sistemih nastajale zaradi sorpcije vode in difuzije CO₂ iz referenčnega IRGA do komore z vzorcem (Using the Li-6400..., 2005).



Slika 3: Spreminjanje molskih deležev H₂O in CO₂ v zraku ter hitrosti vstopnega in izstopnega zraka. Transpiracija (E) in fotosinteza (A) spremenita koncentraciji vode in CO₂ iz zraka, ki prehaja skozi komoro. Zaradi transpiracije se poveča tudi hitrost zraka (u_o) (Using the Li-6400..., 2005).

Izračuni neto fotosinteze (4), transpiracije (3) in stomatalne prevodnosti slonijo na meritvah razlik koncentracij CO₂ in vode med referenčno celico in vzorčno celico. V listno komoro (kiveto) dovajamo zrak s določeno koncentracijo ogljikovega dioksida. Koncentracija CO₂, ki zapušča komoro, je zaradi fotosintezne aktivnosti rastline manjša, delež vodne pare zaradi transpiracije večji. Sistem ima dva analizatorja, eden meri CO₂ v zraku v listni komori, drugi pa referenčno vrednost CO₂ v zraku, ki ga vodimo mimo listne komore. Z primerjavo obeh vrednosti lahko izračunamo vrednosti neto fotosinteze (Vodnik, 2001)

$$sE = u_o w_o - u_i w_i \quad \dots(3)$$

$$sA = u_i c_i - u_o c_o \quad \dots(4)$$

E – transpiracija lista (mol H₂O m⁻²s⁻¹)

A – asimilacija CO₂ (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹)

w_i; w_o – molski deleži vodne pare v atmosferi (mol H₂O)

c_i; c_o – molski deleži CO₂ v atmosferi (mol CO₂)

u_i; u_o – hitrosti vstopnega in iztopnega zraka (mol s⁻¹)

s – površina lista (m²)

3.2 POTEK MERITEV Z MERILNIM SISTEMOM LI-6400

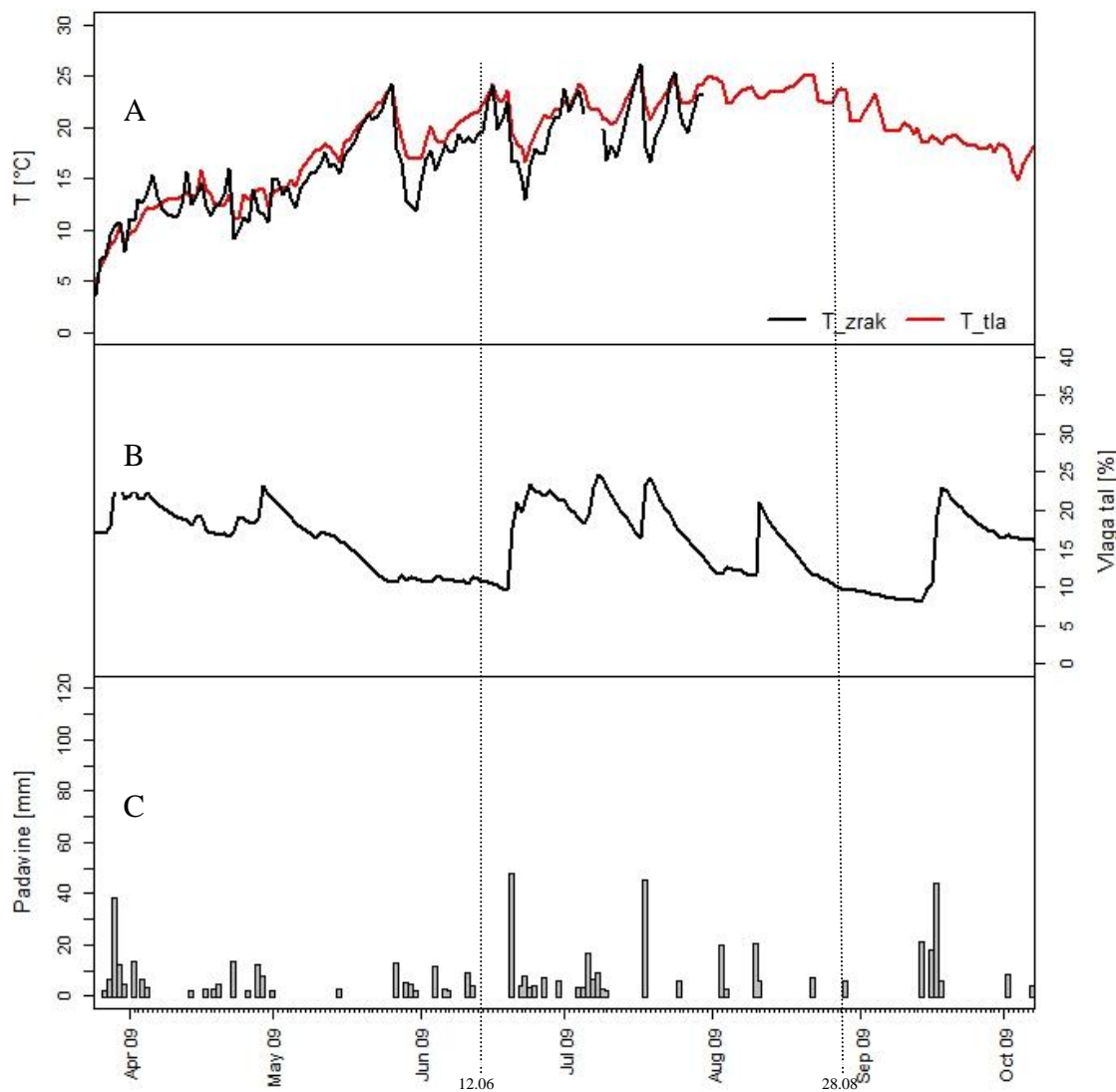
Meritve smo izvedli na vršnih polnorazvitih listih v južno orientiranih delih krošenj puhastega hrasta in grmih navadnega ruja. Listi so bili naključno izbrani, upoštevajoč kriterij, da so morali biti popolnoma osvetljeni, nepoškodovani ter brez vidnih znakov napada insektov ali bolezni. Vsak izbran list je bil oštevilčen. Ob meritvi je bila celotna površina okna merilne kivete (2 cm^2) pokrita z listom. 12. junija smo izvajali meritve na zaraščajoči poskusni ploskvi na 7 drevesih puhastega hrasta ter 7 grmov navadnega ruja brez dodatne osvetlitve in uravnavanja temperature, s kontrolirano referenčno koncentracijo CO_2 ($380 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$). Na posameznem listu smo meritve ponavljali v približno enournem intervalu. Izjema je bil daljši interval v času od 12.45 ure do 14.00 ure, ko meritev nismo opravljali zaradi oblačnosti. Po 14.00 uri smo nadaljevali merjenje do 18.00 ure zvečer. Sledili smo dnevni poteku fotosinteze, transpiracije in stomatalne prevodnosti. 28. avgusta smo opravili meritve na isti poskusni površini in rastlinah, vendar smo zaradi omejenega časa nekatere rastline izključili iz poskusa in obravnavali 5 drevesi puhastega hrasta ter 4 grme navadnega ruja. Tudi pri teh meritvah nismo uporabili dodatno osvetlitev in nismo uravnavali temperaturo znotraj komore. Kontrolirana referenčna koncentracija CO_2 je bila $380 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$.

3.4 METEOROLOŠKE MERITVE

Vzporedno z meritvami fotosinteze, transpiracije in stomatalne prevodnosti smo merili tudi meteorološke parametre, ki lahko vplivajo na preučevane dejavnike. Na nekatere obravnavane rastline smo namestili merilnike relativne zračne vlažnosti in temperature (DL-120TH, Voltcraft). Poleg tega pa smo podatke o temperaturi, vlažnosti zraka in o vremenu v poletju, v katerem smo izvajali poskus, pridobili tudi iz meritve, ki potekajo v okviru raziskav kroženja ogljika na Podgorskem krasu z metodo Eddy kovariance (Ferlan in sod., 2011).

Relativna zračna vlažnost 12. junija je bila v povprečju 40%, od maksimalnih 49% ob 7.00 uri zjutraj, od 12.00 do 15.00 ure je merila minimalnih 28%, proti koncu poskusa je postopomnaraščala do 39%. V istem dnevu je temperatura naraščala od $17 \text{ }^\circ\text{C}$ do maksimalnih $33 \text{ }^\circ\text{C}$ ob 12.30 uri.

Relativna zračna vlažnost 28. avgusta je znašala 32% od 9.00 do 15.00 ure oz. do konca poskusa. Temperatura je hitro naraščala od 27 °C do maksimalnih 38 °C izmerjena ob 13.30 uri.



Slika 4: Meteorološke meritve v obdobju april 2009 – oktober 2009. Temperatura zraka in temperatura tal v °C (A), vlaga v tleh v % (B) in (C) količina padavin v mm (Ferlan in sod., 2011). Vertikalni črti označujeta datum meritvev

Iz pridobljenih podatkov smo ugotovili, da je bilo v treh tednih pred 12. junijem skupno več padavin (90 mm) kot pred avgustovskim terminom meritev (20 mm). Temu primerne so bile tudi razlike v vlažnosti tal (12. junija približno 10%, 28. avgusta nekoliko odstokov manj vlage v tleh). Tako lahko zaključimo, da so bile razmere v avgustu v primerjavi z junijskimi veliko sušnejše.

3.5 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV

Za statistično obdelavo podatkov in grafične prikaze smo uporabili program Microsoft Excel 2007. Vse rezultate smo obdelali z metodami opisne statistike (povprečja, minimumi in maksimumi) ter pri prikazu korelacije med neto fotosintezo, prevodnostjo listnih rež ter svetlobe uporabili trendne črte izračunane z linearno regresijo. Za proučevanje odvisnosti fotosinteze od prevodnosti listnih rež in od svetlobne jakosti smo uporabili univariatno statistiko.

4 REZULTATI

Rezultate meritev bomo prikazali po posameznih terminih merjenja, junij 2009 in avgust 2009.

4.1 DNEVNI HOD FOTOSINTEZE V JUNIJSKEM OBDOBJU (12. 6. 2009)

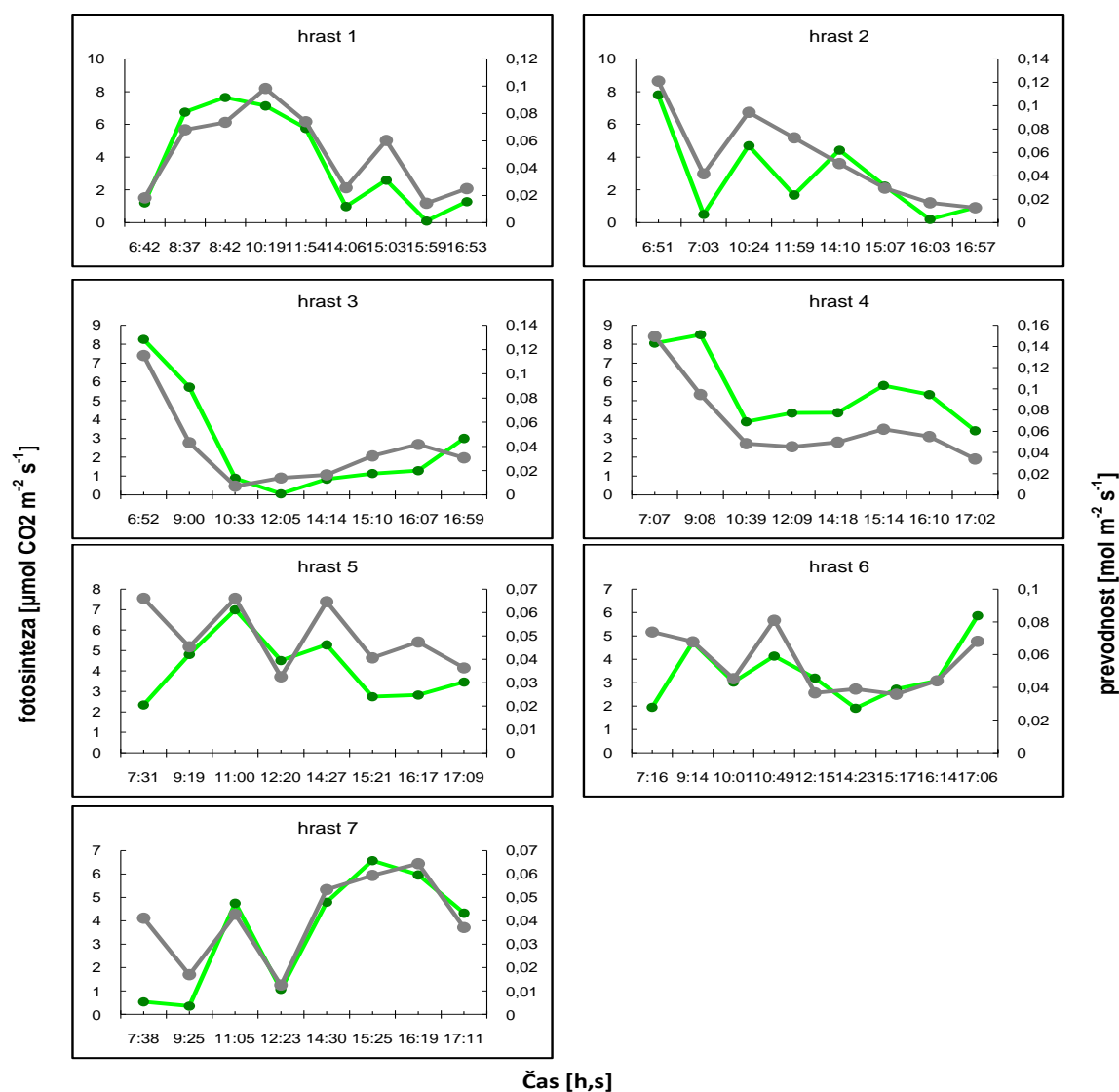
V času od 6.00 do 11.00 ure je bila povprečna fotosinteza dreves puhastega hrasta v intervalu od $5,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do $8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. V popoldanskem času, od 12.00 do 17.00 ure, je bil izmerjen padec neto fotosinteze v povprečju na $3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Pri večini obravnavanih rastlin puhastega hrasta smo opazili hiter upad fotosinteze po enajsti uri, pred tem časom rastline močneje fotosintetizirajo in v največji meri prispevajo k dnevni neto fotosintezi.

Med merjenimi drevesi smo največjo fotosintezno aktivnost izmerili pri hrastu št. 4 z $8,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ v dopoldanskem času.

Pri ruju smo opazili, da vrednosti neto fotosinteze zelo počasi naraščajo oz. se zmanjšujejo ter da ni bilo večjih nihanj tudi pri prevodnosti rež. V jutranjih urah je bila povprečna neto fotosinteza $5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, podobne so bile vrednosti v popoldanskem času od 16.00 ure naprej. Od 11.00 do 16.00 ure je bila povprečna vrednost fotosinteze $7,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

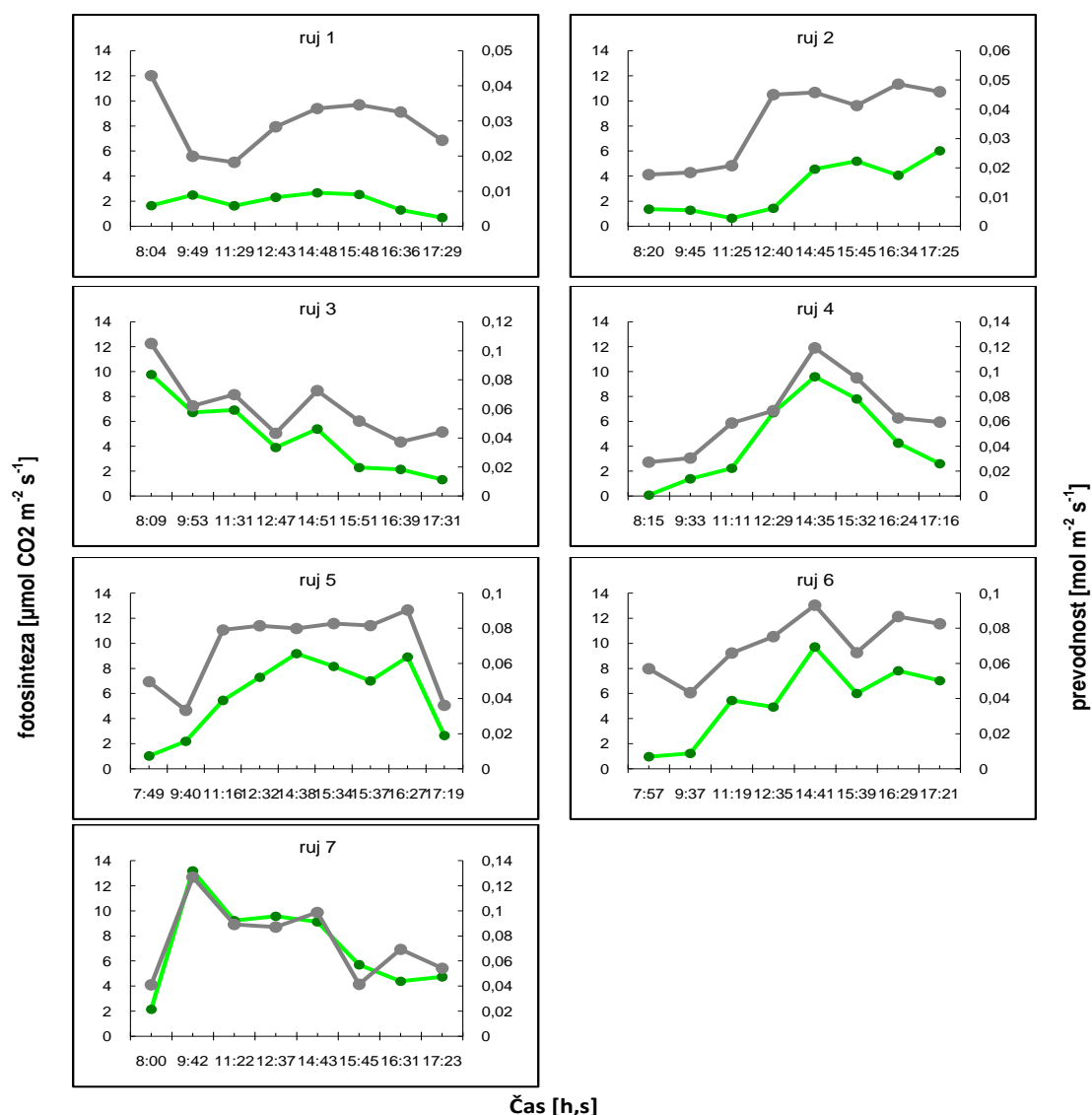
Največja izmerjena fotosinteza pri ruju je znašala $13,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Slika 5, ruj 7).

Dnevni vzorec sprememb prevodnosti listnih rež je bil podoben kot pri dnevnemu hodu neto fotosinteze.



Slika 5: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov puhastega hrasta (*Quercus pubescens*) dne 12. junija 2009

Pri dveh drevesih (hrast 3 in 4) so bile vrednosti fotosinteze največje zjutraj (od $4,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do $8,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), že zgodaj dopoldne pa so se zmanjšale in tudi v pozno popoldanskem času niso dosegle jutranjih vrednosti. Pri drugih so bila nihanja prevodnosti rež in fotosinteze skozi dan večja, brez pravih vzorcev. Še najbolj tipičen dnevni vzorec je opazen pri hrastu št. 1 (slika 5).



Slika 6: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov navadnega ruja (*Cotinus coggygria*) dne 12. junija 2009

Na podoben način kot pri hrastu smo izvajali meritve na grmih ruja različnih habitusov, nekateri so bili osamci brez stika z drugimi grmi ali drevesi, drugi so rastle na robovih gozdnih fragmentov, tvorili so grmičevje.

Pri prvem grmu navadnega ruja smo izmerili zelo majhne vrednosti fotosinteze (od 2 do 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) in prevodnosti. V primerjavi z ostalimi primerki, je bil ta grm poseben v tem, da je bil osamelec, nižjega habitusa.

Najbolj tipičen dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti smo opazili pri grmih ruja št. 4, 5, 6, in 7 (slika 6). Do 14.00 ure je fotosinteza hitro dosegla povprečni maksimum od $8,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. V popoldanskem času se je fotosintetska aktivnost postopoma zmanjševala do nivoja, značilnega za začetek dneva ($1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Pri ostalih obravnavanih primerkih nismo opazili tipičnega dnevnega vzorca, večjih nihanj v fotosintezi ni bilo, ta je rahlo naraščala ali padala.

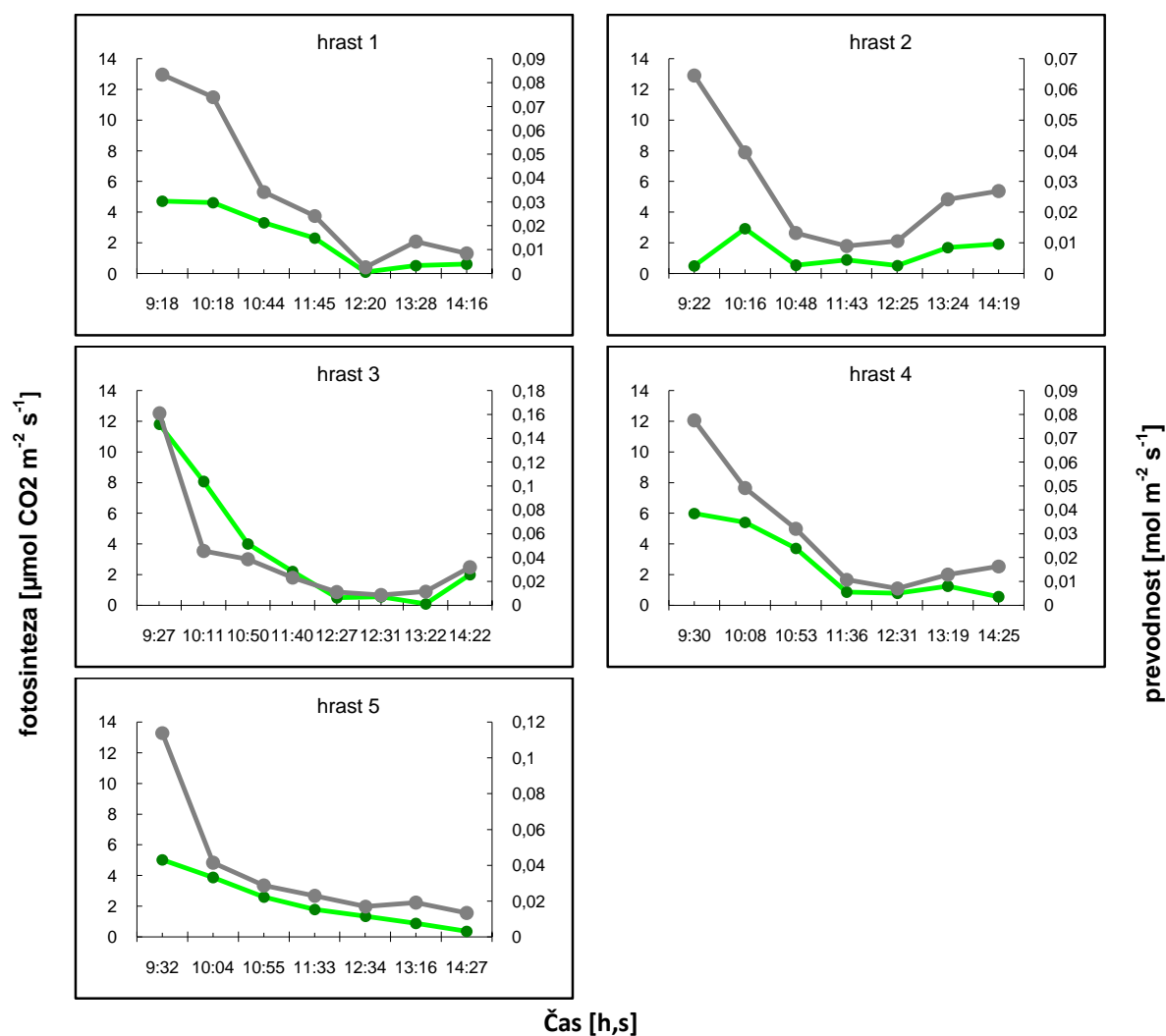
4.2 DNEVNI HOD FOTOSINTEZE V AVGUSTOVSKEM OBDODBU (28. 8. 2009)

Meritve smo avgusta opravili na isti poskusni površini, na izbranih rastlinah kot pri prvih meritvah.

Vrednosti neto fotosinteze dreves puhastega hrasta so v povprečju znašale od $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Največjo fotosintezo so imela drevesa zjutraj, nato se je ta zmanjševala vse do $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do 15.00 ure.

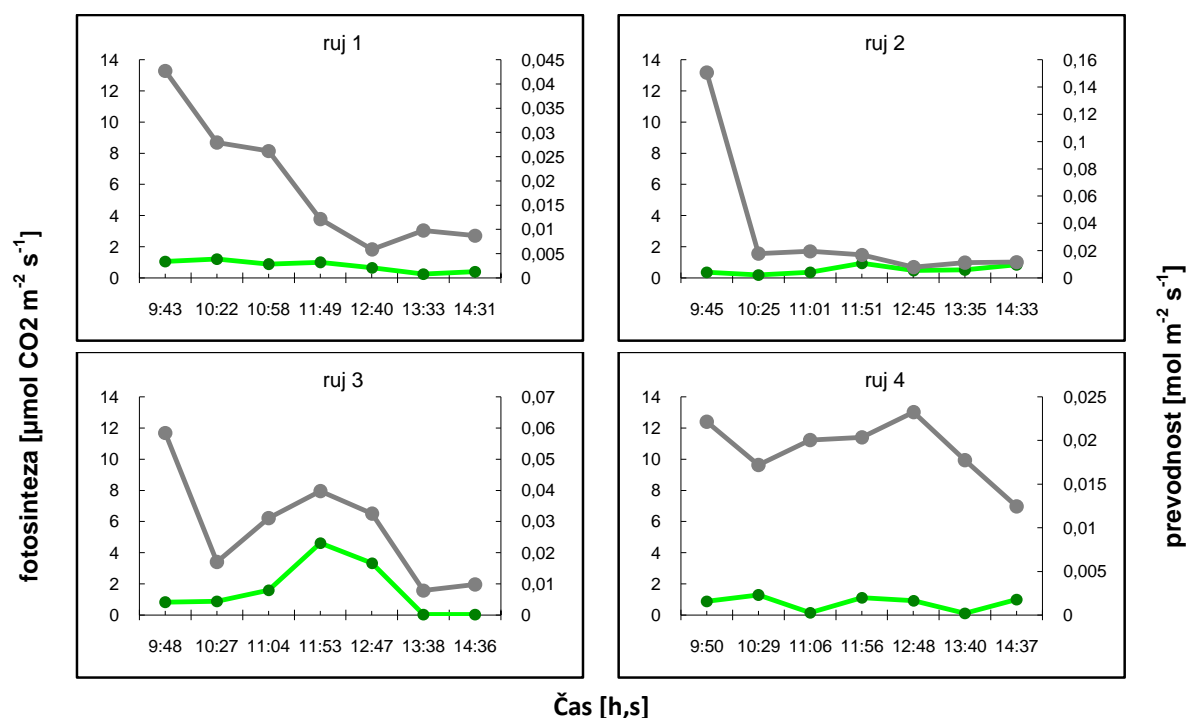
Pri ruju smo zasledili bolj umirjen hod neto fotosinteze $0,5$ do $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ v vseh obarvnanih rastlinah razen pri tretji obravnavani rastlini (ruj 3, slika 8), katera je pokazala boljšo adaptacijo na večjo osvetlitev ter visoko temperaturo.

Vrednosti prevodnosti listnih rež so sorazmerno sledile vrednosti fotosinteze v vseh primerih obravnavanih rastlin.



Slika 7: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov puhastega hrasta (*Quercus pubescens*) dne 28. avgusta 2009

Vse obravnavane rastline hrasta so v jutranjih urah zelo močno fotosintetizirale pri vrednostih od $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ do $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, potem pa so se z višanjem temperature ter osvetlitve vrednosti neto fotosinteze hitro zmanjševale do minimalnih vrednosti ($0,5 \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ - $1 \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).



Slika 8: Dnevni hod neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti listov navadnega ruja (*Cotinus coggygria*) dne 28. avgusta 2009

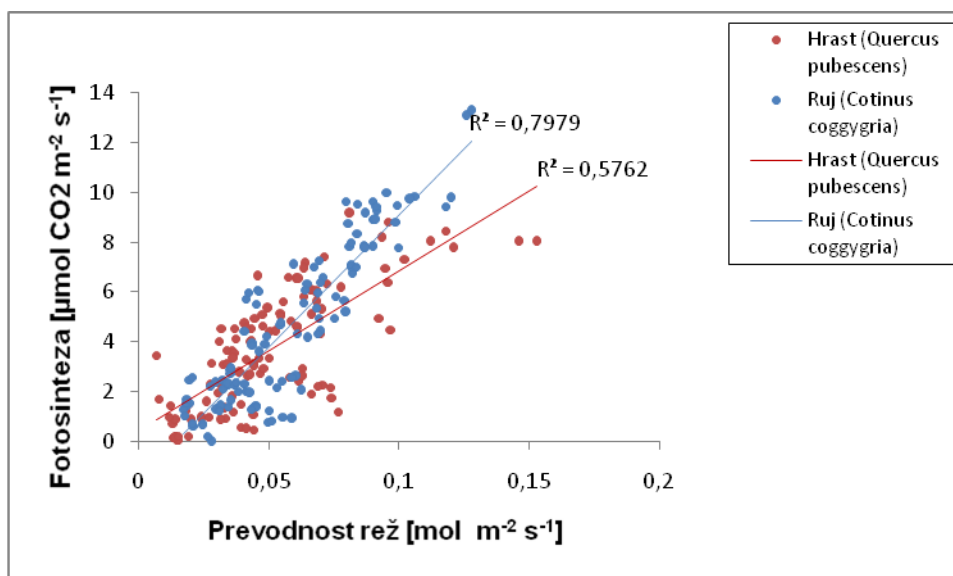
Pričakovali smo zelo majhne vrednosti fotosinteze ter prevodnosti. Meritve so pokazale da je bila fotosinteza od $0,5$ do $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ v času poskusa pri vseh rastlinah navadnega ruja.

Ruj z redno številko 3 je edini pokazal, da pri visoki temperaturi in veliki osvetlitvi uspešno opravlja fotosintezo. Izmerili smo maksimalnih $4,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ neto fotosinteze ob 12.00 uri ter maksimalno prevodnost $0,04 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Z naraščanjem oz. zmanjšanjem prevodnosti, sorazmerno je sledila tudi fotosinteza.

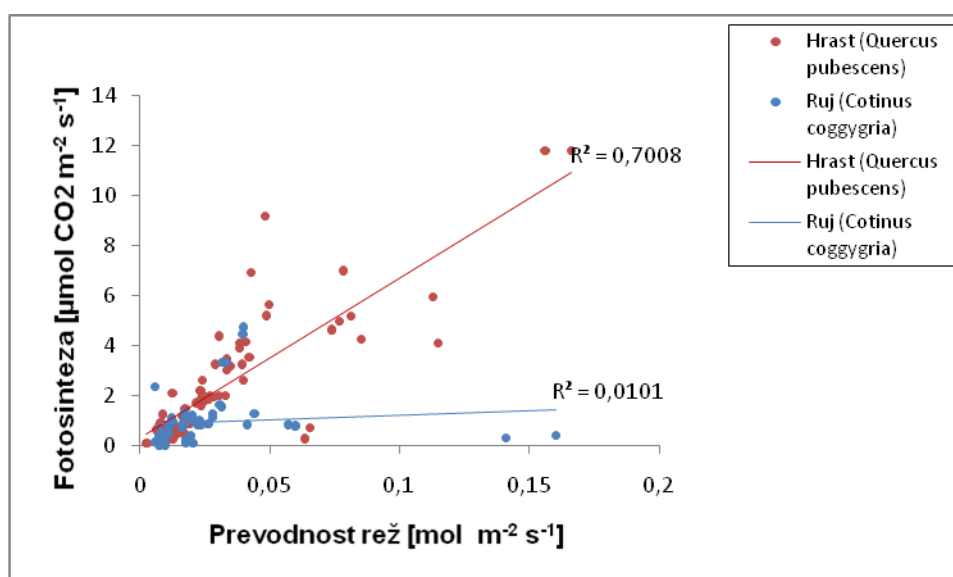
Ne izključujemo možnost boljše založenosti tal z vodo pri omenjeni rastlini (ruj 3, slika 8), pri kateri bi rastlina ohranila večjo prevodnost zaradi večjega izkoristka fotosintetskega aparata.

4.3 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD PREVODNOSTI LISTNIH REŽ

Pri večini merjenih osebkov ima podoben dnevni potek kot fotosinteza tudi prevodnost listnih rež. Z regresijsko analizo smo opazili jasen vzorec odvisnosti fotosinteze od prevodnosti listnih rež predvsem za podatke iz junijskega obdobja (slika 9), medtem, ko je bila zveza med obema parametroma za avgustovske meritve slabša (slika 10).



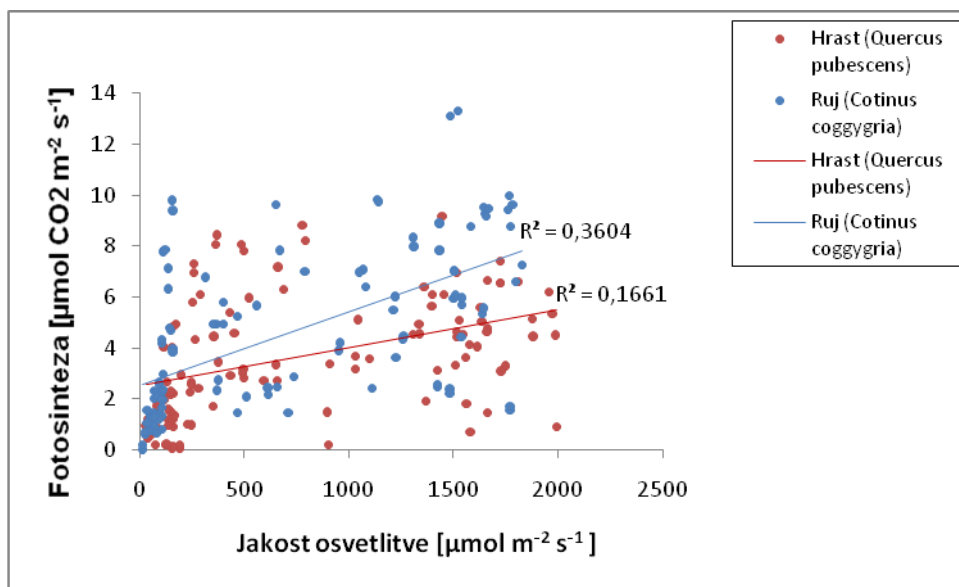
Slika 9: Neto fotosinteza v odvisnosti od prevodnosti listnih rež v junijskem obdobju



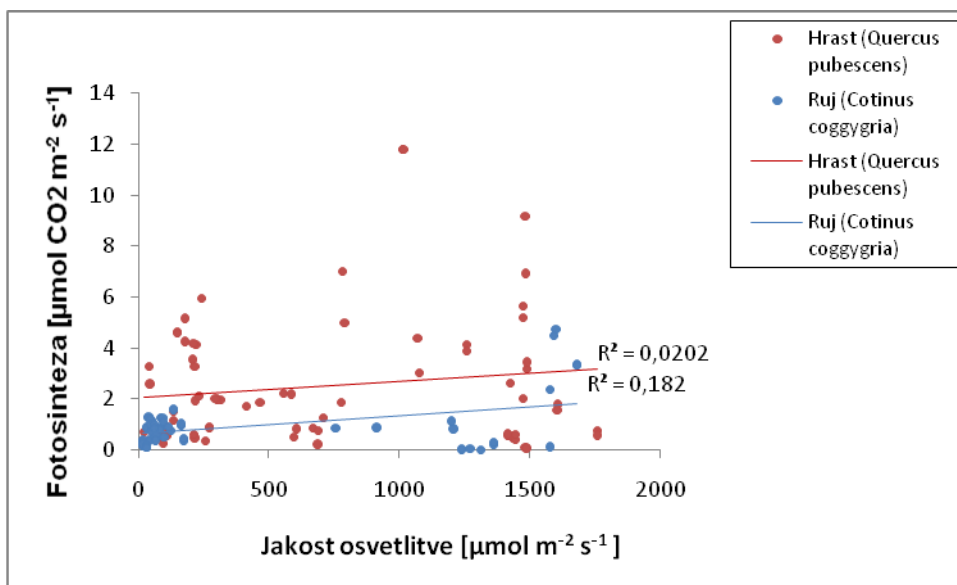
Slika 10: Neto fotosinteza v odvisnosti od prevodnosti listnih rež v avgustovskem obdobju

4.4 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD SVETLOBNIH RAZMER

Pri primerjavi odvisnosti neto fotosinteze od jakosti osvetlitve ne dobimo jasnega vzorca oz. je regresijska zveza statistično neznačilna pri obeh obravnavanih obdobjih. Iz tega lahko domnevamo, da količina svetlobe ni bila omejujoč dejavnik pri fotosintezi merjenih rastlin.



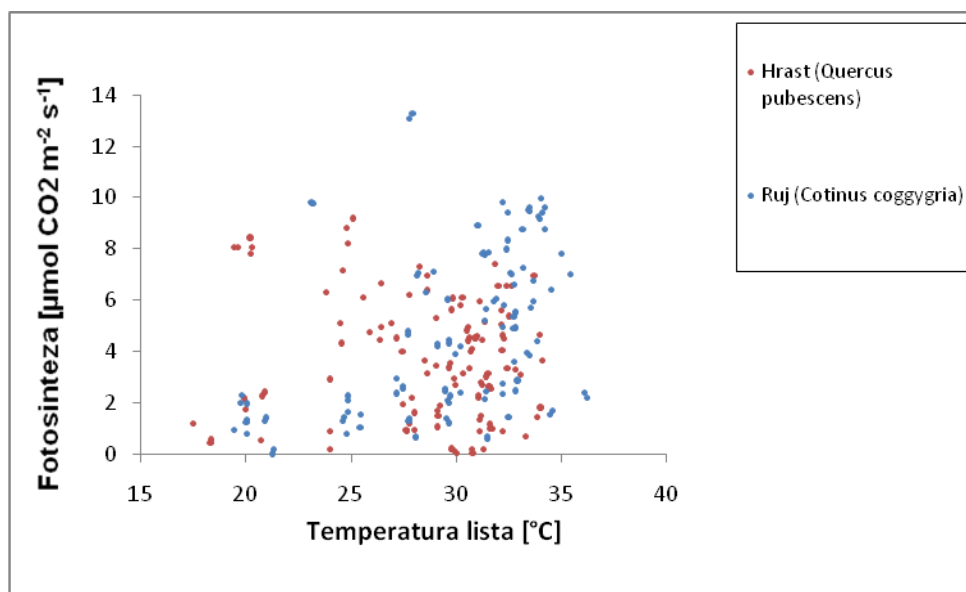
Slika 11: Neto fotosinteza v odvisnosti od jakosti osvetlitve v junijskem obdobju



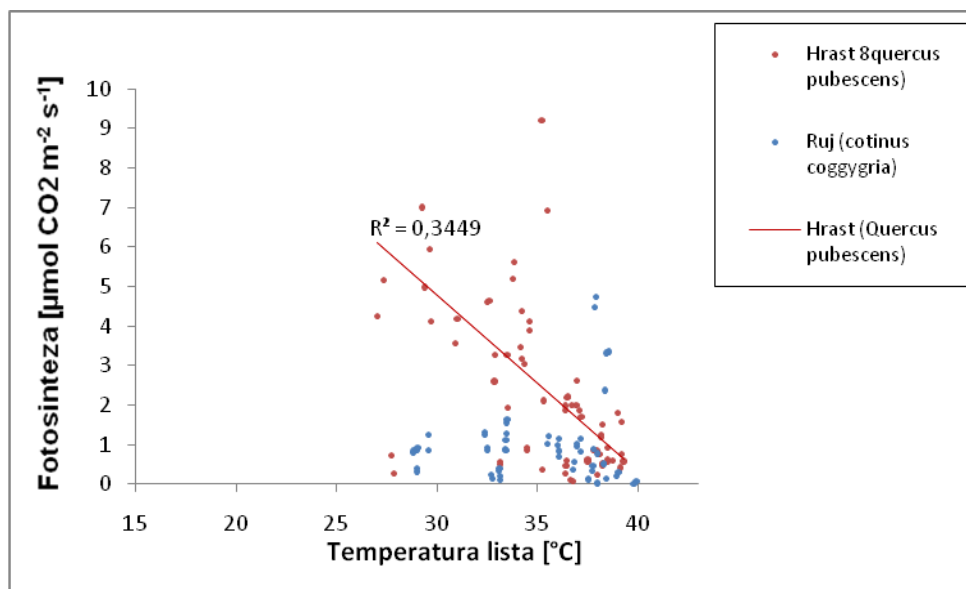
Slika 12: Neto fotosinteza v odvisnosti od jakosti osvetlitve v avgustovskem obdobju

4.5 ODVISNOST NETO FOTOSINTEZE OD TEMPERATURA LISTA

Pri primerjavi odvisnosti neto fotosinteze od temperature lista ne dobimo jasnega vzorca oz. je regresijska zveza statistično neznačilna. Posamezne avgustovske meritve nakazujejo, da lahko ruj relativno dobro fotosintetizira tudi pri temperaturah okoli 40 °C, po drugi strani je pri precejšnjem številu osebkov iste vrste v enakih razmerah neto fotosinteza enaka nič.



Slika 13: Neto fotosinteza v odvisnosti od temperature lista [°C] v junijskem obdobju



Slika 14: Neto fotosinteza v odvisnosti od temperature lista avgustovskem obdobju

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

Če je rastlina oskrbljena z vodo, so listne reže čez dan široko odprte, da zmanjšajo upornost lista za prenos CO₂, saj transpiracijska izguba vode v teh razmerah ni kritična. Pri tem naj bi, če ni omejujočih dejavnikov (temperatura, hranila, veter, struktura tal...), fotosinteza potekala neomejeno in njena odvisnost od svetlobe bi bila skorajda linearna, vse dokler ne pride do svetlobne saturacije. Teoretično je v takšnih optimalnih razmerah dnevni potek fotosinteze odvisen samo od jakosti osvetlitve.

Rastlina si v danih razmerah poskuša zagotoviti optimalno bilanco okljika ter vodno bilanco. Pomembna lastnost je kolikšen del dneva lahko rastlina fotosintetizira, ter zmogljivost prilagajanja fotosintetskega aparata na spreminjajoče okoljske dejavnike. Ker hkrati omejuje izgube vode, se hitrost prilagoditev na glavne dejavnike neto fotosinteze in transpiracije razlikujejo med posameznimi vrstami ter znotraj vrst glede na razlike med osebkami, znotraj posamezne rastline, pa se razlikujejo posamezni listi (npr. zaradi starosti).

Naše meritve neto fotosinteze in prevodnosti rež v prvem, junijskem terminu so pokazale, da so rastline puhastega hrasta močnejše fotosintetizirale v dopoldanskem času. Ugotovili smo majhno fotosintetsko aktivnost zgodaj dopoldne in proti koncu meritev v popoldanskem času rahlo povečevanje neto fotosinteze. Haldiman in sod. (2008) poročajo, da visoke temperature in sušne razmere pri puhastem hrastu močno omejujejo fotosintezo. Navajajo tesno povezavo vrednosti neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti oz. prevodnosti listnih rež. Drevesa hrasta, ki niso bila izpostavljena sušnemu stresu, so postopoma povečevala vrednost neto fotosinteze do sredine dneva z maksimalno vrednostjo 15,4 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, potem pa se je fotosintetska aktivnost rahlo zmanjševala. S daljšanjem dneva je prišlo do svetlobne saturacije. V sušnih razmerah in pri visokih temperaturah, navajajo avtorji, je bila fotosinteza popolnoma omejena skozi ves dan.

Tudi Zhang in sod. (2005) opazujejo tesno povezavo stomatalne prevodnosti in neto fotosinteze pri rastlinah hrasta (*Quercus pannosa*) katerih vrednosti so v jutranjih urah dosegle maksimum, čez dan so opazili popoldansko depresijo in rahlo povečevanje proti koncu poskusa. Ugotovili so, da sta visoka temperatura in velika jakost osvetlitve (PAR) inhibirala fotosintetsko aktivnost, pri tem je imela močnejši učinek temperatura. Podobne povezave stomatalne prevodnosti in neto fotosinteze smo potrdili tudi z lastnimi meritvami na puhastem hrastu.

Haldimann in Fuller (2004) poročata, da pri nespremenjenih razmerah zelo visoka temperatura pri puhastih hrastih močno zavira fotosintetsko aktivnost in prevodnost listnih

rež ter povečuje transpiracijo. Na podlagi poskusov in navedb drugih avtorjev zaključujeta, da ima puhasti hrast izjemno lastnost ohranjanja potencialne kapacitete fotosintetskega aparata pri visokih temperaturah, kar mu omogoča, da lahko raste in preživi v sušnih območjih. Z našimi meritvami, kar kažejo pridobljeni podatki, smo primerjali odvisnost neto fotosinteze od temperature. Domnevamo, da so dejansko visoke temperature v avgustovskem obdobju v sušnih razmerah močno zavirale fotosintezo.

Puhasti hrast je v primerjalni raziskavi s cerom (*Quercus cerris*) pokazal boljšo strategijo ohranjanja vodne bilance z majhno stomatalno prevodnostjo, učinkovito trenutno uporabo dostopne vode, majhno vrednost vodnega potenciala čez dan ter veliko hidravlično prevodnosti od korenin do lista (Tognetti in sod., 2007).

Med tremi lesnatimi drevesi tipičnega mediteranskega podnebja (*Ceanothus thyrsiflorus* - koprivček, plazeči modrin, *Quercus agrifolia*, *Buxus microphylla* - drobnolistni pušpan) se je vrsta hrasta pokazala kot najbolj učinkovita pri uporabi dostopne vode in z največjimi maksimalnimi vrednostmi neto fotosinteze, stomatalne prevodnosti in transpiracije (Abril in Hanano, 1998).

Pri ruju smo, v primerjavi s puhastim hrastom, opazili drugačen hod fotosinteze. Vrednost fotosinteze se je postopoma povečevala do maksimalnih vrednosti sredi dneva, potem pa je rahlo padalo do vrednosti, ki so bile podobne jutranjim. Le redke rastline navadnega ruja so pokazale rahlo povečevanje fotosinteze po popoldanski depresiji. Domnevamo, da se rastline ruja zelo počasi odzivajo na spremembe okoljskih dejavnikov v primerjavi z rastlinami puhastega hrasta, pri katerih je bil odziv z zmanjšanjem fotosinteze in prevodnosti listnih rež v cilju ohranjanja pozitivne vodne bilance, hiter. Podoben režim uravnavanja vodne bilance, transpiracije in prevodnosti listnih rež so opazili Nardini in sod. (2003) pri treh prevladojočih vrstah grmastih rastlin kraških območjih (*Prunus mahaleb* - rešeljika; *Fraxinus ornus* - mali jesen), v katere so uvrstili tudi ruj.

Meritve na sadikah ruja (Li in sod., 2011) so pokazale, da so rastline ruja v sušnih razmerah bistveno zmanjšale vrednosti neto fotosinteze in transpiracije. Rastline so v tej raziskavi ohranjale večje vrednosti neto fotosinteze in transpiracije, če so rastle v senci, od rastlin izpostavljenih naravni dostopni svetlobi, vendar je bila za njih značilna tudi manjša relativna rast.

Meritve Yanga in sod. (2009) so pokazale, da je imela fotosintezna aktivnost navadnega ruja v optimalnih razmerah čez dan dva vrha (v grafičnem prikazu neto fotosinteze), z značilno opoldansko depresijo. Maksimalna vrednost neto fotosinteze je bila $8,12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Fotosinteza je bila sorazmerna s stomatalno prevodnostjo in transpiracijo. Takšnega dnevnega vzorca in popoldanske depresije v neto fotosintezi pri naših meritvah nismo opazili. Domnevamo, da sta visoka temperatura in slaba založenost tal z vodo negativno vplivali na vrednosti neto fotosinteze v avgustovskem obdobju.

Tudi Liu in sod. (2010) potrjujejo predhodne zaključke v poskusu na sadikah navadnega ruja pri različnih režimih zalivanja (od dovolj dostopne vode do množnega sušnega stresa) in svetlobne jakosti. Zaključujejo, da ima dostopna voda pomemben učinek na fotosintetske parametre navadnega ruja. S povečevanjem sušnega stresa neto fotosinteza, transpiracija in asimilacija CO₂ očitno upadajo, medtem ko vrednost svetlobne kompenzacijske točke narašča.

Vrste z nasprotno si funkcionalnimi lastnostmi uravnjavanja vodnega potenciala in hitrosti odziva, lahko živijo v sožitju v mediteranskem ekosistemu. Zdi se, da toleranca na sušo, varčna uporaba dostopne vode in relativno upočasnen odziv na okoljske dejavnike (opazovano pri sadikah hrasta (*Quercus* sp.)) dajejo pozitivne rezultate v trenutnih okoljskih razmerah, medtem ko je nasprotna strategija (slabša toleranca na sušo, večja poraba vode oz. visoka stopnja transpiracije v sušnih razmerah) zaradi sezonskih in občasnih ploh, pokazala visoko učinkovitost v preživetju in rasti v aridnih območjih (Valladares in sod., 2004).

Meritve, ki so jih opravili s Scholandrovo komoro (Željko, 2012) paralelno z našimi meritvami ter kasnejše meritve sodelavcev Katedre za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko so pokazale, da je vodni potencial pri hrastih v merjenem obdobju bil čez dan v območju od -0,5 MPa zjutraj do -2 MPa v času maksimalnih temperatur in sončnega sevanja. Pri navadnem ruju so bila nihanja vrednosti vodnega potenciala bistveno manjša (-0,5 do -0,8 MPa).

Založenost tal z vodo je bila v avgustovskem obdobju najnižja od junijskega obdobja. Tudi dnevne temperaturne razlike in temperaturni maksimumi so dejansko vplivali na potek fotosinteze obeh merjenih rastlin (Ferlan in sod., 2011).

Opaženi dnevni hodi fotosinteze pri puhastem hrastu in ruju so najbrž povezani z različnimi strategijami uravnavanja vodne bilance pri obeh vrstah ter v veliki meri pod vplivom okoljskih dejavnikov, kateri so lahko tudi soodvisni. Za sigurnejše in bolj zanesljive meritve o značilnosti fotosinteze, bi bilo potrebno v nadaljnjih raziskavah še dodatno spremljati ostale parametre, ki vplivajo na vrednosti neto fotosinteze z uporabo multivariatne statistike.

5.2 SKLEPI

Na podlagi rezultatov lahko podamo naslednje sklepe:

- v dnevnem hodu neto fotosinteze med puhastim hrastom (*Quercus pubescens*) in navadnim rujem (*Cotinus coggygria*) pri različnih vodnih razmerah (junij; avgust) obstajajo razlike,
- vrednosti neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti navadnega ruja so bile pri dobri založenosti tal z vodo v povprečju večje od vrednosti puhastega hrasta,
- v sušnejših razmerah puhasti hrast ohranja pozitivno vodno bilanco s hitrim zapiranjem listnih rež, posledično zmanjšuje transpiracijo in asimilacijo CO₂,
- naše meritve so potrdile tesno odvisnost med neto fotosintezo in prevodnostjo listnih rež oz. odvisnost asimilacije CO₂ od stomatalne upornosti. V poletnem času prihaja pri proučevanih vrstah Podgorskega krasa očitno zelo pogosto do stomatalne inhibicije fotosinteze,
- pri obeh proučevanih vrstah se dnevni hodi fotosinteze med posameznimi osebki zelo razlikujejo. Na osnovi primerjave odvisnosti fotosinteze od prevodnosti rež z nekaterimi okoljskimi dejavniki predvidevamo, da k tej variabilnosti prispevajo razlike v osvetljenosti posameznih listov, razlike v njihovi temperaturni bilanci in razlike v vodnem statusu, ki se lahko med rastlinami glede na mikrolokacijo razlikuje. Vseh teh povezav sicer v naši nalogi z meritvami nismo uspeli nedvoumno potrditi,
- čeprav se proučevani vrsti razlikujeta v mehanizmih in strategijah uravnavanja vodne bilance, zmožnosti fotosinteze v različnih časih dneva in strategijah rasti in razmnoževanja, sta zmožni preživetja v relativno neugodnih rastnih razmerah na Podgorskem krasu.

6 POVZETEK

V raziskavi, ki poteka na zaraščajočih traviščih Podgorskega krasa poskušajo raziskovalci na površinah, ki so v različnih fazah zaraščanja, ovrednotiti ključne parametre, ki opredeljujejo tok ogljika, ter hkrati čimbolj kvantitativno ovrednotiti posamezne segmente ogljikovega cikla. Za razumevanje izmenjave ogljika na ravni ekosistema, je zelo koristno poznavanje fotosintezne in respiratorne aktivnosti prevladujočih rastlinskih vrst v rastlinski združbi, zato smo si v diplomski nalogi zadali nalogo proučiti lastnosti fotosinteze dveh prevladajočih vrst; puhasti hrast (*Quercus pubescens*) in navadni ruj (*Cotinus coggygria*), s katerima se zaraščajo opuščena travišča.

V proučevanje smo vključili 7 dreves puhastega hrasta in 7 grmov navadnega ruja. Izbrali smo dva različna termina meritev v letu 2009, junijsko obdobje za katero smo predvidevali boljšo založenost tal z vodo, in avgustovsko obdobje, v katerem smo pričakovali in z meteorološkimi meritvami tudi potrdili sušnejše razmere. Pri vseh raslinah smo merili neto fotosintezo, stomatalno prevodnost in transpiracijo z prenosnim merilnim sistemom Li-6400. Rezultate teh meritev smo ovrednotili glede na svetlobne in temperaturne razmere, pri vrednotenju pa smo se naslanjali tudi na meteorološke podatke izmerjene v okviru raziskav toka ogljika z metodo Eddy kovariance (Ferlan in sod., 2011).

Pri meritvah neto fotosinteze in stomatalne prevodnosti smo opazili jasne razlike v vrednostih med puhastim hrastom in navadnim rujem. V razmerah, ko so bila tla dobro založena z vodo, je bila fotosinteza navadnega ruja večja od fotosinteze puhastega hrasta. V sušnih razmerah, pri višjih dnevniških temperaturah, je puhasti hrast v dopoldanskem času ohranjal dokaj pozitivno neto fotosintezo, medtem ko je bila fotosintezna aktivnost in stomatalna prevodnost navadnega ruja skoraj nezaznavna.

Ugotovili smo, da so sušne razmere v največji meri omejevale fotosintezo. Iz dosedanjih podobnih meritev domnevamo, da so k opaženim dnevnim vzorcem merjenih parametrov prispevale tudi visoke temperature.

Tudi naša naloga je pokazala, da se fotosinteza odziva na različne dejavnike, ki so med seboj lahko tudi soodvisni (svetloba, temperature, vodni potencial rastline, vlažnost zraka,...). V kolikšni meri ti dejavniki določajo dnevne vrednosti fotosinteze bi lahko ovrednotili z metodami multivariatne statistike.

7 VIRI

- Abril M., and Hanano R., 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecologica*,19: 377-387
- Eler K. 2007. Dinamika vegetacije travnišč v slovenskem submediteranu: vzorci in procesi ob spremembah rabe tal. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo: 169 str.
- Ferlan M., Alberti G., Eler K., Batič F., Peressotti A., Miglietta F., Zaldei A., Simončič P., Vodnik D., 2011. Comparing carbon fluxes between different stages of secondary succession of a karst grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*,140: 199-207
- Flexas J., Ribas-Carbó M., Diaz-Espejo A., Galmés J., Medrano H. 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*,31: 602-621
- Haldimann P., Feller U. 2004. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell and Environment*,27: 1169-1183
- Haldiman P., Gallé A., Feller U. 2008. Impact of an exceptionally hot dry summer on photosynthetic traits in oak (*Quercus pubescens*) leaves. *Tree Physiology*,28: 785-795
- Lambers H., Chapin F.S.III., Pons T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*, Second edition. New York, Springer Science+Business Media, LLC: 610 str.
- Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups* 4th edn. Berlin, Springer: 513 str.
- Li Y., Zhao H., Duan B., Helena K., Li C. 2011. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygia* seedlings under two different light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 107-113
- Liu G., Zhang G.C., Liu X. 2010. Responses of *Cotinus coggygia* var. *cinerea* photosynthesis to soil drought stress. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao (The Journal of Applied Ecology)*,21, 7: 1697-701
- Nardini A., Salleo S., Trifilo P., Lo Gullo M.A. 2003. Water relations and hydraulic characteristics of three woody species co-occurring in the same habitat. *Annals of Forest Science*,60: 297-305
- Repolusk P. 1998. Podgorski kras, Čičarija in Podgrajsko podolje. V: Slovenija – pokrajna in ljudje. Perko D., Oražem Adamič M.(ur.) Ljubljana, Mladinska knjiga: 258-267
- Taiz L., Zeiger E. 2006. *Plant physiology*. 4th edition. Sinauer Associates, Inc.: 700 str.

- Tognetti R., Cherubini P., Marchi S., Raschi A. 2007. Leaf traits and tree rings suggest different water-use and carbon assimilation strategies by two co-occurring *Quercus* species in a Mediterranean mixed-forest stand in Tuscany, Italy. *Tree Physiology*,27: 1741-1751
- Using the Li-6400 Portable Photosynthesis System, Version 5. 2005. LI-COR, Inc. <http://www.licor.com/env/products/photosynthesis/manuals.html>→ftp://ftp.licor.com/per/m/env/LI-6400/Manual/Using_the_LI-6400-v5.3.pdf (03.10.2012)
- Valladares F., Dobarro I., Sanchez-Gomez D., Pearcy R W. 2004. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, 56, 411: 483-494
- Vodnik D. 2001. Fiziologija rastlin - praktične vaje. Ljubljana. Univerza v Ljubljani. Biotehniška fakulteta: 56 str.
- Vodnik D. 2012. Študijska gradiv s predavanj. 2012. Univerza v Ljubljani. Biotehniška fakulteta. Oddelek za agronomijo. <http://www.bf.uni-lj.si/agronomija/o-oddelku/katedre-in-druge-org-enote/za-aplikativno-botaniko-ekologijo-fiziologijo-rastlin-in-informatiko/aplikativna-botanika-ekologija-in-fiziologija-rastlin/studijska-gradiva-s-predavanj/vodnik-bolonjski-program> (03.10.2012)
- Warren C.R. 2007. Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *Journal of Experimental Botany*,59: 1475-1487
- Yang Y., WenQing J., Jian Z., FangHua W. 2009. Photosynthetic characteristics of *Cotinus coggygria* leaves. *Journal of Northeast Forestry University*, 37, 7: 25-26, 29
- Zhang S.B., Zhou Z.K., Hu H., Xu K., Yan N., Li S.Y. 2005. Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. *Forest Ecology and Management*,212: 291-301
- Željko S. 2012. "Vodni status puhastega hrasta (*Quercus pubescens* Willd.) na zaraščajočih površinah podgorskega krasa" Ljubljana, Biotehniška fakulteta (osebni vir, junij 2012, izmerjeni podatki pridobljeni za namene diplomskega dela)

ZAHVALA

Iskreno se zahvaljujem svojemu mentorju prof. dr. Dominiku VODNIKU za vse napotke, strokovne nasvete, pomoč pri izvedbi meritev, za razumevanje in potrpežljivost pri izdelavi diplomskega dela.

Zahvaljujem se članu komisije, prof. dr. Francu BATIČU, in predsednici komisije, izr. prof. dr. Marijani JAKŠE, za hiter pregled, nasvete in dopolnila diplomskega dela.

Hvala svem sošolcem in prijateljem ki so me v času študija spodbujali, polnili s pozitivno energijo in krajšali čas z nepozabnim druženjem.

Hvala tudi vsem tistim, ki so mi kakorkoli pomagali v študiju.

Zahvaljujem se svojim roditeljima za svu potporu tijekom života i studiranja u Ljubljani, što su mi omogućili da lako in bezbrižno provodim svoje studentske dane.

Također hvala Ivi i Vedranu na pomoći, podršci i savjetima tijekom studija i u nastajanju ovog diplomskog rada.

Zahvaljujem se i svim svojim prijateljima, na brojnim kavama, razgovorima i zajedničkom druženju. Hvala što ste nestrpljivo čekali da se vratim iz Ljubljane, da bih s vama mogao gubiti vrijeme s igricama.

Hvala svima koji su svojom nesebičnošću doprinijeli ovom diplomskom radu.