

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Polona MAURIČ

**PRILAGODITVE HOMOFILNIH MAKROFITOV V PRESIHAJOČIH  
VODNIH TELESIH**

DIPLOMSKO DELO  
Univerzitetni študij

**ADAPTATIONS OF HOMOPHILE MACROPHYTES IN  
INTERMITTENT WATER-BODIES**

GRADUATION THESIS  
University studies

Ljubljana, 2008

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

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

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednica: Doc. dr. Barbara Vilhar  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

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

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

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

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

Polona Maurič

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Dn  
DK  
KG homofilni makrofiti / presihajoča vodna telesa / fotokemična učinkovitost / fotosintezna barvila / UV absorbirajoče snovi  
AV MAURIČ, Polona  
SA GABERŠČIK, Alenka, mentorica  
KZ SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111  
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo  
LI 2008  
IN PRILAGODITVE HOMOFILNIH MAKROFITOV V PRESIHAJOČIH VODNIH TELESIH  
TD Diplomsko delo (univerzitetni študij)  
OP X, 50 str., 19 sl., 35 vir.  
IJ sl  
JI sl / en  
AI Značilnosti presihajočih vodnih teles so izmenjave poplav in sušnih obdobj, ki so običajno vezane na sezonske razmere in niso popolnoma predvidljive. V vegetacijski sezoni 2005 smo proučevali nekatere biokemijske in fiziološke prilagoditve rastlinskih vrst *Gratiola officinalis*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* in *Teucrium scordium*. Ugotavljali smo vsebnosti klorofilov, karotenoidov, antocianov, UV absorbirajočih snovi, fotosintezno aktivnost in fotokemično učinkovitost PS II. Vsebnosti fotosinteznih barvil so variirale med vodnimi poganjki različnih vrst. Meritve fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov kažejo, da je vodno okolje manj ugodno za sprejem in pretvorbo svetlobne energije kot kopno, vendar pri rastlinah nismo opazili nepovratnih motenj v delovanju PS II. Poskus presihanja smo izvedli pri vrsti *M. aquatica* in vrsti *M. scorpioides*, ki sta svojo fotokemično učinkovitost hitro obnovili. Fotosintezna aktivnost rastlin v vodi z različno trdoto kaže, da opazovane rastline za fotosintezo lahko delno izrabljajo tudi bikarbonatni ion.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dn

DC

CX homophile macrophytes / intermittent water-bodies / photochemical efficiency / chlorophyll contents / UV absorbing compounds

AU MAURIČ, Polona

AA GABERŠČIK, Alenka, supervisor

PP SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111

PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

PY 2008

TI ADAPTATIONS OF HOMOPHILE MACROPHYTES IN INTERMITTENT WATER-BODIES

DT Graduation Thesis (University studies)

NO X, 50 p., 19 fig., 35 ref.

LA sl

AL sl / en

AB All intermittent bodies of water are characterized by interchanging periods of floods and draught, usually conditioned by seasons, but not entirely predictable. In the growing season 2005, we examined some biochemical and physiological adaptations of the plant species of *Gratiola officinalis*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* and *Teucrium scordium*. Our research focused on assessing the levels of chlorophylls, carotenoids, anthocyanins, UV-absorbing substances, photosynthetic activity and photochemical competence of PS II. The levels of photosynthetic pigments in water shoots of different species varied. Photochemical competence measurements on water and aerial shoots showed that aquatic environment was less favourable for reception and conversion of light energy than land, although there were no irreversible dysfunctions of the PS II activity observed in plants. The intermittence experiment was conducted on *M. aquatica* and *M. scorpioides* species, which quickly restored their photochemical competence. The photosynthetic activity of plants in different water

hardness levels shows that the studied plants can to some extent use also the bicarbonate ion for photosynthesis.

## KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA.....	III
KEY WORDS DOCUMENTATION .....	IV
KAZALO SLIK.....	VIII
OKRAJŠAVE.....	X
1. UVOD IN NAMEN DELA .....	1
2. PREGLED OBJAV .....	3
2.1. Površje in vode Notranjskega podolja.....	3
2.2. Presihajoče jezero kot habitat.....	4
2.3. Amfibijske rastline .....	5
2.4. Vodno in kopno okolje .....	7
2.5. Dejavniki, ki vplivajo na rast in razvoj .....	8
2.5.1. Svetloba .....	8
2.5.2. Toplota.....	8
2.5.3. Razpoložljivost kisika .....	9
2.5.4. Razpoložljivost ogljikovega dioksida.....	9
2.6. Fiziološke in biokemične prilagoditve vodnih rastlin .....	10
3. MATERIALI IN METODE .....	13
3.1. Opis rastlin.....	13
3.2. Območje raziskav .....	16
3.3. TERENSKO DELO.....	18
3.3.1. Fiziološke analize .....	18
3.3.2. Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo .....	19
3.3.3. Presihanje in fotokemična učinkovitost.....	19
3.4. LABORATORIJSKO DELO .....	20
3.4.1. Biokemijske analize.....	20
3.5. STATISTIČNA ANALIZA.....	22
4. REZULTATI .....	23

4.1.	Fiziološke analize .....	23
4.1.1.	Fotokemična učinkovitost.....	23
4.1.2.	Jakost elektronskega transporta (ETR).....	24
4.2.	Biokemijske analize.....	25
4.2.1.	Vsebnost fotosinteznih pigmentov v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>M.scorpioides</i> .....	28
4.3.	Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo .....	29
4.4.	Presihanje in fotokemična učinkovitost.....	32
5.	RAZPRAVA.....	35
5.1.	Fiziološki odziv rastlin .....	35
5.1.1.	Fotokemična učinkovitost.....	35
5.1.2.	Jakost elektronskega transporta (ETR).....	36
5.2.	Biokemijski odziv rastlin.....	36
5.2.1.	Vsebnost fotosinteznih pigmentov v vodnih in zračnih poganjkih vrste <i>M.</i> <i>scorpioides</i> .....	39
5.3.	Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo .....	40
5.4.	Presihanje in fotokemična učinkovitost.....	41
6.	ZAKLJUČKI .....	43
7.	POVZETEK .....	45
8.	VIRI.....	47
	ZAHVALA.....	51

## KAZALO SLIK

Slika 1: VODNA META ( <i>Mentha aquatica L.</i> ), zračni poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007 .....	13
Slika 2: NAVADNA BOŽJA MILOST ( <i>Gratiola officinalis L.</i> ), zračni necvetoči in cvetoči poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007 in junij 2005 .....	14
Slika 3: MOČVIRSKA SPOMINČICA ( <i>Myosotis scorpioides L.</i> ), zračni poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007 .....	15
Slika 4.: ČESNOV VREDNIK ( <i>Teucrium scordium L.</i> ), prehodna oblika, Cerkniško jezero, junij 2005 .....	16
Slika 5: Zemljevid območja raziskav. Vzorčna mesta 1. Dolenje jezero, 2. Zadnji kraj, 3. Kozarišče in 4. Šmarata .....	17
Slika 6: Potencialna fotokemična učinkovitost (Fv/Fm) in dejanska fotokemična učinkovitost pri vodnih in zračnih oblikah amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera. ....	23
Slika 7: ETR pri vodnih in zračnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera. ....	24
Slika 8: Vsebnost klorofila <i>a</i> in klorofila <i>b</i> , skupna vsebnost klorofila <i>a</i> in <i>b</i> (kl <i>a+b</i> ) ter razmerje med klorofilom <i>a</i> in <i>b</i> (kl <i>a/b</i> ) pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera.....	25
Slika 9: Vsebnost karotenoidov pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera. .....	26



Slika 10: Vsebnost antocianov pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera. .....	26
Slika 11: Vsebnost klorofilov (kl <i>a</i> , kl <i>b</i> , kl <i>a+b</i> , kl <i>a/b</i> ), karotenoidov in antocianov pri vodnih in zračnih poganjkih <i>M. scorpioides</i> . ....	28
Slika 12: Vsebnosti UV-B in UV-A absorbirajočih snovi izraženih na suho maso vzorca pri vodnih listih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera .....	27
Slika 13: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve in druge meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi in mehki vodi pri vrsti <i>G. officinalis</i> .....	29
Slika 14: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve in druge meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi in mehki vodi pri vrsti <i>M. aquatica</i> . ....	30
Slika 15: Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve in druge meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi in mehki vodi pri vrsti <i>M. scorpioides</i> .....	31
Slika 16: Spreminjanje potencialne fotokemične učinkovitosti in dejanske fotokemične učinkovitosti pri vrsti <i>M. aquatica</i> glede na presihajoče razmere v septembru 2005. ....	32
Slika 17: Spreminjanje jakosti elektronskega transporta pri vrsti <i>M. aquatica</i> glede na presihajoče razmere v septembru 2005. ....	32
Slika 18: Spreminjanje potencialne fotokemične učinkovitosti in dejanske fotokemične učinkovitosti pri vrsti <i>M. scorpioides</i> glede na presihajoče razmere v septembru 2005.....	33
Slika 19: Spreminjanje jakosti elektronskega transporta pri vrsti <i>M. scorpioides</i> glede na presihajoče razmere v septembru 2005. ....	34

## OKRAJŠAVE

<b>ant</b>	<b>antociani</b>
<b>ETR</b>	<b>jakost elektronskega transporta</b>
<b>F<sub>m</sub></b>	<b>maksimalna fluorescenca klorofila a FS II temotno adaptiranega vzorca</b>
<b>F<sub>ms</sub></b>	<b>maksimalna fluorescenca klorofila a FS II osvetljenega vzorca</b>
<b>F<sub>o</sub></b>	<b>minimalna fluorescenca klorofila a FS II temotno adaptiranega vzorca</b>
<b>F<sub>s</sub></b>	<b>minimalna fluorescenca klorofila a FS II osvetljenega vzorca</b>
<b>F<sub>v</sub></b>	<b>variabilna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca</b>
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub></b>	<b>potencialna fotokemična učinkovitost FS II</b>
<b>FS I, II</b>	<b>fotosistem I, fotosistem II</b>
<b>FU</b>	<b>fotokemična učinkovitost</b>
<b>kar</b>	<b>karotenoidi</b>
<b>kl a, kl b</b>	<b>klorofil a, klorofil b</b>
<b>PAR</b>	<b>fotosintezno aktivni del spektra sevanja (400 do 700 nm)</b>
<b>PPFD</b>	<b>gostota fotonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja (<math>\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}</math>)</b>
<b>RZV</b>	<b>relativna zračna vlaga</b>
<b>SM</b>	<b>suha masa</b>
<b>UV abs</b>	<b>UV absorbirajoče snovi</b>
<b>UV-A</b>	<b>ultravijolično sevanje A (320 do 390 nm)</b>
<b>UV-B</b>	<b>ultravijolično sevanje B (280 do 320 nm)</b>
<b>UV-C</b>	<b>UV-C ultravijolično sevanje C (200 do 280 nm)</b>
<b>Y</b>	<b>dejanska fotokemična učinkovitost FS II</b>

### Okrajšave za imena rastlin

<b>Gra off</b>	<b><i>Gratiola officinalis</i> L.</b>
<b>Men aqu</b>	<b><i>Mentha aquatica</i> L.</b>
<b>Myo sco</b>	<b><i>Myosotis scorpioides</i> L.</b>
<b>Teu sco</b>	<b><i>Teucrium scordium</i> L.</b>

## 1. UVOD IN NAMEN DELA

»Brez skromnosti pravim, da je ta zgodba Cerkniškega jezera velik čudež narave, in lahko se upravičeno in brez vsakršne pristranosti uvršča med največje čudeže narave.« (Janez Vajkard Valvasor, 1686, citirano Gaberščik in sod. 2002a)

Vodni režim presihajočega Cerkniškega jezera je posebnost, saj se tu večkrat v letu izmenjujeta akvatična in terestrična faza. Mnoge vrste organizmov v takih razmerah ne uspevajo, druge pa so se nanje uspešno prilagodile. Mednje štejemo makrofite z amfibijskim značajem, ki lahko rastejo v vodnem okolju in na kopnem. Strukturno in funkcionalno se razlikujejo v različnih prilagoditvah na življenje v obeh okoljih. Na prisotnost ali odsotnost vode se odzivajo s spremembo habitusa ali z razmnoževalno strategijo. Sposobne so vršiti fotosintezo v vodi in na zraku, čeprav se ta dva medija zelo razlikujeta (Maberly in Spence 1989). Amfibijski značaj jim v presihajočih razmerah daje tekmovalno prednost pred pravimi vodnimi in kopenskimi vrstami.

Naše raziskovalno delo je temeljilo na proučevanju tipičnih homofilnih makrofitov rastlinskih vrst, kot so *Gratiola officinalis*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* in *Teucrium scordium*. To so rastline amfibijskega značaja, ki so strukturno, biokemijsko in funkcionalno prilagojene na življenje v vodi in na kopnem.

Ugotavljali smo prilagoditve proučevanih rastlin na življenje v presihajočih vodnih telesih. Merili smo fluorescenco klorofila *a* fotosistema II, in sicer potencialno in dejansko fotokemično učinkovitost ter jakost elektronskega transporta. Z biokemijskimi analizami smo določali vsebnosti pigmentov v listih, predvsem vsebnost klorofilov *a* in *b*, karotenoidov, antocianov ter UV absorbirajočih snovi. Primerjali smo tudi nekaj fizioloških parametrov vodnih in zračnih poganjkov. Pri vrsti *Myosotis scorpioides* smo primerjali vsebnost pigmentov v listih vodnih in zračnih poganjkov. Pri vrstah *G.officinalis*, *M.aquatica* in

*M.scorpioides* smo ugotavljali tudi vpliv vode z različno električno prevodnostjo na njihovo aktivnost.

Pri delu smo izhajali iz naslednjih hipotez: (1) amfibijske rastline se pojavljajo kot odraz spreminjajočih se hidroloških razmer – poplave in suše, (2) homofilne vrste imajo različne strategije preživetja in (3) spreminjajoč vodni režim izzove značilne razlike med vodnimi in kopenskimi oblikami amfibijskih rastlin na morfološkem, anatomskem in biokemijskem nivoju.

## 2. PREGLED OBJAV

### 2.1. Površje in vode Notranjskega podolja

Notranjsko podolje obsega nekaj kilometrov širok pas nižjega sveta od Babnega polja na jugovzhodu do Godoviča na severozahodu. Na zahodu ga obdajajo planote Snežnika, Javornikov in Hrušice, na severozahodu Idrijsko hribovje, na severu in severovzhodu nizek planotast svet, na vzhodu se raztezajo planote med 600 in 700 m, na južni meji pa se svet spet dvigne na planote okrog 1100 m nadmorske višine. Pokrajina se deli na Babno polje, Loško polje, Cerknjsko polje, Rakovško uvalo, Rakov Škocjan, Planinsko polje, Logaški ravniki, Logaško polje in Hotenjski ravniki.

Med najopaznejšimi in najpomembnejšimi reliefnimi oblikami podolja so kraška polja. Kraška polja je večja zaprta kotanja z ravnim dnom, ostrim prehodom iz ravnega dna v sklenjen višji obod ter kraškim vodnim dotokom in odtokom. Navadno ima ponikalnico in strm obod. Na dnu so običajno večje njivske površine, ki so dale kraškemu polju ime.

Notranjsko podolje je globoki kras pretočnega tipa, s ponikalnicami in kraškimi polji. Glavna smer odtoka vode je proti Ljubljanskemu barju in reki Savi. Ker pa prelomnice in dolomitni pasovi potekajo v dinarski smeri in predstavljajo pragove, je na takšnem območju veliko ponornic, kraških polj in vodnih jam. Površinski tokovi v Notranjskem podolju izstopajo kot nepovezani drobci. Gostota površinske rečne mreže je le 0,4 km/km<sup>2</sup>.

Sredi Notranjskega podolja se razprostira veliko Cerknjsko polje. Na začetku novega veka so ga predstavljali kot redkost, kjer voda iz podzemlja prinaša žive živali, in kraj, kjer lahko na istem zemljišču domačini med letom kosijo, žanjejo, pasejo, po ojezeritvi pa lovijo ribe in vodne ptiče ter še drsajo na ledu.

Cerkniško polje dobi 80% vode po kraških podzemnih poteh. Podzemni svet Notranjskega podolja predstavljajo kraški vodotoki Trbuhovnica, Obrh, Stržen, Rak, Unica, Pivka in reka Ljubljana ter številni manjši pritoki. Prek Cerknjskega polja pritekajo od vzhoda vodotoki

Žerovniščica in Šteberščica, ki ga zaradi dolomitne podlage površinsko prečkajo. Tudi na jugovzhodnem robu polja, kjer je pas manj prepustnih kamnin, pritekajo na površje podzemni tokovi izpod Snežnika in Javornikov. Tako polje štejemo med pritočno-ponorniška polja (Perko 1999).

## 2.2. Presihajoče jezero kot habitat

Cerkniško jezero, ki s širšo okolico leži v osrednjem delu države, je bilo dolga stoletja uganka za mnoge občudovalce in raziskovalce. Prvi, ki je svoje ugotovitve o tem jezeru zapisal, je bil naš slavni polihistor Janez Vajkard Valvasor v knjigi Slava Vojvodine Kranjske. Kasneje je jezero raziskovalo veliko raziskovalcev. Na podlagi njihovih ugotovitev in razlag o naravnih pojavih jezera danes, ugotovimo, da v hidrološkem pomenu sploh nima lastnosti pravih jezer kakor ne običajnih močvirij (Gaberščik in sod. 2002a).

Glede na osnovne kriterije za razvrščanje presihajočih močvirij (Bulton in Brock 2001) lahko Cerkniško jezero obravnavamo kot presihajoče jezero z zelo variabilnim vodnim režimom, ki se spomladi/jeseni dokaj predvidljivo polni in poleti prazni, ob tem pa se stanje vode obdrži več tednov. Obdobja poplav in suše pomenijo mehanizem za vzdrževanje stabilnosti ekosistema. Že v 17. in 18. stoletju so skušali razložiti presihanje jezera, vendar so si pri tem morali pomagati z zamotanim sistemom nateg. Preprosto razlago, da se jezero pojavi, če je dotok večji od odtoka, sta v 18. stoletju zapisala Nagel in Gruber (Gaberščik in sod. 2002a).

Gladina občasnega jezera niha med 546 in 552 m nadmorske višine. Čas ojezeritve so v preteklem stoletju skrajšali tako, da so izravnali struge, obzidali ponore in razširili vhode v vodne jame. Ob nizkem vodostaju največ vode izginja skozi požiralnike sredi polja, od koder teče proti izvirov Bistre. Za Cerkniško jezero so značilni talni ponori (Rešeta, Vodonos in Retovje), ki jih najdemo v zahodnem delu kotanje. Ob višjem vodostaju pa večina vode odteka na severozahodni strani, kjer sta vodni jami Velika in Mala Karlovica.

Cerkniško jezero, ki je pravzaprav obsežna poplavna ravnica Stržena, ob običajnih poplavah prekriva približno 53% polja (20 km<sup>2</sup>).

Današnje presihanje Cerkniškega jezera ni več »naravno«, saj je vodni režim spremenjen zaradi najrazličnejših posegov v naravno okolje. Lahko rečemo, da je presihanje neke vrste trenutni odraz kombinacije naravnega stanja in vpliva človeških posegov (Gaberščik in sod. 2002a).

### 2.3. Amfibijske rastline

Presihajoč značaj Cerkniškega jezera ustvarja posebne življenjske razmere, ki so se jim sposobne prilagoditi le nekatere rastlinske vrste. Vse višje vodne rastline celinskih voda so se razvile iz kopenskih vrst, bodisi z redukcijo kopenskih znakov ali z razvojem sekundarnih prilagoditev za življenje v delno ali popolnoma vodnem okolju (Kržič 2002). Evolucija rastlin s kopnega nazaj v vodo je zahtevala mnogo prilagoditev, ki so rastlinam omogočile preživetje v spremenjenih razmerah.

Makrofite, ki vključujejo vodne semenke, praprotnice in mahove, pa tudi makroskopske harofite in nitaste alge, običajno razvrščajo na osnovi njihove raste oblike (Fox 1992) in glede na ekologijo (Sculthorp 1967) v štiri skupine: potopljeni makrofiti, prosto plavajoči neukoreninjeni makrofiti, plavajoči ukoreninjeni makrofiti in emerzni makrofiti.

Rastline, ki začnejo svojo vegetacijsko sezono v vodi, se naenkrat znajdejo na kopnem. Mnogo rastlin tedaj propade, nekatere pa so vztrajne in se prilagodijo novim življenjskim razmeram. Tako, na tem mestu najbolje uspevajo amfibijske rastline, nekakšne rastlinske dvoživke. Ker uspevajo tako v vodnem okolju kot tudi na kopnem, jih ne moremo uvrstiti zgolj v eno od makrofitskih kategorij (Fox 1992). Najdemo jih med vsemi večjimi skupinami višjih rastlin: mahovi, praproti, kritosemenke (Hutchinson 1975). Sposobne so vršiti



fotosintezo v vodi in na zraku, čeprav se ta dva medija močno razlikujeta v mnogih, zelo pomembnih lastnostih za uspevanje rastlin.

Amfibijske rastline so razvile različne načine, s katerimi lahko uspešno preživijo v okolju z velikimi sezonskimi nihanji vodne gladine. Na nihanja se odzivajo s spremembo rastne oblike, tipa listov in z načinom razmnoževanja (Boulton in Brock 2001). Nekaterim rastlinam velika fenotipska prožnost omogoča hitro prilagajanje spreminjajočim se razmeram v okolju na biokemijskem, fiziološkem in morfološkem nivoju (Mabery in Spence 1989), nekatere pa ob spremembi vodne gladine le malo spremenijo svojo obliko in uspevajo prav tako v vodi kot tudi na kopnem. Določene rastline razvijejo samo eno vrsto listov, ki lahko enako uspešno fotosintetizira v vodi in na kopnem. Take, nizko rasle amfibijske rastline, so **homofilne rastline**. Njihovi potopljeni listi so običajno tanjši od tistih na zraku, listna oblika pa ostane nespremenjena. Druge, heterofilne rastline, pa lahko v vodi in na zraku razvijejo morfološko različne oblike listov (Hutchinson 1975), ki omogočajo fotosintezo v obeh okoljih.

Specifičen vodni režim presihajočega Cerknškega jezera, kjer se izmenjujeta akvatična in terestrična faza večkrat v letu, ustvarja skoraj optimalne razmere za uspevanje amfibijskih vrst. Pomembno vlogo v tem okolju predstavljajo tudi tla, ki vsebujejo dovolj vode za uspevanje takih rastlin tudi v terestričnem obdobju. Amfibijskih vrst je na Cerknškem jezeru zelo veliko. Razvoj večine se prične v spomladanskem obdobju v vodi, ki je ponekod globoka tudi dva metra in več. Akvatična faza traja dva do štiri mesece. Z mesecem junijem prične gladina vode postopoma upadati, tako da zgornji deli rastlin počasi pogledajo iz vode. Prične se razvoj kopenskih poganjkov. V juliju, redkeje že konec junija ali v avgustu, voda popolnoma odteče in pri rastlinah nastopi terestrična faza razvoja. Listi, ki so se razvili v vodi, po nekaj tednih življenja na kopnem propadejo, njihovo funkcijo pa prevzamejo novi, ki so specializirani za rast in razvoj v novem okolju. V septembru ali pa nekoliko kasneje ponovno nastopi akvatična faza. Jezerske predele ponovno zalijejo jesenske vode, amfibijske rastline pa v takih razmerah ne propadejo, temveč so aktivne vse do pozne jeseni. V takšnem ekosistemu,

kot ga predstavlja Cerkniško jezero, je ločevanje med pravimi amfibijskimi in močvirskimi vrstami dokaj nejasno (Martinčič 2002).

#### 2.4. Vodno in kopno okolje

Voda in kopno sta dva zelo različna medija, ki predstavljata okolje, v katerem se odvijajo različne oblike življenja. Močno se razlikujeta v ključnih lastnostih, za uspevanje rastlin. Zrak ima spremenljiv, vendar v glavnem zelo negativen vodni potencial, zato so kopenske rastline razvile strukture in mehanizme za zmanjševanje izgube vode. Med te strukture štejemo listne reže in kutikulo, ki omejujejo privzem  $\text{CO}_2$  iz zraka in s tem fotosintezno aktivnost. Vsako prilagajanje pomeni porabo energije, zato je pomembno, katera prilagoditev bo za organizem najbolj uspešna (Boston in sod. 1983). Tudi vodno okolje prinaša rastlinam veliko prednosti: zmanjšano sevanje in difuzijo plinov ter debelo mejno plast okoli rastlin (Clevering in sod. 1996), majhno topnost kisika in pogosto anoksičen sediment, odsotnost transpiracije, ki pomeni lažji privzem hranil iz sedimenta (Madsen in Breinholt 1995), veliko turbulenco, kalnost, moč valovanja ter nestabilnost sedimenta. Voda nikoli ne omejuje rasti rastline (Madsen in Breinholt 1995). V vodnem okolju rastline prihranijo energijo, ki jo potrebujejo za izgradnjo mehanskih in transportnih tkiv ter za zaščito pred izgubo vode. Glavne prilagoditve vodnih rastlin na življenje v vodnem okolju so povezane s fiksacijo  $\text{CO}_2$ . Razvijejo mehanizme, s katerimi koncentrirajo neorganski ogljik za fotosintezo. Nekatere vrste lahko uporabljajo kot vir za ogljik samo prosti  $\text{CO}_2$ , zato jih najdemo predvsem v vodah z nizko koncentracijo kalcija in nizko alkaliniteto, kjer je v vodi dovolj prostega  $\text{CO}_2$ . Ena od fizioloških prilagoditev je, da nekatere rastline neposredno sprejemajo bikarbonat iz vode. Zaradi omejene dostopnosti prostega  $\text{CO}_2$  in svetlobe je vodno okolje za rast rastlin manj ugodno kot kopensko (Maberly in Spence 1989).

## 2.5. Dejavniki, ki vplivajo na rast in razvoj

### 2.5.1. Svetloba

Vodno okolje uvrščamo med senčne habitate, kajti že ob prehodu svetlobe med medijema zrak – voda, se odbije približno 10% svetlobe (Maberly in Spencer 1989). Pri nadaljnjem prodiranju svetlobe v globino pa opazimo logaritemsko upadanje intenzitete svetlobe, ki se ob tem absorbira in sipa na raztopljenih in suspendiranih snoveh. V vodnem okolju svetlobne razmere določajo kakovost in količino radiacije na vodni površini.

Čista voda močno prepušča UV in PAR del svetlobnega spektra, absorpcija pa se poveča pri valovnih dolžinah nad 700 nm. Pri tem narašča razmerje med kratko in dolgo valovno rdečo svetlobo, kar vpliva na morfogenezo rastlin v vodi (Maberly in Spencer 1989). Rezultati mnogih raziskav potrjujejo, da je svetloba najpomembnejši dejavnik, ki vpliva na distribucijo in produkcijo potopljenih makrofitov v jezerih. Ob zelo visokih jakostih svetlobe tvorijo v plitvih vodah nekatere vrste goste sestoje in se tako samozasenčijo, nekatere pa se zaradi visoke intenzitete svetlobe umaknejo v večje globine, če je le dovolj ogljika za fotosintezo in hidrostatski pritisk ni prevelik (Madsen in Sand-Jensen 1994).

### 2.5.2. Toplota

Toplotne spremembe največkrat izražamo kot spremembe temperature. Glavna razlika v temperaturnem režimu vodnega in zračnega okolja je v razponu temperaturnih nihanj. Voda je toplotni pufer, zato so temperaturna nihanja v vodnem okolju milejša kot na kopnem. Občutna dnevna nihanja v temperaturi so bolj pogosta v vodnih združbah, saj so le-te izpostavljene močnemu sevanju, ki je najpomembnejši vir toplote za vsa vodna telesa (Sand-Jensen 1989). Kopenske rastline so poleg drugih vplivov podvržene še vplivom vetrov in spremembam relativne vlažnosti, ki pa na vodne rastline nimajo posebnega vpliva (Holmes in Klein 1987). Temperatura vpliva na amfibijske rastline tako, da segreva posamezne dele rastlin, s tem pa vpliva na delovanje encimov in topnost plinov v rastlini. Z globino se temperatura spreminja.

Pri visokih temperaturah je topnost  $\text{CO}_2$  zelo majhna in ob tem se obarja slabo topen  $\text{CaCO}_3$ , ki se nato useda na rastline (Sand-Jensen 1989).

Rastline so se v rasti in razvoju prilagodile na različne temperature, tako so nekatere potopljene rastline sposobne vršiti fotosintezo pri temperaturi pod  $2^\circ\text{C}$ , čeprav je njihov optimum delovanja okoli  $20^\circ\text{C}$  (Bowes 1987).

### 2.5.3. Razpoložljivost kisika

Koncentracija kisika se v vodi nenehno spreminja, saj je njegova vsebnost odvisna od razlike med porabo in raztapljanjem oz. nadomeščanjem. V vodi lahko pričakujemo približno 30-krat nižjo koncentracijo kot v zraku (Maberly in Spence 1989). Kisik prihaja v vodo iz ozračja in kot produkt fotosinteze primarnih producentov. Pri nizkih temperaturah vode je hitrost raztapljanja kisika iz ozračja v vodo večja. Hitrejše raztapljanje kisika opazimo tudi pri močni turbulenci in veliki razliki parcialnega tlaka v ozračju in vodi. Prisotnost prostega  $\text{O}_2$  v sedimentih je lahko posledica sproščanja iz korenin, saj poteka izmenjava med  $\text{O}_2$  in  $\text{CO}_2$  pri nekaterih rastlinah preko koreninskega sistema (Pedersen in Sand-Jensen 1992). Velika koncentracija kisika in močno sevanje pospešujeta procese fotorespiracije (Filbin in Hough 1985).

### 2.5.4. Razpoložljivost ogljikovega dioksida

Koncentracija ogljikovega dioksida kot edinega vira anorganskega ogljika za fotosintezo kopenskih rastlin je v zraku približno 0,03%, v vodnem okolju pa je razpoložljivost prostega  $\text{CO}_2$  pogosto zmanjšana – difuzijski koeficient je za  $10^4$ -krat manjši kot na zraku. Anorganski ogljik se v vodnem okolju pojavlja v treh oblikah: prosti raztopljeni ogljikov dioksid –  $\text{CO}_2$ , bikarbonat –  $\text{HCO}_3^-$  in karbonat  $\text{CO}_3^{2-}$ . Njihovo ravnovesje uravnava pH. Ko je  $\text{pH} \leq 4$  je v vodi le raztopljeni  $\text{CO}_2$ , pri vrednostih med 7 in 10 prevladujejo bikarbonatni ioni. Ko je  $\text{pH} \geq 11$ , so v vodi prisotni le karbonatni ioni (Maberly in Spence 1989). Ogljikov dioksid prihaja iz ozračja neposredno na stiku vodna gladina – ozračje in posredno preko padavin. Pri prehodu v

vodo se del ogljikovega dioksida raztopi, del pa se z vodo spoji v ogljikovo kislino. Ob visoki razpoložljivost anorganskega ogljika, se učinkovitost izrabe svetlobe za proces rasti poveča (Madsen in Sand-Jensen 1994).

## 2.6. Fiziološke in biokemične prilagoditve vodnih rastlin

Kot smo že na začetku omenili, se amfibijske rastline pojavljajo v vodnem okolju in na kopnem. Kopenske rastline in rastline s plavajočimi listi lahko glede na njihov način vezave ogljika uvrstimo v C3 ali C4 tip presnove. Pri amfibijskih in pravih vodnih vrstah je zaradi upornosti mejne plasti za učinkovito fotosintezo potrebna visoka koncentracija CO<sub>2</sub> v vodnem mediju. Zaradi nizke koncentracije CO<sub>2</sub> v vodi, ki se pri potopljenih rastlinah odraža v upočasneni difuziji tega plina, so rastline razvile različne mehanizme, s katerimi spreminjajo kompenzacijsko točko za CO<sub>2</sub>, in s tem vplivajo na stopnjo fotorespiracije (Bowes in Beer 1987). Amfibijske rastline bi po listni anatomiji in biokemičnih značilnostih uvrstili med C3 rastline, vendar imajo nekaj fizioloških značilnosti kopenskih C4 rastlin, čeprav je bila pri večini vrst ugotovljena nizka stopnja aktivnosti encimov C4 poti vezave ogljika – PEP karboksilaze (Owtrim s sod. 1989).

CO<sub>2</sub> kompenzacijska točka vodnih rastlin naraste ob razmerah, ki pri amfibijskih rastlinah povzročijo razvoj zračnih listov. Te so: fotoperioda dolga 14 ur, visoka temperatura (30°C) in nizka koncentracija CO<sub>2</sub> (Bowes 1987). Rastline spreminjajo kompenzacijsko točko na različne načine. Ob stresnih situacijah, ko primanjkuje prostega CO<sub>2</sub> ali pa pri visoki temperaturi, lahko rastline povečajo sintezo PEP-karboksilaze in preidejo na sistem C4, kjer encim PEP karboksilaza veže pri fotorespiraciji sproščen CO<sub>2</sub> v malat in ga direktno posreduje Calvinovemu ciklu. Encimi C4 presnove dajejo rastlinam prednost ob visokem pH, nizki koncentraciji raztopljenega anorganskega ogljika ter v toplih ali s kisikom nasičenih okoljih (Nichols in Shaw 1986). PEP-karboksilaza se pri vodnih rastlinah nahaja v citosolu (Simpson 1980; Farmer in sod. 1986), medtem ko se encim C3 poti vezave ogljika – Rubisco, nahaja v kloroplastih (Farmer in sod. 1986).

Med pomembne prilagoditve rastlin na spremembe okoljskih dejavnikov sodijo tudi spremembe v koncentraciji barvil in encimov v celicah. Glavno zeleno barvilo pri rastlinah je **klorofil**, ki se nahaja pri vodnih listih v kloroplastih, v zunanjih celičnih plasteh, vključno s povrhnjico (Bowes 1987; Hutchinson 1975). Pri višjih rastlinah najdemo dve vrsti klorofila: klorofil a in klorofil b. Klorofil a je glavno zeleno barvilo v vseh zelenih rastlinah. Klorofil v listih absorbira rdečo in modro svetlobo ter prepušča zeleno (Edwards in sod. 1983; Denffer in Ziegler 1982). Vsebnost klorofila je najvišja pri srednji jakosti svetlobe in je povezana z učinkovito izrabo svetlobe (Madsen in Sand-Jensen 1994).

Pomembni pigmenti v rastlinah so tudi **karotenoidi**, lutein, violaksantin in neoksantin. Karoteni služijo kot dodaten akceptor svetlobe (povečujejo izrabo fotonov, ki se vključujejo v procese fotosinteze) in verjetno ščitijo klorofil pred fotooksidacijo (Bette in Kutschera 1996). Ksantofili sodelujejo v ksantofilnem ciklu, kjer se presežna svetlobna energija pretvarja v toploto. Ob povečanem sevanju UV-B svetlobe se zmanjša učinkovitost fotosinteznega aparata, poveča pa se produkcija karotenoidov. To je energetsko zelo potraten proces, ki je pri višjih rastlinah reguliran s fitokromom (Sanchez-Saavedra in sod 1996).

Koncentracija barvil iz skupine **antocianov** narašča v skladu s povečano jakostjo bele svetlobe. Antociani so v vodi topna barvila, ki preko absorpcije svetlobe ščitijo rastlino pred poškodbami zaradi UV-B sevanja (Lee in Collins 2001), imajo pa tudi vlogo fotoreceptorjev za zeleno svetlobo (Bette in Kutschera 1996). Poganjki in listi potopljenih rastlin so v plitvih vodah pogosto rdečkasto obarvani z antociani, kar je posledica metabolno aktivne oblike fitokroma ( $P_{fr}$ ), ki ob povečani intenziteti svetlobe sproži sintezo teh barvil (Spence 1982). Vloga akumulacije antocianov v listih je povezana z razvojem rastline (mladi in stari listi), abiotскими dejavniki, kot sta pomanjkanje makronutrientov in UV svetloba, in biotskimi vplivi, med katerimi so najpomembnejši herbivorija in patogene okužbe (Close in Beadle 2003).

**UV absorbirajoče snovi** (polifenolne spojine), kot so flavonoidi, se pretežno nahajajo v zgornji povrhnjici in imajo pomembno vlogo pri zaščiti mezofilnih celic, ker absorbirajo sevanje v UV-B delu spektra z vrhom okrog 300 nm ter tako ščitijo rastlino pred poškodbami (Middleton in Teramura 1993). Po Madronichevi klasifikaciji (1993) ločimo ekstremno UV (10–120 nm), daljno UV (120–200 nm), UV-C (200–280 nm), UV-B (280–320 nm) in UV-A (320–400 nm).

Prodiranje sevanja UV-B v list s povečevanjem vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi pada, strpnost rastline do UV-B sevanja pa pogosto narašča (Bornman in Teramura 1993). S poskusi so dokazali, da se fotosintezna aktivnost pod vplivom UV sevanja zmanjšuje, kar razlagamo z zmanjšanjem fotokemične učinkovitosti rastline, zmanjšanjem stomatalne prevodnosti in škodljivim vplivom sevanja na številne druge strukture in procese (Bjorn in sod. 1997). Pod vplivom UV-B sevanja se tako lahko zmanjšujejo tudi vsebnosti klorofilov (Cuadra in sod. 2004), lahko se vsebnosti klorofilov povečajo ali pa ostanejo nespremenjene (Trošt in Gaberšček 2001). Učinek je odvisen od jakosti ter trajanja UV-B sevanja, ontogenezne stopnje razvoja in strpnosti rastline do okoljskih razmer. Posebna občutljivost rastline za UV-B sevanje se kaže predvsem v času kalitve in v zgodnjih ontogeneznih stopnjah razvoja (Flint in Caldwell 1984) ter v času rastline od vegetativne k reproduktivni obliki (Teramura in Sullivan 1987). Novejše raziskave, pri katerih so bile rastline v naravnih razmerah obsevane z UV-B kažejo, da le-ta nima na rastline vedno le škodljivega učinka (Bjorn in sod. 1997).

### 3. MATERIALI IN METODE

#### 3.1. Opis rastlin

##### **VODNA META (*Mentha aquatica L.*)**

Vodna meta spada v družino Lamiaceae (ustnatice). Je zelo agresivna in se hitro razrašča. Ima močan vonj. Cveti od julija do oktobra. Na koncu 50 cm dolgih poganjkov so roza vijolična socvetja. Najdemo jo na nabrežjih, nizkih barjih in na močvirnih travnikih od nižine do montanskega pasu. Vsebuje eterična olja in čreslovine (Martinčič in sod. 1999, Aichele in sod. 2004).



**Slika 1: VODNA META (*Mentha aquatica L.*), zračni poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007.**

##### **NAVADNA BOŽJA MILOST (*Gratiola officinalis L.*)**

Navadna božja milost je zdravilna rastlina. Spada v družino Scrophulariaceae (črnobinovke). Zraste do 30 cm visoko. Pojavlja se na močvirnih travnikih, ob jarkih in mlakah v nižinskem pasu. Julija se pojavijo majhni beli cvetovi. Širi se z živicami. Dobro prenaša globino vode do



10 cm. Ker v okolje izloča snovi, ki preprečujejo rast drugih rastlin ni primerna za vodne vrtičke v posodah (Martinčič in sod. 1999, Aichele in sod. 2004).



Slika 2.: NAVADNA BOŽJA MILOST (*Gratiola officinalis* L.), zračni necvetoči in cvetoči poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007 in junij 2005.

### MOČVIRSKA SPOMINČICA (*Myosotis scorpioides* L.)

Močvirska spominčica spada v družino Boraginaceae (srhkolistnice). Cveti od maja do oktobra, ponavadi razvije 5–20 cvetov v sestavljenih, navidezno latastih socvetjih. Cvetovi so sprva rdečkasti, nato pa nebesno modri. Najdemo jo v jarkih, močvirnih travnikih in v gozdovih. Ljubi zmerno dušičnata, mokra ilovnata tla, pojavi se tudi na šotnih tleh. To vrsto običajno obravnavajo kot malo vrsto agregata *M. palustris*, ki obsega še nekaj redkejših malih vrst (Germ 2002).



**Slika 3: MOČVIRSKA SPOMINČICA (*Myosotis scorpioides* L.), zračni poganjek, Cerkniško jezero, maj 2007.**

### **ČESNOV VREDNIK (*Teucrium scordium* L.)**

Česnov vrednik uvrščamo v družino Lamiaceae (ustnatice). Cveti od julija do septembra. Najboljše uspeva na bolj alkalnih tleh, tako da ga najdemo na vlažnih travnikih, močvirjih, v vodnih jarkih in na nabrežjih (Martinčič in sod. 1999, Aichele in sod. 2004).



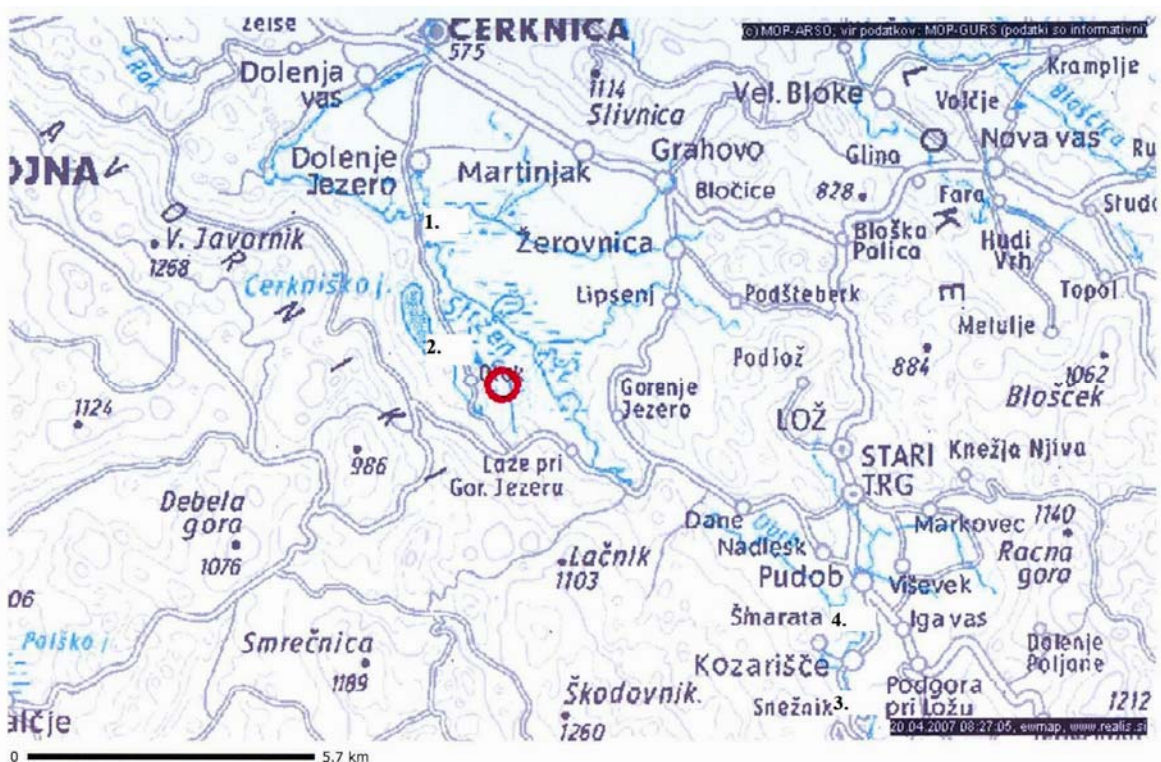
**Slika 4.: ČESNOV VREDNIK (*Teucrium scordium* L.), prehodna oblika, Cerkniško jezero, junij 2005.**

### 3.2. Območje raziskav

Uspevanje amfibijskih rastlin *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides*, *Teucrium scordium* in *Gratiola officinalis* smo spremljali na širšem območju Cerkniškega jezera in njegovih pritokih. Izbrali smo si štiri vzorčna mesta, in sicer:

- Prvo vzorčno mesto je bilo blizu vasi Dolenje jezero, natančneje poplavna ravnica na levi strani ceste pri mostu čez Stržen. Glede na to, da je bilo leto 2005 zelo vodnato, je bila v tem predelu voda prisotna kar celotno vegetacijsko sezono (vodostaj višji od 200 cm), zato smo tod dobili le malo pravih amfibijskih rastlin. Ker je to področje nekakšna poplavna ravnica, kjer se najprej pokažejo rastline s pravim amfibijskim značajem, smo pričakovali, da bomo ravno na tem območju najlaže sledili spremembam.

- Za drugo vzorčno mesto smo si izbrali Zadnji Kraj, v bližini vasi Otok. Ta del predstavlja najbolj prvobitni del jezera, ker nima nobene povezave s strugo Stržena. Voda poleti zelo zgodaj presahne. Substrat je na tem predelu muljast, peščen, nekateri predeli pa so bolj skalnati. V času naših raziskav voda v tem delu ni presahnila, je pa vsaj nekoliko upadla in na določenem predelu smo dobili prave oblike rastlin.
- Tretje vzorčno mesto je bilo v vasi Kozarišče, ob mostu čez potok Obrh, v bližini gradu Snežnik. Tudi tu je bil vodostaj precej visok za takratni poletni čas, vendar smo meritve vseeno opravili.
- Za četrto, hkrati pa tudi naše zadnje vzorčno mesto, smo si izbrali pritok Cerkniškega jezera, potok Mali Obrh, pri vasi Šmarata. Ta vodotok v sušnem delu leta običajno presahne, v sezoni našega raziskovanja pa ni bilo tako.



Slika 5: Zemljevid območja raziskav. Vzorčna mesta 1. Dolenje jezero, 2. Zadnji kraj, 3. Kozarišče in 4. Šmarata. (Vir: ARSO 2007)

### 3.3. TERENSKO DELO

#### 3.3.1. Fiziološke analize

Na vzorčnih mestih smo izvajali meritve se poleti, od junija do septembra 2005. Fiziološke analize smo opravili na desetih rastlinah na posamezni lokaciji približno enkrat tedensko ali enkrat na deset dni. S pomočjo modulacijskega fluorometra tipa OS-500, Optisciences, Tyngsboro, MA USA, smo izmerili fotokemično učinkovitost (FU), s katero smo določili naslednje parametre: potencialno fotokemično zmogljivost FSII, dejansko fotokemično zmogljivost FSII in jakost elektronskega transporta.

Razmerje  $F_v/F_m$  ( $F_v = F_m - F_o$ ) je ustreznost meritev **potencialne fotokemične zmogljivosti** FSII in pove, ali je rastlina zaradi različnih dejavnikov pod stresom (Bilger in sod. 1995). Meritve smo izvajali na listih, ki smo jih za 15-20 min zatemnili, nato pa izmerili fluorescentni signal, ki izvira iz klorofila b antenskih pigmentov. Ta signal imenujemo minimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca ( $F_o$ ), dobimo pa ga z osvetlitvijo vzorca s saturacijskim pulzom bele svetlobe ( $PPFD \approx 8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , trajanje 0,8 s). Po osvetlitvi se fluorescentni signal najprej poveča, nato pa v nekaj milisekundah upade. Tako govorimo o maksimalni fluorescenci temotno adaptiranega vzorca ( $F_m$ ).

**Dejanska fotokemična učinkovitost** FSII ( $Y$  - yield) pa je parameter, ki pove kakšen je dejanski proces fotosinteze v razmerah, ki jim je izpostavljena rastlina v naravi. Izračunamo ga kot  $Y = F_m s - F_s / F_m s$ , kjer pomeni  $F_s$  konstantno fluorescenco po izpostavitvi vzorca svetlobnemu viru,  $F_m s$  pa je maksimalna fluorescenca po izpostavitvi vzorca svetlobnemu viru. Meritve smo izvajali na osvetljenih listih s pomočjo saturacijskega pulza bele svetlobe ( $PPFD \approx 9000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , trajanje 0,8 s).

**Jakost elektronskega transporta** ( $ETR = PAR \times 0.5 \times \text{yield} \times 0.84$ ) smo izračunali iz vrednosti  $Y$  in jakosti sevanja, ki smo jo vnesli v aparaturo v času izvajanja meritve.

Meritve zelenih parametrov smo opravljali v sončnem vremenu, v glavnem v opoldanskem času, ko jakost sevanja presega  $1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ . Na terenu smo najprej preverili same razmere na rastišču. Spremljali smo posamezne abiotске dejavnike. S kvantometrom (Data logger LI 1000) smo izmerili jakost sevanja in smo ugotovili ali lahko sploh nadaljujemo z delom. Relativno zračno vlažnost smo preverili s higrometrom, T zraka in vode pa smo odčitali na termometru.

### 3.3.2. Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo

Po opravljenih meritvah na jezeru smo izbrane rastline nabrali za nadaljnje delo. Ugotavljali smo nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo. Postavili smo si dva vzporedna poskusa, v bolj trdi in manj trdi vodi. Trdo vodo smo pripravili kar tako, da smo vodo iz pipe pustili v vedru do naslednjega dne, da so se plini uravnotežili. Manj trdo vodo oziroma mehko vodo smo dobili s prekuhavanjem pitne vode, da se je oboril karbonat. Pustili smo jo stati do naslednjega dne. Vsak poskus smo izvajali na 5 paralelkah. V potok Glinščica, ki teče v bližini Biološkega središča, smo naslednjega dne postavili plastične steklenice s trdo in mehko vodo, v katere smo dali intaktne izbrane rastline. Meritve smo opravljali ob sončnem vremenu, v opoldanskem času, natančneje od 9 do 17 ure, ko je jakost sevanja presegala  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Vsako uro smo merili naslednje parametre: prevodnost s konduktometrom, pH vode s pH-metrom, vsebnost kisika v vodi in nasičenost vode s kisikom pa z oksimetrom. S termometrom smo izmerili tudi T zraka in T vode v plastenkah ter jakost sevanja. Po končanih meritvah smo odčitali še volumne vode v steklenicah in določili suho maso rastline (24 h pri  $105^\circ\text{C}$ ), ki smo jo potrebovali za grobo oceno fotosinteze.

### 3.3.3. Presihanje in fotokemična učinkovitost

Zaradi precej neugodnih vremenskih razmer na samem jezeru smo določene rastline prenesli v Botanični vrt Ljubljana, kjer smo spremljali njihov odziv na spremembe vodostaja. Vrsti *Mentha aquatica* in *Myosotis scorpioides* smo posadili v korita s substratom iz Cerknškega jezera (naravno rastišče). Približno mesec dni (september 2005) smo opazovali, kako se

odzivajo na sušno okolje. Vsakih nekaj dni smo na 5 paralelkah izmerili potencialno in fotokemično učinkovitost rastline, ki sta odraz vremenskih razmer v času meritev. Vremenske podatke za Ljubljano smo dobili od Agencije RS za okolje, Urad za meteorologijo. Ob proučevanju rastline smo beležili tudi pojavljanje novih listov in poganjkov.

### 3.4. LABORATORIJSKO DELO

#### 3.4.1. Biokemijske analize

##### **Določanje klorofila *a* in *b* ter karotenoidov**

Vsebnost klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov smo določali spektrofotometrično po metodi, ki sta jo opisala Lichtenthaler in Buschmann (2001a, 2001b). Iz rastlinskega lista smo z luknjovrtom izrezali krogec z znano površino in ga nato v terilnici strli. Ekstrahirali smo v 10ml 100% acetona, nato pa smo dobljeno mešanico prefiltrirali, da smo se znebili ostankov lista. Določili smo tudi volumen filtrata. Ekstinkcijo vzorca smo merili z VIS spektrofotometrom (Carl Zeiss, Jena, Germany) pri valovnih dolžinah 662 nm, 645 nm in 470 nm. Iz dobljenih ekstinkcij smo izračunali vsebnost pigmentov na suho maso rastlin ( $\text{mg g}^{-1}$  ss) z uporabo naslednjih formul:

$$Kl\ a = c_a * V/SM = (11.24 E_{662} - 2.02 E_{645}) * V/SM \quad \dots (1)$$

$$Kl\ b = c_b * V/SM = (20.13 E_{645} - 4.19 E_{662}) * V/SM \quad \dots (2)$$

$$Kar = (1000 E_{470} - 1.9 c_a - 63.14 c_b) * V/SM/1000/214 \quad \dots (3)$$

$c_a$  = koncentracija klorofila a

$c_b$  = koncentracija klorofila b

V = volumen ekstrakta (ml)

SM = suha masa vzorca (g)

$E_{662}$  = ekstinkcija vzorca pri valovni dolžini 662 nm

$E_{645}$  = ekstinkcija vzorca pri valovni dolžini 645 nm

$E_{470}$  = ekstinkcija vzorca pri valovni dolžini 470 nm

### **Določanje vsebnosti antocianov**

Tudi ta postopek smo začeli podobno kot pri določanju klorofila in karotenoidov po metodi po Khareju in Guruprasadu (1993). Najprej smo iz lista določene rastline izrezali krogec z znano površino. V terilnici smo ga strli, nato pa smo ekstrahirali v 10 ml 37% raztopine HCl v metanolu (volumsko razmerje metanol : HCl = 99 : 1 (v/v)). Dobljeno mešanico smo prefiltrirali in pustili 24 ur pri 3–5°C v temi. Naslednji dan smo s spektrofotometrom pri 530 nm merili ekstinkcijo vzorca in preračunali na suho maso rastline.

$$Ant = E_{530} * V/SM \quad \dots (4)$$

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

V = volumen ekstrakta (ml)

SM = suha masa vzorca (g)

### **Določanje UV-B in UV-A absorbirajočih snovi**

Pri tem poskusu smo uporabljali metodo povzeto po Caldwell-u (1968), modificirano na oddelku za rastlinsko fiziologijo Univerze v Lundu. Določen del lista rastline smo strli v terilnici in ekstrahirali v 10 ml raztopine metanol : H<sub>2</sub>O : HCl = 79 : 20 : 1 (v/v/v). Mešanico smo nato prefiltrirali in postavili za nekaj časa (24h) na hladno in v temo. Ekstinkcijo vzorca smo merili s spektrofotometrom (UV/VIS spektrofotometer, Lambda 12, Perkin-Elmer, Norfolk, CT, USA) pri valovnih dolžinah od 280 do 320 nm (UV-B) in pri valovnih dolžinah od 320 do 400 nm (UV-A) z intervalom 1 nm. Rezultate smo preračunali na suho maso rastline in ga izrazili v relativnih enotah (Middleton in Teramura 1993).

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

Relativne enote: Int./gST

V = volumen topila (ml)

SM = suha masa vzorca (g)



R = razredčitev

I = integral pod krivuljo med 280 in 320 nm v intervalu 1 nm

Middleton in Teramura (1993) in številni drugi raziskovalci v svojih člankih jemljejo za določanje vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi v rastlinskih listih valovno dolžino 300 nm. Do tega jih je verjetno pripeljalo dejstvo, da so največje poškodbe DNA oz. največji splošen odgovor rastlin ravno pri valovni dolžini 300 nm. Nekateri drugi uporabljajo valovno dolžino 305 nm, ker le-ta leži na sredini ozkega območja valovnih dolžin, na katere najbolj vplivajo spremembe v debelini ozonske plasti in je blizu vrhu večini morfoloških in biokemijskih odzivov rastlin, ki jih sproži UV-B sevanje (Beggs in Wellmann 1994, Ballaré in sod. 1995/96).

Naše meritve smo izvajali v celotnem intervalu, ki je značilen za UV-B sevanje (280-320 nm).

### 3.5. STATISTIČNA ANALIZA

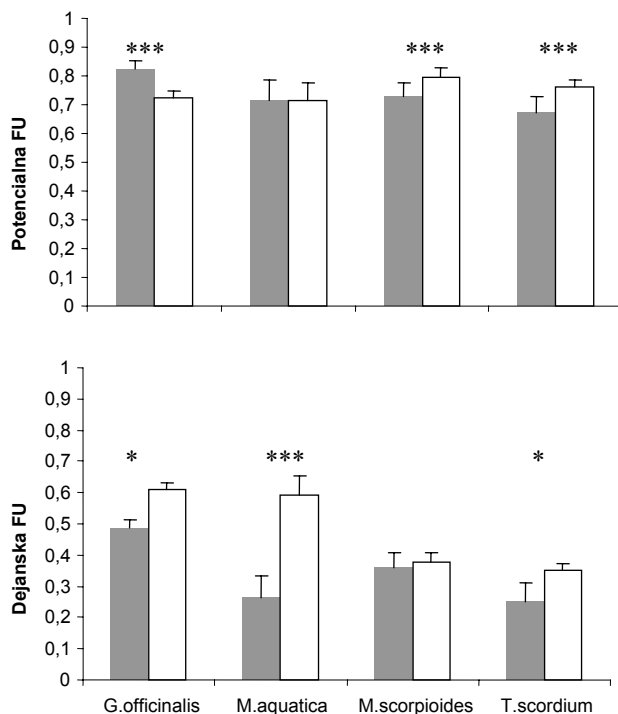
Fiziološke in biokemijske analize smo izvajali na 10 paralelkah (10 rastlin), pri poskusu simulacije presihanja pa smo uporabili 5 paralelk (5 rastlin). Razlike v aritmetičnih sredinah med vodnimi in zračnimi poganjki smo računali s Studentovim t-testom. Pomembne razlike med variancami vodnih in zračnih poganjkov smo obdelali statistično z enosmernim testom ANOVA, v primerih, ko je bila varianca približno enaka (normalna porazdelitev). Ko so se pojavile večje razlike (nenormalna porazdelitev in neparametrični podatki), smo uporabili Mann-Whitney U-Test. Verjetnosti značilnih razlik smo označili kot: \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ .

Statistično obdelavo smo naredili s programom SPSS for Windows 13.0.

## 4. REZULTATI

### 4.1. Fiziološke analize

#### 4.1.1. Fotokemična učinkovitost

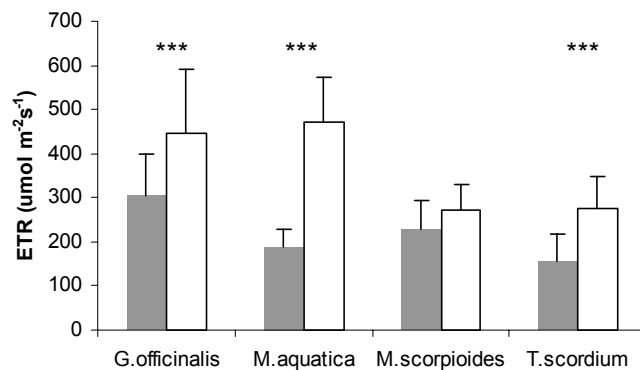


**Slika 6: Potencialna fotokemična učinkovitost in dejanska fotokemična učinkovitost pri vodnih (●) in zračnih (○) oblikah amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera, poleti 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.). Rezultati testa ANOVA, verjetnosti značilnih razlik med vodnimi in zračnimi oblikami (\*\*\*)  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ ).**

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (Fv/Fm) so bile pri večini rastlin blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83, kar pomeni, da proučevane rastline niso bile pod stresom (slika 6). Pri vrsti *G. officinalis* opazimo višjo vrednost potencialne fotokemične učinkovitosti pri vodnih listih. Pri vrsti *M. aquatica* se potencialna fotokemična učinkovitost ni značilno razlikovala med vodnimi in zračnimi listi. Vrsti *M. scorpioides* in *T. scordium* pa imata višje vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti pri zračnih listih.

Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti FS II so bile pri vseh rastlinah višje pri zračnih listih. Največjo razliko smo opazili pri vrsti *M. aquatica*, kjer je vrednost dejanske FU pri zračnih listih enkrat večja kot pri vodnih listih (slika 6).

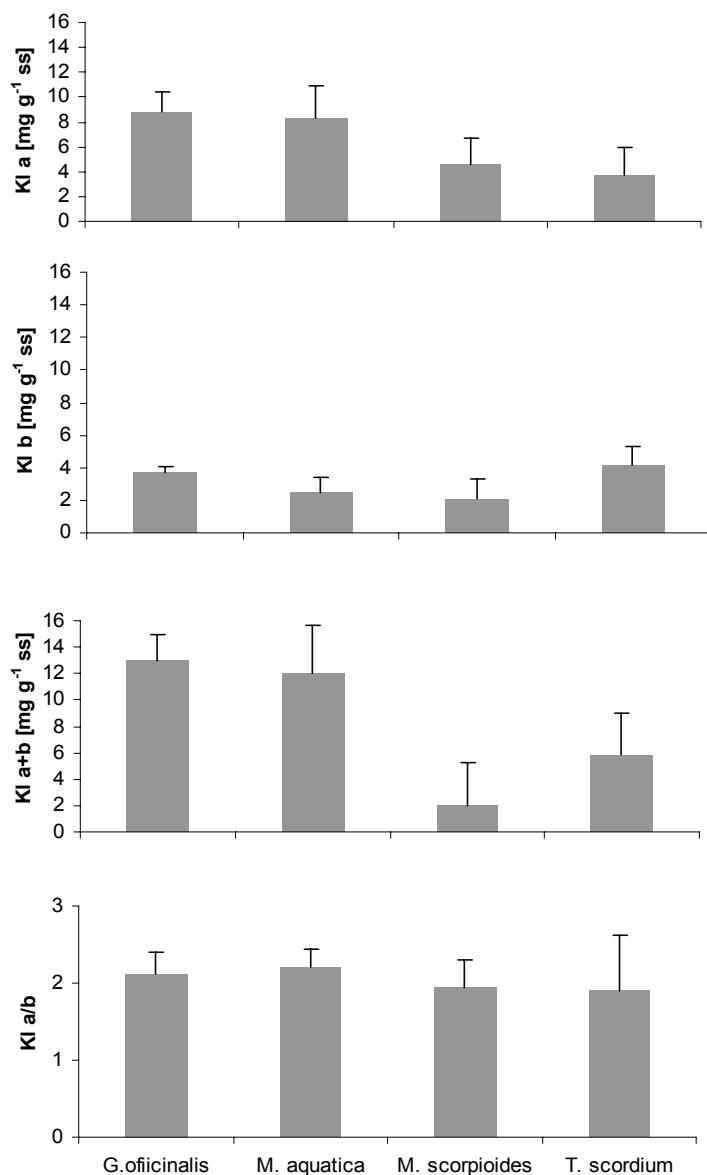
#### 4.1.2. Jakost elektronskega transporta (ETR)



**Slika 7: Jakost elektronskega transporta pri vodnih (●) in zračnih (○) poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera, poletu 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.). Rezultati testa ANOVA, verjetnosti značilnih razlik med vodnimi in zračnimi oblikami (\*\*\*) p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05).**

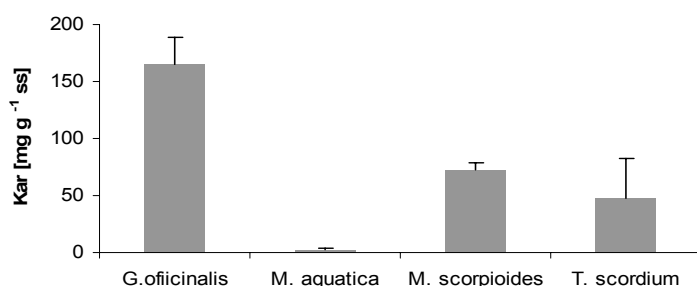
Vrednosti ETR so bile pri zračnih listih izbranih vrst značilno višje kot pri vodnih listih, podobno kot pri vrednostih dejanske FU (slika 7).

#### 4.2. Biokemijske analize

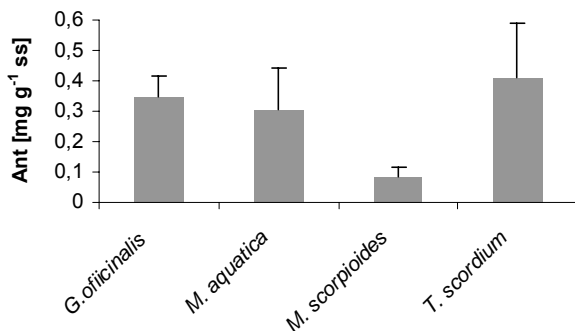


**Slika 8:** Vsebnost klorofila *a* in klorofila *b*, skupna vsebnost klorofila *a* in *b* (kl a+b) ter razmerje med klorofilom *a* in *b* (kl a/b) pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera, poletje 2005 (n=10; povpr. vrednost  $\pm$  S.D.).

Poskus vsebnosti klorofila pri vodnih listih proučevanih rastlin pokaže, da največ klorofila vsebujeta vrsti *G. officinalis* in *M. aquatica*, najmanj klorofila pa ima *M. scorpioides*, pri kateri smo izmerili kljub nizki skupni vrednosti več klorofila *a* kot klorofila *b*. Tudi ostale proučevane vrste vsebujejo več kl *a* kot kl *b*. Razmerje med klorofiloma *a* in *b* (kl *a/b*) je pri vseh vrstah zelo nizko, tudi razlike med posameznimi vrstami so zanemarljivo majhne (slika 8).



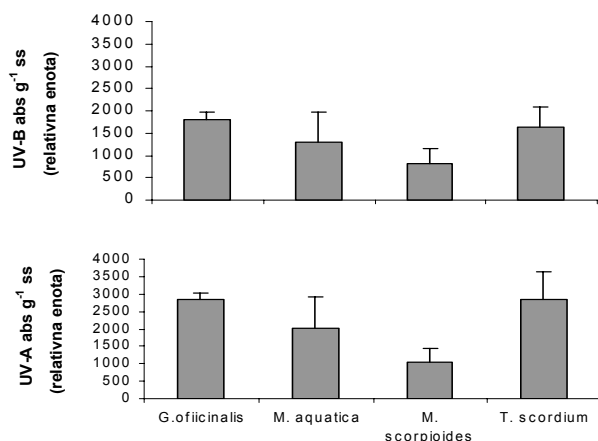
Slika 9: Vsebnost karotenoidov pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera, poleti 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.).



Slika 10: Vsebnost antocianov pri vodnih poganjkih amfibijskih rastlin Cerkniškega jezera, poleti 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.).

Vsebnost karotenoidov je največja pri vrsti *G. officinalis*, pri vrsti *M. aquatica* pa je presenetljivo majhna (slika 9). Meritve antocianov so pokazale malce drugačno stanje.

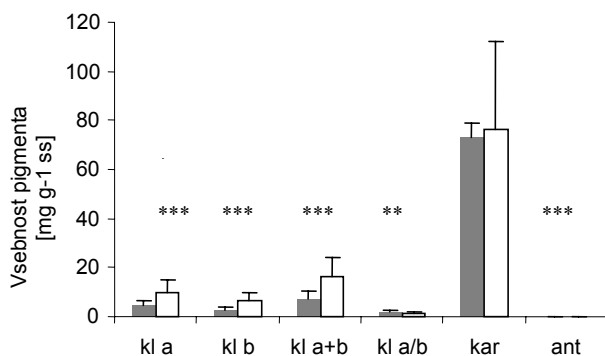
Najvišjo vrednost antocianov opazimo pri vrsti *T. scordium*, najnižjo vrednost pa pri vrsti *M. scorpioides* (slika 10).



**Slika 11: Vsebnosti UV-B in UV-A absorbirajočih snovi izraženih na suho maso vzorca pri vodnih listih amfibijskih rastlin Cerknškega jezera, poleti 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.).**

Iz slike 11 je razvidno, da vse štiri proučevane amfibijske vrste vsebujejo manj UV-B kot UV-A absorbirajočih snovi. Največ UV absorbirajočih snovi vsebujeta vrsti *G. officinalis* in *T. scordium*, najmanj UV absorbirajočih snovi, tako UV-A kot UV-B, pa vrsta *M. scorpioides*.

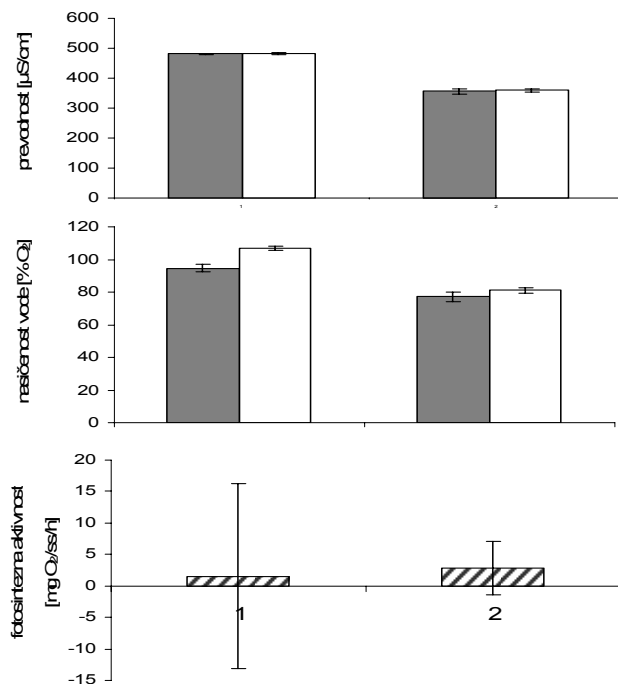
#### 4.2.1. Vsebnost fotosinteznih pigmentov v vodnih in zračnih poganjkih vrste *M. scorpioides*



**Slika 12:** Vsebnost klorofilov (kl a, kl b, kl a+b, kl a/b), karotenoidov in antocianov pri vodnih (●) in zračnih (○) poganjkih *M. scorpioides*, poletje 2005 (n=10; povpr. vrednost ± S.D.). Rezultati testa ANOVA, verjetnosti značilnih razlik med vodnimi in zračnimi oblikami (\*\*\* p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05).

Ob primerjavi vsebnosti klorofilov, karotenoidov in antocianov vodnih in zračnih poganjkov vrste *M. scorpioides* so bile vse vrednosti višje pri zračnih poganjkih (slika 12). Visoke vrednosti karotenoidov vsebujejo tako vodni kot zračni poganjki rastline.

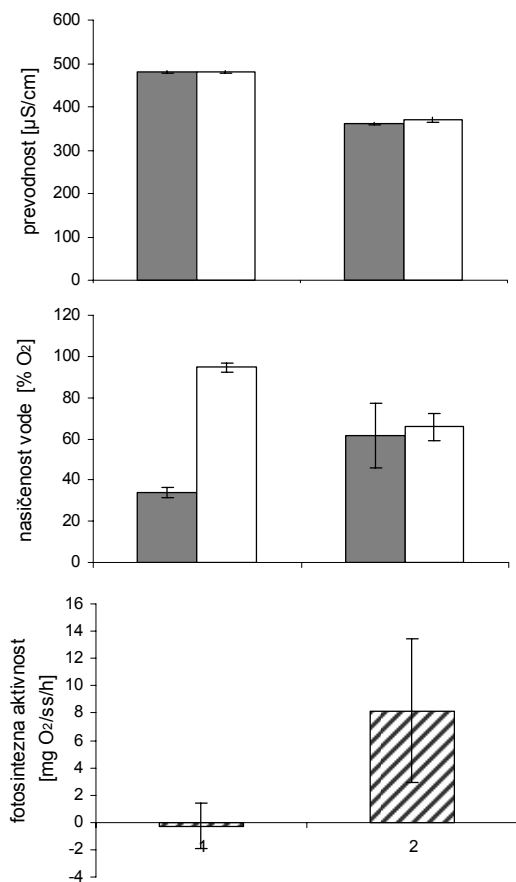
### 4.3. Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo



**Slika 13:** Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (□) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *G. officinalis*,  $n=5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  SD.

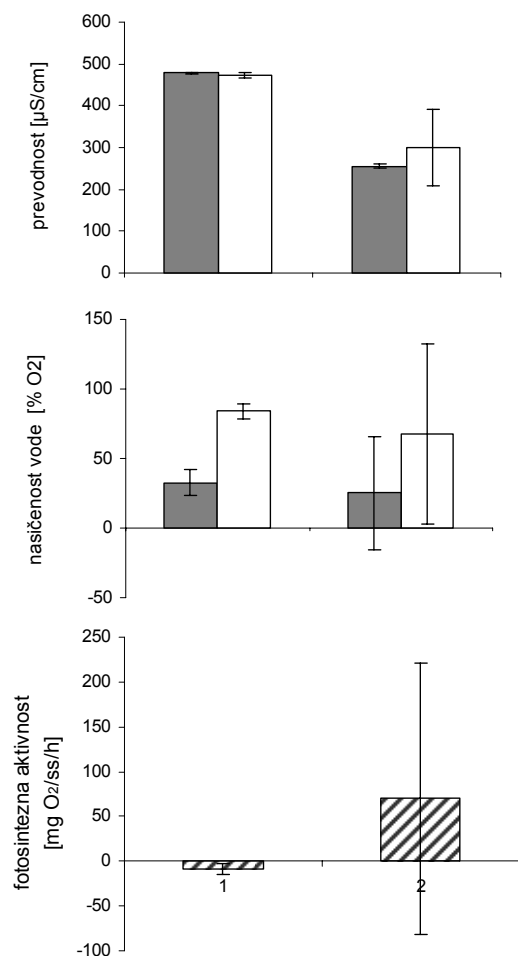
Prevodnost vode se v trdi in mehki vodi med poskusom ni spreminjala, v trdi vodi je bila višja kot v mehki vodi. Nasičenost vode s kisikom se je med meritvama v trdi in mehki vodi povečala, v trdi vodi je bila nekoliko večja kot v mehki vodi. Fotosintezna aktivnost vrste *G. officinalis* je bila zelo nizka (slika 13).





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

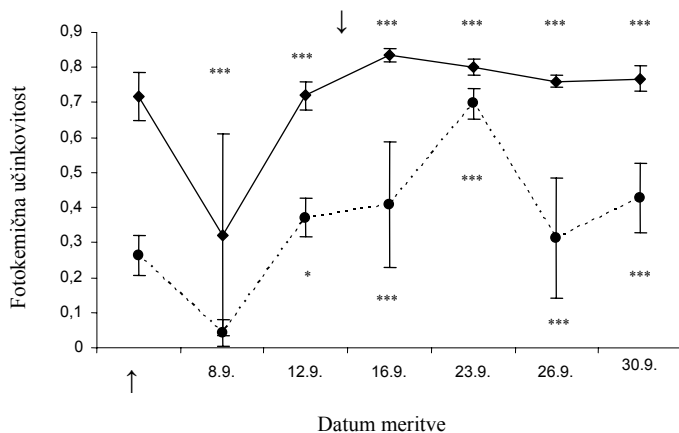
Kljub različni trdoti vode se prevodnost med meritvama ni spreminjala. V trdi vodi so vrednosti višje kot v mehki vodi. Nasičenost vode s kisikom je v obeh poskusih narasla, v trdi vodi se je pri drugi meritvi ekstremno povečala. Fotosintezna aktivnost vrste *M. aquatica* je bila v trdi vodi negativna, v mehki vodi pa višja in variabilna (slika 14).



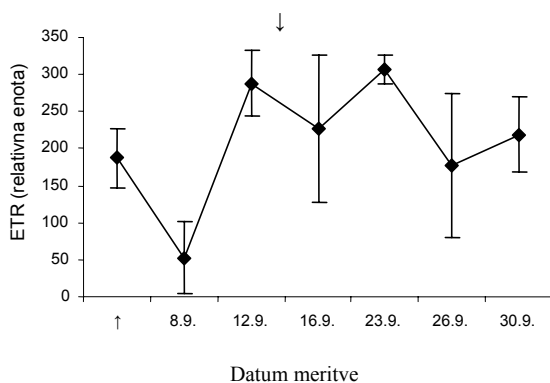
**Slika 15:** Prevodnost in nasičenost vode s kisikom v času prve (■) in druge (□) meritve ter fotosintezna aktivnost v času med meritvama v trdi (1) in mehki (2) vodi pri vrsti *M. scorpioides*,  $n=5$ ; povprečna vrednost  $\pm$  SD.

Prevodnost vode med meritvama v trdi in mehki vodi se je le malo spremenila. V trdi vodi so vrednosti višje kot v mehki vodi, čeprav so se vrednosti v trdi vodi skoraj neznatno zmanjšale. V mehki vodi pa so vrednosti med meritvama narasle. Nasičenost vode s kisikom je v obeh poskusih narasla skoraj za polovico. Fotosintezna aktivnost vrste *M. scorpioides* je bila v trdi vodi negativna, v mehki vodi nekoliko višja in variabilna (slika 15).

#### 4.4. Presihanje in fotokemična učinkovitost



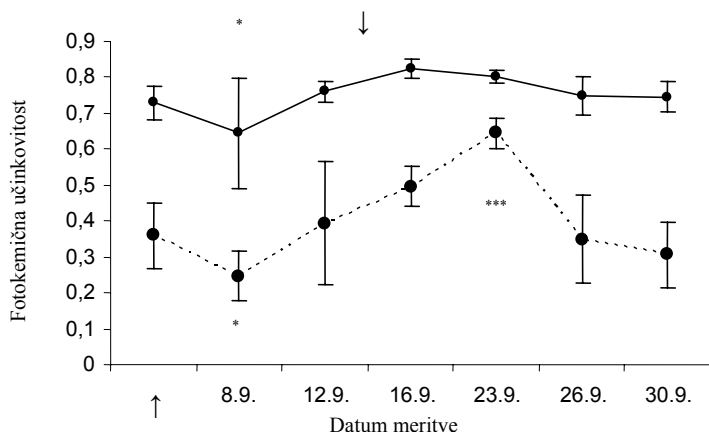
**Slika 12: Spreminjanje Fv/Fm (—◆—) in yield (---●---) pri vrsti *M. aquatica* po »povzročnem presijanju« v septembru 2005. ↑ (izvorno stanje) pomeni meritve, opravljene na rastlini, preden smo jo iz jezera preselili v Botanični vrt Ljubljana, ↓ pa pomeni rast novih listov. Meritve smo izvajali na rastlinah (n=5; povpr. vrednost ± SD), ki smo jih iz jezera presadili v korita v Botaničnem vrtu Ljubljana. Rezultati testa ANOVA, Post Hoc Test, verjetnosti značilnih razlik med vodnimi in zračnimi oblikami (\*\*\*) p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05).**



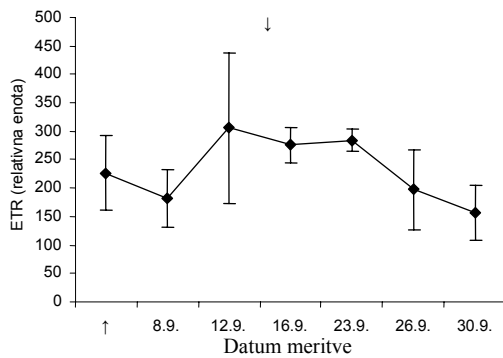
**Slika 13: Spreminjanje ETR pri vrsti *M. aquatica* po »povzročnem presihanju« v septembru 2005. ↑ (izvorno stanje) pomeni meritve, opravljene na rastlini, preden smo jo iz jezera preselili v Botanični vrt Ljubljana, ↓ pa pomeni rast novih listov. Meritve smo izvajali na rastlinah (n=5; povpr. vrednost ± SD), ki smo jih iz jezera presadili v korita v Botaničnem vrtu Ljubljana.**

Izvorno stanje (↑) pomeni vrednosti fotokemične učinkovitosti, ki smo jih izmerili na vodnih poganjkih rastline *M. aquatica* v njenem naravnem okolju. Takoj po presaditvi rastlin v korita

(začetek izsuševanja) smo ponovno izmerili FU (8.9.). Opazna sta tako upad potencialne kot tudi dejanske FU, ki pa v nekaj dneh spet vidno narasteta (slika 16). Maksimalno vrednost  $F_v/F_m$  doseže rastlina pri 4. merjenju, nato pa vrednosti spet počasi, a minimalno padajo. Maksimalno vrednost  $Y$  doseže rastlina pri 5. merjenju, nato pa vrednosti za polovico padejo, pri zadnjem merjenju pa spet malce narastejo. Vrednosti ETR se gibljejo podobno kot vrednosti  $Y$ , le da sta tu opazna dva maksimuma. Takoj po presaditvi vrednosti močno upadejo, nato pa sledijo vzponi in padci (slika 17).



**Slika 14: Spreminjanje  $F_v/F_m$  (-♦-) in yield (--●--) pri vrsti *M. scorpioides* po »povzročnem presihanju« v septembru 2005. ↑ (izvirno stanje) pomeni meritve, opravljeno na rastlini, preden smo jo iz jezera preselili v Botanični vrt Ljubljana, ↓ pa pomeni rast novih listov. Meritve smo izvajali na rastlinah ( $n=5$ ; povpr. vrednost  $\pm$  SD), ki smo jih iz jezera presadili v korita v Botaničnem vrtu Ljubljana. Rezultati testa ANOVA, Post Hoc Test, verjetnosti značilnih razlik med vodnimi in zračnimi oblikami (\*\*\*)  $p<0.001$ , \*\*  $p<0.01$ , \*  $p<0.05$ ).**



**Slika 15: Spreminjanje ETR pri vrsti *M. scorpioides* po »povzročnem presihanju« v septembru 2005. ↑ (izvirno stanje) pomeni meritev, opravljeno na rastlini, preden smo jo iz jezera preselili v Botanični vrt Ljubljana, ↓ pa pomeni rast novih listov. Meritve smo izvajali na rastlinah (n=5; povpr. vrednost ± SD), ki smo jih iz jezera presadili v korita v Botaničnem vrtu Ljubljana.**

Pri vrsti *M. scorpioides* vrednosti fotokemične učinkovitosti takoj po presaditvi upadejo, nato pa postopno naraščajo do maksimalne vrednosti (slika 18). Spreminjanje potencialne FU se na začetku poveča, vse nadaljnje spremembe pa so manjše. Maksimum je dosežen pri 4. merjenju, nato vrednosti počasi in skoraj neznatno padajo. Vrednosti dejanske FU najprej padejo, nato pa začnejo strmo naraščati do maksimuma, ki je dosežen pri 5. merjenju. Pri zadnjih dveh merjenjih so vrednosti spet padle. Tudi pri ETR vrednosti na začetku padejo, a se nato hitro dvignejo, saj je maksimum dosežen že pri 3. merjenju (slika 19). V nadaljevanju vrednosti padajo.

## 5. RAZPRAVA

### 5.1. Fiziološki odziv rastlin

#### 5.1.1. Fotokemična učinkovitost

Potencialna fotokemična učinkovitost FS II nam pove, ali je rastlina zaradi različnih dejavnikov pod stresom (Biliger in sod. 1995). Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II od 0,80 do 0,83 pomenijo, da rastlina ni pod stresom (Schreiber in sod. 1995) in zato ne prihaja do poškodb FS II. Iz podatkov, dobljenih pri naši raziskavi, lahko ugotovimo, da je izmed vseh proučevanih rastlin resnično optimalno stanje le v vodnih listih vrste *G. officinalis* in v zračnih listih vrste *M. scorpioides*, kar pomeni, da so poganjki omenjenih rastlinskih vrst manj občutljivi na spremembe nekaterih dejavnikov okolja. V zračnih poganjkih vseh proučevanih vrst in v vodnih poganjkih vrste *M. scorpioides* pa odstopanja od teoretičnega maksimuma pomenijo, da so rastline verjetno le pod začasnim stresom. V vodnih poganjkih vrste *T. scordium* opazimo znatno nižje vrednosti Fv/Fm (vrednosti okrog 0,67), kar pomeni, da je rastlina verjetno utrpela fotooksidativne poškodbe FS II (Critchley 1998).

Dejanska fotokemična učinkovitost FS II nam pove, kakšen je dejanski proces fotosinteze v razmerah, pod katerimi se rastlina pojavlja v naravnem okolju. V odvisnosti od razmer na rastišču je Y manjša ali enaka potencialni fotokemični učinkovitosti. V vseh proučevanih vrstah so bile vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti manjše kot pri potencialni fotokemični učinkovitosti, kar povezujemo s prisotnostjo prehodnega stresa (Schreiber in sod. 1995). Glede na to, da se pri različnih rastlinah in rastnih oblikah kaže različna Y, lahko sklepamo na različne stopnje prehodnega stresa. V vodnih poganjkih je bila dejanska fotokemična učinkovitost FS II nižja kot v zračnih poganjkih, kar potrjujejo tudi drugi avtorji (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005, Silva in sod. 2005, Fernandez 2006). To nam nakazuje, da je vodno okolje pri amfibijskih rastlinah lahko omejujoč dejavnik v njihovem razvoju, saj so vrednosti sevanja v vodi nižje, difuzijska upornost za pline je višja, sprejem hranil pa je otežen

(Maberly in Spence 1989, Nilsen in Orcutt 1996, Rascio 2002). Na fotokemično učinkovitost FS II poleg sprememb vodostaja, ki večinoma nimajo negativnega vpliva na amfibijske rastline, lahko negativno delujejo tudi dejavniki kot so povišana temperatura, suša, občasno tudi fotoinhibicija, UV-B sevanje in razpoložljivost CO<sub>2</sub> (Šraj 2007).

#### 5.1.2. Jakost elektronskega transporta (ETR)

Pri vseh proučevanih homofilnih vrstah so bile vrednosti ETR v zračnih poganjkih značilno višje kot vrednosti ETR v vodnih poganjkih. To si lahko razlagamo, s tem da imajo zračni listi rastlin boljši dostop do CO<sub>2</sub> kot vodni listi (Šraj-Kržič in Gaberščik 2005).

### 5.2. Biokemijski odziv rastlin

Rastline se na spremembe v okolju, v katerem živijo, prilagajajo na različne načine, med katerimi so tudi spremembe v koncentraciji barvil. Koncentracija barvil v celicah je odvisna predvsem od svetlobnih razmer. Sevanje UV-B svetlobe vpliva na vsebnost samih fotosinteznih barvil – klorofilov in karotenoidov in UV-B absorbirajočih komponent – flavonoidov in antocianov (Middleton in Teramura 1993). V literaturi preberemo, da je vsebnost klorofila *a* na suho maso večja v vodnih listih kot v zračnih, lahko pa je manjša ali enaka. Razmerje klorofil *a/b* se navadno manjša z globino, kjer je sevanje količinsko in kakovostno spremenjeno (Germ in Gaberščik 2003).

V vodnih listih proučevanih rastlin so bile vrednosti klorofilov *a* in *b*, izraženih na suho maso, podobne. Glede na to, da je razmerje med klorofilom *a* in klorofilom *b* pokazatelj prilagojenosti fotosinteznega aparata na svetlobne razmere (Lichtenthaler in Buschmann 2001 po Lichtenthaler in sod. 1981), lahko sklepamo, da imajo vse proučevane vrste podobno prilagojen fotosintezni aparat. Karotenoidi neposredno varujejo fotosintezni aparat pred škodljivimi učinki UV-B in UV-C sevanja. Količina karotenoidov v listih je v tesni korelaciji s količino klorofila (Mirecki in Teramura 1993). Glede na dobljene rezultate naše raziskave, lahko to potrdimo pri vrstah *G. officinalis*, *M. scorpioides* in *T. scordium*. Pri vrsti *M. aquatica* je bila vsebnost karotenoidov majhna v primerjavi z vsebnostjo klorofila in s fotokemično

učinkovitostjo, kar potrjujejo tudi viri. Ugotovljeno je bilo, da je v razmerah presežnih vrednosti sevanja povezava med dejansko fotokemično učinkovitostjo in vsebnostjo karotenoidov negativna (Brown in sod. 1999).

Barvila iz skupine antocianov ščitijo celice pred poškodbami, ki so posledica UV sevanja, lahko pa nastopajo tudi v vlogi fotoreceptorjev za zeleno svetlobo (Bette in Kutschera 1996). Poganjki in listi potopljenih rastlin so v plitvih vodah pogosto rdečkasto obarvani, kar je posledica metabolno aktivne oblike fitokroma, ki ob povečani intenziteti svetlobe sproži sintezo teh barvil (Spence 1982). Pri antocianih obstajata dva nefotosintezna fotoreceptorja, in sicer fitokrom (za rdečo svetlobo) in kriptokrom (za modro in UV svetlobo), ki ob povečanih jakostih tega dela spektra svetlobnega sevanja inducirata sintezo antocianov (Khare in Curuprasad 1993). Vsebnost antocianov je bila v vodnih listih rastlin vrste *G. officinalis*, *M. aquatica* in *T. scordium* značilno višja, saj so ti listi že na prvi pogled rdečkasto obarvani. Na vsebnost antocianov in UV-B absorbirajočih snovi vpliva poleg jakosti in spektra sevanja (Middleton in Teramura 1993) tudi starost lista (Lois 1994). Spremembe v vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi se lahko pokažejo šele po daljšem obdobju obsevanja z UV-B žarki (Veen in sod. 1997), zato se posamezne rastlinske vrste zelo različno odzivajo na te spremembe. Največ UV-B absorbirajočih snovi navadno vsebujejo mladi listi (Lois 1994). Najmanj UV absorbirajočih snovi smo izmerili pri vodnih listih *M. scorpioides*. Ta vrsta se v vodnem okolju pojavlja predvsem v plitvi vodi, kjer razvije rozeto. Je trajnica s plazečo koreniko in pritlikami. Steblo je v spodnjem delu golo ali vodoravno štrlečedlakavo. Stebelni listi so premenjalni, ozko jajčasto suličasti, 2 – 10 cm dolgi in 0,5 – 2 cm široki. Med njenimi listi tako prihaja do senčenja, katerega posledica je nizka stopnja UV absorbirajočih snovi, saj ravno zaradi senčenja te rastline ne potrebujejo visoke vsebnosti teh zaščitnih snovi.

Tudi pri vrsti *M. aquatica* smo izmerili nižje vrednosti UV absorbirajočih snovi kot pri ostalih dveh proučevanih vrstah. Rastline te vrste so izjemno pogoste na nabrežjih in močvirnih travnikih od nižine do montanskega pasu, tako smo primerke potopljenih poganjkov našli v razmeroma gostih sestojih na vseh štirih vzorčnih mestih. Steblo *M. aquatica* je do 50 cm



(100 cm) visoka trajnica s štiriobim stebлом, na katerem so jajčasti ali eliptični, nažagani listi, od 2 do 8 cm dolgi, na od 15 do 25 mm dolgih pecljih. Zmečkani listi oddajajo prijeten vonj. Glede na to, da so bile rastline te vrste zelo pogoste in večinoma v gostih sestojih med drugimi rastlinami, gre iskati razloge za nižjo vsebnost UV absorbirajočih snovi v senčenju listov.

Vrsto *G. officinalis*, ki zraste do 60 cm visoko in ima štiriobno steblo s 2,5 cm dolgimi suličastimi listi, smo vzorčili le na Dolenjem jezeru in v Zadnjem kraju, kjer se je pojavljala v redkih sestojih. Visoka vsebnost UV absorbirajočih snovi in skladno s tem tudi visoka vsebnost antocianov, ki rastlino ščitijo pred poškodbami zaradi UV sevanja, je najverjetneje posledica rastne oblike rastline in njenega pojavljanja v naravnih habitatih.

Tudi vrsta *T. scordium*, ki je navidezno nekoliko podobna vrsti *M. aquatica*, le da ima enostavne, nazobčane liste, ki so pri dnu volnato-dlakavega stebela nekoliko podolgovati, zgornji pa bolj suličasti, se je v naši vzorčni sezoni pojavljala bolj posamično. Rastline so bile bolj izpostavljene neposredni svetlobi, zato so potrebovale več zaščitnih snovi. Visoka vrednost UV absorbirajočih snovi nam nakazuje, da naši rezultati potrjujejo začetna predvidevanja.

V vodnem okolju se vzporedno s poenostavitvijo morfoloških znakov zmanjšuje tudi raznolikost in vsebnost flavonoidov. Flavonoidi, ki se nahajajo v zgornji epidermidi in maksimalno absorbirajo UV-B svetlobo pri 300 nm (Middleton in Teramura 1993; Lois 1994), imajo pomembno vlogo pri zaščiti rastlin pred morebitnimi negativnimi vplivi UV-B sevanja. V vodi ta njihova vloga ni tako pomembna, saj so rastline pred sevanjem zaščitene z vodnim stolpcem (Les in Sheridan 1990). Glede na to trditev, bi na podlagi naših rezultatov, lahko sklepali, da je *M. scorpioides* bolj vodna rastlina, za ostale vrste pa je kopno okolje ugodnejši medij.

### 5.2.1. Vsebnost fotosinteznih pigmentov v vodnih in zračnih poganjkih vrste *M. scorpioides*

Za resnično potrditev, da so rastline vrste *M. scorpioides* homofilne amfibijske rastline, smo primerjali dobljene rezultate vsebnosti fotosinteznih pigmentov v vodnih in v zračnih poganjkih. V literaturi lahko preberemo, da je vsebnost klorofila *a* na suho maso večja v vodnih listih kot v zračnih, lahko pa je manjša, bolj ali manj enaka (Germ 2002). Iz rezultatov, dobljenih pri naši analizi, ugotovimo, da je vsebnost klorofila *a* in tudi klorofila *b* večja pri zračnih listih, kar je posledica sevalnih razmer v okolju. Razmerje klorofilov *a/b* se navadno manjša z globino, kjer je sevanje količinsko in kakovostno spremenjeno. Dosedanje raziskave so pokazale, da imajo kopenske senčne rastline višje vrednosti razmerja klorofilov *a/b* kot sončne rastline (Browes in Salvucci 1989). Rezultati naših analiz so pokazali, da imajo vodni poganjki zanemarljivo višje vrednosti razmerja klorofilov *a/b* kot pa zračni poganjki, vendar te razlike niso značilne. Na podlagi teh ugotovitev, lahko sklepamo, da vrsta *M. scorpioides* nima razvitih nekih posebnih prilagoditev za življenje v vodi in na kopnem, ampak ima izredno prilagodljiv fotosintezni aparat.

Poleg klorofilov *a* in *b* se v kloroplastih teh rastlin nahajajo tudi karotenoidi, v glavnem  $\beta$ -karotenoidi, lutein, violaksantin in neoksantin, katerih vrednost je v naših raziskavah ekstremno visoka. Višja vrednost karotenoidov je bila v zračnih poganjkih. Karoteni služijo kot dodaten akceptor svetlobe (povečujejo izrabo fotonov, ki se vključujejo v proces fotosinteze) in verjetno ščitijo klorofil pred fotooksidacijo (Edwards in Walker 1983; Bette in Kutschera 1996). Middleton in Teramura (1993) sta v svoji raziskavi ugotovila, da se produkcija karotenoidov poveča, ko se ob povečanem sevanju UV-B svetlobe zmanjša učinkovitost fotosinteznega aparata. Vsebnost antocianov, izražena na suho snov, je bila v primerjavi s karotenoidi in tudi s klorofili ekstremno nizka, tako pri vodnih kot tudi pri zračnih poganjkih. Glede na to, da tudi antociani delujejo kot zaščitni pigmenti in dopolnjujejo karotenoide, razlika v dobljenih vrednostih ni značilna.

*M. scorpioides* uspeva navadno v plitvi vodi, kjer se svetlobne razmere ne razlikujejo bistveno od tistih na kopnem, zato so tudi razlike v vsebnosti fotosinteznih barvil med vodnimi in kopenskimi poganjki, majhne. Vrsta *M. scorpioides* je izrazito homofilna, saj nima specializiranih listov v določenem okolju, zato lahko isti listi fotosintetizirajo v vodi in na kopnem. Vodne in kopenske oblike *M. scorpioides* imajo podobne lastnosti, tako v zgradbi kot tudi v prilagojenosti fotosinteznega aparata.

### 5.3. Nivo fotosintezne aktivnosti v vodi z različno električno prevodnostjo

Amfibijske in prave vodne rastline zaradi upornosti mejne plasti za učinkovito fotosintezo potrebujejo visoko koncentracijo CO<sub>2</sub> v vodnem mediju. Nizka koncentracija CO<sub>2</sub> v vodi se v potopljenih poganjkih odraža v upočasjeni difuziji CO<sub>2</sub>, zmanjšani aktivnosti karboksilaz in drugih fotosintetsko aktivnih encimov (Marberly in Spence 1989). Submerzne rastline, ki niso v neposrednem stiku z zrakom, izkoriščajo anorganski ogljik v obliki CO<sub>2</sub>, bikarbonata in karbonata (Wetzel 1990). Rastline so kot prilagoditev na nizke koncentracije dostopnega CO<sub>2</sub> razvile mehanizem, s katerim lahko iz vode neposredno sprejemajo bikarbonat, ki poveča sposobnost fotosinteze in s tem rasti. Bikarbonat se pri nekaterih vrstah pretvori v CO<sub>2</sub> na celični površini s pomočjo aktivne protonske črpalke, ki povzroča nizek pH okoli celice ali pa z zunajceličnim izločanjem encima karboanhidraze, ki pospešuje pretvorbo bikarbonata v CO<sub>2</sub> (Bowes in Beer 1987). Ugotovili so, da fotosintezno aktivnost močno znižajo visoka koncentracija O<sub>2</sub> v okolju, visok pH in s tem povezano pomanjkanje prostega CO<sub>2</sub> v vodi (Simpson s sod. 1980). Za kopenske rastline in večino amfibijskih rastlin je bikarbonat kot vir ogljika neuporaben (Maberly in Spence 1983). Sposobnost uporabe bikarbonata omogoča pravim vodnim rastlinam višjo stopnjo rasti kot amfibijskim, ki so vezane na nizke koncentracije prostega CO<sub>2</sub>. Zato se zdijo amfibijske rastline manj prilagojene na življenje v vodi (Madsen in Breinholt 1995).

V poskusu uporabljena prekuhana voda je bila manjše trdote, saj se je pri kuhanju karbonat oboril. Nепреkuhana voda je imela večjo trdoto, ker je bil v njej prisoten anorganski ogljik v

obliki bikarbonata in karbonata. Vrednosti mg O<sub>2</sub>, ki smo jih preračunali na gram suhe snovi na enoto časa (mg O<sub>2</sub>/gss/h), so nam podale grobo oceno fotosintezne aktivnosti rastlin. Nizka fotosintezna aktivnost rastlin pomeni, da imajo rastline nizek potencial izrabe bikarbonata za fotosintezo. pH je bil v vseh poskusih višji kot 8,3, pri tem pH-ju pa prostega CO<sub>2</sub> v vodi ni. Pri vrsti *G. officinalis* je opazna majhna razlika v izrabi bikarbonata v trdi in mehki vodi. Na podlagi dobljenih vrednosti sklepamo, da so lahko rastline te vrste kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo uporabljajo tudi bikarbonat.

#### 5.4. Presihanje in fotokemična učinkovitost

Dosedanje raziskave vpliva presihanja so pokazale, da izmenjava poplav in suš predstavlja gonilno silo procesov v ekosistemu, po drugi strani pa je iz raziskav razvidno, da je tudi omejujoč dejavnik za rast in razvoj organizmov (Gaberščik in sod. 2000). Rastline so se na pojavljanje suhih in mokrih obdobj prilagodile na različne načine. Cena prilagajanja okolju je odvisna od hitrosti in obsega sprememb okoljskih dejavnikov. Večje kot so spremembe, več energije rastlina potrebuje za prilagajanje.

Presaditev rastlin vrste *M. aquatica* in vrste *M. scorpioides* iz vode na kopno (skupaj z substratom) je povzročila takojšen upad potencialne in dejanske fotokemične učinkovitosti. To nam dokazuje, da so vodni poganjki slabše prilagojeni na razmere na kopnem, zato v kopnem okolju niso tako učinkoviti. Po štirih dneh so vrednosti FU že narasle, zračni poganjki pa se še niso razvili, tako da ti podatki dejansko pomenijo aktivnost vodnih poganjkov na kopnem. Po približno enotedenskem izsuševanju rastlin so se razvili zračni listi, vodni pa so postopoma odpadli. Razvoj zračnih poganjkov pomeni višjo fotokemično učinkovitost, kateri sledi počasen padec. Pri vrsti *M. aquatica* so bile vrednosti Fv/Fm, Y in ETR v zračnih poganjkih po štirinajstih dneh opazovanja približno enake kot v vodnih poganjkih, nato pa so spet malce narasle in so bile ob koncu poskusa neznatno višje kot v vodnih poganjkih. Pri vrsti *M. scorpioides* so bile vrednosti Fv/Fm in Y v zračnih poganjkih ob koncu poskusa približno enake kot vrednosti, ki smo jih izmerili na vodnih poganjkih. Vrednost ETR pri tej vrsti je bila

ob koncu poskusa na zračnih listih malce manjša kot v vodnih poganjkih. S tem poskusom smo dokazali, da sta obe vrsti dobro prilagojeni na presihanje.

S tovrstno raziskavo smo pokazali, da imajo izbrane homofilne rastline tudi amfibijski značaj, vendar lahko spremembe vodnega režima preživijo z neznatnimi morfološkimi in anatomskimi spremembami.

## 6. ZAKLJUČKI

*Amfibijske rastline se pojavljajo kot odraz spreminjajočih hidroloških razmer – poplave in suše.*

Pri vseh proučevanih vrstah so bile vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti manjše kot pri potencialni fotokemični učinkovitosti, kar povezujemo s prisotnostjo prehodnega stresa. V vodnih poganjkih je bila dejanska fotokemična učinkovitost FS II nižja kot v zračnih poganjkih, iz česar lahko sklepamo, da je vodno okolje pri amfibijskih rastlinah lahko omejujoč dejavnik pri njihovem razvoju. S presaditvijo rastlin vrste *M. aquatica* in vrste *M. scorpioides* iz vode na kopno smo opazili takojšen upad potencialne in dejanske fotokemične učinkovitosti, kar nam dokazuje, da so vodni poganjki teh vrst slabše prilagojeni na razmere na kopnem. Po nekaj dneh so vrednosti FU narasle, razvili pa so se tudi zračni poganjki z višjimi vrednostmi FU.

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

*Spreminjajoč vodni režim izzove značilne razlike med vodnimi in kopenskimi oblikami amfibijskih rastlin na fiziološkem in biokemijskem nivoju.*

Da bi ugotovili razlike v odzivu vrste *M. scorpioides*, smo primerjali vsebnosti fotosinteznih pigmentov v vodnih in zračnih poganjkih. Iz rezultatov, dobljenih pri naši analizi, ugotovimo, da je vsebnost klorofila *a* in tudi klorofila *b* večja pri zračnih listih, kar je posledica sevalnih razmer v okolju, vodni poganjki pa imajo zanemarljivo višje vrednosti razmerja klorofilov *a/b* kot pa zračni poganjki, vendar te razlike niso značilne. Poleg klorofilov *a* in *b* smo določali tudi karotenoide, katerih vrednost je bila razmeroma visoka. V nasprotju s karotenoidi pa je vsebnost antocianov nizka. Vrsta *M. scorpioides* uspeva navadno v plitvi vodi, kjer se

svetlobne razmere ne razlikujejo bistveno od tistih na kopnem, zato so tudi razlike v vsebnosti fotosinteznih barvil med vodnimi in kopenskimi poganjki majhne. Vrsta *M. scorpioides* je izrazito homofilna, saj nima specializiranih listov v določenem okolju, zato lahko isti listi fotosintetizirajo v vodi in na kopnem.

Pri vodnih listih proučevanih rastlin so bile vrednosti klorofilov *a* in *b*, izraženih na suho maso, podobne. Glede na to, da je razmerje med klorofilom *a* in klorofilom *b* pokazatelj prilagojenosti fotosinteznega aparata na svetlobne razmere, lahko iz dobljenih rezultatov sklepamo, da imajo vse proučevane vrste podobno prilagojen fotosintezni aparat. Vrednosti karotenoidov so varirale med vrstami, vsebnost antocianov pa je bila v vodnih listih rastlin vrste *G. officinalis*, *M. aquatica* in *T. scordium* značilno višja, saj so ti listi že na prvi pogled rdečkasto obarvani. Iz rezultatov vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi vidimo, da se posamezne rastlinske vrste različno odzivajo na spremembe sevanja. Najmanj UV-B absorbirajočih snovi smo izmerili v vodnih listih *M. scorpioides* in pri vrsti *M. aquatica*, kar je posledica senčenja med listi.

*Na fotosintezno aktivnost rastlin vpliva tudi vir ogljika v vodi.*

Aktivnost rastlin v vodi z različno električno prevodnostjo (trdoto) je pri raziskovanih vrstah različna. Fotosintezno aktivnost močno znižuje visok pH, ki je bil pri vseh poskusih večji od 8,3, to pa pomeni, da v vodi ni prostega CO<sub>2</sub>. Pri vrsti *G. officinalis* je opazna majhna razlika v izrabi bikarbonata v trdi in mehki vodi. Na podlagi dobljenih vrednosti sklepamo, da lahko rastline te vrste kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo uporabljajo tudi bikarbonat.

## 7. POVZETEK

Prehod rastlin s kopnega nazaj v vodo je zahteval mnogo prilagoditev, ki so jim omogočile preživetje v spremenjenih razmerah. Presihajoč značaj Cerkniškega jezera ustvarja posebne življenjske razmere, na katere so se sposobne prilagoditi le nekatere rastlinske vrste. Rastlinam, ki uspevajo tako v vodnem okolju kot tudi na kopnem, pravimo amfibijske rastline.

V okviru diplomskega dela smo proučevali prilagoditve homofilnih rastlinskih vrst *Gratiola officinalis*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* in *Teucrium scordium* za življenje v presihajočih vodnih telesih. Merili smo fluorescenco klorofila *a* fotosistema II, in sicer potencialno in dejansko fotokemično učinkovitost ter jakost elektronskega transporta. Z biokemijskimi analizami smo določali vsebnosti pigmentov v listih, predvsem vsebnost klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov (Lichtenthaler in Buschmann 2001a, 2001b), antocianov (Khare in Guruprasad 1993) in UV absorbirajočih snovi (Caldwell 1968). Primerjali smo tudi nekaj fizioloških parametrov vodnih in zračnih poganjkov. Pri vrsti *Myosotis scorpioides* smo primerjali vsebnost pigmentov v listih vodnih in zračnih poganjkih. Pri vrstah *G.officinalis*, *M.aquatica* in *M.scorpioides* smo ugotavljali tudi vpliv vode z različno električno prevodnostjo na njihovo aktivnost. Zaradi nepredvidljivih razmer v rastni sezoni, ki nam niso omogočile nekaterih načrtovanih analiz, smo poskus presihanja izvedli z vrstama *M.aquatica* in *M.scorpioides* v delno kontroliranih razmerah.

Pri večini proučevanih vrst so bile vrednosti  $F_v/F_m$  blizu teoretični maksimalni vrednosti 0,83, kar pomeni, da te rastline niso bile pod stresom. Vrednosti  $Y$  in vrednosti ETR so bile pri vseh rastlinah višje v zračnih listih kot v vodnih listih. Pri vseh proučevanih vrstah so bile vrednosti  $Y$  manjše kot vrednosti  $F_v/F_m$ , kar povezujemo s prisotnostjo prehodnega stresa. Dobljene vrednosti ETR pa kažejo, da imajo zračni listi rastlin verjetno boljši dostop do  $CO_2$  kot vodni listi. Meritve fotokemične učinkovitosti vodnih in zračnih poganjkov so pokazale, da je vodno okolje manj ugodno za sprejem in pretvorbo svetlobne energije kot kopno, vendar pri rastlinah nismo opazili nepovratnih motenj v delovanju PS II.



Rastline se na spremembe v okolju prilagajajo tudi s spremembami v koncentraciji fotosinteznih barvil. Pri vodnih listih proučevanih rastlin so bile vrednosti klorofilov *a* in *b*, izraženih na suho maso, podobne. Glede na to, da je razmerje med klorofilom *a* in klorofilom *b* pokazatelj prilagojenosti fotosinteznega aparata na svetlobne razmere lahko iz dobljenih rezultatov sklepamo, da imajo vse proučevane vrste podobno prilagojen fotosintezni aparat. Vrednosti karotenoidov, ki neposredno varujejo fotosintezni aparat pred učinki UV sevanja, so variirale med vrstami. Vsebnost antocianov, ki so tudi v vlogi zaščite, pa je bila v vodnih listih rastlin vrste *G. officinalis*, *M. aquatica* in *T. scordium* značilno višja, saj so ti listi že na prvi pogled rdečkasto obarvani. Iz rezultatov vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi ugotovimo, da se posamezne rastlinske vrste različno odzivajo na spremembe sevanja. Najmanj UV-B absorbirajočih snovi smo izmerili pri vodnih listih *M. scorpioides* in pri vrsti *M. aquatica*, kar je posledica senčenja med listi. Iz rezultatov vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi vidimo, da se posamezne vrste različno odzivajo na spremembe sevanja. Visoka vsebnost UV absorbirajočih snovi in skladno s tem tudi visoka vsebnost antocianov je najverjetneje posledica rastne oblike rastline in njenega pojavljanja v naravnih habitatih.

Aktivnost rastlin v vodi z različno električno prevodnostjo (trdoto) je pri proučevanih vrstah različna. Fotosintezno aktivnost močno znižuje visok pH, ki je bil pri vseh poskusih večji od 8,3, kar pomeni, da pri tem pH-ju prostega CO<sub>2</sub> v vodi ni. Pri vrsti *G. officinalis* je opazna majhna razlika v izrabi bikarbonata v trdi in mehki vodi. Na podlagi dobljenih vrednosti sklepamo, da lahko rastline te vrste uporabljajo kot vir anorganskega ogljika za fotosintezo tudi bikarbonat.

Pri poskusu presihanja pri vrsti *M. aquatica* in vrsti *M. scorpioides* so vrednosti Fv/Fm, Y in ETR na začetku upadle, kar dokazuje, da so vodni poganjki rastlin teh vrst slabše prilagojeni na razmere na kopnem. Po nekaj dneh so te vrednosti začele naraščati, razvili so se zračni listi, vodni pa so odpadli. Razvoj zračnih poganjkov pomeni višjo fotokemično aktivnost, kateri sledi počasen padec. S tem poskusom smo pokazali, da sta obe vrsti dobro prilagojeni na presihanje.

## 8. VIRI

1. Agencija Republike Slovenije za okolje (ARSO): meteorološki podatki za Ljubljano za September 2005
2. Aichele D., Golte-Bechtle M. 2004. Kaj neki tu cveti? V naravi rastoče srednjeevropske zelne kritosemenke. Založba narava: 244, 312, 346
3. Boston H.L., Adams M.S., Madsen J.D. 1989. Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. *Aquatic Botany*, 34: 27-57
4. Bowes G., Salvucci M.E. 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 34: 233-266
5. Braendle R., Crawford R.M.M. 1999. Plants as amphibians. *UrbaninFischer Verlag*, 2/1: 56-78
6. Campbell S., Miller C., Steven A., Stephens A. 2003. Photosynthetic responses of two temperate seagrasses across a water quality gradient using chlorophyll fluorescence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291: 57-78
7. Close D.D., Beadle C.L. 2003. The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review*, 69: 149-161
8. Day T. A., Neale P. J. 2002. Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst*, 33: 371-396
9. Fox A.M. 1992. Macrophytes. In: *The Rivers Handbook. Hydrological and Ecological Principles*. Vol. I. Calow P., Petts G.E. (eds.). Blackwell Science, Oxford: 216-346
10. Gaberščik A., Martinčič A. 1992. Spreminjanje lastnosti listov vodne dresni (*Polygonum amphibium* L.) v gradientu kopno/voda. *Biološki vestnik*, 40, 1:1-11

11. Gaberščik A., Urbanc-Berčič O. 2002a. Ekosistem, ki ga ustvarja igra vode. V: Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 51-55
12. Gaberščik A., Urbanc-Berčič O. 2002b. Kakovost vode v jezeru in njegovih pritokih. V: Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 45-49
13. Germ M. 2002. Močvirska spominčica in lasastolistna vodna zlatica v spremenljivem okolju. V: Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniskem jezeru. Gaberščik A. (ur.). Društvo ekologov Slovenije, Ljubljana: 107-113
14. Germ M., Gaberščik A. 2003. Comparison of aerial and submerged leaves in two amphibious species, *Myosotis scorpioides* and *Ranunculus trichophyllum*. *Photosynthetica*, 41: 91-96
15. Germ M., Mazej Z., Gaberščik A., Häder D.P. 2002. The influence of enhanced UV-B radiation on *Batrachium trichophyllum* and *Potamogeton alpinus* - aquatic macrophytes with amphibious character. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66: 37-46
16. Khare M., Guruprasad K.N. 1993. UV-B induced anthocyanin synthesis in maize regulated by FMN and inhibitors of FMN photoreactions. *Plant Science*, 91: 1-5
17. Kržič N. 2002. Vpliv nihanja vodne gladine na rastline na izbranih lokacijah Cerkniskega jezera. Diplomsko naloga. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 5
18. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. 2001b. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterisation by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. John Wiley in Sons Inc., New York: F4.3.1 - F4.3.8

19. Longstreth D.J. 1980. Photosynthesis and photorespiration in freshwater emergent and floating plants. *Aquatic Botany*, 34: 287-299
20. Maberly S. C., Spence D. H. N. 1989. Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms: amphibious plants. *Aquatic Botany*, 34: 267-286
21. Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Podobnik A., Turk B., Vreš B. 1999. Mala Flora Slovenije. Ključ za določanje praprotnic in semenk. Tehniška založba Slovenije: 845
22. Mielke M.S., Almeida A.A.F., Gomes F.P., Aguilar M.A.G., Mangabeira P.A.O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental Experimental Botany*, 50: 221-231
23. Nielsen S.L. 1993. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some Danish amphibious plants. *Aquatic Botany*, 45: 27-40
24. Perko D. 1999. Slovenija. Pokrajine in ljudje. Mladinska knjiga Ljubljana: 355-362
25. Prins H.B.A., Elzenga J.T.M. 1989. Bicarbonate utilization: function and mechanism. *Aquatic Botany*, 34: 59-83
26. Prins H.B.A., Snel J.F.H., Zanstra P.E., Helder R.J. 1981. The mechanism of bicarbonate assimilation by the polar leaves of *Potamogeton* and *Elodea*. CO<sub>2</sub> concentrations at the leaf surface. *Plant, Cell and Environment*, 5: 207-214
27. Robe W.E., Griffiths H. 2000. Physiological and photosynthetic plasticity in the amphibious, freshwater plant, *Littorella uniflora*, during the transition from aquatic to dry terrestrial environments. *Plant, Cell and Environment*, 23: 1041-1054
28. Sand-Jensen K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany*, 34: 5-25

29. Sand-Jensen K., Enriquez S. 2003. Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: implications for plant growth. *International Journal of plant sciences*, 164 (1): 125-136
30. Sand-Jensen K., Frost-Christensen H. 1999. Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream. *Aquatic Botany*, 63: 23-35
31. Sand-Jensen K., Pedersen M.F., Nielsen S.L. 1992. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams. *Freshwater Biology*, 27: 283-293
32. Schrieber U., Bilger W., Neubauer C. 1995. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: *Ecophysiology of photosynthesis*. Schulze E.D., Caldwell M.M. (eds.), Springer Verlag, Berlin - Heidelberg, New York: 49-61
33. Šraj N. 2007. Tekmovalne prednosti makrofitov v presihajočih vodnih telesih. Doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 63-64
34. Šraj-Kržič N., Gaberščik A. 2005. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake. *Aquatic Botany*, 83: 281-288
35. Waldhoff D., Furch B., Junk W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central America: *Symmeria paniculata*. *Environmental Experimental Botany*, 48: 225-235

## ZAHVALA

Zahvaljujem se mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik za večletno vzpodbudo in potrpežljivost pri mojem diplomskem delu. Posebna zahvala gre tudi nekdanji asistentki Nini Šraj za vso pomoč pri terenskem in laboratorijskem delu.

Hvala tudi doc. dr. Barbari Vilhar in prof. dr. Marini Dermastia za tehtne pripombe ob recenziji diplomskega dela.

Svojo hvaležnost izražam tudi prijateljicama Maji Pociеча in Urši Pogačnik, ki sta z menoj preživljali terenske ure na Cerkniskem jezeru, laboratorijska raziskovanja in reševanje številnih vprašanj, ki so se mi pojavila ob opazovanju in preučevanju rastlin. Zahvaljujem se jima tudi za vsa fotografski material, s katerim sem dopolnila svojo zbirko o Cerkniskem jezeru.

Posebna zahvala gre mojim staršem in sestri, ki so me vsa študijska leta vzpodbujali in trpeli vse moje » muhe « pri izdelavi diplomskega dela.

David, vem, da ne boš nikoli razumel moje posebne ljubezni do rastlin, a se ti iz vsega srca zahvaljujem za vso vzpodbudo in vedi, da je vsaka tvoja kritika prispevala nov list k moji diplomi.

Hvala tudi vsem prijateljem, ki ste mi v tem obdobju stali ob strani.