

Ekosistem, ki mu vladajo motnje

Alenka Gaberščik in Igor Zelnik

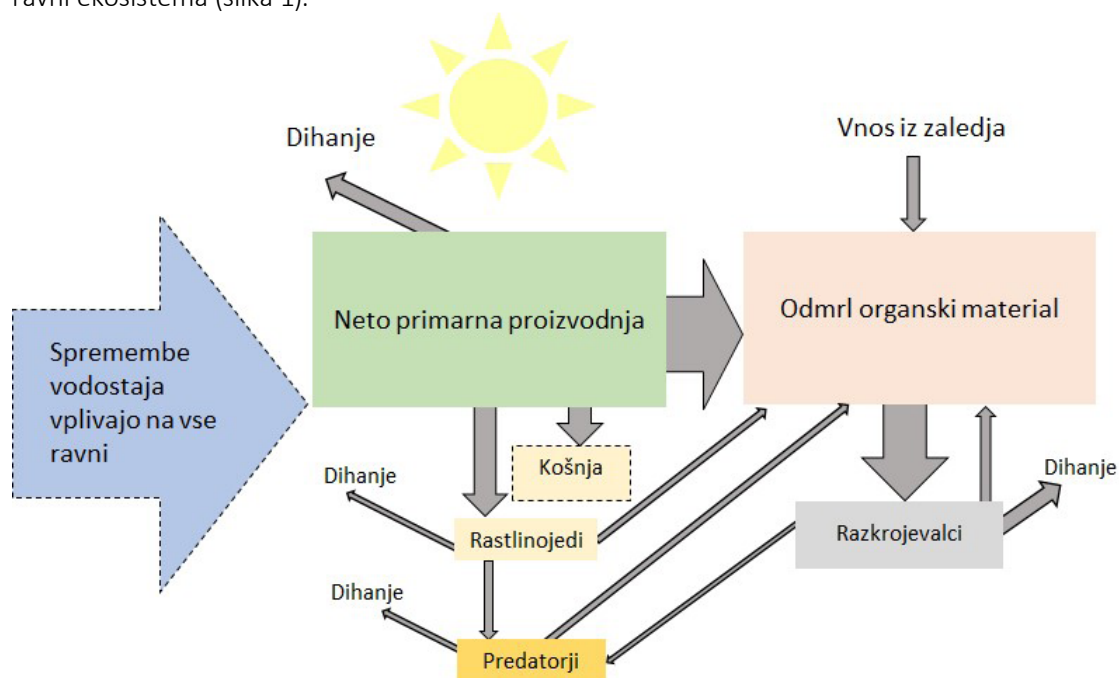
Uvod

Koncept ekosistema je prvi predlagal Sir Artur G. Tansley (Tansley, 1935). Ekosistem je opredelil kot celoto življenjskega prostora z določenimi fizičnimi značilnostmi in tam živeče življenjske združbe. Podobna je opredelitev ekologa Eugena P. Oduma, ki pravi, da ekosistem tvorita življenjska združba in neživo okolje, ki sta neločljivo povezana (Odum, 1971). Elemente ekosistema med seboj povezuje pretok energije in kroženje snovi. Energija skozi ekosistem prehaja preko spletov različnih trofičnih ravni organizmov, obenem pa po isti poti krožijo tudi snovi. Učinkovitost rabe virov in energije v ekosistemu je odvisna od okoljskih razmer, vrstne sestave in prilagoditev organizmov, ki optimizirajo delovanje ekosistema (Odum in Barrett, 2005). Ekosistem je tako območje krajine (npr. gozd, mokrišče ali travnik), ki deluje kot celota glede na pretok energije, biogeokemična kroženja, vrstno sestavo in okoljske razmere, oziroma, lahko tudi rečemo, da je ekosistem funkcionalna enota krajine.

Zgradba ekosistema se postopno spreminja in v ugodnih razmerah postaja vse bolj celostna. Ekosistem oblikujejo zunanji (osnovni) dejavniki, kot so klima, matična kamnina, relief, združba, ki je prisotna na območju in notranji dejavniki, ki vplivajo na ekosistemske procese. Med notranje dejavnike sodijo viri, motnje, organizmi ter kemijski in nekateri fizikalni dejavniki, ki vplivajo na organizme, vendar jih organizmi ne izrabljajo (npr. T, pH, redoks potencial tal,...). Poglavitni lastnosti ekosistema sta vitalnost, ki jo ocenjujemo glede na stopnjo presnove oziroma produktivnosti in stabilnost. Stabilnost je sposobnost sistema, da premaga motnje brez večjih sprememb v zgradbi, kar pomeni, da ni velikih nihanj v populacijah. Teoretično je stabilnost opredeljena s številom povezav med organizmi oziroma biotsko raznovrstnostjo (Schaefer, 1994). Stabilnost je lahko posledica (1) stalnosti, ki pomeni, da sistem ni moten in se ne spreminja, (2) krožnosti, ki pomeni, da se sistem spreminja, ampak se vrača v prejšnje stanje, kot na primer na območjih sezonskih ritmov (padavine, temperature), (3) odpornosti, ki pomeni, da je sistem moten, vendar se funkcija ne spreminja ter (4) prožnosti, ki pomeni, da se sistem spreminja z motnjami, vendar se po motnjah vrača v prvotno stanje (npr. presihajoča jezera) (Chapin in sod., 2012). Biotska raznovrstnost lahko ugodno vpliva na ekosistemsko produktivnost in ekosistemske storitve, ki so odvisne od produktivnosti, saj povečuje odpornost na skrajne dogodke (Isbell in sod., 2015). Ekosistemi so bolj ali manj odprti in povezani z drugimi ekosistemi v krajini. Izmenjava med ekosistemi in širšim okoljem je abiotska (izmenjava energije, plinov, vode, hranil) in biotska (prenos s pomočjo organizmov).

V številnih ekosistemih imajo pomembno vlogo motnje. To so fizikalni in biotski dejavniki (kot so na primer paša, ogenj in spremembe vodostaja), ki povzročajo poškodovanost ali smrt organizmov, obenem pa vplivajo na kakovost habitatov ter na razpoložljivost organskih snovi in hranil. Posledica motenj so lahko hitre spremembe zgradbe in delovanja ekosistema. Učinek motenj je odvisen od vrste, jakosti, časa pojavljanja in obsega motnje ter občutljivosti ekosistema (Odum in Barrett, 2005). Ekosistemi, ki so izpostavljeni pogostim motnjam, so navadno robustnejši, saj so tamkajšnji organizmi na motnje dobro prilagojeni. Bolj ali manj redne, vendar nenadne fizične motnje vzdržujejo ekosistem na določeni stopnji sukcesijskega razvoja (Odum, 1971). To velja tudi za ekosisteme, ki so podvrženi velikim spremembam vodostaja, kamor sodi tudi

presihajoče Cerkniško jezero (Gaberščik in sod., 2003). Spremembe vodostaja vplivajo na vse ravni ekosistema (slika 1).



Slika 1: Poenostavljena shema ekosistema Cerkniško jezero.

Danes se na našem planetu obseg, frekvenca in nepredvidljivost motenj povečujejo. Tudi skrajni hidrološki dogodki, kot so poplave in suše, so vse pogostejši. Pogostost skrajnih hidroloških in tudi drugih dogodkov je močno povezana globalnim spreminjanjem okolja, vključno s klimatskimi spremembami (Arnell in Gosling, 2016). Cerkniško jezero zaradi svoje presihajoče narave predstavlja edinstven modelni sistem, ki omogoča boljše razumevanje in prepoznavanje teženj učinkov velikih hidroloških sprememb v vodnih ekosistemih, ki so podvrženi skrajnim hidrološkim dogodkom.

Opredelitev ekosistema Cerkniško jezero

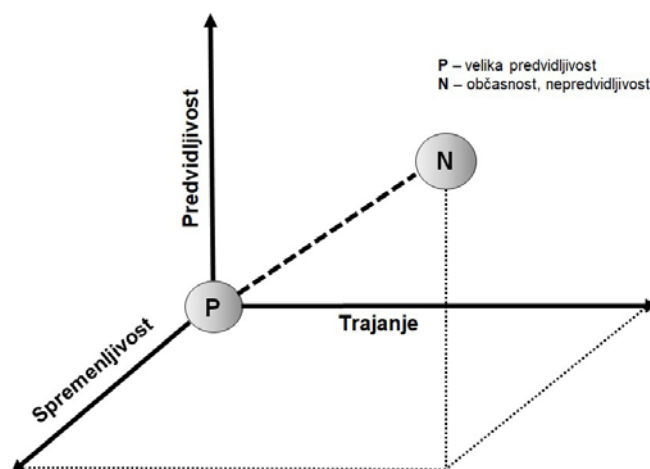
Presihajoče Cerkniško jezero je del kraške krajine. Pri oblikovanju kraške krajine ima ključno vlogo kemično preperevanje. Raztapljanje kamnin je odvisno od delovanja ogljikove kisline na apnenec (CaCO_3) in sorodne vrste kamnin. Hidrološko najbolj značilen vidik kraške krajine je pretežno notranje odvodnjavanje (Pipan in sod., 2022). Cerkniško jezero je del povodja reke Ljubljanice. Leži na istoimenskem kraškem polju, ki ga je Gams (1994) opredelil kot prelivno polje, Stepišnik (2020) pa kot občasno ojezerjeno, prelivno, pritočno polje. S hidrološkega vidika pa sodi med kraška polja z občasnimi poplavami (Kranjc, 1985). Kraško polje je kraška kotanja z najmanj 500 m širokim ravnim dnom in kraškim odtokom (Gams, 2004). Tipično kraško polje ima kraški vodotok oziroma ponikalnico in sklenjen strm obod, ki prehaja v višje ležeče planote (Gams, 1994). Cerkniško polje je poplavna ravnica reke Stržen, ki je ena od sedmih površinskih tokov reke Ljubljanice (slika 2). Matično kamnino apnenec in dolomit prekrivajo mlade pleistocenske in holocenske naplavine, ki so ponekod debele tudi do 16 m (Gospodarič in Habič, 1978). Za kraška polja je značilen presihajoč vodni režim, zaradi katerega se razvije specifična življenjska združba (Martinčič in Leskovar, 2002). Voda, ki priteče na polje iz zaledja z vodotoki

in skozi bruhalnike in estavele, odteka skozi ponikve, ponorne jame in estavele ter nadaljuje pot po podzemnih poteh.



Slika 2: Pogled na Cerknica polje z reko Stržen, ki meandira preko polja in na Slivnico v ozadju (foto: Matej Blatnik).

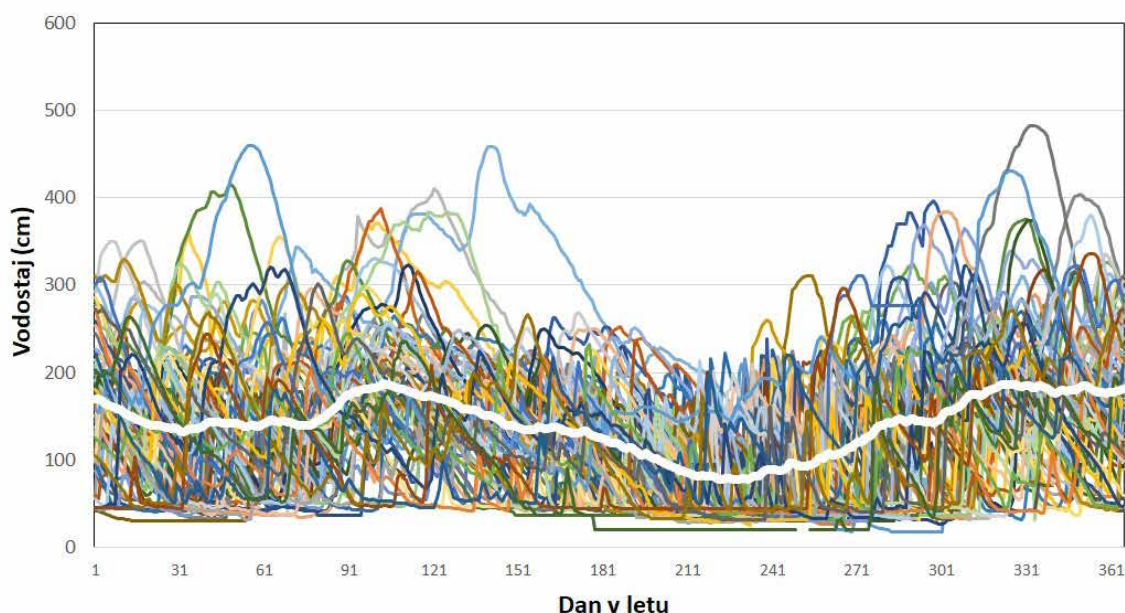
Presihajoče Cerknica jezero uvrščamo med kraška mokrišča (Pipan in sod., 2022). Izraz mokrišče uporabljamo za območja, kjer so tla stalno ali občasno nasičena z vodo ali poplavljenja, s tekočo ali stoječo vodo, slano vodo, somornico ali sladko vodo in kjer poplavljanje vpliva na življenjsko združbo in ekološke procese (Boulton in Brock, 1999). Mokrišča so lahko naravni ali pa umetno nastali ekosistemi. Lahko so ekotoni (prehodni sistemi med vodo in kopnim) ali samostojni ekosistemi. Samostojni ekosistemi so ugrezninska mokrišča, kjer se pojavljajo velike razlike v lokalni hidrologiji ali pa ciklična (krožna) mokrišča, kjer je cikličnost posledica sprememb vegetacije in hidroloških sprememb (Mitsch in Gosselink, 2015). Med slednje sodi tudi presihajoče Cerknica jezero. Zgradba mokrišč je pogojena s klimo, s krajinskimi značilnostmi in z vodnim režimom. Pomembni vidiki vodnega režima mokrišča so časovno pojavljanje (stalna, sezonska, občasna mokrišča), pogostost pojavljanja vode (frekvenca izsuševanja in poplavljanja), trajanje poplav, obseg in globina vode (raznolikost hidrološkega režima v prostoru), variabilnost (spremembe v času) ter predvidljivost (stalnost sprememb) (slika 3).



Slika 3: Odnos med spremenljivostjo, predvidljivostjo in trajanjem prisotnosti poplav oblikuje specifičen tip mokrišča (povzeto po Boulton in Brock, 1999).

Kateri so glavni pogoji, ki omogočajo obstoj in ohranjanje presihajočega Cerkniškega jezera? Prvi pogoj je velika količina vode, ki se v kratkem času zbere na območju Cerkniškega polja in v zaledju. Obilica vode je posledica velike količine padavin (1700–1800 mm) (Zupančič, 2002a), lege jezera v kotlini, obdani z vzpetinami, kraškega značaja območja in zato obsežnega povodja (475 km²). Kar 80 % vode je kraškega izvora in pride na polje po podzemnih poteh. Ko se na dnu kraškega polja zbere več vode kot jo lahko odteče po podzemnih poteh, nastane jezero. Ob normalnih poplavih je poplavljen 53 % površine polja (Kranjc, 2002a). Drugi pogoj je učinkovit odtok in velika evapotranspiracija. Geološko podlago polja tvorita dolomit in apnenec, ki omogočata nastanek ponornih jam, ponikev in estavel. Te so povezane z obsežnim jamskim sistemom, ki ga tvorijo 3 skupine jam, pri čemer sta 2 od teh ključni za vodni režim jezera (Kranjc, 2002b). Spremembe vodne gladine so odvisne od količine padavin in njihove časovne razporeditve, vendar je korelacija med obema dejavnikoma šibka zaradi postopnega dotoka vode iz oddaljenih območij, kot so Bloška planota in Loška dolina.

Za Cerkniško jezero so značilne spomladanske in jesenske poplave, ki sovpadajo z največjo povprečno mesečno količino padavin (Zupančič, 2002a) ter poletne suše, ko voda ostaja le v strugi Stržena in pritokih jezera. V povprečju je območje poplavljenokrog 9 mesecev na leto, medtem ko sušno obdobje traja okrog 3 mesece na leto. Jezero nastane v nekaj dneh, voda pa odteka počasneje, odvisno od okoljskih razmer, kot so temperature in količina padavin (navadno v 3-4 tednih) na območju polja in v zaledju (Kranjc, 2002a). Meritve kažejo, da je časovno pojavljanje skrajnih vodostajev na Cerkniškem jezeru zelo nepredvidljivo, večji obseg poplav pa se je v obdobju 1954 do 2022 pojavil le nekajkrat (slika 4). Povprečje vodostajev kaže rahel višek v spomladanskem času (v aprilu) in nižek v poletnem času (v avgustu) in ponovno višek pozno jeseni in pozimi. Iz slike 4 so razvidne tudi pogoste kratkotrajne spremembe vodostaja, ki imajo velik vpliv na življenjsko združbo (Dolinar in sod., 2016; Ojdanič in sod., 2023).



Slika 4: Spremembe vodostaja na postaji Stržen (Dolenje Jezero) na Cerkniškem jezeru. Posamezne barvne črte predstavljajo posamezna leta od leta 1954 do 2022. Bela črta je povprečje vseh let (vir podatkov ARSO).

Stabilnost ekosistema Cerkniškega jezera pogojuje velika prožnost življenjske združbe, ki omogoča, da se sistem zaradi sprememb vodostaja spreminja, vendar se nenehno vrača v prvotno stanje. Za vitalno združbo je ključnega pomena usklajenost življenjskih krogov organizmov (npr. rastlin, žuželk, rib, dvoživk, ptic) s periodičnostjo poplav in suš (Odum, 1971). Čim bolj nenadne in nepredvidljive so spremembe, tem večji so negativni vplivi na življenjsko združbo. Vplivi sprememb na različne skupine organizmov z različnimi življenjskimi strategijami so različni. Uspeh organizmov v nenehno spreminjajočem se okolju omogočajo kozmopolitizem (npr. navadni trst), kratek življenjski cikel (npr. alge parožnice), učinkovito nadomeščanje poškodovanih tkiv pri rastlinah, velika fenotipska plastičnost ter amfibijski značaj organizmov ter obstojni stadiji organizmov (npr. zooplankton). Amfibijskega značaja nimajo le živali, temveč tudi nekatere rastlinske vrste, ki jim velika fenotipska plastičnost omogoča življenje v vodi in na kopnem (Gaberšček, 1993; Germ, 2000; Šraj Kržič in Gaberšček, 2005) (slika 5).



Slika 5: Cerkniško jezero je raj za različne predstavnike iz razreda dvoživk (Amphibia), kamor sodi tudi pisana žaba (*Rana lessonae*, Camerano, 1882) kot tudi za predstavnice taksonomsko raznolike skupine rastlin z amfibijskim značajem, kamor sodi tudi lasastolistna vodna zlatica (*Ranunculus trichophyllus* Chaix ex Vill.) (foto: Matej Blatnik).

Zonacija in mozaičnost

Keddy (2010) je opredelil mokrišča glede na tip vegetacije. To so (1) mokrišča z lesnato vegetacijo (npr. v Sloveniji poplavni in močvirni gozdovi), ki uspevajo na občasno poplavljenih ali z vodo nasičenih tleh (vendar ne v šoti), (2) mokrišča, porasla z zelnato vegetacijo (sestoji močvirskih rastlin – navadni trst, rogoz,...), prav tako zakoreninjena v z vodo nasičenih tleh (vendar ne v šoti), (3) visoka barja s prevladujočimi šotnimi mahovi, ostričevkami in vresovkami, z debelo plastjo šote, (4) nizka barja, kjer prevladujejo šaši in trave (s plitvo organsko plastjo), (5) mokrotni travniki, kjer prevladujejo zelne rastline, ki so ukoreninjene v občasno poplavljenih tleh in so v sušnem obdobju pogosto pokošeni, ter (6) območja plitve vode, kjer uspevajo prave vodne rastline.

Na območju Cerkniškega jezera najdemo različne tipe vegetacije (slika 6). Fizični dejavniki in biološke interakcije pogojujejo nastanek različnih habitatov, kot so vodni habitati (pritoki, glavni tok reke Stržen), občasno vodni oziroma presihajoči habitati (celotno območje normalnih poplav), redko poplavljeni habitati, v katerih so tla trajno ali občasno nasičena z vodo (prehodno barje pri Dujicah, nizka barja, mokrotni travniki) ter kopenski habitati, ki navadno niso poplavljeni (travniki) (Martinčič in Leskovar, 2002).



Slika 6: Raznolikost vegetacije Cerkniškega polja je posledica razgibanosti površine, antropogenih dejavnikov (npr. košnje) in hidroloških razmer (foto: Matej Blatnik).

Rastline teh habitatov so raznolikih rastnih oblik od (1) pravih vodnih rastlin, med katere sodijo: potopljene rastline (npr. bleščeči dristavec – *Potamogeton lucens* L., klasasti rmanec – *Myriophyllum spicatum* L., vretenčasti rmanec – *M. verticillatum* L. in najbolj razširjene alge parožnice – rod *Chara* L.), plavajoče pritrjene rastline (rumeni blatnik – *Nuphar luteum* (L.) Sibth. & Sm., beli lokvanj – *Nymphaea alba* L.), vrste z amfibijskim značajem (vodna dresen – *Polygonum amphibium* L., prava potočarka – *Rorippa amphibia* (L.) Besser, velika zlatica – *Ranunculus lingua* L., lasastolistna vodna zlatica – *Ranunculus trichophyllus* Chaix, navadna smrečica – *Hippuris vulgaris* L., širokolistna koščica – *Sium latifolium* L., kobulasta vodoljuba – *Butomus umbellatus* L., trpotčasti porečnik – *Alisma plantago-aquatica* L., navadna strelišča – *Sagittaria sagittifolia* L., vodna meta – *Mentha aquatica* L., močvirska spominčica – *Myosotis scorpioides* L. agg., do (2) močvirskih rastlin (navadni trst – *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., jezerski biček – *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, pisana čužka – *Phalaris arundinacea* L., močvirski grint – *Senecio paludosus* L. ter šaši, kot so togi šaš – *Carex elata* All., obrežni šaš – *C. riparia* Curtis, (3) rastlin nizkih barij (črnkasti sitavec – *Schoenus nigricans* L. in rjasti sitavec – *S. ferrugineus* L., bela kljunka – *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, srednja rosika – *Drosera intermedia* Hayne, ozkolistni munec – *Eriophorum angustifolium* Honck, alpski mavček – *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. ter (4) rastlin mokrotnih travnikov (visoki trpotec – *Plantago altissima* L., modra stožka – *Molinia caerulea* (L.) Moench, rušnata masnica – *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv., zdravilna strašnica – *Sanguisorba officinalis* L., močvirski svišč – *Gentiana pneumonanthe* L., močvirski ušivec – *Pedicularis palustris* L., bleščeči mleček – *Euphorbia lucida* Waldst. & Kit.) (Martinčič in Leskovar, 2002). Kljub jasnim vzorcem pa so razlike v zastopanosti rastlinskih vrst na območjih večjih sprememb vodostaja lahko precejšnje, kar so pokazale raziskave v vodnih okoljih Cerkniškega jezera (Urbanc-Berčič in sod., 2005). Razlike v zastopanosti rastlinskih vrst so odvisne od časovnega pojavljanja in obsega poplav. Na primer, leto 2008 je bilo zaznamovano z neprekinjenimi

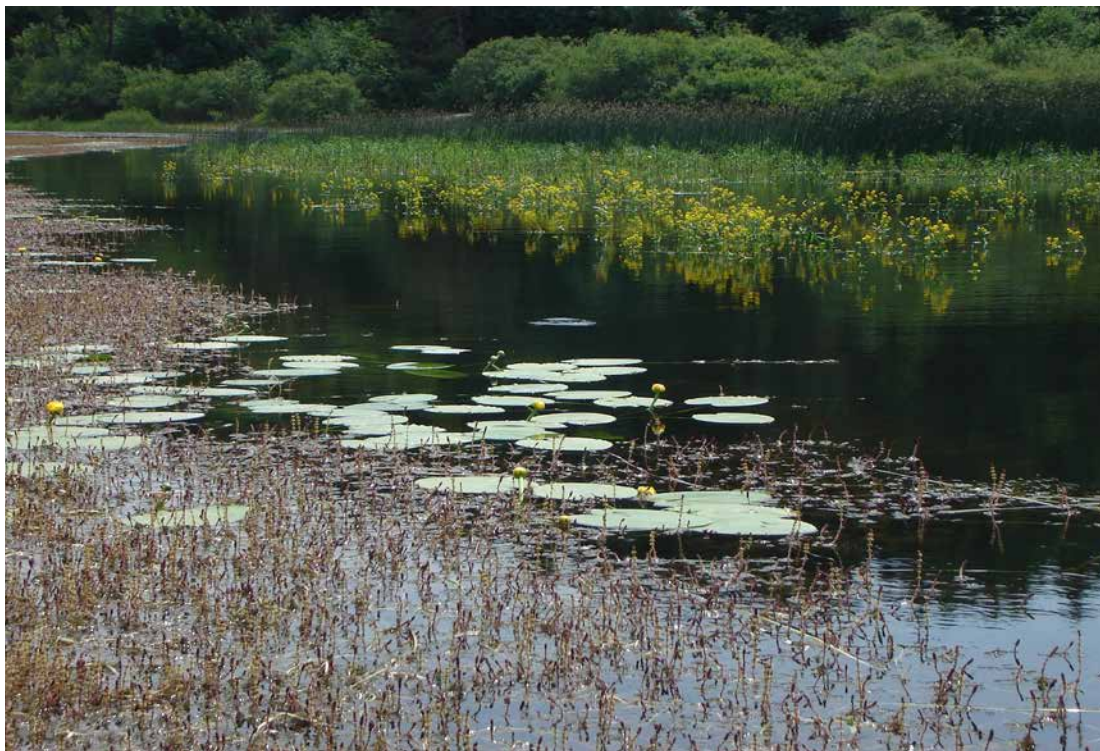
poplavi skozi celotno vegetacijsko sezono, kar se je odražalo tudi v pojavljanju posameznih rastlinskih vrst znotraj posameznih habitatov. Vodni habitat so bili vrstno pestri in tudi pokrovnost vrst je bila velika. Preproge parožnic v globljih predelih jezera so bile debele tudi več kot 0,5 m. Prave vodne rastline, kot je klasasti rmanec in rastline s plavajočimi listi kot sta vodna dresen in dresen in rumeni blatnik, so se množično pojavljale (slika 7) (Poročilo kartiranje habitatnih tipov na območju Cerkniškega jezera, 2009).



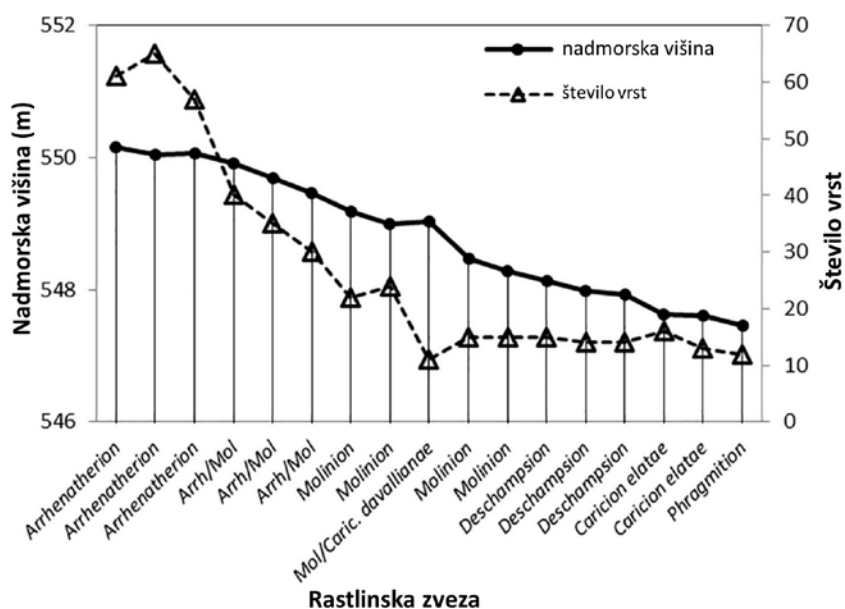
Slika 7: Dolgotrajne obsežne poplave v letu 2008 so omogočile bujen razvoj vodne vegetacije. Množično pojavljanje in cvetenje klasastega rmanca izven struge Stržena je na Cerkniškem jezeru redek pojav (foto: Alenka Gaberščik).

Zaradi neživih dejavnikov kot so vodostaj, oblikovanost površine, vrsta in količina usedlin, kamninska podlaga, biotske interakcije (npr. kompeticija) ter delovanje človeka (košnja in paša), se pojavljata tudi zonacija in mozaičnost razporeditve vegetacijskih tipov, rastlinskih združb in vrst (slika 8). Na redko poplavljenih, najbolj dvignjenih ploskvah, je prevladovala vegetacija zmerno vlažnih travnikov, ki je proti jezeru prehajala v vlagoljubno vegetacijo mokrotnih travnikov iz zvez *Molinion* in *Deschampsion*. Nižje ležeče habitate, kjer so tla navadno namočena do julija, so naseljevale močvirske združbe, medtem ko so bile združbe emerznih makrofitov na najnižje ležečem delu preiskovanega transekt (slika 9). Na ploskvah je bilo zabeleženih več kot 100 vrst vaskularnih rastlin. Bogastvo vrst se je zmanjševalo z naraščanjem vlage v tleh in povečevalo z nadmorsko višino (slika 9). Najpestrejši del gradienta predstavlja travnik, kjer se množično pojavlja zdravilna strašnica (*Sanguisorba officinalis*) (slika 10). Poplave nižje ležečih predelov je povzročila jezerska voda, bogata s kalcijem (Ca), medtem ko so bili dvignjeni habitatni večinoma odvisni od padavin, revnih s Ca. Med zanimivejše dele gradienta sodijo mokrotni travniki z mod-

ro stožko in s črnkastim sitovcem, kjer se spomladi množično pojavlja ilirski meček (*Gladiolus iliricus* W.D.J. Koch) (slika 11). Mokrotni travniki pa so tudi habitati različnih orhidej (slika 12).



Slika 8: Zonacija rastlinskih vrst na Cerknškem jezeru pri Gorici na gradientu kopno/voda, od lesnatih na kopnem, preko močvirskih in vrst z amfibijskim značajem, do ukoreninjenih vrst s plavajočimi listi in potopljenih vrst vodnih rastlin, ki pa večinoma cvetijo nad vodo (foto: Alenka Gaberščik).



Slika 9: Rastlinske zveze in število rastlinskih vrst na 17 ploskvah glede na padajočo nadmorsko višino in s tem glede na daljše trajanje poplavalne vode (povzeto po Gaberščik in sod., 2018).



Slika 10: Na zgornjem delu gradienta se množično pojavlja zdravilna strašnica (*Sanguisorba officinalis*), ki je pogosta prebivalka vlažnih in mokrotnih travnikov (foto: Alenka Gaberščik).



Slika 11: Med slikovitejše dele gradienta sodijo mokrotni travniki z modro stožko in s črnkastim sitovcem, kjer spomladi zacveti ilirski meček (*Gladiolus iliricus* W.D.J. Koch) (foto: Mateja Grašič).



Slika 12: Na mokrotnih travnikih so pogoste tudi orhideje, kot sta močvirska kukavica (*Orchis palustris* Jacq.) (levo) in navadna močvirnica (*Epipactis palustris* (L.) Crantz.) (desno) (foto: Alenka Gaberščik).

Spremembe vodostajev imajo za posledico tudi spreminjanje kakovosti vode (Boulton in Brock, 1999), saj bogata mokriščna vegetacija, vključno z občasnim pojavljanjem fitoplanktona, sproti porablja hranila, ki so na razpolago. Zato lahko prehodno pride do pomanjkanja hranil v vodi (oligotrofosti), kar izkoristijo mesojede vodne rastline, kot sta srednja in južna mešinka (*Utricularia intermedia* Hayne in *U. australis* R.Br.). Predstavnice iz rodu mešink (*Utricularia*) sodijo med posebneže med mesojedimi rastlinami, saj imajo liste preobražene v majhne mehurjaste pasti (mešičke) za lovljenje plena, predvsem zooplanktona, ki služi kot vir hranil (Sirová in sod., 2003). Zapiranje pasti, ki posega plen, je med najhitrejšimi gibanji v rastlinskem kraljestvu in traja le pol milisekunde (Poppinga in sod., 2016). Hranilno revnejše okolje pa najdemo tudi na prehodnem barju Dujice, kjer se pojavlja srednja rosika (*Drosera intermedia* Hayne).

V zaledju jezera uspevajo obsežni dinarski gozdovi bukve, jelke in spomladanske torilnice (*Omphalodo-Fagetum*), ki segajo prav do jezera (slika 13). Združba v neprekinjenih sestojih prekriva severna in severovzhodna pobočja Javornika do višine 700 m. Dolinske lege naseljuje submontanski bukov gozd (*Haquetio-Fagetum*), topla jugozahodna pobočja pa termofilni bukov gozd (*Ostryo-Fagetum*). Na strmih suhih toplih rastiščih uspeva združba trirobe košeničice in rdečega bora (*Genisto januensis-Pinetum silvestris*) (Zupančič, 2002b).



Slika 13: Na pobočju Javornika uspevajo obsežni gozdovi bukve, jelke in spomladanske torilnice (*Omphalodo-Fagetum*), ki segajo prav do jezera. Pogled gozdove nad Jamskim zalivom, kjer so številne ponorne jame (Velika in Mala Karlovica ter Svinjska jama) na obodu jezera (foto: Matej Blatnik).

Razvoj ekosistema

Razvoj večine ekosistemov je neposredno povezan z razvojem življenjske združbe, ki s svojo prisotnostjo spreminja okolje, kar omogoča povečevanje celovitosti združbe (Odum in Barrett, 2005).

Zaradi različnih vzrokov je lahko proces sukcesije (spreminjanje združbe organizmov) spremenjen, večinoma pospešen, kot na primer opazimo v številnih jezerih, kjer zaradi vnosa hranil prihaja do procesa eutrofikacije (npr. v Blejskem jezeru). Kaj pa se dogaja na Cerkniškem jezeru? Na Cerkniškem jezeru imajo ključno vlogo pri razvoju ekosistema motnje, ki nastanejo zaradi sprememb vodostaja. Raziskave kažejo, da ponavljajoče se nenadne motnje vedno znova resetirajo sistem in ga vrnejo na določeno točko razvoja in na ta način upočasnjujejo sukcesijo. Po Odumu tudi sistemi pod vplivom motenj dosežejo višek razvoja (klimaksno stanje) (Odum, 1971). Na Cerkniškem jezeru je višek pogojen s spremembami vodostaja, zato ga imenujemo »pulzirajoči« višek (angl. *pulse, water fluctuation climax*).

Spremembe vodostaja (obseg, čas in frekvenca) so gonilna sila in omejujoč dejavnik procesov v ekosistemu. Povzročajo odlaganje in erozijo sedimentov (slednja trenutno na Cerkniškem jezeru prevladuje) in s tem vplivajo na oblikovanje jezerskega dna (Kranjc, 2002a). Vplivajo na pestrost habitatov v času in prostoru ter delujejo kot fizična sila, ki poškoduje organizme in premešča organske snovi (npr. opad navadnega trsta). Vplivi sprememb vodostaja na življenjsko združbo so tudi posredni preko vpliva na dostopnost hranil, prisotnost ali odsotnost kisika, razgradnjo opada in kakovost vode. Učinek motenj je večji na območju normalnih poplav, medtem ko se nad to mejo učinek manjša, saj je poplavljenost tam kratkotrajna. Manjši vpliv motenj se odraža

v zaraščanju območij nizkih barij na obrobju jezera. Na primer na območju Dujic je sukcesija hitrejša, zato se območje zarašča z lesnato vegetacijo (Bordjan in Bordjan, 2014). Ogroženi so tudi mokrotni travniki, ki so jih ohranjale poplave v spomladanskem času. Zaradi spremenjenosti hidroloških razmer je za njihovo ohranjanje ključnega pomena košnja, saj se ob odsotnosti košnje tudi mokrotni travniki zaraščajo z lesnatimi vrstami (Podrobnejši načrt upravljanja za projektno območje presihajoče Cerkniško jezero, 2009).

Vpliv sprememb vodostaja na zgradbo in delovanje ekosistema

Spremembe vodostaja vplivajo tako na zgradbo kot tudi na delovanje ekosistema. Vplivi na vrste so manjši v primeru usklajenosti njihovih življenjskih ciklov s periodičnostjo poplav in suš. Raziskave so pokazale močan vpliv na zastopanost in razvitost rastlinskih vrst v posameznem obdobju vegetacijske sezone (Urbanc-Berčič in sod., 2005), na primarno proizvodnjo vrst vključno s prevladujočim navadnim trstom, na razgradnjo opada in kolonizacijo rastlinskih korenin z glivami (Dolinar in sod., 2016; Grašič in sod., 2022; Ojdanič in sod., 2023). Ugotovljeni so bili tudi vplivi na višje trofične ravni, na primer na populacije ptic, kot so kosce (*Crex crex* (Linnaeus, 1758)) (Trontelj, 1993), veliki škurh (*Numenius arquata* (Linnaeus, 1758)) in rdečenogi martinec (*Tringa totanus* (Linnaeus, 1758)) (Podrobnejši načrt upravljanja za projektno območje presihajoče Cerkniško jezero, 2009). Pospešeno odtekanje vode s Cerkniškega polja ogroža tudi razmnoževanje oziroma mrestenje dvoživk, kot so zelena žaba (*Rana kl. esculenta* Linnaeus, 1758), zelena rega (*Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)), veliki pupek (*Triturus carnifex* Laurenti) in navadni pupek (*Triturus vulgaris* (Laurenti, 1768)), ter drstenje rib, kot sta ščuka (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) in linj (*Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)) (Podrobnejši Načrt upravljanja za projektno območje presihajoče Cerkniško jezero, 2009; Povž, 2002). Odtekanje vode pa lahko preseneti tudi ličinke nekaterih žuželk, ki živijo v vodi (slika 14).

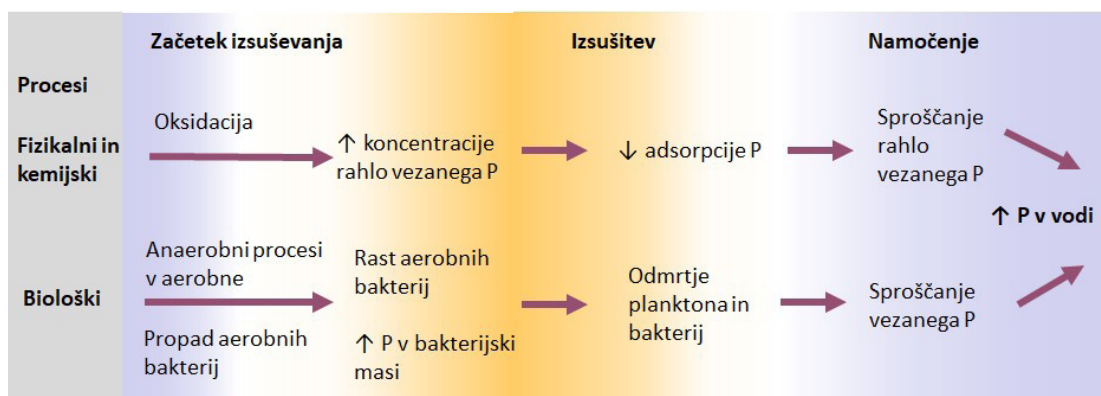


Slika 14: Žrtve odtekanja vode so tudi ličinke mladoletnic (*Trichoptera* Kirby, 1813) (levo) in ribe (desno). Ličinke mladoletnic živijo v vodi in so znane po hišicah, ki jih gradijo iz različnega materiala, od kamenčkov do delcev lesa in vodnih rastlin (foto: Alenka Gaberščik).

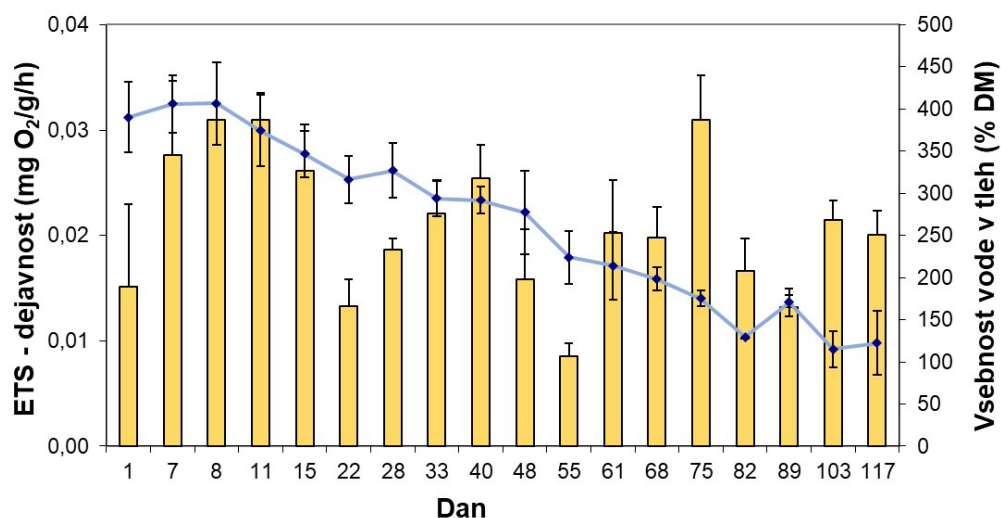
Vodostaj vpliva tudi na elementno sestavo rastlin, na primer na vsebnost silicija (Si) (Grašič in sod., 2022; Klančnik in sod., 2014) ter na fizikalne, kemijske in biološke procese v tleh. Upadanje vodne gladine in osuševanje tal omogoča oksidativne procese v tleh, ki vplivajo na kemizem rizosfere rastlin (območja, ki obdaja rastlinske korenine, kjer poteka interakcija med koreninami in talnimi mikroorganizmi) in dostopnost hranil. Raziskave so pokazale, da je med sušo koncen-

tracija rastlinam dostopnega fosforja (P) v tleh majhna, deževje oziroma poplavljanje pa povzroči sproščanje hranil predvsem raztopljenega P (Urbanc-Berčič in Gaberščik, 2003; McComb in Qiu, 1998) (slika 15). Učinek je odvisen od vsebnosti hranil in organskih snovi v sedimentih, načina izsuševanja (zaradi pronicanja vode v tla – gravitacijsko in zaradi izhlapevanja vode – evaporativno) ter od obsega izsuševanja. K učinku pomembno prispevata tudi način močenja tal, pri čemer je pomemben tudi vir vode (padavine, poplave vodotokov, podzemna voda), okoljske razmere (temperatura, relativna vlaga, padavine) in življenjska združba.

Izsuševanje in ponovno nasičenje tal z vodo vpliva tudi na dejavnost mikrobnih združb v tleh. Vrednosti dejavnosti terminalnega elektronskega transportnega sistema (ETS) tal, ki je odraz dejavnosti mikrobnih združb, kažejo nekakšno dušeno nihanje v času izsuševanja, kar je verjetno posledica propadanja starih in vzpostavljanja novih mikrobnih združb (slika 16) (Urbanc-Berčič, 2003).



Slika 15: Model dostopnosti P med izsuševanjem in ponovnim namočenjem (povzeto po McComb in Qiu, 1998).



Slika 16: Dejavnost terminalnega elektronskega transportnega sistema (ETS) vzorcev tal iz globine 30 cm z velikim deležem organske snovi (cca. 60 %) (rumeni stolpci) v času izsuševanja. Modra črta predstavlja % vode v tleh glede na vsebnost suhe snovi (povzeto po Urbanc-Berčič, 2003).

Zaključek

Presihajoče Cerkniško jezero je del kraške krajine in ga uvrščamo med kraška mokrišča. Pojavlja se na območju z velikimi razlikami v lokalni hidrologiji, spremembe vodostaja pa so bolj ali manj ciklične. Spremembe vodostaja za ekosistem predstavljajo motnje, ki vplivajo na življenjsko združbo in ekosistemske storitve. Ekosistemi, ki so izpostavljeni pogostim motnjam, so navadno robustnejši, saj so tamkajšnji organizmi na motnje dobro prilagojeni, čemur smo priča tudi na Cerkniškem jezeru. Za vitalno združbo je ključnega pomena usklajenost življenjskih krogov organizmov s periodičnostjo poplav in suš. Čim bolj nenadne in nepredvidljive so spremembe, tem večji so negativni vplivi na organizme. Ponavljajoče se motnje vedno znova resetirajo sistem na določeno stopnjo razvoja in na ta način upočasnjujejo sukcesijo. Tudi moteni sistemi dosežejo višek razvoja, ki je na Cerkniškem jezeru pogojen s spremembami vodostaja (angl. *water fluctuation climax*). Raziskave so pokazale močan vpliv sprememb vodostaja na zastopanost rastlinskih vrst, na primarno proizvodnjo vrst, na razgradnjo opada in na kolonizacijo korenin z glivami. Ugotovljeni so bili tudi vplivi na višje trofične ravni. Manj obsežne spremembe vodostaja na obrobju jezera se odražajo v hitrejši sukcesiji in posledično zaraščanju nekaterih območij z lesnato vegetacijo. Zaradi sprememb vodostaja, oblikovanosti površine, različne kakovosti in količine usedlin, kamninske podlage, biotskih interakcij (npr. kompeticija) ter delovanja človeka (košnja in paša) se pojavljata tudi zonacija in mozaičnost razporeditve vegetacijskih tipov, rastlinskih združb in vrst. Vodostaj vpliva tudi na elementno sestavo rastlin ter na fizikalne, kemijske in biološke procese v tleh. Upadanje vodne gladine in osuševanje tal omogoča oksidativne procese v tleh, ki vplivajo na kemizem rizosfere rastlin, na dejavnost mikrobnih združb in dostopnost hranil.

Summary

An ecosystem, governed by disturbances

Ecosystem is a biological system in which organisms are intimately related to their environment. Along with environmental factors, disturbances play an important role in many ecosystems. Among others, disturbances include water level fluctuations, which are characteristic of Lake Cerknica and affect all ecosystem levels. Today, frequency and unpredictability of disturbances on our planet as well as the extreme hydrological events (floods and droughts) are increasing. Therefore, the intermittent Lake Cerknica represents a model system that may serve to improve the understanding of the consequences of extreme water level fluctuations that also occur in other water bodies.

Intermittent Lake Cerknica is a karst wetland, where changes in hydrology in time and in space shape the ecosystem. The lake is located at the bottom of the karst polje at the transition area between the Dinaric and Alpine regions. Phytogeographically, it belongs to the Dinaric region, while hydrologically to the Ljubljana river basin. The bedrock consists of limestone and dolomite. The bedrock is covered by young Pleistocene and Holocene alluvial sediments. Water that flows into the karst polje from the catchment and from streams and springs, drains predominantly under the surface, through underground pathways *via* sinkholes and estavelles.

Factors that contribute the most to the formation of the intermittent Lake Cerknica are (1) the large amount of water that accumulates in a short period of time at the Cerknica polje as a

result of the high precipitation rate (1700–1800 mm), (2) the location of the lake in a basin surrounded by hills, (3) the karst character of the area and therefore a large catchment area (about 475 km²), and (4) efficient drainage and high evapotranspiration rate. Bedrock of different resistance to chemical weathering enabled the formation of gorges, sinkholes and estavelles, which are connected to an extensive cave system. As much as 80% of the water in the lake is of karst origin and reaches the polje through underground pathways. When the accumulation of the water at the bottom of a karst polje is sufficient and inflow exceeds its drainage underground and evapotranspiration rate, respectively, a lake is formed. During usual flooding, the water covers 53% of the field. Changes in water level depend on the amount and timing of rainfall, but the correlation between these two factors is weak due to the gradual inflow of water from distant areas. Lake Cerknica is characterized by spring and autumn floods, which coincide with peak monthly rainfall and summer droughts, when water remains only in the Stržen riverbed and in the tributaries of the lake. On average, the area is flooded for about 9 months per year, while the dry season lasts about 3 months per year. The lake is usually formed in only a few days, while water drains gradually, depending on the environmental conditions (usually in 3–4 weeks). Measurements of water level show that the timing of extreme water levels in Lake Cerknica is very unpredictable, with short-term moderate changes in water levels being very frequent. The average water level shows a peak in spring (April) and a depression in summer (August), and peaks again in late autumn and winter.

Various physical factors and biological interactions support the formation of different habitats, namely aquatic habitats (tributaries, the main course of the Stržen River), temporarily aquatic or intermittent habitats (which comprise the whole area of normal flooding), rarely flooded habitats with permanently or temporarily water-saturated soils (the transitional mire at Dujice, low marshes, wet meadows), and terrestrial habitats that are usually not flooded (mesic and dry meadows). Physical factors (landforms, sediment quality and quantity, water regime), biological interactions (e.g., competition), and human activity (mowing and grazing) result in the zonation and mosaic distribution of these vegetation types, and also of the plant communities and species.

The development of most ecosystems is directly related to the development of the biotic community, whose presence alters the environment in such way that it enables the community complexity to increase. The succession process can be altered due to a variety of reasons. In Lake Cerknica, repeating disturbances are resetting the system and are thus slowing down succession. Ecosystem community that is predominantly regulated by disturbances reaches a developmental peak (climax state), which is due to changes in water level and thus defined as pulse or water fluctuation climax.

Water level fluctuations (magnitude, timing, and frequency) are both a driving force and a limiting factor of ecosystem processes. They act directly, namely they cause sediment deposition and erosion and thus affect the formation of the lake bottom. They affect the diversity of habitats in time and space, and act as a physical force that damages organisms and transfers organic matter (litter). The effect of water level fluctuations on biotic community is also indirect through their impact on nutrient availability, the presence or absence of oxygen, litter decomposition, and water quality. The impact of disturbances is greater in the central part of the lake than in its margin, where succession process is more effective. This is also indicated by the overgrowing of mires at the margin of the lake, e.g., in the Dujice area, where succession is more rapid, as the areas become overgrown with woody vegetation. Overgrowing is also altering wet meadows, which depend on spring floods that are irregular. Thus, mowing is

crucial for their conservation since in the absence of mowing, wet meadows quickly become overgrown with woody species.

Water level fluctuations affect species properties, production, species presence and abundance, and interactions among species. Impacts on species are less pronounced if their life cycles are aligned with the alternation of floods and droughts. Studies have shown strong effects on the presence and development of plant species during growing season, on their primary production, on the decomposition of plant litter, and on the colonisation of plant roots by fungi. Different effects on species of higher trophic levels have also been identified. Hydrological conditions may also alter element composition of plants (e.g., silicon (Si) content), and physical, chemical, and biological processes in the soil. Draining and drying of the soil facilitate oxidative processes in the soil, which positively affect the chemistry of the plant rhizosphere and the availability of nutrients. During drought, concentration of plant-available phosphorus (P) in the soil is low, while flooding causes nutrient release, mainly of dissolved P. Drainage also affects the activity of the soil microbial communities, as it causes the collapse of old microbial communities and the establishment of new ones.

Zahvala

Raziskave je finančno podprla Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije preko programa Biologija rastlin P1-0212 in projekta eLTER – European Long-Term Ecosystem and socio-ecological Research Infrastructure, ki ga delno financira Evropska komisija.

Viri

- Arnell, N. W., Gosling, S. N. 2016. The impacts of climate change on river flood risk at the global scale. *Climatic Change*, 134(3), 387–401. <https://doi.org/10.1007/s10584-014-1084-5>
- Bordjan, D., Bordjan, A. 2014. Effects of overgrowing at Cerknica Polje (southern Slovenia) on breeding farmland birds = Vpliv zaraščanja Cerkniškega polja (južna Slovenija) na gnezdilke kmetijske krajine. *Acrocephalus*, 35(162–163), 153–163. <https://doi.org/10.1515/acro-2014-0009>
- Boulton, A. J., Brock, M. A. 1999. Australian freshwater ecology. Processes and management. Canberra, Australia. Gleneagles Publishing, Glen Osmond SA 5064. 297 str.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensozilogie, grundzüge der vegetationskunde (3rd edition). Vienna. Springer Vienna. 631 str. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Vitousek, P. M. 2012. Principles of terrestrial ecosystem ecology (2nd edition). Springer Science+Business Media. 529 str.
- Dolinar, N., Regvar, M., Abram, D., Gaberščik, A. 2016. Water-level fluctuations as a driver of *Phragmites australis* primary productivity, litter decomposition, and fungal root colonisation in an intermittent wetland. *Hydrobiologia*, 774(1), 69–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2492-x>
- Dolinar, N., Rudolf, M., Šraj, N., Gaberščik, A. 2010. Environmental changes affect ecosystem services of the intermittent Lake Cerknica. *Ecological Complexity*, 7(3), 403–409. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.09.004>
- Gaberščik, A. 1993. Measurements of apparent CO₂ flux in amphibious plant *Polygonum amphibium* L. growing over environmental gradient. *Photosyntetica*, 29(3), 159–168.
- Gaberščik, A., Krek, J. L., Zelnik, I. 2018. Habitat diversity along a hydrological gradient in a complex wet-

- land result in high plant species diversity. *Ecological Engineering*, 118, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.04.017>
- Gaberščik, A., Urbanc-Berčič, O., Kržič, N., Kosi, G., Brancelj, A. 2003. The intermittent Lake Cerknica: Various faces of the same ecosystem. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use*, 8(3–4), 159–168. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2003.00228.x>
- Gams, I. 1994. Types of the poljes in Slovenia, their inundations and land use. *Acta Carsologica*, 23, 285–302.
- Gams, I. 2004. *Kras v Sloveniji v prostoru in času = Karst in Slovenia in space and time* (2nd edition). Ljubljana. Založba ZRC. 515 str.
- Germ, M. 2000. Vpliv spremembe medija in povečanega UV-B sevanja na vrsti *Myosotis palustris* (L.) Hill in *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch = The influence of medium change and enhanced UV-B radiation on *Myosotis palustris* (L.) Hill and *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch [Doctoral dissertation]. Univerza v Ljubljani.
- Gospodarič, R., Habič, P. 1978. Kraški pojavi Cerkniškega polja = Karst phenomena of Cerkniško polje. *Acta Carsologica*, 8, 11–162.
- Grašič, M., Likar, M., Vogel-Mikuš, K., Samardžić, T., Gaberščik, A. 2022. Decomposition rate of common reed leaves depends on litter origin and exposure location characteristics. *Aquatic Botany*, 179. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103513>
- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruehlheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., ... Eisenhauer, N. 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526(7574), 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>
- Keddy, P. A. 2010. *Wetland Ecology Principles and Conservation* (2nd edition). Cambridge University Press. 514 str.
- Klančnik, K., Vogel-Mikuš, K., Gaberščik, A. 2014. Silicified structures affect leaf optical properties in grasses and sedge. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 130, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2013.10.011>
- Kranjc, A. 2002a. Geologija in geomorfologija. V A. Gaberščik (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru* (str. 18–26). Ljubljana, Društvo Ekologov Slovenije.
- Kranjc, A. 2002b. Hidrološke značilnosti. V A. Gaberščik (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru* (str. 27–37). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenija.
- Martinčič, A., Leskova, I. 2002. Vegetacija. V A. Gaberščik (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru* (str. 81–96). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenije.
- McComb, A., Qiu, S. 1998. The effects of drying and reflooding on nutrient release from wetland sediments. V W. D. Williams (ur.), *Wetlands in a dry land: understanding for management* (str. 147–159). Environment Australia.
- Mitsch, W. J., Gosselink, J. G. 2015. *Wetlands* (5th edition). New York. Wiley. 747 str.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of ecology* (3rd edition). Philadelphia. W.B. Saunders Co. 574 str.
- Odum, E. P., Barrett, G. W. 2005. *Fundamentals of ecology* (5th edition). Belmont, CA. Thomson Brooks/Cole. 598 str.
- Ojdanič, N., Holcar, M., Golob, A., Gaberščik, A. 2023. Environmental extremes affect productivity and habitus of common reed in intermittent wetland. *Ecological Engineering*, 189, 106911. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.106911>
- Pipan, T., Petrič, M., Gaberščik, A., Culver, D. C. 2022. Wetlands in karst. V *Encyclopedia of Inland Waters* (2nd edition, str. 128–140). Oxford. Elsevier.

- Podrobnejši načrt upravljanja za projektno območje presihajoče Cerkniško jezero. LIFE-Narava: LIFE06 NAT/SLO/000069 »Presihajoče Cerkniško jezero«. 2009. Cerknica. Notranjski regijski park. 257 str.
- Poppinga, S., Weisskopf, C., Westermeyer, A. S., Masselter, T., Speck, T. 2016. Fastest predators in the plant kingdom: functional morphology and biomechanics of suction traps found in the largest genus of carnivorous plants. *AoB PLANTS*, 8. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv140>
- Poročilo projekta LIFE06NAT/SLO/000069 »Presihajoče Cerkniško jezero«. Kartiranje habitatnih tipov na območju Cerkniškega jezera. 2009. Ljubljana. Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo. 29 str.
- Povž, M. 2002. Ribe in ribištvo. V A. Gaberščik (ur.), Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru (str. 200–207). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenije.
- Schaefer, V. H. 1994. Urban biodiversity. V L. Harding, E. McCullum (ur.), Biodiversity in B.C. (str. 307–318). EnvironmentCanada, Canadian Wildlife Service.
- Sirová, D., Adamec, L., Vrba, J. 2003. Enzymatic activities in traps of four aquatic species of the carnivorous genus *Utricularia*. *New Phytologist*, 159(3), 669–675. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00834.x>
- Stepišnik, U. 2020. Kraška polja v Sloveniji, Dela, 53, 23–43.
- Šraj Kržič, N., Gaberščik, A. 2005. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake. *Aquatic Botany*, 83(4), 281–288. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.05.012>
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16(3), 284–307. <https://doi.org/10.2307/1930070>
- Trontelj, P. 1993. O naraovarstvenem konceptu Cerkniškega jezera s poudarkom na varstvu ptic. *Acrocephalus*, 14(56/57), 63–80.
- Urbanc-Berčič, O. 2003. Razpoložljivost nutrientov v rizosferi trstnih sestojev (*Phragmites australis*) v odvisnosti od vodnega režima na presihajočem Cerkniškem jezeru : doktorska disertacija = The availability of nutrients in the rhizosphere of the reed stands (*Phragmites australis*) in relation to the water regime in the intermittent lake Cerknica [Doctoral dissertation]. Ljubljana. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta. 100 str.
- Urbanc-Berčič, O., Gaberščik, A. 2003. Microbial activity in the rhizosphere of common reed (*Phragmites australis*) in the intermittent lake Cerkniško jezero. V J. Vymazal (ur.), Wetlands nutrients, metals and mass cycling (str. 179–190). Backhuys Publishers.
- Urbanc-Berčič, O., Kržič, N., Gaberščik, A., Germ, M. 2005. The effect of water level fluctuations on macrophyte occurrence and abundance in the intermittent Lake Cerknica. V J. Vymazal (ur.), Natural and constructed wetlands: nutrients, metals and management (str. 312–320). Backhuys Publishers.
- Zupančič, B. 2002. Klima. V A. Gaberščik (ur.), Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru (str. 4–16). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenije.
- Zupančič, M. 2002. Gozdna vegetacija okolice Cerkniškega jezera. V A. Gaberščik (ur.), Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru (str. 96–105). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenije.