

Amfibijske rastline – najuspešnejša rastlinska skupina Cerkniškega jezera

Mateja Germ, Nina Šraj, Mateja Grašič, Matej Holcar, Alenka Gaberščik

Uvod

Spremembe vodostaja ustvarjajo mozaičnost in zonacijo habitatov, kar omogoča naselitev različnim rastlinskim vrstam in oblikam. Rastline vodnih okolij ali vodni makrofiti imajo različne rastne oblike glede na njihov položaj v vodnem stolpcu ter glede na pritrjenost v substrat. Te oblike so (1) emerzni makrofiti ali helofiti (rastline, ki imajo korenine tleh, ki so stalno ali občasno poplavljeni, z zračnimi listi, npr. navadni trst – *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., pisana čužka – *Phalaris arundinacea* L.), (2) ukoreninjeni natantni makrofiti (rastline, ukoreninjene v sediment, z listi, ki plavajo na površini vode, npr. beli lokvanj – *Nymphaea alba* L., rumeni blatnik – *Nuphar luteum* (L.) Sibth. & Sm.), (3) potopljene ali submerzni makrofiti (rastline, ki rastejo popolnoma potopljene pod vodo, s koreninami (ali rizoidi) zasidranimi v tla, npr. prerasolistni dristavec – *Potamogeton perfoliatus* L., klasasti rmanec – *Myriophyllum spicatum* L.) in (4) prosto plavajoči makrofiti (rastline, ki običajno plavajo na vodni površini ali pod njo, ne da bi bile trajno ukoreninjene v sedimentu, npr. mala vodna leča – *Lemna minor* L., navadni rogolist – *Ceratophyllum demersum* L.) (Chambers in sod., 2008; Fox, 1992; Hutchinson, 1975). Različne rastne oblike vodnih makrofitov imajo različne morfološke lastnosti. Listi, ki so v celoti izpostavljeni zraku, imajo zgradbo podobno mezofitom oz. higrofitom (rastlinam zmerno vlažnih in vlažnih rastišč), z listnimi režami večinoma na spodnji strani lista, včasih pa na obeh straneh. Listi, ki plavajo po vodni gladini, so običajno debeli, svetleči, z debelo kutikulo z režami na zgornji strani lista (Klančnik in sod., 2012). Potopljene rastline pa imajo tanke, dolge, trakaste ali drobno razcepljene liste, z veliko specifično listno površino, tanko kutikulo, in so večinoma brez listnih rež (Hutchinson, 1975; Rascio in sod., 1999; Germ in Gaberščik, 2003). Prave potopljene vrste so zato močno občutljive na izsuševanje in se na Cerkniškem jezeru bolj številčno pojavljajo le, kadar je vodostaj v času vegetacijske sezone dlje časa visok.

Lastnosti rastlin, ki so značilne za posamezno rastno obliko, so ključnega pomena za preživetje v določenem okolju, saj se vodno in kopensko okolje močno razlikujeta glede okoljskih razmer. Difuzija plinov v vodi je približno $10^4\times$ počasnejša kot v zraku (Maberly in Madsen, 2002), kar potopljenim rastlinam otežuje izvajanje fotosinteze in vzdrževanje aerobnega dihanja (Voeseinek in sod., 2006). Izmenjavo plinov olajšajo tanki ali razcepljeni listi, ki imajo veliko razmerje med površino in prostornino. Potopljene rastline imajo sistem prezračevalnih tkiv (aerenhim), ki poteka vzdolž rastline (od listov do korenin). Po aerenhimu prehaja kisik do korenin, v obratni smeri pa potuje ogljikov dioksid, kar predstavlja dodaten vir kisika za dihanje in vir ogljikovega dioksida za fotosintezo. Delež aerenhima pri rastlinah je odvisen od vrste in se z globino vode v habitatu veča (Boeger in Poulson, 2003). Vodne rastline z zračnimi in plavajočimi listi imajo v primerjavi s popolnoma potopljenimi rastlinami prednost pri ohranjanju optimalnih razmer za fotosintezo in dihanje. Njihovi listi so neposredno izpostavljeni zraku, kjer je dostop do ogljikovega dioksida boljši. Plavajoči listi imajo tudi nekoliko bolj razvita oporna tkiva, so debelejši in okrogle, ovalne ali srčaste oblike (Cronk in Fennessy, 2001). Plavajoči listi se od potopljenih razlikujejo tudi po debeli voskasti kutikuli, ki preprečuje zastajanje vode na listni površini in ščiti pred herbivori, obenem pa poveča odboj prekomernega sevanja z listne površine (Riederer in Müller, 2006).

Skrajni vodostaji pomenijo spremembe okoljskih razmer. V spremenljivih razmerah so zelo uspešne vrste, ki imajo amfibijski značaj oz. tako imenovane amfibijske rastline. Te lahko pripadajo različnim ekološkim in taksonomskim skupinam vodnih rastlin. Sposobne so razviti različne rastne oblike (forme) ali/in različne tipe listov (heterofilnost), ki jim omogočajo, da so lahko dejavne tako v vodi kot tudi na kopnem (Klančnik in sod., 2012; van Veen in Sasidharan, 2021). Heterofilija, ki je odraz velike fenotipske plastičnosti vrste, se je v času razvoja rastlin v vodnem okolju pojavljala večkrat in je primer konvergentne evolucije (Li in sod., 2019). Amfibijske rastline ob spremembah vodostaja niso izpostavljene le poplavljanju in pomanjkanju plinov, temveč tudi znižanju vodne gladine in izpostavljenosti zračnemu okolju, kjer so okoljski dejavniki, kot so sevanje, vlažnost in koncentracija plinov, drugačni kot v vodi, obenem pa rastlina ostane brez fizične podpore, ki jo zagotavlja voda (Braendle in Crawford, 1999). Pri teh rastlinah oskrba s plini med potopitvijo poteka tudi preko aerenhima, ki je vir kisika (O_2) za dihanje rastlinskih organov in prezračevanje rizosfere (območja, ki obdaja rastlinske korenine, kjer poteka interakcija med koreninami in talnimi mikroorganizmi) ter po drugi strani vir ogljikovega dioksida (CO_2) za fotosintezo (Rascio, 2002; Voesenek in sod., 2006). O_2 je stranski proizvod fotosinteze, CO_2 pa se sprošča pri dihanju in fotorespiraciji. Nekatere amfibijske vrste lahko kot vir ogljika za fotosintezo uporabljajo v vodi raztopljen bikarbonatni ion (HCO_3^-). Pri pH vode med 7 in 10 je razpoložljivost ogljikovega dioksida omejena in HCO_3^- je prevladujoča oblika raztopljenega neorganskega ogljika. To je težava za potopljene rastline, saj HCO_3^- za razliko od CO_2 težko prehaja skozi lipidne membrane, zato imajo številne vodne rastline posebne mehanizme za privzem HCO_3^- (Yin in sod., 2017). Tak primer je vrsta *Hygrophila difformis* Blume, ki v kopenskih razmerah razvije nazobčane liste, v vodi pa drobno razcepljene liste. Tako izvorno potopljeni kot tudi potopljeni kopenski listi so porabniki bikarbonata (Horiguchi in sod., 2019). Do zračnega CO_2 in O_2 pa lahko pridejo vrste, ki nad vodo razvijejo zračne liste (ali plavajoče na vodi) oziroma zračne poganjke, kot na primer rumeni blatnik (*Nuphar luteum*) ali navadna smrečica (*Hippuris vulgaris* L.).

Amfibijske rastline v večini vodnih teles naseljujejo ozka območja na prehodu voda-kopno. V takih okoljih navadno manj pogosto prihaja do izražanja različnih rastnih oblik in heterofilije, ki jih sproži presihanje. Cerkniško jezero je presihajoči ekosistem s skrajnimi spremembami vodostaja, zato se fenotipska plastičnost amfibijskih rastlin lahko v celoti izrazi. Iz prisotnosti vrst in njihovih rastnih oblik na določenem območju lahko sklepamo na hidrološke spremembe v okolju; tako so amfibijske rastline (značilnosti njihovih listov) pričevalci preteklih razmer v okolju. Izražanje amfibijskega značaja pri posameznih vrstah pa ni odvisno samo od okoljskih razmer, temveč tudi od genskih danosti in filogenetskega razvoja vrste (Germ in Gaberščik, 2003). Zaradi teh lastnosti lahko služijo kot model za raziskave prilagojenosti na vodno in kopensko okolje pri rastlinah z istim genomom, obenem pa je poznavanje njihovih lastnosti zelo pomembno z vidika globalnih sprememb in velikih sprememb vodostajev v različnih vodnih telesih, saj imajo amfibijske rastline velik potencial za naselitev v hidrološko skrajno motenih habitatih (Šraj-Kržič in sod., 2009).

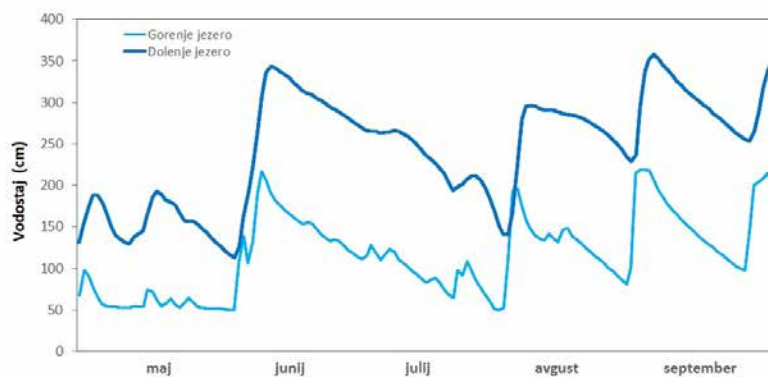
Razširjenost amfibijskih rastlin

Na Cerkniškem jezeru se amfibijske rastline navadno pojavljajo v habitatih, ki so ob visokih vodostajih pregloboki za uspevanje navadnega trsta (npr. na pobočjih ponorov), na obrobni delih sestojev trsta ter pritokih jezera in Strženu – vodotoku, ki meandrira po Cerkniškem polju. Vegetacijska sezona amfibijskih rastlin je odvisna od vodostaja. Višek navadno dosežejo, ko voda odteče, saj njihova fenotipska plastičnost omogoča hiter odziv na spremenjene okoljske razmere in tako predstavlja tekmovalno prednost pred drugimi vrstami (slika 1).



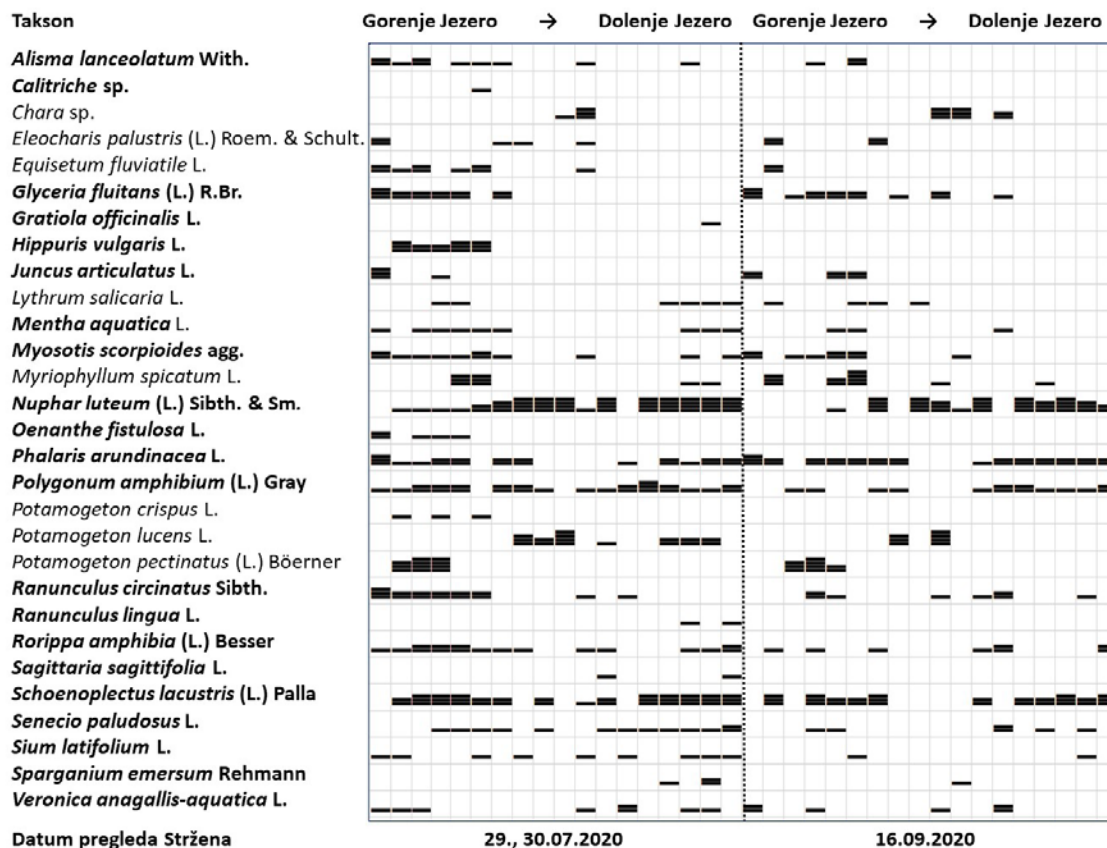
Slika 1: Ko voda odteče, se na pobočjih ponikev začnejo pojavljati različne rastlinske vrste z amfibijskim značajem, ki postopoma popolnoma prerastejo razgaljeno površino (foto: Alenka Gaberščik).

Večina amfibijskih rastlin je trajnic. Številne se razmnožujejo tudi vegetativno (Braendle in Crawford, 1999; Cronk in Fennessy, 2001). Globina vode v strugi Stržena se močno spreminja, kar predstavlja tekmovalno prednost za amfibijske rastline v primerjavi s pravimi vodnimi rastlinami. Raziskave na treh lokacijah (v depresiji pri Zadnjem kraju in v strugi Stržena pri Dolenjem in Gorenjem Jezeru) v obdobju 2001–2006 so pokazale prisotnost velikega deleža rastlin z amfibijskih značajem (58–76 %). Tudi raziskave celotne struge Stržena od Gorenjega do Dolenjega Jezera sredi (konec julija) in na koncu poletja 2020 so pokazale številčno in masno prevlado amfibijskih vrst, kar je verjetno posledica precejšnjih sprememb vodostaja (slika 2).



Slika 2: Spremembe vodostaja, izmerjenega na vodomernih postajah Dolenje in Gorenje Jezero v vegetacijski sezoni 2020 (vir: ARSO).

Vodostaj je bil na začetku sezone nizek in je v prvi polovici junija močno narasel, nato pa je do konca julija, ko je bilo prvo vzorčenje, upadal. Do naslednjega vzorčenja 16. septembra je 2-krat narasel in upadel. Rezultat je precej različna vegetacijska slika obeh vzorčenj (slika 3). V obeh primerih je bila relativna zastopanost amfibijskih rastlin velika, okrog 80 %.



Slika 3: Razporeditev makrofитov v strugi Stržena od Gorenjega do Dolenjega Jezera sredi (konec julija) in na koncu poletja 2020. Vrste z amfibijskim značajem so napisane odebeljeno. Višina stolpca predstavlja pogostost taksona od 1 do 5. Najnižji stolpec pomeni, da se takson pojavlja s pogostostjo 1 (posamezni primerki) in najvišji, da se pojavlja s pogostostjo 5 (prevladujoča vrsta).

Heterofilija in rastne oblike amfibijskih rastlin

Heterofilija je izraz, ki pomeni prisotnost različnih tipov listov na isti rastlini, ki so posledica okoljskih razmer, v katerih se list razvija. Pri nekaterih visokoraslih vrstah, kot so širokolistna koščica (*Sium latifolium*), vodna dresen (*Polygonum amphibium*), prava potočarka (*Rorippa amphibia*), velika zlatica (*Ranunculus lingua*), trpotčasti porečnik (*Alisma plantago-aquatica* L.) in navadna streliša (*Sagittaria sagittifolia*), se heterofilija lahko izrazi kot niz morfološko, anatomsko in biokemijsko različnih listov, pri drugih, večinoma nizkoraslih, kot so vodna meta (*Mentha aquatica*), močvirska spominčica (*Myosotis scorpioides* L. agg.), navadna božja milost (*Gratiola officinalis*) in česnov vrednik (*Teucrium scordium* L.), pa ostaja izgled podoben, spremenjene pa so lahko njihove anatomske, biokemijske in fiziološke lastnosti (Kržič in sod., 2004). Obstaja pa še tretja skupina rastlin, kot so razkrečanolistna vodna zlatica (*Ranunculus circinatus*) (slika 4), navadna smrečica (*Hippuris vulgaris*) in rumeni blatnik (*Nuphar luteum*) (slika 5), kjer se v spremenjenih

razmerah lahko razvije celo drugačna rastna oblika (forma), npr. f. *terrestris* (kopenska) in f. *aquatica* (vodna) (Hutchinson, 1975).

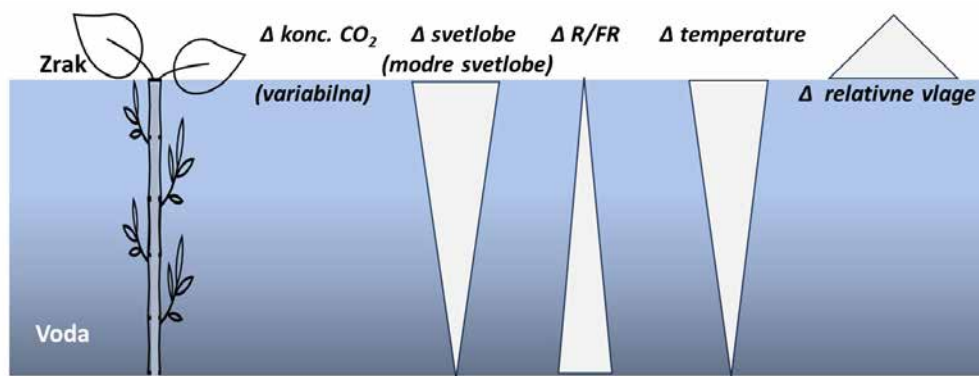


Slika 4: V sušnih razmerah razkrečenoлистna vodna zlatica (*Ranunculus circinatus*) razvije kopensko obliko, ki lahko uspeva na popolnoma izsušenih tleh. Na desni strani slike so tudi polegli kopenski poganjki vretenčastega rmanca (*Myriophyllum verticillatum* L.) (foto: Alenka Gaberščik).



Slika 5: Kopenska (levo) in vodna oblika s plavajočimi listi (desno) rumenega blatnika (*Nuphar luteum*). Rumeni blatnik razvije liste tudi v vodi. Potopljeni listi so večji in tanjši od plavajočih (foto: Alenka Gaberščik).

Pri amfibijskih rastlinah na pojavljanje heterofilije vplivajo okoljski dejavniki, ki se spreminjajo ob spremembah vodostaja. To so jakost in kakovost svetlobe, temperatura, koncentracija ogljikovega dioksida, dostopnost vode in posledično osmotski potencial ter mehanske sile (Li in sod., 2019). Zaznavanje sprememb kakovosti svetlobe je eden od ključnih dejavnikov, ki rastlini omogoča zaznavanje sprememb vodne gladine. Pomembno je predvsem razmerje med rdečo in daljno rdečo svetlobo (R/FR), ki ga rastline zaznavajo s fitohromom. Majhno razmerje R/FR kaže na bližino vodne površine ali zraka in sproži nastanek zračnih listov. Pomembna je tudi modra svetloba, ki lahko povzroči nastanek zračnih listov že pod vodno gladino, kar pa se ne zgodi v razmerah velikih vrednosti R/FR (Momokawa in sod., 2011). Nekatere raziskave so pokazale tudi vpliv fotoperiode (dolžina svetlega in temnega dela dneva) in temperature na razvoj različne oblike listov. Visoke temperature so na primer povzročile nastanek zračnih listov pri potopljenih poganjkih različnih vrst makrofitov. Pri več heterofilnih vodnih vrstah so ugotovili močan učinek spremembe osmotskega tlaka (zaradi spremembe vodostaja) na morfologijo listov (Li in sod., 2019) (slika 6).



Slika 6: Spremembe (Δ) okoljskih dejavnikov ob spremembi medija (voda-zrak), ki pri amfibijskih rastlinah iz- zovejo razvoj drugačnega tipa lista; R/FR – razmerje med rdečo in daljno rdečo svetlobo.

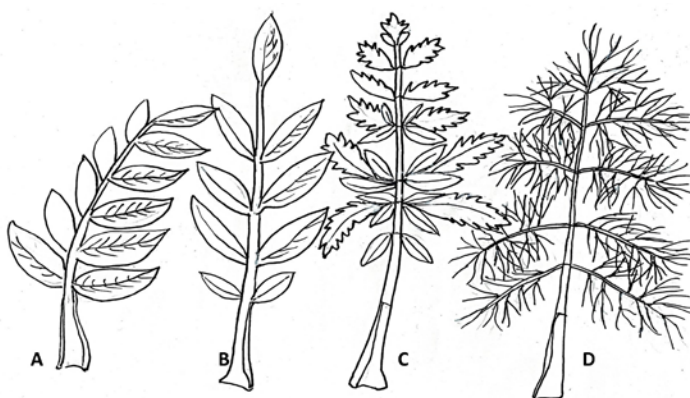
Pri koordinaciji odziva amfibijskih rastlin ob razvoju novega tipa listov igrajo pomembno vlogo hormoni, predvsem abscizinska kislina (ABA) (Wanke, 2011; Nakayama in sod., 2017), ki je poveza- na z razpoložljivostjo vode in osmotskim pritiskom. Zmanjšanje koncentracije etilena in ABA bot- ruje nastanku zračnega tipa lista pri potopljenih rastlinah navadnega žabjega lasa (*Callitriche pa- lustris*), nasprotno pa porast hormona giberelina sproži nastanek vodnega tipa listov pri rastlinah, gojenih na zraku (Kawa, 2021). Pri navadni smrečici (*Hippuris vulgaris*) ob upadanju vodne gladine dvig abscizinske kisline povzroči razvoj morfološko drugačnega lista (zračno oziroma kopensko obliko) (Goliber in Feldman, 1989). Pri rižu (*Oryza sativa*) v globoki vodi kopičenje etilena v tkivih med potopitvijo povzroči tudi podaljševanje poganjkov. Podaljševanje poganjkov (pri rižu lahko tudi do 25 cm na dan) in pecljev pod vplivom etilena in avksina stimulira zakisanje celične stene. V času hipoksije se pojavijo tudi ekspanzini, proteini celične stene, ki se sintetizirajo v interkalarnem meristemu in povzročijo podaljševanje poganjkov (Schulze in sod., 2002). Ob visokih vodostajih na Cerkniškem jezeru smo podaljševanje poganjkov opazili pri različnih vrstah, najbolj poudarjeno pa je bilo pri pravi potočarki (*Rorippa amphibia*) in veliki zlatici (*Ranunculus lingua*) (slika 7).

Številne amfibijske rastlinske vrste v vodi razvijejo liste, ki so daljši in ožji kot kopenski. Včasih so listi na koncu tudi koničasti ali suličasti, kot na primer pri navadni streliši (*Sagittaria sagittifo- lia*). Poleg tega imajo vodni listi večjo specifično listno površino, so tanjši, nimajo listnih rež ter imajo slabo razvito povrhnjico in tanko kutikulo (Nakayama in sod., 2017). Razvoj listnih rež pri amfibijskih rastlinah je povezan z močno svetlobo in majhno dostopnostjo ogljikovega dioksida (Casson in Hetherington, 2010).

Zelo poudarjeno heterofilijo najdemo pri širokolistni koščici (*Sium latifolium*), kobulnici s sestavljenimi listi, ki imajo v vodi drobno razcepljene lističe. Ob upadanju vodostaja se postopno razvijajo listi z močno nazobčanimi lističi. Lističi, ki se razvijejo ob nadaljnjem upadanju vode, so le še nekoliko podaljšani, na kopnem razviti listi pa imajo robove lističev le še rahlo nazobčane (slika 8).



Slika 7: Ko jezero presahne, velika zlatica (*Ranunculus lingua*) iz močno podaljšanih poleglih stebel požene kopenske poganjke in zacveti (foto: Alenka Gaberščik).



Slika 8: Veliko fenotipsko plastičnost, ki se izrazi kot heterofilija, ima širokolistna koščica (*Sium latifolium*). Shematski prikaz primerov različnih oblik sestavljenega lista od kopenskega (A) do pravega vodnega (D) (risba: Alenka Gaberščik).

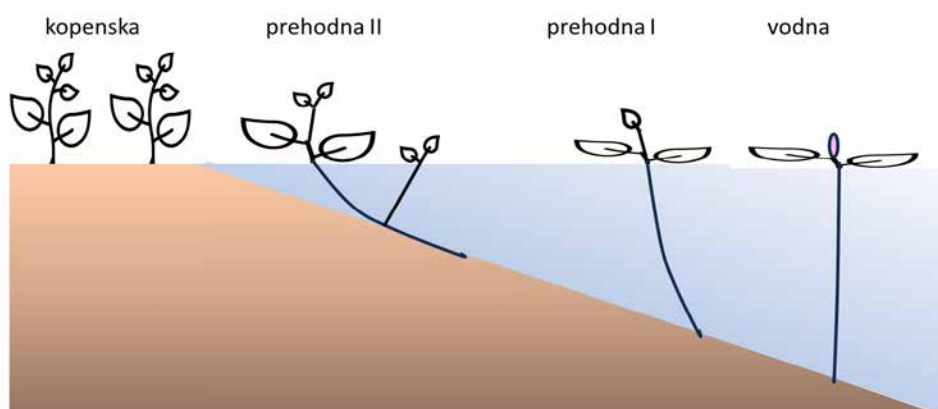
Poleg sprememb na ravni morfoloških lastnosti listov se navadno spremenijo tudi njihove biokemijske in funkcionalne lastnosti (Kržič in sod., 2004; Šraj Kržič in Gaberščik, 2005; Klančnik in sod., 2014).

Primer izjemne fenotipske plastičnosti je tudi vodna dresen (*Polygonum amphibium*) (slika 9). Pojavlja se na celotnem gradientu kopno-voda (slika 10). Oblika, ki se pojavi v danem okolju, je odvisna od okoljskih razmer. Na Cerknškem jezeru se običajno najprej pojavi vodna oblika s plavajočimi listi z listnimi režami na zgornji strani lista (hiperstomatični tip lista). Ko voda upada, se začnejo novo razvijajoči se listi dvigovati nad vodo, v plitvejši vodi pa iz nodijev poženejo stranski poganjki z zračnimi listi. Listi pri teh oblikah so amfistomatični, saj imajo listne reže na obeh straneh lista. Ko jezero presahne, poženejo prave kopenske oblike listov z listnimi režami na spodnji strani (hipostomatični tip lista). Habitus rastlin je popolnoma drugačen (sliki 9 in 10).



Slika 9: Primerki vodne dresni (*Polygonum amphibium*) na gradientu kopno-voda, a – kopenska oblika, b – prehodna oblika, c – vodna oblika s plavajočimi listi (foto: Primož Gnezda).

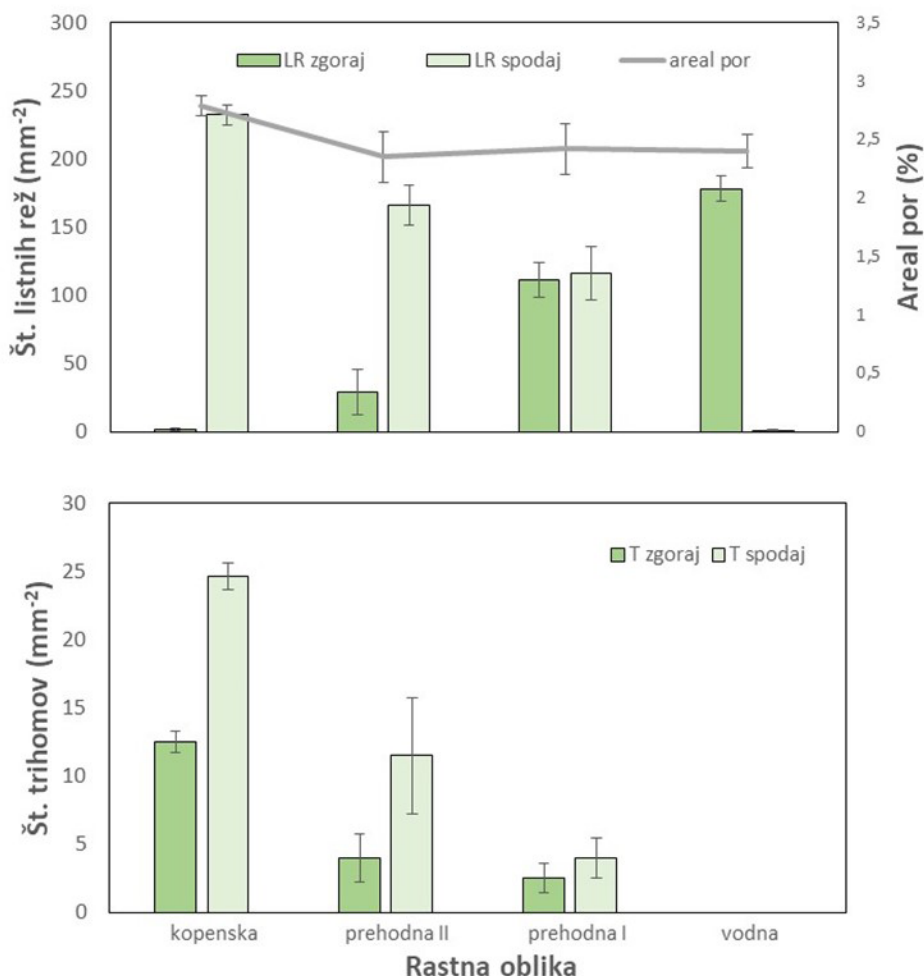
Anatomske raziskave listov so pokazale porast gostote listnih rež na zgornji in upadanje na spodnji površini lista ter upadanje stopnje odlačenosti listov (slika 11). Zanimivo je, da skupna površina odprtih listnih rež (areal por) ostaja podobna pri vseh primerkih. To se odraža tudi v vrednostih skupne difuzijske upornosti obeh strani listov, ki so prav tako podobne, kar pomeni, da so listi rastlin na različnih delih gradienta funkcionalno optimizirani glede na okoljske razmere (Gaberščik in Martinčič, 1992).



Slika 10: Shematski prikaz rastišča in oblik vodne dresni (*Polygonum amphibium*) na gradientu kopno-voda.

Germ in Gaberščik (2003) na podlagi raziskav ugotavljata, da imata amfibijski rastlinski vrsti močvirska spominčica (*Myosotis scorpioides* agg.) in lasastolistna vodna zlatica (*Ranunculus tri-chophyllus* Chaix) različni strategiji, ki jima omogočata uspevanje v okolju, kjer se vodna gladina pogosto spreminja. Močvirska spominčica ima bolj kopenski kot vodni značaj, na kar kažejo

visoka vsebnost snovi, ki absorbirajo UV-B sevanje, prisotnost rež ter mezofil, ki ima razvito stebričasto in gobasto tkivo tudi pri vodnih listih. Kopno okolje je za močvirsko spominčico bolj ugodno kot vodno, na kar kaže večja aktivnost dihalnega potenciala pri vodnih v primerjavi s kopenskimi rastlinami.



Slika 11: Število listnih rež (zgornji graf) in trihomov (spodnji graf) na zgornji in spodnji strani lista ter skupni areal por (zgornji graf) pri primerkih vodne dresni (*Polygonum amphibium*), rastočih na gradientu kopno-voda. Temno zeleno – zgornja stran, svetlo zeleno – spodnja stran, siva črta – areal por, LR – listne reže.

Eden od odzivov na stresne razmere je namreč povečana potreba po energiji. Večji dihalni potencial zagotavlja več energije, kar omogoča vzpostavitev zaščitnih in popravljivih mehanizmov in rastlina je na ta način manj občutljiva na neugodne, stresne razmere. Po drugi strani pa ima vodna oblika lasastolistne vodne zlatice lastnosti, ki so značilne za prave vodne rastline, kot so odsotnost rež, sposobnost rabe bikarbonatnega iona za proces fotosinteze ter majhna vsebnost snovi, ki absorbirajo UV-B sevanje. Slednje je lahko tudi posledica dejstva, da je lasastolistna vodna zlatica filogenetsko starejša v primerjavi z močvirsko spominčico. Meritve aktivnosti dihalnega potenciala, ki je bil v zračnih listih lasastolistne vodne zlatice večji kot v vodnih, nakazujejo, da je vodni medij za to vrsto ugodnejši kot kopenski.

Vpliv spremembe vodostaja na dejavnost amfibijskih rastlin

Kot smo že zapisali, sprememba vodostaja povzroči spremembo številnih okoljskih dejavnikov za rastline, predvsem spremembo dostopnosti plinov, sevanja in vode. Prisotnost stresa zaradi spremembe medija so pri različnih vrstah (plavajoča sladika – *Glyceria fluitans*, navaдна božja milost – *Gratiola officinalis*, velika zlatica – *Ranunculus lingua*, širokolistna koščica – *Sium latifolium*, enostavni ježek – *Sparganium emersum*, česnov vrednik – *Teucrium scordium*, vodni jetičnik – *Veronica anagallis-aquatica*) ovrednotili s pomočjo merjenja fotokemične učinkovitosti fotosistema II (FS II) oz. učinkovitosti rabe svetlobe. Presihanje ni povzročilo nepopravljivih poškodb, saj je potencialna fotokemična učinkovitost FS II večine vrst in oblik ostala blizu optimalne vrednosti 0,83. Po drugi strani pa se je dejanska fotokemična učinkovitost spreminjala, kar kaže na različne stopnje prehodnega stresa. Nenadna potopitev kopenskih oblik je povzročila le rahel upad delovanja FS II (Šraj-Kržič in sod., 2007). Raziskave so razkrile učinkovito aklimatizacijo amfibijskih rastlin, ki omogoča nemoteno preskrbo z energijo v spremenljivih okoljskih razmerah (Kržič in sod., 2004). Vsebnosti klorofilov so bile med vrstami zelo različne, vendar značilnih razlik med potopljenimi in zračnimi listi ni bilo. Vrednost razmerja med klorofiloma *a* in *b* je bila med 2 in 3 (Šraj-Kržič in sod., 2007). Takšno razmerje je praviloma značilno za liste senčnih habitatov (Larcher, 2003). V vodi so razmere nekoliko drugačne, saj se razmerje R/FR z globino nekoliko večja (Momokawa in sod., 2011), kar ni v skladu z gradientom R/FR v senčnih habitatih (Larcher, 2003). V vodnem okolju se z globino manjša količina modre svetlobe. Vsebnost karotenoidov in antocianinov v listih je bila pri zgoraj naštetih vrstah značilno večja pri potopljenih primerkih. Antocianini, ki imajo za rastline številne pozitivne učinke (Chalker-Scott, 1999), predvidoma nastajajo kot odziv na manj ugodne razmere. Po drugi strani pa je bila vsebnost skupnih UV absorbirajočih snovi, ki se kopičijo v povrhnjici listov in ščitijo listno sredico pred UV sevanjem, večja pri kopenskih primerkih večine vrst, kar je povezano z močnejšim UV sevanjem na kopnem (Šraj-Kržič in sod., 2009).

Pojav heterofilije je razviden tudi iz spremenjenih optičnih lastnosti listov (Klančnik in sod., 2012; 2014). Meritve spektrov odbojnosti plavajočih listov dveh heterofilnih vrst vodne dresni in rumenega blatnika so pokazale, da so si spektri plavajočih listov obeh vrst bolj podobni kot spektri različnih oblik listov, ki se razvijejo pri posamezni vrsti (Klančnik in sod., 2012).

Vplivi okoljskih razmer se odražajo tudi na interakciji amfibijskih rastlin z mikoriznimi glivami, ki so bile pri pregledu korenin rastlin s Cerkniškega jezera večinoma številčnejše pri kopenskih primerkih (Šraj-Kržič in sod., 2009).

Zaključek

Spremembe vodostaja povzročijo spremembo številnih okoljskih dejavnikov, predvsem spremembo dostopnosti plinov, sevanja in dostopnosti vode. V takih razmerah so zelo uspešne vrste, ki imajo amfibijski značaj oz. tako imenovane amfibijske rastline. Te rastline lahko razvijejo različne rastne oblike (forme) ali/in različne tipe listov (heterofilijo), ki jim omogočajo, da so dejavne tako v vodi kot tudi na kopnem. Na Cerkniškem jezeru amfibijske rastline prevladujejo v habitatih, ki so ob visokih vodostajih pregloboki za uspevanje navadnega trsta (npr. na pobočjih ponikev), na obrobni delih sestojev trsta ter v pritokih jezera in v Strženu – vodotoku, ki me-

andrira po Cerkniškem polju. Njihova vegetacijska sezona je odvisna od dinamike vodostajev. Višek navadno dosežejo, ko voda začne odtekati, saj njihova fenotipska plastičnost predstavlja tekmovalno prednost pred drugimi vrstami. Vrste z amfibijskim značajem, ki se na Cerkniškem jezeru najpogosteje pojavljajo, so rumeni blatnik, širokolistna koščica, navadni sovec, vodna dresen, prava potočarka, velika zlatica, trpotčasti porečnik, vodna meta, močvirska spominčica, navadna božja milost in česnov vrednik.

Summary

Amphibious plants – the most successful plant group of Lake Cerknica

Changes in water levels create mosaics and zonation of habitats that allow the colonisation of different plant species and growth forms. Extreme water level fluctuations pose a major problem and result in rapid changes in environmental conditions that may affect plants. Amphibious plants are the most successful plant group in such conditions. They can develop different growth forms or different types of leaves (heterophylly), enabling their activity both in water and on land. In Lake Cerknica, amphibious plants are usually found on slopes of sinks, in the peripheral parts of reed stands, in the tributaries of the lake and in the riverbed of the main stream Stržen. Surveys at three sites (in the depression at Zadnji kraj and in the locations in the Stržen riverbed) in 2001–2006 showed a predominance of amphibious plants (58-76%) in relation to all aquatic plants, while their proportion found in the 2020 Stržen riverbed survey was around 80%.

Heterophylly is the development of different leaf types on the same plant. In some tall-growing species, such as *Sium latifolium*, *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Ranunculus lingua*, *Alisma plantago-aquatica*, and *Sagittaria sagittifolia*, heterophylly may be expressed as series of morphologically, anatomically, and biochemically distinct leaves, while in others, mostly low-growing species, such as *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* agg., *Gratiola officinalis*, and *Teucrium scordium*, leaves remain similar in appearance, but their anatomical and biochemical characteristics may be altered. A third group of plants, such as *Ranunculus trichophyllus*, *Hippuris vulgaris*, and *Nuphar luteum*, develops a different growth form under the altered conditions, such as f. *terrestris* and f. *aquatica*, respectively. The occurrence of heterophylly is induced by several environmental factors that change with changing water level. These include light intensity and quality, temperature, carbon dioxide and oxygen concentration, water availability, and, consequently, osmotic potential. Absciscic acid and ethylene play an important role in coordinating the response of amphibious plants when developing a new leaf type. A common response to rising water levels is shoot elongation, which is also frequently observed in plants at Lake Cerknica. Examples of species with outstanding phenotypic plasticity are *Polygonum amphibium* and *Sium latifolium*, which develop a set of completely different leaves. However, different species may exhibit more terrestrial or more aquatic character, such as *Myosotis scorpioides* agg. and *Ranunculus trichophyllus*. The ecophysiological responses of the two species differ in different environments, showing that for *Myosotis scorpioides* agg., terrestrial conditions are more optimal, whereas in the case of *Ranunculus trichophyllus*, aquatic conditions are more favourable.

The presence of stress due to the change of medium was found in different species (*Glyceria fluitans*, *Gratiola officinalis*, *Ranunculus lingua*, *Sium latifolium*, *Sparganium emersum*, *Teucrium*

scordium, *Veronica anagallis-aquatica*), based on measurements of photochemical efficiency of photosystem II (PS II). These measurements showed that intermittence did not cause irreversible damage since potential photochemical efficiency of PS II of most species and forms was close to the optimum value of 0.83. However, actual photochemical efficiency varied, indicating different levels of transient stress. The sudden submergence of terrestrial forms resulted in the presence of only slight stress.

The occurrence of heterophylly is also reflected in the varied optical properties of the leaves. Measurements of the reflectance spectra of floating leaves of two heterophyllous species, *Polygonum amphibium* and *Nuphar luteum*, showed that when comparing these spectra, they were more alike than those of different leaf types within each species. Changes in water levels also affected the interactions of amphibious plants with mycorrhizal fungi, which tended to be more abundant in terrestrial specimens.

Amphibious plants are a very challenging group because, on the one hand, they represent a model for the study of adaptation to aquatic and terrestrial environments in plants with identical genome, and on the other hand, the understanding of amphibious plants' ecology is very important in the light of global change and large-scale changes in water levels in different water bodies, as they show high potential to colonise these extremely disturbed habitats.

Zahvala

Raziskave je finančno podprla Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije preko programa Biologija rastlin P1-0212 in preko financiranja mladega raziskovalca 24506.

Viri

- Boeger, M. R. T., Poulson, M.E. 2003. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Schropulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany*, 75, 123–135.
- Braendle, R., Crawford, R. M. M. 1999. Plants as amphibians. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(1), 56–78. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00065>
- Casson, S. A., Hetherington, A. M. 2010. Environmental regulation of stomatal development. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(1), 90–95. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.08.005>
- Chalker-Scott, L. 1999. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and Photobiology*, 70(1), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1999.tb01944.x>
- Chambers, P. A., Lacoul, P., Murphy, K. J., Thomaz, S. M. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 9–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9154-6>
- Cronk, J. K., Fennessy, M. S. 2001. *Wetland plants* (1st edition). Boca Raton. CRC Press. 482 str. <https://doi.org/10.1201/9781420032925>
- Fox, A. M. 1992. *Macrophytes*. V P. Calow, G. E. Petts (ur.), *The rivers handbook*. Hydrological and ecological principles: Vol. one (str. 216–233). Oxford. Blackwell Science.
- Gaberščik, A., Martinčič, A. 1992. Spreminjanje lastnosti listov vodne dresni (*Polygonum amphibium* L.) v gradientu kopno/voda. *Biološki Vestnik: Glasilo Slovenskih Biologov*, 40(1), 1–11.

- Germ, M., Gaberščik, A. 2003. Comparison of aerial and submerged leaves in two amphibious species, *Myosotis scorpioides* and *Ranunculus trichophyllus*. *Photosynthetica*, 41(1), 91–96. <https://doi.org/10.1023/A:1025816614572>
- Goliber, T. E., Feldman, L. J. 1989. Osmotic stress, endogenous abscisic acid and the control of leaf morphology in *Hippuris vulgaris* L. *Plant, Cell and Environment*, 12(2), 163–171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1989.tb01929.x>
- Horiguchi, G., Nemoto, K., Yokoyama, T., Hirotsu, N. 2019. Photosynthetic acclimation of terrestrial and submerged leaves in the amphibious plant *Hygrophila difformis*. *AoB PLANTS*, 11(2). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz009>
- Hutchinson, G. E. 1975. *A Treatise on Limnology: Vol. 3*. New York. John Wiley & Sons. 660 str.
- Kawa, D. 2021. The shapeshifting legend of amphibious plants explained. *The Plant Cell*, 33(10), 3181–3182. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab196>
- Klančnik, K., Mlinar, M., Gaberščik, A. 2012. Heterophylly results in a variety of “spectral signatures” in aquatic plant species. *Aquatic Botany*, 98(1), 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.004>
- Klančnik, K., Pančič, M., Gaberščik, A. 2014. Leaf optical properties in amphibious plant species are affected by multiple leaf traits. *Hydrobiologia*, 737(1), 121–130. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1646-y>
- Kržič, N., Gaberščik, A., Germ, M. 2004. The phenotypic plasticity of *Glyceria fluitans* growing over the water/land gradient. *Acta Biologica Slovenica*, 47(2), 65–73.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* (4th edition). Berlin. Springer. 514 str.
- Li, G., Hu, S., Hou, H., Kimura, S. 2019. Heterophylly: Phenotypic plasticity of leaf shape in aquatic and amphibious plants. *Plants*, 8(10), 420. <https://doi.org/10.3390/plants8100420>
- Maberly, S. C., Madsen, T. V. 2002. Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns. *Functional Plant Biology*, 29(3), 393. <https://doi.org/10.1071/PP01187>
- Momokawa, N., Kadono, Y., Kudoh, H. 2011. Effects of light quality on leaf morphogenesis of a heterophyllous amphibious plant, *Rotala hippuris*. *Annals of Botany*, 108(7), 1299–1306. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr236>
- Nakayama, H., Sinha, N. R., Kimura, S. 2017. How do plants and phytohormones accomplish heterophylly, leaf phenotypic plasticity, in response to environmental cues. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01717>
- Rascio, N. 2002. The underwater life of secondarily aquatic plants: Some problems and solutions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21(4), 401–427. <https://doi.org/10.1080/0735-260291044296>
- Rascio, N., Cuccato, F., Dalla Vecchia, F., La Rocca, N., Larcher, W. 1999. Structural and functional features of the leaves of *Ranunculus trichophyllus* Chaix., a freshwater submerged macrophyte. *Plant, Cell and Environment*, 22(2), 205–212. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00394.x>
- Riederer, M., Müller, C. 2006. *Biology of the plant cuticle*. Ames, Blackwell Publishing: 216-249.
- Schulze, E. D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. 2002. *Pflanzenökologie*. Heidelberg. Springer.
- 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>
- Šraj-Kržič, N., Germ, M., Urbanc-Berčič, O., Kuhar, U., Janauer, G. A., Gaberščik, A. 2007. The quality of the aquatic environment and macrophytes of karstic watercourses. *Plant Ecology*, 192(1), 107–118. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9230-4>

- Šraj-Kržič, N., Pongrac, P., Regvar, M., Gaberščik, A. 2009. Photon-harvesting efficiency and arbuscular mycorrhiza in amphibious plants. *Photosynthetica*, 47(1), 61–67. <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0011-x>
- van Veen, H., Sasidharan, R. 2021. Shape shifting by amphibious plants in dynamic hydrological niches. *New Phytologist*, 229(1), 79–84. <https://doi.org/10.1111/nph.16347>
- Voesenek, L. A. C. J., Colmer, T. D., Pierik, R., Millenaar, F. F., Peeters, A. J. M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 170(2), 213–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01692.x>
- Wanke, D. 2011. The ABA-mediated switch between submersed and emersed life-styles in aquatic macrophytes. *Journal of Plant Research*, 124(4), 467–475. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0434-x>
- Yin, L., Li, W., Madsen, T.V., Maberly, S.C., Bowes, G. 2017. Photosynthetic inorganic carbon acquisition in 30 freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 140, 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.05.002>