

Primarna proizvodnja rastlin – osnova delovanja ekosistema

Nik Ojdanič, Nataša Dolinar, Matej Holcar, Dragan Abram, Mateja Grašič, Alenka Gaberščik

Uvod

Večino primarne proizvodnje na zemeljski obli predstavlja energija Sonca, shranjena v organskih snoveh, ki nastajajo v procesu fotosinteze. Manjši del pa temelji na energiji kemijskih vezi in kemosintezi, katere nosilci so nekateri mikroorganizmi. Vsa energija, ki jo primarni proizvajalci privzamejo, prispeva k nastanku bruto primarne proizvodnje (PPb). Del energije rastline (oz. mikroorganizmi) porabijo za svoje vzdrževanje (dihanje oz. respiracijo, ΔR), ostanek pa omogoča nastanek oziroma prirast biomase, ki predstavlja neto primarno proizvodnjo (PPn) (Odum, 1971). PPn izračunamo po naslednji enačbi:

$$PPn = PPb - \Delta R \quad \dots(1)$$

Proizvodi fotosinteze so (1) ogljikovi hidrati, ki so univerzalni substrat, (2) kisik, ki je biološki oksidant in omogoča dihanje ter (3) energija kemijskih vezi, ki predstavlja vir energije za rastlino in druge organizme, zato je fotosinteza energijska in materialna osnova življenja na Zemlji (Odum in Barrett, 2005). Primarna proizvodnja se navadno izraža kot masa nastalih organskih snovi oz. masa ogljika. Če primarna proizvodnja presega potrebe rastline, se kopičijo založne snovi, ki jih kasneje rastline porabljajo glede na potrebe in strategijo vrste. Energija, ki jo nakopičijo rastline, prehaja po ekosistemu preko različnih ravni hranjenja (primarni producenti, rastlinojedi, mesojedi), kjer se vključuje v njihovo biomaso in se porablja za dihanje, v končni fazi pa jo v procesu razgradnje porabijo razkrojevalci. Hkrati z energijo po ekosistemu prehajajo tudi različna hranila, ki jih rastline pridobijo iz neživega okolja in jih uporabijo za izgradnjo svojega telesa. Izjeme so mesojedke (npr. *Drosera intermedia* Hayne), ki lahko hranila pridobijo tudi iz živali. Obseg primarne proizvodnje je zato parameter, ki odraža stanje oz. vitalnost rastlinskih združb. Odvisen je od posamezne rastlinske vrste in njenih prilagoditev, kot so velikost fotosinteze in listni indeks, dolžina rastne sezone ter okoljskih razmer (temperatura, padavine, dostopna hranila in prisotne motnje) (Chapin in sod., 2012).

Na presihajočem Cerkniškem jezeru je primarna proizvodnja razmeroma velika v primerjavi s stalnimi jezери, saj je pokritost z vegetacijo skoraj 100 % (Gaberščik in sod., 2003) (slika 1). Prispevek fitoplanktona k primarni proizvodnji je majhen, kar kažejo koncentracije klorofila *a* v vodi, ki so majhne in zelo variabilne (Kosi, 2002). V letih z visokim vodostajem v vegetacijski sezoni lahko k primarni proizvodnji precej prispevajo makroalge, kot so nitaste alge in parožnice (slika 2) in prave vodne rastline, kot so dristavci in rmanec. Parožnice v razmerah visokih pozno pomladanskih in poletnih vodostajev tvorijo obsežne sestoje na območju Rešeta in Zadnjega kraja, v bolj sušnih letih pa je njihova proizvodnja biomase majhna.

Globalne spremembe hidroloških razmer vse bolj ogrožajo različne vrste mokrišč. Težava so predvsem občasne nepričakovane skrajne spremembe, ki vplivajo na različne ravni ekosistema in njihovo delovanje (Cronk in Fennessy, 2001; Dolinar in sod., 2010a). Na presihajočem Cerkniškem jezeru so motnje zaradi sprememb vodostaja od nekdaj pglavitni dejavnik, ki vpliva na zgradbo in delovanje ekosistema, vključno s primarno proizvodnjo. Danes spremembe vodostajev postajajo vse skrajnejše in nepričakovane. Da bi ugotovili učinke teh sprememb, so bile na primeru modelne vrste navadnega trsta (*Phragmites australis*) izvedene raziskave vplivov teh

sprememb na primarno proizvodnjo vrste. Pri tem nas je zanimalo tudi, v katerih obdobjih v in izven vegetacijske sezone so skrajni vodostaji najbolj usodni za to vrsto. Raziskave so vključevale tudi vpliv na izgled (habitus) rastlin.



Slika 1: Na presihajočem Cerkniškem jezeru je pokritost z vegetacijo skoraj 100 %. Prevladujejo sestoji navadnega trsta (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (foto: Matej Blatnik).



Slika 2: V letih z visokim vodostajem se pogosto množično pojavijo parožnice (rod *Chara* L.), ki lahko tvorijo debele preproge. Ko voda odteče ostanejo na suhem in propadejo; levo – v vodi, desno – ko voda odteče (foto: Alenka Gaberšček).

V raziskavo sta bila vključena dva sestoja trsta, in sicer obrežni sestoj v bližini struge Stržena, kjer je voda večinoma prisotna celo leto (Gorenje Jezero), ter jezerski sestoj, ki je odmaknjen od struge Stržena, zaradi česar so spremembe vodostaja tam obsežnejše (Zadnji kraj). Na dveh različnih lokacijah je bila spremljana tudi dinamika rasti trsta glede na vodostaj. V rastnih sezonah med 2017 in 2021 pa je bila dinamika rasti navadnega trsta spremljana z uporabo tehnike daljinskega zaznavanja (Ojdanič in sod., 2023b).

Primarna proizvodnja navadnega trsta

Na presihajočem Cerkniskem jezeru je navadni trst izpostavljen nepredvidljivim okoljskim spremembam, ki so posledica naravnih motenj, povezanih s spremembami vodostaja. Spremembe vodostaja imajo lahko različne učinke. Valovanje in tokovi delujejo kot mehanska sila, ki lomi ali poškoduje poganjke, visoki vodostaji onemogočajo rast in razvoj listne površine trsta in motijo preskrbo koreninskega sistema s kisikom, izsuševanje pa povzroči pomanjkanje vode in hranil (Urbanc-Berčič in Gaberščik, 2001), kar močno vpliva na primarno proizvodnjo (Ojdanič in sod., 2023a). Letna neto nadzemna proizvodnja navadnega trsta naj bi bila od 3 do 15 % večja kot največja nadzemna biomasa, saj prihaja do izgub zaradi odmiranja poganjkov, odpadanja listov in prehranjevanja rastlinojedih živali. Podzemno proizvodnjo je mnogo težje ovrednotiti, saj korenine in korenike rastejo in odmirajo različno hitro in v različnih časovnih obdobjih, ter tudi zato, ker se snovi neprestano prenašajo med poganjki in korenikami (Asaeda in sod., 2006). Na primer, če je gladina vode spomladi visoka, se lahko shranjena hranila porabijo za hitro podaljševanje poganjkov, listi pa se ne razvijejo dokler so poganjki potopljeni (Schmieder in sod., 2004).

Na Cerkniskem jezeru je nadzemna biomasa navadnega trsta podobna nadzemni biomasi trsta, ki uspeva na severnejših mokriščih z razmeroma majhno primarno proizvodnjo (Thevs in sod., 2007). Izmerjene vrednosti na različnih lokacijah Cerkniskega jezera in v različnih letih so zelo raznolike in znašajo od 54 do 1605 g/m². Za Nežidersko jezero (Madžarska) navajajo povprečne vrednosti nadzemne biomase 1950 g/m², za jezero Comana (Romunija) 4165 g/m² in za jezero Tåkern (Švedska) 338 g/m² (Brix in sod., 2001) (preglednica 1).

Preglednica 1: Primarna proizvodnja različnih mokrišč ter primarna proizvodnja navadnega trsta (*Phragmites australis*), SM – suha masa.

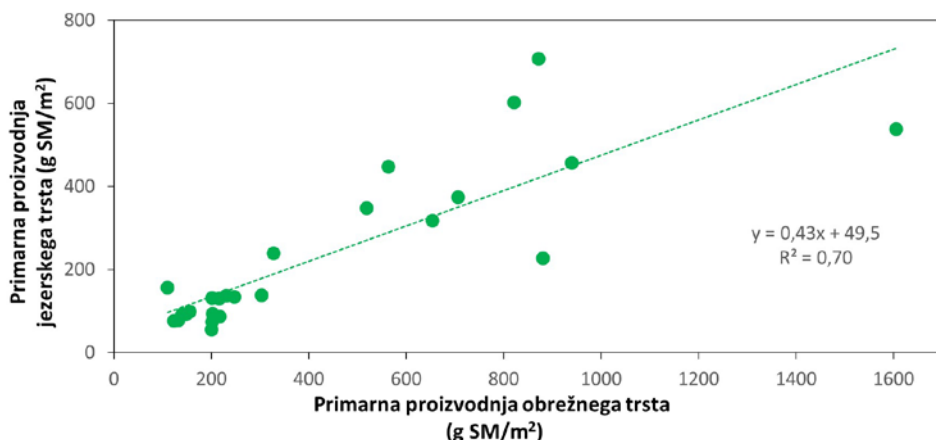
Tip mokrišča/vrsta	Nadzemna biomasa (g SM/m ² /leto)	Podzemna biomasa (g SM/m ² /leto)	Vir
Šotno barje S zemljepisne širine	100–2000		Mitsch in Gosselink, 2015
Sladkovodno mokrišče	900–5500		
Slano mokrišče	130–3700		
Mangrove	1270–5400		
<i>Phragmites australis</i>			
Nežidersko jezero (Madžarska)	1950 ± 792	2803 ± 987	Brix in sod., 2001
Delta Donave (Romunija)	2590 ± 230	4090 ± 757	
Jezero Comana (Romunija)	4165 ± 750	11178 ± 5694	
Jezero Tåkern (Švedska)	338 ± 53	4525 ± 1710	
Slotermeer (Nizozemska)	1305 ± 122	3577 ± 538	
Blejsko jezero (Slovenija)	1040	3640	Gaberščik-Kopušar in Martinčič, 1982
Cerkniško jezero (Slovenija)	331 ± 307*	2400**	

* Povprečna nadzemna biomasa (± SD) na različnih lokacijah v letih 1986, 1987, 1997 ter 2002–2023.

** Vzorčenje leta 2011 na Zadnjem kraju (Dolinar, 2013).

Primerjava med primarno proizvodnjo nadzemne biomase obrežnih in jezerskih sestojev na Cerkniskem jezeru je pokazala, da se produktivnost obeh sestojev zelo razlikuje (slika 3). Sestoji

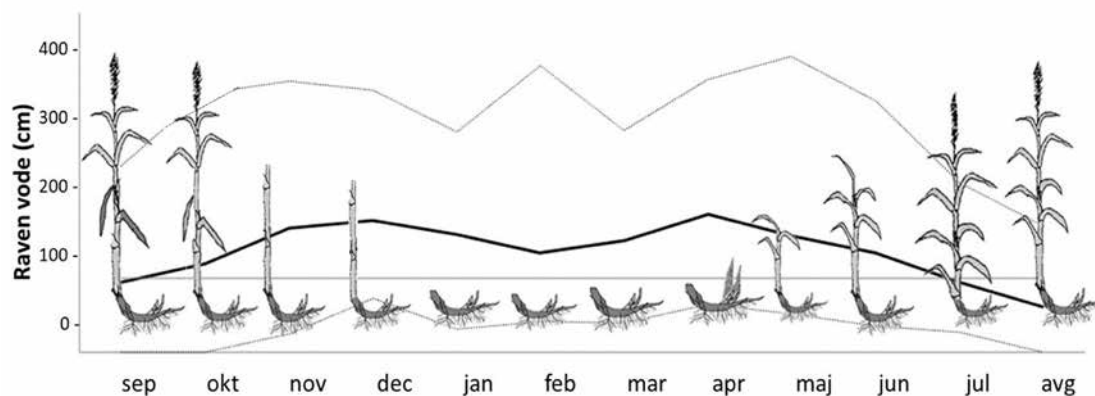
trsta na ožjem območju jezera imajo v povprečju za več kot polovico manjšo primarno proizvodnjo nadzemne biomase kot obrežni sestoji. To je posledica stalne dostopnosti vode (zaradi bližine vodotoka) za obrežne sestoje in skrajnosti vodostajev (poudarjenih sušnih obdobj in poplav) na ožjem območju jezera, delno pa tudi posledica zgradbe usedlin. vzdolž glavnega toka Stržena, ob katerem raste obrežni trst, je razmeroma globoka plast organskih tal, medtem ko je v osrednjem delu jezera večinoma plitva plast bolj ali manj mineralnih tal z manjšo sposobnostjo zadrževanja vode (Dolinar in sod., 2010b; Dolinar in Gaberšček, 2010). Howard (2010) poroča, da se različni genotipi navadnega trsta različno odzivajo na različna tla, saj nekateri bolje uspevajo na organskih, drugi pa na peščenih tleh.



Slika 3: Odnos med primarno proizvodnjo nadzemne biomase obrežnega (Gorenje Jezero) in jezerskega sestoja (Zadnji kraj). Primerjane so povprečne vrednosti v letih 1986, 1987, 1997 ter 2002-2023.

Dinamika rasti navadnega trsta

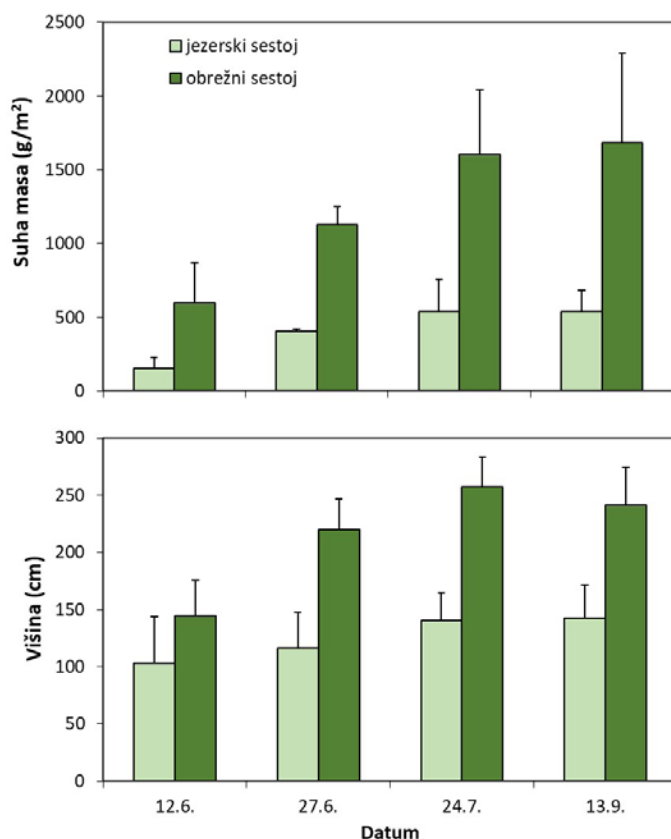
Za Cerkniško jezero je značilno, da trst svoj razvoj začne razmeroma pozno (Rudolf, 2008) pogosto, ko je jezero še poplavljeno (slika 4).



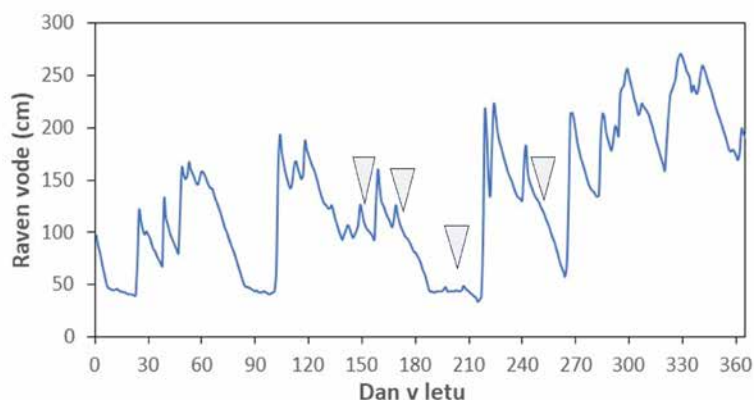
Slika 4: Shematski prikaz razvoja navadnega trsta od septembra, faze shranjevanja zalog v korenike, do avgusta, faze največje nadzemne biomase. S celo črto so prikazane mediane povprečnih mesečnih ravni vode, z zgornjo in spodnjo sivo prekinjeno črto pa največje in najmanjše vrednosti povprečnih mesečnih vodostajev na merilni postaji Gorenje Jezero od leta 1954 do leta 2010 (povzeto po Dolinar, 2013).

Po drugi strani pa v ugodnih razmerah lahko ostanejo rastline dejavne še pozno v jesen (Asaeda in sod., 2011). Začetek vegetacijske sezone na Cerkniškem jezeru je odvisen od višine vodostaja spomladi (Ojdanič in sod., 2023a; Ojdanič in sod., 2023b), sezona pa se večinoma zaključi v začetku jeseni, v kolikor sezone ne skrajšajo poznopoletne poplave. Ugodne razmere jeseni omogočijo shranjevanje zalog v korenike in uspešnejšo rast v poletnem času (Gaberščik in sod., 2020). Za hitro rast in razvoj navadnega trsta v spomladanskem času je ključnega pomena biomasa korenik, ki je odraz ustvarjenih zalog. Z večjo biomaso korenik je povezan večji bazalni premer mladih poganjkov (Mook in van der Toorn, 1985). Poganjki z večjim bazalnim premerom imajo več možnosti, da v mokrišču, ki je zalito z vodo, ostanejo nepoškodovani in razvijejo liste nad vodno gladino.

S poznavanjem dinamike naraščanja biomase in okoljskih razmer v sezoni lahko prepoznamo tiste ugodne in omejitvene dejavnike, ki najbolj spodbujajo ali zavirajo rast primarnih proizvajalcev (McCormick in sod., 2010). V mokriščih so to predvsem hidrološke značilnosti (Hudon in sod., 2005; Smith in Brock, 2006; Dolinar in sod., 2016; Gaberščik in sod., 2018; Ojdanič in sod., 2023a). V letu 2002 sta se tako jezerski kot tudi obrežni sesto razvijala postopno, vendar se je biomasa in višina trsta v sestojih močno razlikovala (slika 5). Hidrološke razmere (slika 6) kažejo kratkotrajno (dvotedensko) presahnitev na začetku rastne sezone, ki ji sledi hiter dvig vodne gladine, nato enomesečna presahnitev julija in ponoven hiter dvig vode v avgustu. Spremembe so bistveno večje na območju jezerskega sestoja v primerjavi z obrežnim sestojem, kar se odraža tudi v količini primarne proizvodnje in največjih razlikah v prirastku v juniju.



Slika 5: Dinamika nadzemne biomase in višine rastlin navadnega trsta v jezerskem in obrežnem sestoju v rastni sezoni leta 2002.



Slika 6: Dinamika ravni vode na postaji Stržen (Gorenje Jezero) v letu 2002. Čas merjenja primarne proizvodnje trsta je označen s puščicami (vir: ARSO).

Visoke temperature v jesenskem času lahko predstavljajo težavo, saj ob spletu različnih okoliščin izzovejo rast trsta po zaključku rastne sezone. Na sliki 7 vidimo mlade poganjke trsta, ki so se pojavili na nekaterih pokošenih rastiščih trsta konec oktobra 2007. Poganjki trsta, ki se razvijejo izven vegetacijske sezone, nimajo prihodnosti, saj njihov nadaljnji razvoj onemogočijo poznojesenske nizke temperature. To pomeni izgubo za rastlino, saj poganjki za rast porabijo dragocene založne snovi iz korenin in tako zmanjšajo potencial za rast v prihodnji rastni sezoni.



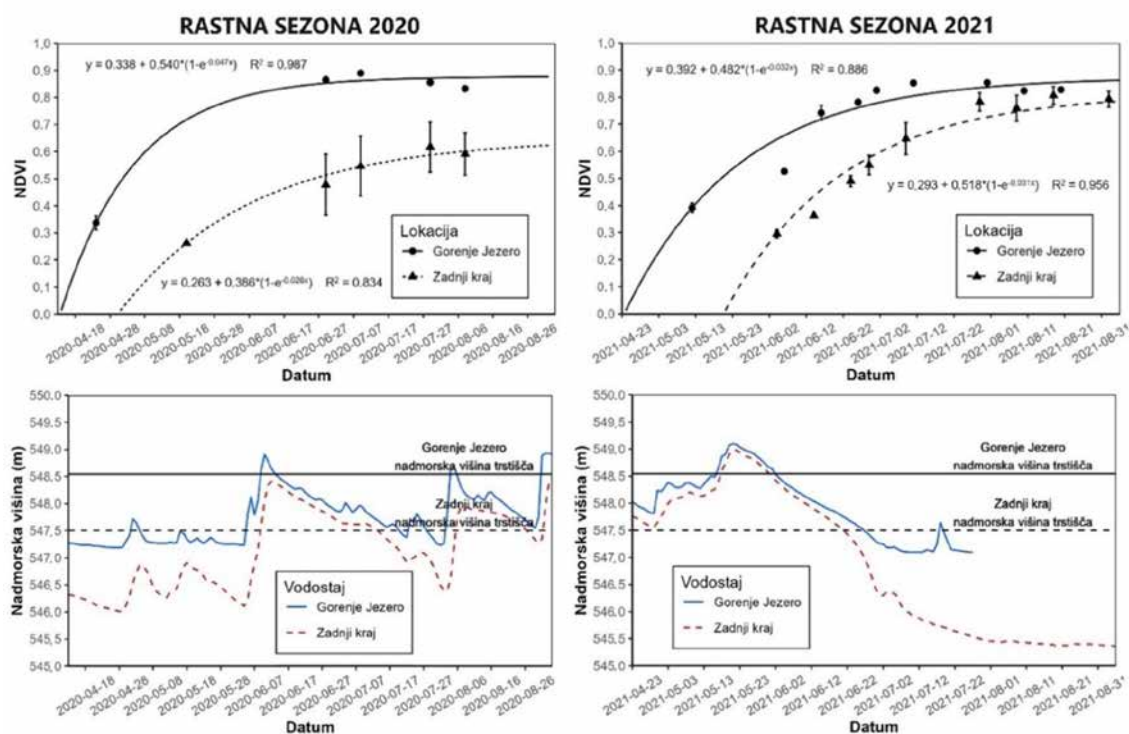
Slika 7: Mladi poganjki navadnega trsta, ki so se pojavili konec oktobra 2007 (foto: Alenka Gaberščik).

Dinamiko rasti navadnega trsta lahko spremljamo tudi z uporabo tehnik daljinskega zaznavanja. Analiza satelitskih posnetkov ter njihovih časovnih vrst je pogosto uporabljena metoda v

mokriščih, kjer so zaradi oddaljenosti in težje dostopnosti meritve na terenu otežene (Santini-Janin in sod., 2009; Kumar in Mutanga, 2017). Ojdanič in sod. (2023b) so rast navadnega trsta jezerskega sestoja pri Zadnjem kraju in obrežnega sestoja pri Gorenjem Jezeru spremljali z uporabo tehnik daljinskega zaznavanja v petletnem obdobju (2017–2021). Iz satelitskih posnetkov srednje visoke ločljivosti (Sentinel-2, GSD = 10 m) so izračunali vegetacijske indekse NDVI (normirani diferencialni vegetacijski indeks) od začetka rastne sezone ter do vrhunca rastne sezone. NDVI temelji na razmerju med odbito bližnjo infrardečo svetlobo (NIR) in rdečo svetlobo (R) in ga izračunamo po enačbi:

$$NDVI = \frac{(NIR - R)}{(NIR + R)} \quad \dots(2)$$

Zaradi vsebnosti klorofila vegetacija dobro absorbira rdečo svetlobo, medtem ko zaradi celične zgradbe intenzivno odbija bližnjo infrardečo svetlobo. NDVI se tako uporablja za oceno biomase rastlinskega pokrova (Yan in sod., 2022), spremljanje produktivnosti (Vicente-Serrano in sod., 2016), zaznavanje rastlinskega stresa (Chávez in sod., 2016) in oceno vodnega potenciala listov (Dong in sod., 2021). Vrednosti NDVI se hkrati z razvojem rastlin večajo, kar omogoča spremljanje rasti (Pan in sod., 2015; Tóth, 2018). V rastni sezoni 2021 je bil jezerski sestoj dlje časa zalit v primerjavi z obrežnim sestojem (slika 8).



Slika 8: Model rasti do nasičenja na podlagi NDVI vrednosti za jezerski in obrežni sestoj v rastnih sezonah 2020 in 2021. Spodnji del slike predstavlja nadmorske višine jezerskega in obrežnega trstišča ter njun obseg zalitosti (povzeto po Ojdanič in sod., 2023b).

Zaradi daljše zalitosti je rastna krivulja jezerskega sestoja zamaknjena, kar kaže na to, da se vegetacijska sezona obrežnega trstišča začne hitreje. Jezerski navadni trst je začel rasti 30. maja, 28 dni kasneje kot obrežni navadni trst (Ojdanič in sod., 2023b). NDVI vrednosti, ki so na območju Cerkniškega jezera med 0 in 0,2, pomenijo odsotnost rastlin. Vrednosti med 0,2 in 0,4 predstavljajo začetek rasti navadnega trsta. Končne vrednosti NDVI ob vrhuncu rastne sezone,

ki so nad 0,7, predstavljajo zdrava vitalna trstišča. V rastni sezoni 2021 v vrhuncu rastne sezone ni bilo večjih razlik, kar pomeni, da sta bili obe trstišči vitalni. V začetku rastne sezone 2020 je bil vodostaj na obeh lokacijah nizek, vendar je obrežni trst pri Gorenjem Jezeru kljub temu hitreje začel vegetacijsko sezono (slika 8). V mesecu juniju je zaradi povečane količine padavin vodostaj na obeh lokacijah narasel. Jezersko trstišče je bilo večino julija zalito, medtem ko je bilo obrežno trstišče zaradi večje nadmorske višine zalito le nekaj dni. Atipičen dvig vodostaja v začetku poletja ni vplival na vitalnost obrežnega trstišča, saj so vrednosti NDVI velike (med 0,8 in 0,9). NDVI vrednosti jezerskega trstišča so bile bistveno manjše, kar nakazuje slabše stanje trstišča.

Vpliv okoljskih dejavnikov na proizvodne parametre navadnega trsta

Vpliv povprečnih mesečnih vodostajev in temperatur

Dolarin in sod. (2016) so ugotavljali povezavo med mesečnimi vodostaji, temperaturo in produktivnostjo (nadzemno biomaso) trsta v letih 1986, 1987, 1997, ter od leta 2002 do 2015 v jezerskem in obrežnem sestoju. Ugotovili so tesne povezave med biomaso in vodostajem jeseni predhodnega leta in spomladi tekočega leta, predvsem na jezerski lokaciji. Trst na območju jezera, ki je izpostavljen izrazitim sušam in poplavam, je posebej občutljiv na visoko raven vode na začetku in na koncu rastne sezone in je v manjši meri odvisen od temperatur, medtem ko je obrežni trst, ki ima vseskozi nemoteno preskrbo z vodo, v večji meri odvisen od temperature. Ugodne temperature (skupaj z zadostno količino vode) so pomembne predvsem ob koncu rastne sezone, ko se v koreninah kopičijo zaloge. Trst ima konservativen način rabe proizvodov fotosinteze (asimilatov) in je ob ugodnih razmerah lahko jeseni še dolgo fotosintezno dejaven ter kopiči rezervne snovi v podzemnih organih (Larcher, 2003). Jeseni nakopičene zaloge zagotavljajo energijo za hiter razvoj spomladi v primeru nizke ravni vode in visokih temperatur. V kolikor pa je raven vode visoka, pa trst shranjena hranila porabi za hitro podaljševanje poganjkov, da ti čimprej dosežejo vodno gladino, saj se na potopljenem delu poganjkov listi ne razvijejo. Ob koncu sezone je asimilacijska površina manjša kot običajno in rastlina lahko shrani manj asimilatov.

Podobne rezultate so dale tudi kasnejše analize z daljšimi nizi podatkov (Gaberščik in sod., 2020). Pokazale so močnejše in številnejše večinoma negativne korelacije z vodostaji v primeru jezerskega trsta. Na produktivnost so najbolj vplivali vodostaji oktobra in novembra predhodnega leta ter vodostaji maja in junija v tekočem letu. Maj in junij sta bila tudi najvplivnejša meseca glede temperature zraka. V obrežnem sestoju sta bila bazalni premer rastlin in višina rastlin pozitivno povezana z višino vode in negativno s temperaturo zraka, vodostaj decembra in januarja pa je bil negativno povezan s številom internodijev. Spremembe vodostaja predstavljajo fizično silo, ki lahko zlomi posušena stebila trsta, ki ob višjih vodostajih služijo za pasivno prezračevanje koreninskega sistema (Armstrong in Armstrong, 1990; Afreen in sod., 2007). Posebno težavo spremembe vodostaja predstavljajo v zimskem času, ko je jezero zamrznjeno (slika 9) in se led ob upadanju (spreminjanju) vodne gladine lomi in pri tem poškoduje v led ujete rastline. Zlomljena in poškodovana stebila predstavljajo omejitev za rastline v spomladanskem času, saj je prezračevanje koreninskega sistema preko stebel moteno, posebej, če je raven vode visoka. Jezerski trst je zaradi presihanja pogosto izpostavljen tudi dolgotrajnim sušnim obdobjem, na kar se odzove z zmanjšanjem listne površine in s povečano učinkovitostjo rabe vode (Pagter in sod., 2005). To potrjuje negativna korelacija med vodostajem in številom listov v juniju in juliju (Gaberščik in sod., 2020).



Slika 9: Jezero v ledenem oklepu (foto: Matej Blatnik).

V obdobju od leta 2007 do 2021 so bile poleg meritev produktivnosti opravljene tudi meritve značilnosti habitusa (bazalni diameter, višina, listna masa, masa stebela z listnimi nožnicami in cvetovi), gostote rastlin ter deleža cvetočih rastlin jezerskega in obrežnega trsta. Primerjava merjenih parametrov na obeh lokacijah je pokazala značilne razlike. Rastline z obrežnega rastišča so v povprečju višje in težje, pa tudi gostota rastlin na tem rastišču je večja (preglednica 2). Kot smo že omenili, je poglobljena razlika med obema lokacijama vodni režim, ki ga na Gorenjem Jezeru (obrežni sestoj) zaznamuje bližina vodotoka Stržen, ki zagotavlja stalno prisotnost hiporeične vode.

Preglednica 2: Povprečne vrednosti in standardne deviacije rastnih parametrov navadnega trsta iz jezerskega (Zadnji kraj) in obrežnega (Gorenje Jezero) sestoj v obdobju od leta 2007 do 2021.

Parameter	Jezerski sestoj trsta	Obrežni sestoj trsta	p-vrednost
Višina (cm)	148,0 ± 30,6	183,3 ± 26,5	≤0,001
Bazalni premer stebela (mm)	5,2 ± 1,0	5,1 ± 0,8	nz
Število internodijev na rastlino (n)	16,3 ± 1,7	16,0 ± 1,7	nz
Število listov na rastlino (n)	9,5 ± 3,2	9,9 ± 2,4	nz
Število rastlin (n)	50,4 ± 20,9	64,9 ± 26,4	≤0,001
Biomasa listov (g/m ²)	105,3 ± 46,8	159,3 ± 72,4	≤0,001
Biomasa stebel (g/m ²)	338,7 ± 192,4	619,6 ± 270,7	≤0,001
Cvetoče rastline (%)	47,6 ± 26,6	58,7 ± 18,1	≤0,05

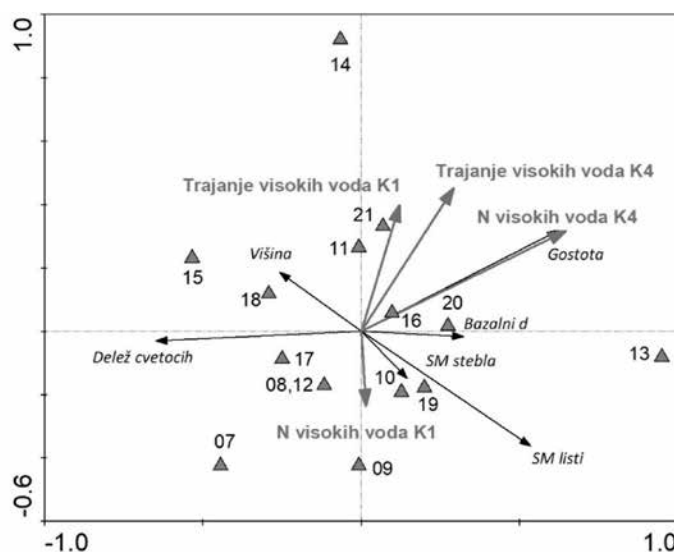
* nz – ni statistično značilnih razlik (Mann-Whitney test).

V Zadnjem kraju (jezerski sestoj), ki je približno 1 km oddaljen od Stržena, je površinska voda v povprečju prisotna le 9–10 mesecev na leto. V sušnem obdobju, ki običajno nastopi poleti, se podtalnica lahko spusti več metrov pod površje (Kranjc, 2002). Različne razmere vplivajo tudi na funkcionalne lastnosti trsta. Raziskava, ki so jo objavili Li in sod. (2014), je pokazala, da se funkcionalne lastnosti listov in korenin vodnega in kopenskega trsta lahko močno razlikujejo, kar lahko vpliva na njihove strategije pridobivanja virov. Pokazali so tudi, da kopenski trst raste počasneje, vendar je bolj odporen na neugodne okoljske razmere.

Vpliv skrajnih vodostajev

Ojdanič in sod. (2023a) so opravili analizo vpliva skrajnih (najvišjih in najnižjih) vodostajev in temperatur na merjene parametre. V ta namen so leto razdelili na štiri četrletja. Za vsak vzorec so upoštevali okoljske podatke (vodostaje) iz četrtega četrletja prejšnjega leta, ki bi lahko vplivali na kopičenje rezerv v koreninah trsta, ter obdobja prvega (obdobje neaktivnosti), drugega (čas vegetativne rasti) in tretjega četrletja (obdobje razvoja razmnoževanih organov) v tekočem letu. Raziskali so vpliv pogostosti in trajanja skrajnih vodostajev v posameznih četrletjih, in sicer visokih voda (ki so opredeljene kot vodostaji nad mejo običajnih poplav (Gaberščik in sod., 2018) in skrajno nizkih voda, ko se je gladina vode v Strženu na merilni postaji Gorenje Jezero znižala pod 50 cm vsaj za en teden. Redundantna analiza odnosov med okoljskimi parametri ter parametri produktivnosti in habitusa trsta so tako kot že predhodne raziskave vpliva povprečnih vodostajev pokazale, da so za jezerski sestoj pomembni parametri visokega vodostaja v četrtem četrletju prejšnjega leta, medtem ko so bili za obrežni sestoj pomembni parametri prvega četrletja tekočega leta. Pogostost in trajanje skrajnih (najvišjih in najnižjih) vodostajev so imeli večji pojasnjevalni potencial kot povprečne vrednosti teh parametrov. Imeli so tudi večji pojasnjevalni potencial za jezerski trst v Zadnjem kraju v primerjavi z obrežnim trstom na Gorenjem Jezeru. Spremenljivke visokega vodostaja so pojasnile 60 % variance parametrov produktivnosti jezerskega sestoja in 21 % variance parametrov produktivnosti obrežnega sestoja. Za parametre nizkega vodostaja je bila pojasnjena varianca 51 oz. 24 %. Temperature so pojasnile majhen delež variance.

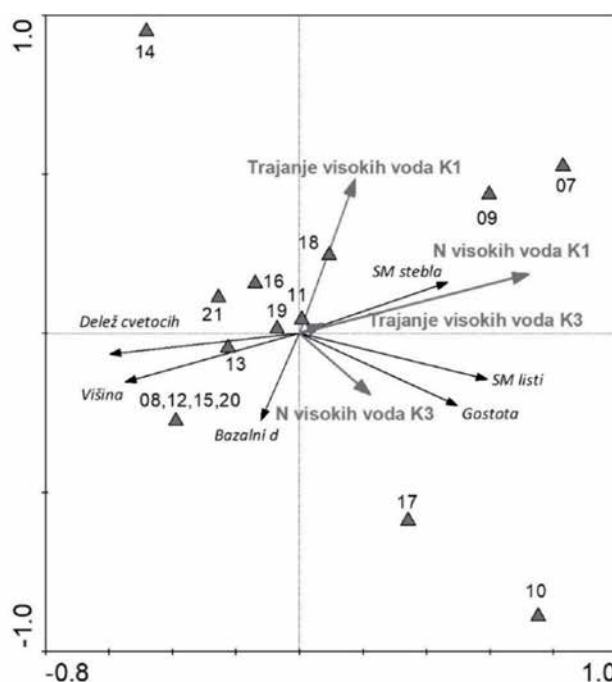
V pričujočem prispevku predstavljamo grafične rezultate redundantne analize (RDA), v kateri smo se osredotočili na odnos med merjenimi ravnimi parametri trsta v jezerskem in obrežnem sestoju ter pogostostjo in trajanjem skrajno visokih in skrajno nizkih vodostajev v posameznem četrletju leta. V primeru jezerskega sestoja (slika 10) je raziskava pokazala, da pogostost pojavljanja skrajno visokih vodostajev in njihovo trajanje v četrtem četrletju razložita 12 in 11 % variabilnosti ravnih parametrov. Isti spremenljivki v prvem četrletju tekočega leta še dodatno razložita 5 % variabilnosti.



Slika 10: RDA graf, ki prikazuje povezavo med ravnimi parametri trsta in trajanjem ter pogostostjo skrajno visokih vodostajev v jezerskem sestoju (Zadnji kraj) v obdobju od 2007 do 2021. Trikotniki označujejo različna leta, odebeljeni vektorji neodvisne spremenljivke, tanjši vektorji pa odvisne spremenljivke. K – četrletje (kvartil), N – frekvenca pojavljanja, SM – suha masa, d – premer, Gostota – gostota poganjkov.

Pogostost pojavljanja skrajno visokih vodostajev in njihovo trajanje v četrtem četrletju je v pozitivnem odnosu z gostoto rastlin in v negativnem odnosu z deležem cvetočih rastlin. Valovanje in skrajne poplave lahko polomijo stebila in poškodujejo apikalne meristeme (Mook in van der Toorn, 1985). V sezonah, ki sledijo takim dogodkom, se lahko pojavijo številnejši novi poganjki (Čuda in sod., 2021), pri katerih pa je navadno povprečni bazalni premer manjši. V zelo ugodnih razmerah se lahko pojavi tudi močna medvrstna kompeticija, ki negativno vpliva na majhne in pozno zrasle poganjke ter cvetenje rastlin (Haslam, 1970).

Odnos med merjenimi parametri trsta v obrežnem sestoju ter pogostostjo in trajanjem skrajno visokih vodostajev v posameznem četrletju leta je predstavljen na sliki 11.



Slika 11: RDA graf, ki prikazuje povezavo med rastnimi parametri in trajanjem ter pogostostjo skrajno visokih vodostajev v obrežnem sestoju (Dolenje Jezero) v obdobju od 2007 do 2021. Trikotniki označujejo različna leta, odebeljeni vektorji neodvisne spremenljivke, tanjši vektorji pa odvisne spremenljivke. K – četrletje (kvartil), N – frekvenca pojavljanja, SM – suha masa, d – premer, Gostota – gostota poganjkov.

Redundančna analiza je pokazala, da pogostost pojavljanja skrajno visokih vodostajev in njihovo trajanje v prvem četrletju razložita 15 in 10 % variabilnosti rastnih parametrov, isti spremenljivki v tretjem četrletju pa še dodatnih 5 in 3 %. Vektor Trajanje skrajno visokih vodostajev v prvem četrletju kaže v nasprotno smer od vektorja Bazalni diameter, vektor Pogostost skrajno visokih vodostajev v prvem četrletju pa v nasprotno smer od vektorja Višina rastlin. Vektorja, ki opredeljujeta visoke vode v tretjem četrletju (v reproduktivni fazi), sta v negativnem odnosu z deležem cvetočih rastlin in v pozitivnem odnosu z gostoto rastlin. Oboje je verjetno povezano s poškodovanostjo poganjkov zaradi visoke vode, sprememb vodostaja, občasno pa tudi valovanja.

Redundančna analiza, v kateri smo ugotavljali odnos med merjenimi parametri trsta ter pogostostjo in trajanjem skrajno nizkih vodostajev v posameznem četrletju leta v jezerskem sestoju na Zadnjem Kraju, je pokazala predvsem vpliv pogostosti izsuševanja. Največjo težavo predstavlja večkratno izsuševanje v tretjem četrletju, ki razloži 15 % variabilnosti merjenih parame-

trov, medtem ko pogostost izsuševanja v prvem in četrtem četrletju razložita dodatnih 7 in 4 % variabilnosti merjenih parametrov. Vektor Pogostost nizkih vodostajev v tretjem četrletju kaže v nasprotno smer od vektorja Višina in delež cvetočih rastlin, medtem ko vektor Pogostost nizkih vodostajev v prvem četrletju kaže v nasprotno smer od vektorjev Bazalni premer in Go-stota rastlin.

Redundančna analiza, v kateri smo ugotavljali odnos med merjenimi parametri trsta ter pogostostjo in trajanjem skrajno nizkih vodostajev v posameznem četrletju leta v obrežnem sestoju na Gorenjem Jezeru, je pokazal predvsem vpliv trajanja in pogostosti nizkih vodostajev v četrtem četrletju predhodnega leta (ki razložita 6 in 11 % variabilnosti merjenih parametrov) in pogostosti nizkih vodostajev v tretjem četrletju tekočega leta (ki razloži 9 % variabilnosti merjenih parametrov). Pogostost nizkih vodostajev je povezana s spremembami vodostaja, ki na rastline delujejo kot stresni dejavnik in motnja (Larcher, 2003).

Če povzamemo rezultate analiz vpliva skrajnih vodostajev na oba sestoja, lahko ugotovimo, da tudi skrajno visoki vodostaji predstavljajo težavo za jezerski sestoj predvsem v zadnjem četrletju preteklega leta, za obrežni sestoj pa v prvem četrletju tekočega leta. Skrajno nizki vodostaji so bolj vplivali na proizvodne parametre jezerskega trsta v primerjavi z obrežnim trstom, medtem ko je bil vpliv na lastnosti poganjkov večji v obrežnem sestoju. Spremembe vodne gladine, ki so izrazitejše v Zadnjem kraju, dodatno negativno vplivajo na rastline, čeprav je trst dobro prilagojen na takšne razmere, saj dobro raste v razmeroma globoki vodi, prenese pa lahko tudi pomanjkanje vode (Pagter in sod., 2005). Kljub tej prožnosti na primarno proizvodnjo trsta vplivajo že majhne spremembe vodnega režima. Ob povečanju vodne gladine z 10 na 20 cm je bilo ugotovljeno znatno zmanjšanje biomase in dolžine poganjkov (Hellings in Gallagher, 1992). Vretare in sod. (2001), ki so proučevali rast trsta v različno globoki vodi, so poročali, da so imele rastline, ki so se začele razvijati v 70 cm globoki vodi, manj poganjkov, ki so bili višji, razmerje med nadzemno in podzemno biomaso pa je bilo razmeroma visoko. White in Ganf (2002) pa poročata, da hitre spremembe vodne gladine lahko vplivajo na vitalnost trsta tudi zaradi zmanjšane prenosa kisika v rizosfero ob poplavih. Skrajno in hitro naraščanje vodostaja vodi do podobnih posledic kot skrajno in hitro izsuševanje, še posebej, če do hitrega naraščanja pride po zelo nizkih vodostajih (Zohary in Ostrovsky, 2011). Raven podtalnice pa vpliva tudi na obliko, koncentracijo in razpoložljivost hranil v porni vodi rizosfere navadnega trsta in s tem na vitalnost korenin (Urbanc-Berčič in Gaberšček, 2001).

Rezultati analiz medsebojne povezanosti med hidrološkimi razmerami mokrišča in proizvodnimi lastnostmi trsta kažejo, da lahko ekohidrološki pristop zagotovi podlago za uspešno upravljanje mokrišč, kjer prevladuje trst.

Zaključek

Primarna proizvodnja je parameter, ki odraža vitalnost rastlinskih združb. Na presihajočem Cerkniškem jezeru je primarna proizvodnja razmeroma velika v primerjavi s stalnimi jezери, saj je pokritost z vegetacijo skoraj 100 %. Navadni trst pomembno prispeva k nadzemni biomas. Njegova nadzemna biomasa je primerljiva z nadzemno biomaso severnejših trstišč z razmeroma majhno primarno proizvodnjo. Primerjava primarne proizvodnje nadzemne biomase obrežnih in jezerskih sestojev na Cerkniškem jezeru je pokazala, da imajo sestoji trsta na ožjem območju jezera v povprečju za več kot polovico manjšo primarno proizvodnjo kot obrežni sestoji. S sledenjem sezonske dinamike prirasta biomase in razmer v okolju lahko prepoznamo ugodne in

omejitvene dejavnike v času razvoja trsta. V letu 2002 sta se tako jezerski kot tudi obrežni sestoj razvijala postopno, vendar se je biomasa in višina trsta med sestojema močno razlikovala, kar je bila posledica spreminjanja vodostaja. Dinamiko rasti navadnega trsta lahko spremljamo tudi z uporabo tehnik daljinskega zaznavanja. Vrednosti NDVI se hkrati z razvojem rastlin večajo, kar omogoča spremljanje rasti. V rastni sezoni 2021 je bil jezerski sestoj dlje časa zalit v primerjavi z obrežnim sestojem. Zaradi daljše zalitosti je rastna krivulja jezerskega sestoja zamaknjena, kar nakazuje na to, da se vegetacijska sezona obrežnega trstišča začne prej. Raziskave povezanosti med mesečnimi vodostaji, temperaturo in produktivnostjo so pokazale, da je jezerski sestoj posebej občutljiv na visoko raven vode na začetku in na koncu rastne sezone in da je v manjši meri odvisen od temperatur, medtem ko je obrežni trst, ki ima vseskozi nemoteno preskrbo z vodo, v večji meri odvisen od temperature. Ugodne temperature skupaj z zadostno količino vode so pomembne predvsem ob koncu rastne sezone, ko se v koreninah kopičijo zaloge. Rezultati analize vpliva skrajnih vodostajev na oba sestoja so pokazali, da visoki vodostaji predstavljajo težavo za jezerski sestoj predvsem v zadnjem četrtletju preteklega leta, za obrežni sestoj pa v prvem četrtletju tekočega leta. Skrajno nizki vodostaji so bolj vplivali na proizvodne parametre jezerskega trsta v primerjavi z obrežnim trstom, medtem ko je bil vpliv na lastnosti poganjkov večji v obrežnem sestoju. Rezultati analiz medsebojne povezanosti med hidrološkimi razmerami mokrišča in proizvodnimi lastnostmi trsta kažejo, da lahko ekohidrološki pristop zagotovi podlago za uspešno upravljanje mokrišč, kjer prevladuje navadni trst.

Summary

Primary production – the basis of ecosystem functioning

Most of the Earth's primary production is based on solar energy stored in the organic matter produced by photosynthesis. A smaller part is based on chemosynthesis, carried out by some microorganisms. All the energy taken up by primary producers represents gross primary production. Part of the energy is used by plants (or microorganisms) for their maintenance, and the remainder is net primary production. The products of photosynthesis are carbohydrates, which are the universal substrate for organisms, oxygen, which is a biological oxidant that enables respiration, and chemically bound energy, which is the source of energy for other organisms. Primary production is usually expressed as mass of organic matter or carbon mass produced. The primary production of the intermittent Lake Cerknica is relatively high compared to permanent lakes, while it is rather low compared to some other wetlands. The contribution of phytoplankton to this primary production is relatively low and variable. Macroalgae, such as filamentous algae and stoneworts, may have a higher contribution. Especially the latter can form extensive stands in the area of Rešeto and Zadnji kraj in years with high water levels, while in the drier years their biomass production is low. Global changes significantly affect hydrological conditions in wetlands. In the intermittent Lake Cerknica, disturbances due to water level fluctuations have always been a major factor affecting the structure and functioning of the ecosystem, including primary production. Nowadays, changes in water levels are becoming more extreme. Therefore, we used common reed (*Phragmites australis*) as model species to investigate how these changes affect the production of the species. We compared two reed stands, a riparian stand thriving in the vicinity of the Stržen riverbed, where water is mostly present throughout the whole year, and a lake stand, where water level changes are more extensive.

The estimated aboveground biomass of common reed in Lake Cerknica is similar to that of reeds from northern wetlands. Values measured at different locations and in different years were

very variable, ranging from 54 to 1605 g/m². The comparison between the primary production of the riparian and lake stands showed that the productivity of these stands is very different. On average, primary production of riparian stands is twice as high as that of the lake stands. This is due to the permanent availability of water (due to the proximity of the watercourse) for the riparian stands and extreme water level fluctuations in the lake area. The rhizome biomass in autumn is crucial for the rapid growth and development of common reed in spring, as data from literature show that a larger basal diameter of young shoots is associated with a larger rhizome biomass. Shoots with a larger basal diameter are more likely to resist disturbances and develop leaves above the water surface when water level is high. In Lake Cerknica, reed development starts relatively late, at the beginning of May, and depends on water level in the second quartile of the year. Under favourable conditions, plants can remain active well into late autumn, over by October, unless the season is shortened by late summer flooding. This activity supports the accumulation of assimilates in the rhizomes, which creates the basis for reed growth in the next vegetative period.

The analysis of the relationship between monthly water levels and productivity in the years 1986, 1987, 1997, and from 2002 to 2015 in the lake and riparian stands confirmed the importance of water levels in autumn of the previous growing season and in spring, especially at the lake site. Reeds at the lake area, which are exposed to pronounced droughts and floods, were particularly sensitive to high water levels at the beginning and at the end of the growing season and to a lesser extent to temperature, whereas the characteristics of the riparian reeds, which have permanent water supply throughout the growing season, were more temperature-dependent. Reeds display a conservative way of how they use photosynthetic products, and, under favourable conditions, they can remain photosynthetically active for a long time in autumn, accumulating reserves in underground organs.

For the period from 2007 to 2019, different reed parameters were related to mean monthly water levels and air temperatures for the two stands. Stronger and more numerous mostly negative correlations were found in the case of lake reed stand. Water level in December and January was negatively related with the number of internodes, as water level fluctuations represent a physical force that can break dead reed stems that serve to passively aerate the root system at higher water levels. It can have negative consequences for reed development in spring if the water levels are high. Lake reed is often subjected to prolonged dry periods and responds by reducing leaf area and increasing water use efficiency.

In 2023 the analysis of the effects of extreme and maximum and minimum water levels and temperatures on the measured productivity parameters was performed. For this purpose, one year was divided into four quartiles. For each sample, extreme temperatures and water levels from the fourth quartile of the previous year, which could have influenced the accumulation of reserves in the roots of the reed, and the periods of the first (period of inactivity), second (period of vegetative growth), and third quartiles (period of development of reproductive organs) of the current year were considered. High water level variables explained 60% of the variance of the productivity parameters of the lake stand and 21% of the variance of the productivity parameters of the riparian stand. Low water level parameters explained 51 and 24% of the variance, respectively. Temperature extremes explained a small proportion of the variance.

When we considered only the duration and frequency of extreme water events, the analyses of the two stands revealed that high water levels present a problem for the lake stand mainly in the last quartile of the previous year, while for the riparian stand, they are problematic in

the first quartile of the current year. Extremely low water levels also had a greater impact on the parameters of the lake stand compared to the riparian stand, while the impact on shoot characteristics was greater in the riparian stand. Changes in water level, which are more pronounced in the lake stand, have a further negative effect on the plants, although reed can be well adapted to such conditions, as it thrives well in relatively deep water and is able to withstand water deficit. Despite this resilience, even small changes in the water regime exert an effect on primary production of the reed. Soil water content may also influence the form, concentration, and availability of nutrients in the pore water of the rhizosphere of common reed, and thus reed vitality.

The results of the analyses of the relationships between wetland hydrology and reed production characteristics suggest that an ecohydrological approach can provide the basis for successful management of reed-dominated wetlands.

Zahvala

Raziskave je finančno podprla Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije preko programa Biologija rastlin P1-0212, preko financiranja mladih raziskovalcev 28500, 39096 in 55856 ter projekta eLTER – European Long-Term Ecosystem and Socio-Ecological Research Infrastructure, ki ga financira Evropska komisija.

Viri

- Afreen, F., Zobayed, S., Armstrong, J., Armstrong, W. 2007. Pressure gradients along whole culms and leaf sheaths, and other aspects of humidity-induced gas transport in *Phragmites australis*. *Journal of Experimental Botany*, 58(7), 1651–1662. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm017>
- Armstrong, J., Armstrong, W. 1990. Light-enhanced convective throughflow increases oxygenation in rhizomes and rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *New Phytologist*, 114(1), 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00382.x>
- Asaeda, T., Baniya, M. B., Rashid, M. H. 2011. Effect of floods on the growth of *Phragmites japonica* on the sediment bar of regulated rivers: a modelling approach. *International Journal of River Basin Management*, 9(3–4), 211–220. <https://doi.org/10.1080/15715124.2011.613837>
- Asaeda, T., Manatunge, J., Roberts, J., Hai, D. N. 2006. Seasonal dynamics of resource translocation between the aboveground organs and age-specific rhizome segments of *Phragmites australis*. *Environmental and Experimental Botany*, 57(1–2), 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.03.006>
- Brix, H., Sorrell, B. K., Lorenzen, B. 2001. Are *Phragmites*-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases? *Aquatic Botany*, 69(2–4), 313–324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00145-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00145-0)
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Vitousek, P. M. 2012. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (2nd edition). Springer Science+Business Media. 529 str.
- Chávez, R. O., Clevers, J. G. P. W., Decuyper, M., de Bruin, S., Herold, M. 2016. 50 years of water extraction in the Pampa del Tamarugal basin: Can *Prosopis tamarugo* trees survive in the hyper-arid Atacama Desert (Northern Chile)? *Journal of Arid Environments*, 124, 292–303. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.007>
- Cronk, J. K., Fennessy, M. S. 2001. *Wetland Plants* (1st edition). Boca Raton. CRC Press. 482 str. <https://doi.org/10.1201/9781420032925>

- Čuda, J., Skálová, H., Meyerson, L. A., Pyšek, P. 2021. Regeneration of *Phragmites australis* from rhizome and culm fragments. *Preslia*, 93(3), 237–254. <https://doi.org/10.23855/preslia.2021.237>
- Dolinar, N. 2013. Primarna proizvodnja, razgradnja in glivna kolonizacija izbranih rastlinskih vrst na presihajočem Cerkniškem jezeru: doktorska disertacija [Doctoral dissertation]. Ljubljana. Univerza v Ljubljani. Biotehniška fakulteta. 102 str.
- Dolinar, N., Gaberščik, A. 2010. Mycorrhizal colonization and growth of *Phragmites australis* in an intermittent wetland. *Aquatic Botany*, 93(2), 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.03.012>
- 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. 2010a. 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>
- Dolinar, N., Šraj, N., Pongrac, P., Regvar, M., Gaberščik, A. 2010b. The Presence of Mycorrhiza in Different Habitats of an Intermittent Aquatic Ecosystem. V *Water and Nutrient Management in Natural and Constructed Wetlands* (pp. 299–308). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9585-5_22
- Dong, X., Peng, B., Sieckenius, S., Raman, R., Conley, M. M., Leskovar, D. I. 2021. Leaf water potential of field crops estimated using NDVI in ground-based remote sensing—opportunities to increase prediction precision. *PeerJ*, 9, e12005. <https://doi.org/10.7717/peerj.12005>
- Gaberščik, A., Grašič, M., Abram, D., Zelnik, I. 2020. Water level fluctuations and air temperatures affect common reed habitus and productivity in an intermittent wetland ecosystem. *Water (Switzerland)*, 12(10). <https://doi.org/10.3390/w12102806>
- Gaberščik-Kopušar, A., Martinčič, A. 1982. Produktivnost vrste *Phragmites australis* Trin. na Blejskem jezeru. *Biološki Vestnik*, 30(1), 25–44.
- Gaberščik, A., Krek, J. L., Zelnik, I. 2018. Habitat diversity along a hydrological gradient in a complex wetland 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>
- Haslam, S. M. 1970. The development of the annual population in *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany*, 34, 571–591.
- Hellings, S. E., Gallagher, J. L. 1992. The effects of salinity and flooding on *Phragmites australis*. *The Journal of Applied Ecology*, 29(1), 41. <https://doi.org/10.2307/2404345>
- Howard, R. J. 2010. Intraspecific variation in growth of marsh macrophytes in response to salinity and soil type: Implications for Wetland Restoration. *Estuaries and Coasts*, 33(1), 127–138. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9227-z>
- Hudon, C., Gagnon, P., Jean, M. 2005. Hydrological factors controlling the spread of common reed (*Phragmites australis*) in the St. Lawrence River (Québec, Canada). *Écoscience*, 12(3), 347–357. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-347.1>
- Kosi, G. 2002. Alge v jezeru in njegovih pritokih. V A. Gaberščik (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru* (str. 66–72). Ljubljana, Društvo biologov Slovenije.
- Kranjc, A. 2002. Hidrološke značilnosti. V A. Gaberščik (ur.), *Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru* (str. 27–37). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenija.

- Kumar, L., Mutanga, O. 2017. Remote sensing of above-ground biomass. *Remote Sensing*, 9(9), 935. <https://doi.org/10.3390/rs9090935>
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* (4th edition). Berlin. Springer. 514 str.
- Li, L., Han, W., Thevs, N., Jia, X., Ji, C., Jin, D., He, P., Schmitt, A. O., Cirella, G. T., Zerbe, S. 2014. A comparison of the functional traits of common reed (*Phragmites australis*) in northern China: Aquatic vs. terrestrial ecotypes. *PLoS ONE*, 9(2), e89063. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089063>
- McCormick, M. K., Kettenring, K. M., Baron, H. M., Whigham, D. F. 2010. Extent and reproductive mechanisms of *Phragmites australis* spread in brackish wetlands in Chesapeake Bay, Maryland (USA). *Wetlands*, 30(1), 67–74. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0007-0>
- Mitsch, W. J., Gosselink, J. G. 2015. *Wetlands* (5th edition). New York. Wiley. 747 str.
- Mook, J. H., van der Toorn, J. 1985. Delayed response of common reed *Phragmites australis* to herbivory as a cause of cyclic fluctuations in the density of the moth *Archanara geminipuncta*. *Oikos*, 44(1), 142. <https://doi.org/10.2307/3544055>
- 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. 2023a. 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>
- Ojdanič, N., Zelnik, I., Holcar, M., Gaberščik, A., Golob, A. 2023b. Contrasting dynamics of littoral and riparian reed stands within a wetland complex of Lake Cerknica. *Plants*, 12(5), 1006. <https://doi.org/10.3390/plants12051006>
- Pagter, M., Bragato, C., Brix, H. 2005. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 81(4), 285–299. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.01.002>
- Pan, Z., Huang, J., Zhou, Q., Wang, L., Cheng, Y., Zhang, H., Blackburn, G. A., Yan, J., Liu, J. 2015. Mapping crop phenology using NDVI time-series derived from HJ-1 A/B data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 34, 188–197. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2014.08.011>
- Rudolf, M. 2008. Vpliv presihanja na aktivnost in primarno produkcijo vrst *Phragmites australis* in *Carex elata* na Cerkniškem jezeru [Master of science thesis]. Ljubljana. Univerza v Ljubljani. Biotehniška fakulteta. 86 str.
- Santin-Janin, H., Garel, M., Chapuis, J.-L., Pontier, D. 2009. Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models: a case study on the Kerguelen archipelago. *Polar Biology*, 32(6), 861–871. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0586-5>
- Schmieder, K., Dienst, M., Ostendorp, W., Jöhnk, K. 2004. Effects of water level variations on the dynamics of the reed belts of Lake Constance. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, 4, 469–480.
- Smith, R. Geoff. B., Brock, M. A. 2006. The ups and downs of life on the edge: the influence of water level fluctuations on biomass allocation in two contrasting aquatic plants. *Plant Ecology*, 188(1), 103–116. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9151-2>
- Thevs, N., Zerbe, S., Gahlert, F., Mijit, M., Succow, M. 2007. Productivity of reed (*Phragmites australis* Trin. ex Steud.) in continental-arid NW China in relation to soil, groundwater, and land-use. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 81, 62–68.
- Tóth, V. R. 2018. Monitoring spatial variability and temporal dynamics of *Phragmites* using unmanned aerial vehicles. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00728>

- Urbanc-Berčič, O., Gaberščik, A. 2001. The influence of water table fluctuations on nutrient dynamics in the rhizosphere of common reed (*Phragmites australis*). *Water Science and Technology*, 44(11–12), 245–250. <https://doi.org/10.2166/wst.2001.0836>
- Vicente-Serrano, S. M., Camarero, J. J., Olano, J. M., Martín-Hernández, N., Peña-Gallardo, M., Tomás-Burguera, M., Gazol, A., Azorin-Molina, C., Bhuyan, U., El Kenawy, A. 2016. Diverse relationships between forest growth and the normalized difference vegetation index at a global scale. *Remote Sensing of Environment*, 187, 14–29. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.10.001>
- Vretare, V., Weisner, S. E. B., Strand, J. A., Granéli, W. 2001. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquatic Botany*, 69(2–4), 127–145. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00134-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00134-6)
- White, S. D., Ganf, G. G. 2002. A comparison of the morphology, gas space anatomy and potential for internal aeration in *Phragmites australis* under variable and static water regimes. *Aquatic Botany* 73(2), 115–127. [https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00010-4](https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00010-4)
- Yan, J., Zhang, G., Ling, H., Han, F. 2022. Comparison of time-integrated NDVI and annual maximum NDVI for assessing grassland dynamics. *Ecological Indicators*, 136, 108611. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108611>
- Zohary, T., Ostrovsky, I. 2011. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters*, 1(1), 47–59. <https://doi.org/10.5268/IW-1.1.406>