

D I S E R T A C I J A

Franc Batič

Ekologija fotosinteze pri bodiki ( *Ilex aquifolium* L. )

Biološki oddelek Biotehniške fakultete  
Univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani

1984.

## ZAHVALA

Vsem sodelavcem in prijateljem, posebej pa še svojemu mentorju, prof.dr. Andreju Martinčiču, se najlepše zahvaljujem za pomoč pri izdelavi te naloge.

## IZVLEČEK

Letni potek svetlobne in temperaturne aklimatizacije fotosinteze je bil zasledovan pri bodiki (*Ilex aquifolium* L.) iz dveh rastišč v Sloveniji v obdobju 1979/83. Fotosintetska aktivnost je bile merjena delno na intaktnih rastlinah v naravi, delno pa na odrezanih vejicah v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji s pomočjo infrardeče plinske analize. Letni potek prilagoditve fotosinteze na ekološke razmere je bil zasledovan na osnovi meritev svetlobne in temperaturne kompenzacijske ter saturacijske točke fotosinteze v laboratoriju, na osnovi meritev poteka fotosinteze v naravi in poskusov zmrzovanja listov. Meritve fotosintetske aktivnosti so spremljale meritve koncentracije klorofila v listih, specifične listne teže in specifične listne površine.

## ABSTRACT

The annual course of temperature and light acclimation of photosynthesis of holly (*Ilex aquifolium* L.) was followed in plants from two habitates in Slovenia, Yugoslavia in the period from 1979 to 1983.

The photosynthetic activity was measured on intact plants in nature and partly on detached holly twigs in laboratory under controlled conditions by means of infra-red gas analysis.

The annual course of photosynthetic acclimation to light and temperature was determined by measurements of light and temperature compensation as well as saturation point of photosynthesis in the laboratory and by measurements of daily courses of

photosynthesis in nature. Measurements of photosynthesis were accompanied by determination of chlorophyll concentration, specific leaf weight and specific leaf area of holy leaves. Temperature acclimation to low temperature was tested by freezing experiments.

Key-words : photosynthesis, annual course of light and temperature acclimation, *Ilex aquifolium* L., Slovenia, Yugoslavia

## KAZALO

1. UVOD	1
2. MATERIAL IN METODE	8
2.1. Izbor in opis merilnega mesta	8
2.2.1. Meritve fotosintetske aktivnosti	9
2.2.2. Meritve spremljajočih parametrov	13
2.3. <i>Ilex aquifolium</i> L. - bodika, opis vrste	14
3. REZULTATI	21
3.1. Meritve temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze	21
3.2. Meritve temperaturne saturacijske točke fotosinteze	24
3.3. Ugotavljanje vpliva zakasnelega delovanja mraza	26
3.4. Poskusi zmrzovanja listov in ugotavljanja poškodb, nastalih po delovanju nizkih temperatur	28
3.4.1. Ugotavljanje sposobnosti podhlajevanja listov	28
3.4.2. Ugotavljanje poškodb listov, nastalih po delovanju nizkih temperatur	29
3.5. Meritve svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze	31
3.6. Meritve svetlobne saturacijske točke fotosinteze	35
3.7. Dnevni poteki fotosinteze v različnih letnih časih	36
3.8. Meritve letnega poteka spreminjanja koncentracije klorofila, fotosintetske aktivnosti, specifične listne površine in listne teže	39
3.8.1. Meritve letnega poteka fotosinteze	39

3.8.2. Letni potek spreminjanja koncentracije klorofila v listih	40
3.8.3. Letni potek spreminjanja specifične listne povr- šine in specifične listne teže	41
4. DISKUSIJA	43
5. ZAKLJUČKI	54
6. POVZETEK	56
7. SUMMARY	60
8. LITERATURA	64

## 1. UVOD

Fotosinteza predstavlja enega izmed osnovnih procesov, ki pogojuje življenje na zemlji. V tem procesu, ki poteka v vseh zelenih rastlinah in v fotosintetsko aktivnih bakterijah, se svetlobna energija sonca spreminja v kemijsko energijo različnih organskih snovi, ki so energetska osnova za vse organizme. Zato ni čudno, da je ta proces že od njegovega odkritja naprej pritegoval pozornost številnih raziskovalcev. Še preden so proces fotosinteze v podrobnostih poznali, so številni raziskovalci že začeli ugotavljati, kateri dejavniki vplivajo nanj, na katerih stopnjah in v kakšni medsebojni odvisnosti.

Tudi v rastlinski ekologiji, ki je sorazmerno mlada disciplina, se je kmalu razvila nova smer, imenovana ekofiziologija, v okviru katere so se med drugimi raziskavami že hitro pojavile tiste o vplivu okolja na proces fotosinteze.

Na proces fotosinteze v najširšem smislu vplivata dve skupini dejavnikov, od katerih se eni dejavniki okolja (temperatura, svetloba, vlaga, tla, drugi organizmi, ....), drugi pa predstavljajo lastnosti rastline, to je njeno zgradbo, stopnjo razvoja in ekofiziološke lastnosti. Prve raziskave fotosinteze so bile opravljene v laboratorijih, kasneje pa so bili vedno pogostejši poskusi meritev na terenu. Prve ekofiziološke raziskave fotosinteze datirajo v začetek dvajsetega stoletja (Henrici 1918, Stålfelt 1921), v katerih so avtorji opazovali vsebnost klorofila in izmenjavo ogljikovega dioksida pri različnih vrstah v odvisnosti od klimatskih

pogojev. Odvisnost poteka fotosinteze od posameznih dejavnikov okolja kot svetloba, temperatura, količina  $\text{CO}_2$  itd. je prvi proučeval Lundegårdh (1924). Tako kot raziskovanja drugih področij so tudi raziskave fotosinteze v laboratoriju kot na terenu lahko znatneje napredovale z razvojem tehnike, ki je omogočila razvoj in uporabo novih metod. Za meritve fotosinteze v ekofiziologiji je bil še posebej pomemben razvoj metod merjenja izmenjave  $\text{CO}_2$  med rastlino in okoljem na osnovi infrardeče plinske analize (IRGA - infra red gas analysis, URAS - ultrarot gass analysator). To metodo so za meritve fotosinteze uporabili prvič v petdesetih letih tega stoletja (Huber 1950). Z razvojem infrardečih plinskih analizatorjev in ostale merilne tehnike, ki je omogočila izdelavo posebnih kivet, v katerih so lahko simulirali ali pa sledili razmere v okolju, se je začela prava eksplozija raziskav fotosinteze na terenu, pri najrazličnejših rastlinskih vrstah in v najrazličnejših okoljih. Raziskave v laboratorijih so se usmerile predvsem v proučevanje fotosinteze na celičnem nivoju oziroma na nivoju kloroplasta, medtem ko so se raziskave na terenu omejile bolj na proučevanje menjave  $\text{CO}_2$  večjih delov rastlin.

Od vseh dejavnikov okolja, ki vplivajo na potek fotosinteze, so gotovo najpomembnejši svetloba, temperatura in voda in prav zaradi tega se največ raziskav fotosinteze ukvarja z vplivom teh dejavnikov na njen potek. Zgornja in spodnja temperaturna meja fotosinteze (Tranquillini 1957, Larcher, 1959, Pisek in Winkler, 1958, Pisek in sod. 1967, Bauer in sod. 1969, Lange 1962, Castenholz 1969, Billings in sod. 1971, Björkman in sod. 1975, Strain in sod. 1976, Slatyer 1977,



Hällgren in sod. 1982, Ogiust 1983, ....) ter odvisnost fotosinteze od svetlobe (Lundegårdh 1924, Lieth 1960, Björkman in Holmgren 1963, Schultze 1970, Lewandowska in sod. 1976, Boardmann 1977, Powles in Osmond 1979, Berra in Björkman 1980, ...) so najbolj raziskovana področja. Potek fotosinteze v odvisnosti od temperature in svetlobe je bil predmet raziskav pri najrazličnejših skupinah in vrstah rastlin, od alg do cvetnic in od predstavnikov različnih flor do kulturnih rastlin.

Za proučevanje letnega poteka fotosinteze v odvisnosti od svetlobe in temperature so se izkazale zelo primerne vedno zelene rastline, katerih listi živijo vsaj nekaj vegetacijskih sezon. Tudi prve meritve letnega poteka fotosinteze v Evropi so bile narejene na zimzelenih iglavcih kot so smreka (Pisek 1950, Pisek in Winkler 1958), jelka (Pisek in Kemnitzer 1968), gozdni bor (Freeland 1952, Ungerson in Scherdin 1968) in cemprin (Pisek 1950, Tranquillini 1957, 1959, Pisek in Winkler 1958) ter nekaterih zimzelenih mediteranskih rastlinah kot so oljka (Pisek 1959, Larcher 1959, 1963), lovor (Pisek in sod. 1967, Pisek in Knapp 1959) in črnika (Larcher 1959). Na splošno je letni potek fotosinteze in še posebej potek fotosinteze pri nizkih temperaturah najbolj raziskan pri iglavcih (Linder 1979), ki so zaradi lesa v zmerno toplih klimatih še vedno najvažnejše drevesne vrste. Največ raziskav fotosinteze je bilo narejenih na gozdnem boru, smreki, jelki in raznih vrstah severnoameriških iglavcev. Tako so ugotovili, da poteka fotosinteza pri gozdnem boru pozimi, oziroma v hladni polovici leta do  $-7^{\circ}\text{C}$  (Linder in Troeng 1980, 1981),  $-11$  in  $-3,8^{\circ}\text{C}$  (Ungerson in Schredin 1965, 1968),

-5°C (Pisek 1973, Bauer in sod. 1975) itd. Rezultati meritev se torej od kraja do kraja in od avtorja do avtorja kar precej razlikujejo. Po mnenju nekaterih avtorjev (Tranquillini 1957, Pisek in Winkler 1958, Bamberg in sod. 1966, Schwarz 1971, Bourdeau 1959, Nielson in Jawis 1972) naj bi iglavci, predvsem v Alpah in v borealnih gozdovih prešli v zimskem obdobju v mirovanje, njihova fotosintetska aktivnost naj bi se v jeseni že po prvih hujših zmrzalih (temperature okrog -10°C in manj) drastično znižala in do pomladi sploh ne bi imeli pozitivne neto fotosinteze. Po mnenju teh avtorjev naj bi bilo zmanjšanje oziroma prenehanje fotosintetske aktivnosti iglavcev pozimi posledica njihovega notranjega letnega ritma, katerega potek je odvisen od temperature in dolžine fotoperiode. V novejšem času so daljše meritve fotosinteze na intaktnih vejicah na terenu v zimskem obdobju pokazale, da popolne dormance fotosintetske aktivnosti ni, niti v borealnih gozdovih, saj sta Linder in Troeng (1980, 1981) dokazala, da poteka fotosinteza pri rdečem boru vso zimo, če se le temperature dvignejo nad -7°C, intenziteta fotosinteze pa je seveda dosti nižja kot poleti. Pred tem so raziskovalci, ki so merili zimsko fotosintezo iglavcev v zmernotoplih predelih z bolj oceanskim podnebjem, ugotovili, da imajo vrste, ki rastejo tu pozimi, dokaj visoko fotosintetsko aktivnost (Fry in Phillips 1977, Sweet in Wareing 1968).

Zimzeleni listavci iz mediterana naj bi bili pozimi fotosintetsko aktivni do temperatur med -4 in -8°C. Te podatke navajajo nekateri avtorji (Pavletič in Lieth 1958, Larcher 1959, Pisek 1959, Pisek in sod. 1967) za oljko, lovor, oleander, pušpan in črniko na osnovi meritev temperaturne

kompenzacijske točke fotosinteze odrezanih vejic v zimskem času. Pri teh vrstah domnevne zimske dormance fotosintetske aktivnosti niso zasledili. To je tudi za pričakovati, saj večina od teh rastlin uspeva v krajih, kjer se pozimi temperature le redko spustijo pod ničlo, oziroma so obdobja nizkih temperatur kratkotrajna. Po starejših navedbah (Walter 1956) pa naj bi bile tudi zimzelene mediteranske rastline v zimskem času fotosintetsko neaktivne, oziroma bi bila njihova neto fotosinteza v zimskem času neznatna.

V zmerno toplem pasu je le malo zimzelenih lesnih rastlin, če odštejemo iglavce. V Evropi je to le bodika (*Ilex aquifolium* L.), ki dosega velikost manjšega drevesa, vse ostale so bodisi manjši grmički (*Daphne laureola*, *D. blagajana*, *Rhododendron hirsutum*, *R. ferrugineum*, *Calluna vulgaris*, *Erica carnea* itd.) ali plezalke (*Hedera helix*), ki so pozimi bodisi pokrite s snegom in s tem zaščitene pred hujšim mrazom ali pa je njihov areal razširjenosti omejen na področja z blažjo, bolj oceansko klimo (Jäger 1968). Bodika, bršljan in bela omela so edini zimzeleni "listavci" v zmernotopli Evropi, katerih listi so čez vso zimo izpostavljeni delovanju mraza. Neglede na to, da imajo vse tri vrste bolj oceansko razširjenost (Iversen 1944, Jäger 1968, Marzell 1924) je proučevanje letnega poteka njihove fotosintetske aktivnosti od svetlobe in temperature še posebej zanimivo.

Znano je, da poteka fotosinteza pri bodiki v atlantskem delu Evrope (Velika Britanija) celo leto in da je aktivnost v zimskem obdobju sorazmerno visoka (Peterken in Lloyd 1967, Peterken in Newbould 1966). Prav zaradi tega bi bila zanimiva primerjava meritev zimske fotosintetske aktivnosti bodike

pri nas v Sloveniji, kjer so zime bolj mrzle in obdobja mraza daljša. Po podatkih iz meritev temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze pri bodiki v zimskem obdobju v botaničnem vrtu v Ljubljani, je imela bodika pozitivno neto fotosintezo do  $-4^{\circ}\text{C}$  (Martinčič in sodelavci 1975). Pri nižjih temperaturah uporaba kolorimetrične metode ni več dopuščala meritev.

V svojem delu sem zasledoval letni potek fotosintetske aktivnosti bodike na naravnem rastišču in presajene v botanični vrt v Ljubljani. Temperaturno in svetlobno aklimatizacijo fotosintetske aktivnosti sem v obdobju štirih let zasledoval s pomočjo meritev temperaturne in svetlobne kompenzacijske ter saturacijske točke fotosinteze. Zanimal me je predvsem letni potek, s tem, da je bil povdarek na temperaturni regulaciji, predvsem na vplivu nizkih zimskih temperatur, kajti ravno te omejujejo uspevanje te vrste globlje v evropski kontinent in v gorah (Jäger 1968). V posameznih letnih časih sem opazoval še značilne dnevne poteke fotosinteze na intaktnih rastlinah in nato v laboratoriju določil še aktivnost različno starih listov. Vzporedno z meritvami fotosinteze sem zasledoval še parametre kot so količina klorofila, specifična listna teža in specifična listna površina, ki tudi karakterizirajo uspešnost fotosinteze rastlin.

S poskusi zmrzovanja v laboratoriju sem ugotavljal odpornost listov na nizke temperature v različnih letnih časih in eventualne poškodbe, ki so nastale v njih.

Kot glavni pokazatelj fotosintetske aktivnosti med letom sem izbral gibanje kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze glede na temperaturo in svetlobo, kajti takšen

sorazmerno enostaven metodološki pristop nam pove največ o uspešnosti fotosintetskega aparata rastline pri določenih temperaturi, oziroma svetlobi v določenem letnem času (Lieth 1960).

## 2. MATERIAL IN METODE

### 2.1. Izbor in opis merilnega mesta

Fotosintetska aktivnost bodike (*Ilex aquifolium* L.) sem meril na rastlinah iz dveh nahajališč. Prvo je bilo naravno nahajališče bodike na Dolenjskem, v okolici zaselka Uzmani pri Robu, drugo pa v botaničnem vrtu v Ljubljani. Na naravnem rastišču uspeva bodika kot sorazmerno pogosta podrast v bukovo-jelovem gozdu v obliki grmov in manjših dreves. V botaničnem vrtu v Ljubljani je bodika zasajena na več mestih in povsod dobro uspeva. Najbližje naravno rastišče bodike je okrog deset kilometrov oddaljeno od botaničnega vrta. V mrzli in dolgi zimi 1980/81 je zaradi dolgotrajnega mraza propadla rastlina, s katere sem v začetku jemal vejice za meritve v laboratoriju, zaradi česar sem za nadaljnje meritve moral izbrati drugo rastlino. Meritve fotosinteze in drugih parametrov sem opravljal na vejicah istih rastlin, ki sta rasli kot podrast v gozdu, oziroma pod večjimi drevesi v botaničnem vrtu. Obe bodiki, s katerih sem jemal vejice za meritve v laboratoriju, sta bili večja grma, ki sta vse štiri pomladi, kolikor časa sem jih opazoval, tudi cveteli. Rastlina z Uzmanov je tudi plodila, medtem ko sem plodove v botaničnem vrtu opazil le pri rastlini, ki je v zimi 1980/81 propadla.

Klimatsko se obe rastišči bodike precej razlikujeta. Razlika med obema je že v nadmorski višini, ki znaša v Ljubljani okrog 270, na Uzmanih pa cca 650 m. Posledica tega je razlika v temperaturnem režimu in s tem v trajanju vegetacijske dobe.

Primerjava nekaterih, za razvoj bodike bistvenih klimatskih dejavnikov nam pokaže sledeče: srednja januarska temperatura zraka je v Ljubljani okrog  $-2^{\circ}\text{C}$ , v okolici Uzmanov pa med  $-2$  in  $-4^{\circ}\text{C}$ ; v februarju je v Ljubljani med 0 in  $-1^{\circ}\text{C}$ , v okolici Uzmanov še vedno med  $-2$  do  $-4^{\circ}\text{C}$ ; povprečna srednja temperatura zraka najtoplejšega meseca- julija je v Ljubljani med 18 in  $20^{\circ}\text{C}$ , na Uzmanih med 16 in  $18^{\circ}\text{C}$  (Atlas klime SFRJ). Tudi ekstremne temperature najvišje julijske in najnižje januarske, so različne. V okolici Uzmanov so izmerili absolutni minimum  $-34,5^{\circ}\text{C}$ , v Ljubljani pa v istem obdobju  $-28^{\circ}\text{C}$  (Furlan 1965). Srednja letna temperatura je v Ljubljani 8 do  $10^{\circ}\text{C}$ , na Uzmanih 6 do  $8^{\circ}\text{C}$ ; srednja temperatura vegetacijske sezone je v Ljubljani med 14 in  $16^{\circ}\text{C}$ , na Uzmanih med 12 in  $14^{\circ}\text{C}$ ; v Ljubljani je srednje število ledenih dni med 20 in 30, na Uzmanih med 30 in 40; sneg zapade v Ljubljani povprečno 1.12., na Uzmanih pa 16.11.; srednje letno število dni s snegom je v Ljubljani med 20 in 30, na Uzmanih med 30 in 40. V Ljubljani je povprečno med 1250 in 1500 mm padavin, na Uzmanih med 1500 in 1750mm; na obeh rastiščih jih je največ oktobra in najmanj marca; srednja letna vrednost relativne zračne vlage je na obeh rastiščih med 75 in 80% (Atlas klime SFRJ).

Poleg vseh že naštetih podnebnih razlik med obema rastiščema velja omeniti še izredno pogosto pojavljanje megle v Ljubljani, ki vpliva močno na svetlobne razmere.

### 2.2.1. Meritve fotosintetske aktivnosti

Fotosintetsko aktivnost bodike sem meril v času od jeseni 1979 do jeseni 1983. Meritve sem opravljal približno v mesečnih presledkih. Fotosintetsko aktivnost sem meril na intaktnih

rastlinah na terenu in na odrezanih vejicah pod kontroliranimi pogoji v laboratoriju. Pred začetkom meritev v laboratoriju sem na terenu na intaktni rastlini ugotovil stanje neto fotosinteze po kolorimetrični metodi (Čatsky in Šestak 1966). Odrezane vejice sem vstavil v epruveto z vodo in jih prenesel v laboratorij, kjer sem jih pod vodo še enkrat odrezal. Na tako pripravljenih vejicah sem meril temperaturno in svetlobno odvisnost fotosinteze.

Temperaturo sem uravnaval v posebej za to prirejenem hladilniku (Gorenje, TGO Titovo Velenje) v območju od  $-15$  do  $35^{\circ}\text{C}$  na  $0,5^{\circ}\text{C}$  natančno. V to hladilno komoro sem vstavil kiveto iz pleksi stekla, v katero sem dal vejico bodike in tipala za merjenje svetlobe, temperature zraka in listov ter relativne zračne vlage. Vir svetlobe je bil komplet neonskih žarnic (Sylvania, GROLUX F14TB, Denvers, Massachusetts, USA), s katerimi sem dosegel intenziteto svetlobe do cca  $150 \text{ n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Večje intenzitete svetlobe sem dosegel z uporabo žarometra (1500W, TEŽ TESLA, Zagreb), katerega svetlobo sem ohladil z vodno pastjo. V kiveti z rastlino sem vzdrževal čim višjo zračno vlago s pomočjo mokrega filter papirja (v večini primerov okrog 60 do 75%) in jo meril z običajnim higrometrom (Fisher, West Germany). Pri vseh meritvah fotosinteze sem meril svetlobo s pomočjo svetlomera, ki je imel posebno tipalo za merjenje fotosintetsko aktivnega dela spektra svetlobe v območju valovnih dolžin od 400 do 700 nm (LI-COR, LI-185, Lambda Instruments Coporation, Lincoln, Nebraska, USA). Pri celodnevni meritvi fotosinteze sem poleg fotosintetsko aktivnega dela svetlobe meril hkrati še totalno radiacijo s solarimetrom (Kipp and Sonen, solarimeter CC2, Delft,



The Netherlands). Temperaturo zraka in temperaturo listov sem meril s pomočjo ustreznih tipal z daljinskim termometrom (teletermometer, YSI, Model 44TZ, Yellow Springs, Ohio, USA). Pri določanju spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze sem začel meritve pri zunanji temperaturi, če je meritev neto fotosinteze na intaktni rastlini na terenu pokazala pozitivno stanje. V laboratoriju sem nato zniževal temperaturo v enournih presledkih po 1, 2,5 ali 5°C, odvisno od letnega časa in reagiranja rastline. Svetloba je bila ves čas enaka, kar se da blizu svetlobne saturacijske točke za določen letni čas. Če sem na terenu izmeril negativno neto fotosintezo, sem v laboratoriju temperaturo najprej postopoma zviševal, vse dokler rastlina ni dosegla pozitivne neto fotosinteze in šele nato s postopnim ohlajevanjem izmeril lego temperaturne kompenzacijske točke. Temperaturno saturacijsko točko fotosinteze sem določeval s postopnim zviševanjem temperature (po 2,5 ali 5°C) v enournih presledkih pri optimalni svetlobi.

Vpliv mraza na fotosintetsko aktivnost bodike in zakasnelo delovanje mraza sem opazoval po daljših obdobjih hujšega mraza v naravi (več dni nočne temperature okoli ali pod -10°C) ali pa po izpostavitvi vejic bodike čez noč na -10 ali -15°C. Takšno vejico sem nato prenesel na optimalno temperaturo za določen letni čas in pri optimalni svetlobi opazoval, v kolikšnem času bo neto fotosinteza pozitivna.

Svetlobno kompenzacijsko in saturacijsko točko fotosinteze sem določeval vedno pri optimalni temperaturi za takratno obdobje. Poskus sem začel iz teme in v polurnih presledkih

spreminjal intenziteto svetlobe po 1, 2,5, 5, 10, 15, 30 n mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

Fotosintetsko aktivnost bodike sem meril s pomočjo infra rdečega plinskega analizatorja (IRGA, The Analytical Development Co.Ltd, Type 225/2, Hoddesdon, England). Za merjenje pretoka zraka, ki je bil običajno 0,4 l/min, sem uporabljal merilec pretoka (Chanell selector and gas handling unit, Type 161) iste tvrdke.

Za merjenje fotosinteze sem se poslužil odprtega sistema in diferencialnega načina merjenja (Šestak in sod. 1971). Uporabljal sem stisnjen zrak iz jeklenk, ki sem jih polnil izven Ljubljane. Koncentracija CO<sub>2</sub> v zraku se je gibala med 330 in 500 ppm CO<sub>2</sub>. Določil sem jo s pomočjo standarda z vsebnostjo 350 ppm CO<sub>2</sub>, dobavljenega skupaj s plinskim analizatorjem. Dovod zraka iz jeklenke preko kivete z rastlino do analizatorja je bil urejen na standarden način (Šestak in sod. 1971).

Meritve fotosinteze in ostalih spremljajočih dejavnikov sem zapisoval na magnetni trak ekološke postaje (Mikroračunalniški sistem za zajemanje podatkov MR 800A, Inštitut J.Štefan, Ljubljana), od koder sem jih kasneje prepisal s pomočjo teleprinterja (ETDS 2001, Digitron Buje) in jih obdelal.

Fotosintetsko aktivnost bodike sem izračunal po enačbi, ki jo za odprte sisteme navaja Šestak in sod. (1971):

$$F = J \cdot \frac{dC}{A}$$

$$F = \text{mg CO}_2 \text{dm}^{-2} (\text{g}^{-1}) \text{h}^{-1}$$

$$J = \text{pretok zraka skozi kiveto (m}^3 \text{s}^{-1})$$

$$dC = \text{sprememba koncentracije CO}_2 \text{ zaradi fotosinteze (g m}^{-3})$$

$$A = \text{površina listov (dm}^2) \text{ ali suha teža listov (g)}$$

Fotosintetsko aktivnost sem izračunaval na suho težo in površino listov.

Poleg meritev temperaturne in svetlobne regulacije fotosintetske aktivnosti v laboratoriju in predhodnega ugotavljanja stanja neto fotosinteze po kolorimetrični metodi na terenu, sem v vseh štirih letnih časih meril še dnevne poteke fotosinteze na naravnem rastišču na Uzmanih. Metoda merjenja je bila ista kot v laboratoriju, le da sem meril na intaktnih rastlinah in da sem poskušal meriti dnevni potek fotosinteze pod kar najbolj naravnimi pogoji. V ta namen sem vejico bodike zapiral za 10 minut v kiveto in meril potek fotosinteze v polurnih presledkih. Za meritev sem uporabljal zunanji zrak, ki sem ga zajemal preko večje vreče. Vzporedno z meritvijo fotosinteze sem meril še transpiracijo po metodi hitrega tehtanja listov, katerim sem predhodno že izmeril difuzijsko uporabnost s pomočjo merilca difuzijske upornosti (Diffusive resistance meter, LI-COR, Model LI 60, Lamda Instruments Ltd., Lincoln, Nebraska, USA).

### 2.2.2. Meritve spremljajočih parametrov

Vzporedno z meritvami fotosintetske aktivnosti sem spremljal še parametre kot so specifična listna površina, specifična listna teža in količina klorofila.

Klorofil sem iz listov bodike ekstrahiriral s 100% acetonom po metodi kot jo navaja Šestak in sod. (1971) in izračunal koncentracijo klorofila a, klorofila b in kvocient a/b s pomočjo enačbe, ki jo za 100% aceton navaja Holm (1954). Absorpcijske maksimume acetonskega ekstrakta sem izmeril pri

662 in 644 nm na spektrofotometru (Beckman Acta C 2). Specifično listno težo in površino sem izračunal po standardnih metodah.

S poskusi zmrzovanja sem ugotavljal temperaturno odpornost listov. Liste sem zmrzoval v klima komori po metodi hitrega zmrzovanja in kasneje na njih opazoval poškodbe po metodi, ki sta jo opisala Aronsson in Elliasson (1970). Električno upornost raztopine, v kateri sem stresal zmrznjene diske listov sem izmeril s konduktometrom (konduktometer MA 5961, Iskra-Horjul), vsebnost ionov ( $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Na^{++}$ ) pa s plamenskim fotometrom (Zeis, FLA PHO 4).

### 2.3. Bodika - *Ilex aquifolium* L.

Bodika - *Ilex aquifolium* L. je zimzelen grm ali nižje drevo, visoko 10 - 15 m. Usnjati, vednozeleni listi so nameščeni premenjalno, listni rob je valovit, cel ali nazobčan, zobci se končujejo z bodico. Kseromorfná zgradba listov se kaže v močni kutikuli, večslojni epidermidi in v močno razvitem mehanskem tkivu. Listi ostanejo na vejicah povprečno 3 leta, izjemoma tudi do 8 let (Peterken 1967). Pri nas sem našel največ pet let stare liste.

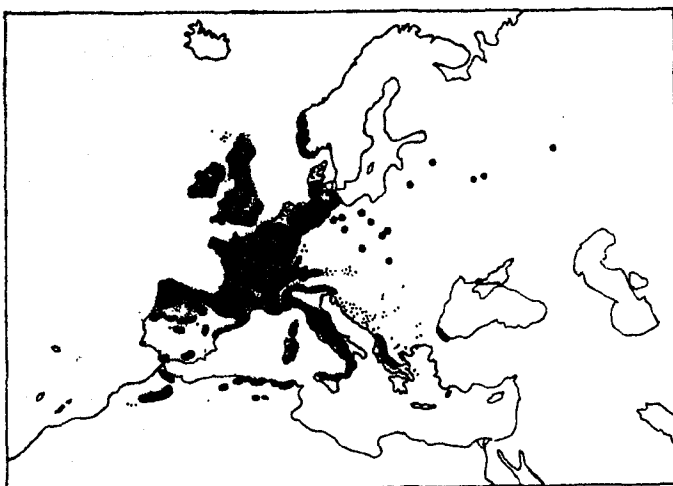
Rastlina je praviloma dvodomna, cvetovi so 4 do 6 števní, vedno z rudemntarinimi ostanki drugega spola. Prašnikov je 4 do 6, plodnica je nadrasla, sinkarpna, 4-6 predalna s po eno semensko zasnovó v vsakem predalu. Plod je rdeč, koščičast z mesnatim o semenjem. V njem je 4 do 6 semen.

Kljub temu, da rastlina pogosto plodi, se pogosto razmnožuje tudi vegetativno. Zanimivo je, da lahko posamezne rastline

v svoji ontogeniji menjajo spol (Marzell 1924, Peterken in Lloyd 1967). Bodika ima izrazito oceanski tip areala (Jäger 1968, Meusel 1978). V Evropi je najbolj pogosta v atlantski in subatlantski provinci (Marzell 1924), kjer ima sklenjen areal na Irskem, Veliki Britaniji, severozahodni Nemčiji, Danski in obalah južne in srednje Norveške. Sklenjen areal se nadaljuje na jug preko Beneluksa, Francije v Italijo in Španijo, kjer uspeva v severnejših predelih in v gorah. Nadalje raste bodika v področju širšega Sredozemlja, to je v Severni Afriki (Atlas), Bližnjem vzhodu in na Balkanskem polotoku. Dalje na vzhod jo najdemo še na Kavkazu, Zakavkazju in v Perziji (Marzell 1924, Meusel 1978). Razširjenost bodike v Evropi so dolgo povezovali z januarsko izotermo  $0^{\circ}\text{C}$ , oziroma z  $-0,5^{\circ}\text{C}$  (Iversen 1944). Meja areala naj bi potekala s to izotermo predvsem v severni in vzhodni Evropi (Iversen 1944). Botaniki, ki so se ukvarjali z razširjenostjo, so kmalu ugotovili, da areal bodike v Evropi ne ustreza povsem januarski izotermi  $0$ , oziroma  $-0,5^{\circ}\text{C}$ , saj rastlina uspeva ponekod globlje v evropski kontinent, drugod pa je ne najdemo zahodno od te izoterme. Vzhodna in severna meja areala bodike naj bi bili pogojeni z daljšimi obdobji mraza, temperaturami okrog  $-12^{\circ}\text{C}$  in še nižjimi, ki se pojavljajo običajno v obdobju od januarja do marca. Ta daljša obdobja hujšega mraza naj bi pozimi uničevala bodiko in s tem določala mejo njenega areala (Walter 1954). To trditev Walterja potrjujejo opazovanja Iversena (1944), ki je v hudih zimah 1939-1942 opazoval propadanje bodike na Danskem. Bodika je propadla v nižinah, kjer se je dalj časa zadrževal hladen zrak, medtem ko so rastline na pobočjih ostale nepoškodovane. V večini primerov so bodike

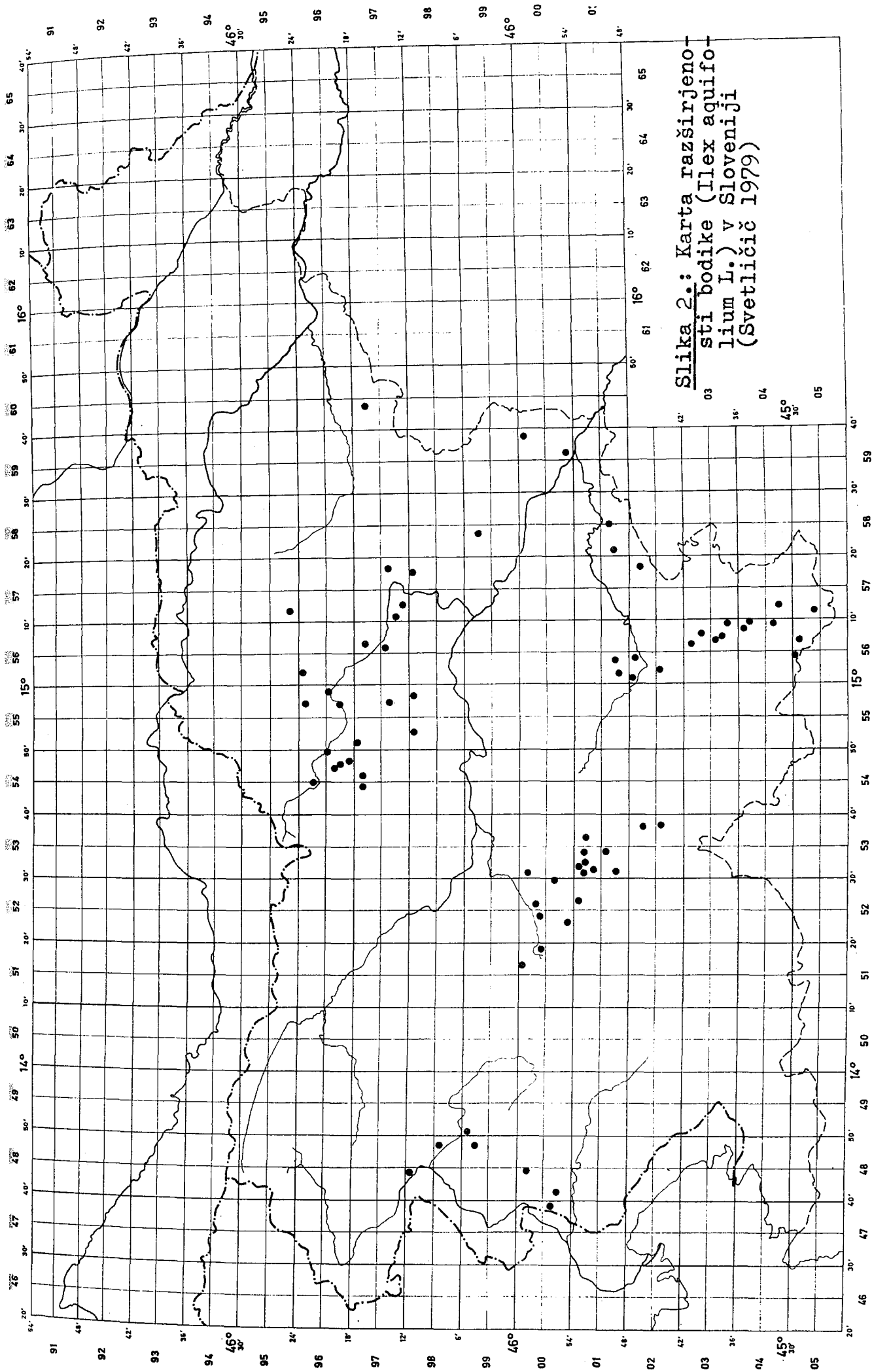
propadle zaradi poškodb debelnega kambija. Podobno je tudi v Ljubljani, v botaničnem vrtu, v bolj mrzli in predvsem dolgi zimi 1980/81, propadla zaradi mraza rastlina, na kateri sem zasledoval letni potek fotosinteze. Na Uzmanih, kjer so bile ekstremne temperature še nižje, nisem opazil nobenih poškodb. Tudi v tem primeru je bil vzrok za propad bodike dolgotrajen mraz, saj je to zimo zapadel sneg v Ljubljani že 1.11. in je obležal vse do pomladi. Zaradi pogostih temperaturnih inverzij v ljubljanski kotlini in spremljajoče megle, se delovanje nizkih temperatur v nižinah še podaljša v primerjavi z višjimi legami.

Ugotovitve Jägra (1968), ki pravi, da je areal bodike na severu in vzhodu omejen z daljšimi obdobji nizkih temperatur proti koncu zime, na jugu pa z naraščajočo sušnostjo, izgledajo pravilne. Areal bodike, ki ga navaja Jäger kot tudi njena fitogeografska pripadnost se ujemata z razmerami, ki jih za isto vrsto navaja Meusel (1978). Karta razširjenosti po Meuslu je prikazana na sliki 1.



- sklenjen areal
- interglacialna nahajališča
- posamezna recentna nahajališča

Slika 1.: Arealna karta bodike (*Ilex aquifolium* L.) (Meusel 1978)



V severni in zahodni Evropi uspeva bodika predvsem v nižinah. Bolj kot gremo proti jugu, na višjih nadmorskih višinah so njena rastišča. V Alpah uspeva do 1500 m (Marzell 1924), v širšem Sredozemlju pa uspeva nasploh v montanski stopnji, kjer so za njen razvoj primerne vlažnostne razmere. To velja predvsem za rastišča na Atlasu, Pirenejih, na Apeninskem in Balkanskem polotoku ter v Mali Aziji. Na Kavkazu uspeva do 2000 m.

Karta razširjenosti bodike v Sloveniji (Svetličič 1979), prikazana na sliki 2 kaže, da raste bodika tudi pri nas predvsem v montanskem pasu in v manjši meri v nižinah. Isto velja tudi za južnejše predele naše države, vsaj kolikor za Bosno in Hercegovino navaja Fukarek (1962) ter Horvat (1974) za Balkanski polotok, kjer raste bodika prav tako v združbi z bukvi in jelko v montanskem pasu. Glede fitosociološke pripadnosti uspeva bodika v atlantski in subatlantski Evropi največ v bukovih gozdovih, nato pa še v hrastovih, kostanjevih in mešanih gozdovih. Zelo redka so rastišča v iglastih gozdovih. Čistih sestojev ni, izjema so gozdovi bodike na Irskem in ponekod v Veliki Britaniji, kot vmesna faza med gozdovi iglavcev in resavami (Peterken in Lloyd 1967).

Pri nas je bodika vezana v največji meri na jelko in bukev (Piskernik 1977), v manjši meri na nekatere hrastove gozdove, vendar je njena fitosociološka pripadnost še precej nepoznana. Tudi v Dinaridih raste predvsem v bukovih in jelovih sestojih (Fukarek 1962). Še južneje, na Atlasu in na Kavkazu uspeva bodika v pasu zimzelenih lovorjevih gozdov (Meusel 1978).



Iz sedanjega areala kot iz fosilnih najdb iz medledenih dob in glede na fitosociološko pripadnost in biologijo vrste lahko trdimo, da je bodika prav gotovo relikvt terciarne flore, katere areal se je med poledenitvami spreminjal, sedanje stanje pa odraža vpliv podnebja in drugih rastlin na razširjenost te vrste (Marzell 1924, Iversen 1944, Jäger 1968, Meusel 1978).

Taksonomsko spada bodika v družino Aquifoliaceae, ki ima težišče razširjenosti svojih vrst v tropih in subtropih severne in južne hemisfere. Le malo izmed njih uspeva tudi v zmernotoplih klimatih. Med slednje spada rod *Ilex*, ki obsega 300 do 600 vrst. Večina vrst tega rodu uspeva v tropih in subtropih, le nekaj deset v zmernotoplih predelih Severne Amerike in Evrazije in od teh uspeva samo ena vrsta, bodika - *Ilex aquifolium* L. v zmernotoplem pasu Evrope. Najbližja sorodna vrsta naši bodiki raste v osrednji Kitajski, v provincah Hupih in Sečuan, to je *Ilex centrochinensis* Hu. Vrsta *Ilex aquifolium* L. zaenkrat nima opisanih podvrst, ima pa veliko števili naravnih in gojenih varietet, ki se med seboj razlikujejo po obliki in barvi listov, barvi plodov ter po barvi in načinu luščenja skorje.

Bodika raste hitreje prvih 40-50 let, kasneje zelo počasi. Doseže lahko izredno visoko starost, tudi več sto let (Peterken 1966). Z izjemo rastišč v atlantskem delu Evrope je bodika danes že močno ogrožena in je skoraj povsod v seznamu zaščitenih rastlin. V preteklosti so veliko uporabljali njen trd in zato cenjen les. Po mnenju nekaterih avtorjev (Marzell 1924, Peterken in Lloyd 1967) prav zaradi tega danes ni več drevesastih sestojev, o katerih pričajo zgodovinski viri iz

srednjega veka. Les še danes uporabljajo za izdelavo spomin-  
kov, predvsem pa je bodika danes pomembna okrasna rastlina.  
Poznani so tudi primeri rabe v ljudskem zdravstvu, kar kaže  
na sorodnost naše bodike s številnimi južnoameriškimi vrsta-  
mi, ki vsebujejo kofein in jih uporabljajo za čaj mate (yer-  
ba matte).

### 3. REZULTATI

#### 3.1. Meritve temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze

Temperaturno kompenzacijsko točko fotosinteze sem na odrezanih vejicah bodike določeval v laboratoriju pod kontrolnimi pogoji. Rezultati meritev so prikazani na diagramih od 1 do 25 in predstavljajo le del meritev, napravljenih v obdobju od jeseni 1979 do poletja 1983. Prikazan je letni potek spreminjanja temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze. Iz meritev štirih vegetacijskih sezon sem izbral nekaj tipičnih rezultatov za vse štiri letne čase. Pri določanju temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze je bil povdarek predvsem na meritvah v hladnejši polovici leta, to je v določanju temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze pri nizkih temperaturah, kajti le te so odločilne za uspevanje bodike v našem podnebjju. Temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze je bila izmerjena ponavadi na vejicah s tremi generacijami listov, le izjemoma je bilo na vejicah bodike z naravnega rastišča na Uzmanih še več različno starih listov. Vsi poskusi so bili narejeni pri optimalni intenziteti svetlobe (od 80 do 150  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) in pri relativni zračni vlagi med 50 in 70%. Temperaturo sem spreminjal v enournih presledkih, kajti čas temperaturne aklimatizacije fotosinteze je sorazmerno dolg. Krivulje poteka fotosintetske aktivnosti so na diagramih narisane tako, da je maksimum trajanja poskusa (x os) 10 ur, minimum in maksimum fotosintetske aktivnosti (y os) pa sta -1,5, oziroma +1,5  $\text{mg CO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ . Vse temperaturne spremembe, razen nekaj izjem, so pri v delu

prikazanih rezultatih v območju  $-10$  do  $+35^{\circ}\text{C}$ . Zimske temperature se spustijo na naravnih rastiščih bodike pogosto še nižje, vendar je neto fotosinteza v teh primerih negativna.

Opazovanja stanja neto fotosinteze na intaktnih vejicah bodike, opravljena s kolorimetirčno metodo, so pokazala, da je neto fotosinteza v večini primerov pozitivna, saj sem le redko izmeril negativno stanje. Po pričakovanju se je tudi temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze med letom spreminjala. Najnižje vrednosti sem izmeril pozimi, predvsem v obdobju od januarja do marca. Razlike so bile tudi v poteku sprememb med posameznimi leti, kar je razumljivo, saj so bile zime različno mrzle in obdobja mraza različno dolga.

V zimskem obdobju, od novembra do marca, se je temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze gibala med  $-1,5$  in  $-7^{\circ}\text{C}$ . V vseh primerih so imele v istem obdobju rastline z Uzmanov temperaturno kompenzacijsko točko nižjo kot rastline iz botaničnega vrta v Ljubljani, kar se ujema s hladnejšo klimo tega rastišča. Najnižja temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze,  $-7^{\circ}\text{C}$ , je bila prav tako izmerjena pri rastlini z Uzmanov in sicer 5.2.1980 (diagram št. 5). V začetku zime, v novembru in decembru sem pri rastlinah z obeh rastišč določil temperaturno kompenzacijsko točko fotosinteze okrog  $-3^{\circ}\text{C}$ . Nekaj primerov meritev iz vseh štirih sezon je prikazanih na diagramih št. 20, 21, 22, 23, 24 in 25.

V januarju in februarju sem izmeril najnižje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze. V tem času so tudi temperature na rastišču najnižje. Prav v tem obdobju je razlika med rastlino z Uzmanov in tisto iz botaničnega vrta največja.

Temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze rastline iz botaničnega vrta je v tem obdobju nihala med  $-1$  in  $-3^{\circ}\text{C}$  (diagrami 1, 2, 3, 6), rastlina z Uzmanov pa je imela pozitivno neto fotosintezo do  $-5$ , oziroma  $-7^{\circ}\text{C}$  (diagram 4 in 5). V marcu in aprilu, ko je dan že daljši in povprečne dnevne temperature višje, je vrednost temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze še vedno okrog  $-4^{\circ}\text{C}$ . Prikazanih je nekaj rezultatov meritev za rastlino in botaničnega vrta (diagrami 7, 8, 9, 10, 11, 12). V mesecu maju začneta bodika odganjati, najprej v Ljubljani, kasneje na Uzmanih. V tem času pade odpornost na mraz in temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze je v tem obdobju okrog  $-2^{\circ}\text{C}$  (diagram 13). Na Uzmanih, kjer se zaradi večje nadmorske višine začne vegetacijska sezona kasneje, je temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze še vedno okrog  $-4^{\circ}\text{C}$ .

Z razvojem novih listov, kar se zgodi konec maja (Ljubljana) ali v začetku junija (Uzmani), izredno upade neto fotosinteza. To je samo zunanji izraz izredno povečanega dihanja, ki spremlja rast in povsem maskira sicer pozitivno neto fotosintezo starih listov. Ta pojav sem opazil, kadar sem meril fotosintezo vejice s starimi in mladimi, razvijajočimi se listi.

Preko poletja je bila temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze med  $0$  in  $-2^{\circ}\text{C}$  (diagrami 15, 16, 17, 18). Lega kompenzacijske točke za posamezen poskus je bila odvisna od stopnje izdiferenciranosti listov tekočega leta. Dokler so mladi listi še rasli, je bila vrednost kompenzacijske točke okrog  $0^{\circ}\text{C}$ , kasneje pa okoli  $-2^{\circ}\text{C}$ , tako za rastline z Uzmanov kot iz botaničnega vrta.

V septembru in oktobru je zaradi sorazmerno visokih temperatur ostajala vrednost temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze na vrednostih okrog  $-2^{\circ}\text{C}$  (diagram 18, 19).

Iz poteka nekaterih krivulj (diagrami 1, 3, 5, 7, 14, 19, 20, 22) je razvidno, da bodika hitro reagira na spremembe temperature. Pri tem sem opazil, da znižanju temperature le včasih sledi takojšnje znižanje fotosintetske aktivnosti (diagrami 1, 8, 9, 16, 25), v večini primerov pa potem, ko znižamo temperaturo, ostane neto fotosinteza nekaj časa na približno istem nivoju (diagrami 12, 18, 21) ali pa najprej celo naraste in šele pri določeni temperaturi začne upadati (diagrami 2, 3, 4, 10, 11, 13, 15, 17, 23, 24). Pri slednjih sem nedvomno začel meritev nad temperaturno saturacijsko točko fotosinteze, ki pri bodiki ni visoka.

### 3.2. Meritve temperaturne saturacijske točke fotosinteze

Vzporedno z meritvami temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze sem spremljal še letni potek spreminjanja temperaturne saturacijske točke fotosinteze. Tudi te meritve so potekale v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji. Svetlobne in vlažnostne razmere so bile enake kot pri meritvah temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze. Največ meritev temperaturne saturacijske točke fotosinteze sem opravil v vegetacijski sezoni 1982/83. Rezultati meritev so prikazani na diagramih od 26 do 33. Pri določanju temperaturne saturacijske točke fotosinteze sem začel meritve pri zunanji temperaturi in nato v urnih presledkih zviševal temperaturo za 2,5, 5 ali  $10^{\circ}\text{C}$ , odvisno pač od letnega časa. Potek fotosintetske aktivnosti pri določanju temperaturne saturacijske točke

fotosinteze je v diagramih prikazan tako, da je na x osi čas v urah (maksimum 10 ur), na y osi pa velikost fotosinteze (minimum 0, maksimum  $4 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) in temperatura (minimum  $-10^\circ\text{C}$ , maksimum  $+45^\circ\text{C}$ ).

Od januarja do aprila je bila v letu 1982 temperaturna saturacijska točka fotosinteze okrog  $+14^\circ\text{C}$ . Rezultati teh meritev so razvidni iz diagramov 26 do 28. Potek krivulj fotosintetske aktivnosti kaže na sorazmerno šibko fotosintetsko aktivnost v tem času in na dokaj širok temperaturni optimum, saj je plato krivulje zelo sploščen.

Po pričakovanju je bila temperaturna saturacijska točka fotosinteze v poletnih mesecih pri višji temperaturi kot pozimi in spomladi (diagram 29 in 30). V juliju je bila temperaturna saturacijska točka fotosinteze okrog  $28^\circ\text{C}$ , v avgustu in septembru istega leta pa okrog  $25^\circ\text{C}$ . Leta 1982 je bila zelo lepa in topla jesen, zato je tudi temperaturna saturacijska točka fotosinteze ostala dolgo časa zelo visoka, saj je bila vse do decembra med 20 in  $30^\circ\text{C}$  (diagram 32 in 33). Za primerjavo je prikazana tudi meritev temperaturne saturacijske točke fotosinteze v jeseni 1981, ko je mraz v jeseni nastopil dosti prej in je bila temperaturna saturacijska točka fotosinteze že v novembru pod  $10^\circ\text{C}$  (diagram 31).

Znatno zvišanje temperature nad temperaturno saturacijsko točko fotosinteze je povzročilo ne samo upad fotosintetske aktivnosti, ampak je neto fotosinteza postala negativna zaradi izredno povečanega dihanja. En tak primer je prikazan na diagramu 29.

### 3.3. Zakasnelo delovanje mraza

Pri merjenju fotosintetske aktivnosti bodike na terenu in pri poskusih v laboratoriju se je pokazalo, da je rastlina celo leto fotosintetsko aktivna. Negativna stanja neto fotosinteze sem zabeležil zelo redko, le po daljših obdobjih hujšega mraza. V primerjavi z zimzelenimi iglavci, kjer je fotosintetska aktivnost vsaj pri nekaterih vrstah v zimskem obdobju zelo zmanjšana ali celo popolnoma preneha, se bodika obnaša drugače. Kot je znano iz literature (Tranquillini 1955, 1957, Bourdeau 1959, Pisek in Winkler 1958, Schwarz 1971, itd.) nekateri iglavci nimajo pozitivne neto fotosinteze v zimskem obdobju tudi, če jih prenesmo v laboratorij z višjo temperaturo. Pri večini iglavcev sledi takšnemu prenosu v zimskem obdobju najprej izredno močno povečanje dihanja, ki lahko traja več dni ali celo tednov (Bourdeau 1959, Pisek in Kamnitzer 1968, Ungerson in Scherdin 1968, Parker 1961, Schwarz 1971, itd.). V nasprotju s tem je bila regeneracija fotosintetske aktivnosti pri bodiki veliko hitrejša, saj je rastlina dosegla pozitivno fotosintezo po prenosu v laboratorij že največ v nekaj urah. Nekaj tovrstnih poskusov je prikazanih na diagramih od 34 do 40 (x os: čas trajanja poskusa, maksimum 10 ur; Y os: fotosintetska aktivnost, minimum -1,5, maksimum 1,5 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>; temperatura: minimum -10, maksimum -35°C).

Po meritvah, ko sem na terenu izmeril negativno neto fotosintezo, sem vejico prenesel v laboratorij na temperaturo med 10 in 15°C. V vseh primerih je imela rastlina pozitivno neto fotosintezo že po nekaj urah. Na diagramih 34 in 39 sta prikazana dva takšna poskusa. Takšno zakasnelo delovanja mraza sem



opazil pri bodiki le po daljših obdobjih mraza, ko so se temperature v naravi spustile in ostale dalj časa na temperaturah pod temperaturno kompenzacijsko točko za tiste obdobje.

V drugih primerih sem delovanje mraza na fotosintetsko aktivnost bodike opazoval tako, da sem v vodo namočeno vejico bodike izpostavil čez noč nizkim temperaturam  $-10$  ali  $-15^{\circ}\text{C}$ . Naslednji dan sem na temperaturi  $10$  do  $15^{\circ}\text{C}$  opazoval hitrost regeneracije fotosintetske aktivnosti pri za ta letni čas optimalni svetlobi. Nekaj rezultatov takšnih poskusov je prikazanih na diagramih 35, 37, 38 in 40, na katerih vidimo hitrost regeneracije fotosintetske aktivnosti po enonočni izpostavitvi vejic z različno starimi listi na temperaturo  $-15^{\circ}\text{C}$ . Ta temperatura je dosti nižja od spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze, ki je v tem času okrog  $-4^{\circ}\text{C}$ . V zimi 1982/83 ko sta bili jesen in začetek zime lepi in topli, je bodika po enonočni izpostavitvi na  $-15^{\circ}\text{C}$  dosegla naslednji dan pozitivno neto fotosintezo po 2,5 ure v novembru, po 7 urah v decembru in po 8 urah v januarju. Enake rezultate sem dobil, če sem vejice izpostavil čez noč na  $-10^{\circ}\text{C}$  (diagram 36). V nekaterih primerih je po zvišanju temperature najprej naraslo dihanje (n.pr. diagrama 35 in 38) in šele nato fotosinteza. Fotosintetska aktivnost bodike je po takšnih poskusih ostala nizka, nemalokrat kar na nivoju kompenzacijske točke.

Po poskusih zmrzovanja sem liste bodike še nekaj dni opazoval, da bi ugotovil eventuelne znake poškodb. Pozimi teh ni bilo, pri podobnih tretmajih poleti pa so listi po nekaj dneh porjaveli in propadli.

### 3.4. Poskusi zmrzovanja listov in ugotavljanje poškodb nastalih po nizkih temperaturah

Z namenom, da bi ugotovil temperaturno prilagojenost listov bodike in vpliv nizkih temperatur nanje, sem različno stare liste zmrzoval in pri tem opazoval sposobnost podhlajevanja, temperaturo zmrzišča in poškodbe, ki so nastale na listih.

#### 3.4.1. Ugotavljanje sposobnosti podhlajevanja in temperature zmrzišča listov

Na diagramih od 41 do 50 je prikazan letni potek poskusov zmrzovanja različno starih listov bodike. Vse poskuse sem opravil tako, da sem na različne stare liste s selotejmom prilepil temperaturno tipalo in jih izpostavil hitremu zmrzovanju. Spremembe temperature sem s pomočjo ekološke postaje zapisoval vsakih 10 sekund, vendar sem pri risanju krivulj upošteval zaradi boljše preglednosti le minutne spremembe (os x: čas, maksimum 20 minut, os Y: spremembe temperature, razpon 0 do  $-14^{\circ}\text{C}$ ).

Že iz meritev fotosinteze sem sklepal, da morajo imeti listi bodike večjo sposobnost podhlajevanja in s tem prenašanja nizkih temperatur pozimi. Kot je razvidno iz krivulj, imajo listi bodike največjo sposobnost podhlajevanja v obdobju od januarja do konca aprila (diagrami 41 do 44). Listi se v tem času lahko podhladijo do  $-10^{\circ}\text{C}$ , zmrznejo pa med  $-5$  in  $-7^{\circ}\text{C}$ . Znižanje zmrzišča lahko znaša tudi več kot  $4^{\circ}\text{C}$  (n.pr. diagram 42). Različno stari listi se v tem letnem času zelo različno obnašajo. Največje podhladitve so v tem času sposobni najstarejši, to je največkrat triletni listi. To pa še

ne pomeni, da ti listi zmrznejo tudi pri najnižji temperaturi. Na splošno temperatura, pri kateri zmrznejo eno, dvo in triletni listi zelo variira od primera do primera. Velika je tudi razlika v sposobnosti podhladitve in temperaturo zmrzišča listov bodike med rastlinami z Uzmanov in botaničnega vrta v Ljubljani. Iz diagramov 41 in 41 a je razvidno, da imajo listi bodike z Uzmanov za  $3^{\circ}\text{C}$  večjo sposobnost podhlajevanja, zmrznejo pa pri približno za  $1^{\circ}\text{C}$  nižji temperaturi.

Od meseca maja naprej upada sposobnost podhlajevanja listov pri bodiki, spremlja pa jo ustrezen dvig temperature zmrzišča (diagrami od 45 do 50). Listi so se v tem obdobju podhladili do temperatur med  $-4$  in  $-6^{\circ}\text{C}$ , zmrznili pa med  $-2$  do  $-6^{\circ}\text{C}$ . Sorazmerno mala je razlika med poletnimi (diagrami 45, 46, 47 in 48) in jesenskimi meseci (diagrama 49 in 50). Primerjava sposobnosti podhlajevanja in temperatur zmrzišča različno starih listov v tem obdobju pokaže, da je njihova reakcija različna in da na osnovi dobljenih rezultatov še ne morem postavljati zaključkov. V obdobju, ko se mladi listi še razvijajo, od konca maja do julija (diagrama 45 in 46), so prav ti sposobni največje podhladitve. V ostalem delu leta različno stari listi tudi zelo različno reagirajo.

Čas, ki je bil potreben, da so podhlajeni listi zmrznili, je bil v večini primerov okrog 10 minut.

#### 34.2. Ugotavljanje poškodb listov, nastalih po zmrzovanju

Z namenom, da bi pri poskusih ugotavljanja sposobnosti podhlajevanja listov in zniževanja zmrzišča lahko ocenil velikost pri tem nastalih poškodb, sem pri listih, ki sem jih v

te namene zmrzoval pri  $-5$ ,  $-15$  in  $-25^{\circ}\text{C}$  ugotavljal poškodovanost celic na osnovi iztoka kalijevih ionov in zmanjšane električne upornosti vodne raztopine, v kateri sem stresal izsekane diske različno tretiranih listov. Na tabeli 1 so prikazani rezultati poskusov enoletnega zmrzovanja različno starih listov in ugotavljanja pri tem nastalih poškodb na njih, izmerjenih kot iztok  $\text{K}^+$  ionov v destilirano vodo in s tem zmanjšane upornosti električnega toka skozi to raztopino.

Rezultati ugotovljenih poškodb na osnovi iztoka  $\text{K}^+$  ionov in zmanjšane električne upornosti raztopine se ujemajo z rezultati ugotovljenih sposobnosti podhlajevanja listov in zniževanja zmrzišč kot tudi z rezultati meritev temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze.

Listi bodike so na nizke temperature najbolj prilagojeni v obdobju od decembra do aprila. Iztok kalijevih ionov iz listov, izpostavljenih nizkim temperaturam, je v tem obdobju najnižji. Izpostavitve listov čez noč temperaturi  $-5$  ali  $-15^{\circ}\text{C}$  ni povzročila večjih poškodb. Glede na to, da je zmrzišče listov v tem času med  $-4,5$  in  $-7^{\circ}\text{C}$ , lahko rečemo, da so listi prilagojeni na mraz, saj kljub temu, da zmrznejo, ostanejo njihove membrane nepoškodovane. To velja za vse starosti listov v enaki meri.

V toplejši polovici leta, od aprila do decembra, povzročajo izpostavitve listov temperaturi  $-5^{\circ}\text{C}$ , še bolj pa  $-15^{\circ}\text{C}$  znaten iztok  $\text{K}^+$ , kar kaže na poškodbe celičnih membran. Najbolj so v poletnih mesecih občutljivi mladi, še ne izoblikovani listi, iz katerih sem po izpostavitvi na nizke temperature izmeril tudi največji iztok  $\text{K}^+$  in največje znižanje električne upornosti vode, v kateri sem stresal diske listov.

V vseh primerih lahko rezultate poskusov izpostavitve listov bodike temperaturam  $-5$  in  $-15^{\circ}\text{C}$  primerjam z rezultati ugotavljanja istih parametrov pri enako starih listih, ki so bili čez noč na sobni temperaturi in tistih listov, ki so bili čez noč na  $-25^{\circ}\text{C}$ . Temperatura  $-25^{\circ}\text{C}$  je v večjem delu leta za vse starosti listov letalna, pozimi pa povzroči na njih znatne poškodbe, katerih izraz je med drugimi iztok kalijevih ionov v destilirano vodo, v katerih sem stresal diske zmrznjenih listov.

Listi, ki sem jih pri teh poskusih pustil čez noč na sobni temperaturi, so služili kot slepa proba. V njih ugotovljene poškodbe (iztok  $\text{K}^+$  ionov, zmanjšanje električne upornosti) so nastale v naravi zaradi delovanja nizkih temperatur. Rezultati kažejo, da so poškodbe po delovanju nizkih temperatur največje v začetku jeseni in proti koncu zime in da so največji pri najmlajših listih.

### 3.5. Meritve svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze

Rezultati merjenja svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze so prikazani na diagramih od 51 do 72. Iz meritev štirih vegetacijskih sezon je izbranih le nekaj merjenj, ki ponazarjajo spreminjanje svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze med letom. Razen nekaj izjem, so vsi rezultati prikazani tako, da je minimum fotosintetske aktivnosti  $-1,5$ , maksimum pa  $+1,5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ . Maksimum trajanja poskusov je 7 ur (v polurnih presledkih), intenzitete svetlobe so vse v razponu od 0 do  $30 \text{ n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

Svetlobno kompenzacijsko točko fotosinteze sem v vseh meritvah določal tako, da sem začel poskus iz teme in postopoma

zviševal intenziteto svetlobe po 1, 2,5, 5 ali 10 n mol  $m^{-2}s^{-1}$  v polurnih presledkih. Svetlobno kompenzacijsko točko fotosinteze sem določeval pri za določen letni čas optimalni temperaturi.

Znano je, da je svetlobna kompenzacijska točka fotosinteze lahko zelo različna za liste iste rastline (Linder in Troeng 1980, 1981, Luukamen 1978). Glede na to, da so bili vsi ti poskusi narejeni v laboratoriju na vejicah istih rastlin bodike, je že različna mikroklima, v kateri so se posamezne vejice razvijale, povzročala določeno variabilnost rezultatov. Pri jemanju vejic za tovrstne poskuse sem se sicer trudil, da sem vsakokrat odrezal vejico pod kar najbolj enakimi svetlobnimi pogoji, toda razlike so bile in to se vidi tudi iz rezultatov določanja svetlobne kompenzacijske točke. To je še posebej očitno tudi zato, ker je bodika rastlina pod rasti, kjer je nihanje svetlobnih intenzitet na majhnem prostoru lahko zelo veliko, kar vse vpliva na izoblikovanje listov in na aklimatizacijo fotosintetskega aparata. Del napak pri določanju svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze je povzročilo še medsebojno zasenčevanje listov, kajti njihov položaj v merilni kiveti nikakor ni popolnoma ustrezal razmeram v naravi. Na različne vrednosti svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze listov in celih poganjkov izmerjene v naravi ali v laboratorijih, posebej pa še pri enostranskem osvetljevanju, je opozorilo že več raziskovalcev (n.pr. Szaniawski & Wierzbicki, 1978). Pregled letnega poteka svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze pri bodiki pokaže, da je le ta prej dosežena v mrzli polovici leta. Najnižje vrednosti svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze sem določil v

obdobju od januarja do marca. Nekaj primerov meritev iz tega obdobja je prikazanih na diagramih od 51 do 56. V tem obdobju, ko so temperature najnižje, so tudi ugotovljene vrednosti svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze najnižje. To medsebojno odvisnost temperaturne in svetlobne sezonske aklimatizacije fotosinteze je pri različnih vrstah rastlin ugotovilo že več raziskovalcev (Lieth 1960, Helms 1965, Azcon-Abieto in sod. 1981, Nielson in Jarvis 1972, Slatyer in Ferrar 1977, Öquist 1983). V tem času sem izmeril svetlobno kompenzacijsko točko fotosinteze med 5 in 10  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Višje vrednosti, to je med 15 in 20  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (diagram 53), so bile v tem času redke in so se nanašale na bolj sončne poganjke, v nekaterih primerih pa jih lahko pripišemo poškodbam, ki so nastale zaradi dolgotrajnega delovanja nizkih temperatur. Zviševanje svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze kot posledico dolgotrajnega delovanja nizkih temperatur, sem še posebej lepo opazil pri rastlini v botaničnem vrtnu v zimi 1980/81. Večji del te rastline je v tej zimi propadel, preživeli listi so imeli še daleč v poletje izredno visoko svetlobno kompenzacijsko točko (diagram 70) v primerjavi s stanjem prej in z rastlinami od drugod.

Z naraščajočo dolžino dneva in z dviganjem temperatur se je rastlina počasi prilagajala višjim svetlobnim intenzitetam. Tudi svetlobna kompenzacijska točka fotosinteze je postajala višja, vedno nad 10, največkrat pa že med 20 in 30  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . V obdobju od aprila do julija nastopijo velike spremembe v fotosintetski aktivnosti bodike. V tem času rastlina cveti, začne se razvoj mladih listov in rast mladih poganjkov v dolžino. Začetek cvetenja in rasti variira iz leta v

v leto, vedno se začne prej v Ljubljani kot na Uzmanih. Sorazmerno visoke svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze, nemalokrat celo višje kot poleti, so posledica intenzivnega dihanja, ki spremlja cvetenje in rast. Nekaj rezultatov meritev v tem letnem času je prikazanih na diagramih od 57 do 61. V času najintenzivnejše rasti je bilo na vejicah z različno starimi listi čestomogoče izmeriti pozitivno neto fotosintezo, kajti intenzivno dihanje je povsem maskiralo pozitivno neto fotosintezo starejših listov.

V poletnem času je ostala vrednost svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze visoka. V večini primerov je bila dosežena med 20 in 30  $\text{n mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , le izjemoma so sončni poganjki rastline z Uzmanov dosegli svetlobno kompenzacijsko točko šele pri 39  $\text{n mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , kar je razvidno iz diagrama 64. Nekaj rezultatov merjenja svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze poleti je prikazanih na diagramih od 62 do 66.

V jesenskem obdobju je svetlobna kompenzacijska točka fotosinteze ostala dokaj visoka, v glavnem okrog 20  $\text{n mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . To se ujema z meritvami temperaturne kompenzacijske točke, ki je bila v jeseni še sorazmerno visoka. Edino v letih, ko se je prej shladilo in se je rastlina prej prilagodila na nižje temperature, je bila tudi svetlobna kompenzacijska točka fotosinteze dosežena že pri nižjih vrednostih. Takšen primer kažeta diagrama 71 in 72, čeprav gre v teh primerih tudi za bolj senčne poganjke.

Pri poskusih določanja svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze sem opazil, da takoj po osvetlitvi fotosinteza ne začne takoj naraščati, ampak se sprva rahlo poveča dihanje.



Ta pojav bi lahko pripisali fotorespiraciji, to je dodatnemu sproščanju  $\text{CO}_2$  na svetlobi, ki je značilno za vse  $\text{C}_3$  rastline, med katere spada tudi bodika. Nekaj primerov tega pojava je prikazanih na diagramih 73, 74 in 75 (x os: čas, maksimum 5(3) ure; os Y: intenziteta fotosinteze: minimum -1,5, maksimum +1,5  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , razpon svetlobe od 0 do 150  $\text{n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

### 3.6. Meritve svetlobne saturacijske točke fotosinteze

Na diagramih od 76 do 83 je prikazanih nekaj rezultatov meritev svetlobne saturacijske točke fotosinteze. Rezultati so na diagramih prikazani na sledeč način: abcisa - čas trajanja poskusa: maksimum 6 ur, podatki v polurnih presledkih; ordinata - fotosintetska aktivnost (minimum 0, maksimum 4  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) in svetloba (minimum 50, maksimum 450  $\text{nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Meritve saturacijske točke fotosinteze sem opravil pri optimalni temperaturi za določen letni čas. Večina meritev je bilo opravljenih v vegetacijski sezoni 1982/83. Rezultati meritev potrjujejo domnevo, da sta obe rastlini, na katerih sem meril fotosintetsko aktivnost, bolj senčnega karakterja, saj so izmerjene svetlobne saturacijske točke fotosinteze sorazmerno nizke in so v območju svetlobnih intenzitet med 80 in 220  $\text{n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Enako kot svetlobna kompenzacijska točka fotosinteze tudi svetlobna saturacijska točka fotosinteze variira z letnimi časi in med posameznimi vejicami na rastlini. Pozimi je svetlobna saturacijska točka najnižja in je dosežena že pri 80  $\text{n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (diagram 83); najvišja vrednost je bila izmerjena v toplejši polovici leta, v začetku jeseni (diagram 82). Pri večini meritev je bila

vrednost svetlobne saturacijske točke fotosinteze med 100 in 200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

Naraščanju intenzitete svetlobe v vseh primerih sledi naraščanje intenzitete neto fotosinteze vse do saturacijske točke, nakar začne neto fotosinteza polagoma upadati. Pri izredno visokih svetlobnih intenzitetah ima rastlina negativno neto fotosintezo. Takšen primer je prikazan na diagramih 79 in 83. V teh primerih že lahko govorimo o fotoinhibiciji.

### 3.7. Dnevni poteki fotosinteze v različnih letnih časih

Z namenom, da bi ugotovil dnevni potek fotosinteze v odvisnosti od ekoloških dejavnikov, sem na intaktnih rastlinah, na naravnem rastišču na Uzmanih, opravil nekaj enodnevnih meritev fotosinteze, s hkratnim merjenjem pomembnejših ekoloških dejavnikov, ki vplivajo na njen dnevni potek in intenziteto. Rezultati meritev so prikazani na diagramih od 84 do 87. Poleg meritev fotosintetske aktivnosti (minimum  $-1,5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , maksimum  $4 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), transpiracije (minimum 0, maksimum  $1,8 \text{ mg H}_2\text{O dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) in difuzijske upornosti listov (minimum 0, maksimum  $80 \text{ scm}^{-1}$ ) so na diagramih prikazani še rezultati meritev temperature listov (minimum  $-10$ , maksimum  $40^\circ\text{C}$ ), intenzitete fotosintetsko aktivnega dela svetlobe (minimum 0, maksimum  $700 \text{ nmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), radiacije (minimum 0, maksimum  $1700 \text{ j cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) in relativne vlažnosti zraka (minimum 20, maksimum 100%  $\text{H}_2\text{O}$ ). Podatki so za vse meritve prikazani v polurnih presledkih, dolžina zajemanja podatkov pa je odvisna od dolžine dneva.

Rezultati pomladanske meritve so prikazani na diagramu 84

(A, B, C). Meril sem v izrazito spremenljivem vremenu, kar se lepo vidi iz poteka radiacije in relativne zračne vlage, v manjši meri pa tudi iz poteka nihanj fotosintetsko aktivnega dela svetlobe in temperature lista. Potek fotosinteze in transpiracije kaže izrazita nihanja, ki v večjem delu dneva najlepše sledijo nihanju radiacije in fotosintetsko aktivne svetlobe. Še večja nihanja kot fotosinteza je imel dnevni potek transpiracije, ki se je smiselno ujema z nihanjem difuzijske upornosti, le da so bile amplitude pri nihanju difuzijske upornosti bistveno manjše. Neto fotosinteza je bila sorazmerno nizka, kar si lahko razlagamo po eni strani s prenizko intenziteto svetlobe, po drugi strani pa je rastlina začela odganjati in povečana intenziteta dihanja je delno maskirala neto fotosintezo. Dnevni potek fotosinteze se ujema tudi s potekom transpiracije in difuzijske upornosti.

Primer poletne meritve je prikazan na diagramu 85 (A, B, C). Enako kot pri merjenju dnevnega poteka spomladi je bilo tudi ta dan spremenljivo vreme. Dnevni potek fotosinteze nima tako izrazitega viška dopoldne in manjšega popoldne, kot se to često navaja v literaturi, čeprav je ta trend do neke mere izražen. Opoldanski upad fotosintetske aktivnosti si na osnovi meritev transpiracije in difuzijske upornosti ne moremo razložiti z zaprtostjo rež, saj so le te vse do večera odprte. Tako opoldanski kot popoldanski upad fotosinteze je ta dan posledica pooblačitve, saj so izmerjene intenzitete svetlobe od enajste ure naprej zelo nizke in ne dosejajo svetlobne saturacijske točke fotosinteze za ta letni čas. Iz poteka temperature listov je razvidno, da temperatura

nima bistvenega vpliva na fotosintetski potek v mejah ta dan izmerjenih amplitud. Dnevni potek transpiracije in difuzijske upornosti je ta dan skoraj popolnoma komplementaren, saj viškom transpiracije skoraj v vseh primerih odgovarjajo minimumi difuzijske upornosti. Dnevni potek transpiracije in fotosinteze kažeta tudi ta dan izrazita nihanja, od katerih ne moremo vseh pojasniti z izmerjenimi ekološkimi dejavniki.

Jesenska meritev predstavlja potek fotosinteze v hladnem in meglenem dnevu. Rezultati so prikazani na diagramu 86 (A, B, C). Zaradi izredno nizkih svetlobnih intenzitet in nizke temperature je višek fotosintetske aktivnosti opoldne, ko dosežejo vrednosti prej omenjenih parametrov vsaj za spoznanje višjo vrednost. Vrednosti intenzitete svetlobe in temperature so bile ves dan, tudi opoldne, precej pod svetlobno oziroma temperaturno saturacijsko točko. Zato je bila neto fotosinteza cel dan zelo šibka, komaj nad nivojem kompenzacijske točke. Tako nizka intenziteta fotosinteze je še bolj razumljiva z ozirom na dejstvo, da je bil to eden izmed prvih hladnejših dni v tej jeseni. Zaradi izredno visoke relativne zračne vlage sem transpiracijo lahko izmeril le nekajkrat opoldne. Tudi difuzijska upornost, ki je recipročna transpiraciji kaže le krajšo opoldansko depresijo, sicer pa so vrednosti cel dan zelo visoke. Ta dnevni potek kaže, da je fotosintetska aktivnost v mrzlih in meglenih jesenskih in zimskih dneh neznatna in da imajo rastline bodike v takšnih pogojih pozitivno neto fotosintezo le par ur na dan in še ta je le tik nad kompenzacijsko točko.

Na diagramu 87 (A, B, C) je prikazan dnevni potek fotosinteze v lepem in toplim zimskem dnevu. Pred merjenjem so se nočne

temperature že nekajkrat spustile pod ničlo, vendar daljših obdobj nizkih temperatur kot tudi zelo nizkih temperatur v zimi 1982/83 še ni bilo.

Bodika je pri tem merjenju pokazala izredno visoko aktivnost fotosinteze. Dnevni potek fotosinteze je tipičen, z opoldansko depresijo, ki jo je povzročila izredno visoka intenziteta svetlobe. Padec fotosintetske aktivnosti opoldne si lahko le delno razložimo z zaprtostjo rež, kajti difuzijska upornost je v tem času le neznatno narastla. Vzrok za upad fotosinteze je najbrž fotoinhibicija na račun fotorespiracije, kajti intenziteti svetlobe in temperature sta bili opoldne precej nad svetlobno oziroma nad temperaturno saturacijsko točko bodike v tem letnem času. Meritev tega dne potrjuje domnevo, da je bodika tudi pozimi fotosintetska aktivna in da je intenziteta fotosinteze lahko zelo visoka, če so le ustrezne temperaturne in svetlobne razmere.

### 3.8. Meritve letnega poteka spreminjanja koncentracije klorofila, specifične listne površine in teže ter fotosintetske aktivnosti

#### 3.8.1. Letni potek fotosintetske aktivnosti

Letni potek fotosintetske aktivnosti je za leto 1981/82 prikazan na diagramu 88 (os x: čas - meseci od junija 1981 do maja 1982, os y: fotosinteza, minimum 0, maksimum  $1,5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). Prikazan letni potek fotosintetske aktivnosti bodike je rezultat meritev svetlobne in temperaturne saturacijske točke fotosinteze v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji. Intenziteta fotosinteze je na splošno nizka.

Najvišje vrednosti fotosinteze ima bodika v obdobju od junija do oktobra. V novembru je začela fotosintetska aktivnost upadati in ostala na skoraj enakem nivoju vse do aprila. Spomladi je kratek dvig aktivnosti v obdobju od aprila do maja in ponoven padec ob začetku rasti mladih listov in poganjkov. V zimskem času se je intenziteta fotosinteze v tem letu zmanjšala skoraj za polovico. Potek fotosinteze je bil v tem letu takšen, kot ga prikazuje diagram, ni pa nujno, da je vedno tako. Kot so pokazali že rezultati meritev letnega poteka temperaturne in svetlobne regulacije fotosinteze na odrezanih vejicah in meritve na intaktnih rastlinah na terenu, je letni potek od leta do leta različen in v veliki meri odvisen od vremena.

### 3.8.2. Letni potek spreminjanja koncentracije klorofila v listih bodike

Na diagramih 89a do 89d je prikazan letni potek spreminjanja koncentracije klorofila na podoben način kot fotosintetska aktivnost. Na diagramih 89a in 89b je podan potek sprememb za enoletne, na 89c in 89d pa za dvoletne liste. Količina klorofila a, b in a + b se med letom močno spreminja, tako na listno težo kot na listno površino. Viški koncentracij klorofila a in b, se ne ujemajo popolnoma z viški fotosintetske aktivnosti, čeprav so z njo z določenim časovnim zamikom lepo sinhronizirani. Medtem ko ima fotosinteza dva viška, enega spomladi pred rastjo novih listov in drugega od poletja do pozne jeseni, opažamo pri klorofilu, vsaj na osnovi enoletnega poteka, en sam višek v obdobju od julija do novembra, ki ima pri dvoletnih listih izrazito poletno depresijo.

Zaradi rasti listov v površino so nihanja klorofila pri enoletnih listih večja takrat, ko koncentracijo klorofila preračunamo na površino. Rezultati, preračunani na listno težo, kažejo pri eno in dvoletnih listih približno enaka nihanja, saj se listna teža tudi v drugem letu še vedno povečuje. V celoti vsebujejo mlajši listi več klorofila tako na listno težo kot površino, z izjemo začetka vegetacijske sezone, ko klorofil v njih še nastaja in listi tudi še niso izdiferencirani.

### 3.8.3. Letni potek spreminjanja specifične listne površine in specifične listne teže

Vzporedno z merjenjem koncentracije klorofila in fotosintetske aktivnosti sem pri listih bodike zasledoval še letni potek spreminjanja specifične listne teže in specifične listne površine, ki sta prav tako pokazatelja fotosintetske sposobnosti rastlin. To sta parametra, ki najlepše pokažeta stopnjo izdiferenciranosti listov. Enoletni potek meritev je prikazan na diagramu 90 za enoletne in na diagramu 91 za dvoletne liste (abcisa : čas - meseci, junij 1981 do maj 1982; ordinata : specifična listna teža (minimum 0,6, maksimum  $1,60 \text{ gdm}^{-2}$ ) in specifična listna površina (minimum 60, maksimum  $76 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ). Letni potek vrednosti je pri obeh parametrih nasproten. Specifična listna površina s starostjo listov upada. Največja je pri mladih, še neizdiferenciranih listih. Značilno je, da že v prvem letu, ko se razvoj listov v površino v pretežni meri konča, opazamo padec specifične listne površine na neko določeno vrednost, na kateri ostane z neznatnim trendom nadaljnjega upadanja še naslednje leto.

Nasprotno se specifična listna teža s starostjo listov povečuje, kar je v neposredni zvezi s sekundarno debelitvijo celičnih sten listnih tkiv. Tudi v tem primeru je trend naraščanja v prvih štirih ali petih mesecih največji. V mesecu oktobru ali novembru doseže specifična listna teža prvi višek hkrati s padcem specifične listne površine na bolj ali manj ustaljen nivo. Specifična listna teža znatno narašča še drugo leto, kar pomeni, da se diferenciacija listnih tkiv še nadaljuje (sekundarna debelitev celičnih sten in nalagnje različnih snovi vanje in v vakuole). Velika nihanja v naraščanju specifične listne teže in v upadanju specifične listne površine so odraz nehomogenosti listov bodike, na katerih sem zasledoval te parametre. Posamezne vejice oziroma listi, ki sem jih uporabljal v te namene, so se razvijali v vsaj za malenkost različnih svetlobnih razmerah, kar je imelo za posledico variiranje obeh parametrov.



## 4. DISKUSIJA

Letni potek fotosinteze, predvsem pa spreminjanje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze pri nizkih temperaturah in spreminjanja temperaturne saturacijske točke fotosinteze preko leta kažejo, da je bodika celo leto fotosintetsko aktivna, torej tudi pozimi, ko so za to večkrat neustrezni pogoji. Ta ugotovitev se ujema z meritvami Peterkena (1967), ki je zasledoval letni potek fotosinteze te rastline v precej milejšem podnebjju Velike Britanije. Tudi moje meritve potrjujejo, da pri bodiki tudi pri nas, v dosti ostrejšem podnebjju, ne zasledimo zimskega upada oziroma neaktivnosti fotosinteze, ki jo za iglavce navajajo številni avtorji (Tranquillini 1955, 1957, Pisek in Winkler 1958, Bourdeau 1959, Ungerson in Scherdin 1968, Schwarz 1971 it.d). Po daljših obdobjih nizkih temperatur, okrog  $-10^{\circ}\text{C}$  ali še nižje, sem pri bodiki sicer opazil znižanje fotosintetske aktivnosti, nekajkrat sem izmeril tudi negativno stanje neto fotosinteze, toda fotosintetska aktivnost se je že v kratkem času regenerirala. V tem pogledu je bodika podobna nekaterim iglavcem, ki uspevajo v predelih z oceansko klimo v Severni Ameriki in gojeno tudi v Evropi. Tako je Helms (1965) ugotovil, da sta vrsti *Picea sitchensis* in *Pseudotsuga menziensis* preko cele zime fotosintetsko aktivni in da predstavlja zimska fotosinteza znatni delež v celotni bilanci izmenjave  $\text{CO}_2$ . Isto navajata Fry in Phillips (1977) za vrste kot so *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* in *Abies grandis*. Zmožnost fotosinteze v zimskem času navajata za jelko Pisek in Kemnitzer (1968).

Fotosintetska aktivnost v zimskem času je poznana tudi pri zimzelenih vrstah iz mediterana. Tako je spodnja temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze za oljko okrog  $-8^{\circ}\text{C}$ , za črniko (*Quercus ilex*) pa okrog  $-4^{\circ}\text{C}$  (Larcher 1959). Nasploh naj bi potekala fotosinteza zimzelenih listavcev v zimskem času nekje do temperatur do  $-5$ , oziroma  $-10^{\circ}\text{C}$ . To sta v svojih poskusih na mediteranskih rastlinah (*Buxus sempervirens*, *Prunus laurocerassus*) in nekaterih drugih zimzelenih vrstah (*Hedera helix*, *Mahonia aquifolia*) ugotovila tudi Pavletić in Lieth (1958).

Zelo podobno se obnaša tudi bodika. V vsem obdobju mojih meritev kratkotrajne, predvsem nočne temperature do približno  $-10^{\circ}\text{C}$  niso drastično spremenile fotosintetske aktivnosti, saj je bila v večini primerov vzrok nizke intenzitete svetlobe. Šele dolgotrajnejše delovanje nizkih temperatur,  $-10^{\circ}\text{C}$  in manj, je fotosintezo bodike drastično zmanjšalo in celo povsem prekinilo. Potek fotosinteze v hladnejši polovici leta, pa tudi lega spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze je pri bodiki podoben kot pri jelki, pri kateri sta Pisek in Kemnitzer (1968) izmerila pozitivno neto fotosintezo pozimi še pri temperaturah med  $-12$  in  $-15^{\circ}\text{C}$ . Zanimivo je, da za bršljan (*Hedera helix*), katerega areal in po mnenju nekaterih avtorjev tudi fitogeografska pripadnost (Iversen 1944) sta podobna kot pri bodiki, navajajo nekateri avtorji popolno fotosintetsko neaktivnost preko zime, ki naj bi se začela že po prvem večjem jesenskem mrazu (Kartusch 1978).

Letni potek meritev spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze in poskusi zmrzovanja listov kažejo, da pri bodiki obstaja prilagoditev fotosinteze na sezonske temperature. Ta prilagoditev ni takšna kot pri rdečem boru (Ungerson in Scherdin 1968) ali cemprinu (Tranquillini 1959) in smreki (Pisek in Winkler 1958), kjer opažamo to kot popolno prekinitev fotosintetske aktivnosti v zimskem času, ki se pri teh vrstah manifestira tudi v delni dezintegraciji fotosintetskega aparata (Senser in sod. 1975), ampak se kaže predvsem v prilagajanju fotosinteze nižjim temperaturam in v sposobnosti podhlajevanja listov. Jasno je, da je obseg teh prilagoditev omejen, tako glede na intenziteto kot trajanje mraza.

Sezonsko temperaturno aklimatizacijo kaže pri bodiki tudi temperaturna saturacijska točka fotosinteze. Enako kot pri meritvah temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze so tudi pri merjenju temperaturne saturacijske točke razlike med posameznimi leti glede na določen letni čas. Splošni trend je takšen, da je fotosinteza v hladnejši polovici leta najvišja pri temperaturah med 5 in 15°C, v toplejši polovici leta pa med 20 in 35°C. Temperaturna saturacijska točka fotosinteze je za različne vrste različna, odvisna je v prvi vrsti od izvora rastlin, stopnje ontogenetskega razvoja in letnega časa (Pisek in sod. 1969). Temperaturna saturacijska točka fotosinteze je pri cvetnicah običajno prilagojena na prevladujočo sezonsko temperaturo (Larcher 1959, Lange in sod. 1975, Mooney in sod. 1978, Badger in sod. 1982 itd.). Še posebej velja to za rastline tistih predelov, kjer se temperature redno sezonsko spreminjajo (Nielson in Jarvis

1972, Öquist 1983). Nekoliko drugače se v tem pogledu obnašajo lišaji, pri katerih je letni potek fotosinteze v precejšnji meri neodvisen od temperature, ampak regulira letno ritmiko vlaga (Kallio in Heinonen 1971). Iz številnih meritv fotosintetske aktivnosti pri bodiki lahko zaključim, da temperatura omejuje fotosintezo pri tej rastlini predvsem pozimi, pa še takrat ni edini omejujoči faktor, kar še posebej lepo kažeta meritvi dnevnega poteka v jeseni in pozimi. Po daljših obdobjih hujšega mraza se je fotosintetska aktivnost bodike drastično znižala ali pa je celo povsem prenehala. Če sem vejice bodike, ki so imele zaradi delovanja mraza negativno neto fotosintezo, prenesel na sobno temperaturo, je neto fotosinteza dosegla vrednost kompenzacijske točke v vseh primerih že po nekaj urah. Isto se je zgodilo pri poskusih, ko sem vejice izpostavljajl čez noč na  $-10^{\circ}\text{C}$  oziroma  $-15^{\circ}\text{C}$ . Po navedbah iz literature je reaktivacija fotosintetske aktivnosti po delovanju nizkih temperatur zelo različna. Čas reaktivacije lahko traja pri nekaterih iglavcih od nekaj ur do več dni in celo tednov, odvisno od vrste in rastišča. Za rdeči bor se navaja čas reaktivacije fotosintetske aktivnosti od nekaj ur do več dni (Bourdeau 1959, Ungerson in Scherdin 1968, Schwarz 1971, Linder in Troeng 1980, itd. ). Isto navajata Pisek in Kemnitzer (1968) za jelko. Vrste, katerih fotosinteza se v zimskem času po kratkotrajnih otoplitvah sploh ne dvigne, smo že omenili. To velja predvsem za cemprin, smreko in rdeči bor na rastiščih visoko v gorah ali na severu, pa tudi za nekatere visokogorske in arktične severno ameriške vrste, kot je npr. *Pinus contorta* (Schwarz 1971). Obnašanje bodike je v tem pogledu

podobno tistim zimzelenim iglavcem, ki so fotosintetsko aktivni tudi v hladnejši polovici leta in katerih neto fotosinteza se po delovanju nizkih temperatur hitro dvigne in dosega znatne vrednosti. Ti iglavci naj bi imeli tudi v zimskem času znatno pozitivno bilanco menjave  $\text{CO}_2$ , kar naj bi tudi na nek način kompenziralo njihovo manjšo fotosintetsko aktivnost v primerjavi z listopadnimi vrstami poleti. Tako navajajo kratek regeneracijski čas fotosinteze po delovanju nizkih temperatur pozimi za vrste kot so *Tsuga canadensis*, *Picea pungens* (Schwarz 1971) in *Picea sitchensis* (Nielson in Jarvis 1972). Iz literature je razvidno, da so mnenja o pomenu in sposobnosti fotosinteze v zimskem času še vedno zelo deljena, kar je razvidno delno že tudi iz naštetih citatov. Jasno pa je, da je fotosintetska aktivnost zimzelenih rastlin pozimi razen od temperature in svetlobe odvisna še od drugih dejavnikov kot so nadmorska višina rastišča, geografska višina, klima in pa od lastnosti posameznih rastlinskih vrst. Od tega so odvisni tako aktivnost fotosinteze kot hitrost regeneracije po delovanju mraza kot tudi temperaturni minimum, maksimum in optimum fotosinteze v zimskem času. To so ugotovili na gozdnem boru (Ungerson in Scherdin 1968), smreki (Luukanen 1978), evkaliptusu (Slattery 1977), puhasti brezi (Hällgren in sod. 1982) in številnih drugih vrstah. Isto sem opazil tudi pri bodiki, saj je spodnja kompenzacijska točka fotosinteze pozimi nižja pri rastlini z naravnega rastišča na Uzmanih kot pri rastlini iz botaničnega vrta v Ljubljani, ki je na nižji nadmorski višini. Enake razlike med rastlinami z obeh rastišč kažejo tudi podatki meritev temperaturne saturacijske točke

fotosinteze in sposobnosti podhlajevanja. Enako kot drugi avtorji (npr. Bauer in sod. 1969) sem po delovanju nizkih temperatur opazil najprej močno dihanje, ki pa je pri bodiki kmalu padlo na prejšnjo raven.

Po rezultatih številnih meritev naj bi fotosinteza zimzelenih rastlin potekala do  $0^{\circ}\text{C}$  oziroma do temperature, do koder se lahko podhladi celični sok (Öquist 1983). S tem, ko list ali iglica zmrzne, preneha tudi fotosinteza. To se zgodi pri večini zimzelenih iglavcev in listavcev zmernotoplega pasu, pa tudi tistih iz Sredozemlja, pri temperaturah med  $-4$  in  $-10^{\circ}\text{C}$  (Pavletić in Lieth 1958, Larcher 1959, Pisek 1973, Bauer in sod. 1975, Öquist 1983). Podobno sliko kaže tudi primerjava rezultatov zmrzovanja listov in spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze pri bodiki. Listi bodike imajo najnižjo temperaturno kompenzacijsko točko fotosinteze v obdobju od januarja do marca. To je tudi čas, ko so sposobni tudi največje podhladitve. Temperature podhladitev listov in spodnje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze se v celotnem letnem poteku dokaj dobro ujemajo.

Zgornje temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze v svojem delu nisem določeval. Nekaj poskusov, ki v delu niso prikazani, kaže, da je ta tako visoka, da ni verjetno, da bi visoke temperature omejevale fotosintezo bodike v naravi.

Meritev letnega poteka svetlobne kompenzacijske in svetlobne saturacijske točke je pokazala, da je bodika prilagojena na razmere rastišča v podrasti. To potrjuje predvsem lega saturacijske točke, ki je pozimi okrog 80 do 100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

poletni pa med 200 in 250  $\text{n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Primerjave z rezultati Peterkena (1965), ki za sončne liste navaja svetlobno saturacijsko točko okrog 420, za senčne pa okrog 210  $\text{n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , potrjuje, da sta obe rastlini, na katerih sem zasledoval fotosintetsko aktivnost, senčnega tipa. Meritve letnega poteka svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze, katere vrednosti so pozimi med 5 in 10  $\text{n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , v toplejši polovici leta pa med 15 in 30  $\text{n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , tudi kažejo na sezonsko aklimatizacijo fotosinteze na svetlobne razmere rastišča. Ta pojav je pri različnih vrstah zmernotoplega pasu opisalo že več avtorjev in sicer Öquist (1975) pri rdečem boru, Azcon-Bieto in sod. (1981) pri trpežni ljulki, Helma (1965) pri duglaziji in Lieth (1960) pri večjem številu vrst. V vseh teh primerih so avtorji opazili sezonsko svetlobno in temperaturno aklimatizacijo fotosinteze. Pri višjih temperaturah so bile vrednosti svetlobne kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze pri višjih intenzitetah svetlobe in obratno. Še posebej lepo kažejo ta pojav rezultati Lewandowske in sod. (1976), ki je opazovala letni potek fotosinteze v odvisnosti od svetlobe pri sitki na nivoju kloroplasta.

Ne glede na to, da se je bodika sposobna prilagoditi na senčna rastišča pa prav gotovo ne spada med prave skiofite, saj za njih navaja Lieth (1960) vrednost svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze pod 1  $\text{n mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Isto vrednost navaja Huber (1978) za izrazite senčne rastline v podrasti tropskih gozdov.

Poleg sezonskega spreminjanja svetlobne aklimatizacije fotosinteze sem pri bodiki opazil še prilagajanje fotosinteze na svetlobne razmere znotraj krošnje, kar je povzročilo določeno stopnjo nehomogenosti rezultatov pri določanju svetlobne kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze. Tudi to se ujema z opazovanji drugih avtorjev (Schultze (1970) pri bukvi; Luukanen (1978) pri smreki; Linder in Troeng (1980) pri rdečem boru), ki so opazili, da so razlike v svetlobni aklimatizaciji fotosinteze posameznih listov znotraj krošnje enega drevesa večje kot med različnimi drevesi v sestoji.

Fotosinteza poteka pri bodiki torej celo leto. Njena intenziteta je odvisna v veliki meri od svetlobe in temperature, od ostalih ekoloških dejavnikov in od stopnje razvoja listov. Meritve fotosintetske aktivnosti na odrezanih vejicah kažejo največjo aktivnost fotosinteze v obdobju od maja do oktobra. Do neke mere potrjujejo to tudi meritve na intaktnih rastlinah na terenu, vendar jih je premalo, da bi na osnovi njih lahko posploševal. Absolutno največjo aktivnost sem izmeril pri meritvi dnevnega poteka na Uzmanih v zimi 1982/83. To nikakor ne pomeni, da je fotosinteza pozimi na splošno tako visoka, kajti vremenske prilike na dan meritve kot tudi daljše obdobje pred njo so bile za fotosintezo bodike zelo ugodne. Pravo stanje o fotosintezi bodike v mrzlem jesenskem ali zimskem dnevu daje meritev dnevnega poteka v jeseni 1982. Da pa so visoke vrednosti fotosinteze pozimi mogoče, potrjujejo tudi meritve drugih avtorjev, saj npr. Helms (1965) navaja za duglazijo (*Pseudotsuga menziensis*) tudi največjo absolutno vrednost fotosinteze, izmerjeno v zimskem času.



Rezultati fotosintetske aktivnosti različno starih listov v delu niso prikazani. Na osnovi enoletnih meritev lahko rečem, da dosežejo mladi listi pozitivno neto asimilacijo najkasneje julija, polno fotosintetsko aktivnost pa nekje do septembra. Fotosintetsko ostanejo aktivni v večini primerov dve leti, nakar aktivnost hitro upade. Hitrost odmiranja listov in s tem tudi padec fotosintetske aktivnosti je drugačen pri rastlinah z Uzmanov kot pri rastlini iz botaničnega vrta. Medtem ko sem na rastlini v Ljubljani našel v večini primerov le liste treh generacij, pri rastlini z Uzmanov, ni bila redkost pet generacij, od katerih so bili vsi fotosintetsko aktivni. Značilno je, da stari listi ne odpadajo enakomerno preko celega leta, ampak da je glavni odpad listov spomladi takoj po brstenju in začetku rasti mladih listov in poganjkov.

Z življenjsko dobo listov je povezano tudi nihanje klorofila v njih. (Šestak 1977, Masarovičova in Eliaš 1980, 1981). Rezultati dvoletnih merjenj kažejo že omenjeni trend naraščanja količine klorofila v prvem letu starosti od junija do novembra, nato zimski upad in spomladi ponoven kratek višek v aprilu in maju. Temu sledi rahel upad ob rasti novih listov in nato spet ponovni maksimum, podoben tistemu v prvem letu starosti. Po drugem letu starosti oziroma po drugi zimi večina listov na rastlini iz botaničnega vrta v Ljubljani odpade z močnim predhodnim znižanjem količine klorofila. Podoben letni potek spreminjanja količine klorofila v listih navaja za rdeči bor Linder (1980), za črni bor Elaoui in Moussseau (1974) in za bršljan Martinčič in sod. (1983), medtem ko zimski upad količine klorofila pri zimzelenih

rastlinah omenja večje število avtorjev (npr. Öquist 1983, Sener in Beck 1978).

Vsi v delu prikazani rezultati fotosintetske aktivnosti so preračunani na enoto listne površine. Vrednosti, preračunane na enoto suhe teže, so zelo podobne, vedno nekoliko manjše. Ker se pri zimzelenih rastlinah s starostjo listov listna teža povečuje bolj kot listna površina, je zaradi boljše primerljivosti podatkov primernejše izračunavanje fotosintetske aktivnosti na enoto površine. Na to je opozoril že Freeland (1952), ko je ugotavljal fotosintetsko aktivnost različnih iglavcev.

Primerjava fotosintetske aktivnosti bodike, ki po mojih meritvah dosega maksimalno vrednost okrog  $5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , z drugimi lesnimi rastlinami pokaže, da je njena sposobnost fotosinteze zelo nizka. Fotosintetska aktivnost lesnih rastlin je v primerjavi s tisto pri zeliščih na splošno dosti nižja (Schaedle 1975, Jarvis in Jarvis 1964) in je pri večini v velikostnem razredu med 5 in  $20 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  (Jarvis in Jarvis 1964). Velikost fotosinteze med lesnimi rastlinami je najvišja pri nekaterih listopadnih listavcih - nekatere vrste jablan in topolov (Hoflacher in Bauer 1982), najnižja pa pri zimzelenih iglavcih po navedbah istih avtorjev. Hodge in Scott (1968) navajata za iglavce celo komaj  $2 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  kot maksimalno vrednost.

Tudi bodika spada med fotosintetsko manj produktivne lesne rastline, vsaj po mojih meritvah, pa tudi po hitrosti rasti nasploh. V tem pogledu so vrednosti fotosinteze, ki sta jih pri bodiki v Veliki Britaniji izmerila Peterken in Lloyd

(1967), kar  $20 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , izredno visoke.

Nizka fotosintetska produktivnost naj bi bila po mnenju številnih raziskovalcev splošna karakteristika zimzelenih lesnih rastlin (Walter 1956, Albert in sod. 1976, Fry in Phillips 1977 itd.), ki uspevajo v zmerno toplen pasu. Prav zaradi tega naj bi bile te vrste tudi pozimi fotosintetsko aktivne in na takšen način vsaj delno kompenzirale nizko produkcijo poleti. Med te spadajo že prej večkrat omenjeni iglavci oceanskih predelov hemisfere, pri katerih je znatna fiksacija  $\text{CO}_2$  v hladni polovici leta že dokazana. Glede na moje meritve in glede na areal bodike, in kot je razvidno iz meritev Peterkena (1965) lahko med te vrste prištejemo tudi bodiko. Bodika, ki se pri nas ohranja zaradi ostrejše klime predvsem v podrasti bukovih in jelovih gozdov, ima nizko produktivnost fotosinteze, ki jo lahko vsaj delno kompenzira v zimskem času, saj ima pozitivno neto fotosintezo še pri temperaturah med  $-7$  in  $-10^\circ\text{C}$ , če so le ustrezne svetlobne razmere.

## 5. ZAKLJUČKI

Na osnovi štiriletnih meritev fotosintetske aktivnosti in nekaterih pomembnejših dejavnikov, ki vplivajo na fotosintezo lahko zaključim naslednje:

- Bodika (*Ilex aquifolium* L.) je fotosintetsko aktivna celo leto, torej tudi v hladnejši polovici leta, pri sorazmerno nizkih temperaturah.
- V zimskem času je neto asimilacija pozitivna vse dokler ne nastopijo daljša obdobja nizkih temperatur, to je temperatur okrog  $-10^{\circ}\text{C}$  ali manj.
- Intenziteta fotosinteze je v zimskem času nižja kot poleti, stopnja zmanjšanja pa je različna iz leta v leto, pa tudi med rastlinami iz različnih rastišč.
- Po delovanju nizkih temperatur se po ponovni otoplitvi fotosintetska aktivnost hitro regenerira. V primerjavi z zimzelenimi iglavci, za katere je značilna zimska dormanca, je reaktivacija fotosinteze pri bodiki vedno hitrejša.
- Prilagoditev fotosinteze na nizke temperature pozimi kaže lega temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze kot tudi sposobnost podhlajevanja listov v tem času.
- Na splošno je sezonska aklimatizacija fotosinteze tako na svetlobo kot na temperaturo podobna kot pri številnih drugih zimzelenih vrstah lesnih rastlin in zelišč.
- Nizka fotosintetska aktivnost je vsaj do neke mere kompenzirana z aktivnostjo preko zime v ugodnih temperaturnih in svetlobnih razmerah.

- Meritve fotosinteze lahko le do določene mere pomagajo razjasniti reliktni značaj bodike in s tem tudi njen reliktni značaj. Vrsta je nedvomno ostanek flore, ki je uspevala pri nas v obdobjih z milejšo klimo. V sedanjih razmerah je njen areal pri nas in drugod v zmerno-toplih predelih omejen na ugodnih mikroklimatskih legah, kjer raste predvsem kot podrast bukovih in jelovih gozdov, izven teh rastišč je najdemo le gojeno, kjer je njen obstoj časovno omejen s pojavljanjem daljših in mrzlih zim.

## 6. POVZETEK

Letni potek fotosintetske aktivnosti pri bodiki (*Ilex aquifolium* L.) je bil zasledovan na osnovi parametrov kot so meritve dnevnih potekov fotosinteze poganjkov in ugotavljanju spreminjanja lege svetlobne in temperaturne kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze odrezanih vejic, v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji. S poskusi hitrega zmrzovanja je bila določena sposobnost podhlajevanja različno starih listov in pri tem nastalih poškodb. Vzporedno je bil spremljan še letni potek spreminjanja koncentracije klorofila v listih in spreminjanje specifične listne površine in teže. Fotosintetska aktivnost bodike je bila merjena na rastlinah z rastišč z različno nadmorsko višino (Uzmani, cca 650m, Ljubljana cca 270m). Razen v primerih, ko sem ugotavljal le stanje neto asimilacije s kolorimetrično metodo, sem fotosintetsko aktivnost bodike meril s pomočjo infrardeče plinske analize, s tem, da je bil uporabljen odprt sistem in diferencialni način merjenja.

Namen dela je bil ugotoviti sezonsko prilagoditev fotosinteze na temperaturo in svetlobo, s poudarkom na ugotavljanju sposobnosti fotosinteze bodike pozimi, ko so naravne temperature pogosto zelo nizke in je preživetje zimzelenih vrst v našem podnebjju zelo kritično. V štirih vegetacijskih sezonah (1979 do 1983) sem zasledoval v mesečnih presledkih lego svetlobne in temperaturne kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze na odrezanih vejicah v laboratoriju. V vseh

letnih časih sem izmeril tudi dnevne poteke. Po obdobjih nizkih temperatur v naravi ali pa po enonočnih izpostavitvah vejic na temperaturo  $-10^{\circ}\text{C}$  ali  $-15^{\circ}\text{C}$  je bila ugotovljena hitrost regeneracije fotosintetske aktivnosti.

Tako meritve na terenu kot poskusi na odrezanih vejicah v laboratoriju so pokazali, da je rastlina celo leto fotosintetsko aktivna. V zimskem času je fotosintetska aktivnost sicer zmanjšana, vendar ob ugodnih svetlobnih razmerah poteka fotosinteza do  $-7^{\circ}\text{C}$ , če le obdobja mraza niso predolga. Prilagoditve na nizke zimske temperature se kažejo tako v legi temperaturne kompenzacijske in saturacijske točke fotosinteze, ki sta v tem času najnižji, kot tudi v sposobnosti podhlajevanja listov, ki v tem času prenesejo nizke temperature brez večjih poškodb.

Temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze je najnižja v obdobju od januarja do aprila in se giblje med  $-2$  in  $-7^{\circ}\text{C}$ , s tem, da je vedno nižja pri rastlinah z rastišča z večjo nadmorsko višino. Od aprila do konca maja je temperaturna kompenzacijska točka fotosinteze med  $-2$  in  $-4^{\circ}\text{C}$ . Preko poletja je fotosinteza bodike pozitivna vse do temperatur med  $0^{\circ}\text{C}$  in  $-2^{\circ}\text{C}$ . Tudi v jeseni ostane lega temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze podobna kot poleti (okrog  $-2^{\circ}\text{C}$ ). Temperaturna saturacijska točka fotosinteze je v hladnejši polovici leta med  $5$  in  $15^{\circ}\text{C}$ , v toplejši pa med  $20$  in  $35^{\circ}\text{C}$ . Podobne sezonske prilagoditve kaže tudi svetlobna adaptacija fotosinteze. V najhladnejšem obdobju leta, januar - marec, je tudi lega svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze najnižja (med  $5$  in  $10 \text{ n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), v toplejšem delu leta pa je redno višja (med  $15$  in  $30 \text{ n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Svetlobna

saturacijska točka fotosinteze je pozimi med 80 in 150  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , poleti pa med 150 in 250  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Po delovanju mraza se fotosintetska aktivnost bodike regenerira v večini primerov že v nekaj urah, čeprav doseže velikokrat le nivo kompenzacijske točke, oziroma je njena intenziteta močno zmanjšana. Zimski upad fotosintetske aktivnosti je odvisen predvsem od daljših obdobj mraza, zato je potek fotosinteze pozimi iz leta v leto različen.

Iz meritev letnega poteka fotosintetske aktivnosti na odrezanih vejicah je razvidno, da ima bodika višek fotosintetske aktivnosti v obdobju od julija do novembra. Temu sledi zimski upad in nato spet rahel spomladanski višek pred začetkom rasti mladih listov in poganjkov. Podoben letni trend spreminjanja kaže tudi koncentracija klorofila. Iz meritev specifične listne teže in površine je razvidno, da listi dosežejo končno površino že prvo leto, medtem ko se njihova teža še naprej povečuje.

Poskusi hitrega zmrzovanja so pokazali, da so rastline sposobne največjih podhladitev v obdobju od januarja do aprila, to je v času, ko je tudi fotosinteza aklimatizirana na najnižje temperature. Odpornost na mraz kaže tudi dejstvo, da v tem času opažamo na listih bodike najmanj poškodb zaradi nizkih temperatur in to tako v naravi kot pri poskusih zmrzovanja v laboratoriju.

Fotosintetska aktivnost bodike je v primerjavi s fotosintezo drugih lesnih rastlin nizka, saj so maksimalne izmerjene vrednosti le med 4 in 5  $\text{mg CO}_2\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ .



Primerjava karte razširjenosti bodike v Sloveniji in nasploh ter ekologija njene fotosinteze potrjuje reliktni značaj te rastline kot tudi temperaturno omejenost njenega areala. Toda tudi tam, kjer so temperaturne razmere sorazmerno ugodne, je bodika v primerjavi z drugimi vrstami manj produktivna, posledica tega je tudi njen današnji areal. Kateri pa je tisti razlog, da je ponekod v podrasti sorazmerno pogosta še ne vemo natančno, sigurno pa k temu pripomore njen zimzeleni značaj in sposobnost fotosinteze v hladnejši polovici leta.

## SUMMARY

The annual course of photosynthetic activity of holy ( *Ilex aquifolium* L. ) was followed by measurements of daily photosynthetic course of attached twigs under field conditions and determination of annual changes of light and temperature compensation as well as saturation point of photosynthesis of detached holy twigs, measured in the laboratory under controlled environment.

The ability to undercool and eventual injuries which appeared during the freezing process were determined by means of quick freezing of leaves of different age. These measurements were accompanied by determination of annual course of chlorophyll concentration changes in leaves and their specific leaf weight and specific leaf area.

The photosynthetic activity of holy was measured on plants from two habitates of different altitude, namely in the village Uzmani ( 650 m ) and in Botanical garden in Ljubljana ( 270 m ), Slovenia, Yugoslavia.

Except with measurements, where the position of net photosynthesis was determined colorimetrically, the photosynthetic activity of holy was determined by means of the infrared gas analysis. The open gas system was used where the carbon dioxide exchange measurements were done with a differential type of measurements.

The aim of this work was to determine seasonal adaptation of photosynthesis to light and temperature with emphasis on measurements of photosynthesis in winter time, when low temperatures suppress photosynthesis and the survival of ever-

green woody plants in our climate becomes critical. The above mentioned measurements were done during four vegetation seasons, starting in 1979 and finishing in 1983.

The regeneration time of photosynthetic activity after the frost periods occurring in nature or induced in our laboratory with temperatures between  $-10$  and  $-15^{\circ}\text{C}$  was also measured during the whole time of the research period.

The results of the laboratory experiments as those, acquired by the field measurements showed that holy was photosynthetically active throughout the year. The photosynthetic activity decreased in winter but the positive net photosynthesis was measured even at temperature of  $-7^{\circ}\text{C}$  under suitable light conditions, provided that periods of frost were not too long.

The adaptation to winter temperatures was shown by lowering of temperature compensation and saturation point of photosynthesis. The lowest values of temperature compensation point of photosynthesis coincided with greatest ability of holy leaves to undercool without bigger injuries.

The lowest temperature compensation point of photosynthesis, i.e., between  $-2$  and  $-7^{\circ}\text{C}$ , were determined within the period from January to April. The values were always lower with plants growing on higher altitudes. From April until the end of May, the values of temperature compensation point of photosynthesis remained between  $-2$  and  $-4^{\circ}\text{C}$ . During the summer, the holy showed positive net photosynthesis measured at temperatures between  $0$  and  $-2^{\circ}\text{C}$ . This position of temperature compensation point of photosynthesis remained the same deep into the autumn.

The temperature saturation point of photosynthesis was between

5 and 10°C in the cooler seasons of the year and between 20 and 35°C in summer.

The light compensation point of photosynthesis also showed quite similar seasonal adaptations and its values were between 5 and 10 n mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> in winter and 15 and 30 n mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> in summer.

The light saturation point of photosynthesis measured in winter was found to be between 80 and 150 n mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> and between 150 and 250 n mol<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> in summer.

After short periods of frost, the photosynthesis of holy recovered quickly. In most cases it took only some hours that it would reach the level of compensation point. But it is also true that the net photosynthesis remained quite low after such freezing treatment. The winter decline of photosynthesis depended above all on duration of frost period. This is the reason for a various photosynthetic activity of holy in winter time compared with length and intensity of low winter temperatures in particular year.

The annual course of photosynthetic activity of holy showed its maximum in the period from June to November. This period is followed by the winter decline of photosynthesis and then again by another small spring maximum just before the young leaves start to grow. A similar annual course was found also in the chlorophyll concentration changes of holy leaves. Specific leaf area attained its final value at the end of the first year of leaves' life. A specific leaf weight slightly increased also during the second year.

A high level of frost hardiness of holy leaves in winter was manifested by the high resistance to freezing occurring in nature and induced in the laboratory.

The photosynthetic activity of holy was found to be low in comparison with the activity of other woody plants. The maximum values obtained in holy were between 4 and 5 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. The comparison of distribution map of holy with ecology of its photosynthesis showed relict character of this species and a temperature limitation of holy areal in Slovenia as well as in other countries. Even there, where the temperature enables thriving of holy, the latter shows low photosynthetic activity. This lower photosynthetic activity of holy during the vegetation season is compensated to a certain extent by its ability to photosynthesize during the winter time.

## L I T E R A T U R A

- ALBERT, R.S., McCLURE, P.R. & THORNBURGH, J.P., 1976: Photosynthesis in trees. Organisation of chlorophyll and photosynthetic unit size in isolated gymnosperm chloroplasts. *Plant. Physiol.* 58: 341-344.
- ARONSSON, A. & ELIASSON, L., 1970: Frost hardiness in scots pine (*Pinus sylvestris* L.). I. Conditions for test on hardy tissues and for evaluation of injuries by conductivity measurements. *Stud. For. Suec.* 77: 1-30.
- ATLAS KLIME SFRJ (već avtorjev), Zvezni hidrometeorološki zavod, Beograd.
- AZCON-BIETO, J., FARQUHAR, G.D. & CABALLERO, A., 1981: Effects of temperature, oxygen concentration, leaf age and seasonal variation on the  $CO_2$  compensation point of *Lolium perenne* L. *Planta* 152:497-504.
- BADGER, M.R., BJÖRKMAN, O. & ARMOND, P.A., 1982: The analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. *Plant, Cell and Environment* 5(1): 85-99.
- BAMBERG, S., SCHWARZ, W. & TRANQUILLINI, W., 1967: Influence of daylength on the photosynthetic capacity of stone pine (*Pinus cembra* L.). *Ecology* 48: 264-269.
- BAUER, H., HUTER, M. & LARCHER, W., 1969: Der Einfluss und die Nachwirkung von Hitze- und Kältestress auf den  $CO_2$ -Gaswechsel von Tanne und Ahorn. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82: 65-70.
- BAUER, H., LARCHER, W. & WALKER, R.B., 1975: Influence of temperature stress on  $CO_2$ -gas exchange. In *Photosynthesis and Productivity in Different Environments* (ed. J.P.COOPER), pp. 557-586. University Press, Cambridge.

- BERRA, J. & BJÖRKMAN, O., 1980: Photosynthetic response in adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 31: 491-543.
- BILLINGS, W.D., GODFREY, P.J., CHABOT, B.F. & BOURGUE, D.P., 1971: Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypus *Oxyria digyna*. *Arctic and Alpine Research* 3: 277-289.
- BJÖRKMAN, O. & HOLMHREN, P., 1963: Adaptability of photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypus from exposed and shaded environments. *Physiol. Plant.* 16: 889-914.
- BJÖRKMAN, O., MOONEY, H.A. & EHLERINGER, J., 1975: Photosynthetic response of plants from habitats with contrasting thermal environments: Composition of photosynthetic characteristics of intact plants. *Carnegie Institution Washington Year Book* 74: 743-748.
- BOARDMANN, N.K., 1977: Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 28: 355-377.
- BOURDEAU, P.F., 1959: Seasonal variation on the photosynthetic efficiency of evergreen conifers, *Ecology* 40: 63-67.
- CASTENHOLZ, R.W., 1969: Thermophilic blue-green algae and the thermal environment. *Bacteriological Reviews* 33: 476-504.
- ELAOUNI, M.H., MARIANNE MOUSEAU, 1974: Relation d'échange de CO<sub>2</sub> chez les aiguilles du Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn.) avec l'âge, la teneur en chlorophylle et reassimilation. *Photosynthetica* 8(2): 78-86.
- ELIAS, P., ELENA MASAROVICĚVA, 1980: Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeams forest in 3. Tree species. *Photosynthetica* 14(4): 604-610.
- FREELAND, R.O., 1952: Effects of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers, *Plant. Physiol.* 27: 685-690.

- FRY, D.J. & PHILLIPS, D.J., 1977: Photosynthesis of some conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. II. Seasonal photosynthetic capacity and mesophyll ultrastructure in *Abies grandis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* and *Larix leptolepis* growing in SW England. *Physiol. Plant.* 40(4): 300-306.
- FUKAREK, P., 1962: Granice raširenja izrazitih flornih elemenata u vegetaciji Hercegovine. *Geografski pregled VI*: 73-96, Sarajevo.
- FURLAN, D., 1965: Temperature v Sloveniji. SAZU, Razred za prirodoslovne in medicinske vede 15, Ljubljana.
- HÄLLGREN, J.E., SUNDBOM, E. & STRAND, M., 1982: Photosynthetic response to low temperature in *Betula pubescens* and *B. tortuosa*. *Physiol. Plant.* 54: 275-282.
- HELMS, J.A., 1965: Diurnal and seasonal patterns of net assimilation in Douglas fir, *Pseudotsuga menziensis* (Mirb.) Franco, as influenced by environment. *Ecology* 46: 698-708.
- HENRICI, M., 1918: Chorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. *Verh. naturf. Ges. Basel* 32.
- HODGES, J.D. & SCOTT, D.R.M., 1968: Photosynthesis in seedlings of six coniferous species under natural conditions. *Ecology* 49: 973-981.
- HOFFLACHER, H. & BAUER, H., 1982: Light acclimation in leaves of juvenile and adult life plants of ivy (*Hedera helix* L.). *Physiol. Plant.* 56: 177-182.
- HOLM, G., 1954: Chlorophyll mutations in barley. *Acta agr. scand.* 4: 457-47.
- HORVAT, I., GLAVAČ, V. & ELLENBERG, H., 1974: Vegetation Südosteuropas. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.
- HUBER, O., 1978: Light compensation point of vascular plants of a tropical cloud forest and an ecological interpretation. *Phytosynthetica* 12(4): 382-390.



- HUBER, B., 1950: Registrierung der CO<sub>2</sub>-Gefälles und Berechnung der CO<sub>2</sub>-Stromes über Pflanzengesellschaften mittels Ultrarotabsorbtienschreibers. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 53.
- IVERSEN, J., 1944: Viscum, Hedera and Ilex as climate indicators. Geol. Fären. Färhandl. 66(3): 463-483.
- JÄGER, E., 1968: Die pflanzengeographische Oceanitätsgliederung der Holartiks und die Oceanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repetorium 79(3-5): 157-335.
- JARVIS, P.G. & JARVIS, M.S., 1964: Growth rates of woody plants. Physiol. Plant. 17: 654-665.
- KALLIO, P. & HEINONEN, S., 1971: Influence of short-term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens. Rep. Kevo Subarct. Res. Stat. 8: 63-72.
- KARTUSCH, B., 1978: Unterschiedliches Photosyntheseverhalten immergrüner Pflanzen im Abhängigkeit von dem klimatischen Faktoren. Phytion (Austria) 19(1-2): 61-69.
- LANGE O., 1962: Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostwirkung. Ber. dtsh. bot. Ges., 75: 351-352.
- LANGE, O., SCHULTZE, E.D., EVENARI, M., KAPPEN, L. & BUSCHBOM, U., 1975: The temperature related photosynthetic capacity of plants under desert conditions. II, Possible controlling mechanisms for the seasonal changes of the photosynthetic response to temperature. Oecologia 18: 54-53.
- LARCHER, W., 1959: Jahresgang der Assimilations und Respirationsvermögens von *Olea europea* L. ssp. *sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex* L. und *Q. pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. Planta 56: 575.
- LARCHER, W., 1963: Die Eignung abgeschnittener Zweige und Blätter zur Bestimmung des Assimilationsvermögens. Planta 60: 1-8.
- LEWANDOWSKA, M., HART, J.W. & JARVIS, P.G., 1976: Photosynthetic electron transport in plants of sitka spruce subjected to different light environments during growth. Physiol. Plant. 37: 269-274.

- LIETH, H., 1960: Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. *Planta* 54: 530-576.
- LINDER, S., 1979: Photosynthesis and respiration in conifers. A classified reference list 1891 - 1977. *Stud. For. Suec.* 149: 1-71.
- LINDER, S. & TROENG, E., 1980: Photosynthesis and transpiration of 20-year old scots pine. In *Structure and Function of Northern Coniferous Forests. An Ecosystem Study* (ed. T. PERSSON). *Ecological Bulletins* 32: 165-181. Swedish Natural Science Research Council, Stockholm.
- LINDER, S. & TROENG, E., 1981: Gas exchange in a 20-Year old stand of scots pine. I. Net photosynthesis of current and one year old shoots within and between trees. *Physiol. Plant.* (v tisku).
- LUNDEGARDH, H., 1924: *Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur*. G. Fisher Verlag, Jena.
- LUUKKANEN, O., 1978: Investigation of factors affecting net photosynthesis in trees: Gas exchange in clones of *Picea abies* (L.). *Karst. Acta For Fenn.* 162: 1-63.
- MARTINČIČ, A., GAMS, M., VOGELNIK, K., BATIČ, F., VRHOVŠEK, D., 1975: Zimska fotosintetska aktivnost vrste *Ilex aquifolium* L. *Biol. vestn. (Ljubljana)* 23(1): 45-52.
- MARTINČIČ, A., BATIČ, F., GABRŠČIK, A., LUZNAR, D., HORVAT, T., 1983: Letno poročilo 1983. Kopenski jamski ekosistemi, VI. faza. Inštitut za biologijo Univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani.
- MARZELL, H., 1924: *Aquifoliaceae*. *Hegi. I. Fl. Mittel.-Eur.* 5(1): 233-243.
- MASARAVIČEVA ELENA, ELIAŠ, P., 1981: Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeams forest. 2 Shrub Species. *Photosynthetica* 15(1): 16-20.

- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S. & WEINERT, E., 1978: Vergleichen de Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. VEB Gustav Fisher Verlag, Jena.
- MOONEY, H.A., BJÖRKMAN, O. & COLLATZ, G.J., 1978: Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata*. *Plant. Physiol.* 61: 406-410.
- NEILSON, R.E. & JARVIS, P.G., 1972: Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr. II. Response to temperature. *J. of App. Ecol.* 9:721-745.
- ÖQUIST, G., 1975: The spectral and photochemical properties of subchloroplast membrane particles of *Pinus sylvestris*. *Physiol. Plant.* 34: 300-305.
- ÖQUIST, G., 1983: Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 6: 281-300.
- PARKER, J., 1961: Seasonal trends in carbon dioxide absorption, cold resistance, and transpiration of some evergreens. *Ecology* 42: 372-380.
- PAVLETIĆ, Z. & LIETH, H., 1958: Der Lichtkompensationspunkt einiger immergrüner Pflanzen im Winter und Frühjahr. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 71: 309-314.
- PETERKEN, G.F., 1965: The status and growth of holly (*Ilex aquifolium* L.) in the New Forest. Ph.D. thesis, University of London.
- PETERKEN, G.F. & NEWBOULD, P.J., 1960: Dry matter production by *Ilex aquifolium* L. the New Forest. *J. Ecol.* 54: 143-150.
- PETERKEN, G.F. & LLOYD, P.S., 1967: Biological flora of British isles. *Ilex aquifolium* L. *J. of Ecol.* 55(3): 841-858.
- PISEK, A., 1950: Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus cembra* und *Picea excelsa*. *Protoplasma* 39: 129-146.
- PISEK, A. & WINKLER, E., 1958: Assimilationsvermögen und Respirationen der Fichte (*Picea excelsa* Link.) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51: 518-543.

- PISEK, A., 1959: Zur Kenntnis der Temperaturabhängigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation. Berichte über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel und Zürich für das Jahr 1958.
- PISEK, A. & KNAPP, H., 1959: Zur Kenntnis der Respirationsintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. Ber. dtsh. bot Ges 72: 287-294.
- PISEK, A., LARCHER, W. & UNTERHOLZNER, R., 1967: Kardinale temperatur bereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. 1. Temperaturminimum der Nettoassimilation Gefrier- und Frostschadenbereiche der Blätter. Flora (Jena) 157: 239-264.
- PISEK, A. & KEMNITZER, R., 1968: Der Einfluss von Frost auf die Photosynthese der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Flora, Abt. B 157: 313-326.
- PISEK, A., LARCHER, W. & PACK, I., 1969: Kardinale temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereiche der Netto-Photosynthese. Flora, Abt. B 158: 608-630.
- PISEK, A., 1973: Photosynthesis. In Temperature and life (eds H. Precht, J. Christophersen, H. Hensel & Larcher, W.): 102-127. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- PISKERNIK, M., 1977: Gozdna vegetacija Slovenije v okviru evropskih gozdov. Zbornik gozdarstva in lesarstva 15(1): 1-236.
- POWLES, S. B. & OSMOND, C. B.: Photoinhibition of intact attached leaves of  $\text{C}_3$  plants illuminated in the absence of both carbon dioxide and of photorespiration. Plant. Physiol. 64: 982-988.
- SCHAEDLE, M., 1975: Tree photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology 26: 101-115.
- SCHULTZE, E. D., 1970: Der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-232.

- SCHULTZE, E.D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia* 9: 235-358.
- SCHWARZ, W., 1971: Das Photosynthesevermögen einiger Immergrüner während des Winter und seine Reaktivierungsgeschwindigkeit nach scharfen Frösten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 84(10): 585-594.
- SENER, M., SCHOTZ, F. & BECK, E., 1975: Seasonal changes in structure of spruce chloroplast. *Planta* 126: 1-10.
- SENER, M. & BECK, E., 1978: On the mechanisms of frost injury and frost hardening of spruce chloroplasts. *Planta* 137: 195-201.
- SLATYER, R.O., 1977: Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. III. Temperature response of material grown in contrasting thermal environments. *Austral. J. of Plant. Physiol.* 4: 301-312.
- SLATYER, R.O. & FERRAR, P.J., 1979: Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. V. Rate of acclimation to an altered growth environment. *Austral. J. of Bot.* 25: 1-20.
- STALFELT, M.G., 1921: Zur Kenntnis der Kohlenhydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. *Medd. Stat. Skogsfärsöksanst* 18(5): 325-360.
- STRAIN, B.R., HIGGINBOTHAM, K.O. & MOLROJ, J.C., 1976: Temperature preconditioning and photosynthetic capacity of *Pinus taeda* L. *Photosynthetica* 10: 47-53.
- SVETLIČIČ, B., 1979: Razširjenost bodike (*Ilex aquifolium* L.) v Sloveniji. Zavod SRS za varstvo naravne in kulturne dediščine. Karta razširjenosti, Ljubljana.

- SZANIAVSKI, R.K., WIERZBICKI, B., 1978: Net photosynthetic rate of some coniferous species at diffuse high irradiance. *Photosynthetica* 12(4): 412-417.
- SWEET, G.B. & WAREING, P.F., 1968: A comparison of seasonal rates of dry matter production of three coniferous species with contrasting patterns of growth. *Ibid.* 32: 721-734.
- ŠESTAK, Z., 1977: Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. I. Chlorophylls. *Photosynthetica* 11(4): 367-448.
- ŠESTAK, Z., ČATSKY & JARVIS, P.G., 1971: Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods. Dr. W. Junk N.V. Publishers The Hague.
- TRANQUILLINI, W., 1955: Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlendioxidassimilation von *Pinus cembra* - Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. *Planta* 46: 154-178.
- TRANQUILLINI, W., 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO<sub>2</sub>-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 49: 612-661.
- TRANQUILLINI, W., 1959: Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. *Planta* 54(2): 107-151.
- UNGERSON, J. & SCHERDIN, G., 1965: Untersuchung über Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen während des Winterhalbjahres bei *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* Link. und *Juniperus communis* L. *Planta* 67: 136-167.
- UNGERSON, J. & SCHERDIN, G., 1968: Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen bei *Pinus sylvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subartiks. *Flora* 157: 391-434.
- WALTER, H., 1956: Die heute ökologische Problemstellung und der Wettbewerb zwischen mediterranen Hartlaubvegetation und den sommergrünen Laubwäldern. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 69: 263-273.

WALTER, H., 1960: Einführung in die Phytologie. III. Grundlage der Pflanzenverbreitung, I. Standortslehre, II. Arealkunde, Stuttgart.



Diagrami 1 do 25 : Rezultati meritev temperaturne kompenzacijske točke fotosinteze, izmerjene na odrezanih vejicah bode v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- temperatura lista (  $^{\circ}\text{C}$  )

- . - . - . - . - . - temperatura zraka (  $^{\circ}\text{C}$  )



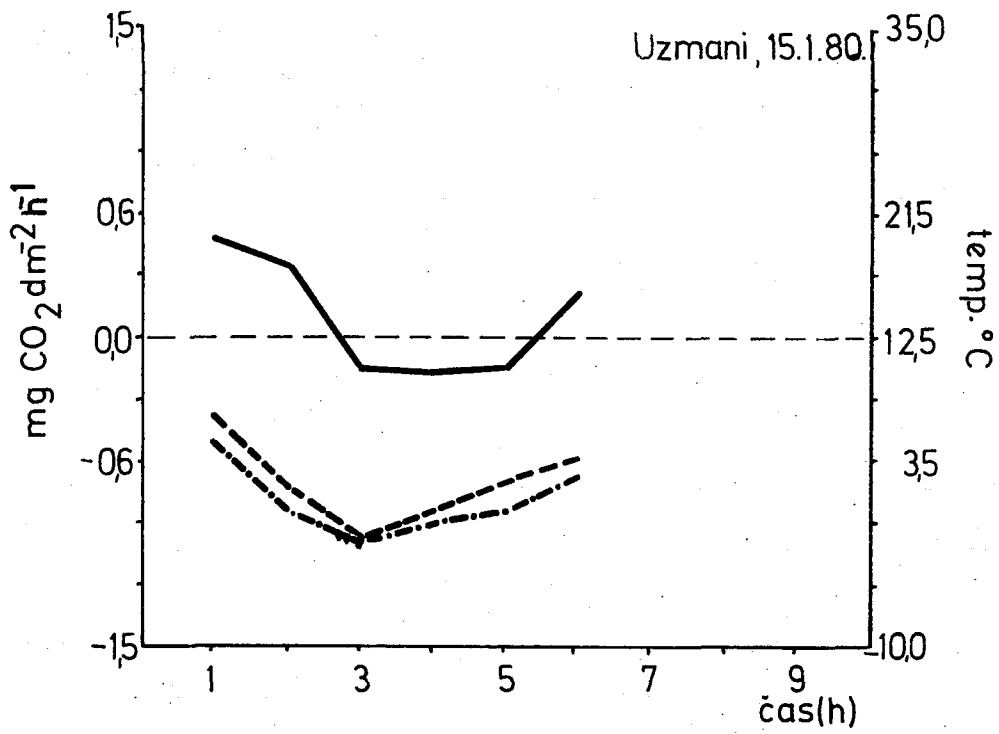


Diagram 1

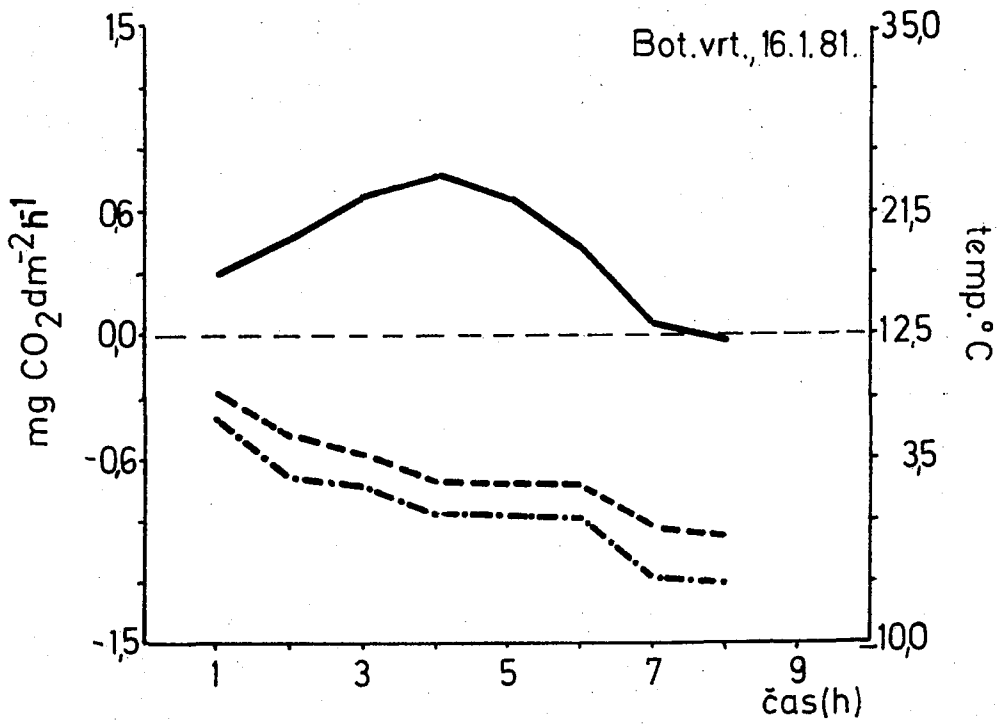


Diagram 2

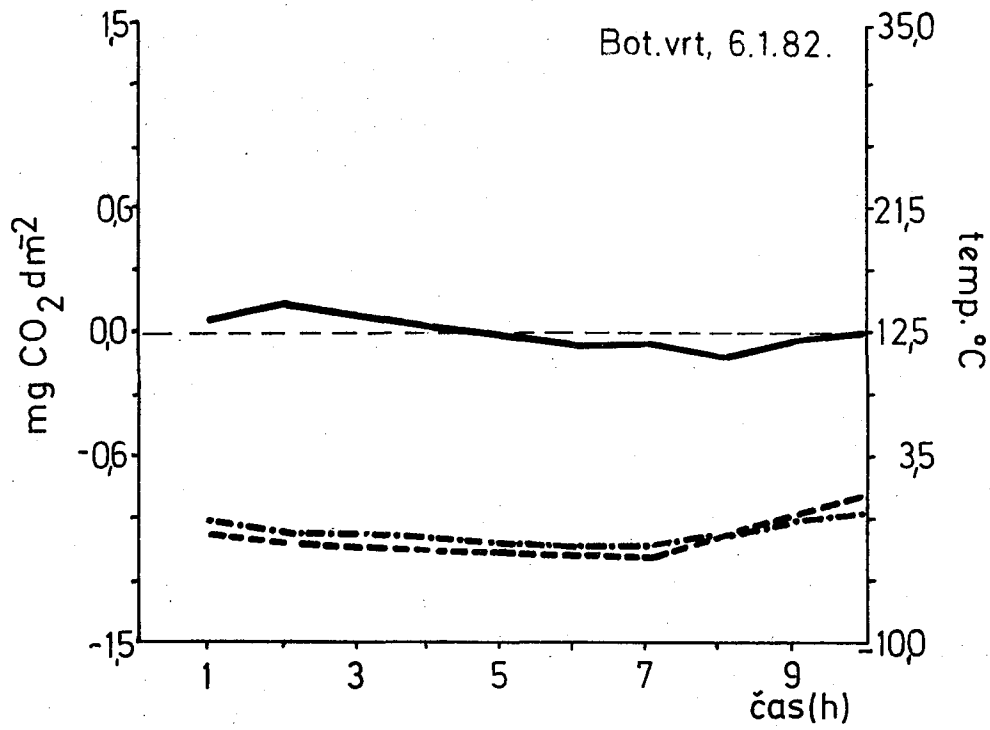


Diagram 3

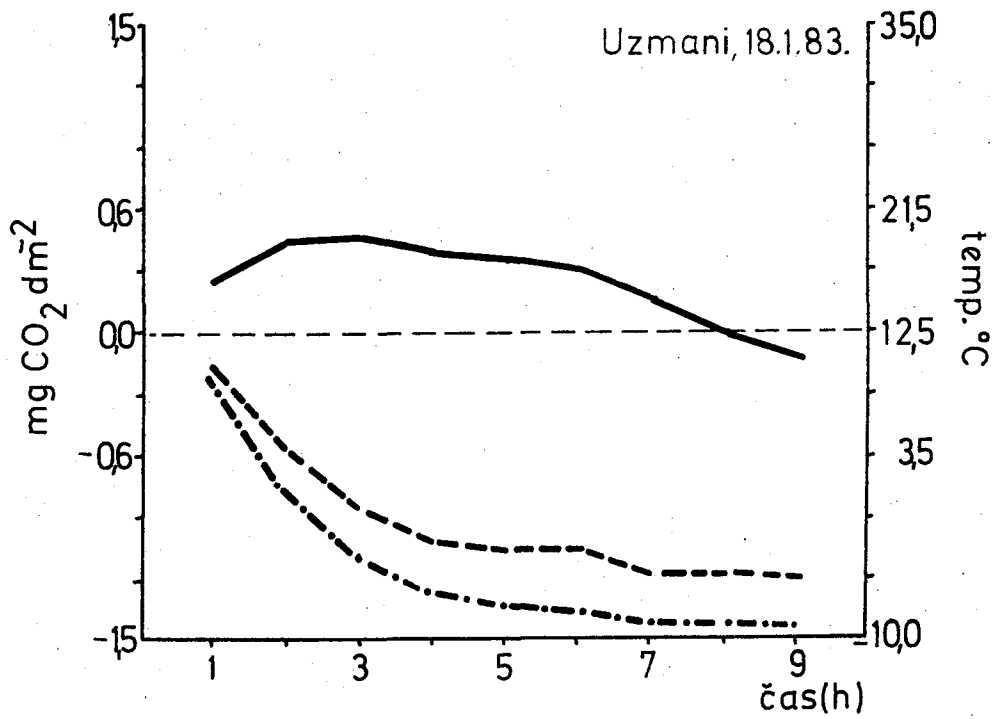


Diagram 4

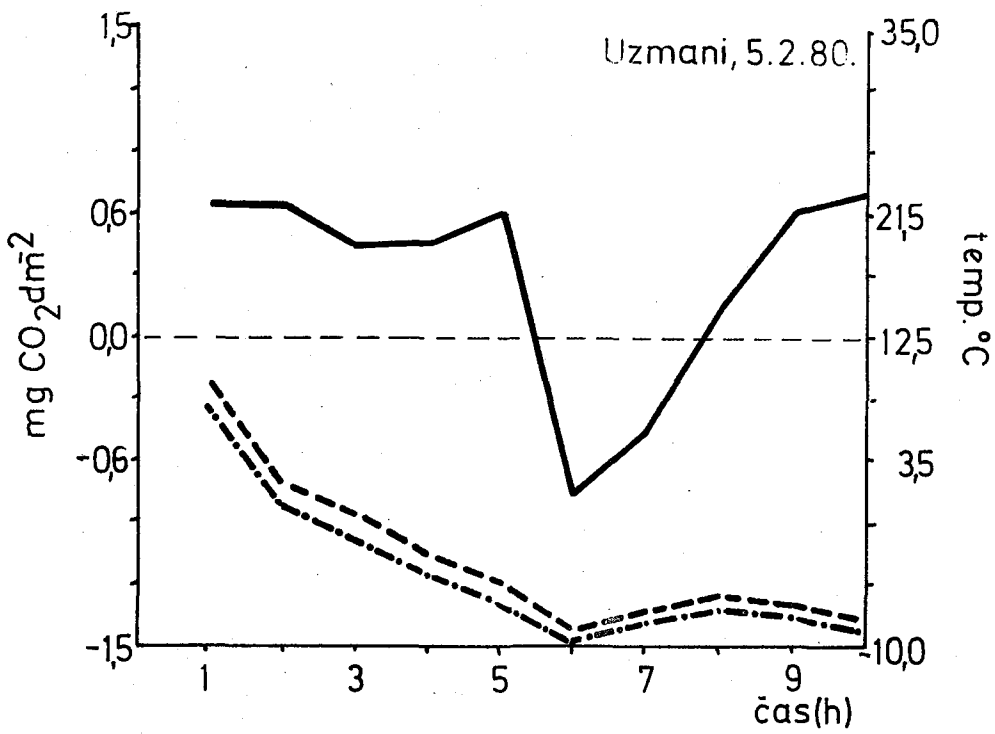


Diagram 5

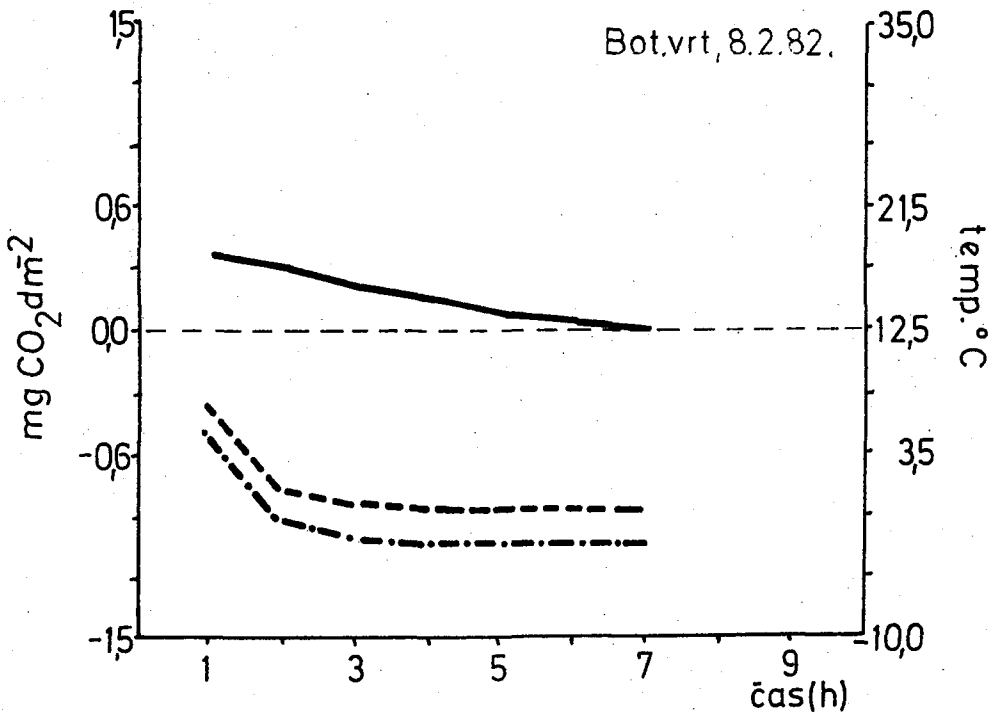


Diagram 6

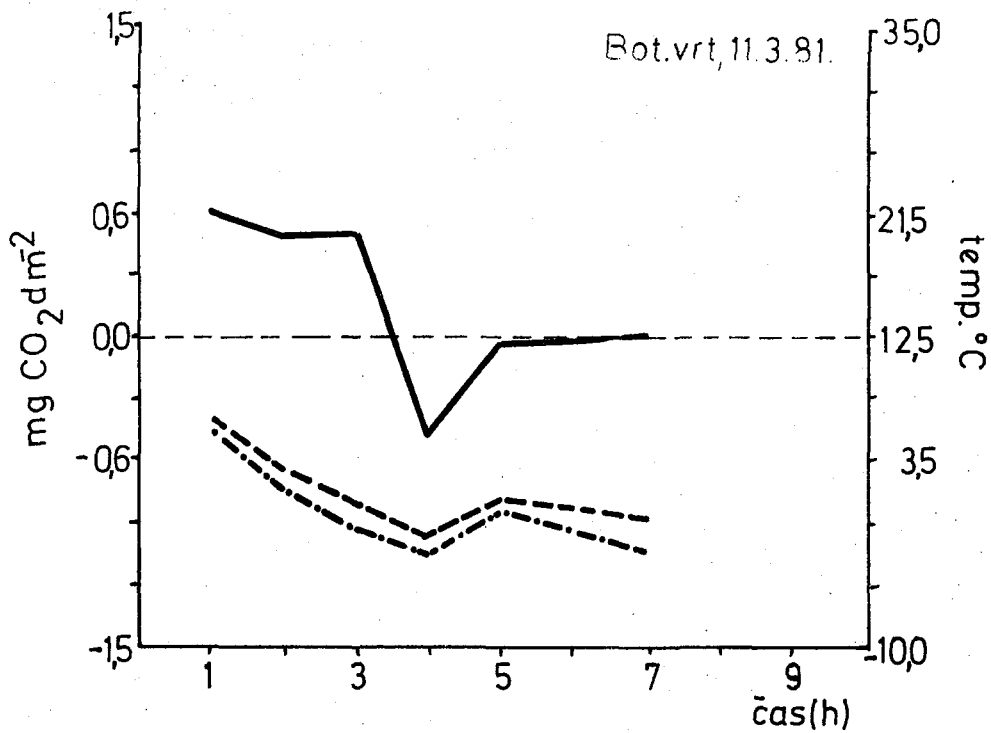


Diagram 7

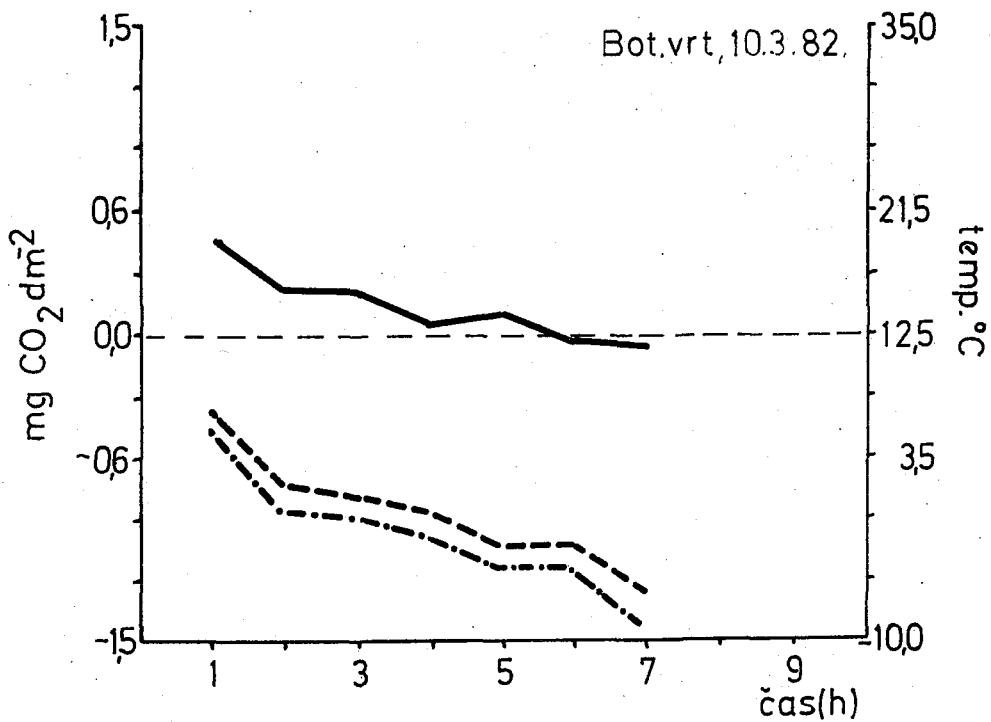


Diagram 8

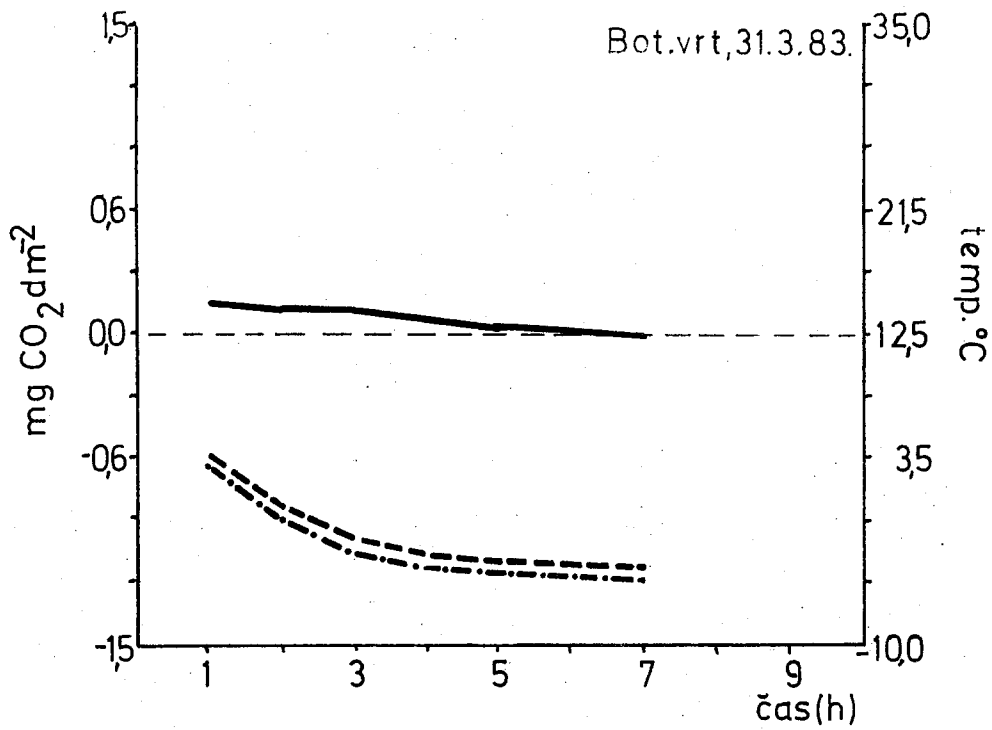


Diagram 9

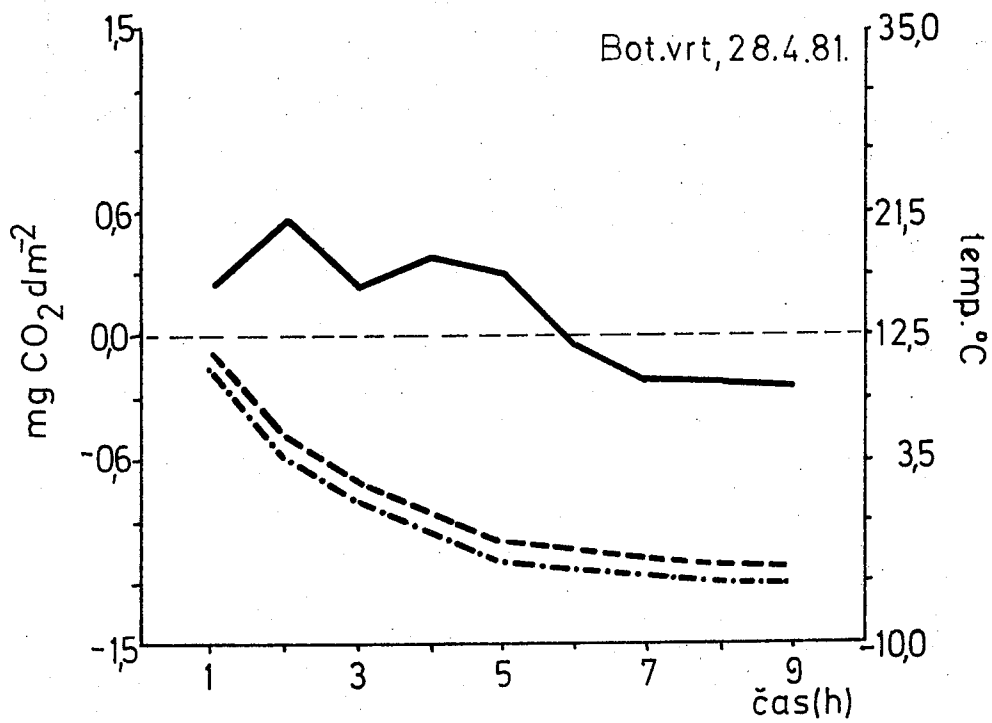


Diagram 10

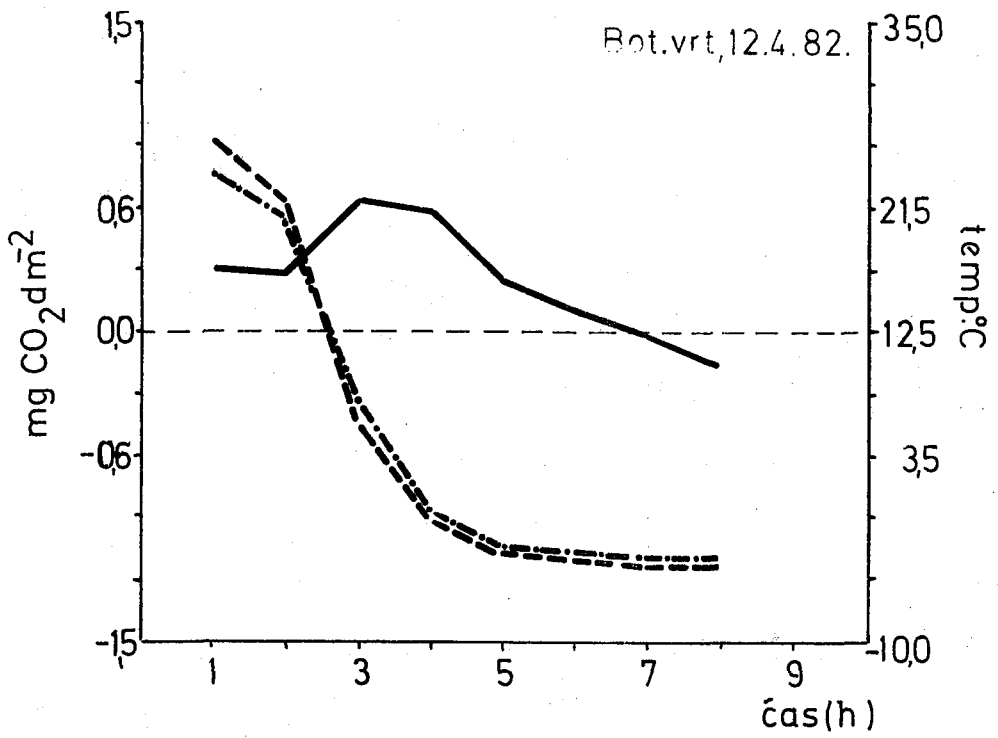


Diagram 11

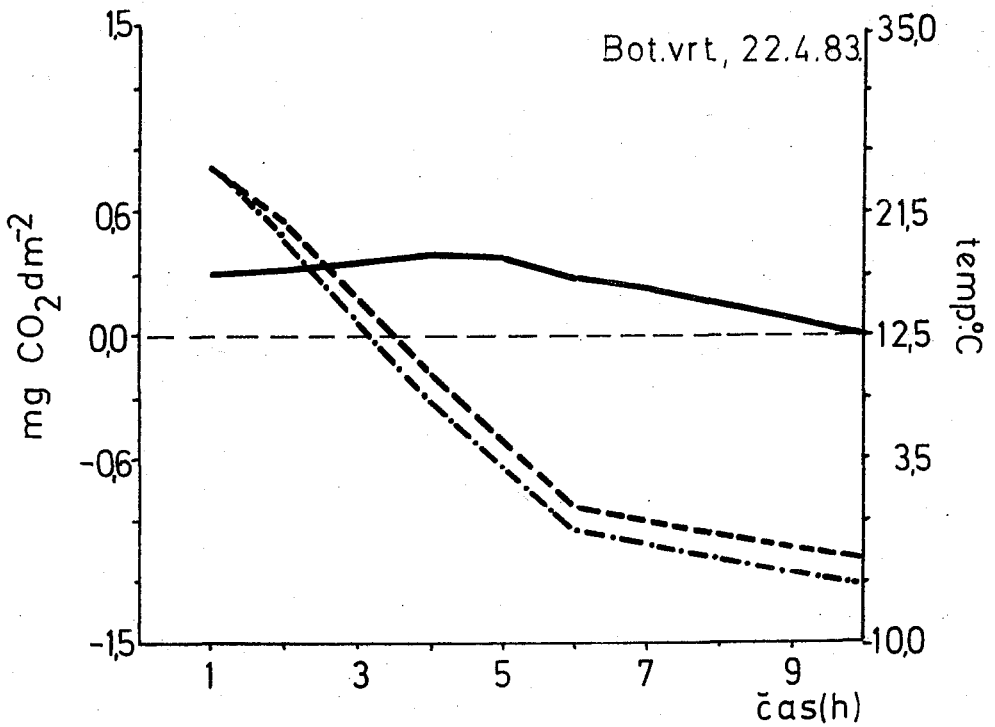


Diagram 12

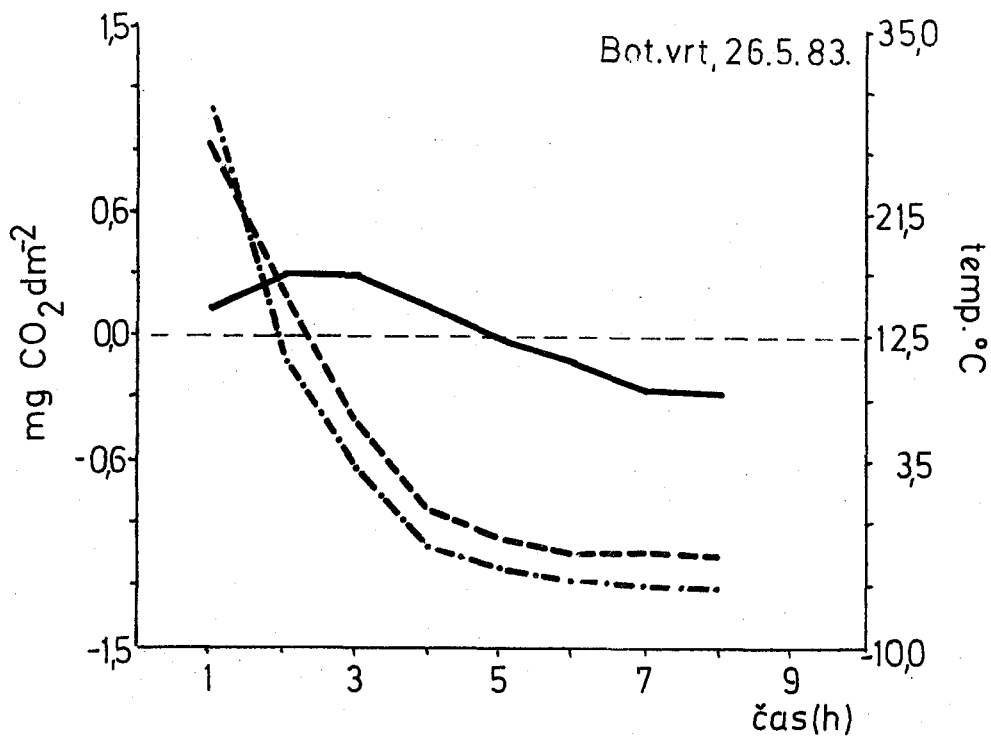


Diagram 13

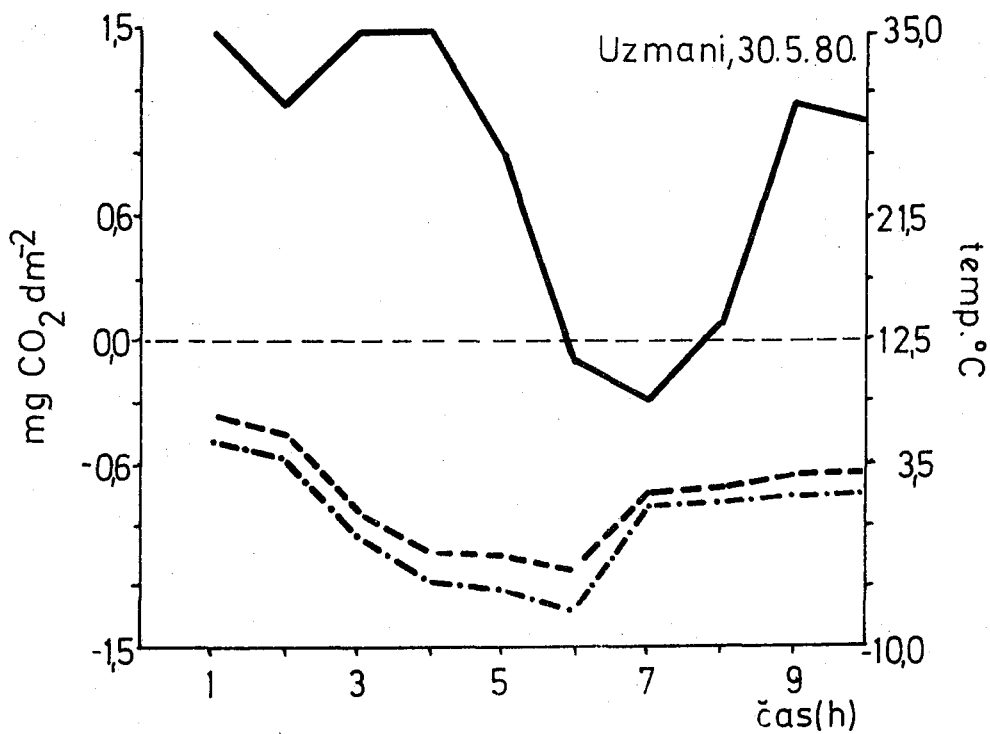


Diagram 14

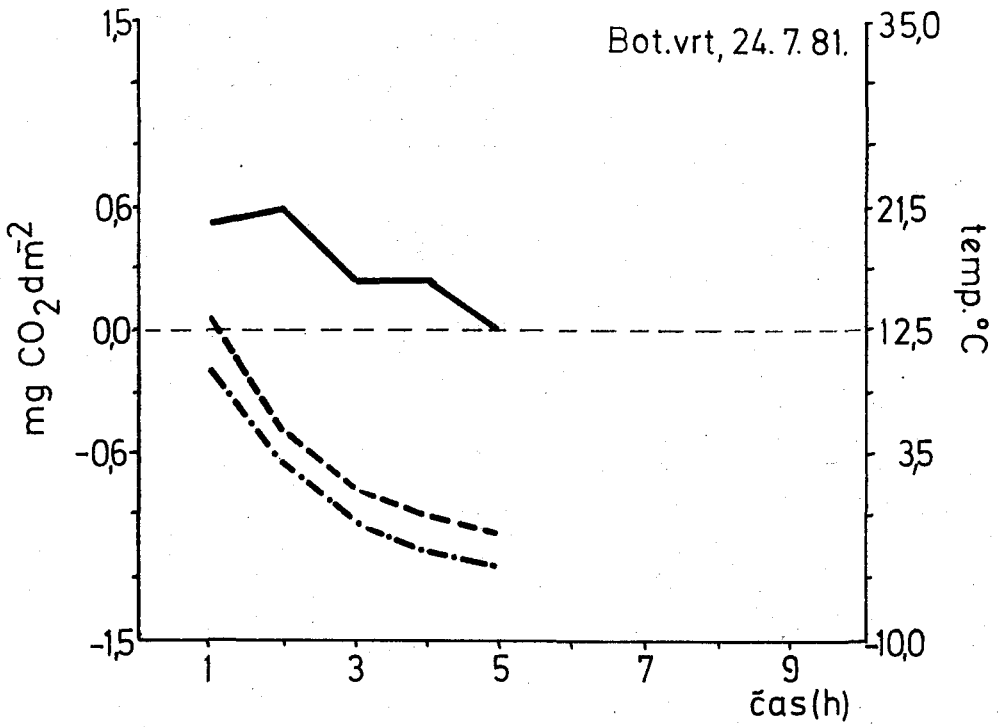


Diagram 15

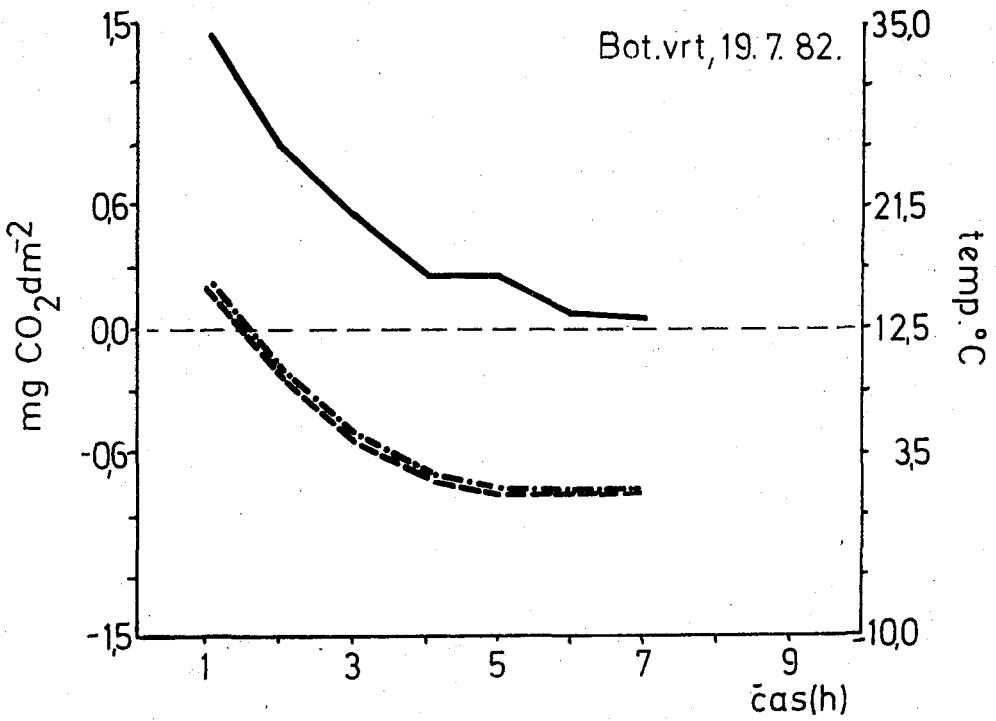


Diagram 16



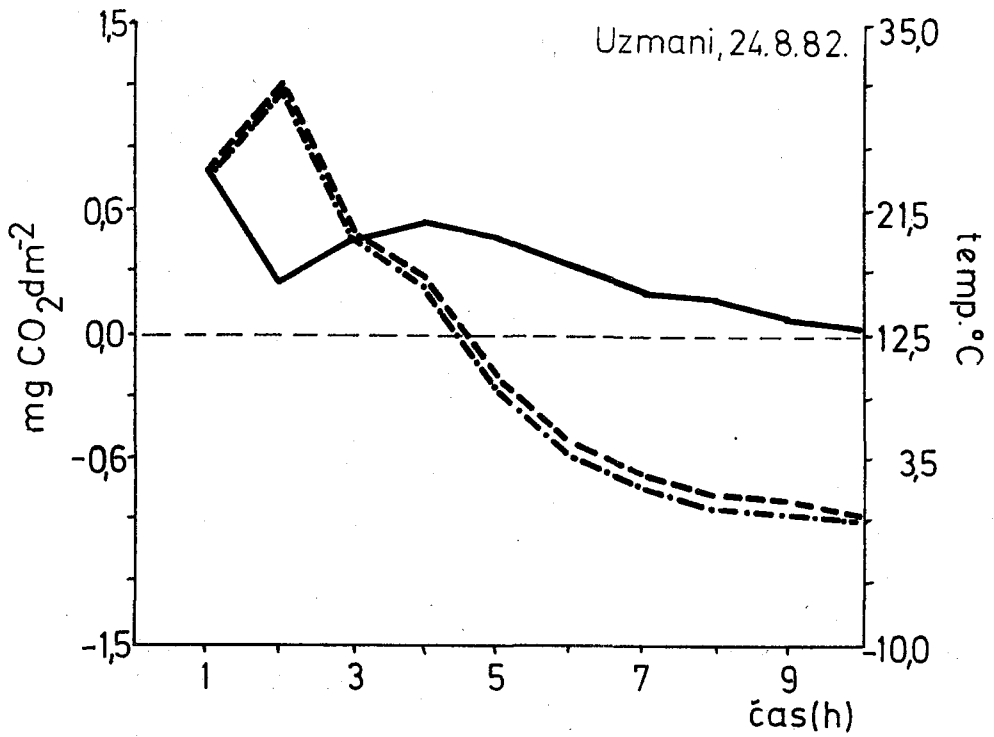


Diagram 17

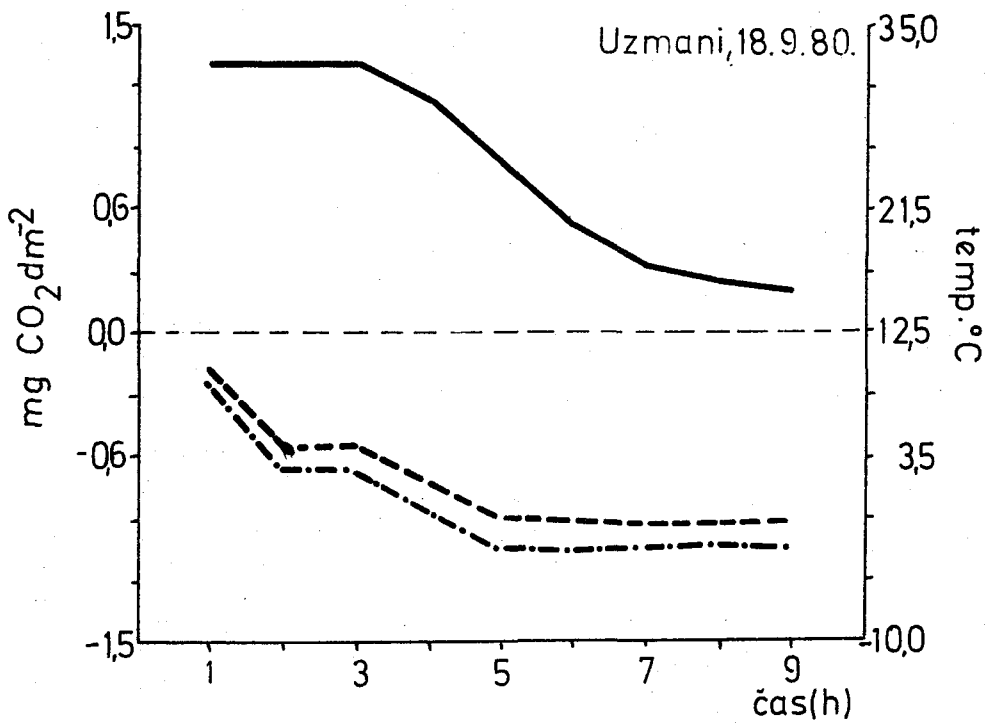


Diagram 18

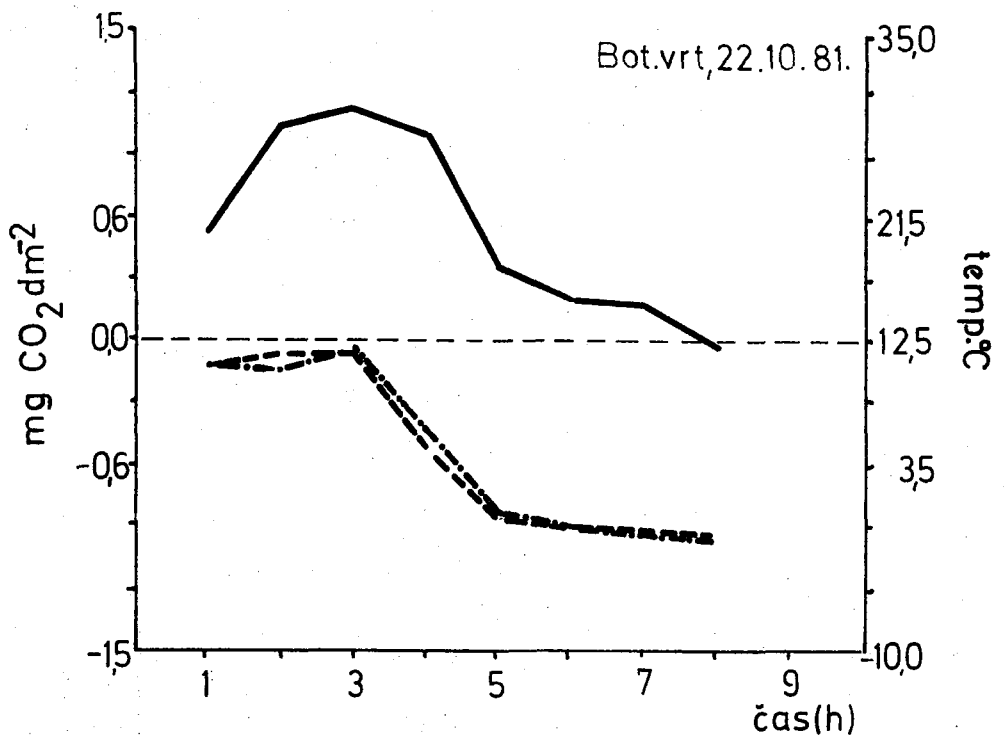


Diagram 19

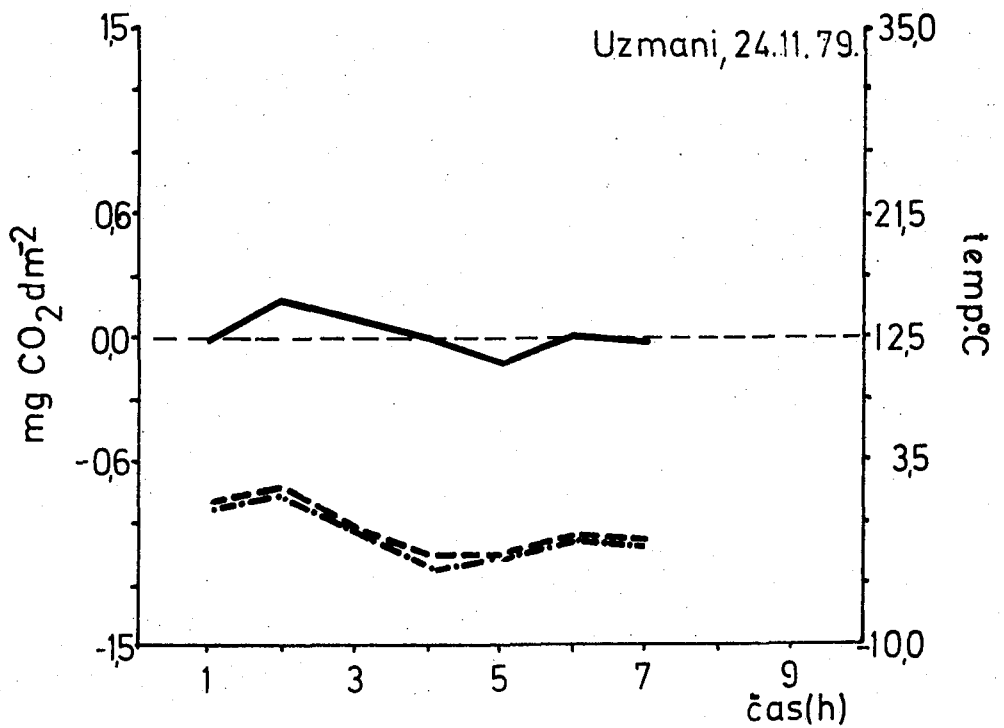


Diagram 20

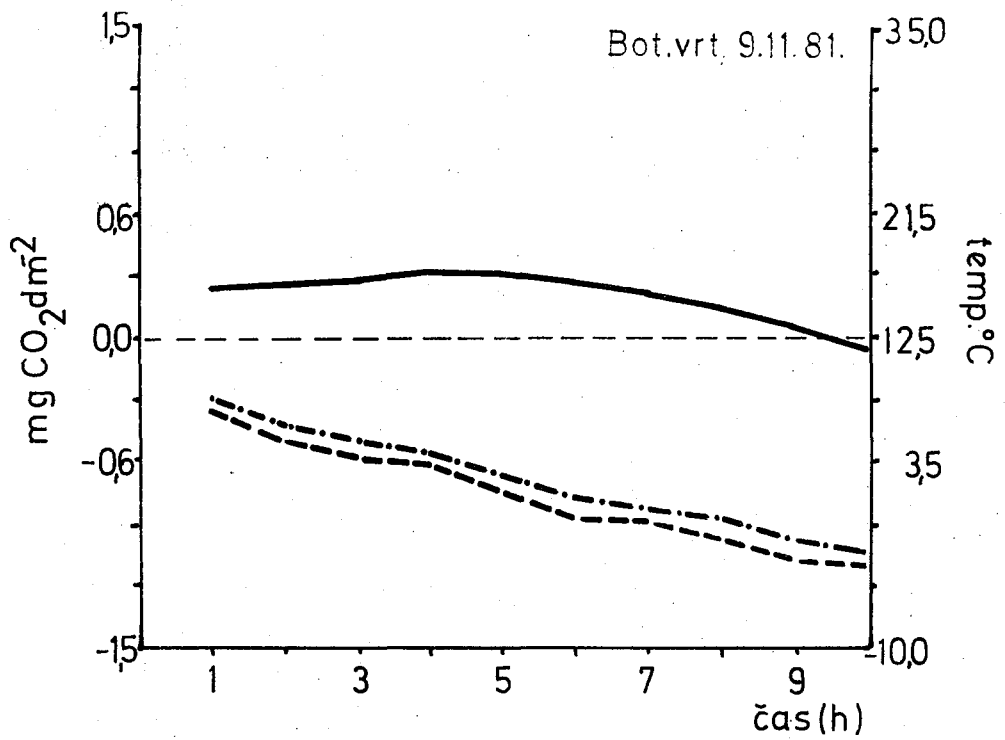


Diagram 21

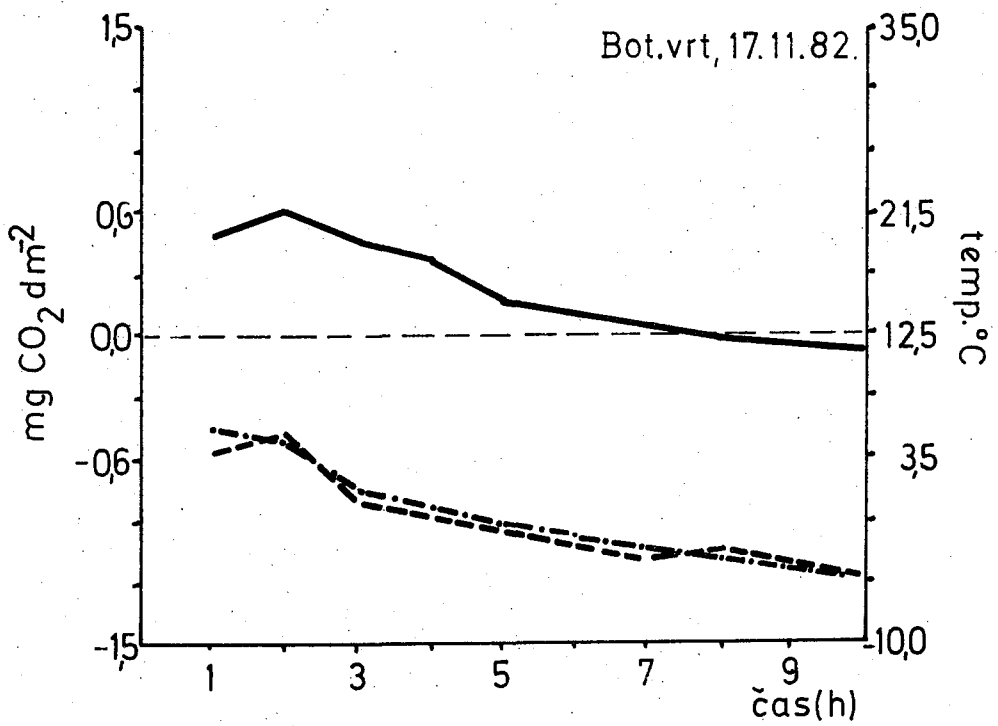


Diagram 22

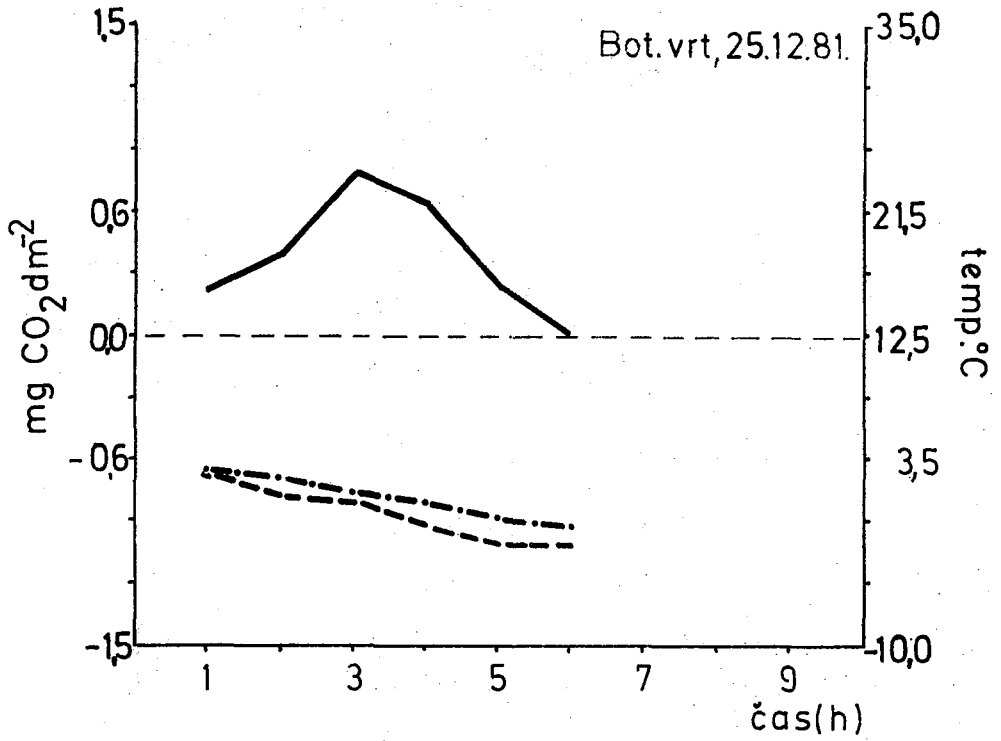


Diagram 23

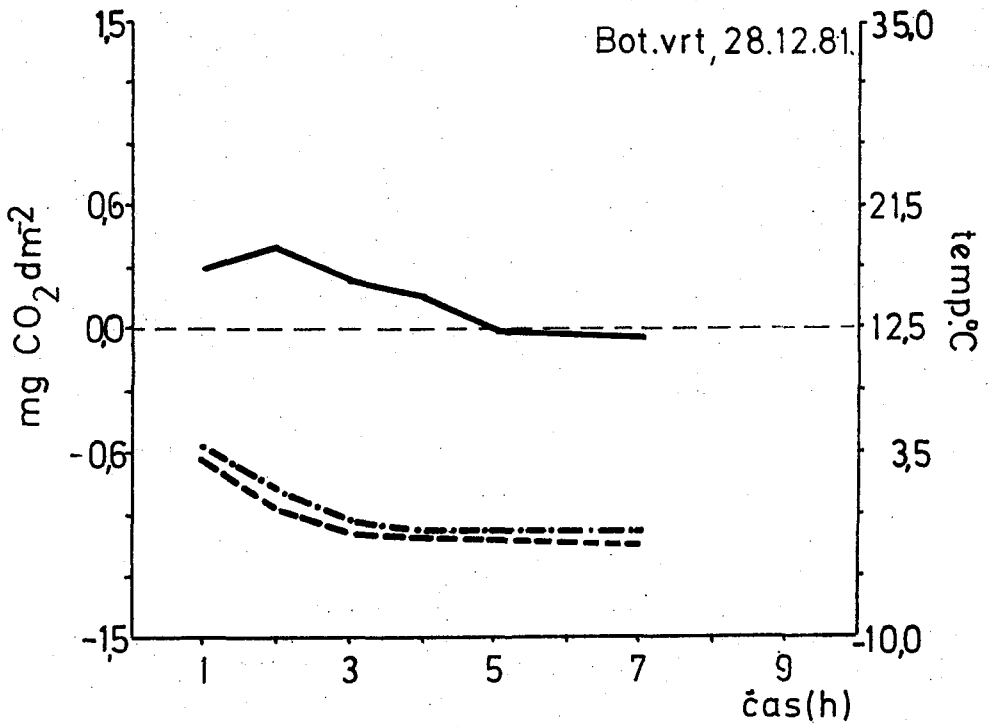


Diagram 24

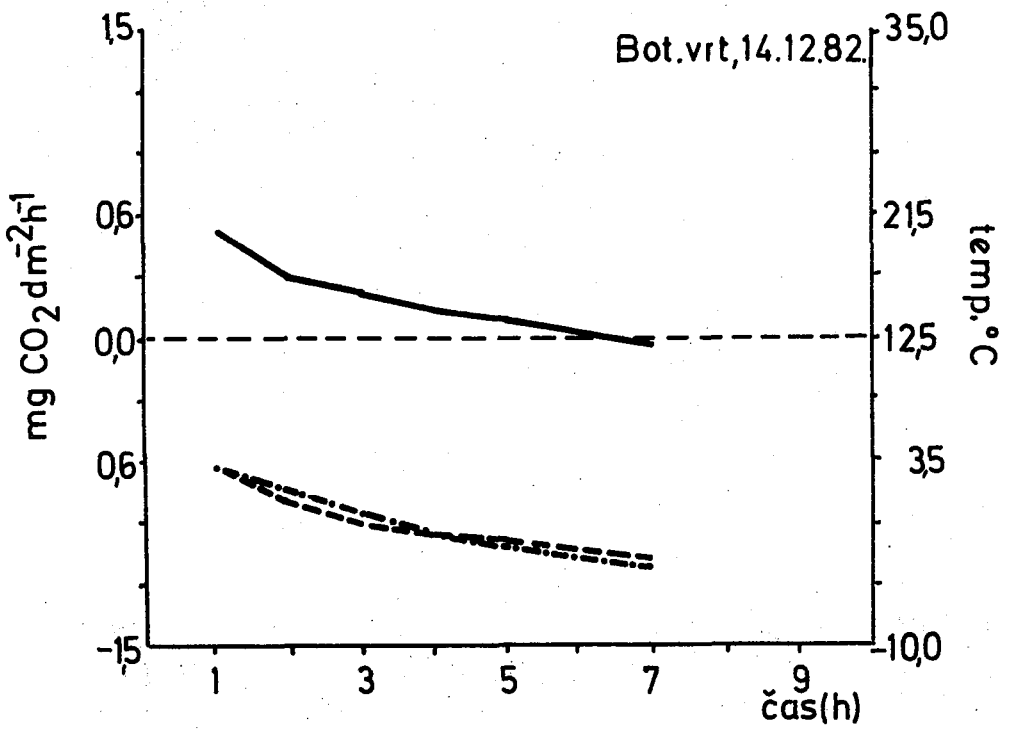


Diagram 25

Diagrami 26 do 33 : Rezultati meritev temperaturne saturacijske točke fotosinteze, izmerjene na odrezanih vejicah bodike v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- temperatura lista (  $^{\circ}\text{C}$  )

-.-.-.-.- temperatura zraka (  $^{\circ}\text{C}$  )

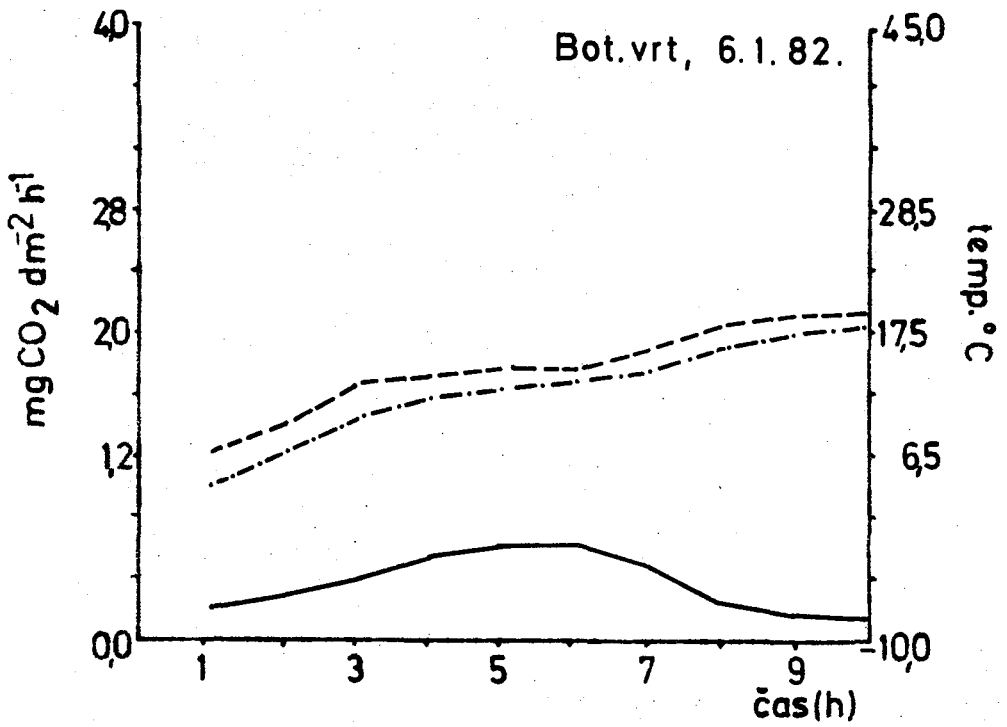


Diagram 26

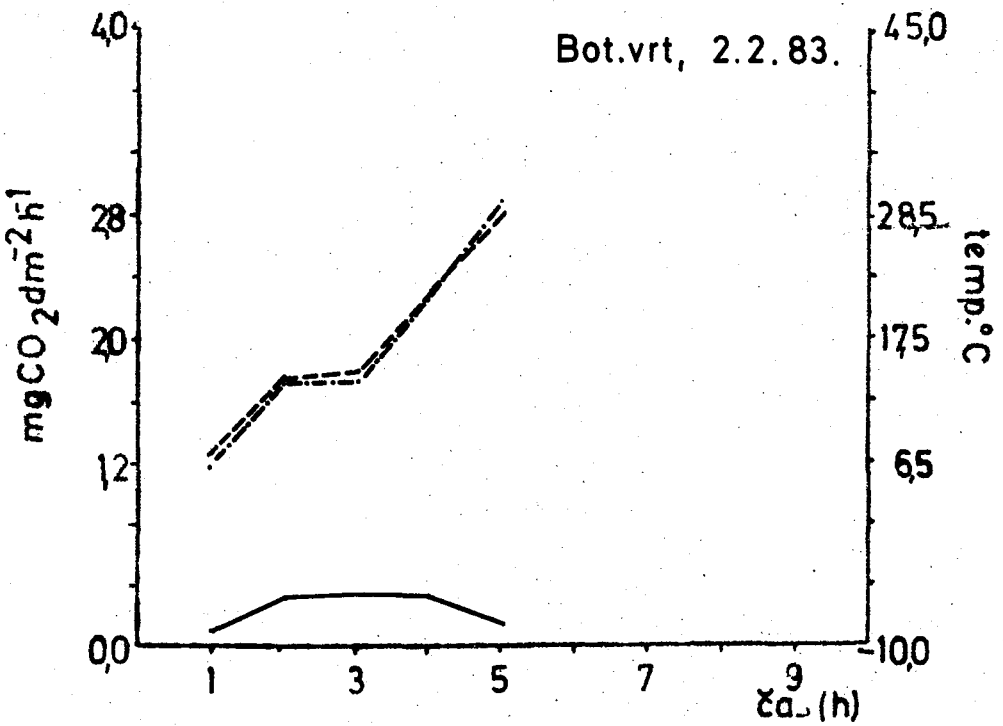


Diagram 27

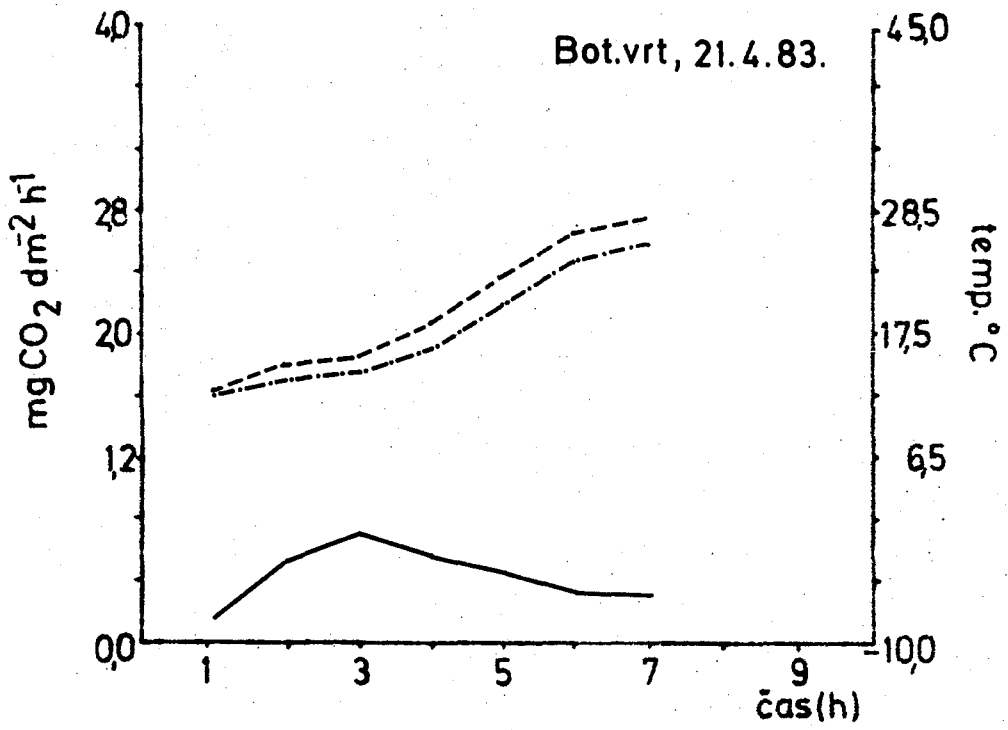


Diagram 28

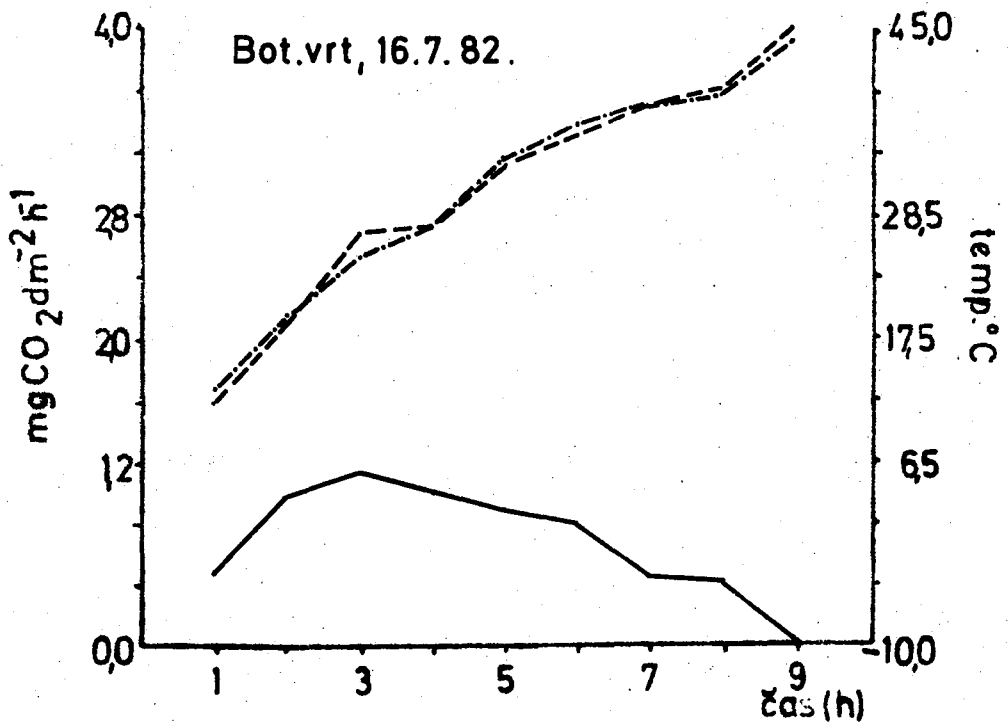


Diagram 29



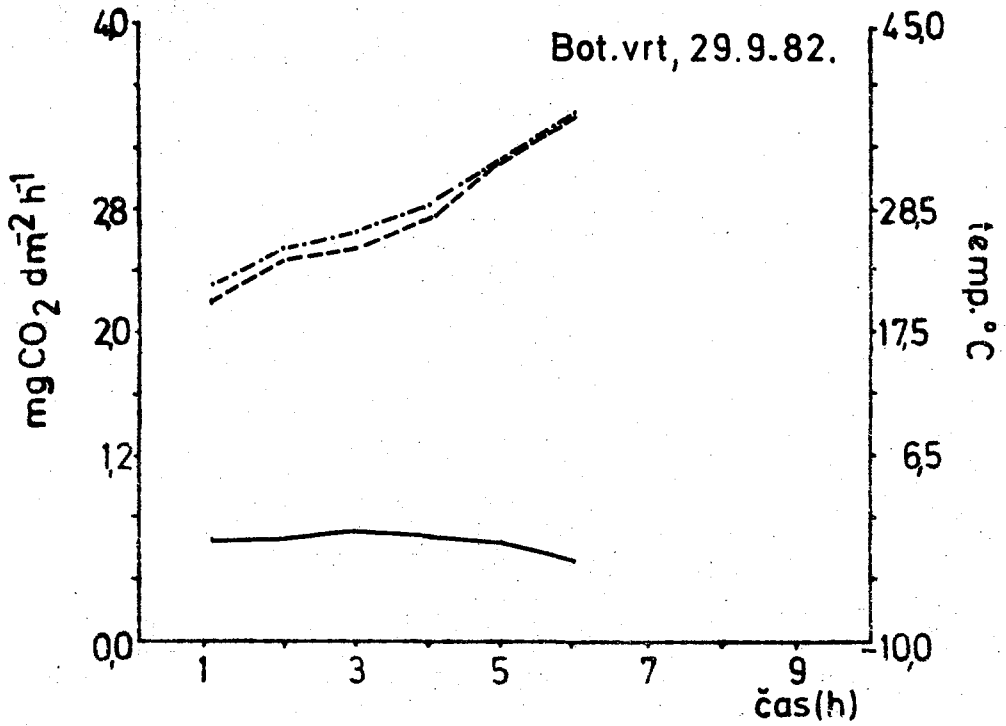


Diagram 30

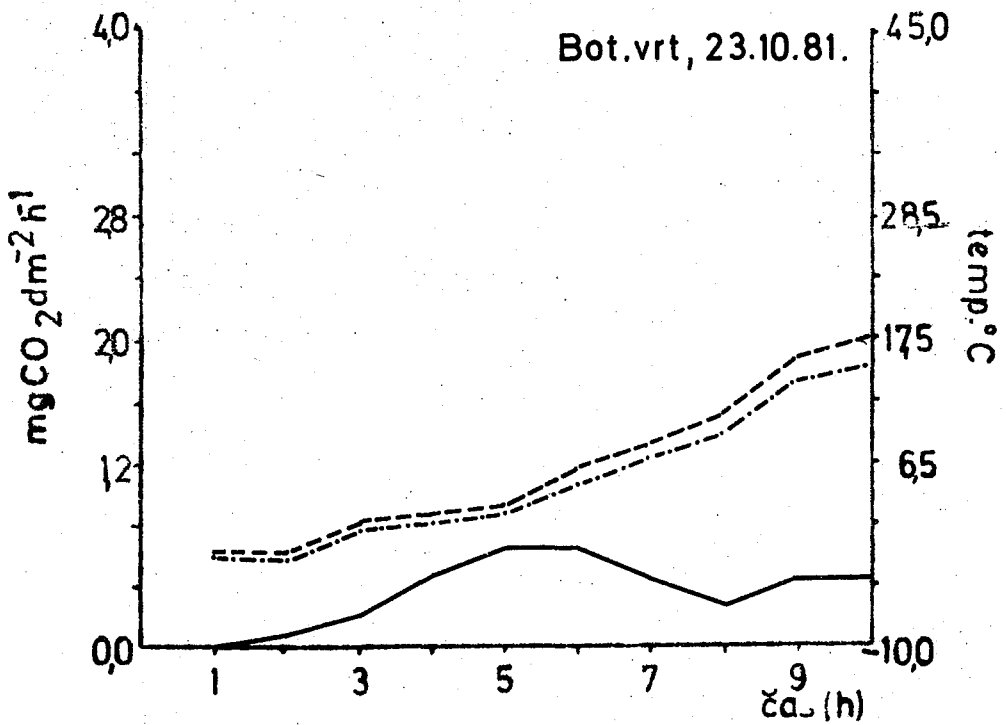


Diagram 31

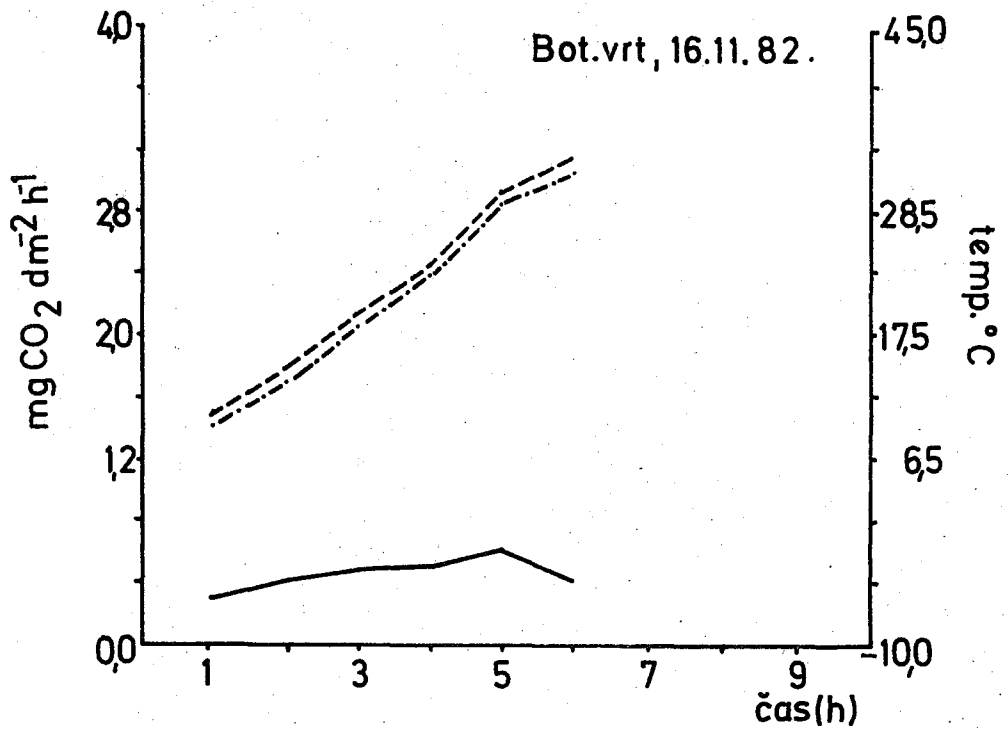


Diagram 32

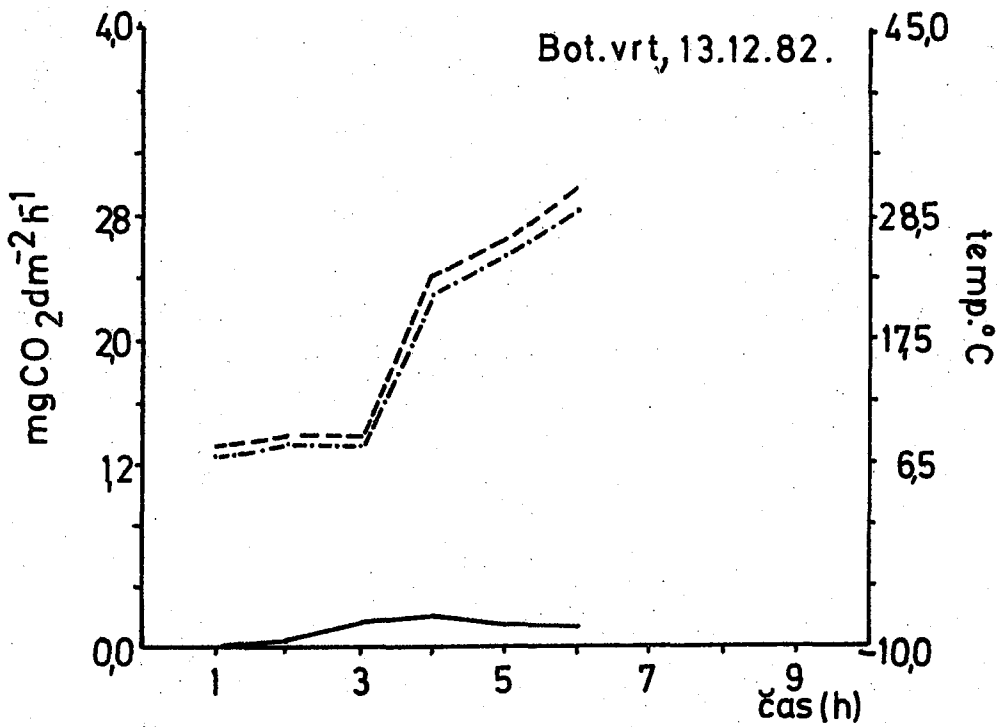


Diagram 33

Diagrami 33 do 40 : Rezultati ugotavljanja zakasnelega delovanja mraza, dobljeni s pomočjo hitrosti reaktivacije fotosintetske aktivnosti odrezanih vejic bodike po delovanju nizkih temperatur.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza ( mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> )

----- temperatura lista ( °C )

-. . -. . - temperatura zraka ( °C )

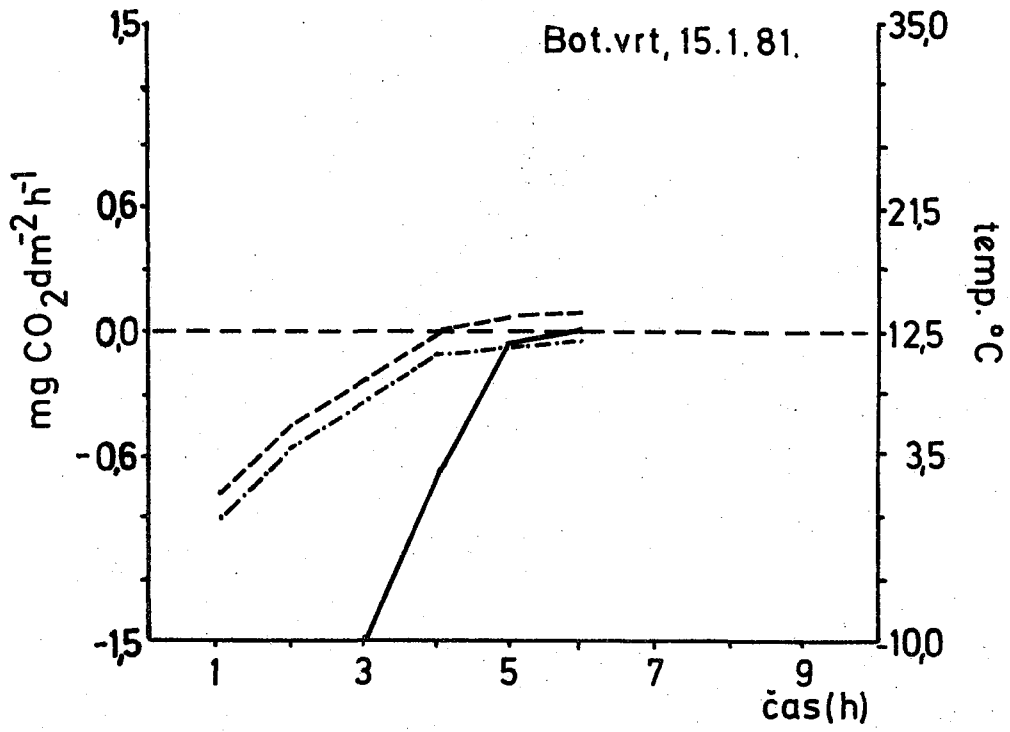


Diagram 34

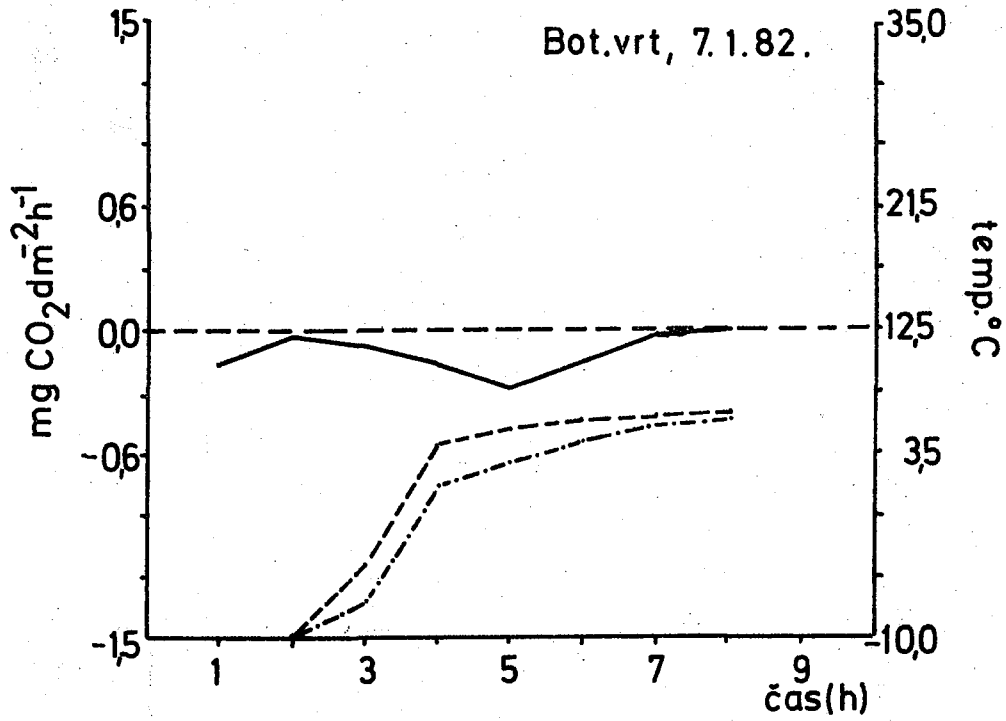


Diagram 35

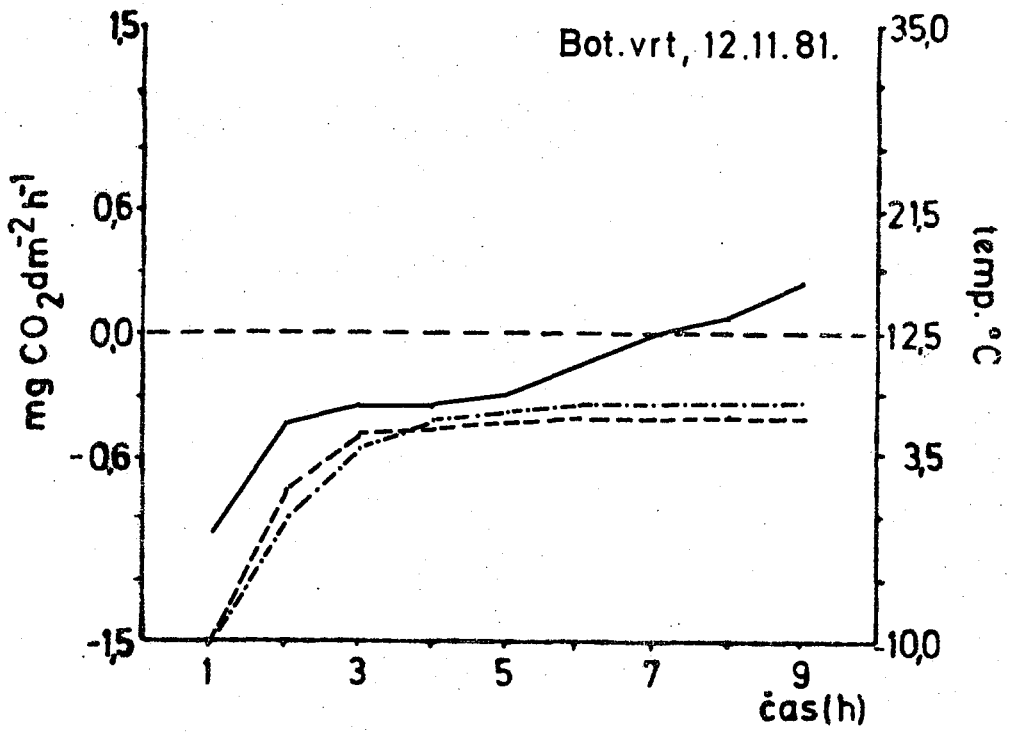


Diagram 36

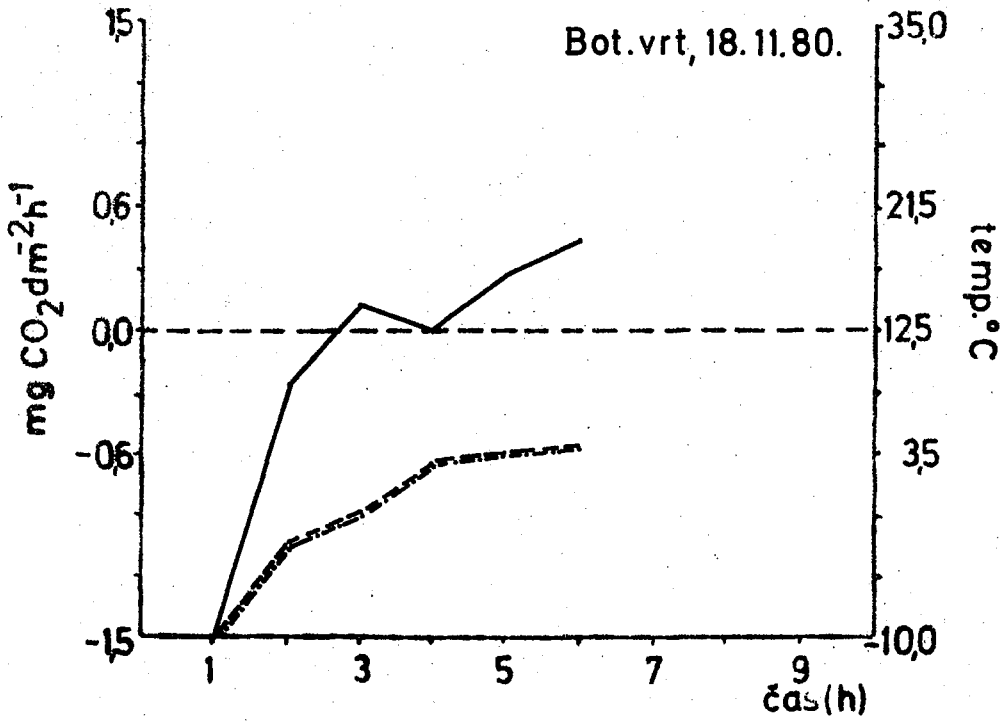


Diagram 37

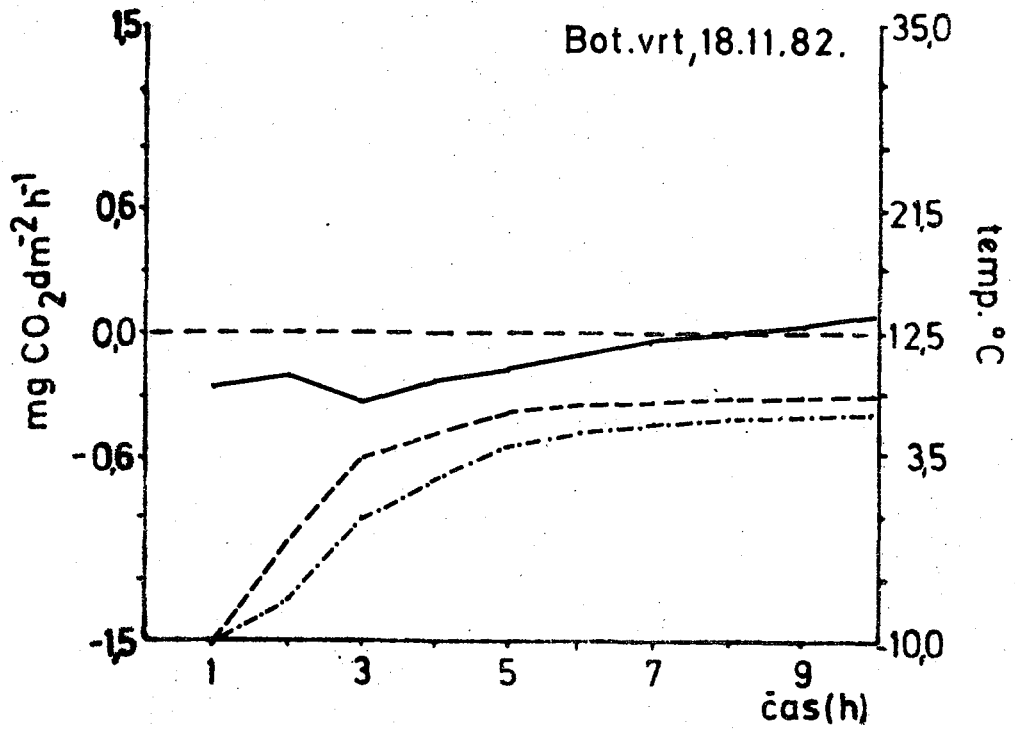


Diagram 38

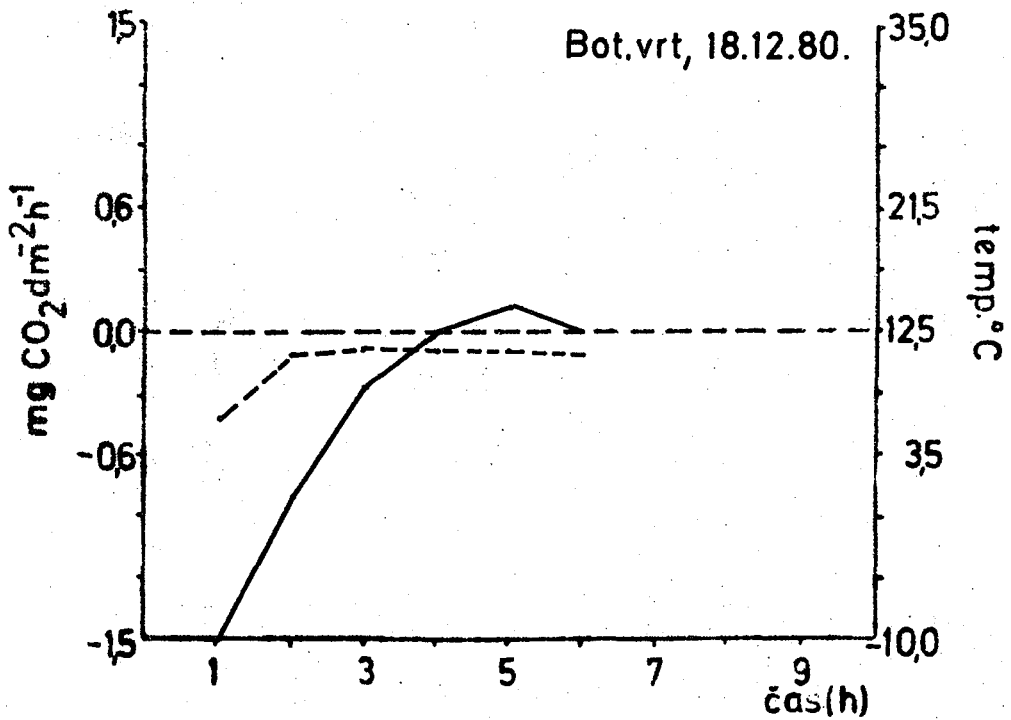


Diagram 39

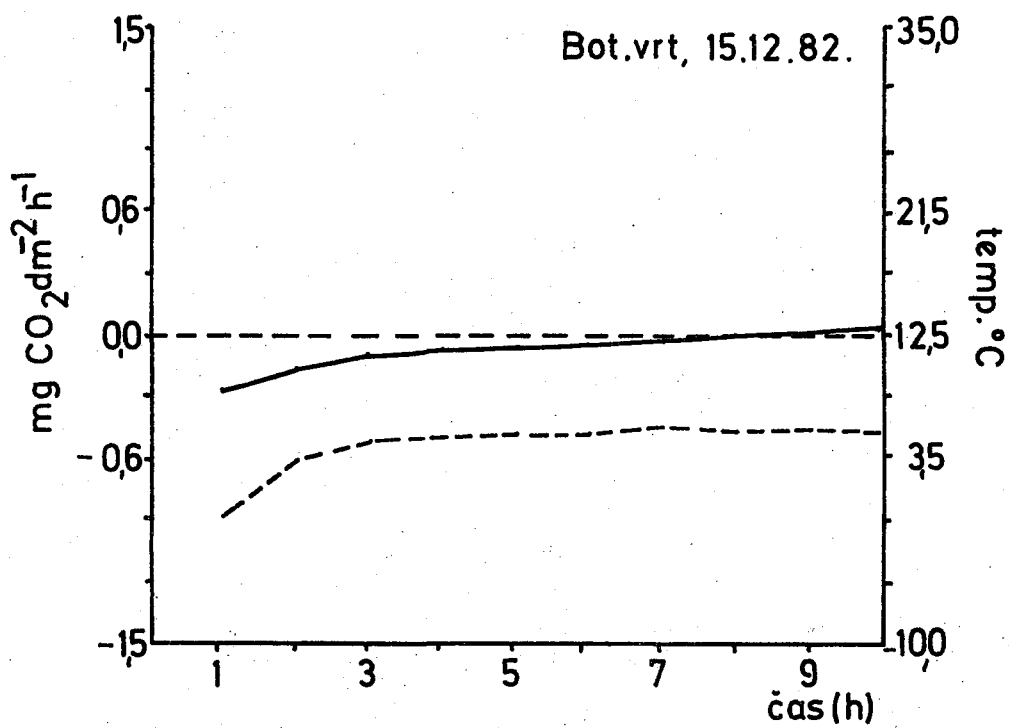


Diagram 40

Diagrami 41 do 50 : Rezultati poskusov hitrega zmrzovanja različno starih listov bodike; ugotavljanje sposobnosti podhlajevanja listov kot prilagoditev na nizke temperature



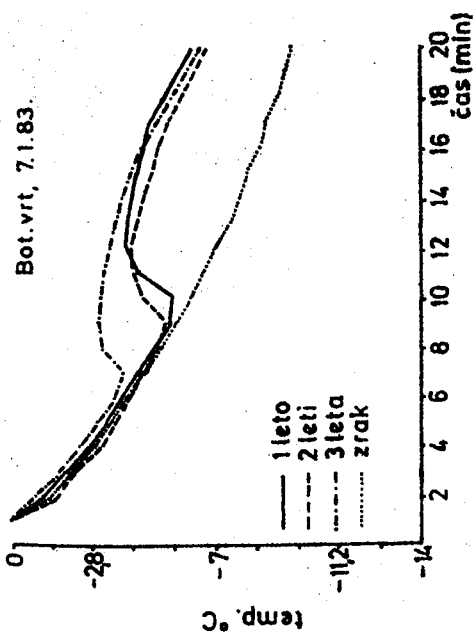


Diagram 41

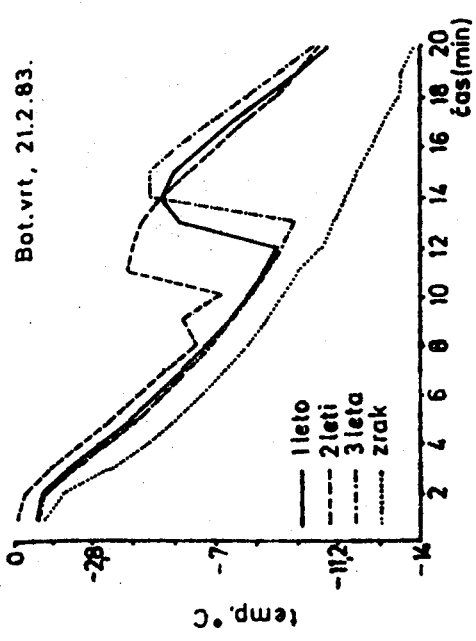


Diagram 42

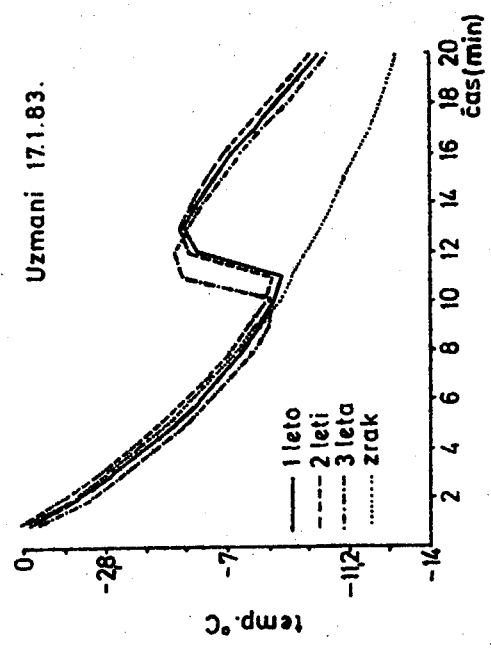


Diagram 41a

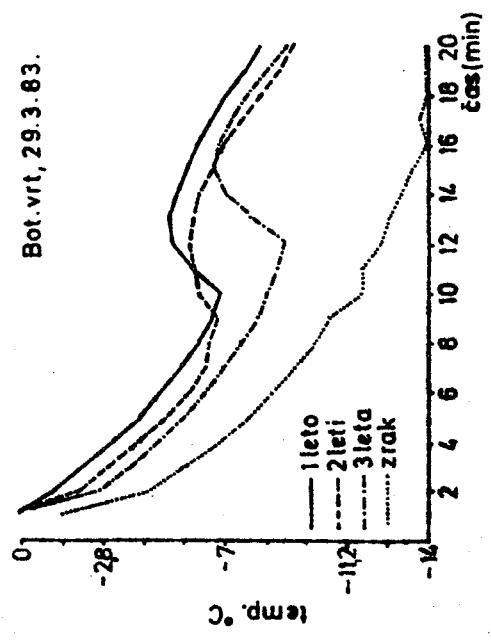
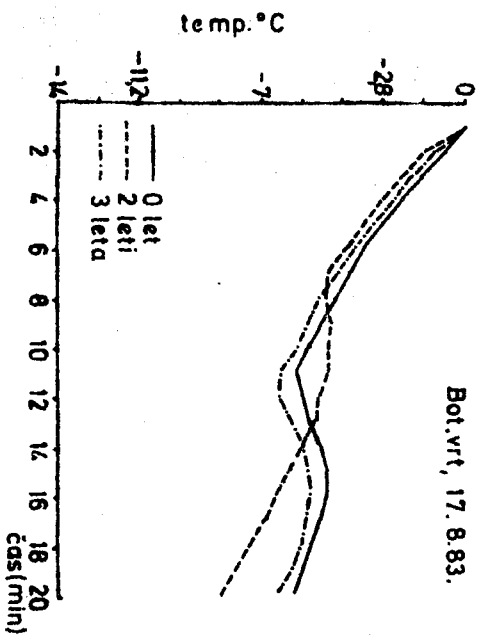
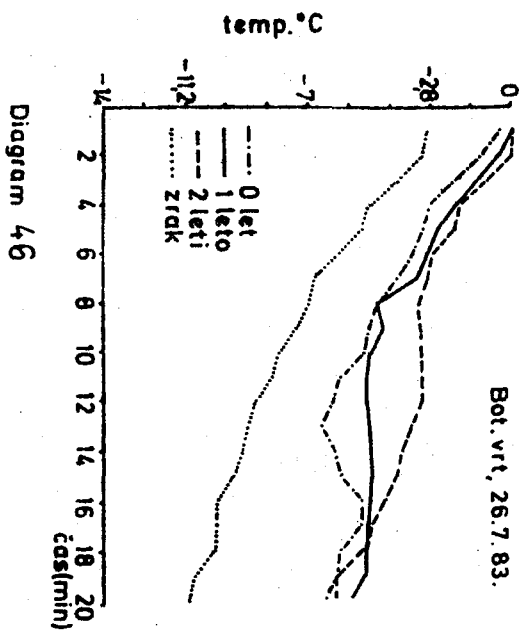
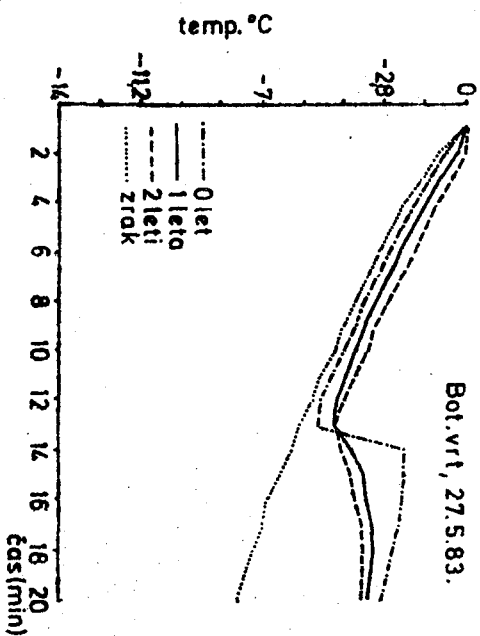
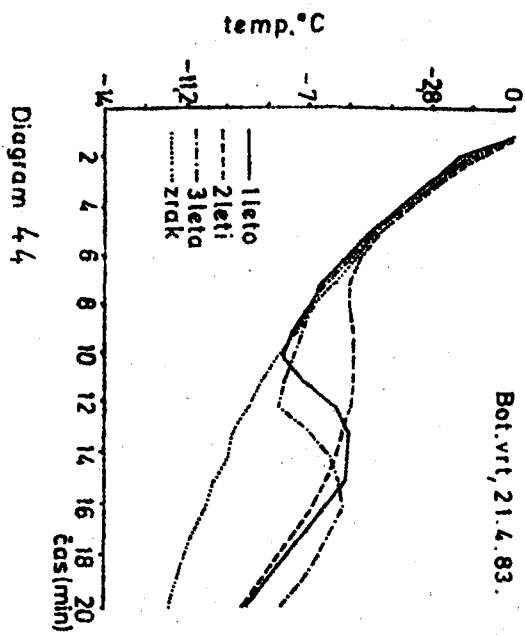


Diagram 43



Bot.vrt, 19.9.83.

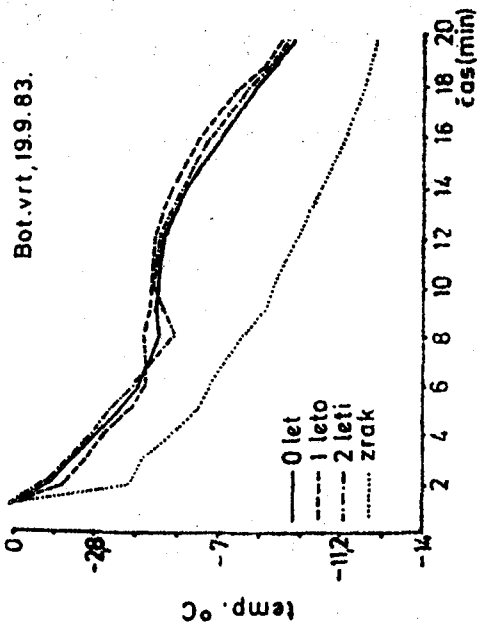


Diagram 48

Bot.vrt, 21.10.83.

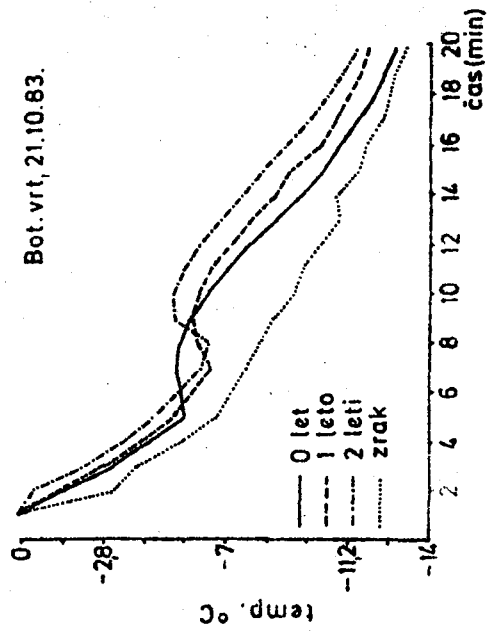


Diagram 49

Bot.vrt, 1.12.83.

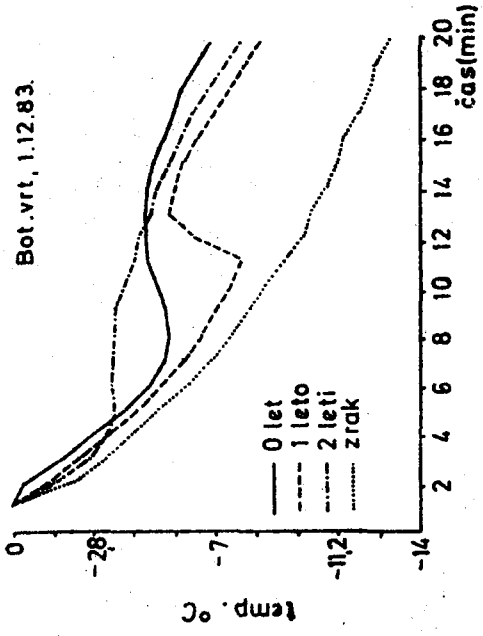


Diagram 50

	MAJ		JULIJ		AVGUST		SEPTEMBER		OKTOBER		NOVEMBER		DECEMBER		JANUAR		FEBRUAR		MAREC		APRIL	
	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm	K <sup>+</sup>	ohm
podhladitve	-5,1	6 7600	-6,6	5 9100	-4,7	5 9100	-5,0	-	-5,6	3 14500	-5,5	29 4500	-5,7	3 14000	-5,2	5 7700	-9,1	2 20000	-6,8	15 3500	3	15000
zmrzišča: °C	-2,1	75 3600	-5,2	248 1700	-4,6	248 1700	-4,9	-	-5,4	262 5600	-4,7	487 3100	-4,2	121 2700	-4,4	84 4700	6	16000	-5,3	10 5700	132	2100
K <sup>+</sup>	16	75	303	271	2400	271 2400	-	-	252	3600	227	3500	176	2700	98	4500	178	4100	18	4700	129	1900
ohm	271	2500	379	1500	255 2500	255 2500	-	-	241	5700	251	3000	208	2500	215	2300	191	3000	165	2500	342	1500
podhladitve	-4,7	5,1	-5,8	-4,7	-5,5	-4,7	-4,5	-4,7	-6,5	-7,9	-5,5	-7,9	-5,5	-4,4	-5,5	-7,9	-7,3	-4,2	-6,8	-5,7	-5,7	-5,7
zmrzišča: °C	-3,2	4 5900	-4,9	3 12000	-4,8	3 12000	-4,5	-	-5,9	0 15500	-5,5	14 5600	-4,4	14 5100	-5,5	5 8600	2	18000	-5,2	10 6800	7	7200
K <sup>+</sup>	4	17	82	184	220	2000	-	-	98	6350	329	2800	158	2300	15	6100	6	19000	8	2100	145	1300
ohm	5900	4000	1300	1500	194	1600	-	-	78	5600	155	3300	150	2200	60	4500	116	5300	23	4100	173	1400
podhladitve	-4,5	3,2	-6,3	-5,5	-5,3	-5,5	-4,8	-5,5	-6,4	-3,7	-3,6	-3,7	-4,0	-3,2	-4,9	-4,9	-9,7	-4,9	-3,2	-5,2	-5,2	-5,2
zmrzišča: °C	-3,6	4 6700	-3,2	3 11000	-5,3	3 11000	-4,8	-	-5,3	0 16000	-3,6	11 6600	-3,2	6 5800	-3,7	4 8600	2	18000	-6,9	9 4900	7	7500
K <sup>+</sup>	7	117	209	219	178	1550	-	-	115	3800	301	3400	188	2000	16	5500	3	17000	15	4900	95	1500
ohm	2000	1400	1100	1100	1700	1700	-	-	75	3400	133	4100	156	1900	124	2400	86	3700	44	3200	191	1200
podhladitve	-4,5	3,2	-6,3	-5,5	-5,3	-5,5	-4,8	-5,5	-6,4	-3,7	-3,6	-3,7	-4,0	-3,2	-4,9	-4,9	-9,7	-4,9	-3,2	-5,2	-5,2	-5,2
zmrzišča: °C	-3,6	4 6700	-3,2	3 11000	-5,3	3 11000	-4,8	-	-5,3	0 16000	-3,6	11 6600	-3,2	6 5800	-3,7	4 8600	2	18000	-6,9	9 4900	7	7500
K <sup>+</sup>	134	209	209	209	178	1550	-	-	193	3200	322	1600	110	1800	203	1600	255	2400	205	1800	190	1200
ohm	1700	940	178	1550	178	1550	-	-	193	3200	322	1600	110	1800	203	1600	255	2400	205	1800	190	1200

TABELA 1: Letni potek rezultatov zmrzovanja listov ( temperature podhladitev in zmrzišč ) in meritev poškodb, izmerjenih kot iztok K<sup>+</sup> in električne upornosti pri bodiki ( Ilex aquifolium L.) iz botaničnega vrta v Ljubljani v letu 1982/83.

Diagrami 51 do 72 : Rezultati meritev svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze, izmerjene na odrezanih vejicah bodike v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- intenziteta fotosintetsko aktivnega dela svetlobe (  $\text{n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  )

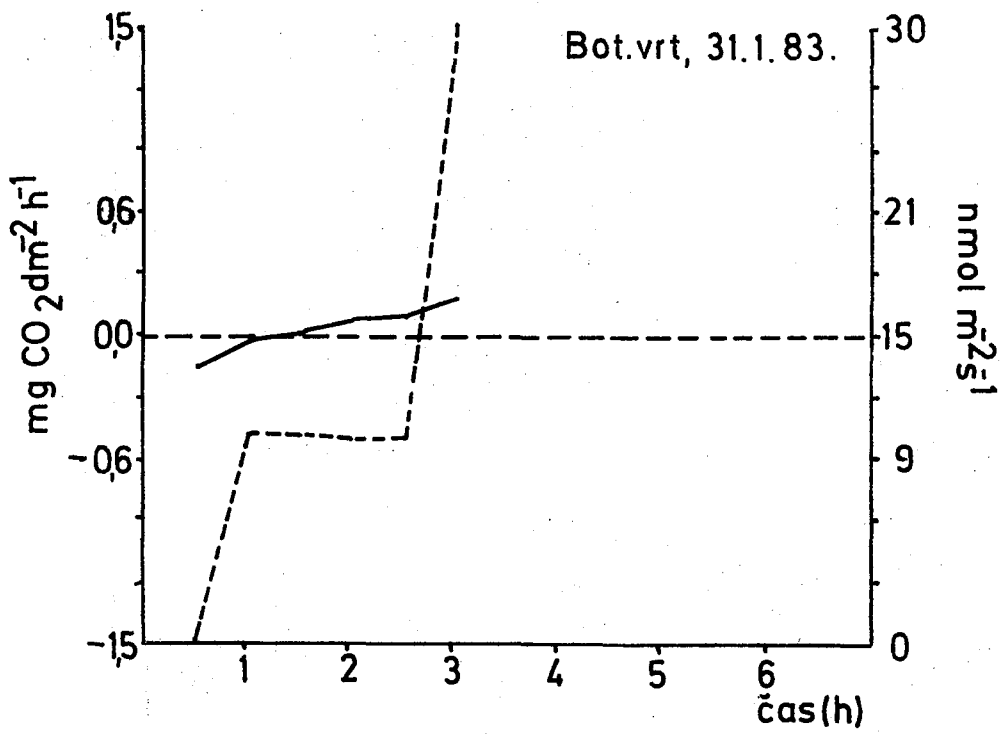


Diagram 51

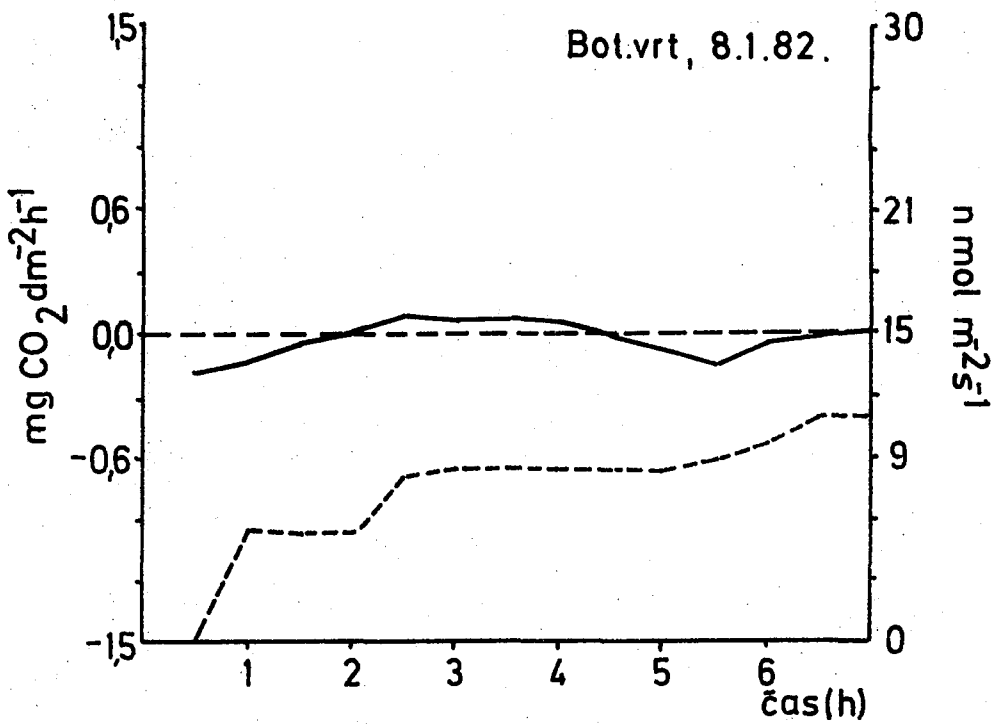


Diagram 52

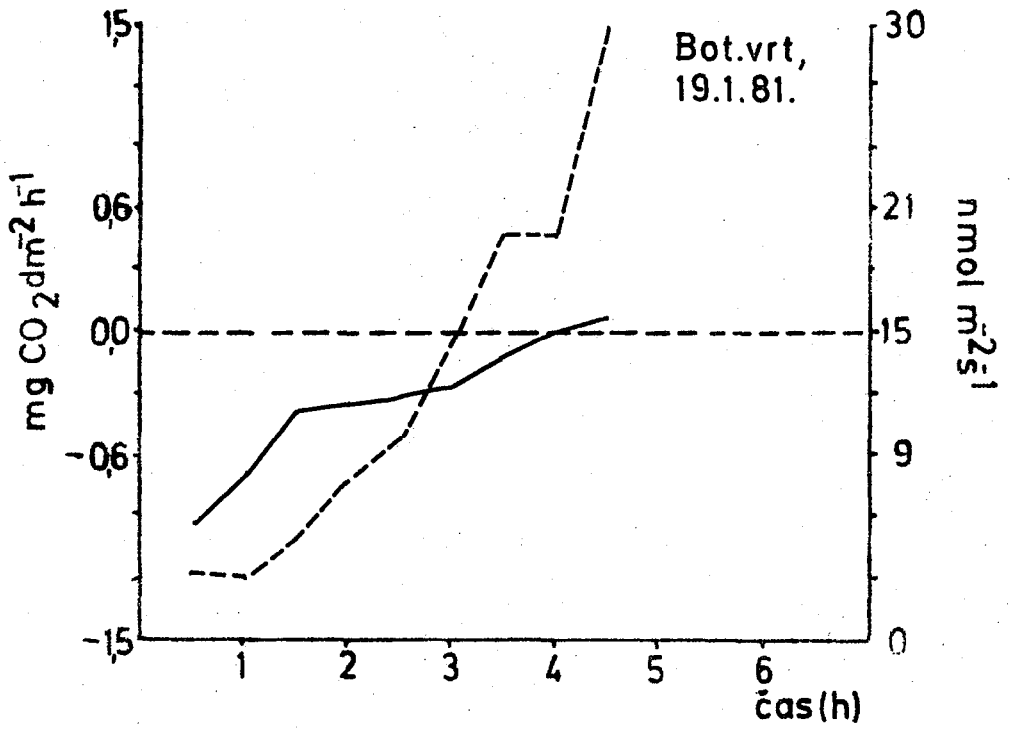


Diagram 53

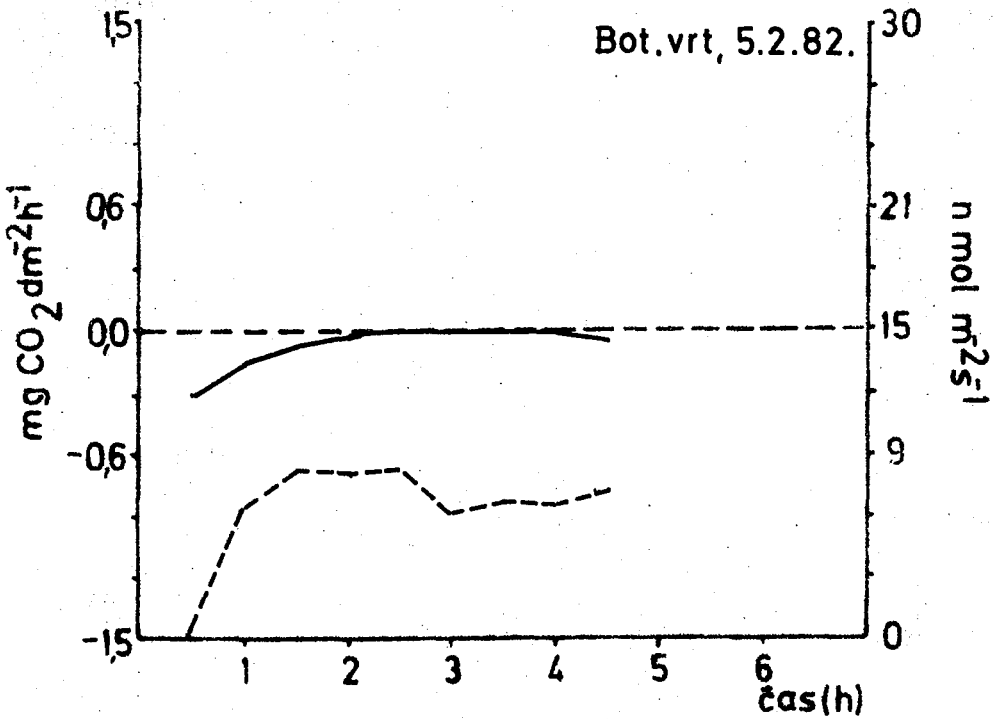


Diagram 54

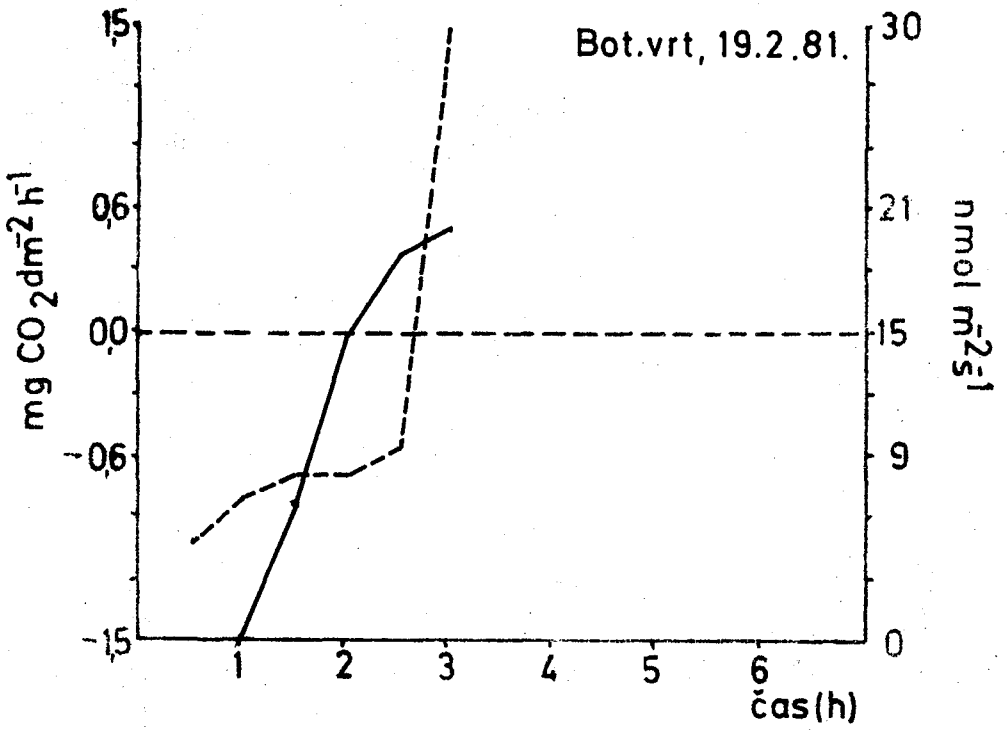


Diagram 55

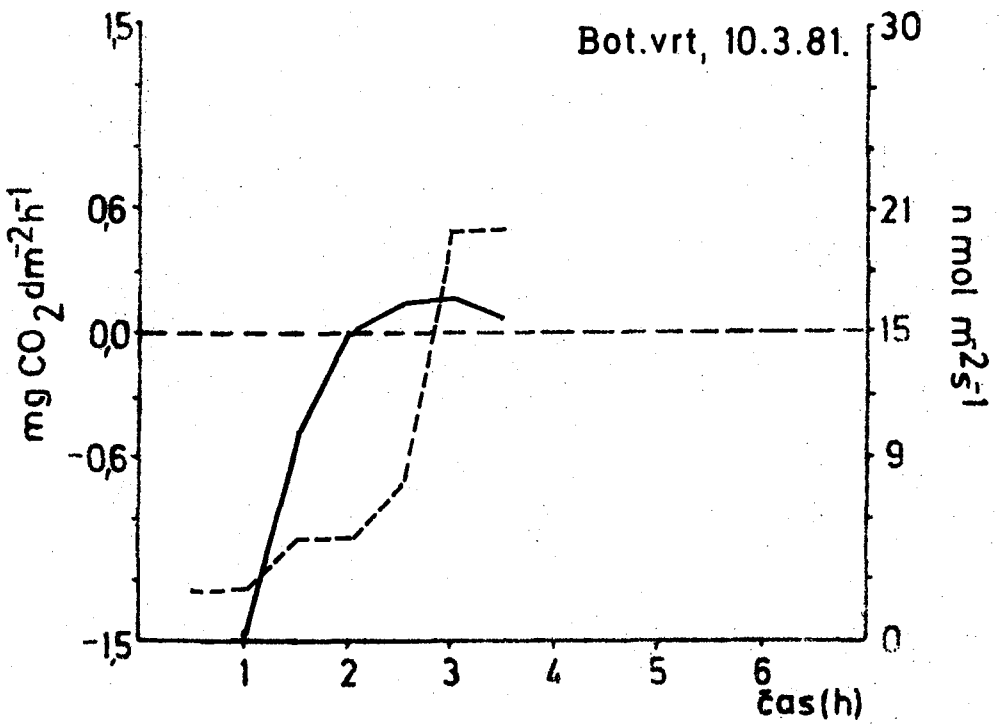


Diagram 56



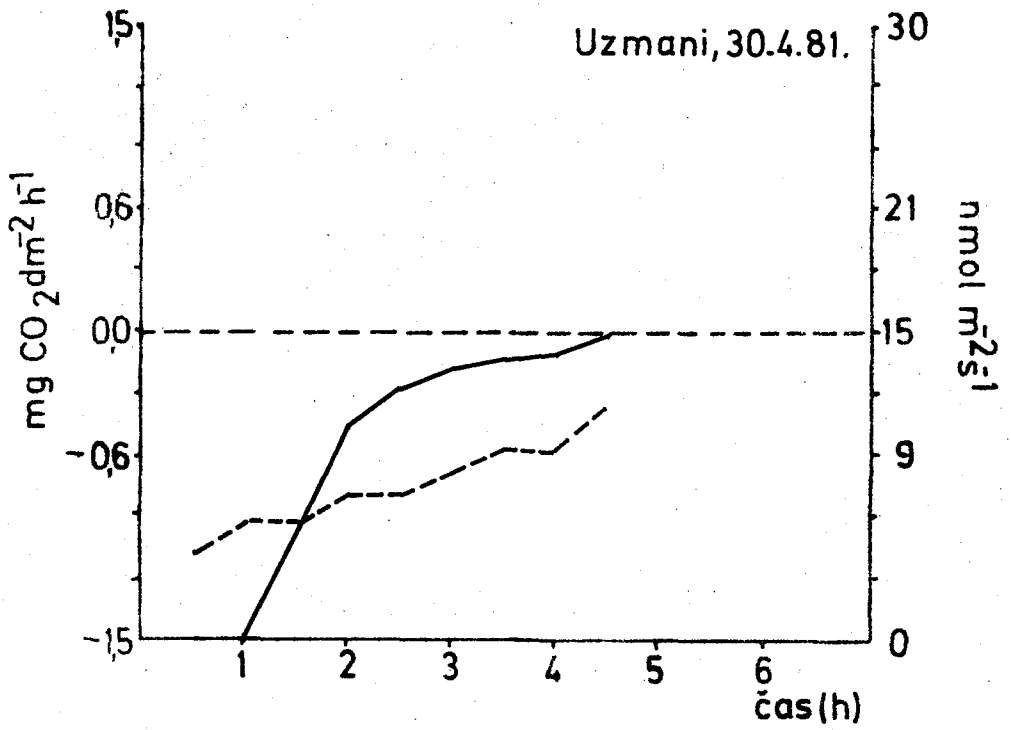


Diagram 57

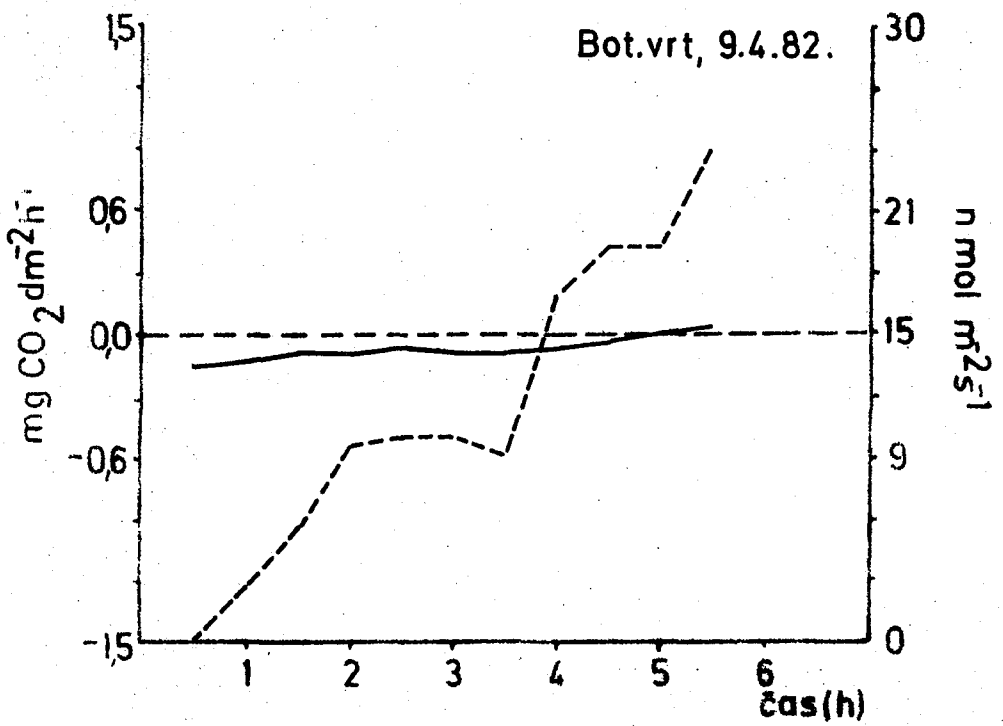


Diagram 58

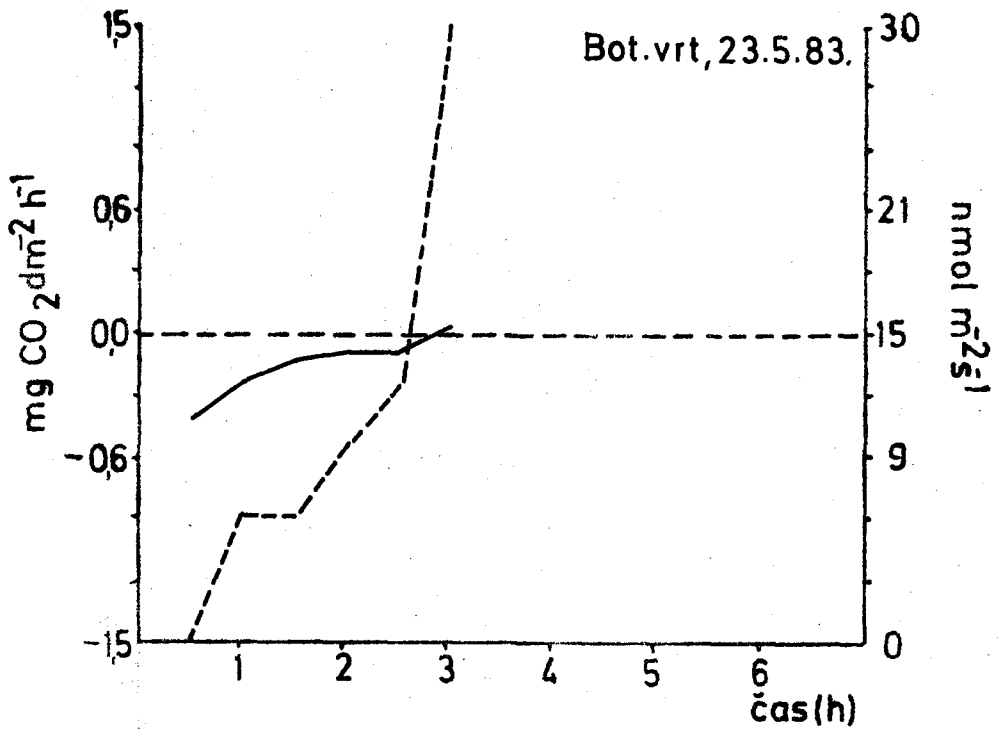


Diagram 59

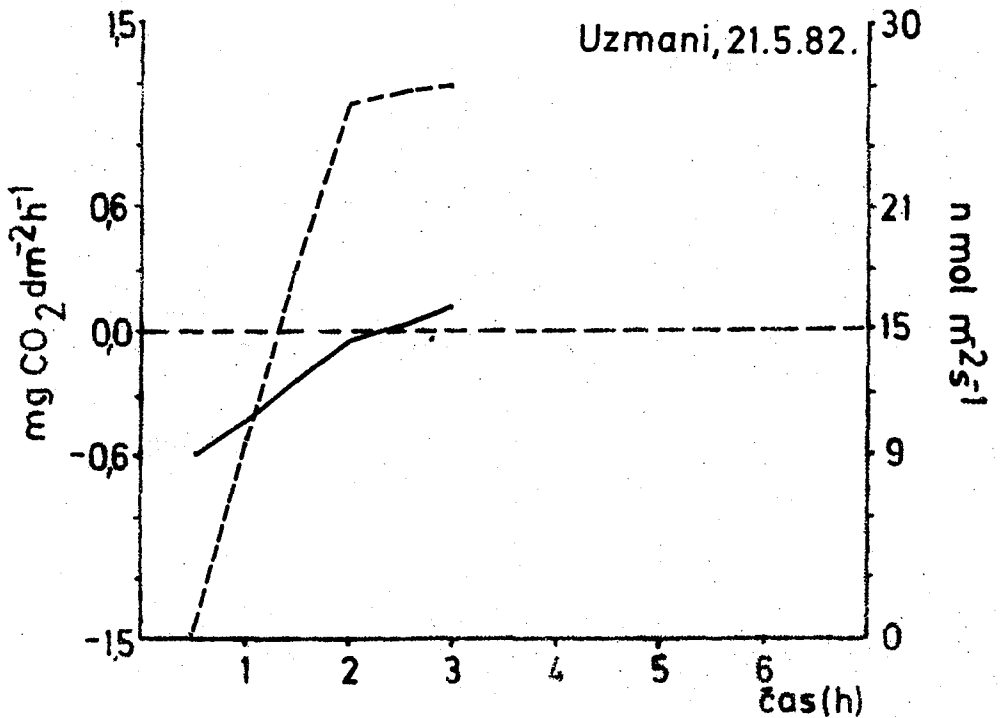


Diagram 60

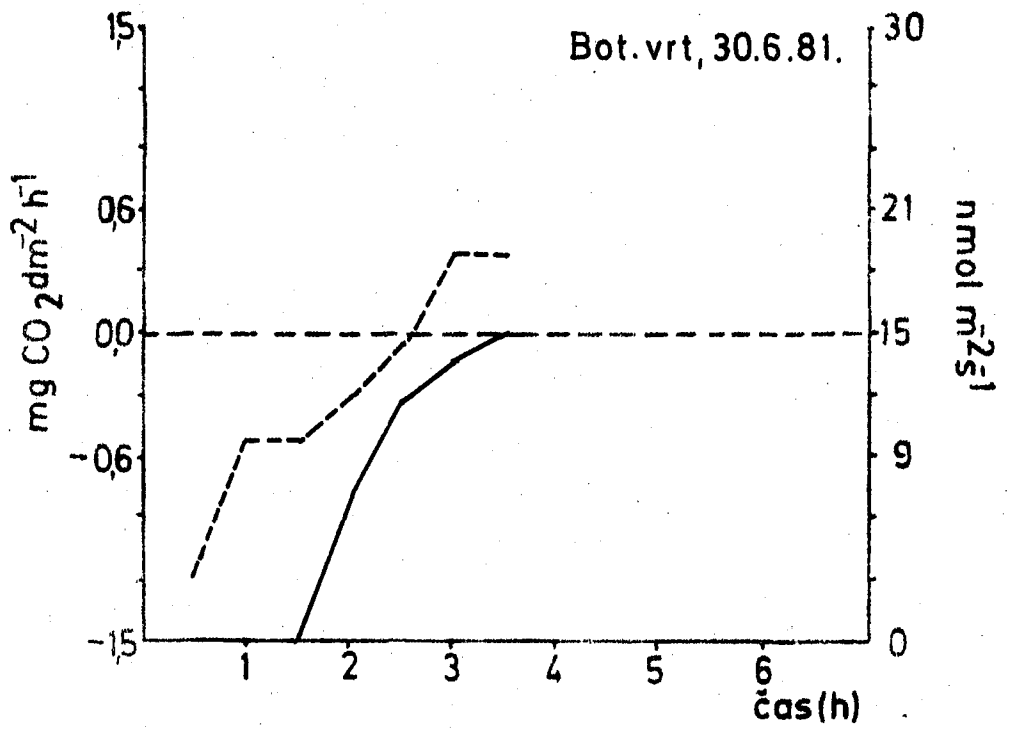


Diagram 61

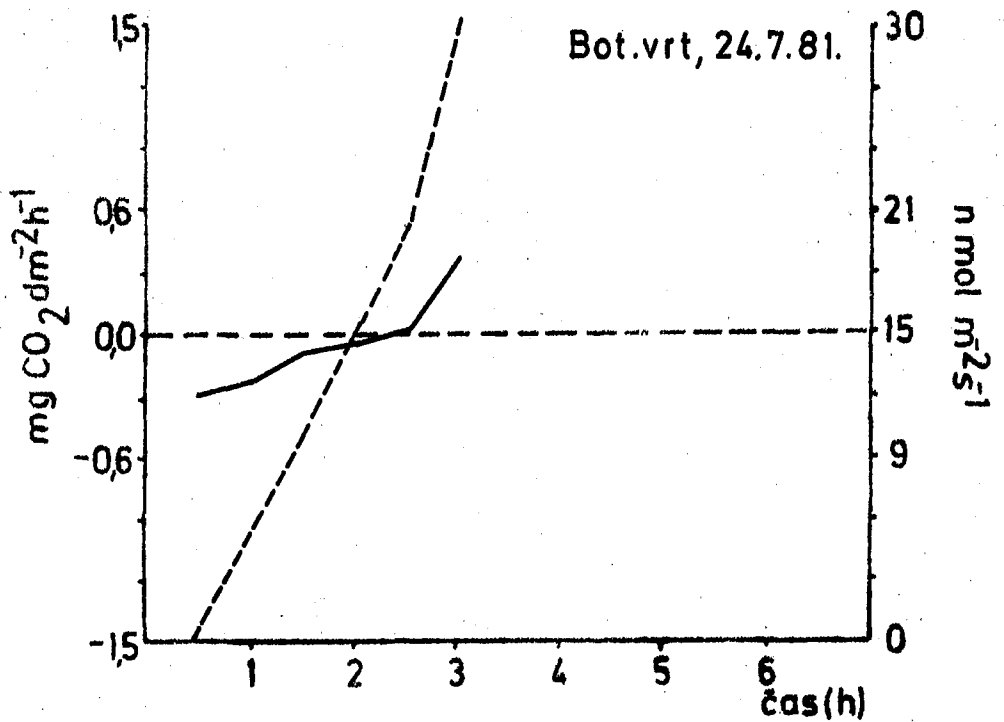


Diagram 62

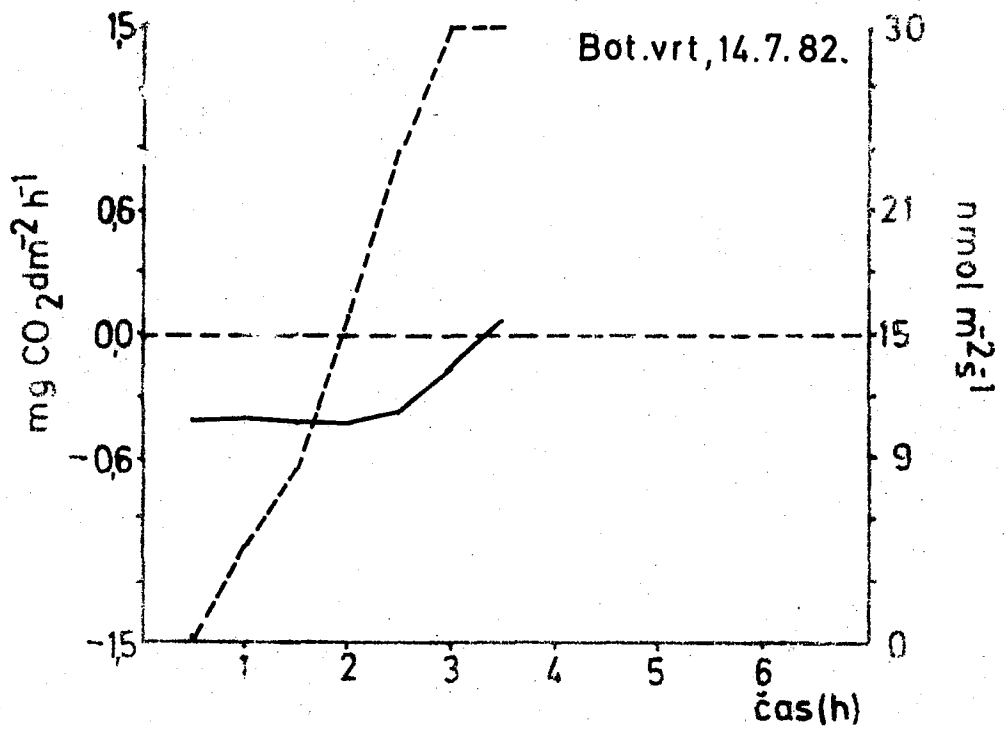


Diagram 63

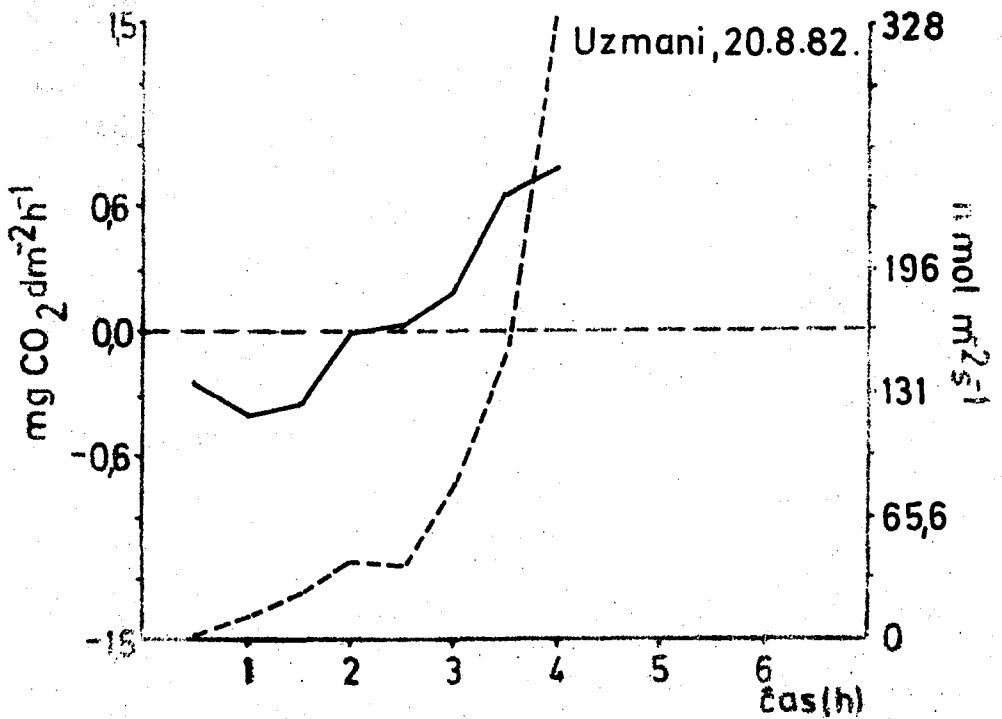


Diagram 64

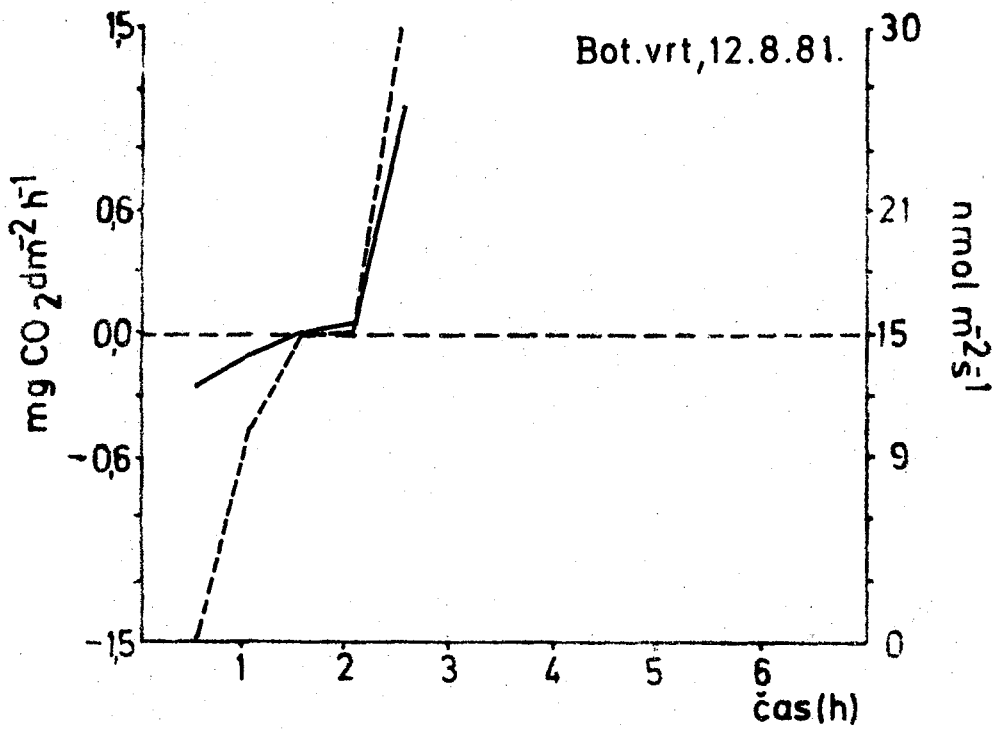


Diagram 65

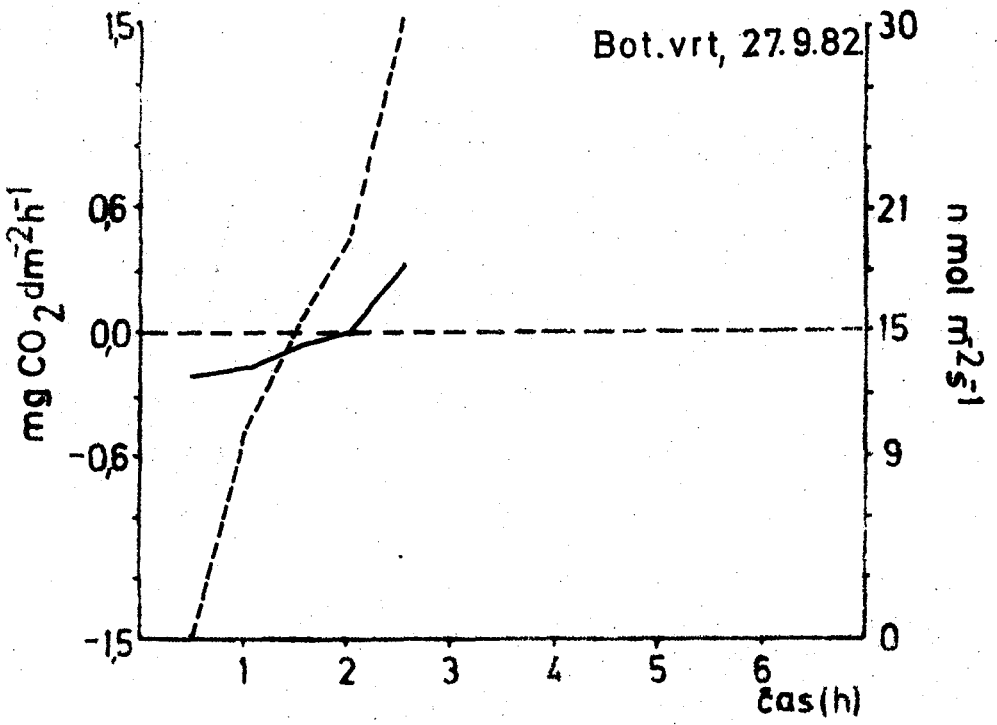


Diagram 66

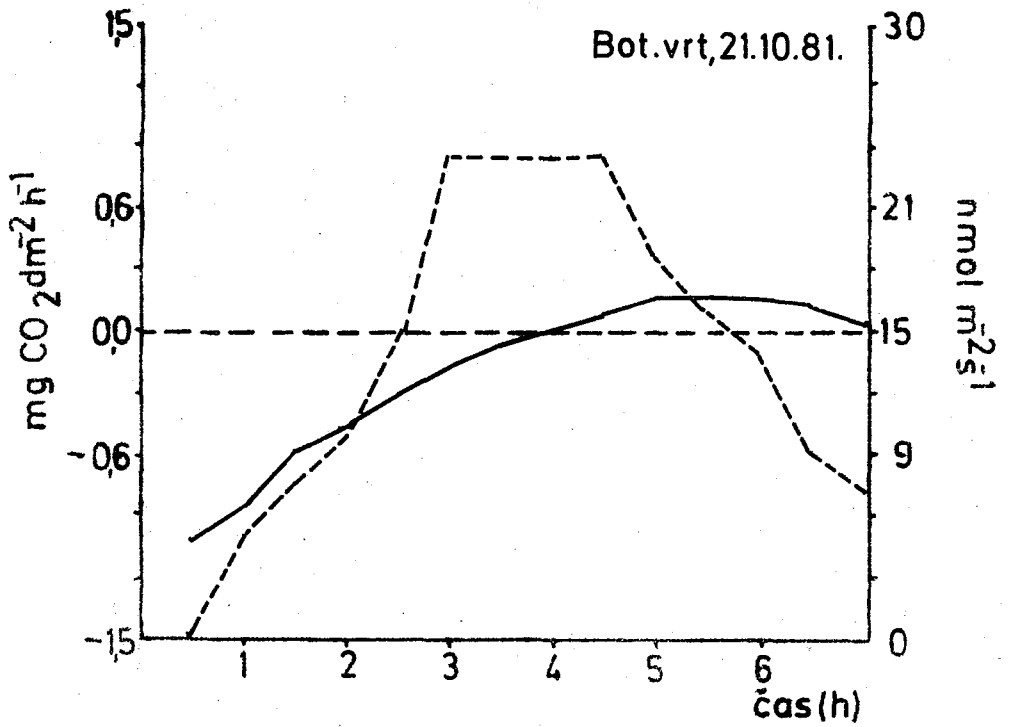


Diagram 67

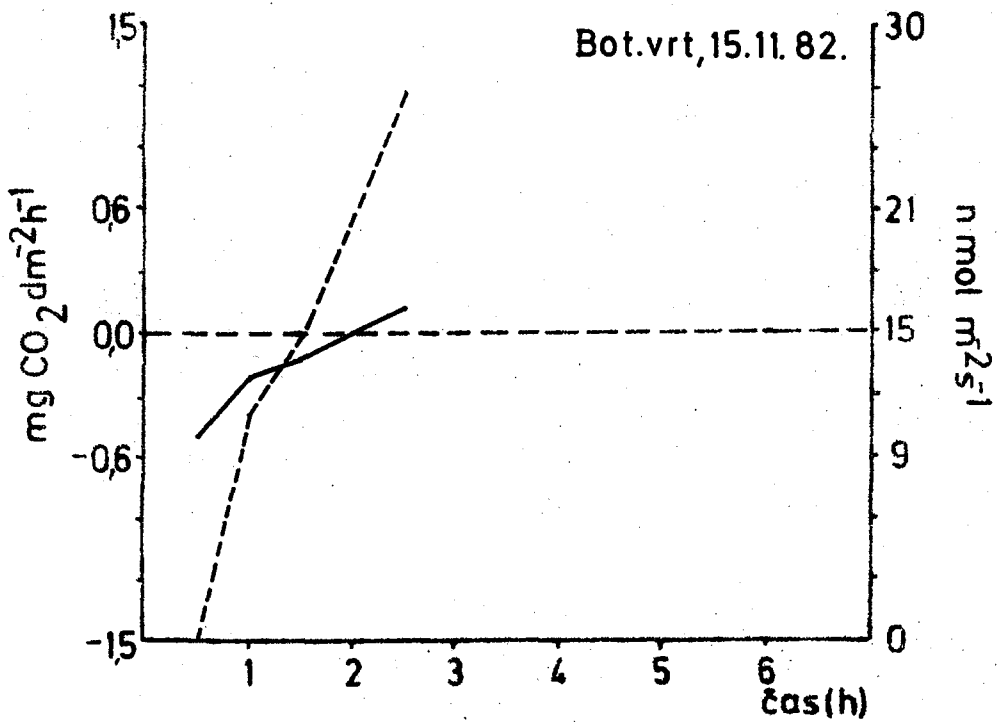


Diagram 68

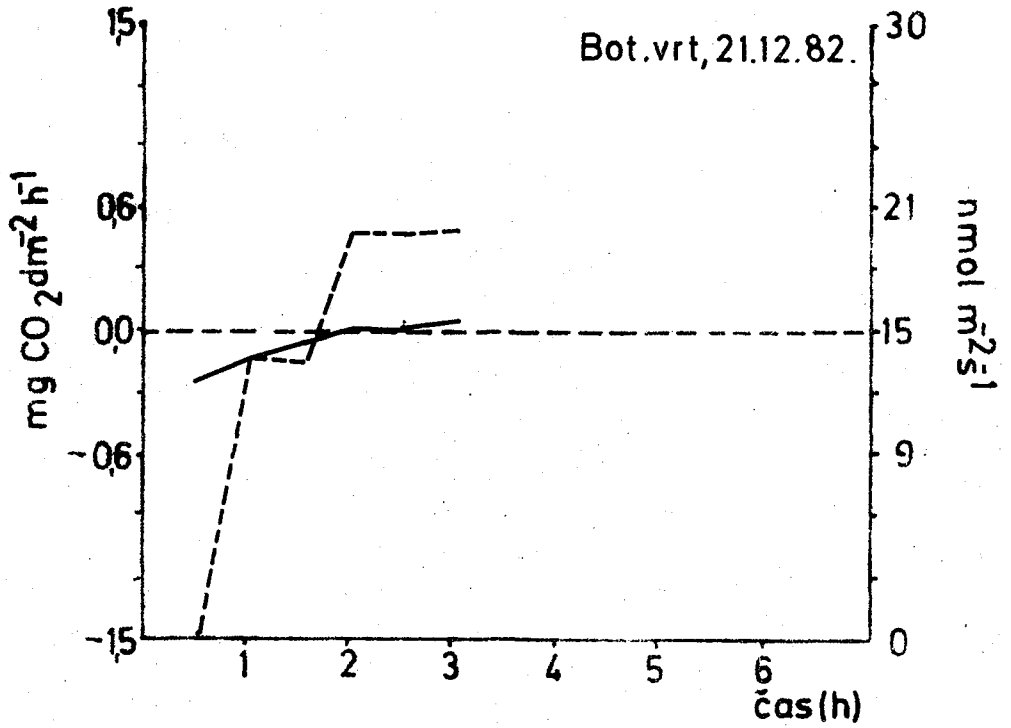


Diagram 69

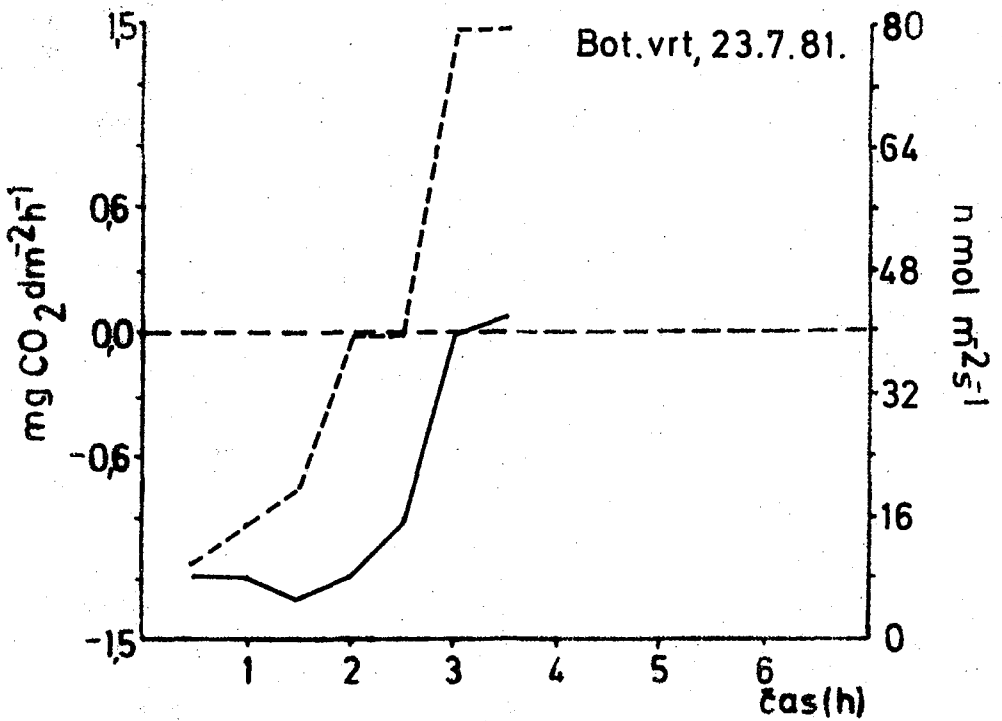


Diagram 70

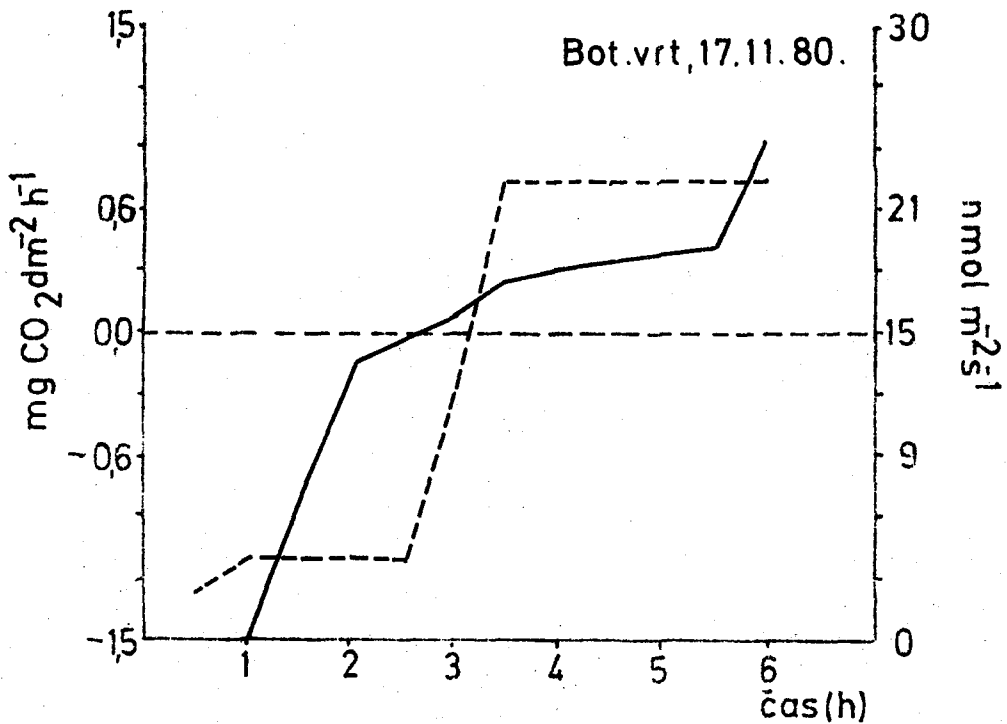


Diagram 71

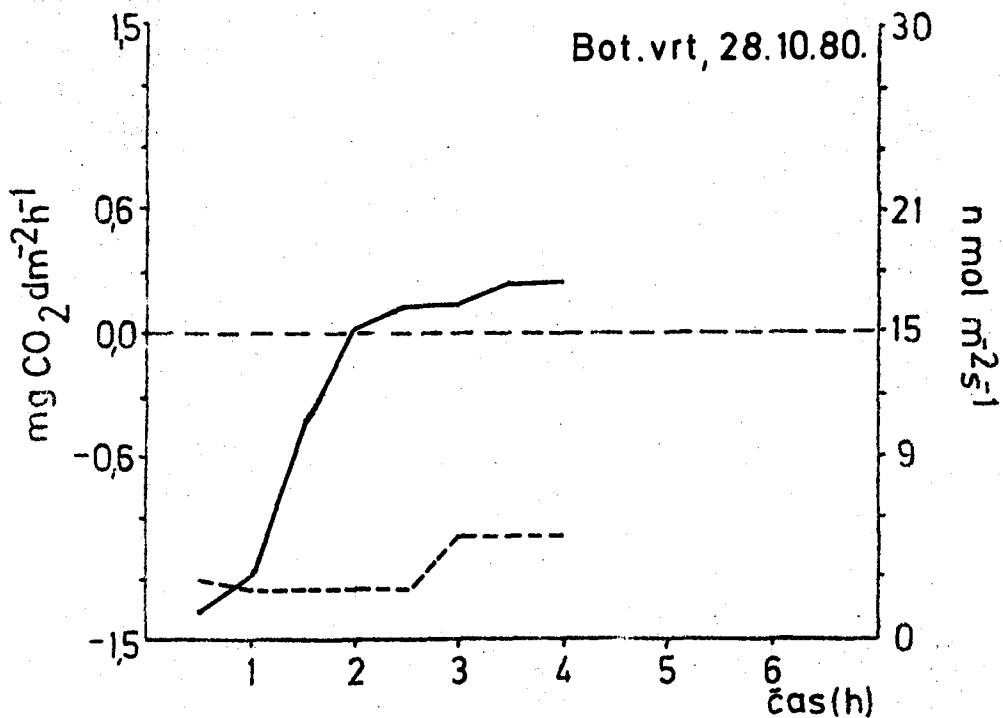


Diagram 72



Diagrami 73 do 75 : Prikaz fotorespiracije, vidne pri ugotavljanju svetlobne kompenzacijske točke fotosinteze.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- intenziteta svetlobe (  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  )

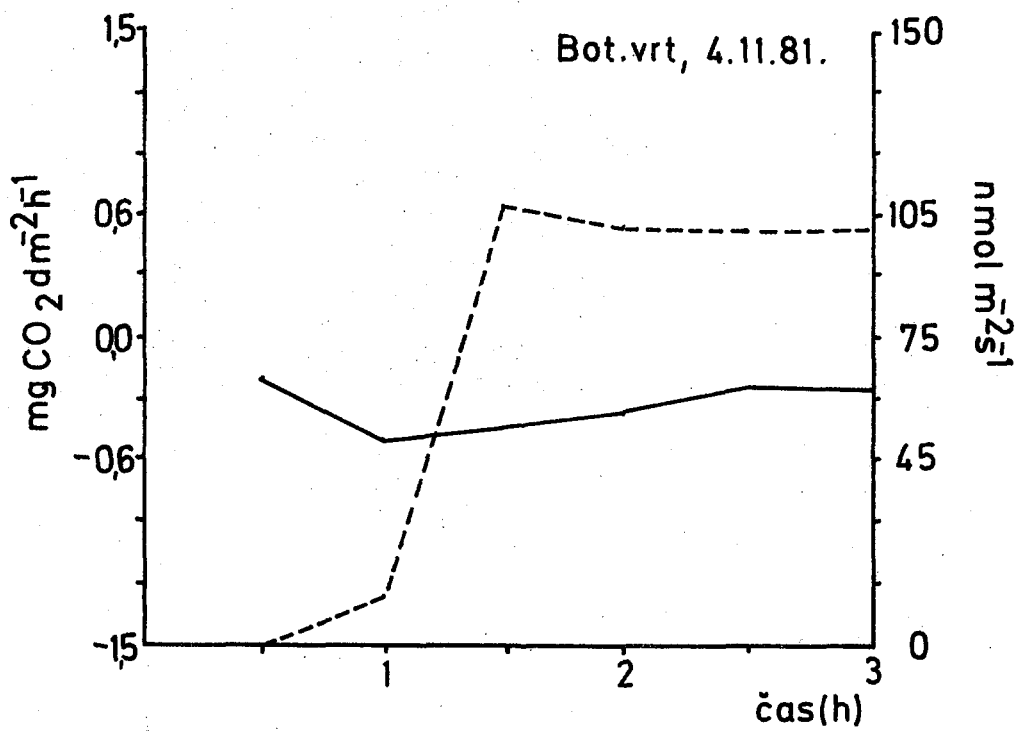


Diagram 73

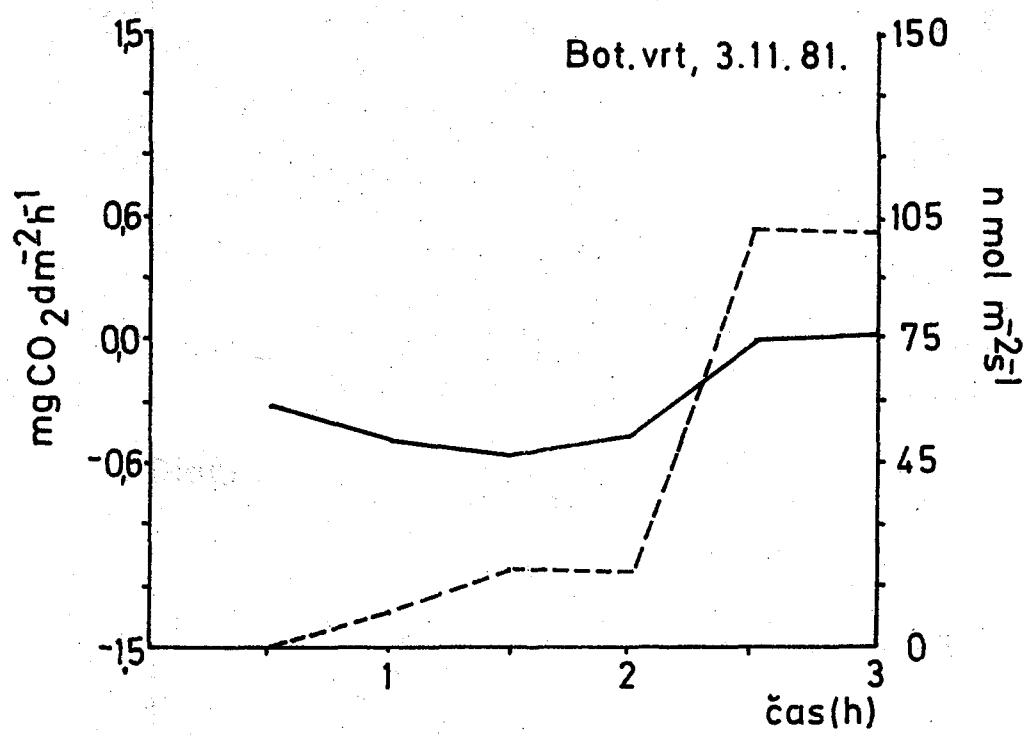


Diagram 74

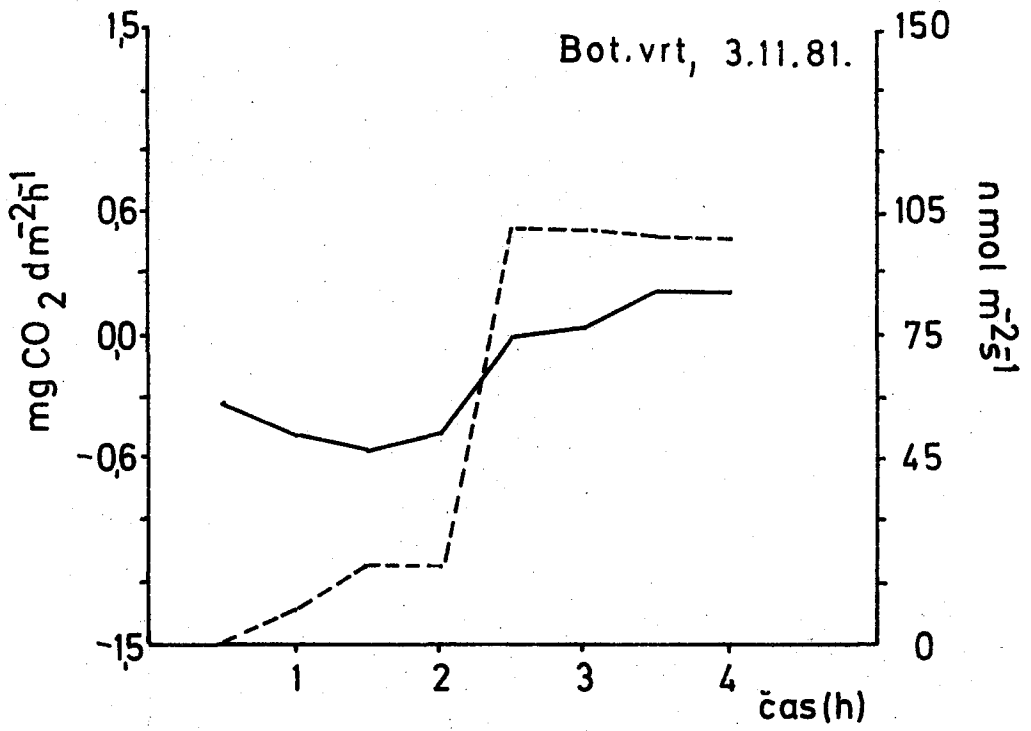


Diagram 75

Diagrami 76 do 83 : Rezultati meritev svetlobne saturacijske točke fotosinteze, izmerjene na odrezanih vejicah bodike v laboratoriju pod kontroliranimi pogoji.

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- intenziteta fotosintetsko aktivnega dela svetlobe (  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  )

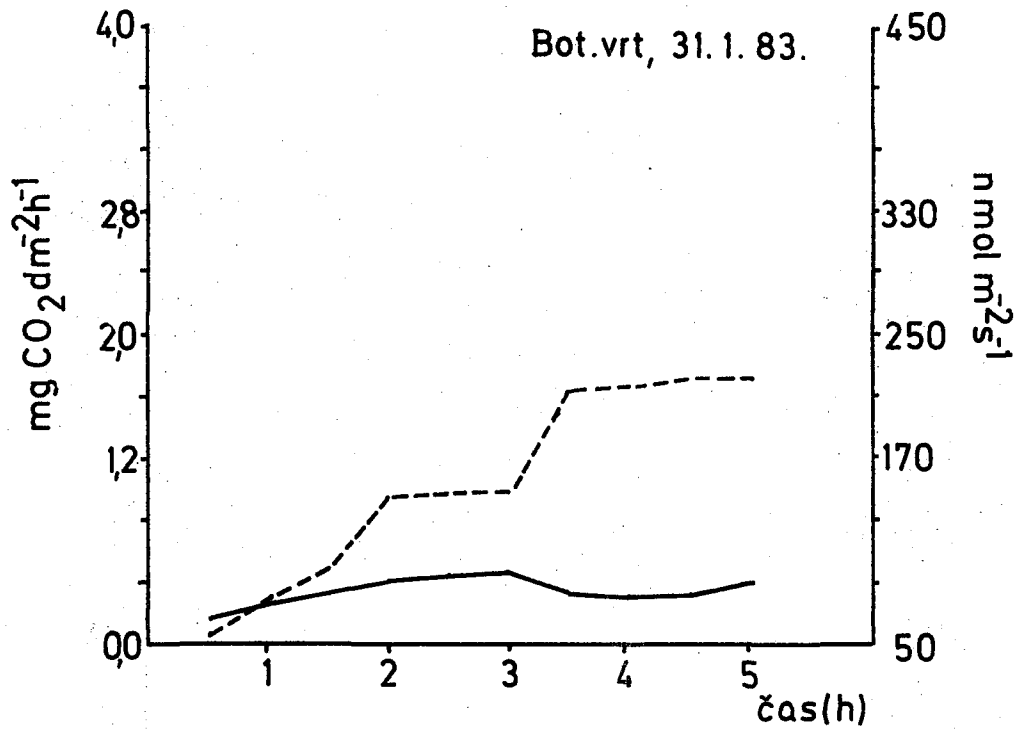


Diagram 76

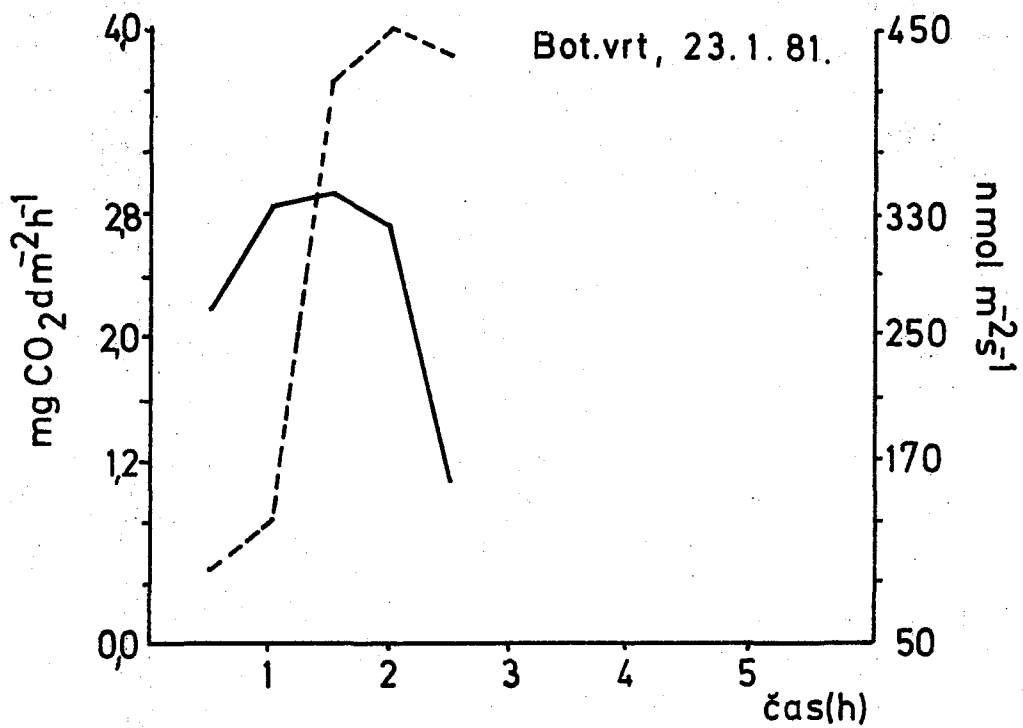


Diagram 77

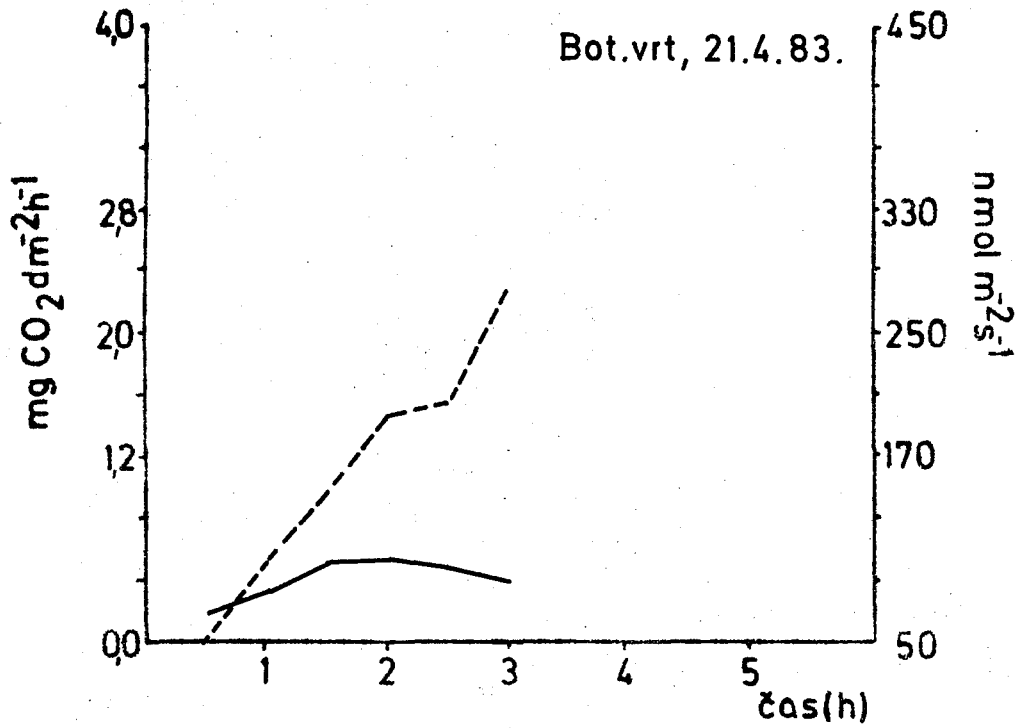


Diagram 78

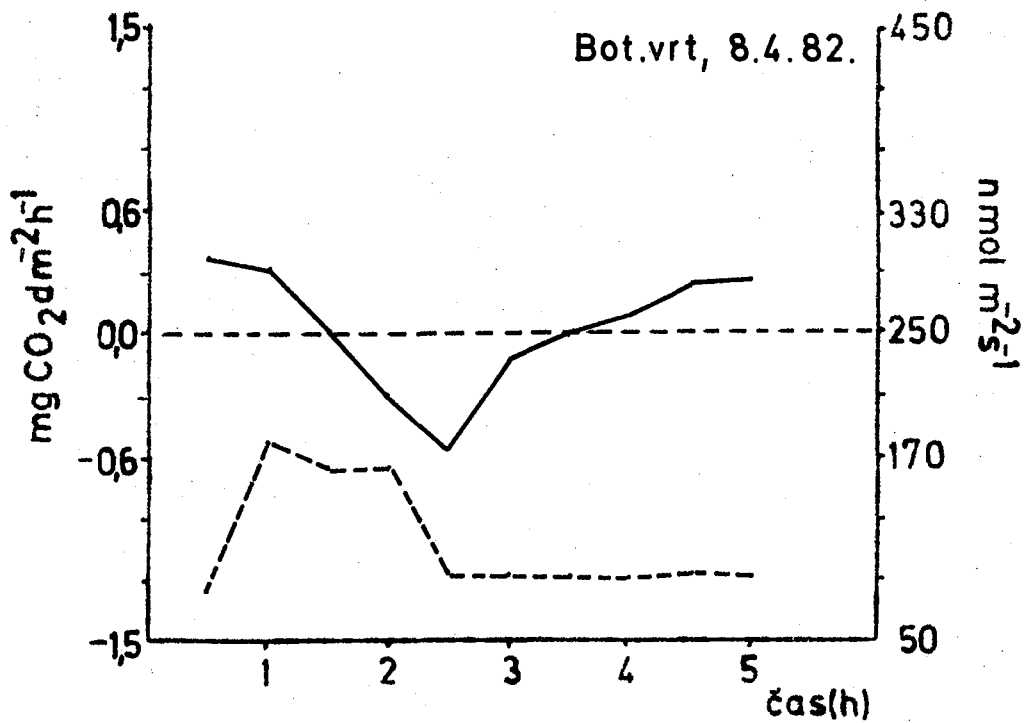


Diagram 79

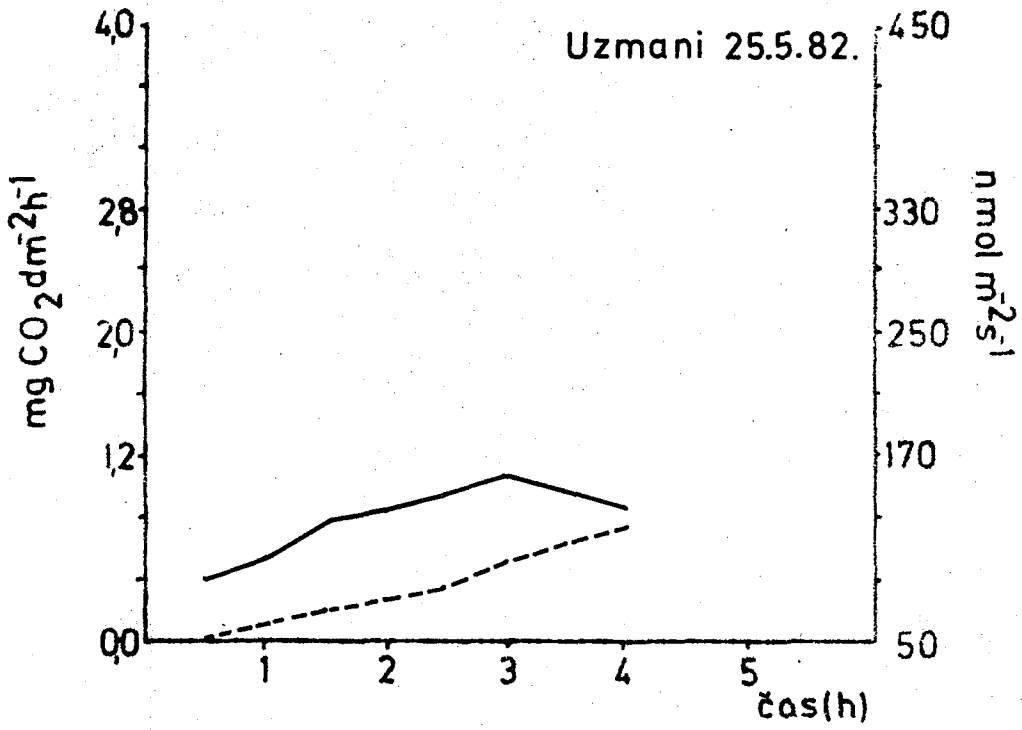


Diagram 80

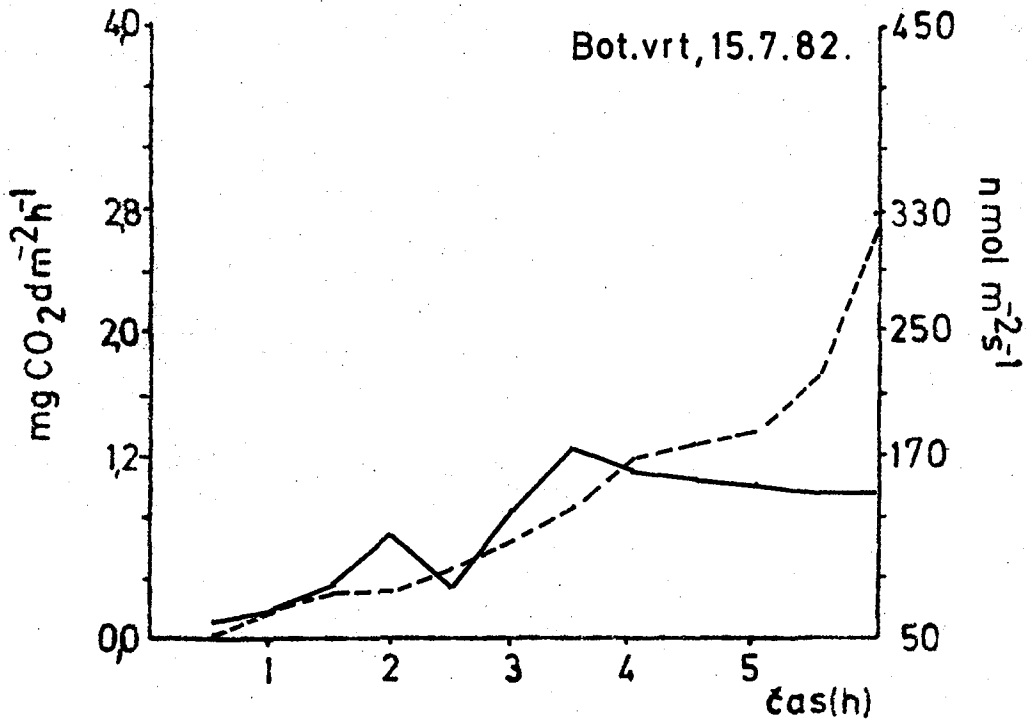


Diagram 81

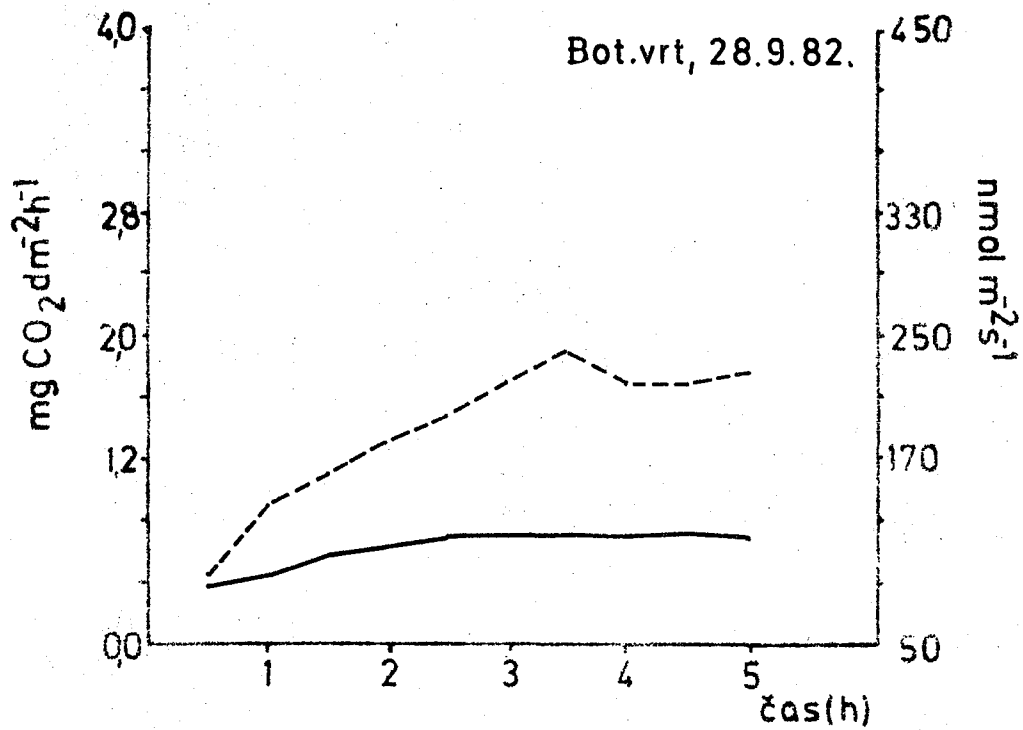


Diagram 82

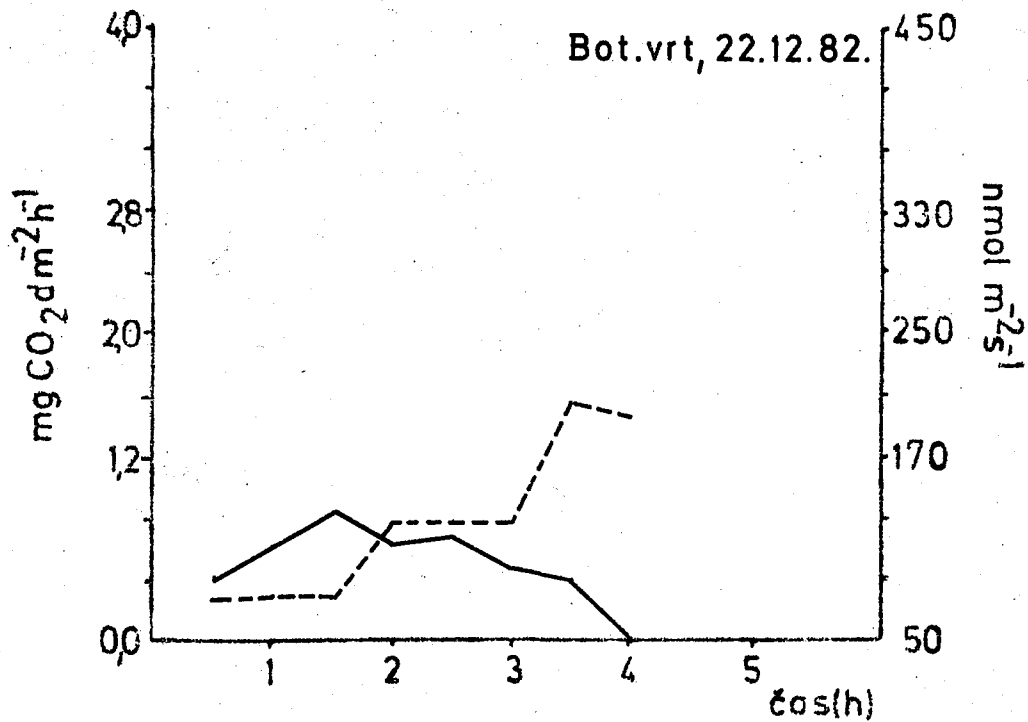


Diagram 83



Diagrami 84 do 87 : Meritve dnevnega poteka fotosinteze na intaktnih vejicah bodike na naravnem rastišču (Uzmani) in nekaterih ekoloških dejavnikov v različnih letnih časih.

Diagrami A :

\_\_\_\_\_ neto fotosinteza (  $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- intenziteta svetlobe (  $\text{n mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  )

Diagrami B :

\_\_\_\_\_ temperatura lista (  $^{\circ}\text{C}$  )

----- radiacija (  $\text{J cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  )

Diagrami C :

\_\_\_\_\_ transpiracija (  $\text{mg H}_2\text{O dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  )

----- difuzijska upornost stomatarne transpiracije (  $\text{s cm}^{-1}$  )

..... relativna vlažnost zraka (  $\% \text{ H}_2\text{O}$  )

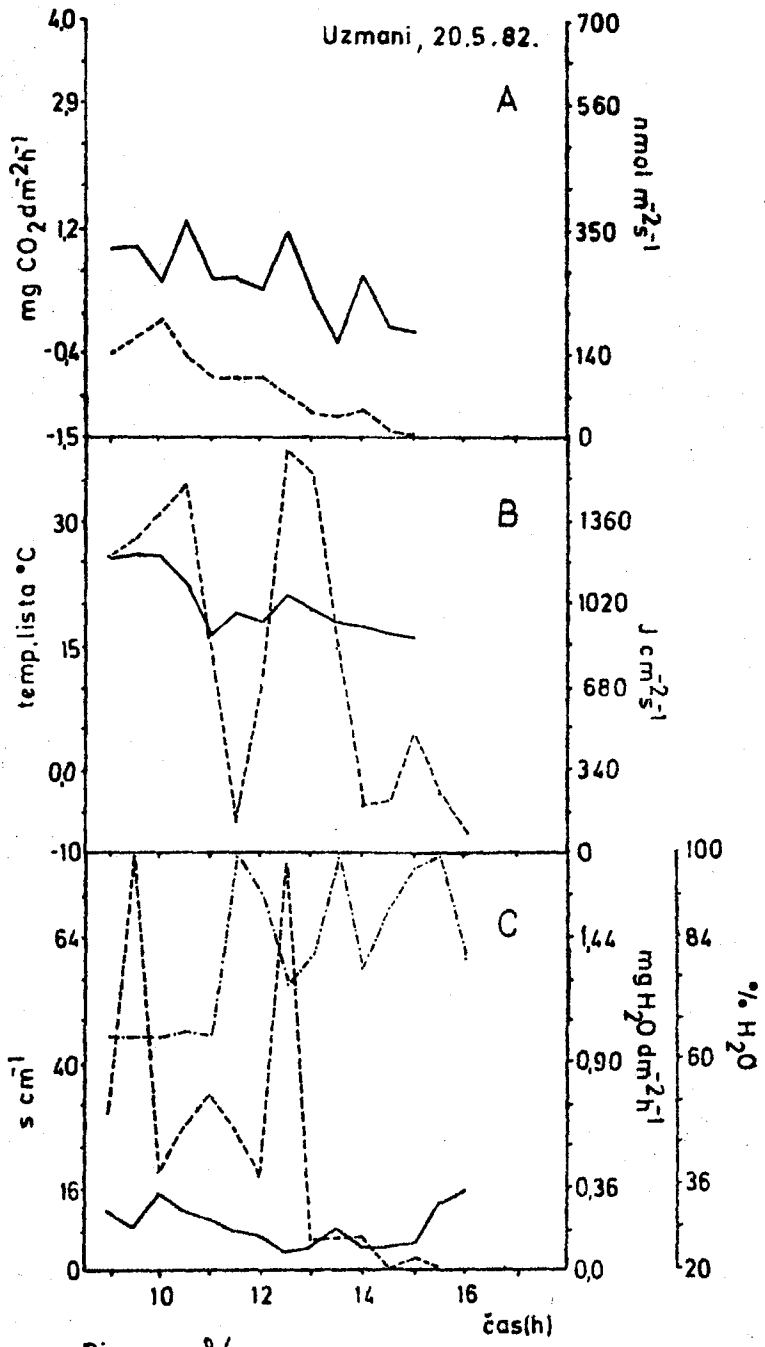


Diagram 84

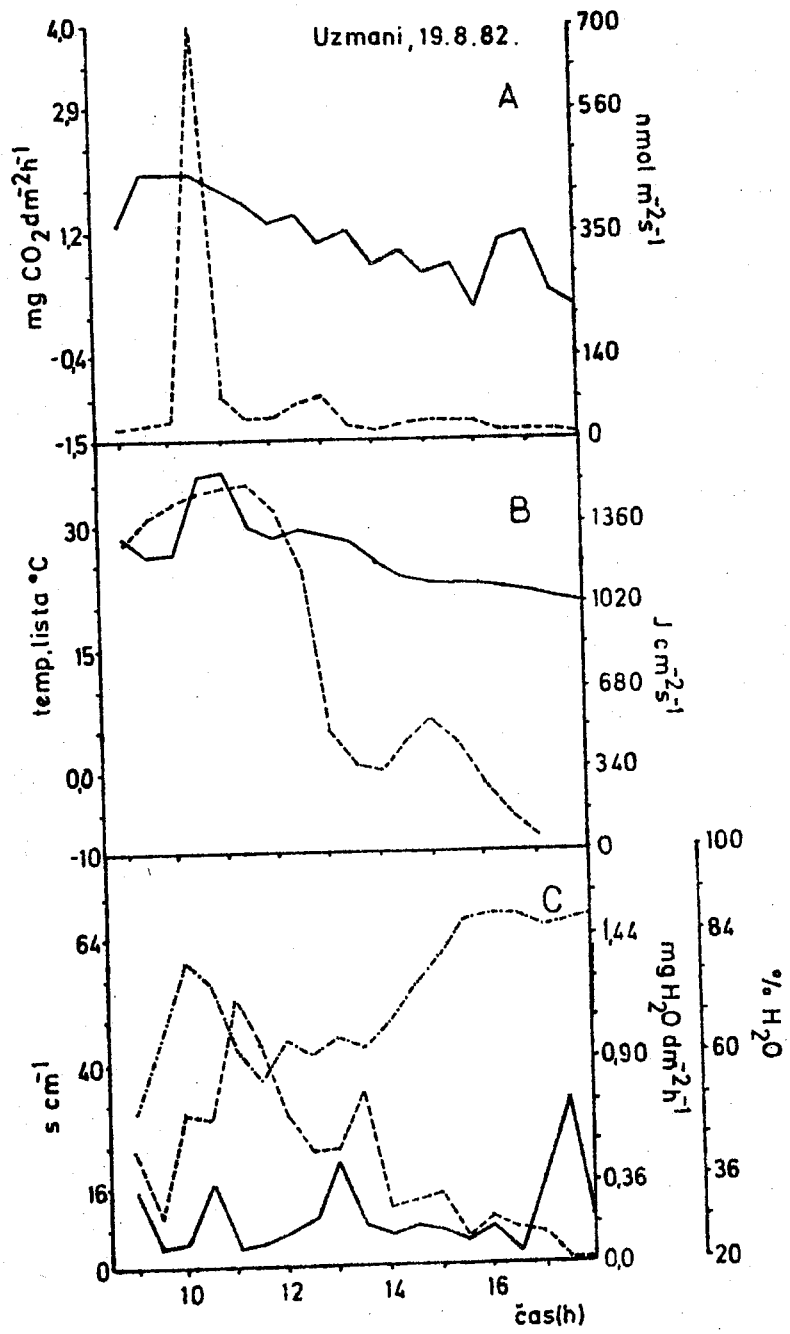


Diagram 85

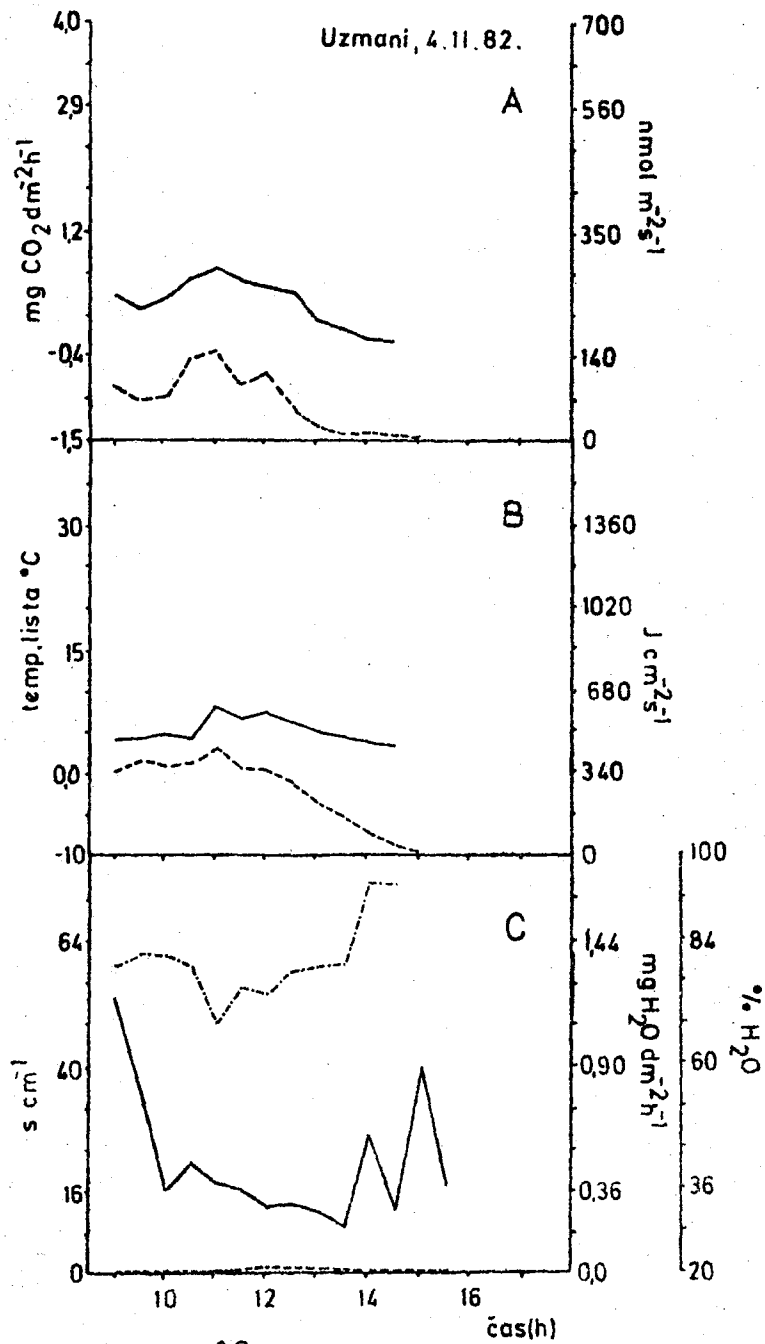


Diagram 86

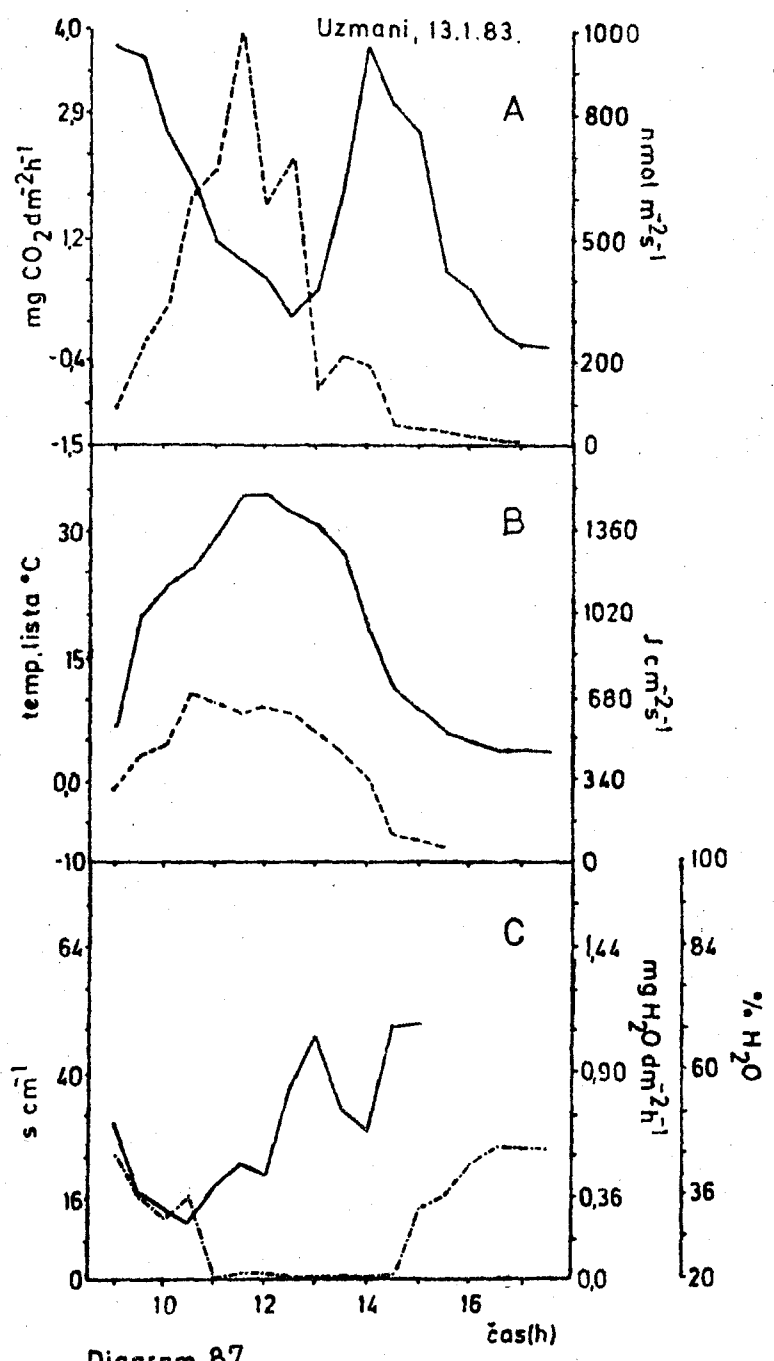


Diagram 87

Diagram 88 : Letni potek fotosintetske aktivnosti pri bodiki, izmerjen na odrezanih vejicah v laboratoriju pod optimalnimi pogoji.

Diagrami 89 a do 89 d : Letni potek spreminjanja količine klorofila v enoletnih ( diagrama 89 a in 89 b ) in dvoletnih ( diagrama 89 c in 89 d ) listih bodike.

\_\_\_\_\_ mg klorofila a+b

----- mg klorofila a

..... mg klorofila b

Diagrama 90 in 91 : Letni potek spreminjanja specifične listne površine in specifične listne teže enoletnih ( diagram 90 ) in dvoletnih ( diagram 91 ) listov bodike.

\_\_\_\_\_ specifična listna površina (  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  )

----- specifična listna teža (  $\text{g dm}^{-2}$  )

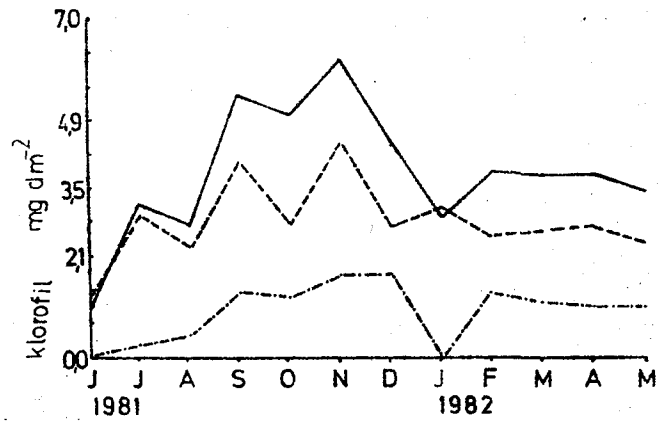


Diagram 89a

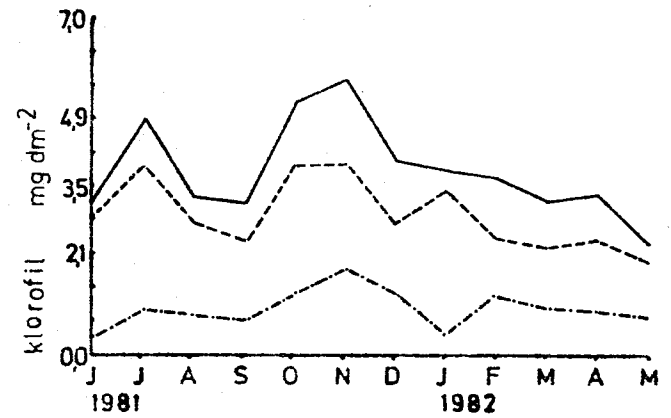


Diagram 89c

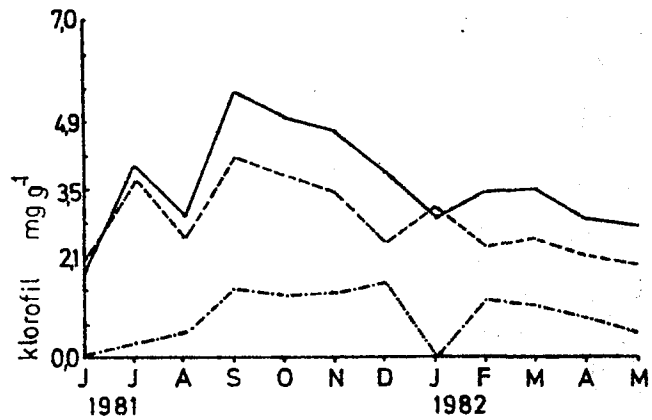


Diagram 89b

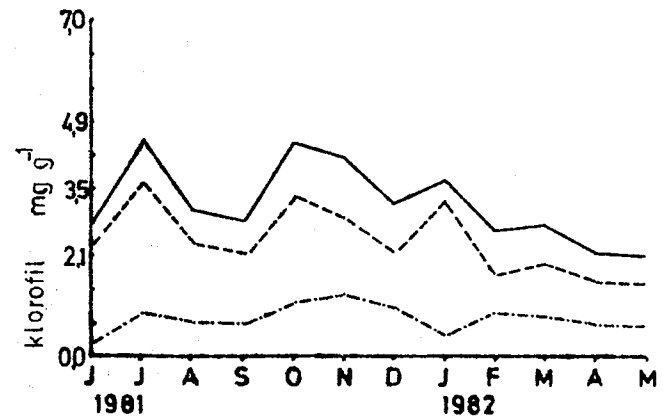


Diagram 89d

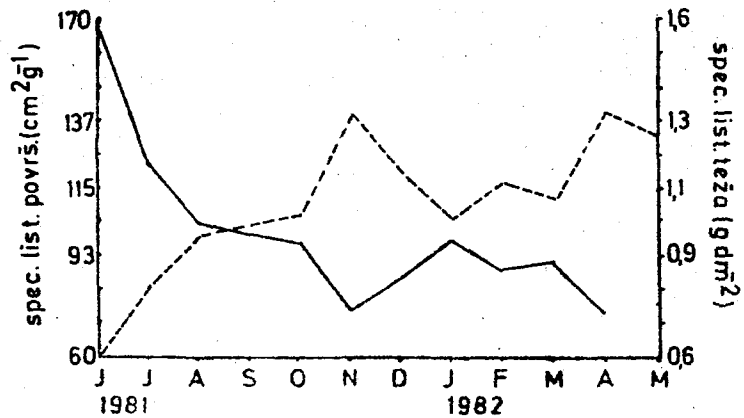


Diagram 90

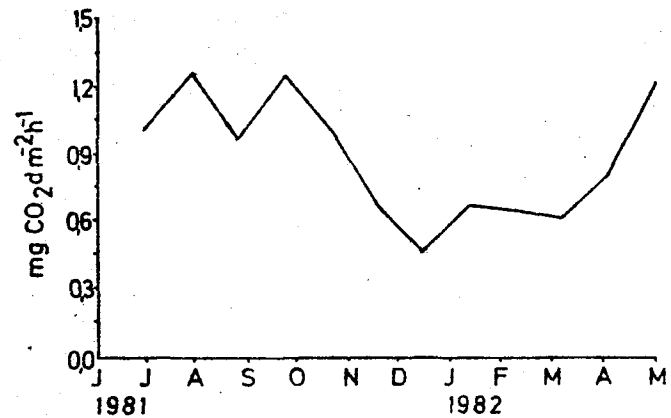


Diagram 88

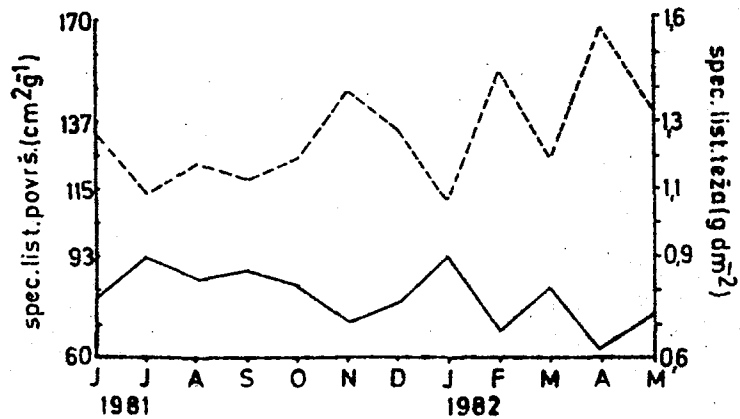


Diagram 91