

POMEN MAKROFITOV V JEZERSKEM EKOSISTEMU

THE IMPORTANCE OF MACROPHYTES IN LAKE ECOSYSTEM

Rebeka ŠILING¹ & Mateja GERM², *

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0023>

IZVLEČEK

Pomen makrofitov v jezerskem ekosistemu

V preglednem članku povzemamo temeljne značilnosti makrofitov v jezerskem ekosistemu. Makrofiti so povezovalni člen med sedimentom, vodo in ozračjem. Vodne rastline vplivajo na zgradbo habitata, prav tako pa so vir avtohtonih snovi, ki so osnova za prehranjevalni splet. Rast vodnih rastlin je odvisna od mnogih okoljskih dejavnikov, ki so med seboj povezani - svetloba, temperatura, vodni tok, globina ipd. Za prehod od velike kalnosti do prosojnosti vode v jezeru sta značilni spremembi v prevladi skupin primarnih producentov in vrst v celotnem prehranjevalnem spletu, kjer namesto prevladujočega fitoplanktona postanejo prevladujoči primarni producenti submerzni makrofiti ali perifitske alge. Makrofiti so pomembni tudi za vrednotenje človekovega vpliva na jezerski ekosistem ter posredno pri izvajanju upravljaljskih načrtov za vode.

Ključne besede: makrofiti, jezera, fitoplankton, ekološko stanje

ABSTRACT

The importance of macrophytes in lake ecosystem

In a review paper we summarized the basic features of macrophytes in lake system. Macrophytes present link between sediment, water and atmosphere. Primarily aquatic plants determine the structure of habitat and present the vital source of autochthonous matter as a base for food web. The growth of aquatic plants depends on a number of environmental factors, which are linked - light, temperature, water flow, depth etc. Transition from high turbidity to the transparency of the water in the lake is characterized by a change in the dominance of primary producers and species throughout the food web, where instead of the dominant phytoplankton the dominant primary producers becomes submerged macrophytes or periphytic algae. Macrophytes are important for evaluating human impact on lake ecosystems and indirectly in the management plans for water.

Key word: macrophytes, lakes, phytoplankton, ecological status

¹ Inštitut za vode Republike Slovenije - 1000 Ljubljana, Slovenija, rebeka.siling@izvrs.si

² Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, oddelek za biologijo - Jamnikarjeva 101, SI-1001 Ljubljana, Slovenija, mateja.germ@bf.uni-lj.si

* e-mail: mateja.germ@bf.uni-lj.si

UVOD

Makrofiti imajo pomembno vlogo v vodnih ekosistemih (FLINT & MADSEN 1995, LUO et al. 2016), saj so povezovalni člen med sedimentom, vodo in ozračjem. S tvorjenjem mikrohabitatov za perifiton, mest za odlaganja jajčec rib in skrivališč mnogih organizmov, vplivajo na večjo biodiverzitetu in heterogenost vodnega ekosistema (KLAASSEN & NOLET 2007, LAMPERT & SOMMER 2007). S svojim koreninskim sistemom in listi absorbirajo hranila in na ta način čistijo vodo (ZHOU et al. 2017) ter istočasno povečujejo koncentracijo hranil ko odmrejo in razpadejo. Lahko delujejo kot indikatorji kakovosti vode in sodelujejo pri kroženju hranil. Vključeni so v ekosistemske procese kot so biomineralizacija, transpiracija, izpust biogenih plinov v ozračje in sedimentacija (CARPENTER & LODGE 1986). Izločajo tudi alelopatske snovi, ki vplivajo na prehranjevalni splet. Zavirajo rast fitoplanktona, bakterioplanktona (MULDERIJ et al. 2006) in epifitskih alg (HILT et al. 2006, CERBIN et al. 2007, GROSS et al. 2007, WU et al. 2007). Raziskovalci so ugotovili, da alelopatski učinki makrofitov lahko vplivajo na velik del sprememb razpoložljivega ogljika v jezerih (HILT & GROSS 2008,

HILT 2006, JÜRGENS & JEPPESEN 1998, CERBIN et al. 2007).

Razpoložljiv ogljik je potencialno vir za prehranjevalni splet (COLE et al. 2000), zato so za ravnovesje jezerskih ekosistemov makrofiti ključnega pomena (HUTCHINSON 1975). S posrednimi in neposrednimi učinki vplivajo na delovanje jezerskega ekosistema. Potopljeni makrofiti igrajo pomembno vlogo pri vzdrževanju kakovosti vode v plitvih jezerih (KUIPER et al. 2017). Potopljeni makrofiti preprečujejo erozijo in premikanje mehkega sedimenta in vplivajo na odstranjevanje suspendiranih delcev iz vodnega stolpca (MADSEN et al. 1996). Prisotnost plavajočih rastlin lahko močno vpliva na prehranjevalni splet s posrednim in neposrednim učinkom na združbe organizmov (npr. planktona, nevretenčarjev, rib) ki naseljujejo obrežna in pelagična območja (MEERHOFF & MAZZEO 2004). Številne raziskave dokazujejo, da na podlagi prisotnosti in pogostosti makrofitov lahko ugotovljamo vplive človekovih dejavnosti na vodne ekosisteme (POIKANE et al. 2015, SUDNITSYNA 2015).

VPLIV OKOLJSKIH DEJAVNIKOV NA MAKROFITE

Makrofiti vključujejo semenke, praprotnice, mahove in nekatere makroskopske alge (Fox 1992). Razvrščamo jih glede na rastno obliko, način pritrjanja in položaj v vodnem stolpcu. Na podlagi morfoloških značilnosti in položaja v vodnem stolpcu, delimo makrofite v štiri skupine: potopljene (submerzne) makrofite, plavajoče (natantne) ukoreninjene makrofite (slike 1-3), plavajoče (natantne) neukoreninjene makrofite in emergentne makrofite (HUTCHINSON 1975, FOX 1992, GERM 2013). Prisotnost in razporeditev makrofitov je odvisna od izpostavljenosti različnim abiotičnim (fizičnim in kemijskim) in biotičnim dejavnikom (npr. herbivorija) (HASLAM 2006, LACOUL & FREEDMAN 2006, ALI & SOLTAN 2006, ZELNIK et al. 2012). Pogostost makrofitov je odvisna tudi od uspešnosti vrst, ki temelji na sposobnosti hitre prilagoditve na spremembe okoljskih dejavnikov in kompeticiji (GERM 2013).

Poleg svetlobe h ključnim abiotičnim dejavnikom, ki vplivajo na uspevanje makrofitov, uvrščamo temperaturo, vodni tok, globino in obliko jezerske kotanje, izpostavljenost valovom in vetru, vrsto sedimenta v jezeru in kemizem vode (DAR et al. 2014). Makrofiti kot primarni producenti opravljajo fotosintezo, za katero je potrebno dovolj svetlobe. Globina, do katere

sega svetloba, je odvisna od dejavnikov kot so barva vode, kalnost in osenčenost jezera, ter razvitost obrežnega pasu (LACOUL & FREEDMAN 2006). Znano je, da se približno 10 % sevanja izgubi na meji med zrakom in vodo (JANAUER & ENGLMAIER 1986). V plitvih jezerih lahko pride do resuspenzije delcev (BLUM et al. 1994), kar zmanjša prosojnost vode in posledično tudi rast makrofitov. V globokih jezerih je tudi v osenčenih delih litorala pojavljanje makrofitov manjše zaradi valovanja (KANTRUD 1990). Valovi in veter vplivajo na razpršenost sončnega sevanja v vodnem stolpcu in temperaturo vode. V obdobju nizkih temperatur, ki vpliva na uspešnost in stopnjo fotosinteze, je rastlinska proizvodnja manjša (SCHEFFER 1998, PILON et al. 2003). Temperatura vode in sedimenta vplivata na fiziologijo makrofitov (npr. tvorba semen, začetek sezone rasti in začetek dormance), medtem ko hitrost metabolizma, prenos razmnoževalnih organov in dostopnost hranil v večji meri določa vodni tok (DODDS & BIGGS 2002, HASLAM 2006).

Eden izmed ključnih dejavnikov, ki vpliva na vertikalno razporeditev združb submerznih makrofitov, je sestava sedimenta (povprečna velikost delcev, delež organske snovi, frakcija mulja). Sediment služi kot pri-

trjevalna podlaga za korenine in rizoide (HANDLEY & DAVY 2002) in kot vir hranil (PERALTA et al. 2003). SCHULTHORPE (1967) je izpostavil, da je vpliv sestave sedimenta na razporeditev makrofitov večji kot sama kemijska sestava sedimenta. Raziskovalci interakcij med vegetacijo in sedimentom so jasno razlikovali med lastnostmi združb makrofitov na pesku z nizko vsebnostjo hranil in lastnostmi združb makrofitov, ki rastejo na glini, ki vsebuje veliko hranil (LINDNER 1987, SELIG et al. 2007). Na vsebnost organskih in anorganskih snovi v sedimentu vplivajo raba tal, vegetacijska pokrovnost in deloma geomorfologija (LACOUT & FREEDMAN 2006). Od kamninske podlage je odvisen pH vode, ki se lahko zaradi fotosinteze, dihanja in asimilacije nitrata spreminja. Kjer je pH višji od 7 je vrstno bogastvo makrofitov veliko, v vodi kjer je pH manjši od 7, pa majhno (LAMPERT & SOMMER 2007).

Zaradi posrednih, neposrednih vplivov in delovanja drugih dejavnikov (vrsta substrata, nihanje vodne gladine, svetlobne razmere) je povezavo med kemizmom vode in uspevanjem makrofitov težko opisati (PIP 1989, GERM 2013). Nedvomno je v stoječih vodah ključnega pomena vsebnost kisika, ki v veliki meri določa aktivnost organizmov (ALLAN 1995). Primarna proizvodnja fitoplanktona, makrofitov in bentoških alg, predstavlja avtohtono podlago prehranjevalnega spleta. Primarna proizvodnja in dihanje sta glavni metabolni poti, po katerih se organske snovi proizvedejo in razgrajujejo. Ekosistemi, v katerih stopnja fotosinteze presega stopnjo dihanja, predstavljajo vir kisika in organske snovi ter ponor za ogljikov dioksid. V nasprotnem primeru pa govorimo o ekosistemih, ki predstavljajo vir ogljikovega dioksida in porabnike organskega ogljika (CARIGNAN et al. 2000).

VPLIV MAKROFITOV NA INTERAKCIJE FITOPLANKTONA IN BAKTERIJ

Velika prisotnost makrofitov je značilnost subtropskih plitvih jezer, kjer zaradi ugodne klime rastejo vse leto (PETR 2000). Zaradi visoke primarne proizvodnje makrofiti prispevajo velike količine organskih snovi v jezeru in po navadi celo presežejo primarno proizvodnjo alg (WETZEL 2001, LAUSTER et al. 2006). V nekaterih jezerih lahko makrofiti vzdržujejo velik del bakterijske proizvodnje (STANLEY et al. 2003). Ker makrofiti v plitvih jezerih vplivajo tako na fitoplankton in bakterije (THEY et al. 2013) je pričakovano, da bodo vplivali tudi na interakcijo med fitoplanktonom in bakterijami. Povečanje biomase makrofitov je pozitivno povezano z razmerjem med bakterijami in fitoplanktonom (DE KLUIJVER et al. 2015). Pozitivna povezanost pomeni, da se s povečanjem makrofitske prisotnosti poveča bakterijska biomasa, ki je večja v primerjavi s fitoplanktonom. Večja bakterijska biomasa je verjetno posledica močnega negativnega vpliva makrofitov na fi-

toplankton. Na območjih z velikim vplivom makrofitov in nizko biomaso in proizvodnjo fitoplanktona, bakterijska proizvodnja verjetno temelji na starejših delih ali izločkih makrofitov (WETZEL & SØNDERGAARD 1997, ROONEY & KALFF 2003). Ta premik vira ogljika igra pomembno vlogo pri pojavu (HUSS & WEHR 2004) in sestavi bakterioplanktonske združbe (WU et al. 2007). V laboratorijskem poskusu, kjer so uporabili različne biomase makrofitov vrste dristavca *Potamogeton illinoensis*, bakterijska gostota in biomasa nista bili povezani s koncentracijo klorofila *a*, ampak z razpoložljivostjo ogljika in biomaso makrofitov. Koncentracija uporabljenega raztopljenega organskega ogljika (DOC) pri bakterijah je izvirala iz obeh: vrste *P. illinoensis* in perifitske združbe na dristavcu (CANTERLE 2011). THEY et al. (2013) so ugotovili, da je raztopljen organski ogljik, ki izvira iz makrofitov, še posebej pomemben za bakterije v litoralu jezer.

PRODUKTIVNOST JEZER

Makrofiti iz vodnega stolpca ali sedimenta pridobivajo hranila. Hranila so bistvena za zagotavljanje primarne produkcije, ki je izhodišče vsem ostalim trofičnim nivojem v ekosistemu. S primerno količino hranil in posledično ustrezajočo primarno produkcijo, se vzdržuje naravna dinamika ekosistema (CIS 2005). Negativni vplivi zelo velike vsebnosti hranil v vodnih ekosistemih so cvetenje strupenih alg, večja rast epifitskih alg,

rast makro alg, izguba potopljene vegetacije zaradi senčenja, razvoj hipoksije (anoksičnih razmer) zaradi razgradnje organske biomase in spremembe v sestavi združb vodnih organizmov zaradi pomanjkanja kisika ali prisotnosti strupenih fitoplanktonskih vrst (REVILLA et al. 2009).

Produktivnost znotraj celinskih voda je določena z različnimi dejavniki in kontrolnimi mehanizmi, ki de-

lujejo na različnih prostorskih ravneh (WETZEL 2001). Osnovna lastnost vseh ekosistemov je stalno spreminjanje, razvoj in podvrženost sukcesiji. Razvoj jezera običajno poteka v smeri od nizke k visoki produktivnosti, vendar imajo lahko jezera obraten razvoj. S prehodom oligotrofnega jezera v evtrofično stanje se spremenijo značilnosti ekosistema (ROHLICH 1969). Zato so oligotrofni ekosistemi posebnega pomena za raziskave o virih hranil in strategijah za preživetje makrofitov. V takšnih jezerih se ustvarjajo oblaki z veliko gostoto fitoplanktona, ki so soodvisni od prisotnosti makrofitov v litoralnih območjih (FRAGOSO et al. 2008). Razporeditev, številčnost in odziv fitoplanktona v plitvih jezerih brez makrofitov je drugačna od tistih, kjer so makrofiti prisotni (MOSS 1990, JASSER 1995, O'FARRELL et al. 2009).

Dejavniki, ki uravnavajo avtotrofno proizvodnjo in hitrost dekompozicije nastalih organskih snovi, vplivajo na nalaganje organskih snovi. WETZEL (2001) navaja, da avtohtona primarna proizvodnja temelji pretežno na planktonski združbi. Ko se poveča vsebnost hranil, pride v jezerskem ekosistemu do bistvenih sprememb. Razmere v vodnih ekosistemih, kjer prevladujejo makrofiti ter številne piscivore ribe, se s povečano koncentracijo hranil spremeni. Poveča se močnost vode, pojavi se velika gostota fitoplanktona in zmanjša gostota makrofitov (SØNDERGAARD et al. 1990). Sočasno se s povečano količino hranil poveča biomasa rib, kjer prevladujejo ciprinidne ribe, še posebej vrsti rdečeoka (*Rutilus rutilus*) in ploščič (*Abramis*

brama). Povečana biomasa zooplanktivornih rib se odraža v povečanem plenjenju zooplanktona in posledično zmanjšanje paše na fitoplanktonu. Povečana biomasa fitoplanktona zmanjša prodiranje svetlobe v nižje plasti vode. Povečano plenilstvo rib lahko zmanjša tudi število strgalcev (npr. polžev), ki se prehranjujejo z epifiti. Epifiti so pritrjeni na rastlinah in s preprečevanjem prodiranja svetlobe do rastlinskih delov spremenijo razmere za rast. Makrofiti lahko iz ekosistema izginejo in vir hrane za številne ptice se zmanjša. Rezultat je jezero z veliko biomaso ciprinidnih rib, veliko številčnostjo fitoplanktona, zmanjšano pristnostjo in številčnostjo potopljenih makrofitov in močno povečanim številom ptic, ki se prehranjujejo z ribami (JEPPESSEN et al. 2005).

Za prehod od velike kalnosti do prosojnosti vode sta značilni spremembi v prevladi skupini primarnih producentov in vrst v celotnem prehranjevalnem spletu. Namesto prevladujočega fitoplanktona postanejo prevladujoči primarni producenti submerzni makrofiti ali perifitonske alge (SCHEFFER et al. 1992, VADEBONCOEUR et al. 2001, LIBORIUSSEN & JEPPESSEN 2003). Raziskovalci menijo, da se biomasa višjih prehranjevalnih ravni poveča zaradi učinkovitega prenosa energije v prehranjevalnem spletu. Svetloba v prosojni vodi lahko prodre do sedimenta in primarnih producentov, med tem ko je proizvodnja primarnih producentov v kalnih vodah omejena, bodisi zaradi hranil (zgornja plast vodnega stolpca) ali svetlobe (spodnje plasti vodnega stolpca in dno) (WETZEL 2001).

EKOLOŠKO STANJE

Evtrofikacija predstavlja enega glavnih problemov jezerskih ekosistemov (NIJBOER & VERDONSCHOT 2004). V mnogih jezerih prihaja do povečane produktivnosti, pogosto kot neposredna posledica povečanega vnosa hranil zaradi delovanja človeka (BENNETT et al. 2001, DONG 2010). Termin »evtrofen« se tako nanaša na razmere, ko so naravne trofične razmere (vključno biološke) neuravnotežene zaradi antropogenih posegov (CIS 2005, DIREKTIVA 2000). Makrofiti izboljšajo kakovost vode neposredno s proizvodnjo kisika in ponovno uporabo hranil ter posredno z zagotavljanjem površin algam, glivam in bakterijam (HOLMES 1999). Vrstna sestava in številčnost makrofitov predstavljajo kakovost ekosistema kot celote. Iz tega razloga so makrofiti vključeni v Direktivo o vodah, in predstavljajo enega izmed štirih nepogrešljivih bioloških elementov za določanje ekološkega stanja jezer (DODKINS et al. 2005). Vodna direktiva uporablja vodne makrofite, nji-

hovo vrstno sestavo in številčnost kot biološki element kakovosti po vsej Evropi. V skladu z direktivo bi morala podobna jezera imeti podobno sestavo združbe makrofitov, če so v podobnem ekološkem stanju. Okvirno, direktiva poudarja pomen vrstne sestave in številčnosti ampak dopušča svobodo pri izboru metodologije. V principu ocena stanja makrofitov temelji na odstopanju od referenčne skupine makrofitov, značilnih za določen tip vode. Indeksi služijo kot sredstva za količinsko prepoznavanje odstopanja od referenčnih razmer. Mnoge evropske države članice si prizadevajo za oblikovanje ocene stanja metod za jezera, ki temeljijo na združbah makrofitov (PALL & MOSER 2009).

V Sloveniji so raziskovalci razvili Slovenski indeks za vrednotenje ekološkega stanja jezerskih ekosistemov na podlagi makrofitov (SMILE) (PALL et al. 2014, METODOLOGIJA VREDNOTENJA... 2016). Indeks je vrednotenje odziva predvsem na obremenitev jezer s hra-

nili, v manjši meri pa tudi splošna degradacija. Indeks sestavljajo tri metrike: indeks makrofitov, maksimalna globina vegetacije, maksimalna globina har. S pomočjo tega indeksa se vodno telo uvrsti v razred ekološkega stanja po modulu trofičnosti na podlagi makrofitov. Makrofitska združba se na spremembe odziva s spremembo vrstne sestave in pogostosti posamezne vrste ter s spremembo globine, do katere se posamezne vrste še pojavljajo. V novih razmerah se gostota sestojev makrofitov spremeni razmeroma hitro, medtem, ko so

spremembe v globinski razporeditvi in vrstni sestavi počasnejše, kar je zelo pomembno za vrednotenje izboljšanja stanja jezer (METODOLOGIJA VREDNOTENJA... 2016). Pri vodnih ekosistemih, ki so bogati s hranili, se pojavljajo težave pri ocenjevanju posledic vpliva človeka in spremembe trofičnega stanja (BERNEZ et al. 2004), saj se v jezerih z naraščajočo eutrofikacijo, makrofitske združbe pogosto odzovejo z velikim časovnim zamikom (SØNDERGAARD et al. 2010).

ZAKLJUČEK

Makrofiti so vodni fotosintezni organizmi, vidni s prostim očesom. Predstavljajo pomemben element vodnih ekosistemov, saj omogočajo njihovo stabilnost. Na uspevanje makrofitov vplivajo abiotični in biotični dejavniki. Abiotični dejavniki so svetloba, temperatura, vodni tok, substrat, globina in oblika jezerske kotanje, izpostavljenost valovom in vetru ter kemizem vode. Med tem ko sta biotična dejavnika, ki vplivata na razporeditev in sestavo makrofitov v vodnem telesu, kompeticija in herbivorija. Makrofiti vplivajo na kemizem vode - znižajo ali povečajo koncentracijo hranil, pove-

čajo vsebnost kisika in tako posredno vplivajo na živalstvo v vodnem okolju.

Številni raziskovalci obravnavajo vpliv eutrofikacije na makrofite kot primarne producente. V tovrstnih raziskavah so preučili tudi odnose in povezavo med makrofiti, fitoplanktonom in bakterijami. Proučevanje takšnih povezav prispeva k razumevanju procesov celotnega vodnega ekosistema. Vodne rastline so pokazatelji stanja in obremenitev v vodnih okoljih. Raziskave o makrofitih kot bioindikatorjih služijo kot izhodišče pri upravljanju z vodami.

SUMMARY

Macrophytes are important components of aquatic ecosystems (FLINT & MADSEN 1995, LUO et al. 2016), since they present links between sediment, water and atmosphere. By creating microhabitats for periphyton, fish eggs and shelter for many organisms, macrophytes contribute to higher biodiversity and greater heterogeneity of aquatic ecosystems (LAASSEN & NOLET 2007, LAMPERT & SOMMER 2007). Macrophytes absorb nutrients from water and effectively purify water quality (ZHOU et al. 2017). Additionally, they recycle nutrients when they die and decompose. They're involved in many ecosystems processes like biomineralisation, transpiration, release of biogenic gases and chemical precipitation (CARPENTED & LODGE 1986). Researchers discovered that macrophytes play an important role by contributing to available carbon in lakes (HILT & GROSS 2008). Macrophyte-derived carbon is a potential basal food source within food webs, thus macrophytes are crucial for lake ecosystem balance (HUTCHINSON 1975). Macrophytes have direct and indirect effects on lake ecosystems. Submergent macrophytes prevent ero-

sion and movement of soft sediments, and reduce the resuspension of sediment in the water column (MADSEN et al., 1996). Presence of floating plants can affect littoral and even pelagic food webs (MEERHOFF & MAZZEO 2004). Macrophytes are commonly used for bioassessment, especially to assess human impacts on water ecosystems (POIKANE et al. 2015).

Classification of macrophytes depends on their growth form and position in water column. Based on morphological characteristics and their position in lakes, we divide them in four basic groups: submerged, floating (natant) rooted macrophytes (Figures 1-3), floating (natant) unrooted and emergent macrophytes (GERM 2013). In addition to light, key abiotic factors influencing the growth of macrophytes include water temperature, flow, the depth and shape of lake basin, exposure to waves and wind, the nature of the lake sediment and water chemistry (DAR et al. 2014). Sediment is also one of the main factors, where researchers clearly distinguished between macrophyte communities on the sand with low nutrients and macrophyte communities that grow on clay with

abundant nutrients (SELIG et al. 2007). Due to the direct and indirect impacts of abiotic factors, the link between water chemistry and macrophyte's growth is not that clear (PIP 1989). However, macrophytes contribute large amounts of organic matter in the lake and usually exceed the primary production of algae (WETZEL 2001). Macrophytes in shallow lakes affect both the phytoplankton and bacteria and their interactions (THEY et al. 2013). Distribution, abundance and response of phytoplankton in shallow lakes without macrophytes is different from those in which the macrophytes are present (MOSS 1990, O'FARRELL et al. 2009). When macrophytes are abundant in shallow lakes, significant changes appear in dominance of primary producers, and the shift from clear to turbid water occurs. Instead of macrophytes high densities of phytoplankton occur and instead of piscivorous fish, cyprinid fish dominate (SØNDERGAARD et al. 1990). Eutrophication is one of the main stressors affecting lake ecosystems (NIJBOER & VERDONSCROT 2004). The term "eutrophic" mostly refers to situations when the natural trophic conditions are unbal-

anced due to anthropogenic activities (CIS 2005, DIREKTIVA 2000). Macrophytes improve the quality of water directly with production of oxygen and recycling of nutrients. Species composition and abundance of macrophytes can indicate the quality of the whole ecosystem. For this reason, macrophytes are included in the Water Framework Directive as one of the four biological elements for determination ecological status of lakes (DODKINS et al. 2005). In Slovenia, researchers developed a multimetric index evaluating ecological status of lakes based on macrophytes (SMILE) (METODOLOGIJA VREDNOTENJA... 2016). With their index, the primary evaluation is eutrophication and to a lesser extent general degradation. However, in nutrient rich lakes it is hard to assess the anthropogenic effect due to the slow response of macrophytes (BERNEZ et al. 2004). Research on macrophytes as bioindicators serves as a basis for water management plans, whereas research based on macrophytes and other biotic and abiotic factors contribute to understanding of aquatic ecosystems processes.

ZAHVALA - ACKNOWLEDGEMENT

Projekt Mladi raziskovalci (št. pogodbe: No. 1000-15-0211) je sofinancirala Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije iz državnega proračuna.

LITERATURA - REFERENCES

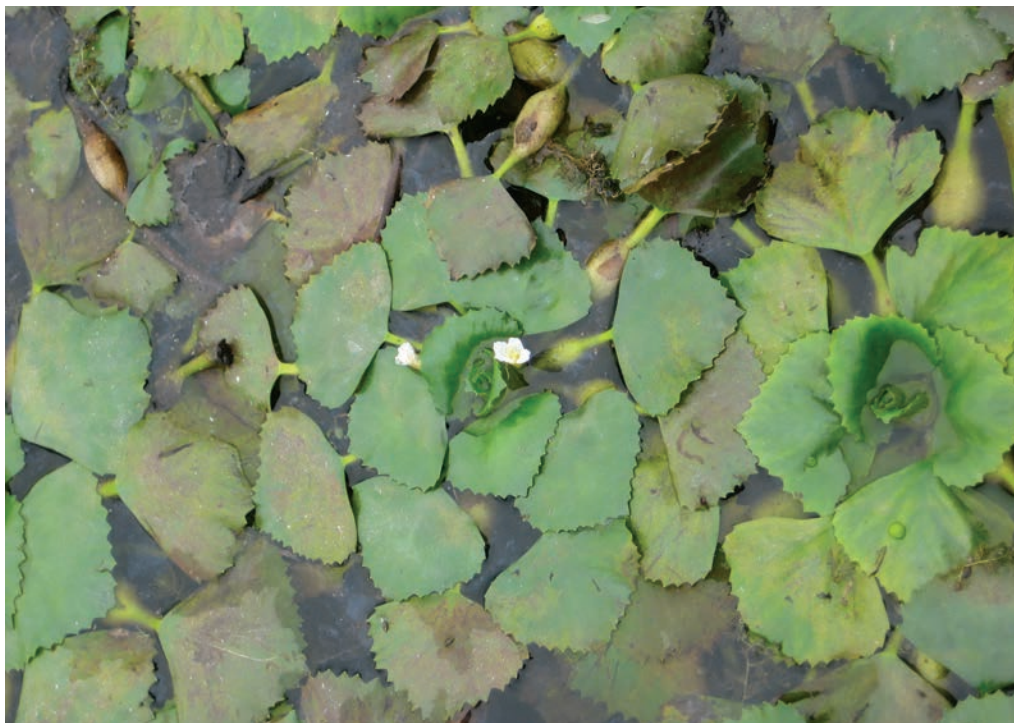
- ALI, M. M. & M. A. SOLTAN, 2006: *Expansion of Myriophyllum spicatum (Eurasian water milfoil) into Lake Nasser, Egypt: invasive capacity and habitat stability*. Aquatic Botany (Amsterdam) 84 (3): 239-244. <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.11.002>
- ALLAN, J. D., 1995: *Structure and function of running waters*. Stream Ecology, Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- BENNETT, E. M., S. R. CARPENTER & N. F. CARACO, 2001: *Human Impact on Erodable Phosphorus and Eutrophication: A Global Perspective*. BioScience (Oxford) 51 (3): 227-234. [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0227:HIOEPA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0227:HIOEPA]2.0.CO;2)
- BERNEZ, I., H. DANIEL, J. HAURY & M. T. FERREIRA, 2004: *Combined effects of environmental factors and regulation on macrophyte vegetation along three rivers in Western France*. River Research and Applications (Hoboken) 20: 43-59. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.718>
- BLOM, G., E. H. S. VAN DUIN & L. LIJKLEMA, 1994: *Sediment resuspension and light conditions in some shallow Dutch lakes*. Water Science & Technology (London) 30 (10): 243-252.
- CANTERLE, E. R. B., 2011: *Metabolismo mediado pelo bacterioplâncton em um lago raso subtropical sua relação com a presença de macrófitas, sedimento e regime hídrico*. Ph.D. Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- CARIGNAN, R., P. D'ARCY & S. LAMONTAGNE, 2000: *Comparative impacts of fire and forest harvesting on water quality in Boreal Shield lakes*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (Ottawa) 57: 105-117. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfas-57-S2-105>

- CARPENTER, S. R. & D. M. LODGE, 1986: *Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes*. Aquatic Botany (Amsterdam) 26: 341-370.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)
- CERBIN, S., E. VAN DONK & R. D. GULATI, 2007: *The influence of Myriophyllum verticillatum and artificial plants on some life history parameters of Daphnia magna*. Aquatic Ecology (Amsterdam) 41: 263-271.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10452-007-9091-5>
- CIS, Common Implementation Strategy for the Water Framework Directive, 2005: *Towards a Guidance Document on Eutrophication Assessment in the context of European water policies*. Interim document.
- COLE, J. J., M. L. PACE, S. R. CARPENTER & J. F. KITCHELL, 2000: *Persistence of net heterotrophy in lake during nutrient and food web manipulation*. Limnology and Oceanography (Hoboken) 45: 1718-1730. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2000.45.8.1718>
- DAR, N. A., A. K. PANDIT & B. A. GANAI, 2014: *Factors affecting the distribution patterns of aquatic macrophytes*. Limnological Review (Toruń) 14 (2): 75-81. <https://doi.org/10.2478/limre-2014-0008>
- DE KLUIJVER, A., J. NING, Z. LIU, E. JEPPESEN, R. D. GULATI & J. J. MIDDELBURG, 2015: *Macrophytes and periphyton carbon subsidies to bacterioplankton and zooplankton in a shallow eutrophic lake in tropical China*. Limnology and Oceanography (Hoboken) 60: 375-385. <http://dx.doi.org/10.1002/lno.10040>
- DIREKTIVA 2000/60/ES Evropskega parlamenta in sveta Evrope, Directive of the European.
- DODDS, W. K. & B. J. F. BIGGS, 2002: *Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture*. Water Resources research (Hoboken) 43: 2-15. <http://dx.doi.org/10.2307/1468295>
- DODKINS, I., B. RIPPLEY & P. HALE, 2005: *An application of canonical correspondence analysis for developing ecological quality assessment metrics for river macrophytes*. Freshwater Biology (Hoboken) 50: 891-904.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01360.x>
- DONG, H., H. JIANG, B. YU & X. LIU, 2010: *Impacts of environmental change and human activity on microbial ecosystems on the Tibetan Plateau, NW China*. GSA Today Archive (Harrisonburg) 20 (6): 4-10. <http://dx.doi.org/10.1130/GSATG75A.1>
- FLINT, N. A. & J. D. MADSEN, 1995: *Effect of temperature and daylength on the germination of Potamogeton nodosus tubers*. Journal of freshwater ecology (Abingdon) 10 (2): 125-128. <http://dx.doi.org/10.1080/02705060.1995.9663426>
- FOX, A. M., 1992: *Macrophytes*. In: Calow P. & G. E. Petta (eds.). *The Rivers Handbook. Hydrological and ecological principles*. Oxford.
- FRAGOSO, C. R., D. M. L. MOTTA MARQUES, W. COLLISCHONN, C. E. M. TOCCI & E. H. VAN NES, 2008: *Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil*. Ecological Modelling (Amsterdam) 219: 125-137. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.08.004>
- GERM, M., 2013: *Biologija vodnih rastlin*. Učbenik, Ljubljana.
- GROSS, E. M., S. HILT, P. LOMBARDO & G. MULDERIJ, 2007: *Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton- state of the art and open questions*. Hydrobiologia (Berlin) 584: 77-88. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-0591-z>
- HANDLEY, R. J. & A. J. DAVY, 2002: *Seedling root establishment may limit Najas marina L. to sediment of low cohesive strength*. Aquatic Botany (Amsterdam) 73 (2): 129-136. [http://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00015-3](http://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00015-3)
- HASLAM, S. M., 2006. *River Plants. The Macrophytic Vegetation of Watercourses*. New York.
- HILT, S., 2006: *Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes*. Aquatic Botany (Amsterdam) 85 (3): 252-256. <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.05.004>
- HILT, S., M. G. N. GHOBRIAL & E. M. GROSS, 2006: *In situ allelopathic potential of Myriophyllum verticillatum (Haloragaceae) against selected phytoplankton species*. Journal of Phycology (Hoboken) 42: 1189-1198.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00286.x>
- HILT, S. & E. M. GROSS, 2008: *Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow eutrophic lakes?* Basic and Applied Ecology (Amsterdam) 9: 422-432. <http://doi.org/10.1016/j.baae.2007.04.003>
- HOLMES, N. T. H., 1999: *Recovery of headwater stream flora following the 1989-1992 groundwater drought*. Hydrological Processes (Hoboken) 13: 341-54. [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(19990228\)13:3<341::AID-HYP742>3.0.CO;2-L](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(19990228)13:3<341::AID-HYP742>3.0.CO;2-L)
- HUSS, A. A. & J. D. WEHR, 2004: *Strong indirect effects of a submersed aquatic macrophyte, Vallisneria americana, on bacterioplankton densities in a mesotrophic lake*. Microbial Ecology (Berlin) 47: 305-315. <http://dx.doi.org/10.1007/s00248-003-1034-7>

- HUTCHINSON, G. E., 1975: *Limnological Botany*. New York.
- JANAUER, G. A. & P. ENGLMAIER, 1986: *The effects of emersion on soluble carbohydrate accumulations in Hippuris vulgaris L.* Aquatic Botany (Amsterdam) 24 (3): 241-248. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90060-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90060-4)
- JASSER, I., 1995: *The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions.* Hydrobiologia (Berlin) 306 (1): 21-32. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00007855>
- JEPPESEN, E., M. SØNDERGAARD, J. P. JENSEN & T. L. LAURIDSEN, 2005: *Shallow Lakes: Effects of Nutrient Loading and How to Remedy Eutrophication. Vol. I. Oceans and aquatic ecosystems.* Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). Paris.
- JÜRGENS, K. & E. JEPPESEN, 1998: *Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte bed. in the structuring role of submerged macrophytes in lakes.* In: Jeppesen, E., M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8_16
- KANTRUD, H. A., 1990: *Sago Pondweed (Potamogeton pectinatus L.): A Literature Review*. Washington, DC.
- KLAASSEN, M. & B. NOLET, 2007: *The role of herbivorous water birds in aquatic systems through interactions with aquatic macrophytes, with special reference to the Bewick's Swan-Fennel Pondweed system.* Hydrobiologia (Berlin) 584 (1): 205-213. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-0598-5>
- KUIPER, J. J., M. J. J. M. VERHOFSTAD, E. L. M. LOUWERS, E. S. BAKKER, R. J. BREDEVELD, L. P. A. VAN GERVEN, A. B. G. JANSSEN, J. J. M. DE KLEIN & W. M. MOOIJ, 2017: *Mowing Submerged Macrophytes in Shallow Lakes with Alternative Stable States: Battling the Good Guys?* Environmental Management (Berlin) 59 (4): 619-634. <http://dx.doi.org/10.1007/s00267-016-0811-2>
- LACOUL, P. & B. FREEDMAN, 2006: *Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems.* Environmental Reviews (Ottawa) 14 (2): 89-136. <http://dx.doi.org/10.1139/a06-001>
- LAMPERT, W. & U. SOMMER, 2007: *Limnoecology: the Ecology of Lakes and Streams*. Oxford.
- LAUSTER, G. H., P. C. HANSON & K. KRATZ, 2006: *Gross primary production and respiration differences among littoral and pelagic habitats in northern Wisconsin lakes.* Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (Ottawa) 63 (5): 1130-1141. <http://dx.doi.org/10.1139/f06-018>
- LIBORIUSSEN, L. & E. JEPPESEN, 2003: *Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake.* Freshwater Biology (Oxford) 48: 418-431. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01018.x>
- LINDNER, A., 1987: *Soziologisch-ökologische Untersuchungen an der submersen Vegetation in der Boddenkette südlich des Darß und Zingst.* Limnologica (Amsterdam) 11: 299-305.
- LUO, J., X. LI, R. MA, F. LI, H. DUAN, W. HU, B. QIN & W. HUANG, 2016: *Applying remote sensing techniques to monitoring seasonal and interannual changes of aquatic vegetation in Taihu Lake, China.* Ecological Indicators (Amsterdam) 60: 503-513. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.029>
- MADSEN, J. D., J. A. BLOOMFIELD, J. W. SUTHERLAND, W. L. EICHLER & C.W. BOYLEN, 1996: *The aquatic macrophyte community of Onondaga Lake: field survey and plant growth bioassays of lake sediments.* Lake and Reservoir Management (Abingdon) 12: 73-79. <http://dx.doi.org/10.1080/07438149609353998>
- MEERHOFF, M. & N. MAZZEO, 2004: *Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica.* Revista Ecosistemas (Madrid) 13: 13-22.
- METODOLOGIJA VREDNOTENJA EKOLOŠKEGA STANJA JEZER NA PODLAGI FITOBENTOSA IN MAKROFITOV, 2016. Republika Slovenija, Ministrstvo za okolje in prostor, Ljubljana. http://www.mop.gov.si/fileadmin/mop.gov.si/pageuploads/podrocja/voda/ekolosko_stanje/metod_vredn_ekoloskega_st_jezer_fitobentosa_makrofitov.pdf
- MOSS, B., 1990: *Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication in which aquatic aquatic plant communities are important components.* Hydrobiologia (Berlin) 200 (1): 367-377. <http://doi.org/10.1007/BF02530354>
- MULDERIJ, G., A. J. P. SMOLDERS & E. VAN DONK, 2006: *Allelopathic effect of the aquatic macrophyte, Stratiotes aloides, on natural phytoplankton.* Freshwater Biology (Hobok) 51: 554-561. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01510.x>
- NIJBOER, R. C. & P. F. M. VERDONSCHOT, 2004: *Variable selection for modelling effects of eutrophication on stream and river ecosystems.* Ecological modelling (Amsterdam) 177 (1-2): 17-39. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.12.050>

- O'FARRELL, I., P. P. TEZANOS, P. L. RODRIGUEZ, G. CHAPARRO & H. N. PIZARRO, 2009: *Experimental evidence of the dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology*. *Freshwater Biology* (Berlin) 54 (2): 363-375. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02117.x>
- PALL, K. & V. MOSER, 2009: *Austrian Index Macrophytes (AIM-Module 1) for lakes: a Water Framework Directive compliant assessment system for lakes using aquatic macrophytes*. *Hydrobiologia* (Berlin) 633: 83-104. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-9871-0>
- PALL, K., V. BERTRIN, F. BUZZI, S. BOUNTRY, A. DUTARTREM, M. GERM, A. OGGIONI, J. SCHAUMBURG & G. URBA-
NIČ, 2014: *Alpine Lake Macrophyte ecological assessment methods*. Water Framework Directive Intercalibration
Technical Report, Luxembourg. [http://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/bitstream/JRC88126/
alpine%20lake%20macrophyte%20intercalibration.pdf](http://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/bitstream/JRC88126/alpine%20lake%20macrophyte%20intercalibration.pdf)
- PERALTA, G., T. J. BOUMA, J. VAN SOELEN, J. L. PEREZ-LORENS & I. HERNANDEZ, 2003: *On the use of sediment fer-
tilization for seagrass restoration: a mesocosm study on Zostera marina L.* *Aquatic Botany* (Berlin) 75 (2): 95-
110. [http://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00168-7](http://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00168-7)
- PETR, T., 2000: *Interactions between fish and aquatic macrophytes in inland waters*. Rome.
- PILON, J. J., L. SANTAMARIA, M. J. M. HOOTSMANS & W. VAN VIERSSEN, 2003: *Latitudinal variation in life-cycle
characteristics of Potamogeton pectinatus L.: vegetative and reproductive traits*. *Plant Ecology* (Berlin) 165 (2):
247-262. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1022252517488>
- PIP, E., 1989: *Water temperature and freshwater macrophyte distribution*. *Aquatic Botany* (Amsterdam) 34 (4): 367-
373. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(89\)90079-X](https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90079-X)
- POIKANE, S., S. BIRK, J. BÖHMER, L. CARVALHO, C. DE HOYOS, H. GASSNER, S. HELLSTEN, M. KELLY, A. LYCHE, M.
OLIN, K. PALL, G. PHILLIPS, R. PORTIELJE, D. RITTERBUSCH, L. SANDIN, A. SCHARTAU, A.G. SOLIMINI, M.
BERG, G. WOLFRAM & W. VAN DE, 2015: *A hitchhiker's guide to European lake ecological assessment and inter-
calibration*. *Ecological Indicators* (Amsterdam) 52: 533-544. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.005>
- REVILLA, M., J. FRANCO, J. BALD, Á. BORJA, A. LAZA, S. SEOANE & V. VALENCIA, 2009: *Assessment of the phyto-
plankton ecological status in the Basque coast (northern Spain) according to the European Water Framework
Directive*. *Journal of Sea Research* (Amsterdam) 6 (1-2): 60-67. <http://doi.org/10.1016/j.seares.2008.05.009>
- ROHLICH, G. A., 1969: *Eutrophication: Causes, Consequences, Correctives*. Washington.
- ROONEY, N. & J. KALFF, 2003: *Submerged macrophyte-bed effects on water-column phosphorus, chlorophyll a, and
bacterial production*. *Ecosystems* (Berlin) 6 (8): 797-807. <http://doi.org/10.1007/s10021-003-0184-2>
- SCHEFFER, M., M. R. DE REDELIJKHEID & F. NOPPERT, 1992: *Distribution and dynamics of submerged vegetation in
a chain of shallow eutrophic lakes*. *Aquatic Botany* (Amsterdam) 42 (3): 199-216. [https://doi.org/10.1016/0304-
3770\(92\)90022-BS](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90022-BS)
- SCHEFFER, M., 1998: *Ecology of Shallow Lakes*. London.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3154-0>
- SCHULTROPE, C. D., 1967: *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London.
- SELIG, U., M. SCHUBERT, A. EGGERT, T. STEINHARDT, S. SAGERT & H. SCHUBERT, 2007: *The influence of sediment
on soft bottom vegetation in inner coastal waters of Mecklenburg-Vorpommern (Germany)*. *Estuarine, Coastal
and Shelf Science* (Amsterdam) 71 (1-2): 241-249. <http://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.07.015>
- SØNDERGAARD, M., E. JEPPESEN, E. MORTENSEN, E. DALL, P. KRISTENSEN & O. SORTKJÆR, 1990: *Phytoplankton
biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced
internal P-loading and increased zooplankton grazing*. *Hydrobiologia* (Berlin) 200 (1): 229-240.
<http://doi.org/10.1007/BF02530342>
- SØNDERGAARD, M., L. S. JOHANSSON, T. L. LAURIDSEN, T. B. JØRGENSEN, L. LIBORIUSSEN & E. JEPPESEN, 2010:
Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* (Hoboken) 55 (4):
893-908. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02331.x>
- STANLEY, E. H., M. D. JOHNSON & A. K. WARD, 2003: *Evaluating the influence of macrophytes on algal and bacteri-
al production in multiple habitats of a freshwater wetland*. *Limnology and Oceanography* (Hoboken) 48 (3):
1101-1111. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2003.48.3.1101>
- SUDNITSYNA, D. N., 2015: *Anthropogenic Impact on the Macrophytes of Pskov Region Alkalitrophic Lakes*. Environ-
ment. Technology. Resources. Proceeding of the 10th International Scientific and Practical Conference 2
(Rezekne) 2: 303-306. <http://dx.doi.org/10.17770/etr2015vol2.248>
- THEY, N. H., D. M. MARQUES, R. S. SOUZA & L. R. RODRIGUES, 2013: *Short-term photochemical and biological unre-
activity of macrophyte-derived Dissolved Organic Matter in a subtropical shallow lake*. *Journal of Ecosystems*
(Berlin) 2013: 1-9. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/316709>

- VADEBONCOEUR, Y., D. M. LODGE & S. R. CARPENTER, 2001: *Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats*. Ecology (Hoboken) 82 (4): 1065-1077. <http://doi.org/10.2307/2679903>
- WETZEL R. G. & M. SØNDERGAARD, 1997: *Role of submersed macrophytes for the microbial community and dynamics of dissolved organic carbon in aquatic ecosystems*. In *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Ecological Studies (Berlin) 131: 133-148. http://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8_7
- WETZEL, R. G., 2001: *Limnology*, 3rd ed. Orlando.
- WU, Q. L., G. ZWART, J. WU, M. P. AGTERVELD, S. LIU & M. W. HAHN, 2007: *Submersed macrophytes play a key role in structuring bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Taihu Lake, China*. Environmental Microbiology (Hoboken) 9 (11): 2765-2774.
- ZELNIK, I., M. POTISEK & A. GABERŠČIK, 2012: *Environmental Conditions and macrophytes of Karst Ponds*. Polish Journal of Environmental Studies (Olsztyn) 21 (6): 1911-1920.
- ZHOU, Y., X. ZHOU, R. HAN, X. XU, G. WANG, X. LIU, F. BI & D. FENG, 2017: *Reproduction capacity of Potamogeton crispus fragments and its role in water purification and algae inhibition in eutrophic lakes*. Science of the total environment (Amsterdam) 580: 1421-1428. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.12.108>



Slika 1: Vodni orešek (*Trapa natans*). Zadrževalnik Medvedce.
Figure 1: Water caltrop (*Trapa natans*). Accumulation Medvedce.



Slika 2: Beli lokvanj (*Nymphaea alba*). Zadrževalnik Medvedce.
Figure 2: European white water lily (*Nymphaea alba*). Accumulation Medvedce.



Slika 3: Rumeni blatnik (*Nuphar luteum*). Škalsko jezero
Figure 3: *Nuphar luteum*. Lake Škalsko jezero.