

tych, dwutlenek węgla może zostać całkowicie wyczerpany w godzinach popołudniowych w wyniku intensywnej fotosyntezy, a potem nocą powoli wraca do normalnego stężenia. Tak silne fluktuacje zawartości CO_2 w wodzie mogą tłumaczyć, dlaczego rośliny wodne nie mają stabilnych systemów fotosyntetycznych C_3 i C_4 charakterystycznych dla roślin lądowych; żyją one w kontinuum stanów fotosyntetycznych zależnych od warunków wzrostu [13]. Wydaje się, że słodkowodne rośliny zanurzone nieustannie starają się przystosować swoje mechanizmy fotosyntetyczne do olbrzymich i czasem zachodzących w ciągu kilku godzin zmian stężenia CO_2 .

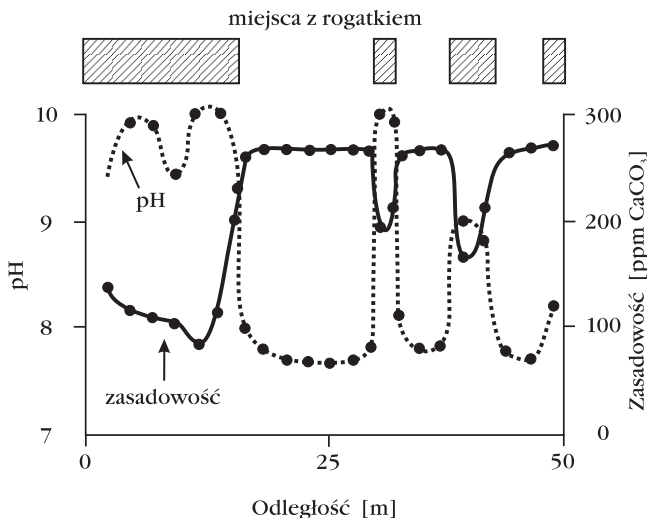
Aby skutecznie rywalizować, rośliny zanurzone musiały zainwestować w kosztowny aparat fotosyntezy (enzymy), który umożliwia szybkie wychwytywanie dwutlenku węgla w chwili, gdy jest on dostępny. Mimo wszystko, kiedy brakuje rozpuszczonego CO_2 , jak na przykład w godzinach popołudniowych, gdy fotosynteza jest intensywna, mechanizmy te nie działają. Typowe tempo fotosyntezy roślin słodkowodnych stanowi zaledwie 38% możliwości maksymalnych, czyli znacznie mniej niż u roślin wyższych słonowodnych lub makroglonów [12]. Rośliny muszą stale utrzymywać to

kosztowne wyposażenie, które nie jest w pełni wykorzystywane lub nawet pozostaje okresowo nieczynne. Wymaga to nakładów energetycznych uzyskiwanych ze zwiększonego oddychania, czego wynikiem jest zmniejszanie efektywności fotosyntezy roślin słodkowodnych, a w rezultacie ograniczenie ich wzrostu.

C. Niedostatek węgla w naturalnych wodach słodkich

Rośliny słodkowodne borykają się z problemem pozyskiwania węgla (zarówno CO_2 , jak i wodorowęglanów), którego potrzebują do fotosyntezy. Często brakuje go w wodach słodkich, a jego zawartość gwałtownie się zmienia. W godzinach południowych podczas intensywnej fotosyntezy wodnych roślin wyższych i glonów wody jeziorne są często pozbawione węgla. Fotosynteza często będzie intensywniejsza w godzinach przedpołudniowych, by stopniowo spowalniać przez resztę dnia, mimo że innych substancji pokarmowych i światła jest pod dostatkiem [14].

Fotosynteza usuwa dwutlenek węgla bezpośrednio z wody i jednocześnie podnosi pH tak bar-



Ryc. VI-3. Zmiany pH i zasadowości wywołane silnym wzrostem roślin. Zakreskowane prostokąty oznaczają miejsca w stawie silnie zarośnięte przez rogatek. Pomiary wykonano wzdłuż 50-metrowego transektu w Sangwin Pond w letnie, czerwcowe popołudnie. Za: Wetzel [15].

Tabela VI-2. Dienne wahania pH, DIC, CO₂ i fotosyntezy w jeziorze z wodą miękką [16]. Star Lake (w stanie Vermont w USA) to jezioro o niskiej zasadowości (<10-20 mg/l CaCO₃). Tempo fotosyntezy fitoplanktonu mierzono w letni dzień na głębokości 0,5 m, stosując CO₂ i HCO₃⁻ znakowane węglem ¹⁴C.

Godzina	pH	DIC [mg/l]	CO ₂ [% DIC]	Fotosynteza [mg C/l/h]
8:00	5,7	6,5	81	5,2
10:00	5,7	2,6	76	16
12:00	9,6	0,6	0,01	2,5
14:00	8,3	0,9	2,0	29
16:00	6,4	2,0	54	0,4

DIC = rozpuszczona materia nieorganiczna (CO₂ + HCO₃⁻ + CO₃²⁻)

dzo, że pozostający jeszcze w wodzie CO₂ zostaje przekształcony do postaci wodorowęglanów. Te także są wykorzystywane, dlatego zasadowość spada. Rycina VI-3 przedstawia sytuację w stawie, w którym znajdują się miejsca silnie zarośnięte przez rośliny. Okazuje się, że w takich właśnie miejscach pH jest znacznie wyższe, a zasadowość znacznie niższa.

Wahania pH wywoływane fotosyntezą są szczególnie gwałtowne w wodach niezasadowych, słabo zbuforowanych wodorowęglanami. Na przykład w jeziorze z miękką wodą pH wzrasta od kwaśnego 5,7 rano do 9,6 w południe (Tabela VI-2). W tym czasie stężenie DIC obniża się z 81% do zaledwie 0,01%. Fotosynteza przebiegała najszybciej o godzinie 10, kiedy światła i dwutlenku węgla było pod dostatkiem. W czasie dwóch godzin, pomiędzy dziesiątą a dwunastą, gwałtownie wyhamowała z 16 do 2,5 µg C/l/h. Należy przyjąć, że w południe nie była ona ograniczana przez dostępność światła, lecz prawdopodobnie przez DIC – nie sam dwutlenek węgla. Późnym popołudniem zawartość DIC i CO₂ powracała do

pierwotnego poziomu, ale wydajność fotosyntezy spadła do zaledwie 0,4 µg C/l/h.³

D. Strategie mające na celu zwiększenie pobierania węgla

Im szybciej rośliny wodne będą mogły pobierać węgiel z wody, tym szybciej będą rosły. Naukowcy [18] starali się odnaleźć przyczynę ogromnej zmienności tempa wzrostu 14 gatunków roślin wodnych (czas potrzebny na podwojenie masy wynosił od 6 do 95 dni). W tym celu porównali tempo wzrostu z tempem fotosyntezy, zawartością chlorofilu w liściach, biomasa liści, powierzchnią liści i powinowactwem węglowym. Jedynym czynnikiem, który korelował znacząco ze wzrostem był ten ostatni. Najszybciej rosnąca roślina (*Sparganium erectum*) odznaczała się największym powinowactwem węglowym, a u najwolniej rosnącego gatunku (*Lobelia dortmanna*) było ono najniższe (Tabela VI-3).

³ Wetzel [14] typowe spowolnienie fotosyntezy w czasie godzin popołudniowych tłumaczy nagromadzeniem tlenu. Koncentracja tego gazu w roślinie i otaczającej ją wodzie wywołuje *fotooddychanie*, nieekonomiczny proces, który obniża wydajność fotosyntezy.

Jednakże przyczyna może leżeć także w wewnętrznym rytmie dobowym organizmu. Na przykład u *Euglena gracilis* nie występowało popołudniowe wyhamowanie fotosyntezy, gdy wewnętrzny rytm dobowy tego glonu został wyłączony poprzez zmiany stężenia wapnia na zewnątrz komórek [17].

Tabela VI-3. Wzrost roślin i pobieranie węgla [18]. Dla określenia powinowactwa węglowego umieszczono pojedyncze rośliny w szczelnie zamkniętych naczyniach napełnionych pożywką o pH 8,0 i wysokiej zasadowości (3,8 mM wodorowęglanów). Po 24 godzinach ciągłego naświetlania i mieszania wody zmierzono pH. Wyższa wartość odczynu ma świadczyć o wyższym powinowactwie (usunięcie CO₂ i wodorowęglanów z wody). „Wzrost roślin” zmierzono w oddzielnym 4-6-tygodniowym doświadczeniu.

Gatunek	Wzrost [jednostki biomasy / dzień]	Powinowactwo węglowe [pH końcowe]
<i>Sparganium erectum</i>	0,109	9,6
<i>Batrachium aquatile</i>	0,097	9,5
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,094	9,1
<i>Potamogeton densus</i>	0,094	9,0
<i>Callitriche cophocarpa</i>	0,088	8,8
<i>Elodea canadensis</i>	0,086	9,4
<i>Potamogeton panormitanus</i>	0,067	9,3
<i>Potamogeton crispus</i>	0,052	9,3
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0,046	8,8
<i>Sparganium emersum</i>	0,042	8,8
<i>Myosotis palustris</i>	0,030	8,9
<i>Berula erecta</i>	0,020	9,0
<i>Littorella uniflora</i>	0,009	8,4
<i>Lobelia dortmanna</i>	0,007	8,2

Ponieważ pozyskiwanie węgla często stanowi dla roślin wodnych problem, wiele z nich wykorzystuje prze-myślnie strategie, aby zwiększyć dostępność tego pierwiastka. Znamy pięć takich strategii [13, 20]: (1) magazynowanie CO₂ w postaci jabłczanów; (2) ponowne wiązanie CO₂ pochodzącego z oddychania; (3) pobierane wodorowęglanów; (4) pobieranie CO₂ przez korzenie z podłoża i (5) wzrost ponad powierzchnią wody.

1. Magazynowanie CO₂ w postaci jabłczanów

Zamiast pobierać CO₂ tylko za dnia podczas fotosyntezy, niektóre rośliny wodne robią to zawsze, gdy związek ten jest dostępny, szczególnie w nocy. Prze-

kształcają powstający nocą dwutlenek węgla do jabłczanu, który potem w czasie dnia wykorzystują do wytworzenia CO₂ potrzebnego do fotosyntezy. Pozwala to roślinom na fotosyntezę w środowiskach, gdzie może brakować dwutlenku węgla za dnia.

Ta strategia nie jest tak powszechna u roślin wodnych jak u lądowych.⁴ Stosują ją szybko rosnąca przesiąkarka okółkowa (*Hydrilla verticillata*) w warunkach letniego wzrostu oraz rośliny tzw. poryblinowe (patrz s. 92).

2. Wiązanie CO₂ pochodzącego z oddychania

Kiedy stężenie CO₂ w wodzie jest stale niskie, niektóre rośliny, głównie tzw. poryblinowe, mogą wyko-

⁴ Mechanizm ten, zwany *Crassulacean Acid Metabolism* (CAM), wykorzystywany jest przez liczne rośliny pustynne do gromadzenia dwutlenku węgla w nocy. Tym sposobem ich aparaty szparkowe mogą za dnia być zamknięte dla zminimalizowania start wody.

rzyszywać dwutlenek węgla powstający w nich samych na drodze oddychania. Roślina magazynuje wydalaną CO_2 w obszernych kanałach powietrznych (*lacunae*). Niektóre badane rośliny do fotosyntezy wykorzystują powtórnie 30-40% wytwarzanego dwutlenku węgla [20].

3. Korzystanie z wodorowęglanów

W wodach zasadowych brakuje CO_2 , a wodorowęglanów jest pod dostatkiem. Dlatego rośliny, które potrafią je wykorzystywać (jako uzupełnienie do pobieranego dwutlenku węgla), mają ogromną przewagę w takim środowisku. Mniej więcej połowa badanych roślin wodnych może pobierać wodorowęglany [12]. W Tabeli VI-4 podano przykłady gatunków stosujących tę strategię i takich, które tego nie potrafią.

Na ogół rośliny takie jak wywłócznik kłosowy (*Myriophyllum spicatum*), potrafiące wykorzystywać wodorowęglany rosną w naturze w wodach zasadowych (patrz s. 104-107). Jednak dwa gatunki (rzęśl wielkoowocowa – *Callitriche stagnalis*, i jeżogłówka pojedyncza – *Sparganium simplex*), mimo że nie są w stanie wykorzystywać wodorowęglanów,

w dwóch duńskich strumieniach z twardą wodą wychwytywały wystarczająco dużo CO_2 , aby móc skutecznie konkurować z gatunkami, które pobierają wodorowęglany (rdestnicą kędzierzawą – *Potamogeton crispus*, i rdestnicą grzebieniastą – *P. pectinatus*) [24].

Rośliny wodne wykazują pewną elastyczność w wykorzystywaniu wodorowęglanów. Rzęśl długoszyjkowa (*Callitriche cophocarpa*) potrafi z nich korzystać, ale tylko wówczas, gdy ich stężenie jest wystarczająco wysokie [21]. Rośliny, które jak się zdaje, w ogóle nie potrafią ich pobierać, to mszaki (np. mchy wodne i wątrobowce) [10]. Pochodzą one zazwyczaj z miękkich i kwaśnych wód, gdzie dwutlenku węgla jest pod dostatkiem.

Ponieważ wiele roślin ziemno-wodnych nie ma zdolności pełnego wykorzystywania wodorowęglanów, wysunięto przypuszczenie, że mogły „wybrać” w drodze ewolucji strategię wzrostu ponad powierzchnią wody (a nie pobierania wodorowęglanów), by zwiększyć ilość pobieranego węgla [13, 25]. Jednakże istnieje przynajmniej jeden wyjątek, ponieważ rdestnica trawiasta (*Potamogeton gramineus*) całkiem dobrze wykorzystuje wodorowęglany [26].

Tabela VI-4. Przystawianie wodorowęglanów przez różne rośliny wodne.

Rośliny wykorzystujące wodorowęglany	Rośliny niewykorzystujące wodorowęglanów
<i>Ceratophyllum demersum</i> [23]	<i>Callitriche cophocarpa</i> [24]
<i>Chara</i> [12]	<i>Ceratopteris</i> sp. [23]
<i>Egeria densa</i> [23]	<i>Echinodorus paniculatus</i> [23]
<i>Elodea canadensis</i> [23]	<i>Echinodorus tenellus</i> [23]
<i>Hydrilla verticillata</i> [23]	<i>Isoetes</i> sp. [10]
<i>Myriophyllum spicatum</i> [23]	<i>Ludwigia natans</i> [23]
<i>Potamogeton crispus</i> [24]	<i>Myriophyllum brasiliensis</i> [23]
<i>Potamogeton lucens</i> [23]	<i>Myriophyllum hippuroides</i> [23]
<i>Potamogeton pectinatus</i> [24]	<i>Myriophyllum verticillatum</i> [23]
<i>Potamogeton perfoliatus</i> [23]	<i>Nuphar lutea</i> [23]
<i>Stratiotes aloides</i> [23]	<i>Riccia fluitans</i> [23]
<i>Vallisneria spiralis</i> [23]	<i>Sparganium simplex</i> [24]
	<i>Sphagnum cuspidatum</i> [22]