

ŽIVOTNI UVJETI NA SEDRENIM SLAPOVIMA  
KRŠKIH VODA U JUGOSLAVIJI

*Mit deutscher Zusammenfassung*

IVO MATONIČKIN i ZLATKO PAVLETIĆ

(Iz Instituta za biologiju i Instituta za botaniku Sveučilišta u Zagrebu)

1. Uvod

Staništa na sedrenim slapovima predstavljaju svojim specifičnim ekološkim uvjetima poseban biotop, koji se znatno razlikuje od svih ostalih u slatkim vodama. Zbog tih specifičnosti, na takvim su se staništima moglo naseliti samo određene biljne i životinjske vrste prilagodene na te posebne uvjete koji predstavljaju zapreku za naseljavanje drugih organizama. I pored takvih ograničavajućih uvjeta, na tim se staništima razvija bogat živi svijet, mnoge životne zajednice kojima čini osnovu bujna vegetacija raznih biljaka, prvenstveno mahovina i alga, ali i drugih biljaka. Nju prate i brojni predstavnici najrazličitijih skupina životinja, kao što su *Turbellaria*, *Gastropoda*, *Oligochaeta*, *Hirudinea*, *Amphipoda*, *Insecta* i dr.

Do sada su ti uvjeti istraživani ili samo na slapovima pojedinih rijeka (Cohn, Reichardt, Pevalek, Thiemann, Bajrunas i dr.) ili samo u vezi s biljkama (Pavletić 1958) ili samo sa životinjama (Kostić Lj., Matoničkin, Filipović i dr.), a nisu se uzimali u obzir svi organizmi koji žive na tim staništima, i to ne samo na jednoj rijeci ili slalu nego općenito za jedno šire područje, u našem slučaju za područje jugoslavenskih krških voda. Zbog svega toga potrebno je dati općeniti prikaz faktora, koji uvjetuju život na sedrenim slapovima, i način na koji oni djeluju.

Naša dugogodišnja istraživanja na sedrenim slapovima krških rijeka usmjerili smo u tom pravcu. Do sada smo u tu svrhu obišli čitav niz rijeka i njihove slapove, gdje smo istraživali ne samo tamošnje životne zajednice nego smo posebnu pažnju posvetili uvjetima pod kojima se razvijaju. Tako smo u više navrata posjetili Plitvička jezera (1954, 1955, 1956, 1957, 1959, 1960), Krku (1954, 1955, 1959, 1960), Unu (1956, 1957, 1959, 1960), Plivu

(1954, 1957), Mrežnicu (1956, 1957, 1958), Koranu (1957, 1959, 1960), Slunđčicu (1959, 1960), i istraživali smo još na Trebižatu (1959), Gackoj (1957), Butišnici (1954), Krčiću (1954, 1955, 1960), Vrelu kod Dubrovnika (1959), Uncu (1956, 1957, 1959, 1960), i na još nekim drugim manjim rječicama i potocima. Pored toga dobili smo podatke i za Cetinu, potoke iz okoline Herceg-Novog i dr. Na taj način dobili smo uvid o uvjetima života na sedrenim slapovima iz čitavog niza jugoslavenskih krških rijeka. U ovoj radnji želimo komparirati dobivene podatke s raznih slapova, te utvrditi zakonitosti, koje u tom pogledu vladaju na svim slapovima istraživanog područja.

## 2. Analiza fizičko-kemijskih faktora

Ekološke faktore koji uvjetuju život na sedrenim slapovima podijelili smo na fizičko-kemijske i biološke.

U biotopima ovakve vrste ističe se od fizičko-kemijskih faktora najprije količina vode, zatim ostala fizička svojstva vode, kao što su temperatura i brzina, a od kemijskih naročito alkalitet, tj. količina otopljenog kalcijeva karbonata, koja se izražava i tvrdoćom vode, i na kraju količina svjetlosti, koja nije vezana za vodu. Osim tog mjerili smo količinu kisika u vodi, kao i slobodnu ugljičnu kiselinu, što je naročito značajno za životinjski svijet, ali i za biljke. To su glavni fizičko-kemijski faktori, koji stvaraju posebne uvjete na biotopima takve vrste, i zbog kojih se na njima razvio tako poseban i osebujan život.

Smatramo da ne treba posebno naglasiti da staništa na tim biotopima treba promatrati i u vezi s klimatskim i općim geomorfološkim uvjetima, koji u krajnoj liniji djeluju i na fizičko-kemijske uvjete. U ovoj radnji neće biti govora i o tim uvjetima, jer se istraživanja odnose, kao što je naprijed rečeno, samo na područje jugoslavenskog krša.

### a) Voda kao ekološki faktor

Staništa na sedrenim slapovima istraživanih rijeka znatno se razlikuju prema količini vode na njima. Što se tiče živog svijeta, postavlja se pitanje da li je to njihov primarni ili sekundarni biotop? Drugim riječima, da li na tim staništima nalazimo prave hidrofile, ili su to doseljenici s drugih staništa?

Što se tiče životinja, za njih je pretežno voda primarni biotop. Tek neznatni broj predstavljaju doseljenici s kopna. Biljke su, međutim, izuzevši naravno neke alge koje više naseljuju mirnije vode pa su prema tome netipične za ova staništa, u najpretežnjem svojem dijelu doseljenici s kopna. Sve mahovine, osim par izuzetaka, ponašaju se kao pravi doseljenici s kopna. Gessner i dr. su za biljke brzica dokazali, da treba smatrati primarnim stanovnicima takvih biotopa samo one koje u ovakvim

uslovima mogu fruktificirati. Od čitavog niza mahovina koje su nađene na tim staništima fruktificirala je samo vrsta *Cinclidotus aquaticus*. Međutim iste mahovine nalazimo i na kopnenim staništima kako vrlo lijepo i bogato fruktificiraju. Iz tog se može zaključiti da ni te biljke nisu pravi hidrofili.

Možemo reći da se sve biljke kojima je to sekundarni biotop razvijaju na staništima gdje se voda jako prozračuje i rasprskava, pa na tim mjestima mogu koristiti plinove iz zraka.

Staništa u tim biotopima su redovito razne sedrene tvorevine, kao što su sedreni vodotoci, sedrene brade, zastori ili konzole, slazovi itd., preko kojih protječe relativno brza voda, o čemu će biti još govora. Biljke i životinje koje naseljavaju ta staništa mogu uspjevati samo pri određenoj brzini strujanja vode, i na taj način stvaraju uvjete za zadržavanje otopljenog kalcijeva karbonata, čime pridonose razvoju sedrenih tvorevina.

Brzinom strujanja vode stvara se i prozračivanje, što je neobično značajno za održanje spomenutih sedrotvornih organizama. To prozračivanje je dvostruko značajno. S jedne strane, na tim mjestima je, kako je poznato, taloženje sedre najintenzivnije, a s druge strane, ono dozvoljava da se ovdje nasele glavni sedrotvorci, koji mogu uspjevati samo pod uslovima jakog prozračivanja.

Za razliku od životinja, koje su najvećim dijelom isključivi hidrofili (*Nematoda*, *Oligochaeta*, *Hirudinea*, *Amphipoda* i dr.), većinu biljnih vrsta na tim staništima treba smatrati higrofitima. Jedino nije takva, pored alga, vrsta *Cinclidotus aquaticus*, koja je tipični hidrofit. Sve organizme u odnosu na vodu mogli bismo podijeliti na higofile i hidrofile. Prvome tipu pripadale bi sve vrste koje se razvijaju samo na staništima s mnogo vlage i s jakim prozračivanjem vode, a drugome vrste koje trajno žive u ili na vodi. Glavni higrofili koje susrećemo na sedrenim slapovima naših krških rijeka jesu od biljaka mahovine *Cratoneurum commutatum*, *Platyhypnidium rusciforme*, *Eucladium verticillatum*, *Didymodon tophaceus*, *D. bosniacus*, *Hymenostilium curvirostre*, *Bryum ventricosum*, *Philonotis calcarea*, *Aneura pinguis* i dr., a od životinja riličari *Limnoporus rufo-scutellatus*, *Hygrotraechus paludum*, neki izopodni raci, kornjaši *Bembidium nitidulum*, *B. nitidulum var. alpinum*, te eventualno zmija *Tropidonotus tessellatus* i dr. Tipični hidrofili su od biljaka, pored raznih alga, mahovina *Cinclidotus aquaticus*, a od životinja virnjaci *Planaria gonocephala* i *Polyclenis cornuta*, puževi *Ancylus fluviatilis*, *Bythinella austriaca*, *Neritina fluviatilis* i dr., maločetinjaši *Rhyacodrillus coccineus*, *Propapus volki* i dr., rakušci *Fontogammarus dalmatinus krkensis*, *Rivulogammarus balcanicus konjicensis* i dr., ličinke vodenčvjetova *Epeorus assimilis*, *Ecdyonurus fluminum*, *Rhitrogena aurantiaca* i dr., obalčara *Perla (Dinocras) cephalotes*, *Isogenus nubecula* i dr., tulara *Agapetus comatus*, *Rhyacophila vulgaris*, *Hydropsiche angustipennis* i dr., te kornjaši *Helmis maugaei*, *Esolus angustatus* i dr.

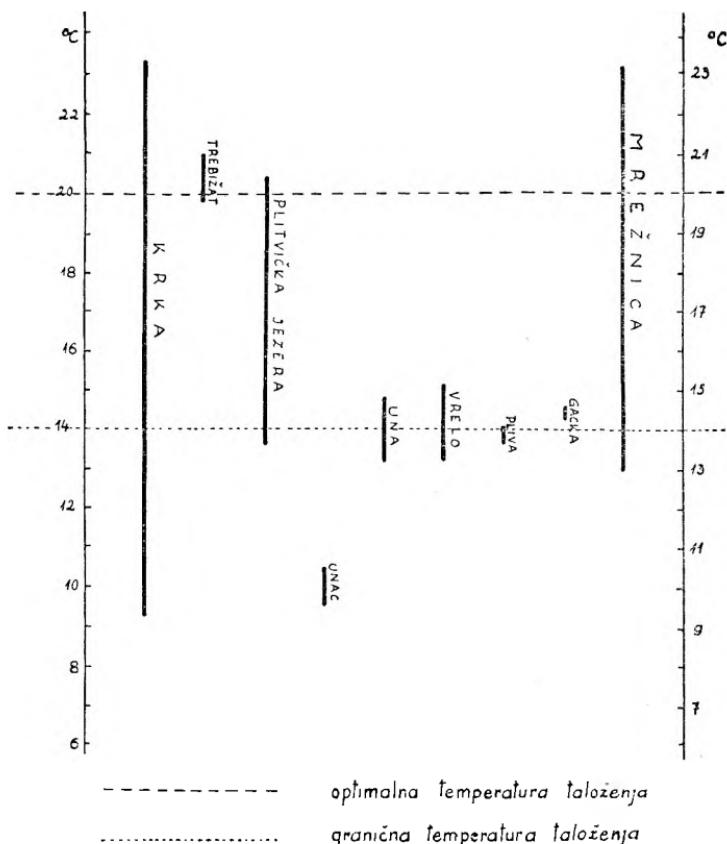
Ova tablica pokazuje broj vrsta pojedinih ekoloških tipova za sve istražene vode:

Ekološki tipovi	Plitvice	Krka	Una	Pliva	Gacka	Mrežnica	Trebižat	Vrelo
Higrofili	16 5	21 1	11 —	13 1	13 —	12 —	12 4	10 5
Hidrofili*	— 92	1 86	1 75	1 28	1 19	1 57	1 37	1 24

\* Kod hidrofila izuzete su alge, koje su tipični hidrofili. Prva brojka se odnosi na biljke, a druga na životinje.

### b) Temperatura

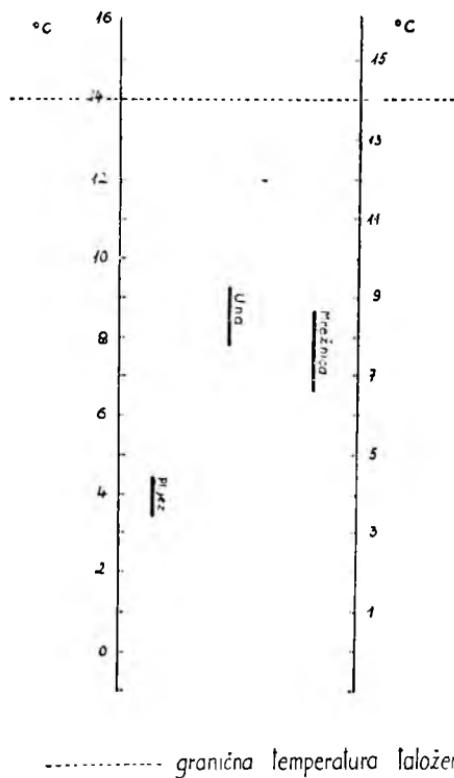
Za većinu biljnih i životinjskih vrsta je temperatura vode među najvažnijim fizičko-kemijskim faktorima. Ona je za organizme na sedrenim slapovima, s jedne strane, ograničavajući faktor koji utječe na raspored i sastav biocenoza, a, s druge strane, ona je ovdje važan činilac pri položenju sedre. Kod viših temperatura taloženje sedre je intenzivnije negoli



Sl. 1. Temperatura ljeti

Abb. 1. Die Wassertemperatur im Sommer; ----- die optimale Temperatur der Ablagerung; ..... die Grenztemperatur der Ablagerung

kod nižih, pa i to na neki način predstavlja ograničavajući faktor, jer sve vrste, osobito životinjske, ne mogu podnosići intenzivnije taloženje sedre, a niti naseljavati jako kalcificirane biljke. Prema Ohleu postoji relativna temperaturna granica taloženja. Naime, vode mogu taložiti sedru kod najnižeg alkaliteta od 1,3 i temperature od  $14^{\circ}\text{C}$ . To znači da vode s temperaturom ispod  $14^{\circ}\text{C}$  nisu tako povoljne za taloženje sedre, iako im je alkalitet gotovo redovito iznad minimuma.



Sl. 2. Temperatura zimi (nakon otapanja leda)

Abb. 2. Die Temperatur im Winter (nach Eisschmelzen); ..... die Grenztemperatur der Ablagerung

Stanje u pogledu temperature naših rijeka pokazuju nam podaci na sl. 1 i 2. Pri tome upadaju u oči dva tipa slapova. U ljetnim mjesecima, kada je najpovoljnije doba za taloženje sedre, samo slapovi na Plitvičkim jezerima, Krki, Trebižatu i Mrežnici pokazuju optimalne temperature za taj proces, a svi ostali, a djelomično i neki slapovi na Krki i Mrežnici, imaju u to doba temperaturu vode oko temperaturne granice taloženja. Stoga su se na Plitvičkim jezerima, rijekama Mrežnici, Trebižatu i na nekim slapovima Krke (Skradinski buk, Roški slap, koji se nalaze u nizvodnom dijelu rijeke), istaložile velike količine sedre. S druge strane,

imamo rijeke u kojima su razvijeni samo mjestimično slapovi, koji u najčešće slučajeva predstavljaju male barijerice. Na tim mjestima sedra mnogo polaganje raste. Takvog su tipa slapovi na Uni, Plivi, Vrelu, Gackoj i dr.

Isto tako se iz priložene slike vidi da postoje vapnenačke vode ispod temperaturne granice taloženja, na pr. Unac, u kojima se ne susreću sedrene naslage, iako imaju povoljne alkalitetne uslove, o čemu će biti kasnije govora.

U zimsko doba čini se da gotovo prestaje svako taloženje sedre, jer se temperatura spušta svagdje ispod temperaturne granice taloženja. Čak i na Plitvicama, gdje ljeti vladaju optimalne temperature, zimi je voda vrlo hladna i ne izdvaja mnogo kalcijeva karbonata. Na sl. 2. je za Plitvička jezera ubilježena temperatura za doba nakon otapanja leda. Inače se ovdje temperature spuštaju do ispod ledišta, bar na površinskom dijelu vode.

O utjecaju temperature na organizme možemo konstatirati da se organizmi najbolje razvijaju na temperaturi od oko  $20^{\circ}\text{C}$ . I najpovoljnije se temperature za sedrotvornu vegetaciju, tj. za najvažnije porofite koji čine glavninu sedrotvorne vegetacije, kreću između  $15$ — $20^{\circ}\text{C}$ .

Većina organizama na istraživanim slapovima je u odnosu na izmjerene temperature euritermna. Makrostenotermnih i mikrostenotermnih organizama, uvezši u obzir samo temperaturne prilike istraživanog područja, ima znatno manje. Dok se među životinjama nađe mikrostenotermnih organizama (neke *Turbellaria*, *Amphipoda*, lič. *Ephemeraida*, lič. *Plecoptera* i dr.), dotele takvih među biljkama gotovo i nema. I u odnosu na temperaturu vode postoje dvije vrsti slapova. Od biljaka su uglavnom na slapovima s intenzivnjim taloženjem sedre (Krka, Plitvice i dr.) brojni makrostenotermne biljke, a na ostalima, gdje su uvjeti za taloženje nešto nepovoljniji, pretežu euritermne biljke. U pogledu životinja možemo napomenuti da u području u kojima su nepovoljnije temperaturne prilike za taloženje sedre dolaze većim dijelom mikrostenotermni organizmi, koji nemaju gotovo nikakva učešća u procesu taloženja sedre. Makrostenotermne i euritermne životinje na istraživanim slapovima učestvuju dobrim dijelom u stvaranju sedrenih naslaga zadržavanjem izlučenog karbonata, te u tom pogledu često prate makrostenotermne biljke tih staništa.

Na kraju možemo prema našim zapažanjima spomenuti neke najvažnije predstavnike pojedinih ekoloških tipova u odnosu na temperaturu. Najčešći euritermni organizmi na slapovima naših krških rijeka jesu biljke *Cratoneurum commutatum*, *Cinclidotus aquaticus*, *Platyhypnidium rusciforme*, *Fissidens crassipes* var. *mildeanus*, *Didymodon tophaceus*, *Eucladium verticillatum*, *Hymenostilium curvirostre*, *Aneura pinguis* od mahovina, kao i razne modrozelenе alge, a od životinja više vrsta *Nematoda*, puž *Neritina fluviatilis*, pijavice *Erpobdella octoculata meyeri*, *Erpobdella testacea*, ličinke dvokrilaca *Calliophrys riparia*, kornjaš *Riolus nitens* i dr. Najpoznatiji pak stenotermni organizmi na sedrenim slapovima naših krških rijeka bili bi među biljkama *Bryum ventricosum*, *Philonotis calcaraea*, *Fissidens crassipes* var. *submarginatus*, *Didymodon bosniacus*,

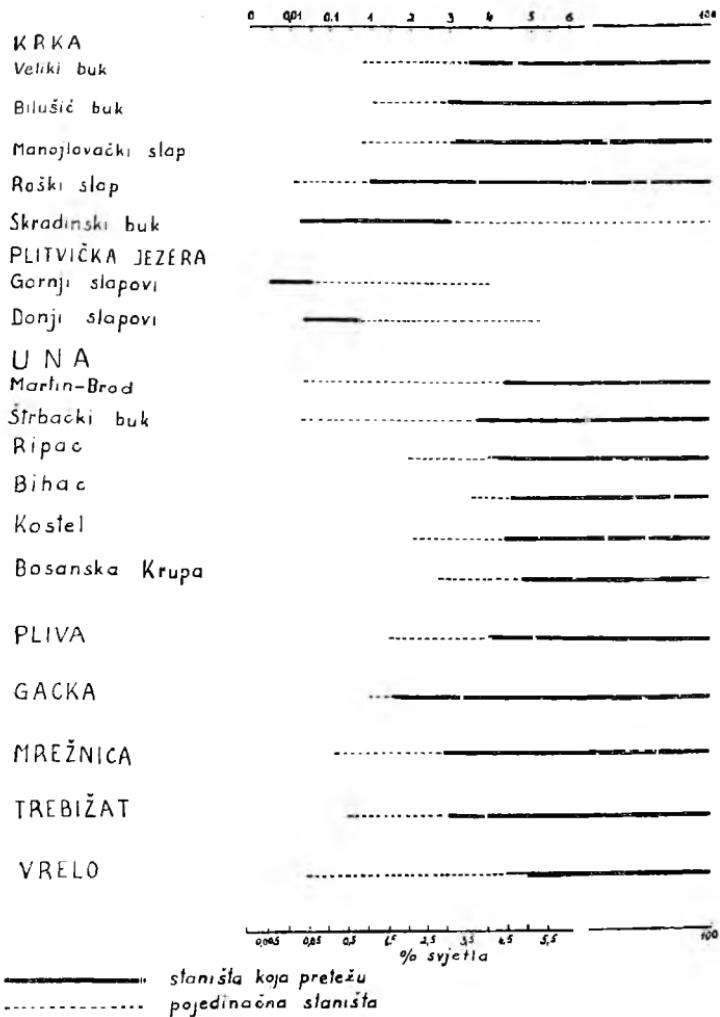
*Brachythecium rivulare* od mahovina, i razne zelene alge, a među životinjama u toplijim vodama takvog tipa nađene su *Unio crassus crassus*, ličinka *Gomphus vulgatissimus* i riličar *Hygrotraechus paludum*. Za konstantno hladnije vode vezana je od biljaka mahovina *Cyclidotus fontinaloides*, koja je, međutim, jako slabo zastupljena te je zapravo ne treba ni spominjati. Životinja takvog tipa našli smo mnogo više, i to prvenstveno na mjestima gdje se ne taloži sedra, ali i na drugim mjestima. Među takve treba na prvoj mjestu ubrojiti vrste virnjaka *Planaria goonocephala* i *Polycelis cornuta*, puževe roda *Bythinella*, više vrsta amfipodnih raka, kao što su *Rivulogammarus balcanicus konjicensis*, *Fontogammarus dalmatinus krkensis*, *Ostiogammarus pungens* i dr., neke ličinke tulara i obalčara itd.

### c) Svjetlost

Količina svjetlosti na staništima sedrenih slapova je od značajnog utjecaja. Ona je naročito važna za biljke, i to prvenstveno higrofile, koji su pretežno biljke sjene. Stoga će se najbujnija vegetacija razviti na sjenovitim staništima, dok će se na osvjetljenim razviti vegetacija koja je prilagođena na jače osvjetljenje. Svjetlo je za većinu životinja od indirektnе važnosti. U povoljnim svjetlosnim prilikama za rast biljaka nalaze životinje potrebne životne uvjete.

Kakve su svjetlosne prilike na sedrenim slapovima istraženih rijeka, vidjet ćemo ako usporedimo pojedine rijeke. Budući da u istoj rijeci postoje na pojedinim slapovima različite prilike, treba dati i za njih podatke. Količinu svjetlosti koju uživaju životne zajednice na nekom staništu slapa označit ćemo postocima od ukupne količine svjetla. Drugim riječima, iznijet ćemo podatke relativnog »lihtgenusa«, izraženog u postocima i proračunatog na difuzno svjetlo. Sve vrijednosti izmjerene su fotometrom marke »General electric«. Podaci se odnose samo na ljetne mjesecce, kada su životne zajednice u razvoju, i samo na površinska staništa (sl. 3).

Mogu se uočiti dva glavna tipa slapova. Jedni, i to veći broj, su jako osvijetljeni, a drugi imaju pretežno zasjenjene površine. Ovdje dolazimo do zanimljive konstatacije, da najjače osvijetljeni slapovi imaju relativno hladniju vodu, a zasjenjeni slapovi nešto topliju vodu. Ako to nastojimo dovesti u vezu s razvojem životnih zajednica, vidjet ćemo da se na slapovima koji imaju najtopliju vodu i najmanje svjetla najbujnije razvija sedrotvorna vegetacija koja taloži znatne količine sedre, što ima za posljedicu da su ovdje slabije zastupane životinske vrste, osobito one vezane za površinske dijelove slapa. Staništa pak s hladnjom vodom i jakim osvjetljenjem imaju sedrotvornu vegetaciju koja ne izgrađuje tako intenzivno sedrene tvorevine kao prethodna, pa je zbog toga i jače naseljena životinjama. Znači, najoptimalniji uvjeti za razvoj sedrotvorne vegetacije su staništa s malo svjetla i s visokom temperaturom, a za razvoj životinskog svijeta staništa s relativno hladnjom vodom i s jakim osvjetljenjem, jer ta ne izgrađuju tako intenzivno sedrene tvorevine. Površno gledajući činilo bi se paradoksalno, da osvijetljena staništa imaju nižu temperaturu



Sl. 3. Relativni »lichtgenus« na istraženim slapovima

Abb. 3. Die relative Lichtgenuss auf untersuchende Wasserfälle; — die überwiegende Standorte; ... ... die einzelne Standorte

vode i obratno. No to je samo prividno tako, jer u razmatranju te pojave treba uzeti u obzir uvjete razvoja sedrenih naslaga. Naime, tamo gdje je viša temperatura vode uz povoljan alkalitet, intenzivnije će se taložiti sedra i stvarati sedrene naslage, što će uvjetovati i brži razvoj životnih zajednica na njima, pa tako i više vegetacije, koja onda zasjenjuje površinske dijelove, pa je zato površina takvog slapa slabije osvijetljena.

Postavlja se sada pitanje, koji su od spomenutih dviju vrsta slapova stariji. Promatrajući sedrene tvorevine na nekim rijeckama (Krka, Pliva,

Una, Trebižat i dr.) lako je uočiti da postoji postepeni razvoj sedrenih tvorevina, od najjednostavnijih (T pragovi, sedrene barijerice) do složenih s čitavim nizom oblika (barijere sa spiljama, poluspiljama, sedrenim zavjesama, konzolama itd.). U tom slučaju, slapovi čije su površine jako osvijetljene moraju biti mlađeg postanka. Ako se pak promotri sam proces nastajanja sedrenih tvorevina u vezi s taloženjem i zadržavanjem kalcijeva karbonata, tada moramo doći do konstatacije da zasjenjeni slapovi rastu brže nego osvijetljeni. Međutim, sigurno je da mogu postojati neki drugi faktori koji utječu na stvaranje sedrenih slapova. Pored ostalog treba također uzeti u obzir da u svakoj rijeci ne vladaju uvijek jednaki uvjeti. Svi faktori koji uvjetuju stvaranje sedrenih slapova podvrgnuti su također promjenama, pa se može dogoditi da na nekoj rijeci, gdje danas ne postoje uvjeti za taloženje sedre, mogu s vremenom nastati, i obrnuto. To se naročito lijepo opaža na nekim slapovima Krke (Bilušić buk) i na rijeci Plivi, gdje se mogu naći ostaci fosilne sedre, koja se nekada istaložila u vrlo velikim količinama, a danas tamo postoje mnogo slabiji uvjeti za takvo stvaranje.

Uzveši sve to u obzir možemo zaključiti da su zasjenjeni slapovi razvijeniji i da brže rastu nego osvijetljeni.

Na svim pak slapovima zasjenjena su staništa u podbracima, poluspiljama i spiljama. Ta su staništa često jako zasjenjena, pa biljke na njima imaju na raspolaganju svega ispod 1% vanjskoga svjetla. Tu grančnu vegetaciju čine najčešće vrste mahovina *Eucladium verticillatum*, odnosno u primorskim rijekama *E. angustifolium* i *Fissidens crassipes var. mildeanus*. Tipičan stanovnik na granici prema svjetlu je vrsta *Hymenostilium curvirostre*. Od biljaka na tim staništima dolaze još i neke modrozelene alge, a katkada se na najtamnjim staništima nalaze prevlake poput plijesni. Među tom vegetacijom mogli smo ustanoviti nematodne vrste *Alaimus primitivus*, *Actinolaimus macrolaimus*, oligohetne vrste *Enchytraeoides arenarius* i *Eiseniella tetraedra*, amfipodne račice *Rivulogammarus balcanicus konjicensis* i *Fontogammarus dalmatinus krkensis*, te coleoptera *Dyschiurus sp.* Inače se relativni »lihtgenus« na tim staništima kreće od 0,05 do 4% svjetla.

Kako je već spomenuto, svjetlo je od naročita značaja za biljke, pa ih po odnosu prema svjetlu možemo podijeliti u tri tipa. Jedne su biljke sjene (oligofotofiti), druge su biljke svjetla (megafotofiti), a trećem tipu pripadaju biljne vrste, koje imaju široku ekološku valenciju prema svjetlu (eurifotofiti).

Glavni oligofotofiti, koji uživaju manje od 50% svjetla, bili bi na istraživanim staništima *Cratoneurum commutatum*, *C. filicinum*, *Eucladium verticillatum*, *Fissidens crassipes*, *Hymenostilium curvirostre*, *Bryum ventricosum*, *Aneura pinguis* i dr. od mahovina, pa *Phormidium*, *Scytonema* vrste i dr. od modrozelenih alga. Najvažniji pak megafotofiti na staništima s preko 50% svjetla su *Cinclidotus aquaticus*, *Platyhypnidium rusciforme*, koji čine glavninu vegetacije na tim staništima, a od alga zignemaceje i neke crvene alge, npr. predstavnici roda *Lemanea*. Eurifotofiti su mahovine *Mniobryum calcareum* i *Didymodon* vrste, koje

nalazimo i na svjetlijim i na zasjenjenim staništima, ali su ipak nešto bolje razvijene na svjetlijim, što naročito vrijedi za *Didymodon* vrste.

Raspodjela tih ekoloških tipova po pojedinim rijekama je ovakva:<sup>1</sup>

Ekološki tipovi	Plitv. jez.	Krka	Una	Pliva	Gacka	Mrežnica	Trebižat	Vrelo
Oligofotofiti	25	35	13	18	15	19	20	13
Megafotofiti	8	9	7	6	6	7	9	6
Eurifotofiti	5	6	4	4	5	6	7	2

Svuda prevladavaju biljke sjene, što nije neobično, jer su mahovine pretežno biljke takvih staništa. Međutim, to ne vrijedi i za vegetaciju, jer je na svim osvijetljenim slapovima površinska vegetacija sastavljena uglavnom od megafotofita i eurifotofita, iako su u takvom općem pregledu pojedinih vrsta u manjini. Razumljivo je da je na zasjenjenim staništima vrlo bujna vegetacija sastavljena od gotovo samih oligofotofita, da su eurifotofiti u znatnoj manjini, a megafotofita da uopće nema.

Za životinje se ne bi mogla dati takva raspodjela, jer svjetlo, kako je već istaknuto, na najveći broj životinja nema direktnog utjecaja.

#### d) Brzina vode

Brzina strujanja vode je u biotopima takve vrste jedan od najznačajnijih ekoloških faktora. Ona nije od značaja samo za ekološka razmatranja, nego je od vrijednosti za sve one koji se bave proučavanjem sedrenih slapova, bilo iz naučnih ili praktičkih pobuda. Brzina toka vode je u uskoj vezi s količinom apsorbiranog kisika, što je naročito značajno za životinje. Svi oblici koji naseljuju područja s manjom ili većom brzinom strujanja vode zahtijevaju ujedno i veliku količinu kisika, a njega ima najviše baš na takvim mjestima. Najveću brzinu vode mogu podnijeti ličinke iz skupina vodencvjetova, tulara i nekih dvokrilaca, a one baš i zahtijevaju najviše kisika.

Brzina toka vode je zavisna od količine vode, nagiba i hidrauličkog radijusa, te nije jednaka u svim dijelovima slapa. Ona je najveća na površini ili blizu površine vode, a manja je uz obalu i dno. Za biološka istraživanja je često važno znati brzinu toka vode u različitoj dubini.

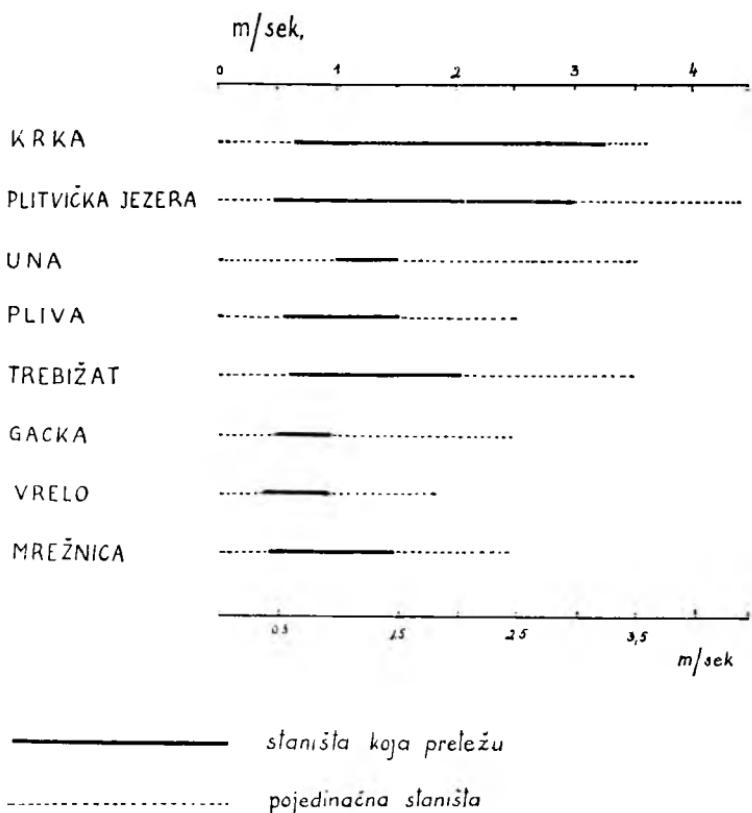
Brzina vode može se izraziti količinom vode koja protječe u jedinici vremena kroz određeni presjek.

Živi organizmi su neobično značajni za rast i održanje sedrenih slapova, pa je zbog toga važno znati u kojim se granicama brzine vode mogu ne samo održati nego i razvijati. Na onim mjestima gdje je brzina vode veća ili manja od graničnih vrijednosti ne mogu rasti sedrene tvorevine, makar koliko bilo otopljenog kalcijeva bikarbonata u vodi. Neke ličinke tulara mogu potpuno izgraditi svoj tulac samo u tekućim vodama, a *Goera calcarea* izgrađuje teži tulac u brzim nego u mirnim stajaćim vodama. Brzina strujanja vode značajna je i za izgradnju mreže za lov tih ličinaka.

<sup>1</sup> Podaci vrijede uglavnom za mahovine i samo neke alge.

Naime, mreža za lov je upotrebljiva samo pri određenoj brzini toku vode, jer je npr. manje brzine od 0,5 m/sek spljoštavaju, a veće od 1,5 m/sek razaraju.

Podatke o brzini vode na slapovima istraženog područja prikazali smo na sl. 4.



Sl. 4. Brzina vode u pojedinim rijekama

Abb. 4. Die Wassergeschwindigkeit in einzelnen Flüssen; — die überwiegende Standorte; ..... die einzelne Standorte

Iz tih podataka, koje nam prikazuju granične brzine u pojedinim rijekama, vidljivo je koje vrijednosti omogućuju naseljavanje organizama. Donja granica je mirujuća voda, a gornja preko 4/m sek. Iznad tih brzina nismo mogli, barem zasada, na istraživanim slapovima naći nikakve biljne organizme. Organizmi koji su najznačajniji pri izgradnji slapova javljaju se tek kod brzine od 0,5 m/sek, dok je najveća brzina koju mogu podnijeti oko 3 m/sek. Životinjske vrste našli smo i pri većim brzinama, i to na mjestima s neravnim dnem koje pruža pogodna skloništa protiv otpoplavljanja. Općenito možemo reći da neke životinje naseljuju na staništima

takva mjesta, gdje je brzina vode smanjena ili je svedena na minimum, kao što su rizoidi i busenovi mahovina, šupljine u kamenu, donja strana kamenja i sl. Među takve možemo ubrojiti neke maločetinjaše i neke rodove vodencvjetova (*Baëtis*, *Habroleptoides* i dr.). Strujanja vode između 0,5 m/sek i 3 m/sek su vrijednosti uz koje se mogu izgradivati sedreni slapovi. Brzina vode iznad 3,5 m/sek prelazi u erozijsku djelatnost pa slap propada, umjesto da raste, a kod brzina ispod 0,5 m/sek nema prozračivanja i rasprskavanja vode, što smanjuje taloženje sedre. Na mjestima gdje je brzina vode ispod 0,5 m/sek ne mogu se naseliti glavni sedrotvorci, jer zbog slabog prozračivanja nema dovoljno slobodnog uzduha, a njegati organizmi traže više nego oni koji žive u stajaćoj vodi. To vrijedi kako za biljke tako i za životinje, što smo već ranije naglasili. Mogli smo ustanoviti da je za najveći broj vrsta najpovoljnija brzina nešto preko 0,5 do oko 1,5 m/sek. Znači, za povoljan razvoj sedrotvornih organizama potrebne su relativno male brzine. Međutim, pri tom treba naglasiti da se ti organizmi ipak ne bi dobro razvijali na brzinama koje bi stalno iznosile oko 0,5 m/sek. Za ta staništa je upravo značajno da brzine nisu uvijek konstantne, nego se na istome staništu i u isto doba često mijenjaju, što izazivlje jače rasprskavanje vode, a s time u vezi i intenzivnije taloženje sedre. Uopće treba izbjegavati jednostrano tumačenje pojava na sedrenim slapovima. Čitav taj proces je vrlo kompleksan i zavisi od mnogo faktora koji se međusobno isprepleću.

Zbog važnosti tog ekološkog faktora na sedrenim slapovima naših krških rijeka, navest ćemo reikovalencije za neke najvažnije organizme.

Biljke	m/sek		
<i>Eucladium verticillatum</i>	0,5—2,5	<i>Propanus volki</i>	1,0—2,0
<i>Didymodon tophaceus</i>	0,5—3,0	<i>Eiseniella tetraedra</i>	1,0—3,0
<i>D. bosniacus</i>	1,0—3,0	<i>Rhyacodryllus coccineus</i>	0,5—1,5
<i>Cinclidotus aquaticus</i>	0,5—3,5	<i>Rivulogammarus balcanicus</i>	
<i>C. riparius</i>	1,0—2,0	<i>konjicensis</i>	0,4—3,0
<i>Bryum ventricosum</i>	0,5—3,5	<i>Fontogammarus dalmatinus</i>	
<i>Fontinalis antipyretica</i>	1,0—2,0	<i>krkensis</i>	0,5—3,5
<i>Cratoneurum commutatum</i>	0,5—3,0	<i>Ostiogammarus acarinatus</i>	0,5—3,5
<i>Platyhypnidium rusciforme</i>	1,0—2,5	<i>Aturus scaber</i>	1,0—2,5
<i>Aneura pinguis</i>	0,5—1,5	<i>Pseudoterrenticola rhynchota</i>	1,3—3,0
<i>Pellia fabroniana</i>	0,5—1,5	<i>Baëtis bioculatus</i>	0,5—3,0
Životinje		<i>Epeorus assimilis</i>	0,5—3,0
<i>Polycelis cornuta</i>	0,4—1,4	<i>Habroleptoides modesta</i>	1,0—1,6
<i>Planaria gonocephala</i>	0,5—1,8	<i>Hydropsiche angustipennis</i>	0,3—3,0
<i>Ancylus fluviatilis</i>	0,8—3,0	<i>Rhyacophila vulgaris</i>	0,5—1,5
		<i>Simulium sp.</i>	0,2—3,0
		<i>Wilhelmia salopiensis</i>	0,2—3,0
		<i>Riolus nitens</i>	0,5—4,8
		<i>Helmis maugei</i>	0,5—1,5

Neki ostali organizmi mogu živjeti i na većim brzinama. Neki važni sedrotvorci, prvenstveno alge, kao npr. *Oocardium stratum* sa svojim karakterističnim prevlakama poput buboljica, naseljavaju vode kojih brzina iznosi nešto više od oko 3,5 m/sek. Ta se alga može razvijati i kod manjih brzina, ali ne tako bujno. Nju nalazimo u svim našim krškim rije-

kama, ali je ipak njeno najtipičnije nalazište u rijeci Gackoj, jer тамо prekriva gotovo sva staništa na slapovima.

Nešto veće brzine mogu podnijeti i životinje, od kojih su neke vrlo važni sedrotvorci. Poznata je hironomidna sedra, koja u nekim krajevima stvara vrlo velike naslage, kao što je opisao B a j a r u n a s za okolicu Stavropola u Ukrajini. Wallner je istraživao hironomidnu sedru u Bavarskoj i ustanovio da se uz zbijene ovoje ličinaka tih diptera taloži vrlo mnogo sedre. No, u zajednici s tim ličinkama dolazi u velikoj množini i desmidijaceja *Oocardium stratum*, kojoj Wallner pridaje veću važnost za taloženje sedre nego samim ličinkama hironomida. Međutim, možemo reći da je u tom slučaju za taloženje sedre jednaka zasluga hironomida i alge. Spojilo ih je stanište s velikom brzinom vode, koje su zbog velikog rasprskavanja naselile hironomidne ličinke, jer te traže veću količinu kisika. Hironomidne ličinke zadržale su ovdje nešto sedre, na koju se naselio *Oocardium stratum*, a on za svoj početni razvoj uvijek treba imati podlogu od vapnenca. Takve slučajevе osim hironomida mogli smo utvrditi i u vezi s kućicama nekih puževa, tuljcima nekih tulara, te čvrstim ovojima ličinaka i kukuljica drugih dvokrilaca (npr. *Calliophrys riparia*).

U nešto većim brzinama možemo naći i zelenu algu roda *Vaucheria*, gotovo isključivo na osvijetljenim staništima. Budući da nema mnogo konkurenata, ona se na tim staništima razvija u vrlo velikim količinama i stvara guste tamnozelene prevlake. Među njima smo našli neke vrste maločetinjaša, te ličinke vodencvjetova i obalčara. Ona, međutim, na tim staništima ne može jednoliko da raste. Još brže vode, koje često naiđu za vrijeme kišnog perioda, svojom erozijskom djelatnošću odnesu sve što je biljka za vrijeme svoga bujanja zadržala. Inače je ta alga vrlo značajni sedrotvorac na ostalim osvijetljenim staništima s manjom brzinom vode, kao što su Una i Pliva, naročito Una.

#### e) Kemijska svojstva vode

Za opstanak i razvoj sedrenih slapova i života na njima, posebno sedrotvorne vegetacije, nisu jednako važne sve sastojine vode, već uglavnom samo one koje uvjetuju taloženje kalcijeva karbonata, odnosno sedre. To su prvenstveno otopljeni kalcijev bikarbonat i količina slobodne ugljične kiseline. Izmjenom i međusobnim odnosom tih dviju komponenata u vodi nastaju kemijski procesi koji izazivaju taloženje netopljivog karbonata ili sedre. One su u vapnenačkoj vodi u labilnoj kemijskoj ravnoteži, tako da se svaki manjak slobodne ugljične kiseline nadoknađuje cijepanjem kalcijeva bikarbonata, koji se tako dijeli ekvivalentno na netopljivi kalcijev karbonat i slobodnu ugljičnu kiselinu. Ona u jako tvrdim vodama ima redovito veći parcijalni pritisak nego u atmosferi, što logično mora izazvati oslobođanje slobodne ugljične kiseline iz vode. Ta je pojava naročito intenzivna tamo gdje voda dolazi u širi kontakt s atmosferom, kako je to slučaj na slapovima i uopće na mjestima jakog prozračivanja vode.

Prema Ohle-ovim analizama, kod alkaliteta vode od 1,3 i temperaturom od  $14^{\circ}\text{C}$  uspostavlja se ravnoteža između parcijalnog pritiska ugljične kiseline u vodi i atmosferi. Znači, da u svim vodama koje imaju alkalitet veći od 1,3, mora doći do oslobađanja slobodne ugljične kiseline iz vode, jer je njen pritisak veći od atmosferskog pritiska. Stoga Ohle sve vode koje imaju alkalitet iznad 1,3 smatra jako tvrdim vodama.

Iz toga proizlazi da je vrlo važno znati alkalitet i količinu slobodne ugljične kiseline u vodi, jer se tako može odrediti taložni potencijal dotične vode.

Pojam alkaliteta je manje poznat i rijetko upotrebljavan termin; zato smatramo potrebnim objasniti što on znači. To je zapravo količina otopljenog bikarbonata u vodi, a izražena je utrošenim  $\text{cm}^3$  n/10 HCl kod titriranja  $100 \text{ cm}^3$  ispitivane vode, dok voda ne postane neutralna. Na osnovu alkaliteta se kasnije izračuna tvrdoća vode, pa o tome svojstvu nije potrebno posebno govoriti.

Isto tako, količini otopljenog bikarbonata, odnosno alkaliteta odgovara vrlo mala količina slobodne ugljične kiseline, koja jednakomjerno raste ili pada s promjenom alkaliteta, pa je stoga za našu svrhu dovoljno znati alkalitet, na osnovu čega uz poznatu temperaturu možemo utvrditi taložni potencijal dotične vode.

Alkalitet u istraživanim rijekama prikazan je na sl. 5.

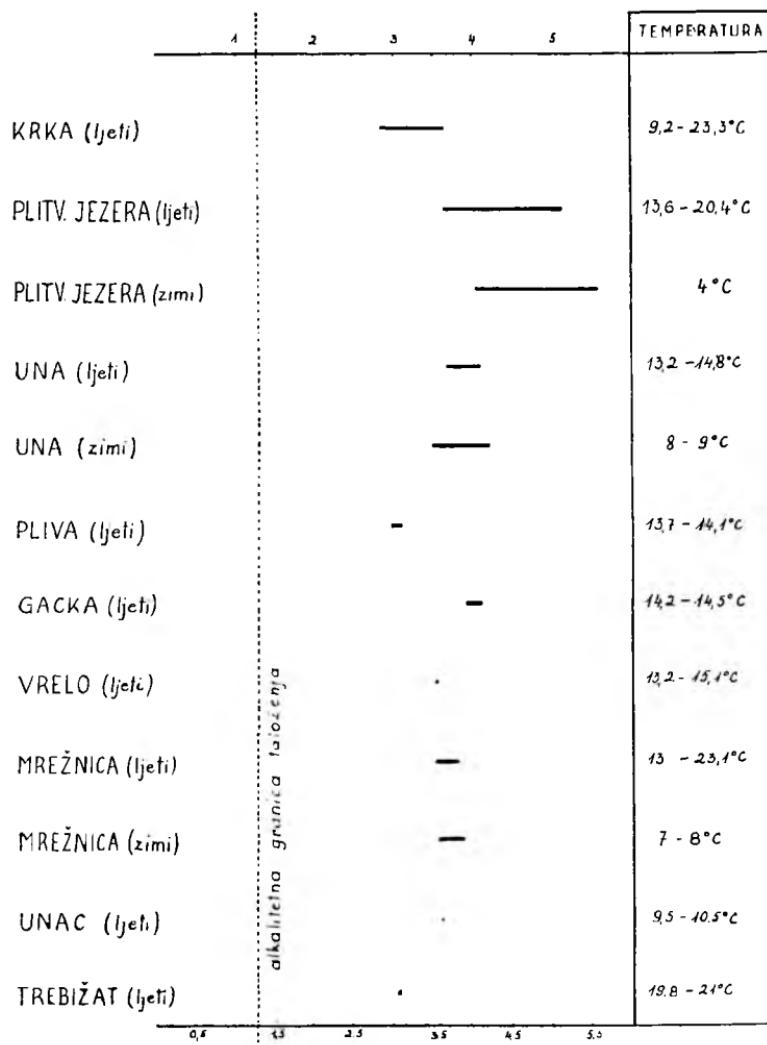
Prema tome, sve istraživane vode možemo smatrati jako tvrdim vodama, jer su sve iznad granice taloženja, tj. iznad alkaliteta od 1,3. Međutim, sve nemaju jednakovoljnu temperaturu (vidi sl. 5). Čak štaviše, neke nemaju povoljniju temperaturu za taloženje ni u ljetno doba, a za vrijeme zime vladaju u svima vrlo nepovoljne temperaturne prilike za odvijanje tog procesa. Zanimljivo je i to, da se zimi alkalitet nešto poveća, ali se zbog niske temperature vode u to doba ne može taložiti sedra, ili se taloži vrlo malo.

Nadalje možemo uočiti razliku između rijeka s velikim i razvijenim slapovima i rijeka u kojima su sedrene tvorevine slabije razvijene. Vidimo da prve (Plitvička jezera, Krka i dr.) imaju relativno velike razlike u alkalitetu, dok su kod drugih razlike manje.

S tim u vezi postavlja se pitanje, da li postoji pravilnost u promjeni alkaliteta u nizvodnom smjeru rijeke. U obzir možemo uzeti samo rijeke, koje u dužem toku imaju više slapova, pa ćemo stoga moći vršiti usporedbu samo na slapovima Krke, Plitvičkih jezera i Une, što je prikazano na sl. 6.

Iz grafičkog prikaza na sl. 6. o promjeni alkaliteta duž riječnog toka možemo razlikovati ponovno dva tipa rijeka. Na Krki i Plitvičkim jezerima je vidljivo postepeno opadanje alkaliteta od izvora prema ušću, što je razumljivo, jer se taloženjem sedre postepeno u vodi smanjuje količina otopljenog kalcijeva bikarbonata. Mala skretanja od toga pravila mogli smo opaziti na mjestima gdje u rijeke utječe druga voda (Roški slap i Miljacka na Krki zbog podzemnih izvora, na Sastavcima Plitvičkih jezera zbog primanja vode iz Plitvičkog slapa, koja se na početku Korane miješa s vodom iz normalnog pravca).

Gore iznesenu pravilnost opadanja alkaliteta od izvora prema ušću ne bismo mogli primijeniti na rijeku Unu, jer se vrijednosti alkaliteta u toj riječi jako mijenjaju. Uzroke takvog stanja treba tražiti, s jedne strane, u nepovoljnim temperaturnim prilikama koje uvjetuju da se iz vode gubi relativno malo bikarbonata, a i ono što se izgubi nadoknade, a katkada i dodaju u suvišku, mnogobrojni potočići koji utječu u rijeku duž njezina toka. To pokazuju mjerena alkaliteta iznad i ispod ušća pritoka kao i u samom pritoku. Npr. u Uni kod Martin Broda, iznad ušća, alkalitet



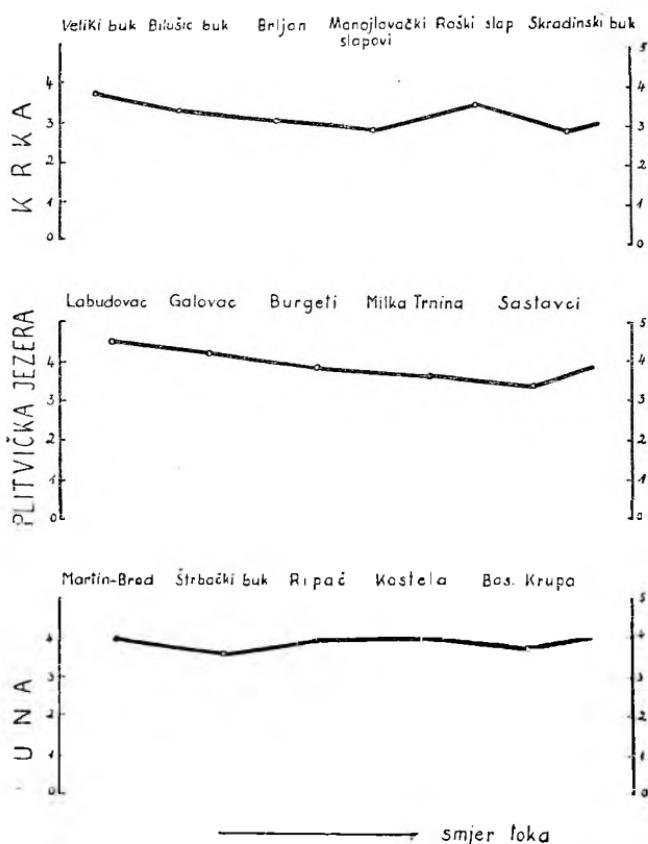
Sl. 5. Alkalitet u pojedinim rijekama

Abb. 5. Die Alkalität in einzelnen Flüssen; ..... die Alkalitätsgrenze der Ablagerung

je iznosio u ljetno doba 3,2, ispod ušća 3,3, a voda pritoka Unca imala je alkalitet 3,5. Očito je da povećanje alkaliteta ispod ušća dolazi od znatno većega alkaliteta u pritoku.

Treba također napomenuti da osim kalcijeva bikarbonata ima u vapnenačkim vodama i nešto Mg bikarbonata, koji također ulazi u reakciju kod određivanja alkaliteta. Međutim, kao što su pokazale analize, njegova je količina vrlo mala tako da ga možemo i zanemariti. Ali je, s druge strane, isto tako vrlo vjerojatno da se i Mg bikarbonat cijepa i izazivlje taloženje magnezijeva karbonata zajedno sa Ca karbonatom. To pokazuju neke novije analize fosilne sedre, koja vrlo često ima karakter dolomita ( $\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$ ). Najvjerojatnije je taj dolomit primarnog postanka, i nije mogao nastati samo prekristalizacijom sedre.

Sav kalcijev karbonat, koji se izluči iz vode, zadržavaju tada organizmi svojim tijelom i na taj način sprečavaju da ga voda ne odnese.



Sl. 6. Promjena alkaliteta u nizvodnom toku nekih rijeka

Abb. 6. Die Alkalitätänderungen in flussabwärts Richtung einzelner Flüsse; — die Richtung des Flusslaufes

Organizmi djeluju kao neka vrst filtara za istaloženi karbonat na staništima toga tipa, a jer je njihov rast uvek brži nego taloženje sedre, što osobito vrijedi za biljke, oni se zadržavaju na slapovima i na taj način sudjeluju u njihovoj izgradnji. Asimilatorična djelatnost biljaka, koja se ranije u tom procesu naročito naglašava, u stvari je neznatna.

Tvrdoča i alkalitet vode ovisni su o količini slobodne ugljične kiseline, pa se iz toga može zaključiti da se mijenjanjem količine slobodne ugljične kiseline mijenjaju spomenuta svojstva vode. Količina slobodne ugljične kiseline je vrlo varijabilan ekološki faktor, kako su pokazala naša mjerenja. Njezina se količina mijenja u toku 24 sata, pa su se u vezi s time moglo ustanoviti i dnevne oscilacije u kemijskom sastavu vode, odnosno u količini otopljenog bikarbonata. Isto je tako promjena količine otopljenog ugljične kiseline u vodi u nizvodnom smjeru praćena s opadanjem alkaliteta, odnosno otopljenih bikarbonata. Treba ovdje napomenuti da je izmjerena količina otopljene slobodne ugljične kiseline u vodi vrlo malena. Npr. za 0,595 g/l u vodi otopljenog kalcijeva bikarbonata odgovara 0,029 g/l slobodne ugljične kiseline u vodi.

Po količini kisika otopljenog u vodi istraživani biotopi pripadaju polioksitipskim vodama. Količina kisika u njima kreće se od oko 3,5 ccm do oko 9 ccm/l. Mjerenjima je ustanovljeno da postoje dnevne oscilacije u količini kisika otopljenog u vodi. Naime, količina kisika u vodi počinje rasti ujutro i postiže maksimum kratko vrijeme poslije podne. Nakon toga ona se snizuje prema minimumu, što treba dovesti u vezu s površinom temperaturom vode. Zbog povoljnih prilika u pogledu kisika, istraživane vode prvenstveno će naseljavati makrostenoeksibiontski organizmi, kao što su npr. ličinke vodencvjetova, tulara i nekih dvokrilaca te razne higrofilne mahovine.

### 3. Biološki faktori

Promatrajući životne zajednice na sedrenim slapovima, možemo utvrditi da se razlikuju od životnih zajednica na ostalim biotopima najviše po tome što se mnogo brže razvijaju. Takvu dinamičnost u razvoju životnih zajednica može se rijetko naći u ostalim biotopima. Ta brzina razvoja uvjetovana je neprestanim rastom sedrenih tvorevin, čime se stalno mijenjaju uvjeti života. Taj razvoj nije uvek jednomjeran i jednolik, nego teče katkad brže, katkad polaganije, a može biti i prekinut, pa čak i regresivan. Kakav će razvoj imati životne zajednice zavisi najviše od hidroloških uvjeta u rijeci.

Najprimitivniji oblici životne zajednice na sedrenim slapovima javljaju se u onim rijekama, u kojima postoji povoljna brzina, temperatura, kisik i alkalitet. Na podvodnim plićim mjestima može mjestimično doći do prozračivanja vode iz raznih uzroka. To može biti prouzročeno prirodnim padom rijeke, ili je pak u poprečnom profilu riječnoga toka nekada nastala tektonska stepenica. I različita priroda dna korita rijeke uslovjava različitu brzinu toka vode, a u vezi s time i njeno prozračivanje. Na svim takvim mjestima postoje uvjeti za nešto jače taloženje kalcijeva karbonata i za naseljavanje nekih biljaka i životinja. Najprije

su to čisto vodene biljke, hidrofiti, kao što su neke alge, prvenstveno neke cijanoficeje, npr. *Phormidium favosum*. Uz cijanoficeje česte su na tim staništima i dijatomeje. Svojim prisustvom i sve jačim zadržavanjem sedre na tim mjestima postepeno rastu sedrene naslage, koje nastanjuju i druge biljke, prvenstveno mahovine, kao što su *Pellia fabbroniana*, *Aneura pinguis*, *Didymodon tophaceus*, *Haplozia riparia var. rivularis*. Zajedno s mahovinama na tim staništima susrećemo i mnogobrojne životinske vrste iz skupina *Ephemeraida*, *Trichoptera*, *Amphipoda* i dr., koje pripadaju reikofilnom tipu. Kako su to redovito jako osvjetljena mjesta, ubrzo se u vrlo velikim množinama naseli mahovina *Cinclidotus aquaticus*, koja još jače ubrzava rast sedrenih tvorevina. U vrijeme kad ta mahovina još nije jako kalcificirana nađene su između njezinih busenova životinske vrste *Plectus cirratus*, *Enchytraeoides arenarius*, *Eiseniella tetraedra*, *Rhyacodrilus coccinus*, različite vrste amfipodnih rakova, npr. *Rivulogammarus balcanicus konjicensis*, *Fontogammarus dalmatinus krkensis*, *Ostiogammarus pungens*, i mnoge druge životinje. Može se dogoditi da takva zajednica raste pod uvjetima slabog osvjetljenja, te se tada na tim mjestima umjesto tih mahovina nasele neke druge, naročito *Bryum ventricosum* i *Cratoneurum commutatum*, kao što je to slučaj na Plitvičkim jezerima. Od životinja među tom mahovinskom vegetacijom mogu se naći nematodne vrste *Actinolaimus macrolaimus*, *Acrobeles emarginatus* i dr., oligohetne vrste *Pachydrilus lineatus*, *Eophyla oculata* i dr., amfipod *Rivulogammarus konjicensis pančići*, hidrakarne *Aturus crinitus*, *Pseudotorrenticola rhynchota* i dr., više vrsta ličinaka *Ephemeraida*, *Odonata*, *Plecoptera*, *Trichoptera* i *Diptera*. Svojim snažnim kandžama vezan je uz ove mahovine i kornjaš *Riolus nitens*.

Ipak se najčešće dešava da se te prve životne zajednice na sedrenim slapovima razvijaju pod uvjetima jakog osvjetljenja. U tom slučaju, nakon što su sedrene tvorevine toliko izrasle da prave male slapove, one dobivaju još jednog važnog člana. To je mahovina *Platyhypnidium rusciforme*, koja se masovno razvija na mjestima jakog rasprskavanja vode i koju zbog velikih količina kisika naseljavaju mnogobrojne ličinke vodenycjetova, tulara i dvokrilaca.

S rastom barijerice pojavljuju se nova staništa, koja stvaraju mogućnost za razvoj još jedne životne zajednice. Naime, ispod sedrenih brada nastaju jako zasjenjena staništa koja su nastanjena ekstremno oligofotnim biljkama, kao što su mahovine *Fissidens crassipes* i *Eucladium* vrste. Ta vegetacija, međutim, dalje izgrađuje sedrene slapove pod uvjetima jakog osvjetljenja pa nastaju novi oblici sedrenih tvorevina. Barijerica izraste u barijeru visoku i do 20 m, koja s donje strane nije slobodna, nego redovito stvara čunjastu izbočinu, tzv. sedreni čunj. Na takvim čunjevima, čiju osnovicu daju ponovo mahovine, razvija se karakteristična zajednica. Biljke ovdje čine tzv. »mozaik vegetaciju«, koju sačinjavaju redovito mahovine *Cinclidotus aquaticus*, *Plahypnidium rusciforme*, a znatno rijđe *Cratoneurum commutatum* i alga *Vaucheria*. U ovoj životnoj zajednici našli smo nematodne vrste *Monchystera filiformis*, ponovo amfрачица *Rivulogammarus balcanicus konjicensis*, ličinke plekoptera

*Leuctra hyppopus* i *Capnia vidua*, ličinke trihoptera *Hydropsyche* sp. i *Psychomyia* sp. i dr. Mozaička struktura na tim mjestima uvjetovana je nejednolikim prelijevanjem vode preko sedrenih čunjeva. Takve slapove dosta često prati i trava *Agrostis verticillata* na kojoj su gotovo redovito nađene vrste roda *Simulium* i *Wilhelmia*. Međutim, na tako velikoj sedrenoj barijeri stvaraju se vrlo brzo i uvjeti za rast višega bilja, koje postepeno može pokriti površinske dijelove barijere. Na taj način površina barijera postaje zasjenjena i zbog toga nestanu s njihovih površina biljke svjetla, a mjesto njih se razvijaju u velikim masama biljke sjene, naročito *Cratoneurum commutatum*, koji daje ton toj površinskoj vegetaciji. *Cratoneurum* vegetacija stvara opet vrlo povoljne uvjete za život raznih životinja, koje u vrlo velikom broju vrsta naseljuju staništa takvog tipa.

Na zasjenjenim staništima nema toliko velikih skokova ni diferencijacija u sastavu životnih zajednica. Tamo nalazimo gotovo iste zajednice na mlađim sedrenim tvorevinama kao i na već izraslim barijerama. Svuda na površini prevladava *Cratoneurum* vegetacija sa svojim brojnim pratiocima iz biljnog i životinjskog svijeta. Tu se, međutim, ne razvijaju sedreni čunjevi, nego nastaju velike barijere s velikim bradama, konzolama i zastorima, a ispod njih stvaraju se gotovo redovito vrlo prostrane spilje i poluspilje. Čak i u ta staništa, naročito ispod brada, zalazi *Cratoneurum commutatum*, a na tamnjim mjestima prevladava *Eucladium verticillatum*. Od životinja susrećemo na tim staništima uglavnom spiljske životinje.

Uslijed promijenjenih hidroloških uvjeta na rijeci, može se dogoditi da se velike sedrene barijere sa zasjenjenim staništima probiju. U tom slučaju u rijeci se pojave novi uvjeti sa staništima s mnogo svjetla, pa tada biljke sjene moraju ustupiti mjesto biljkama svjetla, koje ponovo izgrađuju i životne zajednice i iznova sedrene barijere. Primjera za to imamo u našim rijeckama mnogo, a kao najkarakterističniji primjer spominjemo slapove na rijeci Plivi kod Jajca.

Na kraju možemo reći da su životne zajednice na sedrenim slapovima podvrgnute vrlo velikim promjenama, koje uglavnom uzrokuju biljke, a samo djelomično životinje.

#### 4. Glavne značajke života na sedrenim slapovima

Na osnovu analize ekoloških faktora na staništima sedrenih slapova možemo konstatirati da su ovdje uvjeti života znatno drugačiji, nego na drugim vodenim biotopima i da predstavljaju u tom pogledu jedno specifično područje. Za većinu organizama u tim biotopima voda predstavlja primarnu ekološku sredinu. To, međutim, više vrijedi za životinje nego za biljke, koje naseljuju uglavnom mjesta s jakim rasprskavanjem vode, pa su zbog toga više higrofili nego hidrofili.

Temperatura vode djeluje na sedrenim slapovima s jedne strane kao ograničavajući faktor u rasporedu i sastavu biocenoza, a s druge strane je važan činilac pri taloženju sedre, gdje je sudjelovanje organizama vrlo značajno. Ustanovili smo da se organizmi najbolje razvijaju kod temperature od oko 20°, a da je najpovoljnija temperatura za sedrotvornu

vegetaciju, kao i za životinjski svijet koji je uz nju vezan, između 15 i 20°C.

U odnosu na svjetlo ustanovili smo dva glavna tipa slapova. Jako osvijetljeni slapovi imaju sedrotvornu vegetaciju koja ne izgrađuje intenzivno sedrene tvorevine, a zasjenjeni slapovi daju optimalnije uvjete za razvoj sedrotvorne vegetacije. Životinjski svijet je mnogobrojniji i raznovrsniji na staništima s jačim osvjetljenjem, jer su na takvim mjestima taložni procesi kao i kalcificiranje mahovine puno slabiji, a to bolje odgovara održanju životinjskog svijeta na tim mjestima. Osvjetljenost slapova lako je dovesti u vezu s njihovim postankom. Oni su naseljeni s nižom vegetacijom svjetla, a stariji su slapovi natkriveni s višom vegetacijom, pa se na njihovoj površini razvijaju biljke sjene.

Slapovi su staništa na kojima se voda uslijed strujanja jako rasprskava. To rasprskavanje proizvodi povećanje količine zraka u vodi, pa zbog toga takva područja naseljuju prvenstveno organizmi, čije su potrebe za kisikom vrlo velike. Ta područja s obzirom na ovaj ekološki faktor naseljuju prvenstveno makrostenooksibionti. Broj vrsta organizama u vodi s brzinom većom od 1,5 m/sek opada, pa smo na brzini od preko 3 m/sek našli samo nekoliko vrsta. Tu na prvom mjestu treba spomenuti algu *Oocardium stratum* koja je naročito bujno razvijena na slapovima rijeke Gacke. Od životinjskih vrsta smo na tim brzinama vode našli coleoptera *Riolus nitens*.

Organizmi u tim staništima žive u sredini s relativno visokim alkalitetom koji varira od 2,8 do 5,2. Te vrijednosti alkaliteta su, s jedne strane, značajne zbog taloženja sedre jer se nalaze iznad granične vrijednosti taloženja, a, s druge strane, utječu na razvoj organizama, koji svojim tijelom zadržavaju izlučeni kalcijev karbonat iz vode i na taj način sprečavaju da ga voda ne odnese.

Životne zajednice na sedrenim slapovima podvrgnute su vrlo velikim promjenama, pa takvu dinamičnost u njihovu razvoju možemo rijetko naći u drugim biotopima. Razvoj životnih zajednica u biotopima takove vrste uvjetovan je sporijim ili bržim rastom sedrenih tvorevina, što prouzrokuje mijenjanje uvjeta života na staništima, a time i formiranje novih zajednica. Najprimitivnije zajednice nalazimo na podvodnim plićim mjestima naših krških rijeka, i to na mjestima jačeg ili slabijeg prozračivanja, koje može biti uzrokovano na različite načine. Kasnije taj razvoj ide najprije u pravcu stvaranja životnih zajednica osvijetljenih staništa, koja svoj najviši stepen u razvoju postižu razvojem više vegetacije, a ona pak uvjetuje razvoj zasjenjenih staništa s posebnim životnim zajednicama.

## 5. Kratak sadržaj

Ekološki uvjeti na staništima sedrenih slapova znatno se razlikuju od ekoloških uvjeta u ostalim slatkim vodama. Zbog specifičnosti životnih uvjeta u biotopima takve vrste, životne zajednice su izgrađene od određenih biljnih i životinjskih vrsta, koje su prilagođene na te specifične životne uvjete. Od ekoloških faktora ispitali smo fizičko-kemijske i bio-

loške uvjete žvota. Fizička svojstva vode, kao što su temperatura i brzina, i kemijska svojstva, kao što su alkalitet, količina kisika i slobodne ugljične kiseline, ispitivani su u odnosu na žive organizme.

Temperatura je jedan od značajnijih faktora u našim krškim vodama, jer voda s temperaturom preko  $14^{\circ}\text{C}$ , pri povoljnom alkalitetu, omogućuje taloženje sedre i time stvara posebne životne zajednice. U ljetno doba izmjerene su temperature vode od oko 9 do  $23^{\circ}\text{C}$ , ali su pretežno bile u vijek iznad temperaturne granice taloženja karbonata. U zimskim mjesecima temperature vode bile su pretežno nepovoljne za taložne procese sedre.

U odnosu na svjetlo ustanovili smo dvije vrste staništa na površinskim dijelovima slapova. Jako osvijetljeni slapovi, koji su se nalazili na nižem stupnju razvoja, bili su naseljeni životnim zajednicama svjetla, a slabije osvijetljeni slapovi imali su optimalnije uvjete za razvoj sedrotvorne vegetacije i na njima je bila razvijena posebna vegetacija, uglavnom jako kalcificirana, što nije pružalo povoljne uvjete za jači razvoj životinjskog svijeta.

Brzine vode su se kretale između 0,5 do 3,5 m/sek. Samo na pojedinim mjestima ustanovljene su veće brzine vode. Najpovoljnija brzina za razvoj organizama koji nastanjuju ova staništa je između 0,5 i 1,5 m/sek.

Alkalitet u svim istraživanim vodama iznosi između 2,8 i 5,2, što je vrlo povoljno za odvijanje taložnih procesa. Konstatirano je da vrijednost alkaliteta opada u nizvodnom pravcu, što se dovodi u vezu s gubitkom karbonata u procesu taloženja. Iznimku u tom pogledu čine rijeke, koje u čitavom svom toku primaju druge vode više alkalitetne vrijednosti, ili u kojima zbog nepovoljnih temperaturnih prilika ne nastaje proces taloženja.

Istraživane vode su polioksitipskog karaktera, jer se količina kisika u njima kreće od oko 3,5 do 9 ccm/l.

Životne zajednice na sedrenim slapovima pokazuju veliku dinamičnost u razvoju. Najprimitivniji oblici životnih zajednica su hidrofiti, npr. alge, uglavnom neke cijanoficeje. Uz njih na takvim staništima često nalazimo i dijatomeje. Zbog prozračivanja na tim se mjestima taloži sve više sedre, koju te biljke zadržavaju i na taj način omogućuju rast sedrenih nasлага. Kako su to redovito jako osvijetljena mjesta, na njih se ubrzo u vrlo velikim množinama naseli mahovina *Cinclidotus aquaticus*, koja još jače ubrzava rast sedrenih tvorevina. Jačim rastom barijerice pojavljuju se nova staništa, i to najprije ispod sedrenih brada, gdje nastaju jako zasjenjena staništa, u kojima se razvijaju biljke oligofotnog tipa. Na površinskom pak dijelu razvija se postepeno viša vegetacija, koja stvara zasjenjena staništa, gdje se razvija i posebna sedrotvorna vegetacija sjene. Taj razvoj vegetacije prate mnogobrojne životinjske vrste iz skupina *Ephemera*, *Trichoptera*, *Amphipoda* i dr.

Na kraju su date glavne značajke života na sedrenim slapovima, u kojima je ponovo istaknuto pod kakvim fizičko-kemijskim i biološkim uvjetima žive organizmi na tim staništima.

## LITERATURA

- Bujarunas M., 1921: Les touffes calcaires contemporains des environs de Staupol. — Acta inst. agronom. Staupol, 2.
- Cohn F., 1864: Über die Entstehung des Travertin in den Wasserfällen von Tivoli. — Neues Jahrb. f. Min. usw. Stuttgart.
- Filipović D., 1954: Ispitivanja živoga svijeta voda Srbije — I. Prilog poznavanju naselja planinskog potoka Katušnice (Zap. Srbija). — Inst. za ekologiju i biogeografiju. Zbornik rada. 5, 1—18.
- Filipović D., 1957: Limnološka i biogeografska problematika malih tekućica u Jugoslaviji. — Biološki institut NR Srbije, Zbornik rada. 1, 3—16.
- Gessner F., 1955: Hydrobotanik, Berlin.
- Kostić Lj., 1957: Prinos poznavanju biocenoza potoka Lipovačke gradne i Gračanskog. — Hrv. prir. društvo, Biološki glasnik. 1, 125—144.
- Matoničkin I., 1957: Ekološko-faunistička istraživanja slapova i brzica srednje Hrvatske i zapadne Bosne. — Habilitacijski rad. 1—90.
- Matoničkin I., 1959: Trihopterska fauna i njen odnos prema brzini vode na sedrenim slapovima i njenim pripadnim brzicama. — Biološki glasnik 12, 97—104.
- Matoničkin I. i Pavletić Z., 1959: Životne zajednice na sedrenim slapovima rijeke Une i u brzicama pritoke Unca. — Acta Musei mac. sc. nat. 6, 76—99.
- Matoničkin I. i Pavletić Z., 1960: Građa za upoznavanje životnih zajednica u rječici Vrelo kod Dubrovnika. — Acta Bot. Croatica 18/19, 167—176.
- Matoničkin I. i Pavletić Z., 1961: Biocenološki odnosi slapa Kravice na rijeci Trebižatu u Hercegovini. — Acta Biol. JAZU (u štampi).
- Matoničkin I. i Pavletić Z., 1959: Prilog poznavanju biocenoza na sedrenim naslagama rijeke Plive u Bosni. — Arhiv bioloških nauka. 1-4, 1—12.
- Ohle W., 1937: Kalksystematik unserer Binnengewässer und der Kalkgehalt Rügener Bäche. — Geol. der Meere und Binnengewässern. 1, 291—316.
- Pavletić Z., 1956: Ekologija briofita na slapovima rijeke Krke s posebnim osvrtom na taloženje sedre. — Doktorska disertacija. 1—200.
- Pavletić Z., 1957: Prilozi poznavanju ekologije briofita na slapovima rijeke Krke u Dalmaciji. — Rad JAZU, 312, 95—137.
- Pavletić Z., 1960: Sedreni slapovi na rijeci Krki i njihov postanak. — Krš Jugoslavije 2, 71—98.
- Pavletić Z., 1958: Ekološke karakteristike staništa na sedrenim slapovima s načititim obzirom na briofitsku vegetaciju. — Habilitacijski rad, 1—60.
- Pavletić Z.: Vidi Matoničkin I.
- Pevalek I., 1925: Oblici fitogenih inkrustacija i sedre na Plitvičkim jezerima i njihovo geološko znamenje. — Sep. otisak iz Spomenice u počast prof. dra Gorjanović-Krambergera.
- Pevalek I., 1938: Biodinamika Plitvičkih jezera i njena zaštita. — Zaštita prirode, Zagreb.
- Reichardt H. W., 1860: Über das Alter der Laubmoose. — Ein Probenvortrag gehalten zum Behufe der Habilitation als Privatdozent für Morphologie und Systematik der Sporenplantzen. — Verh. Zool.-bot. Ges. in Wien, 10, Abhandl.
- Shelford V. E. i Eddy S., 1936: Methoden zur Untersuchung von Flusslebensgemeinschaften. — Abderhalden: Handbuch der biol. Arbeitsmet., Abt. 9, Teil 2, Hälften 2, Berlin.
- Thienemann A., 1926: Die Binnengewässern Mitteleuropas. — Die Binnengewässern, Stuttgart.
- Thienemann A., 1925: Die Untersuchung bestimmter Gewässer. — Abderhalden: Handbuch, Abt. 9, Teil 2, Hälften 1.
- Wallner J., 1936: Über die Beteiligung kalkablagernden Algen am Aufbau der Chironomidentuffe. — Beih. z. Bot. Zentralbl. Dresden, Bd. LIV, Abt. A.

## Z U S A M M E N F A S S U N G

### DIE LEBENSBEDINGUNGEN AN KALKTUFFWASSERFÄLLEN DER JUGOSLAWISCHEN KARSTGEWÄSSER

*Ivo Matoničkin und Zlatko Pavletić*

Die ökologischen Bedingungen an den Kalktuffwasserfällen unterscheiden sich bedeutend von jenen in anderen Binnengewässern. Infolge besonderer in solchen Biotopen herrschenden Lebensbedingungen bestehen hier die Lebensgemeinschaften aus bestimmten Pflanzen und Tierarten, die an diese spezifischen Lebensbedingungen angepasst sind. Von ökologischen Faktoren haben wir die physikalischen Eigenschaften des Wassers, wie die Temperaturen und die Wassergeschwindigkeit, und von den chemischen die Alkalität, sowie die Sauerstoff- und freie CO<sub>2</sub>-Menge untersucht.

Die Temperatur kann wahrhaftig als eine der bedeutendsten Faktoren in den jugoslawischen Karstgewässern angesehen werden, denn die Wassertemperatur über 14° C bei Vorhandensein einer günstigen Alkalität ermöglicht die Kalktuffablagerung und damit auch das Auftreten der dortselbst einzigartigen Lebensgemeinschaften. Während der Sommerzeit wurden Wassertemperaturen zwischen 9°—23° C gemessen die durchgehends oberhalb der Temperaturrengrenze der Karbonatenablagerung liegen. Im Winter hingegen waren die Wassertemperaturen für den Kalktuffablagerungsvorgang im allgemeinen ungünstig.

Im Verhältnis zum Licht haben wir an der Wasserfallobерfläche zwei verschiedene Standorte festgestellt. Die stark belichteten Wasserfälle, die an einer niederen Entwicklungsstufe sind, wurden von Lebensgemeinschaften der belichteten Standorte besiedelt. Die schwächer belichteten Wasserfälle weisen dagegen bessere Bedingungen für die Entwicklung der kalktuffbildenden Vegetation auf. An diesen Wasserfällen entwickelt sich eine eigenartige, hauptsächlich sehr kalzinierende Vegetation, die für ein stärkeres Gedeihen der Tierwelt ungünstig ist.

Die Wassergeschwindigkeit liegt zwischen 0,5 und 3,5 m/Sek. An einzelnen Orten wurden aber auch grössere Wassergeschwindigkeiten festgestellt. Der für die Organismenentwicklung günstigste Wasserstrom ist an diesen Standorten zwischen 0,5—1,5 m/Sek.

Die Alkalität beträgt an sämtlichen untersuchten Standorten zwischen 2,8 und 5,2, was für den Kalktuffablagerungsvorgang durchaus ungünstig ist. Es wurde festgestellt, dass die Alkalität flussabwärts infolge des Karbonatverlustes während des Ablagerungsvorganges abnimmt. Eine Ausnahme sind jene Flüsse, die während ihres ganzen Laufes andere Nebenströme mit höherer Alkalität aufnehmen, oder wo infolge ungünstiger Temperaturbedingungen überhaupt keine Ablagerungsvorgänge eintreten.

Die untersuchten Gewässer sind polyoksitypisch, da die Sauerstoffmenge hierselbst von 3,5 bis 9 ccm/l beträgt.

Was die Lebensgemeinschaften an den Kalktuffwasserfällen anbetrifft zeigen diese in ihrer Entwicklung eine überaus grosse Veränderlichkeit. Die primitivsten Glieder der Lebensgemeinschaften sind die Hydrophyten, z.B. die Algen, meistens gewisse Spaltalgen. Neben diesen haben wir an solchen Standorten oft auch Kieselalgen vorgefunden. Wegen der Durchlüftung an diesen Orten zeigt sich eine wachsende Ausscheidung des Kalktuffes. Diese halten indes die genannten Pflanzen auf und ermöglichen dadurch eine Anhäufung der Kalktuffablagerung. Da dies regelmässig sehr belichtete Orte sind, besiedelt sich an diesen Stellen alsbald eine grosse Menge des Laubmooses *Cinclidotus aquaticus*, was indes eine noch beschleunigtere Kalktuffablagerung zum Folge hat. Durch stärkeren Wuchs der kleinen Barrieren entstehen neue Standorte, u. zw. unter den Kalktuffbärtchen. Diese Standorte sind sehr schattig weshalb sich hier oligofotische Pflanzen ansiedeln. An Teilen der Oberfläche entwickelt sich allmählich eine höhere Vegetation, die neue schattige Standorte macht, wo sich sodann auch eine besondere kalktuffbildende Schattenvegetation entwickelt. Diese Entwicklung der Vegetation erfolgt gleichzeitig auch durch Ansiedlung einer grösseren Menge von Tieren, wie Amphipoden, Ephemeriden, Trichopteren, Plekopteren u. a. m.

Abschliessend wird die grundlegende Lebenseigentümlichkeit an Kalktuffwasserfällen dargestellt, und nochmals hervorgehoben welchen physikalisch-chemischen und biologischen Bedingungen an diesen Standorten die Organismen leben.