

Glivna kolonizacija korenin različnih rastlinskih vrst

Nataša Dolinar, Nina Šraj, Paula Pongrac, Marjana Regvar, Alenka Gaberščik

Uvod

Večina rastlinskih vrst ima glivne simbionte, ki vplivajo na sposobnost preživetja in evolucijo rastlin (Rodriguez in sod., 2009), kar je posebno pomembno v stresnih razmerah. V preteklosti glivni kolonizaciji rastlin v mokriščih niso pripisovali posebnega pomena, v nekaterih mokriščih je celo niso opazili (Thormann in sod., 1999) ali pa so označili nekatere mokriščne vrste, npr. iz rodu šašev, kot nemikorizne (Muthukumar in sod., 2004). Danes vemo, da so rastline v mokriščih kolonizirane tako z glivnimi endofiti (Weishampel in Bedford, 2006) kot tudi z arbuskularno-mikoriznimi glivami (angl. *arbuscular mycorrhizal fungi* – AMF) (Bohrer in sod., 2004; Dolinar in sod., 2016; Ipsilantis in Sylvia, 2007; Šraj-Kržič in sod., 2006), čeprav se večina raziskovalcev osredotoča na arbuskularno mikorizo (AM). Prvotne rastlinske vrste so se ob prehodu na kopno morale soočiti z rednim izsuševanjem, pomanjkanjem hranil in intenzivnim UV sevanjem. Vzajemne povezave med AMF in jetrnjaki, so predstavljale pomembno prednost pri prehodu rastlinskih prednikov na kopno (Rich in sod., 2021). Na Cerkniškem jezeru, kjer so razmere za rastline pogosto nepredvidljive, so potekale raziskave kolonizacije korenin različnih rastlinskih vrst z AMF in glivnimi endofiti (s temnimi-septiranimi endofiti; angl. *dark septate endophytes* – DSE) (Dolinar in sod., 2016; Šraj-Kržič in sod., 2006; Vengust in Gaberščik, 2018).

Endofiti so glive, ki naseljujejo rastline, ne da bi povzročali kakršnekoli vidne simptome obolevnosti (Brundrett, 2006). Najdemo jih v nadzemnih in podzemnih delih rastlin. V koreninah so najštevilnejši, saj so korenine ponor ogljika, zagotavljajo hranila tako rastlini kot simbiotom in so v tesnem stiku z okoljem, ki je poseljeno z najrazličnejšimi mikroorganizmi (Schulz, 2006). Pozitivni vplivi glivnih endofitov na rastline so različni: (1) inducirajo proizvodnjo obrambnih metabolitov proti patogenom (Friesen in sod., 2011; Wang in sod., 2022), (2) izločajo rastlinske hormone (Chen in sod., 2010), (3) mobilizirajo hranila iz rizosfere (območja, ki obdaja rastlinske korenine, kjer poteka interakcija med koreninami in talnimi mikroorganizmi) (Mandyam in sod., 2012) in (4) vplivajo na metabolizem rastline (Liu in sod., 2022) in mikoriznih gliv (Scervino in sod., 2009). Vse to lahko vodi v povečano odpornost na bolezni (Lou in sod., 2011), izboljšano rast rastline (Ernst in sod., 2003) ali povečano toleranco na abiotične strese (Khidir in sod., 2010). Med endofiti imajo pomembno vlogo DSE, filogenetsko nepovezana skupina askomicet, ki jih prepoznamo po debelih, temnih, septiranih inter- in intracelularnih hifah in mikrosklerocijih (MS) (Rodriguez in sod., 2009). MS so skupki okroglih celic z debelo steno, ki imajo vlogo zaščitnega organa ali vegetativnega razmnoževanja (Mandyam in Jumpponen, 2005; 2008). DSE se pojavljajo v koreninah in lahko podobno kot mikorizne glive, tvorijo mrežo hif v rizosferi, kar izboljša rastlinam dostop do vode in hranil (Liu in Wei, 2019). Z rastlinami tvorijo mutualistične povezave in niso patogeni, saj so bili vedno opaženi na zdravih koreninskih laskih. Pripisujejo jim zaščitno vlogo v stresnih razmerah (Jumpponen, 2001; Rodriguez in sod., 2009), zato so pogosti v skrajnih okoljih. Hife gliv DSE proizvajajo melanin v celičnih stenah, ki povečuje njihovo trdnost, povečuje odpornost rastlin na patogene in ščiti korenine pred dehidracijo (Jumpponen, 2001). Nedavno je bilo dokazano, da melanin z vezavo toksičnih kovin na hidroksilne skupine ščiti celovitost glivnih celičnih sten (Potisek in sod., 2021). DSE imajo manjše potrebe po rastlinskem ogljiku v primerjavi z mikoriznimi glivami, zaradi česar so manj obremenjujoči za gostiteljsko rastlino, ki raste v neugodnih okoljskih razmerah (Malicka in sod., 2022). Vse te prednosti

pa so ključnega pomena v stresnih razmerah presihajočih habitatov na Cerkniškem jezeru. Pri rastlinah v vodnem okolju o DSE poročajo le redki avtorji (npr. Miller in Bever, 1999; Dolinar in sod., 2016), zato izsledki raziskav na Cerkniškem jezeru prinašajo številne novosti. Kljub mnogim koristnim učinkom DSE pa njihove prisotnosti v koreninah večina raziskovalcev še ne prišteva med mikorizne vzajemne povezave.

AMF so predstavnice debela gliv Glomeromycota, ki so v simbiozi z več kot 90 % kopenskih rastlinskih vrst (Glick, 2020). Od endofitskih gliv se razlikujejo po treh poglavitnih lastnostih: (1) AMF tvorijo kratkožive razrasle strukture arbuskule, ki močno povečajo površino izmenjave med glivo in rastlino in tako omogočijo večjo učinkovitost izmenjave virov, (2) njihov razvoj je usklajen z razvojem rastline, ter (3) tako glivni kot tudi rastlinski partner imata prednosti zaradi izmenjave hranil (Brundrett, 2006). Mikorizne glive z obsežnim zunajkoreninskim micelijem vplivajo na vitalnost rastlin tako, da pozitivno vplivajo na kroženje makrohranil, saj mobilizirajo fosfor in dušik ter so pomemben ponor ogljika v tleh (Bonfante in Genre, 2010; Johnson in sod., 2015), obenem pa ščitijo rastlino pred mehanskimi vplivi in strupenimi kovinami (Pongrac in sod., 2007; Parniske, 2008). Ena najpomembnejših vlog AMF je povečana preskrba rastlin s fosforjem. Odzivi močvirskih rastlin kažejo, da imajo veliko koristi od AMF, tudi v poplavnih razmerah (Ramírez-Viga in sod., 2018). V mokriščih je dostopnost hranil, še posebej pa fosforja, odvisna od spleta številnih dejavnikov, ki lahko prikrijejo neposredne koristi simbioze z AMF. V kopenskih ekosistemih je kolonizacija z AMF pogosto manjša v tleh, kjer je na voljo obilo fosforja, kar so potrdile tudi raziskave na mokriščnih rastlinah (Stevens in Peterson, 1996). Povezava med fosforjem in kolonizacijo z AMF je celovitejša v anoksičnih tleh in mokriščih s spreminjajočo se ravni vode, saj prihaja do sprememb v mobilnosti in topnosti fosforja (Baldwin in sod., 2000). Na preskrbo s fosforjem vpliva tudi časovna usklajenost med potrebami rastlin po fosforju s količino fosforja v tleh, še posebej, če so v mokrišču zelo velike ali majhne koncentracije fosforja (Carvalho in sod., 2001). Mikorizne glive ugodno vplivajo tudi na razgradnjo saj lahko dušik privzemajo neposredno iz organskih snovi (Hodge in sod., 2001). Mnoge mokriščne rastline se na pomanjkanje kisika odzovejo z razvojem specializiranega prezračevalnega tkiva (aerenhima), skozi katerega prehaja kisik od poganjkov h koreninam. Prezračevalno tkivo omogoča prezračevanje korenin in njihove neposredne okolice (Björn in sod., 2022) in tako vpliva na dostopnost hranil ter izboljša razmere za rast in razvoj gliv. Glive lahko preživijo tudi v anoksičnih razmerah, v primeru če potrebujejo manj kisika ali če so zgoščene ob koreninah, od koder neposredno ali z difuzijo dobijo kisik (Miller in Bever, 1999).

Obseg kolonizacije z AMF je v obratnem sorazmerju z globino vode ali trajanjem poplav (Stevens in Peterson, 1996; Mendoza in sod., 2005; Dolinar in Gaberščik, 2010; Dolinar in sod., 2016). Število spor AMF se v poplavljenih tleh navadno ne zmanjša (Miller in Sharitz, 2000). Vpliv poplav je odvisen od stopnje kolonizacije pred poplavljanjem. V primeru, da je kolonizacija v koreninah pred poplavlami vzpostavljena, se glive lahko tudi ob poplavljanju ohranijo in širijo z rastočim koreninskim sistemom (Neto in sod., 2006). Potencial za kolonizacijo lahko naraste zaradi obsežnega zračnega tkiva v koreninah, ki omogoča oskrbo rizosfere s kisikom (Voesenek in sod., 2006), pa tudi zaradi prezračevanja tal zaradi presahnitve. Obseg struktur AMF pa se lahko zmanjša zaradi velikih vsebnosti fosforja ali velikega deleža organske snovi v tleh (Wigand in sod., 1998). Dostopnost kisika vpliva na morfologijo in gostoto posameznih struktur. Ipsilantis in Sylvia (2007) sta opazila zmanjšanje pogostosti svitkov, arbuskulov in veziklov zaradi poplavljanja pri vrsti *Panicum hemitomom* L., pri vrsti navadnem rogozu (*Typha latifolia* L.) pa so strukture AMF praktično izginile. Rod *Typha* je z obsežnim zračnim tkivom zelo učinkovit pri prezračevanju rizosfere, kar omogoča glivno kolonizacijo tudi pri vodnih primerkih, pri čemer naj bi večji zračni prostori omogočali razvoj arbuskulov in manjši razvoj svitkov (Nielsen in sod., 2004).

Presihanje na Cerkniškem jezeru omogoča učinkovito prezračevanje koreninskega sistema, kar ustvarja ugodnejše razmere tudi za epifitske in mikorizne glive.

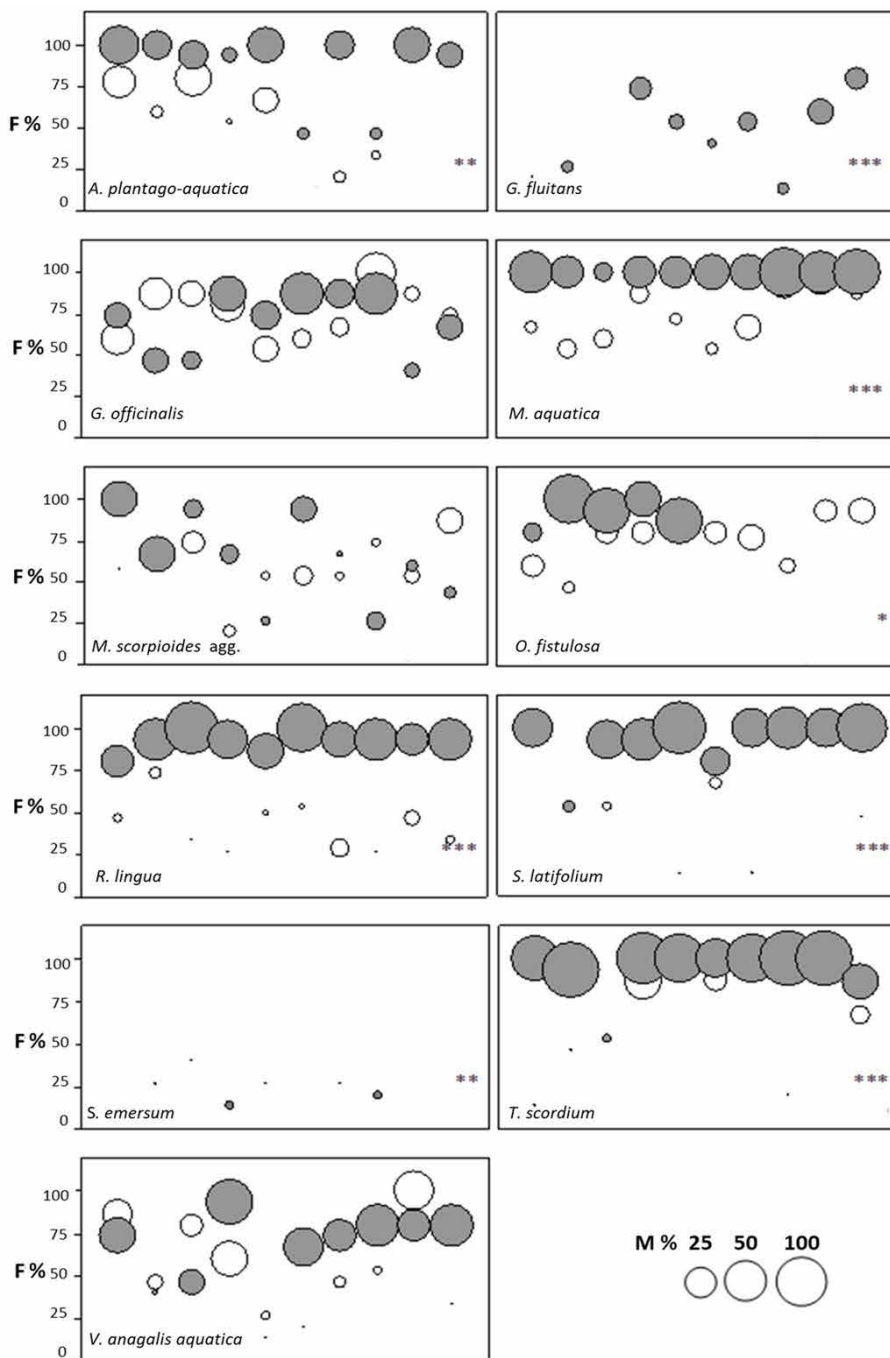
Rastline na Cerkniškem jezeru so zaradi sprememb vodostaja stalno izpostavljene motnjam, ki lahko poškodujejo prisotno vegetacijo (Dolinar in sod., 2016). Za novo naselitev motenega območja z rastlinami so potrebne učinkovite strategije rastlin. Asmelash in sod. (2016) so pokazali, da imajo AMF pomembno vlogo pri sukcesiji rastlinskih združb, saj povečujejo nadzemno in podzemno biotsko raznovrstnost, čeprav je njihov vpliv na primarno produktivnost lahko zanemarljiv. Spremembe vodne gladine vplivajo tudi na stopnjo mineralizacije in sproščanje hranil, kar so pokazale različne študije (Boulton in Brock, 1999). Tako je tudi na Cerkniškem jezeru, kjer je dostopnost hranil v sušnem obdobju majhna, medtem ko se v času poplavljenosti poveča (Urbanc-Berčič in Gaberščik, 2004). Medsebojni vpliv med razpoložljivostjo vode in hranil je zato lahko ključen pri vzpostavitvi simbioze z AMF pri nekaterih rastlinskih vrstah (Cornwell in sod., 2001).

Cerkniško jezero z vidika glivne kolonizacije predstavlja modelni sistem za proučevanje vpliva sprememb količine vode na rastišču. Posebno zanimive so amfibijske rastline, ki lahko uspevajo v vodi in na kopnem. V letih 2005 in 2006 so potekale raziskave prisotnosti AMF in DSE pri kopenskih in vodnih primerkih amfibijskih vrst trpotčasti porečnik (*Alisma plantago-aquatica* L.), vodna meta (*Mentha aquatica* L.), močvirska spominčica (*Myosotis scorpioides* (L.) agg.), plavajoča sladika (*Glyceria fluitans* (L.) R.Br.), navadna božja milost (*Gratiola officinalis* L.), velika zlatica (*Ranunculus lingua* L.) česnov vrednik (*Teucrium scordium* L.), širokolistna koščica (*Sium latifolium* L.), navadni sovec (*Oenanthe fistulosa* L.), enostavni ježek (*Sparganium emersum* Rehmann) in vodni jetičnik (*Veronica anagallis-aquatica* L.) nabranih na območju Rešeta in v pritokih jezera (Kržič, 2007). V letih 2008 in 2009 pa so bile izvedene raziskave glivne kolonizacije korenin rastlinskih vrst na hidrološkem gradientu jezera (Dolinar, 2013). Raziskave so vključevale kolonizacijo korenin navadnega trsta (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (tako z AM, kot tudi z DSE) skozi rastno sezono, na lokacijah Dujice, Gorenje Jezero in Zadnji kraj, ter sezonske spremembe v glivni kolonizaciji pisane čužke (*Phalaris arundinacea* L.), na območju Rešeta. Izvedena je bila tudi raziskava glivne kolonizacije dveh vrst sitovca, rjastega sitovca (*Schoenus ferrugineus* L.) z Dujic in črnkastega sitovca (*S. nigricans* L.) nabranega na območju Rešeta, togega šaša (*Carex elata* All.) v Zadnjem kraju ter močvirskega grinta (*Senecio paludosus* L.), visokega trpotca (*Plantago altissima* L.) in velikega poletnega zvončka (*Leucorum aestivum* L.) z območja Rešeta (Dolinar, 2013). Ocena stopnje glivne kolonizacije je potekala po metodi, kot so jo opisali Trouvelot in sod. (1986) in je vključevala spremljanje prisotnosti struktur AMF (hif, arbuskulov, veziklov in svitkov) in struktur DSE (hif in MS).

Glivna kolonizacija korenin pri amfibijskih rastlinah

Kolonizacija korenin s strukturami AMF je bila ugotovljena pri vseh preiskovanih vrstah amfibijskih rastlin (Šraj-Kržič in sod., 2006). Raziskave na Cerkniškem jezeru so prvo poročilo o AM za širokolistno koščico in enostavni ježek. Pri potopljenih primerkih proučevanih rastlinskih vrst je bil opažen manjši obseg kolonizacije z AMF v primerjavi s kopenskimi primerki (slika 1), kar je v skladu ugotovitvami o zmanjšanju kolonizacije z AMF z globino vode ali trajanjem poplav zaradi pomanjkanja kisika (Stevens in Peterson, 1996; Miller, 2000). Med potopitvijo rastline oskrbujejo rizosfero in tako tudi AMF s kisikom preko aerenhima (Voesenek in sod., 2006). Ker so razmere, ki spodbujajo nastanek aerenhima (zalitje habitata in s tem pomanjkanje kisika) tudi razlog za zmanjšano kolonizacijo z AMF (Stevens in Peterson, 1996; Rascio, 2002), neposredne povezanosti med parametri AMF in aerenhimom večinoma ni. Tovrstna povezava je bila ugo-

tovljena le za veliko zlatico. Poleg poplav lahko na pojavljanje AMF vpliva tudi fenološka faza rastline (Bohrer in sod., 2004).

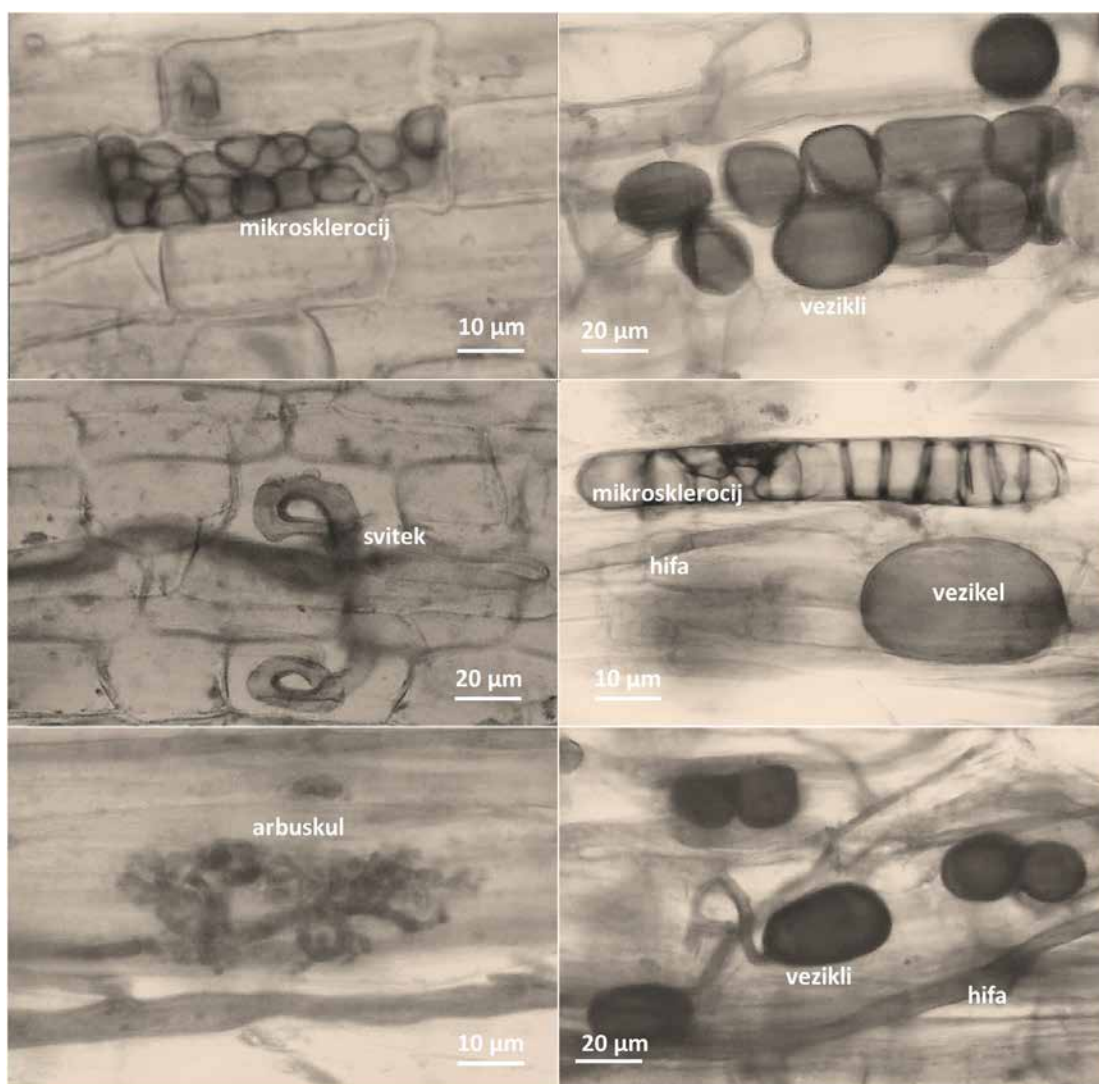


Slika 1: Mikorizna frekvenca (F %) pri posameznih vodnih (o) in kopenskih primerkih (●) amfibijskih rastlinskih vrst. Za latinsko poimenovanje vrst glej preglednico 1. Mikorizna intenziteta (M %). Zvezdice označujejo značilne razlike med vodno in kopensko obliko (* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001) (povzeto po Kržič, 2007). Za celotna latinska in slovenska imena vrst glej preglednico 1.

Cornwell in sod. (2001) so poročali o večji kolonizaciji z AMF pri rastlinah z manjšim obsegom aerenhima, ki slabše prezračujejo rizosfero, kar pripisujejo manjši razpoložljivosti hranil. Pri am-

fibijskih rastlinah na Cerkniškem jezeru je bil delež zračnega tkiva v koreninah razmeroma velik (15–30 %), vendar variabilen (Kržič, 2007). V primeru omejene razpoložljivosti hranil (npr. pod vplivom anoksije) ali pomanjkanja hranil je proizvodnja antocianinov strategija rastlin za povečanje zaščite pred stresnimi dejavniki (Steyn in sod., 2002). Multivariatna analiza kaže, da so antocianini pomemben dejavnik, ki pojasnjuje pogostost mikorize, saj se v večjih koncentracijah pojavljajo pri vodnih primerkih rastlin (Gaberšček in sod., 2017).

AMF so tvorile arbuskule pri kopenskih primerkih vseh amfibijskih rastlin, le pri vodnih primerkih plavajoče vodne sladike, navadnega sovca, širokolistne koščice in enostavnega ježka arbuskulov ni bilo. Arbuskuli so edine strukture, s katerimi nedvoumno dokazujemo prisotnost AMF pri posamezni rastlinski vrsti (slika 2).



Slika 2: Glivne strukture temnih-septiranih endofitov in arbuskularno mikoriznih gliv v koreninah navadnega trsta (foto: Nataša Dolinar).

Vendar tudi njihova odsotnost v določenem letnem času še ne pomeni, da rastlina ni sposobna tvoriti tovrstne koristne vzajemne povezave z glivami. Gostota arbuskulov pri vodnih in kopenskih primerkih se je značilno razlikovala pri navadni božji milosti, navadnem sovcu, širokolistni

koščici in česnovem vredniku. Vezikli so bili prisotni pri vodnih in kopenskih primerkih vseh amfibijskih rastlin, z izjemo plavajoče sladike in enostavnega ježka, ki v času poplav nista bili kolonizirani. Pri trpotčastem porečniku, vodni meti, močvirski spominčici, navadnem sovcu, veliki zlatici, širokolistni koščici in česnovem vredniku je bila gostota veziklov pri kopenskih primerkih značilno večja od gostote pri vodnih (Kržič, 2007).

Tudi značilnosti rizosfernih tal vplivajo na pojavljanje AMF, saj AMF v hranilno revnih tleh povečujejo sprejem hranil (Smith in Read, 1997; Andersen in Andersen, 2006). Rizosferna tla proučevanih rastlin so imela delež organske snovi < 10 %. Mikorizna intenziteta je bila značilno večja v tleh z večjim deležem organske snovi, kar je v nasprotju z raziskavami v kopenskih ekosistemih. V organskih tleh se porablja kisik in narašča vsebnost fosforja, to pa naj bi zaviralo mikorizno kolonizacijo (Wigand in sod., 1998). Vsebnosti rastlinam dostopnega fosforja v rizosfernih tleh amfibijskih rastlin so bile majhne (< 5,3 mg/L), kar pojasnjuje prisotnost kolonizacije z AMF pri vseh amfibijskih vrstah (preglednica 1).

Preglednica 1: Delež organske snovi in vsebnost rastlinam dostopnega fosforja v rizosfernih tleh vodnih (V) in kopenskih primerkov (K) amfibijskih rastlinskih vrst trpotčasti porečnik (*Alisma plantago-aquatica*), plavajoča sladika (*Glyceria fluitans*), navadna božja milost (*Gratiola officinalis*), vodna meta (*Mentha aquatica*), močvirska spominčica (*Myosotis scorpioides* agg.), navadni sovec (*Oenanthe fistulosa*), velika zlatica (*Ranunculus lingua*), širokolistna koščica (*Sium latifolium*), enostavni ježek (*Sparganium emersum*), česnov vrednik (*Teucrium scordium*) in vodni jetičnik (*Veronica anagallis-aquatica* L.). Podatki so predstavljeni kot aritmetične sredine (avg) ± standardne deviacije (SD). Student t-test: nz, $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$ (povzeto po Kržič, 2007).

Vrsta		Delež organske snovi (%)			Rastlinam dostopni P (mg/L)	
		avg ± SD	t-test		avg ± SD	t-test
trpotčasti porečnik	V	1,19 ± 0,35	nz	V	1,05 ± 0,11	nz
	K	0,69 ± 0,03		K	1,24 ± 0,16	
plavajoča sladika	V	0,45 ± 0,06	nz	V	1,48 ± 0,05	nz
	K	0,47 ± 0,09		K	1,91 ± 0,05	
navadna božja milost	V	4,66 ± 0,13	***	V	1,60 ± 0,02	***
	K	7,85 ± 0,28		K	2,05 ± 0,03	
vodna meta	V	2,63 ± 0,44	*	V	0,23 ± 0,09	*
	K	0,83 ± 0,07		K	1,32 ± 0,04	
močvirska spominčica	V	0,73 ± 0,33	nz	V	0,73 ± 0,05	nz
	K	1,03 ± 0,19		K	2,57 ± 0,29	
navadni sovec	V	2,64 ± 0,14	***	V	0,76 ± 0,07	*
	K	0,49 ± 0,06		K	1,19 ± 0,10	
velika zlatica	V	3,12 ± 0,15	***	V	1,20 ± 0,01	*
	K	6,67 ± 0,24		K	1,55 ± 0,06	
širokolistna koščica	V	1,44 ± 0,48	***	V	1,12 ± 0,08	**
	K	9,84 ± 0,50		K	5,28 ± 0,01	
enostavni ježek	V	2,43 ± 0,34	nz	V	1,46 ± 0,01	***
	K	2,20 ± 0,17		K	1,69 ± 0,01	
česnov vrednik	V	2,62 ± 0,29	***	V	0,86 ± 0,11	*
	K	6,32 ± 0,16		K	3,30 ± 0,04	
vodni jetičnik	V	1,05 ± 0,18	**	V	1,47 ± 0,06	nz
	K	2,00 ± 0,10		K	1,48 ± 0,04	

Koncentracije so bile nekoliko večje v rizosferi kopenskih primerkov, kar je posledica pospešene mineralizacije v vlažnih tleh. Ugotavljanje povezanosti kolonizacije z AMF z značilnostmi rizosfernih tal je potekalo s pomočjo dvosmernega Spearmanovega korelacijskega koeficienta. Mikorizna intenziteta (M %) je bila v značilni pozitivni povezavi z deležem organske snovi v rizosfernih tleh ($p = 0,343$, $p \leq 0,01$). Med mikorizno frekvenco (F %), gostoto arbuskulov (A %) ter veziklov (V %) in deležem organske snovi v tleh nismo določili značilnih povezav Kržič (2007). Kolonizacija z AMF je bila pri nekaterih vrstah v značilni povezavi s fotokemično učinkovitostjo PSII (Šraj-Kržič in sod., 2009), ki je pokazatelj vitalnosti rastline. AM najverjetneje predstavlja prednost za rastline presihajočih habitatov, saj povečuje učinkovitost sprejema hranil iz tal, kar je še posebej pomembno v času poplav. Vodni primerki amfibijskih rastlin praviloma nimajo sposobnosti sprejema hranil skozi listno površino, sprejem hranil iz tal pa je upočasnen, saj v vodi ni transpiracijskega toka (Rascio, 2002).

DSE oziroma njihove strukture, MS, so bile najdene pri vseh 11 vrstah amfibijskih rastlin (slika 2). Delež korenin, koloniziran z DSE, je bil za večino vrst majhen. Bolj pogosto so se pojavljali predvsem pri trpotčastem porečniku in pri vrstah manj koloniziranih AMF, kot sta enostavni ježek in plavajoča sladika. Raziskave o DSE pri rastlinah presihajočih habitatov na Cerkniškem jezeru so bile prve te vrste (Šraj-Kržič in sod., 2006).

Glivna kolonizacija korenin pri navadnem trstu in trstični pisanki

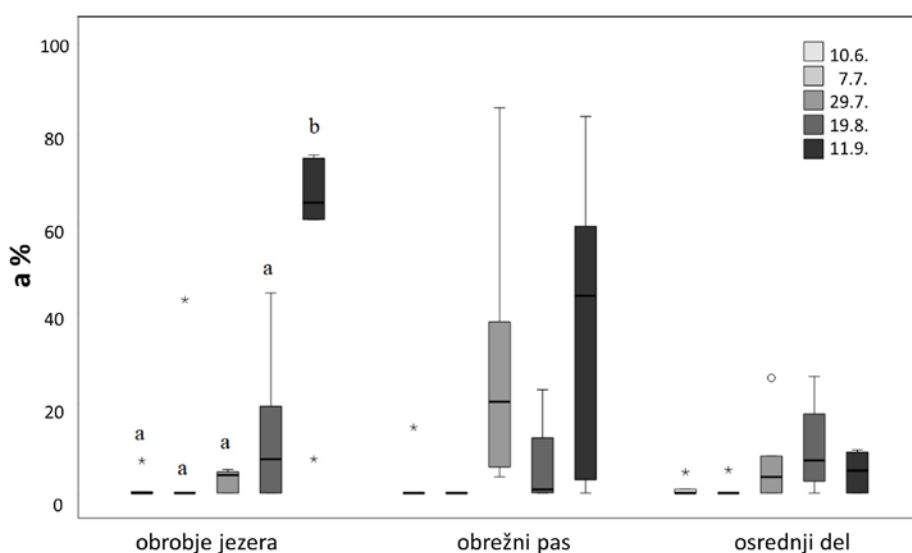
Glivna kolonizacija navadnega trsta je bila zabeležena v različnih rastiščih, razlike so bile le v stopnji kolonizacije in gostoti posameznih glivnih struktur. Glivna kolonizacija korenin pri navadnem trstu je bila na splošno zelo majhna, vendar so bile najdene različne strukture AMF (arbuskuli, vezikli in svitki) ter DSE strukture (MS) (Dolinar in sod., 2010; Dolinar, 2013). Prisotnost AMF v koreninah navadnega trsta so potrdili Cooke in Lefor (1998) in Oliveira in sod. (2001), čeprav v poplavljenih razmerah AM ni bila vedno prisotna (Wirsal, 2004). V koreninah navadnega trsta so prav tako opazili hife in strukture DSE (Wu in sod., 2009). Pri navadnem trstu so do sedaj našli več kot 300 glivnih taksonov, vendar je bolj pogostih navadno samo nekaj vrst (Neubert in sod., 2006).

Vpliv vodostaja na glivno kolonizacijo korenin navadnega trsta je bil podrobneje proučen z iskanjem značilnih povezav med glivno kolonizacijo trsta na Zadnjem kraju za leti 2008 in 2009 skupaj in povprečnim sedemdnevni vodostajem pred vzorčenjem (Dolinar, 2013). Rezultati so potrdili, da je ob dvigu vodostaja res prišlo do zmanjšanja glivne kolonizacije, vendar samo deleža koloniziranih korenin, pri gostoti arbuskulov in veziklov pa so bile vidne pozitivne linearne povezave. Ker so bile predvsem vrednosti pogostosti opaženih arbuskulov izrazito majhne, ni moč sklepati, da je v resnici prišlo do povečanja gostote arbuskulov zaradi poplavljanja. Večja gostota veziklov, ki so založne strukture (Bonfante in Genre, 2010) v primeru višjega vodostaja lahko kaže na spremenjeno dejavnost gliv kot prilagoditev na novo nastale razmere. Dosedanje raziskave, ki so proučevale vpliv vodostaja na prisotnost mikoriznih ali endofitskih gliv, so prav tako pogosto dale nasprotnoče si rezultate. Poplavljen tla imajo lahko za posledico manjšo stopnjo glivne kolonizacije (Stevens in sod., 2011), spremembo v tipu kolonizacije (Šraj-Kržič in sod., 2006) ali v vrstni sestavi (Wang in sod., 2011) v primerjavi z nepoplavljenimi tlemi, lahko pa do sprememb sploh ne pride (Bauer in sod., 2003). Prav tako ni pojasnjeno, ali poteka kolonizacija novih korenin v poplavljenih tleh, ali se ob zalitju tal z vodo samo ohrani, medtem, ko se je razvila v z suhih tleh (Miller in Sharitz, 2000). Rezultati glivne kolonizacije korenin navadnega

trsta s Cerkniškega jezera kažejo na to, da so glive bolj pogoste, kadar tla niso zalita z vodo, ob poplavljanju pa se v koreninskem sistemu ohranijo (Dolinar in sod., 2016).

Sezonska dinamika glivne kolonizacije je odvisna od hidroloških razmer in fenološke faze. Delež koloniziranih fragmentov (F %) je skozi rastno sezono 2008 je na obrobju jezera naraščal (Gaberšček in sod., 2017). V obrežnem pasu je bil F % pri prvem vzorčenju značilno večji od ostalih vzorčenj, podobno tudi v osrednjem delu jezera, vendar je tu pri zadnjem vzorčenju F % spet manjši. Tudi nekateri drugi parametri so proti koncu sezone večji kot na začetku, na primer gostota arbuskulov (slika 3) in svitkov (Dolinar, 2013). Kolonizacija trsta s strukturami DSE je bila velika na začetku in na koncu rastne sezone (Dolinar in Gaberšček, 2010).

Pri opaženih spremembah v glivni kolonizaciji skozi rastno sezono je težko opredeliti, katere spremembe so posledica sprememb vodostaja in katere drugih dejavnikov, predvsem fenoloških faz rastlinskega gostitelja (Koide, 1991). Strukture AMF so bile številčnejše pri rastlinah, ki so rasle na tleh z majhno vsebnostjo organske snovi in fosforja v osrednjem delu (Dolinar, 2013). Po drugi strani pa so imele korenine trsta, ki uspeva na organskih tleh (na obrobju), več MS.



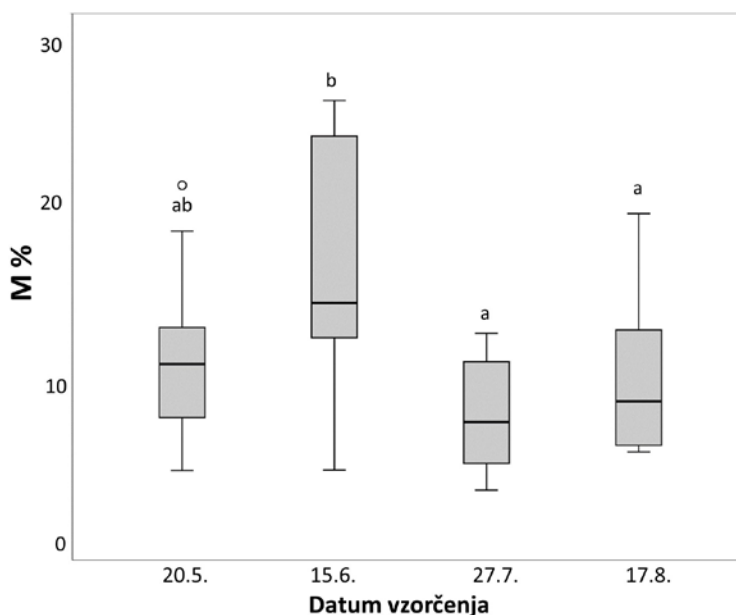
Slika 3: Gostota arbuskulov (a %) v delu fragmenta z glivno kolonizacijo pri navadnem trstu na vzorčnih mestih Dujice, Gorenje Jezero in Zadnji kraj v letu 2008. N = 5. Različne črke pri posameznih vzorčnih mestih označujejo statistično značilne razlike med datumi. ° prikazuje osamelce, * prikazuje ekstremne osamelce.

Če se strukture AMF razvijejo v sušnem obdobju, se ohranijo tudi ob poplavih zaradi zmožnosti navadnega trsta, da podzemnim organom zagotavlja kisik. Povezava med kolonizacijo z AMF in DSE ter parametri rasti ni pokazala pomembne povezave, saj spremembe vodne gladine lahko izničijo pozitivne učinke na rast rastlin (Dolinar in sod., 2010).

Dosedanje raziskave so pokazale, da je glivna kolonizacija navadno večja takrat, ko ima rastlina dodatne zahteve po hranilih, to je v času cvetenja ali plodenja (Bohrer in sod., 2004; Pongrac in sod., 2007). Pri navadnem trstu je to najverjetneje tudi v jesenskem času, ko trst intenzivno kopiči zaloge v koreninah, na kar kaže naraščanje frekvence in intenzitete kolonizacije proti koncu rastne sezone (Dolinar, 2013). V nekaterih drugih raziskavah so pogosto opazili največji obseg glivne kolonizacije spomladi, ko poteka intenzivna vegetativna rast (Bajwa in sod., 2001; Welsh in sod., 2010). Analiza korenin trsta na območju Zadnjega kraja, kjer so spremembe vodostaja največje, je pokazala, da je nižji 7-dnevni vodostaj pred vzorčenjem značilno povezan z

večjo frekvenco glivne kolonizacije (Dolinar in sod., 2016). Raziskave vpliva različnih poplavnih režimov na AM pri rižu so pokazale, da je bil rastlinski ogljik prisoten v AMF pri vseh režimih poplavljanja, kar dokazuje znatna obogatitev z izotopom C^{13} v maščobnih kislinah, značilnih za AMF, s tem, da je bila količina ogljika manjša pri večji intenzivnosti poplavljanja in značilno večja v fazi rasti, ko so imele rastline večje potrebe po hranilih (Bao in sod., 2019).

Pri proučevanju glivne kolonizacije korenin trstične pisanke je bilo ugotovljeno, da so bili v času vseh vzorčenj kolonizirani vsi pregledani koreninski fragmenti ($F\% = 100$), vendar je bila splošna intenziteta glivne kolonizacije ($M\%$) razmeroma majhna, od 5 do 25 % (slika 4), največja pa je bila pri junijskem vzorčenju. Opazili smo zelo malo arbuskulov ($A\% < 1$), veziklov ($V\% < 5$) in MS ($MS\% < 5$), največ je bilo opaziti svitkov ($S\% < 15$). Delež $MS\%$ je bil proti koncu sezone značilno večji, vrednosti $S\%$ pa so proti koncu rastne sezone značilno upadle (Dolinar, 2013).



Slika 4: Intenziteta glivne kolonizacije ($M\%$) korenin trstične pisanke v letu 2009. $N = 10$. Različne črke označujejo statistično značilne razlike med datumi. ° prikazuje osamelec.

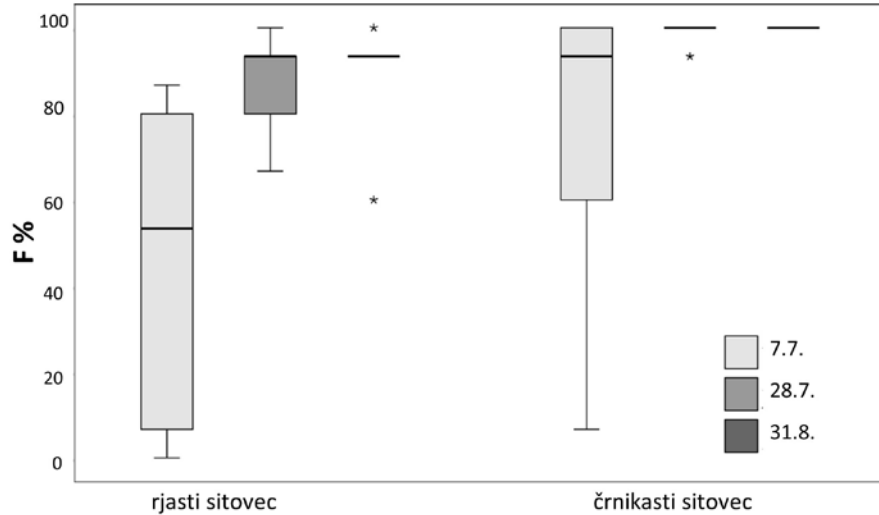
Glivna kolonizacija pri sitovcih

Leta 2008 je bila izvedena še raziskava glivne kolonizacije dveh vrst sitovca, rjastega sitovca nabranega na Dujicah in črnkastega sitovca nabranega na območju Rešeta. Črnkasti sitovec raste na mokrih, pustih tleh, medtem, ko rjasti sitovec raste na pustih barjanskih tleh. Delež koloniziranih fragmentov ($F\%$) korenin je pri obeh vrstah v sezoni naraščal (slika 5). Delež arbuskulov in veziklov je bil večji pri črnkastem sitovcu, medtem ko je bil delež ostalih struktur podoben pri obeh vrstah (Dolinar in sod., 2010; Dolinar, 2013).

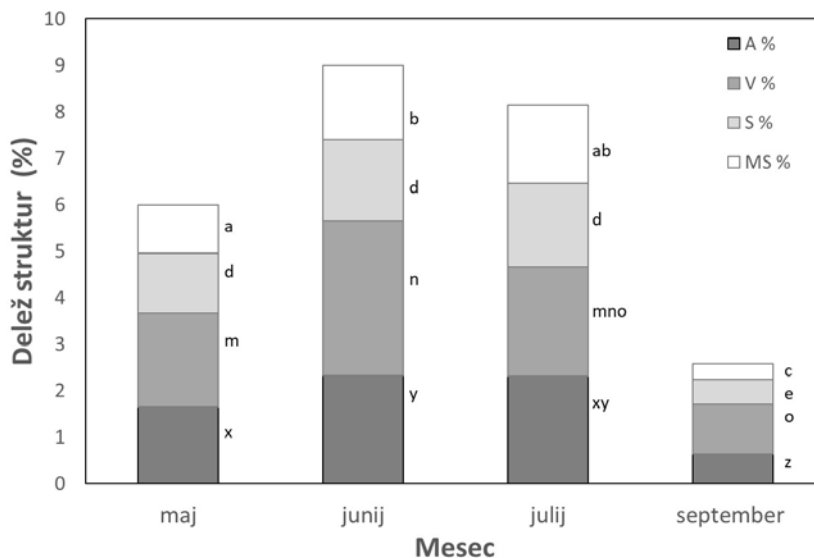
Glivna kolonizacija pri visokem trpotcu

Visoki trpotec je zelnata trajnica, ki sodi v družino *Plantaginaceae*. Cveti od maja do julija (Martičič in sod., 2007). Na Cerkniškem jezeru naseljuje mokrotne travnike z rušnato masnico

(*Deschampsia* – *Plantaginietum altissimae*). Njihov habitat je poplavljen del leta, običajno spomladi in jeseni, v glavni vegetacijski sezoni pa je suh (Martinčič in Leskovač, 2002). Vengust in Gaberščik (2018) sta raziskovali kolonizacijo korenin visokega trpotca z glivami v času rastne sezone. Pogostost glivnih struktur (vključno s hifami) je bila razmeroma velika, od 50 % do 90 %, medtem ko je bila mikorizna intenziteta (M %) razmeroma majhna, od 1,8 do 19,5 %, najmanjša pa je bila pri septembrskem vzorčenju.



Slika 5: Sezonske spremembe v deležu koloniziranih fragmentov (F %) korenin pri rjastem *Schoenus ferrugineus* in črnkastem sitovcu (*S. nigricans*) v vegetacijski sezoni 2008. N = 10, * prikazuje ekstremne osamelce.



Slika 6: Gostota različnih glivnih struktur, tj. arbuskulov (A %), veziklov (V %), svitkov (S %), in mikrosklerocijev (MS %) v koreninah visokega trpotca v različnem času vegetacijskega obdobja. Različne črke označujejo značilne razlike med merjenimi parametri v različnih mesecih ($p < 0,05$) (povzeto po Vengust in Gaberščik, 2018).

Pri rastlinah v vegetativni fazi sta opazili podobno pogostost glivnih struktur kot v času cvetenja, medtem ko se je v fazi senescence v septembru pogostost znatno zmanjšala. Število veziklov (založnih struktur) in arbuskulov, ki kažejo na aktivno mikorizo, se je znatno povečalo v fazi cvetenja

in proti koncu sezone upadlo. Nekateri avtorji trdijo, da so vezikli strukture, v katerih gliva kopiči založne snovi, potrebne za preživetje v neugodnih razmerah, kar je na Cerknškem jezeru lahko ključno za uspešno nadaljevanje vegetacijske sezone. Podoben trend je bil opažen tudi pri gostoti MS, ki se je septembra znatno zmanjšala. Vsebnost vode v rastlinah je bila pozitivno povezana z gostoto večine glivnih struktur, razen arbuskulov in svitkov (Vengust in Gaberščik, 2018).

Glivna kolonizacija na hidrološkem gradientu jezera

Primerjava različnih vrst rastočih v habitatih na hidrološkem gradientu jezera (glede na Ellenbergove indekse vlažnosti rastišča vrste) kaže velik delež koloniziranih fragmentov pri večini proučevanih vrst, razen pri koreninah togega šaša, kjer je bilo koloniziranih manj kot 2 % vseh pregledanih fragmentov (preglednica 2).

Preglednica 2: Parametri glivne kolonizacije (mediane) vrst izbranih glede na hidrološki gradient. Vrstni red v preglednici odraža pojavljanje rastlinskih vrst glede na hidrološki gradient (obseg poplav) na Cerknškem jezeru v poletnem času. Za primerjavo so dodani Ellenbergovi indeksi okoljskih parametrov (10 – največ, 1 – najmanj, x nima vpliva, / ni podatka) (Ellenberg s sod., 1992). F % pomeni delež koloniziranih fragmentov, male črke pomenijo delež kolonizacije posameznih glivnih struktur na pregledanih koloniziranih fragmentih, velike črke pomenijo delež kolonizacije posameznih glivnih struktur na vseh pregledanih fragmentih; navadni trst – *Phragmites australis*, togi šaš – *Carex elata*, močvirski grint – *Senecio paludosus*, črnkasti sitovec – *Schoenus nigricans*, poletni zvonček – *Leucojum aestivum*, pisana čužka – *Phalaris arundinacea*, rjasti sitovec – *S. ferrugineus*, visoki trpotec – *Plantago altissima*.

Vrsta	navadni trst	togi šaš	močvirski grint	črnkasti sitovec	poletni zvonček	pisana čužka	rjasti sitovec	visoki trpotec
Indeksi po Ellenbergu*								
Vlažnost	10	10	9	9	9	8	8	/
Bazičnost tal	7	x	x	9	7	7	7	/
Hranila	7	5	6	2	8	7	2	/

Mesto vzorčevanja	Zadnji kraj	Zadnji kraj	Rešeto	Rešeto	Rešeto	Rešeto	Dujice	Rešeto
Parameter kolonizacije	Delež							
F %	100	1,7	79,6	100	100	100	96,7	100
M %	9,8	0,1	3,1	13,3	92,7	6,8	4,4	28,6
m %	9,8	1,8	4,5	13,3	92,7	6,8	4,6	29,1
A %	0	0	0,1	4,4	0	0	0,2	0,2
a %	0	0	2,1	35,7	0	0	5	0,8
V %	1,6	0	0	4,5	70,9	0,3	0,4	6,7
v %	13,6	0	0	33,6	76,7	5,9	6	22,6
S %	0	0,01	0,2	0,3	7,7	1,8	0,1	4
s %	0	1,9	8,8	3,2	8,2	31,9	2,9	13
MS %	1,3	0,01	0,1	3,3	6,2	0,8	1,4	0,9
ms %	13	0,2	2,3	25,4	6,9	13,1	33,9	3

Kljub velikemu F % pa je bila intenziteta glivne kolonizacije navadno zelo majhna (okrog 10 % ali manj). Izstopa veliki poletni zvonček, pri katerem je bila intenziteta glivne kolonizacije skoraj 93 % in visoki trpotec z 29 % (preglednica 2). Večina vrst je imela zelo malo arbuskulov ali je bila brez arbuskulov ($A \% < 5$), kar kaže na odsotnost aktivne mikorize. Tudi veziklov je bilo razmeroma malo ($V \% < 7$), razen pri velikem poletnem zvončku, kjer je bil delež skoraj 71 %. Tudi svitkov in mikrosklerocijev je bilo največ pri velikem poletnem zvončku ($S \% 7,7$; $MS \% 6,2$), pri ostalih vrstah so bile vrednosti manjše (Dolinar, 2013). Raziskave Bauerjeve in sod. (2003) so pokazale, da je bila mikorizna kolonizacija v koreninah različnih vrst na hidrološkem gradientu od 3 do 90 % in je bila še posebej velika pri vrstah iz družine Poaceae (trave), kar je podobno kot pri naših raziskavah.

Zaključek

Kolonizacija korenin z AMF in/ozroma DSE je bila na Cerkniškem jezeru ugotovljena pri večini preiskovanih vrst. Prisotnost gliv omogoča hitrejše odzive vrst in zato večjo prožnost tega spreminjajočega se ekosistema, saj poveča dostopnost vode in hranil, ki jih občasno primanjkuje, obenem pa omogoča hitrejše zaraščanje razgaljenih površin. Rezultati glivne kolonizacije korenin navadnega trsta s Cerkniškega jezera kažejo na to, da so glive bolj pogoste kadar tla niso zalita z vodo, ob poplavljanju pa se ohranijo v koreninskem sistemu.

Summary

Fungal colonisation of roots in different plant species

Most plant species have fungal symbionts that are beneficial for plants survival, vitality and acclimation to stress conditions. In Lake Cerknica, renowned for its intermittent character, conditions for plants are often extreme and unpredictable, research has been carried out on the colonisation of the roots of different plant species by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate endophytes (DSE).

AMF belongs to phylum Glomeromycota, which forms a symbiosis with more than 90% of terrestrial plant species. With extensive extraradical mycelia AMF affect plant vigour by positively affecting nutrient cycling, mobilise phosphorus and nitrogen, and present an important carbon sink in the soil. AMF also protect the plant from mechanical stresses and toxic metals and have a beneficial effect on litter decomposition as they can take up nitrogen directly from organic matter. Different studies of wetland plants showed that they benefit from arbuscular mycorrhiza (AM), even under flooded conditions when oxygen is scarce. Many wetland plants respond to oxygen deficiency by developing aerenchyma, which enable oxygen transport from the shoots to the roots, improving the aeration of the root zone and consequently conditions for fungal growth and development. Despite increased aeration, the extent of colonisation with AMF was inversely proportional to the depth of water or duration of flooding.

DSE colonise roots and can form a network of hyphae in the rhizosphere, which may improve the plant's access to water and nutrients. Similarly to AMF also DSE can thus form mutualistic associations with plants and play a protective role under stress conditions and are common in extreme environments. The reports on DSE in plants in aquatic environments are scarce and the research at Lake Cerknica revealed number of novelties.

Due to changes in water levels, plants on Lake Cerknica are constantly exposed to disturbances that can cause damage. Effective strategies of these plant species are crucial for recolonisation of disturbed areas. AMF and DSE may play an important role in the succession of plant communities by supporting plant metabolism and enhancing above- and below-ground biodiversity. Changes in water level also affect the rate of mineralisation and nutrient release. This is also the case in Lake Cerknica, where nutrient availability is low during the dry season, but increases during flooding. The interaction between water and nutrient availability may therefore be a key factor in the establishment of AMF in many plant species.

Lake Cerknica represents a model system for studying the impact of changes in water level on vegetation in terms of fungal colonisation. Of particular interest are the amphibious plants that can thrive in water and on dry land. In 2005 and 2006, colonisation with AMF and DSE was investigated in terrestrial and aquatic specimens of the amphibian species *Alisma plantago-aquatica*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides* agg., *Glyceria fluitans*, *Gratiola officinalis*, *Ranunculus lingua*, *Teucrium scordium*, *Sium latifolium*, *Oenanthe fistulosa*, *Sparganium emersum* and *Veronica anagallis-aquatica* collected at Rešeto and in the tributaries of the lake. In 2008 and 2009 studies of fungal colonisation of the roots of plant species on the hydrological gradient of the lake was performed. The studies also included root colonisation of *Phragmites australis* (both AMF and DSE) during the growing season, at the sites of Dujice, Gorenje Jezero and Zadnji kraj, and seasonal changes in fungal colonisation of *Phalaris arundinacea*, at the site of Rešeto. A study was also carried out on the fungal colonisation of two *Shoenus* species, *S. ferrugineus* from Dujice region and the *S. nigricans* collected near the area of Rešeto.

Root colonisation by AMF was found in all amphibian plant species examined. The Lake Cerknica surveys are the first report of AM for *S. latifolium* and *S. emersum*. Lower levels of AM were observed in submerged specimens of the plant species studied compared to terrestrial specimens. AMF formed arbuscules in terrestrial specimens of all amphibian species, but were absent in aquatic specimens of *G. fluitans*, *O. fistulosa*, *S. latifolium* and *S. emersum*. The characteristics of rhizosphere soils also affect the occurrence of AM, as AMF increase nutrient uptake in nutrient-poor soils. The organic matter content of the rhizosphere soils of the studied plants was < 10%, however, mycorrhizal intensity was significantly higher in soils with a higher organic matter content, that is related to the absence of long-term flooding in these areas. DSE structures were also found in all 11 species of amphibious plants. The proportion of roots colonised by DSE was low for most species. Our DSE studies in Lake Cerknica were the first of their kind in aquatic environment.

Fungal colonisation of *P. australis* was recorded at different sites, with differences only in the degree of colonisation and the density of individual fungal structures. Fungal colonisation of roots in *P. australis* was generally very low, but a variety of AM structures (arbuscules, vesicles and coils) and DSE structures were found. The seasonal dynamics of fungal colonisation depended on hydrological conditions and phenological phase. It is higher when the soil is not waterlogged, however the structures may persist when the soil is flooded. When examining fungal colonisation of *P. arundinacea* roots, all root fragments were colonised, but the overall intensity of fungal colonisation was relatively low, ranging from 5% to 25%. Very few arbuscules, vesicles and MS were observed, however MS% was significantly increased towards the end of the season.

In 2008, a fungal colonisation study was also carried out on two representatives of genus *Shoenus*. The share of arbuscules and vesicles was higher in *S. nigricans* in comparison to *S. ferrugineus*, while the share of other structures was similar in both species.

Comparison of the different species growing in habitats on the hydrological gradient of the lake (according to Ellenberg humidity indices for species habitat) showed a high proportion of colonised fragments for most of the species studied, except for *Carex elata*, with specific root morphology, where less than 2% of all root fragments examined were colonised with very low intensity of fungal colonisation (around 10% or less). The most notable species were the *Leucojum aestivum*, with colonisation intensity of almost 93%, and *Plantago altissima*, with 29%. Most species had very few or no arbuscules, raising doubts to active AM in these species at the time of sampling.

Root colonisation by AMF and/or DSE was found in most of the species examined at Lake Cerknica. The presence of fungi allows for faster species responses and therefore greater resilience of this permanently changing ecosystem, as it increases the availability of water and nutrients that are temporarily scarce in the system, while allowing for faster regrowth of denuded areas.

Zahvala

Raziskave je finančno podprla Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije preko programa Biologija rastlin P1-0212 in preko financiranja mladih raziskovalcev 24506 in 28500.

Viri

- Andersen, F. Ø., Andersen, T. 2006. Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant *Littorella uniflora*. *Freshwater Biology*, 51(9), 1623–1633. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01608.x>
- Asmelash, F., Bekele, T., Birhane, E. 2016. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
- Bajwa, R., Yaqoob, A., Javaid, A. 2001. Seasonal variation in VAM in wetland plants. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 4(4), 464–470. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2001.464.470>
- Baldwin, D. S., Mitchell, A. M., Rees, G. N. 2000. The effects of in situ drying on sediment-phosphate interactions in sediments from an old wetland. *Hydrobiologia*, 431(1), 3–12. <https://doi.org/10.1023/A:1004015019608>
- Bao, X., Wang, Y., Olsson, P. A. 2019. Arbuscular mycorrhiza under water — Carbon–phosphorus exchange between rice and arbuscular mycorrhizal fungi under different flooding regimes. *Soil Biology and Biochemistry*, 129, 169–177. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.11.020>
- Bauer, C. R., Kellogg, C. H., Brigham, S. D., Lamberti, G. A. 2003. Mycorrhizal colonization across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetlands*, 23, 961–968.
- Björn, L. O., Middleton, B. A., Germ, M., Gaberščik, A. 2022. Ventilation systems in wetland plant species. *Diversity*, 14(7), 517. <https://doi.org/10.3390/d14070517>
- Bohrer, K. E., Friesse, C. F., Amon, J. P. 2004. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*, 14(5), 329–337. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0292-7>
- Bonfante, P., Genre, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(1), 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Boulton, A. J., Brock, M. A. 1999. Australian freshwater ecology. Processes and management. Canberra, Australia. Gleneagles Publishing, Glen Osmond SA 5064. 297 str.

- Brundrett, M. C. 2006. Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. V B. Schulz, C. Boyle, T. N. Sieber (ur.), *Soil Biology*, Vol. 9 (str. 281–298). Berlin – Heidelberg. Springer Verlag.
- Carvalho, L. M., Caçador, I., Martins-Loução, M. 2001. Temporal and spatial variation of arbuscular mycorrhizas in salt marsh plants of the Tagus estuary (Portugal). *Mycorrhiza*, 11(6), 303–309. <https://doi.org/10.1007/s00572-001-0137-6>
- Chen, X. M., Dong, H. L., Hu, K. X., Sun, Z. R., Chen, J., Guo, S. X. 2010. Diversity and antimicrobial and plant-growth-promoting activities of endophytic fungi in *Dendrobium loddigesii* Rolfe. *Journal of Plant Growth Regulation*, 29(3), 328–337. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9139-y>
- Cooke, J. C., Lefor, M. W. 1998. The mycorrhizal status of selected plant species from Connecticut wetlands and transition zones. *Restoration Ecology*, 6(2), 214–222. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1998.00628.x>
- Cornwell, W. K., Bedford, B. L., Chapin, C. T. 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *American Journal of Botany*, 88(10), 1824–1829.
- Dolinar, N. 2013. Primarna proizvodnja, razgradnja in glivna kolonizacija izbranih rastlinskih vrst na pre-sihajočem Cerkniškem jezeru : doktorska disertacija [Doctoral dissertation]. Univerza v Ljubljani, Bioteh-niška fakulteta. 102 str.
- Dolinar, N., Gaberščik, A. 2010. Mycorrhizal colonization and growth of *Phragmites australis* in an inter-mittent wetland. *Aquatic Botany*, 93(2), 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.03.012>
- Dolinar, N., Regvar, M., Abram, D., Gaberščik, A. 2016. Water-level fluctuations as a driver of *Phragmites australis* primary productivity, litter decomposition, and fungal root colonisation in an intermittent wet-land. *Hydrobiologia*, 774(1), 69–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2492-x>
- Ernst, M., Mendgen, K. W., Wirsal, S. G. R. 2003. Endophytic fungal mutualists: Seed-borne *Stagonospora* spp. enhance reed biomass production in axenic microcosms. *Molecular Plant-Microbe Interactions*®, 16(7), 580–587. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2003.16.7.580>
- Friesen, M. L., Porter, S. S., Stark, S. C., von Wettberg, E. J., Sachs, J. L., Martinez-Romero, E. 2011. Mi-crobially mediated plant functional traits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 23–46. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039>
- Gaberščik, A., Dolinar, N., Šraj, N., Regvar, M. 2017. What have we learnt from studying mycorrhizal colonisation of wetland plant species? V *Mycorrhiza - Function, diversity, state of the art* (str. 291–304). Cham. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_14
- Glick, B. R. 2020. Mycorrhizal–plant interactions. V *Beneficial plant-bacterial interactions* (str. 301–317). Cham. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44368-9_9
- Hodge, A., Campbell, C. D., Fitter, A. H. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decompo-sition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 413(6853), 297–299. <https://doi.org/10.1038/35095041>
- Ipsilantis, I., Sylvia, D. M. 2007. Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wet-land plants. *Applied Soil Ecology*, 261–270.
- Johnson, N. C., Wilson, G. W. T., Wilson, J. A., Miller, R. M., Bowker, M. A. 2015. Mycorrhizal phenotypes and the law of the Minimum. *New Phytologist*, 205(4), 1473–1484. <https://doi.org/10.1111/nph.13172>
- Jumpponen, A. 2001. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza*, 11(4), 207–211. <https://doi.org/10.1007/s005720100112>
- Khidir, H. H., Eudy, D. M., Porras-Alfaro, A., Herrera, J., Natvig, D. O., Sinsabaugh, R. L. 2010. A general suite of fungal endophytes dominate the roots of two dominant grasses in a semiarid grassland. *Journal of Arid Environments*, 74(1), 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.07.014>

- Koide, R. T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist*, 117(3), 365–386. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00001.x>
- Kržič, N. 2007. Tekmovalne prednosti makrofitov v presihajočih vodnih telesih = The competitive advantages of macrophytes in intermittent water-bodies [Doctoral dissertation]. Ljubljana. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta. 88 str.
- Liu, N., Jacquemyn, H., Liu, Q., Shao, S.-C., Ding, G., Xing, X. 2022. Effects of a dark septate fungal endophyte on the growth and physiological response of seedlings to drought in an epiphytic orchid. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.961172>
- Liu, Y., Wei, X. 2019. Dark septate endophyte improves drought tolerance of *Ormosia hosiei* Hemsley & E. H. Wilson by modulating root morphology, ultrastructure, and the ratio of root hormones. *Forests*, 10(10), 830. <https://doi.org/10.3390/f10100830>
- Lou, B., Wang, A., Lin, C., Xu, T., Zheng, X. 2011. Enhancement of defense responses by oligandrin against *Botrytis cinerea* in tomatoes. *African Journal of Biotechnology*, 10(21), 11442–11449.
- Malicka, M., Magurno, F., Piotrowska-Seget, Z. 2022. Plant association with dark septate endophytes: When the going gets tough (and stressful), the tough fungi get going. *Chemosphere*, 302, 134830. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.134830>
- Mandyam, K., Fox, C., Jumpponen, A. 2012. Septate endophyte colonization and host responses of grasses and forbs native to a tallgrass prairie. *Mycorrhiza*, 22(2), 109–119. <https://doi.org/10.1007/s00572-011-0386-y>
- Mandyam, K., Jumpponen, A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53, 173–189. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- Mandyam, K., Jumpponen, A. 2008. Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment. *Mycorrhiza*, 18(3), 145–155. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0165-6>
- Martinčič, A., Leskovar, I. 2002. Vegetacija. V A. Gaberščik (ur.), Jezero, ki izginja – Monografija o Cerkniškem jezeru (str. 81–96). Ljubljana, Društvo ekologov Slovenije.
- Martinčič, A., Wraber, T., Jogan, N., Ravnik, V., Podobnik, A., Turk, B., Vreš, B., Frajman, B., Strgulc-Krajšek, S., Trčak, B., Bačič, T., Fischer, M. A., Eler, K., Surina, B. 2007. Mala flora Slovenije. Ljubljana. Tehniška založba Slovenije. 967 str.
- Mendoza, R., Escudero, V., García, I. 2005. Plant growth, nutrient acquisition and mycorrhizal symbioses of a waterlogging tolerant legume (*Lotus glaber* Mill.) in a saline-sodic soil. *Plant and Soil*, 275(1–2), 305–315. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2501-3>
- Miller, S. P. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*, 145(1), 145–155. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00566.x>
- Miller, S. P., Bever, J. D. 1999. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient. *Oecologia*, 119(4), 586–592. <https://doi.org/10.1007/s004420050823>
- Miller, S. P., Sharitz, R. R. 2000. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology*, 14(6), 738–748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00481.x>
- Muthukumar, T., Udaiyan, K., Shanmughavel, P. 2004. Mycorrhiza in sedges? An overview. *Mycorrhiza*, 14(2), 65–77. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0296-3>

- Neto, D., Carvalho, L. M., Cruz, C., Martins-Loução, M. A. 2006. How do mycorrhizas affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants? *Plant and Soil*, 279(1–2), 51–63. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-6333-y>
- Neubert, K., Mendgen, K., Brinkmann, H., Wirsel, S. G. R. 2006. Only a few fungal species dominate highly diverse mycofloras associated with the common reed. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(2), 1118–1128. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.2.1118-1128.2006>
- Nielsen, K. B., Kjølner, R., Olsson, P. A., Schweiger, P. F., Andersen, F. Ø., Rosendahl, S. 2004. Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lo-belia dortmanna* in southern Sweden. *Mycological Research*, 108(6), 616–625. <https://doi.org/10.1017/S0953756204000073>
- Oliveira, R. S., Dodd, J. C., Castro, P. M. L. 2001. The mycorrhizal status of *Phragmites australis* in several polluted soils and sediments of an industrialised region of Northern Portugal. *Mycorrhiza*, 10(5), 241–247. <https://doi.org/10.1007/s005720000087>
- Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 763–775. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>
- Pongrac, P., Vogel-Mikuš, K., Kump, P., Nečemer, M., Tolrà, R., Poschenrieder, C., Barceló, J., Regvar, M. 2007. Changes in elemental uptake and arbuscular mycorrhizal colonisation during the life cycle of *Thlaspi praecox* Wulfen. *Chemosphere*, 69(10), 1602–1609. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.05.046>
- Potisek, M., Likar, M., Vogel-Mikuš, K., Arčon, I., Grdadolnik, J., Regvar, M. 2021. 1,8-dihydroxy naphthalene (DHN) - melanin confers tolerance to cadmium in isolates of melanised dark septate endophytes. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 222, 112493. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112493>
- Ramírez-Viga, T. K., Aguilar, R., Castillo-Argüero, S., Chiappa-Carrara, X., Guadarrama, P., Ramos-Zapata, J. 2018. Wetland plant species improve performance when inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of experimental pot studies. *Mycorrhiza*, 28(5–6), 477–493. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0839-7>
- Rascio, N. 2002. The underwater life of secondarily aquatic plants: Some problems and solutions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21(4), 401–427. <https://doi.org/10.1080/0735-260291044296>
- Rich, M. K., Vigneron, N., Libourel, C., Keller, J., Xue, L., Hajheidari, M., Radhakrishnan, G. V., Le Ru, A., Diop, S. I., Potente, G., Conti, E., Duijsings, D., Batut, A., Le Faouder, P., Kodama, K., Kyojuka, J., Sallet, E., Bécard, G., Rodriguez-Franco, M., Ott, T., Bertrand-Michel, J., Oldroyd, G., Szövényi, P., Bucher, M., Delaux, P.-M. 2021. Lipid exchanges drove the evolution of mutualism during plant terrestrialization. *Science*, 372(6544), 864–868. <https://doi.org/10.1126/science.abg0929>
- Rodriguez, R. J., White Jr, J. F., Arnold, A. E., Redman, R. S. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*, 182(2), 314–330. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x>
- Scervino, J. M., Gottlieb, A., Silvani, V. A., Pérgola, M., Fernández, L., Godeas, A. M. 2009. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(8), 1753–1756. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.021>
- Schulz, B. 2006. Mutualistic interactions with fungal root endophytes. V *Soil Biology* (Vol. 9, str. 261–278). Berlin – Heidelberg. Springer Verlag.
- Smith, S. E., Read, D. J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, second edition. London, UK. Academic Press.
- Stevens, K. J., Peterson, R. L. 1996. The effect of a water gradient on the vesicular-arbuscular mycorrhizal status of *Lythrum salicaria* L. (purple loosestrife). *Mycorrhiza*, 6(2), 99–104. <https://doi.org/10.1007/s005720050113>
- Stevens, K. J., Wall, C. B., Janssen, J. A. 2011. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on seedling growth and development of two wetland plants, *Bidens frondosa* L., and *Eclipta prostrata* L., grown under three

- levels of water availability. *Mycorrhiza*, 21(4), 279–288. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0334-2>
- Steyn, W. J., Wand, S. J. E., Holcroft, D. M., Jacobs, G. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist*, 155(3), 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00482.x>
- Szövényi, P., Bucher, M., Delaux, P.-M. 2021. Lipid exchanges drove the evolution of mutualism during plant terrestrialization. *Science*, 372(6544), 864–868. <https://doi.org/10.1126/science.abg0929>
- Šraj-Kržič, N., Pongrac, P., Klemenc, M., Kladnik, A., Regvar, M., Gaberščik, A. 2006. Mycorrhizal colonisation in plants from intermittent aquatic habitats. *Aquatic Botany*, 85(4), 331–336. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.07.001>
- Thormann, M. N., Currah, R. S., Bayley, S. E. 1999. The mycorrhizal status of the dominant vegetation along a peatland gradient in southern boreal Alberta, Canada. *Wetlands*, 19(2), 438–450. <https://doi.org/10.1007/BF03161775>
- Trouvelot, A., Kough, J. L., Gianinazzi-Pearson, V. Mesure de taux de mycorhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. V V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi (ur.), *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae* (str. 217–221). Paris, France. INRA Press.
- Urbanc-Berčič, O., Gaberščik, A. 2004. The Relationship of the processes in the rhizosphere of common reed *Phragmites australis*, Trin. ex Steudel to Water Fluctuation. *International Review of Hydrobiology*, 89(5–6), 500–507. <https://doi.org/10.1002/iroh.200410774>
- Vengust, D. M., Gaberščik, A. 2018. Seasonal dynamics of fungal colonisation of *Plantago altissima* roots in a water-fluctuating wetland = Sezonska dinamika glivne kolonizacije korenin visokega trpotca v presihajočem mokrišču. *Acta Biologica Slovenica*, 61(1), 13–24.
- Voesenek, L. A. C. J., Colmer, T. D., Pierik, R., Millenaar, F. F., Peeters, A. J. M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 170(2), 213–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01692.x>
- Wang, S., Bi, Y., Quan, W., Christie, P. 2022. Growth and metabolism of dark septate endophytes and their stimulatory effects on plant growth. *Fungal Biology*, 126(10), 674–686. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2022.08.006>
- Wang, Y., Huang, Y., Qiu, Q., Xin, G., Yang, Z., Shi, S. 2011. Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE*, 6(9), e24512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024512>
- Weishampel, P. A., Bedford, B. L. 2006. Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza*, 16(7), 495–502. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0064-7>
- Welsh, A. K., Burke, D. J., Hamerlynck, E. P., Hahn, D. 2010. Seasonal analyses of arbuscular mycorrhizae, nitrogen-fixing bacteria and growth performance of the salt marsh grass *Spartina patens*. *Plant and Soil*, 330(1–2), 251–266. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0197-5>
- Wigand, C., Andersen, F. O., Christensen, K. K., Holmer, M., Jensen, H. S. 1998. Endomycorrhizae of isoetids along a biogeochemical gradient. *Limnology and Oceanography*, 43(3), 508–515. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.3.0508>
- Wirsal, S. G. R. 2004. Homogenous stands of a wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 48(2), 129–138. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.01.006>
- Wu, Y., Liu, T., He, X. 2009. Mycorrhizal and dark septate endophytic fungi under the canopies of desert plants in Mu Us Sandy Land of China. *Frontiers of Agriculture in China*, 3(2), 164–170. <https://doi.org/10.1007/s11703-009-0026-x>