

Mikrobne združbe na opadu navadnega trsta v različnih razmerah

Matevž Likar, Mateja Grašič, Alenka Gaberščik

Uvod

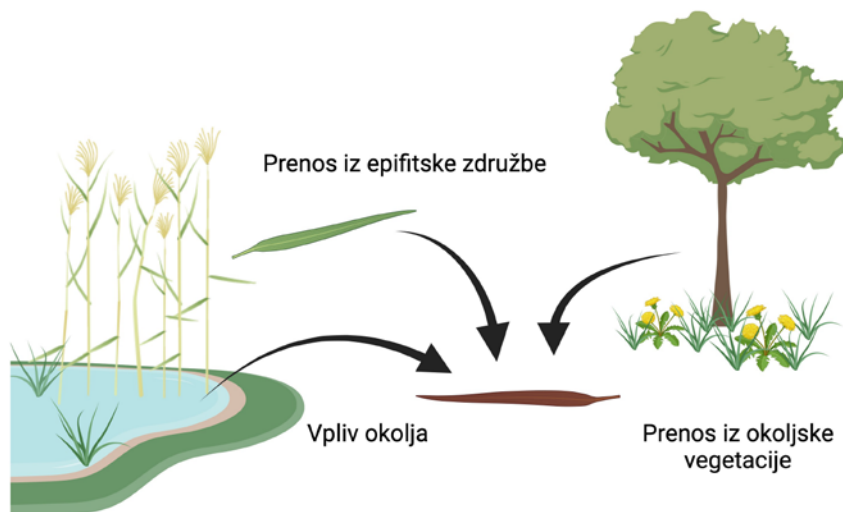
Navadni trst (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) po zaključku vegetacijske sezone pomembno pripeva h količini opada v ekosistemu. K opadu prispevajo vsi organi: koreninski sistem, stebela, listi, listne nožnice in socvetja. Raziskave so pokazale, da je hitrost razgradnje stebel in listov različna, saj opad stebel lahko na območju jezera ostaja več let, medtem ko se listi razgradijo v manj kot enem letu (Dolinar in sod., 2016). Hitrost razgradnje je odvisna od značilnosti lokacije, kjer poteka razgradnja. V presihajočih mokriščih je to količina vode (Bedford, 2005; Grašič in sod., 2022), ki lahko vpliva na razpoložljivost kisika in vlage, ki sta potrebna za aerobno razgradnjo. Zato sta najpomembnejša dejavnika, ki vplivata na proces razgradnje, pogostost in trajanje poplavljanja (Langhans Tockner, 2006; Dolinar in sod., 2016). Na bolj suhih lokacijah, kjer je kisika dovolj, poplavljanje pospeši razgradnjo, medtem ko daljša potopitev opada ustvari anoksične razmere, ki lahko močno upočasni razgradnjo (Neckles in Neill, 1994). Velika pogostost poplav prav tako poveča hitrost razgradnje, saj ugodno vpliva na združbe gliv, ki naseljujejo rastlinski opad (Capps in sod., 2011).

Značilnosti združb razkrojevalcev in njihova vloga pri razgradnji opada so še neraziskane, čeprav imajo te združbe ključno vlogo pri kroženju ogljika in nastajanju tal v ekosistemu. Raziskave so pokazale pomembno vlogo tako bakterij kot tudi gliv v vseh fazah razgradnje (Da Boer in sod., 2010). Glive pogosto izrabljajo bolj kompleksne vire ogljika, medtem ko se bakterije hitro odzovejo na povečano razpoložljivost virov in izrabljajo lahko dostopne, labilne ogljikove vire (Brant in sod., 2006; Reischke in sod., 2014).

Mikrobna kolonizacija močvirskih rastlin se začne, ko so listi še na rastlinah, ki stojijo pokonci (Van Rycekgem in Verbeken, 2005; Kuehn in sod., 2011). Spremembe v mikrobni kolonizaciji in njihovi aktivnosti se pojavijo, ko se rastlinski material nabira na tleh, predvsem zaradi sprememb okoljskih dejavnikov, in sicer razpoložljivosti kisika, vlage, temperature in biotskih interakcij, ki določajo razvoj mikrobne skupnosti in se bistveno spreminjajo (Bedford, 2005). Na razvoj mikrobne združbe na opadu poleg okoljskih razmer vplivajo tudi združbe, ki so prisotne na svežih listih in na okoljski vegetaciji (slika 1).

Za napovedovanje dinamike razgradnje opada navadnega trsta v presihajočih jezerih je zelo pomembno poznavanje vpliva različnih okoljskih razmer na bogastvo in raznolikost združb na svežih listih in opadu. Cerkniško jezero je zaradi spremenljivih razmer izjemen sistem za proučevanje različnih medsebojnih vplivov med različnimi skupinami razkrojevalcev in okoljem. Na Cerkniškem jezeru sta potekala dva poskusa razgradnje. V prvem poskusu je bil opad izpostavljen na hidrološkem gradientu (suhi, prehodni in vodni lokaciji). Glivne združbe so bile karakterizirane s pomnoževanjem ITS rDNA in elektroforezo v temperaturnem gradientu (TTGE, angl. *temporal temperature gel electrophoresis*) pred in 7 mesecev po izpostavitvi (Dolinar in sod., 2016). V drugem poskusu je bil opad 45 dni izpostavljen suhim in vodnim razmeram. Glivne in bakterijske združbe, ki so bile prisotne na izvirnem (svežem) materialu listov in na razkrajajočem se listnem opadu različno starih listov z različnih lokacij, so bile karakterizirane z metodo naključnega hi-

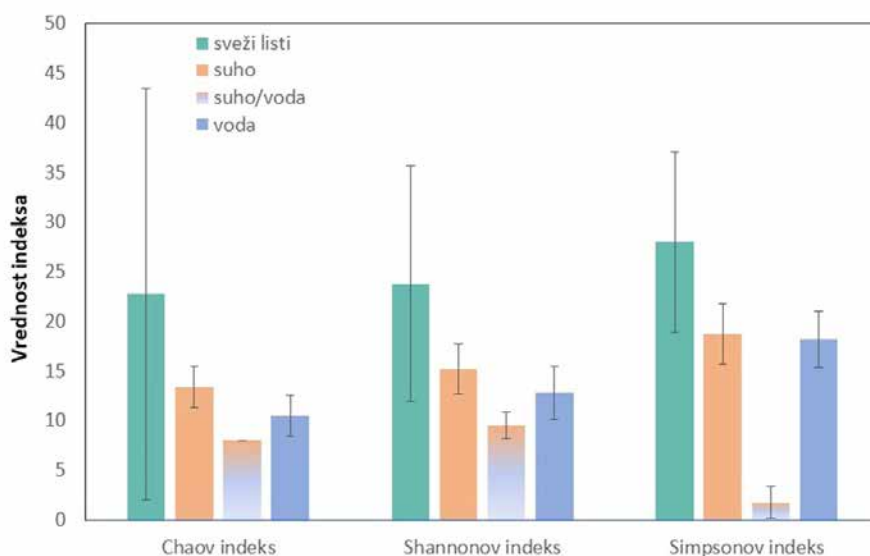
trega sekvenciranja (angl. *shotgun sequencing*) (Likar in sod., 2022; 2023). Glavni cilji raziskav mikrobnih združb na opadu navadnega trsta na Cerkniškem jezeru so bili oceniti vpliv vodnega režima na mikrobne združbe, predvsem na raznolikost, zgradbo in funkcionalnost združb, opisati interakcije med taksoni v združbah ter določiti indikatorske in ključne taksoni, ki lahko v različnih okoljskih razmerah vplivajo na raznolikost mikrobnih združb med procesom razgradnje.



Slika 1: Shematski prikaz dejavnikov, ki vplivajo na oblikovanje mikrobne združbe razkrojevalcev na opadu.

Glivne združbe opada na hidrološkem gradientu

Ocene bogastva in raznolikosti glivnih združb glede na aktivne taksonomske enote (OTU, angl. *operational taxonomic units*) so pokazale največje bogastvo in raznovrstnost OTU v izvornem materialu navadnega trsta. Oba parametra sta se zmanjšala med procesom razgradnje na vseh lokacijah hidrološkega gradienta (slika 2) (Dolinar in sod., 2016).



Slika 2: Vrstna pestrost (Chaov indeks) ter indeksa pestrosti za glivne združbe na svežih listih navadnega trsta (*Phragmites australis*) in njihovega opada po sedmih mesecih razgradnje na različnih lokacijah.

Nekatere OTU, ki niso bile prisotne v izvornem rastlinskem materialu, so bile kasneje z veliko zastopanostjo najdene v vseh vzorcih. Prav tako nekatere OTU niso bile najdene v vzorcih v popolnoma potopljenih ali prehodnih razmerah. Ena OTU je bila najdena le v začetnem materialu (Likar in sod., 2018). Razlike v združbah gliv zaradi spremembe presnovnih procesov lahko povzročijo spremembe v hitrosti razgradnje (Webster in Benfield, 1986). To kažejo tudi raziskave Dolinarjeve in sod. (2016), ki so ugotovili, da je bila hitrost razgradnje listov hitrejša v vodi v primerjavi s prehodnimi razmerami. Kuehn s sodelavci (Kuehn in sod., 2014) ugotavljajo, da lahko v vodnem okolju perifronske alge, ki se naselijo na opadu, stimulirajo mikrobne heterotrofe, še posebej glive, kar se lahko odraža v hitrejši razgradnji. Poleg tega je pomembna tudi dostopnost hranil. Mikrobi lahko pridobivajo hranila tako iz organskega substrata kot iz vode. Hranila v vodi so v neorganski obliki, zato mikrobi potrebujejo manj energije za njihov privzem (Gulis in Suberkropp, 2003). Različne lastnosti mesta izpostavljenosti vplivajo na tekmovalna razmerja med glivami, kar se lahko odraža v deležih posameznih taksonov.

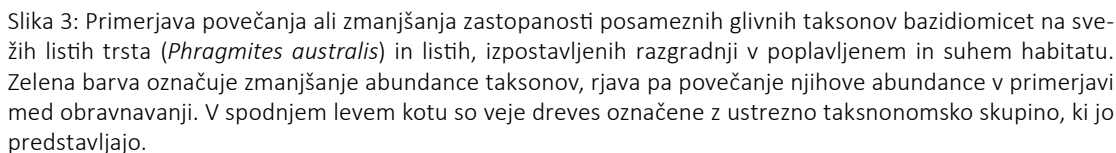
Glivne združbe glede na lokacijo, starost in habitatne razmere

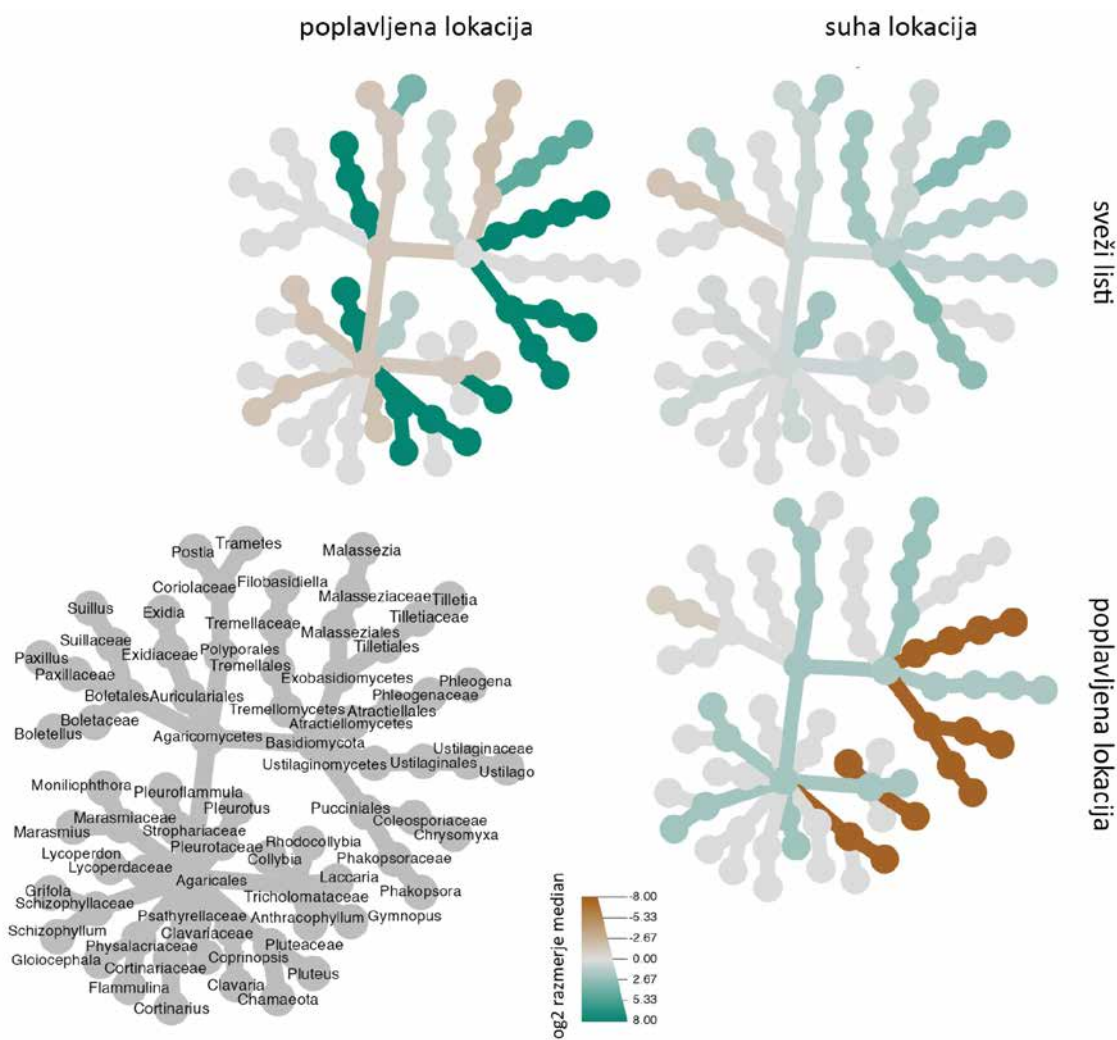
Analiza glivne združbe glede na lokacijo, starost in habitatne razmere je pokazala, da izvorna lokacija rastlin, ki so bile nabrane na območju osrednjega dela jezera (Zadnji kraj) in ob Strženu (Gorenje Jezero), ter položaj listov na rastlini in s tem njihova starost niso vplivali na sestavo združbe gliv. Hkrati pa so se združbe gliv iz svežih listov in listov, ki so se razgrajevali v vodnih in suhih razmerah, med seboj razlikovale (Likar in sod., 2022). Kazalniki raznolikosti in bogastva so pokazali manjšo raznolikost glivnih združb opada v vodnih razmerah. V primeru svežih listov in opada, izpostavljenega suhim razmeram, pa sta bili raznolikost in bogastvo združb gliv podobni. Listi navadnega trsta so vsebovali vsaj pet različnih debel gliv, med katerimi so prevladovali predstavniki iz debla Ascomycota (95,7 %) in manj zastopani predstavniki debla Basidiomycota (4,1 %). Po 45 dneh razgradnje so kazalniki raznolikosti in bogastva glivnih združb pokazali manjšo raznolikost na listih, ki so se razgrajevali v poplavljenih razmerah (Likar in sod., 2022). Glivne združbe so bile bolj raznolike v stabilnejših razmerah (suhih ali poplavljenih) v primerjavi s spreminjajočimi se razmerami (Likar in sod., 2018). Glive so pripadale različnim ekološkim skupinam; največ je bilo saprotrofov (48,6 %), sledili pa so patotrofi (22,5 %) in simbiotrofi (12,6 %).

Bazidiomicete proizvajajo encime, potrebne za razgradnjo kompleksnih polimerov, in so zato pomembne v procesu pozne razgradnje opada (Baldrian in Valášková, 2008). Med štirimi indikatorskimi rodovi na svežih listih sta bila poleg patotrofov iz rodov *Chrysomyxa* in *Exophiala* identificirana dva rodova saprotrofov, *Capnodium* in *Neosartorya* (Likar in sod., 2022). Rod *Capnodium* je bil tudi indikatorski rod za opad, ki je izhajal iz jezerske lokacije (Zadnji kraj), kjer je trst pogosto izpostavljen dolgotrajnim sušnim obdobjem, ki zmanjšajo njegovo vitalnost in povečajo ranljivost za patogene (Dolinar in sod., 2016). V poplavljenem habitatu je verjetno zaradi prisotnosti patogenov prišlo do premika indikatorskih rodov gliv k nekrotrofom (*Sclerotinia* in *Botryotinia*). Pri primerjavi razgradnje opada na suhem oziroma v vodi (Likar in sod., 2022) smo opazili razlike v sestavi združbe od ravni rodu pa vse do ravni razreda (sliki 3 in 4). Med razgradnjo listnega opada trsta poteka sukcesija glivnih združb, ki si sledijo skozi različne stopnje razgradnje (Vivelo in Bhatnagar, 2019). Večja pogostost pojavljanja razlik lahko povzroči motnje v procesu oblikovanja glivnih združb in posledično upočasnijo razgradnjo listnega opada.

Pet OTU je bilo izbranih za ključne v mreži povezav med glivnimi predstavniki na svežih listih in deset OTU na opadu v vodnem habitatu. Nasprotno pa je bila v mreži povezav v opadu v suhem

Večina korelacij med OTU gliv v svežih in razkrajajočih se listih navadnega trsta je odražala sočasno pojavljanje (pozitivne korelacije) (Likar in sod., 2022). Prevlada pozitivnih povezav kaže na to, da lahko večina rodov gliv deluje sinergistično ali si deli podobne ekološke niše (Zhang in sod., 2018).





Slika 4: Primerjava povečanja ali zmanjšanja zastopanosti posameznih glivnih taksonov askomicet na svežih listih trst (*Phragmites australis*) in listih, izpostavljenih razgradnji v poplavljenem in suhem habitatu. Zelena barva označuje zmanjšanje abundance taksonov, rjava pa povečanje njihove abundance v primerjavi med obravnavanji. V spodnjem levem kotu so veje dreves označene z ustrezno taksonomsko skupino, ki jo predstavljajo.

Analiza (Likar in sod., 2023a), ki je zajela tako glivne kot bakterijske taksone, kaže, da je večina mikrobnih taksonov v proučevanem sistemu ekosistem/rastlinski gostitelj nevtravno razporejenih in so se v združbi pojavili naključno zaradi njihove številčnosti v okoliški metaskupnosti in izvornem bazenu. To pa ne pomeni, da so taksoni funkcionalno nepomembni, kar se je pokazalo pri analizi metabolnih funkcij v mikrobnih združbah.

Vpliv habitata razgradnje na funkcionalne poteze mikrobnih združb opada

Primerjava bakterijskih združb je pokazala, da se je funkcionalna α -diverziteta med združbami na svežih listih in združbami na razkrajajočih se listih v različnih habitatih bistveno razlikovala in je bila najmanjša v primeru združb na svežih listih. Pri glivnih združbah ni bilo opaziti razlik v funkcionalni α -diverziteti med svežimi listi in opadom, izpostavljenem v vodnem habitatu. Največjo funkcionalno raznolikost so kazale združbe gliv na opadu v suhem habitatu, ki so se

značilno razlikovale od združb v vodnem habitatu in na svežih listih. Bakterijske in glivne združbe so v času razgradnje (od svežih listov do opada po 45 dneh) povečale funkcionalno α -diverzitetu, razen združb gliv na opadu v vodnem habitatu (Likar in sod., 2023b). Ferreira in sod. (2016) so dokazali, da se s postopnim staranjem variabilnost mikrobov v fitosferi postopoma povečuje.

V primeru analize bakterijskih združb je bilo največje število odčitkov zabeleženo pri presnovi beljakovin, ogljikovih hidratov ter aminokislin in njihovih derivatov. To velja tako za sveže liste kot za opad. Kljub podobnim splošnim vzorcem med obravnavami se je številčnost posameznih funkcionalnih razredov v razkrajajočih se listih (v primerjavi s svežimi) povečala ali zmanjšala. Največje zmanjšanje v vodnem habitatu je bilo opaženo pri funkcionalni kategoriji fotosinteza, največje povečanje pa pri funkcionalni kategoriji presnova dušika. Metabolizem dušika se je še bolj povečal v suhem habitatu. V primeru glivnih združb redundančna analiza ni pokazala ločitve funkcionalnih združb na svežih listih in opadu. Največje število odčitkov na svežih listih je bilo opaženo za funkcionalno kategorijo dihanje, pri opadu pa za presnovo ogljikovih hidratov (Likar in sod., 2023b). Manjše razlike med različnimi okolji pri glivah so lahko posledica različnega odziva glivnih in bakterijskih združb na okoljske dejavnike in njihove interakcije (Habtewold in sod., 2020) ali vpliva okoliške vegetacije, ki poveča razširjanje gliv in tako poenoti združbe, ne glede na obravnavo (Redondo in sod., 2020). Čeprav dolgotrajna potopitev negativno vpliva na več funkcionalnih lastnosti v združbi gliv, to ni vplivalo na hitrost razgradnje. Funkcionalni kazalniki za ogljikove hidrate ter presnovo beljakovin, aminokislin in njihovih derivatov kažejo na povečano vlaganje mikroorganizmov v razgradnjo opada ter v asimilacijo snovi v mikrobni združbah.

Zaključek

Mikrobna kolonizacija močvirskih rastlin se začne, ko so listi še na rastlinah, ki stojijo pokonci. Viri gradnikov mikrobne združbe razkrojevalcev na opadu so okolje, izvorna rastlinska vrsta in druga vegetacija na območju. Ocene bogastva in raznolikosti glivnih združb glede na aktivne taksonomske enote so pokazale največje bogastvo in raznovrstnost združb na svežih listih navadnega trsta. Oba parametra sta se zmanjšala med procesom razgradnje na vseh lokacijah hidrološkega gradienta. Hitrost razgradnje listov je večja v vodi v primerjavi s prehodnimi razmerami. Izvorna lokacija rastlin ter položaj listov na rastlini in s tem njihova starost niso vplivali na sestavo združbe gliv. Večina korelacij med aktivnimi taksonomskimi enotami gliv v svežih in razkrajajočih se listih navadnega trsta je odražala sočasno pojavljanje. Prevlada pozitivnih povezav kaže na to, da lahko večina rodov gliv deluje sinergistično ali si deli podobne ekološke niše. Pri bakterijskih skupnostih je bila funkcionalna α -diverziteta najmanjša pri svežih listih. Bakterijske in glivne združbe so v času razgradnje povečale funkcionalno α -diverzitetu, razen združb gliv v vodnem habitatu. V primeru bakterijskih združb je bilo največje število odčitkov zabeleženo pri funkcionalnih kategorijah presnova beljakovin, ogljikovih hidratov ter aminokislin in njihovih derivatov. V primeru glivnih združb je bilo največje število odčitkov na svežih listih opaženo za funkcionalno kategorijo dihanje, pri opadu pa za funkcionalno kategorijo presnova ogljikovih hidratov.

Summary

Microbial communities on common reed under different conditions

Two decomposition experiments have been carried out on Lake Cerknica. In the first experiment, plant litter was exposed on a hydrological gradient. Fungal communities were characte-

rised by ITS rDNA amplification and temporal temperature gradient gel electrophoresis (TTGE) before and 7 months after exposure. In the second experiment, plant litter was exposed to dry and aquatic habitat conditions for 45 days. Fungal and bacterial communities present on the original (fresh) leaf material and on the decomposing leaf litter of different ages from different locations were characterised by shotgun sequencing.

Assessments of richness and diversity of fungal communities based on operational taxonomic units showed the highest richness and diversity of the community that developed on fresh leaves, which decreased during the decomposition process at all locations along the hydrological gradient. Differences in fungal communities cause changes in metabolic processes that affect decomposition rates. The rate of leaf decomposition was faster under wet conditions compared to transitional conditions since in water, periphyton algae colonising leaf litter may stimulate microbial heterotrophs, and microbes may obtain nutrients from organic substrate and water.

The second survey revealed that the original location of plant material and leaf age did not influence the composition of fungal community. Fungal communities from fresh leaves and litter decomposing in aquatic and dry conditions differed from each other. Diversity and richness indices showed a lower diversity of fungal communities of litter in water, while the community that developed on fresh leaves and leaf litter exposed to dry conditions showed similar diversity and richness. Fungal communities were dominated by members of the phylum Ascomycota. The fungi belonged to different ecological groups: saprotrophs (48.6%), pathotrophs (22.5%), and symbiotrophs (12.6%). Basidiomycete species produce enzymes that are necessary for the degradation of complex polymers and are important in the later stages of decomposition. Among the four indicator genera on fresh leaves, two saprotrophic genera, *Capnodium* and *Neosartorya*, were identified in addition to pathotrophs from the genera *Chrysomyxa* and *Exophiala*. *Capnodium* was an indicator genus for the community that developed on the litter that originated from a lacustrine site (Zadnji kraj), where reed is often exposed to prolonged periods of drought, which reduce its vigour. Only one key operational taxonomic unit has been identified in the network of linkages in the dry habitat. The genus *Talaromyces* was identified as a key genus in all microbial networks. The other nine key operational taxonomic units were sensitive to specific conditions in the aquatic habitat, indicating that habitat strongly influences the formation of fungal communities specifically through key taxa. All the key taxa identified are able to degrade cellulose.

In the bacterial communities, functional α -diversity differed significantly between the community that developed on fresh leaves and the leaves growing in different habitats and was lowest in the community of fresh leaves. For fungal communities, no differences in functional α -diversity were observed between the fresh leaves and litter exposed to the aquatic conditions. The highest functional diversity was found in fungal communities on the litter from the dry habitat, which were significantly different from those in the aquatic habitat and fresh leaves. Bacterial and fungal communities increased functional α -diversity during the decomposition period, except for the fungal communities in aquatic habitat. In the bacterial communities, the highest number of readings in all samples was recorded for the functional categories metabolism of proteins, carbohydrates, and amino acids and their derivatives. The largest decrease in readings of litter from the aquatic habitat was observed for the functional category photosynthesis, while the largest increase was observed for the functional category nitrogen metabolism. In the case of fungal communities, redundancy analysis showed no separation of functional communities of fresh leaves and litter. The highest number of readings on the fresh leaves was observed for the functional category respiration, while the highest number of rea-

dings for the functional category carbohydrate metabolism was observed in leaf litter. Although long-term submergence negatively affected several functional traits in the fungal assemblage, the rate of decomposition was not affected.

Zahvala

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

Viri

- Baldrian, P., Valášková, V. 2008. Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiology Reviews*, 32(3), 501–521. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00106.x>
- Bedford, A. P. 2005. Decomposition of *Phragmites australis* litter in seasonally flooded and exposed areas of a managed reedbed. *Wetlands*, 25(3), 713–730.
- Brant, J. B., Sulzman, E. W., Myrold, D. D. 2006. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8), 2219–2232. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.022>
- Capps, K. A., Graça, M. A. S., Encalada, A. C., Flecker, A. S. 2011. Leaf-litter decomposition across three flooding regimes in a seasonally flooded Amazonian watershed. *Journal of Tropical Ecology*, 27(2), 205–210. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000635>
- Da Boer, W., Folman, L. B., Klein Gunnewiek, P. J. A., Svensson, T., Bastviken, D., Öberg, G., del Rio, J. C., Boddy, L. 2010. Mechanism of antibacterial activity of the white-rot fungus *Hypholoma fasciculare* colonizing wood. *Canadian Journal of Microbiology*, 56, 380–388.
- 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 wetland. *Hydrobiologia*, 774(1), 69–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2492-x>
- Ferreira, V., Raposeiro, P. M., Pereira, A., Cruz, A. M., Costa, A. C., Graça, M. A. S., Gonçalves, V. 2016. Leaf litter decomposition in remote oceanic island streams is driven by microbes and depends on litter quality and environmental conditions. *Freshwater Biology*, 61(5), 783–799. <https://doi.org/10.1111/fwb.12749>
- Fujii, T., Hoshino, T., Inoue, H., Yano, S. 2014. Taxonomic revision of the cellulose-degrading fungus *Acremonium cellulolyticus* nomen nudum to *Talaromyces* based on phylogenetic analysis. *FEMS Microbiology Letters*, 351(1), 32–41. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12352>
- Grašič, M., Likar, M., Vogel-Mikuš, K., Samardžić, T., Gaberščik, A. 2022. Decomposition rate of common reed leaves depends on litter origin and exposure location characteristics. *Aquatic Botany*, 179. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103513>
- Gulis, V., Suberkropp, K. 2003. Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology*, 48(1), 123–134. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.00985.x>
- Habtewold, J. Z., Helgason, B. L., Yanni, S. F., Janzen, H. H., Ellert, B. H., Gregorich, E. G. 2020. Litter composition has stronger influence on the structure of soil fungal than bacterial communities. *European Journal of Soil Biology*, 98, 103190. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103190>
- Kuehn, K. A., Francoeur, S. N., Findlay, R. H., Neely, R. K. 2014. Priming in the microbial landscape: periphytic algal stimulation of litter-associated microbial decomposers. *Ecology*, 95(3), 749–762. <https://doi.org/10.1890/13-0430.1>

- Kuehn, K. A., Ohsowski, B. M., Francoeur, S. N., Neely, R. K. 2011. Contributions of fungi to carbon flow and nutrient cycling from standing dead *Typha angustifolia* leaf litter in a temperate freshwater marsh. *Limnology and Oceanography*, 56(2), 529–539. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.2.0529>
- Langhans, S. D., Tockner, K. 2006. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, northeastern Italy). *Oecologia*, 147(3), 501–509. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0282-2>
- Likar, M., Dolinar, N., Vogel-Mikuš, K., Gaberščik, A., Regvar, M. 2018. Elemental composition and fungal colonisation of decomposing *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. litter at different water regimes. *Acta Biologica Slovenica*, 61(2), 71–84. <https://doi.org/10.14720/abs.61.2.15896>
- Likar, M., Grašič, M., Stres, B., Regvar, M., Gaberščik, A. 2022. Original leaf colonisers shape fungal decomposer communities of *Phragmites australis* in intermittent habitats. *Journal of Fungi*, 8(3). <https://doi.org/10.3390/jof8030284>
- Likar, M., Grašič, M., Gaberščik, A. 2023a. Contribution of neutral processes to the assembly of microbial communities on *Phragmites australis* leaf litter. *Acta Biologica Slovenica*, 66(2), 16–25.
- Likar, M., Grašič, M., Stres, B., Regvar, M., Gaberščik, A. 2023b. Metagenomics reveals effects of fluctuating water conditions on functional pathways in plant litter microbial community. *Scientific Reports*, 13(1), 21741. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-49044-x>
- Neckles, H. A., Neill, C. 1994. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia*, 286(3), 155–165. <https://doi.org/10.1007/BF00006247>
- Ojdanič, N., Holcar, M., Golob, A., Gaberščik, A. 2023. Environmental extremes affect productivity and habitus of common reed in intermittent wetland. *Ecological Engineering*, 189, 106911. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.106911>
- Redondo, M. A., Berlin, A., Boberg, J., Oliva, J. 2020. Vegetation type determines spore deposition within a forest-agricultural mosaic landscape. *FEMS Microbiology Ecology*, 96(6). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa082>
- Reischke, S., Rousk, J., Bååth, E. 2014. The effects of glucose loading rates on bacterial and fungal growth in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.011>
- Van Rycekgem, G., Verbeken, A. 2005. Fungal ecology and succession on *Phragmites australis* in a brackish tidal marsh. *Fungal Divers*, 19, 157–187.
- Vivelo, S., Bhatnagar, J. M. 2019. An evolutionary signal to fungal succession during plant litter decay. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(10). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz145>
- Webster, J. R., Benfield, E. F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 567–594. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003031>
- Zhang, B., Zhang, J., Liu, Y., Shi, P., Wei, G. 2018. Co-occurrence patterns of soybean rhizosphere microbiome at a continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 118, 178–186. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.011>