

GDK 172.8 : 174.7 : 175.2 : 176.1 : 161.38 : 181.351 : 425 : (048.8)

GLIVNI ENDOFITI V VIŠJIH RASTLINAH

Pregledni članek

Maja JURC*

Izvleček

V prispevku je opredeljen pojem glivnih endofitov v rastlinah. Opisana je kronologija odkrivanja endofitov, izolacija in načini določanja, naselitev endofitov v gostiteljsko rastlino, razširjenost endofitov v rastlinah, taksonomija in ekologija endofitov ter razlaga simbiotskega razmerja med endofitom in gostiteljem. Nakazana je vloga endofitov v mutualistični simbiozi. Prikazana je perspektiva raziskovanja endofitov v biologiji, agronomiji in gozdarstvu. Omenjeni so nekateri naši preliminarni rezultati v raziskavi endofitov črnega bora (*Pinus nigra* Arn.).

Ključne besede: endofitne glive, izolacija, determinacija, taksonomija, ekologija endofitov, latentna okužba, patogenost, mutualizem, simbioza,

FUNGAL ENDOPHYTES IN PLANTS

Abstract

The definition of fungal endophytes in plants is presented in the article. The chronology of endophyte research, methods of isolation and determination, colonisation of hosts, distribution of endophytes within the plants kingdom, taxonomy and ecology of fungal endophytes and explanation of the symbiotic relation between an endophyte and a host are described. Endophyte's role in mutualistic symbiosis is assigned. Predictions of endophyte research in biology, agriculture and forestry are presented. Some preliminary results of our research of endophytes in Austrian pine (*Pinus nigra* Arn.) are mentioned.

Key words: fungal endophytes, isolation, determination, taxonomy, ecology of endophytes, latent infection, pathogenicity, mutualism, symbiosis,

* mag., dipl. ing. gozd., Gozdarski Inštitut Slovenije, 61 000 Ljubljana, Večna pot 2, Slovenija

KAZALO

1	UVOD.....	7
2	ODKRIVANJE ENDOFITOV.....	8
3	IZOLACIJA IN DOLOČANJE ENDOFITOV.....	9
4	NASELITEV ENDOFITOV V GOSTITELJSKO RASTLINO	12
5	RAZŠIRJENOST ENDOFITOV V KRALJEVSTVU RASTLIN	14
5.1	Endofiti v iglavcih.....	15
5.2	Endofiti v vresnicah.....	17
5.3	Endofiti v travah.....	17
5.4	Endofiti v drugih rastlinah.....	18
6	EKOLOGIJA ENDOFITOV	19
7	ENDOFITI KOT MUTUALISTIČNI SIMBIONTI.....	22
8	SKLEP	28
	SUMMARY	29
	VIRI.....	31

1 UVOD

Endofiti so v širšem pomenu vsi organizmi, ki so prisotni v rastlini (gr. *endon* : notri, notranji; gr. *phyton* : rastlina). To so lahko bakterije, mikoplazme, nematode, virusi, glive itd. Pričujoči prispevek obravnava le glivne endofite. V strokovni literaturi so za glivne endofite v uporabi izrazi 'endotropic fungus', 'internal mycobiota', 'myco-fungi', 'endophytes', 'endophytic fungi', 'endophytic microflora', 'endophytic microfungi', 'internal fungi', 'phyllosphere microfungi' (nanaša se na endofite v listih), 'systemic fungal endophytes' (angl.); 'Pilze als Endophyte', 'Endophytische Pilze' (nem.).

Izraz 'endofit' se pojavlja v mikološki literaturi že več kot 100 let. Ta pojem je prvič uporabil DE BARY 1866. leta, in z njim označil glive, katerih hife preraščajo tkiva ali celice živih, avtotrofnih organizmov. DE BARY je definiral glive, ki živijo na površini svojih gostiteljev kot epifite, tiste, ki živijo v rastlinskih tkivih, pa je imenoval endofite. Meja med tema dvema skupinama ni jasno opredeljena. Tako definiran izraz je tudi preširok, saj vključuje tako patogene glive v rastlinah kot tudi vse prehode do mikoriznih simbiotov.

V sodobni mikologiji izraz endofit označuje glivo, ki živi v tkivu navidez zdrave rastline. Endofiti torej povzročajo nevidne - nesimptomatične okužbe (CARROLL 1986).

Glive, ki povzročajo vidne simptome rastlinskih bolezni, so označene kot patogeni oziroma paraziti (parazitski antagonistični simbiotični). Tudi mikorizne glive, ki se razraščajo v tkivih gostiteljske rastline in zunaj njih, so izključene iz kategorije endofitov.

Intenzivno raziskovanje endofitov v zadnjih letih je pokazalo, da se med jasno označenimi skupinami gliv (epifiti, endofiti, paraziti, mikorize) pojavljajo tudi glive, ki jih ne moremo enostavno uvrstiti v eno od prej omenjenih skupin. Nekatere vrste iz rodu *Fusarium* se npr. lahko pojavijo kot epifiti (MILLER et al. 1985), endofiti (LEUCHTMAN / CLAY 1988) ali paraziti na jajcih žuželk (CARROLL 1987, 1991). V nekaterih primerih označujejo endofite kot latentne patogene oziroma kot glive, ki v delu

svojega življenjskega cikla živijo z rastlino v mutualizmu, v drugem delu pa v parazitizmu (CLAY 1988 a). Še bolj natančno je endofite opredelil PETRINI (1986), ki trdi, da so v to skupino vključeni vsi organizmi, ki se v določeni fazi svojega razvojnega cikla lahko naselijo v notranja tkiva rastline brez povzročanja vidnih poškodb gostitelja.

Prve raziskave endofitov v sedemdesetih letih so bile usmerjene v taksonomijo. V osemdesetih letih raziskujejo ekološke aspekte glivnega endofitizma, v devedesetih pa raziskovalci skušajo pojasniti kemizem mutualistične simbioze in evolucijsko hipotezo simbioze med endofitom in gostiteljem.

2 ODKRIVANJE ENDOFITOV

S taksonomijo in razširjenostjo fitopatogenih gliv se raziskovalci ukvarjajo že nekaj stoletij, od časa, ko je ROBERT HOOKE leta 1665 v knjigi *Micrographia* opisal strukturo talusa gliv (TALBOT 1971).

Prvo poročilo o prisotnosti endofitov ('endotropic fungus') v brusnicah (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in navadnem močvirskem rožmarinu (*Ledum palustre* L.) je bilo objavljeno 1915. leta (RAYNER, Annals of Botany, cit. po LEWIS 1924), o endofitnih glivah v iglavcih pa leta 1924 (LEWIS). Sledijo raziskave SAMPSONA (1935) o endofitih v travah. NEILL leta 1939 prvič poroča o nedoločenem endofitu v semenu angleške ljulke (*Lolium perenne* L.) in leta 1941 o svojem rezultatu dolčitve te glive kot *Endoconidium temuletum* Prillieux & Delacroix (verjetno anamorf glive *Gloeotinia* sp.).

SCHÜEPP (1961) poroča o endofitizmu glive *Guignardia citricarpa* Kiely na *Citrus* sp.; HOGG in HUDSON (1966) pa o endofitih v listih bukve.

Prelomnica v raziskavah endofitov so raziskave BERNSTEINA in CARROLLA, ki sta leta 1977 ugotovila prisotnost večjega števila endofitov v iglicah duglazije (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Sledijo odkritja endofitov v več kot 200 rastlinskih vrstah. Raziskovalci se poglobljajo v taksonimijo in ekologijo endofitov.

Veliko zanimanje za endofite se je pojavilo nedavno, ko so ugotovili, da nekateri endofiti proizvajajo toksine v tkivih gostiteljske rastline, zato bi jih lahko uporabili v biokontroli škodljivcev (CLAY 1986, 1989). Endofiti imajo tudi velike potencialne možnosti za genetske raziskave in lahko služijo kot vektorji genov (na primer rezistentnosti), ki jih lahko vnesejo v ekonomsko pomembne vrste rastlin (WOOD 1990).

3 IZOLACIJA IN DOLOČANJE ENDOFITOV

Endofiti ne povzročajo vidnih poškodb tkiv gostiteljske rastline in zato njihove prisotnosti ne moremo ugotoviti na osnovi bolezenskih znakov. Hife endofitne glive v tkivih gostiteljske rastline običajno ne oblikujejo vrstno specifičnih morfoloških struktur in vrste se med sabo ne ločijo, tako da tudi določitev glive na osnovi morfologije hif ni mogoča.

Določanje endofitov lahko v grobem razdelimo v dve skupini metod. Prva je klasično določanje izoliranih gliv v laboratorijski kulturi s pomočjo določevalnih ključev, ki je težavno predvsem zaradi pomanjkanja opisov značilnosti vrst v kulturah in tudi zaradi nepoznavanja posebnega mikrohabitata endofitov - živih rastlinskih tkiv.

Določanje endofitskih vrst se začne s površinsko sterilizacijo tkiv gostiteljske rastline. Tako izločimo glive in druge mikroorganizme, ki živijo na površini rastlin (epifite) (BARKLUND / ROWE 1981, SPEAKMAN / KRÜGER 1983, KIRBY 1987, CABRAL et al. 1993, SCHULZ et al. 1993). Tukaj se pojavlja prva težava. Nekateri epifiti oblikujejo subkutikularne strukture in kljub temu, da se pojavljajo zunaj celic tkiv gostitelja, jih po površinski sterilizaciji določimo kot endofite (McONIE 1967, WEIDEMANN / BOONE 1984). Po drugi strani pa lahko trosi in delčke hif endofitov, ki še niso vraščene v celice rastlin, s površinsko sterilizacijo uničimo. Premočna sterilizacija lahko uniči tudi endofite v tkivih. Sledi inkubacija površinsko steriliziranih segmentov rastline na trdnem hranilnem gojišču ter izolacije gliv, ki izraščajo iz tkiv gostelja. Ker večina endofitnih gliv oblikuje trosi v kulturi, lahko večino tudi določimo. Če gliva ne oblikuje trosišč, jo moramo gojiti na različnih hranilnih podlagah in spremeniti druge rastne razmere (temperatura, svetloba). Pogosto je potrebno za indukcijo oblikovanja trosov

uporabiti UV svetlobo (JOHNSTON / BOOTH 1983). Ne moremo pa ugotoviti natančne lokacije endofitov v tkivu ter števila in velikosti posameznih okužb. Nekatere raziskave kažejo (TOOD 1988, STONE 1987), da se pri oceni posameznih ločenih okužb v tkivu pojavljajo napake, če pa se v istem vzorcu pojavlja hkratna okužba, prihaja do interakcije endofitov v kulturi in napak pri določanju posameznih gliv (CARROLL 1986). Pri klasičnem določanju endofitov so v veliko pomoč histološke raziskave, ki uporabljajo sodobne mikroskopske tehnike. Fluorescentno mikroskopijo so uporabili (PATTON / NICHOLLS) že leta 1966 pri raziskavah glive *Cronartium ribicola* J. C. Fischer ex Rabh. na zelenem boru (*Pinus strobus* L.) in leta 1973 (BERNSTEIN et al. 1973) pri raziskavah epifitov duglazije. Ultrastrukturo, predvsem način vdora endofitnih hif v tkiva gostitelja, širjenje hif in tvorbo novih struktur so raziskovali s pomočjo transmisijske elektronske mikroskopije (TEM) in vrstične elektronske mikroskopije (SEM). Največ tovrstnih raziskav je opravljeno na navadni smreki (SUSKE / ACKER 1987, 1988, 1990), duglaziji (STONE 1988), na *Abies balsamea* L., *Picea rubens* Lamb. Link (JOHNSON / WHITNEY 1989 a) in na nekaterih zelnatih rastlinah (LIGRONE et al. 1993).

V drugo skupino metod določanja endofitov lahko uvrstimo moderne tehnike determinacije. ELISA testi (encimsko vezani imunološki testi) se uporabljajo za detekcijo endofitov v primerih, ko je endofit ekonomsko pomemben (pri ugotavljanju endofitov v krmnih rastlinah). JOHNSON in sod. (1982) uporabljajo ELISA test za odkrivanje endofita *Epichloë typhina* (Fr.) Tul. v trstikasti bilnici (*Festuca arundinacea* Schreb.) s stoodstotno natančnostjo do 100 ng glive / ml. ekstrakta. ELISA test uspešno uporabljajo FUNK in sod. (1983) za določanje prisotnosti endofitov v angleški ljulki, DAHLMAN in sod. (1990) pa za določanje endofitov rodu *Acremonium*. MULLIN in sod. (1983) so dodelali metodo izolacije in prečiščevanja DNA endofitov iz tkiv *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.. KURTZMAN pa (1987) predlaga klasifikacijo gliv s pomočjo primerjanja mitohondrijskih fragmentov DNA. O grupiranju endofitnih gliv rodu *Acremonium* glede na prisotne izoencime (z uporabo HPLC - visokotlačne tekočinske kromatografije) v taksonomske skupine poročajo CHRISTENSEN in sod. (1993) in LEUCHTMANN (1994). O ugotavljanju sojev glive *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet in *G. laricina* (L. Ettlinger) O. Petrini et al. s pomočjo elektroforeze topnih proteinov poročajo PETRINI

in sod. (1990). Potekajo pa tudi raziskave genetske različnosti endofitne vrste *Rhizoglyphus parkeri* Sherwood-Pike, Stone & Carroll v duglaziji z analizami genetskega materiala z molekularnimi tehnikami PCR ('Polymerase Chain Reaction' - polimerazna verižna reakcija) in RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) (McCUTCHEON et al. 1993).

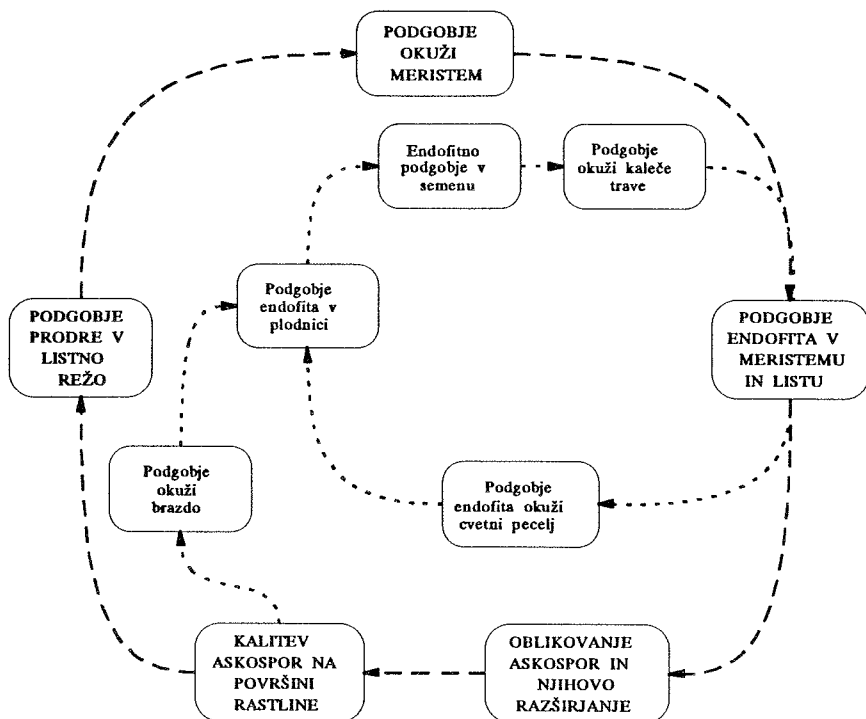
Za pojasnjevanje nekaterih taksonomskih vprašanj, predvsem pa za raziskovanje fiziologije mutualistične simbioze med glivo in gostiteljem uporabljajo encimatske teste (SIEPMANN / ZYCHA 1968, CARROL / PETRINI 1983, MICALES et al. 1986, CHRISTENSEN et al. 1993, HALMSCHLAGER 1993, LEUCHTMANN 1994) in dvojne kulture glive in kalusa gostitelja (NOVAK 1977, HRIB / RYPAČEK 1977, 1981, JACOBI 1982 a, 1982 b, TROJANOWSKI et al. 1985, SIEBER et al. 1990, BLANCHETTE / BIGGS 1992).

Večina do sedaj ugotovljenih endofitnih gliv spada v poddebla *Ascomycotina* (zaprtotrosnice) in *Deuteromycotina* (nepopolne glive), nekaj jih je iz poddebla *Basidiomycotina* (prostotrosnice) in še manj iz poddebla *Mastigomycotina* (razred *Oomycetes*). Redkost pojavljanja prostotrosnic kot endofitov pojasnjujejo z značilnostmi izolacijskih tehnik in z značilnostmi rasti teh gliv v kulturi (BARKLUND / ROWE 1981, BERNSTEIN / CARROLL 1977). Številne glive iz skupine *Basidiomycotina* potrebujejo za rast specifične hranilne podlage in specifične rastne razmere, zato jih hitrorastoče zaprtotrosnice prerastejo in onemogočijo izolacijo. Glive iz te skupine rastejo v laboratorijski kulturi predvsem kot sterilna podgobja.

Endofite iz skupin *Ascomycotina* in *Basidiomycotina*, ki oblikujejo teleomorfe v kulturi, ponavadi lahko določimo (rod in vrsto), pri skupini *Deuteromycotina* pa so opisi taksonomskih značilnosti v kulturi zelo pomanjkljivi ali jih sploh ni, pomanjkljivo pa je tudi znanje pleomorfizma, ki se lahko pojavi pri eni vrsti v njenem razvojnem ciklu (tako npr. *Septoria tritici* Rob., anamorf *Phaeosphaeria tritici* (Garov) Hedjaroude: v prvih tednih ima obliko rasti podobno kvasovkam, trosišča pa oblikuje šele po nekaj mesecih). Ugotovljeno je tudi, da veliko število endofitov, še posebej iz skupine *Coelomycetes* in *Hyphomycetes*, kaže večjo variabilnost v obliki in velikosti trosišč, trosonoscev in trosov v kulturi, kot pa je variabilnost teh struktur na gostitelju v naravi.

4 NASELITEV ENDOFITOV V GOSTITELJSKO RASTLINO

Obstaja več razlag, kako endofiti naselijo gostiteljsko rastlino. WERNER (1992) ugotavlja na primeru razvojnega cikla endofitne glive *Epichloë typhina* v travi, da sta v naravi prisotna dva načina okužbe rastlinskih tkiv (slika 1).



Slika 1: Razvojni cikel endofitne glive (po SIEGEL in SCHARDL 1991)

Figure 1: Life cycle of endophytic fungi (based on SIEGEL and SCHARDL 1991)

Podgobje lahko skozi listno režo okuži meristemske celice, tam se razraste, sledi oblikovanje askospor in njihovo razširjanje v okolje in spet prodor v listne reže sosednih listov. Pri drugem načinu okužbe se podgobje iz meristema lista razrašča v cvetni pecelj (ali tros okuži brazdo cveta), naseli plodnico in se razraste v semenu. Pri prvem načinu je krog okužbe

zaključen v listih, pri drugem je okuženo seme. Isti avtor navaja, da se endofiti nikoli ne pojavljajo v koreninah. Študije nekaterih raziskovalcev (NEILL 1940, LLOYD 1959) kažejo, da so endofiti v angleški ljujki prisotni že v semenu, širijo se tudi z vegetativnim načinom razmnoževanja rastline. O prisotnosti endofitov v semenu številnih dreves poročajo MITTAL in sod. (1990). NEILL (1940) navaja, da uskladiščenje semena, ki traja več kot 18 mesecev, povzroča, da sejanke, ki kalijo iz takega semena, niso okužene z endofiti. LATCH in CHRISTENSEN (1982) trdita, da hladno skladiščenje semena podaljša življenjsko sposobnost v semenu razraščanih endofitov. Naše izkušnje kažejo, da seme črnega bora, ki je bilo nabrano na Krasu (območje Dutovlje - Komen) februarja 1994 in istega meseca analizirano (brez skladiščenja), ni vsebovalo endofitov. Tudi seme črnega bora, ki smo ga dobili iz podjetja Semesadike Mengeš, nabrano januarja 1993 leta na območju Krasa (območje Divača-Kozina) in je bilo uskladiščeno (na + 4°C 13 mesecev), ni bilo okuženo z endofiti.

Najpogostejše mesto okužbe črnega, rdečega bora in *Pinus resinosa* Sol. je skorja letošnjih poganjkov (GREMMEN 1968, PATTON et al. 1984). BARKLUND in UNESTAM (1988) navajata, da je mesto okužbe navadne smreke skorja letošnjih poganjkov, iz katere se podgobje vrašča v tkiva poganjka in se širi proti iglicam in popkom. V poganjkih tekočega leta so pri smreki ugotovili prisotnost endofitnega podgobja, popki in letošnje iglice pa niso bile okužene z glivo (BARKLUND / UNESTAM 1988, PATTON et al. 1984). STONE (1988) raziskuje latentne okužbe, ki jih povzroča endofitna gliva *Rhizoctonia parkeri* na duglaziji. Ugotavlja, da gliva okuži zdrave iglice z neposrednim vdorom hif v zid epidermalnih celic duglazije. Intracelularna okužba se ustavi v prvi epidermalni celici, ki odmre. Hife glive se iz intracelularnega prostora širijo in razraščajo samo v iglicah, ki se starajo. Ker so iglice okužene v prvem letu, lahko pa živijo tudi 9 let, latentno življene te glive traja tudi 8 let (SHERWOOD-PIKE et al. 1986, STONE 1988). Najnovejše raziskave naselitve endofitne glive *Discula umbrinella* (Berk. & Broome) M. Morelet v liste bukve kažejo, da gliva prodira v tkiva gostitelja na način, ki je značilen za biotrofne ali hemibiotrofne patogene glive (s pomočjo apresorija na koncu kalilne cevi ali neposredno skozi kutikulo (VIRET / PETRINI 1994).

5 RAZŠIRJENOST ENDOFITOV V KRALJEVSTVU RASTLIN

Raziskave o prisotnosti endofitov v semenovkah so bile opravljene na več kot 200 vrstah iz tropskih, zmernih, subarktičnih in alpskih območij. Endofitne glive so bile izolirane iz vseh analiziranih rastlin, poročajo pa tudi o prisotnosti endofitov v mahovih in praprotnicah (BOULLARD 1951, 1957, DREYFUSS / PETRINI 1984). Do sedaj opravljene raziskave endofitov so potrdile, da so ti prisotni v listih (listavcih in iglavcih), deblu (v ksilemu, floemu, celicah plute), poganjkih in semenu.

Domnevajo (PETRINI 1986, CARROLL 1986, 1988), da so vse živeče rastlinske vrste gostitelji endofitov. Ena sama rastlina je lahko hkrati gostitelj večjem številu endofitskih simbiotov. Tudi naše raziskave so pokazale, da eno iglico črnega bora lahko naseljuje več različnih vrst endofitskih gliv (do devet vrst).

Ali obstaja specializiranost posameznih vrst endofitnih gliv na nivoju rastlinske vrste (ali rodu), še ni jasno. ISAAC (1992) poudarja, da se nekatere vrste endofitov splošno pojavljajo in jih lahko izoliramo iz številnih rastlinskih gostiteljev iz različnih lokacij. Nekateri endofiti ne kažejo široke razširjenosti med različnimi rastlinskimi vrstami, nekateri pa so bili izolirani samo iz vrst ene družine ali iz nekaj sorodnih družin. PETRINI (1986) deli endofitne glive v dve skupini. V prvo spadajo endofiti, ki so posod navzoči, izolirani iz številnih gostiteljev iz različnih rastišč in podnebij (nekateri saprofiti, koprofilne vrste in skupina *Xylariaceae*). V drugi pa so endofiti, ki so specializirani na nivoju družine, tako npr. izoliranih endofitov iz predstavnikov družine *Pinaceae* nikoli ne najdemo v rastlinah iz družin *Ericaceae* ali *Gramineae*.

Potrjena ja tudi določena stopnja specializiranosti endofitnih gliv na posamezne rastlinske organe ali tkiva. Nekateri endofiti so bili pogosto izolirani iz sorodnih (istovrstnih) tkiv, kot so endofiti iz iglic (CARROLL / PETRINI 1983). CARROLL in CARROLL (1978) trdita, da obstaja značilna razlika v vrstni sestavi endofitov glede na lokacijo pojavljanja v iglici (pecelj iglice, vrh, srednji del iglice). STONE (cit. po PETRINI 1986) trdi, da v iglicah duglazije hkrati živita dve endofitni glivi, *Rhodocline parkeri* v epidermalnih in hipodermalnih celicah in *Phyllosticta* sp., ki se

pojavlja intracelularno v mezofilu. Spicializiranost endofitnih gliv na določena rastlinska tkiva pojasnjujejo z dejstvom, da različne vrste endofitnih gliv uporabljajo za svoj razvoj različne substrate v rastlini (CARROLL / PETRINI 1983).

Raziskave endofitnih gliv so bile do sedaj usmerjene predvsem na rastline iz družin *Coniferae*, *Ericaceae* in *Gramineae*.

5.1 Endofiti v iglavcih

Prvič endofite v iglavcih omenja LEWIS 1924. leta kot endotrofne glive. Obsežne raziskave endofitov so bile opravljene na iglicah in vejicah iglavcev. Prve raziskave se ukvarjajo z endofiti na nivoju rodu: CARROLL in sod. (1977) raziskujejo endofite rodov *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Sequoia*; CARROLL in CARROLL (1978) *Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*; PETRINI in MÜLLER (1979) *Juniperus communis*; PETRINI in CARROLL (1981) rodove družine *Cupressaceae* (*Calocedrus* sp., *Chamaecyparis* sp., *Juniperus* sp., *Thuja* sp.).

Sledijo poglobljene raziskave endofitov v posameznih iglavcih. Endofite v iglicah in vejicah navadne smreke *Picea abies* (L.) Karst. so raziskovali številni avtorji (ROLL-HANSEN / ROLL-HANSEN 1979 a, 1979 b; BARKLUND / ROWE 1981, 1983; HRIB / RYPAČEK 1981; PENO 1983; KOWALSKI / LANG 1984; BUTIN / WAGNER 1985; BUTIN 1986; BARKLUND 1987, 1989; SUSKE / ACKER 1987, 1988, 1990; SIEBER 1988, 1989; BARKLUND / UNESTAM 1988; COURTOIS 1990 a, 1990 b; PETRINI et all. 1990; DOTZLER 1991; CHOJNACKI 1992). Z endofiti v lesu navadne smreke se ukvarjajo HALLAKSELA (1977), HRIB in RYPAČEK (1981), SCHMIDT (1985).

Endofite so raziskovali tudi v nekaterih drugih vrstah smreke npr. *Picea rubens* Sarg. (JOHNSON / WHITNEY 1989 a, CLARK et all. 1989), *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. (MAGAN / SMITH 1993, MAGAN et all. 1993, SMITH / MAGAN 1993).

Številne so raziskave endofitov na duglaziji. Z ugotavljanjem interne mikoflore so se ukvarjali BLOOMBERG (1966), BERNSTEIN in CARROLL (1977), SHERWOOD-PIKE in sod. (1986). Sledijo bolj poglobljene raziskave začetka in razvoja okužbe (STONE 1987, 1988; TODD 1988). Najnovejša raziskava se nanaša na ugotavljanje genotipske variabilnosti endofita *Rhabdocline parkeri* (McCUTCHEON et al. 1993) s PCR metodo.

Z endofiti v borovih iglicah so se ukvarjali številni raziskovalci (CARROLL / CARROLL 1978, SCHNELL 1987, KOWALSKI 1988, LEGAULT et al. 1989, PODGER / WARDLAW 1990 a, 1990 b, PETRINI et al. 1990). Endofite v iglicah rdečega bora so raziskovali BJÖRKMAN (1972), RACK in SCHEIDEMANN (1987), MAGAN in sod. (1993), v ksilemu pa FISHER in sod. (1989). Z črnim borom so se ukvarjali MILLAR 1974 leta (*Pinus nigra* var. *maritima*), CARROLL in sod. (1977), JURC / JURC (1994).

Endofite jelk so raziskovali CARROLL in CARROLL (1978), JOHNSON in WHITNEY (1989 a, 1989 b), PETRINI in sod. (1989). CLARK in sod. (1989), BUTIN in PEHLUND (1993), bele jelke (*Abies alba* Mill.) pa GOURBIERE (1974, 1980), CARROLL in sod. (1977), CANAVESI (1987), SIEBER (1989), SIEBER-CANAVESI / SIEBER (1988), PETRINI in sod. (1990).

Endofite evropskega macesna (*Larix decidua* Mill.) so raziskovali KOWALSKI (1982), SCHNELL in sod. (1985), SCHNELL (1987) in PETRINI in sod. (1990). CARROLL 1990 leta raziskuje endofite vrste *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don. na Japonskem. Endofite vednozelenke sekvoje (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) pa leta 1991 avtorja ESPINOSA-GARCIA in LANGENHEIM.

Raziskave endofitov v iglicah kažejo, da je bilo iz dosedaj najbolj raziskanih vrst *Juniperus communis* L. (PETRINI / MÜLLER 1979) ali iz duglazije (CARROLL / CARROLL 1978) izoliranih več kot 110 endofitnih gliv, večina od njih (80-90 %) je bila opažena redko ali samo enkrat. Pri raziskavi endofitov iglic črnega bora, ki še poteka, smo dosedaj izolirali in določili 51 vrst gliv.

Večino izoliranih endofitov predstavljajo anamorfi znanih vrst iz poddebla *Ascomycotina*, kot so *Brunchorstia pinea* (Karst.) Höhn., *Corniculariella* anam. vrste *Holmiella sabina* Petrini et all., anam. vrste *Retinocyclus abietis* (Croun) Groves & Wells, *Sirodothis* sp.. Nekateri endofiti iglavcev pa tudi v kulturi oblikujejo spolna trosišča (*Chloroscypha* sp., *Cryptocline abietina* Petrak, *Cyclaneusma* sp.).

5.2 Endofiti v vresnicah

Raziskave endofitov so bile opravljene v desetih vrstah iz družine vresnic (OBERHOLZER 1982; PETRINI et all. 1982; PETRINI 1984, 1985; WIDLER / MÜLLER 1984). Ugotavljajo, da so vse gostitelji velikega števila endofitov. Tako je bilo iz vednozelenega gornika (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel) v dveh letih raziskav izoliranih 197 endofitnih vrst (WIDLER / MÜLLER 1984). Večina izoliranih endofitov je bila kozmopolitska, nekateri pa so bili specializirani samo na družino *Ericaceae* ali na posamezne vrste iz te družine. PETRINI (1985) je dokazal, da obstaja jasna korelacija med gostiteljsko rastlino in vrsto endofitne glive. Npr. *Coccomyces arctostaphyli* (Rehm) B. Erikss. in *Cryptocline arctostaphyli* se pojavljata samo na vednozelenem gorniku, jesensko vreso (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) naseljuje predvsem vrsta *Godronia callunigera* Karst., vrsti *Anthostomella tomicum* (Lév.) Sacc. in *Phyllosticta pyrolae* pa sta bili najpogosteje izolirani iz spomladanske rese (*Erica carnea* L.).

5.3 Endofiti v travah

Spadajo v skupino najbolj raziskanih endofitov, ker se pojavljajo na industrijsko pomembnih rastlinah (pšenica, riž, krmne rastline). Omenili smo že, da so bila prva poročila o prisotnosti endofitnih gliv v listih trav objavljena pred več kot petdesetimi leti (SAMPSON 1935; NEILL 1939, 1940, 1941). Endofite v listih trav uvrščamo v družino *Clavicipitaceae* (poddeblo *Ascomycotina*), in sicer v rodove *Atkinsonella*, *Balansia*, *Epichloë* in *Myriogenospora*, poročajo, da jih je skupaj cca 45-50 vrst (SIEGEL et all. 1987, SIEGEL / SCHARDL 1991). Endofiti so prisotni v nekaj sto

vrstah trav, *Atkinsonella* sp. in *Epichloë* sp. naseljujeta C3 trave, *Balansia* sp. in *Myriogenospora* sp. pa sta simbionta trav tipa C4 (WERNER 1992). Z endofiti trav so se ukvarjali BAILEY (1903), GROGER (1972), MAZUR in sod. (1981), BUSH in sod. (1982), GALLAGHER in sod. (1982), FUNK in sod. (1983), CLAY (1986, 1988 a, 1988 b, 1989).

5.4 Endofiti v drugih rastlinah

Endofite v listih zahodne platane (*Platanus occidentalis* L.), ameriškega ambrovca (*Liquidambar styraciflua* L.) in vrstah rodu *Ligustrum* sp. je raziskoval SPURR (1975); v listih belega javorja (*Acer pseudoplatanus* L.) PUGH in BUCKLEY (1971) ter WULF (1990); v iglicah navadnega brina (*Juniperus communis* L.), v listih navadnega pušpana (*Buxus sempervirens* L.) in navadne bodike (*Ilex aquifolium* L.) PETRINI in sod. (1979); v listih črne jelše (*Alnus glutinosa*) MULLIN in sod. (1983); listih doba (*Quercus robur* L.) BUTIN (1992); v 6-8 let starih rastlinah doba in rdečega hrasta (*Quercus rubra* L.) KOWALSKI (1983); v listih vrst rodu *Juncus* CABRAL in sod. (1993); v listih in vejicah gradna (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) HALMSCHLAGER in sod. (1993); v listih in vejah bukve (*Fagus sylvatica* L.) SIEBER in HUGENTOBLE (1987), CHAPELA in sod. (1990) ter VIRET in PETRINI (1994); v deblih in vejah ameriške bukve (*Fagus grandifolia* Ehrh.) in trepetlike (*Populus tremula* L.) CHAPELA (1989); v listih in vejicah vrste *Suaeda fruticosa* PETRINI (1986), PETRINI in sod. (1987) ter FISHER in PETRINI (1989); v listih *Vaccinium oxycoccus* L. in čemaža (*Allium ursinum* L.) SCHULZ in sod. (1993); v vednozelenem grmičevju iz Oregona (*Mahonia nervosa*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Gaultheria shallon*, *Mahonia aquifolium*, *Umbellularia californica*) PETRINI in sod. (1982); v vejicah krhke vrbe (*Salix fragilis* L.) in doba PETRINI in FISHER (1990); v ksilemu in skorji rodu *Alnus* FISHER in PETRINI (1990); na listih in vejicah rdeče jelše (*Alnus rubra* Bong.) SIEBER in sod. (1991) in v listih puhaste breze (*Betula pubescens* var. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) HELANDER in sod. (1993).

6 EKOLOGIJA ENDOFITOV

Raziskave vrstne sestave endofitnih populacij v številnih gostiteljih kažejo, da so bili po površinski sterilizaciji rastlinskih tkiv izolirani številni taksoni endofitov iz istega gostitelja. V vseh raziskanih gostiteljih je bila ugotovljena dominacija samo ene ali nekaj endofitnih vrst (BUTIN 1986, CHAPELA 1989, LEGAULT et all. 1989, COURTOIS 1990 a, PETRINI / FISHER 1990). Napr., *Lophodermium piceae* (Fuckel) Höhn. je najpogostejši endofit v navadni smreki (BUTIN 1986, SIEBER 1988). PETRINI in sod. (1989) so odkrili, da je *Phyllosticta multicorniculata* Bissett et Palm, gliva, ki sta jo BISSETT in PALM (1989) določila kot povzročitelja rjavenja iglic, najpomembnejši prebivalec zdravih iglic *Abies balsamea* (L.) Mill.. Liste bukve v Evropi pa večinoma naseljuje *Apiognomonium errabunda* (Rob.) Höhn. (SIEBER / HUGENTOBLE 1987).

Raziskovalci ugotavljajo, da se vrstna sestava endofitov spreminja glede na lokacijo nabiranja (SIEBER-CANAVESI / SIEBER 1988, SIEBER et all. 1991)) in v okviru lokacije se spreminja glede na topografski položaj gostitelja. PETRINI (1991) poroča, da praviloma ena ali dve endofitni glivi dominirata v eni gostiteljski rastlini glede na geografsko provenienco gostitelja. Ugotavljajo, da obstaja korelacija med nadmorsko višino rastišča gostitelja in vrstno sestavo prisotnih endofitov. Tako SIEBER (1988) trdi, da iglice navadne smreke, ki raste na vlažnejših lokacijah z nižjo nadmorsko višino, naseljuje predvsem endofit *Tiarosporella parca* (Berk. et Broome) Whitney et all., *Lophodermium piceae* pa je bolj pogost v sušnih območjih na višji nadmorski višini. Ne obstaja pa odvisnost med vrstnim in številčnim pojavljanjem endofitov glede na položaj nabranih vzorcev v krošnji (stran neba) (JOHNSON / WHITNEY 1989 b, LEGAULT et all. 1989, PETRINI / FISHER 1990).

O vplivu ekoloških razmer na pojavljanje endofitov poroča več avtorjev (PODGER / WARDLAW 1990 a, SIEBER 1989). PETRINI (1987, cit. po PETRINI 1991) ugotavlja, da je naselitev endofitov v alpske rastline v veliki meri odvisna od ekoloških razmer (dolžina ohranjanja snega, izpostavljenost gostitelja vetrovom, neugodne prehranjevalne razmere za gostitelja). V ekstremnih klimatskih razmerah je število endofitnih vrst manjše (SIEBER 1989, SIEBER et all. 1991).

Endofitne skupnosti so v mladih in starih drevesih, ki rastejo na isti lokaciji, običajno podobne, razlika se pojavlja v številčnosti posameznih vrst in mestu naselitve gostitelja (ESPINOSA-GARCIA in LANGENHEIM 1990, cit. po PETRINI 1991). Večja stopnja naseljenosti endofitov je bila opažena v vzorcih iz homogenih rastišč in z večjim sklepom krošenj (PETRINI / CARROLL 1981, PETRINI et all. 1982, LEGAULT et all. 1989). Večje število endofitov je ugotovljeno v vejah pri dnu krošnje (JOHNSON / WHITNEY 1989 b). Ugotovljeno je tudi (SIEBER / HUGENTOBLE 1987, BARKLUND 1989, CHAPELA 1989, JOHNSON / WHITNEY 1989 a, COURTOIS 1990 b, FISHER in PETRINI 1990 cit. po PETRINI 1991, SIEBER et all. 1991), da sta vrstna sestava in številčnost endofitov značilno vezana na posamezne organe in tkiva gostitelja.

Več raziskovalcev (CARROLL et all. 1977, PETRINI et all. 1979, PETRINI / CARROLL 1981, LEGAULT et all. 1989, ESPINOSA-GARCIA / LANGENHEIM 1990, cit. po PETRINI 1991) ugotavlja, da starejša tkiva gostitelja vsebujejo več različnih vrst endofitov in tudi večje število okužb ene vrste. Pogosto naseljujejo različne skupnosti endofitov različno stara tkiva gostitelja (SIEBER / HUGENTOBLE 1987, SIEBER-CANAVESI / SIEBER 1988, ESPINOSA-GARCIA / LANGENHEIM 1990, cit. po PETRINI 1991).

Študije sezonskega spreminjanja endofitne populacije in skupnosti ponujajo nekoliko nasprotujoče si sklepe. WIDLER in MÜLLER (1984) opisujeta sezonsko spreminjanje pojavljanja endofita v vednozelenem gorniku. Endofitna vrsta, ki je podvržena spremembam, pa ni specifična za gostitelja, je splošno razširjen endofit. SIEBER in HUGENTOBLE (1987) pa poročata o sezonskih spremembah stopnje kolonizacije listja bukve z najpogostejšimi in specifičnimi endofiti za to vrsto (*Apiognomonium errabunda*, *Diaporthe eres* Nitschke, *Bisporella* sp.). SPURR (1975) poroča, da se populacija endofitov v rastni sezoni povečuje. Naše izkušnje (JURC / JURC 1994) kažejo, da obstaja jasna korelacija med vrstno sestavo, številčnostjo endofitov in časom vzorčenja.

Načini gospodarenja z gozdovi tudi vplivajo na pojavljanje endofitov (SIEBER-CANAVESI in SIEBER 1988, LEGAULT et all. 1989), golosečnje in monokulture zmanjšujejo vrstno različnost endofitov.

Ugotovljeno je, da sta številčnost in vrstna sestava endofitov značilna kazalca zračne polucije in vitalnosti gostitelja. BARKLUND in ROWE (1983) trdita, da onesnaženje zraka v enaki meri prizadane endofite in gozdove. Avtorici ugotavljata, da je bila na švedskem v obdobju 1977-79 okužba z neidentificirano endofitno glivo v vejah navadne smreke na isti lokaciji enakomerno razporejena po posameznih drevesih, bistveno pa je bila drugačna na lokacijah z različno stopnjo obremenjenosti s kislimi depoziti. Pojavljanje endofitov (vrstna sestava in številčnost) je negativno korelirano z jakostjo onesnaženosti okolja. Številčnost in vrstna sestava endofitne populacije zrcali stres v okolju. Spremembo zastopanosti endofitnih gliv v vejicah in listih zdravih in bolnih bukev raziskujta avtorja SIEBER in HUGENTOBLER 1987. leta.

Zračna polucija je vzrok spremembe endofitne populacije v vejah navadne smreke in bele jelke (SIEBER 1988, 1989). Da je mikoflora v krošnjah in rizosferi navadne smreke uporabna pri razlaganju simptomov propadanja gozdov poudarja COURTOIS (1990 a). Tudi WULF (1990) ugotavlja korelacijo med številčnostjo endofitnih gliv v listih belega javorja in propadanjem gozdov. O različni vrstni sestavi gliv in bakterij v deblu in koreninah navadne smreke iz različno polucijsko obremenjenih območjih centralne Evrope poroča SCHMIDT (1985), SCHÜTT (1985) pa poroča o mikoflori v smrekovih iglicah starejših dreves iz onesnaženih območij na Bavarskem.

Raziskave vpliva zunanjih dejavnikov (temperatura, pH, vlaga) in koncentracije SO_2 na različno onesnaženih območjih Anglije na naselitev *Lophodermium piceae* in *Rhizosphaera kalkoffii* Bub. v iglice sitke sta opravila SMITH / MAGAN 1993. Odnos med endofiti sitke in atmosfersko onesnaženostjo raziskujeta MAGAN in SMITH (1993), učinke zaplinjanja z SO_2 in O_3 na endofite navadne smreke in sitke raziskujejo MAGAN in sod. (1993). Najnovejše raziskave vpliva simuliranega kislega dežja (pH 3) na endofitno populacijo v listih puhaste breze (*Betula pubescens* var. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) v subarktičnih območjih Finske so pokazale, da kisli dež zmanjšuje število prisotnih endofitov za cca 25%, vrstna sestava endofitov pa ostane nespremenjena (HELANDER et al. 1993).

Ekologijo sukcesije mikroorganizmov v iglicah bele jelke prikazuje CANAVESI (1987). Stabilni skupnosti endofitov, ki je značilna za zelene iglice brez bolezenskih simptomov, sledi druga skupina gliv (ta vključuje nekatere epifite), ki naseli starajoče se iglice (začetek rjavenja), ki so še na vejicah. Iglice odpadejo in po 4-6 tednih jih popolnoma zamenjajo saprobi, ki so značilni za glivne združbe opada iglavcev (GOURBIERE 1974, 1980). Glivne skupnosti zelenih iglic brez bolezenskih simptomov so ekološko stabilne in to stanje traja do začetka staranja tkiv gostitelja. Starostne spremembe pa povzročijo naselitev nove skupnosti, sestavljene večinoma iz saprobov v starajočih se tkivih. To razlago potrjujejo tudi raziskave iglic *Sequoia sempervirens* (Endl.) Del Don (ESPINOSA-GARCIA / LANGENHEIM 1990 cit. po PETRINI 1991).

Tretiranje ječmenovih posevkov s herbicidi (propiconazol) značilno zmanjša naselitev endofitov (RIESEN in CLOSE 1987).

7 ENDOFITI KOT MUTUALISTIČNI SIMBIONTI

Sodobna fiziologija deli simbiozo ali skupno življenje različnih rastlinskih in živalskih organizmov (gr. *symbiosis*: skupno življenje, sožitje) na šest kategorij glede na povečanje ali zmanjšanje življenjske sposobnosti osebkov v povezavi. Tako pri mutualizmu povezava med organizmoma poveča življenjsko sposobnost obeh organizmov (+/+); pri komenzalizmu je življenjska sposobnost enega simbionta nespremenjena, drugega pa je zvišana (0/+); pri neutralizmu je razmerje 0/0; pri agonizmu -/+; pri amenzalizmu -/0 in kompeticiji -/- (LEWIS 1985, cit. po ISAAC 1992). Mutualistična povezava povečuje sposobnost preživetja, prehranjenost s hranili, reprodukcijo in rast pri obeh udeleženih organizmih. V mutualistično simbiozo glive in rastline uvrščajo mikorize, lišaje in endofite (CARROLL / CARROLL 1978).

Ker se endofitne glive pojavljajo pogosto v rastlinah, ne povzročajo pa vidnih poškodb gostiteljske rastline, so prvi raziskovalci medsebojnih razmerij med endofitom in rastlino zato domnevali, da živita v mutualistični simbiozi (CARROLL / CARROLL 1978).

Mutualistična simbioza je relativno dobro raziskana v travah ter delno v duglaziji in bukvi.

CARROLL (1988) trdi, da obstajata dva tipa mutualizma: 'konstitutivni mutualizem' - to je relativno trajna povezava, ki se najpogosteje pojavlja pri travah, glive so že v semenu, v povezavi imajo obilno podgobje in visoko metabolitsko aktivnost in 'inducirani mutualizem' - endofine glive okužijo vegetativne organe gostiteljske rastline in ostanejo metabolitsko neaktivne tudi precej časa, imajo relativno majhno maso podgobja, metabolitsko aktivnost glive in zaščito gostiteljske rastline pa sprožijo poškodbe gostiteljske rastline.

CLAY (1988 a) inducirani mutualizem poimenuje obrambni mutualizem. Trdi, da vsi travni endofiti iz družine *Clavicipitaceae* proizvajajo v tkivih svojega gostitelja fiziološko aktivne alkaloidne. Ti predstavljajo kemijsko podlago simbiotske skupnosti obrambnega mutualizma. V tovrstni simbiozi gliva varuje svojega gostitelja pred herbivori, žuželkami in mikroorganizmi in tako varuje svoj življenjski prostor in vir hrane. Raziskave so pokazale, da so koristi zaradi nastalih alkaloidov za rastlino naslednje:

a/ *Trave postanejo toksične za rastlinojede sesalce*

Šele raziskave endofitov v travah so pojasnile, zakaj so nekatere trave strupene za domačo živino. O zastrupitvah in narkotičnem stanju konj, ki so uživali trave iz rodu *Stipa* poročajo že leta 1903 (BAILEY). Strupenost omotne ljuljke (*Lolium temulentum* L.) se omenja v Bibliji, delih rimskega pesnika Ovida, Shakespearovi igri Henrik IV (LEEMAN 1933, cit. po CLAY 1988 b). SAMPSON je že leta 1935 dokazal, da je omotna ljulka strupena zaradi okuženosti z endofiti. GROGER pa 1972. leta poroča o zastrupitvah krav s travami, ki so bile naseljene z endofiti iz rodov *Balansia* in *Myriogenospora*. Veliko je poročil o posledicah slabega počutja in smrti živine (goveda, konj, ovc, koz in tudi jelenov), ki jih povzročajo z endofiti okužene trave iz rodov *Festuca*, *Lolium*, *Andropogon*, *Paspalum*, *Melica* in *Stipa*. Tudi raziskovalci iz Nove Zelandije (GALLAGHER et all. 1982) poročajo o prisotnosti neurotoksinov za sesalce v rastlini in v semenu angleške ljuljke (*Lolium perene* L.), ki je bila okužena z endofiti.

b/ Dvignejo raven odpornosti gostitelja na rastlinske žuželke

BUSH in soavtorji (1982) poročajo, da je prisotnost endofitnih gliv (*Epichloë typhina* in *Acremonium* sp.) v trstikasti bilnici (*Festuca arundinacea* Schreb.) povezana z nastajanjem alkaloidov (pirolizidnih, N-acetil lolina in N-formil lolina), ki delujejo antagonistično na rastlinojede žuželke. Redukcija prehranjevanja žuželk je raziskana na nekaj primerih. O povečani odpornosti nekaterih kultivarjev angleške ljuke na objedanje larv *Crambus* sp. poročajo MAZUR in sod. (1981) in FUNK in sod. (1983). CLAY (1989) ter CLAY in CHEPLICK (1989) poročata o večji odpornosti nekaterih trav, ki so okuženi z endofiti na objedanje larv vrste *Spodoptera frugiperda* (red *Lepidoptera*).

WEBBER (1981) pojasnjuje interakcijo hroščev beljavarjev (*Scolytus* sp.), endofitne glive (*Phomopsis oblonga* (Desm.) Traverso) in bresta pri epifitociji holandske brestove bolezni v Evropi in Severni Ameriki. Znano je, da hrošči beljavarji prenašajo na breste trose holandske brestove bolezni (*Ceratocystis ulmi* (Buis.) Mor.), ki povzroča odmiranje brestov. Laboratorijski poskusi so pokazali, da hrošči ne naseljujejo materiala, ki je okužen z endofitno glivo *P. oblonga*, potomstvo hroščev, ki so v okužene hlode umetno vneseni, je številčno bistveno zmanjšano. WEBBER in GIBBS (1984) trdita, da naravna razširjenost endofita *Phomopsis oblonga* v severni in zahodni Angliji upočasnjuje širjenje holandske brestove bolezni v ta območja. CARROLL (1988) je ugotovil, da je umrljivost larv mušic iz rodu *Contarinia* na iglicah duglazije značilno večja, če so iglice okužene z endofitno glivo *Rhabdocline parkeri*. Večjo umrljivost uši *Adelges abietis* (L.) v hipertrofijah bele smreke (*Picea glauca* (Moench.) Voss.) povzroča okužba teh hipertrofij z endofitno glivo *Cladosporium sphaerospermum* Penz. (LASOTA et all. 1983). Antagonizem med endofiti in *Paradiplosis tumifex* v iglicah in hipertrofijah na iglicah *Abies balsamea* raziskujejo PETRINI in sod. (1989). CLARK in sod. (1989) raziskujejo toksičnost metabolitskih produktov endofitnih gliv za larve tortricid (*Choristoneura fumiferana*) v *Abies balsamea* in *Picea rubens*. Antagonizem med endofiti (predvsem *Diplodina acerina* (Pass.) Sutton) in šiškario (*Dasineura vitrina* Kffr.) na belem javorju raziskuje WULF (1990). FUNK in sod. (1983) so raziskovali odpornost, ki jo povzročajo endofiti v angleški ljučki na prehranjevanje larv *Crambus* sp.. BUTIN (1992) raziskuje učinke endofitnih

gliv na smrtnost žuželk, ki povzročajo šiške na listih doba. Tudi antagonizem med endofitno glivo *Rhabdocline parkeri* in larvami rodu *Contarinia* na iglicah duglazije, ki je posledica tvorbe glivnih toksinov, je bil eksperimentalno dokazan (CARROLL 1988). CLAY (1986, 1989) poudarja da se vrste endofitov trav iz družine *Clavicipitaceae* lahko z velikim uspehom uporabijo v biokontroli. Nekateri endofiti iz iglic bi se lahko uporabili v biokontroli proti škodljivcem (CLARK et al. 1989, PETRINI et al. 1989).

c/ *Sprožijo mehanizme obrambe gostitelja proti nekaterim patogenim glivam*

MATTA že 1971 leta opisuje, da imajo vrste rodu *Fusarium* sp., ki povzročajo nesimptomatične okužbe, sposobnost, da zavarujejo gostiteljsko rastlino pred nekaterimi patogenimi glivami. V veliko primerih (KUÆ / HAMMERSCHMIDT 1978) vključuje zaščitno delovanje endofitov stimuliranje splošne obrambe rastline na okužbo z glivo, obrambe, ki temelji na sintezi nekaterih encimov in sintezi fitoaleksina. MINTER (1981) poroča o antagonizmu med vrstama *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar in *Lophodermium conigenum* (Brunaud) Hilitzer v iglicah rdečega bora. *L. seditiosum* je patogen mladih dreves in povzroča prezgoden osip iglic, *L. conigenum* pa oblikuje trosišča samo na odpadlih iglicah in je endofit. Patogena gliva kolonizira iglice in oblikuje trosišča samo, če *L. conigenum* ni prisotna v mikrohabitatu (iglici). Tako v populaciji rdečega bora, kjer so prisotna drevesa različne starosti, prisotnost *L. conigenum* v iglicah starejših dreves zmanjšuje uspešnost okužbe mladja z *L. seditiosum*. WHITE in COLE (1985) pa poročata o antagonizmu med travnim endofitom *Acremonium coenophialum* in nekaterih nespecifičnih gliv v zemlji in travnih patogenov. Antagonizem *Epichloë typhina* in nekaterih gliv so raziskovali KOSHINO in sod. 1989. leta. BARKLUND (1989) navaja, da endofiti v navadni smreki delujejo kot obramba na patogene. WICKLOW (1989) predlaga uporabo endofitov v biokontroli patogenih gliv, ki povzročajo trohnenje jedra kuruze. CLAY (1989) tudi poudarja, da endofite, ki živijo v skupnostih, lahko uporabimo v biokontroli proti patogenim glivam, ki so okužile gostitelja.

č/ *Sprožijo mehanizme obrambe gostitelja proti glistam (nematode)*

Antagonistični vpliv endofitov na nematode v travah so ugotovili PEDERSEN in sod. 1988. leta.

d/ *Endofiti imajo antibiotsko aktivnost*

Antibiotsko aktivnost endofitov sta prva raziskovala in dokazala KUĆ in HAMMERSCHMIDT (1978). Številni endofiti so sposobni proizvesti v kulturi antibiotske snovi, ki so aktivne proti bakterijam iz rastlin in človeka (FISHER et al. 1984 a, 1986; DREYFUSS 1987).

FISHER in sod. (1984 b) so npr. ugotavili s pomočjo tankoplastne kromatografije, da endofitna gliva iz rodu *Cryptosporiopsis*, ki je bila izolirana iz borovnice (*Vaccinium myrtillus* L.), proizvaja tri različne antibiotske frakcije, ki so aktivne proti splošnim patogenim bakterijam človeka.

Menijo, da so endofiti, ki proizvajajo antibiotike, uporabni za farmakološke teste in v biokontroli bolezni in škodljivcev ekonomsko pomembnih rastlin (DREYFUSS 1987).

e/ *Sprožijo produkcijo več koreninskih poganjkov in biomase in zmanjševanje cvetenja*

Po okužbi z endofitom postanejo nekatere trave sterilne, obdržijo pa visok nivo vegetativne reprodukcije (BRADSHAW 1959, LATCH et al. 1985). Razlagajo, da je sterilnost posledica inhibicije cvetenja ali pa zakrtnite razvijajočih se cvetov (BRADSHAW 1959, CLAY 1986). Rastline, ki ne semenijo, so manj izpostavljene poškodbam od žuželk. Kalitev in inhibicijo rasti pod vplivom lolin alkaloida, ki se sintetizira v rastlinah okuženih z enofiti (*Lolium multiflorum* L. in *Medicago sativa* L.), so raziskovali PETROSKI in sod. 1990. leta.

Drugi raziskovalci (LATCH et al. 1985; CLAY 1987, 1988 b) so eksperimentalno dokazali, da se rast nekaterih trav in proizvodnja semena poveča po okužbi z endofitom.

f/ Izboljševanje okrevanja po ekološkem stresu (predvsem sušnem)

Ugoden vpliv endofitov v travah po ekološkem stresu so ugotovili ARACHEVALETA in sod. 1989 leta.

Menijo, da endofit relativno hitro preskrbi gostitelja s kemijsko obrambo in to je osnova endofitske povezave med rastlino in glivo.

Mnoge višje rastline že same proizvajajo različne kemične obrambe proti rastlinojedim žuželkam (BELL 1981, BERENBAUM et al. 1981, BAILEY / MANSFIELD 1982, DENNO / MCCLURE 1983, STRONG et al. 1984, KUĆ / RUSH 1985, BERENBAUM et al. 1986, HARBORNE 1986, cit. po CARROLL 1988). Zakaj potem rastline oblikujejo mutualistične povezave z glivo, da bi dosegle isti cilj?

Razlaga izhaja iz primerjanja življenjske dobe gostiteljske rastline in življenjske dobe žuželk in patogenov. Duglazija lahko v ugodnih rastiščnih razmerah in brez požarov živi 1000 let, drevje s krajšim življenjskim ciklom pa 100 let. V življenjski dobi drevesa je njegov genotip fiksiran z malim odstopanjem (delne alelokemične spremembe). Genotipsko heterogenost pridobiva rastlina relativno počasi (BERENBAUM et al. 1986, cit. po CARROLL 1988) in nastaja kot posledica procesov v mejozi in zaradi somatskih mutacij. Glede na dolžino življenjskega cikla drevja in hitrega genetskega razvoja boleznih in škodljivcev je ta proces relativno počasen. Raziskovalci poudarjajo (PRICE 1980, WHITHAM / SLOBODCHI-KOFF 1981, WHITHAM 1983, cit. po CARROLL 1988), da lahko somatske mutacije, ki se dogajajo v dolgoživečih drevesih, odvrnejo visokospecializirane rastlinojede ali patogene, vendar so redke. Žuželke imajo enoletne razvojne cikle, veliko žuželk in patogenih gliv ima lahko celo po več zaključenih razvojnih ciklov v enem letu. V takih razmerah lahko pričakujemo, da se škodljivci ali patogeni relativno hitro prilagodijo in premagajo obrambo gostiteljske rastline. Le gliva - endofit je v genetskih spremembah dovolj hitra, da sledi hitrim spremembam patogenov in škodljivcev. EDMUNDS in ALSTAD (1978) prikazujeta tako specializacijo žuželk na borih.

8 SKLEP

Simbioze mikroorganizmov in višjih rastlin so se zaradi izboljševanja prehranjenosti gostitelja pokazale kot ekonomsko izredno pomemben dejavnik. Pomen simbioze med mikroorganizmi in koreninami je bil najprej ugotovljen pri bakterijah, ki vežejo atmosferski dušik in zatem pri mikoriznih glivah. V zadnjih 25 letih so se raziskave mikorize razvile iz neznatnih aktivnosti posameznih laboratorijev v Združenih državah, Angliji in na Švedskem v vitalno, mednarodno povezano raziskovalno področje, v katerem sodeluje nekaj sto raziskovalcev.

Endofiti predstavljajo najbolj razširjeno simbiozo. Prisotnost endofitnih glivnih skupnosti v vseh raziskovanih rastlinah je sprožilo njihovo intenzivno raziskovanje. Poznavanje ekologije in fiziologije endofitov je še zmeraj fragmentarno, raziskani so samo nekateri kvalitativni aspekti simbioze. Znanih je že veliko dejavnikov, ki regulirajo dinamiko filozofskih organizmov, ne vemo pa ničesar o kvantitativnem vplivu posameznih dejavnikov v endofitnih skupnostih. Manjkajo raziskave, ki bi pojasnile biokemično osnovo mutualistične simbioze med glivo in rastlino.

Kakšne vrste raziskav na področju endofitizma lahko pričakujemo ?

Raziskovalci ugotavljajo, da, za razliko od drugih glivnih simbioz, pri tej lahko glivo in gostitelja gojimo ločeno in z vsakim posebej lahko brez težav ločeno opravljamo poskuse in analize. Zaradi tega je endofitni mutualizem odličen model za raziskovanje simbioze in evolucije simbioze.

V naslednjih letih se pričakujejo raziskave konstitutivnega in indukcijskega mutualizma v številnih gostiteljih, ki je bil do sedaj pojasnjen samo za nekatere endofite v travah in pri duglaziji. Prednost v raziskovalnih programih bodo imele raziskave pridobivanja kemične obrambe rastline kot osnove endofitske simbioze.

SCHEMSKE (1983) je navedel listo problemov, ki bodo pritegovali pozornost raziskovalcev v naslednjih desetletjih:

- ali se pojavljajo genetske spremembe v mutualističnih simbiontih (glivah in rastlinah)

- kateri odstotek od totalne variacije v sposobnosti med osebkami v mutualističnem odnosu lahko pripišemo mutualistični interakciji
- kako so pozitivni efekti mutualizma povezani s posameznimi sposobnostnimi komponentami rastline in glive
- kateri ekološki dejavniki vplivajo na evolucijo mutualističnih struktur
- kako pomembna je ko-evolucija v evoluciji mutualistične interakcije

SUMMARY

The purpose of the article is to inform the reader about current research work on fungi, which put the classical phytopathology to new bases.

The research of plants with no signs of infection showed that plant tissues were inhabited with large numbers of fungi (e.g. from the needles of Douglas fir 120 different species of fungi were isolated). The fungus, which can in a certain phase of its life cycle invade inner tissues of a plant without causing visible symptoms of damage to the host plant was named endophyte. Many species of fungi were discovered living as endophytes which are assigned as parasites or saprophytes in classical phytopathology. Some parasites spend a part of their life cycle in latent condition, without causing visible damage, but in stress situations or in ageing tissues of the host plant they produce symptoms of disease.

As endophytic fungi appear in plants without visible damage on the hosts, researchers think, that they live in mutualistic symbiosis, the symbiosis, which is profitable for both organisms involved. Additional to well known mutualistic symbiosis (lichens, mycorrhiza) a new kind of symbiosis between a plant and a fungus is recognized - endophytic symbiosis.

The research on endophytes in seed plants was performed in more than 200 species from tropical, subtropical (humid), subarctic and alpine areas. Endophytic fungi were isolated from all plants analysed, the presence of endophytes in mosses and ferns was reported. The research until now has shown that endophytes dwell in leaves (of broadleaves and conifers), trunks (in xylem, floem, phellem), shoots and seeds.

First reports of 'endotrophic fungi' go back to the year 1915, first appeared notices about endophytes in conifers in 1924, and in grasses in the year 1935.

A breakthrough in endophyte research was the discovery of large numbers of endophytes in Douglas fir in the year 1977.

The research on endophytes in the seventies was oriented on taxonomy and the distribution of endophytes in plant kingdom. Different methods of isolation of endophytes were defined and the methods of determination were developed. Till that time the research was confined to plants from the classes *Coniferae*, *Ericaceae* and *Gramineae*.

In the eighties the ecological aspects of fungal endophytism was going on. The modes of endophytic infection of plants were established (through the flowers stalk or stigma, through the stomate or through bark of this year sprouts the seed has been infected).

The species composition and the number of endophytes changes with regard to the location of the host plant (topographical position of the host plant), its altitude and some ecological parameters (the snow coverage duration, humidity, exposure to the wind, unfavourable nutrient supply). No significant differences have been found for leaf and twig samples taken from different compass directions on the same tree. The endophytic communities of young and old trees of the same species growing at the same site are generally similar, but marked differences in species richness and distribution of selected species can be detected with regard to the height of the canopy. Higher colonization rates by endophytic fungi can be observed for samples from homogeneous stands with a closed canopy. Endophytes are specific at the species level, above all at the genus and family level. Organ and tissue specificity with endophytic fungi were established. A correlation between the increase in species richness and / or frequency of colonization and the seasonal changes has been demonstrated. The species composition of endophytes and the relative occurrence of each fungal species is dependent on the forest management type applied: clearcutting and plantations tend to reduce the transmission of endophytic fungi.

Air pollutants apparently also affect species composition and frequency of colonization within given endophyte communities (simulated acid rain treatment /pH 3/ reduced the number of isolated endophytes in birch leaves by approximately 25 %). It is suggested that the endophyte reflects environmental stress, its occurrence has shown inverse correlation with the extent of acid rain. Endophytic fungi can be used in bioindication of vitality.

In the nineties the research on endophytes has been concentrating on the problems of chemical basis of endophytic mutualism, genotypic diversity in populations of a fungal endophyte and evolution hypothesis of mutualistic symbiosis.

Investigators think that endophytes form two types of mutualistic symbiosis: 'constitutive mutualism' and 'inducible mutualism'. Inducible mutualism is the common basis of relatively quickly acquired chemical defense of hosts against grazing insects, animals and microbial pathogens.

The benefits for macrosymbionts (the host plants) from the endophyte infection can be summarized as follows: reduced damage from grazing by herbivorous mammals (producing unwanted reduced growth or fecundity of the grazing cattle); reduced predation by insects; enhanced resistance against nematodes; enhanced resistance against other fungi; production of more tillers and biomass, together with fewer inflorescences; allelopathic effects by N-formyl-loline in grasses; improved recovery from drought stress.

VIRI

- ARACHEVALETA, M. / BACON, W. C. / HOVELAND, C. S. / RADCLIFFE, D.E., 1989. Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agr. J.*, 81, s. 83-90.
- BAILEY, V., 1903. Sleepy grass and its effect on horses. *Science*, 17, s. 392-393.
- BARKLUND, P. / ROWE, J., 1981. *Gremmeniella abietina* (*Scleroderris lagerbergii*), a primary parasite in a Norway spruce die-back. *Eur. J. For. Path.*, 11, 2, s. 97-108.
- BARKLUND, P. / ROWE, J. 1983. Endophytic fungi in Norway spruce - possible use in bioindication of vitality. In *Proceedings of the 12th international meeting*

- for specialists in air pollution damages in forests, IUFRO section 2.09 'Air pollution'. Oulu, Finland, 23-30 August 1982. *Aquilo Botanica*, 19, s. 228-232.
- BARKLUND, P., 1987. Occurrence and pathogenicity of *Lophodermium piceae* appearing as an endophyte in needles of *Picea abies*. *Trans.Br. mycol. Soc.*, 89, 3, s. 307-313.
- BARKLUND, P. / UNESTAM, T., 1988. Infection experiments with *Gremmeniella abietina* on seedlings of Norway spruce and Scots pine. *Eur. J. For. Path.*, 18, s. 409-420.
- BARKLUND, P., 1989. Occurrence of and interaction between *Gremmeniella abietina* and endophytic fungi in two conifers. Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 130 s..
- BERNSTEIN, M.E / HOWARD, H.M. / CARROLL, G.C., 1973. Fluorescence microscopy of Douglas fir foliage epiflora. *Can. J. Microbiol.*, 19, s. 1129-1130.
- BERNSTEIN, M.E. / CARROLL, G.C., 1977. Internal fungi in old-growth Douglas fir foliage. *Can. J. Bot.*, 55, 6, s. 644-653.
- BISSETT, J / PALM, M.E., 1989. Species of *Phyllosticta* on conifers. *Can. J. Bot.*, 67, s. 3378-3385.
- BJÖRKMAN, E., 1972. Die Prüfung forstlicher Baumarten auf Resistenz gegen parasitäre Pilze. *Eur. J. For. Path.*, 2, s. 229-237.
- BLANCHETTE, R.A. / BIGGS, A.R., 1992. Defense Mechanisms of Woody Plants Against Fungi. T.E. Timmell (edt). Springer-Verlag, 459 s.
- BLOOMBERG, W.J., 1966. The occurrence of endophytic fungi in Douglas Fir seedlings and seed. *Can. J. Bot.*, 44, 3, s. 413-420.
- BOULLARD, B., 1951. Champignons endophytes de quelguers fougères indigènes et observations relatives à *Ophioglossum vulgatum* L.. *Botaniste*, 35, s. 257-280.
- BOULLARD, B., 1957. La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification. *Botaniste*, 41, s. 1-185.
- BRADSHAW, A. D., 1959. Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. II. The incidence and significance of infection by *Epichloë typhina*. *New Phytologist*, 58, s. 310-315.
- BUTIN, H. / WAGNER, C., 1985. Mykologische Untersuchungen zur "Nadelröte" der Fichte. *Forstw. Cbl.*, 104, s. 178-186.
- BUTIN, H., 1986. Endophytic fungi in green needles of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Zeitschrift für Mykologie*, 52, 2, s. 335-345.
- BUTIN, H., 1992. Effect of endophytic fungi from oak (*Quercus robur* L.) on mortality of leaf inhabiting gall insects. *Eur. J. For. Path.*, 22, s. 237-246.
- BUTIN, H. / PEHLUND, L., 1993. Kabatina-Nadelbräune: Eine neue Pilzkrankheit der Tanne? *Forst und Holz*, 48, 8, s. 214-216.

- BUSH, L. P. / CORNELIUS, P. L. / BUCKNER, R.C., / VARNEY, D. R. / CHAPMAN, R. A. / BURRUS II, P. B. / KENNEDY, C. W. / JONES, T. A. / SAUNDERS, M. J., 1982. Association of N-acetyl loline and N-formyl loline with *Epichloe typhina* in tall fescue. *Crop Science*, 22, s. 941-943.
- DAHLMAN, D.L. / EICHENSEER, H. / SIEGEL, M.R., 1990. Chemical perspectives on endophyte-grass interaction and their implications to insect herbivory, in *Multitrophic Level Interactions Among Microorganisms, Plants and Insects* (eds. P. Barbosa, L. Kirschik and E. Jones) Wiley, New York.
- DE BARY, A., 1866. *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*. Vol. II. Hofmeister's Handbook of Physiological Botany. Leipzig.
- DOTZLER, M., 1991. Infection experiments with *Rhizosphaera kalkhoffii* and *Lophodermium piceae* on young trees of spruce (*Picea abies* Karst) stressed by different treatments. *Eur. J. For. Path.*, 21, 2, s. 107 -123.
- DREYFUSS, M. / PETRINI, O., 1984. Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. *Botanica Helvetica*, 94, s. 33-40.
- DREYFUSS, M.M., 1987. Neue Erkenntnisse aus einem pharmakologischen Pilzscreening. *Sydowia*, 39, s. 22-36.
- CABRAL, D./ STONE, J.K. / CARROLL, G.C., 1993. The internal mycobiota of *Juncus* spp.: microscopic and cultural observations of infection patterns. *Mycol. Res.*, 97, 3, s.367-376.
- CANAVESI, F., 1987. Beziehungen zwischen endophytischen Pilzen von *Abies alba* Mill. und den Pilzen der Nadelstreu. Dissertation ETH Nr. 8325, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland.
- CARROLL, F.E. / MÜLLER, E. / SUTTON, B.C., 1977. Preliminary studies on the incidence of needle endophytes in some European conifers. *Sydowia*, 29, s. 87-103.
- CARROLL, G.C. / CARROLL, F.E., 1978. Studies on the incidence of coniferous needle endophytes in the Pacific Northwest. *Can. J. Bot.*, 56, 24, s. 3034-3043.
- CARROLL, G.C. / PETRINI, O., 1983. Patterns of substrate utilization by some fungal endophytes from coniferous foliage. *Mycologia*, 75, 1, s. 53-63.
- CARROLL, G.C., 1986. The biology of endophytism in plants with particular reference to woody perennials. In *Microbiology of the Phyllosphere*. N.J. Fokkema & J. van den Heuvel (eds). Cambridge University Press, Cambridge, England, s. 205-222.
- CARROLL, G. C., 1987. Fungi isolated from gypsy moth egg-masses. *Mycotaxon* 29, s. 299-305.
- CARROLL, G.C., 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*, 69, 1, s. 2-9.
- CARROLL, G.C., 1990. Fungus endophytes in vascular plants: Mycological research opportunities in Japan. *Trans. Mycol. Soc. Japan.*, 31, s. 103-116.

- CARROLL, G.C., 1991. Fungal associates of woody plants as insect antagonists in leaves and stems. In *Microbial Mediation of Plant-Herbivore Interactions*. P. Barbosa, V.A.Krischik & C.G. Jones (eds). J. Wiley & Sons, Inc., s. 253-271.
- CHAPELA, I.H., 1989. Fungi in healthy stems and branches of American beech and aspen: a comparative study. *New Phytologist*, 113, 1, s. 65-75.
- CHAPELA, I.H. / PETRINI, O. / PETRINI, L. E., 1990. Unusual ascospore germination in *Hypoxylon fragiforme*: first steps in the establishment of an endophytic symbiosis. *Can. J. Bot.*, 68, 12, s. 2571-2575,
- CHOJNACKI, B., 1992. Grzyby igiel i korzeni sosen zywicowanych i niezwykowanych. *Arboretum Kórnickie, Rocznik XXXVII*, s. 125-133.
- CHRISTENSEN, M.J. / LEUCHTMANN, A. / ROWAN, D.D. / TAPPER, B.A., 1993. Taxonomy of *Acremonium* endophytes of tall fescue (*Festuca arundinacea*), meadow fescue (*F. pratensis*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Mycol. Res.*, 97, 9, 1083-1092.
- CLARK, C. / MILLER, L. J. D. / WHITNEY, N.J., 1989. Toxicity of conifer needle endophytes to spruce budworm. *Mycol. Res.*, 93, 4, s. 508-512.
- CLAY, K., 1986. Grass endophytes. In *Microbiology of the Phyllosphere*. N.J. Fokkema & J. van den Heuvel (eds). Cambridge University Press, Cambridge, England, s. 188-204.
- CLAY, K., 1987. Effects of fungal endophytes on the seed and seedling biology of *Lolium perenne* and *Festuca arundinaceae*. *Oecologia* (Berlin), 73, s. 358-362.
- CLAY, K., 1988 a. Clavicipitaceous fungal endophytes of grasses: coevolution and the change from parasitism to mutualism. In *Coevolution of Fungi with Plants and Animals*. K.A. Pirozynski & D.L. Hawksworth (eds). Academic Press, New York, s. 79-105.
- CLAY, K., 1988 b. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology*, 69, 1, s. 10-16.
- CLAY, K., 1989. Clavicipitaceous endophytes of grasses: their potential as biocontrol agents. *Mycol. Res.*, 92, s. 1-12.
- CLAY, K. / CHEPLICK, G. P., 1989. Effect of ergot alkaloids from fungal endophyte-infected grasses on fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). *J. Chem. Ecol.*, 15, s. 169-182.
- COURTOIS, H., 1990 a. The mycoflora in the crown region and rhizosphere of Norway spruce (*Picea abies*), and its significance for interpreting forest decline symptoms. *Angewandte-Botanik*, 64, 5-6, s. 381-392.
- COURTOIS, H., 1990 b. Endophytic microfungi in fine roots of Norway spruce. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*. 161, 10-11, s. 189-198.
- EDMUNDS, G. F. JR / ALSTAD, D.N., 1978. Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science*, 199, s. 941-945.

- ESPINOSA-GARCIA, F.J. / LANGENHEIM, J.H., 1991. Effects of sabinene and gamma - terpinene from coastal redwood leaves acting singly or in mixtures on the growth of their fungus endophytes. *Biochemical-systematics and ecology*, 19, 8, 643-650.
- JACOBI, W.R., 1982 a. Growth medium for dual cultures of loblolly pine callus and *Cronartium fusiforme*. *Phytopathology*, 72, s. 136-138.
- JACOBI, W.R. / AMERSON, H.V. / MOTT, R.L., 1982 b. Microscopy of cultured loblolly pine seedlings and callus inoculated with *Cronartium fusiforme*. *Phytopathology*, 72, s. 138-143.
- ISAAC, S., 1992. *Fungal-plant Interactions*. Chapman & Hall, 2-6 Boundary Row, London SE1 8HN, UK, 418 s..
- JOHNSTON, A. / BOOTH, C., 1983. *Plant Pathologist's Pocketbook*. Second Edition, Commonwealth Mycological Institute, UK, 439 s.
- JOHNSON, M. C. / PIRONE, T.P. / SIEGEL, M. R. / VARNEY, D.R., 1982. Detection of *Epichloë typhina* in tall fescue by means of enzyme-linked immunosorbent assay. *Phytopathology*, 72, s. 647-650.
- JOHNSON, J.A. / WHITNEY, N.J., 1989 a. A study of fungal endophytes of needles of balsam fir (*Abies balsamea*) and red spruce (*Picea rubens*) in New Brunswick, Canada, using culture and electron microscope techniques. *Can. J. Bot.*, 67, 12, s. 3513-3516.
- JOHNSON, J.A. / WHITNEY, N.J., 1989 b. An investigation of needle endophyte colonization patterns with respect to height and compass direction in a single crown of balsam fir (*Abies balsamea*). 67, 3, s. 723-725.
- JURC, M. / JURC, D., 1994. Endophytic fungi in the needles of healthy-looking Austrian pine (*Pinus nigra* Arn.): a preliminary study. *Acta Pharm.* s.6 (v tisku).
- KIRBY, J.J.H., 1987. A comparison of serial washing and surface sterilization. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 88, 4, s. 559-562.
- KOSHINO, H. / YOSHIHARA, T. / SAKAMURA, S. *et al.*, 1989. A ring B aromatic sterol from stromata of *Epichloe typhina*. *Phytochemistry*, 28, s. 771-772.
- KOWALSKI, T., 1982. Vorkommen von Pilzen in durch Luftverunreinigung geschädigten Wäldern im Oberschlesischen und Krakauer Industriegebiet VIII. Mykoflora von *Larix decidua* an einem Standort mit mittlerer Immissionsbelastung. *Eur. J. For. Path.*, 12, 262-272.
- KOWALSKI, T., 1983. Vorkommen von Pilzen in durch Luftverunreinigung geschädigten Wäldern im Oberschlesischen und Krakauer Industriegebiet. IX. Mykoflora von *Quercus robur* L. und *Q. rubra* L. an einem Standort mit mittlerer Immissionsbelastung. *Eur. J. For. Path.*, 13, s. 46-59.

- KOWALSKI, T. / LANG, K.J., 1984. Die Pilzflora von Nadeln, Trieben und Ästen unterschiedlich alter Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) mit besonderer Berücksichtigung vom Fichtensterben betroffener Altbäume. Forstw. Cbl. 103, s. 349-360.
- KOWALSKI, T., 1988. Zur Pilzflora toter Kiefernnadeln. Zeitschrift für Mykologie. 54, 2, s. 159-173.
- KUĆ, J. / HAMMERSCHMIDT, R., 1978. Acquired resistance to bacterial and fungal infections. Annals of Applied Biology, 89, s. 313-317.
- KURTZMAN, C.P., 1987. Impact of nucleic acid comparisons on the classification of fungi. Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.), 97, 3, s. 185-201.
- LASOTA, J A. / WALDVOGEL, M. G. / SHETLAR, D. J., 1983. Fungus found in galls of *Adelges abietis* (L.) (Homoptera: *Adelgidae*): identification, within - tree distribution, and possible impact on insect survival. Environmental Entomology, 12, s. 245-246.
- LATCH, G.C.M. / CHRISTENSEN, M.J., 1982. Reygrass endophyte, incidence and control. New Zealand Agricultural Research, 25, s. 443-448.
- LATCH, G. C. M. / HUNT, W. F. / MUSGRAVE, D. R., 1985. Endophytic fungi affect growth of perennial reygrass. New Zealand Journal of Agricultural Research, 28, s. 165-168.
- LLOYD, A.B., 1959. The endophytic fungus of perennial ryegrass. New Zealand Journal of Agricultural Research, 2, s. 1187-1194.
- LEGAULT, D. / DESSUREAULT, M. / LAFLAMME, G., 1989. Mycoflora of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* needles. I. Endophytic fungi. Can J. Bot., 67, 7, s. 2052-2060.
- LEEMAN, A.C., 1933. A short summary on our botanical knowledge of *Lolium temulentum* L. Onderstepoort Journal of Veterinary Science and Animal Industry, 1, s. 213-215.
- LEUCHTMAN, A. / CLAY, K., 1988. *Atkinsonella hypoxylon* and *Balansia cyperi*, epiphytic members of the Balansiae. Mycologia, 80, s. 192-199.
- LEUCHTMANN, A., 1994. Isozyme relationships of *Acremonium* endophytes from twelve *Festuca* species. Mycol. Res., 98, 1, s. 25-33.
- LIGRONE, R. / POCOCCO, K. / DUCKETT, G., 1993. A comparative ultrastructural study of endophytic basidiomycetes in the parasitic achlorophyllous hepatic *Cryptothallus mirabilis* and the closely allied photosynthetic species *Aneura pinguis* (*Metzgeriales*). Can. J. Bot., 71, 5, s. 666-679
- LEWIS, F.J., 1924. An endotrophic fungus in the *Coniferae*. Nature, 114, 12, s. 860.
- FISHER, P. J. / ANSON, A. E. / PETRINI, O., 1984 a. Antibiotic activity of some endophytic fungi from ericaceous plants. Botanica Helvetica, 94, s. 249-253.

- FISHER, P. J. / ANSON, A.E. / PETRINI, O., 1984 b. Novel antibiotic activity of endophytic *Cryptosporiopsis* sp. isolated from *Vaccinium myrtillus*. Trans. Br. mycol. Soc., 83, 1, s. 145-148.
- FISHER, P.J. / ANSON, A.E. / PETRINI, O., 1986. Fungal endophytes in *Ulex europaeus* and *Ulex gallii*. Trans. Br. mycol. Soc., 86, s. 153-156.
- FISHER, P. J. / PETRINI, O., 1989. Location of fungal endophytes in tissues of *Suaeda fruticosa*: a preliminary study. Trans. Br. mycol. Soc., 82, 2, s. 246-249.
- FISHER, P.J. / SPOONER, B.M. / PETRINI, O., 1989. *Pezizella pulvinata* var. *lignicola* var. nov., an endophyte of the xylem of *Pinus sylvestris*. Trans. Br. mycol. Soc., 89, 4, s. 593-596.
- FISHER, P.J. / PETRINI, O., 1990. A comparative study of fungal endophytes in xylem and bark of *Alnus* species. Mycol. Res., 94, 3, s. 313-319.
- FUNK, C. R. / HALISKY, P. M. / JONSON, M. C. / SIEGEL, M. R. / STEWART, A. V. / AHMAD, S. / GALLAGHER, R.T. / CAMPBELL, A.G. / HAWKES, A.D. / HOLLAND, P.T. / MCGAVESTON, D.A. / PANSIER, E. A. / HARVEY, I. C., 1983. Ryegrass staggers: The presence of lolitrem neurotoxins in perennial ryegrass seed. New Zealand Veterinary Journal, 30, s. 183-184
- GALLAGHER, R.T. / SMITH, G. S. / DI MENNA, M.E. / YOUNG, P. W., 1982. Some observations on neurotoxin production in perennial ryegrass. New Zealand Veterinary Journal, 30, s. 203-204.
- GOURBIERE, F., 1974. Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). 1. - Premiers résultats. Bulletin de la société mycologique de France, 90, 2, s. 89-96.
- GOURBIERE, F., 1980. Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). 5. Synthèse des études précédentes. Bulletin de la société mycologique de France, 96, 1, s. 35-42.
- GREMMEN, J., 1968. Bijdrage tot de biologie van *Brunchorstia pinea* (Karst.) Höhn., de vorzaak van het taksterven bij Oostenrijkse en Corsicaanse den. Ned. Bosb. Tijdschr., 38, s. 454-457.
- GROGER, D., 1972. Ergot. Pages 321-373 in S. Kadis, A. Ciegler and S. J. Ajl. (eds), Microbial toxins. Volume 7. Academic Press, New York, USA.
- HALLAKSELA, A-M., 1977. Mickobial flora isolated from Norway spruce stumps. Acta Forestalia Fennica, 158, 50 s.
- HALMSCHLAGER, E. / BUTIN, H. / DONAUBAUER, E., 1993. Endophytische Pilze in Blättern und Zweigen von *Quercus petraea*. Eur. J. For. Path., 23, s. 51-63.
- HALMSCHLAGER, E., 1993. Enzymatische Tests mit Pilzkulturen. Institut für Forsteentomologie, Forstpatologie und Forstschutz der Universität für Bodenkultur, Wien, 10 s. (tipkopsis).

- HELANDER, ML. / NEUVONEN, S. / SIEBER, T. / PETRINI, O., 1993. Simulated acid rain affects birch leaf endophyte populations. *Microbial Ecology*, 26, 3, s. 227-234.
- HOGG, B.M. / HUDSON, H.J., 1966. Micro-fungi on leaves of *Fagus sylvatica*. I. the micro-fungal succession. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 49, 2, s. 185-192.
- HRIB, J. / RYPAČEK, V., 1977. Oriented mycelium growth of the fungus *Poria vaillantii* (DC) Sacc. in mixed culture with spruce callus. *Separatum EXPERIENTIA*, Birkhäuser Verlag, Basel (Schweiz), 33, s. 1444-1445.
- HRIB, J. / RYPAČEK, V., 1981. A simple callus test to determine the aggressiveness of wood-destroying fungi. *Eur. J. For. Path.*, 11, s. 270-274.
- MAGAN, N. / KIRKWOOD, I. / SMITH, M., 1993. Effect of open-air fumigation with sulphur dioxide and ozone on phyllosphere and endophytic fungi of conifer needles. *Verbal Presentations abstracts. The Liphook Conference Clare College, Cambridge, 29-31 March, 1993*, s.1.
- MAGAN, N. / SMITH, M., 1993. Relationship between endophytic fungi of Sitka spruce and atmospheric pollutants. *Poster abstracts. The Liphook Conference Clare College, Cambridge, 29-31 March, 1993*, s. 1.
- MATTA, A., 1971. Microbial penetration and immunization of uncongenial host plants. *Annual Review of Phytopathology*, 9, s. 387-410
- MAZUR, G. / FUNK, C.R. / DICKSON, W. K. / BARA, R. F. / JONSON-CICALESE, J. M., 1981. Reaction of perennial regrass varieties to sod webworm larvae. *Rutgers Turfgrass Proceedings*, 12, s. 85-91.
- McCUTCHEON, T.L. / CARROLL, G.C. / SCHWAB, S., 1993. Genotypic diversity in populations of a fungal endophyte from Douglas fir. *Mycologia*, 85, 2, s. 180-186.
- McONIE, K.C., 1967. Germination and infection of citrus by ascospores of *Guignardia citricarpa* in relation to control of black spot. *Phytopathology*, 57, s. 743-746.
- MICALES, J.A. / BONDE, M.R. / PETERSON, G.L., 1986. The use of isozyme analysis in fungal taxonomy and genetics. *Mycotaxon*, 27, s. 405-449.
- MILLAR, C.S., 1974. Decomposition of coniferous leaf litter. *Biology of plant litter decomposition*. C.H. Dickinson & G.J. Pugh (eds). Academic Press, New York and London, s.105-128.
- MILLER, J.D. / STRONGMAN, D. / WHITNEY, N. J., 1985. Observations of fungi associated with spruce budworm-infested balsam fir needles. *Canad. J. For. Res.*, 15, s. 896-901.
- MINTER, D.W., 1981. Possible biological control of *Lophodermium seditiosum*. In *Current Research on Conifer Needle Diseases*, ed. C.S. Millar, Aberdeen: Aberdeen University Press, s. 67-74.

- MITTAL, R. K. / ANDERSON, R. L. / MATHUR, S. B., 1990. Microorganisms associated with tree seeds: World Checklist 1990. Information Report PI-X-96E/F, Petawawa National Forestry Institute, Forestry Canada, 58 s..
- MULLIN, B.C. / PRIYAVADAN, A. J. / CHUNG, S. A., 1983. The isolation and purification of endophyte DNA from *Alnus glutinosa* nodules. Can. J. Bot., 61, s. 2855-2858.
- NEILL, J.C., 1939. Blind-seed disease of rye-grass. New Zealand Journal of Science and Technology, 20, s. 281-301.
- NEILL, J.C., 1940. The endophyte of ryegrass (*Lolium perenne*). The New Zealand Journal of Science and Technology. Section A, 21, s. 280-291.
- NEILL, J.C., 1941. The endophytes of *Lolium* and *Festuca*. New Zealand Journal of Science and Technology, 23, s.185-193.
- NOVÁK, F.J., 1977. Use of tissue cultures in plant breeding. Proceedings of the international symposium 6. -11. September, 1976, Olomouc, Czechoslovakia, s. 537- 545.
- OBERHOLZER, B., 1982. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Erica carnea* L.. Dissertation ETH No. 7198. Zürich: ADAG Druck.
- PATTON, R.F. / NICHOLLS, T.H., 1966. Fluorescent labeling for observation of basidiospores of *Cronartium ribicola* on white pine needles. Reprinted from 'Breeding Pest-Resistant Trees'. Proceedings of a N.A.T.O. and N.S.F. Symposium held at The Pennsylvania State University, August 30 to September 11, 1964, s. 153-161.
- PATTON, R.F. / SPEAR, R. N. / BLENIS, P. V., 1984. The mode of infection and early stages of colonization of pines by *Gremmeniella abietina*. Eur. J. For. Path., 14, s. 193-202.
- PEDERSEN, J.F. / RODRIGUEZ-KABANA, R. / SHELBY, R. A., 1988. Ryegrass cultivars and endophyte in tall fescue affect nematodes in grass and succeeding soybean. Agr. J., 80, s. 811-814.
- PENO, M., 1983. Epiphytic and endophytic microflora of spruce seeds (*Picea excelsa* Link.). Zaštita bilja, 34, 1, s. 5-13.
- PETRINI, O. / MÜLLER, E., 1979. Pilzliche Endophyten am Beispiel von *Juniperus communis* L.. Sydowia, 32, s. 224-251.
- PETRINI, O. / MULLER, E. / LUGINBUHL, M., 1979. Fungal endophytes of green plants. Naturwissenschaften. 66, 6, s. 262-263.
- PETRINI, O. / CARROLL, G.C., 1981. Endophytic fungi in foliage of some *Cypresaceae* in Oregon. Can. J. Bot., 59, 5, s. 629-636.
- PETRINI, O. / STONE, J. / CARROLL, F.E., 1982. Endophytic fungi in evergreen shrubs in western Oregon: A preliminary study. Can. J. Bot., 60, 6, s. 789-796.
- PETRINI, O., 1984. Endophytic fungi in British *Ericaceae*: a preliminary study. Trans. Br. mycol. Soc., 83, s. 510-512.

- PETRINI, O., 1985. Wirtsspezifität endophytischer Pilze bei einheimischen *Ericaceae*. *Botanica Helvetica*, 95, s. 213-218.
- PETRINI, O., 1986. Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues. In *Microbiology of the Phyllosphere*. N.J. Fokkema & J. van den Heuvel (eds). Cambridge University Press, Cambridge, England, s. 175-187.
- PETRINI, L. E. / PETRINI, O. / FISHER, P. J., 1987. *Anthostomella calligoni*, an endophyte of *Suaeda fruticosa* in dorset. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 89, 3, s. 387-389.
- PETRINI, L.E. / PETRINI, O. / LAFLAMME, G., 1989. Recovery of endophytes of *Abies balsamea* from needles and galls of *Paradiplosis tumifex*. *Phytoprotection*, 70, 2, s. 97-103.
- PETRINI, O. / FISHER, P.J., 1990. Occurrence of fungal endophytes in twigs of *Salix fragilis* and *Quercus robur*. *Mycol. Res.*, 94, 8, s. 1077-1080.
- PETRINI, O., 1991. Fungal endophytes of tree leaves. In *Microbial ecology of the leaves*
- J.H. Andreas & S.S. Hirano (eds). Springer, New York, s. 179-197.
- PETRINI, O. / TOTI, L. / PETRINI, LE. / HEINIGER, U., 1990. *Gremmeniella abietina* and *G. laricina* in Europe: characterization and identification of isolates and laboratory strains by soluble protein electrophoresis. *Can. J. Bot.*, 68, 12, s. 2629-2635.
- PETROSKI, R.J. / DORNBOS, D. L. JR. / POWELL, R.G., 1990. Germination and growth inhibition of annual regrass (*Lolium multiflorum* L.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) by loline alkaloids and synthetic *N*-acylloline derivatives. *J. Agr. Food. Chem.*, 38, s. 1716-1718.
- PODGER, F.D. / WARDLAW, T.J., 1990 a. Spring needle-cast of *Pinus radiata* in Tasmania: I. Symptoms, distribution and association with *Cyclaneusma minus*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 20, 2, s. 184-205.
- PODGER, F.D. / WARDLAW, T.J., 1990 b. Spring needle-cast of *Pinus radiata* in Tasmania: II. Effects of fertilisers and thinning on disease severity, and the impact of disease on growth. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 20, 2, s. 206-219.
- PUGH, G.J.F. / BUCKLEY, N. G., 1971. *Aureobasidium pullulans*: endophyte in Sycamore and other trees. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 57, 2, s. 227-231.
- RACK, K. / SCHEIDEMANN, U., 1987. Über Sukzession und pathogene Eigenschaften Kiefernadeln bewohnender Pilze. *Eur. J. For. Path.*, 17, s. 102-109.
- RIESEN, T. K. / CLOSE, R.C., 1987. Endophytic fungi in propiconazole treated and untreated barley leaves. *Mycologia*, 79, s. 546-552.
- ROLL-HANSEN, F. / ROLL-HANSEN, H, 1979 a. Microflora of sound-looking Wood in *Picea abies* stems. *Eur. J. For. Path.*, 9, 5, s. 308-316.

- ROLL-HANSEN, F. / ROLL-HANSEN, H., 1979 b. Ascocoryne species in living stems of *Picea* species. A literature review. Eur. J. For. Path., 9, 5, s. 275-280
- SAMPSON, K., 1935. The presence and absence of an endophytic fungus in *Lolium tremulentum* and *Lolium perenne*. Trans. Br. Mycol. Soc., 19, s. 337-343.
- SCHEMSKE, D.W., 1983. In *Coevolution*, ed. M.H. Nitecki, Chicago, University of Chicago Press. s. 67-109.
- SCHMIDT, O., 1985. Occurrence of microorganisms in the wood of Norway spruce trees from polluted sites. Eur. J. For. Path., 15, 1, s.1-10.
- SCHNELL, G. / KERN, H. / MULLER, E., 1985. Contribution on the aetiology of shoot dieback of young larches in the subalpine zone. I. Study of possible Fungus infections. Eur. J. For. Path., 15, 2, s. 81-92.
- SCHNELL, G.R., 1987. Investigations of plant diseases in reforestations of the subalpine region in the central Swiss Alps. Eur. J. For. Path., 17, 1, s. 19-33.
- SCHULZ, B. / WANKE, U. / DRAEGER, S. / AUST, H. -J., 1993. Endophytes from herbaceous plants and shrubs: effectiveness of surface sterilization methods. Mycol. Res., 97, 12, s. 1447-1450.
- SCHÜEPP, H., 1961. Untersuchungen über *Guignardia citricarpa* Kiehl, den Erreger der Schwarzfleckenkrankheit auf *Citrus*. Phytopathologische Zeitschrift, 40, s. 258-271.
- SCHÜTT, P., 1985. Das Waldsterben - eine Pilzkrankheit? Forstw. Cbl., 104, s. 169-177.
- SIEBER, T. / HUGENBLOER, C., 1987. Endophytische Pilze in Blättern und Ästen gesunder und geschädigter Buchen (*Fagus sylvatica* L.). Eur. J. For. Path., 17, s. 411-425.
- SIEBER, T., 1988. Endophytische Pilze in Nadeln von gesunden und geschädigten Fichten (*Picea abies* (L.) Karsten). Eur. J. For. Path., 18, 6, s. 321-342.
- SIEBER, T., 1989. Endophytic fungi in twigs of healthy and diseased Norway spruce and white fir. Mycol. Res., 92, 3, s. 322-326.
- SIEBER-CANAVESI, F. / SIEBER, T.N., 1988. Endophytische Pilze in Tanna (*Abies alba* Mill.) - Vergleich zweier Standorte im Schweizer Mittelland (Naturwald - Aufforstung). Sydowia, 40, s. 250-273.
- SIEBER, T.N. / SIEBER-CANAVESI, F. / DORWORTH, C.E., 1990. Simultaneous stimulation of endophytic *Cryptodiaporthe hystrix* and inhibition of *Acer macrophyllum* callus in dual culture. Mycologia, 82, 5, s. 569-575.
- SIEBER, T.N. / SIEBER-CANAVESI, F. / DORWORTH, C.E., 1991. Endophytic fungi of red alder (*Alnus rubra*) leaves and twigs in British Columbia. Can. J. Bot., 69, 2, s. 407-411.
- SIEGEL, M. R. / LATCH, G.C.M. / JOHNSON, M.C., 1987. Fungal endophytes of grasses. Ann. Rev. Phytopathol., 25, s. 293-315.

- SIEGEL, M.R. / SCHARDL, C.L., 1991. Fungal endophytes of grasses. Detrimental and beneficial associations, in *Microbial Ecology of Leaves*, J.H. Andrews & S.S. Hirano, (eds), Springer - Verlag, New York.
- SIEPMANN, R. / ZYCHA, H., 1968. Artfiagnose einiger holzerstörender Hymenomyzeten an Hand von Reinkulturen. *Nova Hedwigia*, 15, 2-4, s. 559-571.
- SHERWOOD-PIKE, M. / STONE, J.K. / CARROLL, G.C., 1986. *Rhabdocline parkeri*, a ubiquitous foliar endophyte of Douglas-fir. *Can. J. Bot.*, 64, 9, s. 1849-1855.
- SMITH, M.K. / MAGAN, N., 1993. Needle pathogens of Sitka spruce: effect of environmental factors on growth in vitro and isolation from high and low pollution sites in the UK. Biotechnology Centre, Cranfield Institute of Technology, Cranfield MK43OAL, UK, s.1.
- SPURR, H. W. Jr., 1975. Endophytic fungi in healthy leaves. *Proceedings of the American Phytopathological Society*, 2, s. 34.
- SPEAKMAN, J.B. / KRÜGER, W., 1983. A comparison of methods to surface sterilize wheat seeds. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 80, 2, s. 374-376.
- STONE, J.K., 1987. Initiation and development of latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas-fir. *Can. J. Bot.*, 65, s. 2614-2621.
- STONE, J.K., 1988. Fine structure of latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas-fir, with observations on uninfected epidermal cells. *Can. J. Bot.*, 66, 1, s. 45-54.
- SUSKE, J. / ACKER, G., 1987. Internal hyphae in young, symptomless needles of *Picea abies*: electron microscopic and cultural investigation. *Can. J. Bot.*, 65, 10, s. 2098-2103.
- SUSKE, J. / ACKER, G., 1988. Identification of endophytic hyphae of *Lophodermium piceae* in tissues of green, symptomless Norway spruce needles by immunoelectron microscopy. *Can. J. Bot.*, 67, s.1768-1774.
- SUSKE, J. / ACKER, G., 1990. Host-endophyte interaction between *Lophodermium piceae* and *Picea abies*: cultural, ultrastructural and immunocytochemical studies. *Sydowia*, 42, s. 211-217.
- TALBOT, P.H.B., 1971. *Principles of Fungal Taxonomy*. The Macmillan Press LTD, London and Basingstoke Associated companies in New York Dublin Melbourne Johannesburg and Madras, 274 s.
- TODD, D., 1988. The effects of host genotype, growth rate and needle age on the distribution of a mutualistic, endophytic fungus in Douglas-fir plantations. *Can. J. For. Res.*, 18, 5, s.601-605.
- TROJANOWSKI, J. / HÜTTERMANN, A. / HAIDER, K. / WESSELS, J.G.H., 1985. Degradation of lignin and lignin related compounds by protoplasts isolated from *Fomes annosus*. *Arch. Microbiol.*, 140, s. 326-330.

- VIRET, O. / PETRINI, O., 1994. Colonization of beech leaves (*Fagus sylvatica*) by the endophyte *Discula umbrinella* (teleomorph: *Apiognomonina errabunda*). Mycol. Res., 98, 4, s. 423-432.
- WEBBER, J., 1981. A natural control of Dutch elm disease. Nature (London), 292, s. 449-451.
- WEBBER, J. / GIBBS, N., 1984. Colonization of elm bark by *Phomopsis oblonga*. Trans. Br. Mycol. Soc., 82, s. 348-352.
- WEIDEMANN, G.J. / BOONE, D.M., 1984. Development of latent infections on cranberry leaves inoculated with *Botryosphaeria vaccinii*. Phytopathology, 24, s. 1041-1043.
- WERNER, D., 1992. Symbiosis of Plants and Microbes. Chapman & Hall, Philipps - Universität Marburg, Germany, 389 s..
- WHITE, J. F. Jr / COLE, G. T., 1985. Endophyte-host associations in forage grasses. III. In vitro inhibition of fungi by *Acremonium coenophialum*. Mycologia, 77, s. 487-489.
- WICKLOW, D. T., 1988. Patterns of fungal association within Maize kernels harvested in North Carolina. Plant Disease, 72, s. 113-115.
- WIDLER, B. / MÜLLER, E., 1984. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (*Ericaceae*). Botanica Helvetica, 94, s. 307-337.
- WOOD, I., 1990. Plant fungus keeps its host in good health. New Scientist, 3, s. 27.
- WULF, A., 1990. On the role of *Diplodina acerina* (Pass.) Sutton and other leaf fungi as antagonists of the window gall fly *Dasineura vitrina* Kffr. on sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). Nachrichtenblatt-des- Deutschen - Pflanzenschutzdienstes. 42, 7, s. 97-102.