

Endofity – charakterystyka i możliwości wykorzystania w leśnictwie

Endophytes – characteristics and possibilities of application in forest management

Dorota Hilszczańska

Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ekologii Lasu, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn

Tel. +48 22 7150502, fax +48 22 227150504, e-mail: d.hilszczanska@ibles.waw.pl

Abstract. Endophytes are organisms that live within the plant tissue without usually causing any symptoms. In plants of natural ecosystems, endophytic fungi are in fact ubiquitous. This review summarizes research carried out on their biology emphasizing their functionality in terms of the host range, the colonization extent, the way of transmission between hosts and their influence on host fitness. The main focus will be on two classes of fungal endophytes, class 2 and 4 (Dark Septate Fungi), due to their potential for practical application in forestry. Raising awareness of the potential of endophytes to enhance the host's resistance to pathogens, insects and anthropogenic disturbances is a key factor in developing applications for forest management.

Keywords: endophytes, DSE, functionality, applications

1. Wstęp

Endofity to mikroorganizmy zasiedlające tkanki roślinne. Rozwijają się zwykle bezobjawowo, przynajmniej przez część swojego cyklu życiowego. Endofitami mogą być grzyby, bakterie, jak i wirusy. Wśród nich najliczniejszą grupę stanowią endofity grzybowe, można je znaleźć u wszystkich roślin występujących w naturze. Większość z nich należy do workowców (Ascomycota), do rzędu Hypocreales. Ze względu na skalę kolonizowanych 'roślin – gospodarzy' rozmiar kolonizacji, sposób rozprzestrzeniania się między gospodarzami oraz wpływu na zdrowotność rośliny zostały podzielone na cztery klasy funkcyjne (Rodriguez et al. 2009; tab. 1).

Pierwszą klasę stanowią endofity traw Gramineae, grzyby należące do Hypocreales (Clavicipitaceae). Oddziaływanie między nimi a rośliną może mieć różnorodną formę, od pasożytnictwa do mutualizmu. Do najlepiej rozpoznanych rodzajów w tej grupie należy *Neotyphodium*, występujący w formie anamorficzej (stadium bezpłciowe). Endofity z tego rodzaju przenoszone są między roślinami pionowo, przechodząc z rodziców na potomstwo dzięki mycelium znajdującemu się w nasionach.

Do klasy drugiej należą głównie endofity z Pezizomycotina (Ascomycota), nieliczne należą do Podstawczaków (Basidiomycota). Stanowią one odrębną grupę ekologiczną, mogą kolonizować korzenie, pędy i liście jedno- i dwuliściennych roślin. Kolonizują szczególnie intensywnie rośliny rosnące

w warunkach stresu (Watkinson 2016). Mogą się przenosić pionowo (za pomocą zainfekowanych nasion) i poziomo, przez zarodniki lub strzępki grzybni. Podobnie jak inne endofity kolonizują tkankę roślinną bezpośrednio lub za pomocą tzw. przylg (apresoria). Proces zasiedlania roślin nasila się wyraźnie wraz ze starzeniem się roślin.

Trzecia klasa składa się z endofitów charakteryzujących się niezwykle dużą różnorodnością biologiczną. Występują u roślin zielnych i drzewiastych w bardzo szerokim zakresie i są bardzo różnorodne nawet w przypadku indywidualnej rośliny. Dla przykładu, z jałowca pospolitego (*Juniperus communis*) i dębu bezszypułkowego (*Quercus petraea*) wyizolowano ponad 80 endofitów tej grupy. W przeciwieństwie do endofitów z klasy 1. i 2., tworzą infekcje dające wyraźne objawy u roślin. Do klasy trzeciej należy wiele przedstawicieli Pezizomycotina i Saccharomycotina (Ascomycota) oraz Agaricomycotina, Pucciniomycotina i Ustilagomycotina (Basidiomycota). Przenoszone są poziomo przez zarodniki i/lub fragmenty strzępek grzybni.

Do klasy czwartej należą endofity zasiedlające korzenie. Jest to grupa grzybów charakteryzujących się ciemnymi strzępkami i ciemnymi przegrodami, znanymi jako DSE (z angielskiego Dark Septate Endophytes). Obecność DSE stwierdzono u ponad 600 gatunków roślin. Grzyby DSE należą w większości do workowców (Ascomycota), do rodzajów takich jak: *Cadophora*, *Microdochium*, *Trichocladium*, *Phialophora*, *Leptodontidium* i *Phialocephala* (Watkinson

2016). Niektóre, jak np. te z rodzaju *Cadophora*, mogą tworzyć wewnątrz korzeni struktury przypominające sieć Hartiga w korzeniach ektomykoryzowych, i pełnić rolę mykoryz. Grzyby mykoryzowe kolonizują zwykle krótkie, niezdrzewniałe korzenie, zaś endofity grzybowe można znaleźć we wszystkich częściach systemu korzeniowego (Grünig et al. 2011). Tym samym, rola DSE w rozwoju roślin wydaje się być nie mniej istotna niż rola grzybów mykoryzowych.

Z uwagi na powszechne występowanie tej grupy organizmów w korzeniach drzew leśnych w następnym rozdziale skupiono się właśnie na endofitach DSE.

2. Charakterystyka endofitów korzeniowych DSE

Grzyby tej grupy mogą oddziaływać na rośliny jako pasożyty (Wilcox, Wang 1987; Stoyke, Currah 1993), symbionty (Newsham 1999; Usuki, Narisawa 2007; Upson et al. 2009; Wu et al. 2010) lub nie wywoływać żadnych reakcji (Jumpponen 2001).

Spośród kilku testowanych hipotez, mających wyjaśnić pozytywne oddziaływanie DSE na roślinę, dwie wydają się najbardziej przekonujące. Obie zakładają stymulowanie wzrostu rośliny, pierwsza z nich, poprzez zaopatrywanie w składniki pokarmowe (podobnie jak w mykoryzcie) (Jumpponen 2001; Mandyam, Jumpponen 2005; Upson et al. 2009; Newsham 2011), a druga poprzez wytwarzanie fitohormonów (Mucciarelli et al. 2002; Schulz, Boyle 2005; Schulz 2006). W badaniach Haselwandtera i Reada (1982) izolaty DSE przyspieszały wzrost i stymulowały pobieranie fosforu dwóch wysokogórskich gatunków turzycy (*Carex*). Podobne wyniki uzyskano w przypadku rosnącej w Chinach rośliny leczniczej *Saussurea involucreata* Kar. et Kir. ex Maxim (Wu, Guo 2008).

Meyerhofer i in. (2013) wskazują, że reakcja rośliny zależy od rodzaju, do jakiego należy kolonizujący ją endofit.

Według wspomnianych autorów rośliny inokulowane DSE, należącymi do rodzaju *Phialocephala*, osiągnęły niższe wartości parametrów biometrycznych niż rośliny nieinokulowane. Obecnie gatunek *P. fortinni* jest najbardziej znanym przedstawicielem DSE. Po raz pierwszy został opisany przez Melina w 1921 r. i znany był pod nazwą *Mycelium radices ar-trovirens* (Melin 1922). Dzięki badaniom (Grünig et al. 2004, 2008a, b; Queloz et al. 2005; Brenn et al. 2008) wiadomo, że nie jest to pojedynczy gatunek, lecz składa się przynajmniej z 14 gatunków (*Phialocephala fortinii* s.l. – *Acephala ap-palanta* (PAC)). Te gatunki są często izolowane z roślin drzewiastych w Ameryce Północnej i Europie (Jumpponen and Trappe 1998; Grünig et al. 2008b). Grzyby należące do kompleksu PAC są najczęściej spotykanymi endofitami, jakie występują w korzeniach drzew iglastych i roślin wrzosowatych (Ericaceae) w ekosystemach leśnych i wysokogórskich (Addy et al. 2000; Grünig et al. 2006). Można je znaleźć we wszystkich częściach systemu korzeniowego, od wierzchołka korzenia mykoryzowego po szczył korzeniową (Menkis 2005, Grünig et al. 2008b).

Wiele z gatunków DSE wyizolowanych z korzeni drzew iglastych (tab. 2) należy do rzędu Helotiales, jednego z najbardziej różnorodnych wśród workowców, który liczy około 300 rodzajów i ponad 2000 gatunków (Kirk et al. 2001). DSE należące do Helotiales dzielą się na trzy główne grupy. W skład jednej z nich wchodzi gatunki w stadium teleomorficznym blisko związane z *Mollisia*, *Phaeomollisia* i *Vibrisea* (MPV) oraz gatunki w stadium anamorficznym związane z *Phialocephala* i *Cystodendron*. W minionych dekadach opisano wiele nowych gatunków (Kowalski, Kehr 1995; Wilson et al. 2004; Grünig et al. 2009; Münzerberger et al. 2009; Wang et al. 2009). Mimo to taksonomia grzybów należących do wspomnianej grupy wciąż pozostaje na etapie tworzenia.

Drugą grupę DSE obejmują grzyby takie, jak: *Caldophora finlandia* (Wang, Wilcox 1985), *Pezoloma* (*Rhizoscypus*) *eri-*

Tabela 1. Kryteria podziału endofitów

Table 1. Criteria depicting classes of fungal endophytes

Kryteria Criteria	Klasa 1 Class 1	Klasa 2 Class 2	Klasa 3 Class 3	Klasa 4 Class 4
Zakres roślin gospodarzy Host range	wąski narrow	szeroki broad	szeroki broad	szeroki broad
Kolonizowane tkanki Tissues colonised	pęd i kłącze shoot and rhizome	pęd, korzeń i kłącze shoot, root and rhizome	pęd shoot	korzeń root
Stopień kolonizacji rośliny In planta colonisation	rozległy extensive	rozległy extensive	ograniczony limited	rozległy extensive
Różnorodność biologiczna w roślinie In planta biodiversity	niska low	niska low	wysoka high	nieznana unknown
Sposób rozprzestrzeniania Transmission	pionowo i poziomo vertical and horizontal	pionowo i poziomo vertical and horizontal	poziomo horizontal	poziomo horizontal

Tabela 2. Endofity DSE najczęściej izolowane z korzeni roślin naczyniowych

Table 2. The most common isolated endophytes DSE

Takson Taxon	Gospodarz Host species	Literatura Literature
<i>Acephala appalanata</i>	<i>Picea abies</i>	Grünig, Sieber 2005
<i>Phialocephala fortinii</i> s.s.	<i>Pinus sylvestris</i>	Grünig et al. 2008a
<i>Acephala</i> sp. 1	<i>Cassiope mertensiana</i>	Grünig et al. 2009
<i>Vibrissea truncorum</i>	<i>Populus</i> sp.	Grünig et al. 2009
<i>Acephala</i> sp. 2	<i>Pinus sylvestris</i>	Grünig et al. 2009
<i>Acephala</i> sp. 2	<i>Sorbus aucuparia</i>	Grünig et al. 2009
<i>Acephala</i> sp. 3	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Grünig et al. 2009
<i>Acephala</i> sp. 4	<i>Pinus banksiana</i>	Grünig et al. 2009
<i>Acephala macrosclerotiorum</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	Münzerberger et al. 2009
<i>A. macrosclerotiorum</i>	<i>Picea abies</i>	Menkis et al. 2004
<i>Phialocephala glacialis</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Grünig et al. 2009
<i>P. glacialis</i>	<i>Picea abies</i>	Grünig et al. 2009
<i>Phialocephala sphaeroides</i>	<i>Aralia nudicaulis</i>	Wilson et al. 2004
<i>P. sphaeroides</i>	<i>Picea abies</i>	Grünig et al. 2009
<i>Phialocephala</i> sp. 8	<i>Carex aquatilis</i>	Grünig et al. 2009
<i>Phialocephala</i> sp. 9	<i>Myricaria prostrata</i>	Burri (niepublikowane)
<i>Cadophora finlandica</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	Wang and Wilcox 1985
<i>Meliniomyces variabilis</i>	<i>Rhododendron albiflorum</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>M. variabilis</i>	<i>Tsuga heterophylla</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces bicolor</i>	<i>Nothofagus procera</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>M. bicolor</i>	<i>Quercus robur</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces vraolstadae</i>	<i>Betula pubescens</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces</i> sp. 1	<i>Betula pubescens</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces</i> sp. 2	<i>Pinus sylvestris</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces</i> sp. 3	<i>Gaultheria shallon</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces</i> sp. 3	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Meliniomyces</i> sp. 4	<i>Pinus sylvestris</i>	Hambleton, Sigler 2005
<i>Pezoloma ericae</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	Read 1974
<i>P. ericae</i>	<i>Ledum groenlandicum</i>	Hambleton et al. 1999
<i>Leptodontidium orchdicola</i>	<i>Platanthera hyperborea</i>	Currah et al. 1987
<i>L. orchdicola</i>	<i>Pedicularis bracteosa</i>	Currah et al. 1987
<i>Cadophora malorum</i>	-	Harrington, Mcnew 2003
<i>Cryptosporiopsis ericae</i>	<i>Vaccinium membranaceum</i>	Sigler et al. 2005
<i>C. ericae</i>	<i>Picea abies</i>	Sigler et al. 2005
<i>Cryptosporiopsis brunnea</i>	<i>Gaultheria shallon</i>	Sigler et al. 2005

Takson Taxon	Gospodarz Host species	Literatura Literature
<i>Cryptosporiopsis melanigena</i>	<i>Quercus petraea</i>	Kowalski et al. 1998
<i>Cryptosporiopsis radiculicola</i>	<i>Quercus robur</i>	Kowalski, Bartnik 1995
<i>Cryptosporiopsis rhizophila</i>	<i>Erica tetralix</i>	Verkley et al. 2003
<i>Chloridium paucisporum</i>	<i>Pinus resinosa</i>	Alberton et al. 2010
<i>Cladiophialophora chaetospora</i>	<i>Picea abies</i>	Crous et al. 2007
<i>Didymosphaeria</i> sp.	<i>Picea abies</i>	Brenn et al. 2008
<i>Monodictys arctica</i>	<i>Salix oppositifolia</i>	Day et al. 2006
<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Manici, Caputo 2009
<i>Microdochium bolleyi</i>	<i>Elymus farctus</i>	Sanchez Marquez et al. 2008
<i>Neonectria radiculicola</i>	<i>Tilia petiolaris</i>	Schroers et al. 2008
<i>Periconia macrospinosa</i>	<i>Holcus lanatus</i>	Sanchez Marquez et al. 2010
<i>Phoma chrysantemicola</i>	<i>Chrysanthemum morifolium</i>	Aveskamp et al. 2009
<i>Pseudocercospora cantuariensis</i>	<i>Saussurea involucreta</i>	Wu et al. 2010

cae i *Meliniomyces* spp. (Hambleton, Sigler 2005). Do trzeciej grupy należą grzyby uważane za patogeny roślin, jak np. *Rhynchosporium secalis*, *Oculimacula yallundae*, *Pyrenopeziza brassicae*, *Leptodontidium orchidicola*, *Cadophora malorum* i *C. fastigiata* (Harrington and Mcnew 2003). Kolejnym rzędem, do którego należy wiele gatunków endofitów DSE, jest Pleosporales. Szerokim zasięgiem charakteryzują się też DSE należące do Sordariales (*Trichocladium opacum*) czy Pezizales (*Wilcoxina* spp.) (Grünig et al. 2011).

3. Możliwości zastosowania endofitów w leśnictwie

Wiedza na temat różnorodności biologicznej endofitów i możliwości wykorzystania ich własności we wspomaganiu wzrostu roślin na drodze mutualistycznej symbiozy (Arnold 2007) daje podstawy do wyselekcjonowania i wykorzystania ich potencjału w gospodarce leśnej. Wyselekcjonowanie określonego endofita pełniącego funkcjonalną rolę staje się trudne z uwagi na ogromną liczebność tej grupy organizmów. Badacze stający przed takim problemem muszą brać pod uwagę różne przeciwności. Jedną z nich jest możliwość zastąpienia wyselekcjonowanego i wprowadzonego do środowiska endofita przez inne konkurujące endofity. Kolejną jest możliwość pojawienia się wraz z zastosowanym endofitem zmian, modyfikujących dziedziczenie cech u rośliny gospodarza. Może się również okazać, że środowisko wyselekcjonowanego endofita nie jest zgodne ze środowiskiem, do którego ten endofit ma zostać wprowadzony. Konsekwencją może być uzyskanie efektów odwrotnych od oczekiwanych lub marginalnych korzyści.

Aby znaleźć „celowe” endofity niezbędne jest pozytywnie skorelowane wyników uzyskanych w drodze analiz labora-

toryjnych i testów polowych. Korelacji wyników można dokonać w sposób tradycyjny, tj. najpierw uzyskuje się wyniki w drodze analiz a następnie potwierdza się je w warunkach naturalnych. Niekiedy w leśnictwie zdarza się przeprowadzać doświadczenia polowe z pominięciem fazy laboratoryjnej. Wówczas, należy zachować podstawowe wymagania, znać tożsamość taksonomiczną badanego organizmu i jego potencjalną rolę w środowisku naturalnym (Rodríguez et al. 2009). Typowe doświadczenie polowe zwykle zakłada się w szkółce leśnej, gdzie hodowane są sadzonki z nasion zebranych z lokalnej populacji drzew i szczepi miejscowymi endofitami. Prowadzone obserwacje mają dostarczyć informacji o przeżywalności sadzonek, ich wzroście, podatności na choroby i atak szkodników owadzich, po zastosowaniu badanych endofitów. Zwykle sadzonki hodowane w szkółkach związane są z niższą liczbą organizmów, w tym endofitów, w porównaniu do sadzonek z naturalnych odnowień (Miller et al. 2002; Ganley, Newcombe 2006). Stąd uzasadnione wydaje się naśladowanie naturalnych procesów i wybór endofitów do inokulacji pochodzących z lokalnych terenów leśnych, podobnie jak ma to miejsce w przypadku mykoryzacji.

Wątpliwości pojawiające się przy wyborze i przygotowaniu właściwego inokulum można ograniczyć, kierując się rolą funkcjonalną organizmu użytego jako inokulum. Znajomość taksonomiczna organizmu, w niektórych przypadkach, ułatwia określenie jego działania. Dla przykładu, wyizolowanie *Beauveria bassiana* jako endofitu *Pinus monticola* (Ganley, Newcombe 2006) upoważniło do przypuszczeń, że zastosowany w doświadczeniach polowych będzie chronić sosny przed owadami. W przypadku izolatów *Trichoderma* zasadnym było postawienie hipotezy o indukowaniu odporności rośliny względem patogenów (Bailey et al. 2006). Należy jednak pamiętać, że wiele taksonów grzybów charakteryzu-

je się dużą różnorodnością funkcjonalną. Próba określenia funkcjonalności endofitów na podstawie tożsamości taksonomicznej może być często nieudana z uwagi na ich ogromne zróżnicowanie i fakt, że wciąż niewiele z nich zostało opisanych (Arnold et al. 2000; Arnold 2007).

Endofity należące do rodzaju *Trichoderma* mogą być mykopasożytami (Bailey et al. 2008) i ta właściwość może dodatkowo budować potencjał obronny tego organizmu. Niewykluczone jednak, że mykopasożyt może przyczynić się do osłabienia odporności gospodarza, tak jak w przypadku *Hydropisphaera fungicola* (Rossman et al. 2008), pasożytującego na endoficie *Ulocladium*, który uodparnia gatunki topoli (*Populus*) na rdzę liści (Newcombe et al. 2010).

Jeśli selekcjonowanie endofitów miałyby się opierać głównie na ich funkcjonalności to najbardziej odpowiednie wydają się endofity należące do *Pezizomycotina* (Ascomycota). Stanowią one odrębną grupę ekologiczną, mogą kolonizować korzenie, pędy i liście jedno- i dwuliściennych roślin (Watkinson, 2016). Według Rodriguez i współautorów (2009) kilka badanych gatunków należących do tej grupy miało pozytywny wpływ na wzrost roślin. Zdaniem wspomnianych autorów zarówno rośliny pozbawione endofitów, jak również same endofity nie przetrwałyby w trudnych warunkach środowiskowych. Dla przykładu, *Curvularia protuberata*, endofit zdolny zasiedlać wszystkie tkanki rośliny *Dichantheium lanuginosum*, zwiększa jej tolerancję termiczną. Pozostając w związku mutualistycznym, roślina jest w stanie znieść temperaturę do 65° C, zaś pozbawiona endofita ginie w temperaturze 40° C, podobnie jak i sam endofit. Podobny efekt można zaobserwować w przypadku *Leymus mollis*, ta trawa, dzięki obecności *Fusarium culmorum* w swoich tkankach, jest zdolna rosnąć w warunkach dużego zasolenia.

Chociaż u drzew leśnych badano endofity zasiedlające pędy lub pnie (Sieber 2007) oraz endofity korzeniowe (Stone et al. 2000), to jak dotąd nie podjęto prób porównania tych dwóch zbiorowisk w obrębie indywidualnych drzew. Endofity wyizolowane z nasion *Pinus monticola*, należące do rodzajów *Hormonema*, *Geomyces* i *Cladosporium*, były również obecne w zdrowych igłach badanej sosny (Ganley, Newcombe 2006). Te grzyby mogą być zatem uważane za endofity klasy drugiej, których potencjał, jako organizmów mutualistycznych, należałoby zbadać.

4. Podsumowanie

Endofity, które wpływają na stan zdrowotny drzew leśnych, warunkując ich przeżywalność, wzrost, odporność na atak patogenów i/lub szkodników owadzych oraz zwiększenie tolerancji na czynniki stresowe, mogą stać się w przyszłości ważnym narzędziem w gospodarce leśnej.

Badania endofitów grzybowych, które w sposób bezpośredni wpływają na wzrost drzew i ich stan zdrowotny mają krótką historię. Publikacje poświęcone tej tematyce zaczęły się pojawiać kilkanaście lat temu, a przedmiot badań zyskuje coraz więcej uwagi. Współczesna wiedza o endofitach grzybowych sprawia, że słuszna wydaje się zmiana

w podejściu do definiowania poszczególnych grup grzybów. Skoro oddziaływanie grzybów na roślinę uwarunkowane jest wieloma zmiennymi środowiskowymi oraz samym gatunkiem rośliny, definiowanie ich jako: endofit, patogen czy saprotrof wydaje się zawężać istotę biologii badanych organizmów (Unterseher, 2011). Zgadzając się z takim stwierdzeniem, należy zatem zaakceptować niejednoznaczność wymienionych terminów, określających zbiorowiska grzybów.

Konflikt interesów

Autorka deklaruje brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Serdecznie dziękuję Kasi Sikorze i Hani Szmidli za inspirację, aby przybliżyć rolę endofitów w życiu roślin. Praca powstała w ramach tematu finansowanego z funduszu badań własnych Instytutu Badawczego Leśnictwa w Sękocinie Starym – 260102.

Literatura

- Addy H.D., Hambleton S., Currah R.S. 2000. Distribution and molecular characterization of the root endophyte *Phialocephala fortinii* along an environmental gradient in the boreal forest of Alberta. *Mycological Research* 104: 1213–1221.
- Alberton O., Kuyper T.W., Summerbell R.C. 2010. Dark septate root endophytic fungi increase growth of Scots pine seedlings under elevated CO₂ through enhanced nitrogen use efficiency. *Plant and Soil* 328: 459–470.
- Arnold A.E. 2007. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biology Review* 21: 51–66.
- Arnold A.E., Maynard Z., Gilbert G.S., Coley P.D., Kursar T.A. 2000. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? *Ecology Letters* 3: 267–274.
- Aveskamp M.M., Verkley G.J.M., de Gruyter J., Murace M.A., Perrelló A., Woudenberg J.H., Groenewald J.Z., Crous P.W. 2009. DNA phylogeny reveals polyphyly of *Phoma* section *Peyronellaea* and multiple taxonomic novelties. *Mycologia* 101: 363–382.
- Bailey B.A., Bae H., Strem M.D., Roberts D.P., Thomas S.E., Crozier J., Samuels G.J., Choi I.Y., Holmes K.A. 2006. Fungal and plant gene expression during the colonization of cacao seedlings by endophytic isolates of four *Trichoderma* species. *Planta* 224: 1449–1464.
- Brenn N., Menkis A., Grünig C.R., Sieber T.N., Holdenrieder O. 2008. Community structure of *Phialocephala fortinii* s. lat. in European tree nurseries, and assessment of the potential of the seedlings as dissemination vehicles. *Mycological Research* 112: 650–662.
- Crous P.W., Schubert K., Braun U., Hoog G.S., de Hocking A.D., Shin H.D., Groenewald J.Z. 2007. Opportunistic, human-pathogenic species in the *Herpotrichiellaceae* are phenotypically similar to saprobic or phytopathogenic species in the *Venturiaceae*. *Studies in Mycology* 58: 185–234.

- Currah R.S., Sigler L., Hambleton S. 1987. New records and new taxa of fungi from the mycorrhizae of terrestrial orchids of Alberta. *Canadian Journal of Botany* 65: 2473–2482.
- Day M. J., Gibas C. F. C., Fujimura K. E., Egger K.N., Currah R.S. 2006. *Monodictys arctica*, a new hyphomycete from the roots of *Saxifraga oppositifolia* collected in the Canadian High Arctic. *Mycotaxon* 98: 261–272.
- Ganley R.J., Newcombe G. 2006. Fungal endophytes in seeds and needles of *Pinus monticola*. *Mycological Research* 110: 318–327.
- Grünig C.R., Queloz V., Sieber T.N. 2011. Structure of Diversity in Dark Septate Endophytes: From Species to Genes, in: Endophytes of Forest Trees: Biology and Applications (eds. Pirttilä and Frank C.A.), 3–30. DOI 10.1007/978-94-007-1599-8_1.
- Grünig C.R., Sieber T.N. 2005. Molecular and phenotypic description of the widespread root symbiont *Acephala applanata* gen. et sp. nov., formerly known as dark septate endophyte type I. *Mycologia* 97: 628–640.
- Grünig C.R., McDonald B.A., Sieber T.N., Rogers S.O., Holdenrieder O. 2004. Evidence for subdivision of the root-endophyte *Phialocephala fortinii* into cryptic species and recombination within species. *Fungal Genetics and Biology* 41: 676–687.
- Grünig C.R., Du'o A., Sieber T.N. 2006. Population genetic analysis of *Phialocephala fortinii* s.l. and *Acephala applanata* in two undisturbed forests in Switzerland and evidence for new cryptic species. *Fungal Genetics and Biology* 43: 410–421.
- Grünig C.R., Duo A., Sieber T.N., Holdenrieder O. 2008a. Assignment of species rank to six reproductively isolated cryptic species of the *Phialocephala fortinii* s. l.-*Acephala applanata* species complex. *Mycologia* 100: 47–67.
- Grünig C.R., Queloz V., Sieber T.N., Holdenrieder O. 2008b. Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l. – *Acephala applanata* species complex in tree roots – classification, population biology and ecology. *Botany* 86: 1355–1369.
- Grünig C.R., Queloz V., Duo A., Sieber T.N. 2009. Phylogeny of *Phaeomollisia piceae* gen. sp. nov.: a dark septate conifer-needle endophyte and its relationships to *Phialocephala* and *Acephala*. *Mycological Research* 113: 207–221.
- Hambleton S., Huhtinen S., Currah R. 1999. *Hymenoscyphus ericae*: a new record from western Canada. *Mycological Research* 103: 1391–1397.
- Hambleton S., Sigler L. 2005. *Meliniomyces*, a new anamorph genus for root-associated fungi with phylogenetic affinities to *Rhizoscyphus ericae* (*Hymenoscyphus ericae*), Leotiomycetes. *Studies in Mycology* 53: 1–27.
- Harrington T., Mcnew D. 2003. Phylogenetic analysis places the *Phialophora*-like anamorph genus *Cadophora* in the Helotiales. *Mycotaxon* 87: 141–151.
- Haselwandter K., Read D.J. 1982. The significance of a root-fungus association in two *Carex* species of high-alpine plant communities. *Oecologia* 52:352–354.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207–211.
- Jumpponen A., Trappe J.M. 1998. Performance of *Pinus contorta* inoculated with two strains of root endophytic fungus, *Phialocephala fortinii*: effects of synthesis system and glucose concentration. *Canadian Journal of Botany* 76: 1205–1213.
- Kowalski T., Kehr R.D. 1995. Two new species of *Phialocephala* occurring on *Picea* and *Alnus*. *Canadian Journal of Botany* 73: 26–32.
- Kowalski T., Bartnik C. 1995. *Cryptosporiopsis radicialis* sp. nov. from roots of *Quercus robur*. *Mycological Research* 99: 663–666.
- Kowalski T., Halmschlager E., Schrader K. 1998. *Cryptosporiopsis melanigena* sp. nov., a root inhabiting fungus of *Quercus robur* and *Q. petraea*. *Mycological Research* 102: 347–354.
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.A. (ed.) 2001. *Dictionary of the fungi*, 9th edn. CAB International, Oxon, 655 s.
- Mandyam K., Jumpponen A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* 53: 173–189.
- Manici L.M., Caputo F. 2009. Fungal community diversity and soil health in intensive potato cropping systems of the east Po valley, northern Italy. *Annals of Applied Biology* 155: 245–258.
- Melin E. 1922. On the mycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* Karst. A preliminary note. *Journal of Ecology* 9: 254–257.
- Menkis A. 2005. Root associated fungi of conifer seedlings and their role in afforestation of agricultural land. PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Menkis A., Allmer J., Vasilias R., Lygis V., Stenlid J., Finlay R. 2004. Ecology and molecular characterization of dark septate fungi from roots, living stems, coarse and fine woody debris. *Mycological Research* 108: 965–973.
- Miller J.D., Mackenzie S., Foto M., Adams G.W., Findlay J.A. 2002. Needles of white spruce inoculated with rugulosin producing endophytes contain rugulosin reducing spruce budworm growth rate. *Mycological Research* 106: 471–479.
- Münzenberger B., Bubner B., Wöllecke J. Sieber T.N., Bauer R., Fladung M., Hüttl R.F. 2009. The ectomycorrhizal morphotype *Pi-nirrhizasclerotia* is formed by *Acephala macrosclerotia* sp. nov., a close relative of *Phialocephala fortinii*. *Mycorrhiza* 19: 481–492.
- Mucciarelli M., Scannerini S., Berteau C., Maffei M. 2003. In vitro and in vivo peppermint (*Mentha piperita*) growth promotion by nonmycorrhizal fungal colonization. *New Phytologist* 158: 579–591.
- Newcombe G., Martin F., Kohler A. 2010. Defense and nutrient mutualisms in *Populus*, in: Jansson S., Groover A.T., Bhalerao R.P. (ed.) *Genetics and genomics of Populus*. Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg, London, 247–278.
- Newsham K.K., Upson R., Read D.J. 2009. Mycorrhizas and dark septate endophytes in polar regions. *Fungal Ecology* 2: 10–20.
- Newsham K.K. 2011. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes *New Phytologist* 190: 783–793. DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03611.x.
- Queloz V., Grünig C.R., Sieber T.N., Holdenrieder O. 2005. Monitoring the spatial and temporal dynamics of a community of the tree-root endophyte *Phialocephala fortinii* s.l. *New Phytologist* 168: 651–660.
- Read D.J. 1974. *Pezizella ericae* sp. nov., perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of *Ericaceae*. *Transactions of the British Mycological Society* 63: 381.
- Rodriguez R.J., White J.F., Arnold A.E., Redman R.S. 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182: 314–330. DOI 10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x.
- Rossmann A.Y., Farr D.F., Platas G., Newcombe G. 2008. *Hydropisphaera fungicola* Rossmann, Farr & Newcombe, sp. nov. *Fungal Planet* 24: 1–2.
- Sanchez Marquez S., Bills G.F., Zabalgoitia I. 2008. Diversity and structure of the fungal endophytic assemblages from two sympatric coastal grasses. *Fungal Diversity* 33: 87–100.
- Sanchez Marquez S., Bills G.F., Dominguez Acuna L., Zabalgoitia I. 2010. Endophytic mycobiota of leaves and roots of the grass *Holcus lanatus*. *Fungal Diversity* 41(1): 115–123. DOI 10.1007/s13225-009-0015-7.

- Schroers H.J., Zerjav M., Munda A., Halleen F., Crous P.W. 2008. *Cylindrocarpon pauciseptatum* sp. nov., with notes on *Cylindrocarpon* species with wide, predominantly 3-septate macroconidia. *Mycological Research* 112: 82–92.
- Schulz B., Boyle C. 2005. The endophytic continuum. *Mycological Research* 109: 661–686. DOI 10.1017/S095375620500273X.
- Sieber T.N. 2007. Endophytic fungi in forest trees: are they mutualists? *Fungal Biology Reviews* 21: 75–89.
- Sigler L., Allan T., Lim S.R., Berch S., Berbee M. 2005. Two new *Cryptosporiopsis* species from roots of ericaceous hosts in western North America. *Studies in Mycology* 53: 53–62.
- Stone J.K., Bacon C.W., White J.F. Jr 2000. An overview of endophytic microbes: endophytism defined, in: Bacon CW, White JF Jr (eds.) *Microbial endophytes*. Marcel Dekker, New York, 3–29.
- Stoyke G., Currah R.S. 1991. Endophytic fungi from the mycorrhizae of alpine ericoid plants. *Canadian Journal of Botany* 69: 347–352.
- Unterseher M. 2011. Diversity of Fungal Endophytes in Temperate Forest Trees, in: *Endophytes of Forest Trees: Biology and Applications* (eds. Pirttilä and Frank C.A.), 3–30. DOI 10.1007/978-94-007-1599-8_2.
- Usuki F., Narisawa K. 2007. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and a nonmycorrhizal plant, Chinese cabbage. *Mycologia* 99: 175–184.
- Upton R., Newsham K.K., Bridge P.D., Pearce D.A., Read D.J. 2009. Taxonomic affinities of dark septate root endophytes of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica*, the two native Antarctic vascular plant species. *Fungal Ecology* 2: 184–196.
- Verkley G., Zijlstra J., Summerbell R., Berendse F. 2003. Phylogeny and taxonomy of root-inhabiting *Cryptosporiopsis* species, and *C. rhizophila* sp nov., a fungus inhabiting roots of several Ericaceae. *Mycological Research* 107: 689–698.
- Wang C.J.K., Wilcox H.E. 1985. New species of ectendomycorrhizal and pseudomycorrhizal fungi: *Phialophora finlandia*, *Chloridium paucisporum*, and *Phialocephala fortinii*. *Mycologia* 77: 951–958.
- Wang W., McGhee D., Gibas C.F.C., Tsuneda A., Currah R.S. 2009. *Phialocephala urceolata*, sp. nov., from a commercial, water-soluble heparin solution. *Mycologia* 101: 136–141.
- Watkinson S.C. 2016. Mutualistic symbiosis between fungi and autotrophs, in: *The Fungi. Third Edition* (eds. S.C. Watkinson, L. Boddy, N.P. Money), 234–239. DOI 10.1016/B978-0-12-382034-L00007-4.
- Wilcox H.E., Wang C.J.K. 1987. Mycorrhizal and pathological associations of dematiaceous fungi in roots of 7-month-old tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 884–899.
- Wilson B.J., Addy H.D., Tsuneda A., Hambleton S., Currah R.S. 2004. *Phialocephala sphaeroides* sp nov., a new species among the dark septate endophytes from a boreal wetland in Canada. *Canadian Journal of Botany* 82: 607–617. DOI 10.1139/cjb-76-7-120.
- Wu L., Guo S. 2008. Interaction between an isolate of dark septate fungi and its host plant *Saussurea involucreta*. *Mycorrhiza* 18: 79–85. DOI 10.1007/s00572-007-0159-9.
- Wu L.Q., Lv Y.L., Meng Z.X., Chen J., Guo S.X. 2010. The promoting role of an isolate of dark-septate fungus on its host plant *Saussurea involucreta* Kar. et Kir. *Mycorrhiza* 20: 127–135.