

Koczwara Katarzyna, Pańska Dariusz, Lisiecki Karol, Juda Marcin. **Możliwość wykorzystania endofitów w biologicznej ochronie roślin = The possibility of use of endophytes in biological plant protection.** *Journal of Education, Health and Sport.* 2015;5(6):333-340. ISSN 2391-8306. DOI [10.5281/zenodo.18696](https://doi.org/10.5281/zenodo.18696)

<http://ojs.ukw.edu.pl/index.php/johs/article/view/2015%3B5%286%29%3A333-340>

<https://pbn.nauka.gov.pl/works/567350>

<http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.18696>

Formerly Journal of Health Sciences. ISSN 1429-9623 / 2300-665X. Archives 2011 – 2014
<http://journal.rsw.edu.pl/index.php/JHS/issue/archive>

Deklaracja.

Specyfika i zawartość merytoryczna czasopisma nie ulega zmianie.

Zgodnie z informacją MNiSW z dnia 2 czerwca 2014 r., że w roku 2014 nie będzie przeprowadzana ocena czasopism naukowych; czasopismo o zmienionym tytule otrzymuje tyle samo punktów co na wykazie czasopism naukowych z dnia 31 grudnia 2014 r.

The journal has had 5 points in Ministry of Science and Higher Education of Poland parametric evaluation. Part B item 1089. (31.12.2014).

© The Author (s) 2015;

This article is published with open access at License Open Journal Systems of Kazimierz Wielki University in Bydgoszcz, Poland and Radom University in Radom, Poland Open Access. This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Noncommercial License which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited. This is an open access article licensed under the terms of the Creative Commons Attribution Non Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted, non commercial use, distribution and reproduction in any medium, provided the work is properly cited.

This is an open access article licensed under the terms of the Creative Commons Attribution Non Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted, non commercial use, distribution and reproduction in any medium, provided the work is properly cited.

The authors declare that there is no conflict of interests regarding the publication of this paper.

Received: 21.04.2015. Revised 28.05.2015. Accepted: 16.06.2015.

Możliwość wykorzystania endofitów w biologicznej ochronie roślin

The possibility of use of endophytes in biological plant protection

Katarzyna Koczwara, Dariusz Pańska, Karol Lisiecki, Marcin Juda

Zakład Fitopatologii Molekularnej

Uniwersytet Technologiczno-Przyrodniczy im. J.J. Śniadeckich w Bydgoszczy
w Bydgoszczy

Streszczenie:

Endofity są mikroorganizmami zasiedlającymi tkanki roślinne nie powodując choroby przynajmniej przez część swojego cyklu życiowego. Wpływają one pozytywnie na zasiedlaną roślinę, poprawiając jej plon i zwiększając odporność na czynniki stresowe. Dzięki zdolnościom do poprawy cech odpornościowych endofity mogą być wykorzystywane jako czynniki kontroli biologicznej w ochronie roślin przed szkodnikami, patogenami grzybowymi bądź nicieniami. Zwiększenie odporności na szkodniki może być uzyskane zarówno dzięki pasożytowaniu grzyba endofitycznego na szkodniku, jak również na syntezie związków zmniejszających żerowanie. Endofity wpływają również na zmniejszenie porażenia rośliny przez patogeny grzybowe. Na odporność roślin na nicienie wpływają zarówno endofity bakteryjne, jak i grzybowe. Zdolne są one do istotnego zmniejszenia uszkodzeń korzeni przez te organizmy. Aby dana asocjacja mogła być wykorzystana w biologicznej ochronie roślin musi cechować się stabilnością i zdolnością do istotnego zwiększenia odporności rośliny. Nie może być także szkodliwa dla ludzi i zwierząt gospodarskich.

Słowa kluczowe: endofity, BCA, ochrona roślin, *Neotyphodium*, *Beauveria bassiana*.

Summary:

Endophytes are microorganisms inhabiting plants without causing disease for at least part of their life cycle. They positively affect the plant, improving the yield and resistance to stress factors. Thanks to the ability to improve the plant resistance, endophytes can be used as biological control agents in plant protection against pests, nematodes or fungal pathogens. Increased resistance to pests can be achieved both by the parasiting on pest, as well as the synthesis of compounds that reduce the damage caused by insects. Endophytes also decrease the level of infection by fungal pathogens. Both bacterial and fungal endophytes affect plant resistance to nematodes. They are able to reduce the damage done to the roots by these organisms. Endophyte-plant association can be used in biological plant protection if it is

stable and able to significantly increase the resistance of plants. It also have to be not harmful to humans and livestock.

Key words: endophytes, BCA, plant protection, *Neotyphodium*, *Beauveria bassiana*.

1. Wstęp

Wzrost roślin w warunkach naturalnych jest ściśle związany z towarzyszącymi im drobnoustrojami. Endofity są organizmami, rozwijającymi się bezobjawowo w tkankach roślinnych przynajmniej przez część swojego cyklu życiowego. Mogą nimi być zarówno grzyby, bakterie, jak i promieniowce. Dotychczas wyizolowano je z licznych gatunków roślin uprawnych, leśnych i wodnych [1, 2].

Endofit wpływa na zasiedloną roślinę na różne sposoby, spośród których można wyróżnić wpływ bezpośredni, pośredni i ekologiczny. Wpływ bezpośredni związany jest z syntezą przez endofita związków, niszczących patogeny. Do związków takich należą terpenoidy, alkaloidy, związki aromatyczne, a także enzymy lityczne, zdolne do rozkładu chityny, białek, celulozy, hemicelulozy bądź DNA. Pośredni wpływ endofita na odporność rośliny związany jest z indukowaniem przez roślinę mechanizmów obronnych, takich jak np. synteza metabolitów wtórnych. Innym mechanizmem pośredniego wpływu na roślinę jest poprawa jej wzrostu i kondycji, dzięki czemu staje się ona bardziej odporna na warunki stresowe. Ekologiczny wpływ związany może być z konkurencją między endofitem, a patogenem o niszę ekologiczną bądź z hiperparazytnictwem lub drapieżnictwem [3].

W związku z pozytywnym oddziaływaniem endofitów na roślinę możliwe jest ich wykorzystanie w biologicznej kontroli patogenów i szkodników, poprawie wzrostu roślin bądź też w bioremediacji. Warunkami niezbędnymi, jakie musi spełnić endofit, aby mógł zostać wykorzystany jest jego stabilność, minimalne ryzyko oraz przynoszenie korzyści roślinie.

2. Najważniejsze grupy endofitów

2.1. Grzyby

Grzyby endofityczne występujące w roślinach cechuje ogromna bioróżnorodność. Endofity grzybowe pochodzą najczęściej z gromady *Ascomycota*, spośród nich duży udział mają te z klas *Sordariomycetes* i *Dothideomycetes*. Najczęściej oddziaływanie między nimi, a rośliną ma charakter mutualistyczny. Mogą one zasiedlać zarówno komórki rośliny, jak również przestrzenie międzykomórkowe. Zdolne są do stymulacji odporności, dzięki genetycznemu podobieństwu do patogenów. Grzyby endofityczne mogą być przenoszone między roślinami pionowo, przechodząc z rodziców na potomstwo bądź poziomo – między dwoma osobnikami. Jeden organizm może być zasiedlony jednocześnie przez wiele mikroorganizmów endofitycznych. Wiele z nich nie zostało jeszcze dokładnie poznanych [4, 5].

Jednymi z najistotniejszych i najlepiej poznanych oddziaływań są asocjacje nawiązywane między endofitami grzybowymi z rodzaju *Neotyphodium*, a trawami. Grzyby, w formie anamorficzej, które utraciły zdolność do przejścia w stan telomorficzny stają się endofitami mutualistycznymi. Zdolne są one tylko do przeżycia wewnątrz rośliny żywicielskiej i cechują się uproszczonym cyklem życiowym za sprawą odizolowania od środowiska zewnętrznego. Rodzaj *Neotyphodium* jest identyczny genetycznie z *Epichloë*, przy czym pierwszy stanowi formę anamorficzną, drugi telomorficzną [4].

2.2. Bakterie

Głównym źródłem bakterii endofitycznych jest gleba, dlatego też najsilniej zasiedlone przez endofity bakteryjne są najczęściej korzenie. Najrzadziej występują z kolei w kwiatach,

owocach i nasionach. Populacja bakterii w roślinie zależy od jej gatunku, genotypu, rodzaju tkanki, fazy wzrostu oraz od warunków środowiskowych. Transmisja bakterii endofitycznych może odbywać się poprzez nasiona i wegetatywny materiał rozmnożeniowy lub poprzez wniknięcie ich do wnętrza rośliny podczas jej wzrostu. Bakterie mogą wnikać zarówno przez naturalne otwory, jak również przez uszkodzenia mechaniczne [6, 7].

Najczęściej występującymi endofitami bakteryjnymi są te z rodzaju *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium* i *Bacillus*. Zazwyczaj w jednej roślinie występuje kilka różnych rodzajów i gatunków bakterii [2].

Rola bakterii endofitycznych związana jest przede wszystkim z produkcją fitohormonów, kontrolą biologiczną, konkurencją o pokarm z organizmami pasożytniczymi bądź wykluczeniem ich z niszy oraz stymulowaniem systemicznej odporności roślin. Obecność komórek bakteryjnych w przestrzeniach międzykomórkowych może także powodować ich powiększanie, dzięki czemu roślina intensywniej pobiera składniki pokarmowe [7].

2.3. Promieniowce

Promieniowce to organizmy najczęściej występujące w glebie, jednak ze względu na ich duże zdolności adaptacyjne izolowane są także z innych, bardzo zróżnicowanych środowisk. Organizmy te zwracają również uwagę zdolnością do syntezy licznych związków bioaktywnych, charakteryzujących się działaniem przeciwbakteryjnym, przeciwgrzybiczym, przeciwrobaczym i przeciwwirusowym.

Najczęściej izolowanymi endofitycznymi promieniowcami są te, z rodzaju *Streptomyces*. Kolonizują one korzenie, łodygi i liście, przy czym najwyższe poziomy zasiedlenia obserwuje się w korzeniach. Dzięki zdolności do produkcji antybiotyków i zdolności do życia wewnątrz rośliny, endofityczne promieniowce stanowią obiecujący czynnik biologicznej kontroli roślin. Istotną kwestią jest zdolność układu roślina-endofit do zachowania stabilności w fazie siewki, co zapewnia roślinie przetrwanie w momencie, kiedy jest szczególnie narażona na ataki patogenów [8, 9, 10].

3. Wpływ endofitów na odporność roślin

W rolnictwie, niezależnie od stosowanego systemu uprawy ogromne straty w plonach powodowane są przez stresy abiotyczne i biotyczne, związane z atakami patogenów i szkodników. W związku z rosnącą troską o środowisko naturalne, jak również wymogami Unii Europejskiej w kwestii stosowania integrowanej ochrony roślin (Rozporządzenie (EC) No 1107/2009, Dyrektywa 2009/128/EC) poszukiwane są metody ochrony roślin nie opierające się na środkach chemicznych. Wiele roślin uprawnych zdolnych jest do nawiązania asocjacji z endofitami, dzięki którym poprawia się ich wzrost, zwiększa plonowanie, a także odporność na różnego rodzaju czynniki stresowe.

3.1. Odporność na szkodniki

Większość roślin podczas wszystkich faz swojego wzrostu i rozwoju narażona jest na ataki szkodników. Obok bezpośrednich strat ilościowych i jakościowych w plonie, żerowanie szkodników ułatwia także infekcję przez grzyby i bakterie poprzez uszkodzone tkanki.

Mechanizmy, dzięki którym endofity sprzyjają ochronie roślin przed szkodnikami są różnorodne. Mogą opierać się one zarówno na pasożytnictwie endofita na szkodniku bądź na syntezie substancji, które mogą być dla niego szkodliwe bądź toksyczne.

Przykładem pierwszego rodzaju oddziaływań jest grzyb entomopatogeniczny *Beauveria bassiana*, który naturalnie występuje zarówno w glebie, jak również wewnątrz rośliny. Zdolny jest do powodowania choroby o nazwie „whitemuscard disease” u wielu gatunków szkodników, takich jak termyty, wciornastki, mszyce czy stonka ziemniaczana. Zarodniki grzyba kielkują po wejściu w kontakt z ciałem owada, następuje penetracja kutikuli, rozrost grzyba wewnątrz owada, a następnie jego śmierć

w przeciągu kilku dni. Grzyb rozwija się nadal w zwłokach owada, produkując nowe zarodniki.

Ze względu na wszechstronne działanie przeciwko wielu gatunkom owadów i zdolność do zasiedlania licznych gatunków roślin prowadzone są liczne badania nad kolonizacją różnych roślin przez *B. bassiana* i wpływu takich asocjacji na szkodniki. Rondot i Reineke [11] badały wpływ tego entomopatogena na winorośl (*Vitisvinifera* (L)). Eksperyment szklarniowy wykazał możliwość zasiedlenia tej rośliny przez endofita, a również jego wpływ na szkodniki. Zaobserwowano ujemny wpływ na wzrost *Planococcusficus* (szkodnika winorośli), z kolei owady z gatunku *Otiorrhynchussulcatus* (szkodnika winorośli z rodzaju chrząszczy) znacznie częściej żerowały na roślinach niezasiadlonych.

Beauveriabassiana uważany jest za bezpieczny insektycyd, niemniej jednak możliwy jest jego rozwój wewnątrz organizmu ludzkiego w przypadku bardzo silnego obniżenia odporności. Jednym z takich nielicznych przypadków była zamieszkała w Nowej Zelandii kobieta cierpiąca na ostrą białaczkę limfoblastyczną. Ekspozycja na działanie entomopatogena mogła być związana z charakterem jej pracy – prowadzeniem centrum ogrodniczego. Ponadto, *B. bassiana*, podobnie jak wiele innych grzybów zarodnikujących może wywołać alergię oraz podobnie jak inne substancje o cechach proszku – kłopoty z oddychaniem [12].

Drugim obok pasożytnictwa mechanizmem, którym endofit wspomaga odporność rośliny na szkodniki jest produkcja związków toksycznych. Przykładem takiego związku jest peramina, syntetyzowana przez endofity z rodzaju *Neotyphodium* zasiedlające kostrzewy i życie trwałą. Jest ona toksyczna dla szkodników, jednocześnie nie wywiera wpływu na zwierzęta gospodarcze. Stężenie tego alkaloidu nie zmienia się w zależności od pór roku, jest jednak zmienne dla różnych organów rośliny. Najwyższe stężenia obserwuje się w kwitnącej łodydze oraz w pochwach i blaszkach liściowych [13].

3.2. Odporność na grzyby patogeniczne

Ochrona roślin przed grzybami patogenicznymi nastęrczać może duże trudności. Wiele spośród tych patogenów cechuje się szerokim spektrum potencjalnych żywicieli i zdolnością przetrwania długiego okresu czasu w glebie. Rośliny porażane są w różnych stadiach rozwojowych, bardzo często jednak atakowane są młode siewki. Endofit obecny w roślinie już w nasionach może stanowić istotną barierę dla rozwoju patogena [14].

Dodatkową zaletą stosowania organizmów endofitycznych jest możliwość ograniczenia chemicznej ochrony roślin. Patogeny roślin zdolne są do szybkiego namnażania i przemieszczania zarodników na ogromne odległości. W przypadku roślin podatnych wymusza to stosowanie fungicydów, jako głównego środka zapobiegania chorobom. Może to prowadzić do wykształcenia się odporności. W przypadku zastosowania organizmów endofitycznych ryzyko to jest wielokrotnie mniejsze ze względu na ich różnorodne strategie działania [14].

Wykorzystanie endofitów możliwe jest również w biologicznej ochronie nie tylko agrocenoz, ale również lasów iglastych. Ganley i współautorzy [15] zaobserwowali wpływ endofitów zasiedlających sosnę zachodnią (*Pinusmonticola*) na zmniejszenie uszkodzeń oraz śmiertelności siewek w wyniku aktywności patogena *Cronartiumribicola*. W przypadku sosny alpejskiej (*Pinushalepensis* Mill.) zaobserwowano pozytywny wpływ endofitów na odporność roślin na patogena *Gremmeniella abietyna*, powodującego zamieranie pędów sosny [16].

Niektóre z endofitów posiadają zdolność do zwiększania odporności rośliny zarówno na ataki szkodników, jak i patogenów. Przykładem takiego organizmu są grzyby z rodzaju *Beauveria*. Obok swoich zdolności entomopatogenicznych cechują się one również produkcją bioaktywnych metabolitów, a także mogą wpływać na odpowiedź systemiczną rośliny. Wykazano ich wpływ na grzyby z rodzaju *Pythium*, *Rhizoctonia* i *Fusarium* [14, 17].

Również endofity traw z rodzaju *Neotyphodium* cechują się zdolnością do ochrony zasiedlonej rośliny zarówno przed patogenami grzybowymi, jak i szkodnikami. Testy laboratoryjne wykazały ich antagonistyczny wpływ na grzyby patogeniczne takie jak: *Bipolaris sorokiniana*, *Microdochium nivale*, *Gaeumannomyces graminis*, *Drechslera sp.*, *Fusarium avenaceum*, *F. equiseti* czy *Rhizoctonia solani* [18, 19]. Jednocześnie obserwuje się ich wpływ na zmniejszenie populacji szkodników żerujących na roślinach zawierających endofita [20].

3.3. Odporność na nicienie

Nicienie stanowią duży problem w rolnictwie ze względu na swoje znaczne zróżnicowanie i zakres atakowanych roślin. W stosunku do różnych gatunków należy stosować różnorodną ochronę, zarówno chemiczną, jak i biologiczną, co wymaga specjalistycznej wiedzy i nakładów finansowych. Dlatego też stosowanie endofitów może stanowić ogromną szansę w ochronie roślin przed tymi organizmami.

Odporność rośliny na ataki nicieni może być wspomagana zarówno przez endofity bakteryjne, jak i grzybowe. Dzieje się to dzięki mechanizmom takim jak: produkcja toksycznych metabolitów wtórnych, współzawodnictwo o substancje odżywcze, produkcja repelentów, zmiana wosków korzeniowych, indukcja odporności systemicznej bądź kombinacja kilku z powyższych.

Przykładami organizmów, które mogą być wykorzystane w ochronie przed nicieniami są *Rhizobium etli* (bakteria endofityczna i glebowa), *Rhizophagus intraradices* (grzyb mikoryzowy) czy *Fusarium oxysporum* (mutualistyczny grzyb glebowy i mikoryzowy). Sikora [21] wykazał wpływ powyższych mikroorganizmów na rozwój guzaka południowego (*Meloidogyne incognita*), nicienia ciepłolubnego występującego głównie w szklarniach, na pomidorach. Oddzielnie każdy z wymienionych mikroorganizmów powodował istotną redukcję penetracji nicienia do wnętrza korzeni. Zaobserwowano również, że równoczesne stosowanie wielu organizmów endofitycznych nie daje efektu synergii, co jest dowodem na to, że łączenie antagonistów o podobnych sposobach działania nie zwiększa skuteczności preparatów.

Interakcje w układzie roślina-nicień-endofit obserwowali Martinuz i współpracownicy [22] z wykorzystaniem modelu: *Arabidopsis thaliana*-*Meloidogyne incognita*-*F. oxysporum*. *Fusarium oxysporum* kolonizował korzenie roślinne, niepowodując żadnych sygnałów chorobowych, funkcjonując jako typowy endofit mutualistyczny. Jego obecność istotnie zmniejszała ilość nicieni atakujących korzenie.

4. Komerccjalizacja endofitów

Aby osiągnąć możliwie największe korzyści wynikające z wykorzystania endofitów jako czynników kontroli biologicznej, a jednocześnie uniknąć negatywnych skutków ich stosowania prowadzone są prace nad wyselekcjonowaniem genotypów o pożądanych cechach. Endofity naturalnie występujące w przyrodzie określane są jako „typ dziki” i mogą cechować się dużym zróżnicowaniem zarówno pod względem pozytywnego, jak i negatywnego oddziaływania.

W przypadku endofitów traw dąży się do uzyskania izolatów, które nie będą toksyczne dla zwierząt hodowlanych, dzięki ograniczeniu lub zlikwidowaniu syntezy ergowaliny i lolitremu B. Przykładem takich endofitów może być izolat AR1, który nie produkuje tych, szkodliwych dla zwierząt alkaloidów. Cechuje się jednak syntezą peraminy, dzięki czemu zapewnia zwiększoną odporność na szkodniki. Izolat AR37 z kolei cechuje się produkcją epoksyjantremów, które charakteryzuje obniżona szkodliwość dla zwierząt gospodarskich, przy jednoczesnej wysokiej szkodliwości dla szkodników [23, 24].

Mikroorganizmy endofityczne stanowią potencjalne źródło biopreparatów możliwych do zastosowania jako alternatywa dla chemicznej ochrony roślin. Ich komercjalizacja jest jednak często utrudniona przez długotrwałe procesy rejestracyjne.

5. Ograniczenia w wykorzystaniu endofitów

Niestety, nie zawsze możliwe jest wykorzystanie endofitów jako czynników kontroli biologicznej, mimo wykazania ich korzystnego działania na roślinę. Jedną z przyczyn może być synteza alkaloidów szkodliwych dla zwierząt roślinożernych. Jako przykład może posłużyć kostrzewa łąkowa (odmiana Justa) zasiedlona przez *Neotyphodium uncinatum*. Wykazano pozytywny wpływ grzyba endofitycznego na plon suchej masy i zmniejszenie objawów plamistości liści. Równocześnie jednak stwierdzone zostały niebezpiecznie wysokie poziomy ergowaliny, co uniemożliwia wykorzystanie tego izolatu endofita jako czynnika kontroli biologicznej [25].

Alkaloidami, które stanowią poważne zagrożenie dla zdrowotności zwierząt są alkaloidy ergotowe i lolitrem B. Alkaloidy ergotowe oddziałują na zwierzęta gospodarskie, powodując zmniejszenie masy ich ciała, podwyższenie temperatury, utrudnioną reprodukcję i produkcję mleka oraz zmniejszenie przepływu krwi [26]. Z ich obecnością związana jest choroba „fescuetoxicosis”, występująca u owiec i bydła. Przebieg tej choroby zależy od temperatury. W warunkach niskich temperatur występuje jako „fescuefoot” i związana jest z zaburzeniami kontroli temperatury ciała, występowaniem gangren, puchnięciem kończyn, czego konsekwencją może być odpadnięcie części ogona bądź ucha, a także łuszczenie się kopyt. W warunkach ciepłych zatrucie przybiera formę „summer slump”, której głównym objawem jest hipotermia. Zwierzęta mniej czasu spędzają jedząc, a więcej ochładzając się w wodzie [27]. Z kolei w przypadku spożycia lolitremu B bądź innych lolitremów obserwuje się chorobę „ryegrass staggers”, która może wystąpić u bydła, koni, owiec, alpак oraz jeleni. Choroba objawia się osłabieniem mięśni, dreszczami i skurczami, wywołanymi przez neurotoksyczne działanie tej toksyny. Sama choroba rzadko jest przyczyną śmierci zwierzęcia, ale zwiększa prawdopodobieństwo wypadków, które do śmierci mogą prowadzić [27, 28].

Ryzyko dla ludzi związane ze spożyciem pokarmów zwierzęcych, pochodzących od zwierząt spożywających trawy zasiedlone przez endofity zdolne do produkcji alkaloidów jest niewielkie, w związku z jego niewielką akumulacją w częściach jadalnych. Zbadano występowanie lolitremu B w różnych pokarmach pochodzenia zwierzęcego. Alkaloid ten nie odkłada się w mięśniach szkieletowych, wątrobie, nerkach, sercu ani mózgu zwierząt rzeźnych. Niewielkie ilości zaobserwowane zostały w tkance tłuszczowej [29].

6. Podsumowanie

Asocjacje nawiązywane przez mikroorganizmy endofityczne z roślinami wyższymi stanowią obiecujący czynnik dla biologicznej kontroli roślin. Możliwe jest wykorzystanie zarówno naturalnie występujących układów, jak również wprowadzanie endofitów do roślin celem poprawienia ich wzrostu i rozwoju oraz odporności na szkodniki, patogeny i nicianie.

Aby endofit mógł być wykorzystany jako czynnik kontroli biologicznej musi istotnie poprawiać odporność rośliny i nie stanowić zagrożenia dla ludzi i zwierząt gospodarskich. Istotną cechą jest również stabilność układu w różnych warunkach środowiska.

Literatura:

1. Petrini O. Fungal Endophytes of Tree Leaves. In: Microbial Ecology of Leaves Andrews JH, S Hirano SS (wyd.). Springer New York 1991; 179.
2. Pisarska K, Pietr SJ. Bakterie endofityczne – ich pochodzenie i interakcje z roślinami. Postępy Mikrobiol 2014; 53(2): 141–151.
3. Gao F, Dai Ch, Liu X. Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens. Afr J Microbiol Res 2010; 4(13): 1346-1351.
4. Chlebicki A. Od pasożytnictwa do mutualizmu, konsekwencje długotrwałych interakcji. Kosmos 2004; 53: 33-38.

5. Hallmann J, Sikora RA. Endophytic Fungi. In: Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes: Building Coherence between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms. Davies K, Spiegel Y (wyd.). Springer Dordrecht Heidelberg London New York 2011; 227-230.
6. Hallmann J, Quadt-Hallmann A, Mahaffee WF et al. Bacterial endophytes in agricultural crops. *Can J Microbiol* 1997; 43: 895-914.
7. Klama J. Współżycie endofitów bakteryjnych z roślinami. *ActaSci Pol Agricultura* 2004; 3(1): 19-28.
8. Tian XL, Cao LX, Tan HM et al. Study on the communities of endophytic fungi and endophyticactinomycetes from rice and their antipathogenic activities in vitro. *World J Microbiol* 2004; 20: 303–309.
9. Shimizu M. Cultivation of disease-resistant, tissue-cultured seedlings using endophyticactinomycetes. *J Gen Plant Pathol* 2007; 73: 426–427.
10. Zhenhua X, Dongmei G, Xiuli S et al. Review of Endophyte and Its Use and Function. *Adv Biomed Eng* 2012; 8: 124-130.
11. Rondot Y, Reineke A. The entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* as an endophyte in grapevine *Vitis vinifera* (L) plants. In: Endophytes for plant protection: the state of the art. Schneider C, Leifert C, Feldmann F (wyd.). DPG Publisher 2013; 158.
12. Tucker, DL, Beresford C H, Sigler L et al. Disseminated *Beauveria bassiana* Infection in a Patient with Acute Lymphoblastic Leukemia. *J Clin Microbiol* 2004; 42(11): 5412–5414.
13. Spiering MJ, Davies E, Tapper BA et al. Simplified extraction of ergovaline and peramine for analysis of tissue distribution in endophyte-infected grass tillers. *J Agric Food Chem* 2002; 50: 5856-5862.
14. Ownley BH, Gwinn KD, Vega FE. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution. *BioControl* 2010; 55: 113–128.
15. Ganley R J, Sniezko R A, Newcombe G. Endophyte-mediated resistance against white pine blister rust in *Pinus monticola*. *Forest Ecol Manag* 2008; 255: 2751–2760.
16. Romeralo C, Botella L, Santamaría O et al. Fungal endophytes reduce necrosis length produced by *Gremmeniella abietina* in *Pinus halepensis* seedlings. In: Endophytes for plant protection: the state of the art. Schneider C, Leifert C, Feldmann F (wyd.). DPG Publisher 2013; 150-155.
17. Reisenzein H, Tiefenbrunner W. Growth inhibiting effect of different isolates of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Bals) Vuill to the plant parasitic fungi of the genera *Fusarium*, *Armillaria* and *Rosellinia*. *Pflanzenschutzberichte* 1997; 57: 15–24.
18. Pańska D. Grzyby endofityczne traw – znaczenie i możliwości wykorzystania w ochronie roślin. *Prog Plant Prot/Post Ochr Roślin* 2010; 50(2): 878-882.
19. Pańska D. *Neotyphodium/Epichloë* endophytes of perennial ryegrass, meadow fescue and red fescue cultivars cultivated in Poland. *ActaSci Pol Hortorum Cultus* 2011; 20(2): 115-131.
20. Meister B, Krauss J, Härrä SA et al. Fungal endosymbionts affect aphid population size by reduction of adult life span and fecundity. *Basic Appl Ecol* 2005; 7: 244-252.
21. Sikora RA. Biological management of plant parasitic nematodes using fungal and bacterial endophytes – past, present, and future. In: Endophytes for plant protection: the state of the art. Schneider C, Leifert C, Feldmann F (wyd.). DPG Publisher 2013; 144-148.
22. Martinuz A, Zewdu G, Ludwig N et al. The application of *Arabidopsis thaliana* in studying tripartite interactions among plants, beneficial fungal endophytes and

- biotrophic plant-parasitic nematodes. *Planta*, 31th of December 2014 [published online].
23. Jensen JG, Popay AJ. Perennial ryegrass infected with AR37 endophyte reduces survival of porina larvae. *N Z Plant Prot* 2004; 57: 323-328.
 24. Malinowski DP, Belesky DP. Ecological importance of *Neotyphodium* spp grass endophytes in agroecosystems. *Grassland Science* 2006; 52: 1–14.
 25. Pańka D, Jeske M, Troczyński M. Effect of *Neotyphodium uncinatum* endophyte on meadow fescue yielding, health status and ergovaline production in host-plants. *J Plant Prot Res* 2011; 51(4): 362-370.
 26. Bush LP, Wilkinson HH, Schardl ChL. Bioprotective Alkaloids of Grass-Fungal Endophyte Symbioses. *Plant Physiol* 1997; 114: 1-7.
 27. Aldrich-Markham S, Pirelli G, Craig AM. Endophyte Toxins in Grass Seed Fields and Straw Effects on Livestock. *OSU Extension Service* 2007; EM 8598-E: 1-4.
 28. Kemp H, Bourke Ch, Wheatley W. Endophytes of perennial ryegrass and tall fescue. *Primefact* 2007; 535: 1-5.
 29. Miyazaki S, Ishizaki I, Ishizaka M et al. Lolitrem B Residue in Fat Tissues of Cattle Consuming Endophyte-Infected Perennial Ryegrass. *Straw J Vet Diagn Invest* 2004; 16: 340-342.

mgr inż. Katarzyna Koczwaro
Zakład Fitopatologii Molekularnej
ul. Ks. A. Kordeckiego 20
85-225 Bydgoszcz
667-336-440
katarzyna.koczwaro1987@gmail.com