

Ecologia microbica : l'individuo quale ecosistema

Autor(en): **Petrini, O. / Sieber-Canavesi, F.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Memorie / Società ticinese di scienze naturali, Museo cantonale di storia naturale**

Band (Jahr): **4 (1993)**

PDF erstellt am: **24.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-981600>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

O. PETRINI¹ & F. SIEBER-CANAVESI²

ECOLOGIA MICROBICA: L'INDIVIDUO QUALE ECOSISTEMA

¹Istituto di Microbiologia, ETH-Zentrum, 8092 Zurigo

²Im Späten 24, 8906 Bonstetten (ZH)

RIASSUNTO

Lo studio dell'ecologia microbica deve tener conto delle dimensioni degli organismi facenti parte dell'ecosistema. Prendendo come modello simbiosi tra funghi e piante o animali si osserva che singoli individui vegetali o animali possono rappresentare un ecosistema a sè stante, colonizzato da comunità fungine ben definite. La composizione di una comunità fungina per una determinata pianta ospite varia da individuo a individuo, e in un'area geografica molto limitata ogni individuo deve essere considerato un ecosistema autonomo. Organi e tessuti diversi del medesimo individuo ospitano spesso comunità fungine distinte.

ABSTRACT

The differences in dimensions of the partners involved in symbioses between micro-organisms and animals or higher plants often account for problems arising during the planning and the execution of investigations in microbial ecology. The results of studies carried out on fungus/animal and fungus/plant symbioses suggest that within a given site each individual of a host species may behave as a separate ecosystem, with organs and tissues representing distinct microhabitats.

INTRODUZIONE

Per il botanico e lo zoologo è relativamente semplice definire un ecosistema e studiare le interazioni tra gli organismi che ne fanno parte. Nella maggior parte dei casi solo il fattore temporale risulta difficile da delimitare, mentre le dimensioni fisiche degli individui e dell'ecosistema stesso possono essere determinate facilmente.

Il microbiologo, invece, si trova di fronte fin dal principio al problema di definire anche spazialmente la biocenosi che sarà oggetto di studi di ecologia. Una pianta o un animale presentano una struttura modulare che permette una chiara definizione spaziale; la struttura indeterminata dei microorganismi, invece, rende già la definizione di individuo problematica. A questo riguardo, la riproduzione clonale di lieviti o la frammentazione di ife fungine derivanti da una sola spora sono due esempi delle difficoltà con cui l'ecologo microbiologo si trova confrontato.

A causa delle dimensioni degli organismi con i quali il microbiologo lavora, anche la definizione di ecosistema non è priva di difficoltà. Mentre ad esempio è relativamente facile immaginarsi che due specie diverse di piante ospitino delle biocenosi microbiche distinte, non è del tutto evidente che le foglie e lo stelo del medesimo arbusto possano rappresentare due ecosistemi ben delimitati.

Lo scopo di questo lavoro è dimostrare che la delimitazione spaziale di un ecosistema in microbiologia non corrisponde necessariamente a quella corrente in ecologia vegetale e animale. Di conseguenza, nello studio di biocenosi microbiche, la metodologia, pur facendo uso dei medesimi strumenti di analisi e valutazione, deve essere adattata di volta in volta alla dimensione del problema.

FATTORI IMPORTANTI NELLA DELIMITAZIONE DI ECOSISTEMI MICROBICI

Il microclima

I fattori microclimatici sono di capitale importanza anche nell'espressione di forme biocenotiche animali e vegetali. Infatti è universalmente riconosciuto che fattori edafici possono causare delle variazioni microclimatiche che conducono ad esempio alla formazione di biocenosi floristiche diverse su delle superfici relativamente limitate. Corrispondentemente è facile

immaginarsi che i rami di un albero più esposti al sole possano ospitare una comunità microbica diversa di quella che colonizza la corteccia alla base del tronco. Meno facile invece è visualizzare il picciolo e la lama di una foglia come due entità fisico-chimiche diverse, anche se, dopo attenta analisi, è evidente che i microclimi di queste due parti della fillosfera debbano presentare notevoli differenze in umidità ed esposizione che favoriscono lo sviluppo, sia qualitativo che quantitativo, di comunità microbiche diverse.

Fattori fisiologici

La composizione chimica di tessuti vegetali e animali di specie diverse è una delle variabili più importanti per il processo di colonizzazione differenziale da parte di microorganismi. Nel corso dei processi evolutivi, i microorganismi hanno probabilmente sviluppato sistemi enzimatici specializzati che permettono loro la degradazione specifica di substrati animali e vegetali ben definiti (PETRINI 1991; PETRINI et al. 1992b).

Specificità di colonizzazione

La capacità di un microorganismo di colonizzare solo determinati ospiti è conosciuta da molto tempo (HEATH 1991). Per un notevole numero di patogeni vegetali è pure noto che essi colonizzano preferenzialmente solo alcuni organi della pianta ospite (v. ad es. CORBAZ 1990). La colonizzazione specifica delle radici da parte delle micorrize (HARLEY 1989) o dei batteri fissatori di azoto (SCHLEGEL 1992) sono due ulteriori esempi. I fattori che regolano la specificità di colonizzazione sono molteplici. Fenomeni di compatibilità e di resistenza ('basic compatibility' e 'basic resistance': HEATH 1991) sono alla base del riconoscimento specifico tra un simbiote e il proprio ospite. Variabili microclimatiche, quali l'umidità e l'irradiazione luminosa, o fisiologiche, come la composizione chimica specifica di tessuti, sono determinanti per la colonizzazione specifica degli organi dell'ospite.

L'INDIVIDUO QUALE ECOSISTEMA

L'ecologia microbica offre molti esempi che dimostrano come un unico individuo possa essere considerato un ecosistema separato. In questo lavoro vorremmo limitarci a due sistemi ecologici che offrono aspetti paralleli, la simbiosi tra gli ascomiceti Laboulbeniales e alcune specie di insetti (BENJAMIN 1973) e quella tra i funghi endofiti e le loro piante ospiti (PETRINI et al. 1991).

Laboulbeniales

I Laboulbeniales sono un gruppo di ascomiceti colonizzatori di insetti (finora circa 1700 specie conosciute, la maggior parte delle quali raccolte in paesi tropicali; BENJAMIN 1973) il cui rapporto con gli organismi ospiti non è del tutto chiarito. Gli insetti colonizzati non presentano sintomi patologici per cui questi funghi sono generalmente considerati dei simbioti neutrali (COOKE 1977; WEBSTER 1980). Il comportamento ecologico dei Laboulbeniales è molto particolare. Una gran parte di questi funghi colonizzano in modo molto specifico solo una o poche specie di insetti (BENJAMIN 1973) e in alcuni casi una specie fungina ben definita è in grado di riconoscere in modo molto differenziato organi diversi di una medesima specie di insetto. In alcuni casi il fungo distingue tra maschi e femmine di un taxon di artropodi, colonizzando organi diversi a seconda del sesso dell'insetto ospite (Tab. 1).

Quando diverse specie fungine sono in grado di colonizzare una singola specie animale, si riscontra una rigida specializzazione a livello di organo colonizzato (Tab. 1). Questo tipo di colonizzazione specifica indica probabilmente una ripartizione fisiologica dell'ecosistema effettuata da parte dei colonizzatori stessi, che sono così in grado di evitare gli sprechi energetici causati da rapporti di competizione.

Tab. 1. Specificità a livello di organo di alcune specie di *Laboulbenia* parassitanti il coleottero *Bembidion picipes* (Da BENJAMIN & SHANOR 1952).

Taxon	Posizione
<i>Laboulbenia bembidio-palpi</i>	• organi boccali del maschio
<i>L. odobena</i>	• superficie distale interna del femore della • zampa anteriore del maschio
•	• omero dell'elytron destro della femmina
<i>L. perpendicularis</i>	• superficie posteriore del prosternum della femmina
<i>L. truncata</i>	• sui tarsi delle zampe anteriori del maschio

I funghi endofiti

Il termine "endofita" include membri di simbiosi mutualistiche, antagonistiche o neutrali tra piante e funghi o batteri. Tra i batteri, la ricerca su organismi endofiti fissatori di azoto nelle radici di leguminose (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*) o di ontani (*Frankia*) è molto sviluppata (SCHLEGEL 1992). Recentemente la scoperta di batteri endofiti fissatori di azoto nei tessuti vascolari di piante quali la canna da zucchero (PAULA et al. 1991) o di batteri potenzialmente patogeni nei tessuti del granturco (*Zea mais* L.: FISHER et al. 1992) ha sottolineato l'importanza dei batteri endofiti nel regno vegetale. In micologia, la ricerca sulle simbiosi mutualistiche quali le micorrize (HARLEY 1989) o lo studio di interazioni fitopatogene (vedi ad es. CORBAZ 1990) sono molto avanzati. Esiste però un grosso gruppo di funghi i cui rapporti con la pianta ospite non sono ancora completamente chiariti. Nei tessuti di un notevole numero di specie vegetali importanti in agricoltura è stata dimostrata la presenza di funghi patogeni asintomatici (CERKAUSKAS & SINCLAIR 1980; CERKAUSKAS 1988; PETRINI et al. 1989; VERHOEFF 1974). 'E' chiaro che tutti questi organismi possono essere considerati endofiti. PETRINI (1991) ha definito i funghi endofiti come organismi che, almeno per una parte del loro ciclo vitale, vivono come simbionti asintomatici in tessuti vegetali. In questa definizione sono quindi compresi simbionti mutualistici, antagonistici e neutrali. La ricerca sugli endofiti si limita agli organismi che sono in uno stadio asintomatico per la maggior parte del loro ciclo vitale, escludendo quindi quelli generalmente trattati in fitopatologia e nella ricerca sulle micorrize. Lo stato attuale della ricerca sugli endofiti è presentato in sintesi nei lavori di PETRINI (1991) e PETRINI et al. (1991).

Un numero notevole di specie fungine possono essere isolate da un'unica specie vegetale (PETRINI et al. 1991). In generale però ogni pianta ospite è caratterizzata da pochi taxa altamente specializzati che colonizzano solamente specie vegetali strettamente imparentate. Studi di morfologia o di fisiologia basati ad esempio sulla separazione elettroforetica di isoenzimi (SIEBER-CANAVESI et al. 1991; LEUCHTMANN & CLAY 1990) hanno dimostrato che all'interno della medesima specie fungina si sono formate razze in grado di colonizzare solo individui vegetali appartenenti a specie o varietà ben definite. In generale, inoltre, anche le comunità endofitiche mostrano un alto livello di specializzazione per la pianta ospite (BERTONI & CABRAL 1988; CANAVESI 1987; PETRINI & FISHER 1990; SIEBER & HUGENTOBLE 1987; SIEBER et al. 1991).

Questi risultati, che sembrerebbero semplificare il lavoro dell'ecologo, non tengono però conto in modo completo degli aspetti quantitativi del problema. Pur essendo vero che le comunità endofitiche e alcune specie di simbionti sono specifiche per una pianta ospite ben

determinata, non bisogna dimenticare che, quantitativamente, la percentuale di ogni specie presente può variare a seconda della stazione studiata; nell'ambito di una stazione, una notevole variazione quantitativa può essere osservata tra un individuo ospite e un altro. Probabilmente fattori microclimatici e fisiologici fanno sì che organi diversi di un individuo siano colonizzati in modo differenziato da una o più specie endofitiche.

Differenze a livello di stazione sono state descritte per i raggruppamenti endofiti di alcune ericacee alpine (PETRINI 1985; PETRINI 1987). CANAVESI (1987) ha inoltre potuto dimostrare che i raggruppamenti endofiti fungini dell'abete bianco (*Abies alba* Mill.) variano talvolta in modo molto marcato in funzione degli individui studiati, un risultato riconfermato più tardi da PETRINI & FISHER (1988) nel corso di uno studio sugli endofiti del faggio (*Fagus sylvatica* L.) e del pino (*Pinus sylvestris* L.). Risultati ottenuti durante la stessa ricerca (PETRINI & FISHER 1988) e confermati da lavori susseguenti (BERTONI & CABRAL 1988; CARROLL & CARROLL 1978; FISHER & PETRINI 1987, 1988, 1990; PETRINI & FISHER 1990; PETRINI & MÜLLER 1979; STONE 1986; PETRINI et al. 1992a) hanno mostrato inoltre che i funghi endofiti presentano variazioni specifiche non solo tra individui diversi ma anche a livello di organo e di tessuto (Fig. 1).

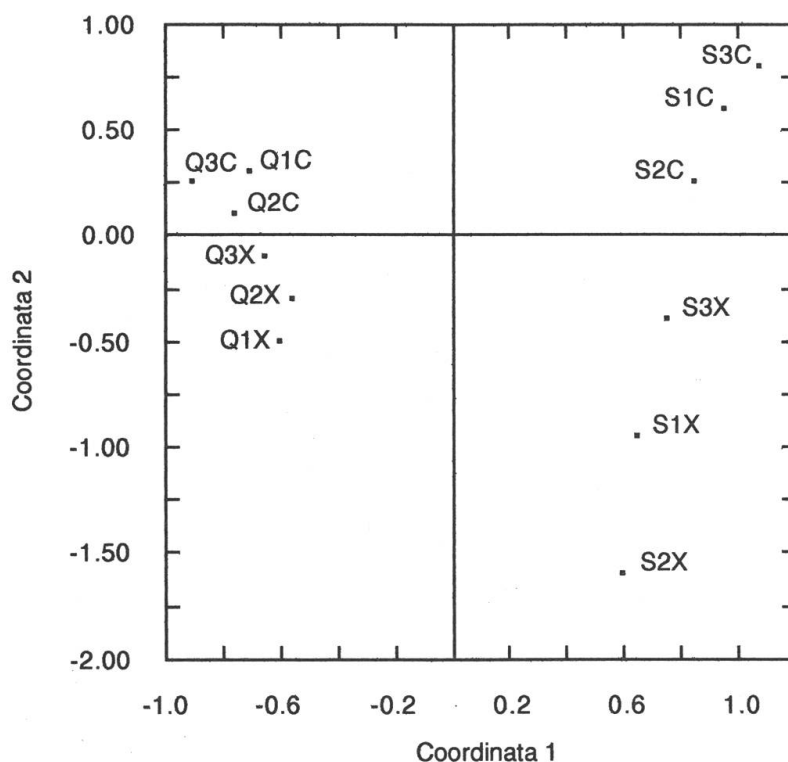


Fig. 1. Rappresentazione grafica di un'analisi delle corrispondenze effettuata sulle comunità endofite di rametti di *Quercus robur* e *Salix fragilis* raccolti nella medesima stazione. L'analisi permette di scoprire differenze e somiglianze tra i vari campioni a livello di comunità fungina. Campioni che figurano in posizioni molto vicine nel grafico presentano notevoli similitudini per quel che riguarda le loro comunità fungine. Codici usati nel grafico: Q, *Q. robur*; S, *S. fragilis*; C, Corteccia; X, xilema; 1-3, numero dell'albero; di conseguenza, ad esempio, Q1X: *Quercus*, albero no. 1, xilema. Per la rappresentazione grafica sono state usate le prime due coordinate principali (da PETRINI & FISHER 1990, leggermente modificato).

CONCLUSIONI

Tutti i risultati citati indicano che in una stazione ciascun individuo di una specie vegetale può rappresentare un ecosistema separato. Questo fenomeno è stato discusso esauriente-

mente sia da SIEBER-CANAVESI & SIEBER (1987) e più tardi da SIEBER (1988) ed ESPINOSA-GARCIA & LANGENHEIM (1990). In uno studio sugli endofiti degli aghi di abete (*Picea abies*) il computo dell'importanza relativa di ogni specie fungina isolata per ogni pianta campionata, calcolata secondo il metodo descritto da LUDWIG & REYNOLDS (1988) ha rivelato differenze notevoli tra individui, sottolineando così che un singolo individuo deve essere trattato come un ecosistema a sè stante (Fig. 2). Studi sulla distribuzione spaziale di endofiti all'interno di una pianta ospite (JOHNSON & WHITNEY 1989; LEGAULT et al. 1989; PETRINI & FISHER 1990) hanno confermato la formazione di comunità specifiche in organi e tessuti. Tutto questo suggerisce che non solo differenze genotipiche tra gli individui ma anche effetti topografici sono responsabili delle differenze a livello di comunità endofita riscontrate tra individui della stessa specie presenti nella medesima stazione.

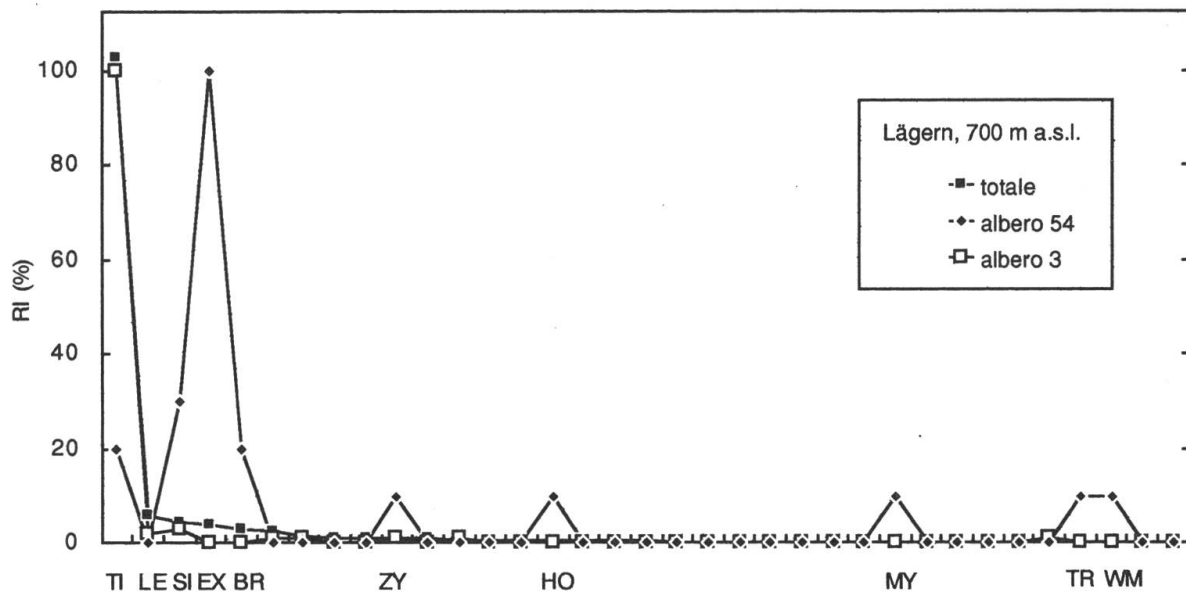


Fig. 2. Importanza relativa (RI) di specie endofite isolate dagli aghi di alberi di *P. abies* nella stazione di Lägern (SIEBER 1988). RI è derivata assegnando alla specie più frequente il valore arbitrario 100%, separatamente per ogni campione studiato (quindi sia per il totale che per i singoli alberi), ed esprimendo le frequenze di tutte le altre specie in frazioni percentuali. Nel grafico sono rappresentate le RI per la stazione (totale) e per due alberi scelti a caso (albero no. 3 e albero no. 54). Le linee tracciate tra i vari punti, pur non essendo matematicamente corrette, servono a visualizzare l'andamento della RI. Come si può vedere le specie fungine più importanti sono presenti in percentuali diverse da un albero all'altro. Le abbreviazioni riportate nel grafico si riferiscono alle specie con una RI maggiore del 10%. Le specie fungine sono ordinate sull'ascissa secondo l'ordine di importanza complessivo rilevato per la stazione. BR: *Brunchorstia* sp.; EX: *Exophiala* sp.; HO: *Hormonema dematioides*; LE: *Leptostroma* sp.; MY: *Mycosphaerella* sp.; SI: *Sirodothis* sp.; TI: *Tiarospora parca*; TR: *Trimmatostroma* sp.; WM: micelio sterile bianco. ZY: *Zythiostroma pinastri* (da PETRINI et al. 1992b, leggermente modificato).

A questo punto rimane da chiedersi se uno studio di ecologia microbica su larga scala sia ancora immaginabile. Fortunatamente i metodi di ecologia statistica ci permettono di aggirare alcuni problemi di campionamento che altrimenti sarebbero insuperabili. Un'accurata pianificazione del lavoro di ricerca e alcuni esperimenti preliminari sono necessari per stabilire un campionamento minimo necessario per ottenere risultati affidabili. Non è possibile dare qui delle regole generali, in quanto per ogni sistema biologico preso in esame i valori possono cambiare. Ad esempio BILLS & POLYSHOOK (1992) hanno stabilito che il campionamento minimo per isolare 80% delle specie fungine presenti nelle foglie di *Chamaecyparis*

thyoides si fissa a 35 alberi per stazione. Per *Picea abies*, invece, i valori soglia sono più bassi (PETRINI et al. 1992b). La nostra esperienza ci ha insegnato che il campionaggio di 40 individui per stazione dovrebbe fornire risultati affidabili nella maggior parte dei casi.

La ricerca in ecologia microbica è una scienza molto giovane, di cui si conoscono pochi aspetti e per la quale i metodi statistici non sono ancora completamente adattati. Il problema principale da affrontare, però, risiede nelle differenze di dimensioni tra gli organismi che sono oggetto di studio. Visto con "gli occhi" di un microorganismo un albero assume le dimensioni che un complesso montagnoso, completo di colli e valli, ha per un essere umano. Non è sorprendente, quindi, che un albero, o addirittura un'erba, rappresenti per un fungo un ecosistema molto complesso. Per l'ecologo, questo apre nuovi orizzonti e campi di ricerca affascinanti.

RINGRAZIAMENTI

Ringraziamo T.N. Sieber e L. Toti per la lettura critica del manoscritto.

BIBLIOGRAFIA

- BENJAMIN, R.K. (1973) - Laboulbeniomycetes. In Ainsworth G.C., Sparrow F.K. Sussman A.S. (eds.). The fungi. IVA. A taxonomic review with keys: Ascomycetes and Fungi Imperfecti - New York, Academic Press, pp 223-246.
- BENJAMIN R.K., SHANOR L. (1952) - Sex of host specificity and position specificity of certain species of *Laboulbenia* on *Bembidion picipes* - Amer. J. Bot 39: 125-131.
- BERTONI M.D., CABRAL D. (1988) - Phyllosphere of *Eucalyptus viminalis*. II: distribution of endophytes - Nova Hedwigia 46: 491-502.
- BILLS G.F., POLYSHOOK J.D. (1992) - Recovery of endophytic fungi from *Chamaecyparis thyoides* - Sydowia 44: 1-12.
- CANAVESI F. (1987) - Beziehungen zwischen Endophytischen Pilzen von *Abies alba* Mill. und den Pilzen der Nadelstreue - Dissertazione ETH Nr. 8325, ETH, Zurigo.
- CARROLL G.C., CARROLL F.E. (1978) - Studies on the incidence of coniferous needle endophytes in the Pacific Northwest - Can. J. Bot. 56: 3034-3043.
- CERKAUSKAS, R.F. (1988) - Latent colonization by *Colletotrichum* spp.: epidemiological considerations and implications for mycoherbicides - Can. J. Plant Pathol. 10: 297-310.
- CERKAUSKAS R.F., SINCLAIR J.B. (1980) - Use of paraquat to aid detection of fungi in soybean tissues - Phytopathol. 70: 1036-1038.
- COOKE R. (1977) - The biology of symbiotic fungi - Wiley & Sons, Londra, 282 pp.
- CORBAZ, R. (1990) - Principes de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes - Lausanne, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 286 pp.
- ESPINOSA-GARCIA F.J., LANGENHEIM J.H. (1990) - The leaf fungal endophytic community of a coastal redwood population - diversity and spatial patterns - New Phytol. 116: 89-97.
- FISHER P.J., PETRINI O. (1987) - Location of fungal endophytes in tissues of *Suaeda fruticosa*: a preliminary study - Trans. Brit. Mycol. Soc. 89: 246-249.
- FISHER P.J., PETRINI O. (1988) - Tissue specificity by fungi endophytic in *Ulex europaeus* - Sydowia 40: 46-50.
- FISHER P.J., PETRINI O. (1990) - A comparative study of fungal endophytes in xylem and bark of *Alnus* species in England and Switzerland - Mycol. Res. 94: 313-319.
- FISHER P.J., PETRINI O., LAPPIN SCOTT H. (1992) - The distribution of some fungal and bacterial endophytes in maize (*Zea mays* L.) - New Phytol., 122: 299-305
- HARLEY, J.L. (1989) - The significance of mycorrhiza - Mycol. Res. 92: 129-139.
- HEATH, M.C. (1991) - Evolution of resistance to fungal parasitism in natural ecosystems - New Phytol. 119: 331-343.
- JOHNSON J.A., WHITNEY N.J. (1989) - An investigation of needle endophyte colonization

- patterns with respect to height and compass direction in a single crown of balsam fir (*Abies balsamea*) - Can. J. Bot. 67: 723-725.
- LEGAULT D., DESSUREAULT M., LAFLAMME G. (1989) - Mycoflore des aiguilles de *Pinus banksiana* et *Pinus resinosa*. I. Champignons endophytes - Can. J. Bot. 67: 2052-2060.
- LEUCHTMANN A. CLAY K. (1990) - Isozyme variation in the *Acremonium/Epichloë* fungal endophyte complex - Phytopathol. 80: 1133-1139.
- LUDWIG J.A., REYNOLDS J.F. (1988) - Statistical Ecology. A primer on methods and computing - New York, John Wiley & Sons.
- PAULA M. A., REIS V. M., DÖBEREINER J. (1991) - Interactions of *Glomus clarum* with *Acetobacter diazotrophicus* in infection of sweet potato (*Ipomoea batatas*), sugarcane (*Saccharum* spp.) and sweet sorghum (*Sorghum vulgare*) - Biol. Fertil. Soils 11: 111-115.
- PETRINI L.E., PETRINI O., LAFLAMME G. (1989) - Recovery of endophytes of *Abies balsamea* from needles and galls of *Paradiplosis tumifex* - Phytoprotection 70: 97-103.
- PETRINI O. (1985) - Wirtsspezifität endophytischer Pilze bei einheimischen Ericaceae - Botanica Helvetica 95: 213-238.
- PETRINI O. (1987) - Endophytic fungi of alpine Ericaceae. The endophytes of *Loiseleuria procumbens*. In Laursen G.A., Ammirati J.F., Redhead S.A. (eds.). Arctic and Alpine Mycology II - New York and London, Environmental Science Research, volume 34, Plenum Press, pp. 71-77.
- PETRINI O. (1991) - Fungal endophytes of tree leaves. In Andrews J., Hirano S.S. (eds.). Microbial Ecology of the Leaves - Springer Verlag, New York, pp. 179-197.
- PETRINI O., FISHER P.J. (1988) - A comparative study of fungal endophytes in xylem and whole stems of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* - Trans. Brit. Mycol. Soc. 91: 233-238.
- PETRINI O., FISHER P.J. (1990) - Occurrence of fungal endophytes in twigs of *Salix fragilis* and *Quercus robur* - Mycol. Res. 94: 1077-1080.
- PETRINI O., MÜLLER E. (1979) - Pilzliche Endophyten am Beispiel von *Juniperus communis* L. - Sydowia 32: 224-251.
- PETRINI O., TOTI L., VIRET O. (1991) - Biologia ed ecologia dei funghi endofiti - Boll. Soc. Tic. Sci. Natur. (Lugano) 79: 85-96.
- PETRINI O., FISHER P.J., PETRINI L.E. (1992a) - Fungal endophytes of bracken (*Pteridium aquilinum*), with some reflections on their use in biological control - Sydowia 44: 282-293.
- PETRINI O., SIEBER T.N., TOTI L., VIRET O. (1992b) - Ecology, metabolite production, and substrate utilization in endophytic fungi - Natural Toxins 1: 185-196.
- SCHLEGEL, H.G. (1992) - Allgemeine Mikrobiologie. 7. Auflage - Thieme Verlag, Stuttgart, 634 pp.
- SIEBER, T.N. (1988) - Endophytische Pilze in Nadeln von gesunden und geschädigten Fichten [*Picea abies* (L.) Karsten] - Eur. J. For. Pathol. 18: 321-342.
- SIEBER T.N., HUGENTOBLER C. (1987) - Endophytische Pilze in Blättern und Ästen gesunder und geschädigter Buchen (*Fagus sylvatica* L.) - Eur. J. For. Pathol. 17: 411-425.
- 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: 407-411.
- SIEBER-CANAVESI F., SIEBER T.N. (1987) - Endophytische Pilze in Tanne (*Abies alba* Mill.) - Vergleich zweier Standorte im Schweizer Mittelland (Naturwald - Aufforstung) - Sydowia 40: 250-273.
- SIEBER-CANAVESI F., PETRINI O., SIEBER T.N. (1991) - Endophytic *Leptostroma* species on *Picea abies*, *Abies alba*, and *Abies balsamea*: a cultural, biochemical, and numerical Study - Mycologia 83: 89-96.
- STONE J.K. (1986) - Foliar Endophytes of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Cytology and Physiology of the Host-Endophyte Relationship - Dissertazione, University of Oregon, Eugene, Oregon, USA.
- VERHOEFF, K. (1974) - Latent infections by fungi - Ann. Rev. Phytopathol. 12: 99-110.
- WEBSTER J. (1980) - Introduction to fungi. 2nd Ed. - Cambridge, Cambridge University Press, 669 pp.