Zeitschrift: Bollettino della Società ticinese di scienze naturali
Herausgeber: Società ticinese di scienze naturali
Band: 79 (1991)
Heft: 2

Artikel: Biologia ed ecologia dei funghi endofiti
Autor: Petrini, O. / Toti, L. / Viret, O.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1003372

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 07.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Boll. Soc. Tic. Sci. Natur. (Lugano) - 1991, LXXIX, pp. 85 - 96 ISBN-88-85118-12-7

BIOLOGIA ED ECOLOGIA DEI FUNGHI ENDOFITI

O. PETRINI, L. TOTI e O. VIRET

ISTITUTO DI MICROBIOLOGIA, POLITECNICO FEDERALE DI ZURIGO
ETH-ZENTRUM, CH-8092 ZURIGO

«Non c'è niente di più logico dell'idea che gli entofiti siano da considerare aspetti patologici di quelle piante dal cui interno si sviluppano e di cui rappresentano gli umori malefici». Con queste parole il patologo vegetale Unger definì per la prima volta nel 1832 in modo molto generico gli endofiti; alcuni anni più tardi De Bary (1866) corresse la definizione di Unger dando una più esatta interpretazione del fenomeno e definendo come endofiti tutti gli organismi che si sviluppano e vivono prevalentemente all'interno dei tessuti vegetali, al contrario degli epifiti che, per definizione, passano la maggior parte del loro ciclo vitale sulla superficie delle loro piante ospiti. Per De Bary dunque i due concetti di epifita ed endofita non forniscono alcuna informazione sul carattere fisiologico della simbiosi. Questa interpretazione, purtroppo, è stata in buona parte dimenticata dagli autori moderni che hanno cominciato a confondere il significato prettamente topografico delle due espressioni con la funzione fisiologica degli organismi facenti parte di queste due categorie ecologiche. Cooke, nel 1977, si è preoccupato di ridefinire concetti in parte caduti nel dimenticatoio o interpretati in modo falso o inesatto. Tali definizioni, di tipo chiaramente ecologico e non tassonomico, sono applicabili non solo ai funghi ma anche a batteri, protisti e altri gruppi di simbionti. In questa nostra esposizione ci riferiremo solo ad organismi che tassonomicamente appartengono al regno dei funghi, ma è ormai provato che anche batteri ed altri protisti sono in grado di vivere come endofiti all'interno di un notevole numero di piante ospiti (vedi ad es. Shekhawat et al., 1984).

Alcune definizioni

Al momento attuale regna ancora una certa confusione riguardo alla terminologia usata nell'ecologia delle simbiosi vegetali e animali. Ci pare quindi indicato, in questo contesto, fornire le definizioni dei concetti che nella letteratura patologica moderna vengono in parte usati a sproposito o perlomeno in modo inesatto e che sono frequentemente adoperati nella ricerca sugli endofiti. Seguiremo, in questa breve introduzione, la terminologia usata da Cooke (1977) e divenuta ormai corrente nella letteratura moderna.
In linea di massima, una simbiosi (dal greco σύν + βιός) è definita appunto come la vita in comune di due organismi. Con questo non si sottolinea affatto il tipo di relazione fisiologica della simbiosi. Quindi l'implicita sinonimia tra simbiosi e «relazione di mutua utilità» risulta un ampliamento inadeguato del concetto simbiotico. Simbionte di per sè è un sinonimo di parassita (dal greco παρασιτός, commensale), un vocabolo che purtroppo ha assunto, particolarmente in patologia, un significato prettamente negativo.

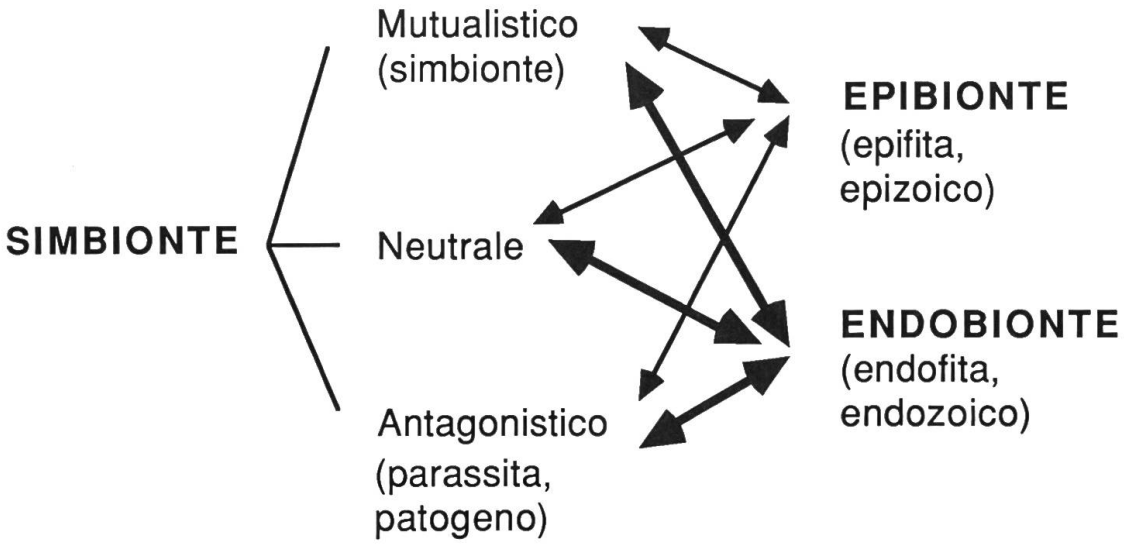

Fig. 1 Interdipendenze dei vari termini ecologici che si riferiscono alle simbiosi. Ulteriori spiegazioni vedi testo.

Nella figura 1 abbiamo cercato di riassumere le interdipendenze dei vari termini ecologici che si riferiscono alle simbiosi. In linea di massima, la fisiologia della simbiosi, il tipo di rapporto di nutrizione, come pure la posizione topografica reciproca servono a definire più esattamente il rapporto simbiotico. Una simbiosi può essere di tipo obbligatorio nel caso che gli organismi implicati, o almeno uno di essi, non possano vivere in assenza dell'altro (un esempio tipico è la micorriza V-A) o di tipo facoltativo, quando i simbionti possono sopravvivere, crescere vegetativamente, o riprodursi anche in cultura pura. Un esempio di questo tipo di simbiosi sono i licheni, dove sia il fungo che l'alga possono essere coltivati separatamente, anche se la crescita sia del micobionte che del ficobionte è notevolmente lenta ed ai terreni nutritivi devono essere aggiunti vitamine, sali minerali e aminoacidi.
In una situazione di simbiosi mutualistica i simbionti si trovano in una relazione di mutua utilità. Questo è il caso nelle micorrize e nei licheni, sebbene in entrambi i casi l'equilibrio può essere spostato molto facilmente a favore di uno degli organismi implicati (normalmente il fungo: vedi ad. es. Webster, 1980). Un altro esempio possibile sono i batteri fissatori di azoto (Schlegel, 1972). Si presuppone che alcuni endofiti vivano in una simbiosi mutualistica con le loro piante ospite, sebbene manchino ancora prove definitive a questo rigurado.
In una simbiosi antagonistica (il caso classico del «parassitismo») il simbionte antagonista («parassita») vive a spese dell'organismo che lo ospita. Al limite, l'antagonista può causare sintomi visibili sull'ospite e arriva fino al punto di annientarlo. Si parla in questo caso di organismi patogeni. La letteratura su questo argomento è molto estesa (Corbaz, 1990). Un numero non indifferente di patogeni potenziali, tra cui specie di *Fusarium, Leptosphaeria maculans* (Desm.) Cesati e de Notaris, diverse specie di *Nectria* e perfino il cancro del castagno (*Cryphonectria parasitica* (Murrill) Barr) sono presenti allo stato latente nella pianta ospite e sono stati isolati nel corso dei nostri studi da tessuti vegetali apparentemente sani.
Infine la simbiosi neutrale include tutti quei casi in cui non è possibile riconoscere beneficio o danno alcuno per l'organismo ospite. Funghi dell'ordine dei Laboulbeniales (Benjamin, 1973) sono esempi tipici per questo gruppo. È probabile che un numero non indifferente di funghi endofiti appartengano a questo ultimo gruppo.
Finora si è cercato di classificare in modo molto statico singoli organismi e specie in uno dei gruppi sopra citati. Noi riteniamo che tale atteggiamento sia fondamentalmente errato. Petrini (1991) ha formulato una teoria presentata nella figura 2 che tende a rappresentare il ciclo vitale di un singolo individuo come un passaggio continuo da uno stato di simbiosi all'altro, in tal modo dando maggior rilievo all'aspetto dinamico della simbiosi. I nostri studi sul modello *Apiognomonia errabunda/Fagus sylvatica* descritto in seguito hanno finora confermato tale teoria.
In base a quanto detto finora, il termine «endofita» include membri di simbiosi mutualistiche, antagonistiche o neutrali. La ricerca sulle simbiosi mutualistiche quali le micorrize è in uno

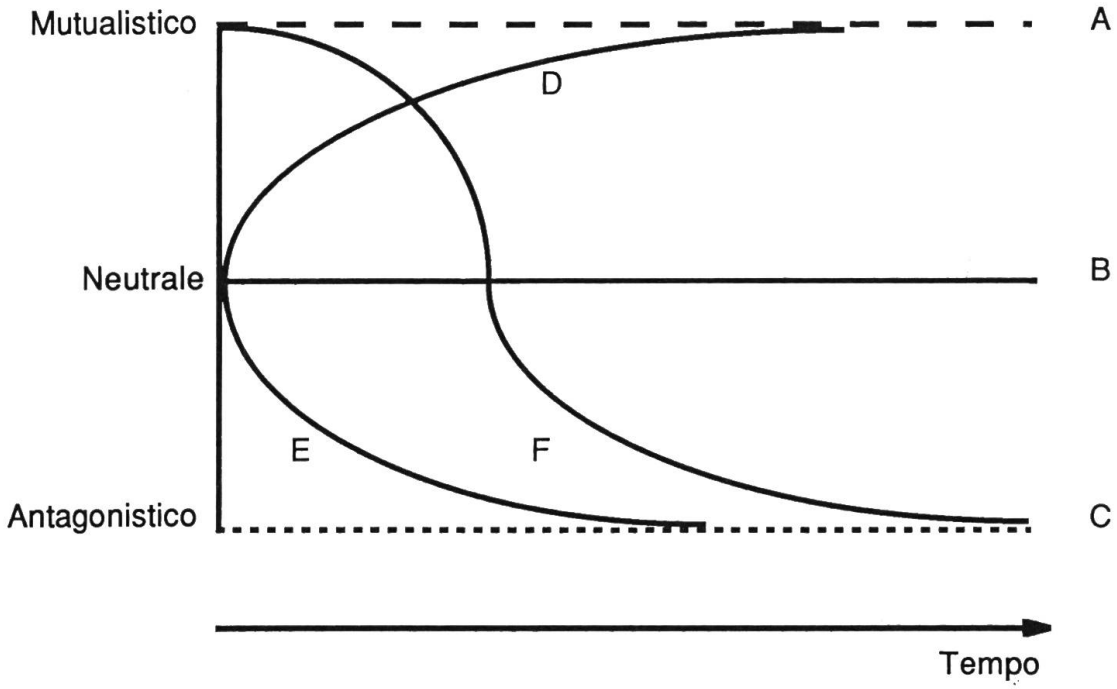

Fig. 2 Ciclo vitale di un singolo individuo interpretato come un passaggio continuo da uno stato di simbiosi all'altro. La scala temporale è arbitraria. Nell'esempio A l'organismo è mutualistico durante tutta la durata del ciclo; in B è sempre neutrale e in C sempre antagonistico. Le curve D, E e F rappresentano invece dei passaggi di fase da neutrale a mutualistico (D), da neutrale ad antagonistico (E) e da mutualistico ad antagonistico (F) (leggermente modificato da Petrini, 1991).

stadio molto avanzato (Harley, 1989), come pure lo studio di interazioni fitopatogene (vedi ad es. Corbaz, 1990). Esiste però un grosso gruppo di funghi i cui rapporti con la pianta ospite non sono ancora completamente chiariti. Inoltre in un notevole numero di casi in fitopatologia è stata dimostrata la presenza di patogeni asintomatici in tessuti vegetali (Verhoeff, 1974; Cerkauskas e Sinclair, 1980; Cerkauskas, 1988; Petrini et al., 1989). È chiaro che tutti questi organismi possono essere considerati endofiti. Petrini (1991) ha perciò tentato di circoscrivere i funghi endofiti, intesi secondo la linea di ricerca proposta da Bloomberg (1966) e Carroll et al. (1977) come «organismi che, almeno in un periodo ben determinato del loro ciclo vitale, vivono quali simbionti asintomatici in tessuti vegetali». In questa definizione sono quindi compresi simbionti mutualistici, antagonistici e neutrali.

Funghi endofiti

Già Lewis nel 1924 menziona per la prima volta la presenza di endofiti in aghi di conifere e intorno al 1940 diverse pubblicazioni accennano alla presenza di funghi endofiti in graminacee e ciperacee (ad esempio Neill, 1940). Più tardi tali organismi sono stati trovati anche in dicotiledoni (Bose, 1947; Schüepp, 1961). Endofiti di graminacee e di ciperacee, comunque, presentano particolarità ecologiche e fisiologiche che li differenziano notevolmente da tutti gli altri funghi endofiti.

1. **I trasgressori saranno avvelenati: gli endofiti di graminacee e ciperacee**

Ascomiceti appartenenti alla famiglia delle Clavicipitaceae, cui appartiene anche la causa della malattia conosciuta come «segale cornuta», *Claviceps purpurea* (Fr.: Fr.) Tul., vivono in stretta simbiosi con membri delle graminacee e ciperacee. Tra tutte le forme di simbiosi endofiti-

che, questa è sicuramente la meglio conosciuta e studiata. Clay (1986; 1988) ritiene, e con lui molti altri ricercatori, che il rapporto tra questi funghi e le loro piante ospiti sia di tipo nettamente mutualistico. Sebbene esistano diverse prove circostanzali a questo riguardo, riteniamo che studi sperimentali rigorosi siano ancora necessari per corroborare questa teoria. Come si possono caratterizzare gli endofiti delle graminacee e ciperacee e su cosa si basa la teoria di Clay?

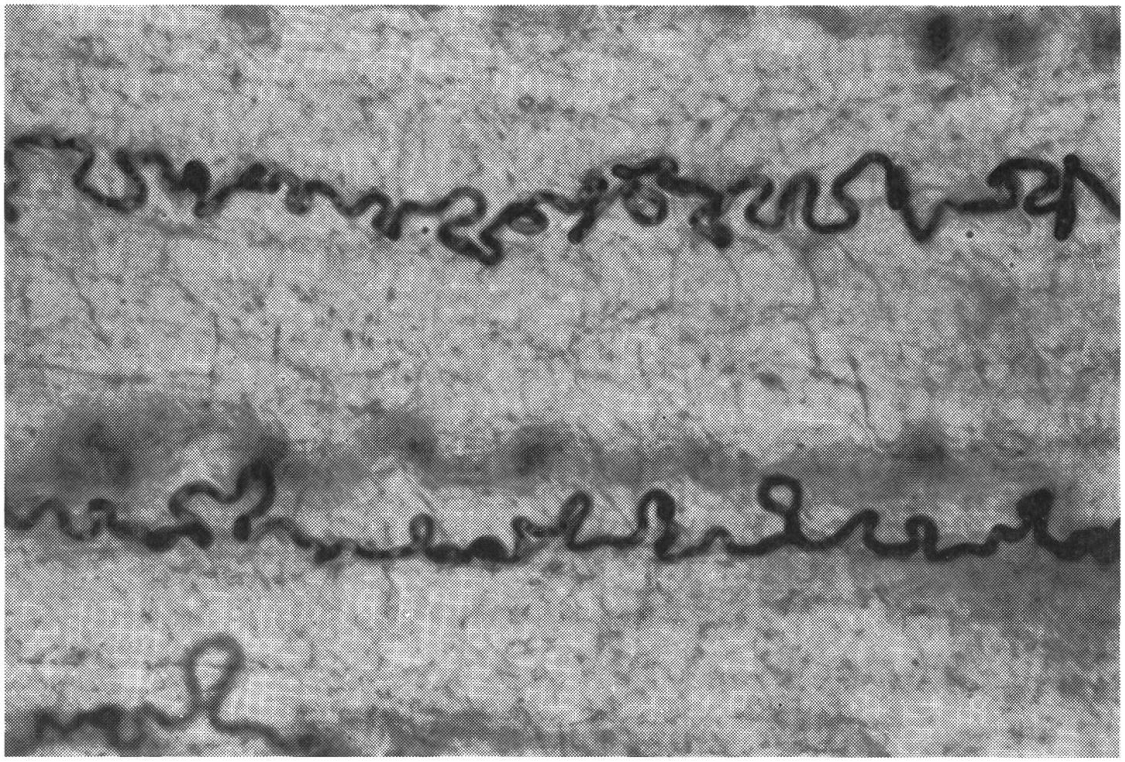

Fig. 3 Micelio endofitico di *Acremonium* sp. all'interno di *Bromus* sp. (Cortesia del Dr. A. Leuchtmann, Geobotanisches Institut, ETH Zurigo).

Endofiti di erbe sono facilmente visibili al microscopio ottico (Fig. 3). Le ife di questi miceti si estendono nei tessuti vegetali, e in particolare nei semi, formando estese reti miceliali intercellulari e penetrando talvolta nelle cellule. Questi organismi possono essere evidenziati facilmente con semplici colorazioni istologiche. Dal momento che essi sono sistemici e già presenti nelle sementi, è chiaro che la loro distribuzione è frequentemente legata alla dispersione dei semi e solo in parte alla riproduzione, sessuata o no, del fungo stesso. All'interno degli endofiti delle erbe, per la maggior parte appartenenti alla tribus Balansiae (fam. Clavicipitaceae; Diehl, 1950) possono essere distinti due gruppi ecologici.
Al primo appartengono specie che si riproducono sessualmente formando fruttificazioni stromatiche sulla loro pianta ospite. Un esempio tipico, relativamente frequente anche in Ticino, è l'*Epichloë typhina* (Pers.: Fr.) Tul. (Fig. 4). Membri di questo primo gruppo, in particolare, tendono a sterilizzare la pianta ospite, che si riproduce quindi solo vegetativamente, riducendo in questo modo la possibilità di variazione genetica all'interno della specie ospite e mantenendo la completa compatibilità genomica fungo/ospite (Clay, 1990).
Il secondo gruppo di organismi comprende specie a riproduzione asessuata classificati, in mancanza di meglio, nel genere *Acremonium*, sect. Albo-Lanosa (Morgan-Jones & Gams, 1982). Anche questi miceti possono sterilizzare il loro ospite.
Comune ad entrambi i gruppi è la facoltà di produrre tossine che servono da repellente contro insetti erbivori. Inoltre le pianticine infette si sviluppano molto meglio e sono molto più competitive di quelle prive di endofiti. È evidente che queste due qualità sono di importanza economica capitale specialmente per quanto riguarda il loro uso nella produzione di varietà di erbe da foraggio con particolare resistenza contro insetti erbivori e ad alto reddito in peso secco.

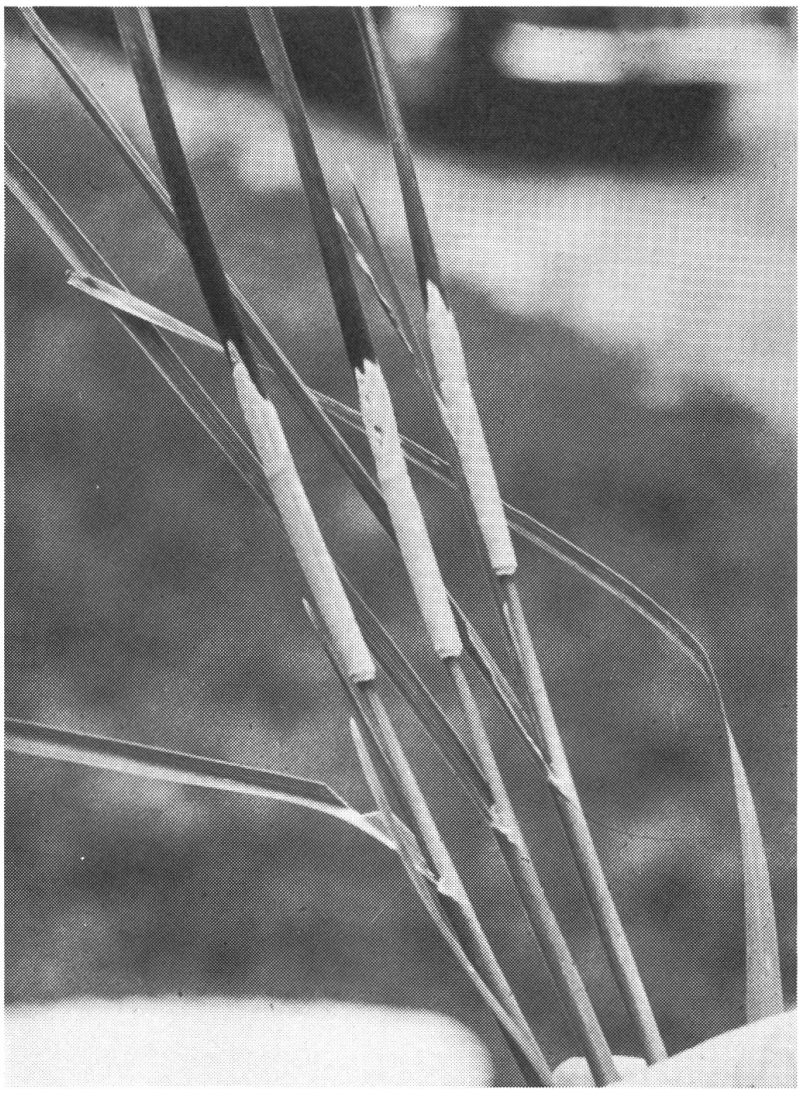

Fig. 4
Forma teleomorfica (stroma) di *Epichloë typhina* su *Typha latifolia*.

Vi è però un rovescio della medaglia. Funghi endofiti delle erbe producono spesso alcaloidi appartenenti alla classe delle ergotamine che provocano intossicazioni nel bestiame che si nutre di erba infetta. I sintomi di questa intossicazione sono particolarmente dolorosi e in caso di ingestione cronica di materiale infetto - cosa molto frequente nei grandi pascoli dell'America del Nord e in Nuova Zelanda - possono portare alla morte dei capi di bestiame intossicati. Questo tipo di intossicazione, chiamato in inglese «stagger disease» o «tall fescue toxicosis» («stagger» proviene dal fatto che gli animali intossicati cominciano a barcollare e cadono poi a terra, in generale senza potersi poi rialzare; «tall fescue» invece è il nome inglese della specie di graminacea più frequentemente infetta da specie endofite, *Festuca arundinacea* Schreb.), causa perdite agli allevatori di bestiame che possono raggiungere facilmente le centinaia di milioni di dollari all'anno.
Anche le graminacee svizzere sono frequentemente colonizzate da endofiti (Gams et al., 1990; A. Leuchtmann, comunicazione personale). Finora comunque la produzione di alcaloidi nelle nostre regioni non è stata ancora dimostrata e in ogni caso non rappresenta, almeno finora, un problema per i nostri allevatori.
Per ovvie ragioni, diversi gruppi di ricercatori negli Stati Uniti, in Nuova Zelanda e in Australia si occupano di questo interessante problema. Aspetti di ecologia e di fisiologia della simbiosi sono stati chiariti, nuovi metodi di detezione di questi organismi (ELISA, analisi molecolari) sono stati sviluppati. Stranamente, però, troppo pochi studi sperimentali sono stati condotti per chiarire gli aspetti biochimici legati all'interazione tra la pianta ospite e il suo simbionte. Clay (1986, 1988, 1989) offre ai lettori interessati un ottimo riassunto degli studi ecofisiologici pubblicati finora su questo gruppo di organismi.

2. Gli «altri» endofiti

Mentre lo studio degli endofiti delle graminacee e delle ciperacee si trova in uno stadio relativamente avanzato, la ricerca su endofiti di altre specie vegetali è ancora ai suoi primi passi. Dopo un lungo periodo in cui i ricercatori si sono concentrati particolarmente sul problema della tassonomia delle specie implicate nella simbiosi (riassunto da Petrini, 1986), negli ultimi anni si è tentato di studiare in maggior dettaglio anche la loro ecologia.
Tassonomicamente la maggior parte degli endofiti di dicotiledoni, come pure gli endofiti di monocotiledoni non citati nel capitolo precedente, appartengono agli ascomiceti o ai deuteromiceti. Finora solo pochi esempi di zigomiceti e oomiceti sono conosciuti: questo però può dipendere anche dai metodi di isolazione finora usati (Petrini, 1986). Come già menzionato, anche temuti agenti patogeni quali *Fusarium* spp. e *Cylindrocarpon* spp. sono stati riportati nelle lunghe liste di endofiti isolati ormai da più di cinquecento vegetali appartenenti alle più disparate famiglie di fanerogame e di crittogame raccolte nei più remoti habitats (Petrini, 1986).
Contrariamente agli endofiti di graminacee e ciperacee, gli «altri» endofiti sono molto difficili da vedere in sezioni istologiche o al microscopio elettronico. Finora ben pochi studi (Stone, 1987, 1988; Johnson e Whitney, 1989a; Suske e Acker, 1989) hanno potuto dimostrare in modo soddisfacente la presenza di ife endofitiche in tessuti di conifere. La ragione di questa difficoltà risiede probabilmente nel fatto che la maggior parte di questi organismi non colonizzano in modo esteso i tessuti vegetali, ma formano piuttosto talli di dimensione molto limitata, talvolta perfino solamente clamidospore o tessuti di «svernamento» che permettono loro di sopravvivere nei tessuti infetti senza provocare alcun danno all'ospite e di svilupparsi solo quando le condizioni ecologiche sono loro favorevoli. Esempi di questa strategia ecologica sono forniti da *Colletotrichum* spp. (Cerkauskas, 1988), *Fusarium moniliforme* J. Sheld. (Leslie et al., 1990) e probabilmente anche da *Hypoxylon fragiforme* (Fr.) Kickx (I.H. Chapela, comunicazione personale).

Tabella 1 - Studi di ecologia sui funghi endofitici

	Modello	**Bibliografia**
1. Tassonomia e censimento di specie fungine	varie specie	Petrini, 1986
2. Studi di ecologia		
— Ecologia delle comunità endofitiche	*Abies alba*	Sieber-Canavesi, 1987
	Ericaceae	Petrini, 1985; Petrini, 1987
	Picea abies	Sieber, 1988, 1989
		Sieber e Hugentobler, 1987
— Studi sulle successioni fungine	*Arctostaphylos uva-ursi*	Widler e Müller, 1984
		Canavesi, 1987
	Abies alba	Sieber e Hugentobler, 1987
	Fagus sylvatica	
— Ripartizione geografica	*Abies alba*	Canavesi, 1987
	Abies, Picea	Sieber-Canavesi et al., 1991
— Distribuzione microclimatica	*Abies balsamea*	Johnson e Whitney, 1989b
— Modificazioni antropogeniche dell'ambiente:		
funghicidi	*Hordeum*	Riesen e Close, 1987
	conifere	Barklund e Rowe, 1983
inquinanti atmosferici	*Picea abies*	Sieber, 1988; Sieber, 1989
modificazioni microambientali	*Abies alba*	Canavesi, 1987

I risultati degli studi ecologici sono stati riassunti da Petrini (1991) e i dati bibliografici più interessanti sono raccolti nella tabella 1. In generale, un numero notevole di specie fungine possono essere isolate da un'unica specie vegetale. Widler e Müller (1984) ad esempio sono stati in grado di isolare più di duecento taxa da *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Di regola, comunque, in ogni pianta ospite solo una o due specie di miceti sono dominanti, tutti gli altri sono rari e probabilmente endofiti occasionali. Studi successionali hanno mostrato che le comunità endofitiche sono soggette a variazioni stagionali e sono dipendenti dall'età dei tessuti colonizzati. La presenza di elementi patogeni tra gli endofiti lascia trasparire l'importanza per la patologia vegetale di capire a fondo il fenomeno dell'endofitismo. Ad esempio, la presenza di *Phyllosticta ampelicida*, causa del marciume nero della vite, in vitigni di Merlot apparentemente sani e non trattati con alcun fungicida (Petrini, inedito) oppure la frequente isolazione in Ticino di *Cryphonectria parasitica* (Chapela e Petrini, inedito) da alberi apparentemente sani, ha implicazioni nello studio epidemiologico di queste malattie e si ripercuote sicuramente sulle decisioni miranti a prendere misure fitosanitarie.
La maggior parte degli endofiti è in grado di produrre enzimi che sono in generale considerati responsabili per la penetrazione dei tessuti vegetali. Pettinasi, cellulasi e cutinasi sono secrete in abbondanza da tutte le specie di endofiti studiate finora (Petrini, 1991) e indicano chiaramente il processo di adattazione di questi organismi alla vita all'interno dei tessuti vegetali.
La specificità degli endofiti verso il loro ospite è molto più sviluppata di quanto si pensasse. Diversi lavori che si sono occupati di questo aspetto hanno rivelato due tipi di specificità che vorremmo discutere più in dettaglio.

a. *Specificità a livello di colonizzazione*

Studi condotti su un grande numero di specie vegetali hanno mostrato che ogni pianta ospite è caratterizzata da poche specie fungine che sono altamente specializzate. Questi taxa colonizzano solamente specie vegetali strettamente imparentate e studi di morfologia o di fisiologia basati ad esempio sulla separazione elettroforetica di isoenzimi o sulla detezione di particolari enzimi (Sieber-Canavesi et al., 1991; Leuchtmann e Clay, 1990) hanno dimostrato che all'interno della medesima specie fungina si sono formate razze che sono in grado di colonizzare solo individui vegetali appartenenti a specie o varietà ben definite. Negli ultimi tempi studi condotti nel nostro laboratorio hanno potuto dimostrare come un delicato meccanismo di detezione reciproca venga stimolato a livello molecolare da speciali molecole presenti sulla superficie dell'ospite e riconosciute dalle spore del fungo in grado poi di colonizzare i tessuti vegetali della pianta in questione (Chapela et al., 1991).

b. *Specificità a livello di espressione*

La specificità descritta per molti organismi da studiosi di tassonomia fungina è stata sistematicamente smentita dagli studi sull'ecologia degli endofiti. Ad esempio *Hypoxylon fragiforme*, descritto in tutti i testi di tassonomia come un tipico colonizzatore del faggio e raramente del tiglio (Petrini e Müller, 1986), è stato isolato frequentemente da un grosso numero di altre specie vegetali, su cui, però, non fruttifica. Anche questo aspetto può essere interpretato come una forma di specificità, dove il micete è in grado di colonizzare diversi ospiti ma necessita di fattori particolari, presenti solo su (o in) alcuni di essi per poter sviluppare delle fruttificazioni.

Un caso particolare: *Apiognomonia errabunda* (Rob.) Höhnel

Nel corso degli ultimi anni abbiamo cercato di sviluppare nel nostro laboratorio un modello su cui svolgere studi dettagliati degli aspetti biochimici e istologici della simbiosi endofitica.
Discula umbrinella (Berk. et Br.) Morelet, la forma conidica (in linguaggio tecnico chiamata anche anamorfo) di *Apiognomonia errabunda* (Rob.) Höhnel, è l'agente dell'antracnosi del faggio (*Fagus sylvatica* L.). Sieber e Hugentobler (1987) hanno potuto dimostrare che questo fungo è presente già a partire dal mese di maggio nella maggior parte delle foglie del faggio. Dal momento che la pianta ospite e il fungo sono abbondanti alle nostre latitudini, ci siamo decisi ad usare questo modello per i nostri studi. Sfortunatamente abbiamo dovuto scoprire a nostre

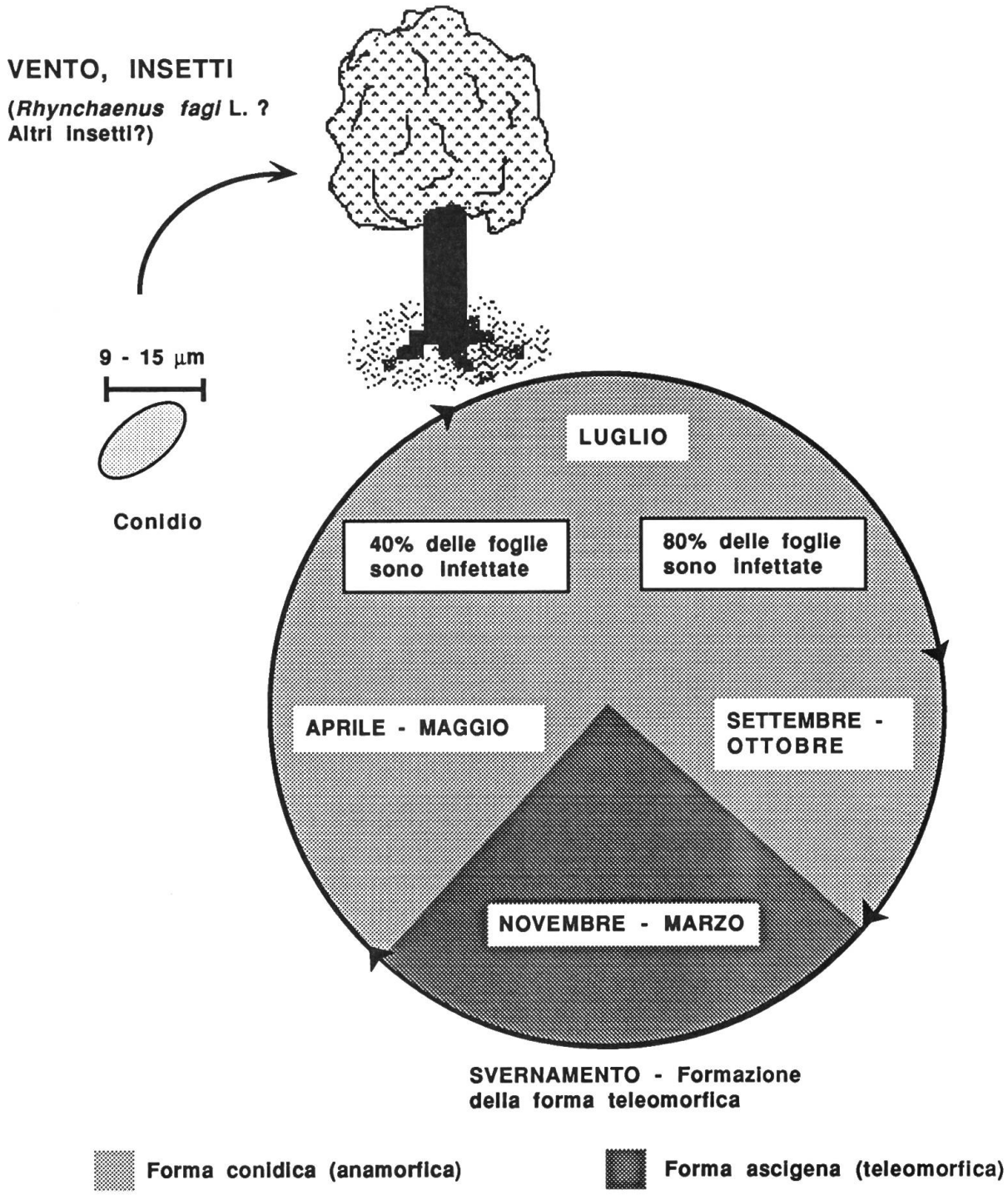

Fig. 5 Ciclo vitale di *Apiognomonia errabunda*

spese che la coltivazione in serra del faggio è tutt'altro che facile, tanto più che per i nostri studi dobbiamo assolutamente usare pianticine sterili (axeniche). Inoltre anche la sporulazione di *D. umbrinella* in coltivo puro si è rivelata molto meno regolare di quanto ci aspettassimo. Comunque ora abbiamo potuto superare tutte le difficoltà e negli ultimi tempi abbiamo ottenuto risultati molto incoraggianti.

Il ciclo vitale del fungo è stato studiato in dettaglio, malgrado sussistano ancora alcune incertezze a questo proposito. La figura 5 riassume graficamente la nostra ipotesi di lavoro. L'ipotesi di Sieber e Hugentobler (1987) per cui un insetto, *Rhynchaenus fagi*, era ritenuto responsabile

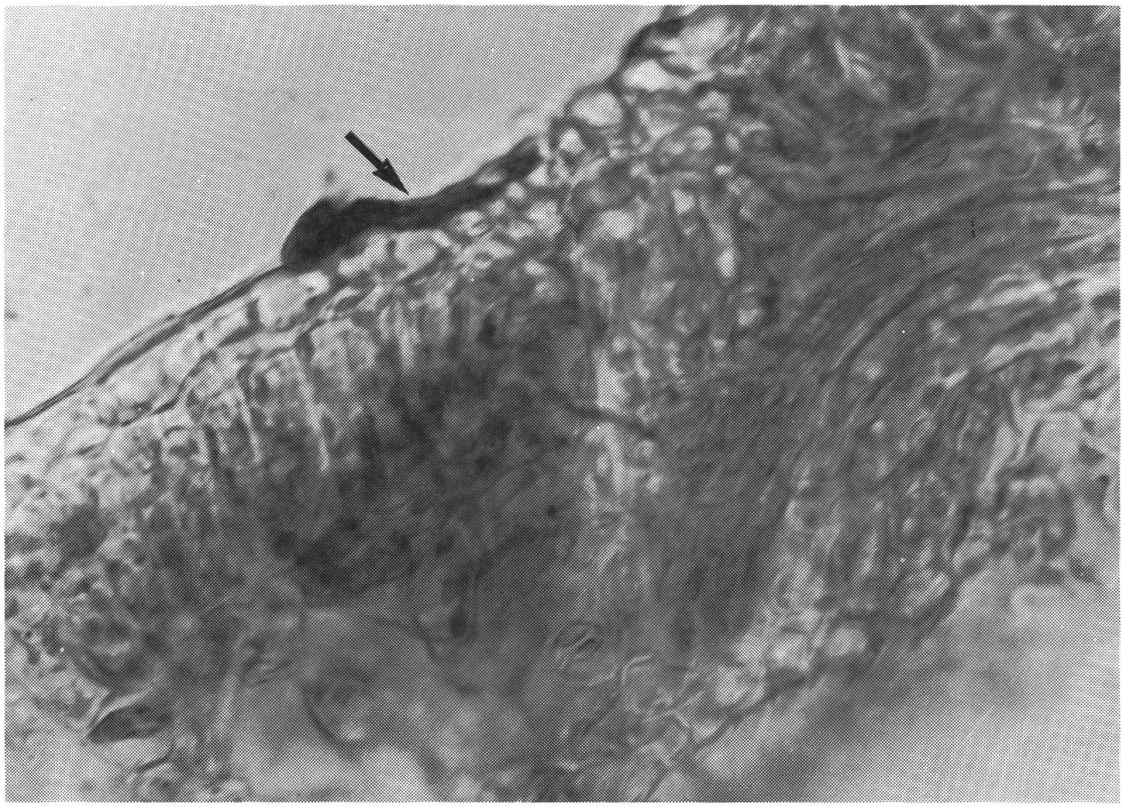

Fig. 6 Penetrazione subcuticulare di un'ifa germinativa di *Apiognomonia errabunda* (Colorazione PAS, Contrasto di fase a interferenza Nomarski).

almeno parzialmente per la trasmissione dell'infezione, può essere esclusa quasi definitivamente.
L'istologia dell'infezione e della colonizzazione dei tessuti da parte dell'endofita si è rivelata particolarmente difficile. Gli studi di microscopia fotonica ed elettronica hanno potuto mostrare la presenza subcuticolare di ife di *D. umbrinella* (Fig. 6). Finora, comunque, non siamo ancora riusciti a spiegare in modo completo e soddisfacente i meccanismi di penetrazione. In ogni caso, tutti i ceppi di *D. umbrinella* studiati finora sono in grado di produrre enzimi necessari alla penetrazione di tessuti vegetali quali pettinasi e cellulasi, e studi enzimatici hanno rivelato pure la presenza di esterasi non specifiche che potrebbero essere importanti per la penetrazione della cuticola.
Infine, il nostro fungo sembra essere altamente specifico. *A. errabunda* è stato isolato da foglie di faggio, di quercia e di altri alberi appartenenti in particolare all'ordine Fagales (Monod, 1983). Finora comunque ceppi isolati da faggio sono in grado di infettare in vitro solo pianticine di faggio ed apparentemente un meccanismo molto complesso permette ai conidi del fungo di riconoscere i tessuti della pianta ospite. Ancor più interessante è il fatto che la pianta ospite sembra ricoprire un ruolo attivo in questo processo. Risultati preliminari lasciano presumere un ruolo molto importante degli zuccheri presenti sia sulla superficie delle spore che su quella della pianta ospite, in quanto il fenomeno di riconoscimento può essere stimolato o inibito trattando la superficie delle spore o dell'ospite con determinate lettine.

Il futuro della ricerca sui funghi endofiti

La presenza di funghi endofiti in quasi tutte le specie vegetali studiate finora lascia aperte molte possibilità di ricerca di base e applicata in questo campo. Nei prossimi anni ci si può aspettare intensi lavori di ricerca di base mirante a spiegare in modo più completo il fenomeno della specificità della simbiosi fungo/pianta ospite. È evidente che questo studio avrà notevoli impli-

cazioni in diversi campi, sia ecologici che fitopatologici. Una possibile applicazione pratica dei risultati potrebbe essere l'uso di questi organismi nella lotta biologica e la loro applicazione nella nuova ricerca industriale mirante a produrre «micoerbicidi», prodotti a base di microorganismi altamente specifici e adatti a provocare sintomi su specie vegetali che competono con coltivazioni agricole e forestali. Attualmente alcune industrie hanno iniziato attive ricerche in questo campo.
Dal momento che l'interazione tra gli endofiti e i loro ospiti è altamente specifica e intima, il fungo può essere considerato, per così dire, un vettore ideale di geni benefici per la pianta ospite. Alcuni autori, citati da Clay (1989) e Petrini (1991), mirano a introdurre plasmidi o altro materiale genetico utile alla pianta ospite per mezzo di ceppi di endofiti trasformati geneticamente. I recenti progressi nel campo della trasformazione di ceppi fungini (Fincham, 1989; Rambosek e Leach, 1987) lasciano certamente intravvedere molte possibilità in questo campo.
I risultati di Barklund e Rowe (1983) mostrano una correlazione negativa tra l'infezione da parte degli endofiti e il grado di inquinamento atmosferico e lasciano quindi immaginare che la presenza o assenza di endofiti possa essere utilizzata in questo contesto. Personalmente, comunque, abbiamo molte riserve in merito.
Da ultimo deve esser menzionato il fatto che moltissimi endofiti producono numerose sostanze antibiotiche attive contro agenti patogeni animali e vegetali (Fisher et al., 1984a, 1984b, 1986; Dreyfuss, 1987). Fisher et al. (1984a, 1984b) hanno suggerito che la funzione primaria di tali antibiotici potrebbe risiedere nella competizione contro altri organismi antagonistici. Se questo verrà confermato anche in futuro, è molto probabile che gli endofiti verranno usati sempre di più nei programmi di screening farmaceutici e agricoli.

BIBLIOGRAFIA

Barklund, P. & Rowe, J. 1983. Endophytic fungi in Norway spruce - possible use in bioindication of vitality. Aquilo Series Botanicae 19: 228-232.

Benjamin, R.K. 1973. Laboulbeniomycetes. In Ainsworth, G.C., Sparrow, F.K. & Sussman, A.S. (editori). The fungi: an advanced treatise. Vol. IVA. Academic Press, New York e Londra, pp 223-246.

Bloomberg, W. J. 1966. The occurrence of endophytic fungi in Douglas fir seedlings and seeds. Canadian Journal of Botany 44: 413-420.

Bose, S.R. 1947. Hereditary (seed-borne) symbiosis in *Casuarina equisetifolia*. Nature (Londra) 159: 512-514.

Canavesi, F. 1987. Beziehungen zwischen Endophytischen Pilzen von *Abies alba* Mill. und den Pilzen der Nadelstreue. Dissertazione ETH Nr. 8325, ETH, Zurigo.

Carroll, F.E., Müller, E., & Sutton, B.C. 1977. Preliminary studies on the incidence of needle endophytes in some European conifers. Sydowia 29: 87-103.

Cerkauskas, R.F. 1988. Latent colonization by *Colletotrichum* spp.: epidemiological considerations and implications for mycoherbicides. Canadian Journal of Plant Pathology 10: 297-310.

Cerkauskas, R.F. & Sinclair, J.B. 1980. Use of paraquat to aid detection of fungi in soybean tissues. Phytopathology 70: 1036-1038.

Chapela, I.H., Petrini, O. & Hagmann. L. 1991. Monolignol glucosides as specific recognition messengers in fungus/plant symbioses. Physiological and Molecular Plant Pathology, in stampa.

Clay, K. 1986. Grass endophytes. pp 188-204 in Fokkema, N.J. & van den Heuvel, J. (editori). Microbiology of the Phyllosphere. Cambridge University Press, Cambridge.

Clay, K. 1988. Clavicipitaceous fungal endophytes of grasses: coevolution and the change from parasitism to mutualism. pp. 79-105 in Pirozynski, K.A. & Hawksworth, D. L. (editori), Coevolution of Fungi with Plants and Animals. Academic Press, London.

Clay, K. 1989. Clavicipitaceous endophytes of grasses: their potential as biocontrol agents. Mycological Research 92: 1-12.
Clay, K. 1990. Fungal endophytes of grasses. Annual Review of Ecology & Systematics 21: 275 - 297.
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.
De Bary, A. 1866. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Engelmann, Leipzig.
Diehl, W.W. 1950. *Balansia* and the Balansiae in America. Agriculture Monograph 4. United States Department of Agriculture, Washington, D.C., USA.
Dreyfuss, M.M. 1987. Neue Erkenntnisse aus einem pharmakologischen Pilzscreening. Sydowia 39: 22-36.
Fincham, J.R.S. 1989. Transformation in Fungi. Microbiological Reviews 53: 148-170.
Fisher, P. J., Anson, A. E., & Petrini, O. 1984a. Antibiotic activity of some endophytic fungi from ericaceous plants. Botanica Helvetica 94: 249-253.
Fisher, P. J., Anson, A.E., & Petrini, O. 1984b. Novel antibiotic activity of an endophyte *Cryptosporiopsis* sp. isolated from *Vaccinium myrtillus*. Transactions of the British Mycological Society 83: 145-148.
Fisher, P. J., Anson, A. E., & Petrini, O. 1986. Fungal endophytes in *Ulex europaeus* and *Ulex gallii*. Transactions of the British Mycological Society 86:153-156.
Gams, W., O. Petrini & D. Schmidt (1990). *Acremonium uncinatum*, a new endophyte in *Festuca*. Mycotaxon 37: 67 - 71.
Harley, J.L. 1989. The significance of mycorrhiza. Mycological Research 92: 129 - 139.
Johnson, J.A. & Whitney, N.J. 1989a. 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. Canadian Journal of Botany 67: 3513-3516.
Johnson, J.A. & Whitney, N.J. 1989b. An investigation of needle endophyte colonization patterns with respect to height and compass direction in a single crown of balsam fir (*Abies balsamea*). Canadian Journal of Botany 67: 723-725.
Leslie, J.F., Pearson, C.A.S., Nelson, P.E. & Tousson, T.A. 1990. *Fusarium* spp. from corn, sorghum, and soybean fields in the central and eastern United States. Phytopathology 80: 343-350.
Lewis, F.J. 1924. An endotrophic fungus in the Coniferae. Nature (London) 114: 860.
Leuchtmann, A. & Clay, K. 1990. Isozyme variation in the *Acremonium/Epichloë* fungal endophyte complex. Phytopathology 80: 1133-1139.
Monod, M. 1983. Monographie taxonomique des Gnomoniaceae. Beihefte zur Sydowia 9: 315 pp.
Morgan-Jones, G. & Gams, W. 1982. Notes on Hyphomycetes. XLI. An endophyte of *Festuca arundinacea* and the anamorph of *Epichloë typhina*, new taxa in one of two new sections of *Acremonium*. Mycotaxon 15: 311 - 318.
Neill, J.C. 1940. The endophyte of Rye-grass (*Lolium perenne*). New Zealand Journal of Science & Technology 21(5a): 280A - 291A.
Petrini, L.E. & Müller, E. 1986. Haupt- und Nebenfruchtformen Europäischer *Hypoxylon*-Arten (Xylariaceae, Sphaeriales) und verwandter Pilze. Mycol. Helvetica 1: 501 - 627.
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. 1986. Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues. pp 175-187 in Fokkema, N.J. & van den Heuvel, J. (editori). Microbiology of the Phyllosphere. Cambridge University Press, Cambridge.
Petrini, O. 1987. Endophytic fungi of alpine Ericaceae. The endophytes of *Loiseleuria procumbens*. pp. 71-77 in Laursen, G.A., Amirati, J.F., & Redhead, S.A. (editori). Arctic and Alpine Mycology II. Environmental Science Research, volume 34, Plenum Press, New York and London.
Petrini, O. 1991. Fungal endophytes of tree leaves. In Andrews, J.A. & S. Hirano (editori). Microbial ecology of leaves. In stampa.

Rambosek, J., & Leach, J. 1987. Recombinant DNA in filamentous fungi: progress and prospects. CRC Critical Reviews in Biotechnology 6: 357-393.
Riesen, T.K. & Close, R.C. 1987. Endophytic fungi in propiconazole-treated and untreated barley leaves. Mycologia 79: 546-552.
Schlegel, H.G. 1972. Allgemeine Mikrobiologie. Thieme Verlag, Stuttgart, 461 pp.
Schüepp, H. 1961. Untersuchungen über *Guignardia citricarpa* Kiely, den Erreger der Schwarzfleckenkrankheit auf *Citrus*. Phytopathologische Zeitschrift 40: 258-271.
Shekhawat, G.S., Piplani, S. & Ansari, M.M. 1984. Endophytic bacterial flora of potato plant in relation to soft rot disease. Indian Phytopathology 37: 501 - 505.
Sieber, T.N. 1988. Endophytische Pilze in Nadeln von gesunden und geschädigten Fichten [*Picea abies* (L.) Karsten]. European Journal of Forest Pathology 18: 321-342.
Sieber, T.N. 1989. Endophytic fungi in twigs of healthy and diseased Norway spruce and white fir. Mycological Research 92: 322 - 326.
Sieber, T.N. & Hugentobler, C. 1987. Endophytische Pilze in Blättern und Ästen gesunder und geschädigter Buchen (Fagus sylvatica L.). *European Journal of Forest Pathology* 17: 411-425.
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. 1987. Initiation and development of latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas fir. Canadian Journal of Botany 65: 2614-2621.
Stone, J.K. 1988. Fine structure of latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas fir, with observations on uninfected epidermal cells. Canadian Journal of Botany 66: 45-54.
Suske, J. & Acker, G. 1989. Endophytic needle fungi: culture, unltrastructural and immunocytochemical studies. pp 121-136 in Schulze, E.-D., Lange, O.L., & Oren, R. (editori). Ecological Studies 77.
Unger, F. 1832. Die Exantheme der Pflanzen und einige mit diesen verwandte Krakheiten der Gewächse. Carl Gerold, Wien, 422 pp.
Verhoeff, K. 1974. Latent infections by fungi. Annual Review of Phytopathology 12: 99-110.
Webster, J. 1980. Introduction to fungi. 2nd Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 669 pp.
Widler, B. & Müller, E. 1984. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (Ericaceae). Botanica Helvetica 94: 307-337.