

Le Micorrize

(Cable Logi)

Introduzione

Ogni singolo organismo, in natura, interagisce con gli altri organismi nell'ambito dell'ecosistema in cui questi siano inseriti. Le interazioni che si verificano tra organismi di specie diverse sono assai importanti e diffuse e si diversificano a seconda degli effetti che l'esistenza dell'uno provoca nei confronti dell'altro. Così, i membri di una popolazione possono mangiare membri di un'altra, possono competere per il cibo, o produrre sostanze nocive agli individui di un'altra specie. Inoltre può succedere anche il contrario, e cioè che due popolazioni si

a seconda degli ambienti e degli stadi biologici degli organismi interessati, il tipo di interazione può anche cambiare nel tempo. In tabella n.1 sono riassunti i vari tipi di interazioni interspecifiche.

Nel caso in cui tra due organismi di specie diverse facenti parte di uno stesso ecosistema non si verificano interazioni di sorta (caso invero piuttosto raro), si parla di neutralità. Nel caso in cui esista una qualche interazione interspecifica, si prospettano due scenari: quando l'interazione produce un vantaggio per una specie e nessun danno per l'altra, si parla di interazione positiva o simbiosi (commensalismo, proto-cooperazione e mutualismo), quando,

Tipo di interazione	Popolazione		Natura dell'interazione.
	1	2	
1. Neutralismo	0	0	Le due popolazioni non interagiscono.
2. Competizione	-	-	Inibizione di ciascuna specie nei confronti dell'altra.
3. Amensalismo	-	0	Popolazione 1 inibita, la 2 non influenzata.
4. Parassitismo	+	-	Popolazione 1 parassita, la 2 ospite.
5. Predazione	+	-	Popolazione 1 predatore, la 2 preda.
6. Commensalismo	+	0	Popolazione 1 avvantaggiata, la 2 non è influenzata.
8. Proto-cooperazione	+	+	Interazione favorevole ad entrambe le specie, ma non obbligatoria.
9. Mutualismo	+	+	Interazione favorevole ad entrambe le specie e obbligatoria.

Tabella n.1 Schema delle interazioni tra due specie

aiutino l'un l'altra. Queste interazioni possono essere unidirezionali o reciproche, e

invece, almeno una delle due specie viene danneggiata dall'interazione, si parla di

interazione negativa (competizione, amensalismo, parassitismo e predazione).

L'importanza che la simbiosi riveste nell'economia e nelle caratteristiche della vita nel suo complesso e' fondamentale, non solo perché ha costituito il cardine dell'evoluzione degli eucarioti dai loro progenitori procariotici, ma anche perché gli ecosistemi terrestri sono strettamente dipendenti da tale interazione. Tanto per fare degli esempi, infatti, e' stato stimato che praticamente tutti i mammiferi e gli insetti erbivori non sarebbero in grado di nutrirsi senza i loro simbiotici¹ e che circa il 90% delle piante terrestri costituiscano una simbiosi con i funghi del suolo: la micorriza.

Che cos'è la micorriza ?

Etimologicamente il termine micorriza deriva dall'unione di due parole greche: mukes (fungo) e riza (radice). Questa parola, dunque, sta a significare l'unione di questi due organismi che si trovano ad interagire a livello del terreno. Naturalmente nel terreno non si trovano soltanto i funghi e le radici delle piante, ma anche altri organismi: dai batteri alle microalghe, dai nematodi agli insetti e ai mammiferi e quindi e' ragionevole pensare che tutti questi "inquilini" del suolo interagiscano tra loro in un complesso equilibrio. Dunque, senza perdere di vista la complessità del "mondo" che ci apprestiamo a visitare e cercando di esporre nella

maniera più semplice, ma rigorosa, le informazioni scientifiche di cui disponiamo, concentreremo la nostra attenzione soltanto sui due protagonisti principali della simbiosi micorrizica: le piante ed i funghi.

Un po' di storia

La micorriza fu osservata già fin dal 1847 quando Reissek (1847) descrisse la presenza di ife fungine nelle cellule radicali di diverse angiosperme. Poi, nel 1881, Kamienski (1881) descrisse l'associazione tra *Monotropa* e funghi del terreno che formavano uno strato di micelio sulle sue radici, mentre nel 1883 anche G. Gibelli (1883) pubblicò delle illustrazioni di ectomicorrize sul Castagno, nell'ambito di uno studio sulla malattia dell'inchiostro, descrivendo il fungo come innocuo e non responsabile di patologie. Nel 1885 B. Frank coniò il termine micorriza (Frank, 1885) e descrisse il fenomeno in maniera completa. Subito dopo, de Bary (1887) introdusse il termine "simbiosi" per significare il "vivere in comune" (Lewis, 1973) di due organismi diversi.

Oggi la micorriza costituisce una importante branca della microbiologia del suolo, molto interessante sia dal punto di vista teorico per il ruolo rivestito da questa simbiosi nell'evoluzione degli ecosistemi terrestri, sia dal punto di vista applicativo in quanto potenziale strumento di gestione ambientale a basso impatto come la lotta biologica e la biofertilizzazione come vedremo meglio in seguito.

¹ Batteri degradatori della cellulosa.

Ci sono diversi tipi di micorrize

Come facilmente potevamo aspettarci, non esiste un solo tipo di micorriza. Del resto, questo fatto e' piuttosto logico in quanto non esiste un solo tipo di pianta ed un solo tipo di fungo, e siccome, nel corso della loro evoluzione, le piante si sono diversificate adattandosi agli ambienti più disparati, e' naturale che i funghi loro partners si siano coevoluti insieme a loro. A conferma di questo ragionamento, Read ha dimostrato come sia evidente una stretta correlazione tra le diverse associazioni vegetali della terra ed i diversi tipi di micorrize (Read, 1991).

Gli autori che studiano le micorrize hanno proposto, nel corso degli anni, varie classificazioni di questa simbiosi, di volta in volta modificate per il succedersi di sempre

buon criterio, per ordinare un po' le idee al riguardo, e' quello di classificare le micorrize in base alla capacita' o meno che il fungo ha di penetrare all'interno delle cellule radicali della pianta ospite. Quindi troveremo dei funghi che stabiliscono la simbiosi micorrizica senza penetrare le cellule dell'ospite (ectomicorrize) e funghi che invece invadono in maniera massiccia le cellule del parenchima corticale delle radici infettate (endomicorrize). Naturalmente esistono anche delle micorrize che hanno caratteristiche intermedie (ecto-endomicorrize).

Ectomicorrize

Le ectomicorrize interessano il 3% delle fanerogame (Meyer, 1973), sono diffuse principalmente nelle foreste delle

Ectomicorrize	(no penetrazione cellulare, micoclona, reticolo di Hartig)
Endomicorrize	(penetrazione cellulare, coils, vescicole, arbuscoli)
Ericoidi	
Delle orchidee	
Arbuscolari	
Ectoendomicorrize	(micoclona, penetrazione cellulare)
Arbutoidi	
Monotropoidi	
Delle coniferae	

Tabella n.2 Schema ove è proposta una classificazione delle micorrize.

nuove informazioni dovute al progresso dell'indagine scientifica. Comunque, un

regioni sub artiche e temperate dei due emisferi ed interessano quasi esclusivamente

le essenze legnose. Pochissime, infatti, sono le piante erbacee ospiti di questa micorrizza (segnalazioni nei generi: *Lactuca*, *Polygonum*, *Pyrola*, *Galium*). Nelle regioni tropicali e subtropicali le ectomicorrize si ritrovano ad altitudini progressivamente maggiori man mano che ci si avvicina all'equatore. I funghi agenti di ectomicorrize appartengono, per la maggior parte, ai Basidiomiceti, ma sono interessati anche diversi Ascomiceti (Harley and Smith, 1983).

Questi funghi rivestono, con il loro micelio, gli apici radicali delle piante ospiti formando un pseudoparenchima chiamato micoclena o mantello. Il mantello è una struttura piuttosto variabile, sia per il numero di strati di cui può essere costituito, sia per il loro spessore e colore, e queste caratteristiche sono utilizzate (insieme ad altre proprietà morfologiche) per classificare i vari tipi di ectomicorrize (Chilvers, 1968; Zak, 1973). Le radichette così avvolte dal micelio, rallentano il loro accrescimento (Chilvers and Gust, 1982), come in *Fagus*, o acquistano un caratteristico aspetto dicotomizzato come in *Pinus*. Dalla micoclena si dipartono, poi, verso l'interno della radice, delle ife che si insinuano negli spazi intercellulari dell'epidermide radicale e causano l'allungamento delle cellule epidermiche della radice infetta. Al microscopio queste ife intercalari alle cellule epidermiche allungate somiglia ad un reticolo che è stato chiamato reticolo di Hartig. Questa struttura è molto importante poiché permette al fungo ed alla pianta di porsi in contatto reciproco con un'ampia

superficie ed è ritenuta la sede degli scambi nutrizionali tra i due partners, inoltre non distrugge i plasmodesmi che si trovano tra le cellule, per cui viene mantenuta la continuità simplastica dei tessuti radicali (Nylund, 1980).

Endomicorrize

Le endomicorrize sono caratterizzate dal fatto che il fungo è capace di penetrare nelle cellule radicali della pianta ospite senza che questa reagisca in qualche modo contro l'invasione del fungo.

Questo gruppo di micorrize viene comunemente suddiviso in tre sotto gruppi, quello delle micorrize ericoidi, quello delle micorrize delle orchidee e quello delle micorrize arbuscolari. Le endomicorrize ericoidi si ritrovano in piante appartenenti alla famiglia delle Ericaceae, escluse le arbutoideae, (*Calluna*, *Rhododendron*, *Erica*, *Vaccinium*) e a quella delle Empetraceae. Queste piante sono accomunate dal fatto di avere un apparato radicale costituito da radichette molto fini dette "hair roots". Queste radici sono dotate di una corteccia formata da un solo strato di cellule e solo queste vengono micorrizzate. Per quanto riguarda i simbionti fungini, uno degli isolati da *Calluna vulgaris* è stato identificato come *Pezizella ericae* (Read, 1974), successivamente rinominato come *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf and Kennan. Altri endofiti sono stati isolati da diverse Ericaceae, ma la loro collocazione tassonomica rimane incerta. Questo tipo di micorrizza si ritrova ad alte latitudini ed

altitudini, nelle brughiere ed in quelle zone del globo che per ragioni diverse abbiano subito una degenerazione dei suoli. Il fungo, una volta penetrato all'interno delle cellule, forma dei caratteristici avvolgimenti ifali al loro interno chiamati "coils"

Le micorrize delle orchidee interessano piante caratterizzate dal fatto che producono semi molto piccoli (i più grandi pesano circa 4 microgrammi) e privi di riserve, per cui non sono in grado di germinare e dar vita ad una nuova piantina senza l'apporto di carboidrati esogeni o se non associati agli appropriati funghi simbiotici. Successivamente, l'apparato radicale della pianta ormai differenziata, viene colonizzata da altri funghi del terreno appartenenti a forme sterili del genere *Rhizoctonia*. Alcuni autori hanno indotto, in coltura, lo stadio sessuato di alcuni loro isolati e li hanno classificati come appartenenti ai generi *Ceratobasidium*, *Tulasnella*, *Armillaria* (Warcup and Talbot, 1970). Anche in questo tipo di micorriza le ife che penetrano all'interno delle cellule radicali della pianta ospite formano, al loro interno, dei densi avvolgimenti ifali.

Le micorrize arbuscolari sono le più importanti, almeno dal punto di vista della loro diffusione e per il fatto che interessano praticamente tutte le piante di interesse agrario. Sono anche le più antiche, infatti sono state trovate nei rizomi fossilizzati dell'antichissima felce *Rhynia* che viene fatta risalire a circa 370 milioni di anni fa. Interessano praticamente tutti i taxa vegetali: dalle Briofite alle Felci, dalle Gimnosperme alle Angiosperme.

A dispetto del grande numero di potenziali ospiti, sono pochi i funghi agenti di micorrize arbuscolari. Questi funghi appartengono alla classe *Zygomycetes* e recentemente, a seguito di una revisione tassonomica, sono stati collocati nell'ordine *Glomales* e suddivisi in tre famiglie: *Gigasporaceae*, *Glomaceae* e *Acaulosporaceae* (Morton and Benny, 1990). Questi funghi penetrano le cellule del parenchima corticale delle piante ospiti e vi formano all'interno diverse strutture: avvolgimenti ifali, vescicole ed arbuscoli (da cui prende il nome il tipo di micorriza). La struttura più importante, l'arbuscolo, si forma a partire da un'ifa che, una volta penetrata all'interno di una cellula radicale, comincia a ramificarsi ripetutamente fino ad assumere la forma di un piccolo arbuscolo. Questo fatto consente al fungo di aumentare la superficie di contatto tra i due simbiotici in modo tale da rendere massima l'efficienza degli scambi nutrizionali che avvengono proprio a questo livello.

Ectoendomicorrize

Le ectoendomicorrize rappresentano un tipo di micorriza ancora assai poco conosciuto ed indagato e costituiscono una forma intermedia tra le ectomicorrize e le endomicorrize. Infatti sono caratterizzate dalla presenza della micoclona e del reticolo di Hartig unitamente alla frequente penetrazione all'interno delle cellule radicali dove si ritrovano spesso avvolgimenti ifali.

Questo tipo di micorrize è stato osservato in diverse conifere come *Pinus*,

Picea e *Larix* (Laiho and Mikola, 1964; Laiho, 1965), e in diverse *Ericales* come *Monodipende* per il carbonio da un'altra pianta con la quale ha in comune lo stesso fungo micorrizico il quale, a sua volta, trasferisce i composti del carbonio dalla pianta ospite a *Monotropa*.

Il ruolo delle micorrize.

Le micorrize come biofertilizzatori.

L'associazione micorrizica costituisce un esempio di simbiosi mutualistica. Lo stretto rapporto fisiologico, ecologico e riproduttivo cui danno luogo i simbionti si risolve, cioè, in termini di reciproco vantaggio. In generale lo scenario è il seguente: il fungo, organismo chemioeterotrofo², trae dalla pianta i

composti del carbonio ad esso necessari per il suo sviluppo, mentre la pianta, dal canto suo, approfitta della capillare diffusione nel suolo del micelio fungino per esplorare un maggiore volume di terreno. In questo modo può accedere a maggiori quantità di acqua e nutrienti.

Questa cooperazione conferisce ai due simbionti un indubbio vantaggio selettivo nei confronti degli stessi funghi e delle stesse piante che non partecipino alla simbiosi micorrizica. Infatti permette, da una parte, uno sfruttamento più efficiente dell'ambiente in cui vivono, dall'altra una maggiore capacità di competere con gli altri organismi dell'ecosistema con cui si trovano ad interagire. Da molto tempo è stato dimostrato che tra i simbionti micorrizici si verifica una traslocazione bidirezionale di sostanze diverse. Alcuni autori, che avevano somministrato alle ife fungine sostanze nutritive marcate isotopicamente (ioni fosfato, ammonio, nitrato, sodio, calcio etc.), le hanno ritrovate nelle foglie dei loro ospiti (Melin and Nilsson, 1958; Melin and Nilsson, 1952; Melin and Nilsson, 1953). In esperimenti simili, la ¹⁴CO₂ somministrata alle foglie delle piante ospiti fu ritrovata nelle ife dei funghi micorrizici. Questo scambio reciproco, inoltre, non va inteso come limitato ad una singola coppia di simbionti (un fungo - una pianta), ma va riferito ad un sistema in cui le piante si trovano ad essere interconnesse l'una con l'altra per mezzo della fitta rete miceliale. Questo fatto riveste grande importanza dal

² Gli organismi viventi possono essere classificati in base ad un criterio "nutrizionale" come segue:

1) I fotoautotrofi usano la luce come fonte di energia e la CO₂ come principale fonte di carbonio: alghe, piante, batteri fotosintetici.

2) I fotoeterotrofi usano la luce come fonte di energia e un composto organico come principale fonte di carbonio: alcuni batteri rossi e verdi.

3) I chemioautotrofi usano una fonte di energia chimica e la CO₂ come principale fonte di carbonio: alcuni batteri.

4) I chemioeterotrofi usano una fonte di energia chimica ed una sostanza organica come fonte principale di carbonio: tutti i metazo animali, i protozoi, i funghi e la grande maggioranza dei batteri.

punto di vista ecologico e fisiologico poiché in natura le giovani piantine delle essenze forestali spesso si trovano a crescere sotto la proiezione della chioma delle piante che le sovrastano e che, producendo molta ombra, limitano la loro capacità fotosintetica. In queste circostanze le radici delle piantine possono essere rapidamente infettate dai funghi micorrizici già in associazione con piante più mature e pienamente illuminate, in grado cioè di svolgere la fotosintesi a livelli normali. L'interconnessione degli apparati radicali permette, dunque, la traslocazione dei composti del carbonio, prodotti con la fotosintesi, alle piantine che ne hanno bisogno (Brownlee et al. 1983). Oltre alla traslocazione degli assimilati, è stato dimostrato anche il trasferimento di fosforo tra piante interconnesse per mezzo del micelio di funghi micorrizici arbuscolari (Franke and Morton, 1994; Whittingham and Read, 1982).

Le micorrize come bioprotettori

L'associazione micorrizica conferisce alle piante coinvolte nella simbiosi una maggiore tolleranza nei confronti di stress di vario tipo: da quelli abiotici a quelli biotici.

In questo paragrafo prenderemo in esame le micorrize più importanti: le micorrize arbuscolari (AM) e le ectomicorrize.

Il ruolo dei funghi AM nel biocontrollo.

Anche se le micorrize arbuscolari non inducono cambiamenti morfologici rilevanti, purtuttavia causano importanti cambiamenti di ordine fisiologico a carico delle piante ospiti. In esse, infatti, aumentano le concentrazioni dei regolatori della crescita, aumenta l'entità del processo fotosintetico e cambia la ripartizione dei prodotti della fotosintesi tra la parte aerea delle piante e le radici (Bethlenfalvay, 1992). Inoltre la maggiore capacità di assorbimento di nutrienti dal terreno (indotta dalla simbiosi) rende ragione del diverso stato nutrizionale delle piante micorrizzate rispetto a quelle non micorrizzate e questo si riflette a sua volta in cambiamenti strutturali e biochimici delle cellule radicali. Infatti è molto probabile che si verifichi un cambiamento nella permeabilità delle membrane cellulari e quindi nella quantità e qualità degli essudati radicali. Questo, a sua volta, è la causa dei cambiamenti in seno alle popolazioni dei microorganismi nella rizosfera³. L'infezione micorrizica può giocare un ruolo nel controllo di alcuni patogeni mediante competizione per i prodotti della fotosintesi e per i siti di infezione che quindi vengono sottratti dal fungo micorrizico all'agente patogeno.

L'effetto finale di tutti questi cambiamenti si manifesta nel fatto che le piante micorrizzate risultano essere più sane, maggiormente capaci di contrastare gli stress ambientali e di meglio tollerare, se

³ Che qui potremmo indicare con il termine di **Micorrizosfera**.

non diminuire, gli effetti di alcune patologie vegetali rispetto a quelle non micorrizzate.

Il ruolo dei funghi ectomicorrizici nel biocontrollo.

I funghi ectomicorrizici giocano un ruolo molto importante nella protezione delle piante ospiti nei confronti di alcuni loro patogeni ed i meccanismi attivati sono diversi.

Infatti essi possono contrastare i patogeni per mezzo di attività antibiotica, o mediante la stimolazione alla produzione di sostanze fungistatiche da parte delle radici delle piante ospiti in risposta alla presenza del fungo micorrizico. Inoltre i funghi ectomicorrizici oppongono ai patogeni una barriera fisica costituita dalla micoclena.

Questi meccanismi possono agire singolarmente, simultaneamente o sinergisticamente assicurando quindi una ampia gamma di combinazioni in risposta agli attacchi degli agenti patogeni.

Sebbene le micorrize costituiscano un "qualcosa" di poco conosciuto e dal nome curioso, esse giocano un ruolo fondamentale in seno agli ecosistemi terrestri: aiutano (ed in molti casi risultano indispensabili) le piante a sfruttare in modo più efficiente le risorse ambientali a loro disposizione. I funghi responsabili delle micorrize formano con le piante una simbiosi mutualistica molto più diffusa di quanto si potesse pensare, in quanto più del 90% delle piante esistenti sulla Terra ne sono coinvolte.

Vista l'importanza e la diffusione di tale fenomeno (anche dal punto di vista applicativo) occorrerà studiare a fondo la biologia, la fisiologia e l'ecologia di questa simbiosi in maniera tale da consentirne un normale sviluppo a favore del mantenimento del patrimonio vegetale (oggi pesantemente minacciato) e per poter sfruttare adeguatamente le potenzialità che offre nel campo delle produzioni vegetali in alternativa a pratiche agronomiche di maggior impatto ambientale.

Bibliografia.

Bethlenfalvay, G.J. (1992) Mycorrhizae and crop productivity. In: Bethlenfalvay, G.J. and Linderman, R.G., (Eds.) Mycorrhizae in sustainable agriculture, pp. 1-27. Madison, WI: Amer.Soc.Agronomy Press.

Brownlee, C., Duddridge, J.A., Malibari, A. and Read, D.J. (1983) The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil* 71, 433-443.

Chilvers, G.A. (1968) Some distinctive types of eucalypt mycorrhiza. *Australian Journal of Botany* 26, 49-70.

Chilvers, G.A. and Gust, L.W. (1982) Comparisons between the growth rates of mycorrhizas, uninfected roots and a mycorrhizal fungus of *Eucalyptus st-johnii* R.T.Bak. *New Phytologist* 91, 453-456.

de Bary, A. (1887) Comparative morphology and biology of the fungi,

- mycetozoa and bacteria, Oxford: Clarendon Press.
- Fontana, A. (1959) Ricerche sulla simbiosi micorrizica nelle Pteridofite e sui microorganismi normalmente presenti nelle loro radici. *Allionia* 5, 27
- Frank, A.B. (1885) Šber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch unterirdische Pilze. *Ber. Deutsche. Bot. Ges.* 3, 128
- Franke, M. and Morton, J. (1994) Ontogenetic Comparisons of Arbuscular Mycorrhizal Fungi *Scutellospora Heterogama* and *Scutellospora Pellucida* - Revision of Taxonomic Character Concepts, Species Descriptions, and Phylogenetic Hypotheses. *Canadian Journal of Botany* 72, 122-134.
- Gibelli, G. (1883) Nuovi studi sulla malattia del Castagno detta dell'inchiostro. *Memorie dell' Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna* 4, 287-314.
- Harley, J.H. (1969) *The biology of mycorrhiza*, 2nd edn. London: Leonard Hill.
- Harley, J.L. and Smith, S.E. (1983) *Mycorrhizal symbiosis*, London: Academic Press.
- Kamienski, F. (1881) Die vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys* L. *Bot. Ztg.* 29, 458-458.
- Laiho, O. (1965) Further studies on the ectendotrophic mycorrhiza. *Acta For. Fenn.* 79, 1-35.
- Laiho, O. and Mikola, P. (1964) Studies on the effects of some eradicans on mycorrhizal development in forest nurseries. *Acta For. Fenn.* 77, 1-34.
- Lewis, D.H. (1973) Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biological Review* 48, 261-278.
- Melin, E. and Nilsson, H. (1952) Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. *Svensk Botanisk Tidskrift* 46, 281-285.
- Melin, E. and Nilsson, H. (1953) Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of *Boletus variegatus* (S.W.) Fr.. *Nature* 171, 434
- Melin, E. and Nilsson, H. (1958) Translocation of nutrient elements through mycorrhizal mycelium to pine seedlings. *Botaniska Notiser* 111, 251-256.
- Meyer, F.H. (1973) Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. In: Marks, G.C. and Kozlowski, T.T., (Eds.) *Ectomycorrhizae*,
- Morton, J.B. and Benny, G.L. (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporinaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37, 471-491.
- Nylund, J.E. (1980) Symplastic continuity during Hartig net formation in Norway Spruce ectomycorrhizae. *New Phytologist* 86, 373-378.
- Read, D.J. (1974) *Pezizella ericae* sp.nov., the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of ericaceae. *Transactions of the British Mycological Society* 63, 381-419.
- Read, D.J. (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47, 376-390.
- Reissek, S. (1847) Endophyten der pflanzenzelle. *Naturw. Abh.* 1, 31-31.

Stahl, M. (1949) Die mykorriza der lebermoose mit besonderer berücksichtigung der thallosen formen. *Planta* 37, 103(Abstract)

Warcup, J.H. and Talbot, P.H.B. (1970) Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. II. *New Phytologist* 70, 35-40.

Whittingham, J. and Read, D.J. (1982) Vesicular-arbuscular mycorrhizas in natural vegetational systems.

III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytologist* 90, 277-284.

Zak, B. (1973) Classification of ectomycorrhizae. In: Marks, G.C. and Kozlowski, T.T., (Eds.) *Ectomycorrhizae*, pp. 43-78. New York & London: Academic Press.