

# Rola grzybów endofitycznych rodzaju *Epichloë* w ekosystemie traw oraz wpływ na zdrowie roślin i zwierząt

## Przegląd literatury

The role of endophytic fungi of the genus *Epichloë* in the grass ecosystem and the impact on plant and animal health  
A review

Barbara Wiewióra

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin –Państwowy Instytut Badawczy, Radzików, 05-870 Błonie

✉ [b.wiewiora@ihar.edu.pl](mailto:b.wiewiora@ihar.edu.pl)

Grzyby endofityczne rodzaju *Epichloë* tworzą symbiotyczne relacje z trawami, a ich koegzystencja może mieć charakter jednocześnie pozytywny dla roślin i negatywny dla zwierząt hodowlanych. Alkaloidy wytwarzane przez endofity, jeśli występują w wysokich stężeniach, mogą być toksyczne dla zwierząt. Jednocześnie, obecność endofita może zwiększyć odporność trawy na stres biotyczny i abiotyczny, m.in. suszę, żerowanie szkodników, porażenie przez patogeny. Artykuł prezentuje i przybliża wyniki dotychczasowych prac prowadzonych nad asocjacjami endofitów rodzaju *Epichloë* z trawami w kontekście ich roli w ekosystemie oraz wpływu na roślinę żywicielską i zwierzęta.

**Słowa kluczowe:** alkaloidy, endofity, stresy biotyczne, stresy abiotyczne, symbioza z trawami

Endophytic fungi of the genus *Epichloë* form symbiotic relationships with grasses and their coexistence may be both positive for plants and negative for farm animals. Alkaloids produced by endophytes, when present in high concentrations, can be toxic to animals. At the same time, the presence of an endophyte can enhance the grass's resistance to biotic and abiotic stressors, such as drought, herbivory by pests, and pathogen attacks. This article presents and discusses the results of previous research on the associations of *Epichloë* endophytes with grasses in the context of their role in ecosystems and their impact on host plants and animals.

**Keywords:** abiotic stresses, alkaloids, biotic stresses, endophytes, symbiosis with grasses

## Wstęp

W Polsce trwałe użytki zielone odgrywają kluczową rolę w gospodarce rolnej i ekologii, zajmując powierzchnię przekraczającą 3 miliony hektarów, co stanowi około 30% całkowitej powierzchni kraju. Są one ważnym elementem krajobrazu, zapewniającym nie tylko paszę dla zwierząt hodowlanych, ale też przyczyniającym się do zachowania różnorodności biologicznej, ochrony gleb przed erozją oraz magazynowania węgla w ekosystemach (Burczyk i in. 2018). Wśród roślin stanowiących użytki zielone, szczególną uwagę zwraca występowanie kilku gatunków traw, które mają istotne znaczenie dla ich produktywności i opłacalności. Należą do nich: życica trwała (*Lolium perenne* L.), kostrzewa łąkowa (*Festuca pratensis* Huds.), kostrzewa czerwona (*Festuca rubra* L.) oraz kostrzewa trzcinowa (*Festuca arundinacea* Schreb.). Te gatunki traw charakteryzują się wysoką wartością odżywczą oraz dobrą adaptacją do lokalnych warunków klimatyczno-glebowych, co sprawia, że są szeroko wykorzystywane w uprawach pastwiskowych i łąkowych (Goliński i Golińska 2020).

Grzyby endofityczne rodzaju *Epichloë* zasiedlają głównie trawy takich rodzajów jak: *Festuca*, *Lolium* i *Poa*. Występują na różnych kontynentach, w tym w Europie, Ameryce Północnej i Australii. Kolonizują głównie tkanki nadziemne traw, w tym pochewki liściowe, blaszki liściowe, łodygi, a także nasiona, co umożliwia im transmisję wertykalną w roślinach, czyli z pokolenia na pokolenie, chociaż jest też możliwa transmisja horyzontalna (McGrail i in. 2024, Gundel i in. 2020, Wiewióra i in., 2015). Grzyby te tworzą specyficzne, bezobjawowe symbiozy z roślinami, zasiedlając ich tkanki bez negatywnego wpływu na wzrost i rozwój gospodarzy (Petroni i in. 1986, Żurek i in. 2010a). Wręcz przeciwnie, obecność endofitów może poprawiać tolerancję traw na stresy środowiskowe, takie jak susza, niska jakość gleby czy presja ze strony patogenów i szkodników, co czyni je szczególnie ważnym elementem ekosystemów użytków zielonych (Stach 2016, Tian i in. 2017, Lee i in. 2021, Nataraja i in. 2022, Zhao i in. 2022).

Do najczęściej występujących endofitów traw rodzaju *Epichloë* zaliczane są:

- *Epichloë festucae* var. *lolii* (Latch, Christensen & Samuels) C.W. Bacon & Schardl, który współżyje z życicą trwałą (*Lolium perenne*),
- *Epichloë coenophiala* (Morgan-Jones & W. Gams) C.W. Bacon & Schardl, zasiedlający kostrzewę trzcinową (*Festuca arundinacea*),
- *Epichloë uncinata* (W. Gams, Petrini & D. Schmidt) Leuchtm. & Schardl, który kolonizuje kostrzewę łąkową (*Festuca pratensis*), czy
- *Epichloë typhina* (Pers.) Tul. & C. Tul. związany z wieloma gatunkami, między innymi tomką wonną (*Anthoxanthum odoratum*), kłosownicą (*Brachypodium* spp.), kupkówką pospolitą (*Dactylis glomerata*), prosownicą rozpierzchlą (*Milium effusum*), tymotką łąkową (*Phleum pratense*), wiechliną zwyczajną (*Poa trivialis*) czy mannica odstającą (*Puccinellia dystans*) (Leuchtman i in. 2014).

Wszystkie te gatunki potencjalnie mogą wpływać korzystnie na zasiedlone trawy podnosząc ich odporność na stresy środowiskowe, jak i negatywnie na zwierzęta gospodarskie z powodu wytwarzania szkodliwych alkaloidów. Obecność, któregoś z nich w roślinach sugeruje z dużą dozą prawdopodobieństwa toksyczność trawy, nawet bez bezpośredniego badania zawartości alkaloidów (Sęk i Stawrakakis 2023).

### Obecność grzybów *Epichloë* w trawach

Symbioza grzybów *Epichloë* z trawami została szczególnie udokumentowana. Wykazano, że endofity są zdolne do zasiedlania około 290 gatunków traw na całym świecie (Leuchtmann 1992). W skali globalnej szacuje się, że 20-30% wszystkich gatunków traw jest potencjalnie zasiedlanych przez endofity, co wskazuje na ich powszechność i znaczenie. Obecność grzybów endofitycznych w Europie jest dość częsta, zwłaszcza w życicach i kostrzewach, które stanowią kluczowy element użytków zielonych (Zabalogogea i in. 2003, Wiewióra i in. 2008, Wiewióra 2011). Jednak dzięki bogatej różnorodności gatunkowej europejskich trwałych użytków zielonych, potencjalne zagrożenie ze strony endofitów dla zwierząt w związku z produkcją szkodliwych alkaloidów jest mniejsze, ponieważ infekcja grzybami endofitycznymi nie dotyczy wszystkich traw w runi pastwiskowej.

W Polsce, mimo że badania nad grzybami *Epichloë* na trawach prowadzone są na stosunkowo małą skalę, to uzyskane wyniki wskazują na dość częste ich występowanie na użytkach trawiastych. Z przeprowadzonych analiz wynika, że zasiedlają one rośliny wielu powszechnie występujących gatunków traw, co ma znaczenie w kontekście zdrowia zwierząt oraz jakości paszy. Przykładowo, badania przeprowadzone przez Pańkę i Żurka (2005) oraz Wiewiórę i in. (2008) wykazały, że

grzyby endofityczne są obecne w nasionach oraz roślinach takich traw jak życica trwała, życica wielokwiatowa, kostrzewa łąkowa, kostrzewa trzcinowa, śmiałek darniowy oraz wielu innych. W wyniku analiz traw zebranych z ponad 300 użytków zielonych stwierdzono, że grzyby endofityczne zasiedlają rośliny z 230 miejsc, co stanowi ponad 76% badanych miejsc. Obecność tych grzybów stwierdzono w różnych gatunkach traw, w tym w najbardziej wartościowych trawach pastewnych, takich jak *L. perenne*, *L. multiflorum*, *F. pratensis*, *F. arundinacea* oraz *F. ovina* (Żurek i in., 2010a, Wiewióra 2011). Warto zwrócić uwagę, że te gatunki traw stanowią nieodłączny element niemal wszystkich mieszanek siewnych dostępnych na rynku krajowym.

### Rozprzestrzenianie się endofitów

Grzyby endofityczne są zwykle przenoszone z pokolenia na pokolenie poprzez nasiona (Shahzad i in. 2018, Rétif i in. 2023). Grzybnia zlokalizowana jest głównie w warstwie aleuronowej, co umożliwia skuteczne rozprzestrzenianie się endofitów pomiędzy generacjami roślin. Proces ten zapewnia trwałość symbiozy i potencjalne korzyści dla gospodarza w zmieniających się warunkach środowiskowych. Rzadszym zjawiskiem jest transmisja horyzontalna, która obejmuje przenoszenie zarodników grzyba między roślinami, np. przez owady zapylające czy grzybni podczas koszenia (Wiewióra i in., 2015). Wtedy grzyb przechodzi ze stadium bezpłciowego do płciowego zdolnego do wytwarzania zarodników — askospor, które infekują sąsiednie rośliny (Clay 1988, Clay 1990, Schardl 1996).

Badania przeprowadzone w Polsce na próbach nasion traw pastewnych wykazały, że w zależności od gatunku trawy nasiona są zasiedlane przez grzyby endofityczne w różnym stopniu (Cagaš i Hofbauer 1991, Pańka i Łukanowski 2000, Pańka i Sadowski 2002, Pańka i in. 2004). Badania Wiewióry (2011) przeprowadzone na 367 próbach nasion 12 gatunków traw wykazały, że w przypadku kostrzewy czerwonej oraz wiechliny łąkowej, grzyby te występowały w 6,2-6,8% nasion, u kostrzewy trzcinowej zasiedlenie wynosiło średnio 9,1%, zaś u życicy trwałej i kostrzewy łąkowej było ono na poziomie 12,5-14,2%. Najwyższy poziom zasiedlenia nasion przez *Epichloë*, który wyniósł aż 32,6% autorka obserwowała w nasionach kostrzewy owczej. Ponadto, badania przeprowadzone na nasionach dziesięciu losowo wybranych mieszanek łąkowo - pastwiskowych, dostępnych na rynku, wykazały, że wszystkie z nich, niezależnie od przeznaczenia i składu gatunkowego zawierały nasiona zasiedlane przez grzyby rodzaju *Epichloë*. Stopień zasiedlenia był zróżnicowany i wynosił od 8,5% do 33,5% (Wiewióra i in. 2010). Te mieszanki traw są często stosowane w rolnictwie, więc mogą zawierać endofity, które

wpływają na właściwości paszy i potencjalnie mogą wpływać na zdrowie zwierząt. W badanych mieszkankach traw endofity obserwowano najczęściej w nasionach życicy trwałej i kostrzewy czerwonej. W przypadku życicy trwałej, grzyby te wystąpiły w 9 na 10 badanych mieszanek, a w przypadku kostrzewy czerwonej, w 5 na 7 mieszanek traw. Obecność endofitów w materiale siewnym tych gatunków traw jest szczególnie istotna, ponieważ są one szeroko stosowane w mieszkankach traw wykorzystywanych w produkcji paszowej. Jednocześnie podkreślić należy, że nawet jeżeli pastwisko jest początkowo zakładane z materiału siewnego wolnego od endofitów lub zawierającego minimalne ilości tych grzybów, to z biegiem lat stopień zasiedlenia przez endofity wzrasta (Hume i Barker 2005). Zjawisko to może wynikać z dwóch głównych czynników:

- a) pozostałości w glebie nasion zasiedlonych endofitami, które mogą kiełkować w kolejnych latach, zasiedlając nowe rośliny (Cheplick 2017, Jayasinghe i in. 2023),
- b) selektywności bydła podczas wypasu (Hopkins i Alison 2006).

Badania nad preferencjami żywieniowymi bydła wykazały, że zwierzęta te potrafią unikać roślin zawierających szkodliwe alkaloidy. Dzięki rozwiniętemu zmysłowi smaku i węchu, bydło jest w stanie rozpoznawać i omijać toksyczne rośliny podczas wypasu. Jednak skuteczność tego unikania zależy od kilku czynników, takich jak dostępność alternatywnego pożywienia, doświadczenie zwierząt oraz koncentracja toksyn w roślinach. W sytuacjach, gdy pastwisko jest ubogie w różnorodność roślin, bydło może być zmuszone do spożywania mniej preferowanych gatunków, w tym tych zawierających alkaloidy (Oliveira i in. 2004, Zabalgoeazcoa i in. 2006, Soto-Barajas i in. 2016).

### Znaczenie symbiozy pomiędzy trawami, a grzybami endofitycznymi

Trawy zasiedlone przez grzyby endofityczne, takie jak życica trwała czy kostrzewa łąkowa i trzcinowa, mają ogromne znaczenie w produkcji pasz dla zwierząt, szczególnie w kontekście hodowli bydła, owiec i innych zwierząt gospodarskich. Ze względu na wysoką wartość żywieniową tych traw, ich zasiedlenie grzybami endofitycznymi może mieć zarówno pozytywne (dla roślin), jak i negatywne konsekwencje (dla zwierząt).

#### Pozytywne efekty symbiozy

Obecność grzybów endofitycznych pomaga trawom przetrwać w trudnych warunkach środowiskowych, takich jak susze, ekstremalne temperatury czy ograniczona dostępność składników odżywczych (Morales-Vargas i in., 2024, Nombamba i in. 2024). Dokumentuje to wiele badań, których wyniki jednoznacznie wskazują, że trawy będące siedliskiem endofitów charakteryzują się

zwiększoną odpornością na suszę, a przyczyną tego są trzy główne mechanizmy: zwiększona biomasa korzeni (De Battista i in., 1990 i 1997), lepsza regulacja zamykania szparek (Malinowski i Belesky 2000, Rho i in. 2018) i większa akumulacja substancji rozpuszczonych do regulacji osmotycznej (Elmi 1995). W badaniach przeprowadzonych przez Zhang i in. (2019) zaobserwowano, że podczas okresów suszy trawy z endofitami miały niższe tempo transpiracji i wyższą zawartość wody w liściach w porównaniu do roślin bez endofitów. Podobnie w pracy Li i in. (2019) wykazano, że obecność endofitów zwiększała akumulację osmolitów oraz aktywność enzymów antyoksydacyjnych, co przekładało się na lepszą adaptację roślin do warunków suszy. Xu i in. (2021) badali powiązanie *E. sinensis* z *Festuca sinensis* przy różnej zawartości wody w glebie i w roślinach zasiedlonych przez endofity obserwowali lepszy wzrost korzeni i pędów, szybkość fotosyntezy, akumulację jonów i akumulację składników odżywczych. Ponadto odkryli, że rośliny z endofitami miały wyższy poziom kwasu abscysynowego w warunkach suszy w porównaniu z trawami bez endofitów. Inne badania wskazują, że te symbiotyczne relacje mogą prowadzić do lepszego przyswajania składników odżywczych, wspomagając wzrost rośliny w warunkach niedoboru składników odżywczych (Liu i in. 2021, Hou i in. 2021). Wang i in. (2018) analizowali mechanizmy, dzięki którym *Achnatherum inebrians* zasiedlona przez endofity była bardziej tolerancyjna na środowisko o niskiej zawartości azotu, który to pierwiastek jest często pierwszym ograniczającym składnikiem odżywczym w uprawach (Hu i in. 2021). Trawy zasiedlone przez endofity wykazały także większą tolerancję na zanieczyszczenia gleby, w tym metale ciężkie, co wskazuje na ich potencjalne zastosowanie w fitoremediacji (Žurek i in. 2021, Verma i in. 2022).

Dodatkowo endofity zwiększają odporność traw na szkodniki, w tym owady, oraz patogeny wywołujące choroby grzybowe i bakteryjne (Li i in. 2018, Lee i in. 2021; Deng i in. 2024; Cibils-Steward i in. 2023), a mechanizm tej ochrony opiera się głównie na produkcji bioaktywnych alkaloidów. Alkaloidy te działają odstraszańco lub toksycznie na szkodniki i patogeny, co prowadzi do zmniejszenia presji ze strony fitofagów (Meister i in., 2006). Dzięki temu rośliny zasiedlone przez *Epichloë* wykazują zwiększoną odporność nie tylko na choroby, ale również na stres wywołany np. przez owady, co czyni je bardziej konkurencyjnymi w ekosystemach trawiastych.

Zdolność grzybów *Epichloë* do ochrony gatunku żywiciela przed różnymi patogenami grzybowymi jest dobrze udokumentowana (Clarke i in., 2006; Li i in., 2011; Górczyńska i in., 2017; Wiewióra i in., 2015). Wiele badań potwierdza antagonistyczny wpływ endofitów na patogenicz-

ne grzyby, takie jak *Bipolaris sorokiniana*, *Microdochium nivale*, *Gaeumannomyces graminis*, *Drechslera* spp., *Fusarium avenaceum*, *F. equiseti* czy *Rhizoctonia solani* (Pańka 2010, Pańka 2011, Koczwarą i in. 2015). Mechanizmy, za pomocą których grzybowe endofity mogą chronić roślinę żywicielską przed chorobami, są liczne, a najbardziej oczywistym jest to, że endofit zajmuje tę samą niszę ekologiczną, co patogen wewnątrz rośliny (Clarke i in., 2006). Niektóre endofity rodzaju *Epichloë*, takie jak *E. festucae* i *E. inebrians* produkują białko przeciwgrzybicze, Efe-AfpA, które bezpośrednio utrudnia działanie patogenów grzybowych (Ambrose i Belanger, 2012). Endofity mogą także łagodzić uszkodzenia spowodowane chorobami poprzez zwiększoną produkcję i aktywność przeciwutleniaczy (Ma i in., 2015).

Ponadto trawy zasiedlone przez grzyby endofityczne charakteryzują się wyższą wartością odżywczą oraz lepszymi parametrami użytkowymi, co ma istotne znaczenie w produkcji pasz (Mikołajczak i in., 2005). Wynika to ze wspomaganie rośliny żywicielskiej przez endofity w pobieraniu składników odżywczych poprzez zwiększanie powierzchni systemu korzeniowego i ułatwianie rozpuszczania substancji odżywczych. Ponadto endofity wytwarzają organiczne związki chemiczne chelatujące jony żelaza tj. syderofory, zwiększając w ten sposób jego pobieranie oraz rozpuszczanie i pobieranie fosforanów, co sprzyja wzrostowi rośliny nawet na ubogich glebach (Verma i in., 2022). Dodatkowo biodegradują ściółkę i zwiększają produkcję biomasy oraz pobieranie składników odżywczych (Idbella i in., 2019).

Dzięki obecności endofitów, trawy są bardziej konkurencyjne względem traw niezasiedlonych, co pozwala im dominować w runi i poprawiać produktywność łąk i pastwisk (Wu i in. 2016).

#### **Negatywny wpływ zasiedlenia traw przez grzyby endofityczne**

Grzyby endofityczne mogą produkować toksyczne metabolity, które akumulują się w roślinach, a spożywanie takiej paszy przez zwierzęta może prowadzić do poważnych problemów zdrowotnych. Alkaloidy sporyszowe, takie jak: klawiny, kwas lizergowy i jego amidy oraz ergopeptyny (np. ergowalina) są odpowiedzialne za chorobę zwaną "*fescue toxicosis*". Objawy tej toksykozy to spadek masy ciała zwierząt, zmniejszenie produkcji mleka, obniżenie dziennych przyrostów masy ciała (Poole i Poole 2019). Lolitremy, toksyny diterpenowe takie jak: paxilina, paxitriole i lolitriol powodują schorzenie neurotoksyczne znane jako "*ryegrass staggers*" (kołowaczna rajgrasowa). Objawy choroby obejmują zaburzenia układu nerwowego, takie jak porażenie tylnych kończyn, spazmy oraz trudności w poruszaniu się czy obniżenie produkcji mleka u zwierząt hodowlanych. Choroba ta została dokładnie opisana przez Mali-

nowskiego i Belesky'ego (2000) oraz Miyazakiego i współpracowników (2004).

Z dostępnych danych literaturowych wynika, że nawet niewielkie stężenia ergowaliny w paszy mogą znacząco wpływać na fizjologię zwierząt gospodarskich. Już przy poziomie 0,05 ppm ergowaliny obserwowano zmiany w reakcjach fizjologicznych bydła, takie jak podwyższenie temperatury ciała podczas upalnych dni, co dodatkowo nasila stres termiczny u zwierząt (Cornell i in. 1990). Takie efekty, choć subtelne, mogą prowadzić do obniżenia wydajności zwierząt i ich dobrostanu. Zgodnie z wynikami badań przeprowadzonych w Stanach Zjednoczonych, progowe poziomy ergowaliny w diecie, które wywołują objawy kliniczne u różnych gatunków zwierząt, wynoszą: 0,4-0,7 ppm dla bydła, 0,3-0,5 ppm dla koni, 0,8-1,2 ppm dla owiec (Aldrich-Markham i Pirelli, cyt. za Vázquez de Aldana i in., 2001). Warto jednak zaznaczyć, że graniczne stężenia mogą różnić się w zależności od warunków środowiskowych, takich jak temperatura, wilgotność czy dostępność innych składników pokarmowych, które mogą modulować rozwój objawów klinicznych choroby wywołanej przez ergowalinę (Aldrich i in. 1993). Stężenia ergowaliny w zakresie 0,2-0,3 ppm mogą powodować toksyczność chroniczną, która objawia się zmniejszeniem produkcji mleka (istotny spadek wydajności mlecznej krów, co ma bezpośrednie skutki ekonomiczne dla gospodarstw hodowlanych), spadkiem masy ciała (ograniczenie przyrostów masy ciała, co wpływa na efektywność produkcji mięsa) i obniżoną odpornością na stres środowiskowy (w tym na wysokie temperatury). Objawy te, choć mogą nie być natychmiastowo zauważalne, wpływają na długoterminową kondycję i wydajność zwierząt, co czyni ergowalinę istotnym czynnikiem ograniczającym efektywność produkcji zwierzęcej.

Zgodnie z literaturą, choroby zwierząt wywołane przez endofity, a dokładniej przez ich metabolity, stanowią poważny problem zdrowotny i ekonomiczny w wielu krajach, w tym w Nowej Zelandii oraz Stanach Zjednoczonych (Zabalgoatza i in. 2003). Jednakże, pomimo że alkaloidy produkowane przez grzyby endofityczne osiągną najwyższe stężenia w trawach w określonych okresach, objawy kliniczne u zwierząt mogą pojawić się w innym terminie. Wynika to z faktu, że alkaloidy mogą kumulować się w tkankach tłuszczowych zwierząt, a ich uwalnianie następuje stopniowo, zwłaszcza w warunkach stresu termicznego lub innych czynników środowiskowych (Miyazaki i in. 2004).

Alkaloidy produkowane przez endofity wpływają nie tylko na zdrowie zwierząt, ale również na ich zachowanie, zwłaszcza jeśli chodzi o pobieranie paszy. Badania przeprowadzone w Stanach Zjednoczonych wykazały, że bydło wypasane na pastwiskach porośniętych trawami zakażonymi

endofitami spędzało mniej czasu na pobieraniu pokarmu w porównaniu z bydłem wypasnym na terenach wolnych od tych grzybów (Hopkins i Alison, 2006). Wynika to z preferencji zwierząt do roślin wolnych od grzybów endofitycznych, co może prowadzić do zmniejszenia spożycia paszy, a w konsekwencji wpłynąć na ich zdrowie i wydajność. Chociaż inne badania mówią, że trawy zasiedlone przez grzyby rodzaju *Epichloë* charakteryzują się większą wartością odżywczą, gdyż mogą poprawiać ich zdolność do przyswajania składników odżywczych, co przyczynia się do lepszego wzrostu i jakości biomasy (Mikołajczak i in. 2005),

Spożycie paszy zawierającej szkodliwe alkaloidy może mieć również wpływ na jakość produktów pochodzenia zwierzęcego. W Australii przeprowadzono badania, które wykazały, że bydło wypasane na pastwiskach porośniętych życią trwałą, z wysoką zawartością lolitremu B, wytwarzało gorszej jakości mleko. Mleko to zawierało mniej tłuszczu i białka, a więcej komórek somatycznych, co obniżało jego wartość rynkową (Reed 2002). Te zmiany w jakości mleka mogą mieć poważne konsekwencje ekonomiczne dla hodowców.

Produkcja alkaloidów przez grzyby endofityczne jest ściśle związana z warunkami klimatycznymi. W szczególności ilość opadów atmosferycznych oraz temperatura powietrza mają kluczowy wpływ na wytwarzanie toksycznych metabolitów przez te grzyby (Salminen i in. 2005). Zwiększona produkcja alkaloidów następuje w wyniku stresu, zwłaszcza suszy, na roślinach zasiedlonych przez endofity (Zabalgoeazcoa i Bony 2005). W ostatnich latach zmiany klimatyczne, takie jak coraz częstsze susze, mogą prowadzić do wzrostu liczby roślin zawierających endofity na krajowych pastwiskach, co stanowić może dodatkowe zagrożenie dla zwierząt gospodarskich. Dodatkowo zawartość alkaloidów, takich jak lolitrem B, ergowalina czy peramina zmienia się w zależności od pory roku. Badania przeprowadzone w Nowej Zelandii wykazały, że najniższe stężenia tych substancji występują na przełomie zimy i wczesnej wiosny, a najwyższe na przełomie lata i jesieni (Fletcher i in. 2000). Podobne wyniki uzyskali Ball i in. (1995) w badaniach nad lolitremem B i peraminą w życicy trwałej. W tych okresach najwyższe stężenie alkaloidów może stanowić szczególne zagrożenie dla zwierząt, zwłaszcza w czasie intensywnego wypasu. Ponadto na stężenie alkaloidów w roślinach wpływają także genotyp rośliny, rodzaj komórek zasiedlonych przez endofity, które mogą różnić się pod względem aktywności metabolicznej oraz zdolności do biosyntezy związków wtórnych, a także agrotechnika, np. poziom nawożenia czy typ gleby. Przykładem może być badanie przeprowadzone przez Lyons i in. (1986), które wykazało, że wyższe dawki nawozów azoto-

wych skutkują wyższą koncentracją alkaloidów sporyszowych, w tym ergowaliny w kostrzewie łąkowej. Zauważono również, że najwyższe stężenia tych alkaloidów występują w pochwach liściowych, a nie w blaszkach liściowych, co może wskazywać na specyficzne mechanizmy ich kumulacji w roślinach.

### Produkcja ergowaliny przez grzyby endofityczne w Polsce

Badania prowadzone w Polsce wykazały, że grzyby endofityczne, szczególnie z gatunków *Epichloë coenophiala* i *E. festucae* var. *lolii*, są zdolne do produkcji ergowaliny. Badania nad produkcją ergowaliny przez endofity przeprowadzone w IHAR-PIB wykazały, że nie wszystkie gatunki traw zasiedlone przez grzyby rodzaju *Epichloë* zawierają ten alkaloid (Żurek i in. 2017). Na przykład zasiedlona przez endofity wiechlina łąkowa (*Poa pratensis*) i tymotka łąkowa (*Phleum pratense*) nie produkowały ergowaliny, natomiast inne trawy, takie jak życica trwała i kostrzewa trzcinowa, wytwarzały znaczące ilości tego alkaloidu. Stężenie ergowaliny w próbach traw wahało się od 0,011 ppm (dla życicy wielokwiatowej) do 0,868 ppm (dla kostrzewy trzcinowej), a w niektórych przypadkach wartości te były na tyle wysokie, że mogłyby stanowić zagrożenie dla zdrowia zwierząt (1,517 ppm u kostrzewy trzcinowej i 1,058 ppm dla życicy trwałej) (Żurek i in. 2010b). Takie zawartości ergowaliny w roślinach traw sugerują, że mogą one prowadzić do wystąpienia objawów chorobowych u bydła. Zostało to niedawno potwierdzone w pracy Marczuk i in. (2019), w której opisano przypadki zatrucia ergowaliną w stadzie krów mlecznych, głównie rasy holsztyńsko-fryzyskiej. U krów obserwowano zmiany w kształcie ogona oraz jego wykrzywienie na bok, ponadto pojawiał się ropny naciek zapalny, dochodziło do martwicy tkanek, a następnie do samoistnego odpadnięcia ogona. Równocześnie u niektórych krów obserwowano zmiany w oczach w postaci: wytrzeszczu gałek ocznych, ropnego zapalenia spojówek oraz całkowitej ślepoty spowodowanej zmętnieniem soczewki. W stadzie nie obserwowano zaburzeń w rozrodzie, ale w okresie zachorowania doszło do obniżenia dziennej wydajności mlecznej i obniżenia zawartości białka w mleku.

Te obserwacje powinny skłonić zarówno naukowców, jak i hodowców bydła do intensyfikacji działań mających na celu ustalenie, czy endofity traw oraz wytwarzane przez nie szkodliwe alkaloidy mogą być przyczyną zachorowań zwierząt oraz obniżenia ich wydajności w naszym kraju.

### Podsumowanie

Symbioza traw z grzybami endofitycznymi jest zjawiskiem dwojakiej natury. Z jednej strony oferuje korzyści w postaci większej odporności roślin na stresy środowiskowe i biotyczne, co

zwiększa efektywność produkcji paszowej. Z drugiej strony, produkcja toksyn przez grzyby stanowi poważne zagrożenie dla zdrowia zwierząt, ograniczając bezpieczeństwo i wartość użytkową traw. Ponadto zmiany klimatyczne, w tym częściej występujące okresy suszy, mogą sprzyjać wzrostowi liczby roślin zasiedlonych przez grzyby endofityczne na pastwiskach, co zwiększa ryzyko wystąpienia chorób zwierząt spowodowanych spożyciem alkaloidów. Nawet niskie stężenia ergowaliny w paszy mogą być potencjalną przyczyną strat ekonomicznych w hodowli zwierząt gospodarskich. Dlatego istotne jest monitorowanie zawartości tego alkaloidu w paszach oraz podejmowanie działań mających na celu ograniczenie ekspozycji zwierząt na toksyny endofityczne. Przykładowe strategie powinny obejmować:

- wybór gatunków traw pozbawionych toksycznych endofitów;

- stosowanie odpowiednio zbilansowanej diety, która łagodzi efekty toksyn;
- monitorowanie warunków środowiskowych, które mogą nasilać toksyczność alkaloidów, zwłaszcza ergowaliny.

Podsumowując, toksyczność alkaloidów wytwarzanych przez grzyby endofityczne stanowi istotne wyzwanie w hodowli zwierząt, wymagające zarówno zrozumienia mechanizmów ich działania, jak i identyfikacji czynników środowiskowych wpływających na ich toksyczność. Skuteczne zarządzanie użytkami zielonymi i paszami może ograniczyć ryzyko negatywnych skutków, poprawiając wyniki produkcyjne i dobrostan zwierząt. Dodatkowo, wprowadzanie do roślin endofitów pozbawionych zdolności do syntezy szkodliwych alkaloidów może zwiększyć ich odporność na stresi biotyczne i abiotyczne, co pozwoli na ich wykorzystanie zarówno w uprawach trawnikowych, jak i pastewnych.

## Literatura

- Aldrich C.G., Paterson J.A., Tate J.L., Kerley M.S. 1993. The effects of endophyte infected tall fescue consumption on diet utilization and thermal regulation in cattle. *J. Anim. Sci.* **71**: 164–170.
- Ambrose K.V., Belanger F.C. 2012. SOLiD-SAGE of endophyte-infected red fescue reveals numerous effects on host transcriptome and an abundance of highly expressed fungal secreted proteins. *PLoS ONE* **7**, e53214
- Ball O.J.P., Prestidge R.A., Sprosen J.M. 1995. Interrelationships between *Acremonium lolii*, peramine, and lolitrem B in perennial ryegrass. *Applied and Environmental Microbiology* **61**(4): 1527 – 1533.
- Burczyk P., Gamrat R., Gałczyńska M., Saran E. 2018. Rola trwałych użytków zielonych w zapewnieniu stanu równowagi ekologicznej środowiska przyrodniczego. *Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie*, **T. 18**, **Z. 3**(63): 21-37.
- Čagaš B., Hofbauer J. 1991. *Acremonium coenophialum* Morgan-Jones et W. Gams a obsah alkaloidu u košťavy rákosovile, *Genet. a Šlecht.* **27** (2-3): 205 — 212.
- Cheplick G.P. 2017. Persistence of endophytic fungi in cultivars of *Lolium perenne* grown from seeds stored for 22 years. *American Journal of Botany* **104**(4): 627-631.
- Cibils-Stewart X., Putra R., Islam T., Fanna D.J., Wuhler R., Mace W.J., Hartley S.E., Popay A.J., Johnson S.N. 2023. Silicon and *Epichloë*-endophyte defences in a model temperate grass diminish feeding efficiency and immunity of an insect folivore. *Functional Ecology* **37**: 3177-3192.
- Clarke B.B., White J.F., Hurley R.H., Torres M.S., Sun S., Huff D.R. 2006. Endophyte-mediated suppression of dollar spot disease in fine fescues. *Plant Dis.* **90**: 994–998
- Clay K. 1988. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology* **69**, 10-016.
- Clay K. 1990. Fungal endophytes of grasses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **21**: 275-297.
- Cornell C.N., Lueker J.V., Garner G.B., Ellis J.L. 1990. Establishing ergovaline levels for fescue toxicosis, with and without endoparasites, under controlled climatic conditions. In: Joost R.E., Quisenberry S.E. (Eds.). *Proceedings of the International Acremonium/Grass Interactions*. Louisiana Agricultural Experiment Station, Baton Rouge: 75-79.
- De Battista J., Altier N., Galdames D.R., Dall'Agnol M. 1997. Significance of endophyte toxicosis and current practices in dealing with the problem in South America. In *Neotyphodium/Grass Interactions*; Bacon, C.W., Hill, N.S., Eds.; Springer US: Boston, MA, USA, pp. 383–388.
- De Battista J.P., Bouton J.H., Bacon C.W., Siegel M.R. 1990. Rhizome and herbage production of endophyte-removed tall fescue clones and populations. *Agron. J.* **82**: 651–654.
- Deng Y., Yu X., Yin J., Chen L., Zhao N., Gao Y., Ren A. 2024. *Epichloë* endophyte enhanced insect resistance of host grass *Leymus chinensis* by affecting volatile organic compound emissions. *J. Chem. Ecol.* **50**: 1067-1076. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10886-023-01459-6>.
- Elmi A.A., West C.P. 1995. Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment and drought recovery of tall fescue. *New Phytol.* **131**: 61–67.
- Fletcher L. R., Lane G. A., Baird D. B., Davies E. 2000. Seasonal variations of alkaloids concentrations in two perennial ryegrass-endophyte associations. *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium*. 535- 542.
- Goliński P., Golińska B. 2020. Analiza stanu nasiennictwa wybranych gatunków traw I bobowatych drobnonasiennych w Polsce na tle rynku europejskiego. *Biul. IHAR* **Nr 289**: 21-29.
- Górznińska K., Ryszka P., Anielska T., Turnau K., Lembicz M. 2017. Effect of *Epichloë typhina* fungal endophyte on the diversity and incidence of other fungi in *Puccinellia distans* wild grass seeds. *Flora* **228**: 60 – 64.
- Gundel P.E., Sun P., Charlton N.D., Young C.A., Miller T.E.X. Rudgers J.A. 2020. Simulated folivory increases vertical transmission of fungal endophytes that deter herbivores and alter tolerance to herbivory in *Poa autumnalis*. *Annals of Botany* **125**: 981–991, DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa021>.
- Hopkins A. A., Alison M. W. 2006. Stand persistence and animal performance of tall fescue endophyte combinations in South Central USA. *Agronomy Journal*, **98**: 1221-1226.



- Hou W., Wang J., Christensen M.J., Liu J., Zhang Y., Liu Y., Cheng C. 2021. Metabolomics insights into the mechanism by which *Epichloë gansuensis* endophyte increased *Achnatherum inebrians* tolerance to low nitrogen stress. *Plant Soil* 463: 487–508.
- Hume D. E., Barker D. J. 2005. Growth and management of endophytic grasses in pastoral agricultures. *Neotyphodium* in cool-season grasses. Blackwell Publ. 201–223.
- Idbella M., Zotti M., Cesarano G., Fechtali T., Mazzoleni S., Bonanomi G. 2019. Fungal endophytes affect plant response to leaf litter with contrasting chemical traits. *Community. Ecology* 20: 205–213. DOI: <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.2.10>.
- Jayasinghe C., Jacobs J., Thomson A., Smith K. 2023. Evaluation of the relationship between cultivar, endophyte and environment on the expression of persistence in perennial ryegrass populations using high-throughput phenotyping. *Agronomy* 13, 2292, DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13092292>.
- Koczwara K., Pańska D., Lisiecki K., Juda M. 2015. Możliwość wykorzystania endofitów w biologicznej ochronie roślin. *Journal of Education, Health and Sport* 5(6):333–340.
- Lee K., Missaoui A., Mahmud K., Presley H., Lonnee M. 2021. Interaction between grasses and *Epichloë* endophytes and its significance to biotic and abiotic stress tolerance and the rhizosphere. *Microorganisms* 9, 2186. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112186>.
- Leuchtman A. 1992. Systematics, distribution and host specificity of grass endophytes. *Natural Toxins* 1: 150 - 162.
- Leuchtman A., Bacon C.W., Schardl C.L., White J.F., Jr. 2014. Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycologia* 106(2): 202–215, DOI: <https://doi.org/10.3852/106.2.202>.
- Li F., Deng J., Nzabanita C., Duan T.Y. 2019. Growth and physiological responses of perennial ryegrass to an AMF and an *Epichloë* endophyte under different soil water contents. *Symbiosis* 79:151–161. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00633-3>.
- Li F., Duan T., Li Y. 2011. Effect of fungal endophytes against rust disease of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) on growth and physiological indices. *Acta Prataculturae Sin.* 20: 150–156.
- Li F., Guo Y.E., Christensen M.J., Gao P., Li Y.Z., Duan T.Y. 2018. An arbuscular mycorrhizal fungus and *Epichloë festucae* var. *lolii* reduce *Bipolaris sorokiniana* disease incidence and improve perennial ryegrass growth. *Mycorrhiza* 28:159–169. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0813-9>.
- Liu Y., Hou W., Jin J., Christensen M.J., Gu L., Cheng C., Wang J. 2021. *Epichloë gansuensis* increases the tolerance of *Achnatherum inebrians* to low-P stress by modulating amino acids metabolism and phosphorus utilization efficiency. *J. Fungi* 7: 390.
- Lyons P.C., Plattner R.D., Bacon C.W. 1986. Occurrence of peptide and clavinet ergot alkaloids in tall fescue grass. *Science* 232: 487 - 489.
- Ma M., Christensen M.J., Nan Z. 2015. Effects of the endophyte *Epichloë festucae* var. *lolii* of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) on indicators of oxidative stress from pathogenic fungi during seed germination and seedling growth. *Eur. J. Plant Pathol.* 141: 571–583
- Malinowski D. P., Belesky D. P. 2000. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Sci.* 40: 923 - 940.
- Marczuk J., Ziętek J., Michalak K., Winiarczyk S., Lutnicki K., Brodzki P., Adaszek Ł. 2019. Zatrucie ergowaliną w stadzie krów mlecznych-opis przypadku. *Med. Weter.* 75 (10): 635–639.
- McGrail R.K., Carlisle A.E., Nelson J.A., Dinkins R.D., McCulley R.L. 2024. Tall fescue and endophyte genetics influence vertical transmission and seed characteristics under climate change scenarios. *Phytobiomes Journal* 8:272–281, DOI: <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-09-23-0102-R>.
- Meister B., Krauss J., Härrä S.A., Schneider M.V., Müller, C.B. 2006. Fungal endosymbionts affect aphid population size by reduction of adult life span and fecundity. *Basic Appl Ecol* 7(3): 244–252.
- Mikołajczak J., Podkówka L., Podkówka Z., Staszak E. 2005. Effects of endophyte infection of grasses on the chemical composition, quality and stability of silage. *Folia biologica*, vol. 53: 67–72.
- Miyazaki S., Ishizaki I., Ishizaka M., Kanbara T., Ishiguro-Takeda Y. 2004. Lolitrem B residue in fat tissues of cattle consuming endophyte-infected perennial ryegrass straw. *J Vet Diagn Invest* 16:340–342.
- Morales-Vargas A.T., López-Ramírez V., Álvarez-Mejía C., Vázquez-Martínez J. 2024. Endophytic fungi for crops adaptation to abiotic stresses. *Microorganisms* 12, 1357, DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms12071357>.
- Nataraja K.N., Dhanyalakshmi K.H., Govind G., Oelmüller R. 2022. Activation of drought tolerant traits in crops: endophytes as elicitors. *Plant Signaling & Behavior* 17 (1), e2120300, DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2120300>.
- Nombamba A., Fadji A.E., Babalola O.O. 2024. Exploring the role of endophytic fungi in the amelioration of drought stress in plants. *Plant Protection Science* 60(3): 213–228. DOI: <https://doi.org/10.17221/25/2024-PPS>.
- Oliveira J. A., González E., Alonso P. C., Costal L. 2004. Effects of endophyte infection on dry matter yield, persistence and nutritive value of perennial ryegrass in Galicia (north-west Spain). *Span. J. Agric. Res.* 4, 558–63.
- Pańska D. 2010. Grzyby endofityczne traw – znaczenie i możliwości wykorzystania w ochronie roślin. *Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin* 50(2): 878–882.
- Pańska D. 2011. *Neotyphodium/Epichloë* endophytes of perennial ryegrass, meadow fescue and red fescue cultivars cultivated in Poland. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus* 20 (2): 115–131.
- Pańska D., Łukanowski A. 2000. Occurrence of *Acremonium lolii* in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivated in the Kujawy and Pomerania region of Poland. *Proc. of the 4<sup>th</sup> International Neotyphodium/Grass Interactions Symposium*, Soest, Germany: 419 - 421.
- Pańska D., Podkówka L., Lamparski R. 2004. Preliminary observations on the resistance of meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) infected by *Neotyphodium uncinatum* to diseases and pests and native value. In: *Proc. of the 5<sup>th</sup> International Symposium on Neotyphodium/Grass Interactions*. Kallenbach R et al. (eds.). Fayetteville, AR USA, May 23–26, 2004, 401:88 - 90.
- Pańska D., Sadowski C. 2002. Occurrence of fungal endophytes in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars in Poland. In: *Multi-functional grasslands quality forages, animal products and landscapes*. Durand J.L. et al., (eds.). Grassland science in Europe. Vol. 7: 540 - 541.
- Pańska D., Żurek G. 2005. Występowanie grzybów endofitycznych w trawach gazonowych a ich podatność na stres suszy. *Łąkarstwo w Polsce*, 8, 45 - 54.
- Petroni O. 1986. Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues. In *Microbiology of Phyllosphere*. Cambridge. Cambridge University Press: 175–187.
- Poole R.K., Poole D.H. 2019. Impact of ergot alkaloids on female reproduction in domestic livestock species. *Toxins* 11, 364, DOI: <https://doi.org/10.3390/toxins11060364>.

- Reed K. 2002. The significance of the ryegrass endophyte, *Neotyphodium lolii*, in Victorian pasture. [www.animalwelfare.org.au/comm/download/abs02.html](http://www.animalwelfare.org.au/comm/download/abs02.html).
- Rétif F., Kunz C., Calabro K., Duval C., Prado S., Baily C., Baudouin E. 2023. Seed fungal endophytes as biostimulants and biocontrol agents to improve seed performance. *Front. Plant Sci.* 14:1260292. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1260292>.
- Rho H., Van Epps V., Wegley N., Doty S.L., Kim S. H. 2018. Salicaceae endophytes modulate stomatal behavior and increase water use efficiency in rice. *Front. Plant Sci.* 9:188. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00188>
- Salminen S. O., Richmond D. S., Grewal S. K., Grewal P. S. 2005. Influence of temperature on alkaloid levels and fall armyworm performance in endophytic tall fescue and perennial ryegrass. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 417-426.
- Schardl C.L. 1996. *Epichloë* species, fungal symbionts of grasses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 34: 109-130.
- Sęk O., Stawrakakis K. 2023. Toksyczny buffet roślinożerców. *Kosmos Problemy Nauk Biologicznych* 72(3): 379-388.
- Shahzad R., Khan A.L., Bilal S., Asaf S., Lee I.J. 2018. What is there in seeds? Vertically transmitted endophytic resources for sustainable improvement in plant growth. *Front. Plant Sci.* 9: 24. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00024>.
- Soto-Barajas M. C., Zabalgogezcoa I., Gómez-Fuertes J., González-Blanco V., Vazquez de Aldana B. R. 2016. *Epichloë* endophytes affect the nutrient and fiber content of *Lolium perenne* regardless of plant genotype. *Plant Soil* 405, 265–77.
- Stach A.J. 2016. Grzyby endofityczne traw – nasi wrogowie czy sprzymierzeńcy? *Kosmos, Problemy Nauk Biologicznych*, T. 65, Nr 2(311): 257-266.
- Tian Z., Wang R., Ambrose K.V., Clarke B.B., Belanger F.C. 2017. The *Epichloë festucae* antifungal protein has activity against the plant pathogen *Sclerotinia homeocarpa*, the causal agent of dollar spot disease. *Scientific Reports* 7: 5643, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06068-4>.
- Vázquez de Aldana B. R., García Ciudad A., Zabalgogezcoa I., García Criado B. 2001. Ergovaline levels in cultivars of *Festuca arundinacea*. *Animal Feed Science and Technology*. 93: 169 - 176.
- Verma A., Shameem N., Jatav H.S., Sathyanarayana E., Parray J.A., Poczai P., Sayyed R.Z. 2022. Fungal endophytes to combat biotic and abiotic stresses for climate-smart and sustainable agriculture. *Front. Plant Sci.* 13:953836, DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.953836>.
- Wang J., Nan Z., Christensen M.J., Zhang X., Tian P., Zhang Z., Niu X., Gao P., Chen T., Ma L. 2018. Effect of *Epichloë gansuensis* endophyte on the nitrogen metabolism, nitrogen use efficiency, and stoichiometry of *Achnatherum inebrians* under nitrogen limitation. *J. Agric. Food Chem.* 66: 4022–4031.
- Wiewióra B. 2011. Grzyby endofityczne z rodzaju *Neotyphodium* występujące w trawach wieloletnich w Polsce oraz ich znaczenie dla upraw pastewnych i trawnikowych. *Monografie i Rozprawy Naukowe IHAR-PIB Nr 38*: 1-115.
- Wiewióra B., Prończuk M., Ostrowska A., Żurek G. 2008. Endophyte occurrence in breeding strains of meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) cv. 'PASJA'. *Phytopatologia Polonica* 46: 5 – 11.
- Wiewióra B., Żurek G., Pańka D. 2015. Is the vertical transmission of *Neotyphodium lolii* in perennial ryegrass the only possible way to the spread of endophytes? *Plos One* 10(2): e 0117231. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117231>.
- Wiewióra B., Żurek G., Żurek M. 2010. Ocena zasiedlenia przez grzyby endofityczne nasion wybranych mieszanek traw pastewnych dostępnych na rynku krajowym. *Biuletyn IHAR* 256: 183-191.
- Wu L., Ren A., Jing Y., Zhou Y., Wang X., Qin J., Gao Y. 2016. Endophytic benefit for a competitive host is neutralized by increasing ratios of infected plants. *Acta Oecologica* V. 70: 112-120.
- Xu W., Li M., Lin W., Nan Z., Tian P. 2021. Effects of *Epichloë sinensis* endophyte and host ecotype on physiology of *Festuca sinensis* under different soil moisture conditions. *Plants* 10: 1649.
- Zabalgogezcoa I., Bony S. 2005. *Neotyphodium* research and application in Europe. *Neotyphodium in cool-season grasses*. Blackwell Publ. 27-33.
- Zabalgogezcoa I., Garcia Ciudad A., Vázquez de Aldana B. R., Garcia Criado B. 2006. Effects of the infection by the fungal endophyte *festucae* in the growth and nutrient content of *Festuca rubra*. *Eur. J. Agron.* 24, 374–84.
- Zabalgogezcoa I., Vazquez de Aldana B. R., Ciudad G., Criado G. 2003. Fungal endophytes in grasses from semi-arid permanent grasslands of western Spain. *Grass and forage science* 58: 94-97.
- Zhang S., Xu B., Gan Y. 2019. Seed treatment with *Trichoderma longibrachiatum* T6 promotes wheat seedling growth under NaCl stress through activating the enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense systems. *J. Mol. Sci.*, 20, 3729; DOI: <https://doi.org/10.3390/jms20153729>
- Zhao Z., Ju Y., Kou M., Tian M., Christensen M.J., Zhang X., Nan Z. 2022. Cuticular wax modification by *Epichloë* endophyte in *Achnatherum inebrians* under different soil moisture availability. *J Fungi*8(7): 725, DOI: <https://doi.org/10.3390/jof8070725>.
- Żurek G., Wiewióra B., Rybka K., Prokopiuk K. 2021. Different response of perennial ryegrass - *Epichloë* endophyte symbiota to the elevated concentration of heavy metals in soil. *J. Appl. Genet.*: 1–13
- Żurek G., Wiewióra B., Żurek M., Łyszczarz R. 2017. Environmental effect on *Epichloë* endophyte occurrence and ergovaline concentration in wild populations of forage grasses in Poland. *Plant and Soil* 410:383–399, DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3028-5>.
- Żurek M., Ochodzki P., Wiewióra B. 2010b. Ocena zawartości ergowaliny w trawach runi wybranych trwałych użytków zielonych na terenie województwa mazowieckiego. *Biuletyn IHAR* 257/258: 39-47.
- Żurek M., Wiewióra B., Żurek G. 2010a. Występowanie grzybów endofitycznych na trwałych użytkach zielonych województwa mazowieckiego. *Biul. IHAR* 256: 171- 18.