

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 95 (1985)
Heft: 2

Artikel: Wirtsspezifität endophytischer Pilze bei einheimischen Ericaceae
Autor: Petrini, O.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-66513>

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: 13.02.2026

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

Wirtsspezifität endophytischer Pilze bei einheimischen Ericaceae

O. Petrini

Bodenacherstr. 86, CH-8121 Benglen (Zürich)

Manuskript angenommen am 12. Aug. 1985

Abstract

Petrini, O. 1985. Host specificity of endophytic fungi of some European Ericaceae. *Bot. Helv.* 95: 213–238.

Endophytic fungi were isolated from the leaves of seven species of Ericaceae. A comparison of the fungal populations isolated from each host plant revealed the following patterns:

The composition of the endophytic fungal communities and the overall colonization rates are strongly related to the sites and the host plants. The density of colonization by endophytic fungi for a given host is site specific. The morphology of the leaves appears to be correlated with the overall rate of colonization for each host.

When similarity coefficients among the host species sampled are computed on the basis of their endophytic fungal populations, the resultant clustering appears to be correlated with the ecological preferences of each host rather than with their degree of taxonomic affinity.

Many endophytes are most frequently observed on a given ericaceous host, but, to a lesser extent, they can be isolated from other taxonomically closely related hosts within the same family. Host specificity by endophytes is evident only at the family level.

Einleitung

Die meisten Endophyten sollen nach Carroll & Carroll (1978) wirtsspezifisch sein. Neben einigen kosmopolitischen Arten treten Pilze auf, welche nur nahe verwandte Taxa von Pflanzen zu befallen vermögen. Carroll & Carroll (1978) schlugen deshalb vor, die Wirtsspezifität der Endophyten als taxonomischen Differentialcharakter in der Pflanzentaxonomie anzuwenden und bestätigten teilweise ihre Theorie am Beispiel einiger Koniferen von Nordamerika. Petrini & Müller (1979) konnten ebenfalls elf Pilzarten als spezifisch für *Juniperus communis* L. angeben; später kamen auch Luginbühl & Müller (1980), Petrini & Carroll (1981) und Oberholzer (1982) zum Schluß, daß die Wirtsspezifität einiger endophytischer Pilzarten sehr ausgeprägt ist. In diesen Arbeiten war jedoch entweder die Anzahl untersuchter Stichproben sehr klein (und deshalb nur schwer statistisch auszuwerten), oder es wurden die Endophyten nur entfernt verwandter Pflanzenarten verglichen.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den Endophyten aus verschiedenen einheimischen Ericaceen-Arten. Großes Gewicht wurde der Wirtsspezifität der isolierten Pilze zugemessen. Die Möglichkeit, Endophyten als Mittel für die Beurteilung der taxonomischen Verwandtschaft der Pflanzenarten einzusetzen, wird eingehend diskutiert.

1. Material und Methoden

1.1. Untersuchte Ericoide Wirtspflanzen, Standorte, Provenienzen

Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Erica carnea* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Rhododendron ferrugineum* L., *Vaccinium myrtillus* L. und *Vaccinium vitis-idaea* L., sind in den Alpen häufig und leicht zu finden und wurden für diese Untersuchung gewählt. *A. uva-ursi* bewohnt lichte Föhrenwälder und Zergstrauchgesellschaften von rund 1000 m bis 2500 m ü. M. und kommt sowohl auf basischen Geröllhalden als auch in schwach sauren Weiden vor (Hess et al. 1977; Widler & Müller 1984). *C. vulgaris* wächst vor allem in Mooren, Wäldern und Zergstrauchbeständen vom Flachland (500 m) bis 2500 m ü. M. auf magerem, kalkarmem Boden (Hess et al. 1977). *E. carnea* ist eine kalkliebende Pflanze in lichten Wäldern und Zergstrauchbeständen zwischen 800 und 2400 m ü. M. (Oberholzer 1982), während *L. procumbens* meistens auf felsigen, kalkarmen Böden zwischen 1800 und 2800 m ü. M. zu finden ist (Hess et al. 1977). *Rh. ferrugineum* bevorzugt kalkarme Böden und gedeiht in Alpenweiden, lichten Wäldern und Zergstrauchgebüschen zwischen 1500 und 2400 m ü. M. Mit ihm vergesellschaftet kommt manchmal *V. vitis-idaea* vor; diese Art bewohnt humusreiche, kalkarme Böden und ist zwischen 1000 und 2500 m ü. M. anzutreffen. *V. myrtillus* besiedelt humusreiche, kalkarme Böden in Wäldern und Zergstrauchbeständen von Flachland bis 2500 m ü. M. (Hess et al. 1977).

Der größte Anteil der Ericaceae-Proben kommt aus der Schweiz; außerdem werden in dieser Arbeit 4 Proben von *A. uva-ursi* aus Oregon, USA (Petrini et al. 1982), sechs Proben von *C. vulgaris* und eine Probe von *V. vitis-idaea* aus England (Petrini 1984a) berücksichtigt.

Je 10–20 Pflanzen von *A. uva-ursi*, *C. vulgaris*, *E. carnea*, *L. procumbens*, *V. myrtillus* und *V. vitis-idaea* wurden an 20 Standorten, *Rh. ferrugineum* nur an sieben Standorten gesammelt. Wo mehr als eine der zu untersuchenden Ericaceae anzutreffen war, wurden jeweils Proben aller vorhandenen Arten mitgenommen. Insgesamt sind für diese Arbeit rund 100 Standorte abgesucht worden.

Die gesammelten Proben wurden bei 3 °C aufbewahrt und innerhalb 24 Stunden verarbeitet.

1.2. Isolierung der Endophyten und deren Bestimmung

50 gesund aussehende Blätter wurden für jede Probe aus einer großen Menge statistisch zufällig entnommen und auf Befall durch Endophyten untersucht. Die Sterilisierung der Oberfläche und die Ausplattierung erfolgten nach den in Tab. 1 beschriebenen Methoden. Das Material wurde nach der von Widler & Müller (1984) bzw. Oberholzer (1982) beschriebenen Methode verarbeitet, mit Ausnahme der Blätter von *C. vulgaris*, welche ihrer Kleinheit wegen unzerschnitten blieben.

Die sterilisierten und geschnittenen Pflanzenstücke wurden auf 2% Malzextraktagar (MA) mit 50 mg/1 Terramycin (Pfizer) angereichert in 90 mm Petri-Schalen gelegt und im Dunkeln bei 17 °C inkubiert.

Tab. 1. Sterilisationszeiten und Konzentrationen des Javellewassers¹ für die in dieser Arbeit untersuchten Pflanzenarten

| Pflanzenart | 1. Waschen in 96% Alkohol | Waschen in Javellewasser (Verdünnung) | 2. Waschen in 96% Alkohol | Literatur |
|---------------------------------|---------------------------------|---|---------------------------------|------------------------|
| <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> | 60" | 3' (1:5) | 30" | Widler & Müller (1984) |
| <i>Calluna vulgaris</i> | 30" | 1' (1:5) | 30" | Petrini (1984 a) |
| <i>Erica carnea</i> | 60" | 3' (1:5) | 30" | Oberholzer (1982) |
| <i>Loiseleuria procumbens</i> | 60" | 2' (1:5) | 30" | |
| <i>Rhododendron ferrugineum</i> | 60" | 3' (1:5) | 30" | |
| <i>Vaccinium</i> spp. | 60" | 3' (1:5) | 30" | |

¹ Käufliches Na-hypochlorit mit ca. 15% aktivem Chlor

Das Wachstum der Pilze aus den Pflanzenteilen wurde etwa acht Wochen lang beobachtet: ausgewachsene Mycelien wurden auf 2% MA-Röhrchen übertragen und im Dunkeln bei 17 °C aufbewahrt.

1.3. Isolierung der Endophyten in Reinkultur und Diskussion der Methode

Bei der in Abschnitt 1.2 beschriebenen Methode wurden die sterilisierten Pflanzenteile anschließend steril in Stücke geschnitten und auf mit Antibiotika angereicherten, festen Nährmedien ausgelegt. Für unsere Untersuchungen haben sich 90 mm Petri-Schalen mit 2% MA und Terramycin sehr gut bewährt. Der Gebrauch selektiver Nährmedien hat immer eine Reduktion des gesamten Artenspektrums zur Folge und kann nur für gezielte Versuche empfohlen werden. Die Anwendung mehrerer Nährmedien würde sicher die in unseren Untersuchungen erfaßten Artenspektren ergänzen, bringt aber einen großen Arbeitsaufwand mit sich. Die Beobachtung des Wachstums von Pilzen aus den Pflanzenteilen dauerte in der Regel 5–8 Wochen; nach dieser Zeit waren praktisch sämtliche Endophyten, welche laufend auf MA-Röhrchen übertragen und weiter inkubiert wurden, aus den Stücken herausgewachsen.

1.4. Induktion der Fruktifikation und Bestimmung der Endophyten

Ein Großteil der isolierten Pilze fruktifizierte bereits auf MA; traten jedoch innerhalb von 2–3 Monaten keine Fruktifikationen ein, dann ließen sich weitere sterile Stämme zum Fruktifizieren zwingen, indem sie dem Einfluß von UV-Licht (370 nm) ausgesetzt wurden. Außerdem sporulierten manchmal Stämme, welche auf sterilisierte Wirtspflanzenstücke abgeimpft wurden (Crivelli 1983). Der Anteil der Isolate, die trotz aller Bemühungen steril blieben, schwankte je nach Art der Wirtspflanze sehr stark; er war bei Ericaceen immer hoch (bis zu 50%).

1.5. Statistische Auswertungen

Zwei Parameter charakterisieren den Befallsgrad einer Pflanze durch endophytische Pilze.

1. Die Häufigkeit des Befalles durch Endophyten kann je nach Pflanzenart und Standort variieren.
2. Die Anzahl vorkommender Pilzarten und ihre spezifische Häufigkeit trägt zur weiteren Unterscheidung taxonomischer Einheiten bei.

Der Befall durch Endophyten lässt sich anhand von zwei Größen angeben.

Die *relative Häufigkeit* (rH) ist ein Maß für das Auftreten von pilzlichen Infekten im Gewebe und wird folgendermaßen definiert (Petrini & Müller 1979):

$$rH = \frac{n_b}{n_u} = \frac{\text{Anzahl befallener Blätter}}{\text{Anzahl untersuchter Blätter}}$$

Die *Dichte der Besiedlung* (rD) wird festgestellt durch

$$rD = \frac{m_b}{m_u} = \frac{m_b}{(x_i \cdot n_u)} = \frac{\text{Anzahl befallener Stücke}}{\text{Anzahl untersuchter Stücke}}$$

wobei x_i die Anzahl Stücke ist, in welche jeder Pflanzenteil (hier Blätter) geschnitten wird.

Nur im Falle von *C. vulgaris* ist $rH = rD$, da jedes Blatt ganz blieb. Für jedes andere Objekt gilt $rH \neq rD$, und das Verhältnis rH/rD kann als weitere Größe zur Unterscheidung von Pflanzenarten herangezogen werden.

Bei der statistischen Analyse ist es schwierig, die geeignetsten mathematischen Größen zu wählen: rH wird Ergebnisse liefern, welche die Dichte der Besiedlung durch einen bestimmten Pilz nicht befriedigend berücksichtigt; dagegen wird die relative Dichte rD die Ausbreitung eines Mycels im Gewebe zu stark bewerten. Das Verhältnis rH/rD kann das Besiedlungsverhalten aller auf einem Wirt gefundenen Pilzarten befriedigend charakterisieren, ist aber für die Analyse einer Pilzgesellschaft irreführend, weil die Häufigkeit des Auftretens einer Pilzart dadurch nicht mehr voll zum Ausdruck kommt und die gegenseitigen Verhältnisse unter verschiedenen Pilzarten nicht berücksichtigt werden.

Die Anwendung der absoluten Häufigkeit ist ebenfalls mit Tücken verbunden; sie darf nur bei gleich großen Stichproben gebraucht werden: die durch zufällige Kontaminationen häufigen Ausfälle erlauben somit kaum ihren Gebrauch. Für die Analyse der Pilzgesellschaften scheint es deshalb sinnvoll, so zu gewichten, daß gleichzeitig die Häufigkeit des Auftretens und die Dichte der Besiedlung durch einen Pilz erfaßt wird: die Gewichtung muß für die isolierten Pilzarten auf jeden Fall gleich anwendbar sein. Damit können die Pilze gleichmäßig bewertet werden, und die Aussagekraft der Analyse wird erhöht. Nachteilig wirken sich die Übersetzung des Zahlenmaterials in nicht-normalverteilte Größen (was die Anzahl anwendbarer statistischer Verfahren stark einschränkt) und die willkürliche Auswahl der Gewichtung aus (die von Fall zu Fall neu festzulegen ist und deshalb oft nur beschränkte Vergleiche unter nicht gleichzeitig oder vom selben Autor durchgeföhrten Arbeiten zuläßt). Beide Nachteile haben sich während dieser Untersuchung als unwichtig erwiesen.

In Tab. 2 ist die für einen Teil der hier durchgeföhrten, statistischen Analysen angewandte Gewichtung angegeben.

Die statistischen Auswertungen in dieser Arbeit erfolgten mit den Programmpaketen BMDP 81 (Cluster Analysis of Cases, BMDP 81.2 M) und SPAD (Korrespondenzanalyse, Benzecri 1973) auf einem CDC-Computer (Rechenzentrum der ETH). Die Regressionsgeraden wurden mit einem Texas-Tischrechner TI-59 berechnet.

Tab. 2. Tabelle für die Gewichtung der auftretenden Pilzarten. Weitere Einzelheiten im Text, Abschnitt 1.5

| Blätter | Stämme | 0 | 1– 20 | 21– 40 | 41– 60 | 61– 80 | 81–100 | 101–120 | 121–140 | 141–160 | 161–180 | 181–200 | 201–220 | 221–240 | 241–260 |
|---------|--------|----|-------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 1– 4 | | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| 5– 8 | | 2 | 3 | | | | | | | | | | | | |
| 9–12 | | 4 | 5 | 6 | | | | | | | | | | | |
| 13–16 | | 7 | 8 | 9 | 10 | | | | | | | | | | |
| 17–20 | | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | | | | | | | | | |
| 21–24 | | | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | | | | | | | | |
| 25–28 | | | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | | | | | | | |
| 29–32 | | | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | | | | | | |
| 33–36 | | | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | | | | | |
| 37–40 | | | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | | | | |
| 41–44 | | | | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | | | |
| 45–48 | | | | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | | |
| 49–52 | | | | 70 | 71 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 | |

2. Ergebnisse und Diskussion

2.1. Beziehung zwischen relativer Befallshäufigkeit (rH) und relativer Besiedlungsdichte (rD)

In Abb. 1 sind die relativen Besiedlungsdichten als Funktion der relativen Befallshäufigkeiten für jeden Wirt dargestellt. Folgende Regressionsgeraden stellen den Zusammenhang zwischen rH und rD dar:

| | | |
|------------------------|---------------------------|----------------|
| <i>A. uva-ursi</i> | $rD_i = 0,91 rH_i - 0,28$ | ($r = 0,92$) |
| <i>C. vulgaris</i> | — | |
| <i>E. carnea</i> | $rD_i = 0,88 rH_i - 0,06$ | ($r = 0,98$) |
| <i>L. procumbens</i> | $rD_i = 1,45 rH_i - 0,08$ | ($r = 0,97$) |
| <i>Rh. ferrugineum</i> | $rD_i = 1,3 rH_i - 0,46$ | ($r = 0,89$) |
| <i>V. myrtillus</i> | $rD_i = 0,49 rH_i - 0,04$ | ($r = 0,91$) |
| <i>V. vitis-idaea</i> | $rD_i = 0,73 rH_i - 0,15$ | ($r = 0,91$) |

Für jede Wirtspflanze ergeben sich zwischen rD und rH hohe Korrelationskoeffizienten; nur für *Rh. ferrugineum* beträgt r lediglich 0,89 (wahrscheinlich zu kleine Anzahl Stichproben). Die Wirtspflanzen sind somit nach diesen Regressionsgeraden charakterisierbar (Abb. 2). *L. procumbens* kann eindeutig von den übrigen Wirten abgetrennt werden; *E. carnea* lässt sich von *A. uva-ursi*, *V. vitis-idaea* und *V. myrtillus* unterscheiden. Die für *Rh. ferrugineum* erhaltenen Daten lassen wegen der geringen Anzahl untersuchter Stichproben keine Aussagen zu.

Die zwei Variablen rH und rD scheinen zusammen den Standortsgegebenheiten eher Rechnung zu tragen: *L. procumbens* kommt vor allem an windgefegten, sonnigen Standorten in subalpinen und alpinen Gebieten vor, welche von den anderen unter-

suchten Ericaceen nur ausnahmsweise besiedelt werden. Sowohl *A. uva-ursi*, *V. vitis-idaea* als auch *V. myrtillus* sind an klimatisch vergleichbaren Standorten anzutreffen: das spiegelt sich auch im Verlauf der Regressionsgeraden wider.

Die Morphologie und möglicherweise die mikroökologischen Bedingungen in und um die Blätter scheinen dazu allein in direktem Zusammenhang mit der Häufigkeit des

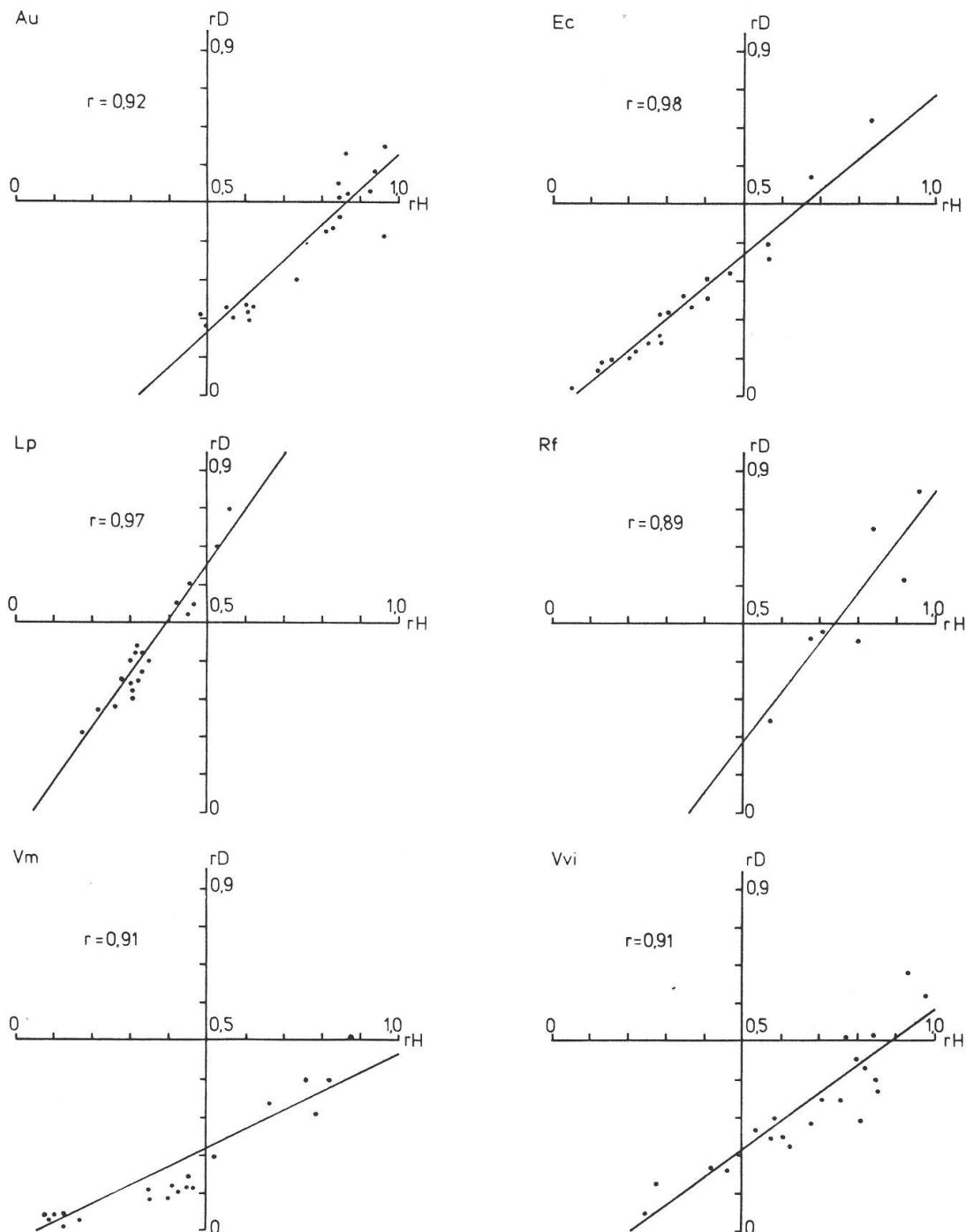


Abb. 1. Regressionsgeraden rD (relative Dichte) vs. rH (relative Befallshäufigkeit) für jede Wirtspflanze. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.1.

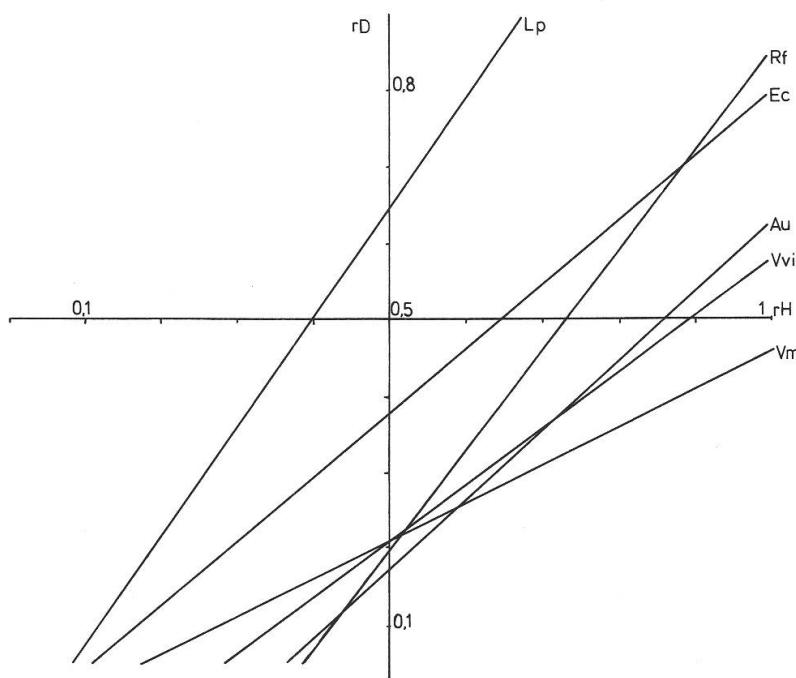


Abb. 2. Regressionsgeraden rD (relative Dichte) vs. rH (relative Befallshäufigkeit) aller untersuchter Wirtspflanzen. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.1.

Befalles rH zu stehen. Die kleinblättrigen *C. vulgaris*, *E. carnea* und *L. procumbens* zeigen große Ähnlichkeiten im Bezug auf den Bau ihrer Blätter und können dementsprechend anhand ihrer Befallshäufigkeiten kaum unterschieden werden. Die saisonalen Schwankungen in den Befallshäufigkeiten der annuellen Blätter von *V. myrtillus* lassen keine Interpretation für diese Pflanze zu. Schließlich bilden *A. uva-ursi*, *Rh. ferrugineum* und *V. vitis-idaea* entsprechend der eher großen Blätter wegen eine zweite Gruppe.

2.2. Charakterisierung der Wirtspflanzen nach den isolierten Endophyten

2.2.1. Isolierte Pilzarten

Die Anzahl der aus jeder untersuchten Ericacee isolierten Pilzarten ist in Tab. 3 angegeben. In den Tabellen 4–10 sind nur die Pilzarten aufgeführt worden, welche auch in der statistischen Analyse berücksichtigt wurden. Die Häufigkeit des Auftretens jeder Pilzart an einem Standort ist nach Tab. 2 gewichtet.

Die verhältnismäßig hohe Zahl der auf *A. uva-ursi* gefundenen Pilzarten (Tab. 3) bestätigt die Befunde von Widler & Müller (1984). *V. vitis-idaea* dürfte ebenfalls eine große Anzahl Endophyten beherbergen, wobei *E. carnea* im Vergleich ein armes Spektrum an endophytischen Arten aufweist (Tab. 3).

Unter den selten isolierten und deshalb in den Tabellen 4–10 nicht aufgeführten Arten sind die auf Ericaceae spezialisierten *Physalospora*-Arten zu erwähnen (Remler 1979). Auch das sporadische Auftreten von *Pseudophaeidium ledi* auf *A. uva-ursi*, *V. myrtillus* und *V. vitis-idaea* ist bemerkenswert.

Tab. 3. Anzahl der aus den untersuchten Ericaceae isolierten Pilzarten, nach taxonomischer Zugehörigkeit angeordnet. A: Ascomycotina; B: Basidiomycotina; DC: Deuteromycotina, Coelomycetes; DH: Deuteromycotina, Hyphomycetes

| | B | A | DC | DH | Summe |
|--|---|----|----|----|-------|
| <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> * | | 19 | 27 | 21 | 67* |
| <i>Calluna vulgaris</i> | | 6 | 22 | 23 | 51 |
| <i>Erica carnea</i> * | | 4 | 16 | 14 | 34* |
| <i>Loiseleuria procumbens</i> | | 10 | 20 | 14 | 44 |
| <i>Rhododendron ferrugineum</i> ¹ | | 5 | 17 | 8 | 30 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 2 | 12 | 22 | 29 | 65 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | | 12 | 37 | 22 | 71 |

¹ Nur 7 Proben untersucht

* Die fast dreifache Anzahl der von Widler & Müller (1984) nachgewiesenen Endophytenarten für *Arctostaphylos uva-ursi* beruht auf der Berücksichtigung der Stengel- und Wurzelpilze, auf der gezielten Anwendung der Methoden zur Induktion der Fruktifikationen auch auf seltenen Isolaten und möglicherweise auch auf standortsgebundenen Bedingungen. Die gleiche Überlegung gilt für *Erica carnea*: für diese Pflanzenart konnte Oberholzer (1982) fast 150 Endophytenarten isolieren.

Tab. 4. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Arctostaphylos uva-ursi*

Tab. 5. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Calluna vulgaris*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Pilzarten | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anthostomella toicum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cocomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | 2 | 1 | 7 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LOPR (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| VAMY (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

An. = Anamorph

Tab. 6. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Erica carnea*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | |
|-----------------------------------|---|---|---|---|----|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| Pilzarten | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anthostomella toicum</i> | | | | | | | | | | 4 | 1 | 1 | | | | | | | | 2 | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cocomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | 7 | 1 | | | 12 | 4 | 2 | 7 | | 1 | 71 | 1 | 12 | 1 | 4 | | 2 | 35 | 2 | 52 | 1 |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LOPR (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| VAMY (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

An. = Anamorph

Tab. 7. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Loiseleuria procumbens*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Pilzarten | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anthostomella tonicum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Coccomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | 1 | | | | | | | 1 | | | 1 | | | | | 1 | |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | 1 | | 1 | | | | | | | | | 1 | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 1 | | | | |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | 2 | 1 | | | | | | | | 1 | | | | | | 1 |
| LOPR (steriles Mycel) | 7 | | | | | | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 4 | 2 | | 1 | | | 2 | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | 1 | | | | | | | 1 | | 1 | 1 | | | | 1 | | | 1 | 1 | 1 |
| VAMY (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | 1 | |

An. = Anamorph

Tab. 8. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Rhododendron ferrugineum*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|-----------------------------------|---|----|---|----|----|----|----|
| Pilzarten | | | | | | | |
| <i>Anthostomella tonicum</i> | | | | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | |
| <i>Coccomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | | | | |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | 17 | 22 | 12 | 23 |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | | | | 18 | | 12 | 17 |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | | | | | | | |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | 1 | | |
| LOPR (steriles Mycel) | | | | | | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | 2 | 29 | 8 | | 5 | 46 | |
| VAMY (steriles Mycel) | | | | | | | |

An. = Anamorph

Tab. 9. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Vaccinium myrtillus*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|-----------------------------------|----|----|----|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Pilzarten | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anthostomella toicum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cocomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LOPR (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| VAMY (steriles Mycel) | 37 | 22 | 12 | | | | | | 1 | | 2 | 1 | | 1 | 23 | | 7 | 4 | | |

An. = Anamorph

Tab. 10. Häufigkeitswerte der für die statistische Analyse berücksichtigten Pilzarten für *Vaccinium vitis-idaea*

| Standort | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Pilzarten | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anthostomella toicum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cocomyces arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coleophoma empetri</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline arctostaphyli</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptocline sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ramularia sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Septoria sp. 2</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Topospora sp.</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LOPR (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM I (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| SSM 2 (steriles Mycel) | 2 | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | 2 | |
| VAMY (steriles Mycel) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

An. = Anamorph

Tab. 11. Für die statistischen Auswertungen (s. Abb. 11), berücksichtigte Pilztaxa. Die Gewichtung erfolgte nach den in Tab. 2 angegebenen Kriterien. Die Abkürzungen (CODE) entsprechen den in Abb. 4–11 angewandten Symbolen. Au: *Arctostaphylos uva-ursi*; Cv: *Calluna vulgaris*; Ec: *Erica carnea*; Lp: *Loiseleuria procumbens*; Rf: *Rhododendron ferrugineum*; Vm: *Vaccinium myrtillus*; Vvi: *Vaccinium vitis-idaea*.

| Pilztaxon | CODE | Au | Cv | Ec | Lp | Rf | Vm | Vvi |
|-----------------------------------|------|----|----|----|----|----|----|-----|
| <i>Anthostomella tonicum</i> | ATOM | | | 1 | | | | |
| <i>Apostrasseria lunata</i> | ALUN | 1 | 1 | | 1 | | | 1 |
| <i>Cocomyces arctistaphyli</i> | COAR | 4 | | | | | | 1 |
| <i>Coleophoma empetri</i> | COEM | 1 | | 1 | 1 | | | 8 |
| <i>Cryptocline arctistaphyli</i> | CRYD | 8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Cryptocline sp.</i> | CRSP | 1 | 1 | 1 | 1 | 17 | 1 | 2 |
| <i>Godronia callunigera</i> (An.) | TOCA | 1 | 2 | | 1 | | 1 | |
| <i>Phomopsis sp.</i> | PHOM | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 |
| <i>Phomopsis sp. 2</i> | PHVA | | | 1 | | | 1 | 4 |
| <i>Phyllosticta pyrolae</i> | PHPY | 12 | 1 | 12 | 1 | | 1 | 8 |
| <i>Ramularia sp.</i> | RAMU | 1 | | | 1 | | 1 | 2 |
| <i>Septoria sp.</i> | SEPT | 1 | 1 | | | | 5 | 1 |
| <i>Septoria sp. 2</i> | SEVI | | | | | | | 2 |
| <i>Topospora sp.</i> | TOVI | | | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| steriles Mycel LOPR | LOPR | 1 | | | 1 | 2 | | |
| steriles Mycel SSM 1 | SSM1 | | | 2 | 1 | | | |
| steriles Mycel SSM 2 | SSM2 | 5 | | | 1 | 13 | | 1 |
| steriles Mycel VAMY | VAMY | | | | 1 | | 8 | |

An. = Anamorph

Im allgemeinen scheinen die häufig isolierten Pilze bezüglich Wirt zumindestens familienspezifisch zu sein. In keiner der bisher untersuchten Wirtspflanzen aus anderen Familien (z. B. Koniferen, vgl. Carroll & Carroll 1978) sind sie – in größeren Mengen – vorhanden.

Die Verwendung der Endophyten als taxonomischen Differentialcharakter (Carroll & Carroll 1978) scheint deshalb gerechtfertigt und wird in den nächsten Abschnitten genauer behandelt.

2.2.2. Endophyten als Mittel zur Beurteilung des taxonomischen Verwandtschaftsgrades der Wirtspflanzen

Jede Wirtspflanze wird durch Pilze charakterisiert, die von mehreren Standorten mit auffallend großer Häufigkeit isoliert werden. Nur die Endophyten, welche einen Wirt durch häufiges Vorkommen an mindestens fünf Standorten auszeichnen, wurden für die statistischen Analysen berücksichtigt. Maßgeblich für die Häufigkeit des Auftretens war dabei eine mehrmalige Isolierung aus mindestens 10% der untersuchten Blätter pro Standort, das meistens der oberen Grenze der kleinsten gewichteten Häufigkeit (Tab. 2, 4 Blätter und 15 bis 20 Stämme) entspricht. Durch dieses Verfahren konnten alle kosmopolitischen und selten vorkommenden Arten, und somit unnötige Redundanz in der Analyse, ausgeschaltet werden. In Tab. 11 sind die für die Analysen berücksichtigten Pilzarten zusammengestellt. Die Häufigkeitswerte sind nach Tab. 2 gewichtet

und nach dem durchschnittlichen Vorkommen pro Standort berechnet. Auch vier steril gebliebene, jedoch durch ihr Kulturaussehen sicher bestimmbare Mycelien wurden berücksichtigt. Im Falle von *Rh. ferrugineum* erlaubte die geringe Anzahl untersuchter Standorte keine sichere Aussage: diese Art ist in die Clusteranalyse nicht einbezogen und wird bei der Korrespondenzanalyse nur als illustrative Variable betrachtet (Benzecri 1973).

Abb. 3 stellt das Ergebnis der Clusteranalyse dar. Die Theorie, daß Endophyten taxonomische Ähnlichkeiten der Wirtspflanzen ausdrücken (Carroll & Carroll 1978), wird dabei auf Gattungs- und Artniveau nicht bestätigt. Der Einfluß der Standorte auf die Artenzusammensetzung kommt dagegen bei jedem Wirt klar zum Vorschein: die Kombination von Feuchtigkeit, Nährstoffangebot und möglicherweise pH-Wert des Bodens ist für die Wirtspflanze ausschlaggebend und hat vielleicht auch einen Einfluß auf ihre Endophytenarten. Die meistens an sonnigen, mageren und kalkarmen Standorten wachsenden *C. vulgaris* und *L. procumbens* zeigen eine große Ähnlichkeit ihres Endophytenspektrums. Das ebenfalls an kalkarmen Standorten wachsende *V. myrtillus* hat eine den obengenannten Arten ähnliche Zusammensetzung der Endophyten. Eine weitergehende Interpretation der Ergebnisse ist wegen der ziemlich großen Clusterabstände und wegen der ungenügenden Kenntnisse der Endophytenphysiologie nicht zulässig. Die Verteilung der endophytischen Pilze innerhalb dieses Wirtskreises hat mit Sicherheit nicht nur mit der taxonomischen Verwandtschaft der Pflanzen zu tun. Eine Ähnlichkeit in der Zusammensetzung des Endophytenspektrums kommt vielmehr einerseits durch die physiologischen Eigenschaften der Wirtspflanze, andererseits durch standortsgebundene Faktoren wie Feuchtigkeit und Sonneneinstrahlung zustande.

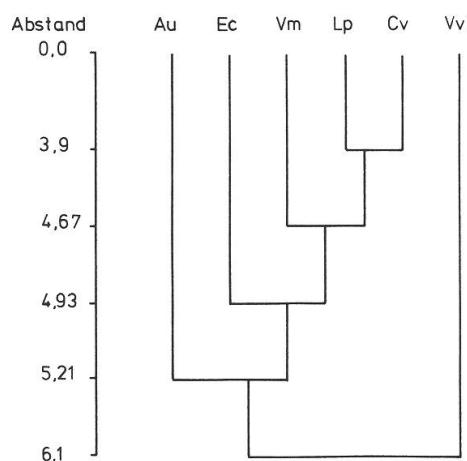


Abb. 3. Ergebnis der Clusteranalyse der untersuchten Ericaceae. *Rhododendron ferrugineum* ist wegen der kleinen Anzahl Stichproben nicht in die Analyse einbezogen. Clusterbildung nach der single linkage method; die für die Berechnung angewandten Häufigkeiten sind nach den Kriterien in Tab. 2 gewichtet.

| | |
|-----|--------------------------------|
| Au | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> |
| Cv | <i>Calluna vulgaris</i> |
| Ec | <i>Erica carnea</i> |
| Lp | <i>Loiseleuria procumbens</i> |
| Vm | <i>Vaccinium myrtillus</i> |
| Vvi | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> |

2.2.3. Standortsgebundene Unterschiede in der Artenzusammensetzung der Endophyten in ihren Wirten

Die Artenzusammensetzung des Endophytenbestandes einer Wirtspflanze scheint in bedeutendem Maße durch Standortsfaktoren beeinflußt zu werden. Mit Hilfe der Korrespondenzanalyse lassen sich Korrelationen zwischen Standorten und Pilzspektren für jeden Wirt darstellen.

2.2.3.1. *Arctostaphylos uva-ursi* (Abb. 4; Tab. 4). – Drei Faktoren sind für mehr als 75% der gesamten Variabilität der Daten verantwortlich und können für die Erklärung der Zusammenhänge eingesetzt werden:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,861 | 36,04 |
| F 2 | 0,566 | 59,32 |
| F 3 | 0,473 | 79,12 |

F 1 wird vor allem durch *Phyllosticta pyrolae* (0,96) und 4 Standorte (3, 6, 17, 19) bestimmt; F 2 durch *Godronia callunigera* (0,94), das sterile Mycel SSM 2 (0,84) und den Standort 7. *Cocomyces arctostaphyli* und *Cryptocline arctostaphyli* (0,68 bzw. 0,54) sowie die Standorte 2 und 8 sind für den dritten Faktor schwach bestimmt.

In der Analyse treten *Cocomyces arctostaphyli* und *Cryptocline arctostaphyli* als typische Endophyten von *A. uva-ursi* deutlich hervor; das bestätigt die Beobachtungen von Widler & Müller (1984) für die periodisch untersuchten Standorte Parsenn (Davos, GR) und Alvaneu (GR). Eine genauere Auswertung des Faktors F 1 zeigt weiter, daß das Vorkommen von *Phyllosticta pyrolae* mit den beiden Standorten 3 und 6 verbunden ist, an denen *E. carnea* in großen Mengen wächst. Es ist deshalb denkbar, daß das Auftreten einer Wirtspflanze der gleichen Familie am gleichen Standort einen Austausch von Endophyten zwischen nah verwandten Pflanzen ermöglicht.

2.2.3.2. *Calluna vulgaris* (Abb. 5; Tab. 5). – Wie für *A. uva-ursi* genügen auch in diesem Fall nur drei Faktoren, um die Zusammenhänge Standort/Pilzspektrum befriedigend zu erklären:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,795 | 33,78 |
| F 2 | 0,688 | 63,03 |
| F 3 | 0,426 | 81,13 |

Bei der Analyse fällt das regelmäßige Auftreten von *Godronia callunigera* auf. Überdies werden auch Standorte mit *C. vulgaris* durch Pilze bestimmt, welche für andere, am gleichen Standort vorkommende Ericaceen typisch sind. So ist *Cryptocline* sp. besonders stark mit Standort 6 (Biberbrugg, SZ) und *Septoria* sp. mit Standort 3 (Parsenn, GR) korreliert. Der erstgenannte Pilz bildet einen wichtigen Bestandteil des Endophytenpektrums von *V. vitis-idaea* am gleichen Standort. Widler & Müller (1984) konnten *Septoria* sp. reichlich aus *A. uva-ursi* im Parsenngebiet isolieren.

Ähnliche Standorte werden oft durch die selben Pilze gekennzeichnet: die Devonischen Standorte (19, 20, 21) sind dafür ein Beweis.

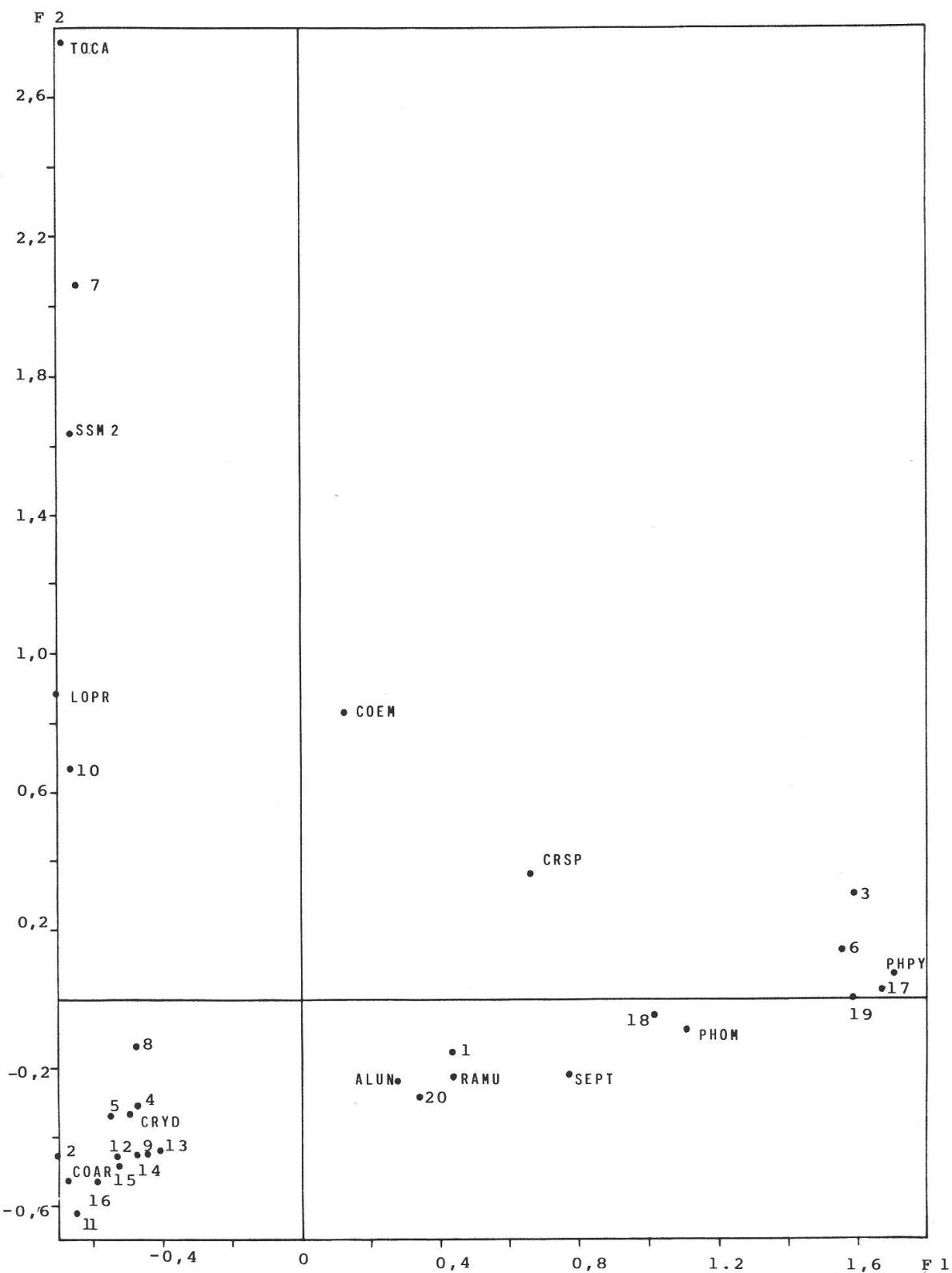


Abb. 4. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Arctostaphylos uva-ursi*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.1. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 4.

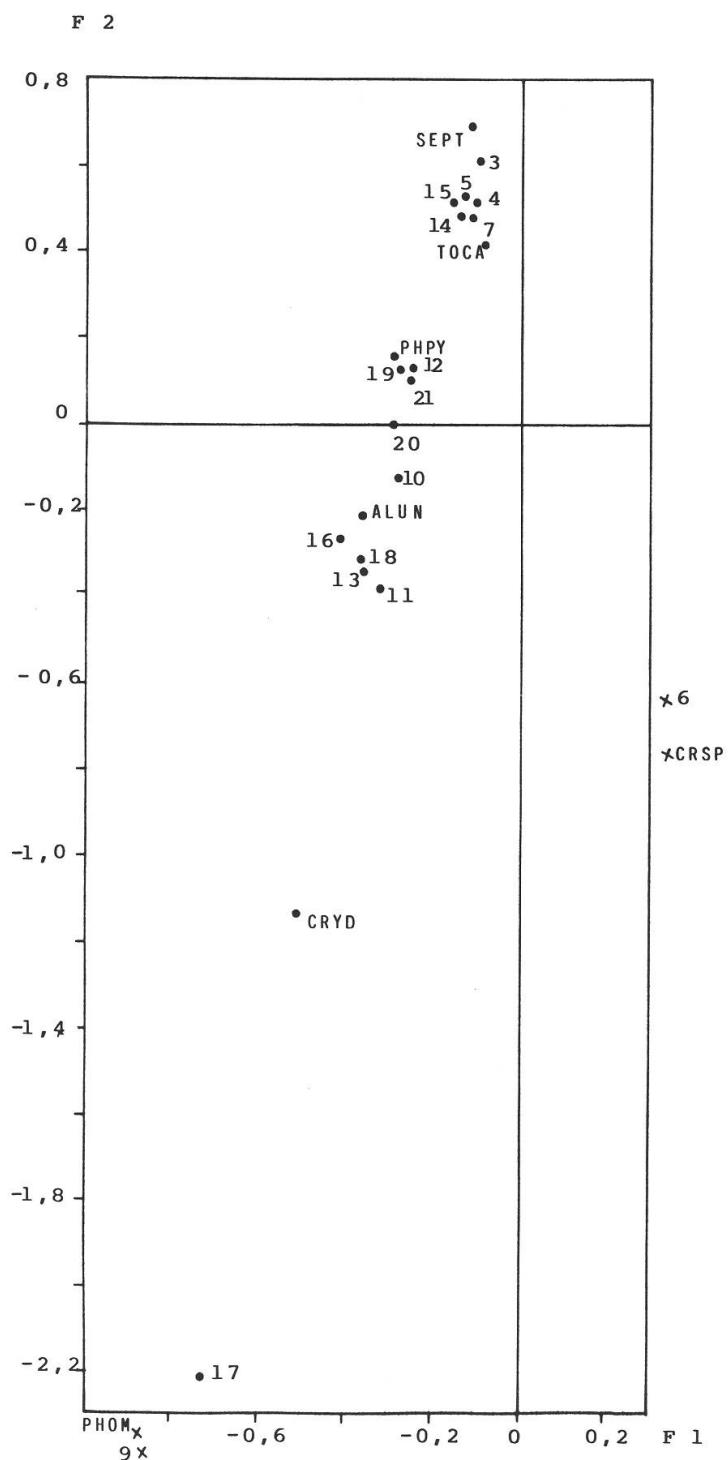


Abb. 5. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Calluna vulgaris*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.2. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 5.

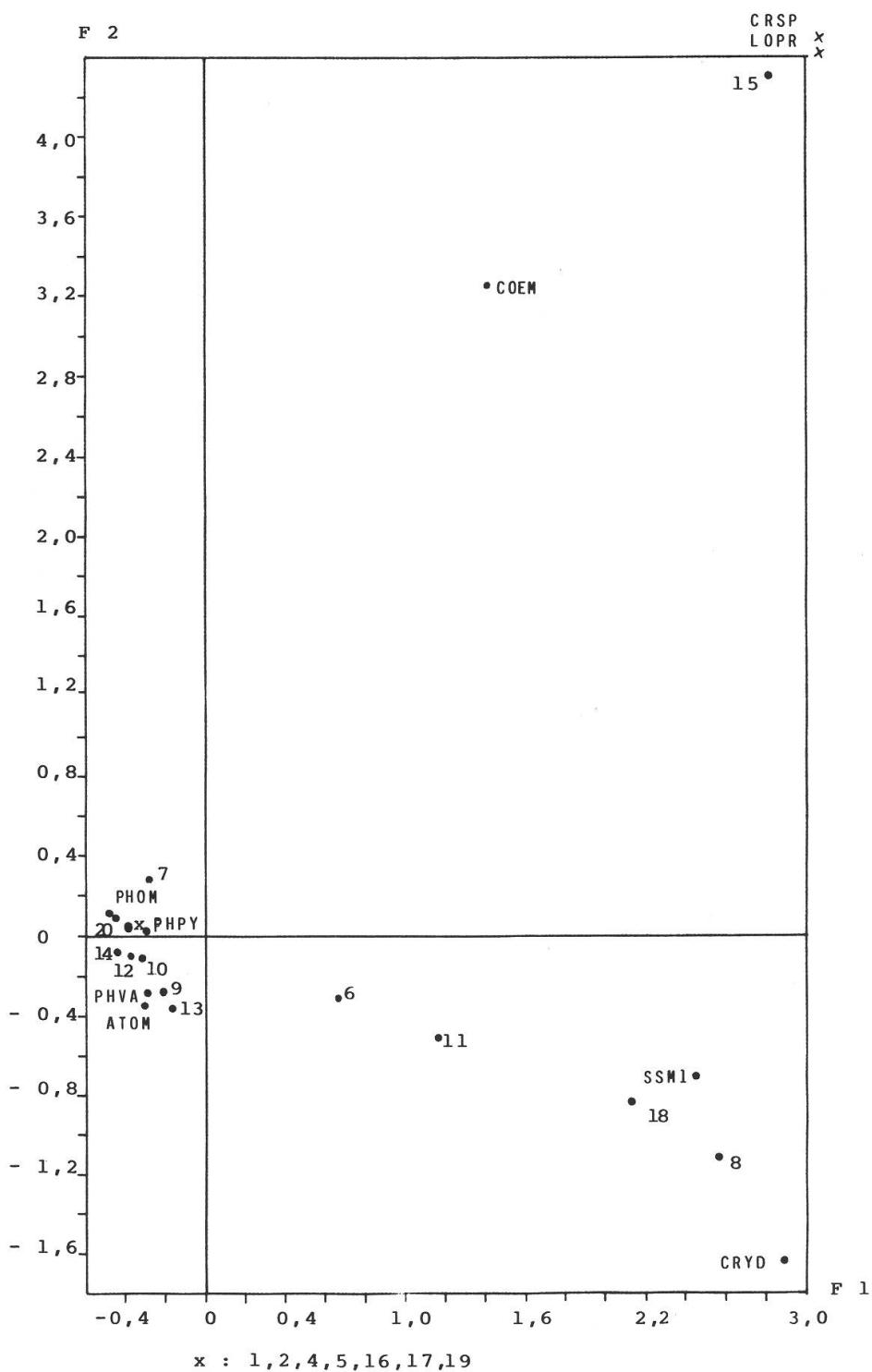


Abb. 6. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Erica carnea*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.3. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 6.

2.2.3.3. *Erica carnea* (Abb. 6; Tab. 6). – Wiederum erklären die ersten drei Faktoren den größten Teil der Variabilität der Daten:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,802 | 40,53 |
| F 2 | 0,457 | 63,65 |
| F 3 | 0,347 | 81,2 |

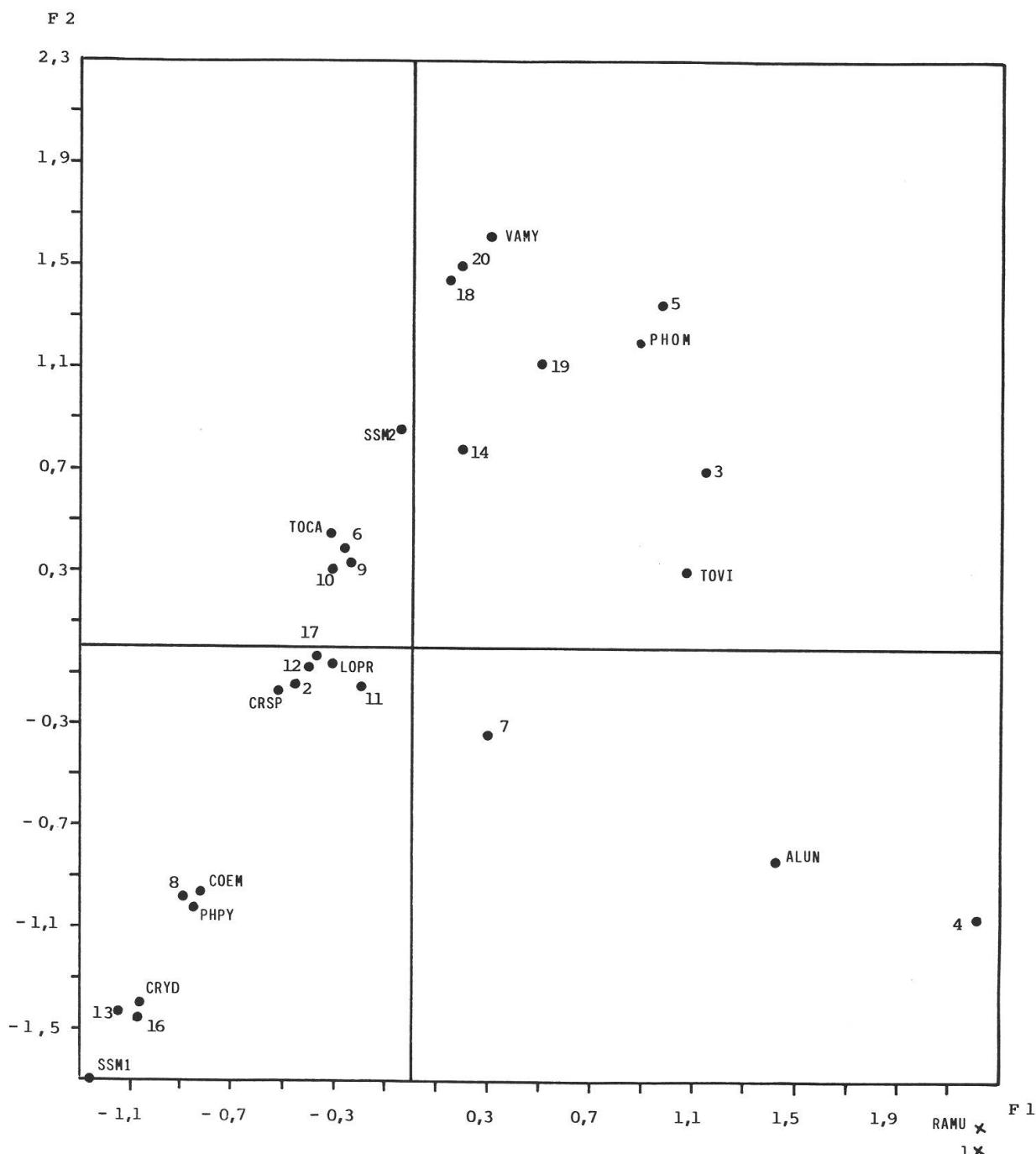


Abb. 7. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Loiseleuria procumbens*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.4. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 7.

Diese Analyse zeichnen wenige Ausreißer in den Standorten und das allgemeine Auftreten von *P. pyrolae* als spezifischen Endophyt für *E. carnea* aus. Die sehr enge Korrelation zwischen *Cryptocline* sp. und dem Standort 15 (Ebenalp, AI), wo *V. vitiidaea* auch spärlich vorhanden ist, unterstützt die schon für *A. uva-ursi* und *C. vulgaris* geäußerte Vermutung.

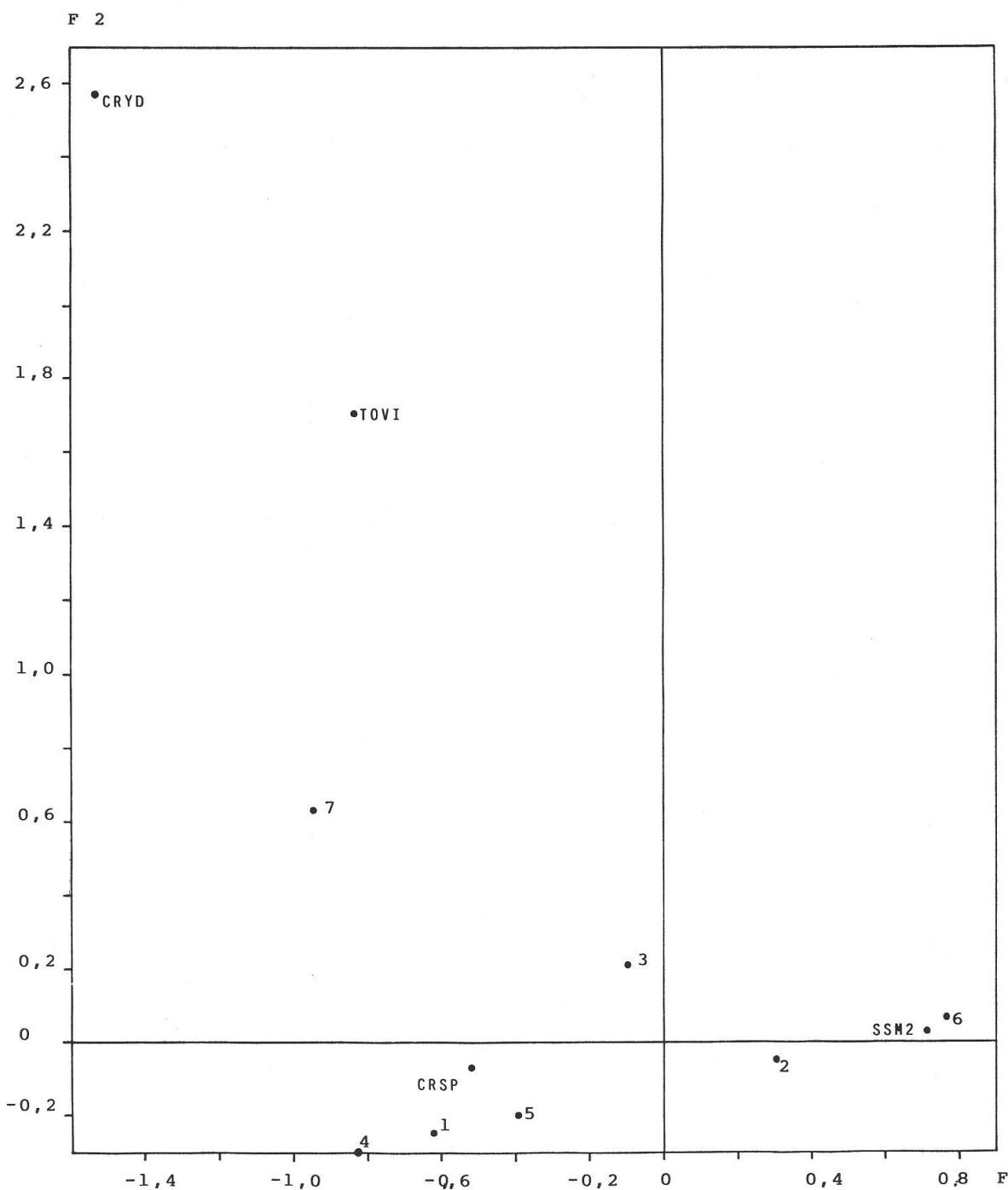


Abb. 8. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Rhododendron ferrugineum*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.5. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 8.

2.2.3.4. *Loiseleuria procumbens* (Abb. 7; Tab. 7). – Die im Falle von *L. procumbens* komplexen Wirt/Pilz/Standort-Beziehungen spiegeln sich auch in der Korrespondenzanalyse wider:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,788 | 19,57 |
| F 2 | 0,704 | 37,06 |
| F 3 | 0,596 | 51,87 |
| F 4 | 0,549 | 65,52 |

Die Zusammenhänge können nicht mit einfachen Modellen dargestellt werden. Wiederum sind die starken Korrelationen zwischen Standorten und Vorkommen der für nahe verwandte Wirtspflanzen spezifischen Endophyten auffällig. Das vermehrte

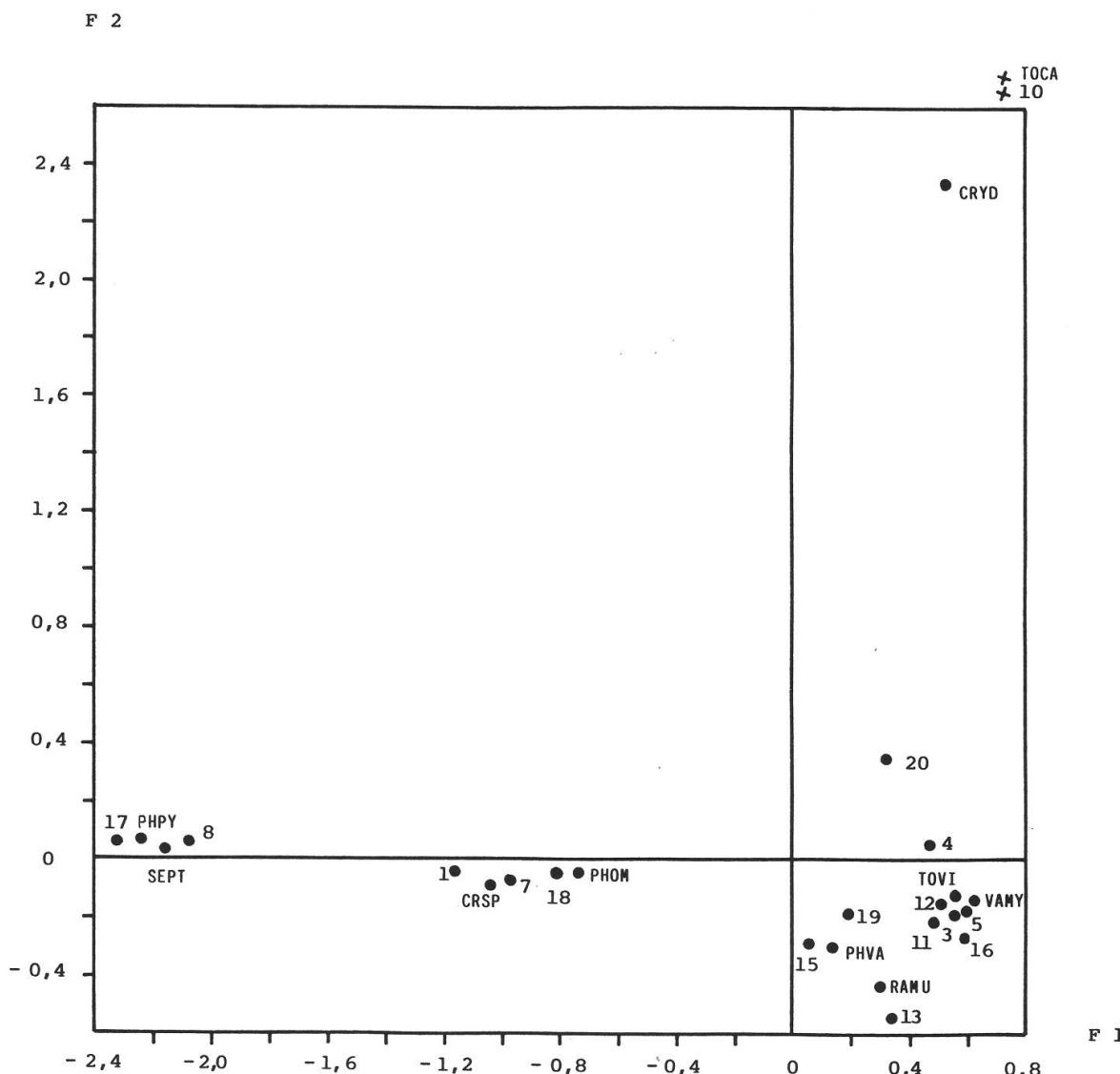


Abb. 9. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Vaccinium myrtillus*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.6. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 9.

Auftreten des sterilen Mycels VAMY an den Standorten 18 und 20 (Umbraill GR und Ofenpaß GR) kann durch das an beiden Standorten auftretende *V. myrtillus* erklärt werden. Ebenfalls sind *A. uva-ursi* und *V. vitis-idaea* (beide Wirte stark durch *Ramularia* sp. befallen) am Standort 1 (Parsenn, GR) vorhanden.

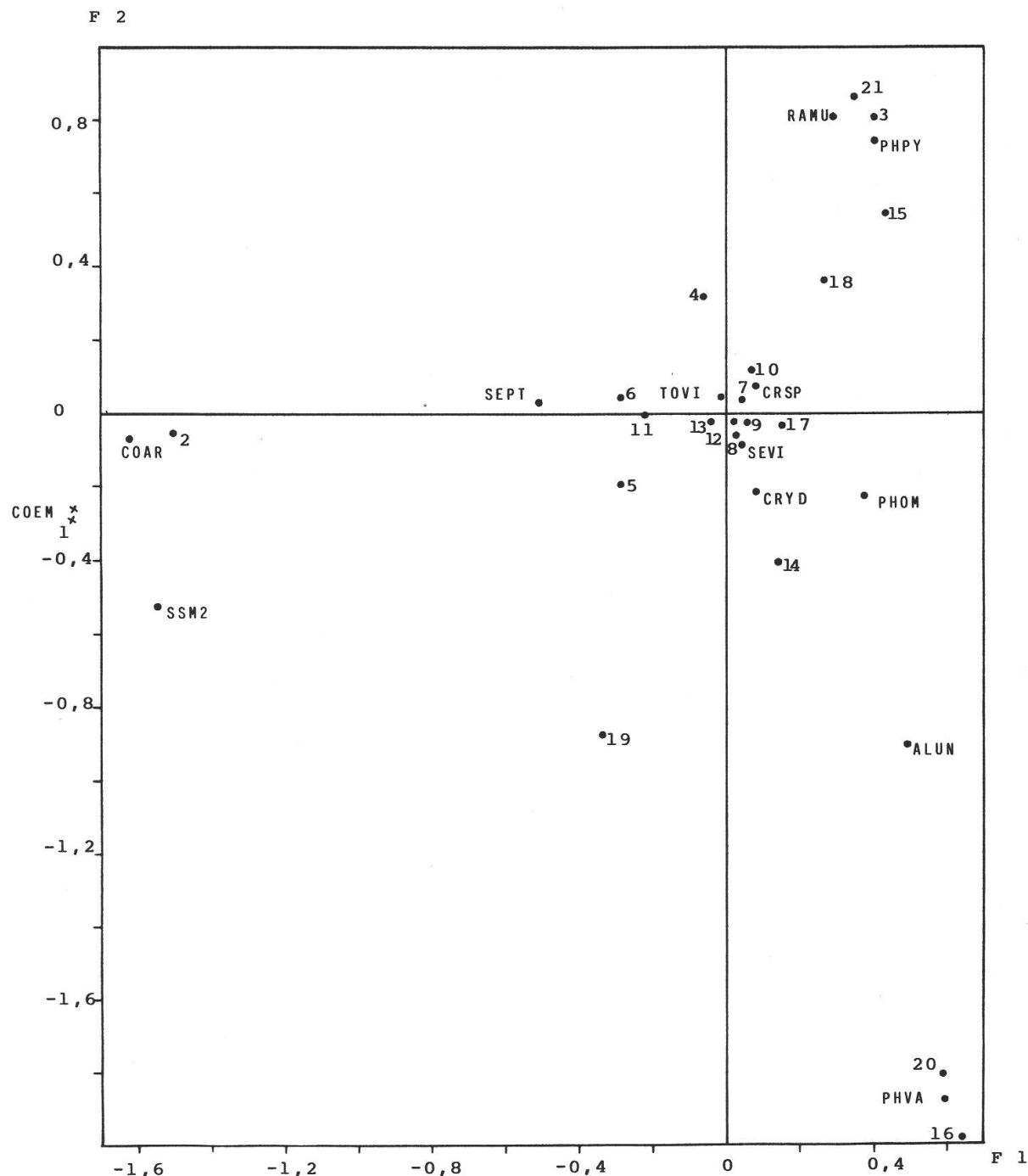


Abb. 10. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Standorte und die häufigsten Pilzarten von *Vaccinium vitis-idaea*. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.3.7. Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Standortsnumerierung nach Tab. 10.

2.2.3.5. *Rhododendron ferrugineum* (Abb. 8; Tab. 8). – Die geringe Anzahl Standorte reduziert die Zuverlässigkeit der Analyse. Es sind jedoch praktisch nur zwei Pilze, welche die sieben Standorte definieren. *Cryptocline* sp. und das sterile Mycel SSM 2 dürfen für *Rh. ferrugineum* als spezifische Pilze bezeichnet werden.

2.2.3.6. *Vaccinium myrtillus* (Abb. 9; Tab. 9). – Drei Faktoren erklären für *V. myrtillus* fast 70% der Variabilität:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,853 | 29,22 |
| F 2 | 0,633 | 50,91 |
| F 3 | 0,495 | 67,88 |

Phomopsis sp. und das sterile Mycel VAMY sind an allen Standorten zu erwarten. Wiederum ist *Godronia callunigera* an Standorten mit *C. vulgaris* (Standort 10, Buffalora GR) besonders häufig.

2.2.3.7. *Vaccinium vitis-idaea* (Abb. 10; Tab. 10). – Durch vier Faktoren wird 70% der gesamten Variabilität für *V. vitis-idaea* erklärt:

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,833 | 20,15 |
| F 2 | 0,813 | 39,82 |
| F 3 | 0,735 | 57,6 |
| F 4 | 0,433 | 68,33 |

Die starke Korrelation zwischen *Phyllosticta pyrolae* und dem Standort 3 (S. Bernardino, GR) kann nochmals mit dem Auftreten von *E. carnea* an diesem Standort belegt werden. *Cocomyces arctostaphyli* und *Coleophoma empetri* wurden von Widler & Müller (1984) regelmäßig in Robasacco TI (Standort 1) und in Parsenn GR (Standort 2) aus *A. uva-ursi* isoliert.

2.2.4. Wirtsspezifität endophytischer Pilze der untersuchten Ericaceae

Die Korrespondenzanalyse der Beziehungen zwischen Standorten und isolierten Pilzarten hat für jede Pflanzenart das spezifische Vorkommen einiger Endophyten auf einzelnen Wirten angedeutet. Eine weitere Korrespondenzanalyse der in Tab. 11 angegebenen Häufigkeiten 18, auf den einzelnen Wirtspflanzen vorkommender Endophyten klärt die Wirtsspezifität dieser Pilzarten eingehender ab.

Vier Faktoren erklären die ganze Variabilität vollumfänglich, doch genügen auch schon zwei Faktoren für die Darstellung der Beziehungen zwischen Pflanzen und Endophyten (Abb. 11):

| Faktor | Eigenwert | kumul. Anteil (%) |
|--------|-----------|-------------------|
| F 1 | 0,50 | 40,43 |
| F 2 | 0,275 | 62,71 |
| F 3 | 0,199 | 78,84 |
| F 4 | 0,162 | 91,96 |

Der Faktor F 1 wird praktisch durch einen Pilz, nämlich das sterile Mycel VAMY (0,93), und durch *V. myrtillus* (0,96) bestimmt; F 2 durch *Septoria* sp. 2 (0,78), *Phomopsis* sp. 2 (0,96) und durch *A. uva-ursi* (0,47) und *V. vitis-idaea* (0,78). *A. tomentum* (0,82)

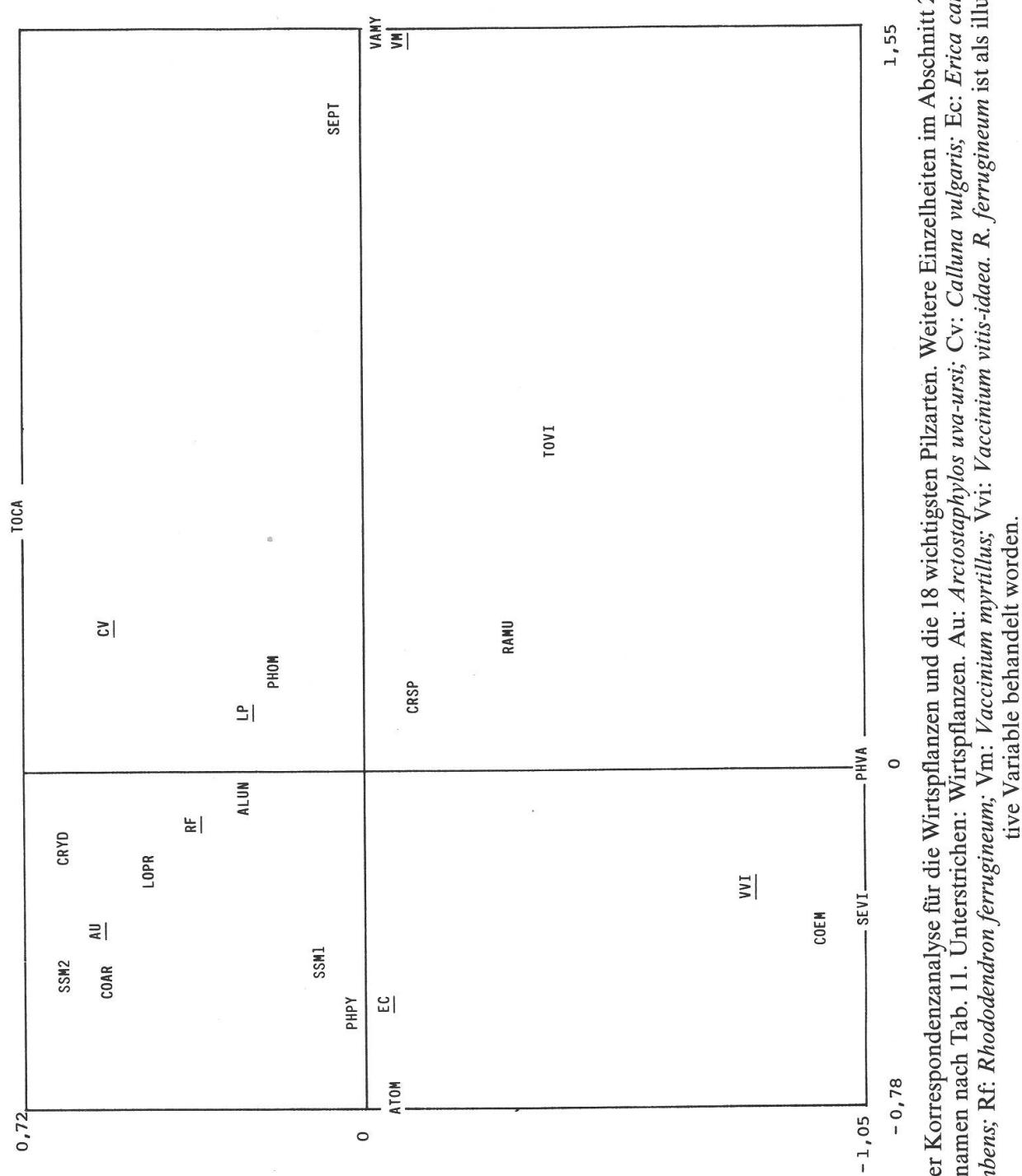


Abb. 11. Ergebnisse der Korrespondenzanalyse für die Wirtspflanzen und die 18 wichtigsten Pilzarten. Weitere Einzelheiten im Abschnitt 2.2.4.
Abkürzungen der Pilznamen nach Tab. 11. Unterstrichen: Wirtspflanzen. Au: *Arctostaphylos uva-ursi*; Cv: *Calluna vulgaris*; Ec: *Erica carnea*;
Lp: *Loiseleuria procumbens*; Rf: *Rhododendron ferrugineum*; Vm: *Vaccinium myrtillus*; Vvi: *Vaccinium vitis-idaea*. *R. ferrugineum* ist als illustrative Variable behandelt worden.

und SSM 1 (0,81) sind gemeinsam mit *E. carnea* für die Bestimmung des dritten Faktors verantwortlich. Nach diesem Verfahren lassen sich also in Abb. 11 folgende Korrelationen herauslesen:

| Wirtspflanze | Spezifische Endophyten |
|-----------------------|--|
| <i>A. uva-ursi</i> | <i>Coccomyces arctostaphyli</i> , <i>Cryptocline arctostaphyli</i> , SSM 2 |
| <i>C. vulgaris</i> | <i>Godronia callunigera</i> |
| <i>E. carnea</i> | <i>Anthostomella tonicum</i> , <i>Phyllosticta pyrolae</i> , SSM 1 |
| <i>V. myrtillus</i> | <i>Septoria</i> sp., VAMY |
| <i>V. vitis-idaea</i> | <i>Phomopsis</i> sp. 2, <i>Septoria</i> sp. 2 |

Die Stellung von *L. procumbens* und *Rh. ferrugineum* lassen kaum eine Interpretation zu (Position barycentrique; Benzecri 1973). Wegen der geringen Stichprobenanzahl ist eine Beurteilung der für *Rh. ferrugineum* möglichen, spezifischen Endophyten überhaupt fragwürdig.

Nach der statistischen Analyse würde auch *Coleophoma empetri* zu den spezifischen Endophyten von *V. vitis-idaea* gehören, was durch sein reichliches Auftreten auf diesem Wirt am Standort 1 (Robasacco TI) bewirkt wird. Jedoch tritt *C. empetri* – wenn auch in kleinerem Ausmaß – regelmäßig auch auf anderen Wirtspflanzen auf. Dieser Pilz muß deshalb als familienspezifisch gelten, scheint er doch keine der untersuchten Werte eindeutig zu bevorzugen. Ähnlich verhalten sich *Cryptocline* sp., *Ramularia* sp. und *Topospora* sp. Diese Endophyten stehen nach F 1 eher mit *V. vitis-idaea* in Beziehung, dürften aber, wie auch *Apostrasseria lunata* und *Phomopsis* sp., innerhalb der Familie Ericaceae eher als „indifferente Endophyten“ bezeichnet werden.

3. Wirtsspezifische Endophyten

Nach vorliegenden Untersuchungen lassen sich einige endophytische Pilzarten nur aus bestimmten Wirtspflanzen isolieren. So kommen *Coccomyces arctostaphyli* und *Cryptocline arctostaphyli* (Petrini 1984b) fast ausschließlich in *Arctostaphylos uva-ursi* vor; *Phyllosticta pyrolae* scheint *Erica carnea* zu bevorzugen. Das Vorhandensein mehrerer, nahe verwandter Pflanzenarten am gleichen Standort ermöglicht jedoch einen Austausch spezialisierter Pilzarten (s. Abschnitt 4). Der Begriff der Wirtsspezifität ist demnach sehr breit aufzufassen: man beobachtet vielmehr eine Bevorzugung von Wirtspflanzen innerhalb der gleichen Pflanzenfamilie.

Die nahe Verwandtschaft der beiden zur Reihe der Bicornes gehörenden Familien der Ericaceae und der Pyrolaceae wird durch das Vorkommen von *Phyllosticta pyrolae* auf Vertretern von Ericaceae (vor allem *Erica* spp.) bestätigt. Die Verwandtschaft der Empetraceae mit den Ericaceae, früher vehement bestritten, ist durch die Untersuchungen von Samuelsson (1913) überzeugend belegt worden. Nicht zuletzt haben ihn die engen verwandtschaftlichen Beziehungen der in den beiden Familien vorkommenden Rostpilze unterstützt. Das Auftreten von *Physalospora empetri* als Endophyt von *Loiseleuria procumbens*, sowie die Isolierungen von *Coleophoma empetri* aus verschiedenen Ericaceae bestätigen diese Beziehung nachdrücklich.

4. Schlußbetrachtungen

Die Verbreitung und das Vorkommen endophytischer Pilze folgt keinem einfachen Muster. Immerhin lassen sich aus den Ergebnissen dieser Arbeit einige Schlüsse ziehen.

Der Endophytenbestand und die Häufigkeit des Befalles innerhalb der Ericaceae ist art- und standortabhängig. Die Dichte des Befalles (rD) durch endophytische Pilze wird stark durch den Standort der Wirtspflanzen beeinflußt: vermutlich hängt die Ausbreitung der Pilze in den Pflanzengeweben mit klimatischen Faktoren wie Feuchtigkeit, Temperatur und möglicherweise dem pH des Bodens zusammen.

Die Morphologie der Blätter einer Ericaceae-Art scheint dagegen direkt mit der Häufigkeit des Befalles (rH) korreliert zu sein. Damit wird das Verhältnis rH zu rD eine wirtseigene Größe darstellen.

Einige Endophyten bevorzugen eindeutig bestimmte Wirtspflanzen. Die Wirtsspezifität ist jedoch nicht absolut und hat im allgemeinen nur auf dem Familienniveau Gültigkeit (s. Abschnitt 3). Innerhalb der Familie Ericaceae kann also ein Endophyt mehrere Arten besiedeln; wenn mehrere, nahe verwandte Pflanzenarten am gleichen Standort vorkommen, werden sie in der Regel von denjenigen Endophyten befallen, für welche die am Standort herrschenden ökologischen Bedingungen am günstigsten sind.

Die Ähnlichkeit des Artenspektrums zweier Wirtspflanzen kann deshalb nicht ausschließlich durch ihre taxonomische Verwandtschaft, sondern auch durch ähnliche Standortsansprüche erklärt werden (s. auch Luginbühl & Müller 1980).

Diese Arbeit ist ein Teil einer an der ETH eingereichten Habilitationsschrift. Ich danke Prof. Dr. E. Müller für seine stetige Hilfe bei der Ausführung dieser Arbeit und für die kritische Durchlesung des Manuskriptes. Dr. E. Horak hat ebenfalls das Manuskript auf Unstimmigkeiten geprüft. Dr. H. P. Graf (mathematische Stochastik, Rechenzentrum der ETH, Zürich) hat bei der praktischen Durchführung der Korrespondenzanalyse eine große Hilfe geleistet. Ebenfalls half mir Dr. T. Sieber bei der Durchführung der statistischen Analysen. – Pflanzenproben wurden mir von Dr. M. Baltisberger, Dr. P. Crivelli, Dr. A. Leuchtmann und Dr. A. Lenherr von ihren Sammelreisen gebracht. – An diese und an die nicht namentlich erwähnten Kollegen des Institutes für Mikrobiologie der ETH, welche mir auf irgendwelcher Weise geholfen haben, geht mein herzlichster Dank.

Literaturverzeichnis

- Benzecri J. P. 1973. Analyse des données. I. La taxinomie. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris.
- Carroll G. C. und Carroll F. E. 1978. Studies on the incidence of coniferous needle endophytes in the Pacific Northwest. Can. J. Bot. 56: 3034–3043.
- Crivelli P. G. 1983. Über die heterogene Ascomycetengattung *Pleospora* Rabh.; Vorschlag für eine Aufteilung. Diss. ETH Nr. 7318, 213 S.
- Hess H. E., Landolt E. und Hirzel R. 1977. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Band 2. Birkhäuser, Basel, 956 S.
- Luginbühl M. und Müller E. 1980. Endophytische Pilze in den oberirdischen Organen von vier gemeinsam an gleichen Standorten wachsenden Pflanzen (*Buxus*, *Hedera*, *Ilex*, *Ruscus*). Sydowia 33: 185–209.
- Oberholzer B. 1982. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Erica carnea* L. Dissertation ETH Nr. 7198, 99 S.
- Petrini O. 1984 a. Endophytic fungi in British Ericaceae: a preliminary study. Trans. Br. Mycol. Soc. 83: 510–512.

- Petrini O. 1984 b. *Cryptocline arctostaphyli* sp. nov., ein Endophyt von *Arctostaphylos uva-ursi* und anderen Ericaceae. Sydowia 37: 238–241.
- Petrini O. und Carroll G. C. 1981. Endophytic fungi in the foliage of some Cupressaceae in Oregon. Can. J. Bot. 59: 629–636.
- Petrini O. und Müller E. 1979. Pilzliche Endophyten am Beispiel von *Juniperus communis* L. Sydowia 32: 224–251.
- Petrini O., Stone J. K. und Carroll F. E. 1982. Endophytic fungi in evergreen shrubs in Western Oregon: a preliminary study. Can. J. Bot. 60: 789–796.
- Remler P. 1979. Ascomyceten auf Ericaceae in den Ostalpen. Cramer, Bibl. Mycol. 68: 1–321.
- Samuelsson G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Svensk Bot. Tidskr. 7: 97–188.
- Widler B. und Müller E. 1984. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae). Bot. Helv. 94: 307–337.