

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 94 (1984)
Heft: 2

Artikel: Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arclostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae)
Autor: Widler, B / Müller, E.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-65883>

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: 10.07.2025

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

Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae)

B. Widler und E. Müller

Mikrobiologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich, Schweiz

Manuskript angenommen am 27. August 1984

Abstract

Widler, B. and Müller, E. 1984. Investigations on endophytic fungi of *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae). Bot. Helv. 94: 307–337.

196 different fungi and one species of *Streptomyces* were isolated from roots, twigs, leaves and litter of *Arctostaphylos uva-ursi* plants collected at two sites in the montane and alpine zone of Switzerland. The degree of infection is similar in different parts of leaves that are more than one year old. For individual taxa, however, five types may be distinguished according to their distribution within the leaves. These patterns are species-specific and not dependent on either season or leaf-age. The overall infection level does not change in the course of the year in leaves older than one year, while in very young leaves it increases continuously. There is a distinct seasonal pattern in the occurrence of a few species, but most of the more common taxa are not subject to seasonal changes. Overall infection rate is higher and multiple infections by several taxa more common as leaves grow older.

1. Einleitung

Das Vorkommen von Pilzen im Innern von Pflanzengewebe ohne sichtbare Schädigungen, ist heute gut dokumentiert (Literaturzusammenfassungen bei Petrini & Müller 1979 und Luginbühl & Müller 1980 a).

Die Lebensweise und die Funktion dieser endophytischen Pilze ist aber – im Gegensatz zu den Pilzen auf Pflanzenoberflächen (Epiphyten) – noch weitgehend ungeklärt. Von den letzteren liegen z. B. Untersuchungen vor über die Veränderungen ihres Bestandes in Abhängigkeit von Blattalter (Gourbière 1974 a, 1975, Sherwood & Carroll 1974), von Jahreszeiten (Gourbière 1974 a, 1975, Dickinson 1976, Mishra & Dickinson 1981) und vom Wetter (Breeze & Dix 1981). In einigen Untersuchungen, z. B. über pilzliche Sukzessionen auf Blättern, wurden auch Endophyten miterfaßt, meist aber wurde aus methodischen Gründen nicht zwischen epiphytischen und endophytischen Pilzen unterschieden (Zusammenfassungen bei Millar & Watson 1971, Lindsey & Pugh 1976, Mishra & Das 1981). Mit Sicherheit weiß man nur von Untersuchungen an *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, daß auch die Endophytenflora blattaltersbedingten (Bernstein & Carroll 1977) und saisonalen (Carroll et al. 1977) Veränderungen unterworfen sein kann.

Zyklisches Verhalten bestimmter Arten ist vor allem bei pflanzenpathogenen Pilzen bekannt, so bei *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter auf dem Apfelbaum (*Pirus malus* L.). Sukzessionen von Pilzen treten z. B. auf Kot von Herbivoren auf, dessen Besiedlung schematisch durch die Abfolge von Arten aus den Klassen *Zygomycetes* → *Ascomycetes* → *Basidiomycetes* gekennzeichnet ist (zusammengefaßt bei Hudson 1968, vgl. auch Harper & Webster 1964, Webster 1970, Pugh & Mulder 1971). Weitere Untersuchungen befaßten sich mit verschiedenen Aspekten der Besiedlung und des Abbaus abgestorbener Pflanzenteile (Zusammenfassungen in Kendrick & Burges 1962, Hudson 1968, Dickinson & Pugh 1974; vgl. auch Bärlocher & Kendrick 1974, Gourbière 1974b, McKenzie & Hudson 1976, Black & Dix 1977 und Gremmen 1977).

Es ist daher naheliegend, anzunehmen, daß auch bei reinen Endophytenpopulationen Sukzessionen auftreten können, die durch jahreszeitliche Änderung der im Innern pflanzlicher Gewebe herrschenden Lebensbedingungen gesteuert sind. Da solche saisonale, z. B. durch die Gewebeerterung beeinflusste Änderungen im Auftreten von endophytischen Pilzen Hinweise auf deren Ansprüche und Funktionen geben könnten, haben wir uns die Aufgabe gestellt, am Beispiel von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel die Zusammensetzung des Endophytenbestandes im Laufe des Jahres zu verfolgen. Untersucht wurden die jahreszeitlichen Änderungen des Artenbestandes und der Befallshäufigkeit, unter Berücksichtigung des Blattalters (*A. uva-ursi* hat mehrjährige Blätter).

2. Material und Methoden

2.1. Standorte

Die Pflanzen wurden im Gebiet Davos/Landwassertal (Kanton Graubünden, Schweiz) an zwei Standorten verschiedener Höhe und Gesteinsunterlage gesammelt: auf *Parsenn* am Salezerhorn (2310 m ü.M.; Muttergestein kristallin; Population am unteren Rand der alpinen Stufe, zahlreiche Polster in wind- und südexponierter Kuppenlage) und bei *Alvaneu* (1220 m ü.M.; Muttergestein Bergsturz-Arlbergdolomit; Population in der montanen Stufe, in Hanglage zwischen Straße und lichtem Föhrenwald, beschränkte Zahl von Kolonien in Südexposition).

2.2. Probenahmen

Vom Oktober 1979 bis November 1981 wurden alle 6 Wochen von je 5 Pflanzen pro Standort Blätter gesammelt; wegen Lawinengefahr war im April 1980 auf *Parsenn* die Probenahme nicht möglich.

Streue von 5 verschiedenen Pflanzen wurde an beiden Standorten von April bis November 1981 mit PVC-Netzen von 1 mm Maschenweite aufgefangen und alle 6 Wochen eingesammelt.

2.3. Isolation von Endophyten

Wurzeln sowie verschiedenaltige Stengelabschnitte und Blätter wurden getrennt bearbeitet.

Stichprobenumfang: von jeder Pflanze wurden bei jeder Probenahme je 10 ein-, zwei- und dreijährige Blätter und, wenn vorhanden, auch Knospenblätter und vierjährige Blätter verarbeitet. Zusätzlich wurden anlässlich zweier Probenahmen im Herbst 1979 Wurzeln und Zweige von jeweils 2 Pflanzen untersucht.

Die Oberflächensterilisation erfolgte nach der Methode von Carroll et al. (1977). Sterilisationszeiten: Die Pflanzenteile wurden zuerst 1 Min. in Äthanol 96% gewaschen, dann in 1:5 verdünntes Javelle-Wasser gelegt (Wurzeln und Knospenblätter 2 Min., Blätter und Streue 3 Min., Zweige 4½ Min.) und dann wieder ½ Min. in 96% Äthanol gewaschen. Die so behandelten Blätter wurden in 5 bzw. 4 Stücke zerschnitten (vgl. Abb. 1) und auf Terramycin-2%-Malzagarplatten ausgelegt; aus den oberflächensterilisierten Wurzeln und Zweigen wurden jeweils je 6 ca. 5 mm lange

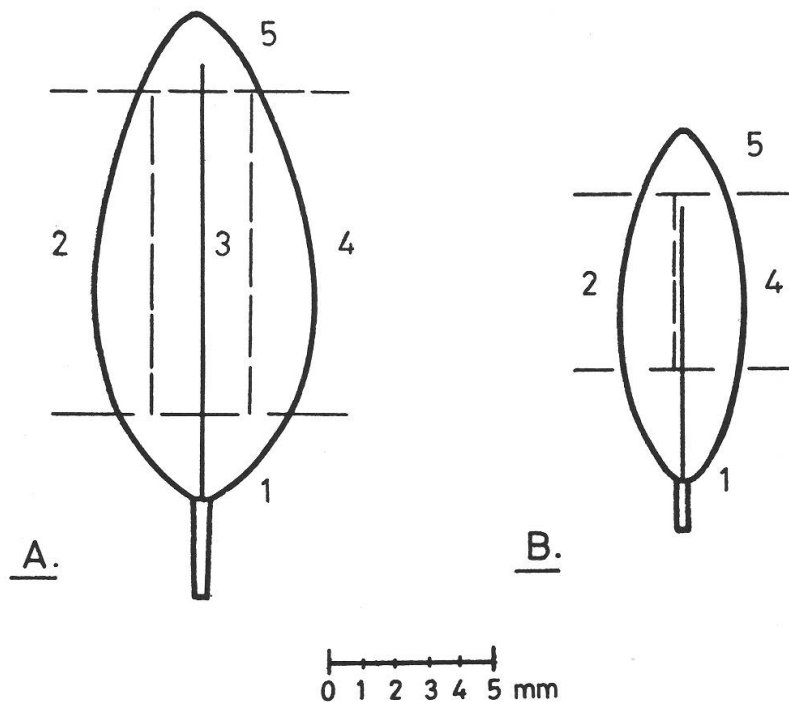


Abb. 1. Einteilung in Blattstücke von *Arctostaphylos uva-ursi*; A. ein- bis vierjährige Blätter; B. Knospenblätter. 1 = Blattgrund; 2 und 4 = seitliche Randpartien; 3 = Mittelrippe; 5 = Blattspitze.

Abschnitte herausgeschnitten und auf Platten ausgelegt. Inkubation der Platten bei 18 °C im Dunkeln, mit regelmäßigen Kontrollen während mindestens 8 Wochen; Überimpfung sämtlicher Pilzkolonien auf 2%-Malzagarrröhrchen und weitere Inkubation bei 18 °C.

2.4. Bestimmungsarbeit

Die Bestimmung der Pilztaxa erfolgte nach v. Arx (1974), Carmichael et al. (1980), Ellis (1971 & 1976), Morgan-Jones et al. (1972–80) und Sutton (1980). Für die Artbestimmung wurde jeweils die Spezialliteratur beigezogen.

Die Probleme, die sich beim Bestimmen von Endophyten stellen, z. B. das Vorkommen steriler Stämme, ungenügende Bearbeitung der Fungi Imperfecti, schlechte Abgrenzung der einzelnen Gattungen und Arten, sind ausführlich in Petrini (1978) und Luginbühl (1980) dargestellt. So ließen sich die meisten Pilze aus den Gattungen *Aposphaeria*, *Phoma*, *Acremonium*, *Exophiala*, *Geotrichum*, *Leptodontium*, *Phialophora* und *Rhizoctonia* nicht bis auf die Art bestimmen und sind deshalb im Folgenden in Sammeltaxa zusammengefaßt.

3. Ergebnisse: taxonomischer Teil

3.1. Begriffe

Pflanzenteile, aus denen ein Pilz isoliert wurde, gelten als von Endophyten befallen. Mehrfachbefall liegt vor, wenn verschiedene Taxa aus einem Pflanzenteil isoliert wurden; dabei lassen sich 5 Klassen (2, 3, 4, 5 bzw. mehr als 5 verschiedene Taxa in einem bestimmten Pflanzenteil) unterscheiden. Sterile Stämme, auch wenn mehrere aus einem Pflanzenteil isoliert wurden, gelten als ein Taxon.

Der rh-Wert (relative Infektionshäufigkeit), der als Quotient aus Anzahl befallener Blätter und Anzahl untersuchter Blätter definiert ist, ermöglicht es einerseits, den Befall der Knospenblätter und vierjährigen Blätter, von denen in den einzelnen Probenahmen nicht jedesmal 50 Stück zur Verfügung standen, mit jenem der restlichen Altersklassen zu vergleichen, und andererseits, den Anteil der verschiedenen Taxa am Befall abzuschätzen.

3.2. Artenspektrum der Endophyten

Aus Wurzeln, Zweigen, Blättern und Streue-Blättern wurden 197 verschiedene Taxa isoliert und bestimmt, davon gehört eines zu den *Actinomycetales*, 3 sind den *Basidiomycota* zuzuzählen, 39 den *Ascomycetes*, 80 den *Coelomycetes* und 74 den *Hyphomycetes*. Eine vollständige Artenliste mit Angaben über Fundort und bevorzugte Pflanzenteile findet sich in Tab. 1 (s. Anhang).

Tab. 2. Liste der häufigen oder bemerkenswerten Taxa aus Wurzeln und Zweigen und deren Verteilung in der Pflanze (W = Wurzel, Z = Zweige, B = Blatt, SR = Streue).

<i>Cryptosporiopsis</i> sp.	W
<i>Cystodendron dryophilum</i>	W
<i>Gliocladium nigrovirens</i>	W
<i>Tricladium opacum</i>	W
<i>Marasmius scorodonius</i>	W + Z
<i>Varicosporium</i> sp.	W + Z
<i>Cylindrocarpon didymum</i>	W + Z + B
<i>Cryptocline dubia</i>	W + Z + B
<i>Gelasinospora adjuncta</i>	Z
<i>Acarosporium</i> cf. <i>sympodiale</i>	Z
<i>Strasseria geniculata</i>	Z
<i>Gyoerffiella</i> sp.	Z
<i>Streptomyces noursei</i>	Z + B
<i>Conoplea fusca</i>	Z + B
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Hypoxylon fragiforme</i>	Z + B
<i>Anthostomella sepelibilis</i>	Z + B + SR
<i>Coccomyces arctostaphyli</i>	Z + B + SR
<i>Coniochaeta discospora</i>	Z + B + SR
<i>Sporormiella intermedia</i>	Z + B + SR
<i>Clypeopycnis aeruginascens</i>	Z + B + SR
<i>Coniothyrium</i> sp.	Z + B + SR
<i>Corniculariella</i> cf. <i>urceola</i>	Z + B + SR
<i>Gelatinosporium</i> sp. 1	Z + B + SR
<i>Hainesia lythri</i>	Z + B + SR
<i>Monostichella</i> sp. 1	Z + B + SR
<i>Pestalotia stevensonii</i>	Z + B + SR
<i>Seimatosporium rosae</i>	Z + B + SR
<i>Selenophoma</i> sp. 1	Z + B + SR
<i>Septoria</i> sp. 1	Z + B + SR
<i>Septoria</i> sp. 2	Z + B + SR
<i>Alternaria alternata</i>	Z + B + SR
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	Z + B + SR
<i>Sarcopodium tortuosum</i>	Z + B + SR

3.3. Endophyten in Wurzeln und Zweigen

Mehr als 90% der untersuchten Wurzel- und Zweigstücke waren mit Endophyten infiziert. Insgesamt ließen sich aus diesen Pflanzenteilen 49 verschiedene Taxa isolieren und bestimmen, allerdings fruktifizierten ca. 60% der isolierten Stämme nicht und waren daher auch nicht bestimmbar. Die häufigen oder bemerkenswerten Taxa sind in Tab. 2 zusammengestellt; Angaben über deren Herkunft sind Tab. 1 zu entnehmen.

3.4. Endophyten in Blättern und Streue: Charakterisierung der Standorte nach Befallshäufigkeit und Pilztaxa

3.4.1. Befall der Blätter

Die nachfolgend aufgeführten Werte für Befall und Mehrfachbefall sind Durchschnittswerte, berechnet aus der Untersuchung von je 5 Pflanzen jedes Standorts während zweier Jahre. Saisonale Veränderungen sind nicht berücksichtigt; bezüglich der Befallshäufigkeit sind diese in Kap. 5.2. dargestellt. Die durchschnittliche Infektionshäufigkeit bei Blättern beträgt am Standort Alvaneu 83,4% und auf Parsenn 64,6%; die Befallsstruktur für die einzelnen Blattaltersklassen ist in Tab. 3 dargestellt.

An beiden Standorten nahmen mit zunehmendem Blattalter Befall und Mehrfachbefall deutlich zu; in Alvaneu erfolgten diese Prozesse aber viel rascher und ausgeprägter. Während auf Parsenn 72% der einjährigen und 22% der zweijährigen Blätter noch nicht befallen waren, betrug der Prozentsatz in Alvaneu nur 39% bzw. 7%. Ferner wurden in Alvaneu die Blätter früher und stärker von mehreren verschiedenen Arten infiziert: so ließen sich in mehr als 50% der drei- und vierjährigen Blätter mindestens 3 Arten nachweisen, während dies für Parsenn nur in ca. 26% der Fall war.

Tab. 3. Befallsstruktur an den Standorten Parsenn and Alvaneu. Für jede Blattaltersklasse ist die prozentuale Verteilung auf die 7 Befallsklassen angegeben. Die Klassen über der dick ausgezogenen Linie umfassen zusammen mehr als 50% der untersuchten Blätter einer Altersklasse.

Standort	Alvaneu					Parsenn				
Blattalter	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
Befall %										
kein	57,2	38,6	6,8	3,1	0,5	90,0	71,8	22,0	5,9	4,9
1-fach	30,6	26,7	21,7	10,3	5,8	9,1	20,1	38,2	31,9	31,9
2-fach	9,0	18,7	29,8	23,8	24,8	0,9	6,5	26,0	35,8	36,8
3-fach	2,8	10,8	23,1	29,4	30,4	0,0	1,5	10,5	19,2	20,6
4-fach	0,4	4,1	12,8	19,7	24,8	0,0	0,1	3,1	5,9	4,7
5-fach	0,0	1,0	3,9	8,0	8,1	0,0	0,0	0,2	1,3	0,7
mehr als 5-fach	0,0	0,1	1,9	5,7	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
Anzahl untersuchter Blätter	278	900	900	900	605	329	850	850	850	408

Legende: Blattalter 0: 0– 2 monatige Blätter
 1: 3–12 monatige Blätter
 2: 13–24 monatige Blätter

3: 25–36 monatige Blätter
 4: mehr als 37 monatige Blätter

3.4.2. Befall der Streue

Die in Tab. 4 aufgeführten Werte sind aus den Resultaten von je 7 Stichproben bei den 5 Sammelnetzen berechnet.

Zwischen den beiden Standorten lassen sich bezüglich Befallshäufigkeit und Befallsstruktur keine Unterschiede feststellen (vgl. Tab. 4).

3.4.3. Artenspektrum der Blattendophyten

In den Blättern der zwei Standorte konnten insgesamt 176 verschiedene Taxa nachgewiesen werden: 95 Taxa auf Parsenn und 141 in Alvaneu. Etwa 22% der Taxa gehören zu den *Ascomycetes* (insgesamt 38 Arten, davon 12 nur in Alvaneu, 11 nur auf Parsenn und 15 an beiden Standorten) und ca. 77% zu den Fungi Imperfecti, wobei die Zahl der *Coelomycetes* (72 Taxa: 41 in Alvaneu, 13 auf Parsenn und 18 an beiden Standorten) und der *Hyphomycetes* (63 Taxa: 25 in Alvaneu, 11 auf Parsenn und 27 an beiden Standorten) etwa gleich groß ist.

Allerdings treten in Alvaneu 60% und auf Parsenn ca. 72% der Taxa in weniger als 5 Probenahmen auf (vgl. Tab. 1). Bezeichnenderweise war die Zahl der häufig auftretenden Arten klein: in mehr als 5% bzw. 1% der untersuchten Blätter kamen in Alvaneu nur 11 bzw. 23 Taxa vor, auf Parsenn waren es sogar nur 3 bzw. 12 Taxa (vgl. Tab. 1 & 5). Gemeinsame Arten waren oft nur an einem der beiden Standorte häufig, z.B. *Coccomyces arctostaphyli* auf Parsenn, *Physalospora arctostaphyli*, *Gelatinosporium* sp. 1 und *Septoria* sp. 1 in Alvaneu, einzig *Cryptocline dubia* war an beiden Standorten regelmäßig und in größerer Zahl vorhanden.

Tab. 4. Befallsstruktur der Streue an den Standorten Parsenn und Alvaneu; die Verteilung auf die sieben Befallsklassen ist in Prozent angegeben. Je Standort wurden insgesamt 200 Blätter untersucht.

Standort	Alvaneu	Parsenn
Befall der Blätter [%]		
kein	2,5	3,5
1-fach	28,0	27,0
2-fach	31,0	29,0
3-fach	24,5	21,0
4-fach	8,5	10,5
5-fach	3,5	6,0
mehr als 5-fach	2,0	3,0
Total	100,0%	100,0%

3.4.4. Artenspektrum der Pilze aus der Streue

In der Streue wurden insgesamt 64 Taxa nachgewiesen, davon 58 in Alvaneu und 38 auf Parsenn, wobei 32 Taxa an beiden Standorten vorkamen. 5 Taxa kamen nur in der Streue vor, 59 in Blättern und Streue (117 nur in den Blättern); beim Vergleich dieser Zahlen gilt es aber zu bedenken, daß 6870 lebende Blätter, aber nur 400 Streue-Blätter untersucht wurden. Mehrere Taxa waren häufig, doch traten sie, abgesehen von der an beiden Standorten dominierenden *Cryptocline dubia*, jeweils nur in Alvaneu oder auf Parsenn in größerer Zahl auf (vgl. Tab. 1 & 5).

4. Diskussion: taxonomisch-floristischer Teil

4.1. Infektionshäufigkeit an den Standorten Alvaneu und Parsenn

Im Unterschied zu Alvaneu hatten die Pflanzen des exponierten und klimatisch extremeren Standorts Parsenn ein kleineres Artenspektrum und geringeren Befall und Mehrfachbefall (vgl. Tab. 3), und sie wiesen mit *Cryptocline dubia* eine dominante Art auf (vgl. Tab. 5). Es scheint, daß der bei *Erica carnea* festgestellte Trend einer abnehmenden Artenzahl und Befallshäufigkeit mit zunehmender Höhe des Standorts (Oberholzer 1982) auch für *A. uva-ursi* zutrifft. Als Ursachen kommen klimatische Faktoren (vor allem Niederschlag und Temperatur) und die Vielfalt der Pilzflora am Standort in Frage. Petrini et al. (1982) fanden bei *A. uva-ursi*-Pflanzen aus den Vereinigten Staaten, daß der Befall an exponierten Standorten am niedrigsten war. Gemeinsamkeiten ergaben sich auch beim Artenspektrum: *Physalospora arctostaphyli*, *Pleospora herbarum*, *Phyllosticta pyrolae*, *P. vaccinii*, *Ramularia* sp. und *Septoria* sp. 1 fand man in Pflanzen beider Kontinente, wobei diese auch in den USA nicht an allen Standorten vorkamen. Hingegen fehlten in den USA einige in der Schweiz bedeutende Arten, z. B. *Anthostomella sepelibilis*, *Coccomyces arctostaphyli*, *Clypeopycnis aeruginascens*, *Cryptocline dubia*, *Gelatinosporium* sp. 1, *Monostichella* sp. 1 und *Septoria* sp. 2 & 3, während bei uns *Aureobasidium ribis* nicht auftrat und *Phyllosticta vaccinii* und vor allem *Phomopsis* sp. selten waren. Bei der Gegenüberstellung von *A. uva-ursi* und den anderen untersuchten Phanerogamen-Arten ergaben sich vergleichbare Befallshäufigkeiten (rH-Werte), jedoch deutliche Unterschiede bezüglich Mehrfachbefall und Artenvielfalt: bei *A. uva-ursi* war mit fortschreitendem Blattalter die Zunahme des Befalls durch mehrere Pilzarten viel ausgeprägter – nur bei *Ilex aquifolium* (Luginbühl & Müller 1980 a) und *Mahonia nervosa* (Petrini et al. 1982) war der Mehrfachbefall annähernd gleich hoch – und es konnte zudem bei keiner anderen Pflanze eine derart große Artenzahl festgestellt werden.

Die Bedeutung dieser zahlreichen Pilzarten bezüglich des pflanzlichen Stoffwechsels ist noch unklar. Außer eines möglichen Einflusses der Endophyten auf den Blattfall (vgl. Kap. 6.2) oder der Mykorrhizapilze auf die Nährstoffaufnahme ist kein Eingriff in den Stoffwechsel der Pflanzen erkennbar. Offensichtlich halten sich die verschiedenen Arten gegenseitig in Schach, und die Ausbildung von Monokulturen wird verhindert. Große Arten- und geringe Individuenzahlen deuten, gemäß dem ersten biozönotischen Grundgesetz (vgl. Streit 1980), auf variable Umweltbedingungen und auf ein reifes und reich strukturiertes Ökosystem. Frisch sich entwickelnde Ökosysteme zeigen im Gegensatz dazu oft eine geringe Artenvielfalt, aber eine große Individuenzahl. Dies würde auf eine alte Wechselwirkung zwischen Endophyten und *A. uva-ursi*-Blättern hinweisen. Möglicherweise konnte sich wegen des phylogenetischen Alters dieser Art (vgl. Hegi 1966) eine feine Abstimmung zwischen Standortbedingungen, Pilzphysiologie, Morphologie und Physiologie des Wirtes einstellen. Voraussetzung dafür wäre allerdings eine erhebliche Stabilität im Bestand der endophytischen Pilze.

Die große Zahl verschiedener Pilze (bis zu 8 Arten) in den Blättern ist ein weiterer Hinweis für das eingespielte Gleichgewicht sowohl zwischen Wirtspflanze und Pilzen als auch zwischen den verschiedenen Pilzarten. Folglich wären die Endophyten nur schwach parasitisch/pathogen und würden sich hauptsächlich vom Überfluß oder den „Abfallprodukten“ des pflanzlichen Stoffwechsels ernähren. Die kleinere Artenzahl auf Parsenn, in den USA und bei anderen Pflanzenarten wäre somit Ausdruck eines weniger gut eingespielten ökologischen Gleichgewichts und/oder eines schlechteren Nährstoffangebots von Seiten der Wirtspflanze.

Tab. 5. Liste der mehrfach aus Blättern bzw. Streue isolierten Ascomyceten, Coelomyceten und Hyphomyceten. Für jedes Taxon wird jeweils die Anzahl N der Stichproben, in denen es vorkam, und der rH-Wert (in Prozent) angegeben.

Standort	Alvaneu				Parsenn			
Teil	Blätter		Streue		Blätter		Streue	
Anzahl Stichproben	18		7		17		7	
Anzahl untersuchter Blätter/Streue	3583		200		3287		200	
Taxon	N	rH [%]	N	rH [%]	N	rH [%]	N	rH [%]
<i>Cryptocline dubia</i>	18	20,1	7	82,5	17	40,5	7	86,5
<i>Septoria</i> sp. 3	18	29,0	5	8,5	—	—	—	—
<i>Coccomyces arctostaphyli</i>	16	1,9	4	4,5	17	24,3	7	30,5
<i>Anthostomella sepelibilis</i>	18	22,3	3	2,5	—	—	—	—
<i>Septoria</i> sp. 1	18	22,0	2	1,5	12	1,1	—	—
<i>Monostichella</i> sp. 1	—	—	—	—	16	15,7	6	18,5
<i>Clypeopycnis aeruginascens</i>	18	12,2	4	2,5	—	—	—	—
<i>Gelatinosporium</i> sp. 1	18	10,3	1	0,5	10	0,4	—	—
<i>Ramularia</i> sp.	18	9,5	1	0,5	—	—	—	—
<i>Physalospora arctostaphyli</i>	18	8,9	6	13,0	13	1,5	4	5,5
<i>Phyllosticta pyrolae</i>	16	8,3	2	1,0	—	—	—	—
<i>Alternaria alternata</i>	18	6,0	1	0,5	4	0,1	—	—
<i>Septoria</i> sp. 2	18	5,3	4	4,5	1	0,1	—	—
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	16	3,7	3	2,0	14	0,2	2	1,0
<i>Anthostomella formosa</i>	—	—	—	—	11	3,5	3	3,0
<i>Coniochaeta discospora</i>	12	0,9	1	0,5	15	3,2	6	11,5
<i>Kabatina juniperi</i>	6	0,3	—	—	16	3,2	4	3,0
<i>Coniothyrium</i> sp.	17	2,5	5	4,5	—	—	—	—
<i>Phialophora mutabilis</i>	12	2,4	2	2,0	—	—	—	—
<i>Seimatosporium rosae</i>	14	2,2	4	3,5	—	—	—	—
<i>Sporocadus caninus</i>	15	2,1	4	3,5	1	0,1	—	—
<i>Pleospora herbarum</i>	17	1,9	—	—	2	0,1	—	—
<i>Cladosporium tenuissimum</i>	13	0,7	1	0,5	14	1,8	6	9,0
<i>Phoma</i> sect. <i>plenodomus</i>	14	1,4	1	0,5	—	—	—	—
<i>Corniculariella</i> cf. <i>urceola</i>	—	—	—	—	12	1,2	6	7,0
<i>Sporormiella intermedia</i>	12	0,7	—	—	12	1,1	3	3,5
Komplex von <i>Hormonema</i> stat. <i>Dothiora</i> und <i>Pringsheimia</i>	—	—	6	16,0	—	—	5	3,5
<i>Ceuthospora phacidoides</i>	3	0,1	6	15,0	3	0,3	1	0,5
<i>Pestalotia stevensonii</i>	10	0,6	5	6,5	—	—	—	—

Als Erklärung für den Artenreichtum und den starken Mehrfachbefall könnte man sich aber auch vorstellen, daß *A. uva-ursi* nur eine geringe Abwehrkraft gegen pilzlichen Befall besitzt, diesen Mangel aber durch ihre physiologischen Leistungen und eine gute Anpassung an den Standort wettmacht. Wegen der Üppigkeit der Pflanzen in Alvaneu, dem großen Anteil drei- und sogar vierjähriger Blätter sowie dem Fehlen von Krankheitssymptomen erscheint dies eine wenig plausible Hypothese. Da die meisten

Pilze in der Regel aus mehreren Abschnitten des gleichen Blattes isoliert wurden (vgl. auch Kap. 5.1 und 5.2), schließen wir auch die Möglichkeit eines nur kümmerlichen Überlebens der Pilze im Blatt aus.

4.2. Systematische und ökologische Aspekte

Wie in früheren Untersuchungen an Endophyten wurden vor allem Ascomyceten oder deren Anamorphe und Fungi Imperfecti sowie einige wenige Basidiomyceten und ein Streptomyces gefunden. Diese Artenzusammensetzung ist wahrscheinlich nicht nur durch die im Blattinnern herrschenden Verhältnisse und die Infektionsmöglichkeiten bestimmt; sie ist wohl auch von der Isolationsmethode abhängig: der Terramycin-Malz-Agar beeinflußt sowohl das Wachstum „niederer“ Pilze wie auch das von Basidiomyceten ungünstig. Ferner können mit der angewendeten Methode obligat biotrophe Organismen nicht nachgewiesen werden. Das Überwachsen der langsamwachsenden durch schnellwachsende Pilze ist ein weiterer, gewisse Arten benachteiligender Faktor.

Da Pilze nur an Hand ihrer Fruktifikationen identifiziert werden können, gestaltet sich die Abklärung ihres Wirtsspektrums entsprechend schwierig; immerhin ist dank Angaben aus der systematischen Mykologie und dank dem Vergleich der Endophytenflora von *A. uva-ursi* mit jener der schon früher untersuchten Wirtspflanzen ein Einblick in die Ökologie der Pilze bzw. deren Wirtsspektrum möglich. Im Folgenden stammen die Angaben zum Wirtskreis, wenn nicht anders angegeben, aus v. Arx (1970), Carmichael et al. (1980), Ellis (1971, 1976), Eriksson (1970, 1974a + b), Remler (1979) und Sutton (1980). Für den Vergleich des Endophytenspektrums wurden Daten aus den in Kap. 1 genannten Untersuchungen und aus einigen unveröffentlichten Semester- und Diplomarbeiten berücksichtigt. Die unvollständige taxonomische Bearbeitung der Fungi Imperfecti erlaubt nur in Ausnahmefällen eine Aussage über deren Ökologie und Wirtskreis; wir beschränken uns deshalb auf die Ascomyceten und einige Fungi Imperfecti. Die Endophyten können in zwei Hauptgruppen unterteilt werden:

1) Pilze, die auf den *verschiedensten Substraten*, z. B. Boden, Mauern, lebende und tote Pflanzenteile und z. T. Tiere vorkommen; dazu gehören *Chaetomium funiculum* und vor allem die regelmäßig als Endophyten auftretenden verschiedenen *Cladosporium*-Arten, *Alternaria alternata*, *Epicoccum purpurascens* und *Rhinocladiella* sp. Für diese Pilze ist die endophytische Lebensweise keine Bedingung, erweitert aber den potentiellen Lebensraum. Bei *A. uva-ursi* kamen aber überraschenderweise die bei anderen Wirtspflanzen relativ häufigen Arten aus den Gattungen *Mucor*, *Aureobasidium*, *Exophiala*, *Fusarium* und *Epicoccum purpurascens* nur selten vor.

2) *Pilze mit vorwiegend saprobisch-endophytischer Lebensweise*. Die meisten dieser Pilzarten wurden anhand von Fruktifikationen auf abgestorbenem Pflanzenmaterial beschrieben. Wie aus Tab. 1 und 5 ersichtlich ist, sind tatsächlich viele Endophyten fähig, auf totem Pflanzenmaterial zu wachsen; dank der Kenntnis der endophytischen Lebensweise dieser Pilze erhält man ein vollständigeres Bild ihrer ökologischen Fähigkeiten.

Zu einer ersten Gruppe gehören Pilze, deren endophytische Lebensweise gut dokumentiert ist und die man regelmäßig in den untersuchten Pflanzen gefunden hat. Zu diesen „obligaten“ Endophyten zählen wir z. B. *Cylindrocarpon didymum*, *Kabatina juniperi*, *Coniothyrium*-, *Cryptocline*-, *Gelatinosporium*-, *Kabatina*-, *Pestalotia*-, *Seimatosporium*-, *Septoria*-Arten, sowie *Geniculosporium*-, *Nodulisporium*- und *Ramularia*-Arten.

Eine weitere Gruppe umfaßt Arten, die normalerweise auf abgestorbenen Pflanzenteilen fruktifizieren, so z. B. *Marasmius scorodonius* (vgl. Moser 1978), *Chaetomium undulatum* (vgl. Bainier 1909), *Mycosphaerella allicina* (vgl. v. Arx 1949), *Cilioplea coronata* (vgl. Wehmeyer 1961), *Pleospora helvetica* und *P. penicillus* (vgl. Wehmeyer 1961). Zu dieser Gruppe gehören nach Bandoni (1972) auch die meisten Pilze mit an die Wasserverbreitung adaptierten Konidien, z. B. *Gyoerffiella* sp., *Tricladium* sp. und *Varicosporium* sp. Diese Arten waren, im Unterschied zu den ein analoges Wirtsspektrum aufweisenden *Anthostomella tomicum*, *Nodulosphaeria modesta* und *Pleospora herbarum*, bisher noch nicht als Endophyten gefunden worden.

Von den von uns aus *A. uva-ursi* isolierten Arten waren *Coccomyces arctostaphyli*, *Physalospora arctostaphyli*, *Coleophoma empetri* als Streue-Besiedler von *A. uva-ursi* bekannt und von abgestorbenen Pflanzenteilen anderer Ericaceae-Arten *Antennularia alpina* var. *major*, *Mycosphaerella tassiana*, *M. vaccinii*, *Phyllosticta pyrolae*, *P. vaccinii* und *Hainesia lythri*. *Coccomyces arctostaphyli*, *Physalospora arctostaphyli*, *Coleophoma empetri*, *Phyllosticta pyrolae*, *P. vaccinii* und *Septoria* sp. 1 wurden als Endophyten von *A. uva-ursi*, *Erica carnea* oder anderen Ericaceae nachgewiesen (Oberholzer 1982, Petrini, pers. Mitteilung). Ferner traten *Clypeopycnis aeruginascens* und *Cryptosporiopsis* sp. 1 regelmäßig in *A. uva-ursi* und *Erica carnea* auf, und *Cryptocline dubia* wurde in den meisten untersuchten Ericaceae-Arten gefunden (unveröff. Resultate). Diese Beispiele zeigen, daß der Lebensraum der aufgeführten Arten durch die endophytische Lebensweise viel größer ist, als man auf Grund der Einzelbelege von abgestorbenem Pflanzenmaterial annehmen konnte. Noch deutlicher wird dies bei koprophilen Pilzen. Aus lebenden Pflanzen wurden Arten wie *Coniochaeta ligniaria*, *Podospora tetraspora*, *Sordaria fimicola*, *Sporormiella intermedia* und *S. minima* isoliert, die in der Literatur (vgl. Munk 1957, Mirza & Cain 1969, Lundqvist 1972, Ahmed & Cain 1972) als typische Dungbewohner bezeichnet sind. In *A. uva-ursi* konnten, zusätzlich zu den oben aufgeführten, weitere sogenannte koprophile Arten nachgewiesen werden: *Coniochaeta discospora* (vgl. Lundqvist 1972), *Delitschia winteri* (vgl. Cain 1934), *Gelasinospora adjuncta* (vgl. Lundqvist 1972), *Lasiobolus equinus* (vgl. Bezerra & Kimbrough 1975), *Podospora decipiens* (vgl. Mirza & Cain 1969), *Schizothecium glutinans* (vgl. Lundqvist 1972), *Sporormiella longispora*, *S. megalospora* und *S. ontariensis* (vgl. Ahmed & Cain 1972). Wegen der Regelmäßigkeit dieser Isolierungen wird es sich dabei kaum um zufällige Kontaminationen handeln, sondern es muß angenommen werden, daß diese Pilze normalerweise im Innern von Pflanzen leben und auf Dung fruktifizieren. Bereits Hudsons (1968) Untersuchungen zeigten, daß koprophile Pilze mit der Nahrung der Tiere in den Dung geraten und nicht nachträglich als Sporen darauf gelangen. Auch im Sinne einer Erweiterung unserer Kenntnisse über den Lebensraum dieser Pilze interpretieren wir folgende Resultate: aus *A. uva-ursi* konnten Organismen isoliert werden, die auf Grund des Auftretens ihrer Fruktifikation als spezifisch betrachtet wurden für andere Wirtspflanzen, für bestimmte Phanerogamenklassen oder für einen beschränkten Wirtskreis: z. B. *Nodulosphaeria pileata* auf *Phyteuma hemisphaericum* L. und *Pleospora tragacanthae* auf *Astragalus* spp. (Crivelli 1983), *Phaeosphaeria eustoma* und *P. nigrans* auf Monokotyledonen (Leuchtmann, pers. Mitteilung), oder *Anthostomella formosa*, *A. sepelibilis* (vgl. Francis 1975), *Nodulosphaeria winteri* (vgl. Müller 1950), *Thielavia basicola* (vgl. v. Arx 1975), *Alternaria dauci* (vgl. Ellis 1971) und *Nodulisporium* stat. *Hypoxylon fragiforme* mit beschränktem Wirtskreis. Überhaupt noch nie aus Pflanzen isoliert wurden *Aporothielavia leptoderma* (vgl. Malloch & Cain 1973), *Chaetomium carinthiacum* (vgl. Dreyfuss 1975), *Strattonia minor* (vgl. Lundqvist 1972).

Nicht nur der uns bekannte Wirtskreis wurde erweitert, sondern auch das geogra-

phisch-klimatische Areal: Arten, die normalerweise nur in tieferen Lagen gefunden wurden, konnten wir regelmäßig aus Blättern aus Alvaneu und Parsenn (*Phaeosphaeria eustoma* und *Pleospora herbarum*) oder wenigstens von Alvaneu (*Pleospora penicillus*) isolieren.

Da aus anderen Wirtspflanzen, unter anderen *Erica carnea*, bereits *Anthostomella formosa*, *Phaeosphaeria nigrans*, *Strattonia minor* und *Nodulisporium* stat. *Hypoxylon fragiforme* isoliert wurden, kann mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden, daß es sich um ein zufälliges Auftreten als Endophyten handelt. Es scheint, daß in der Natur die Pilze nur auf besonderen Substraten oder bei bestimmten klimatischen Bedingungen fruktifizieren, aber auf einer viel größeren Auswahl von Wirtspflanzen wachsen können. Die Wirtsspezifität, die normalerweise nur auf Grund der Fruktifikation beurteilt werden kann, scheint deshalb bedeutend komplizierter. Vor allem müßte man zwischen Spezifität der Fruktifikation und allgemeiner Spezifität (unter Einbezug allfälliger endophytischer Lebensweise) unterscheiden. Die Grenzen zwischen saprobi-schen, parasitischen oder symbiontischen Organismen sind verwischt.

5. Ergebnisse: Ökologischer Teil

5.1. Der Befall in den verschiedenen Blatteilen

Die in Kapitel 2.3 beschriebene Einteilung des Blattes in Abschnitte ist arbeitstechnisch bedingt und stützt sich auf keine physiologischen oder morphologischen Grundlagen. Zum Beispiel umfaßt das Blatteilstück 3 einen größeren Teil der Mittelrippe, die aber auch in die Teile 1 und 5 übergreift. Ferner ließ sich beim Zerteilen der Blätter nicht vermeiden, daß die Teile nicht immer gleich groß gerieten. Unterschiede in der Verteilung der Pilzarten im Blatt könnten so verwischt werden. Die Blatteile 2 und 4 sind gleichwertig. Die Nummern 2 und 4 wurden jeweils zufällig den beiden Seitenabschnitten zugeteilt.

Trotz dieser methodischen Mängel läßt sich feststellen, daß die Verteilung der Pilze im Blattinnern nicht zufällig ist: auch über eine längere Zeit hinweg zeigte der Befall insgesamt sowie bei einzelnen Arten jeweils die gleiche Verteilung im Blatt, d.h. es wurden wiederholt bevorzugt die selben Teilstücke befallen.

In der Regel waren bei zweijährigen und älteren Blättern einzelne Teilstücke durch 2–3 verschiedene Endophytenarten befallen; in Ausnahmefällen konnten wir bis zu 6 verschiedene Pilze aus einem einzigen Blatteil isolieren. Die Teilstücke jüngerer Blätter wiesen, analog dem geringeren Mehrfachbefall der Blätter, weniger Arten auf.

Blätter von Pflanzen aus Alvaneu und Parsenn zeigten bezüglich der Befallsverteilung ein ähnliches Bild: einjährige Blätter waren am Blattgrund stärker befallen, bei älteren Blättern verteilte sich der Befall gleichmäßiger auf die verschiedenen Blatteile. Die Verteilung des Befalls war nicht von der Jahreszeit abhängig (vgl. Widler 1982). Einzelne Arten waren aber nicht zufällig im Blatt verteilt, sondern jeweils häufiger in bestimmten Blatteilen. Es ließen sich 5 Verteilungsmuster unterscheiden, die aber keinesfalls als streng definierte Kategorien aufgefaßt werden dürfen (vgl. Abb. 2). Sie waren nie von der Jahreszeit und, außer bei *Septoria* sp. 1, auch nicht vom Blattalter abhängig. Ferner zeigten gleiche Taxa, die aus verschiedenen Pflanzen isoliert wurden, in allen Fällen ein identisches Verteilungsmuster. Ein homogener Gesamtbefall beruht somit auf Summation verschiedener derartiger Verteilungsmuster.

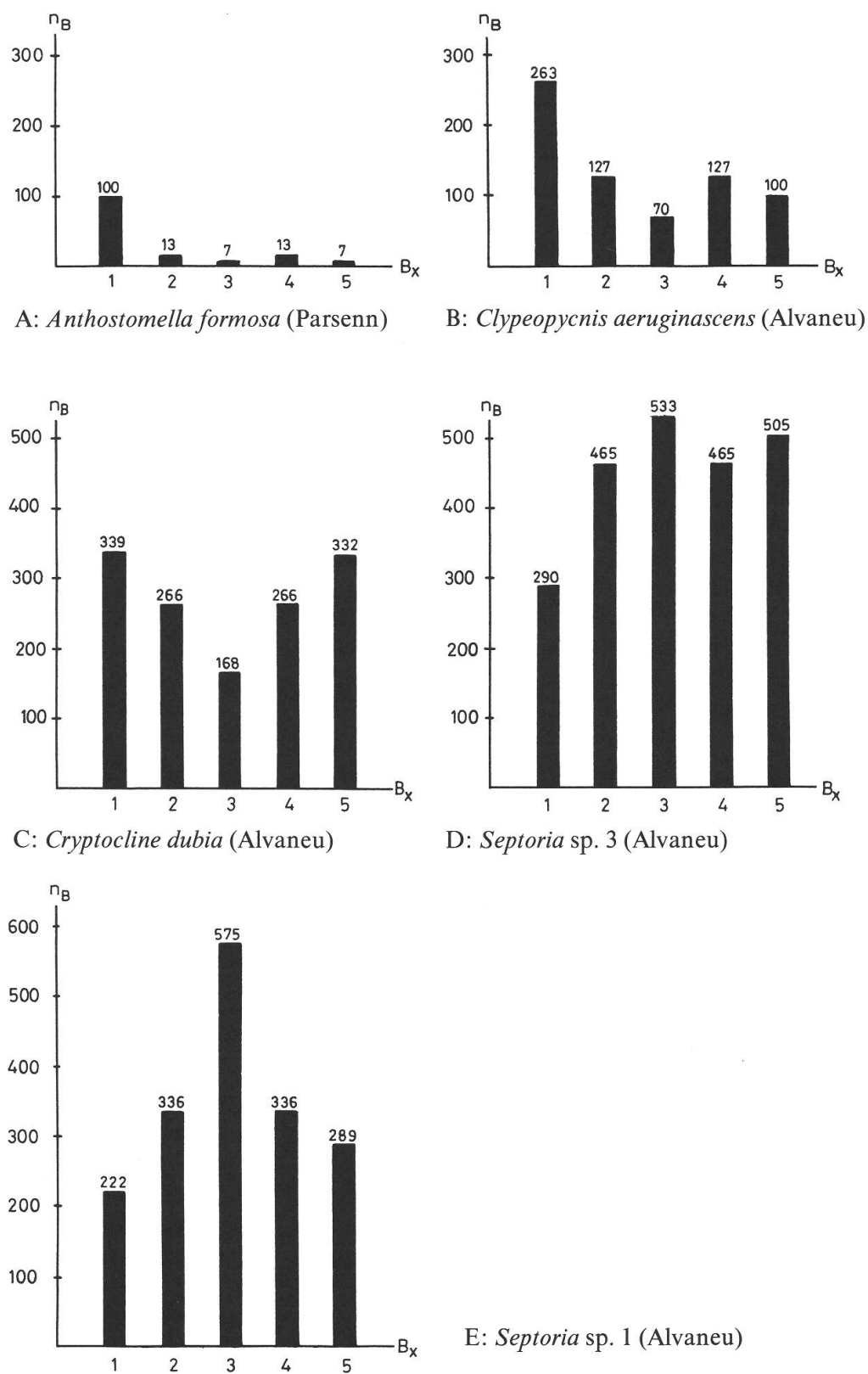


Abb. 2. Verteilungsmuster von fünf repräsentativen Endophyten in den Blättern von *Arctostaphylos uva-ursi*. n_B = Anzahl befallener Blattstücke; B_x = Art der Blattstücke (1 = Blattgrund; 2 und 4 = seitliche Randpartien; 3 = Mittelrippe; 5 = Blattspitze).

1. *Anthostomella formosa*-Typ: umfaßt Arten die fast ausschließlich den Blattgrund (Teil 1) befallen (vgl. Abb. 2 A). Sie kamen allerdings meist nur sporadisch und in einer kleinen Anzahl von Blättern vor. Es handelte sich in Alvaneu um *Anthostomella tomicum*, *Sporormiella ontariensis*, *Sporocadus caninus*, *Nodulisporium* stat. *Xylaria* sp. 1 & sp. 2, *Nodulisporium* sp. 1 & sp. 2, *Phialophora hoffmannii*-Gruppe, *Phialophora mutabilis*; auf Parsenn um *Anthostomella formosa*, *Gelatinosporium* sp. 1, *Rhizoctonia* sp. 1; an beiden Standorten vorhanden waren *Coniochaeta discospora*, *Sporormiella intermedia*, *Nodulisporium* stat. *Hypoxylon fragiforme* und *Nodulisporium* stat. *Hypoxylon rubiginosum* oder *H. fuscum*.

2. *Clypeopycnis aeruginascens*-Typ: Bevorzugter Befall der Randpartien (Teile 1, 2/4 & 5) mit häufigstem Befall am Blattgrund (vgl. Abb. 2 B). Dieser Typ war nur in Alvaneu vertreten, und zwar durch *Anthostomella sepelibilis*, *Clypeopycnis aeruginascens*, *Gelatinosporium* sp. 1 und *Septoria* sp. 2. *Gelatinosporium* sp. 1 trat in Parsenn ähnlich wie *Anthostomella formosa* auf, kam dort aber nur in wenigen Blättern vor.

3. *Cryptocline dubia*-Typ: Bevorzugter Befall der Randpartien des Blattes (Teile 1, 2/4 & 5) vgl. Abb. 2 C. Hierher gehörten in Alvaneu *Clypeopycnis* sp., *Coniothyrium* sp., *Diplodia* sp., *Gelatinosporium* sp. 2, *Pestalotia stevensonii*, *Phoma* sect. *plenodomus*, *Seimatosporium rosae*, *Alternaria alternata*, *Sarcopodium tortuosum*; auf Parsenn *Monostichella* sp. 1 und *Selenophoma* sp. 1; oder an beiden Standorten *Cryptocline dubia*, *Kabatina juniperi*, *Cladosporium cladosporioides* und *C. tenuissimum*.

4. *Septoria* sp. 3-Typ: der obere Abschnitt der Blattspreite (Teile 2/4, 3 & 5) ist am stärksten befallen (vgl. Abb. 2 D). Nur zwei Arten, beide aus Alvaneu, zeigten dieses Muster: *Septoria* sp. 3 und *Ramularia* sp.

5. *Septoria* sp. 1-Typ: das Blatt ist im Bereich des Mittelnervs (Teil 3) am stärksten befallen (vgl. Abb. 2 E). Diese Verteilung fand sich bei *Coccomyces arctostaphyli*, *Physoctenidia arctostaphyli* und *Septoria* sp. 1 an beiden Standorten und bei *Phyllosticta pyrolae* aus Alvaneu.

5.2. Jahreszeitliche Einflüsse auf den Befall („saisonale Sukzession“)

In Alvaneu treten nicht alle Endophytenarten in den fünf Pflanzen gleich häufig auf; deshalb ermittelten wir die jahreszeitliche Verteilung der Pilzarten für jede Pflanze einzeln. Auf diese Weise konnten wir prüfen, ob das Gesamtbild der jahreszeitlichen Verteilungsmuster auch für die einzelnen Pflanzen repräsentativ war oder nur die Summe verschiedener Muster darstellt. In einigen Fällen waren zum Beispiel die Befallsmaxima oder -minima für bestimmte Pilzarten in verschiedenen Pflanzen jeweils um 6 Wochen (1 Probenahme) verschoben.

Die jahreszeitliche Verteilung der Pilze ist in den Diagrammen 3, 4 und 5 dargestellt. In diesen Diagrammen sind auf der x-Achse die 18 Probenahmen, auf der y-Achse die verschiedenen Blattalter und auf der z-Achse die Befallshäufigkeit aufgeführt. Alle Zeichnungen in diesem und im nächsten Kapitel sind gleich normiert: die Höhe jedes „Peaks“ entspricht der Anzahl befallener Blätter. Der z-Faktor in jeder Zeichnung gibt den Vergrößerungsfaktor der Säulen an. Da von Knospenblättern und vierjährigen Blättern in den meisten Probenahmen weniger als 50 Exemplare untersucht werden konnten, sollten diese in den Diagrammen nur für einen qualitativen Vergleich herbeigezogen werden.

Bei Pflanzen aus Alvaneu war der stetig zunehmende Befall einjähriger Blätter besonders ausgeprägt (vgl. Abb. 3 A); sonst waren keine eindeutig saisonalen Einflüsse zu erkennen. Zwei- und dreijährige Blätter waren das ganze Jahr mehr oder weniger gleich stark befallen. Der schwächere Befall, den man nach der Bildung neuer Blätter

feststellen konnte, ist methodisch bedingt: so wurden zum Beispiel die „alten“ einjährigen zu „neuen“ zweijährigen Blättern. Auch auf Parsenn waren, außer einer Befallsabnahme im Winter 1980/81, keine eindeutig saisonalen Trends erkennbar (vgl. Abb. 3 B).

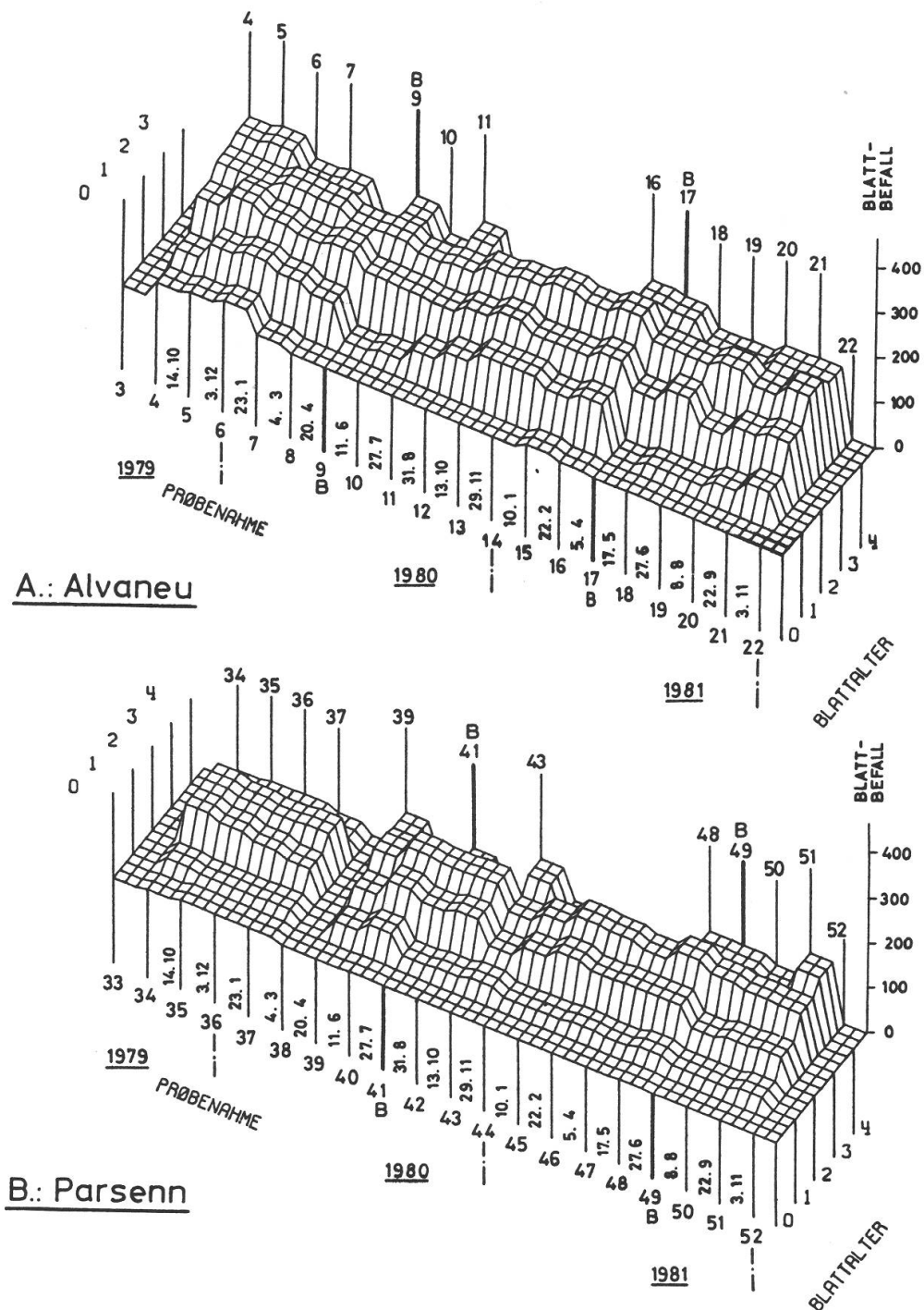


Abb. 3. Jahreszeitliche Veränderungen des Gesamtbefalles in Blättern von *Arctostaphylos uva-ursi* aus Alvaneu bzw. Parsenn (z-Faktor: 0,016, B=Zeitpunkt der Bildung neuer Blätter; Blattalter 0: Knospenblätter, 1: < 1 Jahr, 2: 1–2 Jahre, 3: 2–3 Jahre, 4: > 3 Jahre)

Trotz des weitgehend homogenen Gesamtbefalls waren jahreszeitliche Veränderungen im Auftreten bestimmter Arten festzustellen. Es lassen sich drei Typen unterscheiden.

1. *Podospora tetraspora*-Typ: pro Jahr einmaliges Auftreten des Endophyten (vgl. Abb. 4A). Zu dieser Kategorie zählen Arten, die pro Jahr nur in einer, höchstens in zwei aufeinanderfolgenden Probenahmen gefunden wurden. Nur 2 weitere Arten aus

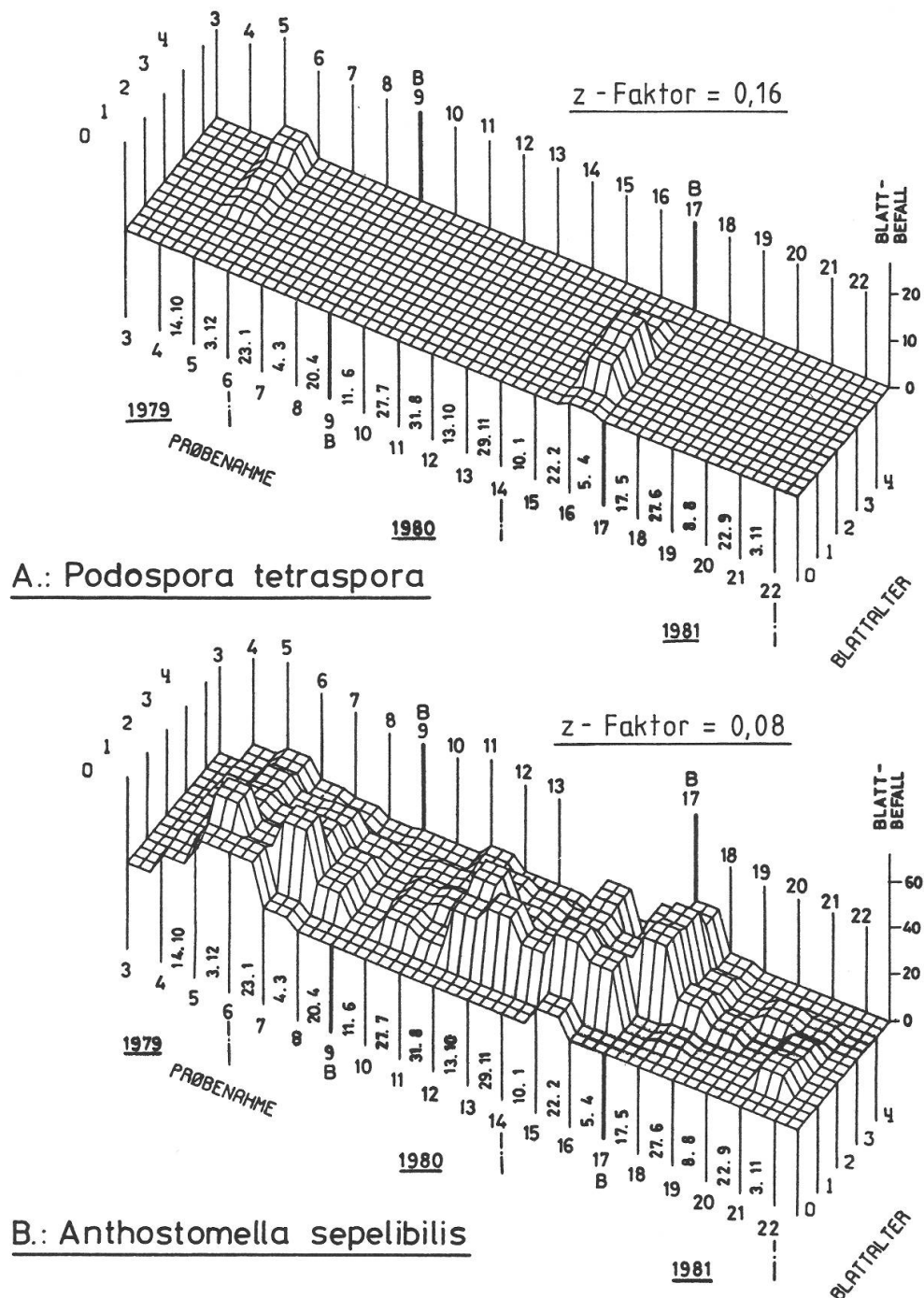


Abb. 4. Jahreszeitlicher Befall der Blätter von *Arctostaphylos uva-ursi* mit *Podospora tetraspora* (A) und *Anthostomella sepelibilis* (B) in Alvaneu, getrennt nach Blattalter 0: Knospenblätter, 1: < 1 Jahr, 2: 1–2 Jahre, 3: 2–3 Jahre, 4: > 3 Jahre

Alvaneu (*Alternaria dauci* und *Gelatinosporium* sp. 2) und eine aus Parsenn (*Coleophoma empetri*) waren ähnlich begrenzt in ihrem Auftreten. Alle 4 Arten waren nur in einer kleinen Anzahl Blätter vorhanden.

2. *Anthostomella sepebilis*-Typ: Der Befall ist im Winter am stärksten, nimmt im Frühling ab, hat ein Minimum im Sommer und nimmt im Herbst wieder zu (vgl. Abb. 4 B). Zwischen den 5 untersuchten Pflanzen war höchstens das Ende bzw. der Beginn einer neuen Phase des Endophytenzyklus um eine Probenahme verschoben, sonst war der Infektionsverlauf identisch. Wintermaxima und Sommerminima zeigten auch *Septoria* sp. 3 aus Alvaneu, *Nodulisporium* stat. *Hypoxylon fragiforme* an beiden Standorten und *Anthostomella formosa* aus Parsenn, wobei letztere auffälligerweise im Sommer nie aus Blättern, dafür regelmäßig aus der Streue isoliert wurde.

3. *Monostichella* sp. 1-Typ: Der Befall ist im Winter am schwächsten (vgl. Abb. 5 C). Bei Endophyten dieser Gruppe begann der Aufbau der Population gegen Winterende; sie war, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, im Sommer/Herbst am größten und brach dann im Winter plötzlich zusammen. 4 weitere Arten zeigten solche Winterminima: aus Parsenn *Coccomyces arctostaphyli* und aus Alvaneu *Clypeopycnis aeruginascens*, *Phoma* sect. *plenodomus* und *Septoria* sp. 2.

Bemerkenswerterweise waren bei den meisten häufig auftretenden Arten wie *Cryptocline dubia*, *Gelatinosporium* sp. 1, *Phyllosticta pyrolae*, *Physalospora arctostaphyli*, *Ramularia* sp. und *Septoria* sp. 1 keine saisonalen Veränderungen festzustellen (Befallsmaxima und -minima scheinen sich ohne jahreszeitliche Bindung zu folgen). Dennoch gibt es Hinweise, daß auch diese Arten verschiedenen Umwelteinflüssen unterworfen sind. In Alvaneu war beispielsweise *Septoria* sp. 1 in den Probenahmen vom 11. 6., 31. 8. 1980, 10. 1., 5. 4. 1981 in Blättern aller Pflanzen häufig, aber schon in den jeweils darauffolgenden Probenahmen (27. 7., 13. 10. 1980, 22. 2., 17. 5. 1981) war der Befall wieder niedrig. Bei *Gelatinosporium* sp. 1 war die Abfolge solcher Schübe (Aufbauphasen und „Populationszusammenbrüche“) noch ausgeprägter und stimmte zeitlich teilweise mit jenen bei *Septoria* sp. 1 überein: so folgten in allen Pflanzen den Befallsmaxima vom 4. 3., 31. 8. 1980, 10. 1., 5. 4. 1981 unmittelbar die Befallsminima vom 20. 4., 13. 10. 1980, 22. 2., 17. 5. 1981. Auf die Bedeutung solcher Muster werden wir in Kap. 6.2. zurückkommen.

5.3. Einfluß des Blattalters auf den Befall („altersbedingte Sukzession“)

Bereits in Kapitel 3.4.1. haben wir erwähnt, daß mit zunehmendem Blattalter der Anteil befallener Blätter größer wird. Dies ist besonders ausgeprägt bei den Blättern aus Parsenn (vgl. Fig. 3 B); bei jenen aus Alvaneu kann man die kontinuierliche Zunahme des Befalls der einjährigen Blätter (vgl. Fig. 3 A) besser verfolgen.

Auch in diesem Fall ergibt die Betrachtung des Gesamtbefalls nur ein verzerrtes Bild der Verhältnisse im Blattinnern: nicht alle Pilztaxa waren in älteren Blättern auch häufiger. Es lassen sich zwei Typen altersabhängiger Sukzessionen unterscheiden: die Häufigkeit einer Art nimmt mit zunehmendem Blattalter zu („positive Korrelation“) bzw. ab („negative Korrelation“).

1. *Cryptocline dubia*/Parsenn-Typ: „positive Korrelation“ (vgl. Fig. 5 D). Mit zunehmendem Blattalter nimmt nicht nur die Anzahl befallener Blätter zu, sondern auch die Zahl der befallenen Teilstücke. Ein großer Teil der häufigen Endophytenarten von *A. uva-ursi* kann dieser Kategorie zugeordnet werden; aus Alvaneu: *Physalospora arctostaphyli*, *Pleospora herbarum*, *Clypeopycnis aeruginascens*, *Phyllosticta pyrolae*, *Septoria* sp. 2, *Septoria* sp. 3, *Seimatosporium rosae*, *Sporocadus caninus*, *Alternaria al-*

ternata, *Cladosporium cladosporioides*, *Phialophora mutabilis*, *Ramularia* sp.; aus Parsenn: *Coniochaeta discospora*; von beiden Standorten: *Coccomyces arctostaphyli* und *Cryptocline dubia*, wobei in beiden Fällen das für den Typ charakteristische Muster auf Parsenn ausgeprägter war als in Alvaneu. Nicht bei allen Arten war die Zunahme des Befalls auch mit einer größeren Ausbreitung des Myzels im Blatt korreliert (z. B. *Alternaria alternata*, *Clypeopycnis aeruginascens*, *Coniochaeta discospora*), vgl. Widler 1982.

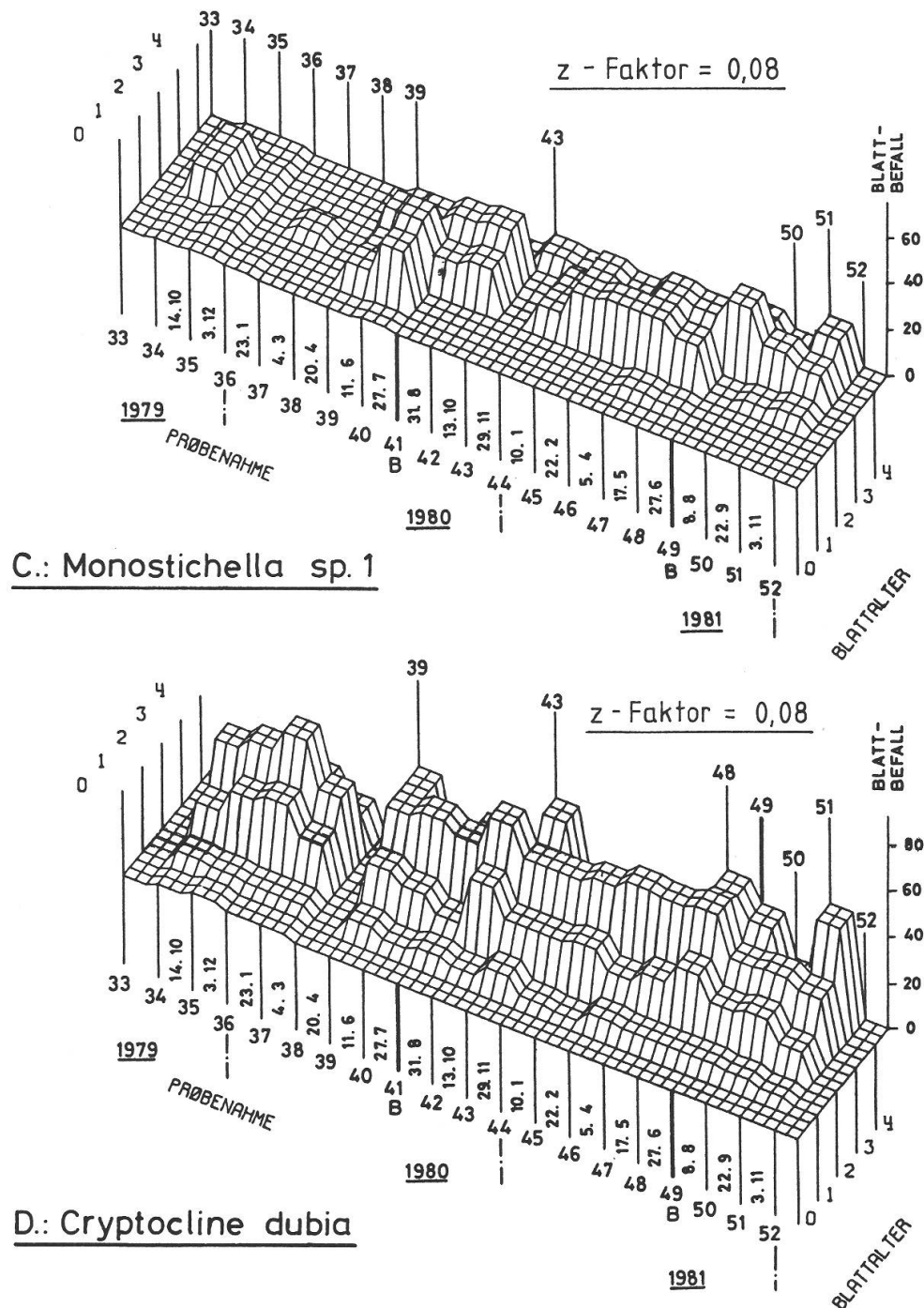


Abb. 5. Jahreszeitlicher Befall der Blätter von *Arctostaphylos uva-ursi* mit *Monostichella* sp. 1 (C) und *Cryptocline dubia* (D) in Alvaneu, getrennt nach Blattalter 0: Knospenblätter, 1: < 1 Jahr, 2: 1–2 Jahre, 3: 2–3 Jahre, 4: > 3 Jahre

Auf die Bedeutung dieser Pilze für die Blattalterung und den Blattfall wird in Kap. 6.2. eingegangen.

2. *Anthostomella sepebilis*-Typ: „negative Korrelation“ (vgl. Fig. 4 B). Mit zunehmendem Blattalter nimmt die Befallshäufigkeit durch Pilze dieses Typs und die Zahl der befallenen Teilstücke ab. Typischer Vertreter dieser Kategorie ist *Anthostomella sepebilis*: diese Art war am häufigsten in einjährigen Blättern und ihr Myzel erreichte hier die größte Ausbreitung. Bei den übrigen Arten dieses Typs (*Gelatinosporium* sp. 1, *Kabatina juniperi*) verringerte sich die Zahl der befallenen Blätter erst nach dem zweiten Jahr, oder, wie bei *Monostichella* sp. 1 und *Septoria* sp. 1, sogar erst nach dem dritten Jahr; dabei war in den ersten beiden Jahren die Zahl befallener Teilstücke am größten, danach nahm diese stetig ab.

6. Diskussion

6.1. Die Verteilung der Pilze im Blatt

Die beobachteten Verteilungsmuster der Pilze in den Blättern von *A. uva-ursi* müssen ein Ausdruck der öko-physiologischen Ansprüche der Endophyten sein. Sie sind mit Bestimmtheit keine Artefakte. Tatsächlich lassen sich bei den meisten auf Endophyten untersuchten Pflanzen solche Muster feststellen: so sind Blätter von *Ilex aquifolium* L. (Luginbühl & Müller 1980 a) und von *Abies alba* Miller (Gourbière 1975) vor allem im Bereich der Mittelrippe befallen, bei *Ruscus aculeatus* L. (Luginbühl & Müller 1980 a), *Picea abies* (L.) Karsten, *Pinus nigra* Arnold, *P. sylvestris* L. (Carroll et al. 1977) und *Juniperus communis* L. (Petrini & Müller 1979) hingegen kommen die Pilze bevorzugt am Blattgrund vor, und bei *Pyrus malus* L. und *P. pyrausta* Burgsd. ist der Hauptnerv stärker als der Blattrand, und dieser häufig stärker als der restliche Teil der Spreite besiedelt (Stadelmann 1976). Blätter der an Endophytenarten armen *Hedera helix* L. sind homogen befallen (Luginbühl & Müller 1980 a). Bei *A. uva-ursi* ist nur bei den einjährigen Blättern der Grund deutlich stärker befallen, mit zunehmendem Blattalter wird der Befall homogener, was allerdings auf die Summierung verschiedener Muster zurückzuführen ist, da die einzelnen Endophytenarten auch in älteren Blättern keine homogene Verteilung aufweisen. Dies bedeutet, daß es vor allem in älteren Blättern keine Bereiche gibt, die für das Gedeihen der Pilze ungünstig sind.

Der Artenreichtum in den Blättern von *A. uva-ursi*, die oft mehrere Endophyten gleichzeitig beherbergen (vgl. Kap. 3.4.1, Tab. 3), wirft die Frage auf, wie sich das Zusammen- oder Nebeneinanderleben dieser zahlreichen Pilze in einem Blatt gestaltet. Die fünf unterschiedenen Verteilungsmuster könnten eine Erklärung bieten: das Blattinnere ist nicht ein einheitliches Biotop, sondern es sind verschiedene ökologische Nischen vorhanden, die durch verschiedene Organismen besiedelt werden, wobei eine räumliche und wahrscheinlich auch ernährungsphysiologische Gliederung erreicht wird. In diesem Zusammenhang ist von Bedeutung, daß allen Typen häufige Arten zugeordnet werden können, und sich diese in den Blättern nicht gegenseitig ausschließen. Artenreichtum und starker Mehrfachbefall weisen auf eine solche Kammerung des Blattinnern hin. Ursache der verschiedenen Verteilungsmuster der Arten könnten Unterschiede bezüglich der physiologischen Leistungen, der Konkurrenzkraft und des Infektionswegs sein.

Über die Physiologie endophytischer Pilze ist allerdings wenig bekannt. Es wurden aber verschiedene Hypothesen formuliert, die die Bevorzugung bestimmter Blatteile durch Endophyten zu erklären versuchen. Am Blattgrund und im Bereich der Mittel-

rippe bleiben Tau und Regenwasser länger liegen (vgl. Stadelmann 1976, Petrini & Müller 1979), und es sammeln sich bevorzugt Sporen, Exsudate und Staubpartikel an (vgl. Pugh & Buckley 1971 b), wodurch die Sporenkeimung begünstigt wird. Ferner verursachen Verletzungen durch Insekten einen größeren Verlust an Nährstoffen und könnten auch zur Eintrittspforte für keimende Pilze werden (vgl. Pugh & Buckley 1971 b). Im Blattinnern könnten die nährstoffführenden Leitbündel zusätzliche Nährstoffe bereitstellen (vgl. Luginbühl & Müller 1980 a). Das günstige Mikroklima und Nährstoffangebot würden in diesen Bereichen einen stärkeren Endophytenbefall bewirken, die Verteilungsmuster wären somit eine Folge des Infektionswegs. Der stärkere Gesamtbefall des Blattgrundes bei den einjährigen, noch zarteren Blättern könnte für diese Annahme sprechen. Andererseits befallen Arten, die beispielsweise zum *Cryptocline dubia*-Typ gehören, auch in den jungen Blättern vor allem die Randpartien und zeigen keine Vorliebe für Blattgrund oder Mittelrippe.

Nebst diesem Infektionsweg müssen daher noch weitere Möglichkeiten in Betracht kommen. *Cladosporium cladosporioides* und *Alternaria alternata*, zwei typische Epiphyten, kommen bei *A. uva-ursi* vor allem in der Blattspitze und in den restlichen Randpartien vor. Wir beobachteten, daß nach der Isolierung diese Arten aus kaum erkennbaren Verletzungen am Blattrand herauswachsen. Nach Dickinson (1981) können Epiphyten durch Verletzungen in das Blattinnere eindringen und zu einer endophytischen Lebensweise übergehen. Da der Blattrand den größten Verletzungsgefahren ausgesetzt ist, vor allem bei mechanischen Schädigungen (z. B. durch Eiskristalle), befinden sich in diesem Bereich die meisten „Eingangspforten“ für solche Pilze. Es ist möglich, daß weitere Arten mit der selben Verteilung im Blatt epiphytisch wachsen, oder wenigstens auf der Blattoberfläche keimen und dann durch Verletzungen eindringen können. Luginbühl & Müller (1980 b) konnten an sterilen Pflanzen von *Hedera helix* L. nachweisen, daß wenigstens ubiquistische Pilze wie *Epicoccum purpurascens* und *Phomopsis* sp. von der Blattoberfläche ins Innere eindringen können.

Weil ein großer Teil der häufigen Arten in Stengeln und Blättern vorkommt, ist es naheliegend, daß es sich um sproßbürtige Pilze handelt, die durch den Petiolus ins Blatt eindringen und sich dann weiter ausbreiten. Pugh & Buckley (1971 a) gelang der Nachweis, daß *Aureobasidium pullulans* (de Bary) Arn. systemisch in Zweigen wächst und von da neue Knospen befällt.

Bezüglich der Verbreitung der Pilze innerhalb des Blattes muß für all jene zahlreichen Arten, die nur am Blattgrund vorkommen (*Anthostomella formosa*-Typ), angenommen werden, daß dieser eine ökologische Nische darstellt. Handelt es sich um konkurrenzschwächere Pilze, die von der Pflanze in Schach gehalten oder von anderen Endophyten zurückgedrängt werden? Letztere Hypothese scheint ziemlich unwahrscheinlich, da sich diese Pilze auch dann nicht stärker ausbreiten, wenn keine anderen Arten im Blatt vorkommen. Denkbar wäre aber auch eine Beschleunigung des Blattfalls durch solche am Grunde wachsenden Arten.

Die Verbreitung im Blatt und die saisonale bzw. blattaltersabhängige „Sukzession“ (vgl. Kap. 5.2 & 5.3) von *Anthostomella sepelibilis*, *Clypeopycnis aeruginascens*, *Gelatinosporium* sp. 1 und *Septoria* sp. 2 deuten auf eine pathogene Wirkung dieser Arten des *Anthostomella formosa*- und des *Clypeopycnis aeruginascens*-Typs für die Blätter hin.

6.2. Saisonale und altersbedingte Sukzession

Bei den saisonalen und altersbedingten „Sukzessionen“ von Endophyten handelt es sich nicht um Sukzessionen im pflanzensoziologischen Sinn: In jeder Probenahme wur-

den zwangsläufig andere „Flächen“ (Blätter) untersucht. Wir konnten daher nur Veränderungen in der Häufigkeit der Arten verfolgen, nicht aber die eigentliche Abfolge der Arten in einem bestimmten Blatt.

Die Populationen von Arten, deren Häufigkeit saisonalen Schwankungen unterworfen ist oder die mit zunehmendem Blattalter seltener vorkommen, sind durch eine Aufbauphase und einem mehr oder weniger starken Zusammenbruch gekennzeichnet.

Verschiedene Faktoren können zu einer Abnahme des Befalls führen. Eine pathogene Wirkung von Endophyten kann das Abfallen der infizierten Blätter verursachen, womit in einer folgenden Probenahme der Pilz (z. B. *Anthostomella formosa*) nur mehr in der Streue nachgewiesen werden kann. Eine Pilzart könnte aber auch durch die Pflanze unterdrückt oder durch andere Endophyten verdrängt werden. Da nur wenige Untersuchungen über den Antagonismus zwischen verschiedenen Pilzarten durchgeführt wurden (vgl. Webster 1970, Dennis & Webster 1971 a + b, v. d. Heuvel 1971), ist schwer abzuschätzen, wie stark die Sukzession durch die unterschiedliche Konkurrenzkraft der Pilze beeinflusst wird. Noch weitgehend ungeklärt ist auch der Einfluß von nicht pilzlichen Endophyten, wie Bakterien, auf die Zusammensetzung der Endophytenflora. Nach Fraser (1971) können Bakterien zwar die Sporenkeimung verschiedener Pilzarten hemmen, haben aber nach der Infektion nur noch einen geringen Einfluß auf die Pilze. Spurr (1981) stellte hingegen fest, daß Bakterien pilzliche Parasiten unter Kontrolle halten können.

Für die Interpretation von Sukzessionen darf der Einfluß der Wirtspflanzen auf die Endophyten nicht unterschätzt werden. Die Synthese fungistatischer oder fungizider Verbindungen könnte abhängig sein von Jahreszeit, Blattalter oder Witterung. Ferner könnten widrige Umweltbedingungen die Pflanzen schwächen, d. h. ihre Resistenz gegen Infektionen vermindern und so eine Ausbreitung der Pilze begünstigen. So sind für Pugh (1958) Temperatur und Wassergehalt des Substrats die wichtigsten Umweltfaktoren, welche saisonale Pilzaktivitäten beeinflussen. Aber auch saisonale Veränderungen im qualitativen und quantitativen Angebot an organischen Verbindungen (vgl. Beres 1980) und im pH-Wert des Zellinhalts (vgl. Gourbière 1981) könnten die Struktur der Endophytenpopulationen beeinflussen. Umgekehrt wäre es aber auch denkbar, daß die Veränderungen dieser physiologischen Parameter auf die Wirkung der Endophyten zurückzuführen sind.

Bei *A. uva-ursi* nahm einerseits mit zunehmendem Blattalter die Anzahl der Blätter ab, andererseits waren diese stärker befallen, was sich in einer Zunahme des Gesamtbefalls, des Mehrfachbefalls (vgl. Kap. 3.4.1, Tab. 3) und der Zahl befallener Blatteilstücke ausdrückte. Dies deutet auf einen möglichen Einfluß der Endophyten auf den Blattfall (vgl. auch Sherwood & Carroll 1974, Petrini & Müller 1979) und/oder auf eine Abnahme der Widerstandskraft gegen Infektionen mit zunehmendem Blattalter hin. So vermuteten auch O'Donnell & Dickinson (1980), daß Arten wie *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Epicoccum purpurascens* und *Botrytis cinerea*, die nach Hudson (1971) typische primäre Saprobien sind und vor allem in alternierenden Blättern und in der Streu wachsen, im Blattinnern mehr oder weniger inaktiv bleiben und sich erst nach Veränderungen im Stoffwechsel der Wirtspflanzen, z. B. als Folge der Blattalterung, stärker ausbreiten können.

Beim Betrachten einzelner Arten zeigte sich, daß deren Auftreten nicht auf ein bestimmtes Blattalter beschränkt war, daß aber ihre Häufigkeit oft in charakteristischer Weise variierte: Arten des *Cryptocline dubia*-Typs waren in älteren Blättern häufiger (vgl. Kap. 5.3), während jene des *Anthostomella sepelibilis*-Typs bevorzugt in jungen Blättern vorkamen (vgl. Kap. 5.3).

Wir vermuten, daß Arten vom *C. dubia*-Typ den Stoffwechsel und die Alterung der Blätter nur schwach beeinflussen. Man könnte sich vorstellen, daß solche Endophyten sich von „Abfallprodukten“ des pflanzlichen Stoffwechsels ernähren und somit, ähnlich den Vakuolen, exkretorische Aufgaben übernehmen. Es wäre auch denkbar, daß durch die Assimilation der Pflanze im Blatt ein Überfluß an organischen Verbindungen entsteht, von dem die Pilze, ohne Schaden für die Pflanze, zehren können. Diese Art der Ernährung könnte im Blattinnern das Eindringen von pathogenen Pilzen hemmen, da die für ihr Wachstum notwendigen Nährstoffe schon vorher verbraucht worden sind, ähnlich wie Saprobien durch die Verwertung von Nährstoffen auf der Blattoberfläche (Honigtau, Pollen, Exsudate etc.) das Wachstum von Parasiten verhindern (Fokkema 1981).

Andere Endophyten können hingegen eine negative Wirkung auf die Blätter haben und den Blattfall beschleunigen. So vermuten Webster (1957) und Hogg (1966), daß gewisse Endophyten schon im lebenden Blatt den Abbau einleiten und Skidmore & Dickinson (1973) stellten fest, daß *Septoria* sp. und *Drechslera* sp. Chlorophyll a + b abbauen und *Alternaria alternata* und *Stemphylium* sp. durch Verursachung von Läsionen die Blattalterung beschleunigen.

Bei *A. uva-ursi* läßt sich die Bedeutung von Endophyten für den Blattfall besonders deutlich am Beispiel der Arten vom *Anthostomella sepelibilis*-Typ belegen (Häufigkeit und Ausdehnung im Blatt nehmen bei diesen Arten mit zunehmendem Blattalter ab). Sie üben wahrscheinlich einen negativen Einfluß auf die Blätter aus. Darauf weist auch das schubweise Auftreten von *Gelatinosporium* sp. 1 und *Septoria* sp. 1 und die saisonale Abhängigkeit des Befalls durch *Anthostomella sepelibilis* und *Monostichella* sp. 1 hin (vgl. Kap. 5.2). Es ist anzunehmen, daß die Pathogenität sich bei bestimmten Umweltbedingungen stärker auswirkt. Die meisten dieser Arten sind aber in der Streue selten, so daß sie möglicherweise nach dem Blattfall durch Pilze (u.a. *Cryptocline dubia*) verdrängt werden, die für den Streueabbau besser geeignet oder ihnen in der Nahrungskonkurrenz überlegen sind. Arten vom *A. sepelibilis*-Typ würden also den Blattfall vorbereiten bzw. verursachen, aber nach dem Versiegen ihrer Nährstoffquellen verschwinden, da sie andere organische Verbindungen nicht verwerten können. Dies würde der Sukzession von Pilzen beim Streueabbau und auf Dung entsprechen, von der Webster (1957) vermutet, daß sie durch das Nahrungsangebot gesteuert wird.

Die Tatsache, daß viele Blattendophyten auch in der Streue vorkommen, gibt uns weitere Hinweise auf die Lebensweise und die Bedeutung der Endophyten. Um in Blättern und Streue wachsen zu können, müssen Pilze ein breiteres ökologisches Spektrum haben: In abgefallenen Blättern sind die Schwankungen des Wassergehalts und der Temperatur ausgeprägter und das Nahrungsangebot ist weniger vielfältig. In abgestorbenen Blättern von *A. uva-ursi* sind die Endophyten auch der Konkurrenz von Arten wie *Hormonema* stat. *Dothiora* & *Pringsheimia* ausgesetzt, die im Blatt nicht vorkommen. Weil in der Streue von *A. uva-ursi* der Artenreichtum kleiner ist als in den Blättern und eine Art, *Cryptocline dubia*, dominiert, scheint es, daß nur wenige Endophyten optimal an das Leben in beiden Substraten angepaßt sind. Bezeichnenderweise ist *C. dubia* die einzige Art, die in allen Pflanzenteilen vorkommt, was ein weiterer Hinweis für ihr breites ökologisches Spektrum ist.

Weitere Hinweise auf die Wechselwirkung zwischen Endophyten und Pflanze geben die saisonalen Veränderungen in der Häufigkeit einzelner Arten. Bemerkenswert ist, daß regelmäßig und in großer Zahl auftretende Arten von *A. uva-ursi* (z. B. *Cryptocline dubia*, *Phyllosticta pyrolae*, *Physalospora arctostaphyli*, *Ramularia* sp.) keine saisonalen Spitzen zeigen, also eine gewisse Stabilität in der Wechselwirkung sowohl zwischen

Pflanze und Pilz wie auch zwischen den verschiedenen Endophytenarten bestehen muß. Dies steht im Widerspruch zu den Resultaten von Gourbière (1974a), der feststellte, daß häufige Arten saisonale Optima besitzen, während die selteneren zufällig auftreten. Saisonale Fluktuationen der Pilzpopulation sind in den Blättern von *A. uva-ursi* hauptsächlich durch Veränderungen in der Häufigkeit bestimmter Arten und weniger durch Verschiebungen im Artenspektrum verursacht, welches während der ganzen Untersuchungsperiode erstaunlich stabil war.

Es gibt allerdings einzelne Arten, z. B. *Podospora tetraspora*, deren Auftreten zeitlich eng begrenzt ist. Bei Arten des *Podospora tetraspora*-Typs bedarf es einer besonders feinen Abstimmung zwischen dem pflanzlichen Stoffwechsel, den Umweltfaktoren und dem Lebenszyklus des Pilzes. Es handelt sich wahrscheinlich um Arten, die durch Sporen verbreitet werden und nur einmal im Jahr sporulieren. Damit der Endophyt in die Pflanze eindringen kann, müssen Zeitpunkt der Sporenbildung und -reifung mit günstigen Bedingungen für Sporenkeimung und Infektion zusammenfallen. Nach geglückter Infektion ist die Reaktion der Wirtspflanze ausschlaggebend: nach einer kurzen Ausbreitungsphase verschwindet der Endophyt aus der Probenahme, weil er entweder durch die Pflanze erfolgreich bekämpft wird, oder wegen seiner starken pathogenen Wirkung das rasche Absterben des infizierten Blattes verursacht.

Bei Arten, die vor allem im Sommer (*Monostichella* sp. 1-Typ) bzw. im Winter (*Anthostomella sepebilis*-Typ) vorkommen, verschiebt sich wahrscheinlich bei bestimmten klimatischen Bedingungen das Gleichgewicht zwischen Pilz und Pflanze zu ungunsten des einen Partners. Gourbière (1974a) vermutete, daß im Winter, infolge der verminderten Widerstandskraft der Pflanze, *Cytospora* sp., ein pathogener Parasit, aufkommen kann. Als weitere Ursache der jahreszeitlichen Abhängigkeit des Befalls wäre auch denkbar, daß die Pilze nur in einem begrenzten Temperaturbereich wachsen können oder daß sich das Nahrungsangebot im Laufe des Jahres ändert, so daß sich Arten aus verschiedenen Gruppen konkurrenzieren und verdrängen, was einer echten Sukzession gleichkäme.

Weil die meisten Arten aus diesen zwei Gruppen während der für sie ungünstigen Jahreszeit nicht vollständig verschwinden, und andererseits auch aus Zweigen isoliert wurden, ist es wahrscheinlich, daß sie nach einem Populationszusammenbruch vom Stengel her wieder ins Blatt eindringen. Einzig bei *Anthostomella formosa*, die im Sommer nur in der Streu vorkommt, ist eine Neuinfektion durch Sporen wahrscheinlich (vgl. auch Kap. 6.1).

Bei Arten wie *Gelatinosporium* sp. 1 folgen meist die Befallsminima unmittelbar den -maxima. Wir nehmen an, daß sich der Pilz bei günstigen Bedingungen in der Pflanze und im Blatt stark ausbreiten kann, daß aber wegen seiner pathogenen Wirkung die infizierten Blätter abfallen, womit die Population zusammenbricht.

Es wäre zu bedenken, daß bei derartigen Populationszusammenbrüchen durch Blattfall auch andere, nicht pathogene Endophyten mit ins Verderben gezogen werden. So ließen sich bei einigen Probenahmen, beispielsweise im April 1980, bei verschiedenen Arten gleichzeitig Minima feststellen.

Bei all jenen Arten, deren Auftreten unregelmäßig ist, wirkt sich ein Nachteil unserer Isolierungsmethode aus: Nach Hudson (1968) können die Pilze in der Pflanze physiologisch aktiv sein oder sich in einem Ruhestadium befinden. Beim Isolieren wird aber zwischen aktivem und inaktivem Myzel nicht unterschieden. Durch diesen Eingriff werden aber die Bedingungen einschneidend verändert, so daß Pilze, die sich im Blatt im Ruhestadium befanden, auswachsen und so das Bild eines kontinuierlichen Befalls erwecken.

Eine ausgeglichene saisonale Verteilung kann man auch bei Arten erwarten, die eine saprobische Lebensweise und keinen pathogenen Einfluß auf das Blatt haben. Ihr Auftreten in einem bestimmten Blatt kann daher zufällig sein, und Unterschiede im Befall zwischen verschiedenen Probenahmen könnten in diesem Falle auf die Tatsache zurückzuführen sein, daß jedesmal andere Blätter untersucht wurden. Da aber auch bei diesen Endophyten die Verbreitung im Blatt nicht homogen ist, sondern eine Gesetzmäßigkeit zeigt (vgl. Kap. 5.1), muß auch zwischen diesen Pilzen und der Pflanze eine enge Wechselwirkung bestehen; die Pflanzen setzen die Grenzen für die Ausbreitung der Pilzmyzelien.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß bei *A. uva-ursi* das Vorkommen der Pilzarten vom Standort und, für bestimmte Endophytenarten, auch von der Jahreszeit abhängig ist. Die Häufigkeit mit der eine bestimmte Art auftritt, kann von der Jahreszeit, dem Blattalter oder vom Zufall abhängen, und die Ausbreitung des Myzels im Blatt ist wahrscheinlich für jede Art typisch und wird durch die Pflanze mitbestimmt.

Die Ursache für den großen Artenreichtum, den starken Mehrfachbefall, die gesetzmäßige Verbreitung der Pilze im Blatt und das jahreszeitliche Vorkommen einiger Arten ließe sich erst erkennen, wenn die physiologischen Ansprüche und Fähigkeiten der Endophyten bekannt wären. Als Ansatz für eine Erklärung könnte folgende Hypothese dienen: während die pathogenen Pilze auf Kosten des Wirtes leben, ernähren sich die nicht pathogenen Endophyten möglicherweise vom Überfluß oder von den Abfallprodukten des pflanzlichen Stoffwechsels. Wenn die Bedingungen für die Pflanze nicht optimal sind, kann sie weniger Nährstoffe zur Verfügung stellen, die Pilze wachsen schlechter oder müssen andere Nährstoffquellen erschließen und können dann eventuell die Pflanze schädigen und das Abfallen der Blätter verursachen. Die Abfolge von Maxima und Minima wäre in diesem Fall eine R-Strategie (R-Strategen sind nach Streit, 1980, gekennzeichnet durch eine große Wachstumsrate, d.h. einer explosionsartigen Vermehrung der Individuen folgt, bei Erreichen oder Überschreiten der Kapazität der ökologischen Nische, ein katastrophaler Zusammenbruch der Population): wenn die Bedingungen für das Pilzwachstum optimal sind, breitet sich der Endophyt rasch aus, schädigt aber dadurch das Blatt und bringt es zum Absterben.

Solange aber nicht einmal der Anteil der pilzlichen Gewebe am Blattgewicht bekannt ist und die Wechselbeziehungen zwischen Stoffwechsel von Pilz und Pflanze nicht geklärt sind, können wir über Infektionsweg, Ernährungsweise und Bedeutung der Endophyten nur Vermutungen anstellen.

Da sich deren Existenz aber nicht leugnen läßt, müßte man wohl bei physiologischen Versuchen mit Pflanzen einer möglichen Beeinflussung durch Endophyten die nötige Aufmerksamkeit widmen.

Zusammenfassung

Aus Wurzeln, Zweigen, Blättern und Streue von *Arctostaphylos uva-ursi*-Pflanzen, die an zwei Standorten in der montanen bzw. alpinen Stufe gesammelt wurden, konnten 196 verschiedene Pilztaxa und eine *Streptomyces*-Art isoliert werden. Insgesamt war der Befall verschiedener Blatteile in Blättern, die mehr als ein Jahr alt waren, gleich stark. Für die einzelnen Arten ließen sich aber auf Grund ihrer Ausbreitung innerhalb der Blätter fünf Verteilungsmuster unterscheiden. Diese Verteilungsmuster sind artspezifisch und weder vom Blattalter noch von der Jahreszeit abhängig.

Im ersten Lebensjahr der Blätter stieg der Gesamtbefall kontinuierlich an, später war er keinen saisonalen Schwankungen mehr unterworfen. Gesamtbefall und Mehrfachbefall wurden mit zunehmendem Blattalter größer. Gewisse Taxa kamen in älteren Blättern häufiger und in größerer Ausdehnung vor, während bei anderen Pilzen mit zunehmendem Blattalter die Anzahl befallener Blätter und Blatteilstücke abnahm. Nur wenige Taxa zeigten in ihrem Auftreten saisonale Muster.

Herrn dipl. natw. M. Müller danken wir für die Computer-Programme, die er uns großzügigerweise zur Verfügung gestellt hat. Herrn Ing. R. Widler danken wir für das Anfertigen der technischen Zeichnungen, Frau Dr. H. Widler-Kiefer für die kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn N. Kindschi vom Parsennendienst für seine wertvollen Hinweise bezüglich der Lawinensituation und den Behörden der Landschaft Davos für die Sammelerlaubnis. Die Untersuchungen wurden durch einen Forschungskredit der ETH-Zürich ermöglicht.

Literaturverzeichnis

- Ahmed S. I. and Cain R. F. 1972. Revision of the genera *Sporormia* and *Sporormiella*. *Canad. J. Bot.* 50: 419–477.
- Arx J. A. von 1949. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mycosphaerella*. *Sydowia* 3: 27–100.
- 1970. A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*. Cramer, Lehre, 203 pp.
 - 1974. The genera of fungi sporulating in pure culture. Cramer, Vaduz, 315 pp.
 - 1975. On *Thielavia* and some similar genera of Ascomycetes. *Stud. Mycol.* 8: 1–31.
- Bainier G. 1909. Monographie des *Chaetomidium* et des *Chaetomium*. *Bull. Soc. Mycol. France* 25: 191–237 + 17 pl.
- Bandoni R. J. 1972. Terrestrial occurrence of some aquatic Hyphomycetes. *Canad. J. Bot.* 50: 2283–2288.
- Bärlocher F. and Kendrick B. 1974. Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. *J. Ecol.* 62: 761–791.
- Beres C. 1980 Seasonal changes in the reducing organic material of shrub leaves. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26: 247–254.
- Bernstein M. E. and Carroll G. C. 1977. Internal fungi in old-growth Douglas fir foliage. *Canad. J. Bot.* 55: 644–653.
- Bezerra J. L. and Kimbrough J. W. 1975. The genus *Lasiobolus*. *Canad. J. Bot.* 53: 1206–1229.
- Black R. L. B. and Dix N. J. 1977. Colonization of scots pine litter by soil fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 68: 284–287.
- Breeze E. M. and Dix N. J. 1981. Seasonal analysis of the fungal community on *Acer platanoides* leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 77: 321–328.
- Cain R. F. 1934. Studies of coprophilous Sphaeriales in Ontario. *Univ. Toronto Studies, Biol. Series* 38: 126 pp. (Nachdruck 1969 durch Cramer, Lehre).
- Carmichael J. W., Kendrick W. B., Connors I. L. and Sigler L. 1980. Genera of Hyphomycetes. The University of Alberta Press, Edmonton/Canada, 386 pp.
- Carroll F. E., Müller E. and Sutton B. C. 1977. Preliminary studies on the incidence of needle endophytes in some European conifers. *Sydowia* 29: 87–103.
- Crivelli P. 1983. Über die heterogene Ascomycetengattung *Pleospora* Rabh.; Vorschlag für eine Aufteilung. *Diss. ETH-Zürich*, 213 pp.
- Dennis C. and Webster J. 1971 a. Antagonistic properties of species-groups of *Trichoderma*. I. Production of non-volatile antibiotics. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 57: 25–39.
- and – 1971 b. Antagonistic properties of species-groups of *Trichoderma*. II. Production of volatile antibiotics. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 57: 41–48.

- Dickinson C. H. 1976. Fungi on aerial surfaces of higher plants. In: Preece T. F. and Dickinson C. H. (eds.), Microbiology of aerial plant surfaces: 293–324. Academic Press, London & New York.
- 1981. Biology of *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides* and *C. herbarum* in respect of their activity on green plants. In: Blakeman J. P. (ed.), Microbial ecology of the phylloplane: 169–184. Academic Press, London & New York.
- and Pugh G. J. F. 1974. Biology of plant litter decomposition. 2 vols., Academic Press, London & New York, 146 + 175 pp.
- Dreyfuss M. 1975. Taxonomische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Chaetomium* Kunze. Sydowia 28: 50–133.
- Ellis M. B. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. C.M.I., Kew/England, 608 pp.
- 1976. More dematiaceous Hyphomycetes. C.M.I. Kew/England, 507 pp.
- Eriksson B. 1970. On Ascomycetes on Diapensiales and Ericales in Fennoscandia. I. Discomycetes. Symb. Bot. Upsal. 19: 1–17 + 8 Pl.
- 1974a. On Ascomycetes on Diapensiales and Ericales in Fennoscandia. II. Pyrenomycetes. Svensk Bot. Tidskr. 68: 192–234.
- 1974b. On Deuteromycetes on Diapensiales and Ericales in Fennoscandia. Svensk Bot. Tidskr. 68: 235–253.
- Fokkema N. J. 1981. Fungal leaf saprophytes, beneficial or detrimental. In: Blakeman J. P. (ed.), Microbial ecology of the phylloplane: 432–454. Academic Press, London & New York.
- Francis S. M. 1975. *Anthostomella* Sacc. (Part I). Mycol. Pap. 139: 1–97.
- Fraser A. K. 1971. Growth restriction of pathogenic fungi on the leaf surface. In: Preece T. F. and Dickinson C. H. (eds.), Ecology of leaf surface micro-organisms: 529–535. Academic Press, London & New York.
- Gourbière F. 1974a. Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). II. Les variations saisonnières de la microflore des aiguilles tombantes. Bull. Soc. Mycol. France 90: 325–333.
- 1974b. Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). I. Premiers resultats. Bull. Soc. Mycol. France 90: 89–96.
- 1975. Les champignons microscopiques liés aux aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). III. Microflore des aiguilles vivantes. Bull. Soc. Mycol. France 91: 429–441.
- 1981. Champignons des aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). Microflores basophiles. Bull. Soc. Mycol. France 97: 81–89.
- Gremmen J. 1977. Fungi colonizing living and dead tissue of *Pinus silvestris* and *Pinus nigra*. Kew Bull. 31: 455–460.
- Harper J. E. and Webster J. 1964. An experimental analysis of the coprophilous fungus succession. Trans. Brit. Mycol. Soc. 47: 511–530.
- Hegi G. 1966. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Vol. 5 (3): 1567–2254. Hauser, München.
- Heuvel J. van den 1971. Antagonism between pathogenic and saprophytic *Alternaria* species on bean leaves. In: Preece T. F. and Dickinson C. H. (eds.), Ecology of leaf surface micro-organisms: 537–544. Academic Press, London & New York.
- Hogg B. M. 1966. Micro-fungi on leaves of *Fagus sylvatica*. II. Duration of survival, spore viability and cellulolytic activity. Trans. Brit. Mycol. Soc. 49: 193–204.
- Hudson H. J. 1968. The ecology of fungi on plant remains above the soil. New Phytol. 67: 837–874.
- 1971. The development of the saprophytic fungal flora as leaves senesce and fall. In: Preece T. F. and Dickinson C. H. (eds.), Ecology of leaf surface micro-organisms: 447–455. Academic Press, London & New York.
- Kendrick W. B. and Burges A. 1962. Biological aspects of the decay of *Pinus silvestris* leaf litter. Nova Hedwigia 4: 313–342.
- Lindsey B. I. and Pugh G. J. F. (1976). Succession of microfungi on attached leaves of *Hippophaë rhamnoides*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 67: 61–67.
- Luginbühl M. 1980. Endophytische Pilze bei *Buxus*, *Hedera*, *Ilex* und *Ruscus*. Dissertation, ETH-Zürich, 78 pp.

- und E. Müller 1980a. Endophytische Pilze in den oberirdischen Organen von 4 gemeinsam an gleichen Standorten wachsenden Pflanzen (*Buxus*, *Hedera*, *Ilex*, *Ruscus*). *Sydowia* 33: 185–209.
- und – (1980b). Untersuchungen über endophytische Pilze. I. Infektionswege von Endophyten bei *Hedera helix* L. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 90: 244–250.
- Lundqvist N. 1972. Nordic Sordariaceae s. lat. *Symb. Bot. Upsal.* 20: 1–374 + 63 Pl.
- Malloch D. and Cain R. F. 1973. The genus *Thielavia*. *Mycologia* 65: 1055–1077.
- McKenzie E. M. C. and Hudson H. J. 1976. Mycoflora of rust-infected and non-infected plant material during decay. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 66: 223–238.
- Millar C. S. and Watson A. S. 1971. Two biotypes of *Lophodermium pinastri* in Scotland. *Europ. J. For. Path.* 1: 87–93.
- Mirza J. H. and Cain R. F. 1969. Revision of the genus *Podospora*. *Canad. J. Bot.* 47: 1999–2048.
- Mishra, R. R. and Das P. K. 1981. Fungal succession on Conifer needles. In: Blakeman J. P. (ed.), *Microbial ecology of the phylloplane*: 475–485. Academic Press, London & New York.
- and Dickinson C. H. 1981. Phylloplane and litter fungi of *Ilex aquifolium*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 77: 329–337.
- Morgan-Jones G., Nag Raj T. R. and Kendrick B. 1972–1980. *Icones generum coelomycetum* I–XI + Suppl., Univ. Waterloo, Biol. Series.
- Moser M. 1978. Die Röhrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). *Kleine Kryptogamenflora*, Vol. 2 b/2, 4. Auflage G. Fischer, Stuttgart & New York, 532 pp.
- Müller E. 1960. Die schweizerischen Arten der Gattung *Leptosphaeria* und ihrer Verwandten. *Sydowia* 4: 183–319.
- Munk A. 1957. Danish Pyrenomycetes. A preliminary Flora. *Dansk. Bot. Ark.* 17: 1–491.
- Oberholzer B. 1982. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Erica carnea* L. Dissertation ETH-Zürich, 99 pp.
- O'Donnell J. and Dickinson C. H. 1980. Pathogenicity of *Alternaria* and *Cladosporium* isolates on *Phaseolus*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 74: 335–342.
- Petrini O. 1978. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Juniperus communis* L. Dissertation, ETH-Zürich, 93 pp.
- und Müller E. 1979. Pilzliche Endophyten am Beispiel von *Juniperus communis* L. *Sydowia* 32: 224–251.
- , Stone J. and Carroll F. E. 1982. Endophytic fungi in evergreen shrubs in Western Oregon: a preliminary study. *Canad. J. Bot.* 60: 789–796.
- Pugh G. J. F. 1958. Leaf litter fungi on *Carex paniculata* L. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 41: 185–195.
- and Buckley N. G. 1971a. *Aureobasidium pullulans*: an endophyte in Sycamore and other trees. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 57: 227–231.
- und – 1971b. The leaf surface as a substrate for colonization by fungi. In: Preece T. F. and Dickinson C. H. (eds.), *Ecology of leaf surface microorganism*: 431–445. Academic Press, London & New York.
- und Mulder J. L. 1971. Mycoflora associated with *Typha latifolia*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 57: 273–282.
- Remler P. 1979. Ascomyceten auf Ericaceen in den Ostalpen. *Biblioth. Mycologica* 68: 1–321.
- Sherwood M. and Carroll G. 1974. Fungal succession on needles and young twigs of old-growth Douglas fir. *Mycologia* 66: 499–506.
- Skidmore A. M. and Dickinson C. H. 1973. Effect of phylloplane fungi on the senescence of excised barley leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60: 107–116.
- Spurr H. W. 1981. Experiments on foliar disease control using bacterial antagonists. In: Blakeman J. P. (ed.), *Microbial ecology of the phylloplane*: 369–381. Academic Press, London & New York.
- Stadelmann F. 1976. Die Apfel- und Birnen-Phyllosphären-Mikroflora und ihre Beeinflussung durch biotische und abiotische Faktoren, insbesondere durch *Venturia inequalis* (Cke.) Wint. und *Venturia pirina* (Bref.) Aderh. Dissertation, Universität Basel, 175 pp.
- Streit B. 1980. *Oekologie*. Thieme, Stuttgart & New York, 235 pp.
- Sutton B. C. 1980. The Coelomycetes. Fungi Imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata. C. M. I., Kew/England, 696 pp.

- Webster J. 1957. Succession of fungi on decaying coxfoot culms. Part II. J. Ecol. 45: 1–30.
 – (1970). Coprophilous fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 54: 161–180.
 Wehmeyer L. E. 1961. A world monograph of the genus *Pleospora* and its segregates. University of Michigan Press, Ann Arbor, 451 pp.
 Widler B. 1982. Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae). Dissertation ETH-Zürich, 133 pp.

Tab. 1. Liste der Pilzarten und deren Vorkommen. Für jedes gefundene Taxon sind Standort (A=Alvaneu; P=Parsenn) und die Lokalisierung in der Pflanze (W=Wurzel; Z=Zweige; B=Blatt; SR=Streue) angegeben. Bei Isolierungen aus Blättern bzw. Streue sind, getrennt nach den zwei Standorten, die Anzahl Probenahmen, bei denen das betreffende Taxon gefunden wurde, angegeben.

Taxon	Ort	Teil	Anzahl		Proben	
			B P A		SR P A	
Actinomycetales						
<i>Streptomyces noursei</i> Brown, Hazen et Mason	A	Z + B	–	1	–	–
Basidiomycota						
<i>Marasmius scorodonius</i> (Fr.) Fr.	A + P	W + Z	–	–	–	–
„Arthrokonidien“	A	B	–	1	–	–
<i>Rhodotorula</i> sp.	A	B + SR	–	1	–	–
Ascomycetes						
<i>Antennularia alpina</i> (Sacc.) E. Müller var. <i>major</i> Barr	A + P	B	1	5	–	–
<i>Anthostomella formosa</i> Kirschst.	P	B + SR	11	–	3	–
<i>Anthostomella sepelibilis</i> (Berk. et Court.) Sacc.	A	Z + B + SR	–	18	–	3
<i>Anthostomella tomicum</i> (Lev.) Sacc. (sowie Anamorph: <i>Nodulisporium</i> sp.)	A + P	B	2	9	–	–
<i>Aporothielavia leptoderma</i> (Booth) Malloch et Cain	P	B	1	–	–	–
<i>Chaetomium carinthiacum</i> Sörgel	A + P	B	1	1	–	–
<i>Chaetomium funiculum</i> Cooke	A	B	–	1	–	–
<i>Chaetomium undulatum</i> Bainier	P	B	2	–	–	–
<i>Cilioplea coronata</i> (Niessl) Munk	A	B	–	2	–	–
<i>Coccomyces arctostaphyli</i> (Rehm) B. Erikss. (sowie Anamorph: <i>Leptothyrium</i> sp.)	A + P	Z + B + SR	17	16	7	4
<i>Coniochaeta discospora</i> (Auersw.) Cain (sowie Anamorph: <i>Phialophora</i> sp.)	A + P	Z + B + SR	15	12	6	1
<i>Coniochaeta ligniaria</i> (Grev.) Massee	A + P	B	3	2	–	–
<i>Delitschia winteri</i> Plowright	A	B	–	2	–	–
<i>Gelasinospora adjuncta</i> Cain	A	Z	–	–	–	–
<i>Gnomonia riparia</i> Niessl	P	B	1	–	–	–
<i>Lasiobolus equinus</i> (Müll. ex Gray) Karst.	P	B	1	–	–	–
<i>Mycosphaerella allicina</i> (Fr.) West. (sowie Anamorph: <i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link)	A + P	B	2	5	–	–
<i>Mycosphaerella</i> cf. <i>vaccinii</i> (Cooke) Schröter	P	B	1	–	–	–
<i>Nodulosphaeria modesta</i> (Desm.) Munk	P	B	1	–	–	–
<i>Nodulosphaeria pileata</i> (Volk.) Crivelli	P	B	1	–	–	–
<i>Nodulosphaeria winteri</i> (Niessl) Crivelli	P	B	3	–	–	–

Tab. 1. (Fortsetzung)

Taxon	Ort	Teil	Anzahl		Proben	
			B		SR	
			P	A	P	A
<i>Phaeosphaeria eustoma</i> (Fuck.) L. Holm	A + P	B	2	6	–	–
<i>Phaeosphaeria nigrans</i> (Rob. ex Desm.) L. Holm	A	B	–	1	–	–
<i>Physalospora arctostaphyli</i> B. Erikss.	A + P	B + SR	13	18	4	6
<i>Pleospora helvetica</i> Niessl	P	B	1	–	–	–
<i>Pleospora herbarum</i> Rabh.	A + P	B	2	17	–	–
(sowie Anamorph:						
<i>Stemphylium botryosum</i> Wallr.)						
<i>Pleospora penicillus</i> (Schmid) Fuck.	A	B	–	2	–	–
<i>Pleospora tragacanthae</i> Rabh.	A	B	–	1	–	–
<i>Podospora decipiens</i> (Wint. ex Fuck.) Niessl	A + P	B	2	3	–	–
(sowie Anamorph: indet.)						
<i>Podospora tetraspora</i> (Winter) Cain	A	B + SR	–	2	–	1
<i>Sordaria fimicola</i> (Rob.) Ces. et De Not.	A + P	B	1	1	–	–
<i>Sporormiella intermedia</i> (Auersw.) Ahmed et Cain	A + P	Z + B + SR	12	12	3	–
<i>Sporormiella longispora</i> (Cain) Ahmed et Cain	A	B	–	1	–	–
<i>Sporormiella megalospora</i>	A	B	–	2	–	–
(Auersw.) Ahmed et Cain						
<i>Sporormiella minima</i> (Auersw.) Ahmed et Cain	A + P	B	5	2	–	–
<i>Sporormiella ontariensis</i> (Cain) Ahmed et Cain	A	B + SR	–	9	–	1
<i>Schizothecium glutinans</i> (Cain) Lundq.	A	B	–	2	–	–
<i>Strattonia minor</i> Lundq.	A + P	B	1	2	–	–
<i>Thielavia basicola</i> Zopf	P	B	1	–	–	–
Coelomycetes						
<i>Acarosporium</i> cf. <i>sympodiale</i> Bubak et Vleugel	A	Z	–	–	–	–
<i>Amerosporium</i> sp.	A	B + SR	–	1	–	1
<i>Aposphaeria</i> spp.	A	Z + B + SR	–	18	–	1
<i>Ascochyta</i> sp.	A + P	B + SR	1	5	–	1
<i>Ascochytopsis</i> cf. <i>vignae</i> P. Henn.	A	B	–	1	–	–
<i>Ascochytulina</i> sp.	A	B	–	1	–	–
<i>Brunchorstia</i> sp.	P	B	1	–	–	–
<i>Camarosporium</i> sp.	P	SR	–	–	1	–
<i>Ceuthospora phacidoides</i> Grev.	A + P	B + SR	3	3	1	6
<i>Chondroplea</i> sp.	A	B	–	1	–	–
<i>Chondropodium</i> sp.	P	Z + B	1	–	–	–
<i>Clypeopycnis aeruginascens</i> Petrak	A	Z + B + SR	–	18	–	4
<i>Clypeopycnis</i> sp.	A	B + SR	–	13	–	3
<i>Coleophoma empetri</i> (Rostr.) Petrak	A + P	B + SR	2	1	2	–
<i>Coleophoma</i> sp.	P	Z	–	–	–	–
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Sacc.	P	B	6	–	–	–
<i>Colletotrichum</i> sp.	A	B + SR	–	1	–	1
<i>Coniothyrium</i> sp.	A	Z + B + SR	–	17	–	5
<i>Corniculariella</i> cf. <i>urceola</i> (Höhnelt) DiCosmo	P	Z + B + SR	12	–	6	–
<i>Cryptocline dubia</i> (Bäumli.) v. Arx	A + P	W + Z + B + SR	17	18	7	7
<i>Cryptocline</i> sp.	A + P	B + SR	3	1	1	–
<i>Cryptosporiopsis</i> sp.	A + P	W	–	–	–	–
<i>Cylindrosporium</i> sp.	A	Z	–	–	–	–

Tab. 1. (Fortsetzung)

Taxon	Ort	Teil	Anzahl		Proben	
			B		SR	
			P	A	P	A
<i>Cytospora</i> sp.	A	B + SR	—	2	—	1
<i>Dendrodomus</i> sp.	A	B	—	4	—	—
<i>Diplodia</i> sp.	A	B	—	15	—	—
<i>Diplodina</i> sp.	A	B + SR	—	3	—	1
<i>Discosia</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Eriospora</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Gelatinosporium</i> sp. 1	A + P	Z + B + SR	10	18	—	1
<i>Gelatinosporium</i> sp. 2	A	B	—	5	—	—
<i>Gelatinosporium</i> sp. 3	A + P	B	1	1	—	—
<i>Gloeosporidiella</i> sp.	A	B	—	12	—	—
<i>Hainesia lythri</i> (Desm.) Höhnelt	A	Z + B + SR	—	10	—	4
<i>Heteropatella</i> sp. 1	P	B	2	—	—	—
<i>Heteropatella</i> sp. 2	A + P	B	1	1	—	—
<i>Kabatina juniperi</i> Schneider et v. Arx	A + P	B + SR	16	6	4	—
<i>Kabatina</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Kaskasia</i> sp.	P	B	1	—	—	—
<i>Libertella</i> sp.	P	B	1	—	—	—
<i>Linodochium</i> sp.	P	B	7	—	—	—
<i>Macrophomopsis</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Marssonina</i> sp.	A	B	—	4	—	—
<i>Monostichella</i> sp. 1	P	Z + B + SR	16	—	6	—
<i>Monostichella</i> sp. 2	A	B + SR	—	8	—	1
<i>Monostichella</i> sp. 3	A	B	—	1	—	—
<i>Myxormia</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Pestalotia funerea</i> Desm.	A	SR	—	—	—	2
<i>Pestalotia stevensonii</i> Peck	A	Z + B + SR	—	10	—	5
<i>Phlyctema vagabunda</i> Desm.	A	B	—	4	—	—
<i>Phoma</i> sp. sect. <i>plenodomus</i>	A	B + SR	—	14	—	1
<i>Phoma</i> sp. 1	A	B + SR	—	13	—	1
<i>Phoma</i> spp.	A + P	W + Z + B + SR	3	18	—	5
<i>Phomopsis</i> sp.	A + P	B	1	1	—	—
<i>Phyllosticta pyrolae</i> Ellis et Everh.	A	B + SR	—	16	—	2
<i>Phyllosticta vaccinii</i> Earle	P	B	4	—	—	—
<i>Pleurophoma</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Pocillipycnis</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Pseudosclerophoma</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Pyrenochaeta</i> cf. <i>parasitica</i> Freyer et van der Aa	A	B	—	2	—	—
<i>Pyrenochaeta</i> cf. <i>quercina</i> Kabat et Bubak	A	B	—	1	—	—
<i>Pyrenochaeta rhenana</i> Sacc.	A	B	—	1	—	—
<i>Seimatosporium rosae</i> Corda	A	Z + B + SR	—	14	—	4
<i>Seiridium</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Selenophoma</i> sp. 1	A + P	Z + B + SR	10	5	6	—
<i>Selenophoma</i> sp. 2	A + P	SR	—	—	1	1
<i>Septocytia</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Septoria</i> sp. 1	A + P	Z + B + SR	12	18	—	2
<i>Septoria</i> sp. 2	A + P	Z + B + SR	1	18	—	4
<i>Septoria</i> sp. 3	A	B + SR	—	18	—	5

Tab. 1. (Fortsetzung)

Taxon	Ort	Teil	Anzahl		Proben	
			B		SR	
			P	A	P	A
<i>Septopatella</i> sp.	P	B	1	—	—	—
<i>Sirococcus strobilinus</i> Preuss	A + P	B	1	1	—	—
<i>Sirodothis</i> sp.	A	B + SR	—	9	—	1
<i>Sirophoma</i> sp.	A + P	B + SR	1	8	—	1
<i>Sporocadus caninus</i> (Brun.) Brockmann	A + P	Z + B + SR	1	15	—	4
<i>Sporonema phacidioides</i> Desm.	A	B	—	2	—	—
<i>Stagonospora</i> sp.	A + P	Z + B	1	1	—	—
<i>Strasseria geniculata</i> (Berk. et Br.) Höhnelt	P	Z	—	—	—	—
<i>Titaeosporina</i> sp.	P	B	1	—	—	—
<i>Wojnowicia hirta</i> Sacc.	A + P	B	1	3	—	—
Hyphomycetes						
<i>Acremonium</i> spp.	A + P	W + Z + B + SR	6	10	1	1
<i>Agyriella nitida</i> (Libert) Sacc.	P	B	1	—	—	—
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	A + P	Z + B + SR	3	18	—	1
<i>Alternaria dauci</i> (Kühn) Groves et Skolko	A	B	—	4	—	—
<i>Alysidium</i> sp.	P	B + SR	1	—	1	—
<i>Angulimaya sundara</i> Subramanian et Lodha	A	B	—	4	—	—
<i>Aphanocladium album</i> (Preuss) Gams	P	B	1	—	—	—
<i>Aureobasidium microstictum</i> (Bubak) W. B. Cooke	A	B	—	3	—	—
<i>Aureobasidium</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Botrytis cinerea</i> -Gruppe Pers. ex Fr.	A + P	B + SR	3	2	1	1
<i>Chalara fusidioides</i> (Corda) Rabenh.	A	B	—	1	—	—
<i>Chloridium botryoideum</i> (Corda) Hughes var. <i>minutum</i> (Sacc.) Gams et Hol.-Jech.	A	B	—	1	—	—
<i>Cladorrhinum</i> sp.	A	B	—	2	—	—
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	A + P	Z + B + SR	14	16	2	3
<i>Cladosporium oxysporum</i> Berk. et Curt.	A + P	B + SR	5	6	2	3
<i>Cladosporium tenuissimum</i> Cooke	A + P	B + SR	14	13	6	1
<i>Conoplea fusca</i> Pers.	A	Z + B	—	2	—	—
<i>Costantinella terrestris</i> (Link) Hughes	A	B	—	1	—	—
<i>Cylindrocarpon didymum</i> (Hartig) Wollenw.	A + P	W + Z + B	—	1	—	—
<i>Cylindrocarpon lucidum</i> Booth	A	W	—	—	—	—
<i>Cylindrocarpon obtusisporum</i> (Cooke et Harkness) Wollenw.	A	SR	—	—	—	1
<i>Cylindrocarpon willkommii</i> (Lindau) Wollenw.	P	B	1	—	—	—
<i>Cystodendron dryophilum</i> (Pass.) Bubak	A + P	W	—	—	—	—
<i>Cystodendron</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Drechslera</i> sp.	A + P	B	1	1	—	—
<i>Epicoccum purpurascens</i> Ehrenb. ex Schlecht.	A + P	B	1	6	—	—
<i>Exophiala</i> spp.	A + P	W + Z + B + SR	11	15	1	3
<i>Fusarium</i> sp.	A	Z + B	—	1	—	—
<i>Geniculosporium</i> sp.	A + P	B	1	1	—	—
<i>Geotrichum</i> spp.	A + P	W + Z + B + SR	3	1	2	—
<i>Gliocladium nigrovirens</i> van Beyma	A	Z	—	—	—	—
<i>Gyoerffiella</i> sp.	A	Z	—	—	—	—
Komplex von <i>Hormonema</i> stat. <i>Dothiora</i> Fr. und <i>Pringsheimia</i> Schulz.	A + P	SR	—	—	5	6
<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen	A + P	B + SR	1	1	—	1

Tab. 1. (Fortsetzung)

Taxon	Ort	Teil	Anzahl		Proben	
			B		SR	
			P	A	P	A
<i>Leptodontium</i> spp.	A + P	W + Z	—	—	—	—
<i>Leptodontium elatius</i> (Mangenot) de Hoog var. <i>elatius</i> de Hoog	P	B	2	—	—	—
<i>Leptographium</i> sp.	A	B	—	1	—	—
<i>Moniliella acetoabutens</i> Stolk et Dalkin	A	B	—	1	—	—
<i>Myrothecium gramineum</i> Lib.	A	B	—	1	—	—
<i>Nigrospora sphaerica</i> (Sacc.) Mason	A	B	—	1	—	—
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Hypoxylon fragiforme</i> (Pers. ex Fr.) Kickx	A + P	Z + B	14	9	—	—
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Hypoxylon nummularium</i> Bull. ex Fr.	A + P	B	1	3	—	—
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Hypoxylon rubiginosum</i> Pers. ex Fr. oder <i>H. fuscum</i> Pers. ex Fr.	A + P	B + SR	7	10	1	—
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Xylaria</i> sp. 1	A + P	B	8	8	—	—
<i>Nodulisporium</i> stat. <i>Xylaria</i> sp. 2	A + P	Z + B + SR	7	12	—	1
<i>Nodulisporium</i> sp. 1	A + P	B	4	8	—	—
<i>Nodulisporium</i> sp. 2	A + P	B	6	8	—	—
<i>Oedocephalum elegans</i> Preuss	A	B	—	2	—	—
<i>Oedocephalum nicotianae</i> Oudem.	A	B	—	1	—	—
<i>Oidiodendron citrinum</i> Barron	A	W	—	—	—	—
<i>Oidiodendron flavum</i> Szilvinyi	A	B	—	1	—	—
<i>Paecilomyces</i> cf. <i>leycettanus</i> (Evans et Stolk) Stolk, Samson et Evans	P	B	1	—	—	—
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	A + P	B	1	1	—	—
<i>Periconia cookei</i> Mason et M. B. Ellis	A	B	—	4	—	—
<i>Phaeoramularia</i> cf. <i>capsicola</i> (Vassiljevski) Deighton	P	B + SR	6	—	1	—
<i>Phialophora hoffmannii</i> -Gruppe (Beyma) Schol-Schwarz	A + P	B	2	11	—	—
<i>Phialophora mutabilis</i> (Beyma) Schol-Schwarz	A	B + SR	—	12	—	2
<i>Phialophora</i> spp.	A + P	W + Z + B + SR	10	12	1	—
<i>Pseudostemphylium chlamydosporum</i> Hoes, Brühl et Shaw	A	B	—	1	—	—
<i>Ramularia</i> sp.	A	B + SR	—	18	—	1
<i>Rhinocladiella</i> sp.	A	B	—	14	—	—
<i>Rhizoctonia</i> sp. 1	A + P	B	12	2	—	—
<i>Rhizoctonia</i> spp.	A + P	B + SR	3	8	—	3
<i>Sarcopodium tortuosum</i> (Wallr.) Hughes	A	Z + B + SR	—	12	—	2
<i>Scopulariopsis brumptii</i> Salvanet-Duval	P	B	1	—	—	—
<i>Scytalidium lignicola</i> Pesante	A	B	—	1	—	—
<i>Sigmoidea</i> sp.	P	B	1	—	—	—
<i>Thysanophora penicillioides</i> (Roum.) Kendrick	P	B	1	—	—	—
<i>Torula herbarum</i> (Pers.) Link ex S. F. Gray	A + P	B	1	2	—	—
<i>Trichocladium opacum</i> (Corda) Hughes	P	W	—	—	—	—
<i>Varicosporium</i> sp.	P	W + Z + B	1	—	—	—
<i>Veronaea</i> sp.	A + P	B + SR	3	3	1	—
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	P	B	1	—	—	—
<i>Verticillium lecanii</i> (Zimm.) Viegas	A	Z	—	—	—	—