

## Pilzliche Endophyten, am Beispiel von *Juniperus communis* L.

O. PETRINI und E. MÜLLER

Institut für Spezielle Botanik ETHZ, CH-8092 Zürich, Schweiz

**Summary.** A number of Ascomycetes, Deuteromycetes and a few Basidiomycetes were found in the living tissue of *Juniperus communis* L., especially within needles and twigs. The plant tissue invaded by these fungi do not show any external damage. Fungi causing symptomless infections are termed endophytes. Statistical analysis of the data based on isolation experiments are summed up as follows:

The rate of infection increases with the age of the needles; the same trend could be observed for the twigs, but not significantly proved.

The probability for a second infection of the same needle is very low; a slight increase could be observed in older needles.

The frequency of fungal infection depends on the climate of the collecting sites.

A correlation was found between the annual decrease in number of needles and the increase in frequency of infection.

The frequency of infection was found to be higher for the petiole than for the needle proper.

Only few species of endophytes appear to be specialized on *J. communis*. Most species have a wide host-range. We presume that endophytes occur in most species of plants.

The ecological and biological significance of endophytes is briefly discussed.

### 1. Einleitung

Blätter und Nadeln von grünen Pflanzen sind nach den neuesten Ergebnissen nicht nur Assimilationsorgane, sondern auch Substrate für komplexe Biocoenosen (PUGH & BUCKLEY 1971), da sowohl die mikroklimatischen Bedingungen wie das Nahrungsangebot auf und in den Geweben die Existenz einer Vielfalt von Organismen erlauben. Epiphytische Blattbewohner ernähren sich saprophytisch von Ausscheidungen der Blätter oder der auf diesen saugenden Insekten (z. B. Russ-Tau) und von Staubablagerungen (z. B. LINDSEY & PUGH 1976, GODFREY & CLEMENTS 1978); Arthropoden mittels Saugrüsseln oder Pilze mittels Haustorien dringen in die darunter liegende Gewebeschicht ein und ernähren sich parasitisch. Endophyten leben im Schutz der Gewebe und profitieren von deren vielfältigen Nahrungsangebot. Ein Teil von ihnen ist für den Wirt schädlich; sie verursachen das Absterben von Geweben; ein anderer Teil dieser Endophyten wächst aber, ohne irgendwelche nachweisbare Schädigungen hervor-

zurufen. Sie sind mit der endotrophen Mykorrhiza im Wurzelbereich vergleichbar.

Seit jeher hat sich die Phytopathologie mit den endophytisch lebenden, pathogenen Pilzen befasst. Hingegen haben die Endophyten in gesunden, voll assimilierenden Blättern nur geringe Beachtung gefunden, und ihre ökologische Bedeutung ist weitgehend unklar. Hinweise auf ihre Existenz finden sich aber schon bei LEWIS (1924) in Bezug auf einen unbestimmten Pilz in den Nadelgeweben von *Larix laricina* (Du Roi) KOCH. SAMPSON (1933, 1935, 1938, 1939) fand in *Festuca rubra* L. und *Lolium*-Arten einige pilzliche Organismen, welche in allen Teilen dieser Pflanzen leben (vgl. auch NEILL 1940). Auch in Farnen sind schon endophytische Pilze nachgewiesen worden (BOULLARD 1951).

Die ersten Kulturversuche mit Endophyten wurden ebenfalls in den späten vierziger Jahren begonnen, wobei anfangs vor allem tropische und subtropische Kulturpflanzen untersucht wurden (RAYNER 1948, TOKUNAGA & YOKOHAMA 1955, SCHÜEPP 1961, TOKUNAGA & OHIRA 1973). Erst später wurden auch Pilze aus anderen Pflanzen isoliert. In vielen Arbeiten wird jedoch nicht zwischen Epiphyten und Endophyten unterschieden.

BLOOMBERG (1966) isolierte samen- und keimlingsbewohnende Endophyten von *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO; für dieselbe Wirtspflanzenart sowie weitere Koniferen folgten dann Untersuchungen von BERNSTEIN et al. (1973), BERNSTEIN (1974), CARROLL et al. (1977) und CARROLL & CARROLL (1978). Diese Autoren versuchten auch, eine wirtsspezifische Beziehung zwischen Pilzen und diesen Pflanzen herauszufinden und die ökologische Bedeutung des endophytischen Lebens besser zu erfassen. Die Anwesenheit von Pilzen in lebenden Geweben stellt eine Reihe von morphologischen und physiologischen Problemen, die zur Zeit noch nicht voll erkannt sind.

Die ersten Schritte zur Lösung morphologischer Probleme machten BERNSTEIN (1974) und BERNSTEIN & CARROLL (1977). Es gelang ihnen, die Infektionsstelle im Gewebe durch REM-Untersuchungen darzustellen. Physiologische Arbeiten über die Phyllosphaere, welche zum Verständnis der Endophytenphysiologie beitragen, liegen aber noch sehr wenige vor. Die Versuche von PUGH (1972), FORSTER (1977), GODFREY & CLEMENTS (1978) und IRVINE et al. (1978) geben immerhin Anhaltspunkte, um die Provenienz der Pilze und deren Eindringen in die Pflanzen zu erklären.

Aus den Ergebnissen früherer Arbeiten (BERNSTEIN 1974, CARROLL et al. 1977, CARROLL & CARROLL 1978, PETRINI et al. 1979 a) können wir vermuten, dass

1. Endophytische Pilze in einer Vielzahl von Pflanzenarten verbreitet sind;

2. Befallene Pflanzen mehrere Arten endophytischer Pilze beherbergen.

## 2. Nachweis endophytischer Pilze

Der Nachweis und die Bestimmung endophytischer Pilze setzt deren Isolierung in Reinkultur voraus. Zunächst müssen durch Sterilisation die Oberfläche-bewohnenden Epiphyten (Algen, Bakterien, Flechten und Pilze) abgetötet und damit ausgeschlossen werden. Zu diesem Zweck haben wir die von CARROLL et al. (1977) beschriebene Methode angewendet. Das zu untersuchende Material wird kurz in 96% Aethanol gewaschen und nachträglich etwa 10 Minuten lang in Chlorox (2 : 1 verdünnt) sterilisiert. Sterilisationszeiten und Konzentrationen der Lösungen müssen aber jeweils an die unterschiedliche Festigkeit und Dicke der Kutikula angepasst werden, damit die Viabilität der endophytischen Pilze erhalten bleibt (siehe auch Abschnitt 3. 1.). Das Überleben vereinzelter Keime an der Oberfläche ist zwar nie ganz auszuschliessen, scheint aber bei der angewandten Methode sehr unwahrscheinlich.

BERNSTEIN und CARROLL (1977) haben bei ihren REM-Untersuchungen Endophyten im Mesophyll gefunden. Von unserer Forschungsgruppe durchgeführte, noch nicht beendete Arbeiten haben auch subcuticuläre Hyphen aufgezeigt, die möglicherweise durch die Oberflächensterilisation nicht abgetötet werden. Auf Grund dieser Befunde muss der Begriff „Endophyt“ sehr weit gefasst werden.

## 3. Endophytische Pilze von *Juniperus communis* L.

### 3. 1. Untersuchungsmaterial

Das Ziel unserer Untersuchung war die Erfassung der endophytischen Pilze an *Juniperus communis* L. in Beziehung zu verschiedenen ökologischen Standorten.

Folgende Teilprobleme wurden mitberücksichtigt:

- Bevorzugen endophytische Pilze bestimmte Pflanzenteile (Nadeln, Zweige)?
- Gibt es eine mögliche Beziehung zwischen Alter dieser Pflanzenteile und deren Befallshäufigkeit?
- In welchem Grad sind Endophyten wirtsspezifisch?
- Wie häufig treten endophytische Pilze allgemein und an den verschiedenen untersuchten Standorten auf?

Als Versuchsobjekt wurde *Juniperus communis* L. gewählt. Um statistisch stichhaltige Untersuchungen durchzuführen, sollten sich die Pflanzengesellschaften an den Standorten im ökologischen Gleichgewicht befinden: dabei wurden die klimatischen Bedingungen bei annähernd gleichmässiger, geographischer Verteilung der geprüften

Flächen in der Schweiz und deren Eignung für das Wachstum von Wacholder berücksichtigt. In jeder Fläche wurden zwischen vier und sieben Stichproben erhoben und auf das Vorhandensein von Endophyten geprüft. Von jeder Pflanze sind ein bis zwei gesunde Zweige aus der mittleren Pflanzhöhe gesammelt worden. Pro Stichprobe wurden je etwa 40 Nadeln aus dem Bereich gleichaltriger Jahrestriebe verwendet. Der jährliche Nadelabfall wurde jeweils feststellt (siehe Abschnitt 3. 3.). Für jede Stichprobe wurden die mikroklimatischen Bedingungen (Exposition und Einstrahlung) protokolliert. Das gesammelte Material wurde bei 3° C aufbewahrt und normalerweise innerhalb 24 Stunden aufgearbeitet.

Die Oberflächensterilisation wurde nach der von CARROLL et al. (1977) beschriebene Methode durchgeführt. Die Nadeln wurden eine Minute in 96% v/v Aethanol sterilisiert, dann fünf Minuten in Chlorox 2 : 1 getaucht und anschliessend noch dreissig Sekunden in 96% v/v Aethanol gewaschen. Die so sterilisierten Nadeln wurden jeweils geschnitten und auf Terramycin-2%-Malzagarplatten angesetzt. Das gleiche Verfahren verwendete man auch für die Zweigstücke, wobei diese aber sieben Minuten in Chlorox gelassen und nachher in etwa 5 mm dicke Scheiben geschnitten wurden. Inkubation der Petrischalen bei 18° C in einem unregelmässig belichteten Raum. Für das Wachstum der isolierbaren Pilze aus den Nadeln und aus den Zweigstücken genügen drei Wochen. Anschliessend Abimpfung der Kulturen auf 2% Malzagar und Inkubation bei 18° C.

Um eine Sporulation der bei diesen Bedingungen noch steril gebliebenen Mycelien zu erzielen, wurde auch ein 2%-iger Malzagar-nährboden, angereichert mit Wacholdernadeln, verwendet. Inkubation bei 15° C unter Kunstlicht.

Für die meisten statistischen Auswertungen sind wir den Anleitungen der wissenschaftlichen Tabellen (DIEM & LENTNER 1973) gefolgt.

### 3. 2. Charakterisierung der Standorte nach Infektionshäufigkeit

Die für eine statistische Auswertung der Untersuchungsergebnisse ausgewählten sechs Standorte von *Juniperus communis* befinden sich in der Schweiz (1—4 und 6) oder im grenznahem Frankreich (5) (Tabelle 1). Die Standorte sind ökologisch durch die Klima-Jahresdurchschnittswerte (SCHÜEPF 1963) sowie die aus dem Klimadiagramm-Weltatlas von WALTER und LIETH (1960) entnommenen Klimadiagramme charakterisiert (Tabelle 1 und Abbildung 1).

Zum Vergleich verarbeitete man noch kleinere Proben aus weiter entfernten Standorten in Südfrankreich (7 und 8) sowie in Canada (9, Kananaskis Valley, Rocky Mountains, Alberta). Die Unterlagen dieser ergänzenden Untersuchungen sind zwar für eine statistische Auswertung zu wenig repräsentativ, dennoch wird damit die Gültigkeit

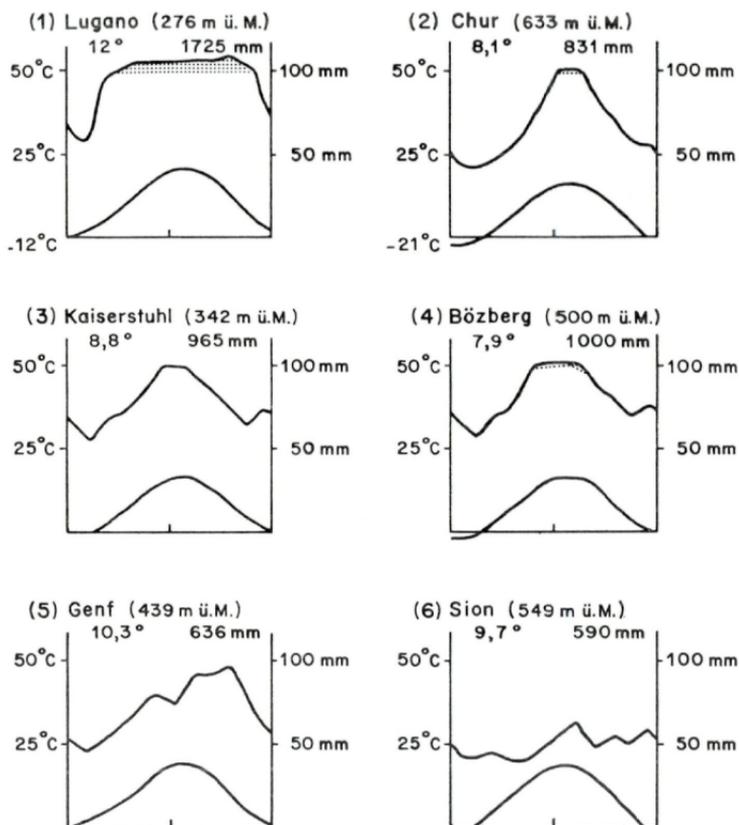


Abb. 1. Klimadiagramme der den *Juniperus*-Standorten nächsten meteorologischen Messstationen. Die Standortnummern werden in Klammern angegeben

Legende: Abzisse: Jahreszeit

Ordinate: links Temperatur (0° C), rechts Niederschlagsmenge.

Obere Kurve: Niederschlagsverlauf in mm

Untere Kurve: Temperaturverlauf in °C

Durchschnittliche Jahrestemperatur und durchschnittliche Jahresniederschläge werden jeweils oben links bzw. rechts im Diagramm angegeben. Niederschlagsmenge, die 100 mm übersteigen, werden mit einem zu 1/10 reduzierten Massstab dargestellt (punktierte Fläche). (Aus WALTER und LIETH 1960, vereinfacht).

Tabelle 1. Charakterisierung der Standorte. Es werden jeweils die meteorologischen Stationen gewählt und in Klammern angegeben, die den Standorten am nächsten sind.

Nr.	Standort	Koordinaten Landeskarte CH	Höhe über dem Meer (m)	Bewölkung *) (Zehntel)	Exposi- tion	Neigung	Pflanzengesellschaft
1	Cademario TI	Lugano 1 : 25.000 97'700/712	808	4.7 (Fescoggia)	SO	10°–15°	Laubmischwald und Wiese mit <i>Fagus sylvatica</i> L. und <i>Quercus</i> L.
2	Landquart GR	Schiers 1 : 25.000 204'300/764'300	557	5.9 (Bad Ragaz)	S	keine	Föhrenwald ( <i>Pinus silvestris</i> )
3	Weiach ZH	Eglisau 1 : 25.000 267'000/675'000	440	6.4 (Baden)	SO	keine	Laubmischwald mit <i>Fagus sylvatica</i> L., teilweise sonnige Stellen.
4	Hessenberg AG	Frick 1 : 25.000 261'000/649'500	507	6.4 (Baden)	SW	10°–15°	Weide
5	Musièges F	Hte. Savoie 1 : 100'000 975'000/487'500	600	6.0 (Geneve-Ob- servatoire)	W	10°–15°	Lichter Laubmischwald mit <i>Quercus pubescens</i> WILLD. und viel <i>Juniperus</i> .
6	Montorge VS	Sion 1 : 25.000 120'000/592'000	701	5.0 (Sion)	N	10°–15°	Lichter Laubmischwald ( <i>Quercus pubescens</i> WILLD.) mit Kahlschlägen.
7 **)	Uzès F	—	100	—	—	—	Föhrenwald
8 **)	Mont Ventoux F	—	1.200	—	—	—	Föhrenwald ( <i>Pinus silvestris</i> )
9 **)	Kananaskys Valley Alberta, Kanada	—	1.500	—	—	—	Föhrenwald ( <i>Pinus silvestris</i> )

\*) Durchschnittliche Jahreswerte nach SCHÜEPP 1963

\*\*) Standorte, von denen nur kleine Proben untersucht werden konnten.

unserer Schlussfolgerungen bezogen auf das gesamte Verbreitungsgebiet von *Juniperus communis* s. l. unterstützt (vgl. Tabelle 1).

Die Ergebnisse der Pilzisolierungen wurden nach folgenden Gesichtspunkten ausgewertet:

1. wie häufig sind Infektionen durch endophytische Pilze? und
2. wie lassen sich die Standorte der Wirtspflanze auf Grund der Infektionshäufigkeit charakterisieren?

Station 6 (Montorge VS) unterscheidet sich deutlich von den anderen Standorten (Abbildungen 2 und 3). In der Abb. 3 heben sich die Standorte 3 und 6 von den übrigen deutlich ab. Diese zwei Standorte bieten vermutlich *Juniperus* weniger günstige Wachstumsbedingungen (siehe auch Tab. 1).

In erster Linie scheint das Makroklima einen Einfluss auf den Infektionsvorgang auszuüben. Die statistische Verarbeitung mittels

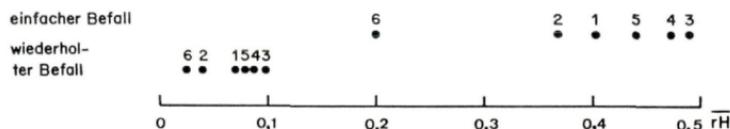


Abb. 2. Gruppierung der verschiedenen Standorte nach durchschnittlicher relativer Infektionshäufigkeit bei einfachem und wiederholtem Befall

$$\overline{rH} = \frac{\text{Anzahl untersuchter Nadeln}}{\text{Anzahl befallener Nadeln}} = \text{relative Infektionshäufigkeit}$$

Prüfquotienten ergibt gesicherte Unterschiede (95% Niveau) bei Standorten, welche stark voneinander abweichende Klimabedingungen aufweisen. Grosse Ähnlichkeiten sind bei Stationen mit vergleichbaren klimatischen Lagen festzustellen.

Eine Nadel kann durch den selben Pilz oder durch mehrere andere Arten wiederholt befallen werden. Auch in Bezug auf einen wiederholten Befall (relative Häufigkeit eines wiederholten Befalles = Anzahl der Nadeln mit zwei oder mehr Pilzarten, geteilt durch die Anzahl untersuchter Nadeln) unterscheiden sich die Standorte untereinander in ähnlicher Weise wie bei einfacher Infektionshäufigkeit (Abb. 2), doch sind die Ergebnisse mangels ausreichender Information statistisch nicht gut gesichert.

Die Standardabweichungen deuten auf eine klare Inhomogenität innerhalb der einzelnen Standorte hin. Eine Korrelation zwischen Mikroklima und Häufigkeit des Befalles lässt sich somit ableiten.

### 3. 3. Abhängigkeit der relativen Infektionshäufigkeit vom Nadelalter (Abb. 5)

An jedem Standort konnte eine deutliche Abhängigkeit der relativen Infektionshäufigkeit vom Nadelalter festgestellt werden; die statistische Auswertung sämtlicher Ergebnisse mittels Regressions-

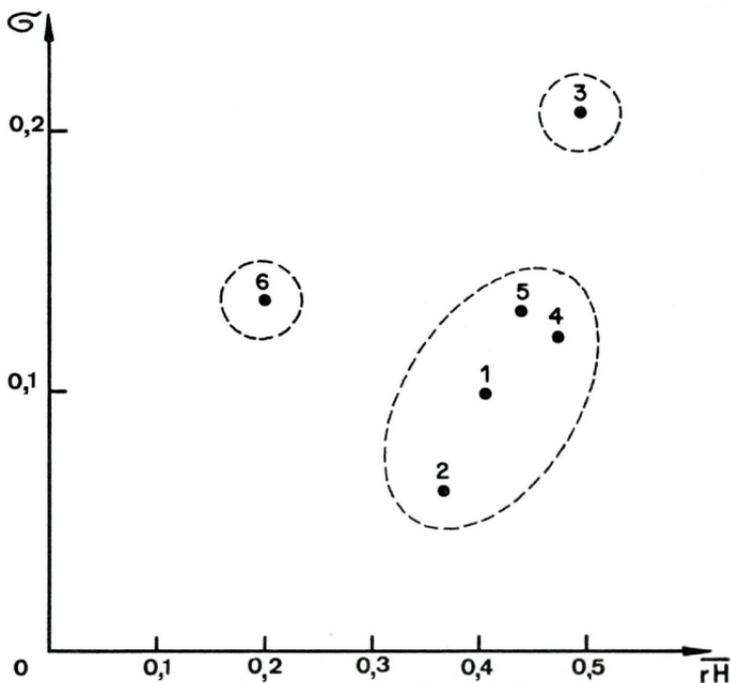


Abb. 3. Standardabweichung ( $\sigma$ ) der einzelnen Stichproben am Standort in Abhängigkeit von der durchschnittlichen relativen Infektionshäufigkeit  $\bar{rH}$  bei den verschiedenen Standorten

gerade beweist die eindeutige Zunahme der Infektion mit zunehmendem Nadelalter. Bei wiederholtem Befall ist ein ähnlicher Verlauf der Kurve festzustellen. Möglicherweise lässt sich die niedrigere relative Häufigkeit eines wiederholten Befalles mit der Hemmung durch die Anwesenheit der ersten infizierenden Art erklären.

Die Anzahl der auf den Zweigen sitzenden Nadeln nimmt mit zunehmendem Alter der Zweigstücke deutlich ab. Das natürliche Altern

und die klimatischen Bedingungen tragen bestimmt zum Verlust bei. Weitere Ursachen sind z. B. Insektenfrass und andere mechanische Beschädigungen, manifeste parasitäre und physiologische Erkrankungen und Austrocknung.

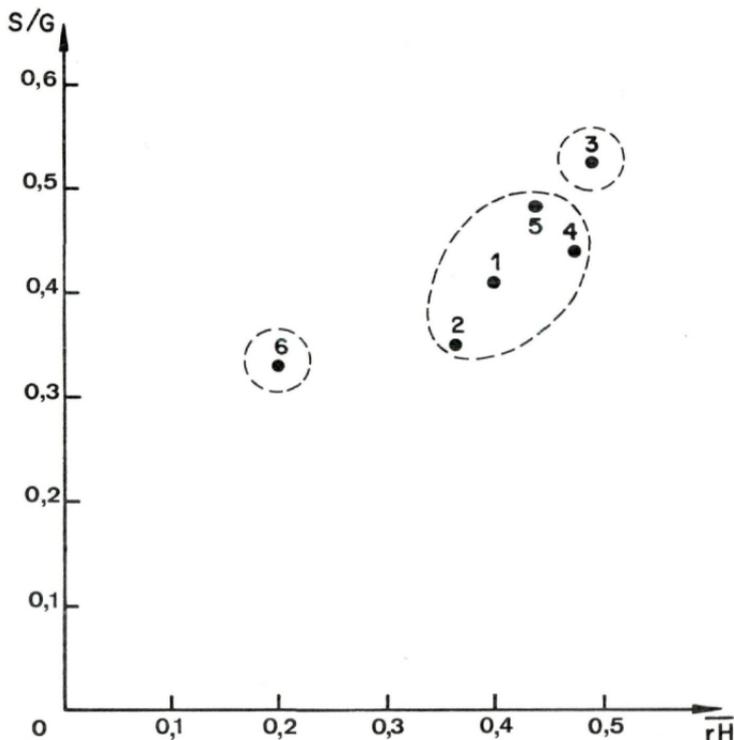


Abb. 4. Korrelation zwischen relativer Infektionshäufigkeit  $\bar{rH}$  und Verteilung der Infektion auf Nadelspitze und Nadelgrund ( $S/G$ )

Die Abnahmerate der Nadelzahl ist wie folgt definiert:

$$r_a = [N(n) - N(n+1)] / N(n)$$

$N(n)$  bzw.  $N(n+1)$  ist die Anzahl der Nadeln, die im Jahr  $n$  bzw.  $n+1$  vorhanden ist;  $r_a$  nimmt mit dem Nadelalter linear zu. Die ähnlichen Steigungen der Regressionsgeraden der Abnahmerate und der Infek-

tionshäufigkeit deuten auf eine enge Korrelation zwischen den beiden Phänomenen hin (Abb. 6). Die Vermutung einer pathogenen Wirkung einiger pilzlicher Organismen und ihrer Einwirkung auf den vorzeitigen Nadelabfall ist naheliegend.

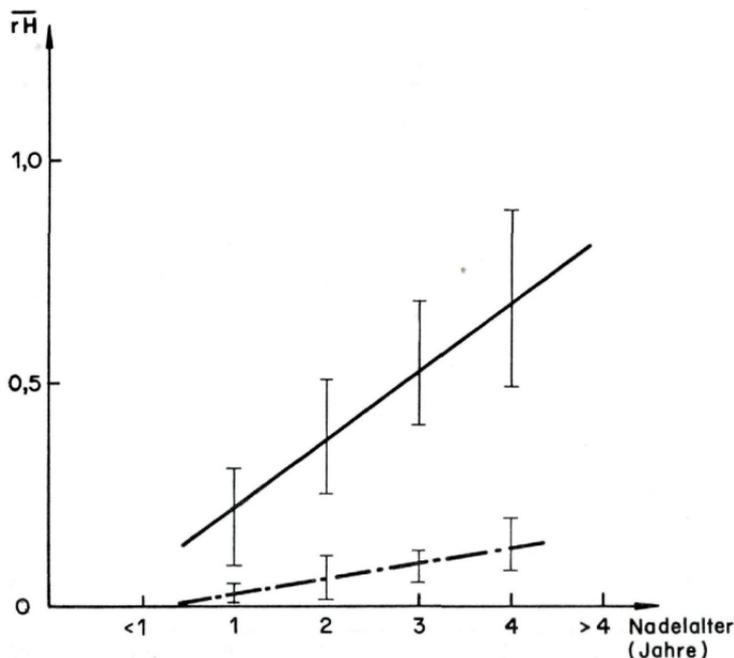


Abb. 5. Relative Infektionshäufigkeit durch endophytische Pilze in Abhängigkeit vom Alter der *Juniperus*-Nadeln. Es werden die beiden Regressionsgeraden angegeben

Durchgezogene Linie: einfacher (einmaliger) Befall;  
 Strichpunktierte Linie: wiederholter (mehrmaliger) Befall

### 3. 4. Verteilung der Endophyteninfektion innerhalb der Nadeln

Bei den Untersuchungen wurde zwischen Nadelbasis und Nadelspitze vom Anfang an unterschieden. Während die Nadelbasis unmittelbar an das Gefäßsystem des Sprosses anschliesst, ist die Spitze weiter davon entfernt und deshalb trockener. An der Basis der etwas längs-rinnig verlaufenden Nadeln dürfte Regen- und Tauwasser auch länger

festgehalten werden als an der Spitze. Die mikroklimatischen Bedingungen für Pilzinfektionen an der Nadelbasis dürften daher günstiger sein als an der Spitze.

Wir versuchten deshalb, abzuklären, ob sich diese Unterschiede in der Befallshäufigkeit dieser beiden Nadelteile widerspiegeln.

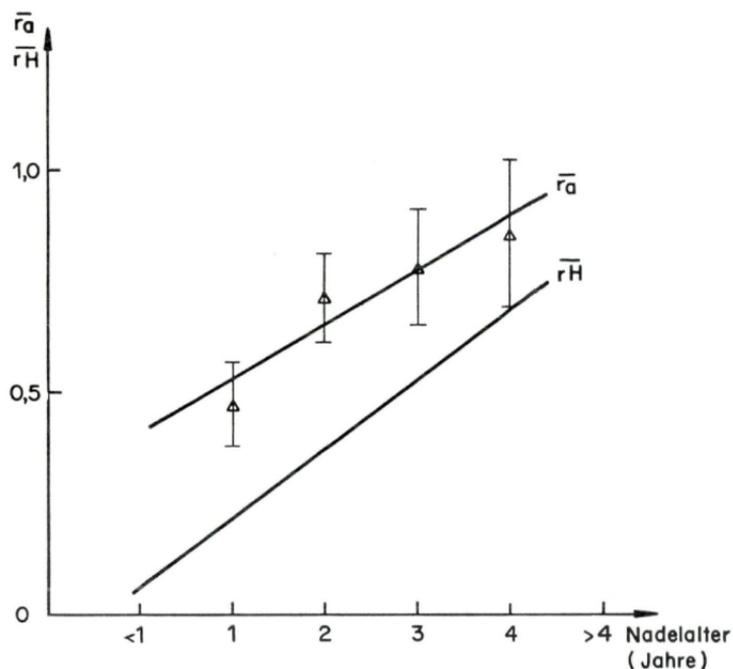


Abb. 6. Korrelation zwischen Zunahme der einfachen Infektion ( $\bar{r}_H$ ) und Abnahmerate der Nadelzahl ( $\bar{r}_I$ )

Die Auswertung sämtlicher Stichproben zeigt, dass Endophyten die Gewebe nahe der Nadelbasis bevorzugt befallen. Diese Regel gilt sowohl für die einzelnen Altersklassen als auch für die einzelnen Standorte. Die Unterschiede in den relativen Häufigkeiten des Befalles an der Nadelspitze und der Nadelbasis sind immer signifikant (Abb. 7). Dieses Phänomen ist demnach nicht an den Standort oder an das Nadelalter gebunden, sondern spezifisch für die untersuchte Pflanzenart. Hingegen nimmt der Quotient aus der Anzahl befallener Nadel-

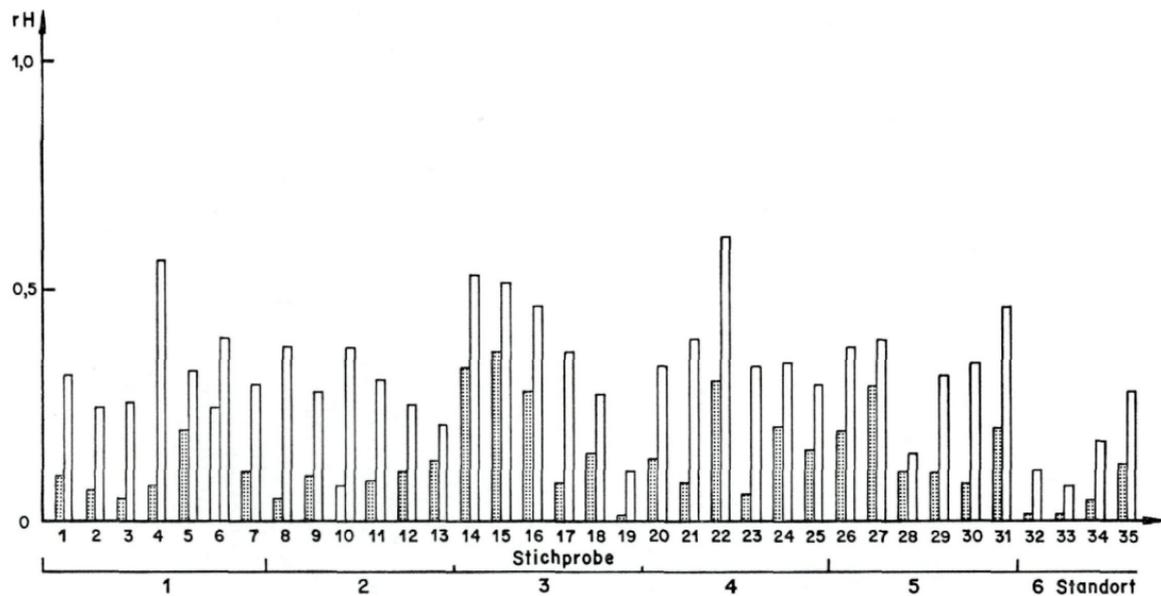


Abb. 7. Verteilung der Infektion auf Nadelspitze (punktiert) und Nadelbasis (leer). Die relative Häufigkeit (rH) der infizierten Spitzen und der Basisteile bei jeder Stichprobe wird abgebildet

spitzen und infizierter Nadelbasisteile [S/G] proportional zur durchschnittlichen relativen Infektionshäufigkeit  $\overline{rH}$  zu (Abb. 4, s. S. 232), auch in Bezug auf die Korrelation zwischen S/G und  $\overline{rH}$  wird also die in Abb. 3 festgestellte Tendenz im Groben bestätigt. Die Befallsverteilung resultiert demnach aus standortgebundenen, hauptsächlich klimabedingten Unterschieden.

### 3. 5. Systematische Stellung der beteiligten Pilze

#### 3. 5. 1. Allgemeines und technische Probleme

Die als Endophyten festgestellten Pilzarten sind in Tab. 2 nach Standorten und besiedelten Pflanzenteilen geordnet. Die meisten Arten gehören zu den Ascomyceten und deren Anamorphe (22%) oder zu den Deuteromyceten (76%). Die Basidiomyceten sind schwach vertreten und können vernachlässigt werden. Etwa 30% der isolierten Stämme bleiben trotz aller Bemühungen steril (siehe Abschnitt 3. 1.) oder unterliessen schon nach der ersten Überimpfung jegliche Sporulation. In beiden Fällen war eine Bestimmung des Pilzes bis zur Art nicht möglich. Bei den isolierten Pilzen überwiegt die Zahl der nur asexuell fruktifizierenden Formen gegenüber der Arten mit manifesten Teleomorphen. Die Art der Konidienbildung innerhalb einer Deuteromycetengattung ist nicht immer eindeutig festzustellen; überdies erschwert die grosse morphologische Variation der Kultur in vitro nach mehrmaligen Überimpfungen oder sogar innerhalb der gleichen Reihe von parallel geimpften Kulturen die Artbestimmung beträchtlich.

Ausserdem ist die Pilzflora von Wacholder in allen Aspekten noch ungenügend bearbeitet worden. Nur verhältnismässig wenige darauf lebende Arten wurden bisher beschrieben (z. B. BARKMAN 1976, HOLM & HOLM 1977); leider sind aber die Wachstumsseigenschaften und die Morphologie in Kultur nicht näher untersucht. Aus diesen Gründen war eine genaue Artbestimmung generell bei einer Anzahl von Kulturstämmen nicht möglich.

#### 3. 5. 2. Taxonomische Zugehörigkeit der isolierten Pilze

Aus Tab. 2 geht das Vorherrschen der Ascomyceten, welche vor allem durch deren Anamorphe vertreten sind, deutlich hervor. Unter den 108 (mindestens bis zur Gattung bestimmten) Arten befinden sich nur 2 Basidiomyceten, nämlich *Rhodotorula glutinis* (FRES.) HARR. (Anamorph von *Rhodospodidium sphaerocarpum* NEWELL et FELL) und eine nicht eindeutig einem bestimmten Vertreter dieser Klasse zuzuordnende Form mit Thallokonidien. Unter den Deuteromyceten sind die Hyphomyceten (43 spp.) etwa gleich stark vertreten wie die Coelomyceten (40 spp.). Als Vergleich dazu fanden CARROLL et al. (1977) bei anderen Koniferen einen überwiegenden Anteil an Conidiomata bildenden Imperfektengattungen. Der Umfang der dort

Tabelle 2. Liste der gefundenen Arten und deren Vorkommen in den Standorten

S = Nadelspitze, G = Nadelbasis, Z = Zweigstücke

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)					
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z			
<i>ASCOMYCETES</i>																														
<i>Anthostomella formosa</i> KIRSCHST.	1						37	35	4	4	4	2	15	8		4	1		1	2	1	1								
<i>Chaetomium cochliodes</i> PALLISER															1															
<i>Coniochaeta ligniaria</i> (GREV.) MASSEE													1			1														
<i>Coniochaeta velutina</i> (FUCK.) MUNK							1						1	1				1			2									
<i>Coniochaeta</i> sp. (SACC.) MASSEE								1	1																					
<i>Diaporthe</i> sp. NITSCHKE									2																					
<i>Gnomonia</i> cf. <i>intermedia</i> REHM															3		3													
<i>Gnomonia</i> sp. CES. et DE NOT		1	2																											
<i>Herpotrichia juniperi</i> (DUBY) PETRAK	1																													
<i>Jugulospora</i> sp. (COOKE) LUNDQV.																														1
<i>Lophodermium juniperi</i> (GREV.) DARKER.		1	3																											
<i>Mollisia cinerea</i> (BATCH.) KARST.	2	12	19																											



Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)		
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z

## DEUTEROMYCETES

## a) HYPHOMYCETES

<i>Acremonium</i> sp. LINK ex FR.						1						1															
<i>Alternaria alternata</i> (FR.) KEISSLER	2		5			5			5			1	1	1	2	1	1	4									
<i>Alternaria tenuissima</i> (KUNZE ex PERS.) WILTSHIRE				1	1					1	5	10	1		1			3						3	3		
<i>Aureobasidium</i> cf. <i>microstictum</i> (BUBAK) W. B. COOKE			2	1	3	3															2						
<i>Aureobasidium pullulans</i> (DE BARY) ARNAUD	25	28	23	2	2	3	1	1	19	1		1	10	6	2	3	15	16	1					1		1	1
<i>Aureobasidium</i> sp. <i>Aureobasidium</i> sp. VIALA et BOYER	2	9	7	7	1		2	1		1	2		1	5		4	1				1			1	2	3	
<i>Botrytis cinerea</i> PERS. ex FR. <i>Botrytis douglasii</i> V. TUB. <i>Chalara</i> stat. conid. von <i>Ceratocystis fimbriata</i> ELLIS et HALST.	3		4												1												
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (FRESEN.) DE VRIES	3	3		4	2		4	1	3	5	2	3	6	3		1	1	1						2		2	8
<i>Cladosporium herbarum</i> (PERS.) LINK ex S. F. GRAY																											
<i>Cladosporium oxysporum</i> BERK. et CURT.	2						4	1					1		1												1
<i>Cystodendron dryophilum</i> (PASS.) BUBAK				1																							

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)		
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z

## HYPHOMYCETES

(Fortsetzung)

<i>Exophiala mansonii</i> (CASTELL.) DE HOOG	1						1			1									1	1							
<i>Exophiala pisciphila</i> MCGINNIS et AJELLO													1	3													
<i>Fusarium heterosporum</i> NEES ex Fr.										1																	
<i>Geniculosporium serpens</i> CHESTERS et GREENHALGH	1				1																						
<i>Geotrichum</i> sp. LINK	1																										
<i>Gliomastix</i> sp. GUEGUEN			1																								
<i>Hormonema dematioides</i> LAGERBERG et MELIN				5	3		1	1	1	1						17											1
<i>Leptodontium camptobactrum</i> DE HOOG																											
<i>Monodictys</i> cf. <i>castaneae</i> (WALLR.) HUGHES			2																								
<i>Nigrospora oryzae</i> (BERK. et BR.) PETCH	1	1																									
<i>Nodulisporium</i> spp. PREUSS	3	3	9	4	15	9	8	9	16	3	6	4	3	10	5	1											
<i>Oedocephalum glomerulosum</i> (BULL. ex Fr.) SACC.											2													1			
<i>Oedocephalum</i> stat. conid. <i>Peziza vesiculosa</i> BULL. ex ST. AMANS													1			1											
<i>Penicillium</i> spp. LINK ex Fr.	1	1	1	2					1												1						

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)					
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z			
<i>HYPHOMYCETES</i>																														
(Fortsetzung)																														
<i>Periconia</i> stat. conid.			1																											
<i>Didymosphaeria igniaria</i> BOOTH																														
<i>Pesotum</i> sp. CRANE et SCHOKNECHT	1																													
<i>Phialophora decumbens</i> (BEYMA) SCHOLTSCHWARZ				1												2	2													
<i>Phialophora hoffmanni</i> - Gruppe (BEYMA) SCHOL-SCHWARZ	1	1		1									1	1		1	1	1						1						
<i>Phialophora lignicola</i> (NANF. apud MELIN et NANF.) GOIDANICH ap. GOIDANICH				1																										
<i>Ramichloridium subulatum</i> DE HOOG															1															
<i>Rhizoctonia</i> spp. DC ex FR.	1	1		3	4	5			2	3	12	21		2	1		1					1	3							1
<i>Rutola graminis</i> (DESM.) CRANE et SCHOKNECHT				1	3																									
<i>Sporothrix schenckii</i> HEKTOEN et PERKINS	1	1	7		1		1	1																						
<i>Sporothrix</i> spp. HEKTOEN et PERKINS ex NICOT et MARIAT				1	3	2	1															1								
<i>Trichoderma pseudo-</i> <i>koningii</i> RIFAI						2																								
<i>Trichurus spiralis</i> HASSELBRING				1																										

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)					
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z			
<i>HYPHOMYCETES</i>																														
(Fortsetzung)																														
<i>Trimmatostroma salicis</i>																														
				1	1	1																								
CORDA																														
<i>Tubercularia cf. vulgaris</i>																														
																														1
TODE ex FR.																														
<i>Verticicladium trifidum</i>																														
				1															1											
PREUSS																														
<i>Zasmidium cellare</i>																														
																														2
(PERS. ex GRAY) FR.																														
b) <i>COELOMYCETES</i>																														
<i>Asteromella</i> stat. sperm.																														
				2																										
<i>Mycosphaerella</i> JOHANSON																														
<i>Camarosporium</i> sp. SCHULZER																														
																			1											
<i>Ceuthospora juniperi</i>																														
							1		2																					1
(FR.) HOEHN.																														
<i>Colletotrichum gloe-</i>																														
				1																										
<i>osporoides</i> PENZ																														
<i>Corniculariella</i> stat.																														
	17	2		2			2	8	5	1	14	6		6		1						1								
conid. <i>Holmiella</i>																														
<i>sabina</i> (DE NOT.)																														
PETRINI et al. 1979b																														
<i>Coryneum umbonatum</i>																														
	5	2					1							1																
NEES ex STREUDEL																														
<i>Cryptocline cf. taxicola</i>																														
								2			2											1								
(ALLESCH.) PETR.																														
<i>Cryptocline</i> spp. PETR.																														
	2	8	1				1	2		1				2	1															
<i>Cryptosporiopsis</i> sp.																														
							1	1		1	1		1	1																
BUBAK et KABAT																														

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)					
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z
<i>COELOMYCETES</i>																														
(Fortsetzung)																														
<i>Cytospora</i> cf. <i>pinastri</i> FR.						1																								
<i>Dendrophoma</i> sp. SACC.						1																								
<i>Diplodia</i> sp. FR.									1			2 6 2						1												
<i>Discula</i> stat. conid.															1 5 2															
<i>Apiognomonium errabunda</i> (ROB.) V. HOEHN.																														
<i>Dothichiza pithyophila</i> (CORDA) PETR.			4 2 1																					1 2						
<i>Epicoccum purpurascens</i> EHRENBERG ex SCHLECHT	1		3			2			1			3			2			1									2			
<i>Hendersonia foliicola</i> (BERK.) FUECK.									1			1						1												
<i>Heteropatella</i> sp. FUECK.			2 5			8 4			3			9 1			1 19 23									3 6						
<i>Kabatina juniperi</i> SCHNEIDER et VON ARX	4 12	5	4 25 13			8 55 29			71 40			3 12 4			1 10 14			3 9 2									2 3			
<i>Marssonina</i> sp. MAGNUS			6																											
<i>Melanconium</i> cf. <i>atrum</i> LINK ex SCHLECHT															1															
<i>Microdiplodia</i> sp. ALLESCH.															1															
<i>Microsphaeropsis</i> spp. HOEHN.	3 13	6	18 49 49			3 10 25			4 19 19			1 1 2			5 18 30															
<i>Pestalotia stevensonii</i> PECK						2 15																								
<i>Phloeosporrella</i> cf. <i>padi</i> (LIB.) VON ARX															2 3															
<i>Phlyctena</i> sp. MONT. et DESM.						1																								
<i>Phoma cava</i> SCHULZER V. MUEGGENBURG	11 34 34		1						3 2 4						6 15 5			1 1												
<i>Phoma fimeti</i> BRUN.												1																		

Standort	1			2			3			4			5			6			7*)			8*)			9*)				
	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G	Z	S	G
<i>COELOMYCETES</i>																													
(Fortsetzung)																													
<i>Phoma glomerata</i>																													
(CORDA) WOLLENWEBER																													
et HOCHAPFEL																													
<i>Phoma herbarum</i> WESTEND																													
<i>Phoma macrostoma</i> var.																													
<i>incolorata</i> (HORNE)																													
BOEREMA et DOERENBOSCH																													
<i>Phoma macrostoma</i> var.																													
<i>macrostoma</i> BOEREMA et																													
DOERENBOSCH																													
<i>Phoma pomorum</i> THUEM.																													
<i>Phoma</i> spp. SACC.																													
<i>Phomopsis</i> cf. <i>juniperovora</i>																													
HAHN																													
<i>Pyrenochaeta</i> sp. DE NOT.																													
<i>Seimatosporium rosae</i> CORDA																													
<i>Septogloeum</i> sp. SACC.																													
<i>Sporocadus lichenicola</i> CORDA																													
<i>Stagonospora samarorum</i>																													
(DESM.) BOEREMA																													
<i>BASIDIOMYCETES</i>																													
Arthrokonidien																													
<i>Rhodotorula</i> cf. <i>glutinis</i>																													
(FRES.) HARR.																													

\*) Die Anzahl der gefundenen Arten in den Schweizer Standorten schwankt zwischen 30 (Montorge) und 60 (Cademario). Die auffallend geringe Anzahl Arten der drei weiter entfernten Standorte 7, 8 und 9 (Frankreich und Canada) beruht auf dem geringen Umfang der verarbeiteten Proben.

untersuchten Stichproben und eine mögliche, wenn auch von uns nicht nachweisbare, jahreszeitliche Schwankung der Artenzusammensetzung könnten für diese Abweichungen verantwortlich sein. Zahlreiche Arten von für Wacholder spezifischen Endophyten sind Coelomyceten (z. B. *Corniculariella*, *Ceuthospora*, *Cytospora*, *Hendersonia*, *Kabatina*, *Phomopsis*). Zu den von uns isolierten Hyphomyceten gehören aber auch einige, die wir nur bedingt als Endophyten bezeichnen können (*Cladosporium* spp., *Penicillium* spp., *Trichoderma*, *Trichurus*).

### 3. 5. 3. Spezifisch endophytische Pilze von *Juniperus*

Unter den Endophyten befinden sich sowohl wirtsspezifische als auch unspezifische Pilzarten. Davon sind viele von *Juniperus communis* isoliert worden, obwohl sie nach Literatur für andere Wirte charakteristisch sein sollen [z. B. *Coryneum umbonatum* NEES ex STEUDEL kommt in der Regel auf *Quercus* spp. vor (SUTTON 1975)]. Im allgemeinen muss der Wirtskreis der Endophyten von *J. communis* als breit angenommen werden. Nur relativ wenige Arten sind auf Wacholder spezialisiert, so *Lophodermium juniperi* (GRÉV.) DARK., *Ceuthospora juniperi* (FR.) HÖHN., *Corniculariella* KARST., *Hendersonia foliicola* (BERK.) FÜCK., *Kabatina juniperi* SCHNEIDER et von ARX.

Nach dem Ausschluss der Pilze, welche als Epiphyten und eventuelle Kontaminationen in der Literatur beschrieben worden sind, vermuten wir ausserdem folgende, für *J. communis* spezifische Endophyten:

*Anthostomella formosa* KIRSCHST.

*Aureobasidium* sp. 1

*Corniculariella* KARST.

*Cryptosporiopsis* KABAT et BUBAK

*Heteropatella* FÜCK.

*Hormonema dematioides* LAGERBERG et MELIN

*Kabatina juniperi* SCHNEIDER et von ARX

*Pezicula* TUL.

*Phialophora hoffmanni*-Gruppe (BEIMA) SCHOL-SCHWARZ

*Phoma cava* SCHULZER von MÜGGENBURG

*Seimatosporium rosae* CORDA

Die Gattungen, welche in weniger als vier Standorten vorkommen, und deren genaue Unterteilung in Arten nicht möglich ist, werden in dieser Liste nicht berücksichtigt; auch unter diesen Pilzen dürften noch spezifische *Juniperus*-Bewohner zu finden sein.

Es ist vorderhand unmöglich, unsere Vermutungen statistisch zu belegen. Das häufige Vorkommen dieser Arten und deren zum Teil bewiesene Wirtsspezifität [Die Pyknidienform von *Hormonema dematioides* ist nach HERMANIDES-NIJHOF (1977) die Koniferennadeln

bewohnende *Dothichiza pithyophila* (CORDA) PETR.] unterstützen ausserdem unsere Annahme.

#### 4. Die ökophysiologische Bedeutung endophytischer Pilze

##### 4. 1. Allgemeines

Die Infektionshäufigkeit an den verschiedenen untersuchten Standorten sind mindestens auf die ökologischen Bedingungen, insbesondere klimatische Faktoren wie Niederschlagsmenge, Lufttemperatur, Bewölkung und Windverhältnisse zurückzuführen. Vor allem scheinen die durchschnittlichen Niederschlagsmengen und ihre jahreszeitliche Verteilung eine wichtige Rolle zu spielen, doch dürften sich unsere Befunde nicht durch die Wirkung eines Faktors allein sondern durch das Zusammenwirken aller befriedigend deuten lassen. Wenn auch die Infektion einer Pflanze durch endophytische Pilze in erster Linie von deren parasitischen Eigenschaften und von den wirtsspezifischen Abwehrreaktionen abhängen (GÄUMANN 1951), so ist sowohl das Eindringen als auch das Ausbreiten innerhalb der Gewebe umweltbedingt. Die Sporenkeimung wird im Wesentlichen durch die Luft- und Substratfeuchtigkeit und Temperatur gesteuert, während das Weiterwachsen des endophytischen Mycels besonders vom Nahrungsangebot des Wirtes abhängt. Nur unter Berücksichtigung und Korrelation dieser Faktoren sollte das Phänomen des endophytischen Lebens verstanden werden.

##### 4. 2. Pathogenität

Endophytische Pilze als Parasiten sind fähig, lebende Gewebe zu besiedeln. Auf Grund ihrer Erfassung durch Isolierung aus gesunden und nicht beschädigten Pflanzenteilen gehören Endophyten mehrheitlich zu den Arten mit nicht pathogenem Verhalten. Pathogene Pilze lassen sich hingegen nicht ausschliessen. Folgende Fälle sind zu berücksichtigen:

1. Pilze, welche unmittelbar nach der Infektion aber vor Ausbruch von manifesten Erkrankungen pathogen sind [Inkubation als symptomloser Vorläufer der Erkrankung (GÄUMANN 1951)].

2. Pilze, welche Erkrankungen nur in bestimmten Pflanzenorganen, besonders während der vegetativen Wachstumsperiode auszulösen vermögen.

3. Pilze, welche manifeste Erkrankung nur bei Eintritt extremer Umweltbedingungen verursachen.

Während die beiden ersten Fälle (vgl. auch GÄUMANN 1951) sehr selten sein dürften und uns bei den bisherigen Untersuchungen noch nicht mit Sicherheit begegnet sind, dürfte die Auslösung von Erkrankungen bei Änderung des Gleichgewichtes zwischen Wirt und Parasit bei endophytischen Pilzen eine grössere Rolle spielen. Als Beispiel

kann der Schneeschimmel des Getreides [*Monographella nivalis* (SCHAFFNIT) E. MÜLLER mit dem Anamorph *Fusarium nivale* LINK ex FR.] herangezogen werden. Wir haben diesen Pilz im Winter 1978/79 häufig aus jungen Weizenpflanzen aus dem Gelände der Eidgenössischen Forschungsanstalt Reckenholz (Zürich, Schweiz) isolieren können, ohne dass wir auf den betreffenden Feldern je eine manifeste Erkrankung feststellen konnten. Wir wissen aber, dass länger andauernde Schneebedeckung der Wirtspflanzen (mehrere Wochen) die Erkrankung auslösen kann.

Bei *Juniperus* dürfte sich *Lophodermium juniperi* (siehe auch Abschnitt 3. 5. 3.) unter uns nicht ganz definierbaren Bedingungen ebenfalls in manchen Fällen pathogen verhalten.

Es ist auch auffallend, dass wir nie Fruktifikationen endophytischer Pilze auf den noch lebenden Pflanzenteilen festgestellt haben. Diese stellen sich erst nach dem Absterben (z. B. *Lophodermium juniperi*) oder noch häufiger erst auf den abgefallenen Nadeln (und in Reinkulturen) ein.

#### 4. 3. Bedeutung für den Stoffabbau in der Wirtspflanze

Die statistischen Auswertungen ergaben die zwei folgenden wichtigen Zusammenhänge.

Die Abnahmerate der Nadelzahl ist mit der Zunahme der relativen Infektionshäufigkeit sehr gut korreliert und das Verhältnis S/G (durchschnittliche Infektionshäufigkeit an der Nadelspitze zu derjenigen an der Nadelbasis) nimmt mit dem Nadelalter stark ab. Es besteht dazu eine eindeutige, negative Korrelation zwischen Abnahme des Quotienten S/G und der Zunahme der rH. Diese letzte Beobachtung lässt vermuten, dass einige endophytische Pilze eine signifikante Rolle beim Nadelverlust spielen. Sie würden also den Sukzessionsbeginn für den Stoffabbau einleiten, indem sie durch die Auflösung der Stützgewebe entweder zum Nadelfall beitragen oder diesen wenigstens auslösen. Das Endophytenproblem ist mit der Sukzessionsfrage im Sinne von KENDRICK & BURGESS (1962) verknüpft. Ebenso hatten CARROLL et al. (1977) eine Beteiligung der Endophyten am Abbau in noch lebenden Geweben vermutet. Unsere Vorstellungen über die Bedeutung dieser Pilze als Glieder einer derartigen Sukzessionskette finden auch Unterstützung in den Arbeiten von MILLAR (1974), CHESTER (1950), BLACK & DIX (1977), GREMMEN (1977). In den von diesen Autoren an *Pinus* spp. beobachteten und publizierten Pilze sind einige Arten (*Anthostomella formosa* KIRSCHST., *Dothichiza pithyophila* (CORDA) PETR. und *Verticicladium trifidum* PREUSS), die auch wir als Endophyten isoliert haben. Es handelt sich dabei um kosmopolitische Arten und vermutlich stellen sie die Verbindung zwischen den eigentlichen Endophyten und den Saprophyten in einer solchen Sukzessionskette dar. Wirtsspezifische

Arten beginnen als erste den Abbau, der später durch weniger spezifische Pilze fortgesetzt wird. Der endgültige Abbau der organischen Substanzen wird dann von den eigentlichen Saprophyten vollzogen.

#### 4. 4. Einfluss auf das Wachstum der Wirtspflanzen

Eine weitere Bedeutung der endophytischen Pilze könnte in der Produktion von Wuchsstoffen liegen, die wenigstens für einige Arten, welche wir aus *Juniperus* isoliert haben, schon nachgewiesen worden sind. Dazu gehören *Aureobasidium pullulans* und *Epicoccum purpurascens* (PUGH 1972). Zur Zeit laufende Untersuchungen sollen diese Frage besser abklären.

### 5. Diskussion

Auf Grund der zur Verfügung stehenden Literatur (vgl. Abschnitt 1), der hier beschriebenen Untersuchungen sowie der vorläufigen Ergebnisse von noch nicht abgeschlossenen Erhebungen an immergrünen und annuellen Pflanzen, kann geschlossen werden, dass endophytische Pilze im Pflanzenreich weit verbreitet sind. Alle der bis jetzt untersuchten Pflanzenarten (ca. 30 spp. aus den verschiedensten grösseren Pflanzenfamilien) beherbergen endophytische Pilze (vgl. PETRINI et al. 1979a). Je nach untersuchter Pflanzenart schwankt die Infektionsrate zwischen 30% und 100%. Die bis jetzt höchste Infektion wurde bei *Taxus baccata* L. (Coniferae) beobachtet; sie wird überwiegend durch *Guignardia philoprina* (BERK. et CURT.) v. d. AA (Anamorph: *Phyllosticta concentrica* SACC.) hervorgerufen (CARROLL et al. 1977).

Die meisten aus verschiedenen Pflanzenarten isolierten Pilze lassen ein breites Wirtsspektrum erkennen. Dazu gehören z. B. Vertreter der Imperfektengattung *Nodulisporium* PREUSS, welche mindestens teilweise Anamorphe von Xylariaceen (Ascomyceten) sind (GREENHALGH & CHESTERS 1968; KENDRICK 1979). Nach unseren Befunden gehören einige der für *Juniperus* nachgewiesenen *Nodulisporium*-Vertreter zu Arten der Xylariaceengattung *Hypoxyton* BULL. ex FR., die aber als Teleomorph auf anderen Wirten fruktifizieren. Die Vermutung einer weiten Verbreitung dieser Pilze im Pflanzenreich ist daher naheliegend. Diese Pilze scheinen aber ihre asexuellen wie auch ihre sexuellen Stadien nur auf ganz bestimmten Wirten auszubilden und nur Isolierungsversuche werden die tatsächliche Verbreitung und den ganzen Wirtskreis dieser Pilze aufdecken. Auch in diesen Fällen ist die beschränkte Bildung von Fruktifikationen in Reinkultur ein limitierender Faktor für eine eindeutige Bestimmung. Ähnliche Probleme gelten auch für andere Pilzgruppen. Die geringe Häufigkeit eines mehrfachen Befalles einzelner Organteile von *Juniperus* ist auffallend. Jede Infektion durch eine zweite Pilzart scheint durch den bereits vor-

handenen Endophyten gehemmt zu werden. Eine derartige Hemmwirkung kann einen Schutz für die Pflanze gegen pathogene Pilze darstellen, wie bereits in diesem Zusammenhang von BATEMAN (1979) und FOKKEMA et al. (1979) nachgewiesen worden ist.

Über den möglichen Infektionsweg der Endophyten können wir vorläufig auch nur Hypothesen aufstellen. Die mikroklimatischen Bedingungen lassen einen Befall durch auf die Nadeloberfläche gelangende Sporen am wahrscheinlichsten erscheinen. Die an der Blattbasis anhaftenden Keime werden durch das dort herrschende Mikroklima begünstigt. Gegen diese Vorstellung spricht aber die Korrelation zwischen S/G (Verhältnis zwischen Anzahl befallener Nadelspitzen und Anzahl befallener Nadelbasisteile) und rH (relative durchschnittliche Infektionshäufigkeit) (Abb. 4). Dieser Resultat lässt sich mit einer vom Blattstiel her kommenden Infektion erklären. Die Pilze dringen vermutlich durch das Gewebe des Petiolus in die Blattbasis und gelangen erst später zur Blattspitze. Diese Vermutung wird durch die Auswertung der Tab. 2 verstärkt. Die meisten der mehrmals gefundenen Arten kommen in allen untersuchten Pflanzenteilen (Blättern und Zweigen) vor. Eine grosse Zahl von ihnen ist an mindestens zwei benachbarten Stellen zu finden, während nur verhältnismässig wenige in einer Zone nachgewiesen wurden. Diese Hypothese erfährt durch die Befunde von FORSTER (1977) eine weitere Unterstützung, wonach kutikuläre Wachse für das Haften der Sporen an der Blattoberfläche verantwortlich sind. Mit zunehmendem Alter verwirrt die Wachsschicht; deshalb wird es immer unwahrscheinlicher, dass neue Keime auf der Kutikula haften können. Weder die eine noch die andere These kann aber durch unsere Ergebnisse unterstützt werden. Wir sind deshalb der Meinung, dass der endophytische Befall von Wirtspflanzen spezifisch je nach Pilzart verläuft.

### Verdankungen

Unser Dank geht an Herrn Prof. Dr. LANDOLT für seine Hilfe bei der Abfassung des Manuskriptes. Dr. W. GAMS, Dr. J. A. VON ARX und Dr. G. S. DE HOOG (CBS Baarn) sowie Dr. G. H. BOEREMA (Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen), Dr. N. LUNDQUIST (Uppsala) und Dr. R. KORF (Ithaca, USA) haben die Bestimmungen einiger Pilze nachkontrolliert. Herr M. KÜCHLER und Herr M. LUGINBÜHL haben uns bei der Durchführung der statistischen Auswertung und bei einigen Versuchen geholfen. Diesen allen, sowie den Mitarbeitern unseres Institutes, die uns auf irgendwelche Weise geholfen haben, und vor allem Dr. E. HORAK, der das Manuskript kritisch durchgelesen hat, gilt unser herzlichster Dank.

### Literaturverzeichnis

- BARKMAN, J. J. (1976). Terrestrische fungi in Jeneverbesstruwelen. — *Coolia* 19 (3): 94–110.
- BATEMAN, G. L. (1979). Relationships between *Fusarium nivale* and other micro-organisms on seed of wheat and barley. — *Trans. Br. Mycol. Soc.* 72 (2): 245–249.

- BERNSTEIN, M. E. (1974). Microbial populations of Douglas fir needles. — Ph. D. THESIS, University of Oregon, Eugene.
- & CARROLL, G. C. (1977). Internal fungi in old-growth Douglas fir foliage. — Can. J. Bot. **55** (6): 644—653.
- , HOWARD, H. M. & CARROLL, G. C. (1973). Fluorescence microscopy of Douglas fir foliage epiflora. — Can. J. Microbiol. **19** (4): 1129—1130.
- BLACK, R. L. B. & DIX, N. J. (1977). Colonization or Scots pine litter by soil fungi. — Trans. Br. Mycol. Soc. **68** (2): 284—287.
- BLOOMBERG, W. J. (1966). The occurrence of endophytic fungi in Douglas fir seedlings and seeds. — Can. J. Bot. **44**: 413—420.
- BOULLARD, B. (1951). Champignons endophytes de quelques fougères indigènes et observations relatives à *Ophioglossum vulgatum* L. — Le Botaniste **35**: 257—280.
- CARROLL, G. C. & CARROLL, F. E. (1978). Studies on the incidence of coniferous needle endophytes in the Pacific Northwest. — Can. J. Bot. **56**: 3034—3043.
- CARROLL, F. E., MÜLLER, E. & SUTTON, B. C. (1977). Preliminary studies on the incidence of needle endophytes in some European conifers. — Sydowia **29** (1—6): 87—103.
- CHESTERS, C. G. C. (1950). On the succession of microfungi associated with the decay of logs and branches. — Trans. Lincs. Nat. Union **12**: 129—135.
- DIEM, K. und LENTNER, C. (1973). Wissenschaftliche Tabellen (7. Aufl.). — Ciba-Geigy AG, Basel, 798 S.
- FOKKEMA, N. J., KASTELEIN, P. & POST, B. J. (1979). No evidence for acceleration of leaf senescence by phyllosphaera saprophytes of wheat. — Trans. Br. Mycol. Soc. **72** (2): 312—315.
- FORSTER, G. F. (1977). Effect of leaf surface wax on the deposition of airborne propagules. — Trans. Br. Mycol. Soc. **68** (2): 245—250.
- GÄUMANN, E. (1951). Pflanzliche Infektionslehre (2. Aufl.). — Birkhäuser, Basel, 681 S.
- GODFREY, B. E. S. & CLEMENTS, D. M. (1978). Effect of lilac leaf leachate on germination of *Alternaria alternata* and *Botrytis cinerea*. — Trans. Br. Mycol. Soc. **70** (1): 163—165.
- GREENHALGH, G. N. & CHESTERS, C. G. C. (1968). Conidiophore morphology in some british members of the Xylariaceae. — Trans. Br. Mycol. Soc. **51** (1): 57—82.
- GREMMEN, J. (1977). Fungi colonizing living and dead tissue of *Pinus silvestris* and *Pinus nigra*. — Kew Bull. **31** (3): 455—460.
- HERMANIDES-NIJHOF, E. J. (1977). *Aureobasidium* and allied genera. — Studies in Mycol. **15**: 141—177.
- HOLM, K. & HOLM, L. (1977). Nordic junipericolous Ascomycetes. — Symb. Bot. Upsal. **21** (3), 70 S.
- IRVINE, J. A., DIX, N. J. & WARREN, R. C. (1978). Inhibitory substances in *Acer platanoides* leaves: seasonal activity and effects on growth of Phylloplane fungi. — Trans. Br. Mycol. Soc. **70** (3): 363—371.
- KENDRICK, W. B. [editor] (1979). The Whole Fungus. — National Museum of Natural Sciences, National Museum of Canada, Ottawa and The Kananaskis Foundation, 2 Vol., 793 pp.
- KENDRICK, W. B. & BURGESS, A. (1962). Biological aspects of the decay of *Pinus silvestris* leaf litter. — Nova Hedwigia **4**: 313—342.
- LEWIS, F. J. (1924). An endotrophic fungus in the coniferae. — Nature, London, **114**: 860.
- LINDSEY, B. I. & PUGH, G. J. F. (1976). Succession of microfungi on attached leaves of *Hippophaë rhamnoides* L. — Trans. Br. Mycol. Soc. **67** (1): 61—67.

- MILLAR, C. S. (1974). Decomposition of coniferous leaf litter. — In: DICKINSON, C. H. & PUGH, G. J. F. (eds.): Biology of plant litter decomposition. Vol. I: 105—128. Academic Press. London & New York.
- NEILL, J. C. (1940). The endophyte of Rye-grass (*Lolium perenne*). — N. Z. J. Sci. Tech. **21**: 280—291.
- PETRINI, O., MÜLLER, E. & LUGINBÜHL, M. (1979a). Pilze als Endophyten von grünen Pflanzen. — Naturwissenschaften **66**: 262.
- PETRINI, O., SAMUELS, G. J. & MÜLLER, E. (1979b). *Eutrybliidiella sabina* (= *Holmiella* nom. nov.) and its *Corniculariella*-like anamorph, an endophyte of *Juniperus* spp. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **89**: 80—91.
- PUGH, G. J. F. (1972). Saprophytic fungi and seeds. — In: HEYDECKER, W. (ed.). Seed ecology: 337—345. — Butterworths, London.
- and BUCKLEY, N. G. (1971). The leaf surface as a substrate for colonization by fungi. — In: PRECDE, T. F. and DICKINSON, C. H. (eds.). Ecology of leaf surface microorganisms: 431—445. Academic press, London.
- RAYNER, R. W. (1948). Latent infection in *Coffea arabica* L. — Nature (London) **161**: 245—246.
- SAMPSON, K. (1933). The systemic infection of grasses by *Epichloe typhina* (PERS.) TUL. — Trans. Br. Mycol. Soc. **18**: 30—47.
- (1935). The presence and absence of an endophytic fungus in *Lolium temulentum* and *L. perenne*. — Trans Br. Mycol. Soc. **19**: 337—343.
- (1938). Further observations on the systemic infections of *Lolium*. — Trans. Br. Mycol. Soc. **21**: 84—97.
- (1939). Additional notes on the systemic infection of *Lolium*. — Trans. Br. Mycol. Soc. **23**: 316—319.
- SCHÜEPP, H. (1961). Untersuchungen über *Guignardia citricarpa* KIELY, den Erreger der Schwarzfleckenkrankheit auf *Citrus*. — Phytopath. Z. **40**: 258—271.
- SCHÜEPP, M. (1963). Klimatologie der Schweiz. H. Bewölkung und Nebel. — In: Beihefte zu den Annalen der Schweiz. Meteorol. Zentralanstalt (Jahrgang 1962).
- SUTTON, B. C. (1975). Coelomycetes. V. *Coryneum*. — Mycol. Pap. **138**, 224 S.
- TOKUNAGA, Y. and OHIRA, I. (1973). Latent infection of anthracnose on *Citrus* in Japan. — Rept. Tottori Mycol. Inst. (Japan) **10**: 693—702.
- and YOKOHAMA, M. (1955). Latent infections associated with some fruit diseases. — In: Jubilee publication in commemoration of the sixtieth birthday of Professor TOCHINAI and Professor FUKUSHI: 249—254. Minato-ku, Tokyo.
- WALTER, H. und LIETH, H. (1960). Klimadiagramm-Weltatlas. — Fischer, Jena.

Die vorliegende Arbeit wurde durch einen Forschungsbeitrag der Eidgenössischen Technischen Hochschule grosszügig unterstützt.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Petrini Orlando, Müller Emil

Artikel/Article: [Pilzliche Endophyten, am Beispiel von \*Juniperus communis\* L., 224-251](#)