

Institut für Pflanzenschutz im Forst, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Braunschweig

Über die Bedeutung von *Diplodina acerina* (PASS.) SUTTON und anderen Blattpilzen als Antagonisten der Fenstergallmücke *Dasineura vitrina* KFFR. an Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.)

On the role of *Diplodina acerina* (PASS.) SUTTON and other leaf fungi as antagonists of the window gall fly *Dasineura vitrina* KFFR. on maple (*Acer pseudoplatanus* L.)

Von A. Wulf

Zusammenfassung

Bei einem lokal stärkeren Auftreten der Ahorn-Fenstergallmücke in den Jahren 1988 und 1989 konnte festgestellt werden, daß die überwiegende Mehrzahl der Larven in den Gallen durch Blattpilze zum Absterben gebracht wurde. Einer der auffälligsten Gallenpilze, *Diplodina acerina*, zeigte sich bei der Untersuchung gesunder Blätter zugleich als häufigster Endophyt. Als endogener Antagonist gegen phytophage Insekten kommt dem vermeintlich parasitären Blattpilz nunmehr eine ganz andere Bewertung zu. Anhand dieses neuen Beispiels zur Nützlichkeit von Endophyten wird deren Bedeutung für ihre Wirtspflanzen diskutiert. Auf die Möglichkeit von Zusammenhängen zwischen Veränderungen im Spektrum symbiontischer Endophyten und sogenannter neuartiger Walderkrankungen sowie auf Forschungsdefizite in diesem Bereich wird hingewiesen.

Abstract

During a high incidence of the window gall fly on maple leaves in 1988 and 1989, most of the larvae in the galls were found to have been killed by leaf fungi. One of the most conspicuous gallinfecting fungi, *Diplodina acerina*, was also identified as the most frequent endophyte. Hitherto seen as a parasitic leaf fungus, *D. acerina* can now be evaluated as an endogenous antagonist against leaf-feeding insects. Further exemplified by these results, the positive role of endophytes for their host plants is commented on. Possible correlations between changes in the spectrum of symbiotic endophytes and recent forest decline are discussed, and the need for more research in this field is mentioned.

Einleitung

Es ist auffällig, daß bestimmte Blattpilze sehr stark mit tierischen Gallen assoziiert sind. So wird beispielsweise für die an Ahornblättern vorkommenden Pilze *Diplodina acerina*, *Discula campestris* und *Kabatiella apocrypta* ein häufiges Auftreten auf abgestorbenen Blattgallen berichtet. Dabei wird in der Literatur die Vermutung geäußert, daß gallenbildende Insekten hier als Vektoren fungieren (BUTIN 1989, HARTMANN et al. 1988). Aber auch allein die insektenbedingte Verletzung des Blattgewebes könnte der Grund für das häufige Erscheinen bestimmter Blattpilze auf Gallen sein, zumal hier Wundparasiten, die nicht in der Lage sind, gesundes Gewebe zu besiedeln, eine willkommene Einstiegsporte finden könnten. Das häufige

Auftreten von verpilzten Gallen der Ahorn-Fenstergallmücke *Dasineura vitrina* in den Jahren 1988 und 1989 an einigen Standorten bot gute Gelegenheit für nähere Untersuchungen zu den Wechselbeziehungen zwischen diesem gallenbildenden Insekt und der begleitenden Pilzflora. Gleichzeitig war es von besonderem Interesse, das Spektrum der Gallenpilze mit dem der bei Ahorn endophytisch lebenden Blattpilze zu vergleichen.

Der Mückenflug von *Dasineura vitrina* beginnt ab Ende April (SCHWENKE 1982) zum Zeitpunkt der Blattentfaltung. Dabei scheint sich die Eiablage aber über längere Zeit hinzuziehen, zumal trotz einjähriger Generationsdauer ein sehr unterschiedlicher Entwicklungszustand der Larven selbst auf dem gleichen Blatt festgestellt werden kann. Ab Juni sind die ersten Gallanlagen als aufgehellte, gelb-grüne Punkte zu erkennen. Im Zentrum dieser sich jetzt abzeichnenden Blattparenchymgallen erscheinen auf der Blattunterseite dünne, transparente Membranen, die so aussehen, als beständen sie aus Resten von Exuvien, so daß jede Galle ein kleines zentrales Fenster erhält (vgl. Abb. 1, 2 und 3). Dieses Fenster ist nicht nur für den Namen verantwortlich, sondern auch das entscheidende Charakteristikum für die taxonomische Einordnung, die sich ausschließlich an der Larve und der typischen Galle orientiert (KIEFFER 1909). Eine Beschreibung der imaginalen Mücke ist in der Literatur nicht zu finden.

In jeder Galle befindet sich nur eine weiße Mückenlarve, die am Ende ihrer Entwicklung die Blattgalle auf der Unterseite durch eine seitliche schlitzförmige Öffnung verläßt, um sich im Boden zu verpuppen (BUHR 1964). Liegen mehrere kleinere Larven in einer Galle, so ist davon auszugehen, daß es sich um Parasiten der Gallmücke oder Inquiline handelt (SKUHRAVA & SHUHRVY 1973). Bis September sind einzelne, lebende Mückenlarven in den Gallen zu finden, obwohl die meisten schon sehr viel früher abwandern oder absterben. Hauptursache für die hohe Absterberate ist ganz offensichtlich der starke Befall durch unterschiedliche Blattpilze, die sich ab Juli auffällig auf den Gallen insbesondere an der Blattunterseite entwickeln. Durch diese Pilzbesiedlung werden die Blattschäden im Spätsommer ab August auch besonders auffällig, da nun Flecken entstehen, die sich deutlich vom gesunden Blattgewebe abheben. Sie sind mehr oder weniger kreisrund, je nach Pilzbefall von weißer bis dunkelbrauner Färbung und im Durchmesser einen knappen Zentimeter groß. Bei fortge-

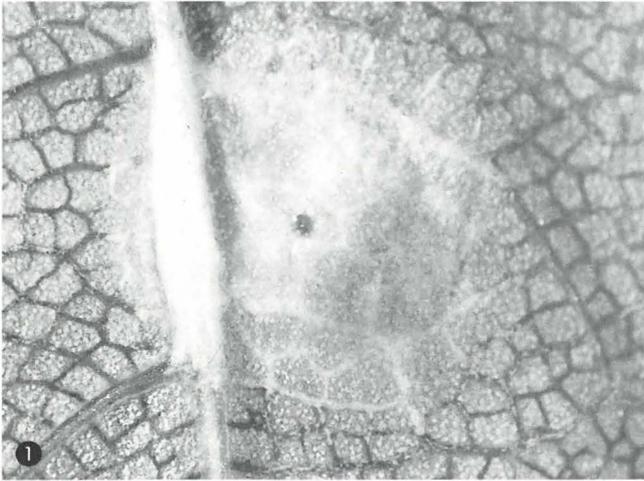


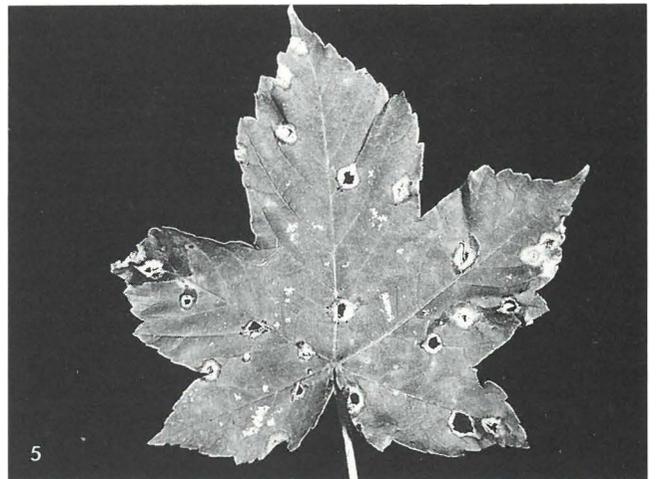
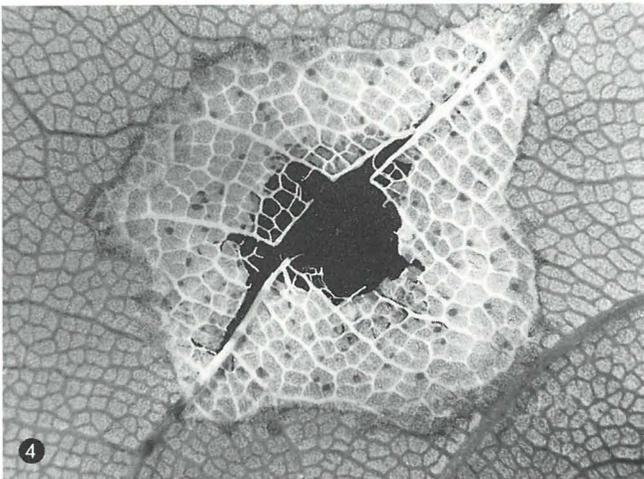
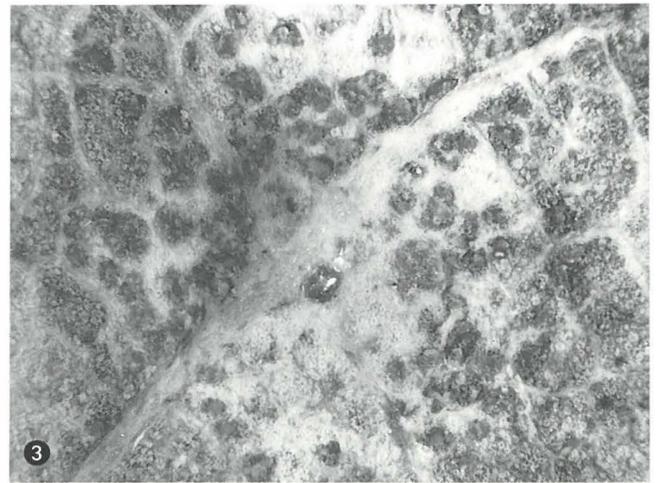
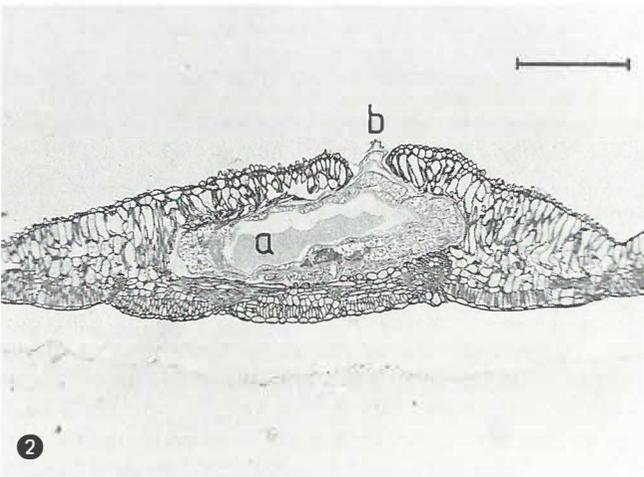
Abb. 1. Gesunde Ahorn-Fenstergalle von *Dasineura vitrina* an Bergahorn.

Abb. 2. Zentraler Schnitt durch eine Fenstergalle --- 1 mm. a) Gallmückenlarve, b) Gallenfenster.

Abb. 3. Galle mit Befall durch *Diplodina acerina*.

Abb. 4. Durch Einwirkung von *Diplodina acerina* aus dem Blattgewebe herausgelöste Galle.

Abb. 5. Typisches Schadbild im Spätsommer bei starkem Pilzbefall der Gallen.



schriftener Entwicklung kann sich bei einigen Flecken das immer brüchiger werdende innere Gewebe herauslösen, so daß die Blätter wie durchschossen aussehen (vgl. Abb. 4 und 5).

Material und Methode

Gallenpilzflora

Ende August, als die meisten Larven entweder aus den Blattgallen abgewandert oder aber abgestorben waren, wurden frisch geerntete, von einem Standort aus dem Elm stammende

Blätter untersucht. Neben dem Entwicklungsstand der Gallen wurde insbesondere der Pilzbefall des Gallengewebes bonitiert. Nach anfänglichen Bestimmungen anhand mikroskopischer Präparate war es für das geübte Auge schließlich gut möglich, die auf den Gallen wachsende Pilzflora auch makroskopisch mit Hilfe einer guten Stereolupe anzusprechen. Die Charakteristika einiger häufig dabei auftretender typischer Pilze sollen kurz genannt werden:

So können mit 40facher Vergrößerung bei *Alternaria* die großen, z. T. aneinanderhängenden, keulenförmigen Sporen auf dunklem Myzel erkannt werden, während bei *Botrytis* das

starke charakteristische Luftmyzel zur eindeutigen Bestimmung ausreicht. *Cladosporium* läßt sich anhand des olivdunklen Myzelrasens ansprechen, der im Gegensatz zu *Alternaria* keine größeren, makroskopisch erkennbaren Sporen entwickelt. *Diplodina* bildet im reifen Zustand mehr oder weniger gleichmäßig verteilte, erst hell- dann dunkelbraune, punktförmige Sporenlager auf immer heller werdendem, nekrotischem Blattgewebe, deren Erscheinungsbild eine eindeutige Ansprache ermöglicht. Für *Epicoccum* sind die dunklen, runden Sporenklumpen sehr typisch, während *Kabatiella* helle Blattflecken mit sehr kleinen, weißen Sporenanhäufungen erzeugt. *Phloeospora* schließlich ist an den hellen, wurmförmigen Sporenranken erkennbar, die im reifen Zustand aus den Acervuli gepreßt werden.

Endophytenbesatz

Von drei unterschiedlichen norddeutschen Standorten (Elm, Harz und Oderwald) wurden Ende Juli Blattproben zur Untersuchung genommen. Obwohl bekannt ist, daß der Endophytenbesatz auch bei Laubblättern mit zunehmendem Alter stärker und umfangreicher wird (z. B. SIEBER & HUGENTOBLE 1987), wurde die Probenahme bewußt zum Höhepunkt der Vegetationszeit durchgeführt. Später auftretende Endophyten können als Antagonisten zu Blattgalleninsekten keine Bedeutung mehr erlangen und dürften zudem stärker seneszenzbedingt erscheinen. Durch ein einminütiges Bad in 60prozentigem Äthanol und anschließendes ebenfalls einminütiges Schwenken in einprozentigem Natriumhypochlorid wurden die Blattoberflächen sterilisiert. Anschließend erfolgte zweifaches Spülen in keimfreiem Leitungswasser. Schließlich wurden die Blätter auf alkoholgetränktes Filterpapier gelegt und mittels Korkbohrer pro Blatt 8–12 Blattstücke von jeweils 3 mm Durchmesser ausgestochen. Eine Differenzierung erfolgte dabei nach interkostalen und blattaderdurchsetzten Gewebeproben. Die Blattstücke wurden in Vierergruppen auf Malzagarplatten (3% Malz, 1,6% Agar) gelegt und bei Zimmertemperatur inkubiert.

Zur weiteren Untersuchung auf Endophytenbesatz wurden im Januar und im März von mehreren Ahornbäumen eines Standortes (Elm), der sich in Voruntersuchungen besonders ergiebig gezeigt hatte, Knospen entnommen. Die Oberflächensterilisation der noch geschlossenen ganzen Knospen erfolgte wie bei den Blättern beschrieben (eine Min. Äthanol, eine Min. Natriumhypochlorid und zweimal in sterilem Wasser spülen). Anschließend wurden die Knospen jeweils einmal längs und einmal quer geteilt, so daß zwei Spitzen- und zwei Basalteile je Knospe in einer Agar-Schale aufgelegt und bei Zimmertemperatur inkubiert werden konnten.

Fruktifizierende Pilzstämmen wurden mit dem Schlüssel von V. ARX (1981) bis zur Gattung und – sofern möglich – mit weiterführender Literatur bis zur Art bestimmt. In wenigen Fällen war auch die Bestimmung anhand charakteristischer, bekannter Kulturmerkmale möglich.

Ergebnisse

Gallenpilzflora

Auf 20 typischen von *Dasineura vitrina* befallenen Blättern, die nach zufälliger Auswahl näher untersucht wurden, konnten 474 Gallen gezählt werden. Dies entspricht einem durchschnittlichen Gallenbesatz von ca. 24 je Blatt, wobei sich die Spannweite der Stichprobe von 13 bis 42 Gallen je Blatt erstreckte. Nur 6% der Gallen waren zum Untersuchungszeit-

punkt, Ende August, ohne äußerlich deutlich erkennbaren Pilzbefall und enthielten größtenteils noch vitale, lebende Larven. Für etwa 25% der Gallen konnte trotz Verpilzung eine vollständige Larvenentwicklung vermutet werden, da die Gallen leer und mit einer typischen schlitzförmigen Ausstiegsöffnung versehen waren. Bei 3/4 der Gallen waren die Mückenlarven jedoch in unterschiedlichem Entwicklungszustand ganz offensichtlich durch den Pilzbefall zum Absterben gebracht worden.

Auf den 432 verpilzten Blattgallen konnten 681 sporulierende Pilzkolonien festgestellt werden. Aus diesem Zahlenverhältnis wird ersichtlich, daß sich häufig mehrere Pilze auf einer Galle etablieren können. Die prozentuale Häufigkeitsauswertung entspricht der nachfolgenden Tabelle:

<i>Cladosporium herbarum</i> (PERS.) LINK:GRAY	41 %
<i>Diplodina acerina</i> (PASS.) SUTTON	28 %
<i>Kabatiella apocrypta</i> (ELLIS & EVERH.) ARX	7 %
<i>Alternaria tenuissima</i> (KUNZE:PERS.) WILTSHIRE	6 %
<i>Botrytis cinerea</i> PERS.	6 %
<i>Epicoccum purpurascens</i> EHRENB.:SCHLECHT.	3 %
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (PENZ.) SACC.	< 2 %
<i>Discula campestris</i> (PASS.) ARX	
<i>Fusarium</i> sp.	
<i>Phloeospora aceris</i> (LIB.) SACC.	
<i>Phomopsis</i> sp.	
<i>Phyllosticta aceris</i> SACC.	

Der Tabelle entsprechend treten *Cladosporium herbarum* und *Diplodina acerina* mit Abstand am häufigsten auf. Von den wirtsspezifischen Arten ist also nur *D. acerina* mit einem hohen Häufigkeitsprozentsatz vertreten, während die übrigen auf Ahorn spezialisierten Arten wie *Discula campestris*, *Phloeospora aceris* und *Phyllosticta aceris* nur vereinzelt vorkommen und ubiquitär auftretende Blattpilze, wie sie an *Acer* häufig zu finden sind (KLOIDT & LYSEK 1982), bei der Besiedlung der Gallen dominieren.

Endophytenbesatz

Die Ergebnisse der Untersuchungen zum Auftreten von Blattendophyten bei Bergahorn sind in der nachfolgenden Tabelle wiedergegeben. Auch wenn einzelne Arten an den drei Standorten in unterschiedlicher Häufigkeit auftraten – so wurde *Phloeospora aceris* häufiger aus den vom Oderwald stammenden Blättern isoliert, während *Colletotrichum gloeosporioides* vermehrt im Elm zu finden war – sind die Ergebnisse der verschiedenen Standorte zur besseren Übersicht in einer Tabelle zusammengefaßt. Bei *Pleuroceras pseudoplatani* und *Xylaria* sp. erfolgte die Bestimmung anhand der charakteristischen Kulturen, ohne daß Sporen gebildet wurden. Ansonsten dienten Sporen zur Determination, wobei Teleomorphe in der Tabelle nur genannt sind, wenn sie auch in Kultur gebildet wurden.

Die Tabelle zeigt, daß mehr als die Hälfte der Abimpfungen zwar steril waren, dennoch konnten von 42% der Implantate vorwiegend Pilzkulturen gewonnen werden. Nur vier von 76 untersuchten Blättern hatten ausschließlich sterile Abimpfungen. Wie schon bei anderen Laubbaumarten aufgezeigt (SIEBER & HUGENTOBLE 1987), läßt sich somit auch bei *Acer pseudoplatanus* eine artenreiche endophytische Pilzflora erkennen. Blattaderbereiche scheinen dabei etwas häufiger besiedelt zu sein als interkostale Regionen; mit 46 zu 34% liegt der Prozentsatz positiver Abimpfungen hier deutlich höher.

Tab. 1. Blattendophyten von *Acer pseudoplatanus*

	Blattader	Implantate (Anzahl) Interkostal	Σ	Blätter (Anzahl)
insgesamt	414	238	652	76
sterile Implantate	222	157	379	4
fertile Implantate	192	81	273	72
Bakterien	36	8	44	
Pilze				
Ascomyceten				
<i>Chaetomium</i> sp.	1	0	1	1
<i>Diaporthe eres</i> NITSCHKE (inkl. <i>Phomopsis occulta</i>)	8	5	13	10
<i>Mollisia cinerea</i> (BATSCH) KARST.	1	0	1	1
<i>Pleuroceras pseudoplatani</i> (TUB.) MONOD	6	4	10	8
<i>Sordaria fimicola</i> (ROB.) CES & DE NOT.	0	1	1	1
<i>Sporormia lageniformis</i> FÜCKEL	0	1	1	1
<i>Xylaria</i> sp.	3	0	3	3
Deuteromyceten				
Coelomyceten				
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (PENZ.) SACC.	29	15	44	15
<i>Coniothyrium fuckelii</i> SACC.	1	0	1	1
<i>Diplodina acerina</i> (PASS.) SUTTON	49	2	51	26
<i>Fusicoccum</i> sp.	1	0	1	1
<i>Libertella</i> sp.	2	0	2	2
<i>Phloeospora aceris</i> (LIB.) SACC.	16	11	27	11
<i>Phoma</i> sp.	1	0	1	1
<i>Steganosporium pyriforme</i> (HOFFM.) CORDA	1	0	1	1
Hyphomyceten				
<i>Botrytis cinerea</i> PERS.	4	1	5	3
<i>Chrysosporium</i> sp.	2	0	2	2
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (FRESEN.) DE VRIES	6	1	7	7
<i>Epicoccum purpurascens</i> EHRENB.: SCHLECHT.	3	0	3	3
<i>Geniculosporium serpens</i> (PERS.: FR.) KICKX	1	1	2	1
<i>Geniculosporium</i> sp.	2	0	2	2
<i>Harpographium</i> sp.	7	0	7	4
<i>Nodulisporium</i> sp.	14	5	19	15
<i>Ulocladium alternariae</i> (COOKE) SIMMONS	2	0	2	1
<i>Ulocladium consortiale</i> (THÜM.) SIMMONS	2	2	4	3
unbestimmbare, sterile Myzelien	40	13	53	

Von besonderem Interesse sind verständlicherweise Pilzarten, die in größerer Häufigkeit aufgetreten sind. Bei den als Ascomyceten aufgelisteten Pilzen ist zunächst *Diaporthe eres* zu nennen, eine Art, die sich auch schon als eine der häufigsten Blattendophyten der Buche gezeigt hat (SIEBER & HUGENTOBLE 1987). *D. eres* wird dabei als Sammelart verstanden, wie sie von WEHMEYER (1933) angegeben wurde. In Kultur bildete sie neben dem *Phomopsis*-Anamorph nach längerer Zeit meist auch das Teleomorph. Bemerkenswert ist weiterhin das relativ häufige Auftreten von *Pleuroceras pseudoplatani* als Endophyt, eine Art, die erst kürzlich durch ihr epidemisches Auftreten aufgefallen ist (WULF 1988). Nachdem bereits in vielen früheren Arbeiten entsprechende Beobachtungen gemacht wurden, ist das Erscheinen vereinzelter Dungpilze (*Sordaria fimicola*, *Sporormia lageniformis*) im Endophytenpektrum nicht mehr verwunderlich und kann als Ergänzung entsprechender Funde gewertet werden.

Bei den in Kultur als Coelomyceten identifizierten Pilzen traten drei Arten gehäuft auf. Von den als Ahornblattpilze

bekanntesten Spezies wurde neben *Phloeospora aceris* mit Abstand am häufigsten *Diplodina acerina* isoliert. Mit 51 positiven Abimpfungen war dieser Pilz in $\frac{1}{3}$ aller untersuchten Blätter zu finden. Auffällig ist hier auch, daß fast alle positiven Abimpfungen aus den Blattaderbereichen stammten. Endophytischen Charakter hat die Gattung *Diplodina* durch einzelne Funde bei Ericaceen (PETRINI 1984, WIDLER & MÜLLER 1984) bei Tannennadeln (CANAVESI 1987) und bei Buchenblättern gezeigt, wobei in Buche einmal sogar *D. acerina* als Blattendophyt gefunden werden konnte (SIEBER & HUGENTOBLE 1987). Bemerkenswert ist auch das starke Auftreten von *Colletotrichum gloeosporioides*, einem Pilz, der als pathogene Art bekannt ist, der sich in mehreren Untersuchungen aber auch vereinzelt im Endophytenpektrum gezeigt hat (PETRINI & MÜLLER 1979, PETRINI & DREYFUSS 1981, DREYFUSS & PETRINI 1984, WIDLER & MÜLLER 1984) und der schließlich auch endophytisch in Eichenblättern vorkommen soll (BUTIN, mündl. Mitteilung). Mit 44 positiven Abimpfungen wurde dieser Pilz aus $\frac{1}{3}$ aller untersuchten Ahornblätter

isoliert und ist damit nach *D. acerina* als zweithäufigster Endophyt in Erscheinung getreten.

Die Untersuchungen zur Endophytenflora der Ahornknospen sind noch nicht abgeschlossen. Dennoch kann jetzt schon festgestellt werden, daß sich auch hier ein umfangreiches endophytisches Pilzspektrum zeigt. Während sich im Januar noch in $\frac{1}{4}$ aller Knospen keinerlei endophytische Pilze erkennen ließen, gab es im März von mehr als 100 untersuchten Knospen nicht eine, bei der alle 4 inkubierten Segmente steril geblieben waren. *D. acerina* konnte jetzt aus 5 % der Knospen isoliert werden, wohingegen der Pilz in den Januar-Proben noch nicht zu finden war. Diese Beobachtungen lassen einen sehr frühen Besiedlungszeitpunkt für manche Blattendophyten vermuten.

Diskussion

Diplodina acerina (PASS.) SUTTON wird in der Literatur als Blattparasit von Ahorn beschrieben (BRANDENBURGER 1984, BUTIN 1989), der auf nekrotischen, kleinen, bräunlichen Flecken vorwiegend blattunterseits punktförmige Sporenlager mit spindelförmigen zweizelligen, etwa $15 \times 3 \mu\text{m}$ großen Konidien bildet (vgl. Abb. 3, 6 und 7). Er wird als Anamorph zu *Cryptodiaporthe hystrix* (TODE) PETRAK angegeben (BRANDENBURGER 1984, ELLIS & ELLIS 1985).

Die Tatsache, daß *D. acerina* nicht nur als einer der wichtigsten Mortalitätsfaktoren der Fenstergallmücke aufgetreten ist, sondern sich zugleich als häufigster Blattendophyt des Bergahorns gezeigt hat, rückt diesen Pilz in den Mittelpunkt des Interesses der hier zu diskutierenden Ergebnisse. Nach den nunmehr vorliegenden Erkenntnissen müssen nämlich die eingangs genannten Überlegungen zum Verlauf von Pilzinfektionen bei Insektengallen um eine sehr interessante und vielleicht bedeutsame Variante ergänzt werden. Neben der Möglichkeit, daß gallenbildende Insekten selbst als Vektoren dienen und mit Eindringen in das Blattgewebe die Infektion setzen oder aber der Vorstellung, die Gewebeverletzung allein ist die entscheidende Voraussetzung für die Infektion, kann nunmehr auch ein anderer Ablauf als wahrscheinlich gelten. Wenn *D. acerina* in mehr als $\frac{1}{3}$ der untersuchten Blätter verschiedener Standorte aus unverletztem Blattgewebe isoliert werden konnte, zeigt sich, daß dieser Organismus zur Endophytenflora gesunder Ahornblätter gehört. Die Tatsache, daß der Pilz sogar im Spätwinter aus einigen unversehrten, noch

geschlossenen Knospen isoliert wurde, unterstreicht diese Bewertung.

Es spricht also einiges dafür, daß *D. acerina* als Endophyt zum Zeitpunkt des Insekten-Befalls an vielen Stellen bereits im Blattgewebe befindlich ist. Die Verwundung des Blattes und die nachfolgende Gallenbildung könnten somit als Streßfaktor interpretiert werden, der den Pilz lokal zu stärkerer Entwicklung anregt (WULF 1989). Die Entstehung von Nekrosen im Gallenbereich und die Fruktifikation auf der Blattoberfläche gehen einher mit der Eingrenzung, Unterdrückung und Aushungerung des parasitären Insekts. Die augenfällige Eliminierung der Galle durch das Ausbrechen entsprechender ausgetrockneter, zentraler Teile des nekrotischen Blattgewebes bekommt so fast symbolhaften Charakter für die Wirkung des antagonistischen Endophyten. Die Tatsache, daß die Pilzentwicklung dabei in der Regel auf die unmittelbar an die Parenchymgalle angrenzenden Randbereiche beschränkt bleibt und die Blattnekrose somit äußerst selten größer als 1 cm im Durchmesser wird, belegt die geringen parasitären Eigenschaften des Pilzes. Vielmehr haben wir es bei diesem Endophyten ganz offensichtlich mit einem Organismus zu tun, der besonders gut in der Lage ist, gestörte Gewebestrukturen zu besiedeln. Damit kann er aber seinen Wirt bei der Abwehr von Schädlingen unterstützen und besitzt mit dieser Funktion eher symbiontischen als parasitären Charakter.

In der Literatur gibt es eine Reihe weiterer Beispiele für die Beobachtung, daß Pilzinfektionen bedeutsam für die Mortalität gallenbildender Insekten sind. So ist die Besiedlung durch eine *Cladosporium*-Art als entscheidender Mortalitätsfaktor für *Adelges abietis* genannt worden (LASOTA et al. 1983). Dies kann insofern als Parallele zu den hier dargestellten Ergebnissen gewertet werden, als daß auch *Dasineura vitrina*-Gallen zu einem großen Anteil von *Cladosporium herbarum* besiedelt waren, allerdings ohne daß dieser Pilz als Endophyt auffällig in Erscheinung getreten wäre.

Auch für die Gallwespe *Dryocosmus dubiosus* an Eiche ist Pilzbefall der wichtigste Mortalitätsfaktor, wobei aber hier wie in anderen Fällen Überdauerungs- und Infektionszyklen der Pilze noch nicht aufgeklärt sind (CARROLL 1988). Deutlicher sind die Zusammenhänge offensichtlich bei Gallmilben der Gattung *Contarinia*, die an Douglasien auftreten. Hier konnte nachgewiesen werden, daß die Gegenwart von *Rhodocline parkeri*, einem Pilz, der bis zu acht Jahre symptomlos als Endophyt in Douglasienadeln leben kann, deutlich zur Stei-

Abb. 6. Schnitt durch einen Fruchtkörper von *Diplodina acerina*. — 50 μm .

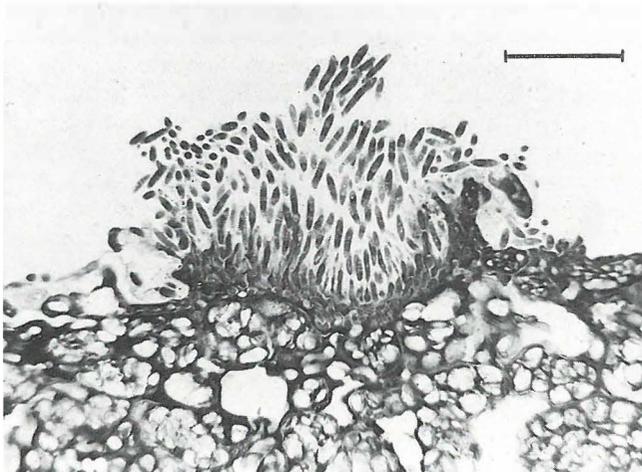
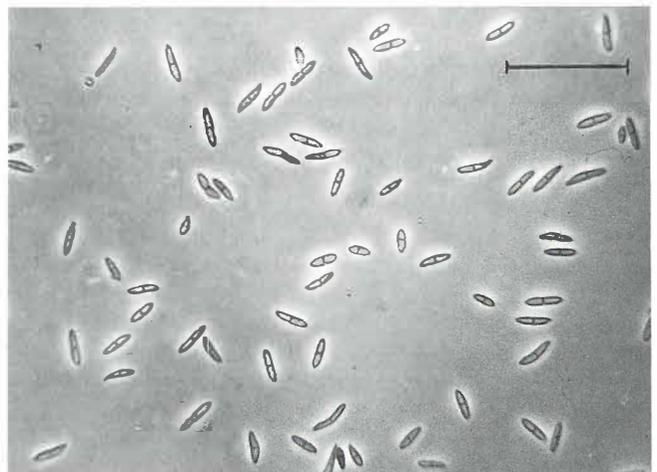


Abb. 7. Sporen von *Diplodina acerina*. — 50 μm .



gerung der Mortalitätsrate der Gallmilben beiträgt (CARROLL 1986).

Schließlich ist auch die Beobachtung, daß Beutelgallen von *Mikiola fagi* und *Hartigiola annulipes* an Buchenblättern häufig beim Auftreten des Blattpilzes *Apiognomonia errabunda* absterben (BUTIN 1989) von besonderem Interesse. Nachdem dieser Pilz als einer der weitestverbreiteten Endophyten der Buche erkannt worden ist, muß sicherlich auch in diesem Fall von den Überlegungen zur Vektorenfunktion der Galleninsekten Abstand genommen werden.

Die Interpretation, die den Pilz als effektiven Gegenspieler für gallenbildende Insekten an Buche mutmaßt (SIEBER & HUGENTOBLER 1987), rückt damit in den Vordergrund.

Die hier vorgestellten Ergebnisse lassen für *Cryptodiarthia hystrix* an Bergahorn, der sich bei allen Untersuchungen nur in seinem als *Diplodina acerina* bekannten Anamorph gezeigt hat, eine entsprechende Interpretation zu und geben somit ein weiteres Beispiel zu Funktion und Bedeutung endophytischer Pilze.

Die Tatsache, daß immer mehr vermeintlich parasitäre Pilze ein Doppelleben preisgeben und sich auch als über lange Zeit symptomlos mit ihrem Wirt zusammenlebende Endophyten zeigen, läßt die Frage nach der Bedeutung entsprechender Organismen in den Vordergrund treten. CARROLL (1988) hat hier in beeindruckender Weise eine Reihe von Beispielen zusammengestellt, die die positiven Auswirkungen pilzlicher Endophyten für unterschiedliche Wirtspflanzen demonstrieren, so daß ein fließender Übergang von Parasitismus zu Symbiose erkennbar wird. Die Bedeutung von Endophyten könnte nach diesen Überlegungen in die Nähe der von Mykorrhiza-Pilzen gestellt werden. So ist es sicher auch legitim, in Zusammenhang mit sog. neuartigen Walderkrankungen über die Auswirkungen anthropogener Immissionen auf die Endophytenflora von Waldbäumen nachzudenken (MINTER 1989).

Die Feststellung, daß bestimmte endophytische Pilze in geschädigten Bäumen seltener vorhanden sind (SIEBER & HUGENTOBLER 1988), deutet auf einen Zusammenhang hin. Es ist dabei nicht allein denkbar, daß die Schädigung des Baumes zur Reduktion des Endophytenbesatzes führt, sondern es muß ebenso überlegt werden, ob eine direkte Beeinträchtigung von in ihrer Bedeutung noch nicht abschätzbaren Endophyten der primäre Vorgang sein könnte, dem eine Vitalitätsminderung der Wirtspflanze folgt.

Hier öffnet sich ein weites Feld für wichtige zukünftige Untersuchungen, deren Wert und Dringlichkeit sich aus dem Vorgenannten leicht ableiten läßt.

Danksagung

Für umfangreiche technische Assistenz danke ich Uta SCHEIDEMANN und Dagmar HILLE. Für Hilfe bei der Bestimmung

der Kulturen bin ich Prof. Heinz BUTIN und Prof. Tadeusz KOWALSKI zu Dank verpflichtet.

Literatur

- v. ARX, J. A., 1981: The Genera of Fungi, Sporulating in Pure Culture, J. Cramer.
- BRANDENBURGER, W., 1985: Parasitische Pilze an Gefäßpflanzen in Europa. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- BUHR, H., 1964: Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytoecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Bd. I, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BUTIN, H., 1989: Krankheiten der Wald- u. Parkbäume. G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- CANAVESI, F., 1987: Beziehung zwischen endophytischen Pilzen von *Abies alba* Miel. und den Pilzen der Nadelstreue. Diss. Eidgen. Techn. Hochschule Zürich.
- CARROLL, G. C., 1986: The biology of endophytism in plants with particular reference to woody perennials. In: FOKKEMA, N. J. and J. VAN DEN HEUVEL (eds.), Microbiology of the phyllosphere. Cambridge University Press, Cambridge.
- CARROLL, G. C., 1988: Fungal endophytes in stems and leaves: From latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology 69 (1), 2-9.
- DREYFUSS, M., O. PETRINI, 1984: Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. Botanica Helvetica 98/1.
- ELLIS, M. B., J. P. ELLIS, 1985: Microfungi on Land Plants. An identification handbook. Croom Helm, London and Sydney.
- HARTMANN, G., F. NIENHAUS, H. BUTIN, 1988: Farbatlas Waldschäden. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- KIEFFER, J.-J., 1909: Contributions à la connaissance des insectes gallicoles. Bull. Soc. Hist. Nat. (Metz) 2, 1-35.
- KLOIDT, M., G. LYSEK, 1982: Die epiphyll Pilzflora von *Acer platanoides* L. Bibliotheca Mycologica 86, J. Cramer.
- LASOTA, J. A., M. G. WALDVOGEL, D. J. SHETLAR, 1983: Fungus found in galls of *Adelges abietis* (L.) (Homoptera: Adelgidae): identification, within - tree distribution, and possible impact on insect survival. Environmental Entomology 12, 245-246.
- MINTER, D., 1989: Endobiotic fungi and forest decline. Vortrag auf der Arbeitssitzung der Sektion „Foliage Diseases“ der IUFRO in Carlisle, USA (Proceedings in Vorbereitung).
- PETRINI, O., E. MÜLLER, 1979: Pilzliche Endophyten, am Beispiel von *Juniperus communis* L. Sydowia (Annales Mycologici) Ser. II. Vol. XXXII, Heft 1-6, 224-251.
- SCHWENKE, W., 1982: Die Forstschädlinge Europas. Bd. 4. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- SIEBER, T., C. HUGENTOBLER, 1987: Endophytische Pilze in Blättern und Ästen gesunder und geschädigter Buchen (*Fagus sylvatica* L.). Eur. J. For. Path. 17, 411-425.
- SKUHRÁVÁ, M., V. SKUHRÁVÝ, 1973: Gallmücken und ihre Gallen auf Wildpflanzen. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 314. A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt.
- SUTTON, B. C., 1980: The Coelomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England.
- WEHMEYER, L. E., 1933: The genus *Diaporthe* Nitschke and its segregates. Michigan: Ann Arbor University of Michigan Press.
- WILDER, B., E. MÜLLER, 1984: Untersuchungen über endophytische Pilze von *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel (Ericaceae). Botanica Helvetica 94/2.
- WULF, A., 1988: *Pleuroceras pseudoplatani* (v. Tubcu) Monod, Erreger einer Blattbräune an Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 40 (5), 65-70.
- WULF, A., 1989: Blattkrankheiten an Ahorn. Gesunde Pflanzen 41 (6), 218-223.